

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR
ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
UNIVERSITE ABDELHAMID IBN BADIS DE MOSTAGANEM

FACULTE DES SCIENCES DE LA NATURE ET DE LA VIE
DEPARTEMENT DE BIOLOGIE

Laboratoire de Protection, Valorisation des Ressources Marine Littoral et Systématique Moléculaire



Thèse de doctorat

Présenté par :
M. BOUZAZA Zoheir

Pour obtenir
LE DIPLOME DE DOCTORAT EN SCIENCES

Spécialité: Biologie

Option : Ecologie et Environnement Marin

Intitulé :

**Etude systématique, phylogénétique, phylogéographique et démographique
de *Patella ferruginea* (Gmelin, 1791), *Patella caerulea* (Linnaeus, 1758)
et *Cymbula safiana* (Lamarck, 1819) de la frange côtière algérienne.**

Soutenue le /décembre/ 2018 devant le jury composé de :

Président	Halbouche Miloud	Prof.	Université Abdelhamid Ibn Badis - Mostaganem
Examineur	Hafferssas Aziz	Prof.	Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene - Alger
Examineur	Abi-Ayad S.M. E. A.	Prof.	Université d'Oran 1 Ahmed Benbella
Examineur	Bendimerad M. E.A.	MCA	Université Abou Bekr Belkaïd - Tlemcen
Examineur	Bachir-Bouiadjra B.	MCA	Université Abdelhamid Ibn Badis
Promoteur	Mezali Karim	Prof.	Université Abdelhamid Ibn Badis

Année universitaire
2018/2019

DÉDICACES

Je dédie ce travail à:

*Ma mère pour son éducation et son éternel sens du sacrifice dédié
à ma réussite, malgré les difficultés qu'elle a rencontré ;*

*Mon père pour la leçon de la vie et pour m'avoir enseigné le sens
du discernement*

Tous mes amis qui m'ont apporté tout leur soutien logistique et moral

*Et surtout à ma femme pour ses fervents encouragements, son soutien
chaleureux, son flegme inexorable et sa patience imperturbable pendant les
moments les plus durs de ma vie*

Merci pour tout !

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier mon directeur de thèse, M. MEZALI Karim, Professeur au Département des Sciences de la Mer et de l'Aquaculture à la Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie (Université Abdelhamid Ibn Badis de Mostaganem) et directeur du laboratoire de Protection, Valorisation des Ressources Marines Littorales et Systématique Moléculaire, qui m'a aidé de façon considérable et m'a autorisé à exprimer toutes mes idées librement afin de réaliser ce travail. Je le remercie vivement pour le temps qu'il a consacré à l'organisation de cette thèse et à son remaniement. J'insiste, par la même occasion, à lui exprimer toute ma gratitude pour m'avoir initié à la recherche dans le domaine de la systématique moléculaire et de la phylogénie, et m'a été une vraie source d'inspiration par son altruisme, ces conseils judicieux, ces orientations, ces encouragements et, surtout, sa patience. Je lui adresse toute ma gratitude.

Je remercie les membres du jury :

M. HALBOUCHE Miloud, Professeur au Département d'Agronomie à la Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie (Université Abdelhamid Ibn Badis de Mostaganem) et directeur de laboratoire de Physiologie animale et appliquée, envers qui j'éprouve une grande estime et un immense respect. Je lui dois ma passion pour les statistiques et la génétique des populations. Il m'a fait l'honneur de présider ma soutenance ;

M. ABI-AYAD Sidi-Mohammed El-Amine, Professeur au département de biotechnologie à la Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie (Université Oran 1, Ahmed Ben Bella) et directeur du laboratoire d'Aquaculture et de Bioremediation -AQUABIOR, qui a accepté d'examiner ce travail en faisant partie de mon jury malgré ces nombreuses occupations, ce qui m'honore profondément ;

M. HAFFERSSAS Aziz, Professeur à la Faculté des Sciences Biologiques (Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene), qui a accepté de faire le déplacement pour faire partie des membres du jury. Je le remercie chaleureusement surtout d'avoir accepté d'examiner ce travail en me faisant bénéficier de ses précieuses remarques ;

M. BENDIMERAD Mohamed El Amine, Maitre de conférences "A" à la Faculté des Sciences de la Nature et Vie, Sciences de la terre et Univers (Université Aboubekr Belkaïd de Tlemcen), qui a accepté sans hésitation d'examiner ce travail en faisant le déplacement afin de me faire part de ces remarques pertinentes ;

M. BACHIR-BOUIADJRA Benabdellah, Maitre de conférences "A" au département des Sciences de la Mer et de l'Aquaculture - Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie (Université Abdelhamid Ibn Badis de Mostaganem); que j'estime très chaleureusement et que je respecte profondément, d'avoir accepté avec joie de me faire part de son expérience incontestable et de bénéficier de ces conseils les plus judicieux afin d'examiner ce travail;

Je remercie également le Professeur Soualili Dina Lila, Doyenne de la Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie- Université Abdelhamid Ibn Badis de Mostaganem, pour son soutien considérable, ses conseils judicieux et pour avoir cru en moi en me donnant la chance de développer mes capacités scientifiques, j'espère être à la hauteur de ses espérances ;

Je remercie également tous mes collègues enseignants du département des Science de la Mer et de l'Aquaculture pour leur sympathie, leur sens de la collaboration et pour l'aide morale qu'ils m'ont donné pendant les moments les plus difficiles que j'ai traversé;

Je remercie également tous les membres de l'IMBE (Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie Marine et Continentale, Marseille, France) qui m'ont accueilli chaleureusement et m'ont donné tous les moyens nécessaires afin de réaliser les analyses biomoléculaires et les mesures biométriques de Patella caerulea. Je tiens à remercier tout particulièrement le Docteur Anne CHENUIL qui a suivi personnellement mes expériences de biologie moléculaire (Extraction d'ADN, PCR...) en mettant tous les moyens nécessaires à ma disposition;

Et à toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin à l'achèvement de ce modeste travail.

La volonté en tant que chose en soi est un désir de vie aveugle et universel. Il ne connaît pas, n'est pas conscient, ignore l'espace et le temps, la cause, le but, les limites. La volonté, dite aussi vouloir-vivre, ne découle pas du monde, c'est le monde qui découle d'elle. Elle est « l'initial et l'inconditionné », « la prémisse de toutes les prémisses. »

Arthur Schopenhauer

Avant propos

La présente thèse de doctorat s'appuie sur plusieurs techniques de biologie moléculaire et de morphométrie géométrique utilisées pour faire une étude taxinomique, phylogénétique, phylogéographique et démographique de quelques espèces de patelles de la frange côtière algérienne [Patella caerulea (Linnaeus, 1758), Patella ferruginea (Gmelin, 1791) et Cymbula safiana (Lamarck, 1819)]. Cette thèse est une continuité du travail d'initiation à la recherche réalisée dans le cadre du Magister en 2012. Initialement, l'objectif de notre travail était de mettre en évidence le statut taxinomique de deux espèces de patelles (Patella ferruginea et Patella nigra) tout en étudiant la connectivité et la dynamique de leurs populations tout le long de la côte algérienne. Ces deux espèces sont rares en Méditerranée et protégées par la Convention de Barcelone (Annexe II, 1993) et par la Convention de Berne (Annexe II, 1995). Nous avons remarqué dans des études précédentes que Patella ferruginea possède deux formes différentes, la forme Rouxii (forme haute à sommet décalé) vivant le plus souvent dans des zones émergées et la forme Lamarckii (forme aplatie à sommet centrique) vivant le plus souvent dans des zones immergées. Afin de comprendre les phénomènes écologiques pouvant induire la présence de ces deux formes, il a fallu réaliser une étude morphométrique sur un nombre important de P. ferruginea collectées depuis plusieurs stations de la côte algérienne. Sauf que nous étions limités par le nombre d'individus prélevés pour réaliser cette étude du fait que cette espèce est protégée par les conventions citées plus haut. Par ailleurs, nous avons inclus dans cette thèse l'espèce Patella caerulea (Linnaeus, 1758) plus abondante et possédant aussi deux morphotypes associé à deux milieux paraliques (le médiolittorale et l'infralittorale). Ainsi, nous avons pu réaliser une étude morphométrique en faisant un seul prélèvement ponctuel sur un nombre assez conséquent de P. caerulea au niveau de plusieurs stations de la Méditerranée occidentale sans pour autant nuire à l'équilibre de ses populations. Les conclusions obtenues de l'étude morphométrique sur P. caerulea nous ont servi de support solide pour expliquer la dissimilarité morphométrique des deux formes (Rouxii et Lamarckii) de P. ferruginea. Nous nous sommes rendu compte tout au long de notre étude que l'espèce Patella nigra ne faisait pas partie du genre Patella, mais plutôt du genre Cymbula. Ce qui nous a amené à changer son nom en Cymbula nigra (da Costa, 1771). Le nom synonyme Cymbula safiana (Lamarck, 1819) était accepté aussi. Cependant, l'ICZN "International Convention of Zoological Nomenclature" ou « la Convention Internationale de la Nomenclature Zoologique » avait rejeté dernièrement le nom Cymbula nigra (da Costa, 1771) du fait qu'il apparaissait dans le livre Conchology (da

Costa, 1776) qui présentait beaucoup d'espèces ne possédant pas une nomenclature binomiale linnéenne. Le nom *Cymbula safiana* (Lamarck, 1819) avait été donc accepté à la place de *Cymbula nigra* (da Costa, 1771).

L'étude démographique n'a pas été réalisée pour les deux espèces (*P. caerulea* et *P. ferruginea*). Usuellement, ce genre d'études est réalisé en tenant compte de la longueur maximale en tant que paramètre de taille pour un grand nombre d'individus sur un cycle annuel. *Patella caerulea* est une espèce qui vit dans deux milieux paraliques avec des morphotypes différents associées à chaque zone. Nous avons remarqué que certains individus avaient la même longueur de coquilles mais de hauteurs différentes. De ce fait, il fallait prendre, en plus de la longueur maximale, la hauteur de la coquille en tant que paramètre de taille. Ce qui nous a obligés à prélever les patelles afin de mesurer leurs hauteurs. Sauf que l'arrachage des patelles sur une longue durée pourrait nuire à la stabilité de ses populations et fausser les résultats de l'étude démographique. De plus, les tentatives de réimplantation sont quasi-impossibles. Une fois la patelle arrachée de son habitat, elle subit un stress intense qui diminue considérablement les chances de sa survie après réimplantation. En ce qui concerne *P. ferruginea*, sa répartition est très sporadique et irrégulière. Elle se retrouve le plus souvent dans des zones difficiles d'accès rendant son étude démographique quasi-impossible à faire.

Concernant l'espèce *Cymbula safiana*, l'étude phylogénétique n'a pas pu être réalisée par manque de moyens logistiques et financiers. Les analyses moléculaires (Extraction d'ADN, PCR, Séquençage...) sont très coûteuses et nécessitent des moyens importants. Donc, nous nous sommes contentés de réaliser l'étude démographique en expliquant les facteurs influençant sa répartition.

Par ailleurs, nous n'avons utilisé que peu d'individus séquencés de *P. caerulea* pour l'étude phylogénétique, puisque cette espèce n'était pas prévue d'être étudiée au début. En revanche, nous avons utilisé une vingtaine d'individus séquencés de l'espèce *Patella rustica* (Linnaeus, 1758) dans l'étude phylogénétique, étant donné que celle-ci est très proche de *P. ferruginea* et quelle pouvait nous donner des informations intéressantes concernant la période de divergence la plus proche entre ces deux espèces.

Afin de palier au manque de données moléculaires utiles à l'étude phylogénétique et phylogéographique, nous nous sommes orientés vers d'autres techniques de morphométrie géométrique récentes moins coûteuses.

Résumé

Une étude systématique, phylogénétique, phylogéographique et démographique a été réalisée sur quelques Gastéropodes prosobranches [*Patella ferruginea* (Gmelin, 1791), *Patella caerulea* (Linnaeus, 1758) et *Cymbula safiana* (Lamarck, 1819)] de la frange côtière algérienne. Des méthodes morphométriques (Points homologues, Ellipses de Fourier...), démographiques (Structures de taille/ densité de populations) et phylogénétiques (Arbres phylogénétiques et réseaux d'haplotypes) ont été utilisées.

L'étude morphométrique nous a montré que *P. caerulea* pourrait avoir deux formes différentes associées à deux milieux paraliques : Une forme haute et courte spécifiques des milieux émergées et une forme trapue et aplatie spécifique des zones constamment immergées dans l'eau. Le même phénomène est observé chez *P. ferruginea* avec ses deux formes écotypiques : *Rouxii* (haute avec un contour de coquille circulaire) associée aux zones émergées et *Lamarckii* (aplatie avec un contour de coquille elliptique) associée aux zones constamment immergées dans l'eau. De plus, l'étude phylogénétique nous a montré que ces deux formes (*Rouxii* et *Lamarckii*) ont les mêmes caractéristiques génétiques et constituaient un même groupe monophylétique.

L'étude démographique réalisée sur *Cymbula safiana* nous a montré que cette espèce est sensible à l'anthropisation et préfère des zones côtières à fort hydrodynamisme situées dans des habitats sciaphiles. De plus, cette espèce préfère des milieux artificiels au substrat lisse et à pente raide.

Enfin, les techniques basées sur les points homologues et la transformée des ellipses de Fourier nous ont montrés que le biotope pourrait influencer fortement sur l'aspect morphologique de ces patelles. La plasticité morphologique connue des patelles pourrait jouer un rôle primordial dans l'adaptabilité aux fluctuations brutales de leur habitat. Les patelles aux coquilles ayant un contour circulaire ont un aspect haut et permettent aux individus vivant dans les zones émergées d'emmagasiner le maximum d'eau possible afin de faire face aux périodes sèches que peut rencontrer leur milieu. Par contre, les patelles aux coquilles ayant un contour ellipsoïdes ont un aspect aplati et correspondent aux individus qui sont constamment immergés dans l'eau.

Mots clef : Patelles, Morphométrie, Transformée de Fourier, Points Homologues, Phylogénie, Plasticité, Démographie, Adaptation, côtes algérienne.

Abstract

A systematic, phylogenetic, phylogeographic and demographic study was carried out on some Prosobranch Gastropods [*Patella ferruginea* (Gmelin, 1791), *Patella caerulea* (Linnaeus, 1758) and *Cymbula safiana* (Lamarck, 1819)] of the Algerian coastal fringe. Morphometric (homologous points, Fourier ellipses ...), demographic (population size/ density) and phylogenetic (phylogenetic trees and haplotype networks) methods were used.

The Morphometric study showed that *P. caerulea* could have two different forms related with two paralic environments: A high and short form specific to emerged environments and a squat and flattened form specific to areas constantly submerged in water. The same phenomenon is observed for *P. ferruginea* having two ecotypic morphs: *Rouxii* form (high with a circular shell outline) associated to emerged areas and *Lamarckii* form (flattened with an elliptic shell outline) associated to areas constantly submerged in water. In addition, the phylogenetic study shows that both morphs (*Rouxii* and *Lamarckii*) have same genetic characteristics and belong to a monophyletic group.

The demographic study carried out on *Cymbula safiana* has show that this species is sensitive to anthropization and prefers highly hydrodynamic coastal areas located in sciaphile habitats. In addition, this species prefers artificial habitat having smooth and steep substratum.

The geometric morphometric based on the homologous points and the elliptic Fourier transform showed that the biotope could strongly influence the morphological aspect of limpet shell. The morphological plasticity of limpets could play an important role in the adaptability to sudden fluctuations of their habitat. Species having a circular shell outline have a high aspect allowing individuals living in the emerged areas to store as much water as possible to cope with dry periods. However, shells with ellipsoid outline have a flattened appearance and correspond to individuals that are constantly submerged in water.

Key words: Limpet, Morphometry, Fourier Transform, Homologous Points, Phylogeny, Plasticity, Demography, Adaptation, Algerian coast.

ملخص

قد تمت دراسة تصنيف، علاقات نسب، علاقات نسب جيوغرافية و ديموغرافية على ثلاثة أنواع أصداف بطنيات الأرجل

[*Cymbula safiانا* (Lamarck, 1819), *Patella ferruginea* (Gmelin, 1791) *Patella caerulea* (Linnaeus, 1758)]

على حافة الساحل الجزائري

استعملت تقنيات مورفوقياسية (النقاط المتقابلة، حيز Fourier...)، ديموغرافية (نضام الأحجام/كثافة الأفراد) و علاقات نسب (نضم علاقية، أنماط فردانية).

الدراسة المورفوقياسية أظهرت لنا أنه ممكن ل (*P. caerulea*) أن يكون لديها شكلين متعلقين بوسطين متجاوران : شكل مرتفع و منكمش، متعلق بالأوساط الغير غارقة في المياه و شكل آخر مسطح خاص بالأوساط الغارقة في المياه. نفس الظاهرة لوحظت بالنسبة لى (*P. ferruginea*) بشكليها الإكلوجيين (*Rouxii*) (مرتفع ذو صدفة حيزها دائري الشكل) متعلق بالأوساط الغير غارقة في المياه و (*Lamarckii*) (منخفض ذو صدفة حيزها بيضوي الشكل) متعلق بالأوساط الغارقة في المياه. بالإضافة، دراسة علاقات النسب أظهرت لنا أن النوعين (*Rouxii*) و (*Lamarckii*) لهما نفس الخصوصيات الجينية و ينتميان إلى مجموعة واحدة.

الدراسة الديموغرافية أظهرت أن (*C. safiانا*) متأثرة بالوجود البشري و تفضل المناطق الساحلية المظلمة التي يتوفر فيها النشاط الموجي للمياه .

وفي النهاية، التقنيات المورفوقياسية المركزة على النقاط المتقابلة و حيز Fourier أنه يمكن على الوسط البيئي أن يؤثر على الشكل المرفلوجي للصدفة. اللدونة المرفلوجية للأصداف ممكن أن تلعب دورا مهم في تأقلمها مع التغيرات المفاجأة التي تحدث في الوسط البيئي. الأصداف ذوي حيز صدفة دائري لديها شكل مرتفع يمكنها من خزن كمية معتبرة من المياه كي تتصدى للفترات الجافة التي تحدث في الوسط البيئي. من ناحية أخرى، الأصداف ذوي حيز صدفة بيضوي لديها شكل منخفض يناسب الأفراد التي هي دائما غاطسة في المياه.

الكلمات الرئيسية: الصدفات، مورفوميقياسية، تحويل حيز، النقاط المتقابلة، علاقات النسب، اللدونة، ديموغرافيا، تأقلم، الساحل الجزائري.

Table des matières

Liste des abréviations	i
Liste des figures	iv
Liste des tableaux	xi
Introduction générale	1

Chapitre I : Revue bibliographique

Chapitre I.1 : Notions de base

1. Le concept de l'espèce	6
2. Connectivité des populations marines	7
2.1. Population et métapopulation	7
2.2. La migration en milieu marin	9
2.3. La phase larvaire : Avantages et inconvénients	13
3. La spéciation	14
3.1. Les différents modes de spéciation	14
3.2. Divergence et spéciation en mer	17
4. Evolution spatio-temporelle de la distribution des espèces	20
4.1. L'Ecogéographie	21
4.2. La phylogéographie	21
5. La phylogénie et les sciences de l'évolution	22
5.1. Rôle de la phylogénie dans les sciences de l'évolution	23
5.1.1. La phylogénie morphologique	23
5.1.2. La phylogénie génétique	24
5.1.2.1. Principe de la phylogénie génétique	24
5.1.2.2. Choix des marqueurs moléculaires	26
5.2. Les méthodes phylogénétiques	28
5.2.1. La cladistique	28
5.2.2. La phénétique	29
5.2.2.1. La méthode UPGMA « Unweighted Pair-Group Method with Arithmetic means »	29
5.2.2.2. La méthode de « Neighbor Joining » (NJ)	30
5.2.3. Les méthodes probabilistes	30
5.2.3.1. La méthode de Maximum de Vraisemblance « Maximum Likelihood » (ML)	30
5.2.3.2. La Méthode Bayésienne « Bayesian Inference » (BI)	30
5.3. La méthode phylogéographique	31
5.4. Emergence des sciences phylogénétiques et phylogéographiques	31
6. Morphométrie géométrique	33
6.1. Historique	33
6.2. But de la morphométrie géométrique	34

6.3. Principe des études de morphométries géométriques	34
6.4. Objectifs des méthodes de morphométrie géométrique	35
6.4.1. La méthode des points homologues	35
6.4.1.1. Principe de la méthode des points homologues	35
6.4.1.2. Analyse des points homologues	38
6.4.1.3. Visualisation graphique des conformations	39
6.4.2. La méthode de la transformée des ellipses de Fourier (Analyse des contours)	40
6.4.2.1. Principe de la transformée de Fourier	40
6.4.2.2. Analyse des contours (ellipses) par la transformée de Fourier	41

Chapitre I.2 : La mer Méditerranée

1. Description de la Mer Méditerranée	47
1.1. Historique	47
1.2. Courantologie en Méditerranée	49
1.3. Impact de l'âge de glace sur la mer Méditerranée	54
2. Zone d'étude	55
2. 1. Description de la zone d'étude	55
2.2. Choix des stations d'étude	56

Chapitre I.3: Les patelles en tant que modèle d'étude

1. Généralités sur les patelles	57
1.1. Taxinomie de la famille des Patellidés et les changements dans le genre <i>Patella</i>	57
1.2. Répartition géographique des espèces du genre <i>Patella</i> et <i>Cymbula</i>	60
1.3. Distinction morphologique	62
1.3.1 Morphologie des patellidés	62
1.3.1.1. La coquille	62
1.3.1.2. La tête	63
1.3.1.3. La cavité palléale	63
1.3.1.4. Le pied	64
1.3.1.5. La masse viscérale	64
1.3.2. Problème taxinomique	65
1.4. Biologie, écologie et exploitation des patelles	67
1.4.1. Biologie	67
1.4.2. Ecologie	69
1.4.2.1. Nutrition	70
1.4.2.2. Migration	70
1.4.2.3. Rôle écologique	70
1.4.3. Exploitation	71
2. Description des espèces de patelles étudiées	71
2.1. <i>Patella caerulea</i> (Linnaeus, 1758)	71
2.1.1. Clef d'identification et taxinomie	71

2.1.2. Synonymie de <i>Patella caerulea</i> (D'après Christiaens, 1973)	73
2.1.3. Ecologie	73
2.1.3.1. Biotope et répartition	73
2.1.3.2. Alimentation	73
2.1.3.3. Reproduction	74
2.1.3.4. Ectosymbiose	74
2.2. <i>Patella ferruginea</i> (Gmelin, 1791)	74
2.2.1. Clef d'identification et taxinomie	74
2.2.2. Synonymie de <i>Patella ferruginea</i> (D'après Christiaens, 1974)	77
2.2.3. Ecologie de <i>Patella ferruginea</i>	77
2.2.3.1. Biotope et répartition	77
2.2.3.2. Alimentation	78
2.2.3.3. Reproduction	78
2.2.3.4. Prédation et vie associée	79
2.2.4. Exploitation et protection	79
2. 3. <i>Cymbula safiana</i> (Lamarck, 1819)	80
2.3.1. Clé d'identification et taxinomie	80
2.3.2. Synonymie de <i>Cymbula safiana</i> (D'après Christiaens, 1974)	80
2.3.3. Ecologie de <i>Cymbyla safiana</i>	82
2.3.3.1. Biotope et répartition	82
2.3.3.2. Alimentation	82
2.3.3.3. Reproduction	83
2.3.4. Exploitation et protection	83

Chapitre II : Partie expérimentale

Chapitre II.1: Etude Phylogénétique et Phylogéographique interspécifique

1. Introduction	84
2. Matériel et méthode	84
2.1. Les stations étudiées	84
2.2. Echantillonnage	85
2.3. Étiquetage des échantillons	86
2.4. Étude taxinomique	87
2.5. Analyse des données moléculaires	87
2.5.1. Extraction de l'ADN	87
2.5.2. L'électrophorèse	88
2.5.3. L'amplification par PCR	90
2.5.4. Séquençage de l'ADNmt	92
2.6. Analyse phylogénétique et phylogéographique	93

2.6.1. Analyse phylogénétique	93
2.6.2. Analyse phylogéographique	94
3. Résultats	96
3.1. Etude phylogénétique	96
3.2. Etude phylogéographique	98
3.2.1. Haplotypes de <i>Patella ferruginea</i> (3 haplotypes)	98
3.2.2. Haplotypes de <i>Patella rustica</i> (7 haplotypes)	98
3.2.3. Haplotypes de <i>Patella caerulea</i> (3 haplotypes)	99
4. Discussion	101

Chapitre II.2: Etude morphométrique et phylogénétique de Patella caerulea (Linnaeus, 1758)

1. Introduction	104
2. Matériel et méthode	105
2.1. Les stations étudiées	105
2.2. Analyses morphométrique et statistique	106
2.3. Analyse phylogénétique et phylogéographique	108
3. Résultats	109
3.1 Analyse morphométrique et statistique	109
3.2. Analyse phylogénétique et phylogéographique	114
4. Discussion	116

Chapitre II.3: Etude de morphométrie géométrique et phylogénétique de Patella ferruginea (Gmelin, 1791)

1. Introduction	119
2. Matériel et méthodes	120
2.1. Les stations étudiées	120
2.2. Analyses morphométriques	121
2.3. Analyse phylogénétique et phylogéographique	122
2.4. Analyse des contours par la transformée de Fourier	123
3. Résultats	135
3.1. Analyses morphométriques	135
3.2. Analyse phylogénétique et phylogéographique	127
3.3. Analyse des contours par la transformée de Fourier	129
4. Discussion	131

Chapitre II.4: Etude démographique de Cymbula safiana (Lamarck, 1819)

1. Introduction	135
2. Matériel et méthode	135
2.1. Les stations étudiées	135
2.2. Etude de la densité et des structures en taille des populations	149
2.3. Analyses statistiques	137
3. Résultats	137
3.1. Répartition et habitat	137
3.2. Structure en taille des populations	140
3.3. Densité de populations	141
4. Discussion	141

Chapitre II.5: Morphométrie géométrique de quelques espèces de Patelles de la côte algérienne

1. Introduction	145
2. Matériel et méthode	146
2.1. Echantillonnage	146
2.2. Analyse morphométrique par les points homologues	147
2.3. Analyse des contours par la transformée des ellipses de Fourier	149
3. Résultats	150
3.1. Analyse morphométrique par les points homologues	150
3.2. Morphométrie par la transformée des ellipses de Fourier	153
4. Discussion	171

Conclusion générale	174
Perspectives	176
Références bibliographiques	177
Annexes	217

Liste des abréviations

ACP: Analyse en Composantes Principales.

ACV: Analyse Canonique des Variances.

ADN: Adénosine DésoxyriboNucléique.

ADNmt: ADN mitochondrial.

AFD: Analyse Factorielle Discriminante.

AMOVA: Analysis of Molecular Variance (Analyse de la Variance Moléculaire).

ANOSIM: ANalyse Of SIMilarities (Analyse des Similarités).

AOF: Almeria-Oran Front (Front Almeria-Oran).

ARNr: Acide Ribonucléique ribosomique.

AW: Atlantic Water (Eau de l'Atlantique).

BI: Bayesian Inference (Inférence Bayésienne).

BSA: Albumine Sérique Bovine.

CAH: Classification Ascendante Hiérarchique.

CIBIO: Center in Biodiversity and Genetic Resources (Centre de Biodiversité et des Ressources Génétiques).

COI: Cytochrome Oxydase I.

DA: Distance entre l'apex et l'extrémité Antérieure de la coquille.

DDL: Degré De Liberté.

ddNTP: Didésoxyribonucléotide dont les groupements 2'OH et 3'OH du ribose sont absents.

DP: Distance entre l'apex et l'extrémité Postérieure de la coquille.

EDTA: Acide Ethylène Diamine Tétracétique.

EF: Ellipse de Fourier.

EMDW: East Mediterranean Deep Water (Eau profonde de l'Est Méditerranéen).

Fct: Indice de fixation à l'intérieur d'un groupe.

F_p: Puissance de Fourier.

Fsc: Indice de fixation entre groupes.

Fst: Indice de fixation intra-population.

GIB: Indice de Glibbosité.

GM: Geometrique Mean (Moyenne Géométrique).

H: Hauteur.

Hd: Diversité Haplotypique.

HTGU: High-Throughput Genomics Unit (Unité Génomique à Haut-Debit).

IMBE: Institut Méditerranéen en Biologie et Ecologie, France.

Ind: Individu.

JC: Juke et Contor.

KA: Mille ans avant Jésus Christ.

L: Longueur maximale.

LGM: Last Glacial Maximum (Dernier maximum glaciaire).

LIW: Leventine Intermediate Water (Eaux levantines intermédiaires).

MA: Million d'année avant Jésus Christ.

MANOVA: Multivariate ANalysis Of VAriance (Analyse de Variance Multivariée).

MAW: Modified Atlantic Water, (Eau de l'Atlantique Modifiée).

MCMC: Markov Chain Monte Carlo (Chaîne Markov Monté Carlo).

MIW: Mediterranean Intermediate Water (Eaux Intermédiaires Méditerranéenne).

ML: Maximum likelihood (Maximum de vraisemblance).

MO: Mediterranean Out (Sorties de la Méditerranée).

NJ: Neighbor Joining (Lié Le Voisinage).

NPMANOVA: Non-Parametric MANOVA (MANOVA Non-Paramétrique).

Pb: Paire de bases.

PCR: Polymérase Chain Reaction (Réaction en Chaîne par Polymérase).

Ppm: Partie par million.

Psu: Practical salinity unit (unité pratique de salinité).

R: Largeur maximale.

R_g: Rang.

S₂: Amplitude semi-diurne solaire.

scnDNA: Single-copy nuclear DNA (seul copie d'ADN nucléaire).

SST: Sea Surface Temperature (Températures de surface de la mer).

Sv: Sverdrup (unité de mesure du débit des courants océaniques).

TBE: Tris Borat EDTA.

TDW: Tyrrhenian Deep Water (Eau Dense Tyrrhénienne).

TEF: Transformée Elliptique de Fourier.

TMRCA: Time for the Most Recent Commun Ancestor (temps pour l'ancêtre commun le plus proche).

UE: Unité Evolutive.

UPGMA: Unweighted Pair-Group Method with Arithmetic Means (Méthode des Groupes de Paires non pondérés avec Moyennes Arithmétiques).

UV: Ultra violet.

WIW: Winter Intermediate Water (Eau hivernale intermédiaire).

WMDW: West Modified Deep Water, (Eau profonde modifiée de l'ouest).

WoRMS: World Register of Marine Species.

À: Diversité nucléotidique.

Liste des tableaux

Tableau 1 : Systématique de <i>Patella caerulea</i> (D'après Hayward et al., 1998).	72
Tableau 2 : Systématique de <i>Patella ferruginea</i> (D'après Louisy & Maître Allain, 2000).	76
Tableau 3 : Systématique de <i>Cymbula safiana</i> (D'après le WoRMS : http://www.marinespecies.org/).	81
Tableau 4 : Coordonnées et abréviations des stations d'échantillonnage.	85
Tableau 5 : Tableau représentant le nombre d'individus des trois espèces séquencées pour chaque station d'étude. Les abréviations des stations sont indiquées dans le tableau 4 .	96
Tableau 6 : Divergence moyenne entre les groupes d'espèces de patelles séquencées.	98
Tableau 7 : Diversité génétique de trois espèces de patelles séquencées. <i>NS</i> : nombre de séquences ; <i>S</i> : nombre de site de ségrégation ; <i>h</i> : nombre d'haplotype ; <i>Hd</i> : diversité haplotypique ; <i>A</i> : diversité nucléotidique ; <i>A</i> (jc) : diversité nucléotidique avec « JC ».	99
Tableau 8 : Résultats du test de McDonald & Kreitman (1991) entre les trois espèces de patelles.	100
Tableau 9 : Abréviations et coordonnées géographiques des stations d'échantillonnage de l'espèce <i>P. caerulea</i> .	106
Tableau 10 : Moyennes des variables L, R et H pour les deux groupes G1 et G2. N : effectif.	109
Tableau 11 : Contribution de chaque variable (L, R et H) sur les trois axes de l'ACP.	111
Tableau 12 : Classification a priori et a posteriori, probabilités d'appartenance des stations d'études aux deux groupes G1 et G2 avec coordonnées et carrés des distances des stations d'étude (Voir tableau 9 pour les abréviations).	112
Tableau 13 : Position géographique des sites de prélèvement de <i>Patella ferruginea</i> et abréviations des stations étudiées.	120
Tableau 14 : Test unidimensionnel d'égalité des moyennes des ratios entre les individus de forme <i>Rouxii</i> et de forme <i>Lamarckii</i> .	126
Tableau 15 : Valeurs moyennes de densité et de taille moyenne mesurées pour <i>Cymbula safiana</i> dans chaque station prospectée. N: nombre d'individus échantillonnés.	139

Tableau 16: Position géographique et abréviations des stations de prélèvement des cinq espèces de patelles étudiées avec le nombre d'individus échantillonné de chaque espèce pour chaque station.	147
Tableau 17: Explication des points homologues choisis pour comprendre la cinétique de déformation des coquilles.	149
Tableau 18: Résultats de l'ACV/MANOVA sur les deux axes 1 et 2 réalisés par le programme « IMP » (Rohlf, 1993).	152
Tableau 19 : Test à posteriori de comparaison par paire de l'ANOSIM entre les différentes espèces de patelles étudiées pour les 9 points homologues. Les <i>P</i> -value sont mentionnées avec « correction de Bonferroni ».	153
Tableau 20 : Test à posteriori de comparaison par paire entre les différentes espèces de patelles étudiées pour les 3 premières harmoniques. Les <i>P</i> -value sont mentionnées avec « correction de bonferroni ».	155
Tableau 21 : Test à posteriori de Tukey pour la comparaison par paire entre les moyennes du paramètre H/L de chaque groupe. Les valeurs de F de Welch (en bleu) et les <i>P</i> -value (en rouge) sont mentionnées pour chaque paire de comparaison.	155

Liste des figures

- Figure 1 :** Représentation des « domaines d'échelle » correspondant à des champs particulier de la biologie (D'après **Blondel, 1995**). 2
- Figure 2:** Représentation schématique des différents types de métapopulation définis par **Harrison & Hastings (1996)** d'après la définition du modèle initial de **Levins (1969)** (a) ; (b) le modèle 'continent-îles' ou 'source-puits' ; (c) le modèle 'population fragmentée' ; (d) le modèle des 'populations fragmentées en déséquilibre' ; (e) un modèle intermédiaire. 8
- Figure 3 :** Schéma d'un cycle de vie benthopélagique : la rétention des larves assure la pérennité des populations locales tandis que la dispersion assure la connectivité entre populations éloignées. Les larves peuvent être également recrutées dans un habitat défavorable et disparaître (D'après **Thorson, 1950**). 9
- Figure 4 :** La migration tidale et le transport sélectif par la marée (D'après **Lagadeuc, 1992**). 10
- Figure 5 :** La migration ontogénique et la circulation estuarienne en double couche (D'après **Lagadeuc, 1992**). 11
- Figure 6 :** Relation entre la durée de phase larvaire et la dispersion moyenne estimée sur la base des distances génétiques, pour 32 espèces marines dont 12 Gastéropodes (D'après **Siegel et al., 2003**). 12
- Figure 7 :** Illustration de la spéciation allopatrique et sympatrique chez la littorine (D'après **Johannesson, 2003**). 16
- Figure 8:** Caractères homologues et caractères analogues dans un arbre phylogénétique. 1-5, différents taxons ; A-D, caractères évolutifs ancestraux ; e1 et e2, événement évolutives indépendants (*In* **VALLI, 2007**). 24
- Figure 9:** Arbre spécifique contre arbre génétique. (a) Cas où l'ancêtre commun ne possède que deux allèles. (b) et (c) Cas où l'ancêtre commun possède déjà les trois allèles. Dans le cas (c), l'arbre génétique ne correspond pas à l'arbre spécifique (D'après **Pamilo & Nei, 1988**). 26
- Figure 10.** Composantes du génome mitochondrial de *Cepaea nemoralis* (Gasteropoda : Pulmonata) (*in* **Boore, 1999**). 26
- Figure 11 :** Exemple de réseau d'haplotypes. Chaque cercle correspond à 1 haplotype ; la taille du cercle est proportionnelle à la fréquence de l'haplotype dans le jeu de données. La longueur des segments entre chaque haplotype est proportionnelle au nombre de mutations qui les sépare (pas mutationnels). Le carré rouge symbolise un haplotype non détecté durant l'étude mais nécessaire à la construction du réseau (haplotypes manquants ou perdus par dérive au cours de l'évolution) (**Muths, 2006**). 31

- Figure 12 :** Visualisation du concept de la taille centroïde calculée à partir des trois points repères d'un triangle équilatéral. Les distances entre le centre de gravité du triangle (X_c , Y_c) et les points repères 1 à 3 figurées par des flèches de couleurs sont les distances utilisées pour calculer la taille centroïde selon la formule décrite sous le triangle (Cucchi *et al.*, 2015). 36
- Figure 13:** Description de la géométrie d'une mandibule de Musaraigne (Soricidae : Crocidurinae) avec 11 points repères en 2 dimensions. **A.** Position des points repères. **B.** Description par les distances (66). **C.** Description par les coordonnées des points-repères (22). 37
- Figure 14:** Les trois étapes de la superposition Procrustes : a, centrage sur une origine commune (centroïde) ; b, normalisation par la taille centroïde ; c, orientation pour minimiser la somme des carrés des écarts entre les points repères homologues (Cucchi *et al.*, 2015). 38
- Figure 15:** Grille de déformation de D'Arcy Thompson's (1917) montrant les changements de conformation entre le Diodon (A) et le poisson lune Mola (B). 39
- Figure 16:** A, Principe de la Transformée de Fourier ; B, Le contour externe de la vue occlusale d'un molaire bunodonte (ici première molaire inférieure de muriné) génère deux fonctions périodiques d'après l'abscisse curviligne (S) selon X et Y. 42
- Figure 17 :** Image d'une feuille de velours avant normalisation de son contour. 43
- Figure 18:** Création d'une chaîne de code à partir d'une image fractionnée. A, Image fractionnée binarisée ; B, chaîne de code (à huit situations) commençant depuis le point noir à gauche. 44
- Figure 19:** Approximation de la forme d'une feuille de velours par des ellipses de Fourier (EF) (en rouge). a, image d'origine ; b, premiers harmoniques de l'EF ; c, quatrièmes harmoniques de l'EF ; d, huitièmes harmoniques de l'EF ; e, seizième harmoniques de l'EF ; f, trentième harmoniques de l'EF. 45
- Figure 20:** Corps physique après normalisation finale de son contour. 46
- Figure 21.** Carte montrant la topographie et les subdivisions de la mer Méditerranée (D'après Tomczak & Godfrey, 2003). 48
- Figure 22.** Circulation des principales masses d'eau dans la Méditerranée occidentale ; **A**, parcours plus ou moins étudié ; **B**, échelle moyenne des courants tout au long de l'année ; **C**, échelle moyenne des courants pendant l'hiver ; **D**, courant induit par le vent ; **E**, le front nord Baléares. (Millot, 1999). 50
- Figure 23.** **A-** La circulation des eaux de surface dans la mer Méditerranée, avec un détail du Front de l'Almeria-Oran. Les zones en orange indiquent les zones intermédiaires et la formation des eaux profondes. **B-** Coupe longitudinale montrant la circulation des masses d'eaux dans la mer Méditerranée pendant l'hiver. Les Iso-lignes indiquent les valeurs de salinité en p.s.u. et les flèches indiquent le sens de circulation d'eau dans la mer Méditerranée (D'après Rohling *et al.*, 2009). 52

- Figure 24.** Photo montrant la zone médiolittorale (flèches) ou est effectué l'échantillonnage (Photo prise en Mai 2010 dans la station de Cap Ivi). 55
- Figure 25 :** Représentation des quatre genres de la famille des Patellidés par des espèces type. A, *Patella rustica* (Linnaeus, 1758) représentant le genre *Patella* ; B, *Scutellastra tabularis* (Krauss, 1848) représentant le genre *Scutellastra* ; C, *Heliccion pruinosus* (Krauss, 1848) représentant le genre *Heliccion* ; D, *Cymbula compressa* (Linnaeus, 1758) représentant le genre *Cymbula*. (Photos prises du WoRMS « World Register of Marine Species »: <http://www.marinespecies.org/>). 57
- Figure 26.** Arbre phylogénétique des espèces de la super-famille des Patelloïdés établi par la méthode de maximum de parcimonie. Les marqueurs 12S et 16S sont combinées avec des valeurs bootstrap (100 répliques au dessus des branches) et des valeurs de bootstrap (1000 répétitions en dessous des branches) correspondant à une analyse neighbour-joining. C- *Cymbula*; Cl- *Cellana*; H- *Helcion*; N- *Nacella*; P- *Patella*; Pd- *Patelloïda*; S- *Scutellastra*; T *Tectura* (D'après **Koufopanou et al., 1999**). Le cadre en rouge représente la famille des Patellidés selon la classification actuelle. 58
- Figure 27 :** Morphologie externe des 4 espèces du genre *Patella* présentes en Méditerranée. A, *P. rustica*; B, *P. caerulea* ; C, *P. ferruginea* ; D, *P. ulyssiponensis*. (Photos prises du WoRMS « World Register of Marine Species »: <http://www.marinespecies.org/>). 59
- Figure 28 :** Morphologie externe de l'espèce du genre *Cymbula* présente en Méditerranée *Cymbula safiana*. (Photo prise du WoRMS « World Register of Marine Species »: <http://www.marinespecies.org/>). 60
- Figure 29 :** Aires de répartition géographique (en rouge) des espèces du genre *Patella* reconnues par **Ridgway et al. (1998)** (D'après **Christiaens, 1973**). (L'échelle indiquée pour la carte de répartition de *P. rustica* est la même pour toutes les autres espèces). 61
- Figure 30:** Aires de distributions géographiques des patelles du genre *Cymbula*. Les aires de distribution de chaque espèce sont obtenues des travaux de : 1) **Powell (1973)** (*C. compressa*, *C. miniata*, *C. sanguinans* et *C. depsta*); 2) **Christiaens (1973)**, **Frenkiel & Moueza (1982)** et **Boukhicha et al. (2014)** (*C. safiana*); 3) **Powell (1973)** et **Whittington-Jones (1997)** (*C. oculus*) ; 4) **Bustamante et al. (1995)** (*C. granatina*) ; 5) **Koufopanou et al. (1999)** (*C. canescens* et *C. adansonii*) (D'après **Espinosa & Rivera-Ingraham, 2017** modifiée). 62
- Figure 31: A,** Morphologie externe d'une coquille de patelle (1, face dorsale ; 2, face latérale) (*In Larousse, 2009*) ; **B,** Anatomie externe d'une patelle (face ventrale) (D'après **Le Quesne et al., 2006**). 63
- Figure 32:** Anatomie interne d'une patelle (face dorsale sans la coquille). (D'après **Le Roux, 2006** : <http://berniques.pagesperso-orange.fr/library/anato.htm>). 64
- Figure 33 :** Détail de la partie antérieure de la masse viscérale (D'après **Le Roux, 2006** : <http://berniques.pagesperso orange.fr/library/anato.htm>). 65

Figure 34. Ruban radulaire de <i>Patella vulgata</i> ; A, positionnement du ruban radulaire dans la masse viscérale de la patelle (face dorsale sans la coquille) ; B, positionnement du ruban radulaire sans la masse viscérale de la patelle ; C, forme complète du ruban radulaire après extirpation du corps de la patelle ; détail des dents radulaires. 1, Ruban radulaire ; 2, tentacule ; 3, dessus de la cavité buccale ; 4, Aile transparente de la radula ; 5, Glande fabriquant la radula ; 6, dents radulaires. (D'après Breton, 2014 modifié).	66
Figure 35: Larve véligère de la patelle <i>Shinkailepas myojinensis</i> . C, coquille; P, pied ; Œ, œil ; LV, lobe vélaire. (D'après Takuya et al., 2017).	69
Figure 36 : Morphologie externe de l'espèce <i>Patella caerulea</i> (Linnaeus, 1758) ; A : vue dorsale, B : vue latérale, C : vue ventrale. (Photo prise par Azzi, 2015).	72
Figure 37: Morphologie externe d'une coquille de <i>Patella ferruginea</i> . A, face dorsale ; B, face ventrale. (Photo prise du WoRMS « World Register of Marine Species »: http://www.marinespecies.org/).	75
Figure 38: Morphologie externe des deux formes de <i>Patella ferruginea</i> . A, B, vue dorsale et de profile de la forme <i>Rouxii</i> (respectivement) ; C, D, vue dorsale et de profile de la forme <i>Lamarckii</i> (respectivement). (D'après Payraudeau, 1826 modifié).	76
Figure 39: Morphologie externe de la coquille de <i>Patella safiana</i> . A, face dorsale ; B, face ventrale. (Photo prise du WoRMS « World Register of Marine Species »: http://www.marinespecies.org/).	80
Figure 40: Carte géographique montrant les stations d'échantillonnage des espèces de patelles étudiées tout le long de la côte algérienne. Les abréviations et les stations de prélèvement sont mentionnées sur le Tableau 10 . I , stations de prélèvement de <i>P. rustica</i> ; II , stations de prélèvement de <i>P. ferruginea</i> ; III , stations où <i>Patella caerulea</i> .	85
Figure 41 : Collecte des patelles à l'aide d'un couteau. (Photos prises à la station de Stidia en 2017).	86
Figure 42 : Remplissage des puits du gel d'agarose par la solution d'ADN et du colorant de charge.	88
Figure 43 : Electrophorèse sous tension : Migration des échantillons d'ADN.	89
Figure 44 : Migration et lecture du gel d'agarose. A : Migration du gel d'agarose ; B : Transilluminateur (appareil à UV) ; C : Photo du gel obtenue par le programme « Quantity one » ; C1 : test négatif ne contenant pas d'ADN ; C2 : bande correspondant à notre travail ; C3 : Marqueur de taille d'ADN: échelle contenant toute les bandes correspondant à chaque marqueur moléculaire (ex : le marqueur COI possède une bande correspondant à 700 pb) (Présent travail).	90
Figure 45 : Schéma du déroulement de la PCR : Premier cycle (D'après Griffiths et al., 1996).	91

Figure 46. Photo montrant le thermocycleur de marque « Biometra » utilisé au laboratoire du « CIBIO ».	92
Figure 47 : Portion du chromatogramme d'une séquence d'ADN établie par le programme « Finch Tv 1.4 » (Présent travail). (Pour le détail du chromatogramme de la séquence d'ADN, se référer à l'annexe B).	93
Figure 48: Arbre phylogénétique des espèces de patelles séquencées obtenu par la méthode « ML » avec un nombre de répliques bootstrap de 100.	97
Figure 49. Réseaux d'haplotypes représentant les relations minimales entre les différents haplotypes des trois espèces de patelles étudiées. En bleu : <i>P. caerulea</i> ; en vert : <i>P. rustica</i> ; en orange : <i>P. ferruginea</i> (pour les abréviations, voir tableau 4). A , sites polymorphiques entre <i>P. rustica</i> et <i>P. ferruginea</i> ; B , sites polymorphes entre <i>P. ferruginea</i> et <i>P. caerulea</i> .	101
Figure 50: Stations de prélèvement de l'espèce <i>P. caerulea</i> , les points rouges représentent les stations d'échantillonnage. (Google Earth, modifiée). Voir le tableau 9 pour les abréviations.	105
Figure 51: Mensurations effectuées sur l'espèce <i>P. caerulea</i> . Individu de la station de Bejaïa (Présent travail).	107
Figure 52: Régression linéaire entre les paramètres L, R et H. N : effectif de tous les individus de <i>P. caerulea</i> échantillonnés et mesurés.	109
Figure 53: Analyses multivariées [A: Analyse en Composantes Principales (ACP), B: Analyse Factorielle Discriminante (AFD)] établis sur tous les individus de <i>P. caerulea</i> utilisant les moyennes des paramètres [(L, R et H) for the PCA et (L, R, H, L/R, L/H et R/H) pour l'AFD]. I , individus du groupe G1 ; II , individus du groupe G2 (Voir Tableau 4 pour les abréviations) ; I , centroïdes de chaque groupe (G1 et G2) ; I , projection des paramètres (L, W et H) sur les deux axes (F1 et F2) de l'ACP.	110
Figure 54: Régression linéaire entre les paramètres considérés (L-MG, R-MG, H-MG et GIB-MG) de tous les individus de <i>P. caerulea</i> mesurés en millimètre. I , représentent les individus du groupe G1 ; II , représentent les individus du groupe G2.	113
Figure 55: Arbre phylogénétique établi par la méthode du maximum de vraisemblance (ML) avec 500 répliques bootstrap. I : représente les individus du groupe G1, II : représente les individus du groupe G2.	114
Figure 56: Réseau d'haplotypes représentant les relations minimales entre les différents haplotypes de l'espèce <i>P. caerulea</i> .	115
Figure 57 : Stations de prélèvement de <i>P. ferruginea</i> (Voiie le Tableau 13 pour les abréviations).	120
Figure 58 : Mensuration établies sur les coquilles des espèces de <i>P. ferruginea</i> . L, longueur ; R, largeur ; H, hauteur ; DA, distance entre le sommet et l'extrémité antérieur ; DP, distance entre le sommet et l'extrémité postérieur. A, forme	122

Rouxii (individu du Cap Ivi) ; B, Forme *Lamarckii* (individu de Stidia).

Figure 59: Capture des contours des coquilles des individus de *Patella ferruginea* considérée dans notre étude. A, positionnement des coquilles en face ventrale pour le scan ; B, représentation des contours scannés après fractionnement et bancarisation réalisée par le programme « SHAPE v1.3 » (Iwate & Kuai, 2002). 1, échelle de forme 3 cm x 1 cm utilisée comme repère de taille. 123

Figure 60: Analyse en composantes principales. En bleu, la projection des variables ; en noir la projection des individus de forme *Lamarckii* ; en rouge, la projection des individus de forme *Rouxii*. 125

Figure 61: Dendrogramme établi par la CAH montrant la divergence morphométrique entre les individus de forme *Rouxii* et ceux de la forme *Lamarckii*. 127

Figure 62: Arbre phylogénétique établi par la méthode du maximum de vraisemblance (ML) avec 500 répliques bootstrap. : représente les individus de forme *Rouxii*, : représente les individus de forme *Lamarckii*. 128

Figure 63: Réseau d'haplotypes représentant les relations minimales entre les différents haplotypes de l'espèce *P. ferruginea*. 129

Figure 64: ACP des contours des coquilles de tous les individus de *P. ferruginea* échantillonnées projetée sur les deux axes PC1 et PC2. $\ddot{\text{I}}$, individus de forme *Lamarckii* ; $\dot{\text{I}}$, individus de forme *Rouxii*. 130

Figure 65: Régression linéaire entre l'axe PC1 et le rapport H/L des individus de *P. ferruginea*, $n = 43$ ($r = 0.74$; $P < 0.05$). 131

Figure 66: Régression linéaire entre l'axe PC1 et le rapport DA/DP des individus de *P. ferruginea*, $n = 43$ ($r = 0.45$; $P < 0.05$). 131

Figure 67: Régression linéaire entre l'axe PC1 et la moyenne géométrique MG des individus de *P. ferruginea*, $n = 43$ ($r = 0.88$; $P < 0.05$). 131

Figure 68 : Position géographique des stations prospectées de *Cymbula safiana* sur la côte algérienne. 1, Beni Saf ; 2, Stidia ; 3, Port de Salamandre ; 4, Kharouba ; 5, Cap Ivi ; 6, Bérard ; 7, Aïn Taya ; 8, Figuier Plage ; 9, Tigzirt ; 10, Azzefoun ; 11, Béjaïa ; 12, Ziam Mansouriah ; 13, Rocher noir ; 14, Collo. 136

Figure 69: Positionnement du transect et du quadra sur la partie émergée du médiolittorale pour estimer les densités et les structures en taille des peuplements de *C. safiana* (Photos prises en 2016 au niveau de la station de Stidia). A, Etablissement du transect ; B, Quadra de 50 cm x 50 cm déposé. 136

Figure 70: Morphologie externe de *Cymbula safiana* de la côte Algérienne (individu de la station de Collo : (A) vue dorsal, (B) vue ventral et (C) vue de profil. 1, côtes rayonnantes alternées ; 2, callosité jaunâtre ; 3, bords de la coquille crénelés ; 4, face interne blanchâtre ; 5, podia de couleur noir marquée ; 6, sommet fortement décalé vers l'avant de la coquille ; 7, hauteur de coquille faible. (I) détail de 1 et (II) détail de 3. Photo prise par BOUZAZA (2016). 138

Figure 71: Distribution des fréquences de taille des populations de <i>Cymbula safiana</i> échantillonnées dans les stations étudiées (les tailles d'échantillons de chaque station sont signalées dans le Tableau 15).	140
Figure 72: Longueur totale moyenne de <i>Cymbula safiana</i> pour chaque station d'échantillonnage.	141
Figure 73: Densités moyennes de <i>C. safiana</i> pour chaque station d'échantillonnage.	141
Figure 74: Stations de prélèvement des trois espèces de patelles (<i>P. caerulea</i> , <i>P. ferruginea</i> et <i>C. safiana</i>) de la côte algérienne (voir le tableau 16 pour les abréviations).	146
Figure 75: Photographie d'une coquille de <i>Cymbula safiana</i> en face dorsale à l'aide d'un appareil « Samsung Galaxy Trend II » et d'un trépied.	147
Figure 76: Préparation d'une coquille de <i>C. safiana</i> (vue dorsale) pour y réaliser des points homologues. A, avant l'établissement des points ; B, après établissement des points.	148
Figure 77: Numérotation des points repères (homologues) d'une coquille <i>C. safiana</i> de Collo (L'explication de chaque point repère est mentionnée dans le tableau 16).	148
Figure 78: Représentation des 9 points homologues sur les trois espèces de patelles.	150
Figure 79: Superposition des points homologues des trois espèces de patelles étudiés réalisé par le programme « PAST v 1.93 » (Hammer et al., 2001). İ , <i>Cymbula safiana</i> ; ı , <i>Patella ferruginea</i> ; + , <i>Patella caerulea</i> .	151
Figure 80: Analyse Canonique des Variances basée sur les 9 points homologues réalisé par « PAST v 1.93 » (Hammer et al. 2001) pour 100% de l'information projeté par les deux axes. İ , <i>Cymbula safiana</i> ; ı , <i>Patella ferruginea</i> ; + , <i>Patella caerulea</i> .	151
Figure 81: ACP des contours des coquilles de tous les individus de patelles étudiées représentant 71.30% de l'information projetée sur les deux axes les plus représentatifs PC1 et PC2 réalisée par les programmes « Shape v 1.3 » et « PAST v 1.93 » combinés. İ , <i>Cymbula safiana</i> ; ı , <i>Patella ferruginea</i> (forme <i>Lamarckii</i>) ; × , <i>Patella ferruginea</i> (forme <i>Rouxii</i>) ; + , <i>Patella caerulea</i> .	154
Figure 82: Régression linéaire entre l'axe PC1 et le rapport H/L de tous les groupes de patelles étudiées réalisée par les programmes « Shape v 1.3 » et « PAST v 1.93 » combinés. N=84 ($r = 0.67$; $P < 0.001$). İ , <i>Cymbula safiana</i> ; ı , <i>Patella ferruginea</i> (forme <i>Lamarckii</i>) ; × , <i>Patella ferruginea</i> (forme <i>Rouxii</i>) ; + , <i>Patella caerulea</i> .	156

Introduction

Introduction générale

Les populations naturelles montrent vis-à-vis du milieu dans lequel elles vivent de nombreuses adaptations morphologiques. On désigne sous le nom d'*histoire naturelle* (ou *life history*) un ensemble de caractéristiques ou *traits de vie*. Les traits de vie ou traits écologiques d'une espèce ou d'une communauté d'espèce sont des descripteurs biologiques et comportementaux quantitatifs (croissance, mode/rythme/stratégie de reproduction et alimentation) qui sont modifiés par la sélection naturelle (**Bazzaz et al., 1987**).

De part leur vaste répartition dans le monde et leur importance biologique et écologique, les mollusques marins, entre autres les gastéropodes marins, ont depuis toujours suscité l'intérêt des scientifiques. Ils sont présents dans tous les habitats marins et sont indispensables au maintien des réseaux trophiques, du fait qu'ils sont situés à plusieurs niveaux de la chaîne alimentaire, ce qui accroît davantage leur rôle déterminant dans le fonctionnement des écosystèmes marins (**Hakenkamp & Morin, 2002**). Les patelles, appelées communément « Chapeaux chinois » ou « Arapèdes », sont des Gastéropodes Prosobranches très communs des côtes méditerranéennes et algériennes en particulier. La distinction systématique entre toutes les espèces de patelles est principalement basée sur la morphologie de leur coquille. Mais les différents changements évolutifs et la grande plasticité morphologique de leurs individus conduit à une profusion considérable d'espèces et sous-espèces et de désaccord entre les auteurs concernant leur diversité morphologique et leur répartition géographique (**Fischer-Piette & Gaillard, 1959**). C'est ce qui nous a poussés à nous intéresser à leurs relations de parenté par des techniques phylogénétiques et leur évolution à travers le temps et l'espace par des techniques phylogéographiques en essayant d'expliquer les divergences génétiques par différents phénomènes de spéciation (**Blondel, 1995**).

Traditionnellement, les études qui s'intéressent aux processus et mécanismes responsables de l'évolution, de la diversification et de la spéciation sont réalisés sur des organismes terrestres. Par contre, il y a beaucoup moins d'informations sur les espèces qui vivent dans les écosystèmes marins alors que ces derniers couvrent la majeure partie de la surface de la planète.

Les organismes marins défient les modèles évolutifs et de spéciation les plus courants, car ils vivent dans un environnement qui est, en apparence, dépourvu de barrières à la dispersion, et ont souvent de grands effectifs de populations et des capacités de dispersion bien développées.

Les observations biologiques ne sont qu'une image figée d'un ensemble de processus, qui agissent et qui ont agi à différentes échelles de temps et d'espace. Les processus biologiques

peuvent être étudiés en fonction de trois échelles, celle de l'espace, celle du temps et celle du changement (Fig. 1).

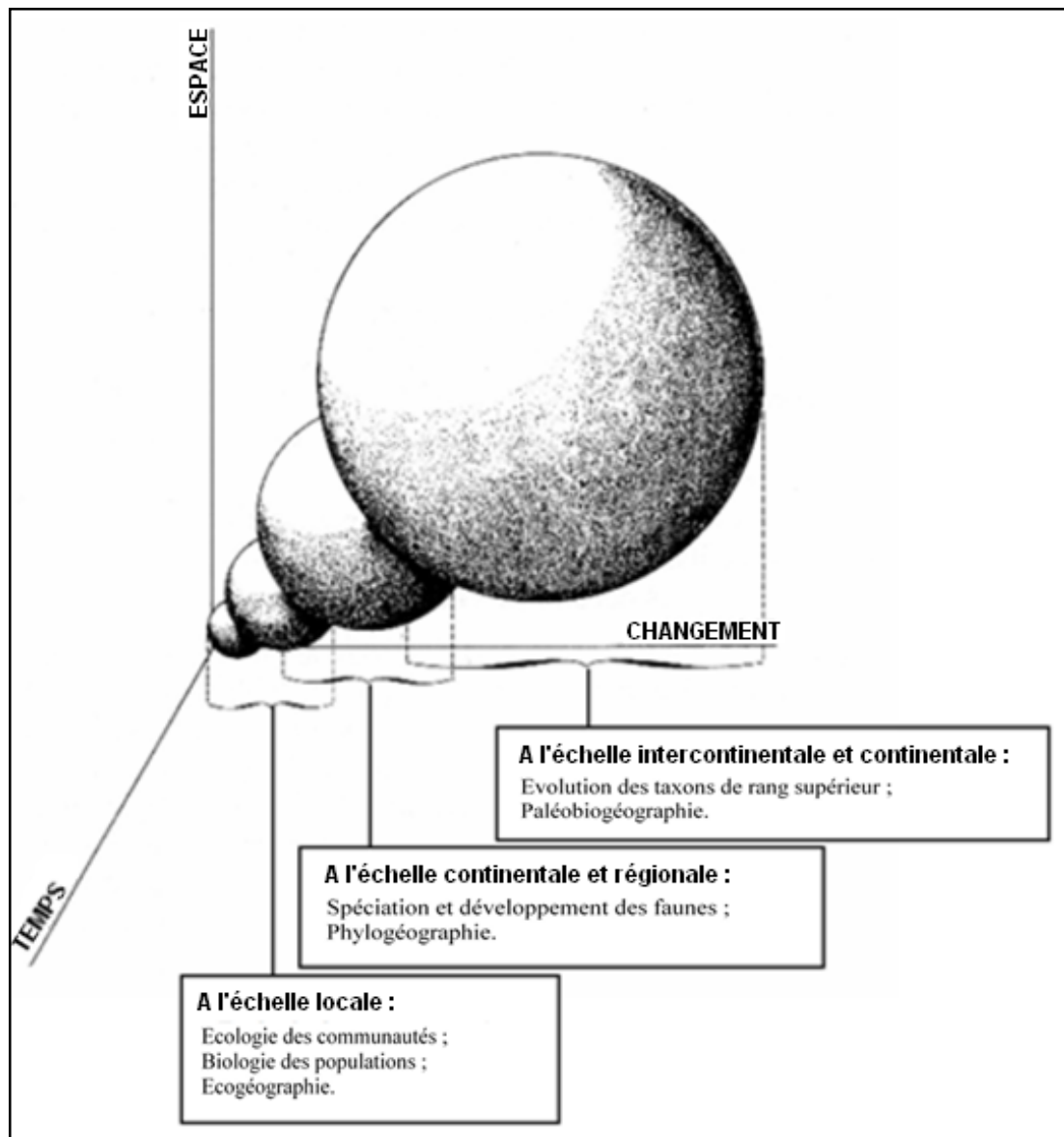


Figure 1 : Représentation des « domaines d'échelle » correspondant à des champs particuliers de la biologie (D'après **Blondel, 1995**).

S'intéresser à la biologie des populations d'une espèce, c'est donc essayer de comprendre en partie comment ces populations interagissent à l'heure actuelle, mais aussi comment elles se sont mises en place et donc tenter d'appréhender l'histoire naturelle de l'espèce dans son ensemble (**Muths, 2006**). La sélection naturelle est un point essentiel de cette théorie, qui pourrait influencer les traits de vie de façon à optimiser le succès reproducteur des espèces. Dans beaucoup de cas, il existe des phénomènes de *compensation* (ou *trade-off*) lorsque l'augmentation d'une caractéristique implique la baisse d'une autre (**Lack et al., 1973**). De ce fait, l'étude de l'évolution des traits d'histoire naturelle en fonction des conditions de vie marque un retour à l'étude de la biologie des

espèces et à la recherche de leurs adaptations (**Stearns, 1992**), deux sujets qui avaient été longtemps négligés. Ces études ont trouvé leur apogée avec l'arrivée de la biologie moléculaire (Extraction d'ADN, PCR et Séquençage) dans les sciences évolutives (**Myriam, 2001**), sans oublier la bioinformatique, qui a fait exploser ces sciences en les rendant beaucoup plus pratique.

Plusieurs chercheurs se sont penchés sur la question du taux d'évolution par spéciation. Nous citerons quelques exemples basés sur la phylogénie et la phylogéographie. **Bermingham & Lessios (1993)**, qui avaient travaillé sur la dispersion des échinodermes à grande échelle, ont donné une idée sur le taux d'évolution des échinodermes en estimant que 2% du taux de divergence entre deux taxons pourrait dater de 1 million d'années. **Hellberg & Vacquier (1999)** sur leurs travaux concernant les séquences de la lysine chez les gastéropodes ont donné un taux d'évolution compris entre 0.6 et 1.2% par million d'années. **Muths (2006)** avait prouvé dans son étude sur quelques Ophiures de l'Est Atlantique que dans une même espèce, il y avait deux lignées différentes génétiquement autrefois classées comme même espèces. **Sa Pinto et al. (2008)** dans son étude sur la connectivité des patelles vivant en Macaronésie (Atlantique) avait trouvé que la plasticité morphologique des coquilles de patelles était essentiellement due à plusieurs types de spéciation et qu'il y a une relation entre l'hydrodynamisme et le flux génétique. En se basant sur une approche phylogénétique, **Gagnon et al. (2015)** avaient montré l'existence d'une nouvelle espèce de bivalve appartenant au genre *Acesta* (*Acesta cryptadelphe*) que les critères morphologiques étaient incapables de la différencier d'autres espèces du même genre. Les exemples sont nombreux, pour ne citer que ceux-là. Ce qui montre que les études phylogénétiques et phylogéographiques sont en plein essor à travers le monde.

En Algérie, les études portant sur la phylogénie et la phylogéographie dans le milieu marin sont rare voire anecdotiques. Jusqu'à ce jour, nous signalons : 1) l'étude préliminaire de **Mezali (2007)** sur la phylogénie de *Patella ferruginea* (Gmelin, 1791); 2) l'étude détaillée de **Mezali (2008)** sur la phylogénie des holothuries aspidochiotes de la côte algérienne et 3) ceux de **Bouzaza & Mezali (2011)** consacrées à la contribution phylogénétique de quelques invertébrés benthiques de la côte algérienne ; 4) l'étude de **Bouzaza (2012)** consacrée à la phylogénie et phylogéographie de *Patella ferruginea* (Gmelin, 1791) et *Patella rustica* (Linnaeus, 1758).

Les études portant sur la phylogénie et la phylogéographie sont, donc, importantes puisqu'elles nous permettent de mieux comprendre les relations de parentés et de divergences entre les espèces et les facteurs environnementaux, qui ont conduit à l'apparition d'espèces ou de nouvelles lignées.

Un taxon idéal pour étudier les processus de spéciation et de diversification des espèces marines de la mer Méditerranée devrait :

- i) Etre endémique de cette région, pour éviter les effets confondants la migration et la spéciation ;
- ii) Etre généralisé, non seulement dans les rivages continentaux (La côte algérienne), mais, aussi, dans les îles (L'île d'Alboran, le Rocher noir etc...) ;
- iii) Avoir une fécondation externe et un stade larvaire pélagique ;
- iv) Etre abondants et visible pour permettre un prélèvement facile pour les études phylogénétiques et les études de génétique des populations.

Les patelles correspondent parfaitement aux critères du taxon idéal cités ci-dessus, de ce fait nous les avons choisies dans notre étude. En raison de leur abondance et de leur accessibilité, les patelles ont longtemps été utilisées comme espèce modèle pour étudier la biologie du développement (**Wilson, 1904 ; Smith, 1935 ; Dodd, 1955 ; Damen *et al.*, 1994 ; Klerkx *et al.*, 2001 ; Lespinet *et al.*, 2002**), et de tester des hypothèses écologiques et démographiques. De plus, beaucoup d'études antérieures ont été faites sur ces espèces, ce qui nous permettra de bien comparer nos résultats.

Cependant, une bonne connaissance taxinomique des espèces étudiées, une bonne maîtrise de la leur répartition démographique ainsi qu'une bonne connaissance des techniques morphométriques peuvent nous aider à aller au-delà des limites des études phylogénétiques, puisqu'elles nous permettent de comprendre quels sont les facteurs environnementaux pouvant influencer directement leur comportement (**Neige *et al.*, 1997**). Par ailleurs, les études basées sur les nouvelles techniques de morphométrie géométrique des différentes espèces ont donné un nouveau souffle aux sciences écologiques procurant des explications plus pertinentes concernant l'influence des pressions environnementales sur l'aspect morphologique des différentes communautés (**Reisser *et al.* 2012 ; Gagnon *et al.* 2015 ; Mangit *et al.* 2018**). Dans certains cas, ces techniques peuvent être moins coûteuses et aussi pertinentes que les techniques phylogénétiques mentionnées plus haut.

C'est dans ce contexte que s'inscrit les objectifs de cette thèse, où on se propose d'étudier les relations de parentés entre quelques espèces de gastéropodes prosobranches (les patelles) de la frange côtière algérienne et de comprendre les causes de leurs divergences et les paramètres environnementaux pouvant influencer leur comportement et leur morphologie.

Dans le présent travail nous nous sommes intéressés à trois espèces de patelles : *Patella ferruginea* (Gmelin, 1791), *Patella caerulea* (Linnaeus, 1758) et *Cymbula safiana* (Lamarck, 1819) vivant sur la frange côtière algérienne. Préalablement, notre étude n'allait être consacrée qu'à *Patella*

ferruginea et *Cymbula safiana* afin de comprendre leur comportement écologique vis-à-vis de leur habitat, puisque peu d'études leur ont été dédiées en Algérie malgré leur importante valeur écologique. Ces deux espèces sont protégées par la convention de Barcelone (Annexe II, 1993) et celle de Berne (Annexe II, 1995) empêchant leur collecte abusive. Ce qui a rendu plus difficile les études morphométriques sur de *P. ferruginea*. De ce fait, *Patella caerulea* qui n'est protégée par aucun traité, plus abondante que *P. ferruginea* et vivant dans le même milieu, a été choisie pour réaliser une étude morphométriques sur un grand nombre d'individus. Les conclusions de l'étude portée sur *P. caerulea* serviront de base référentielle aux résultats de l'étude morphométrique portée sur *Patella ferruginea* qui est moins abondante, plus fragile et protégée par plusieurs traités protégeant son statut.

Notre étude comprend donc cinq parties :

- Dans la première partie, nous traiterons l'aspect phylogénétique et phylogéographique de trois espèces du genre *Patella* : *Patella ferruginea*, *Patella caerulea* et *Patella rustica* afin d'estimer leur degré de connectivité et leurs relations de parenté ainsi que les causes de leurs divergences ;
- Dans la deuxième partie, nous traiterons l'aspect morphométrique et phylogénétique de *Patella caerulea* pour comprendre quels sont les paramètres environnementaux pouvant affecter l'aspect morphologique de cette espèce ;
- Dans la troisième partie, nous traiterons l'aspect morphométrique et phylogénétique de *Patella ferruginea* en s'appuyant sur une étude morpho-géométrique afin de mieux comprendre le statut taxinomiques sur cette espèce et quels sont les facteurs environnementaux qui ont suscité la présence de ses deux formes *Rouxii* et *Lamarckii* ;
- Dans la quatrième partie, nous traiterons l'aspect démographique de *Cymbula safiana* (Lamarck, 1819) afin de comprendre les facteurs limitant son aire de distribution ;
- Enfin dans la cinquième partie, nous allons expérimenter des nouvelles techniques de classification basées sur la morphologie géométrique appliquées à *Patella ferruginea*, *Patella caerulea* et *Cymbula safiana* afin de comprendre leurs variations morphométriques interspécifiques et leur relation avec leur biotope.

Chapitre I :

Revue bibliographique

Chapitre I.1 :

Notions de base

1. Le concept de l'espèce

L'espèce, unité systématique de base, a été définie par **Mayr (1942)** comme « un groupe de populations naturelles réellement ou potentiellement interfécondes, isolé de tout autre groupement analogue ». Ce concept biologique considère les variations au sein de l'espèce, et, en ce sens, il se distingue du concept typologique (ou **phénétique**¹) qui ne reconnaît que le « type ». C'est-à-dire les caractères morphologiques de l'individu qui ont été utilisés pour décrire le taxon. Ces deux concepts ne sont pas antinomiques ; ils correspondent juste à des approches différentes de l'analyse de l'espèce.

Le critère d'**isolement reproductif**² a, cependant, parfois été jugé trop restrictif ; c'est pourquoi, **Templeton (1989)** a proposé de nuancer les critères classiques en définissant l'espèce comme "un groupe d'organismes ou de populations, qui malgré d'éventuels flux géniques avec d'autres groupes analogues, maintient une cohésion et une identité génétique au fil du temps". C'est sur cette identité génétique que repose le concept phylogénétique de l'espèce (voir plus bas) (**Cracraft, 1983**), qui inclut la notion de descendance à partir d'ancêtres communs. Le problème est que cette approche n'intègre en rien la biologie actuelle de l'espèce.

La conception écologique de l'espèce définit celle-ci comme "un ensemble d'organismes adaptés à une niche écologique particulière" (**Van Valen, 1976 ; Haq et al., 1987; Marincovich & Gladenkov, 1999; McKenzie, 1999; Brault et al., 2004**) et explique donc la cohérence de l'espèce en terme de sélection.

La sélection peut, parfois, être suffisamment forte pour surpasser l'effet de migration dans le sens d'une diversification par l'habitat ou, inversement, peut maintenir la cohérence d'une espèce en absence de **flux géniques**³.

Au final, la migration et la sélection coopèrent à des degrés différents selon les taxons, pour produire des 'constellations phénétiques', communément dénommées espèces.

L'apparition de certains taxons s'effectuerait ainsi plus sur des bases écologiques, alors que d'autres reposeraient sur des bases portant plus sur l'isolement reproductif. Aucun de ces deux concepts ne saurait suffire à la définition d'une espèce. D'une manière générale, la définition d'une espèce est désormais plus le fruit d'une conception pluraliste. Ce qui vient à reconnaître explicitement

¹ Relations entre taxons fondées sur la similitude globale (**Cain & Harrison, 1960**).

² Ou isolement génétique, c'est l'ensemble des facteurs biologiques (barrières) qui vont empêcher les membres de deux espèces distinctes d'engendrer une progéniture viable et féconde (**Mayr, 1942**).

³ Aussi nommé flux de gènes ou migration des gènes, désigne l'échange de plusieurs gènes ou de leurs allèles entre différentes populations en général apparentées. Ce flux contribue au brassage génétique et tend à homogénéiser la structure des populations (**Lodé, 1998**).

qu'aucun concept unitaire ne peut s'appliquer à l'ensemble des espèces (**Wilson, 1999**). L'utilisation de l'outil génétique et l'étude de la phylogénie ont permis une grande avancée dans la délimitation des espèces. C'est la notion d'espèce phylogénétique: « la plus petite lignée d'un ensemble d'organismes vivants pouvant être définie par une combinaison unique de caractères diagnostiques ». Ces nouveaux outils sont également très utiles dans l'étude de l'évolution des espèces (**Hewitt, 2001**).

2. Connectivité des populations marines

2.1. Population et métapopulation

Une population peut être définie, comme « un ensemble d'individus appartenant à la même espèce, susceptibles de se reproduire entre eux, occupant une aire géographique commune et jouant un rôle particulier dans un écosystème donné » (**Odum, 1971**). Ainsi, une population doit répondre aux critères phénétiques et biologiques de l'espèce, auxquels se rajoutent des critères de cohérence spatiale et écologique.

L'habitat auquel l'espèce est inféodée occupe rarement l'ensemble de l'aire de distribution géographique. L'espèce est donc distribuée de façon plus ou moins discontinue en populations. Les flux entre populations assurent ainsi l'homogénéité de l'espèce.

Plusieurs niveaux de connectivité peuvent ainsi exister entre les populations, permettant de décrire une gradation depuis des populations continues, vers des populations structurées puis des métapopulations et enfin des populations isolées, même si la limite reste assez floue entre ces diverses catégories (**Odum, 1971**).

Une population isolée, ou fermée, se définit par l'absence d'immigrants, en opposition aux populations dites ouvertes. Le concept de métapopulation, quant à lui, a été introduit en écologie par **Levins (1969)**. Il repose sur l'idée d'un ensemble de populations structurées spatialement échangeant entre elles des migrants.

La métapopulation persiste au travers d'un équilibre entre extinctions locales et recolonisations. Les risques d'extinction sont équivalents pour toutes les populations et les taux de colonisation sont indépendants des distances séparant les populations. **Levins (1969)** suggère également que le taux de migration doit être faible de sorte que la migration ne modifie pas la dynamique des populations locales existantes. De ce fait, la dynamique des populations locales est beaucoup plus rapide que celle de la métapopulation.

Plusieurs types de métapopulation ont été décrits par **Harrison & Hastings (1996)**, d'après la définition du modèle initial de **Levins (1969)** (**Fig. 2a**) :

- Le modèle « continent-îles » ou « source-puits » dans lequel la persistance de la métapopulation dépend de l'existence d'une ou plusieurs populations résistantes à l'extinction (**Fig. 2b**) ;
- Le modèle de « populations fragmentées » dans lequel la dispersion entre les sous-populations est si importante que le système fonctionne comme une unique population résistante à l'extinction (**Fig. 2c**) ;
- Le modèle des « populations fragmentées en déséquilibre » dans lequel les populations sont faiblement interconnectées et les extinctions locales ne sont pas contrebalancées par les recolonisations (**Fig. 2d**) ;
- Les modèles intermédiaires qui combinent les structures du modèle 'continent-île' et le modèle de « populations fragmentées » : la dispersion s'effectue préférentiellement au niveau des zones centrales mais devient suffisamment faible avec les populations des zones périphériques pour autoriser des extinctions locales (**Fig. 2e**).

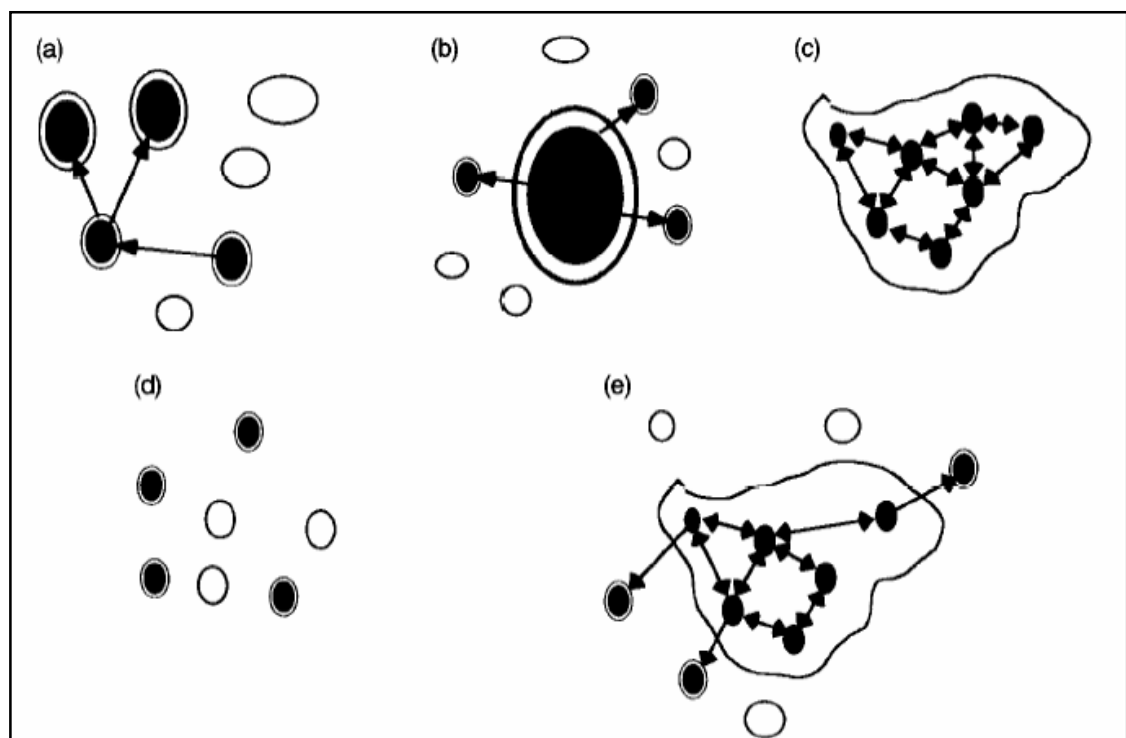


Figure 2 : Représentation schématique des différents types de métapopulation définis par **Harrison & Hastings (1996)** d'après la définition du modèle initial de **Levins (1969)** (a) ; (b) le modèle 'continent-îles' ou 'source-puits' ; (c) le modèle 'population fragmentée' ; (d) le modèle des 'populations fragmentées en déséquilibre' ; (e) un modèle intermédiaire.

La dynamique de la métapopulation est conditionnée par l'extinction des populations locales et la recolonisation subséquente de ces zones mais surtout par la migration des individus entre les habitats. Le renouvellement important des populations a tendance à diminuer la taille efficace de la métapopulation et donc accélérer les phénomènes de dérive génétique (**Gilpin, 1991** ;

Pannell & Charlesworth, 2000). Ce qui affecte les attendus théoriques des modèles classiques de différenciation génétique entre populations tel que l'isolement par la distance ou le « modèle en îles ».

2.2. La migration en milieu marin

En zone côtière tempérée, 70% des invertébrés benthiques présentent un cycle de vie de type benthopélagique (**Thorson, 1950**). La phase larvaire constitue la phase dispersive et est donc censée assurer la connectivité entre les populations (**Fig. 3**).

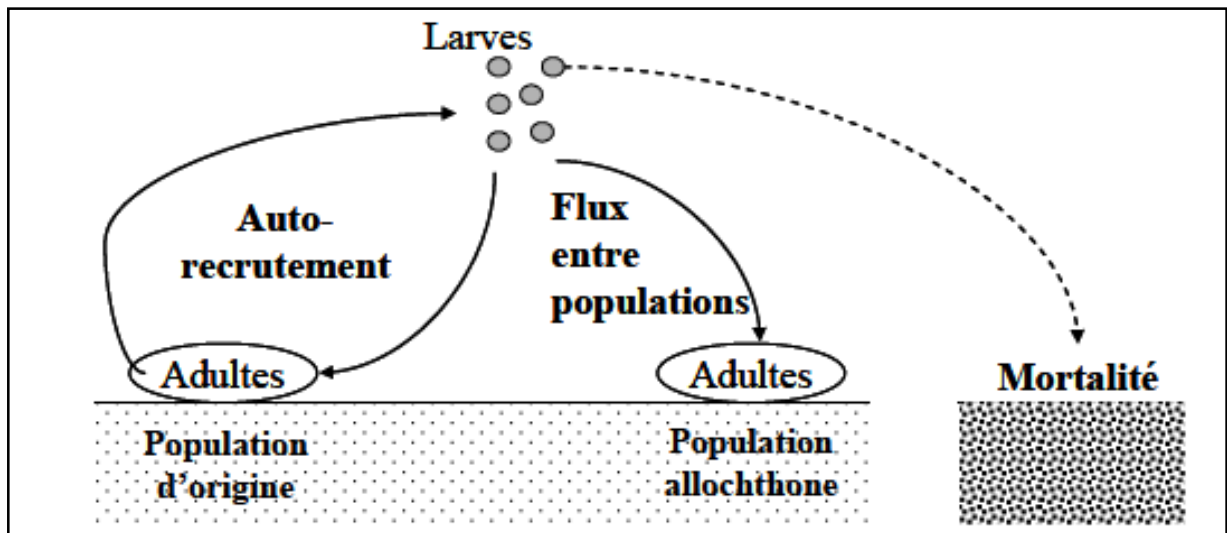


Figure 3 : Schéma d'un cycle de vie benthopélagique : la rétention des larves assure la pérennité des populations locales tandis que la dispersion assure la connectivité entre populations éloignées. Les larves peuvent être également recrutées dans un habitat défavorable et disparaître (D'après **Thorson, 1950**).

Le comportement natatoire des larves sur la verticale influence fortement le transport et donc la dispersion larvaire en raison des variations de la direction et la vitesse des courants selon cet axe (**Garland et al., 2002 ; Metaxas, 2001**). Malgré des vitesses de nage de l'ordre du millimètre au centimètre par seconde (**Chia et al., 1984**), l'interaction du comportement natatoire des larves avec l'hydrodynamisme a des conséquences sur les distances parcourues par les larves et sur le succès de la dispersion. Plusieurs types de comportements natatoires sur la verticale ont été observés chez les larves d'invertébrés marins, incluant en particulier un contrôle de la position des larves à une profondeur donnée ou différents comportements migratoires : la migration tidale, i.e. en fonction du cycle lunaire de la marée, la migration ontogénique, i.e. en fonction des stades de développement, et la migration nycthémerale, i.e. en fonction du cycle jour/nuit.

La migration tidale se caractérise le plus souvent par des larves qui nagent vers la surface pendant la marée montante (i.e. le flot) et vers le fond pendant la marée descendante (i.e. le jusant) (**Fig. 4**). Elle permet alors un transport sélectif des larves vers la côte et donc favorise la rétention larvaire ou la recolonisation de sites côtiers suite à un transport vers le large (**Chen et al., 1997; Hill, 1991a,**

1991b). Une migration tidale a par exemple été observée chez les larves du crabe de vase *Rhithropanopeus harrisii* (Chen *et al.*, 1997) ou du crabe rayé *Pachygrapsus crassipes* (Di Bacco *et al.*, 2001).

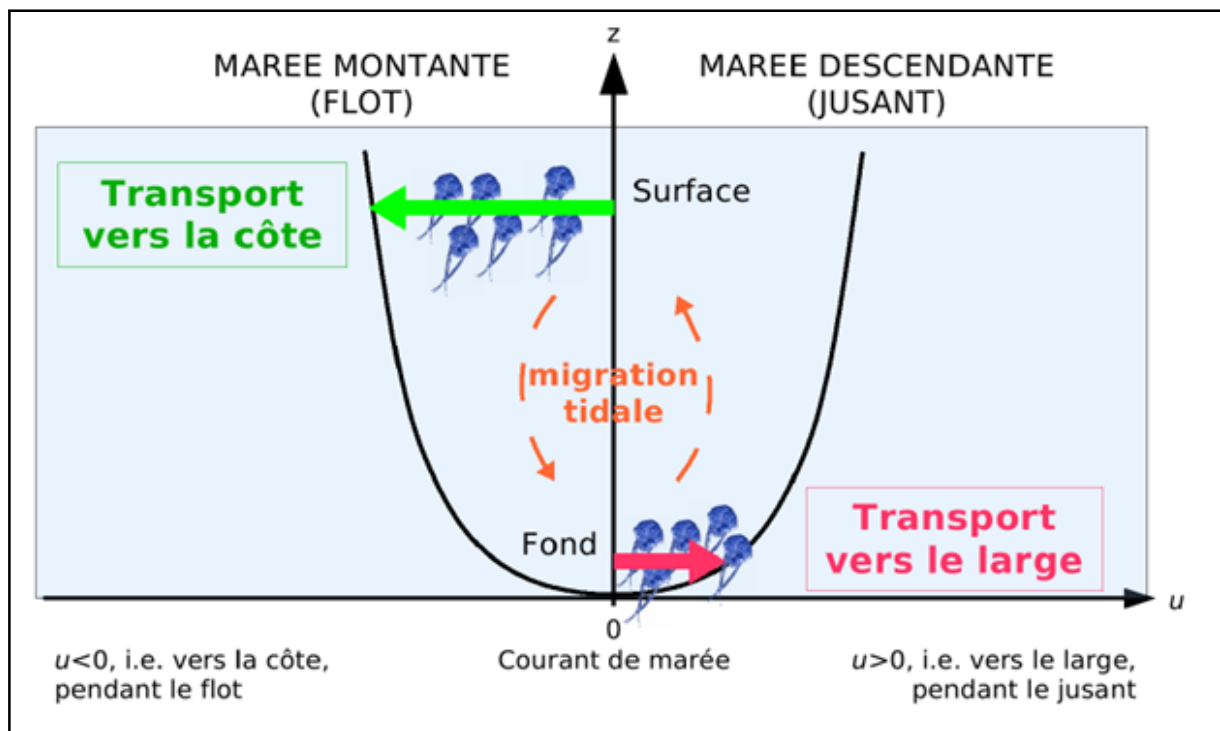


Figure 4 : La migration tidale et le transport sélectif par la marée (D'après Lagadeuc, 1992).

De même, dans les estuaires, des migrations ontogéniques avec de jeunes larves situées dans les eaux de surface et des larves plus âgées localisées à proximité du fond peuvent interagir avec la circulation en double couche pour favoriser l'export vers le large des jeunes larves par les courants de surface et le retour vers la côte des larves plus âgées par les courants de fond (**Fig. 5**). Ce type de migration a été observé par exemple pour les larves des polychètes *Pectinaria koreni* (Lagadeuc, 1992) et *Owenia fusiformis* (Thiébaud *et al.*, 1992) en baie de Seine orientale, où les gradients horizontaux de densité engendrés par les apports d'eaux douces de la Seine engendrent une circulation estuarienne résiduelle à deux couches.

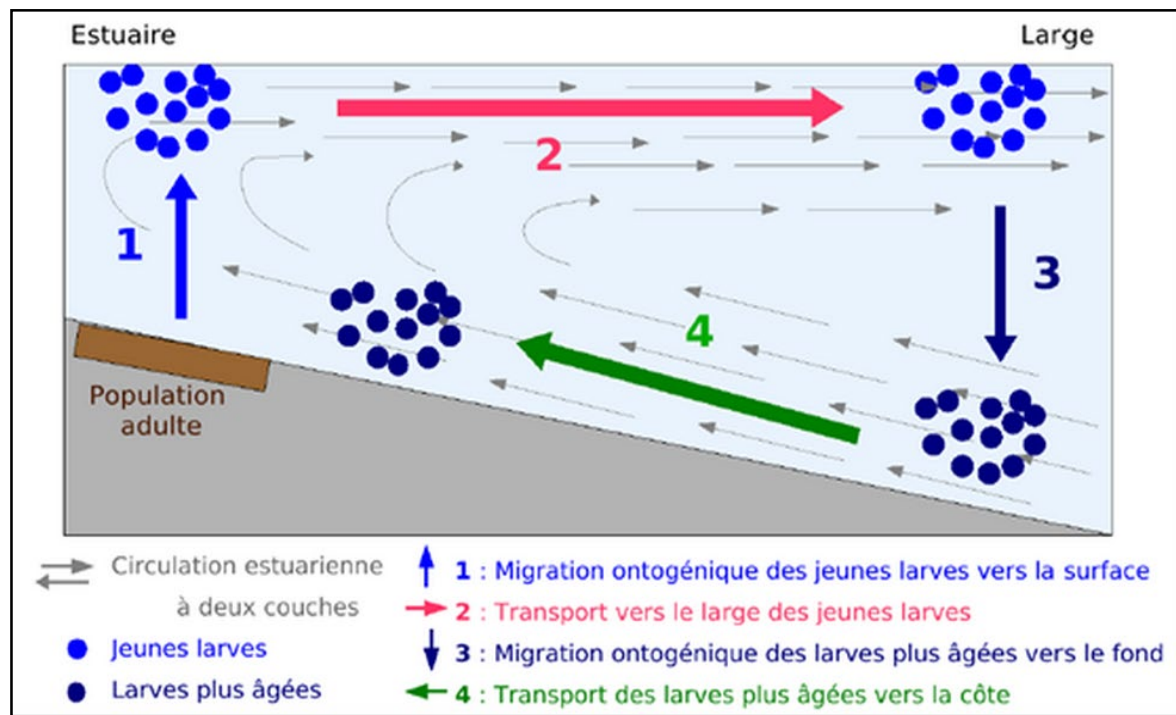


Figure 5: La migration ontogénique et la circulation estuarienne en double couche (D'après Lagadeuc, 1992).

Une migration nycthémerale, avec des larves situées près du fond le jour pour diminuer les risques de prédation et à proximité de la surface la nuit, a par exemple été observée chez les larves mégaloopes du crabe vert *Carcinus maenas* et les larves cypris des balanes *Chthamalus spp.* (Queiroga *et al.*, 2007). De plus, à partir d'observations *in situ* de ces larves le long des côtes ouest du Portugal, Queiroga *et al.* (2007) ont aussi suggéré une interaction entre la migration tidale chez ces espèces et la structure à deux couches du système de circulation d'upwelling et de downwelling de la péninsule ibérique, favorisant la rétention larvaire dans les eaux du plateau continental pendant les événements d'upwelling (Marta-Almeida *et al.*, 2006 ; Peliz *et al.*, 2007). Hill (1991a, b ; 1994) a par ailleurs constaté que la migration nycthémerale était en phase avec les ondes de marées « S2 »⁴ au-dessus du plateau continental du nord-ouest de l'Europe, permettant ainsi un transport différentiel par la marée.

Enfin, le comportement des larves lors de la sédentarisation, qui seront amenées à accepter ou à rejeter un substrat, ainsi que la distribution des habitats favorables influencent en partie la dispersion en déterminant les conditions du passage de la vie planctonique à la vie benthique (Gaines & Roughgarden, 1985 ; Butman, 1987). Cette étape peut être facilitée lorsque la sédentarisation et la métamorphose sont induites par des substances chimiques produites par

⁴ Symbolise l'amplitude semi-diurne solaire.

exemple par des adultes **consécifs**⁵ ou par des biofilms microbiens spécifiques de l'habitat de l'espèce (Jensen & Morse, 1990 ; Qian, 1999), ou encore par des comportements larvaires de prospection (Woodson & McManus, 2007). En l'absence de signaux propices à la sédentarisation, les larves compétentes de certaines espèces sont ainsi capables de prolonger leur durée de vie planctonique et d'accroître leur potentiel de dispersion (Pechenik, 1999).

Selon une relation simple, plus la phase larvaire dure longtemps et plus la connectivité entre populations distantes est supposée importante. Autrement dit, l'homogénéisation entre populations est supposée être en relation avec la durée de cette phase larvaire, ce que tend à prouver certaines études génétiques (Siegel *et al.*, 2003) (Fig. 6).

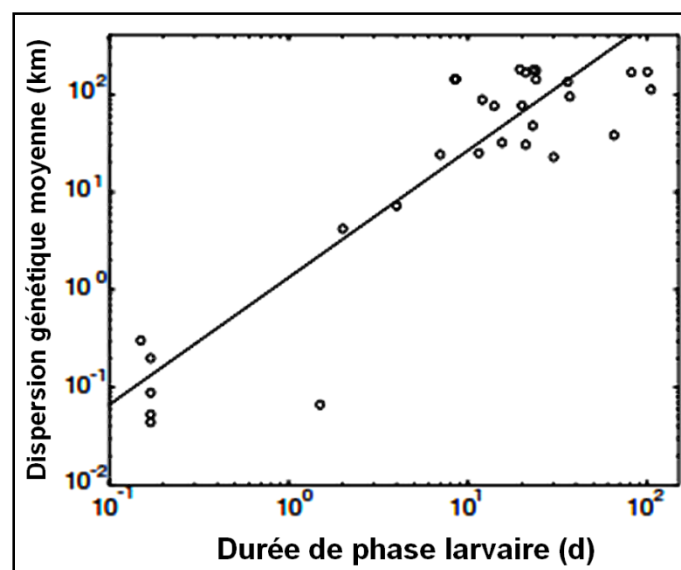


Figure 6: Relation entre la durée de phase larvaire et la dispersion moyenne estimée sur la base des distances génétiques, pour 32 espèces marines dont 12 Gastéropodes (D'après Siegel *et al.*, 2003).

Malgré de nombreux exemples qui semblent confirmer cette tendance (McMillan *et al.*, 1992 ; Mladenov *et al.*, 1997 ; Arndt & Smith, 1998), la dispersion en milieu marin ne saurait être limitée à cette relation. En effet, des contre-exemples existent où, malgré une phase larvaire longue, des espèces présentent une forte structure génétique, témoignant d'un isolement conséquent entre populations (Kordos & Burton, 1993; Todd *et al.*, 1998; Shanks *et al.*, 2003).

Divers facteurs sont susceptibles de moduler les échanges entre populations. L'hydrodynamisme est le premier de ces facteurs ; l'existence de structures physiques tels que les **gyres**⁶ et les 'upwellings', font office de barrières aux flux de larves et modifient ainsi la connectivité entre les populations (Rougharden *et al.*, 1988).

⁵ Se dits de deux ou plusieurs organismes, populations ou taxons appartenant à la même espèce. Le concept biologique associé est la **consécificité**. L'antonyme étant l'**hétérospécificité**, pour des individus dits « hétérospécifiques » lorsqu'ils appartiennent à des espèces différentes.

⁶ Un gigantesque tourbillon d'eau océanique formé d'un ensemble de courants marins (Heinemann *et al.*, 1998).

La nature irrégulière du trait de côte tend à renforcer les structures hydrodynamiques de rétention et/ou d'expulsion à proximité des côtes et ainsi modifier les trajectoires larvaires. Les études récentes de modélisation du transport larvaire tendent d'ailleurs à souligner l'importance des phénomènes de rétention locale des larves (**Cowen *et al.*, 2000; Ellien *et al.*, 2000; Sponaugle *et al.*, 2002**).

En outre, certaines études tendent à montrer que le comportement larvaire est suffisamment efficace, pour que les larves ne soient pas véhiculées par les courants hydrodynamiques comme des particules passives (**Olmi, 1994 ; Thiébaud *et al.*, 1996 ; Shanks & Brink, 2005 ; Rivera-Ingraham *et al.*, 2011a, b**) et ainsi limiter leur dispersion, même pour des espèces avec une longue phase pélagique.

2.3. La phase larvaire : Avantages et inconvénients

Puisqu'il existe des organismes à phase larvaire courte et d'autres à phase larvaire longue, et qu'il y ait en outre des possibilités de moduler cette dispersion, c'est qu'il existe donc des avantages à disperser et d'autres à rester à proximité du lieu d'émission des gamètes.

L'intérêt majeur que présente la dispersion a été abordé précédemment : elle permet la connectivité entre les populations et donc le maintien d'une homogénéité au sein de l'espèce, tout en limitant les possibilités d'autofécondation et donc de dépression consanguine. De plus, elle permet l'augmentation potentielle de l'aire géographique, la capacité de recolonisation et limite, donc les risques d'extinction de l'espèce (**Pechenik, 1999**). Selon **Ronce (2007)**, l'existence d'une phase larvaire planctonique à dispersion loin des populations parentales permettrait aussi :

- une réduction de la compétition pour la nourriture entre larves apparentées dans le cas des larves planctotrophes ;
- une réduction indirecte de la compétition entre les parents benthiques et leur progéniture planctonique ;
- une réduction du risque d'extinction et une augmentation de la persistance des espèces à l'échelle des temps géologiques ;
- une réduction des risques liés à la **dépression endogamique**⁷ (croisements entre individus apparentés) ;
- le maintien d'une aire de répartition géographique étendue ;
- une augmentation des probabilités de recolonisation après une extinction locale, et donc un avantage évolutif dans le cas où l'habitat est instable ou éphémère ;

⁷ Réduction de la valeur sélective d'une population liée à la reproduction entre individus apparentés.

- une augmentation de la probabilité que le juvénile occupe un habitat favorable dans le cas où la métamorphose est déclenchée par des molécules produites par des adultes conspécifiques (se référer au chapitre II.4).

A l'inverse, s'éloigner de la population d'origine comporte un risque majeur dans la mesure où les larves ne sont pas sûres de trouver au moment du recrutement. Il existe de nombreux désavantages au maintien de la phase larvaire pélagique chez les invertébrés marins (**Pechenik, 1999**) :

- la dispersion peut entraîner la larve loin de l'habitat favorable de la population parentale ;
- la dispersion augmente la vulnérabilité face aux prédateurs planctoniques ;
- la dispersion pourrait entraîner d'importants flux génétiques sur de grandes distances, ce qui réduit les possibilités d'adaptation locale et augmente la probabilité de perte de valeur sélective du fait de croisements entre individus issus de populations très éloignées (outbreeding depression) ;
- étant donné la spécificité du substrat pour la sédentarisation et la métamorphose, la dispersion peut conduire la larve à se métamorphoser sur un substrat non-optimal ou dans des conditions désavantageuses, ce qui limiterait la capacité des adultes à se développer et à se reproduire dans des conditions optimales ;
- le délai à la métamorphose observé chez certaines espèces en l'absence de substrat favorable peut réduire par la suite la survie des juvéniles et leur succès reproducteur ;
- les stress subis par la larve au cours de sa vie planctonique peuvent réduire son succès post-métamorphose.

3. La spéciation

3.1. Les différents modes de spéciation

L'événement capital dans l'apparition d'une espèce nouvelle est la mise en place d'un isolement reproductif. Cet isolement est la résultante de la mise en place de barrières aux flux géniques. Ces barrières peuvent être pré-zygotiques, d'ordre physique (les espèces occupent des habitats différents), mécanique (incompatibilité anatomique des organes génitaux), éthologique (attraction sexuelle faible entre membres d'espèces différentes), ou post-zygotiques (léthalité, stérilité et dégénérescence des hybrides) permettant de définir ainsi des grands types de spéciation (**Palumbi, 1992**).

Le mode de spéciation le plus couramment admis est le mode **allopatrique** (**Turelli et al., 2001**), due à une fragmentation de l'aire géographique ancestrale de l'espèce au cours du temps (**Fig. 7**). L'émergence d'une barrière physique à la migration va permettre aux populations d'évoluer séparément (du fait de la dérive génétique et/ou de l'adaptation locale) en induisant une

différenciation des génomes. Lorsque ces groupes de populations sont remis en contact, l'isolement reproductif peut être plus ou moins complet. S'il est complet, le processus de spéciation est abouti. S'il est incomplet, la sélection naturelle va pouvoir renforcer l'isolement reproductif (**Servedio & Noor, 2003**).

D'une manière générale, le modèle allopatrique sous-entend que la subdivision en deux groupes se fait de façon relativement égalitaire. Si seule une petite sous-population, en marge de l'aire géographique de l'espèce ancestrale, se sépare de celle-ci, la spéciation est dite **péripatrique** ; les effets de l'isolement et, éventuellement, de rencontre secondaire des deux populations restent les mêmes.

En revanche, si les populations soumises à la spéciation sont contiguës et en conséquence partiellement isolées géographiquement, on parlerait alors de spéciation **parapatric**. Dans ce cas, les populations sont capables de se rencontrer à travers une limite commune durant le processus de spéciation. Quand une espèce occupe un large domaine géographique, elle peut devenir adaptée aux différentes conditions environnementales dans différentes parties de ce domaine. Des intermédiaires, ou hybrides, seront trouvés mais les grandes distances impliquées empêchent les deux types de fusionner complètement (**Mackenzi, 2000**).

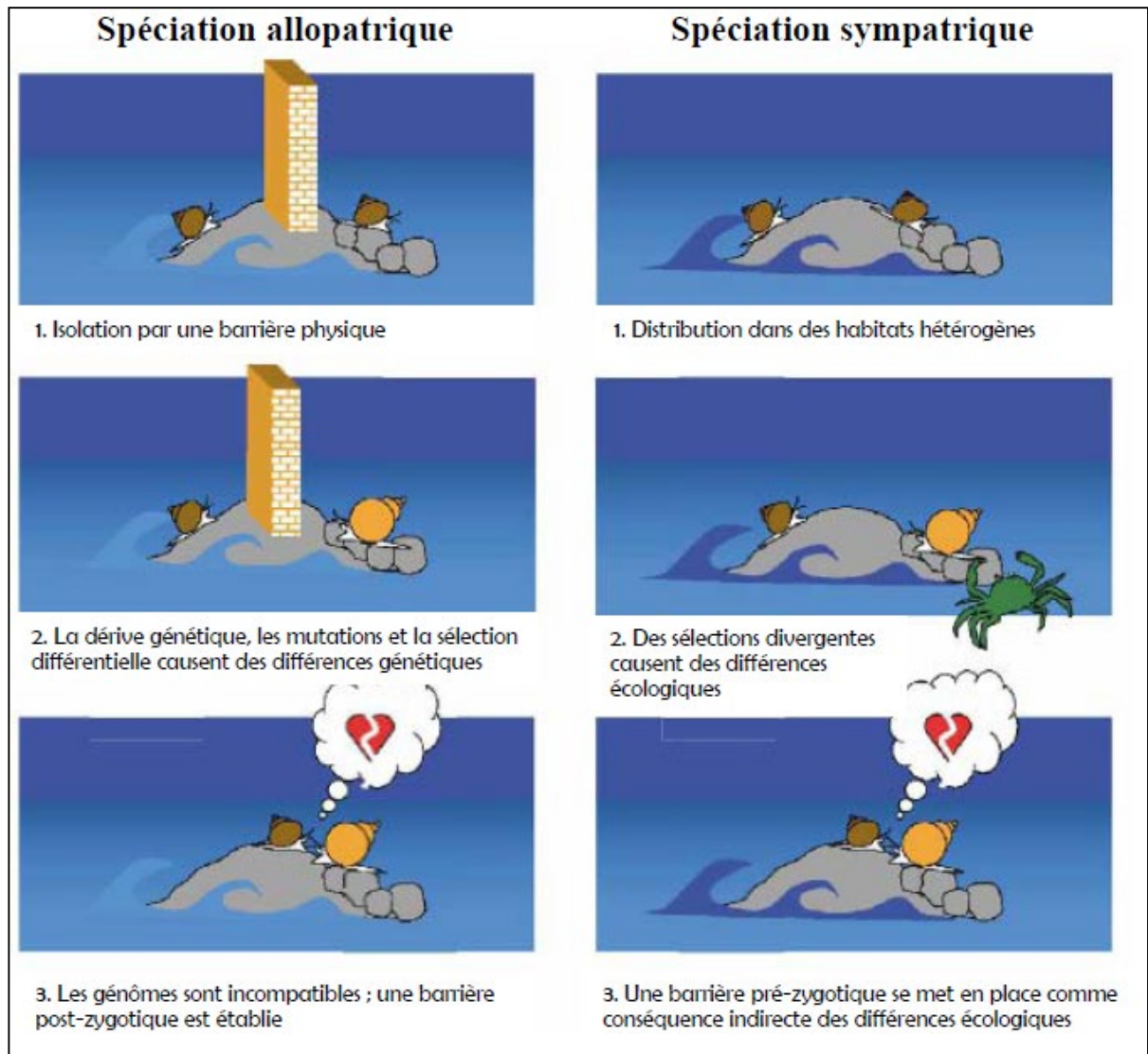


Figure 7: Illustration de la spéciation allopatrique et sympatrique chez la littorine (D'après **Johannesson, 2003**).

Par opposition, les autres modes de spéciation se définissent par l'apparition de barrières génétiques au sein d'une population en l'absence d'isolement géographique (**Fig. 7**), suite à une modification de l'habitat, des interactions biotiques, du comportement reproducteur ou du génome (polyploïdie) : il s'agit donc de spéciation **sympatrique** (**Johannesson, 2001**).

Ce type de spéciation est étroitement lié aux variations des conditions environnementales sur de très petites échelles spatiales. Des exemples récents (**Ogden & Thorpe, 2002 ; Cruz et al., 2004**) tendent d'ailleurs à prouver l'importance des phénomènes adaptatifs comme une force évolutive majeure, jouant sur la divergence entre populations et confirment ainsi les prédictions des modèles de spéciation écologique (**Orr & Smith, 1998 ; Schemske, 2000 ; Schluter, 2001**). Ces mécanismes de spéciation écologique sont néanmoins encore contestés (**Wiens, 2004 ; Wiens & Graham, 2005**), dans la mesure où il semble plus facile et plus rapide pour une espèce de suivre le

déplacement de son aire de prédilection et, donc, de conserver sa niche écologique plutôt que de s'adapter à une nouvelle niche.

Cette théorie ne peut néanmoins fonctionner que si la niche demeure préservée malgré son déplacement, ce qui n'est pas évident. Ainsi, malgré des modèles de spéciation sympatrique communément admis, ce type de spéciation semble toujours délicat à mettre en évidence (**Via, 2001**). Dans ce contexte plus théorique que démonstratif, les mécanismes de renforcement (accroissement de l'isolement reproductif par une sélection naturelle qui agit à l'encontre des hybrides) prennent, encore, plus d'importance pour expliquer le maintien des unités de reproduction indépendantes durant tout le temps de la spéciation (**Servedio & Noor, 2003**).

3.2. Divergence et spéciation en mer

Depuis la publication du livre de Darwin «Sur l'origine des espèces par voie de sélection naturelle» (**Darwin, 1859**), la réalité de l'espèce, sa définition et ses processus de spéciation sont, encore, des notions les plus débattues en biologie (**Coyne & Orr, 2004**). Ces notions représentent des questions philosophiques avec probablement pas de réponses scientifiques claires (**Howard & Berlocher, 1998**). Parmi ces questions, l'une des plus chaudes controverses concerne la biogéographie de spéciation : *Une spéciation nécessite-elle une période d'isolement géographique complète (modèle allopatrique) ? ou peut-elle se produire dans une population (modèle sympatrique) ou entre les populations (modèle parapatric) ?* Cependant, le (s) processus et les mécanismes responsables de la spéciation / diversification peuvent être l'objet de l'investigation scientifique, permettant de tester des hypothèses différentes.

Dans la vision de **Darwin (1859)**, la spéciation peut se produire soit de façon allopatrique, parapatric ou sympatrique. Avec la sélection naturelle et sexuelle, la spéciation pourrait agir dans l'une de ces circonstances pour produire des formes différenciées / espèces (*in* **Coyne & Orr, 2004**).

Cependant, la découverte des principes de l'hérédité et le développement de la génétique des populations ont montré que deux autres facteurs jouent un rôle important dans le contrôle de la divergence des formes: la migration et la **dérive génétique**⁸. La dérive génétique provoque des populations qui divergent dans leurs fréquences alléliques, mais cela ne peut se produire que dans l'absence de flux génétique. Pour cette raison, la spéciation devrait se produire plus fréquemment entre les populations allopatriques.

⁸ Variation génétique aléatoire qui résulte de la recombinaison des gamètes (**Lodé, 1998**).

Cette découverte a influencé la façon dont les chercheurs voyaient le processus de spéciation et depuis les travaux de **Mayr (1942)** le modèle de spéciation allopatrique a été considéré comme le plus commun, sinon le seul processus à l'origine de nouvelles espèces à surgir.

Bien que théoriquement possible, quelques exemples de spéciation sympatrique et parapatriques dans la nature sont sans ambiguïté et largement acceptées (**Wu, 1985 ; Gavrillets, 2000 ; Gavrillets & Waxman, 2002 ; Turelli *et al.*, 2001 ; Coyne & Orr, 2004**). Le modèle de spéciation allopatrique est généralement considéré comme l'hypothèse nulle, ce qui rend presque impossible de démontrer l'apparition de spéciation sympatrique et parapatriques dans la nature.

La spéciation dans le domaine marin défie le modèle de spéciation allopatrique, les espèces marines affichent habituellement une très haute capacité de dispersion avec peu de barrières, nous pouvons dire que la dispersion absolue existe dans le milieu marin (**Palumbi, 1992 ; 1994**).

En outre, certaines caractéristiques de l'environnement marin et de la biologie de la reproduction des espèces marines peuvent facilement promouvoir une spéciation parapatrique et même sympatriques. En effet, malgré l'absence de barrières absolues, les changements brusques de la salinité et de la température sont connus pour se produire dans certaines régions. Ces **écotones**⁹ environnementaux sont parfois associés à des caractéristiques océanographiques qui peuvent réduire le flux de gènes et de promouvoir la spéciation parapatrique (**Gavrillets, 2000**).

De nombreuses espèces marines libèrent leurs gamètes dans l'eau, où la fécondation a lieu. Le sperme est généralement attiré par l'œuf par l'action de molécules qui peuvent être chimio-attractives de l'espèce, du genre ou de la famille spécifique (**Vacquier, 1998 ; Riffell *et al.*, 2002**).

Quand les deux gamètes se rencontrent, la fécondation a lieu par la médiation des protéines de reconnaissance qui sont spécifiques à l'espèce. Chez l'ormeau¹⁰, par exemple, le processus de reconnaissance et de la fertilisation est érigé par une protéine libérée par le sperme appelé lysine et une glycoprotéine d'enveloppe vitelline appelée récepteur de la lysine qui est présent dans la surface de l'œuf (**Kresge *et al.*, 2001**). Chez les échinodermes, la reconnaissance et la fécondation se produisent à travers la liaison d'une protéine du sperme (*bindin*) à un récepteur de surface d'œuf (**Howard & Berlocher, 1998**).

Palumbi (1999) a montré l'apparition de fertilisation non-aléatoire dans une population polymorphe d'oursin, avec des œufs qui tendent à sélectionner les spermatozoïdes avec un génotype *bindin*

⁹ Zone de transition écologique entre deux écosystèmes (**Dangerfield *et al.*, 2003**).

¹⁰ Coquillage du genre *Haliotis* (**Fisher, 1987**).

semblables aux leurs. Une **homogamie**¹¹ à base de protéines de reconnaissance a également été trouvée dans une population polymorphe d'une espèce d'ormeau (**Swanson et al., 2001**).

Dans une étude théorique, **Wu (1985)** a démontré que la sélection sexuelle dans les systèmes d'accouplement contrôlé par deux loci (un codage des caractères d'accouplement mâle et l'autre contrôlant la réceptivité femelle), permettrait d'accélérer le développement de l'isolement reproducteur entre les petites populations allopatriques.

En somme, ces résultats suggèrent que la spéciation allopatrique / parapatricque peut être accélérée par la sélection sexuelle qui agit par des protéines de reconnaissance, diffusés par les géniteurs et que ce système simple peut permettre le développement de la spéciation sympatrique.

Ces observations montrent que les conditions qui permettent l'établissement d'une spéciation allopatricque, peuvent être rares dans le milieu marin mais, aussi que certaines caractéristiques océanographiques et les particularités des espèces marines peuvent favoriser la spéciation parapatricque et même sympatrique. Malgré cela, **Mayr (1954)** a montré que l'évolution allopatricque a probablement joué un rôle important dans la spéciation des échinides tropicales avec 75% des formes analysées au sein d'un genre étant allopatricque et la moitié des genres entièrement composé de formes allopatriques. Cet auteur a reconnu l'existence d'espèces sympatriques dans certains genres, mais selon lui cette sympatrie résulte de contact secondaire d'espèces très divergentes qui a d'abord réalisé un isolement reproductif en allopatricque. Les travaux de **Mayr (1954)** sur les oursins ont été principalement basés sur la taxinomie morphologique.

Palumbi & Lessios (2005) ont réanalysé les mêmes genres d'oursins en utilisant la phylogénie moléculaire obtenue à partir d'un gène mitochondrial et de la protéine de reconnaissance « bindin gametes ». Ces auteurs ont pu montrer que les espèces sympatriques ont été en général, pas plus divergentes que celles allopatriques, mais ces espèces sympatriques affichent généralement des taux de substitution accélérée dans le *bindin*. Donc relancer le débat sur les mécanismes d'entraînement de spéciation et de diversification dans le domaine marin.

Le flux génétique est l'une des forces les plus importantes de l'évolution, influençant fortement la possibilité de différenciation des ressources génétiques, morphologiques, écologiques, comportementales et chimiques. Pour cette raison, la compréhension des mécanismes régissant le flux de gènes est essentielle pour l'étude et l'entretien des différences entre les populations d'une espèce donnée et, finalement, la spéciation.

¹¹ Le fait de rechercher un conjoint dans le groupe social auquel il appartient (**Lodé, 1998**).

La présence d'un stade larvaire pélagique chez de nombreuses espèces marines leur confère un potentiel de dispersion élevé. En absence d'obstacles, on s'attend à ce haut degré de promouvoir les flux de gènes sur de grandes échelles géographiques (**Palumbi, 1994**). De plus, les populations généralement de grande taille ainsi qu'une fécondité élevée de certaines espèces sont censés réduire les effets de la dérive génétique, et de ralentir la différenciation entre les populations, même en absence totale des flux de gènes (**Palumbi, 1992**).

Pris ensemble, ces caractéristiques devraient permettre de réduire la dérive génétique et de promouvoir une homogénéité à plus grande échelle géographique. Certaines espèces marines montrent une homogénéité à grande échelle (**Pujolar et al., 2002 ; Gilbert-Horvath et al., 2006**).

Mais, cette tendance est loin d'être la règle. Beaucoup d'espèces montrent des modèles de sous-structuration génétique qui varient par isolement de distance (**Kotoulas et al., 1995 ; Pérez-Losada et al., 2007**) jusqu'à des ruptures nettes dans la composition génétique des populations (**Barber et al., 2000 ; 2002 ; Lourie et al., 2005**).

Ces modèles mettent en doute, non seulement l'existence du haut potentiel de dispersion présumé des larves pélagiques, mais aussi de l'homogénéité de l'environnement marin.

En accord avec ces conclusions, les récentes études théoriques et expérimentales ont mis en doute le potentiel de dispersion des larves pélagiques, en montrant qu'une forte proportion d'entre elles s'installent près de leurs populations sources (**Knowlton & Keller, 1986 ; Jones et al., 1999 ; Swearer et al., 1999 ; Cowen et al., 2000**).

La rupture brutale dans la composition génétique des populations sont généralement associés à des courants océanographiques et / ou des zones d'upwelling (**Goldson et al., 2001 ; Barber et al., 2002 ; Shaw et al., 2004 ; Sotka et al., 2004 ; Ayers & Waters, 2005**), des discontinuités de l'habitat entre les zones avec différentes propriétés de l'environnement (**Dawson, 2001 ; Goldson et al., 2001 ; Riginos & Nachman, 2001 ; Véliz et al., 2004 ; Jørgensen et al., 2005**). Les populations séparées par ces obstacles constituent les différentes entités évolutives qui méritent une gestion séparée et qui créent des opportunités évidentes pour la différenciation allopatrique/ parapatricues.

4. Evolution spatio-temporelle de la distribution des espèces

Qu'il s'agisse de spéciation sympatrique ou allopatrique, l'émergence de nouvelles espèces de même que l'évolution de la distribution de ces espèces est étroitement liée aux changements de l'environnement. Cette connexion entre les variations spatio-temporelles des habitats et des espèces

est le point central des études de biogéographie. Cette discipline présente deux approches principales : la plus traditionnelle d'écogéographie et la seconde, la phylogéographie (**Avise, 2000**).

4.1. L'Ecogéographie

L'écogéographie a pour but de décrire les cortèges d'espèces et leur distribution en fonction des types d'habitats et de comprendre les mécanismes qui contraignent ces répartitions. En milieu terrestre, ce sont surtout les formations végétales qui marquent le plus un paysage et ont permis la description des grandes provinces biogéographiques (**Blondel, 1995**).

De nombreuses hypothèses sont actuellement discutées pour expliquer les gradients latitudinaux de biodiversité (**Willig *et al.*, 2003**) ; d'une manière générale, les interactions biotiques tendraient à limiter la distribution et l'abondance des espèces aux basses latitudes, alors que les facteurs abiotiques seraient prépondérants aux hautes latitudes.

En milieu marin intertidal, des hypothèses similaires sont avancées pour expliquer les cortèges d'espèces le long de l'estran : les facteurs abiotiques (notamment les stress physiques durant l'émersion) fixeraient la limite supérieure des aires de distribution alors que les relations interspécifiques fixeraient leur limite inférieure (**Connell, 1975**). Par contre, la délimitation latitudinale des aires de distribution géographique apparaît plus délicate notamment du fait que les gradients environnementaux sont plus progressifs qu'en milieu terrestre. Néanmoins, une importante similitude semble exister entre les variations latitudinales terrestres et marines côtières avec une concordance des zones de transitions biogéographiques.

4.2. La phylogéographie

La phylogéographie vise à étudier la distribution des lignées généalogiques et comprendre comment la géographie pourrait affecter leur différenciation génétique, au sein d'une espèce et entre espèces proches (**Avise, 2000**). Cette approche permet d'intégrer dans un contexte temporel plus vaste les perspectives écogéographiques qui soulignent préférentiellement les pressions écologiques actuelles. Ainsi, l'utilisation des outils moléculaires permet de mieux cerner l'histoire relative de la colonisation des taxons, sur de plus ou moins longs termes.

En effet, cela permet de retracer des processus très anciens de **vicariance**¹² (liés à des phénomènes majeurs tels que la dérive des continents), des déplacements des aires de distribution plus récents en conséquence des variations climatiques jusqu'à des processus contemporains de dispersion. Certaines approches de phylogéographie comparée (**Arbogast & Kenagy, 2001**) ont permis d'étudier ces processus sur diverses espèces d'un même habitat et ainsi renforcer, ou non, la

¹² Processus qui conduit à la formation de taxons vicariants (du latin *vicarius* désignant le remplaçant) (**Lodé, 1998**).

véracité des scénarios proposés. En outre, **Wiens & Donoghue (2004)** soulignent la nécessité d'une approche biogéographique globale qui intègre à la fois les données d'écogéographie et celles de phylogéographie, notamment pour la compréhension des processus à grande échelle spatiale. L'étude phylogéographique est appuyée par une étude phylogénétique.

5. La phylogénie et les sciences de l'évolution

Darwin & Wallace (1858) ont proposé la sélection naturelle comme étant le mécanisme responsable de l'évolution des «variétés, races et espèces» dans la nature. Selon ces auteurs, l'évolution est le résultat de l'apparition de la sélection naturelle dans les variétés, qui apparaissent au sein d'une espèce à travers le temps.

La découverte des lois de l'hérédité de Mendel en 1860 (**Giannini, 2008**) et les travaux de **Morgan (1909)** sur *Drosophila melanogaster* (in **Kenney & Borisy, 2009**) ont joué un rôle important pour le progrès de la science de l'évolution. Ces avancées ont permis le développement de la génétique des populations comme un nouveau champ de recherche, poussé par les travaux théoriques de **Fisher (1930)**, **Wright (1931)** et **Haldane (1932)**. Ces auteurs ont joué un rôle crucial pour la compréhension de l'évolution en montrant comment l'interaction de la taille de la population étant négativement corrélée avec le degré de dérive génétique.

Les années 1940, 1950 et 1960 ont été marquées par d'importantes avancées laboratoires et théoriques en biochimie. Pendant ce temps, l'ADN a été découvert pour être le "principe transformant" responsable de la transmission de l'information génétique (**Avery et al., 1944**).

La structure de cette molécule a été décrite par **Watson & Crick (1953)** et le code génétique a été finalement "craqué" par Nirenberg en 1966 (**Jouzier, 2004**).

Parallèlement, la découverte et l'utilisation extensive de l'électrophorèse des allozymes, a permis la collecte de données génétiques multi-locus d'organismes multiples qui ont été intégrés et comparés avec les attentes théoriques de la génétique des populations.

Le développement des techniques de séquençage des protéines joue un rôle important sur l'évolution de la pensée évolutive, incitant la recherche sur la phylogénie moléculaire. Ce qui a poussé **Zuckerkandl & Pauling (1965)** à proposer l'hypothèse de l'évolution de l'horloge moléculaire.

La découverte de la dégénérescence du code génétique, de l'existence de régions non codantes de l'ADN, avec la réalisation que le taux de substitutions nucléotidiques dépasse de loin celle qui résultera vraisemblablement de pures sélections Darwiniennes, poussent **Kimura (1968)**

et **King & Jukes (1969)** à proposer la théorie neutre de l'évolution moléculaire. Cette théorie ne nie pas l'existence de la sélection naturelle, mais insiste fortement sur le rôle joué par la dérive génétique aléatoire dans l'évolution moléculaire que, selon la théorie, la majorité des substitutions nucléotidiques qui deviennent fixes sont neutres.

5.1. Rôle de la phylogénie dans les sciences de l'évolution

La phylogénie est une science qui a pour objectif d'étudier les relations de parentés entre les espèces. Elle mêle des disciplines aussi variées que l'anatomie interne et externe, la biochimie, l'immunologie, l'écologie, la biogéographie, l'archéologie ou la génétique, dans le but de percer les mystères de l'évolution des espèces animales et végétales et de trouver un lien de parenté entre eux (**Darlu & Tassy, 2004**).

La phylogénie est nécessaire pour définir les taxons, laissant ensuite à la taxinomie le soin de les nommer. C'est une science complexe, qui fait intervenir des disciplines scientifiques aussi variées que l'anatomie interne et externe, la biochimie, l'immunologie, l'écologie, la biogéographie, la paléontologie ou la génétique, dans le but de percer les mystères de l'évolution des espèces vivantes et de trouver un lien de parenté entre ces dernières. Ainsi, le principe de la phylogénie repose sur l'élaboration d'arbres donnant une idée sur les liens parentaux et évolutifs de différents taxons étudiés (**Myriam, 2001**).

La construction d'arbres phylogénétiques repose sur deux grandes notions impératives : la morphologie et la génétique.

5.1.1. La phylogénie morphologique

La comparaison morphologique des espèces est la toute première arme de la phylogénie. C'est grâce à elle que la classe (taxinomique) des oiseaux a été initialement créée, afin de rassembler les animaux équipés d'ailes couvertes de plumes et pondant des œufs. C'est cette même comparaison de la morphologie des espèces qui a fait que le groupe « *Volans* » n'a jamais été créé, les insectes volants partageant beaucoup plus de différences avec les oiseaux qu'ils n'ont en commun la possession d'ailes.

Cette image nous renvoie aux limites de la comparaison des caractères morphologiques (ou caractères phénotypiques). Dans le cas des insectes et des oiseaux, il est bien évident que la conquête des airs s'est faite au cours de deux événements indépendants. Autrement dit, il n'y a aucun lien évolutif entre la conquête de l'air par certains insectes, et l'acquisition du vol chez les oiseaux. Nous pouvons aussi citer l'exemple des cétacés et des poissons en milieu marin. En effet, les cétacés qui sont des mammifères sont aussi bien dotés de nageoires que les poissons qui sont ovipares.

Tout le problème de la phylogénie morphologique réside donc dans le fait de différencier deux caractères homologues, qui sont le fait d'une évolution commune – par exemple, les ailes des oiseaux volants et les « nageoires » des manchots présentent un grand nombre de caractères homologues – et peu de caractères analogues, qui ne sont le fait que d'une convergence adaptative, résultats de deux événements indépendants (**Bielawski, 2002**).

La **figure 8** est une illustration de la différence entre des caractères homologues résultats d'un unique événement évolutif comme par exemple le caractère « C » des espèces 1 et 2, et des caractères analogues résultants de convergence adaptative : le caractère « encadré » des espèces 1, 2 et 4 résulte de deux événements indépendants, respectivement notés e1 et e2.

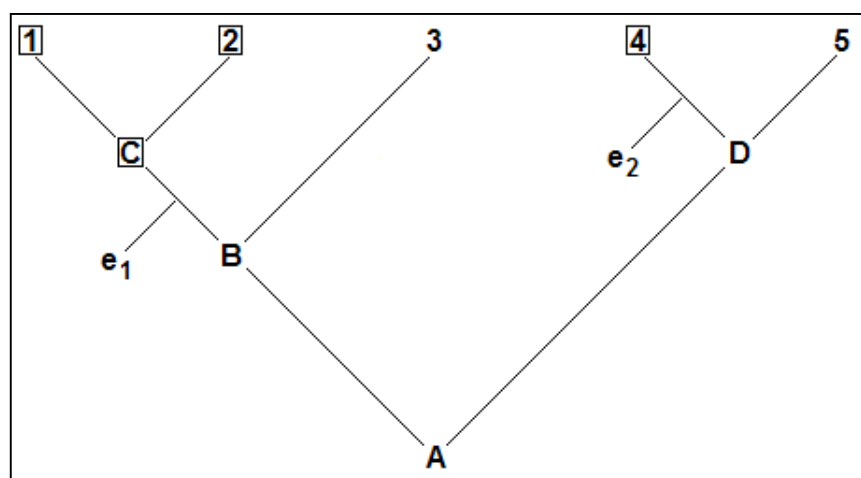


Figure 8 : Caractères homologues et caractères analogues dans un arbre phylogénétique. 1-5, différents taxons ; A-D, caractères évolutifs ancestraux ; e1 et e2, événements évolutifs indépendants (*In VALLI, 2007*).

Tous les caractères n'ont pas le même « poids phylogénétique », c'est-à-dire qu'ils ne répondent pas tous également à la pression évolutive. Certains caractères sont très variables – ils sont dits hautement polymorphiques – au sein d'un taxon, et constituent donc un mauvais marqueur phylogénétique au sein de ce taxon.

D'une manière générale, il semble plus prudent de n'utiliser que des critères morphologiques n'ayant aucun lien avec le milieu extérieur, et donc, potentiellement moins soumis à la pression évolutive et sujets à des convergences adaptatives.

5.1.2. La phylogénie génétique

5.1.2.1. Principe de la phylogénie génétique

La génétique est la seconde grande arme de la phylogénie. La possibilité de séquencer rapidement des gènes (de taille modérée) a largement contribué à l'explosion de cette méthode, devenue

largement prépondérante dans la littérature phylogénétique actuelle. Comme pour les caractères morphologiques, tous les gènes ne sont pas également utiles à la phylogénie.

La génétique a littéralement révolutionné la phylogénie. Le plus vieil emploi de la phylogénie des gènes a été pour l'étude de la phylogénie des organismes. Cette utilisation reposait sur le principe intuitif, que les arbres génétiques sont isomorphiques aux arbres spécifiques. Autrement dit, qu'on pouvait passer de l'un à l'autre en échangeant le nom des séquences génétiques avec le nom de l'espèce de laquelle la séquence a été prélevée (**Page & Charleston, 1997**).

Toutefois, là encore, il faut bien faire la différence entre un arbre phylogénétique des espèces ou des populations – que nous appellerons un **arbre spécifique** – et un arbre strictement génétique. Le premier fait référence à l'arbre d'un groupe de taxons, et reflète un chemin évolutif entre ces taxons ; le second est l'arbre d'un groupe de gènes homologues ou hétérologues, échantillonnés à partir de différentes espèces (**Page & Charleston, 1997**).

Il existe de nombreux exemples où l'évolution des gènes ne reflète pas l'évolution des espèces. Ceci est particulièrement vrai quand il y a un polymorphisme allélique au sein des espèces, c'est-à-dire qu'un gène existe sous de nombreuses formes appelées allèles – un arbre construit sur les séquences d'ADN pour un gène donné pouvant alors être très différent de l'arbre des espèces, et ce d'autant plus que les espèces ont divergé rapidement (**Pamilo & Nei, 1988**).

Cette notion repose sur le fait que la divergence des taxons ne peut se faire que par la divergence des gènes, mais ce n'est pas parce que deux individus ont des gènes différents qu'ils peuvent être considérés comme ayant divergé.

Là réside toute la différence entre une mutation et une substitution. Une mutation désigne un changement dans le matériel génétique. Ce changement – cet allèle – n'est initialement porté que par un unique individu dans la population, celui qui a reçu le gamète modifié. Pour que cette mutation devienne substitution, il faut qu'elle remplace l'allèle pré-existant (Que l'on appelle généralement l'allèle sauvage) dans l'ensemble de la population, par le fait des générations successives. Ainsi, une substitution est une mutation fixée au sein d'une population, la distinguant définitivement d'une autre (**Alvarez-Valin, 2002**).

La **figure 9** représente trois topologies possibles d'arbres génétiques représentant trois Espèces (1, 2 et 3) et de leurs ancêtres (B, C). Dans le premier cas (**Fig. 9a**), l'ancêtre commun (B) aux trois espèces ne possède que deux allèles différents : l'un sera reçu par l'espèce 3, sœur des deux autres, l'autre allèle étant l'ancêtre des allèles des espèces 1 et 2. Dans cette topologie il y a obligatoirement correspondance entre arbre génétique et arbre spécifique.

Par contre, dans le cas où l'ancêtre commun (B) possède déjà les trois allèles (donc, en cas de polyallélisme important), le hasard est seul maître : si c'est l'espèce sœur des deux autres qui reçoit l'allèle frère des deux autres, il y a correspondance entre les deux arbres (**Fig. 9b**) ; sinon, l'arbre génétique n'est pas le reflet de la phylogénie des espèces. Ainsi, dans le cas de la **figure 9c**, l'arbre génétique pourrait s'écrire [allèle1 (allèle2, allèle3)], alors que l'arbre spécifique s'écrirait [espèce3 (espèce1, espèce2)] (**Pamilo & Nei, 1988**).

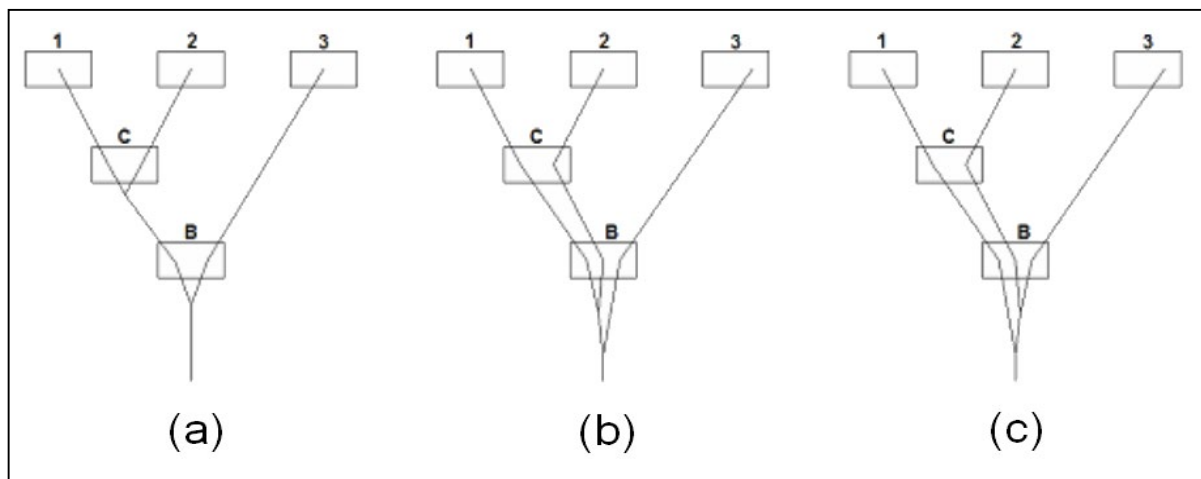


Figure 9: Arbre spécifique contre arbre génétique. (a) Cas où l'ancêtre commun ne possède que deux allèles. (b) et (c) Cas où l'ancêtre commun possède déjà les trois allèles. Dans le cas (c), l'arbre génétique ne correspond pas à l'arbre spécifique (D'après **Pamilo & Nei, 1988**).

5.1.2.2. Choix des marqueurs moléculaires

En phylogénies moléculaires, il faut utiliser une molécule dont l'évolution est en adéquation avec le niveau de différenciation des taxons étudiés. Ainsi, par exemple pour établir une phylogénie au niveau des familles d'organismes animaux, on utilisera un gène qui évolue lentement comme les gènes nucléaires. Alors que si l'on cherche à établir une phylogénie au niveau des genres proches ou d'espèces du même genre, on utilisera des gènes qui évoluent plus vite, comme les gènes mitochondriaux. Parmi ces gènes, le gène du Cytochrome Oxydase I (COI) (**Fig. 10**). Ce gène évolue plus vite que les gènes codant pour les ARNr 12S et 16S (**Myriam, 2001**).

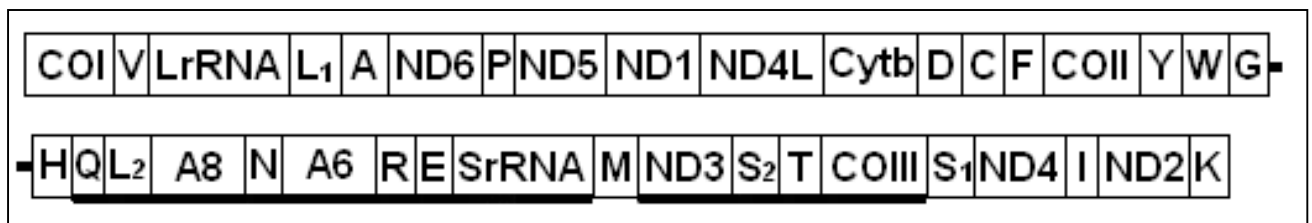


Figure 10. Composantes du génome mitochondrial de *Cepaea nemoralis* (Gasteropoda : Pulmonata) (in **Boore, 1999**).

L'ADN mitochondrial (ADNmt) sert souvent dans les recherches phylogénétiques et phytogéographiques (**Muths, 2006**). Le génome mitochondrial peut être très différent d'une espèce

à l'autre, il est extrêmement dynamique, il est souvent hétéroplasmique, c'est-à-dire qu'il coexiste sur différentes formes au sein de la même mitochondrie. Il peut être trouvé sous forme circulaire ou linéaire, double ou simple brin.

Le fait que le gène mitochondrial évolue rapidement, celui-ci présente un avantage majeur (Il est souvent polymorphe et présente, en absence d'effet sélectif, une relation directe entre ce polymorphisme et la taille de la population), il est, aussi, non-recombinant (il a une transmission uniparentale, chez de nombreuses espèces) et présente un polymorphisme neutre. Cependant, ces deux derniers postulats, longtemps établis, sont actuellement remis en cause. Des phénomènes de recombinaison ont, ainsi, été mis en avant pour expliquer les taux de mutation rencontrés chez les Hominidés (**Awadalla et al., 1999**) et chez les animaux (**Smith & Smith, 2002**), même si d'autres études tendent à minimiser l'hypothèse de la recombinaison (**Innan & Nordborg, 2002**). Il en va de même pour l'évolution neutre du gène mitochondrial.

Des travaux récents semblent montrer que la diversité du gène mitochondrial serait plus sous l'influence d'une évolution adaptative (**Bazin et al., 2006 ; Eyre-Walker, 2006**). Si ces découvertes tendent à nuancer les attraites du gène mitochondrial, le débat demeure ouvert.

Le polymorphisme nucléotidique du gène mitochondrial de la COI permet ainsi de déceler des ruptures phylogéographiques et des processus de colonisation à macro-échelle, qui peuvent être confirmés par le polymorphisme enzymatique. Les génomes mitochondriaux sont habituellement représentés sous forme linéaire (**Fig. 10**).

L'individu femelle supposé porter ce génome a été dénommé *Ève mitochondriale*. Ce terme biblique reste toutefois trompeur, il est en effet très peu probable que l'humanité ait un unique ancêtre féminin et les récentes études prouvant le transfert de mitochondries provenant des spermatozoïdes lors de la fécondation, remet en cause cette théorie (**Woischnik & Moraes, 2002**).

Une des caractéristiques les plus importantes de l'ADNmt est son taux de mutation généralement élevés (**Brown et al., 1979**) qui offre aux chercheurs des données sur des variations d'événements évolutifs récents, bien qu'il existe quelques exceptions à ce taux de mutation généralement élevé (**Wolfe et al., 1987 ; Martin et al., 1992 ; Hellberg, 2006**).

Bien que l'ADNmt est généralement considérée être sélectivement neutre, le fait que cette macromolécule est composée de plusieurs gènes de protéines, qui sont strictement liés à la production d'énergie, le rend particulièrement sensibles aux effets de la sélection naturelle (**Ballard & Whitlock, 2004 ; Ballard & Rand, 2005**).

Les analyses de l'ADN nucléaire, nous permettent de surmonter certains problèmes rencontrés par les études basées uniquement sur l'ADNmt. Cependant, nous n'avons pas pu utiliser des marqueurs nucléaires dans notre étude par faute de moyens financiers et logistiques (Voir l'avant propos). Le génome nucléaire peut être analysé pour de multiples loci non liés, pour lesquels les arbres évolutifs peuvent être obtenus et contrastés afin de faire la distinction entre les gènes des espèces (**Degnan & Rosenberg, 2006 ; Rosenberg & Tao, 2008**).

Du fait que les loci nucléaires sont hérités de la mère et du père (à l'exception de ceux situés sur les chromosomes sexuels) ces derniers, reflètent mieux l'histoire des espèces. Ils permettent des estimations plus précises de la démographie de la population et de la migration entre les régions géographiques, et nous permettent d'étudier l'hybridation et l'introgression entre des unités évolutives distinctes.

Les microsatellites sont les marqueurs, les plus largement, utilisés dans les études nucléaires de la population. Le taux de mutation élevé de ces marqueurs moléculaires, nous permet non seulement de révéler la sous-structuration génétique au sein d'une espèce à une résolution plus fine, mais aussi, de faire la distinction entre des individus ou de déterminer les relations familiales (**Queller *et al.*, 1993**). Ces marqueurs ont toutefois quelques inconvénients. Un inconvénient important qui est l'effort initial, il doit être fait pour trouver et sélectionner les microsatellites pour une espèce donnée et en optimisant les techniques de PCR.

Le taux de mutation élevé de ces marqueurs, ainsi que leurs modèles mutationnels complexes limitent également l'applicabilité des microsatellites à des fins phylogénétiques, en particulier entre des espèces très divergentes (**Ellegren, 2000 ; Queney *et al.*, 2001**).

5.2. Les méthodes phylogénétiques

5.2.1. La cladistique

Dans le système cladistique, la phylogénie est reconstruite à l'aide d'une analyse de caractère qui vise à identifier les états **plésiomorphe** (= primitif) et **apomorphe** (= dérivé). Les parentés entre les taxons étudiés sont identifiées sur la base des seuls états apomorphes partagés par tel et tel taxon, ce que l'on appelle les **synapomorphies**. Les synapomorphies sont imputées à un héritage à partir d'une espèce ancestrale propre aux taxons qui les possèdent. Les groupes ainsi construits sont monophylétiques. Un groupe monophylétique est un groupe incluant un ancêtre commun, souvent hypothétique, et tous ces descendants (**Myriam, 2001**).

Donc, la cladistique repose sur l'étude des états de caractères. Un caractère en systématique est un attribut observable sur lequel on peut poser une hypothèse d'**homologie** (similarité hérité d'un

ancêtre commun, qui s'oppose à l'**homoplasie**). Les caractères étudiés peuvent en différente nature (morphologique, biochimique et moléculaire - séquence nucléotidique ou d'acides aminés-) présenter plusieurs états : présence de mandibule ou un ou plusieurs os, présence d'un nucléotide A, T, C ou G dans le cas de séquences nucléotidiques. Dans ce cas, on ne parle pas de caractère mais de site pour chaque nucléotide.

5.2.2. La phénétique

En phénétique, on considère les ressemblances entre les taxons, c'est-à-dire que l'on recherche un état ancestral qui a été hérité d'un ancêtre commun (**Myriam, 2001**).

Les méthodes phénétique se proposent de reconstruire des arbres en partant des ressemblances observées entre chaque paire d'unités évolutives (UE). Cette ressemblance est une ressemblance globale établie à partir du maximum d'observations disponibles. Ces observations doivent cependant constituer un ensemble de nature homogène, par exemple un ensemble de fréquences alléliques, un ensemble de caractères morphologiques codés présents ou absents, la séquence nucléotidique d'un même gène etc... Parfois ces méthodes s'imposent quand seule la ressemblance globale est directement appréhendée (degré d'hybridation d'ADN entre deux UE par exemple).

Pour ces méthodes, plus la ressemblance globale entre deux UE est importante, plus leurs liens de parenté sont étroits. Puisque c'est la ressemblance globale qui est en cause, il est clair que la parenté est fondée sur tous les caractères, non seulement les synapomorphies, mais aussi les caractères plésiomorphes, autapomorphes et homoplasiques. Ce point important distingue les méthodes phénétiques des autres méthodes (**Darlu & Tassy, 2004**).

Plusieurs méthodes de construction d'arbre phylogénétique par la phénétique sont connues. Parmi elles nous avons La méthode UPGMA et La méthode de « Neighbor Joining ».

5.2.2.1. La méthode UPGMA « *Unweighted Pair-Group Method with Arithmetic means* »

C'est la plus simple pour construire des phénogrammes, elle suppose que les taux de substitution entre séquences sont à peu près homogènes et permet d'estimer des arbres ultramétriques. C'est une technique qui utilise un algorithme regroupant les séquences séparées par les distances les plus courtes, par ordre de similarité (**Brochier, 2007**).

La première étape consiste à identifier les deux taxons ayant la plus petite distance. Ces deux taxons sont ensuite traités comme une seule unité et l'on recherche parmi les taxons restants celui ayant la distance la plus petite avec cette unité, et ainsi de suite...

5.2.2.2. La méthode de « Neighbor Joining » (NJ)

C'est une technique que l'on pourrait traduire littéralement par « rapprochement des voisins », elle autorise un taux d'évolution différent entre les lignées étudiées et n'a pas besoin de connaître tous les arbres possibles.

Le but de la méthode par « Neighbor-Joining » n'est en effet pas de construire l'arbre qui ait le moins de marches possible, mais de choisir les paires de taxons de telle sorte que la longueur totale des branches soit minimale. Cette méthode doit son nom à la notion de voisin « neighbor » : une paire de voisins valide est formée par 2 taxons connectés par un unique nœud intérieur.

5.2.3. Les méthodes probabilistes

Dans ce cas, nous pouvons citer quelques méthodes comme : la méthode du Maximum de Vraisemblance et la Méthode Bayésienne.

5.2.3.1. La méthode de Maximum de Vraisemblance « Maximum Likelihood » (ML)

Le modèle de « Maximum de Vraisemblance » utilise une approche légèrement différente, et beaucoup plus mathématique. Pour se faire, il estime la probabilité d'observer la répartition des états que chaque caractère présente au sein de l'arbre phylogénétique (**Felsenstein, 1981**).

Cette méthode trouve sa plus grande utilité dans les études phylogénétiques moléculaires. Cette technique manipule un outil mathématique, les matrices, particulièrement utile pour des caractères adoptant un nombre finit d'états déterminés. Par exemple, pour une étude génétique, seules 4 bases azotées sont possibles pour chaque nucléotide. Pour la construction des protéines, seuls 20 acides aminés différents sont disponibles au vivant (**Pagel, 2002**).

5.2.3.2. La Méthode Bayésienne « Bayesian Inference » (BI)

La méthode de Bayes, plus exactement appelée méthode Bayesian Markov Chain Monte Carlo (MCMC), a récemment apporté un nouveau moyen de construire l'arbre phylogénétique le plus probable. Cette méthode semble donner des résultats prometteurs et son emploi s'est dernièrement généralisé.

Le principe de cette méthode est relativement simple : une série d'arbre est construite sur le principe que chaque arbre, très voisin du précédent, doit apporter une amélioration à la construction générale. Ainsi, un premier arbre phylogénétique est construit au hasard. Puis un élément de cet arbre est changé, également au hasard (**Pagel, 2002**).

5.3. La méthode phylogéographique

Contrairement à la phylogénie, la phylogéographie s'efforce de réaliser des relations de parenté en se basant sur la construction de réseaux d'**haplotypes**¹³ (**Fig. 11**). Les réseaux de lien moyen ou « Median Joining » (**Bandelt *et al.*, 1999**), choisis dans cette étude, intègrent l'information contenue dans plusieurs arbres d'envergure minimale ; les connexions ne se font pas que sur les haplotypes présents dans l'échantillonnage, mais également sur des haplotypes manquants, augmentant ainsi la diversité du réseau. Cette théorie consiste en une approche rétrospective qui décrit mathématiquement le processus de fusion binaire de tous les lignages généalogiques d'un échantillon de gènes jusqu'à leur plus proche ancêtre commun.

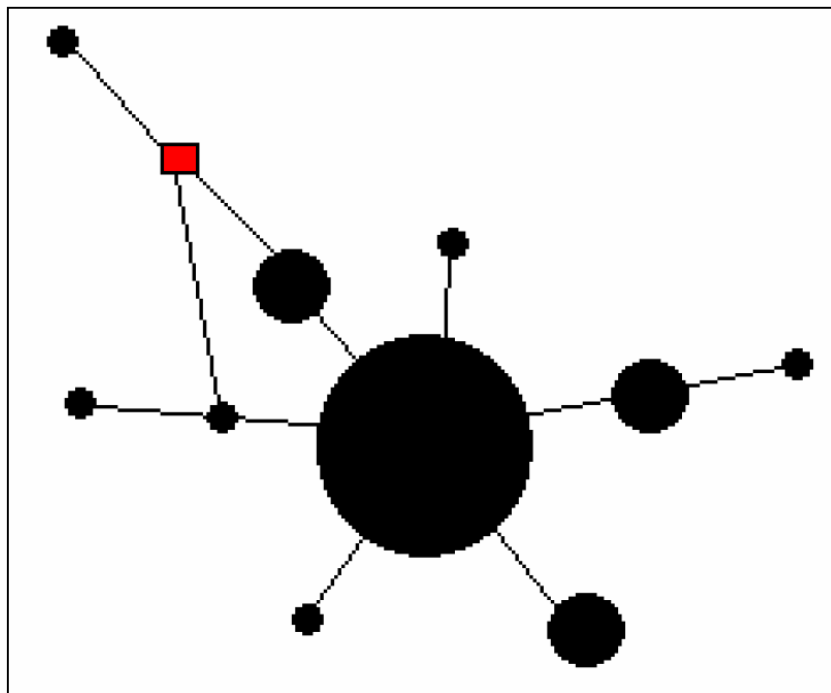


Figure 11 : Exemple de réseau d'haplotypes. Chaque cercle correspond à un haplotype ; la taille du cercle est proportionnelle à la fréquence de l'haplotype dans le jeu de données. La longueur des segments entre chaque haplotype est proportionnelle au nombre de mutations qui les sépare (pas mutationnels). Le carré rouge symbolise un haplotype non détecté durant l'étude mais nécessaire à la construction du réseau (haplotypes manquants ou perdus par dérive au cours de l'évolution) (**Muths, 2006**).

5.4. Emergence des sciences phylogénétiques et phylogéographiques

Durant les années 1970, beaucoup d'attentions ont été portées sur la molécule d'ADN contenue dans les mitochondries (ADNmt). La possibilité de générer facilement des cartes de site de restriction pour l'ADNmt des animaux (**Brown & Vinograd, 1974**), la découverte de l'héritage maternel de cette molécule par **Dawid & Blacker (1972)** puis **Hutchison *et al.* (1974)** et de son rythme rapide d'évolution par **Brown *et al.* (1979)** invite la large utilisation de cette macromolécule dans les études évolutives.

¹³ Un haplotype est un groupe d'allèles de différents loci situés sur un même chromosome et habituellement transmis ensemble.

La découverte de la réaction en chaîne par polymérase «Polymerase Chain Reaction ou PCR» [décrite pour la première fois dans **Saiki *et al.* (1985)** et développée par **Mullis & Faloona (1987)**] ainsi que le développement des procédures de séquençage d'ADN automatisé a finalement permis la collecte de grandes quantités d'informations sur les séquences d'ADN nucléaire, mitochondrial et chloroplastidal.

Cela a déclenché des développements théoriques en phylogénie avec l'apparition de modèles plus complexes et réalistes de l'évolution moléculaire (**Rodríguez *et al.*, 1990 ; Yang, 1994**) pour estimer les arbres phylogénétiques.

Avec l'accumulation de données de séquences d'ADN, les chercheurs ont commencé à s'intéresser à l'inférence des dernières histoires démographiques des échantillons prélevés sur les populations actuelles. Cette nécessité a incité le développement rapide de la théorie de **coalescence**¹⁴ (**Hudson, 1990 ; Kingman, 2000**), une méthodologie d'échantillonnage se basant sur un échantillon de gènes retraçant les temps antérieurs pour inférer l'histoire démographique de la population à partir de l'ancêtre le plus commun des gènes échantillonnés.

Depuis son apparition, la théorie de coalescence a été l'un des sujets de recherches les plus actives dans la population théorique de la génétique (**Fu & Li, 1999**).

L'accumulation de données d'allozymes et d'ADN donne des informations sur la variabilité de la population et la différenciation des structures géographiques au sein d'une espèce cryptique. A ce sujet, la phylogéographie est apparue (**Avise *et al.*, 1987**) comme une sous-discipline de la biogéographie qui a étudié «les principes et les processus qui régissent la répartition géographique des lignées généalogiques, en particulier ceux au niveau intraspécifique» (**Avise, 1998**).

En traitant avec l'étude des lignées généalogiques, la phylogéographie entend combler la phylogénie et la génétique des populations, deux études de terrain qui avaient été traditionnellement séparées, conduisant ainsi à une meilleure compréhension des processus qui affectent à la fois, la macro et la microévolution (**Avise *et al.*, 1987**). Depuis son apparition, la phylogéographie croît de façon exponentielle (**Avise, 1998**) permettant la description et l'interprétation des schémas de répartition de la diversité génétique entre les espèces d'une même population (**Ibrahim *et al.*, 1996 ; Taberlet, 1998 ; Taberlet *et al.*, 1998**).

L'ADN mitochondrial a été le premier marqueur d'ADN à être largement étudiée à des fins évolutives. L'utilisation généralisée de l'ADNmt dans les études de l'évolution a été principalement

¹⁴ La réunion des lignées phylogénétiques de séquences orthologues dans une population (**Achaz, 2009**).

due à des raisons techniques. Plusieurs mitochondries sont présentes dans chaque cellule, c'est pour cette raison que le nombre de copies du gène de l'ADNmt sont beaucoup plus élevés que ceux des gènes nucléaires avec la possibilité de séparer facilement les mitochondries à partir du contenu des cellules restantes, ceci a permis la collecte de grandes quantités afin de purifier l'ADN mitochondrial, avant même l'invention de la PCR (**Brown & Vinograd, 1974**). De plus, l'ADNmt a quelques caractéristiques intrinsèques qui font que cette molécule présente, un système moléculaire idéal pour la phylogénétique, la phylogéographie et les analyses de populations.

6. Morphométrie géométrique

6.1. Historique

La morphométrie est une partie de la biométrie (étude quantitative du vivant) qui a pour but d'étudier la variation de la géométrie des formes biologiques et ses covariations avec d'autres variables ou des facteurs biologiques potentiellement explicatifs. Cette science remonte au XIX^e siècle avec les travaux des biométriciens Karl Pearson et Francis Galton et s'appuie sur des procédures statistiques pour analyser les variations de taille et de forme des organes et des organismes (**Cucchi et al. 2015**).

À partir des années 1960 et 1970, les morphométriciens appliquent l'ensemble des outils des statistiques multivariés aux mesures de distances (telles que la longueur, la largeur ou la hauteur...), de ratios (telle que la gibbosité d'une coquille), et d'angles pour décrire les patrons de variations au sein et entre les groupes biologiques : c'est la morphométrie multivariée également appelée morphométrie classique ou traditionnelle (**Marcus, 1990**). Les travaux de **Mosimann (1970)** définissent le cadre et la signification géométrique des ratios également utilisés par la morphométrie géométrique. Elle permet d'étudier séparément les deux composantes principales des formes biologiques, taille et **conformation**¹⁵ (voir plus bas) (**Jolicœur, 1963 ; Mosimann, 1970**), ce qui offrait, dès cette époque, la possibilité de discuter les déterminismes environnementaux et génétiques des formes biologiques.

Avec les années 1980 et 1990, la morphométrie connaît une « révolution » apportée par l'introduction de la morphométrie géométrique qui substitue les coordonnées de points biologiques aux distances (**Rohlf & Marcus, 1993**). Leur utilisation se fera au travers de méthodes spécifiques, superpositions (**Rohlf & Slice, 1990 ; Bookstein, 1991**) et plaques minces (thin plate splines) (**Duchon, 1976 ; Bookstein, 1991**). Par rapport aux données de la morphométrie traditionnelle, les coordonnées de points prennent en compte la géométrie 2D ou 3D des objets étudiés, et permettent

¹⁵ N'ayant pas d'équivalent en français, Boitard et Lefebvre avaient proposé une traduction du mot anglais « Shape » en « conformation » en français **Lefebvre (1981)**.

de visualiser les résultats des analyses statistiques directement en terme de différences de conformation.

6.2. But de la morphométrie géométrique

Depuis très longtemps, la description morphologique des organismes a été la base de la classification taxinomique. Avec les récentes avancées dans le domaine génétique, la phylogénie moderne (phylogénie génétique) a ouvert le champ à des nouvelles perspectives taxinomiques. Bien qu'elle soit très pertinente et précise, la phylogénie génétique est une technologie coûteuse nécessitant des moyens financiers mirobolants, parfois inaccessibles. Cependant, il faut bien garder à l'esprit que la phylogénie d'un taxon ne sera jamais étudiée sur la seule base de données moléculaires : pour que ce taxon soit validé, il faut qu'il ait en plus une réalité morphologique et géographique (environnementale). La morphométrie géométrique devient alors un maillon indissociable de la phylogénie et un outil essentiel à la compréhension des effets des pressions environnementales sur la diversité morphologiques intra/interspécifiques des espèces. Selon **Neige et al. (1997)**, la morphométrie géométrique peut aussi nous donner une idée de l'implication de l'habitat sur la morphodiversité des organismes et comprendre d'une façon plus ample les phénomènes de spéciation qui en découlent. La morphométrie géométrique, moins coûteuse, basée sur les techniques des points homologues (**Bookstein, 1991 ; Baylac, 1996**) et la transformée de Fourier (**Bookstein, 1997**), pourrait dans certains cas être un substitutif à ces techniques phylogénétiques très coûteuses (**Reisser et al., 2012**).

6.3. Principe des études de morphométries géométriques

La morphométrie géométrique repose sur l'analyse des variations de formes et de leur covariation avec d'autres variables (**Bookstein, 1991**). On distingue aujourd'hui la morphométrie dite traditionnelle, qui se base sur des mesures de distances entre points plus ou moins homologues sur des organismes ou leurs parties, de la morphométrie géométrique, qui considère la forme de façon indépendante de la taille en tant que conformation géométrique.

La forme (en anglais « form ») est donc l'aspect physique d'un objet dans l'espace. Elle est composée de deux éléments : la taille (« size »), c'est-à-dire l'échelle de l'objet, et la conformation (« shape »), l'information spatiale hors échelle intrinsèque à l'objet (**Baylac, 1996**).

Lefebvre (1981) avait décrit la forme de la façon suivante :

$$\text{Forme} = \text{Taille} + \text{Conformation.}$$

Ce qui est une traduction de l'anglais:

$$\text{« Form = Size + Shape »}$$

Cependant, la taille joue un rôle important. En morphométrie traditionnelle, il n'y a pas de définition standard de la taille. Elle peut être décrite par différents paramètres (une longueur, un périmètre, la racine carré d'une aire, racine cubique d'un volume...) qui sont souvent propres à un groupe taxinomique et spécifique à une analyse donnée (**Corruccini, 1987**). Selon **Baylac (1996)**, deux principales définitions de la taille peuvent être schématiquement utilisées : La taille allométrique qui remonte aux travaux de **Teissier (1955)** et de **Jolicœur (1963)** et la taille isométrique (**Mosimann & James, 1979 ; Darroch & Mosimann, 1985**). Dans la première, la taille et la conformation sont indépendantes statistiquement, puisque le paramètre de taille inclut la part allométrique de conformation qui lui est liée. Dans la seconde, cette indépendance n'est pas vérifiée que dans des cas, relativement rares, d'isométrie. La morphométrie géométrique utilise de manière quasi-exclusive ce concept de taille isométrique.

6.4. Objectifs des méthodes de morphométrie géométrique

Les objectifs sont d'une part, d'identifier les homologies ou les variations morphologiques entre différentes espèces, d'autre part de déterminer la phylogénie des espèces étudiées, c'est-à-dire d'établir les relations de parenté entre elles. Ce qui nous permet de mieux comprendre l'évolution à partir d'un ancêtre commun (**Bookstein, 1991**). Deux approches sont considérées en morphométrie géométrique :

L'étude par points d'intérêt (Les points homologues) ou l'analyse des contours (La transformée de Fourier). La première rencontre un plus franc succès.

6.4.1. La méthode des points homologues

6.4.1.1. Principe de la méthode des points homologues

Cette méthode consiste à définir des points d'intérêt sur les structures étudiées, selon le but recherché, puis à les marquer au moyen de repères (extrémité d'un os, articulation, foramen, etc.). Leurs coordonnées sont ensuite relevées en 2D ou en 3D, soit directement dans un logiciel si l'on travaille sur des images, soit directement sur l'objet en 3D, à l'aide d'un pointeur laser adapté. Les effets d'échelle sont ensuite éliminés grâce au calcul de la distance **Procruste**¹⁶ ou à l'aide des coordonnées de Bookstein (voir plus bas), ce qui autorise enfin la réalisation de comparaisons objectives des formes étudiées. Ainsi, la morphométrie géométrique, en accord avec le cadre des ratios de Mosimann précité, caractérise la forme d'un objet par l'ensemble des coordonnées des points mesurés et sa taille est définie de manière unique par la taille centroïde sur l'ensemble des points (**Fig. 12**).

¹⁶ Coordonnées permettant de comparer la forme de deux objets en effectuant des similitudes afin de minimiser la distance entre eux.

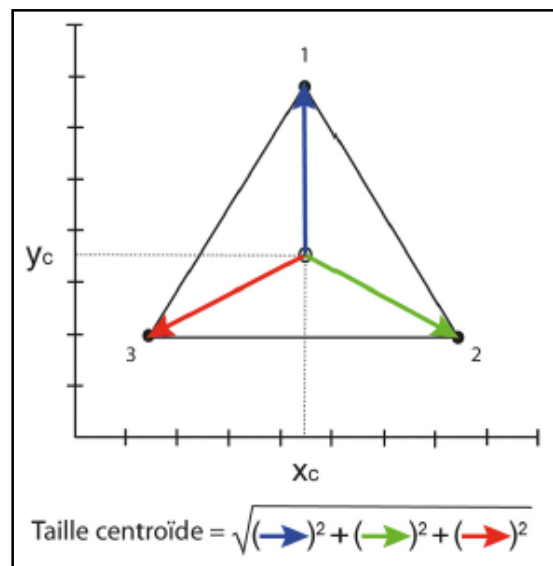


Figure 12 : Visualisation du concept de la taille centroïde calculée à partir des trois points repères d'un triangle équilatéral. Les distances entre le centre de gravité du triangle (X_c , Y_c) et les points repères 1 à 3 figurées par des flèches de couleurs sont les distances utilisées pour calculer la taille centroïde selon la formule décrite sous le triangle (Cucchi *et al.*, 2015).

La taille centroïde d'un objet correspond à la racine carrée de la somme des carrés des distances entre son centre de gravité et chacun de ses points (**Fig. 12**). Pour calculer cette taille géométrique il faut tout d'abord calculer le centre de gravité (centroïde) d'une forme (ici un triangle) définie par ses points homologues (landmarks) et calculer la distance entre chacun de ces points et le centroïde. La valeur de la taille géométrique ou « taille centroïde » est ensuite obtenue par la racine carrée de la somme des carrés de chaque distance (**Fig. 12**).

En somme, cette méthode analyse des coordonnées relatives de points-repères pour capturer la géométrie d'un objet. La morphométrie traditionnelle ne permet qu'une représentation partielle de la forme en sous-estimant la représentation géométrique. Au contraire, l'utilisation de points homologues a été privilégiée par les morphométriciens afin de maximiser l'information biologique (**Bookstein, 1991**). Une définition correcte de ces points est indispensable pour légitimer la comparaison des conformations de différents objets biologiques. Les points-repères doivent être définis au préalable sur des éléments précis et homologues des structures biologiques. En effet, dans le cadre de la théorie de l'évolution, les seuls éléments comparables entre différents organismes sont des éléments homologues, c'est à dire des éléments hérités d'un ancêtre commun et qui sont donc susceptibles de traduire l'histoire évolutive des organismes qui les portent (**Rohlf & Slice, 1990 ; Bookstein, 1991**).

La représentation exhaustive d'un objet en termes de distances est souvent moins parcimonieuse que sa représentation par les coordonnées des points mesurés. Ainsi, quand le nombre de points augmente, à cause de la complexité de la forme ou simplement pour en affiner la description, le

nombre de mesures de distances nécessaires pour appréhender cette même géométrie augmente de façon exponentielle alors que le nombre de variables géométriques, les coordonnées de ces points-repères, augmente de façon linéaire.

Traditionnellement, la morphométrie classique consiste à déterminer les données biométriques par les mensurations d'un spécimen telles que la hauteur de corps, la longueur de la tête, etc. Les valeurs étant souvent réduites en pourcentage d'une autre. La morphométrie est donc une partie de l'étude scientifique de la morphologie d'un organisme.

Par exemple, il faut 10 coordonnées ou 10 mesures de distance pour appréhender la totalité de la géométrie d'une mandibule décrite par 5 points-repères en 2 dimensions ; si cette forme est décrite par 11 points-repères, il faut 22 coordonnées ou 66 distances (**Fig. 13**).

Un sous échantillonnage de ce nombre de distances permet néanmoins de tirer des informations importantes sur la forme, mais il est alors impossible de représenter graphiquement la forme étudiée et ses variations dans l'espace. L'interprétation des informations quantitatives étudiées devient alors rapidement compliquée.

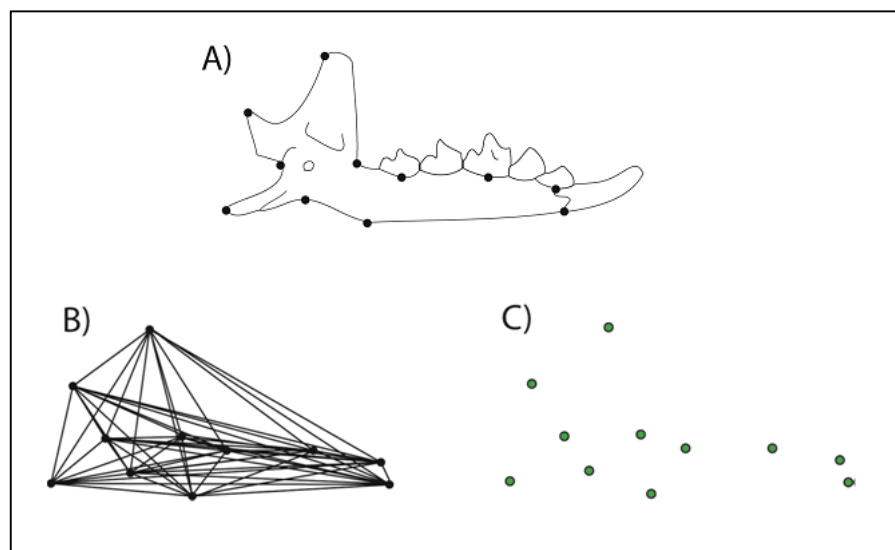


Figure 13: Description de la géométrie d'une mandibule de Musaraigne (Soricidae : Crocidurinae) avec 11 points repères en 2 dimensions. **A.** Position des points repères. **B.** Description par les distances (66). **C.** Description par les coordonnées des points-repères (22).

En distingue 3 catégories de points-repères :

- les points-repères de **type I** qui sont définis à des intersections entre différents tissus biologiques et dont l'homologie n'est pas mise en question par la variation de la conformation ;
- les points-repères de **type II** qui ne sont pas définis par une interaction entre plusieurs tissus,

mais comme une extrémité d'un même tissu, tel qu'un maximum de courbure. Ces points-repères ont une homologie discutable ;

- les points-repères de **type III** qui ne sont pas définis par des éléments structurels précis et proches, mais par leur position relative par rapport à un élément éloigné. Ils sont aussi souvent situés à des maxima de courbures. S'ils peuvent s'avérer utiles pour la description de la forme, l'homologie de ces points-repères est encore moins évidente que celle des points de **type II**.

La conformation d'un objet étant définie par la position relative des points-repères qui la composent, il est préférable de maximiser le nombre de points-repères de **type I** de façon à optimiser la comparaison avec d'autres conformations de structures similaires. Sachant que la conformation d'un objet étant définie par la position relative des points-repères qui la composent, il est préférable de maximiser le nombre de points-repères de **type I** de façon à optimiser la comparaison avec d'autres conformations de structures similaires.

6.4.1.2. Analyse des points homologues

Comme dit précédemment, la méthode des points homologues repose sur le principe de la superposition Procruste qui permet de placer tous les individus dans un même espace morphologique. Pour supprimer les effets de position, de taille et d'orientation, la procédure de la superposition Procruste consiste en trois étapes (**Fig. 14**) :

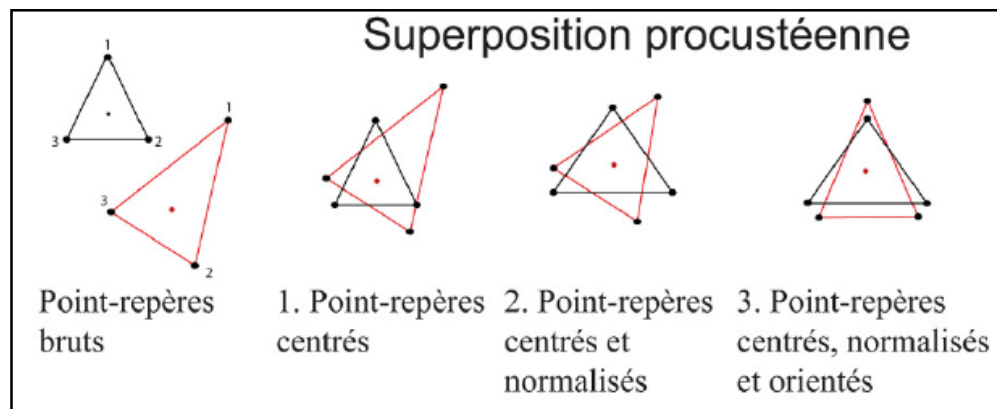


Figure 14: Les trois étapes de la superposition Procrustes : a, centrage sur une origine commune (centroïde) ; b, normalisation par la taille centroïde ; c, orientation pour minimiser la somme des carrés des écarts entre les points repères homologues (**Cucchi et al., 2015**).

a. La translation de toutes les configurations de points homologues de l'échantillon afin de les faire converger sur leur centre de gravité ou centroïde (moyenne des coordonnées des points homologues de toutes les configurations). Cette première étape supprime les effets de position.

b. La normalisation de toutes les configurations de l'échantillon afin qu'ils partagent la même taille centroïde. De façon conventionnelle, toutes les configurations de points sont standardisées avec une

taille centroïde de 1. Cette seconde étape supprime les effets de taille mais conserve intégralement les proportions des objets, y compris les différences de conformations liées à la taille (allométries).

c. La rotation et réorientation de toutes les configurations de points sur leur centroïde afin de minimiser les distances entre les points homologues deux à deux. Pour plus de deux formes, la méthode s'appelle la « Generalized Procrustes Analyses » où l'étape de rotation repose sur un algorithme itératif (voir **Rohlf & Slice, 1990** pour plus de détails). L'itération est répétée jusqu'à obtenir une convergence. Cette étape supprime les effets de rotation et minimise en même temps les différences entre tous les objets.

Les nouvelles coordonnées cartésiennes des points homologues centrés, mis à l'échelle et orientés après superposition Procrustes sont appelés les coordonnées Procrustes (Procrustes shape coordinates). La moyenne de ces coordonnées représente la conformation moyenne (Consensus). Les distances entre deux configurations de coordonnées Procrustes dans l'espace des conformations (Shape space) [29] sont appelées les distances Procrustes (Procrustes distances) et permettent de mesurer la (dis) similarité entre deux ou plusieurs conformations (**Cucchi et al., 2015**).

6.4.1.3. Visualisation graphique des conformations

Deux modes de visualisation principaux sont utilisés : soit directement à partir des différences entre coordonnées des points qui sont par définitions superposés, soit en faisant appel aux plaques minces (thin plate splines) qui ont permis de quantifier et de supprimer la subjectivité des grilles de déformation (**Fig. 15**) de d'Arcy Thompson (1961).

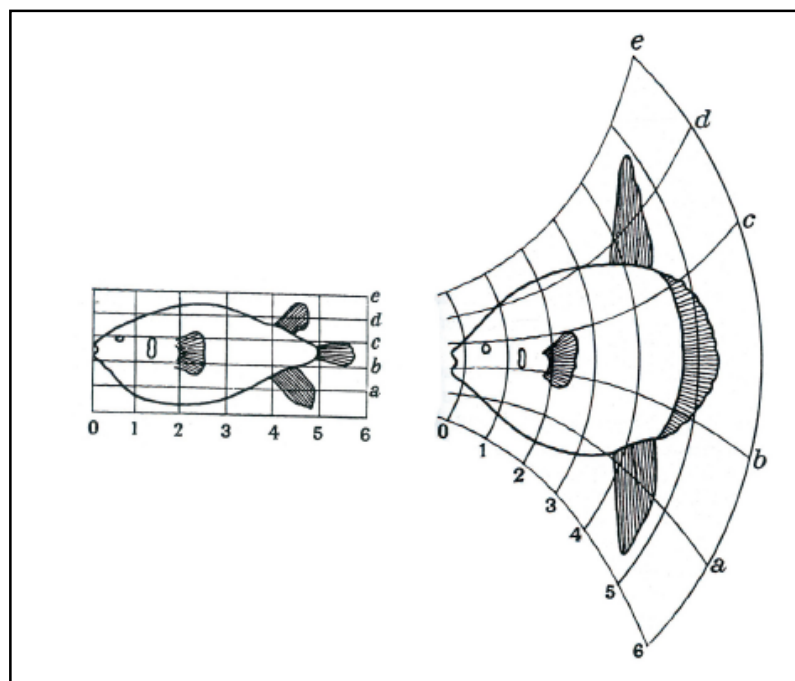


Figure 15: Grille de déformation de D'Arcy Thompson's (1917) montrant les changements de conformation entre le Diodon (A) et le poisson lune Mola (B).

Dans le premier cas, l'interprétation se traduit par l'observation des différences entre deux configurations de points. Dans le deuxième cas, les différences entre une conformation de départ, l'objet moyen (consensus), et un l'objet d'intérêt (cible), sont visualisés par la déformation d'une grille à mailles carrées retraçant les différences en tous points de cette grille. La continuité de ce type de représentation vient de la fonction des plaques minces qui est une fonction d'interpolation. Ce type de représentation évite d'interpréter les différences de manière strictement locale au profit d'une interprétation globale et suggère en même temps différentes échelles de variation clinales ou non. **Bookstein (1991)**, qui a appliqué les plaques minces à la morphométrie géométrique défend fortement ce deuxième mode de visualisation qui est le seul à prendre en compte le lien entre tous les points résultant de la superposition Procruste. Les deux combinés permettent cependant deux échelles complémentaires de visualisation.

6.4.2. La méthode de la transformé des ellipses de Fourier (Analyse des contours)

6.4.2.1. Principe de la transformée de Fourier

Le son, la couleur et les autres éléments avec lesquels nous interagissons dans notre vie quotidienne sont caractérisés par des fonctions: À chaque point de l'espace et à chaque instant, les fonctions produisent des signaux que nous sommes en mesure de détecter. Le meilleur moyen d'analyser les caractéristiques d'un signal consiste à étudier ses fréquences. Dans un signal sonore, par exemple, les fréquences sont responsables de ce que nous sommes habitués à identifier comme un son aigu ou grave (**Gomes & Velho, 1999**). En outre, la distinction du rouge au vert est capturée dans la fréquence de l'onde électromagnétique associée. Pour analyser le contenu fréquentiel d'une fonction, nous devons d'abord répondre à la question suivante: Quelle est la fréquence d'une fonction? La réponse à cette question se trouve dans la « transformée de Fourier ».

Cette opération mathématique décompose une fonction complexe en une somme de fonctions trigonométriques simples. Méthode décrite par Joseph Fourier (1768-1830): une fonction périodique (le signal d'origine) va être approximée par une somme de fonctions trigonométriques de longueur d'onde décroissante (Harmoniques) qui décompose une fonction complexe en une somme de fonctions trigonométriques simples. Sous certaines conditions de continuité et de dérivation, tout signal périodique de pulsation ω (ou de fréquence $f = \frac{\omega}{2\pi}$) et de pas (t) peut s'écrire sous la forme d'une « série de Fourier » comme suit :

$$f(t) = A_0 + \sum_{n=1}^{+\infty} A_n \cos n \omega t + \sum_{n=1}^{+\infty} B_n \sin n \omega t$$

Le coefficient A_0 est la valeur moyenne de $f(t)$:

$$A_0 = \langle f(t) \rangle = \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} f(t) dt$$

Sachant que $T=2\pi/\omega$, le coefficient A_n se calcule avec la formule :

$$A_n = \frac{2}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} f(t) \cos(n\omega t) dt$$

Et le coefficient B_n se calcule donc avec la formule :

$$B_n = \frac{2}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} f(t) \sin(n\omega t) dt$$

L'amplitude de rang n « H_n » s'écrit :

$$H_n = \sqrt{A_n^2 + B_n^2}$$

6.4.2.2. Analyse des contours (ellipses) par la transformée de Fourier

Les méthodes d'analyses de contour de Fourier doivent leur développement en partie aux nombreux cas d'organismes biologiques qui ne possèdent pas un nombre suffisant de points homologues mais aussi parce que des différences de forme peuvent se situer entre ces derniers. Dans ces cas nombreux, ce sont les structures biologiques elles-mêmes, telles que la surface occlusale d'une dent, une surface articulaire, le bord antérieur d'une scapula ou la coquille d'une patelle... qui sont considérés comme homologues d'un spécimen à l'autre (**Cucchi *et al.*, 2015**).

Nous avons vu précédemment que les transformées de Fourier permettent de décrire une fonction périodique en la décomposant en une série infinie de fonctions trigonométriques de longueur d'onde décroissante (les harmoniques) définies par des termes sinus et cosinus, eux-mêmes pondérés par des coefficients a_n et b_n (les coefficients de Fourier) (**Fig. 16A**). Plus la longueur d'onde décroît, plus l'harmonique décrit un détail de cette fonction. Ainsi, plus on cumule d'harmoniques, plus on obtient une description précise de la fonction d'origine et donc de la forme de départ. Plusieurs fonctions ainsi décomposées peuvent donc être comparées.

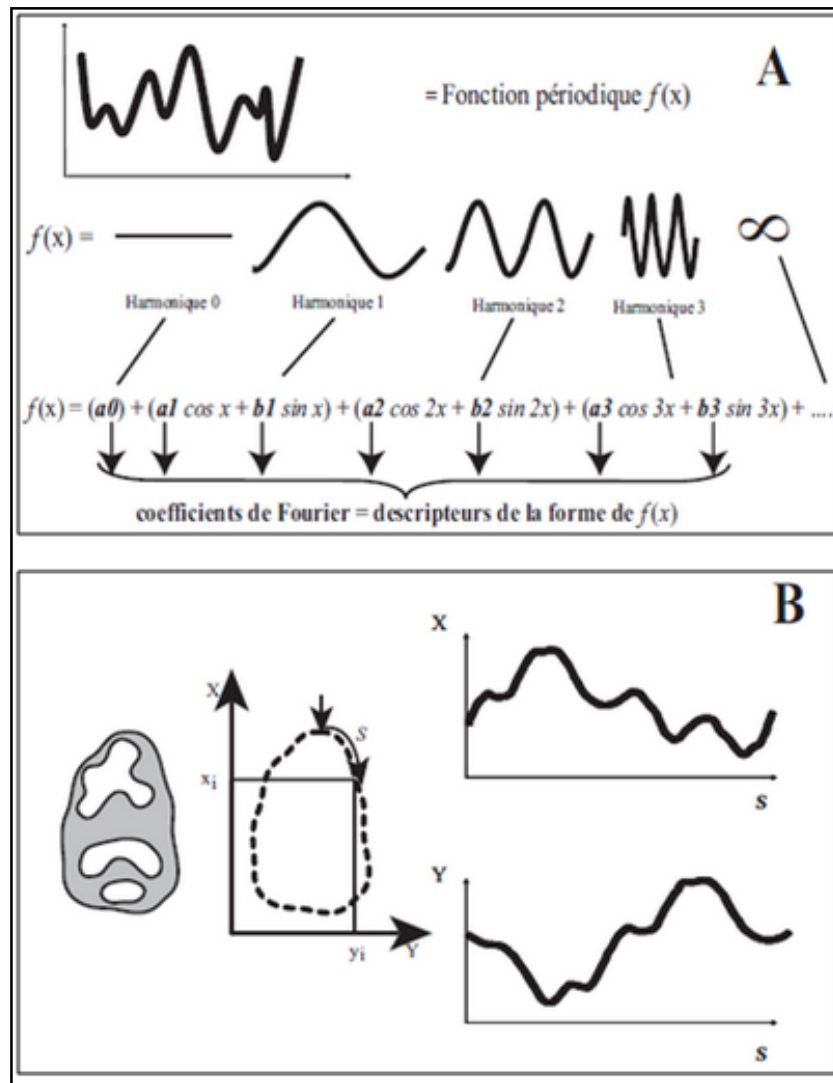


Figure 16: A, Principe de la Transformée de Fourier ; B, Le contour externe de la vue occlusale d'un molaire bunodonte (ici première molaire inférieure de muriné) génère deux fonctions périodiques d'après l'abscisse curviligne (S) selon X et Y.

L'objectif de la transformée elliptique de Fourier (TEF) est de normaliser les contours d'un corps physique précis (**Cucchi et al., 2015**). Pour un contour fermé en 2D on effectue tout d'abord une « paramétrisation » qui consiste à décomposer ce contour dans ses projections selon x et y (**Fig. 16B**). La variation de l'abscisse curviligne (S) (distance parcourue par un point le long du contour) selon x et y permet d'obtenir deux fonctions périodiques une fois S revenue à son point de départ :

$$x_N(t) = A_0 + \sum_{n=1}^N a_n \cos\left(\frac{2n\pi t}{T}\right) + b_n \sin\left(\frac{2n\pi t}{T}\right)$$

$$y_N(t) = C_0 + \sum_{n=1}^N c_n \cos\left(\frac{2n\pi t}{T}\right) + d_n \sin\left(\frac{2n\pi t}{T}\right)$$

Ces deux fonctions peuvent être alors décomposées en série de Fourier avec a_n et b_n , les coefficients des harmoniques du contour selon x et c_n et d_n , les coefficients des harmoniques du contour selon y comme suit :

$$\begin{aligned} a_n &= \frac{T}{2n^2\pi^2} \sum_{p=1}^K \frac{\Delta x_p}{\Delta t_p} \left[\cos\left(\frac{2n\pi t_p}{T}\right) - \cos\left(\frac{2n\pi t_{p-1}}{T}\right) \right], \\ b_n &= \frac{T}{2n^2\pi^2} \sum_{p=1}^K \frac{\Delta x_p}{\Delta t_p} \left[\sin\left(\frac{2n\pi t_p}{T}\right) - \sin\left(\frac{2n\pi t_{p-1}}{T}\right) \right], \\ c_n &= \frac{T}{2n^2\pi^2} \sum_{p=1}^K \frac{\Delta y_p}{\Delta t_p} \left[\cos\left(\frac{2n\pi t_p}{T}\right) - \cos\left(\frac{2n\pi t_{p-1}}{T}\right) \right], \\ d_n &= \frac{T}{2n^2\pi^2} \sum_{p=1}^K \frac{\Delta y_p}{\Delta t_p} \left[\sin\left(\frac{2n\pi t_p}{T}\right) - \sin\left(\frac{2n\pi t_{p-1}}{T}\right) \right], \end{aligned}$$

D'après **Kuhl & Giardina (1982)**, la contribution de chaque harmonique, en prenant en compte à la fois la contribution selon x et selon y est une ellipse. Pour chaque harmonique, les quatre coefficients de Fourier a_n , b_n , c_n , et d_n contiennent donc l'information géométrique correspondant à cette ellipse (excepté l'harmonique 0 qui ne contient que deux coefficients). L'ellipse de l'harmonique 1 sera utilisée pour filtrer les effets de position, taille et orientation des configurations de points (**Ferson et al., 1985 ; Crampton, 1995**). Selon **Kuhl & Giardina (1982)**, les coefficients de Fourier et les paramètres de tailles (périmètre ou racine carrée de la surface) de l'harmonique 1 seront utilisés respectivement comme variables de conformation et de taille pour des analyses statistiques.

Prenons l'exemple d'une feuille de velours (**Fig. 17**).

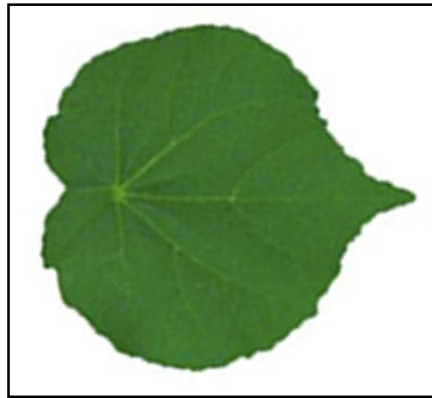


Figure 17 : Image d'origine d'une feuille de velours avant normalisation de son contour.

Afin de normaliser un contour, son image doit être **binarisées**¹⁷ et fractionnées (**Fig. 18A**) suivant une chaîne de code (**Fig. 18B**) en utilisant une séquence de lignes droites d'une longueur et dans une direction spécifiées (**Fig. 18A**). On utilise les notions de connectivités entre pixels à huit situations. La direction de la connexion entre pixels est codée par un schéma numérique (**Fig. 18B**).

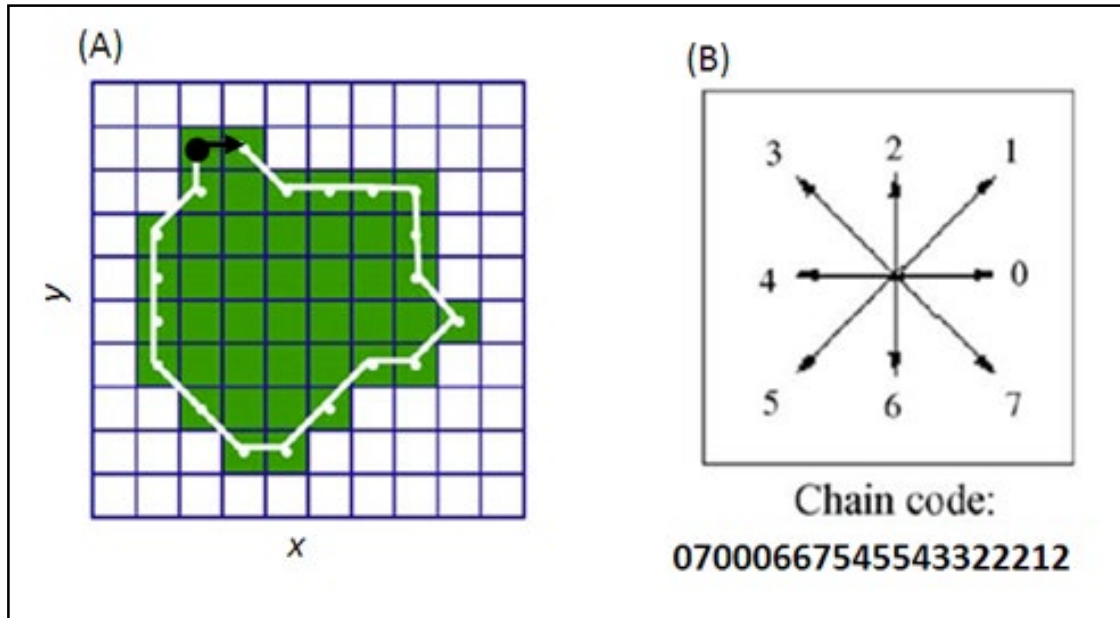


Figure 18: Création d'une chaîne de code à partir d'une image fractionnée. A, Image fractionnée binarisée ; B, chaîne de code (à huit situations) commençant depuis le point noir à gauche.

¹⁷ En traitement d'image, la binarisation est une opération qui produit deux classes de pixels, en général, ils sont représentés par des pixels noirs et des pixels blancs.

En se basant sur la chaîne de code établit, on procède à la normalisation du contour le plus fidèle possible à l'image d'origine. Le détail du contour augmente avec l'augmentation des harmoniques pris en compte (**Fig. 19**).

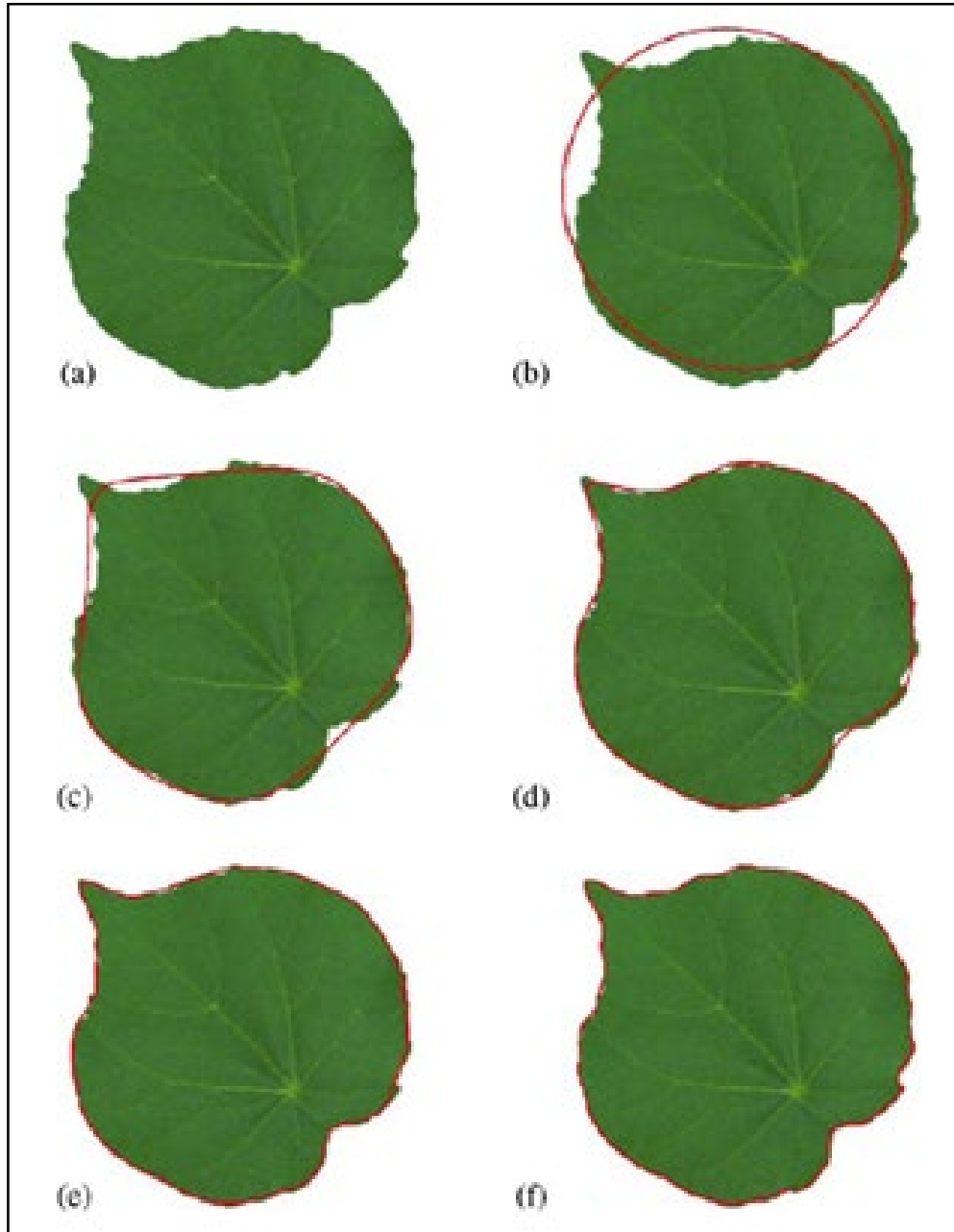


Figure 19: Approximation de la forme d'une feuille de velours par des ellipses de Fourier (EF) (en rouge). a, image d'origine ; b, premiers harmoniques de l'EF ; c, quatrièmes harmoniques de l'EF ; d, huitièmes harmoniques de l'EF ; e, seizième harmoniques de l'EF ; f, trentième harmoniques de l'EF.

Le contour correspondant aux harmoniques les plus pertinentes sera utilisé pour la normalisation finale (**Fig. 20**).

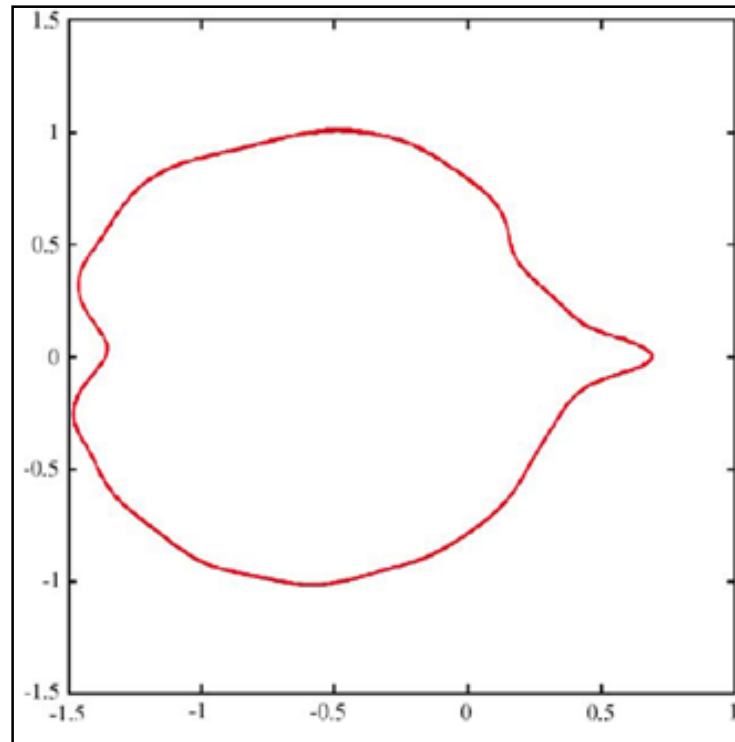


Figure 20: Corps physique après normalisation finale de son contour.

Chapitre I. 2 :

La mer Méditerranée

1. Description de la Mer Méditerranée

1.1. Historique

La mer Méditerranée est une descendante de la mer **Thethys**¹⁸ qui lui donna naissance une fois la plaque eurasiennne (Laurasie) s'est séparée de la plaque africaine (Gondwana).

La configuration actuelle de la mer Méditerranée résulte de l'évolution de la collision entre ces deux plaques continentales et d'autres microplaques africaines associés: Iberia, Pouilles et l'Arabie (**Fig. 21**).

La partie ouest du bassin méditerranéen a été principalement formée dans le Tertiaire précoce (Eocène au Miocène inférieur) par la collision des plaques ibériques et des Pouilles avec l'Eurasie. Le bassin oriental est le résultat de la collision de l'Arabie avec l'Eurasie Promontoire 16 MA. Après ces événements, la Méditerranée était devenue une mer enclosure communiquant avec l'océan Atlantique par seulement deux corridors d'eau: le couloir Bétique à travers le sud de la péninsule ibérique, et le corridor rifain à travers le Nord du Maroc (**Hsü, 1971 ; Jong, 1998 ; Rohling *et al.*, 2009**). Le corridor Bétique fut fermé entre 11 à 7 MA, mais le couloir rifain est resté ouvert jusqu'à la crise de salinité messénienne.

La fermeture du corridor rifain par soulèvement tectonique (**Duggen *et al.*, 2003**) a entraîné l'interruption de la connexion entre la mer Méditerranée et l'Océan Atlantique. Ceci a déclenché la crise de la salinité méditerranéenne qui a débuté de manière synchrone à travers tout le bassin méditerranéen à 5.96 MA (**Krijgsman *et al.*, 1999**). En conséquence, la mer Méditerranée presque complètement desséchée (**Hsü, 1971**), se transforme en un bassin peu profond hypersalin, provoquant une extinction massive de la plupart de ses espèces.

La crise de salinité messinienne a duré jusqu'à 5.33 MA (**Krijgsman *et al.*, 1999**), puis l'ouverture du détroit de Gibraltar a permis l'entrée des eaux de l'Atlantique qui ont inondé les deux bassins méditerranéens.

¹⁸ Un paléo-océan qui s'est ouvert d'Est en Ouest du Permien supérieur au Jurassique moyen (**Hsü, 1971**).

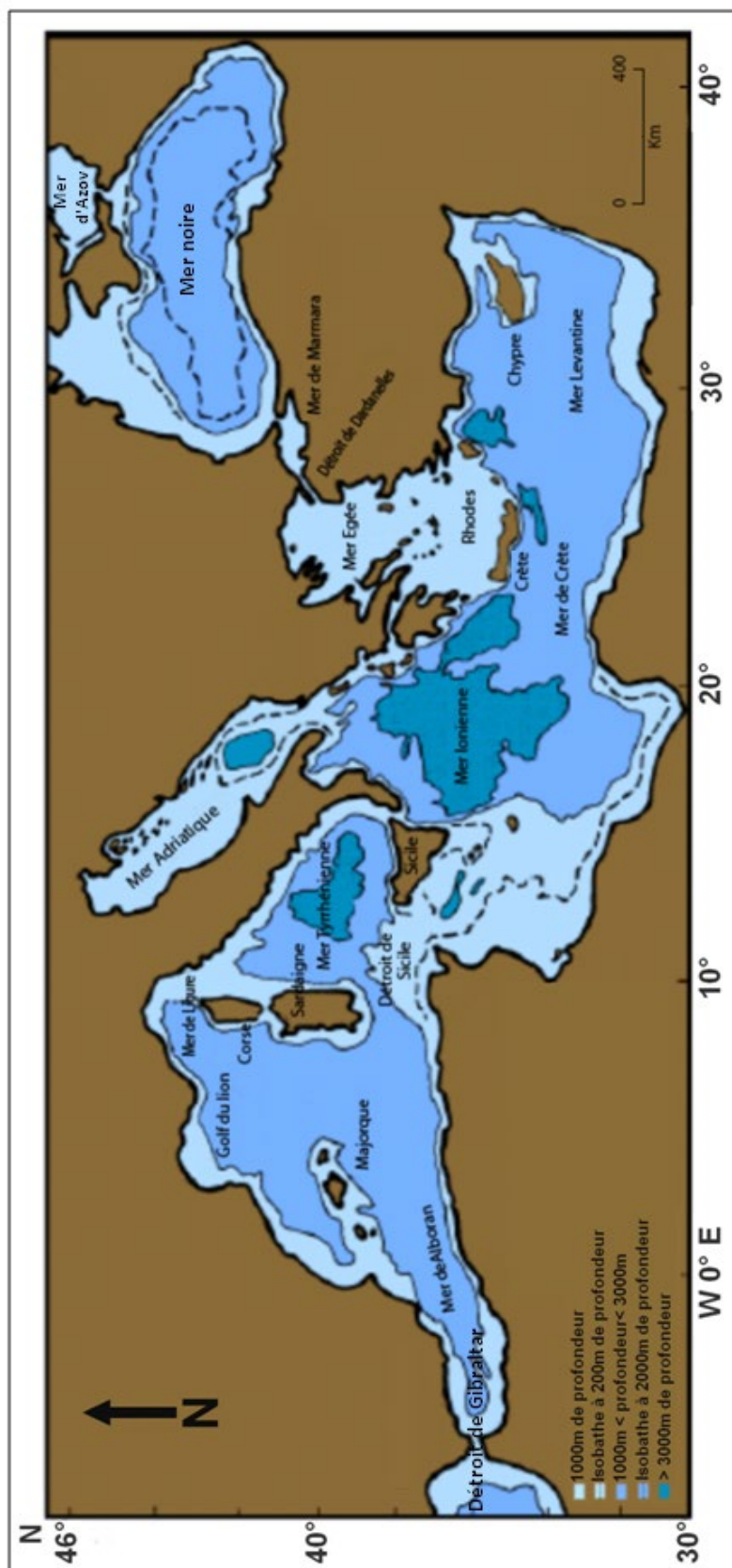


Figure 21. Carte montrant la topographie et les subdivisions de la mer Méditerranée (D'après Tomczak & Godfrey, 2003).

1.2. Courantologie en Méditerranée

La côte algérienne fait partie de la méditerranée occidentale, celle-ci est reliée à l'océan Atlantique par le détroit de Gibraltar, et à la Méditerranée orientale par le détroit de Sicile. La Méditerranée est soumise à un climat aride, avec de faibles précipitations (**Tchernia, 1978**). De ce fait, les pertes d'eau douce par évaporation sont supérieures aux apports issus des précipitations, des fleuves et de la mer Noire : la mer Méditerranée est un bassin de concentration et d'évaporation.

Bryden *et al.* (1994) proposent une revue des différentes estimations de la perte d'eau nette (Évaporation - Précipitations - Ruissellement) en Méditerranée : les valeurs obtenues varient entre 0.47 m/an et 1.31 m/an selon les auteurs. Cette évaporation intense induit un déficit net d'eau douce qui est compensé par l'entrée d'eau d'origine atlantique au niveau du détroit de Gibraltar, et est un des principaux moteurs de la circulation thermohaline en Méditerranée.

Les échanges de masses d'eau de densités différentes aux niveaux des deux détroits décrits par **Millot (1987 ; 1999)** et résumée sur la **figure 22** sont, en effet, à l'origine de la circulation générale dans le bassin méditerranéen occidental.

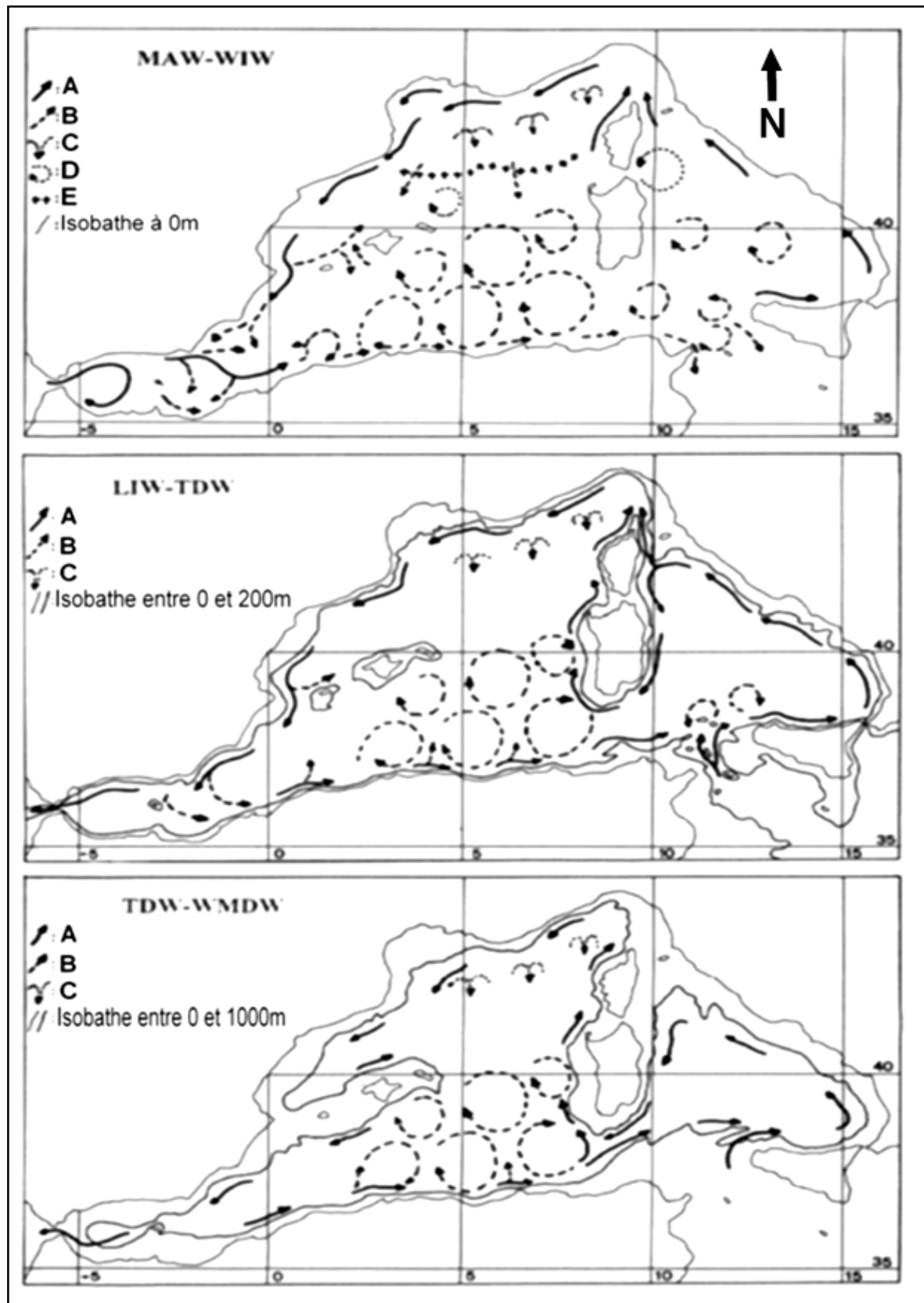


Figure 22. Circulation des principales masses d'eau dans la Méditerranée occidentale ; A, parcours plus ou moins étudié ; B, échelle moyenne des courants tout au long de l'année ; C, échelle moyenne des courants pendant l'hiver ; D, courant induit par le vent ; E, le front nord Baléares. (Millot, 1999).

L'écoulement de surface de la mer Méditerranée est dominé par les eaux de l'Atlantique (AW, Atlantique Water) qui entrent dans la mer Méditerranée par le détroit de Gibraltar avec une salinité d'environ 36.2 **psu**¹⁹ et une température de 15 °C.

A l'entrée de la mer Méditerranée, le mélange des eaux (AW) avec les eaux méditerranéennes provoque la modification des eaux de l'Atlantique (MAW, Modified Atlantic Water) et provoque la formation de deux tourbillons anticycloniques dans la mer d'Alboran. Le flux d'eau au niveau du Détroit de Gibraltar est la somme d'un flux d'eaux Atlantiques plutôt chaudes et peu salées (~0.78 Sv²⁰ entrant en surface et d'un flux plus faible d'eaux Méditerranéennes plutôt froides et salées sortant en profondeur (~0.67 Sv) (**Bryden *et al.*, 1994 ; Tsimplis & Bryden, 2000; Criado-Aldeanueva *et al.*, 2012**). Ainsi, le Front Almeria-Oran (AOF, Almeria-Oran Front) est formé entre les eaux de surface de l'Atlantique d'origine récente et ceux d'origine méditerranéenne (**Fig. 23**) (**Millot, 1999 ; Rohling *et al.*, 2009**).

¹⁹ De l'anglais « Practical Salinity Unit » ou unité de salinité pratique.

²⁰ Sverdrup, unité de calcul du flux des eaux (1Sv = 10⁶m³/s)

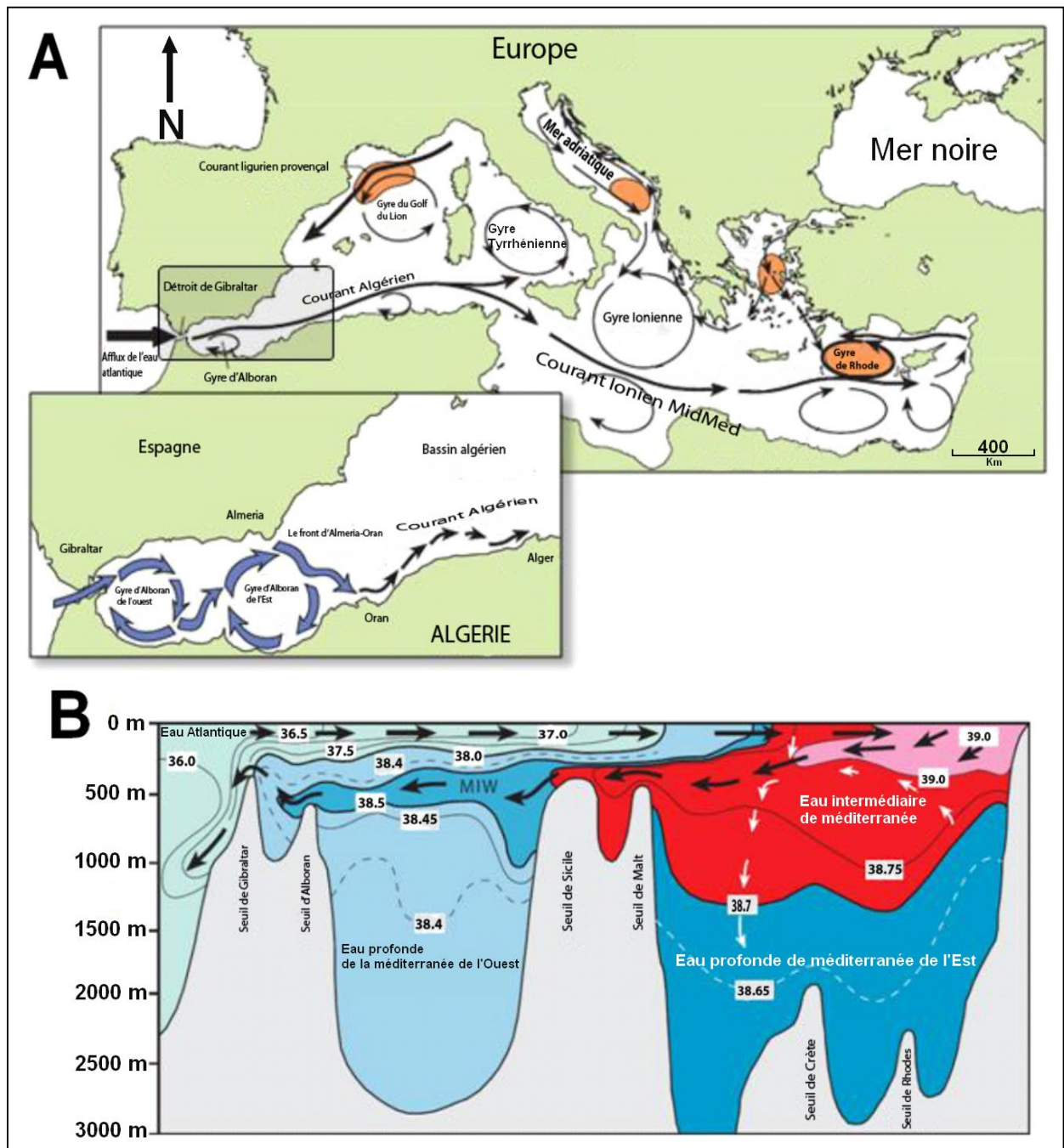


Figure 23. A- La circulation des eaux de surface dans la mer Méditerranée, avec un détail du Front de l'Almeria-Oran. Les zones en orange indiquent les zones intermédiaires et la formation des eaux profondes. B- Coupe longitudinale montrant la circulation des masses d'eaux dans la mer Méditerranée pendant l'hiver. Les Iso-lignes indiquent les valeurs de salinité en p.s.u. et les flèches indiquent le sens de circulation d'eau dans la mer Méditerranée (D'après Rohling *et al.*, 2009).

La MAW effectue un parcours cyclonique en Méditerranée occidentale dans une couche d'une centaine de mètres d'épaisseur à partir de la surface (**Fig. 23**), au cours duquel elle est soumise à l'évaporation et au mélange. Elle gagne peu à peu en salinité et en densité. Sa salinité passe, ainsi, de plus ou moins 36.5 psu au niveau du détroit de Gibraltar à 38.0-38.3 psu en Méditerranée nord-occidentale, et sa température varie entre 14°C et 15°C sous la couche de mélange. Ce parcours dure environ une année (Bryden *et al.*, 1994). En arrivant de l'Atlantique, la MAW longe d'abord la côte

espagnole en mer d'Alboran puis rejoint, via le jet Almería-Oran, la côte africaine. Elle longe celle-ci jusqu'au détroit de Sicile par le courant Algérien, dont les instabilités engendrent des tourbillons cycloniques et anticycloniques qui transportent une partie de la MAW vers le nord (**Mortier, 1992 ; Taupier-Letage & Millot, 1998**). Au niveau du détroit de Sicile, deux-tiers de la veine continue vers la Méditerranée orientale.

Le reste de la MAW remonte au nord du bassin occidental en mer Tyrrhénienne en longeant la côte italienne de façon cyclonique. Formant le courant Est-Corse, elle franchit le canal Corse et pénètre dans le golfe de Gênes où elle rejoint le courant Ouest-Corse, qui remonte du bassin algérien à l'ouest de la Sardaigne et de la Corse. Là, les deux branches du courant Corse fusionnent pour former le courant Nord, qui coule le long des côtes italiennes, françaises puis espagnoles, longeant le plateau du golfe de Lion. Le courant Nord est le courant principal en Méditerranée nord-occidentale. Sa variabilité saisonnière est très marquée : peu profond, large et stable en été, il s'approfondit, accélère, devient plus étroit et instable en hiver, formant des méandres d'amplitude et de longueur d'onde variant entre quelques dizaines et une centaine de kilomètres (**Conan & Millot, 1995**). Au niveau de la mer des Baléares, la majeure partie de la MAW continue en traversant le canal d'Ibiza jusqu'au détroit de Gibraltar et pénètre dans l'océan Atlantique, tandis que l'autre branche est déviée vers le nord-est, accentuant la circulation cyclonique.

Le refroidissement, donc, la densification d'une partie de la MAW en hiver en Méditerranée nord-occidentale produit l'eau hivernale intermédiaire (WIW, Winter Intermediate Water), avec des températures inférieures à 12.4 °C et une salinité de l'ordre de 38.3 psu. Cette eau s'écoule sous la MAW moins dense et plus chaude qui arrive des régions avoisinantes.

Pendant l'hiver, des vents forts, associés à des masses d'air froid et sec provoquent une évaporation et un refroidissement accrue des eaux de surface du bassin Levantin, qui deviennent plus denses formant les eaux levantines intermédiaires (LIW, Levantine Intermediate Water) (**Millot, 1987**).

C'est une eau chaude de la méditerranée occidentale (entre 13 et 14 °C), c'est la plus salée (entre 38.5 et 38.75 psu) (**Lacombe & Tchernia, 1972**). Elle pénètre en Méditerranée occidentale par le détroit de Sicile, et effectue alors un parcours cyclonique en longeant, les côtes entre 300 m et 800 m de profondeur (**Fig. 23**).

Après avoir longé les côtes de la mer Tyrrhénienne, une partie de la LIW franchit le canal Corse, et l'autre partie contourne la Corse et la Sardaigne avant de pénétrer en Méditerranée nord-occidentale et de rejoindre la première branche en mer Ligure. Elle suit ensuite les côtes italiennes, françaises puis espagnoles et franchit le canal d'Ibiza avant de s'écouler dans l'océan Atlantique par le détroit

de Gibraltar. Une petite partie de la LIW est entraînée en mer d'Alboran par la MAW, et s'écoule le long des côtes algériennes. Le parcours de la LIW entre les détroits de Sicile et de Gibraltar dure environ 25 ans.

Les LIW sont les principaux constituants des eaux intermédiaires Méditerranéennes (MIW, Mediterranean Intermediate Water) qui se situent entre 150 et 600 m de profondeur.

A ce stade, la scission des MIW se fait dans deux branches principales: l'une coule vers le nord, dans le bassin tyrrhénien et les autres flux vers l'ouest à travers le fond du détroit de Gibraltar. Outre, la MAW coule à la surface et la MIW coule à une profondeur intermédiaire. Les deux bassins méditerranéens ont des couches d'eau profondes, qui sont formées de façon indépendante dans le golfe du Lion pour l'eau profonde de l'ouest Méditerranéen (WMDW), et à la mer Adriatique et sporadiquement à la mer Égée pour l'eau profonde de la Méditerranée orientale (EMDW).

Les sorties de la Méditerranée (MO) sont constituées par la MIW (75%) et la WMDW (25%) et laissent la mer Méditerranée à travers le fond du détroit de Gibraltar avec une salinité comprise entre 38.2 et 38.4 psu et une température de 13 °C.

Cette masse d'eau relativement chaude et salée joue un rôle important dans la circulation thermohaline dans l'Atlantique Nord-Est (**Tomczak & Godfrey, 2003**). Il a été démontré que le MO avait un impact sur les régimes de circulation des eaux de surface, induisant la formation des courant des Açores (**Jia, 2000; Özgökmen *et al.*, 2001**).

1.3. Impact de l'âge de glace sur la mer Méditerranée

À la fin du Pliocène et l'ensemble du Pléistocène, les variations cycliques du climat mondial ont été dominées par l'apparition de grandes glaciations entrelacées à courte périodes interglaciaires chaudes. Bien qu'il y a toujours eu des controverses concernant les limites exactes et les causes de l'apparition de phénomènes glaciaires, la première glaciation majeure de l'hémisphère Nord a probablement eu lieu autour de 2.37 MA (**Shackleton *et al.*, 1984 ; Webb & Bartlein, 1992**).

Les cycles glaciaires ont joué un rôle important dans la répartition géographique de la diversité intraspécifique et la divergence des populations dans les taxons marins et terrestres. Les changements de niveau de la mer ont été par mis les impacts les plus évidents des cycles glaciaires dans le milieu marin. Avec l'avancée du front polaire, de grandes quantités d'eau ont été piégés dans les glaciers, changeant le niveau de la mer.

Selon **Fairbanks (1989)**, le niveau de la mer pouvait être de 121.5 ± 5 mètres en dessous du niveau actuel au cours du dernier maximum glaciaire (LGM). Les cycles glaciaires qui ont profondément changé la température de la mer des eaux de surface et des températures d'air près de la surface de la mer ont provoqué de grands changements dans les habitats intertidaux et des distributions d'espèces changeantes. Dans certains endroits les populations peuvent avoir été éteintes ou profondément réduite, ce qui peut avoir causé une divergence démographique accélérée.

Les effets des cycles glaciaires de l'environnement marin sont mieux connus pour la période comprise entre le LGM (20 KA) et le présent interglaciaire. Ceci a eu plusieurs impacts sur les oscillations du niveau des mers, et les variations de températures de surface de la mer (SST) et de salinités, qui ont conduit à des changements dans la circulation thermohaline, affectant la position et la force des courants de surface principale.

L'abaissement du niveau de la mer a profondément changé la configuration des rivages atlantiques et méditerranéens telles que l'ampère, Gettysburg et Ormond monts sous-marins, la Manche, la mer du Nord, le détroit de Messine et la zone nord de la mer Adriatique. En raison de leur profondeur, le détroit de Gibraltar (284m) et le détroit de Sicile (330m) seraient restés ouverts pendant les périodes de cours d'eau glaciaire, permettant des échanges d'eau entre l'Atlantique et les deux bassins méditerranéens.

2. Zone d'étude

2. 1. Description de la zone d'étude

Notre étude s'est basée essentiellement sur la zone médiolittorale à substrat dur (**Fig. 24**) de la côte algérienne. L'étage médiolittorale est la partie du littoral où il y a alternance d'immersions et d'émersions. (**Stephenson & Stephenson, 1972**).



Figure 24. Photo montrant la zone médiolittorale (flèches) où est effectué l'échantillonnage [Photo prise en Mai 2010 dans la station de Cap Evi (CE)].

L'étage médiolittorale, étant alternativement recouvert par la mer et exposé à l'air, est propice à un écosystème spécifique, adapté à la fois aux conditions maritimes et aériennes, capable de résister aux vagues et à la marée. La faune typique inclut des anémones de mer, des mollusques (littorines, moules...), des échinodermes (oursins, holothuries...), des crustacés (crabes, balanes...). La flore comprend des espèces d'algues qui se répartissent sur le médiolittorale en fonction de leur mode de vie et de la nature du substrat. La forte productivité phytoplanctonique induit une biomasse importante des invertébrés, notamment les patelles (Objet de notre étude).

Le benthos, qui confère au médiolittorale une place essentielle dans le réseau trophique et exerce une influence sur les écosystèmes marins. La productivité du milieu est souvent attestée par la présence d'une faune quantitativement et qualitativement de grand intérêt.

2.2. Choix des stations d'étude

Nous avons choisi plusieurs stations d'étude allant de l'extrême Est jusqu'à l'extrême ouest de la côte algérienne (voir la partie expérimentale plus bas) et même dans d'autres régions tel que les côtes méditerranéennes françaises et italienne (se référer au chapitre II.2). Les critères du choix des stations s'est basé sur l'accessibilité et la richesse faunistique des sites d'étude dans la plus part des cas. Toutes les stations choisies sont influencées par le courant occidental de méditerranée (notamment le courant algérien), caractérisées par un apport d'eau atlantique entrant par le détroit de Gibraltar. Le flux moyen de cette eau est de l'ordre de 1 million de m³/s soit 31600 km³/an. Ce flux détermine la circulation générale de la Méditerranée occidentale. Ces eaux ont une salinité inférieure à 36.5 psu au fur et à mesure de leur progression vers l'Est, elle se « méditerranéisent » le long des côtes algériennes et atteignent une salinité de 37 psu vers la Tunisie en été. Ainsi les salinités des eaux algériennes hors des zones d'embouchures varient peu (**Lacombe & Tchernia, 1960 ; Grovel, 1961**).

Chapitre I.3:

Les patelles en tant que modèle d'étude

1. Généralités sur les patelles

1.1. Taxinomie de la famille des Patellidés et les changements dans le genre *Patella*

Les Patelles, tel qu'elles ont été définies par **Ridgway *et al.* (1998)**, sont des Mollusques Gastéropodes Prosobranches de l'ordre des Patellogastropoda généralement très abondantes et facilement repérables dans les côtes rocheuses. La famille des Patellidés incluse dans l'ordre des Patellogastropoda a été divisée en 4 genres: les deux genres *Patella* (Linnaeus, 1758) (**Fig. 25A**) et le genre *Scutellastra* (Adams H. et A., 1854) (**Fig. 25B**) qui comprennent des espèces à coquille conique et sont représentés par l'espèce type *Patella rustica* (Linnaeus, 1758) ; les deux genres *Helcion* (Montfort, 1810) (**Fig. 25C**) et le genre *Cymbula* (Adams H. et A., 1854) (**Fig. 25D**) qui présentent une coquille en forme de chapeau et est représenté par l'espèce type *Helcion pellucidus* (Montfort, 1810).

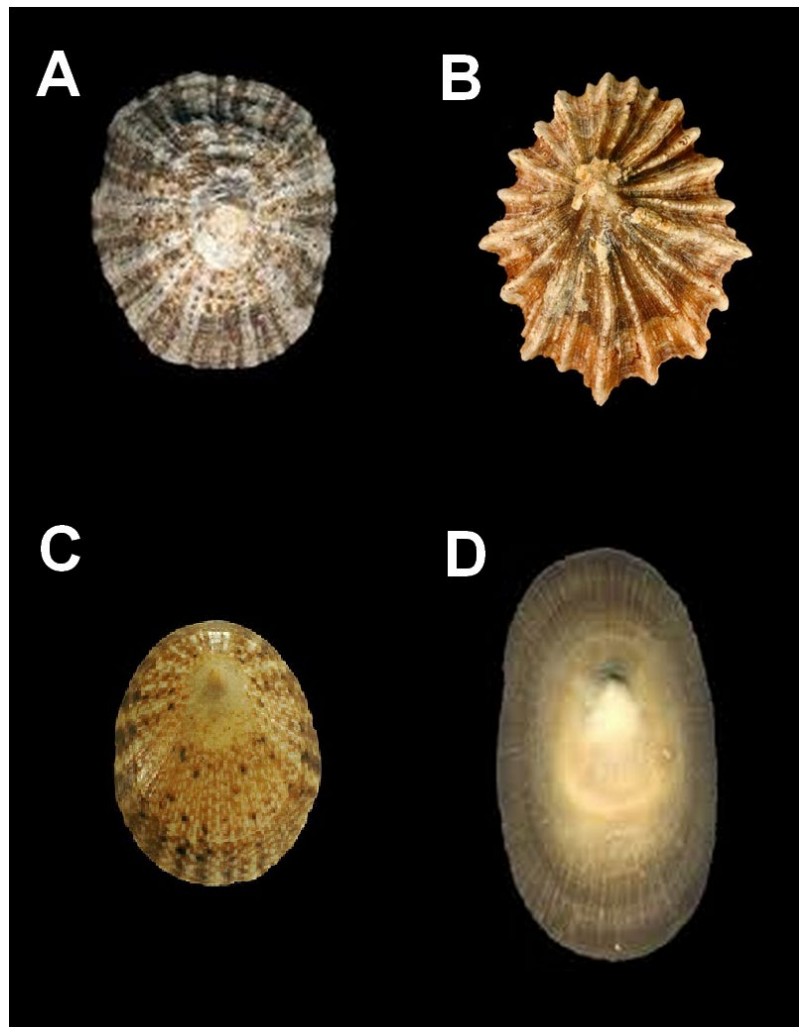


Figure 25 : Représentation des quatre genres de la famille des Patellidés par des espèces type. A, *Patella rustica* (Linnaeus, 1758) représentant le genre *Patella* ; B, *Scutellastra tabularis* (Krauss, 1848) représentant le genre *Scutellastra* ; C, *Helcion pruinosus* (Krauss, 1848) représentant le genre *Helcion* ; D, *Cymbula compressa* (Linnaeus, 1758) représentant le genre *Cymbula*. (Photos prises du WoRMS « World Register of Marine Species »: <http://www.marinespecies.org/>).

La taxinomie de la famille des Patellidés a été redéfinie par **Ridgway *et al.* (1998)** en la rendant plus robuste grâce à un arbre phylogénétique (**Fig. 26**) en utilisant les marqueurs moléculaires mitochondriaux combinés (ARNr 12S et ARNr 16S) (**Koufopanou *et al.*, 1999**). Plus tard, ces études ont été complétées par **Nakano & Ozawa (2007)** en rajoutant d'autres marqueurs moléculaires nucléaires (ARNr 18S et ARNr 28S).

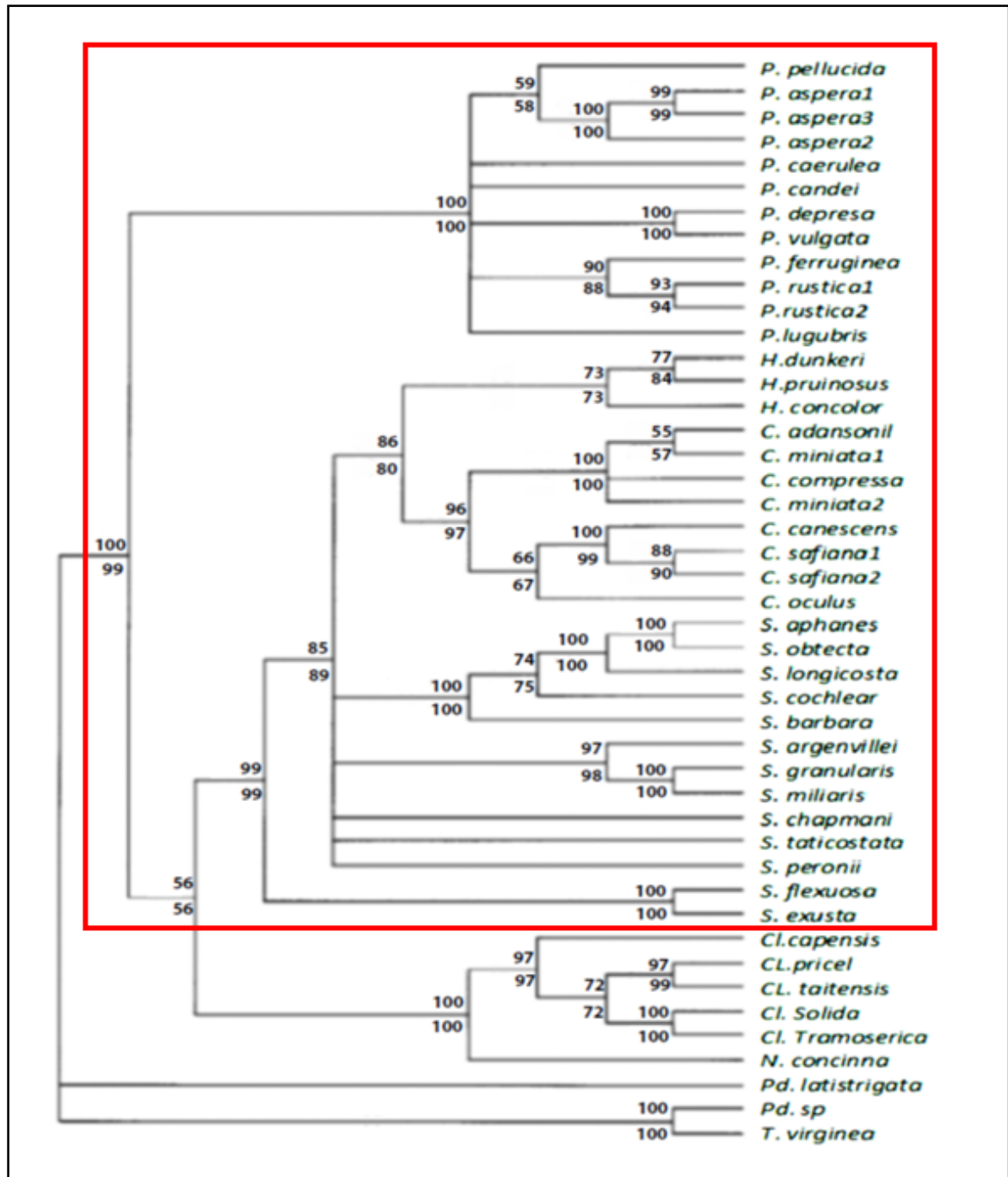


Figure 26. Arbre phylogénétique des espèces de la super-famille des Patelloïdés établi par la méthode de maximum de parcimonie. Les marqueurs 12S et 16S sont combinés avec des valeurs bootstrap (100 répliques au-dessus des branches) et des valeurs de bootstrap (1000 répétitions en dessous des branches) correspondant à une analyse neighbour-joining. C- Cymbula; Cl- Cellana; H- Helcion; N- Nacella; P- Patella; Pd- Patelloïda; S- Scutellastra; T- Tectura (D'après **Koufopanou *et al.*, 1999**). Le cadre en rouge représente la famille des Patellidés selon la classification actuelle.

Cinq espèces de patelles sont présentes en mer Méditerranée. Quatre espèces du genre *Patella*: *Patella ferruginea* (Gmelin, 1791), *Patella rustica* (Linnaeus, 1758) ; *Patella caerulea* (Linnaeus, 1758) ; *Patella ulyssiponensis* (Gmelin, 1791) (Cretella *et al.*, 1994) (Fig. 27) et une du genre *Cymbula* : *Cymbula safiana* (Lamarck, 1819) (Christiaens, 1973 ; Frenkiel & Moueza, 1977) (Fig. 28).

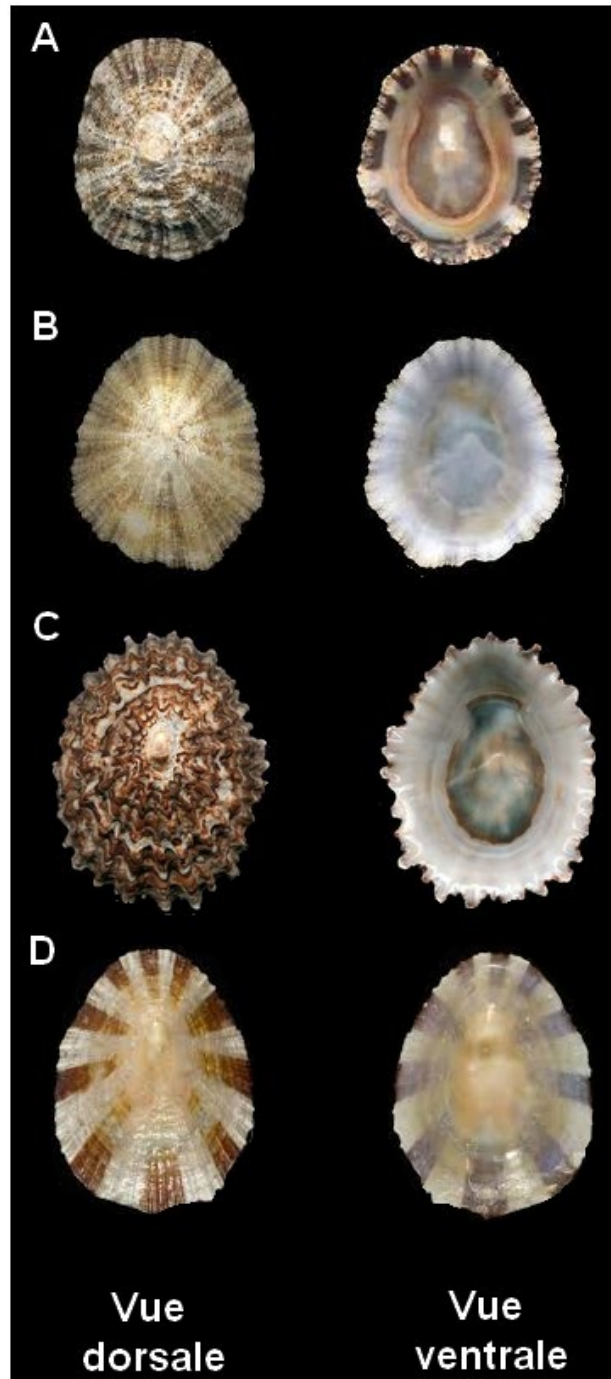


Figure 27 : Morphologie externe des 4 espèces du genre *Patella* présentes en Méditerranée. A, *P. rustica* ; B, *P. caerulea* ; C, *P. ferruginea* ; D, *P. ulyssiponensis*. (Photos prises du WoRMS « World Register of Marine Species »: <http://www.marinespecies.org/>).



Figure 28 : Morphologie externe de l'espèce du genre *Cymbula* présente en Méditerranée *Cymbula saffiana*.

(Photo prise du WoRMS « World Register of Marine Species »: <http://www.marinespecies.org/>).

1.2. Répartition géographique des espèces du genre *Patella* et *Cymbula*

La distribution mondiale des espèces du genre *Patella* et *Cymbula* est indiquée dans les **figures 29** et **30** respectivement. Concernant le genre *Patella*, deux espèces sont endémiques à la mer Méditerranée : *Patella caerulea* et *Patella ferruginea* (Frenkiel, 1975 ; Espinosa *et al.*, 2008 ; Tlig-Zouari *et al.*, 2010). *Patella caerulea* se trouve habituellement dans la partie supérieure de la zone intertidale des côtes rocheuses des deux bassins Est et Ouest méditerranéen (Christiaens, 1973 ; Nakhlé, 2003). Cependant, on peut la trouver aussi dans l'infralittoral (Fischer-Piette & Gaillard, 1959). L'espèce *P. ferruginea* est limitée au bassin occidental de la Méditerranée, se produisant habituellement dans les parties supérieures de la zone intertidale. Cette espèce fait partie des invertébrés marins les plus menacés de disparition en Méditerranée. Sa distribution dans les rives de la Méditerranée occidentale a subi une réduction significative, et sa distribution est aujourd'hui limitée à quelques domaines restreints (Guerra-Garcia *et al.*, 2004). Il est à noter que *P. ferruginea* est assez abondante sur les côtes de la rive Ouest algérienne [Iles Habibas, Ile Rechgoun, Stidia, Kharouba, Cap Ivi, Ben Abdelmalek Ramdane (Wilis)] (Mezali, 2005 ; 2007 ; Bouzaza, 2012).

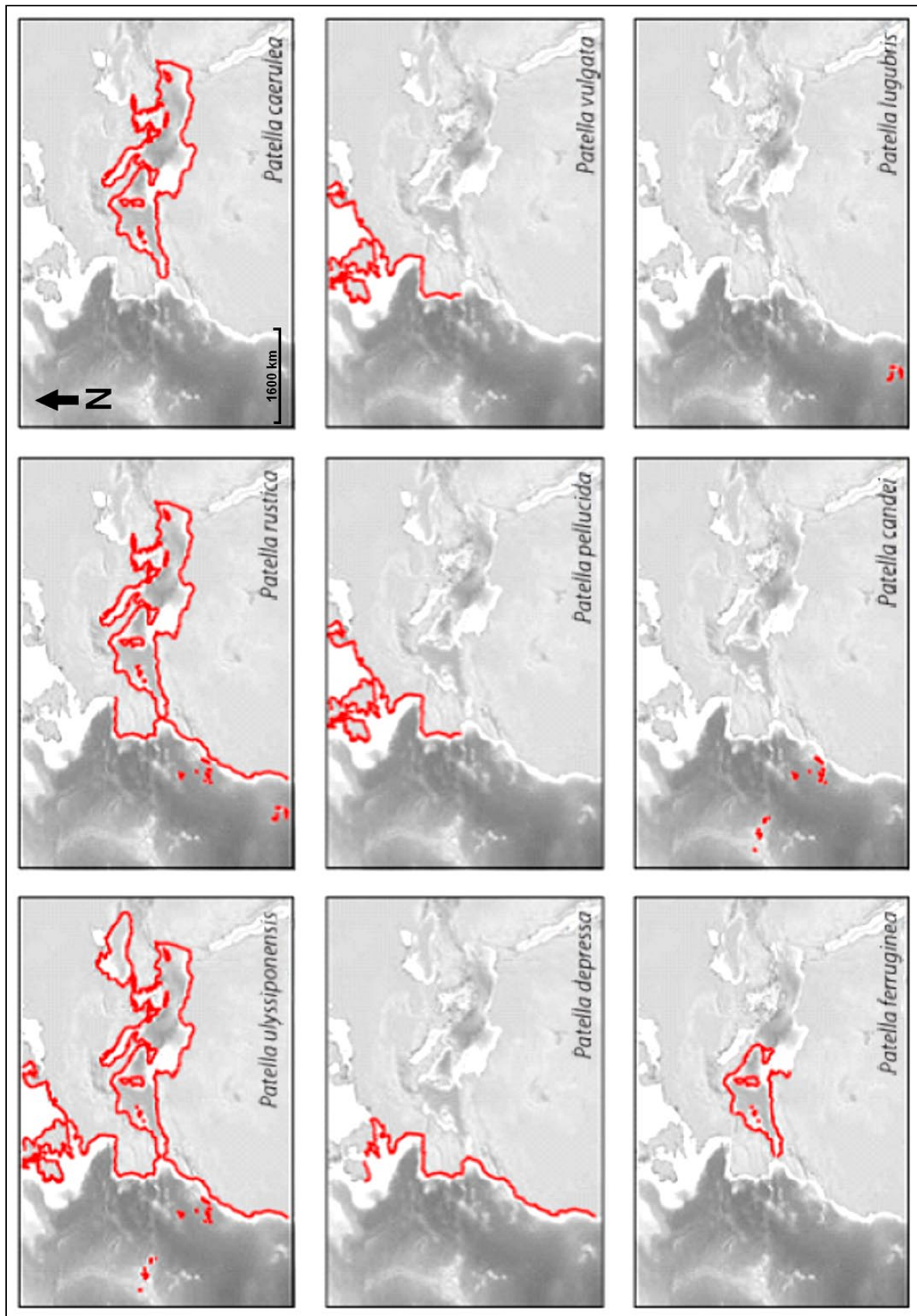


Figure 29 : Aires de répartition géographique (en rouge) des espèces du genre *Patella* reconnues par **Ridgway et al. (1998)** (D'après **Christiaens, 1973**). (L'échelle indiquée pour la carte de répartition de *P. rustica* est la même pour toutes les autres espèces).

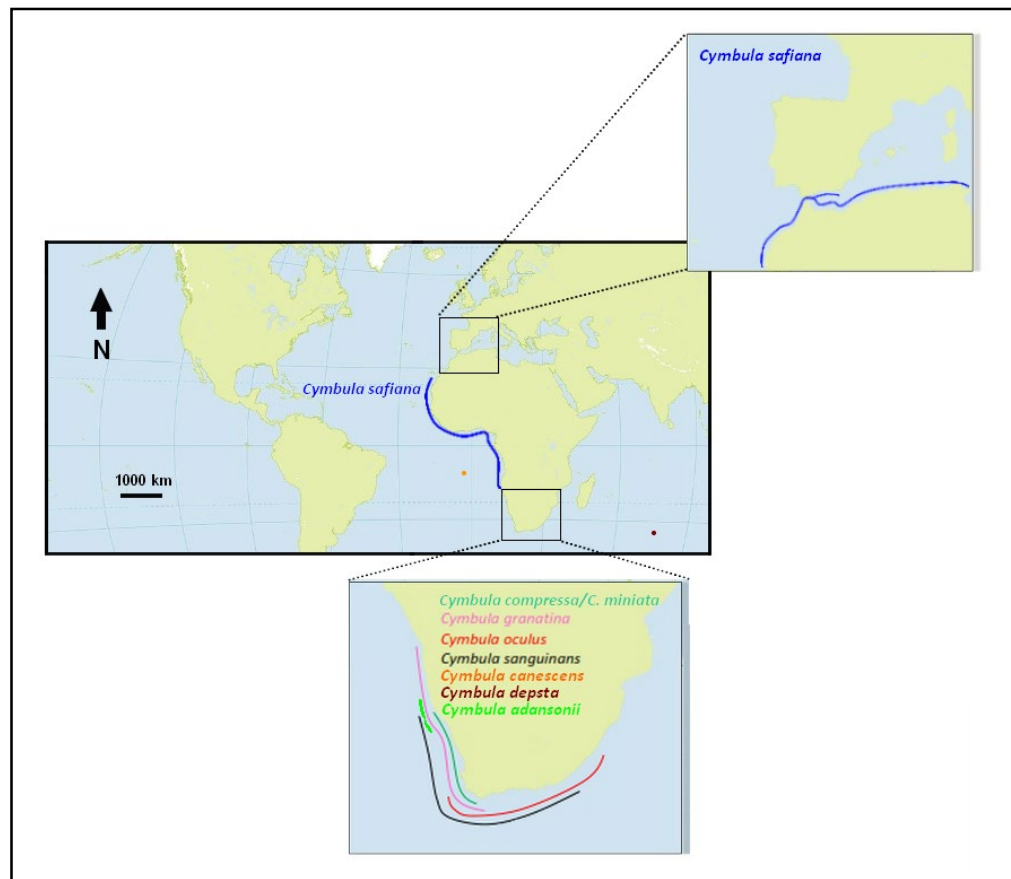


Figure 30: Aires de distributions géographiques des patelles du genre *Cymbula*. Les aires de distribution de chaque espèce sont obtenues des travaux de : 1) Powell (1973) (*C. compressa*, *C. miniata*, *C. sanguinans* et *C. depsta*); 2) Christiaens (1973), Frenkiel & Moueza (1982) et Boukhicha *et al.* (2014) (*C. saffiana*); 3) Powell (1973) et Whittington-Jones (1997) (*C. oculus*) ; 4) Bustamante *et al.* (1995) (*C. granatina*) ; 5) Koufopanou *et al.* (1999) (*C. canescens* et *C. adansonii*) (D'après Espinosa & Rivera-Ingraham, 2017 modifiée).

1.3. Distinction morphologique

1.3.1 Morphologie des Patellidés

1.3.1.1. La coquille

La forme de la coquille est conique, sa base n'est pas parfaitement circulaire et son sommet est assez nettement excentré et est déporté du côté de la tête de l'animal (**Fig.31A**). Cette coquille est ornée de stries, plus ou moins marquées, rayonnant à partir de son sommet (**Fig. 31A**). Des reliefs concentriques, correspondant à des arrêts ou des perturbations de la croissance.

Le bord de la coquille s'applique étroitement au support en épousant ses éventuelles irrégularités. L'intérieur de la coquille est lisse. On y distingue généralement une marque en "fer à cheval" qui correspond à l'insertion du muscle de la coquille, très développé, qui permet notamment d'appliquer fermement le rebord de la coquille contre la surface à laquelle est fixé le pied (**Fig. 31B**). La coquille est sécrétée par un bourrelet de l'épiderme appelé manteau ou pallium (Fretter & Graham, 1962).

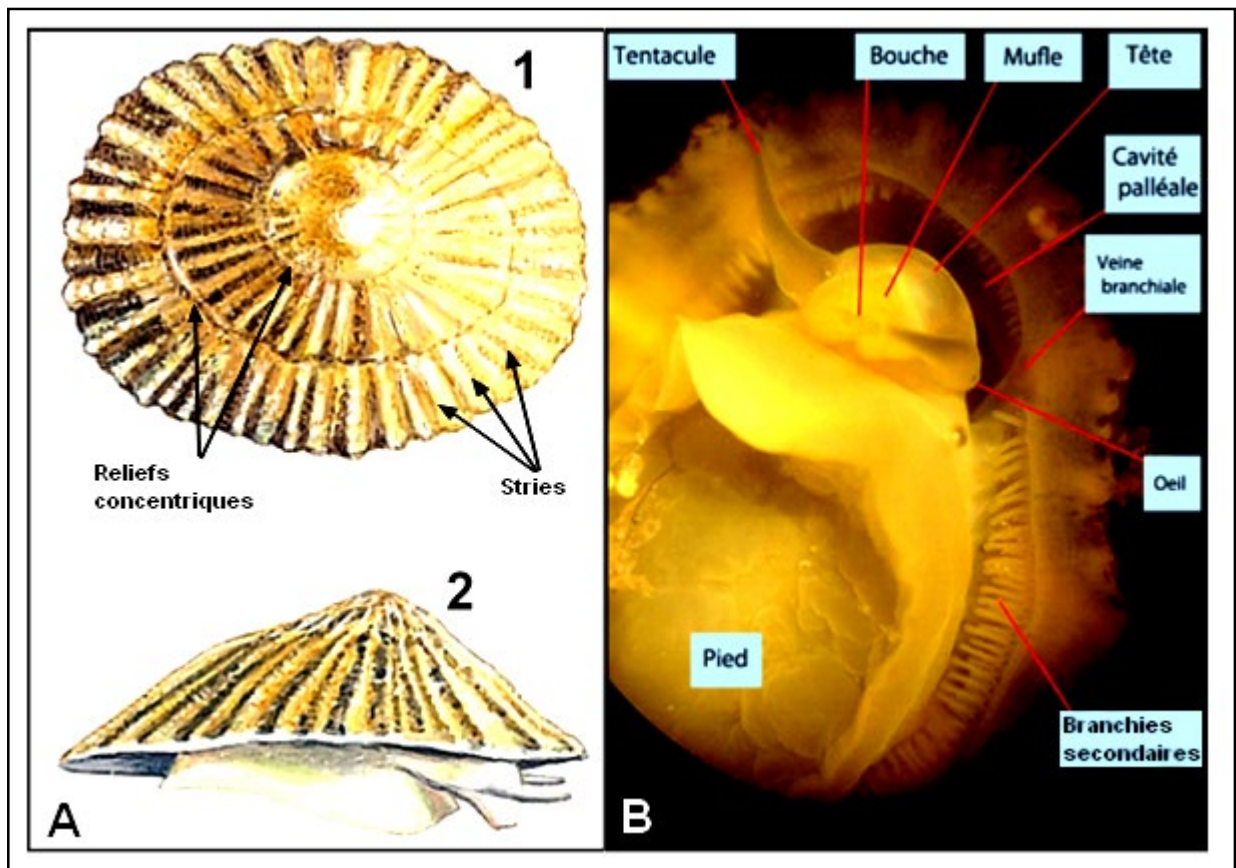


Figure 31: A, Morphologie externe d'une coquille de patelle (1, face dorsale ; 2, face latérale) (In Larousse, 2009) ; B, Anatomie externe d'une patelle (face ventrale) (D'après Le Quesne *et al.*, 2006).

1.3.1.2. La tête

Elle porte deux grands tentacules à fonction tactile et qui sont peut-être, aussi, le siège du sens chimique. Ces tentacules présentent, près de leur base, du côté externe, deux taches noires : les yeux (Fig. 31B).

La tête est prolongée par un mufle extensible à l'extrémité duquel se trouve la bouche, dont le plancher est équipé d'un organe qui permet à la patelle de prélever sa nourriture : la **radule**²¹ (*radula*), équipée de très nombreuses dents (voir plus bas). Cet organe remarquablement long (environ 1.5 fois la longueur de la coquille) est replié sur lui-même dans une poche indépendante du tube digestif et s'étend jusqu'à la partie arrière droite du corps, où il peut décrire une boucle.

1.3.1.3. La cavité palléale

Le manteau ou pallium s'étale au-dessus de la tête à la manière d'un auvent et délimite ainsi une cavité appelée cavité palléale (Fig. 31B). La cavité palléale est une formation caractéristique des mollusques qui contient des organes importants (orifice génital, orifice anal et les **reins**).

²¹ Ruban brun muni de petites dents qu'on trouve au tour du manteau des patelles (Choquet, 1966).

De chaque côté de la cavité palléale on remarque, sur le plancher, une tache rouge-orangée nommée osphradie. Les deux osphradies sont des chimiorécepteurs, c'est-à-dire des organes qui détectent les substances chimiques dissoutes dans l'eau (ce qui correspond à notre sens du goût et de l'odorat). Tous ces éléments sont normalement situés à l'arrière du corps. Chez la patelle (les Prosobranches d'une manière générale), ces éléments sont situés presque au-dessus de la tête de l'animal. Ce qui est la conséquence d'un avatar de son développement appelé « torsion », dont les effets sont également très nets au niveau de l'anatomie du système nerveux. Contrairement à de nombreux Prosobranches (terme qui signifie « à branchies situées en avant »), la patelle ne possède pas de branchies primaires dans sa cavité palléale : ses organes respiratoires sont représentés par de très nombreux feuillets (ou branchies secondaires) (**Fig. 31B**) disposés transversalement dans un sillon situé autour du pied en avant de la tête (**Fretter & Graham, 1962**).

1.3.1.4. Le pied

Le pied est musculeux et a contour arrondi. Il sert à la reptation et à la fixation de l'animal sur son support. Le contact extrêmement étroit de cet organe avec la roche est rendu parfaitement étanche grâce à une couche de mucus qui participe à la remarquable solidité de l'adhérence (**Fig. 31B**).

1.3.1.5. La masse viscérale

La masse viscérale est constituée essentiellement par:

- Le tube digestif très long et contourné, logé dans son annexe, la glande digestive, de couleur jaune, brune ou verdâtre. L'ensemble constitue une masse sombre située au-dessus du pied, en arrière de la tête (**Fig. 32**);

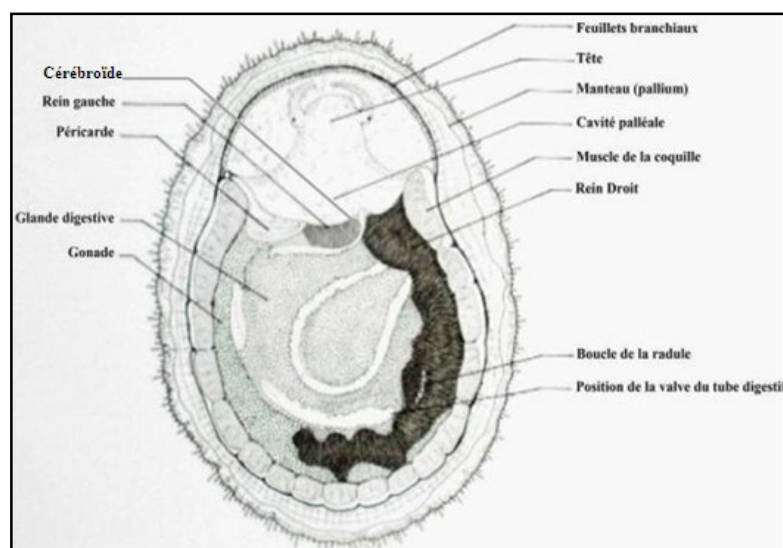


Figure 32: Anatomie interne d'une patelle (face dorsale sans la coquille).
(D'après Le Roux, 2006 : <http://berniques.pagesperso-orange.fr/library/anato.htm>).

- La gonade, mâle (testicule) ou femelle (ovaire) est située au-dessous de la glande digestive (généralement) et se développe surtout du côté gauche de l'animal (**Fig. 32**). Les sexes sont séparés ;
- Les reins : le rein gauche est de taille réduite, situé à gauche de l'anus, le rein droit, mince mais très étendu, s'étale sur tout le côté droit, jusqu'à l'arrière de la glande digestive (**Fig. 32**);
- Le cœur (une oreillette à l'avant, un ventricule à l'arrière) est logé dans une poche péricardique située entre le rein gauche et le pilier antérieur gauche du muscle de la coquille, au fond de la cavité palléale (**Fig. 32**);
- Le système nerveux comporte principalement trois paires de ganglions (cérébroïdes, pleuraux et pédieux) situés de part et d'autre de la région antérieure du tube digestif (**Fig. 33**).

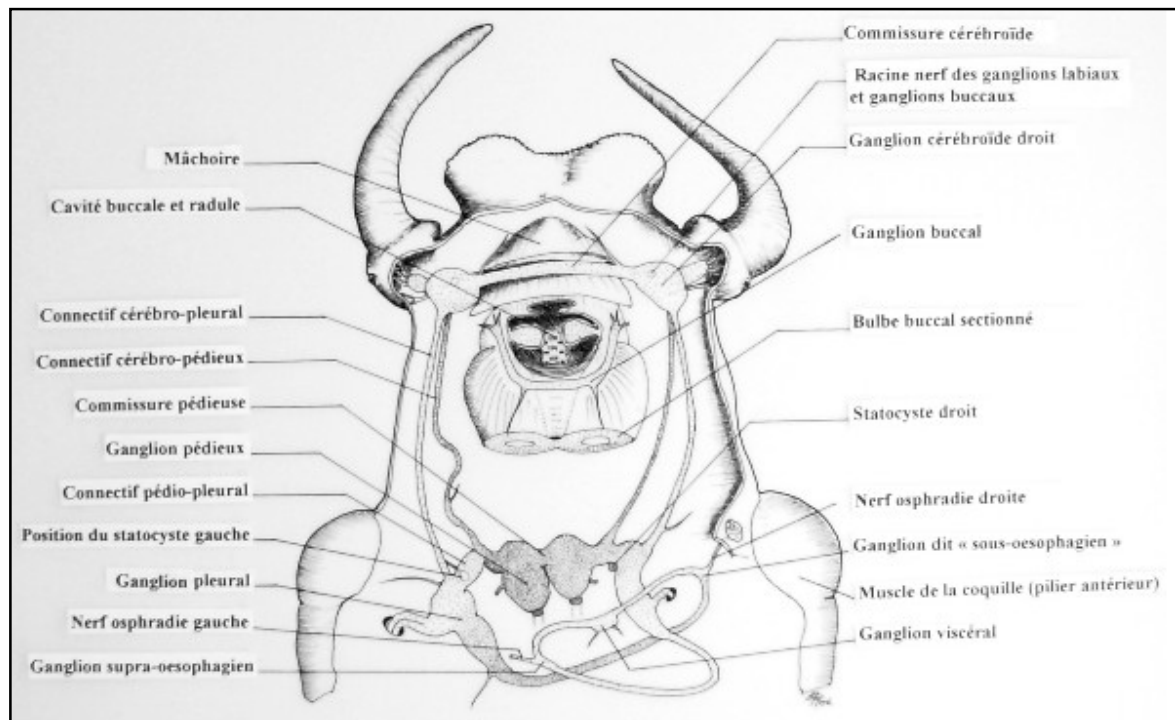


Figure 33 : Détail de la partie antérieure de la masse viscérale (face ventrale sans la coquille)
(D'après Le Roux, 2006 : <http://berniques.pagesperso-orange.fr/library/anato.htm>).

1.3.2. Problème taxinomique

La distinction taxinomique des espèces du genre *Patella* était principalement basée sur la morphologie des coquilles et sur la couleur du pied et des tentacules palléal. Mais la grande plasticité morphologique de ces individus et sa subjectivité forte conduit à une profusion considérable d'espèces et sous-espèces et de désaccord entre les auteurs concernant leur grand nombre et leur répartition géographique (**Fischer-Piette & Gaillard, 1959**).

L'étude de la morphologie des dents radulaires a joué un rôle important pour la distinction et la discrimination intra/interspécifiques des espèces de patelles (**Fischer-Piette & Gaillard, 1959 ; Christiaens, 1973**). **Fischer-Piette & Gaillard (1959)** ont proposé pour les Patelles atlantiques (ibériques et nord marocaines) un système de classification fondé sur la morphologie des dents latérales unicuspidées et plus précisément de la dent latérale interne. Ce qui a été adapté par **Rampal (1965)** sur quelques espèces de patelles en se basant sur leurs rubans radulaires (**Fig. 34**). Basé sur une combinaison de la morphologie de la coquille et des dents radulaires, **Christiaens (1973)** a reconnu 32 espèces valides dans le genre *Patella* (*sensu lato*), à partir des 240 noms décrits dans la littérature antérieure. Même après l'étude de **Christiaens (1973)**, certaines incertitudes demeurent toujours concernant le statut taxinomique des espèces de patelles vivant en **macaronésie**²² et en Méditerranée.

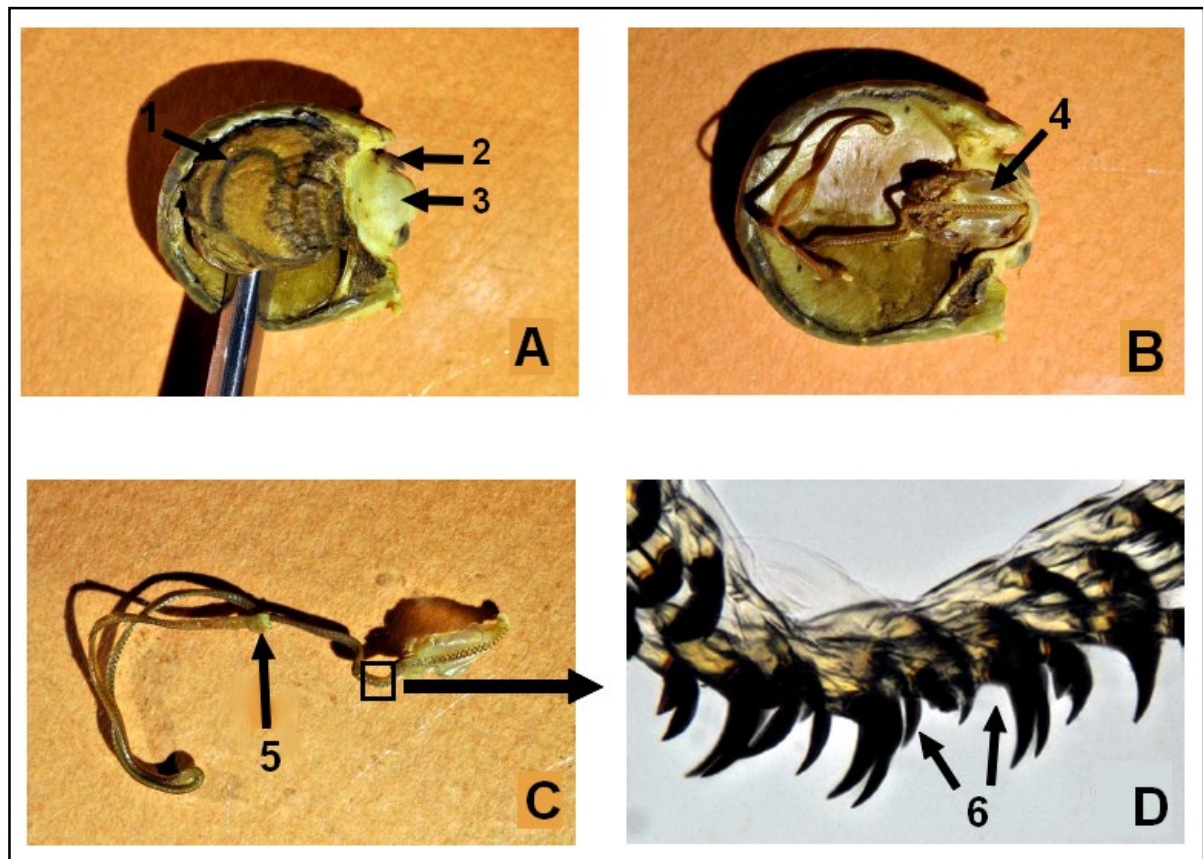


Figure 34. Ruban radulaire de *Patella vulgata* ; A, positionnement du ruban radulaire dans la masse viscérale de la patelle (face dorsale sans la coquille) ; B, positionnement du ruban radulaire sans la masse viscérale de la patelle ; C, forme complète du ruban radulaire après extirpation du corps de la patelle ; détail des dents radulaires. 1, Ruban radulaire ; 2, tentacule ; 3, dessus de la cavité buccale ; 4, Aile transparente de la radula ; 5, Glande fabriquant la radula ; 6, dents radulaires. (D'après **Breton, 2014** modifié).

Des marqueurs moléculaires (les loci des allozymes et l'ADN mitochondrial) ont été également appliqués pour identifier les espèces de Patelles et de donner un statut taxinomique des formes

²² Nom moderne collective de plusieurs groupes d'îles dans l'océan Atlantique Nord à proximité de l'Europe et l'Afrique du Nord appartenant à trois pays: le Portugal, l'Espagne et le Cap-Vert.

macaronésienne (Gaffney, 1980; Côte-Real *et al.*, 1996a ; 1996b ; Koufopanou *et al.*, 1999 ; Weber & Hawkins, 2002 ; 2005 ; Sa Pinto *et al.*, 2008).

Dans une étude consacrée à la révision de la famille des Patellidés, Ridgway *et al.* (1998) ont reconnu neuf espèces dans le genre *Patella* (*P. depressa*, *P. vulgata*, *P. ulyssiponensis*, *P. lugubris*, *P. ferruginea* ; *P. candei* ; *P. rustica*, *P. caerulea* et *P. pellucida*). Aussi, neuf espèces du genre *Cymbula* (*C. compressa*, *C. miniata*, *C. sanguinans*, *C. depsta*, *C. safiana*, *C. oculus*, *C. granatina*, *C. canescens* et *C. adansonii*) ont été reconnu (Koufopanou *et al.*, 1999 ; Nakano & Ozawa, 2007 ; Espinosa & Rivera-Ingraham, 2017).

Cependant, certains doutes subsistent quant à la taxinomie du genre *Patella* (Côte-Real *et al.*, 1996a ; 1996b ; Koufopanou *et al.*, 1999 ; Sa Pinto *et al.*, 2008 ; Sa Pinto *et al.*, 2012) et la possibilité d'hybridation entre espèces [voir par exemple les conclusions de Koufopanou *et al.* (1999) concernant la quasi-absence de différenciation entre les ADNmt de *Patella vulgata* (Linnaeus, 1758) et *Patella depressa* (Pennant, 1777)]. Pour ces raisons, la phylogénie moléculaire et les études de populations sont nécessaires pour clarifier les doutes de taxinomie et d'enquêter sur l'hybridation entre espèces.

1.4. Biologie, écologie et exploitation des patelles

1.4.1. Biologie

Concernant le genre *Patella*, la majorité des informations disponibles sur la biologie de reproduction ont été recueillies pour *P. vulgata*. Quelques informations sont également disponible pour *P. depressa* et *P. caerulea*. Cependant, beaucoup d'auteurs sont en désaccord quant au sujet de la durée de vie et de l'âge de maturation des espèces de Patelles. Selon Guerra & Gaudencio (1986), la durée de vie maximale pour *P. depressa*, *P. vulgata* et *P. ulyssiponensis* se situe entre trois et quatre ans et la maturité sexuelle survient durant leur deuxième année de leurs vie. Toutefois, selon Fretter & Graham (1976), *P. vulgata* peut vivre jusqu'à 16 ans, et les males atteignent la maturité sexuelle que durant le neuvième mois de leur vie. Pour le genre *Cymbula*, les études concernant sa reproduction sont encore plus rares. Les informations les plus répandues sur le cycle de vie du genre *Cymbula* concernent l'espèce *Cymbula granatina* (Eekhout *et al.*, 1992) et *Cymbula safiana* (Frenkiel, 1975 ; Rivera-Ingraham, 2010). Orton (1919) a été le premier à suggérer qu'un hermaphrodisme protandrique pouvait se produire chez les patelles, en observant un changement dans le sex-ratio de *P. vulgata* avec une prédominance des femelles et une augmentation de la taille des individus. Depuis ce travail, des études complémentaires ont soutenu l'apparition de protandrie chez *P. vulgata* ainsi que chez d'autres patelles de ce genre à savoir : *P.*

ulyssiponensis (Thompson, 1979 ; Guerra & Gaudencio, 1986 ; Hawkins *et al.*, 2000) ; *P. caerulea* (Bacci, 1947a,b) et *P. ferruginea* (Guerra-Garcia *et al.*, 2004).

Malgré l'accumulation des preuves indirectes de l'apparition de protandrie chez certaines espèces de patelles, l'inversion sexuelle n'a été prouvée que récemment par des observations directes. Le Quesne & Hawkins (2006) ont marqué des individus de *P. vulgata* et, après un an, ils ont observé que 29% des individus initialement males étaient devenus des femelles. L'inversion sexuelle dans l'autre sens a également été observée par ces auteurs chez des individus préalablement femelles devenant males, montrant ainsi que dans certaines circonstances (que ce soit écologique ou génétique), *P. vulgata* peut changer de protandriques à protogénique. La confirmation de l'inversion du sexe chez *P. vulgata* a été une étape importante dans la connaissance de la biologie de la reproduction de cette espèce. Des études similaires sont nécessaires pour tester si une inversion sexuelle est un phénomène généralisé dans le genre *Patella* ou si elle est limitée à quelques espèces.

La possibilité d'hybridation entre espèces est une question litigieuse dans la taxinomie des deux genres (*Patella* et *Cymbula*). Certains spécimens montrent des phénotypes morphologiques intermédiaires sur la morphologie de la coquille, la coloration des pieds et des tentacules palléales branchiaux. L'apparition de ces individus morphologiquement intermédiaires a été expliqué par certains auteurs comme le résultat d'une hybridation entre espèces (Fretter & Graham, 1976).

Cependant, ces caractères morphologiques sont très variables et influencés par les conditions environnementales. En conséquence, certains auteurs soutiennent que les présumés «hybrides» résultent d'une plasticité morphologique accentuée (Titselaar, 1998 ; Sa Pinto *et al.* 2008 ; Sa Pinto *et al.*, 2012).

En période de reproduction, les patelles libèrent leurs gamètes en les diffusant dans la colonne d'eau, où la fécondation a lieu, donnant ainsi une larve véligère²³ (Fig. 35).

²³ La larve véligère correspond à un stade larvaire des mollusques issu de la larve trochophore

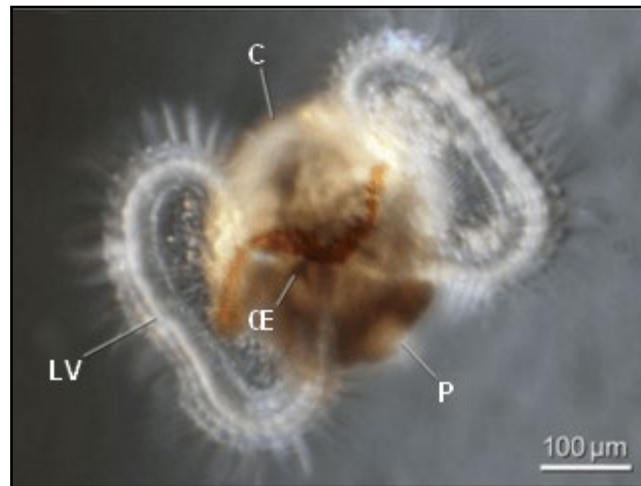


Figure 35: Larve véligère de la patelle *Shinkailepas myojinensis*. C, coquille; P, pied ; Œ, œil ; LV, lobe vélaire. (D'après Takuya *et al.*, 2017).

Selon **Le Quesne (2005)** le succès de la fécondation de *P. vulgata* est positivement corrélé avec la concentration du sperme et avec le temps de contact des gamètes. Il est par ailleurs, négativement corrélé avec le temps, depuis le frai des gamètes mâles et femelles. Cela signifie que la fécondation ait lieu près de l'emplacement de frai et de ponte à cause de l'effet combiné du vieillissement et de dilution des gamètes. Pour cette raison, le flux de dispersion et de gènes entre les sites devraient principalement être tirée par les larves et non par les gamètes. Des études menées sur *P. vulgata* (**Smith, 1935 ; Dodd, 1957**), *P. caerulea* (**Dodd, 1955**) et sur *C. safiana* (**Rivera-Ingraham, 2010**) montrent que les larves de ces espèces peuvent passer jusqu'à 15 jours dans la colonne d'eau. La durée de vie est généralement de l'ordre de 5-7 ans pour les patelles du niveau moyen de l'estran, mais celles des parties hautes, à croissance lente peuvent vivre près de 20 ans.

1.4.2. Ecologie

Les patelles sont des animaux benthiques sédentaires qui vivent fixés sur les rochers battus et éclairés de l'étage médiolittoral. Elles s'y fixent très solidement à la manière d'une ventouse très puissante pour résister à la fois à la dessiccation et aux chocs des vagues (**Boudouresque, 2005**). Dans les substrats tendres comme la roche calcaire, elles creusent grâce à une sécrétion acide des cavités appelées cupules dans lesquelles elles s'encastrant pour mieux résister à l'assaut des vagues (**George & George, 1980**).

Bien qu'elles soient sédentaires, la plus part des patelles se déplacent à marée haute pour se nourrir, et regagnent leur gîte à marée basse tout en épousant parfaitement la forme du rocher afin de réduire les pertes d'eau par évaporation (**Nakhlé, 2003**).

1.4.2.1. Nutrition

À l'aide de leur radules (**Fig. 34**), les patelles grattent la surface des rochers sur lesquels elles sont installées et de ce fait elles consomment la pellicule d'algues microscopiques ou de petite taille qui s'y développent ainsi que les petits organismes animaux (crustacés, annélides, mollusques etc.) logés dans ce « gazon ». Mais, il leur arrive, aussi, de s'attaquer aux grandes algues (ascophylles et les fucus) dont elles prélèvent des morceaux et qu'elles sont susceptibles de couper et d'éliminer (**Fischer-Piette, 1948**).

Chaque patelle exploite durant la période d'immersion (surtout de jour) et d'émersion (surtout de nuit), un territoire de quelques décimètres de diamètre (mais elle peut s'éloigner jusqu'à 1.6 m³ et revient, avant que la mer se retire, à son emplacement d'origine. Cependant, sur les rochers lisses, ou lorsque la nourriture se fait rare, certaines patelles ont un comportement beaucoup plus vagabond et peuvent parcourir des distances de plusieurs mètres voire de plusieurs décamètres sans revenir à leur emplacement (**Fischer-Piette, 1948**).

1.4.2.2. Migration

La présence d'une phase pélagique des larves nageuses (**Smith, 1935 ; Dodd, 1955**) confère aux patelles un potentiel de dispersion élevé qui compense la mobilité limitée des adultes. La mobilité limitée des adultes est en fait une autre caractéristique intéressante de ces organismes. Bien que le phénomène de « **rafting**²⁴ » chez l'adulte ne peut pas être complètement exclue (**Donald et al., 2005**), le flux de gènes entre les sites devrait être assuré principalement par la dispersion des larves. Pour cette raison, les tendances observées des sous-structurations génétiques peuvent être directement liées à des facteurs affectant la dispersion des larves. Cependant, le phénomène **d'écotozochorie**²⁵ peut être un autre mode de migration prépondérant. En effet, le transport passif des patelles au stade larvaire par le biais des oiseaux marins est un phénomène assez fréquent, au moins à l'échelle locale (**Figuerola & Green, 2002**).

1.4.2.3. Rôle écologique

Les patelles affectent profondément la structure des communautés en contrôlant la croissance des algues (**Branch, 1981**). Les patelles sont considérées comme des espèces clés dans les écosystèmes côtiers car elles maintiennent la composition et la structure de la communauté et, lorsque leurs habitats disparaissent, provoquent un effet de cascade qui affecte la structure des communautés dans lesquelles elles vivent (**Raffaelli & Hawkins, 1996**). Par exemple, ils contrôlent le nombre de balanes en éliminant les juvéniles pendant leur nutrition, tout en limitant la croissance

²⁴ Phénomène de dispersion géographique qui a pour principe « le charriage » (**Donald et al., 2005**).

²⁵ Transport externe dans le plumage ou sur les pattes des oiseaux (**Figuerola & Green, 2002**).

des macroalgues (**Takuya *et al.*, 2017**), ce qui pourrait entraver complètement le recrutement de ces cirripèdes (**Branch, 1981**). Les patelles peuvent être le groupe le plus important de brouteurs dans les zones intertidales rocheuses (**Burgos-Rubio *et al.*, 2015**).

Les patelles ont également été utilisées comme bioindicateurs pour déduire des conditions paléo-océanographiques et pour évaluer l'impact humain dans le milieu marin (**Lima *et al.*, 2006 ; Miguel *et al.*, 1999 ; Ribeiro, 2002 ; Silva *et al.*, 2006 ; Sa Pinto *et al.* 2008 ; Casu *et al.* 2011**).

1.4.3. Exploitation

Les patelles, récoltées dans des zones réputées salubres, sont comestibles à l'état cru toute l'année. On peut également les cuire en les accommodant de manières diverses : ragoûts, pâtés, grillades... Pour la consommation à l'état cru, il est préférable de sélectionner les animaux de taille petite ou moyenne, récoltés au bas de l'estran, car ils ont une chair plus tendre et plus goûteuse. Situées à des niveaux découvrant à toutes les marées, les patelles constituent une source de protéines, de glucides et de lipides, facilement accessible et gratuite, souvent méprisée de nos jours. Elles ont cependant constitué dans un passé encore récent (au moins jusqu'aux années 1950) une part non négligeable de l'alimentation des populations du littoral et ont souvent permis aux plus démunis d'échapper à la famine (**Fischer-Piette, 1948**).

En outre, certaines espèces de patelles sont fortement exploitées pour la consommation humaine et leurs stocks sont en déclin rapide dans certaines régions (**Hawkins *et al.*, 2000, Mezali, 2005**).

2. Description des espèces de patelles étudiées

2.1. *Patella caerulea* (Linnaeus, 1758)

Le nom scientifique *Patella* vient du latin [patella] qui veut dire « petit plat » et *caerulea* du latin [caerulus] relatif au « ciel ». On l'a nommé aussi : Patelle bleu. Rayed mediterranean limpet (Grande Bretagne), Lapa azulada (Espagne), Patelle de Méditerranée (France), Badalla ou arapède (Algérie).

2.1.1. Clef d'identification et taxinomie

Patella caerulea est couramment appelée patelle bleue dû aux reflets bleus à l'intérieur de sa coquille et du mucus coloré qu'elle secrète. Elle présente une coquille mince et aplatie, avec un contour ovale à fortement irrégulier (parfois en étoile) (**Boudouresque, 2005**) ; et est caractérisée par la présence de 6 à 8 rayons colorés et/ ou reliefs rayonnants. Sa face interne est bleue grisâtre, et sa face externe est très variable en sculpture et fréquemment érodée ou attaquée par des organismes épizoïques. Elle présente une alternance entre rayons clairs et rayon brunâtres coïncidant avec l'alternance des reliefs (**Fig. 36**).

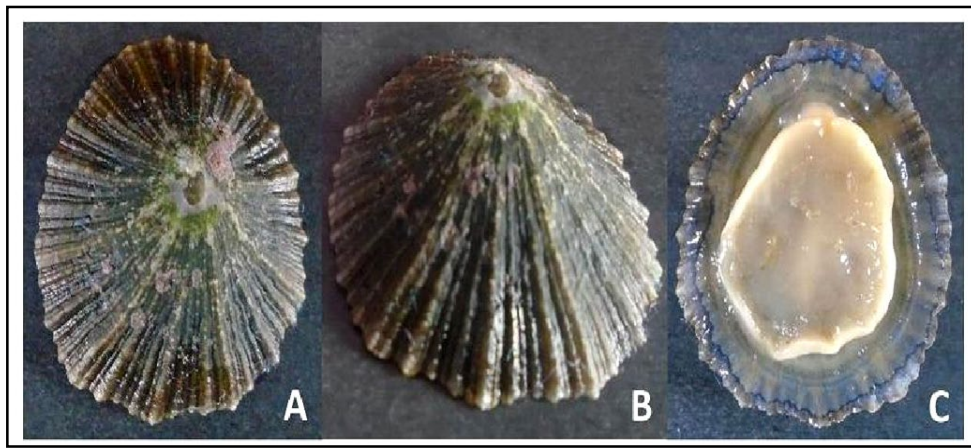


Figure 36 : Morphologie externe de l'espèce *Patella caerulea* (Linnaeus, 1758) ;
A : vue dorsale, **B** : vue latérale, **C** : vue ventrale. (Photo prise par Azzi, 2015).

Le corps mou de l'animal possède une tête à deux tentacules sensoriels, un pied et une masse viscérale resserrée dans la coquille. Le bord du manteau, constitué des branchies palléales, s'incruste dans une cannelure continue de la coquille interne (Harmelin & Bassemayousse, 2008). La taxinomie complète de *Patella caerulea* (Linnaeus, 1758) est mentionnée dans le **tableau 1**.

Tableau 1 : Systématique de *Patella caerulea* (D'après Hayward *et al.*, 1998).

Rang taxinomique	Termes scientifiques (international)	Termes en français	Descriptif/ caractéristiques succinctes du groupe
Embranchement	<i>Mollusca</i> (Cuvier, 1795)	Mollusques	Organismes non segmentés à symétrie bilatérale possédant un pied musculueux, une radula, un manteau sécrétant des formations calcaires (spicules, plaques, coquille) et délimitant une cavité ouverte sur l'extérieur contenant les branchies.
Classe	<i>Gastropoda</i> (Cuvier, 1795)	Gastéropodes	Mollusques à tête bien distincte, le plus souvent pourvu d'une coquille dorsale d'une seule pièce, torsadée. La tête porte une ou deux paires de tentacules dorsaux et deux yeux situés à la base, ou à l'extrémité des tentacules.
Sous-classe	<i>Prosobranchia</i> (Milne Edwards, 1848)	Prosobranches	Branchies en avant du cœur. Aspect de limace avec une coquille protégeant une masse viscérale enroulée (spiralée). Pied large pour ramper, tête bien développée avec deux tentacules céphaliques portant à leur base un œil.
Ordre	<i>Archaeogastropoda</i> (Thiele, 1925)	Archéogastéropodes	Prosobranches archaïques, herbivores, radula à dents nombreuses.
Famille	<i>Patellidae</i> (Rafinesque, 1815)	Patellidés	
Genre	<i>Patella</i> (Linnaeus, 1758)		
Espèce	<i>Patella caerulea</i> (Linnaeus, 1758)		

2.1.2. Synonymie de *Patella caerulea* (D'après Christiaens, 1973)

Patella caerulea Linné, 1758 : 782.

Patella alba da Costa, 1771 : 13, pl. 2, fig. 9.

Patella crenata (partim) Gmelin, 1791 : 3706.

Patella margaritacea Gmelin, 1791 : 3707 (non Chemnitz).

Patella plumbea Röding, 1798 : 9.

Patella silicina Röding, 1798 : 9.

Patella unguolata Renier, 1804 (teste SERVAINI, 1886 : 60).

Patella squama Blainville, 18256 : 101.

Patella grisea Blainville (non Gmel.), 18256 : 102.

Patella scutellaris Blainville (non Lam.), 1825a : 499, pl. 49, fig. 3.

Patella grisea Risso, 1826 : 262.

Patella lugubris Risso (non Gmel., nec Blainville), 1826 : 262.

Patella fragilis Philippi, 1836 : 110, pi. 7, fig. 6.

Patella subplana Potiez et Michaud, 1838 : 524, pi. 37, fig. 3,4.

Patella cerulea Maravigna, 1838 : 69.

Patella alba Anton, 1839 : 26.

Patella riparia Chier., Nardo, 1847 : 99.

Patella scutellaris Lam., Reeve (non Lam.), 1854, sp. 49.

Patella rubra (partim) Pouchet, 1868 : 126.

Patella caerulea L. var. *nacrina* De Gregorio, 1884 : 120.

Patella caerulea L. avec mut. *intermedia*, *adpersa* et *stellata*, Bucquoy, Dautzenberg et Dollfus, 1886: 473, 475, pi. 58, pi. 59, fig. 1, 2, 4, 5.

Patella caerulea L. avec var. ex forma *typica*, *solidula*, *glauca* Val. ms., *subconica*, *centralis*, *imitans*, *plana*, *fortis*, *specialis* et avec var. ex. col. *florida* Val. ms. (== *iridescens*), *limboradiata*, *nacrina*, *florida*, *albina*, *spadicea*, *cyanea* et *multiradiata*, Monterosato, 1888: 2-3.

Patella hellespontiana Val. ms., Monterosato, 1888 : 3.

Patella scutellina Locard, 1891 : 229.

Patella caerulea L. var. *major*, Pallary, 1913 : 147.

Patella caliculus Li C. Chang, 1930 : 265, pi. 6 fig. 41.

Patella caerulea L. avec var. *pyramidata*, *viridis*, *cinerea*, *pentagonalis*, *octógona*, *superposita* Salio ms., Coen, 1933 : 150-151.

Patella caerulea L., Fischer-Piette et Gaillard, 1959 : 14.

Patella caerulea L., Christiaens, 1968

2.1.3. Ecologie

2.1.3.1. Biotope et répartition

Patella caerulea vit fixée sur les roches éclairés des étages médiolittoral et infralittoral (**Fekih & Gougerot, 1974 ; Neal & Skewes, 2004**). Les individus s'y fixent très solidement à la manière d'une ventouse très puissante pour résister à la dessiccation et aux chocs des vagues (**Boudouresque, 2005**). Elle ne s'éloigne que de 10 à 30 cm et revient au même emplacement (**Frick et al., 1986**).

2.1.3.2. Alimentation

Patella caerulea est un animal brouteur qui se nourrit de micro-algues (Diatomés et Cyanophycés) et de macro-algues (*Ellisolandia elongata*, *Ulva lactuca*) (**Della Santina et al., 1993 ; Silva et al.,**

2008). Elle peut effectuer deux déplacements par jour si les conditions hydrodynamiques sont favorables.

2.1.3.3. Reproduction

Patella caerulea est une espèce hermaphrodite protendrique. Selon d'anciennes données largement diffusées en littérature, l'émission des gamètes se produit depuis l'automne jusqu'au printemps (**Bacci, 1947**). Les œufs émis sont dispersés dans la colonne d'eau, qui après fécondation donne une larve ciliée appelée trochophore. Cette larve flotte quelques jours puis se pose, souvent dans une flaque d'eau sur le médiolittoral. En devenant adulte, elle se déplace sur une roche exposée à l'air (**Harmelin & Bassemayousse, 2008**).

2.1.3.4. Ectosymbiose

Différentes espèces d'algues épi-symbiotiques, et parfois des balanes, peuvent se fixer sur la coquille des patelles. Sur les rochers, il convient de signaler également les autres espèces épisymbiotiques de la biocénose de la roche médiolittorale supérieure comme la littorine bleue (*Melarhaphé neritoides*), la balane étoilée (*Chthamalus stellatus*), le monodonte (*Osilinus turbinatus*) et les algues (*Porphyra leucosticta*, *Rissoella verruculosa*, *Bangia atropurpurea* et *Lithophyllum papillosum*) (**Hayward et al., 1998**).

2.2. *Patella ferruginea* (Gmelin, 1791)

Cette espèce est appelée aussi « Chapeau chinois ». Elle est également appelée patelle géante, patelle foncée, grande patelle, arapède (uniquement en Méditerranée), Ferreous limpet (Grande Bretagne), *Patella gigante* (Italie), *Lapa ferruginea* (Espagne), *Napfschnecke* (Pays Bas), *Punkkokkel*, *napslak* (Belgique) (**Fisher, 1987**), *Arapède*, *chapeau chinois*, *badalla* (Algérie).

2.2.1. Clef d'identification et taxinomie

Patella ferruginea est communément appelée « Patelle ferrugineuse », du fait de l'aspect « rouillé » de certaines côtes de la coquille (**Fig. 37**). Elle est appelée aussi « Patelle géante », puisque c'est l'une des plus grosses patelles de la méditerranée (**Louisy & Maître-Allain, 2000**). Elle est rencontrée sur les rivages rocheux de la zone intertidale (**Aversano, 1986 ; Ramos, 1998**). Endémique à la Méditerranée occidentale, c'est probablement l'espèce la plus menacée d'extinction dans cette mer (**Templado & Moreno, 1997**). De plus, sa zone de répartition s'est considérablement réduite à quelques zones restreintes (**Fischer-Piette 1959 ; Cretella et al., 1994**).

L'origine du nom scientifique *Patella* vient du latin [patella] = petit plat et *ferruginea*, du latin [ferrum] = fer.

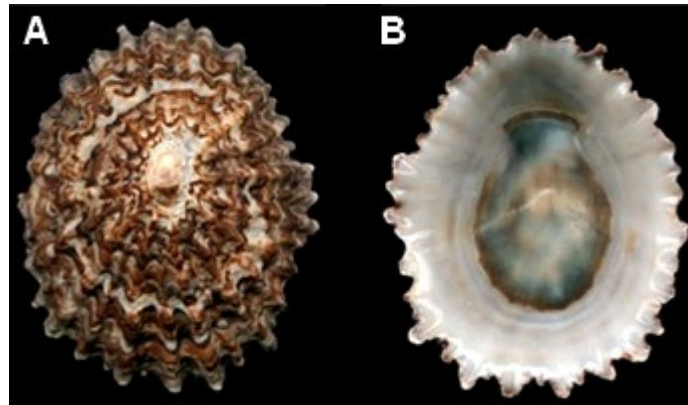


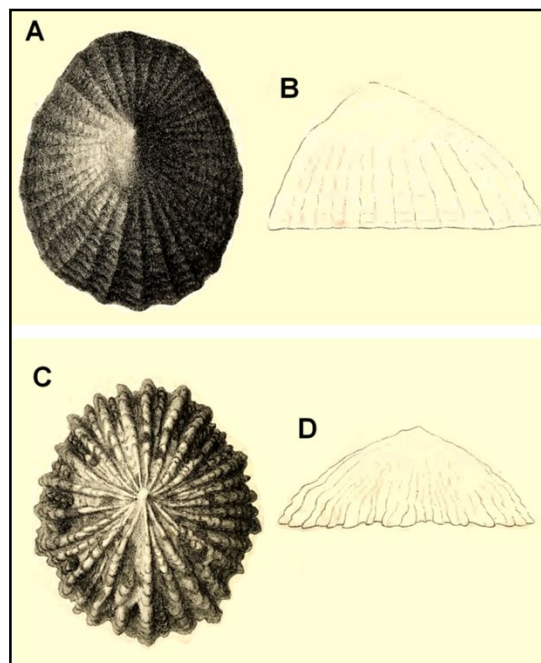
Figure 37: Morphologie externe d'une coquille de *Patella ferruginea*. A, face dorsale ; B, face ventrale.
(Photo prise du WoRMS « World Register of Marine Species »: <http://www.marinespecies.org/>).

Patella ferruginea possède une coquille de forme conique, plutôt aplatie, épaisse, de diamètre moyen de 7 cm, pouvant atteindre 10 cm. Le record répertorié est de 11 cm dans l'île de Corse (**Louisy & Maître-Allain, 2000**). Cette coquille est à bord crénelé et à côtes convergentes (**Fig. 37**). La patelle ferrugineuse se repère sur les rochers par la forme de son épaisse coquille calcaire en cône, plutôt aplati. Le relief de la coquille est marqué de grosses côtes convergentes (30 à 50 en nombre). Ces côtes sont parfois soulignées de beige, de marron ou de rouille. Les bords sont crénelés et l'intérieur, nacré et coloré (**Fig. 37**). On y remarque l'empreinte en "fer à cheval" du pied. La coquille peut être recouverte d'algues. Le corps de l'animal est clair, mou, avec une tête portant deux tentacules sensoriels et un œil à chaque base, avec une bouche plutôt ventrale, dotée d'une radula, un pied charnu et une masse viscérale (**Bouchet & Von Cosel, 2001**). Le **tableau 2** représente la taxinomie complète de la patelle *Patella ferruginea*.

L'espèce *Patella ferruginea* possède deux formes spécifiques : La forme *Rouxii* qui est dotée d'une coquille haute avec un cône décalé non-centrique (**Fig. 38 A, B**) et la forme *Lamarckii* qui est dotée d'une coquille plutôt aplatie avec un cône centrique (**Fig. 38 C, D**). **Payraudeau (1826)** avait mentionné l'existence de deux formes en les considérant comme deux espèces différentes : l'espèce *Patella rouxii* (dédiée à M. Roux du musée d'histoire naturelle de Marseille en 1826) et l'espèce *Patella lamarckii* dédiée à M. de Lamarck, membre de l'académie des sciences et professeur au jardin du roi de France en 1826) sans indiquer que ces deux espèces étaient liées à *Patella ferruginea*. **Philippi (1836)**, dans sa révision taxinomique des mollusques de Sicile, était le premier à considérer que *P. rouxii* et *P. lamarckii* étaient deux formes appartenant à *Patella ferruginea*.

Tableau 2 : Systématique de *Patella ferruginea* (D'après Louisy & Maître-Allain, 2000).

Rang taxinomique	Termes scientifiques (international)	Termes en français	Descriptif/ caractéristiques succinctes du groupe
Embranchement	<i>Mollusca</i> (Cuvier, 1795)	Mollusques	Organismes non segmentés à symétrie bilatérale possédant un pied musculeux, une radula, un manteau sécrétant des formations calcaires (spicules, plaques, coquille) et délimitant une cavité ouverte sur l'extérieur contenant les branchies.
Classe	<i>Gastropoda</i> (Cuvier, 1795)	Gastéropodes	Mollusques à tête bien distincte, le plus souvent pourvu d'une coquille dorsale d'une seule pièce, torsadée. La tête porte une ou deux paires de tentacules dorsaux et deux yeux situés à la base, ou à l'extrémité des tentacules.
Sous-classe	<i>Prosobranchia</i> (Milne Edwards, 1848)	Prosobranches	Branchies en avant du cœur. Aspect de limace avec une coquille protégeant une masse viscérale enroulée (spiralée). Pied large pour ramper, tête bien développée avec deux tentacules céphaliques portant à leur base un œil.
Ordre	<i>Archaeogastropoda</i> (Thiele, 1925)	Archéogastéropodes	Prosobranches archaïques, herbivores, radula à dents nombreuses.
Famille	<i>Patellidae</i> (Rafinesque, 1815)	Patellidés	
Genre	<i>Patella</i> (Linnaeus, 1758)		
Espèce	<i>Patella ferruginea</i> (Gmelin, 1791)		

**Figure 38:** Morphologie externe des deux formes de *Patella ferruginea*. A, B, vue dorsale et de profile de la forme *Rouxii* (respectivement); C, D, vue dorsale et de profile de la forme *Lamarckii* (respectivement). (D'après Payraudeau, 1826 modifié).

2.2.2. Synonymie de *Patella ferruginea* (D'après Christiaens, 1974)

Patella gorgonica da Costa, 1771: 16, pl. 3, fig. 8.
Patella cypria (partim ?) Gmelin, 1791 : 3698.
Patella ferruginea Gmelin, 1791: 3706.
Patella plicaria Gmelin, 1791: 3708.
Patella medusa Rôding, 1798: 11.
Patella pyramidata Lamarck, 1819: 327.
Patella tuberculata Dillw., Sowerby (non Dillwyn), 1825: 30.
Patella stella Risso, 1826: 265.
Patella rouxii Payraudeau, 1826: 90, pl. 4, fig. 1.
Patella lamarckii Payraudeau, 1826: 91, pl. 4, fig. 3, 4.
Patella plicata Costa O. G. (non Born), 1829: 119.
Patella ferruginea Gmelin, Philippi, 1836: 109.
Patella costoso-plicata Mart., Môrch, 1852: 141.
Patella (Scutellastra) gorgonica Humphr., Adams H. et A., 1854: 466.
Patella rouxi var. *depressa* Rigacci, 1866: 16.
Patella barbara L., Petit de la Saussaye (non L.), 1869: 90.
Patella ferruginea avec var. *sitta*, *imperatoria* et forma *percostata*, *ficarazzensis* De Gregorio, 1884.
Patella lampedusensis De Gregorio, 1884.
Palella ferruginea avec var. *cometa*, *antiquorum* et *praehistorica* Di Monterosato, 1888: 5.
Patellastra ferruginea Gmelin, Thiele, 1891: 321, pl. 28, fig. 14.
Patella ferruginea Gmelin, Pilsbry, 1891: 81, pl. 53, fig. 13; pl. 17, fig. 23, 24.
Patella ferruginea Gmelin forme *stellata*, Pallary, 1900: 364.
Patella ferruginea imperatoria Greg., Marcy et Bot, 1969: pl. 19, fig. B.

2.2.3. Ecologie de *Patella ferruginea*

2.2.3.1. Biotope et répartition

Patella ferruginea vit fixée sur les rochers, strictement confinée dans la zone intertidale moyenne à supérieure dans des zones plutôt agitées (Aversano, 1986 ; Espinosa, 2006 ; Rivera-Ingraham, 2010). Elle se trouve principalement entre la bande de balanes du genre *Chthamalus* et l'encorbellement des algues rouges encroûtantes du genre *Lithophyllum*. De ce fait, elle est très souvent observée hors de l'eau, où elle résiste longtemps, supportant ainsi des fortes radiations lumineuses et des amplitudes élevées de température et de salinité.

Elle est solidement fixée au support grâce à son pied « ventouse » et il est difficile de la détacher de son support. Elle occupe toujours la même place sur la roche, où elle crée un creux selon la forme de sa coquille et préfère les substrats accidentés et hétérogènes favorisant les processus de recrutement (Rivera-Ingraham *et al.*, 2011c,d). Elle peut aussi s'installer sur une algue ou sur un autre coquillage. C'est un gastéropode benthique sédentaire, qui résiste bien à la force des vagues et qui a besoin d'eau claire (Bouchet & Von Cosel, 2001).

On ne la trouve qu'en Méditerranée occidentale. Sur les rivages français, elle est très rare en Provence (l'île de Port-Cros), mais encore présente en Corse (Meinesz & Dominici, 2015). Elle vit également le long des côtes sud-est de l'Espagne et en Sardaigne (Bouchet & Von Cosel, 2001).

Cependant, on peut la retrouver sur les côtes Algérienne surtout dans les endroits à faible présence humaine [Ex : les îles habibas (Oran), l'île Rechgoune (Beni Saf), Stidia et Cap Ivi (Mostaganem)] (**Mezali, 2007, Bouzaza, 2012**). Elle a été également observée à Figuier plage (Boumerdès), à Bérard (Tipasa) et au Rocher noir (Jijel) (**Bouzaza, 2012**). Aujourd'hui, les sites les plus remarquables de sa présence sont les îles Habibas et Plane, au nord-ouest de l'Algérie (**Mezali, 2005**).

2.2.3.2. Alimentation

Patella ferruginea se nourrit à base de cyanobactéries et d'algues encroûtantes médiolittorales, notamment l'**ectocarpacée**²⁶ *Ralfsia verrucosa*. Elle quitte sa place en rampant sur le rocher, généralement la nuit, pour brouter des algues qu'elle racle grâce à sa radula composée de rangées de dents symétriques. Cependant, elle ne parcourt que quelques mètres, restant éloignée dix jours au maximum. A cette occasion, elle emmagasine de l'eau, ce qui lui permettra de résister à une période à l'air (**Frick et al., 1986**). Même si elle n'est pas territoriale, *P. ferruginea* affiche un comportement de « **homing**²⁷ » assez robuste, même à des tailles plus petites (**Espinosa et al., 2008**).

2.2.3.3. Reproduction

La patelle ferrugineuse est hermaphrodite protandre, c'est-à-dire d'abord mâle puis femelle. La maturité sexuelle mâle est atteinte quand la coquille atteint 2 à 3 cm ; l'animal devient femelle lorsque la coquille atteint 6 cm. La période de reproduction a lieu entre septembre et décembre (en Corse), sans doute liée à une modification brutale de température, comme c'est souvent le cas chez les mollusques (**Frenkiel, 1975 ; Guallart et al., 2013a ; Meinesz & Dominici, 2015**).

La fécondation est externe, les œufs lourds ne se dispersent pratiquement pas. Les larves ciliées sont planctoniques, sans doute avec une dispersion limitée. Cependant, elles peuvent se déposer 15 jours après la fertilisation des œufs (**Guallart et al., 2013b**). Après la métamorphose, elles se fixent sur la roche et parfois sur une femelle adulte (**Bouchet & Von Cosel, 2001**). Les stades larvaires et évolution post-larve n'ont pas encore été bien étudiés. Les jeunes spécimens sont parfois observés accrochés sur les coquilles adultes ou sous le corps de la femelle (**Laborel-Deguen & Laborel, 1990 ; 1991**).

²⁶ Élément d'une famille d'algues brunes à thalle filamenteux, souvent parasites d'autres algues (**Fisher, 1987**).

²⁷ Capacité innée qu'a un animal de naviguer vers son lieu d'origine (son territoire ou bien un lieu de reproduction) en traversant des lieux inconnus (**Meinesz & Dominici, 2015**).

2.2.3.4. Prédation et vie associée

Les prédateurs des petites patelles ferrugineuses sont les crabes (en particulier le crabe verruqueux *Eriphia verrucosa*) et les goélands, mais aussi le coquillage bouche de sang *Stramonita haemastoma* qui peut les décoller quand elles se déplacent.

Les gros spécimens n'ont d'autres prédateurs que l'homme. Les espèces associées sur les roches sont : la patelle pointue (*Patella rustica*), la patelle moussue (*Patella ulyssiponensis*), la patelle plate (*Patella caerulea*), la littorine bleue (*Melarhappe neritoides*), l'algue calcaire (*Lithophyllum lichenoides*) et la chthamale étoilée (*Chthamalus stellatus*).

2.2.4. Exploitation et protection

Des études montrent que *Patella ferruginea* a été consommée par l'homme dans toute son aire de répartition depuis la préhistoire et est très répandue dans de nombreux gisements, notamment au Paléolithique de l'époque moustérienne en Algérie (Neandertal il y a 70 000 à 32 000 ans) (**Caton-Thompson, 1946**), le Paléolithique et le Néolithique de Gibraltar, sites de cuisine Néolithiques en France métropolitaine, époque phénicienne à Ceuta et au Moyen âge à Ceuta et à Gibraltar (**Laborel-Deguen & Laborel, 1991**). **Chamorro-Moreno (1988)** a démontré l'utilisation de *P. ferruginea* comme ressource nutritionnelle dans certaines zones telles que Ceuta, dans le détroit de Gibraltar, sur plusieurs gisements datant du 10ème au 16ème siècle de notre ère et a suggéré que la diminution de la taille observée était une conséquence de la récolte sélective par les humains au fil des siècles.

Si la patelle ferrugineuse est comestible, elle n'est pas spécialement reconnue pour la qualité de sa chair. De nos jours, un ramassage excessif (comme appât de pêche) et la pollution littorale sont les causes de son déclin. De plus, les jeunes mâles, minuscules, s'installent souvent sur les vieilles femelles et sont ramassés par mégarde en même temps que les adultes. Les tentatives de réintroduction à Port-Cros, en Espagne et en Italie ont échoué (**Louisy & Maître-Allain, 2000 ; Espinosa et al., 2008 ; Espinosa et al., 2009**). La collecte par l'homme a été citée comme la cause principale du déclin et/ou de l'extinction des populations de patelles géantes, telles que *P. ferruginea* en mer Méditerranée (**Coppa et al., 2012; Espinosa et al., 2009**).

Cette espèce est protégée au titre de l'annexe IV de la directive européenne « Habitats ». Elle figure également à l'annexe II de la convention de Barcelone et à l'annexe II de la convention de Berne. Il s'agit de l'une des espèces marines les plus menacées de disparition en Méditerranée selon les conventions citées. Cependant, l'espèce *Patella ferruginea* a toujours été recherchée pour sa chair et pour la fabrication de souvenir décoratif (**Culioli, 2002**). Elle a même été commercialisée au marché couvert de Mostaganem en 2005 (**Mezali, 2005**).

2.3. *Cymbula safiana* (Lamarck, 1819)

2.3.1. Clé d'identification et taxinomie

La coquille de *C. safiana* est ornée d'une centaine de côtes rayonnantes avec un rayon sur deux ou trois plus marqué, crénelant légèrement le bord. L'intérieur de la coquille est gris bleuté, avec parfois des rayons plus foncés qui chez les grands spécimens disparaissent et/ou l'intérieur devient blanc. Callosité jaunâtre à blanche. Extérieur brunâtre, grisâtre, couleur de plomb ou noir. Les juvéniles peuvent avoir des dessins variés et multicolores.

L'espèce *Cymbula safiana* (**Fig. 39**) est communément confondue avec l'espèce *Patella ferruginea*. Même si elle est peu commune sur les côtes algériennes, elle possède une large distribution verticale, apparaissant depuis les zones intertidales supérieures (zone de recrutement) jusqu'à des profondeurs allant jusqu'à 5 m (**Frenkiel & Moueza, 1977 ; 1982 ; Rivera-Ingraham et al., 2011a, c**). *Cymbula safiana* est la plus grande des patelles de Méditerranée, elle peut atteindre un diamètre de 15 cm et peut se rencontrer sur les côtes africaines de l'Atlantique et de Méditerranée (Algérie) (**Christiaens, 1973 ; Simeonidis, 1995 ; Rivera-Ingraham, 2011c**). Le nom « safiana » vient de « Safi », une ville côtière marocaine qui donne sur l'Atlantique où Lamarck avait identifié *Cymbula safiana* pour la première fois.

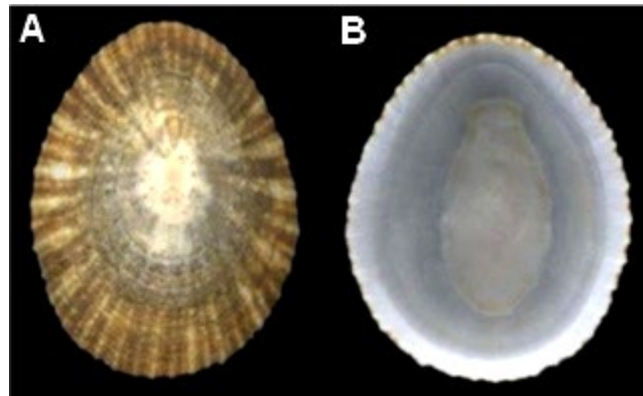


Figure 39: Morphologie externe de la coquille de *Patella safiana*. A, face dorsale ; B, face ventrale.
(Photo prise du WoRMS « World Register of Marine Species »: <http://www.marinespecies.org/>).

Appelée aussi *Cymbula nigra* (da Costa, 1771), cette espèce a longtemps été classée dans le genre *Patella* sous le nom *Patella nigra* (**Christiaens, 1973**). **Grandfils & Vega (1984)** ont utilisé pour la première fois la radula de *C. safiana* afin de l'identifier sur les côtes de Malaga (Espagne). Elle a été introduite dans le genre *Cymbula* suite aux travaux de **Hodgson et al. (1996)** sur la morphologie des spermatozoïdes de 19 espèces de Patellides, puis confirmé par les études phylogénétiques de **Ridgway et al. (1998)** et **Koufopanou et al. (1999)**. Trois formes ont été signalées par **Pallary (1900)** pour cette espèce: *Patella safiana (elongata)*, *Patella safiana (typica)* et *Patella safiana (rotunda)*. Par ailleurs, dans son étude écologique et morphométrique sur *C. safiana* de Ceuta,

Rivera-Ingraham *et al.* (2011c) ont également conclu l'existence de trois morphotypes : une forme des coquilles des juvéniles (Aplaties et striées), une forme de coquille d'individus plus âgés (aplatie sans les strilles) et celles des adultes (Coniques, très haute et non-striées). Le **tableau 3** représente la taxinomie complète de la patelle *Cymbula safiana*.

Tableau 3 : Systématique de *Cymbula safiana* (D'après le WoRMS : <http://www.marinespecies.org/>).

Rang taxinomique	Termes scientifiques (international)	Termes en français	Descriptif/ caractéristiques succinctes du groupe
Embranchement	<i>Mollusca</i> (Cuvier, 1795)	Mollusques	Organismes non segmentés à symétrie bilatérale possédant un pied musculeux, une radula, un manteau sécrétant des formations calcaires (spicules, plaques, coquille) et délimitant une cavité ouverte sur l'extérieur contenant les branchies.
Classe	<i>Gastropoda</i> (Cuvier, 1795)	Gastéropodes	Mollusques à tête bien distincte, le plus souvent pourvu d'une coquille dorsale d'une seule pièce, torsadée. La tête porte une ou deux paires de tentacules dorsaux et deux yeux situés à la base, ou à l'extrémité des tentacules.
Sous-classe	<i>Prosobranchia</i> (Milne Edwards, 1848)	Prosobranches	Branchies en avant du cœur. Aspect de limace avec une coquille protégeant une masse viscérale enroulée (spiralée). Pied large pour ramper, tête bien développée avec deux tentacules céphaliques portant à leur base un œil.
Ordre	<i>Archaeogastropoda</i> (Thiele, 1925)	Archéogastéropodes	Prosobranches archaïques, herbivores, radula à dents nombreuses.
Famille	<i>Patellidae</i> (Rafinesque, 1815)	Patellidés	
Genre	<i>Cymbula</i> (Adams H. et A., 1854)		
Espèce	<i>Cymbula safiana</i> (Lamarck, 1819)		

2.3.2. Synonymie de *Cymbula safiana* (D'après Christiaens, 1974)

Patella nigra... Lister, 1685, pl. 537, fig. 16.
Lepas libot Adanson, 1757 : 27, pl. 2g VII, fig. 1.
Patella nigra da Costa, 1771 : 5, pi. 1, fig. 8.
Patella squamata Gmelin, 1791 : 3725.
Patella guineensis Gmelin, 1791 : 3726.
Patella nigra Humphrey, 179/ : 3 (livre rejeté, opinion n° 51).
Patella plúmbea Lamarck (non Rôding, 1798), 1819 : 328.
Patella safiana Lamarck, 1819 : 329.
Patella crenata = *P. nigra* Humph, et Da Costa, Dillwyn, 1823 : 26.
Patella lasiana Lam., Richaud, 1838 : 194.
Patella algira Deshayes, 1840, pi. 66 (teste MÔRCH, 1852).

- Patella safiana* Lam., Delessert, 1841, pi. 22, fig. 2.
Patella conspicua Philippi, 851 : 171, pi. 3, fig. 1.
Patella albida Mart., Mörch (non Martini ; = ? Meuschen), 1852 : 142.
Patella adansonii Dunker, 1853: 42, pl. 6, fig. 10-15.
Patella kraussii Dunker, 1853: 42, pl. 6, fig. 4-6.
Patella safiana Lam. var. *atra* Dautzenberg, 1891 : 53.
Patellona adansonii (Dnk.), Thiele, 1891 : 318, pl. 28, fig. 8.
Patella safiana Lam. var. *elevata* et forma *elongata*, *typica* et *rotundata* Pallary, 1900 : 364.
Patella (Laevi patella) safiana Lam., Pallary, 1920 : 72.
Patella safiana Lam., Fischer-Piette, 1935 : 52.
Patella plumbea Lam., Mermod, 1950 : 693, fig. 4.
Patella plumbea Lam., Franc, 1968 : 80 (radula d'après F. SAXVAT).

2.3.3. Ecologie de *Cymbula safiana*

2.3.3.1. Biotope et répartition

Espèce d'origine Atlantique, *C. safiana* est présente tout au long des côtes africaines, de la Namibie jusqu'en Algérie (**Christiaens, 1974**). Elle a été signalée sur les côtes de la péninsule ibérique (**Guerra-García et al., 2006 ; Moreno & Arroyo, 2008**), sur l'île d'Alboran (**Peñas et al., 2006 ; Moreno & Arroyo, 2008**), avec d'importantes populations à Melilla (**Pasteur-Humbert, 1962**), à Ceuta (**Rivera-Ingraham et al., 2011a, c**) et à Palerme en Italie par **Di Monterosato (1888)**. Elle est signalée aussi au niveau des archipels macaronesiens: les Açores (**Christiaens, 1973**), les îles Canaries (**Nordsieck & Garcia-Talavera, 1979**) et le Cap-Vert (**Rolán, 2005**). **Boukhicha et al. (2014)** avaient signalé *C. safiana* sur quatre stations des côtes tunisiennes (Sidi Rais, Korbous, Ras Drak et Kelibia) sans pour autant faire une étude taxinomique. En Algérie, **Pallary (1900)** a été le premier à signaler *Cymbula safiana* dans son inventaire des coquilles marines de la zone occidentale algérienne (Beni Saf, Oran et Mostaganem). Plus tard, **Frenkiel & Moueza (1977)** avaient signalé sa présence jusqu'aux côtes du secteur central (Zemmouri). Dans leur étude sur la répartition et la densité des populations de *Patella rustica* dans la partie centrale du golf de Skikda (Algérie), **Maatallah & Borhane (2014)** avaient inventorié *C. safiana* (sous l'ancienne appellation «*Patella nigra*») parmi les espèces de macrofaune vivant en association avec d'autres espèces de patelles de cette région sans apporter plus de détails. Il est à noter que *C. safiana* se trouve en importantes densités au niveau des digues portuaires (**Frenkiel & Moueza, 1982 ; Rivera-Ingraham et al., 2011a, c**).

2.3.3.2. Alimentation

On ne dispose que peu de données sur l'alimentation de *C. safiana*. Cependant, il semblerait que cette espèce ait une préférence pour les substrats à *Lithophylum incrustens* et *Ellisolandia elongata* (**Frenkiel & Moueza, 1982, plusieurs observations personnelles sur terrain**).

2.3.3.3. Reproduction

Cymbula safiana est une espèce hermaphrodite protandrique qui se reproduit principalement à la fin de l'automne mais aussi au printemps et (**Frenkiel, 1975 ; Rivera-Ingraham, 2010 ; Rivera-Ingraham, 2011a**). Des études récentes ont montré que les gonades sont matures tout au long de l'année, le processus passe par une phase d'hermaphrodisme simultané (**Rivera-Ingraham, 2010**). La durée du stade larvaire peut atteindre une dizaine de jours (**Dodd, 1957**). Les juvéniles se recrutent dans la zone intertidale supérieure sur des substrats présentant une rugosité moyenne à élevée (similaire à *P. ferruginea*), alors que les adultes se trouvent séparés des juvéniles et migrent vers les zones les plus basses (5 m de profondeur) cherchant des surfaces plus lisses (**Frenkiel & Moueza, 1977 ; Branch & Newell, 1978 ; Rivera-Ingraham et al., 2011a ; b ; c**).

2.3.4. Exploitation et protection

Cymbula safiana est actuellement cataloguée comme une «espèce menacée ou en voie de disparition» par la Convention de Barcelone (Annexe II, 1993), «strictement protégée» par la Convention de Berne (Annexe II, 1995) et «vulnérable» par la liste rouge andalouse des espèces d'invertébrés menacés (**Moreno & Arroyo, 2008**). Cependant, il n'y a aucune restriction en Algérie interdisant sa collecte.

Chapitre II :

Partie expérimentale

Chapitre II.1 :

Etude Phylogénétique et

Phylogéographique interspécifique

Etude Phylogénétique et Phylogéographique interspécifique

Dans cette partie, nous allons étudier les relations de parenté entre les espèces *Patella ferruginea*, *Patella caerulea* et *Patella rustica* par les méthodes phylogénétiques et étudier leur taux d'expansion sur la côte algérienne par des méthodes phylogéographiques. Nous avons introduit l'espèce *Patella rustica* dans cette étude afin d'avoir un meilleur repère de comparaison entre *Patella ferruginea* et *Patella caerulea*. Il est à noter que *Cymbula safiana* n'a pas été considérée due à l'absence des moyens logistiques (difficultés rencontrées lors de la réalisation du séquençage des individus de cette espèce).

1. Introduction

Les études phylogénétiques et phylogéographiques sont nécessaires pour la compréhension des facteurs affectant la distribution et la divergence des êtres vivants.

Plusieurs travaux ont été réalisés sur la phylogénie et la phylogéographie des patelles en Méditerranée et en Atlantiques (Ridgway *et al.*, 1998, Koufopanou *et al.*, 1999, Mauro *et al.*, 2001 ; Espinosa & Ozawa, 2006 ; Mezali, 2007 ; Nakano & Osawa, 2007 ; Sa Pinto *et al.*, 2008 ; Casu *et al.*, 2011 ; Bouzaza (2012).

Cette étude phylogénétique et phylogéographique réalisée sur les trois espèces de patelles (*Patella rustica*, *Patella ferruginea* et *Patella caerulea*) permet de comprendre :

- Leur position taxinomique ;
- La connectivité entre leurs populations en expliquant les causes de leur distribution et divergences ;
- Les réponses aux changements environnementaux en utilisant des données paléontologiques.

2. Matériel et méthode

2.1. Les stations étudiées

Cette étude a été réalisée sur 10 stations situées sur la côte algérienne (Fig. 40 ; Tab. 4). Le prélèvement des trois espèces *P. ferruginea*, *P. rustica* et *P. caerulea* a été réalisé entre mai 2010 et mars 2015.

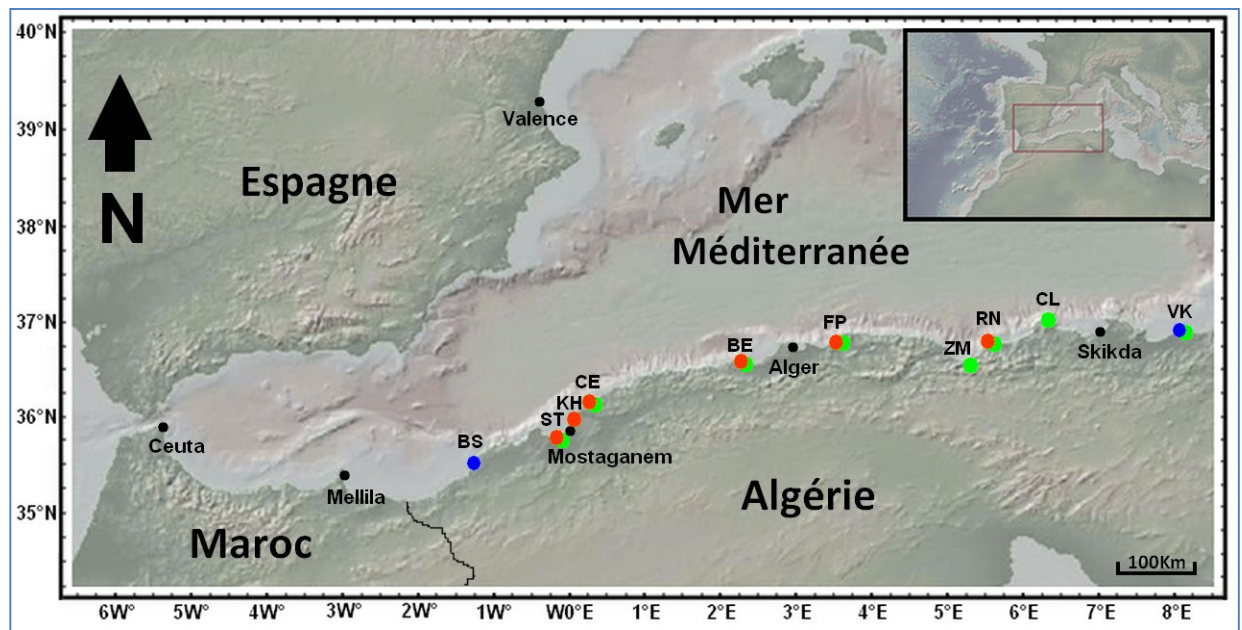


Figure 40: Carte géographique montrant les stations d'échantillonnage des espèces de patelles étudiées tout le long de la côte algérienne. Les abréviations et les stations de prélèvement sont mentionnées sur le **Tableau 10**. █, stations de prélèvement de *P. rustica* ; █, stations de prélèvement de *P. ferruginea* ; █, stations où *Patella caerulea*.

Tableau 4 : Coordonnées et abréviations des stations d'échantillonnage.

Nom de la station	Nom de la region	Coordonnées
VK	Vieille Calle (El Kala)	36.9° N, 8.45° E
CO	Collo	36.9° N, 6.53° E
RN	Rocher Noir	36.78° N, 5.63° E
ZM	Ziama Mensouria	36.74° N, 5.56° E
BJ	Bejaia	36. 87° N, 4.84° E
FP	Figuier Plage	36.78° N, 3.53° E
BE	Bérard	36.6° N, 2.6° E
CE	Cap Evi	36.12° N, 0.23° E
KH	Kharrouba	35.58° N, 0°6' E
ST	Stidia	35.83° N, 0° E
BS	Beni Saf	35.30° N, 1.46° O

2.2 Echantillonnage

Nous avons procédé à un échantillonnage aléatoire en récoltant un nombre limité des espèces étudiées à la main ou à l'aide d'un canif (**Fig. 41**).



Figure 41: Collecte des patelles à l'aide d'un couteau. (Photos prises à la station de Stidia en 2017).

Quant aux individus se situant sur les ilots, il a été nécessaire d'utiliser un matériel de plongée (palmes, masques et tubas) afin d'y accéder. Il est à noter que pour *P. ferruginea*, il a été recommandé de ne collecter que quelques individus depuis leur milieu naturel, puisque ces espèces sont protégées (Templado & Moreno, 1997 ; Moreno & Arroyo, 2008) (se référer au chapitre I.3).

Chaque individu est mesuré à l'aide d'un pied à coulisse (à la précision de $\pm 0.1\text{mm}$) en prenant sa longueur (L), sa largeur (R) et sa hauteur (H), puis mis dans un sachet en plastique contenant de l'eau de mer.

Ce procédé d'échantillonnage est le même appliqué pour toutes les autres études de cette thèse.

2.3. Étiquetage des échantillons

Il est essentiel de bien étiqueter les échantillons. L'information sur les étiquettes doit être assez complète pour permettre d'identifier les échantillons avec certitude (exemple: numéro de sortie ; date ; heure et indicatif de la station...).

Les étiquettes, faites de papier lourd chimiquement résistant, doivent être remplies à l'aide d'un crayon carbone HB qui ne se décolore pas dans l'alcool ou le formol. Les étiquettes remplies sont placées dans les bocaux (contenant les spécimens).

2.4. Étude taxinomique

La précision de l'identification des spécimens est cruciale pour assurer la validité d'une analyse. Nous avons donc utilisé des clés de détermination (da Costa, 1776 ; Lamarck, 1822 ; Payraudeau, 1826 ; Philippi, 1836 ; Delessert, 1841 ; Pallary, 1900 ; Christiaens, 1973 ; Perrier, 1976 ; Fisher, 1987) pour les identifications et pour la résolution taxinomique au sein des différents groupes de patelles.

2.5. Analyse des données moléculaires

Le travail moléculaire est basé sur des échantillons de tissus prélevés au scalpel de la chaire du podia des individus des trois espèces de patelles échantillonnées (*P. ferruginea*, *P. rustica* et *P. caerulea*), après les avoir soigneusement lavés à l'eau distillée. Les morceaux de tissus prélevés ont été conservés dans l'Ethanol 96%, souvent à 6°.

2.5.1. Extraction de l'ADN

L'extraction de l'ADN a été réalisée au Centre de Biodiversité et des Ressources Génétiques « *Center in Biodiversity and Genetic Resources* » (CIBIO) de Porto suivant le protocole « JETQUICK tissue DNA Kit ». Ce protocole est une modification de la méthode publiée par Botwell (1987). La procédure a été adaptée au système JETQUICK.

Chaque tissu est finement haché à l'aide d'une lame de bistouri stérile et mis dans un tube Eppendorf contenant 200 µl de solution tampon T1 qui contient un détergent (se référer à l'annexe I-A.4). Le tube est mélangé en l'inversant plusieurs fois afin d'avoir une solution homogène. Un volume de 20 µl de **Protéinase K**²⁷ est additionné, puis le tout a été mis dans un incubateur à 56 °C pendant 10 h.

Une fois l'incubation terminée, 200 µl de solution tampon T2 ont été rajoutées (se référer à l'annexe I-A.5) tout en inversant le tube Eppendorf soigneusement jusqu'à obtenir une mixture homogène, puis nous avons mis le tout dans un incubateur à 70 °C pendant 10 mn afin de digérer les résidus protéinés

Après avoir laissé refroidir la mixture pendant 1 mn, 200 µl d'éthanol absolu ont été rajoutés dans le tube puis « vortexée » pendant 10 s afin de purifier l'ADN.

²⁷ Une enzyme qui permet la digestion des protéines (voir annexe I-A.1).

En suite, des colonnes à MicroSpin sont assemblées (se référer à l'annexe I-A.9). Ces dernières contiennent des membranes fines permettant de retenir l'ADN et de laisser passer les résidus protéinés. Après avoir transféré la solution de l'étape précédente dans des réservoirs à « MicroSpin » (se référer à l'annexe I-A.9), le tout est centrifugé pendant 10 mn à 10 000 t/mn.

Puis, le surnageant est éliminé et remplacé par 500 µl de solution tampon TX (se référer à l'annexe I-A.7) et centrifugé encore une fois à 10 000 t/mn pendant 1 mn. L'étape précédente est reproduite en mettant 500 µl de solution tampon T3 (se référer à l'annexe A.6), en remplaçant les colonnes à MicroSpin par des nouveaux tubes Ependorff numérotés. Cette fois-ci, le tout à 13 000 t/mn pendant 1 mn. A la fin de cette expérience on obtient au fond du tube Ependorff notre ADN (tache blanche).

2.5.2. L'électrophorèse

Cette étape permet de savoir si l'extraction de l'ADN a bien abouti ou pas. Pour ce faire, un gel d'agarose a été préparé sur une plaque en mettant les puits adéquats, le gel contient du « **Gel Red**²⁸ » avec une concentration de 1 µl de Gel Red pour 50 ml d'agarose. En suite, une petite plaque a été préparée afin de mettre 2 µl d'ADN et 4 µl de colorant de charge ou « **Blue Dye**²⁹ » dans chaque puits. Le dernier puits contient du « **M-IV**³⁰ » ou Ladders (les marqueurs de taille).

Lorsque le gel d'agarose est prêt, il est rincé avec de la **TBE**³¹. La solution d'ADN et la solution de colorant de charge « Blue Dye » sont mis dans chaque puits du gel d'Agarose (**Fig. 42**).



Figure 42 : Remplissage des puits du gel d'agarose par la solution d'ADN et du colorant de charge (Présent travail).

²⁸ Gel permettant la fluorescence de l'ADN pendant la migration sur gel d'agarose. Il est moins toxique que le BET (Bromures d'éthidium).

²⁹ Substance facilitant le déroulement de l'électrophorèse (se référer à l'annexe I-A.2).

³⁰ Solution contenant tout les marqueurs d'ADN, appelée aussi échelle des marqueurs.

³¹ Tris, Borate, EDTA (acide éthylène diamine tétracétique).

Ensuite le support du gel d'Agarose est déposé sur la plaque à électrophorèse sous une tension de 250 V pendant 15 minutes afin de réaliser la migration de l'ADN (**Fig. 43**).

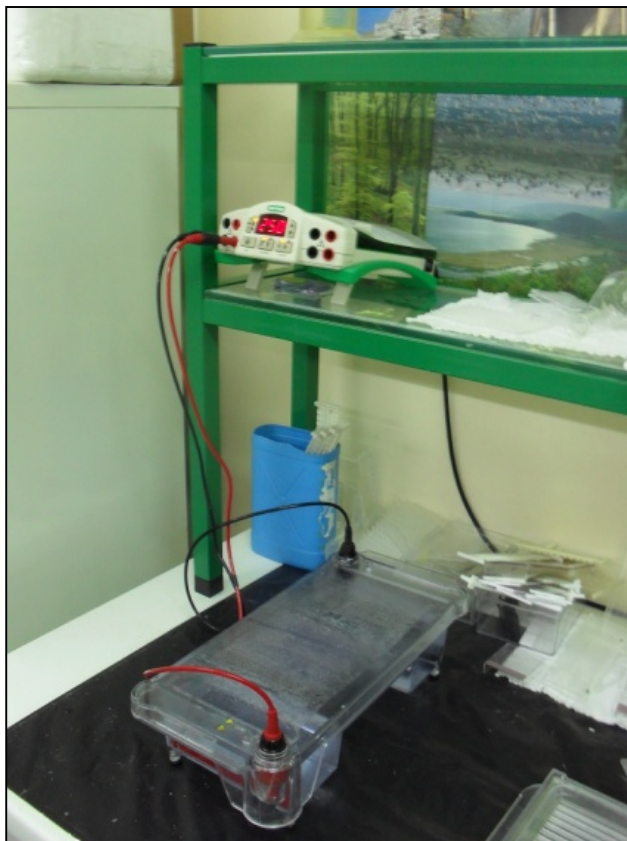


Figure 43 : Electrophorèse sous tension : Migration des échantillons d'ADN (Présent travail).

Une fois la migration a abouti (**Fig. 44A**), le gel est placé dans un transilluminateur (appareil à UV) (**Fig. 44B**) et le visionnage du l'image du gel est réalisé sur ordinateur grâce au programme « Quantity one » (disponible sur : <http://www.bio-rad.com>) (**Fig. 44C**).

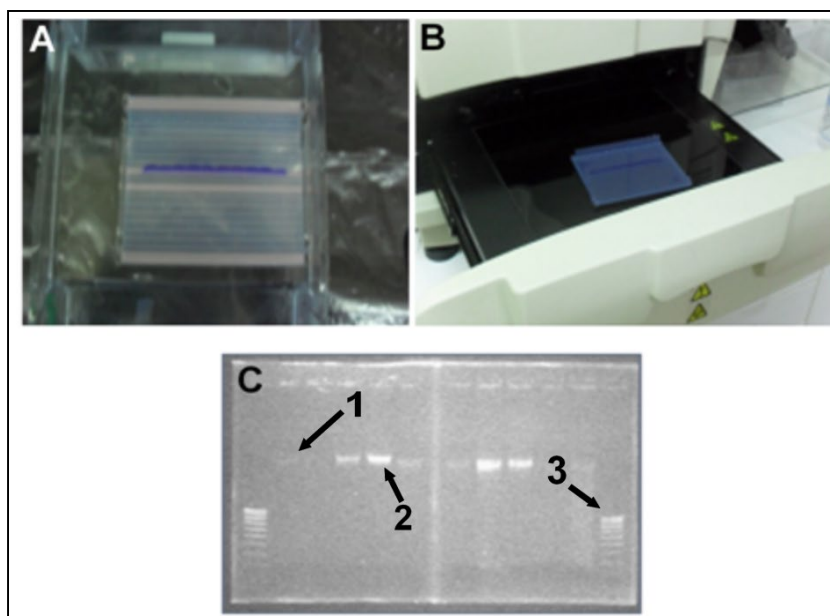


Figure 44 : Migration et lecture du gel d'agarose. **A :** Migration du gel d'agarose ; **B :** Transilluminateur (appareil à UV) ; **C :** Photo du gel obtenue par le programme « Quantity one » ; **C1 :** test négatif ne contenant pas d'ADN ; **C2 :** bande correspondant à notre travail ; **C3 :** Marqueur de taille d'ADN: échelle contenant toute les bandes correspondant à chaque marqueur moléculaire (ex : le marqueur COI possède une bande correspondant à 700 pb) (Présent travail).

2.5.3. L'amplification par PCR

La PCR a été réalisée suivant le protocole de **Sa Pinto *et al.* (2008)**. Le mélange réactionnel a été préparé dans une salle spéciale stérile destinée à la PCR. Cette salle contient des rayons UV permettant sa décontamination (l'usage de blouse et de gants est impératif). Le mélange réactionnel contient, selon le nombre de nos échantillons ces éléments: $MgCl_2$, le mélange **ddNTP**³², Amorce sens (F), Amorce antisens (R), Platinum Taq polymérase, BSA (se référer à l'annexe I-A.3), une solution tampon (Buffer) (se référer à l'annexe I-A.8) et de l' H_2O bidistillée.

Pour notre étude, nous avons utilisé les deux amorces suivantes :

L'amorce sens : HCO (5'-CATGGATGACCACGACACTC-3') (Primer F) et l'amorce anti sens LCO (5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATATTGG-3') (Primer R) (**White *et al.*, 1990**).

Ces amorces, une fois hybridées sur l'ADN matrice, permettent l'initialisation de la réplication de l'ADN par une polymérase en présence de désoxyribonucléotides tri-phosphate et de divers additifs, et chacun des répliques ainsi obtenu peut à son tour être répliqué puisqu'il comprend les sites d'hybridation des amorces.

³² Un Didésoxyribonucléotide (ou ddNTP) est un nucléotide dont les groupements 2'OH et 3'OH du ribose sont absents (se référer à l'annexe I-A.10). Les ddNTPs sont largement utilisés dans plusieurs méthodes de PCR ou de séquençage.

Il faut que les fragments nouvellement synthétisés se séparent de leur matrice pour qu'une nouvelle phase d'hybridation des amorces et de réplication de l'ADN puisse avoir lieu. La PCR est donc une succession de 36 cycles à trois étapes (**Fig. 45**):

1. l'étape de **Dénaturation** de l'ADN par élévation de température (aux alentours de 94 °C), afin que les brins d'ADN se séparent pour laisser les sites d'hybridation des amorces accessibles ;
2. l'étape d'**Hybridation** des amorces, à plus basse température (entre 40 °C et 65 °C) ;
3. l'étape d'**Elongation** par la polymérase, à une température comprise entre la température d'hybridation et celle de dénaturation (vers 72 °C, mais avec certaines polymérases, pour de longues PCR, cette étape peut se faire à 68 °C, ce qui évite une trop importante dégradation de l'enzyme) (**Li, 2008**).

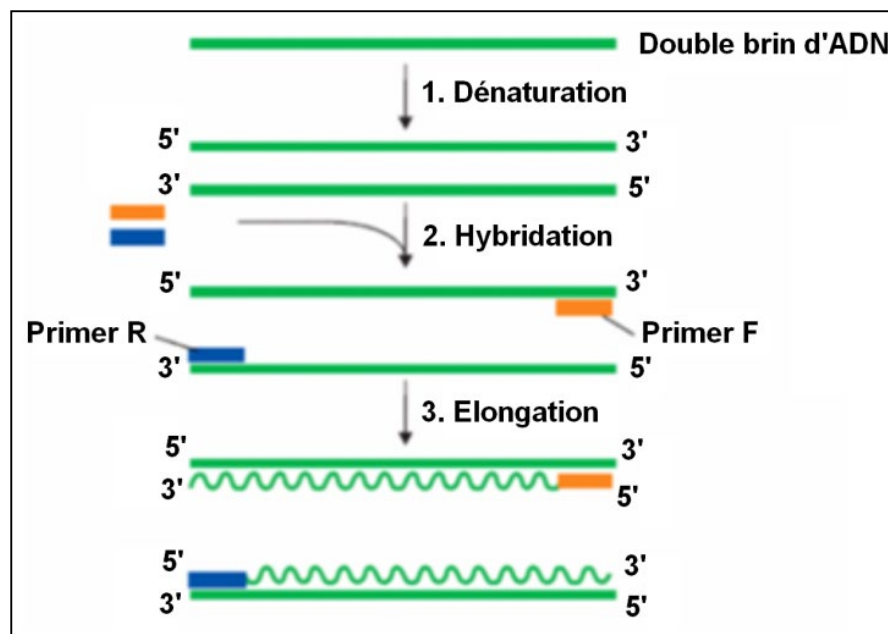


Figure 45 : Schéma du déroulement de la PCR : Premier cycle (D'après **Griffiths et al., 1996**).

Les cycles se déroulent dans un thermocycleur (**Fig. 46**), ils sont précédés par une étape de dénaturation initiale plus longue, afin de bien séparer les brins de l'ADN génomique, et sont suivis d'une étape d'élongation finale, qui a pour but d'éviter que certains fragments amplifiés soient incomplets, ce qui perturberait le séquençage.



Figure 46. Photo montrant le thermocycleur de marque « Biometra » utilisé au laboratoire du « CIBIO ».

La qualité de l'amplification est jugée par migration sur gel d'agarose accompagnée d'un marqueur de taille d'ADN suivant les étapes de l'électrophorèse citées plus haut. La qualité de l'amplification dépend d'un certain nombre de facteurs, comme la qualité de l'extrait d'ADN utilisé, l'adéquation des amorces à la séquence de leurs sites d'hybridation chez l'individu séquencé, la température d'hybridation, les proportions des réactifs, la cinétique du thermocycleur. Ceci, peut nécessiter de longs tâtonnements avant l'obtention d'un bon amplification pour les espèces étudiées (Li, 2008).

2.5.4. Séquençage de l'ADNmt

Après avoir réalisé la PCR et jugé que nos amplifications d'ADNmt sont convenables, une plaque contenant 96 puits est préparée et remplie par nos amplifications d'ADNmt. Les lignes de cette plaque sont numérotées de 1 à 12 et les colonnes sont numérotées de A à H. Le nom de chaque puits contenant un amplification correspond au croisement la ligne et de la colonne sur les quelles il est situé (ex : le nom du puits situé sur la deuxième ligne au niveau de la quatrième colonne est « 2D » etc.). Ensuite, la plaque est envoyée au département des sciences génomiques de l'Université de Washington « *High-Throughput Genomics Unit* » (HTGU) pour le séquençage. Une fois que le séquençage est effectué, les séquences d'ADNmt seront envoyées par E-mail en format « .ab1 » lisibles sous le programme « Finch Tv 1.4 » (Patterson *et al.*, 2006) (voir plus bas).

Le séquençage a été fait selon la méthode de Sanger *et al.* (1977) qui repose sur le même principe que la PCR, en utilisant comme matrice de départ l'amplification purifiée, et en ajoutant au milieu de réaction des didésoxyribonucléotides. Ces derniers n'ont pas de terminaison 3'-OH, ce qui bloque

l'élongation du brin d'ADN en plein synthèse. Il en résulte un mélange de brins d'ADN de diverses longueurs qui seront séparés par électrophorèse.

Dans le cas du séquençage par séquenceur automatique, les quatre types des didésoxyribonucléotides sont liés chacun à un fluorochrome différent. Les amplifias de la réaction de séquençage sont soumis à une électrophorèse. Les brins de différentes tailles passent alors successivement devant un détecteur qui enregistre l'intensité et la couleur du signal correspondant au nucléotide terminant le brin.

Les résultats sont présentés sous forme de courbes présentant la fluorescence détectée. On obtient un chromatogramme représentant quatre courbes correspondant à la détection de la fluorescence des fragments d'ADN obtenus. Chaque nucléotide est représenté par un pic l'identifiant par une couleur spécifique : le vert pour l'Adénine ; le rouge pour la thymine ; le noir pour la Guanine et enfin le bleu pour la Cytosine (**Fig. 47**). Ainsi, on obtient un chromatogramme qui, après traitement informatique, permet la lecture de la succession des bases de l'ADN séquencé.

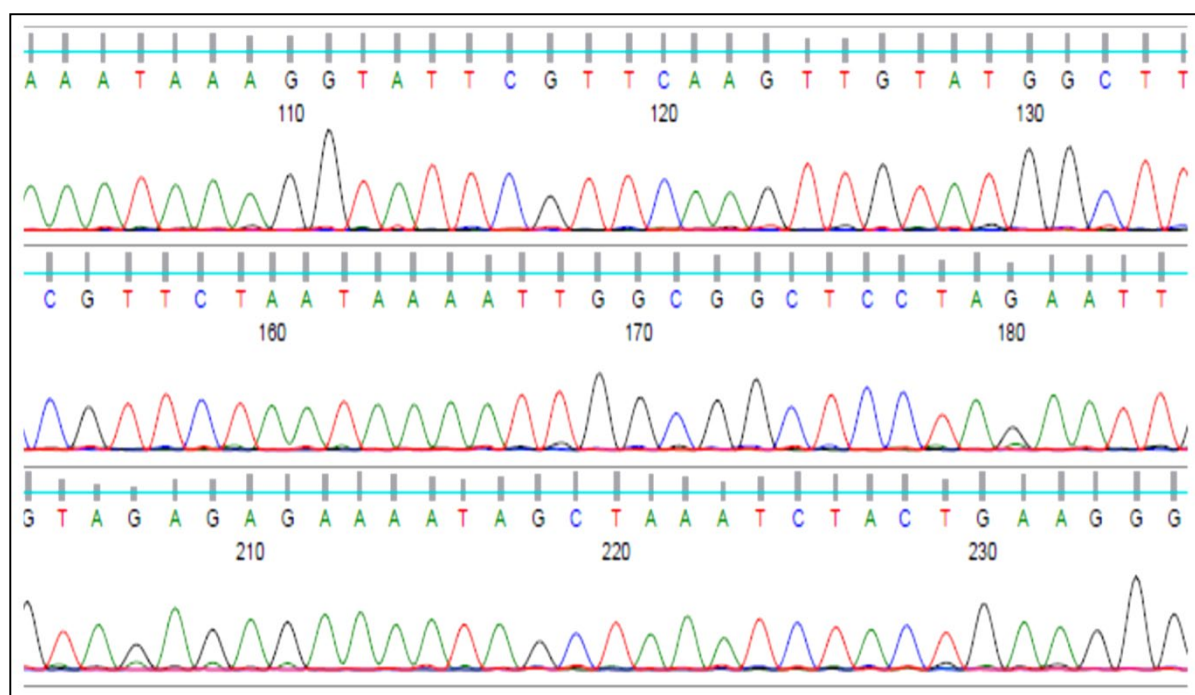


Figure 47 : Portion du chromatogramme d'une séquence d'ADN établie par le programme « Finch Tv 1.4 » (Présent travail). (Pour le détail du chromatogramme de la séquence d'ADN, se référer à l'annexe I-B).

2.6. Analyse phylogénétique et phylogéographique

2.6.1. Analyse phylogénétique

Les séquences d'ADNmt des individus de *P. ferruginea*, *P. caerulea* et *P. rustica* récupérées de l'« HTGU » ont été corrigées en utilisant le programme FinchTV (**Patterson et al., 2006**) (se référer

à l'annexe I-B), puis alignée automatiquement par le programme BioEdit (Hall, 1999). Par la suite l'alignement a été vérifié manuellement. Le meilleur modèle phylogénétique (qui représente au mieux les relations de parenté entre les trois espèces étudiées) a été obtenue par le programme « jModeltest v0.1.1 » (Posada, 2008). Les arbres phylogénétiques ont été obtenus par le programme « Mega 5.0 » (Tamura *et al.*, 2011) en utilisant la méthode du Maximum de vraisemblance (Cavalli & Edwards, 1967) « ML » (se référer à l'annexe I-C). L'espèce *Patella vulgata*, tirée du GenBank, a été utilisée autant que groupe extérieur « out groupe » afin d'avoir un bon repère pour une meilleure topologie de l'arbre phylogénétique.

2.6.2. Analyse phylogéographique

Les réseaux d'haplotypes sont construits grâce au logiciel « NetWork v5.0.0.3 » (Polzin & Daneschmand, 2011) (disponible sur : www.fluxus-technology.com). La construction de ces réseaux est basée sur la théorie de la coalescence (Kingman, 2000), suivant la méthode du « Median Joining » (Bandelt *et al.*, 1999). Les diversités haplotypique et nucléotidique sont estimées pour chaque population grâce au programme DNASP 5.0 (Rozas *et al.*, 2010). La diversité haplotypique (Hd) définit la probabilité que deux gènes tirés au hasard dans un échantillon soient différents (Nei, 1987) et prend en compte le nombre d'individus ainsi que la fréquence des haplotypes. Le calcul de Hd , avec n , le nombre de gènes dans l'échantillon (égal au nombre d'individus quand le locus est haploïde) et p_i la fréquence de chaque haplotype, est définie par:

$$Hd = \frac{n}{n-1} (1 - \sum p_i^2)$$

La diversité nucléotidique π mesure la divergence nucléotidique moyenne entre toutes les paires de séquences d'un même échantillon (Tajima, 1983). Elle définit la probabilité que deux gènes tirés au hasard dans un échantillon soient différents au niveau d'un nucléotide donné. Le calcul de π se fait selon la formule suivante :

$$\pi = \sum_{ij} p_i p_j d_{ij}$$

Avec p_i la fréquence de l'haplotype i et d_{ij} le nombre de mutations entre les haplotypes i et j .

Le programme DNASP 5.10 (Rozas *et al.*, 2010) est également utilisé pour calculer les différents tests de neutralité, notamment les valeurs de D de Tajima (1989) et le test de McDonald &

Kreitman (1991). La statistique D est basé sur une comparaison de deux estimateurs de π (mesure du polymorphisme attendue dans une séquence).

Lorsque le polymorphisme génétique s'explique par un équilibre entre la mutation et la dérive, alors les deux paramètres sont égaux et le D de Tajima est nul. Au contraire, un excès de variant peu divergents (une ou deux bases de divergence) entraîne un D de Tajima négatif. Cet excès peut être dû à un balayage sélectif (apparition et propagation rapide d'un mutant avantageux dans la population) ou à une expansion démographique récente. Un excès de variants intermédiaires entraîne un D de Tajima positif ; cet excès peut être dû à un effet de sélection balancée (maintien d'allèles avantageux ancestraux) ou à une diminution démographique (**Goulot d'étranglement génétique**³³).

Le test de **McDonald & Kreitman (1991)** compare l'homogénéité entre les distributions des mutations synonymes et non-synonymes qui sont fixées entre taxons (le ratio K_N/K_S) et de celles qui s'accumulent au sein d'un taxon (le ratio π_N/π_S). Si le ratio K_N/K_S est supérieur au ratio π_N/π_S , cela signifie qu'au moins un des deux taxons est sous l'effet d'une sélection Darwinienne positive, tandis qu'à l'inverse un ratio K_N/K_S inférieur indique le maintien d'un polymorphisme ancestral entre taxons, l'accumulation de mutations légèrement délétères dans le polymorphisme ou l'émergence d'un polymorphisme adaptatif au sein d'un des deux taxons.

Le programme « Arlequin v3.52 » (**Excoffier & Lischer, 2010**) a été également utilisé pour les Analyses de la Variance Moléculaire (AMOVA). Cette méthode permet de partitionner la variance totale entre covariances dues à différents niveaux de structure prédéfinis : dans le cas d'une hiérarchie spatiale, par exemple, à l'intérieur d'une population (avec l'indice de fixation associé F_{ST} , entre populations à l'intérieur d'un groupe (avec l'indice de fixation associé F_{CT}) et entre groupes (avec l'indice de fixation associé F_{SC}).

Enfin, le paramètre de l'ancêtre commun le plus proche « TMRCA » (Time for the Most Recent Common Ancestor) a été calculé. Ce paramètre nous permet d'avoir une idée sur les facteurs qui favorisent la diversité des formes biologiques des espèces qui existent au sein des stations d'étude. Pour calculer le « TMRCA », nous avons utilisé le programme « Mega 5.0 » (**Tamura et al., 2011**).

³³ Réduction significative de la taille d'une population qui provoque l'extinction de nombreuses lignées génétiques au sein de cette population, ce qui diminue la diversité génétique (**Ambrose, 1998**).

3. Résultats

3.1. Etude phylogénétique

Nous avons pu séquencer 584 pb de la portion COI de l'ADN mitochondrial de 63 individus des trois espèces de patelles étudiées: 24 individus de *Patella rustica* (Pr) ; 35 individus de *Patella ferruginea* (Pf) et 4 individus de *Patella caerulea* (Pc) (**Tab. 5**). Les séquences des 4 individus de *P. caerulea* et les 35 individus de *P. ferruginea* seront réutilisées respectivement dans le chapitre II.2 et le chapitre I.3 respectivement.

Tableau 5 : Tableau représentant le nombre d'individus des trois espèces séquencées pour chaque station d'étude. Les abréviations des stations sont indiquées dans le **tableau 4**.

Espèces Stations	<i>Patella rustica</i> (Pr)	<i>Patella ferruginea</i> (Pf)	<i>Patella caerulea</i> (Pc)
VK	6	-	1
RN	3	1	-
ZM	1	-	-
FP	5	5	-
BE	1	2	-
CE	2	7	-
KH	-	10	-
ST	6	10	-
BS	-	-	3

En utilisant le programme « jModeltest 0.1.1 » (**Posada, 2008**), le modèle « Tamura à 3 paramètres » (**Tamura & Nei, 1993**) a été considéré comme étant le plus adéquat avec le paramètre des sites invariants « I ». En utilisant un nombre de répliques bootstrap de 100, l'arbre phylogénétique de tous les individus des trois espèces séquencées dans notre étude est représenté dans **la figure 48**.

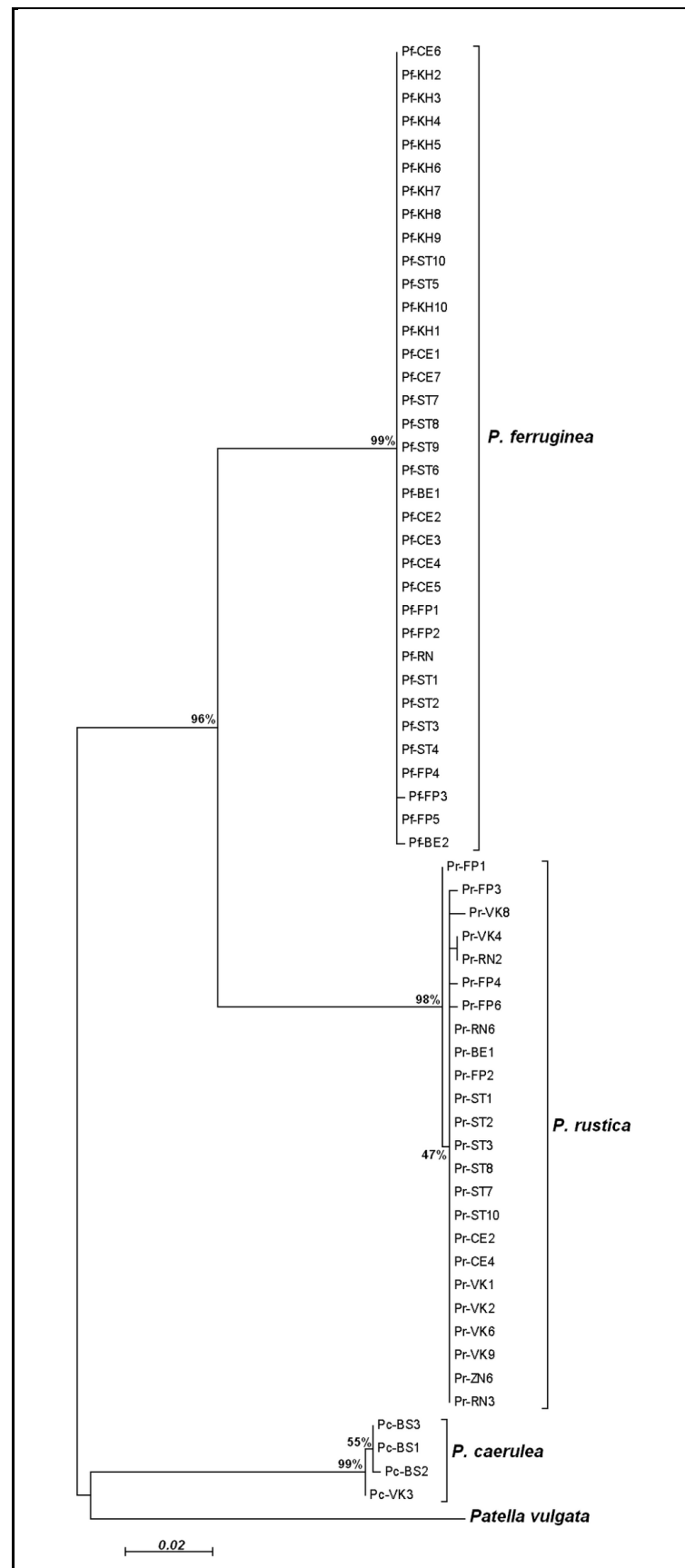


Figure 48: Arbre phylogénétique des espèces de patelles séquencées obtenu par la méthode « ML » avec un nombre de répliques bootstrap de 100.

L'analyse des séquences a révélé, au sein des individus étudiés, l'existence de trois groupes très fortement divergents comme le montre l'arbre phylogénétique en **Figure 48** basé sur les distances moyennes entre les individus par paires de populations avec $\text{Log}(L) = -1461.026$ (L , étant la vraisemblance).

La divergence moyenne entre les groupes des trois espèces étudiées est mentionnée dans le **tableau 6**.

Tableau 6 : Divergence moyenne entre les groupes d'espèces de patelles séquencées.

	<i>Patella ferruginea</i>	<i>Patella rustica</i>
<i>Patella ferruginea</i>	-	-
<i>Patella rustica</i>	9,9%	-
<i>Patella caerulea</i>	13.6%	14%

Notons que la divergence moyenne à l'intérieur de chaque groupe est inférieure à 1%.

3.2. Etude phylogéographique

Le séquençage d'un fragment de 584 pb de long du gène mitochondrial de la COI a révélé l'existence de 95 sites polymorphes, permettant ainsi de définir 13 haplotypes sur l'ensemble des 63 individus séquencés (toutes espèces confondus) :

3.2.1. Haplotypes de *Patella ferruginea* (3 haplotypes)

- Haplotype 1 (33 individus) : Pf-CE6, Pf-KH2, Pf-KH3, Pf-KH4, Pf-KH5, Pf-KH6, Pf-KH7, Pf-KH8, Pf-KH9, Pf-ST10, Pf-ST5, Pf-KH10, Pf-KH1, Pf-CE1, Pf-CE7, Pf-ST7, Pf-ST8, Pf-ST9, Pf-ST6, Pf-BE1, Pf-CE2, Pf-CE3, Pf-CE4, Pf-CE5, Pf-FP1, Pf-FP2, Pf-RN, Pf-ST1, Pf-ST2, Pf-ST3, Pf-ST4, Pf-FP4 et Pf-FP5
- Haplotype 2 (1 individu) : Pf-BE2
- Haplotype 3 (1 individu) : Pf-FP3

3.2.2. Haplotypes de *Patella rustica* (7 haplotypes)

- Haplotype 4 (17 individus) : Pr-BE1, Pr-FP2, Pr-ST1, Pr-ST2, Pr-ST3, Pr-ST8, Pr-ST7, Pr-ST10, Pr-CE2, Pr-CE4, Pr-VK1, Pr-VK2, Pr-VK6, Pr-VK9, Pr-ZN6, Pr-RN3 et Pr-RN6
- Haplotype 5 (1 individu) : Pr-FP1
- Haplotype 6 (1 individu) : Pr-FP3
- Haplotype 7 (1 individu) : Pr-FP4

- Haplotype 8 (1 individu) : Pr-FP6
- Haplotype 9 (2 individus) : Pr-VK4 et Pr-RN2
- Haplotype 10 (1 individu) : Pr-VK8

3.2.3. Haplotypes de *Patella caerulea* (3 haplotypes)

- Haplotype 11 (1 individu) : Pc-BS1 et Pc-BS3
- Haplotype 12 (1 individu) : Pc-BS2
- Haplotype 13 (1 individu) : Pc-VK3

Sur les 95 sites polymorphes, 93 des sites sont parcimonieusement informatifs et 2 sont des singletons (321 et 580).

A l'aide du programme DNASP 5.0 (Rozas *et al.*, 2010) nous avons obtenu des valeurs moyennes de la diversité haplotypique « Hd » de 0.659 ± 0.051 et la diversité nucléotidique « $\hat{A}$ » de 0.05183, cependant, la valeur la diversité nucléotidique par la méthode de Jukes & Cantor (1969) est de $0.05542 \approx \hat{A}$. Les niveaux de diversité génétique sont représentés sur le **Tableau 7**.

Tableau 7 : Diversité génétique des trois espèces de patelles séquencées. NS : nombre de séquences ; S : nombre de site de ségrégation ; h : nombre d'haplotype ; Hd : diversité haplotypique ; $\hat{A}$: diversité nucléotidique ; $\hat{A}$ (jc) : diversité nucléotidique avec « JC ».

Espèces	NS	S	h	Hd	$\hat{A}$	$\hat{A}$ (jc)
<i>P. ferruginea</i>	16	2	3	0.113	0.00020	0.00020
<i>P. rustica</i>	24	7	7	0.504	0.00113	0.00113
<i>P. caerulea</i>	4	2	3	0.833	0.00171	0.00171

Nous avons utilisé le modèle « horloge-détendue » avec une distribution log-normale du taux de substitution, avec deux différentes valeurs moyennes (0.6% et 1.2% par million d'années) publié par Hellberg & Vacquier (1999) et Marko (2002) pour les mollusques, un taux classiquement rencontré chez les animaux (Rand, 1994). L'ancêtre commun le plus proche (TMRCA) des deux espèces *P. rustica* et *P. ferruginea* se trouverait entre 8.25 et 4.125 million d'années (MA). Concernant les deux espèces *P. rustica* et *P. caerulea* l'ancêtre commun le plus proche se trouverait entre 11.66 et 5.83 MA. Enfin, pour *P. ferruginea* et *P. caerulea* le TMRCA serait situé entre 11.33 et 5.66 MA.

Pour un nombre de 584pb séquencées, l'AMOVA nous a révélée que La majeure partie de la variance génétique est associée à un niveau inter-groupes d'espèces avec 99.32% de la variance totale

pour un indice de fixation $F_{ct} = 0.99318$ ($P < 0.001$). La variance entre les populations à l'intérieur des groupes d'espèces est négligeable (0.05% de la variance totale) avec un indice de fixation $F_{sc} = 0.06834$ ($P = 0.49$). Ce qui reste de la variance génétique associée au niveau intra-population avec 0.64% de la variance totale est significative pour une valeur de l'indice de fixation $F_{st} = 0.18$ ($P < 0.001$).

Aucune variation significative de la diversité nucléotidique ($\pi = 0.05183$) et de l'écart à l'évolution neutre (D de Tajima = 1.62474, $P > 0.10$) n'est observée le long des séquences.

Les résultats du test de **McDonald & Kreitman (1991)** sont mentionné dans le **Tableau 8** et indiquent que dans les trois relations, au moins un des taxons est sous l'effet d'une sélection darwinienne positive sans avoir eu une influence significative sur l'évolution des groupes d'espèces.

Tableau 8: Résultats du test de **McDonald & Kreitman (1991)** entre les trois espèces de patelles.

Relation entre les espèces étudiées	K_N/K_S	d_N/d_S	G-Test	P-value
<i>P. ferruginea</i> / <i>P. rustica</i>	0.30	0.28	0.006	0.93
<i>P. ferruginea</i> / <i>P. caerulea</i>	0.46	0.33	0.085	0.77
<i>P. rustica</i> / <i>P. caerulea</i>	0.35	0.125	1.124	0.28

En l'absence d'effet sélectif, ces caractéristiques suggèrent une récente augmentation de la taille des populations. Nous pouvons, cependant, voir sur la représentation des relations minimales entre les différents haplotypes (**Fig. 49**), qu'il y a trois groupes bien distincts représentant chaque taxon étudié. Nous remarquons qu'il y a 1 haplotype non-détectés « mv1 » entre *P. rustica* et *P. ferruginea*. Par ailleurs, entre le groupe de *P. rustica* et *P. ferruginea* il y a 47 sites polymorphes (3, 12, 15, 21, 30, 54, 59, 66, 75, 78, 117, 120, 138, 153, 162, 174, 183, 195, 209, 210, 213, 231, 243, 257, 258, 270, 374, 276, 303, 315, 333, 336, 360, 405, 414, 423, 438, 468, 480, 483, 501, 510, 516, 521, 537, 564 et 573). En revanche, entre le groupe de *P. ferruginea* et *P. caerulea* il y a 66 sites polymorphes (3, 6, 12, 18, 30, 36, 59, 66, 74, 75, 80, 87, 90, 96, 108, 114, 120, 135, 138, 147, 159, 177, 180, 186, 209, 213, 219, 237, 249, 252, 257, 258, 276, 300, 303, 326, 327, 333, 338, 339, 342, 345, 348, 351, 353, 366, 369, 372, 396, 411, 423, 432, 435, 450, 453, 468, 474, 486, 501, 510, 522, 537, 546, 564, 567 et 573).

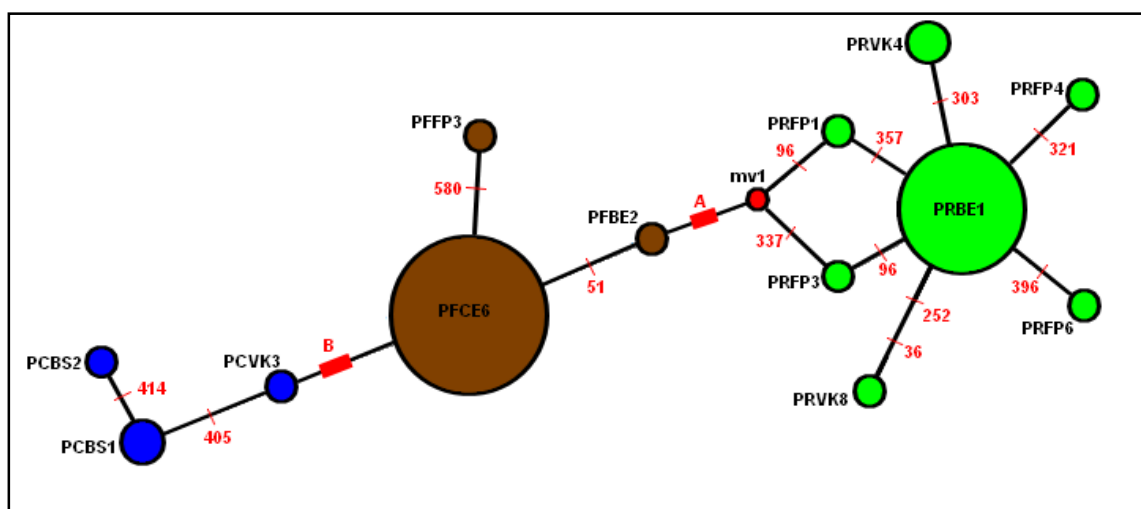


Figure 49. Réseaux d'haplotypes représentant les relations minimales entre les différents haplotypes des trois espèces de patelles étudiées. En bleu : *P. caerulea* ; en vert : *P. rustica* ; en orange : *P. ferruginea* (pour les abréviations, voir **tableau 4**). A, sites polymorphiques entre *P. rustica* et *P. ferruginea* ; B, sites polymorphes entre *P. ferruginea* et *P. caerulea*.

Nb: Cette partie a fait l'objet d'une publication parue dans la revue *Advances in BioResearch* (se référer à l'annexe II-A).

4. Discussion

L'étude phylogénétique nous a montré que les espèces *Patella ferruginea*, *Patella rustica* et *Patella caerulea* sont bien séparées avec une convergence assez marquée entre *P. ferruginea* et *P. rustica* (9.9%) (**Fig. 48 ; Tab. 6**). La distribution en étoile des trois espèces étudiées (**Fig.49**) montre que phylogéographiquement leur expansion est récente.

La divergence entre le groupe de *P. rustica* et *P. caerulea* est la plus importante, ce qui correspond aux travaux de (Sella *et al.*, 1993). Cette divergence se situe entre 11.66 et 5.83 MA, époque se trouvant dans le Miocène supérieur (entre 11.608 ± 0.005 et 5.332 ± 0.005 MA) plus précisément le tortonien (entre 11.6 et 7.2 MA). Cette époque inclue aussi la période de divergence entre *P. ferruginea* et *P. caerulea*. Pendant cette aire l'Europe, tel que nous la connaissons aujourd'hui, était partiellement submergée par la mer et les températures de surface étaient élevées avec une richesse faunistique et floristique importante (Bachiri Taoufiq & Barhoun, 2001). Concernant *P. rustica* et *P. ferruginea*, la divergence est la plus courte, se situant entre 8.25 et 4.125 MA, celle-ci pourrait avoir commencé pendant le messinien à cause de phénomènes paléontologiques. Cet épisode se termine au début du Pliocène (5.332 ± 0.005 à 2.588 ± 0.005 MA) par l'ouverture du détroit de Gibraltar (Liu *et al.*, 2002). Le niveau de la mer en méditerranée avait baissé jusqu'à dessèchement, épisode qui marque la crise de salinité messinienne. La crise messinienne a créé de nouveaux biotopes avec une répartition sporadique, générant une spéciation allopatrique entre la Méditerranée et l'Atlantique et la disparition de beaucoup d'espèces. De plus, la baisse brutale du niveau de la mer aurait pu pousser certaines espèces « chanceuses » à s'adapter, voir même, à évoluer

dans ce nouvel environnement. Ce qui pourrait être marqué par l'apparition d'espèce (s) ancêtre (s) à *P. rustica* qu'on retrouve de nos jours dans l'étagement supérieur du médiolittoral (rarement immergé) et préférant surtout le supralittoral (zone émergée étant rarement humectée). Cette espèce partage plus ou moins son habitat avec *P. ferruginea* (proche de génétiquement de *P. rustica*) qui fréquente rarement l'étage supralittoral. Notons que *P. caerulea* est une espèce qui préfère des étagements plus humectés contrairement à *P. rustica* et *P. ferruginea* (médiolittoral et l'infra-littoral). Selon **Sa Pinto et al. (2008)**, *P. caerulea* (espèce endémique à la Méditerranée) est très proche génétiquement de *Patella candei* (espèce de patelles exclusivement atlantique). Il est probable que ces deux espèces aient émergé d'un ancêtre commun du quel descendent deux populations : l'une vivant dans les mers qui donneront la Méditerranée d'aujourd'hui et l'autre dans l'Atlantique. Après la fermeture du détroit de Gibraltar un isolement génétique se serait créé entre les deux populations sous deux conditions environnementales différentes. Ce qui aurait pu donner naissance aux deux espèces *P. caerulea* (en Méditerranée) et *P. candei* (en Atlantique) par phénomène de spéciation parapatrique.

Aussi, l'arrivée des premières périodes de glaciation appelées Gelasien (dernière subdivision de l'époque du Pliocène entre 2.588 et 1.806 MA) qui pourraient induire une répartition ponctuée induisant une vicariance en relation avec les patelles étudiées. A cette époque, la collision de la plaque africaine et de l'Europe se poursuit, mais n'est pas encore complète et les Alpes et les Pyrénées continuent leur orogénèse.

Durant cette époque, l'orogénèse ainsi que les mouvements tectoniques de surrection des montagnes rocheuses continue à faire augmenter les phénomènes d'érosion et le piégeage du CO₂ atmosphérique sous forme de carbonate, diminuant ainsi la concentration du CO₂ atmosphérique de 400 à 280 ppm (pour l'année 2008, 384 ppm), ce qui a, de manière déterminante, poussé le climat mondial dans une époque glaciaire. Cette ère géologique est caractérisée par des phénomènes de continentalisation de l'Europe de l'Ouest (**Meulenkamp & Sissingh, 2003**) ainsi que par des changements climatiques importants et des mouvements tectoniques (**Brault et al., 2004**).

Haq et al. (1987) ont montré l'existence de nombreuses variations eustatiques durant le gelasien avec des augmentations très importantes du niveau de la mer, pouvant aller jusqu'à 100 m d'amplitude, entre 6-5 MA et entre 4-3 MA, avec des périodes de baisse du niveau des eaux entre les deux périodes précitées. Durant cette période géologique, aucun corridor marin n'assurait la communication entre l'océan Atlantique et la Mer méditerranée.

Un des scénarios possibles serait d'imaginer que l'isolement génétique a commencé durant une période de baisse du niveau de la mer : un groupe d'espèces aurait pu être isolée sous des conditions froides tandis que d'autres groupes auraient pu trouver refuge dans des eaux plus tempérées (soit à des latitudes différentes, soit à un étagement différent). Les contacts secondaires entre les lignées se seraient alors produits à la suite d'une remontée du niveau des eaux, celle-ci n'a pas eu d'effet d'introgession sur les espèces étudiées puisque l'ouverture du bassin méditerranéen ne s'est produite qu'entre (19-20 KA). Ce type de scénario est également celui avancé par **Jolly et al. (2006)** pour expliquer des niveaux de divergence similaires rencontrés chez deux genres de Polychètes de l'Atlantique Nord-Est, associés aux peuplements de sables fins envasés. En effet, une divergence génétique d'environ 20% existe entre espèces proches de *Pectinaria* et entre les lignées intertidales et subtidales d'*Owenia fusiformis* (25.9% et 19.2%, respectivement) ainsi qu'entre deux espèces de Polychètes du genre *Sabellaria*, l'une (*S. spinulosa*) vivant en milieu subtidal et l'autre (*S. alveolata*) en milieu intertidal (20.6%) (**Rigal, 2005**). Du fait que le même niveau de divergence soit rencontré au sein de plusieurs complexes d'espèces des communautés de sables fins suggère l'existence d'évènements de vicariance. En outre, le fait que certaines de ces lignées ou espèces soient restreintes au domaine intertidal sur l'ensemble de l'aire de distribution géographique renforce l'idée que ces espèces ont probablement vécu une histoire similaire à la transition Mio-Pliocène.

Le fait que le taux et la période de divergence entre *P. rustica* et *P. ferruginea* soient les plus courts, dans ce cas de figure, la crise messinienne pourrait être un phénomène majeur à la création d'une divergence des espèces *P. rustica* et *P. ferruginea* par effet de vicariance. Cependant, le fait que les espèces *P. caerulea* et *P. ferruginea* soient endémiques à la même mer (Méditerranée) et que le TMRCA entre *P. caerulea* et les groupe qui pourraient donner les espèces *P. rustica* et *P. ferruginea* daterait du tortonien et un TMRCA entre *P. ferruginea* et *P. rustica* qui se situe dans le messinien montre que l'espèce *P. caerulea* est la plus ancienne des trois espèces. De plus, *P. caerulea* est une espèce qui préfère des étagements plus bas que *P. rustica* et *P. ferruginea*, médiolittorale et l'infralittorale.

Le réseau d'haplotypes (**Fig. 49**) montre qu'il y a une distribution en étoile. Ceci expliquerait une explosion démographique récente, celle-ci pourrait être due à la colonisation de nouveaux territoires après la fin du dernier maximum glaciaire (20-19 KAAJ) induisant une augmentation du niveau de la mer et donc la formation du passage des eaux atlantique vers la méditerranée par le détroit de Gibraltar. Le Nœud mv1 (**Fig. 49**) montre qu'il devait y avoir un taxon historique intermédiaire entre *P. ferruginea* et *P. rustica* non-détecté dans le présent travail, pouvant être un maillon essentielle expliquant le rapprochement phylogénétique de ces deux espèces.

Chapitre II.2 :

Etude morphométrique et phylogénétique de *Patella caerulea* (Linnaeus, 1758)

Etude morphométrique et phylogénétique de *Patella caerulea* (Linnaeus, 1758)

*Cette partie est une contribution à l'étude de la dissimilarité morphométrique de l'espèce *P. caerulea* prélevée dans deux zones paraliques d'une partie de la méditerranée occidentale afin de connaître les phénomènes qui peuvent expliquer sa plasticité en s'appuyant sur une étude phylogénétique.*

1. Introduction

Patella caerulea (Linnaeus, 1758) est une espèce de Mollusques Gastéropode endémique à la mer méditerranée. Vivant sur les côtes rocheuses des étagements intertidaux et infralittoraux, *P. caerulea* possède une plasticité morphologique exceptionnelle pouvant induire les taxonomistes à la confondre avec d'autres espèces voisines (Fischer-Piette & Gaillard, 1959). Ce qui nous amène à suggérer qu'au sein de cette espèce, il y aurait plusieurs variétés spécifiques et des formes écotypiques correspondant à des biotopes précis. La plasticité morphologique de *P. caerulea* pourrait être le fruit d'une stratégie adaptative aux importantes variations des facteurs écologiques (Vermeij, 1973 ; Branch, 1981). Elle a tendance à éroder sa coquille pour s'adapter aux irrégularités du substrat. Ce processus lui permet d'emmagasiner l'eau quand elle est émergée (Guelorget & Perthuisot, 1983). C'est pour cela que l'analyse morphologique des organismes est une base essentielle dans la mise en évidence des changements évolutifs (Neige *et al.* 1997 ; Bachnou & Boughdiri, 2005). Ce type d'analyse peut nous donner une meilleure approche sur la distinction des coquilles de *P. caerulea*. Plusieurs études ont été réalisées sur la diversité morphologique des patelles et d'autres espèces voisines à travers le monde. Nous pouvons citer les travaux effectués en atlantique par Tablado & Gappa (2001) sur la diversité morphométrique du gastéropode prosobranch *Siphonaria lessoni* au niveau de la province de Buenos-Aires (Argentine) et Jerardino & Navarro (2008) sur la morphométrie de quelques coquilles d'espèces du genre *Cymbula* et *Scutellastra* des côtes Sud Africaines. Au sud de la méditerranée occidentale, des travaux similaires ont été réalisés sur plusieurs espèces de patelles des deux genres *Patella* (*P. ferruginea* ; *P. caerulea* ; *P. rustica*) et *Cymbula* (*C. safiana*) (Mezali, 2007 ; Espinosa & Ozawa 2006 ; Rivera-Ingraham *et al.*, 2011c, Belkhodja *et al.*, 2012 ; Bouzaza, 2012). Ces études ont montré qu'il existe plusieurs morphotypes pouvant appartenir à des individus génétiquement très proches, faisant partie de la même espèce. Ce polymorphisme intra-spécifique pourrait être influencé par :

1) le type de substrat sur lequel vit ces espèces, qui a une grande importance sur la profondeur de fixation des coquilles des gastéropodes (Tablado & Gappa, 2001 ; Pandita *et al.*, 2013) ;

2) le temps d'immersion des espèces dans l'eau et les facteurs physico-chimiques environnant (Jarne *et al.*, 1988 ; Moreteau & Vicente, 1988 ; Belkhodja *et al.*, 2012).

Le but de cette étude est de déterminer quels sont les facteurs environnementaux qui peuvent influencer la morphologie de *Patella caerulea*.

2. Matériel et méthode

2.1. Les stations étudiées

Cette étude s'est établit sur quelques stations de la côte méditerranéenne occidentale (Fig. 50) en faisant un prélèvement aléatoire d'un lot de 438 individus de l'espèce *P. caerulea* entre le mois d'octobre 2014 et le mois de mai 2015. Les individus ont été prélevés à l'aide d'un canif en faisant attention à ne pas abimer le contour de leurs coquilles. Les individus collectés ont été étiquetés et numérotés dans des sachets en plastique en indiquant leur habitat d'après l'étage où ils ont été prélevés (la zone médiolittorale et infralittorale). L'échantillonnage a été séparé en deux groupes. Le premier groupe comporte 186 individus prélevés du médiolittoral inférieur et infralittoral (G1) et le deuxième groupe composé de 252 individus prélevés du médiolittoral supérieur (G2) (Tab. 9). Notons que tous les individus échantillonnés ont été prélevés de zones naturelles constituées de substrat dur et assez poreux, sauf pour les individus de la station du port de la Vielle Chapelle (VICH) qui ont été prélevés depuis une digue construite entre 1964 et 1972 (Données prise de l'INSEE, France) (Tab. 9).

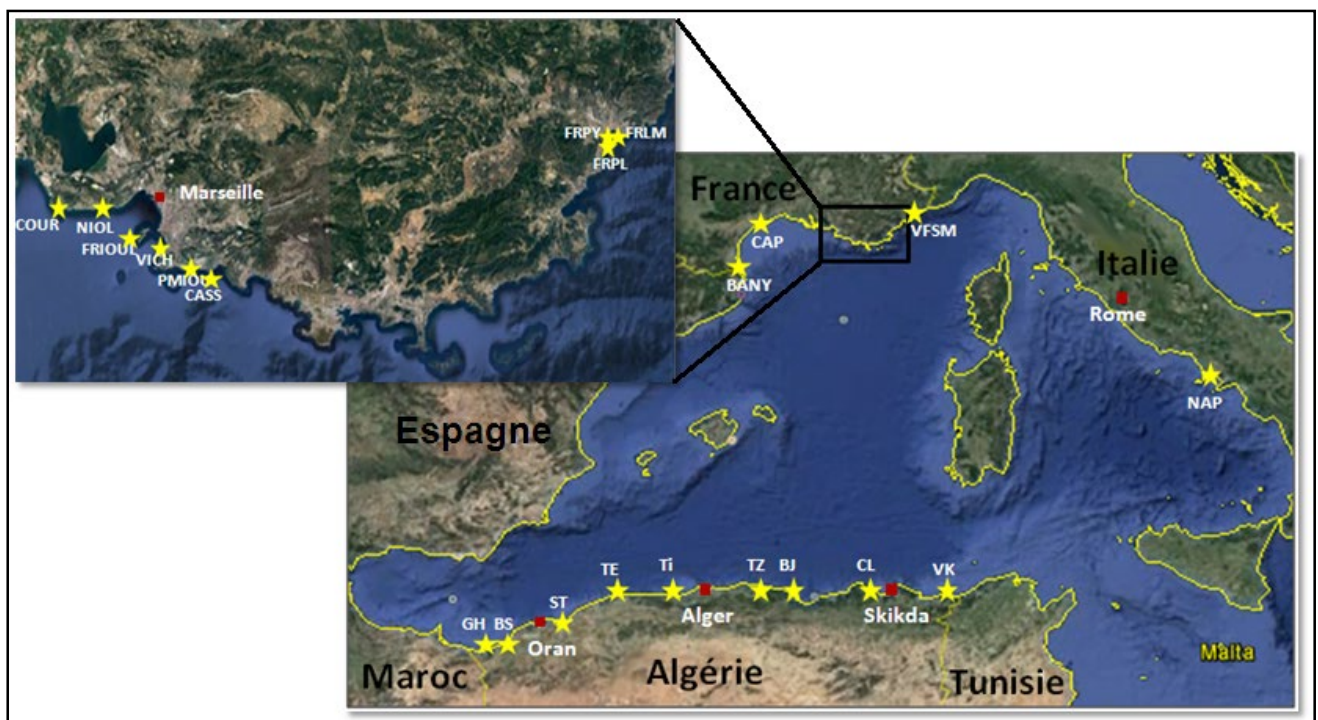


Figure 50: Stations de prélèvement de l'espèce *P. caerulea*, les étoiles jaunes représentent les stations d'échantillonnage. (Google Earth, modifiée). Voir le **tableau 9** pour les abréviations.

Tableau 9 : Abréviations et coordonnées géographiques des stations d'échantillonnage de l'espèce *P. caerulea*. N=Effectif.

Station	Coordonnées géographiques		Abréviation	Groupes	Profondeur	N
	Latitude	Longitude				
Ghazaouet	35° 6'1.25"N	1°52'13.87"O	GH	G2	0 à 0.5 m	20
Beni Saf	35°18'45.70"N	1°22'26.03"O	BS	G1	1 à 8 m	20
Ténès	36°31'9.03"N	1°18'32.54"E	TE	G2	0 à 0.5 m	20
Tipaza (a)	36°36'37.78"N	2°24'52.09"E	Tia	G1	1 à 8 m	4
Tipaza (b)	36°36'37.78"N	2°24'52.09"E	Tib	G2	0 à 0.5 m	20
Tigzirt	36°53'43.28"N	4° 7'47.00"E	TZ	G2	0 à 0.5 m	20
Collo (a)	37° 0'51.40"N	6°33'56.59"E	CLa	G1	1 à 8 m	8
Collo (b)	37° 0'51.40"N	6°33'56.59"E	CLb	G2	0 à 0.5 m	27
Banyuls-sur-Mer*	42°29'12.46"N	3° 7'51.69"E	BANY	G2	0 à 0.5 m	30
Cap d'Agde*	43°16'28.48"N	3°30'52.53"E	CAP	G2	0 à 0.5 m	29
Fréjus plage*	43°33'17.03"N	4° 4'30.08"E	FRPL	G2	0 à 0.5 m	30
Fréjus lion de mer*	43°33'17.01"N	4° 4'30.10"E	FRLM	G1	1 à 8 m	17
Fréjus pyramide*	43°33'17.03"N	4° 4'30.10"E	FRPY	G1	1 à 8 m	20
Couronne	43°19'46.35"N	5° 2'57.54"E	COUR	G2	0 à 0.5 m	20
Niolon	43°20'12.91"N	5°15'20.95"E	NIOL	G1	1 à 8 m	16
Frioul	43°16'57.80"N	5°17'59.33"E	FRIOUL	G2	0 à 0.5 m	17
Port de la Vieille Chapelle	43°14'56.86"N	5°22'20.93"E	VICH	G1	1 à 8 m	24
Port Miou	43°12'8.75"N	5°30'35.81"E	PMIOU	G1	1 à 8 m	16
Cassis	43°12'42.15"N	5°32'17.01"E	CASS	G2	0 à 0.5 m	20
Ville franche-sur-Mer*	43°42'17.88"N	7°19'5.04"E	VFSM	G1	1 à 8 m	28
Naples*	40°50'16.31"N	14°15'54.08"E	NAP	G1	1 à 8 m	6
Stidia	35.83° N	0° E	ST	G1	1 à 8 m	8
Vielle Calle (El Kala)	36.9° N	8.45° E	VK	G1	1 à 8 m	6
Béjaïa	36. 87° N	4.84° E	BJ	G1	1 à 8 m	12

* : Les individus de ces stations ont été prélevés par l'IMBE (Institut Méditerranéen en Biologie et Ecologie, France)

2.2. Analyses morphométrique et statistique

Pour chaque individu collecté de l'espèce *P. caerulea*, des mesures biométriques tel que la longueur maximale de la coquille (L), la largeur maximale de la coquille (R) et la hauteur maximale de la coquille (H), usuellement utilisées dans ce genre d'étude, sont établis (Tablado & Gappa, 2001 ; Jerardino & Navarro, 2008 ; Rivera-Ingraham *et al.*, 2011a ; Saucède *et al.*, 2013) (Fig. 51). Ces mesures sont effectuées à l'aide d'un pied à coulisse (± 0.01 mm).

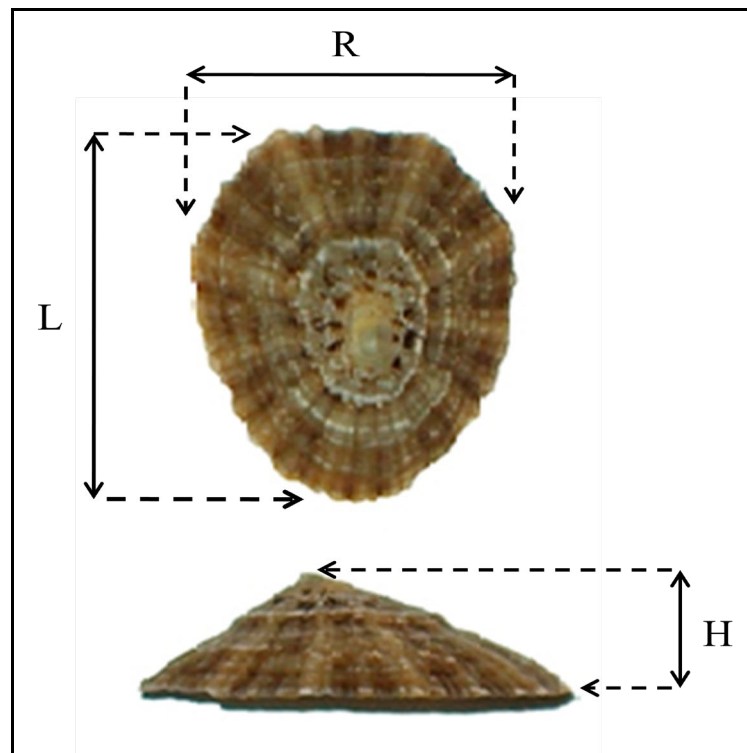


Figure 51: Mensurations effectuées sur l'espèce *P. caerulea*. Individu de la station de Bejaïa (Présent travail).

D'autres paramètres tels que les rapports : L/R , L/H , R/H ont été calculés (Jarne *et al.*, 1988 ; Rivera-Ingraham *et al.*, 2011a). Tous les paramètres précités ont fait l'objet d'un traitement statistique et des analyses multivariées détaillées ci-dessous. Pour cela nous avons utilisé les programmes « R v 3.2.2 », « IBM SPSS Statistics v 20 », « XLstat (2009) » et « Statistica v 6.1 ».

L'étude de corrélation entre les paramètres L , R et H de tous les individus échantillonnés ($G1 + G2$) de *P. caerulea* a été effectuée pour pouvoir suivre la variation des paramètres L , R et H entre toutes les stations d'échantillonnage, un test de normalité non-paramétrique de Kolmogorov-Smirnov a été réalisé.

Afin de savoir si les deux groupes d'individus $G1$ et $G2$ sont indépendants et que les paramètres (L , R , H , L/R , L/H et R/H) peuvent les comparer, un test- t a été réalisé. Des analyses en composantes principales (ACP) des variables et des individus ont été réalisées sur les variables L , R et H .

Pour vérifier l'appartenance des individus de chaque station à leur groupe respectifs ($G1$ ou $G2$) une analyse factorielle discriminante (AFD) a été réalisée sur toutes les variables (L , R , H , L/R , L/H et R/H). Pour cela, un test de Box a été réalisé puis le paramètre Lambda de Wilk (λ -Wilk) a été calculé avec une approximation de Rao (Saporta, 2006). Pour savoir s'il y a eu une bonne classification des stations par rapport à leurs groupes, une classification a posteriori a été

établie. Afin de déterminer les paramètres les plus discriminants, un test unidimensionnel de moyennes de classes a été réalisé. Toutes ces analyses ont été effectuées par le programme.

Concernant l'étude morphométrique, nous avons calculé la moyenne géométrique (MG) suivant l'équation : $MG = \sqrt[3]{(L \times R \times H)}$ (Matousek & Nesetril, 2004) et l'indice de gibbosité (GIB) selon l'équation : $GIB = H/D$ (L×R) (David & Fouray, 1984 ; Boulier *et al.*, 1986). Plus GIB est élevé plus la forme de la coquille est haute et courte, plus il est bas plus la forme de la coquille est trapue et aplatie. Une analyse morphométrique de tous les individus échantillonnés a été réalisée en étudiant la régression entre MG et les autres paramètres (L, R, H et GIB). Un test de Levene a été réalisé sur l'indice GIB afin de tester l'homogénéité des variances intra-groupe au sein de G1 et G2. Si l'hypothèse est vérifiée, un test-*t* est appliqué.

2.3. Analyse phylogénétique et phylogéographique

L'étude phylogénétique s'est basée sur les séquences d'ADNmt de 19 individus de *Patella caerulea* considérés dans cette étude : 4 individus des côtes algérienne [3 individus de Beni Saf (G1) et 1 individu de la Vielle Calle (G1)] déjà été séquencé lors de l'étude phylogénétique et phylogéographique des trois espèces de patelles *Patella rustica*, *Patella caerulea* et *Patella ferruginea* (se référer au chapitre II.1) et 15 individus des côtes française [5 de Cassis (G2), 5 de la Vielle Chapelle (G1) et 5 de la Couronne(G2)] séquencés lors d'un précédent travail en association avec l'IMBE (Institut Méditerranéen en Biologie et Ecologie, France) (Cahill *et al.*, 2017). Les 19 séquences ont été corrigées et alignées suivant les mêmes étapes mentionnées dans le chapitre II.1. Afin de vérifier si les individus de G1 sont différents génétiquement des individus de G2, un arbre phylogénétique est élaboré suivant le modèle de substitution nucléotidique le plus adéquat (Tamura *et al.*, 2011). Une Analyse Moléculaire des Variances (AMOVA) a été réalisée pour permettre de tester génétiquement la robustesse des deux groupes G1 et G2 grâce aux indices de fixation « *F_{st}* » (intra-population), « *F_{ct}* » (intergroupe) et « *F_{sc}* » (inter-population à l'intérieur d'un groupe). Cette analyse a été réalisée en utilisant le programme « Arlequin v 3.52 » (Excoffier & Lischer, 2010). De plus, un test de neutralité de Li & Fu (1991) a été réalisé par le programme « DNAsp 5.10 » (Rozas *et al.*, 2010) afin de détecter des événements sélectifs anciens ou récents au sein de la population de tous les individus de *P. caerulea* prélevés et de comprendre leur cinétique d'expansion. Pour l'étude phylogéographique un réseau d'haplotypes a été réalisé suivant la méthode des liens moyens « Median Joining » (Bandelt *et al.*, 1999).

3. Résultats

3.1 Analyse morphométrique et statistique

Les relations biométriques effectuées sur la coquille de *P. caerulea* ont montrées des fortes corrélations entre la longueur et la largeur (R-L), la hauteur et la longueur (H-L), et la hauteur et la largeur (H-R) (tous $P < 0.001$) (**Fig. 52**).

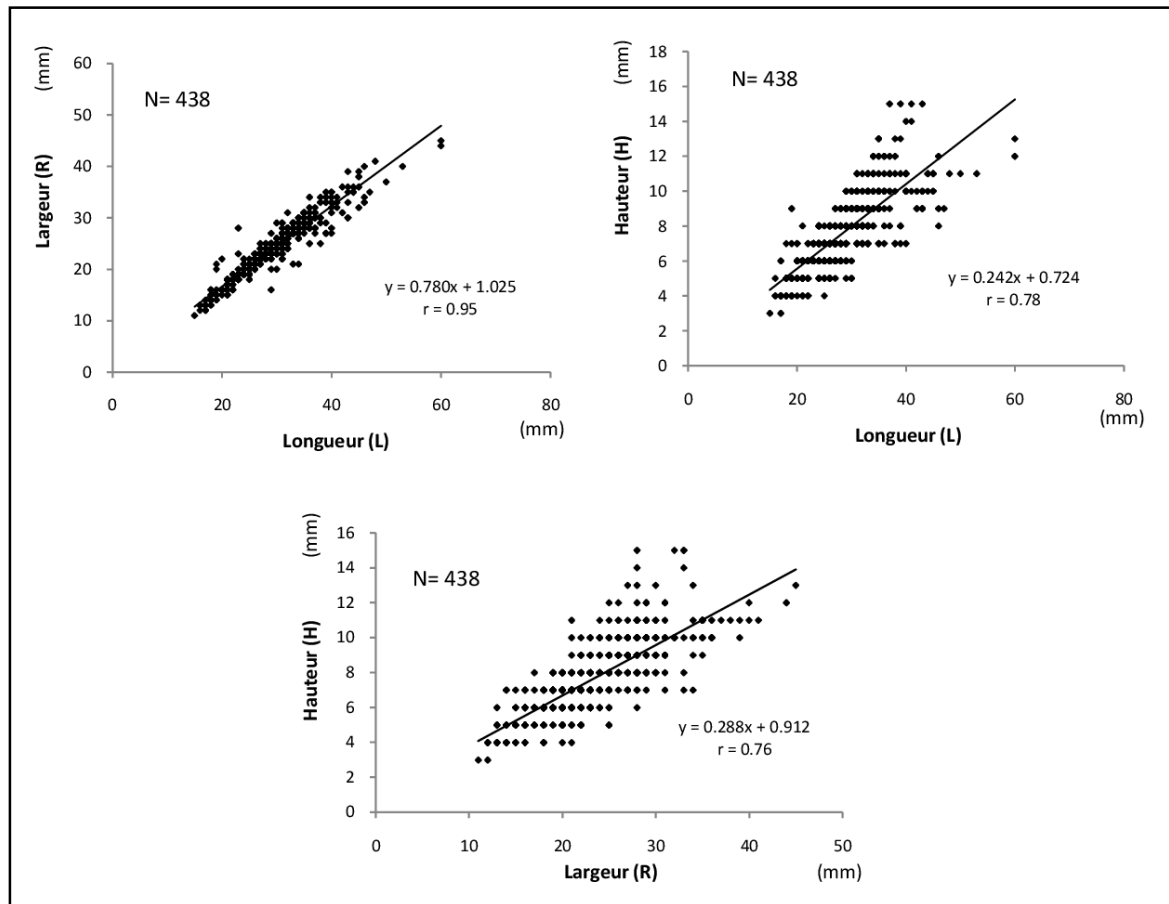


Figure 52: Régression linéaire entre les paramètres L, R et H. N : effectif de tous les individus de *P. caerulea* échantillonnés et mesurés.

La normalité des paramètres L, R et H dans toutes les stations d'échantillonnage a été vérifiée par un test non-paramétrique de Kolmogorov-Smirnov. Ce qui va nous permettre d'exprimer chaque échantillon de chaque station par sa moyenne et son écart-type. Concernant les deux groupes (G1 et G2), les moyennes et les écarts-type de L, R et H sont indiquées dans le **tableau 10**.

Tableau 10 : Moyennes des variables L, R et H pour les deux groupes G1 et G2. N : effectif.

Groupes	N	L (mm)	R (mm)	H (mm)
G1	186	31.183 ± 7.960	25.591 ± 6.309	7.516 ± 2.041
G2	252	27.496 ± 5.765	22.333 ± 4.874	7.944 ± 2.243

Le test-*t* donne un résultat hautement significatif pour les paramètres L, R, H, L/H, R/H ($P < 0.01$) et un résultat non-significatif pour le paramètre L/R ($P = 0.06$). La moyenne de L/R de G1 est presque égale à celle de G2 (1.221~1.237 respectivement). Ce qui montre que, peu importe la profondeur de prélèvement de *P. caerulea* de notre échantillonnage, le paramètre L/R reste plus ou moins stable. L'analyse en composantes principales des variables et des individus sont représentées dans la **figure 53A**.

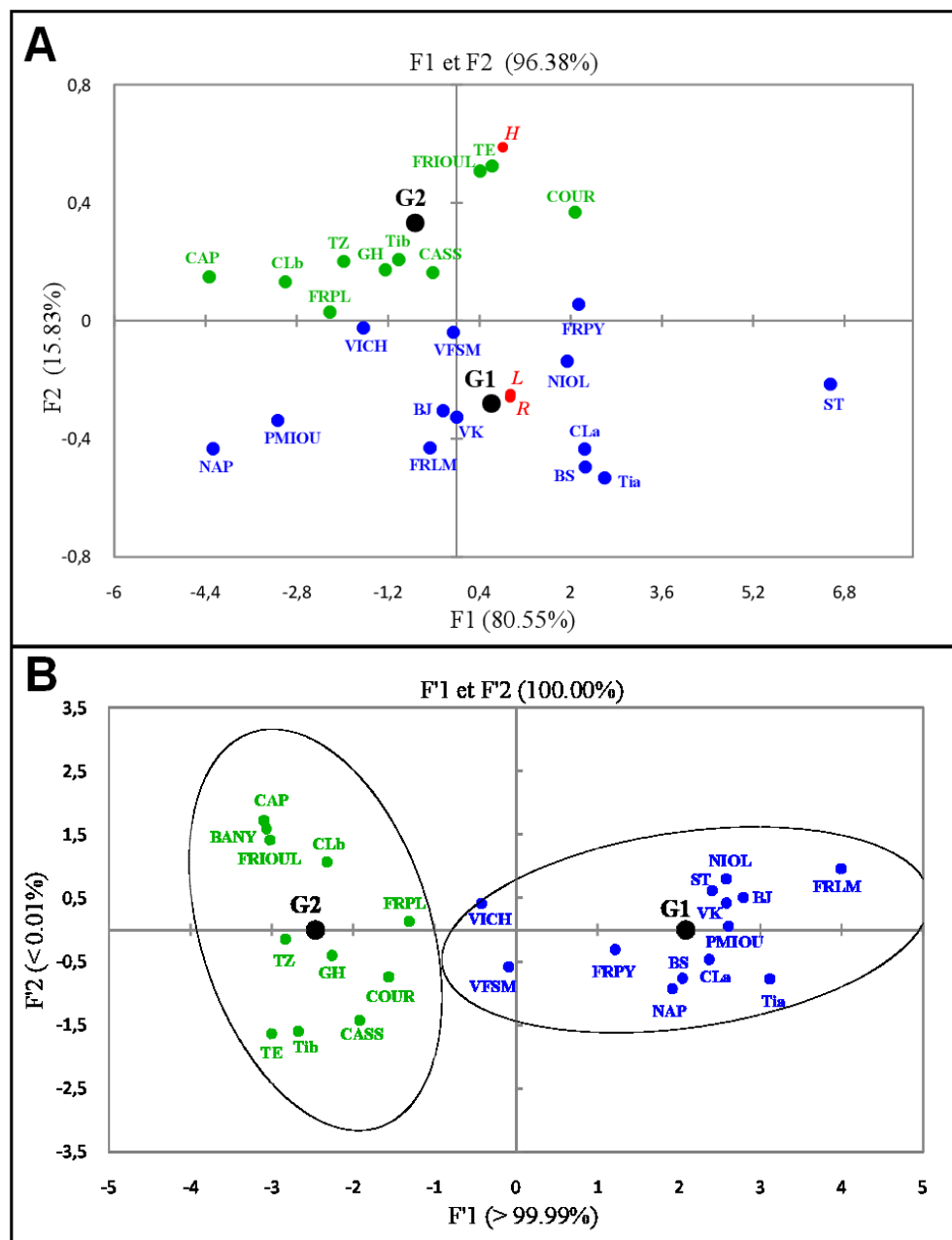


Figure 53: Analyses multivariées [A: Analyse en Composantes Principales (ACP), B: Analyse Factorielle Discriminante (AFD)] établies sur tous les individus de *P. caerulea* en utilisant les moyennes des paramètres [(L, R et H) pour l'ACP et (L, R, H, L/R, L/H et R/H) pour l'AFD]. $\bar{I}$, individus du groupe G1 ; $\bar{I}$, individus du groupe G2 (Voir Tableau 4 pour les abréviations) ; $\bar{I}$, centroïdes de chaque groupe (G1 et G2) ; $\bar{I}$, projection des paramètres (L, R et H) sur les deux axes (F1 et F2) de l'ACP.

La contribution de chaque variable (L, R et H) sur les trois axes de l'ACP (F1 à F3) est montrée dans le **tableau 11**.

Tableau 11: Contribution de chaque variable (L, R et H) sur les trois axes de l'ACP.

	F1	F2	F3
<i>L</i>	0.940	-0.248	0.234
<i>R</i>	0.938	-0.259	-0.232
<i>H</i>	0.808	0.589	-0.004

Les paramètres L, R et H contribuent très fortement et positivement sur l'axe F1 (Celui-ci pourrait donner une information sur la taille des individus) (**Tab. 11**) et montrent des coefficients de corrélation très hautement significatifs (0.97 ; 0.96 et 0.87 respectivement ; $P < 0.001$ pour tous). (**Nakhlé, 2003 ; Espinosa & Ozaka, 2006 ; Rivera-Ingraham et al., 2011a ; Belkhodja et al., 2012**). De plus, ces trois paramètres sont considérés comme des variables de taille. L'influence du paramètre H est assez bien marquée sur le deuxième axe (F2) avec une corrélation positive ($r = 0.5$; $P < 0.01$). Par ailleurs, les deux paramètres L et R montrent respectivement une faible et non-significative corrélation avec F2 (-0.21, -0.22 ; $P > 0.05$ pour tous). Ajouté à cela, l'aspect qualitatif des deux groupes G1 et G2 est bien projeté sur l'axe F2 ($r = 0.79$; $P < 0.001$). De ce fait, l'axe F2 pourrait nous donner plus d'information sur l'aspect qualitatif des coquilles des individus de *P. caerulea* étudiés. Cependant, l'axe F3 n'explique que 3.62% de la variance totale et ne montre aucune corrélation robuste avec aucune des variables.

Les barycentres des deux groupes G1 et G2 sont bien séparés suivant le deuxième axe (F2) avec le rapprochement de la station (VICH) du barycentre de G2 que de celui de G1 dont elle fait partie initialement (**Fig. 53a ; Tab. 9**).

Après avoir vérifié l'homoscédasticité des matrices de covariance par un test de Box ($M = 140.08$; $P < 0.001$) l'analyse factorielle discriminante (AFD) a pu être réalisée (**Fig. 53b**). La valeur χ^2 -Wilk obtenue est de 0.151 ($P < 0.001$). Cette valeur indique qu'il y a une bonne discrimination entre G1 et G2 et que leurs barycentres sont bien séparés sur l'axe F1 qui contient plus de 99% de l'information (**Fig. 53b**).

L'analyse discriminante montre que G1 et G2 sont effectivement bien séparés et que leurs barycentres sont très éloignés. La classification à posteriori (**Tab. 12**) montre que les individus de la station de VICH (**Tab. 9**) sont très proches du barycentre de G2 sont reclassés dans le groupe G1.

Tableau 12 : Classification a priori et a posteriori, probabilités d'appartenance des stations d'études aux deux groupes G1 et G2 avec coordonnées et carrés des distances des stations d'étude (Voir **tableau 9** pour les abréviations).

Observation	A priori	A posteriori	Pr(G1)	Pr(G2)	F1	F2	D ² (G1)	D ² (G2)
FRPY	G1	G1	0.996	0.004	1.802	-0.092	5.860	17.057
FRLM	G1	G1	1.000	0.000	4.414	0.937	7.241	39.205
FRPL	G2	G2	0.019	0.981	-0.603	-0.028	10.975	3.049
FRIOUL	G2	G2	0.000	1.000	-2.186	1.827	27.540	7.027
COUR	G2	G2	0.009	0.991	-0.782	-0.467	13.087	3.734
NIOL	G1	G1	1.000	0.000	3.110	1.184	7.956	29.552
CASS	G2	G2	0.002	0.998	-1.152	-1.178	15.551	3.261
PMIOU	G1	G1	1.000	0.000	3.025	-0.619	10.147	31.066
VFSM	G1	G1	0.690	0.310	0.595	-0.339	5.315	6.911
VICH	G1	G2	0.357	0.643	0.246	0.205	6.837	5.663
CAP	G2	G2	0.000	1.000	-2.312	1.378	28.375	6.863
NAP	G1	G1	1.000	0.000	2.410	-0.521	14.903	30.934
BANY	G2	G2	0.000	1.000	-2.240	1.054	35.257	14.317
TZ	G2	G2	0.000	1.000	-2.021	-0.093	20.978	1.773
CL	G2	G2	0.000	1.000	-1.563	0.821	18.941	3.382
BS	G1	G1	1.000	0.000	2.810	-0.757	15.662	34.871
GH	G2	G2	0.001	0.999	-1.472	-0.295	16.363	1.527
TE	G2	G2	0.000	1.000	-2.208	-1.662	26.233	5.545
Ti	G2	G2	0.000	1.000	-1.873	-1.357	21.492	3.464

La matrice de confusion calculée montre qu'il y a un taux de classification élevé (87.50%) avec une station de G1 (VICH) qui devrait être classée dans G2 (**Tab. 9**). Le test unidimensionnel d'égalité des moyennes de classes montre que les paramètres les plus discriminants sont L/H, R/H ($P < 0.0001$)

L'étude morphométrique, basée sur la régression entre la moyenne géométrique (MG) de tous les individus de *P. caerulea* échantillonnés et les paramètres longueur (L), largeur (R), hauteur (H) et l'indice de gibbosité (GIB) est mentionnés dans la **figure 54**.

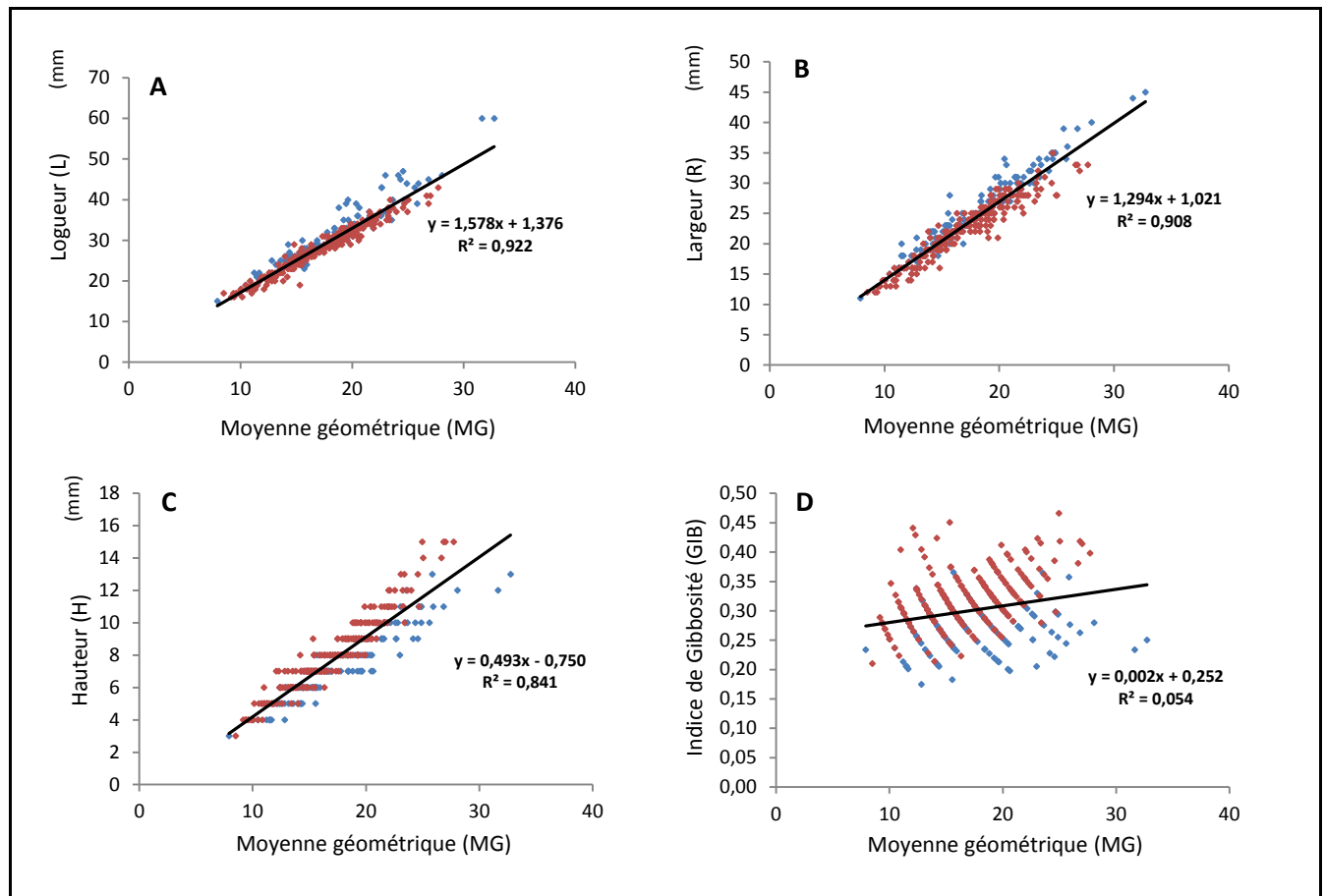


Figure 54: Régression linéaire entre les paramètres considérés (L-MG, R-MG, H-MG et GIB-MG) de tous les individus de *P. caerulea* mesurés en millimètre. ■, représentent les individus du groupe G1 ; ■, représentent les individus du groupe G2.

Une corrélation très hautement significative est observée entre les paramètres L-MG, R-MG et H-MG ($P < 0.001$) (Fig. 54A, 54B et 54C respectivement). Ce qui prouve que la taille de la coquille augmente avec les paramètres (L, R et H). Par contre, cette relation est très faible entre GIB-MG (Fig. 54D).

Les résultats du test de Levene réalisé sur l'indice GIB au sein des deux groupes G1 et G2 donne des valeurs de $F = 0.802$ pour G1 et $F = 1.209$ pour G2 ($P > 0.05$). Ce qui indique que les variances intra-groupe sont égales. La moyenne de l'indice de gibbosité (GIB) de tous les individus du groupe G1 est plus basse que celle du groupe G2 ($0.270 \pm 0.041 < 0.319 \pm 0.045$ respectivement).

Le résultat du test- t entre les deux groupes G1 et G2 obtenu sur la variable GIB donne une valeur observée $t = -11.188$ ($P < 0.001$). Cette valeur nous indique qu'il existe un effet de groupe causé par la disparité morphologique des coquilles de *P. caerulea*. En effet, le groupe G1 se caractérise par des individus qui possèdent des coquilles basses et trapues ; par contre, le groupe G2 présente des individus à coquilles hautes et moins larges.

Nb: Cette partie a fait l'objet d'une publication parue dans la revue *Turkish Journal of Zoology* (se référer à l'annexe II-A)

3.2. Analyse phylogénétique et phylogéographique

Le travail moléculaire nous a permis de séquencer 4 individus des côtes algériennes (se référer au Chapitre II.1) que nous avons comparées à 15 séquences des côtes françaises (**Cahill *et al.* 2017**). En suivant le model de **Tamura & Nei (1993)** à 3 paramètres, un arbre phylogénétique a été élaboré par la méthode du Maximum de Vraisemblance (ML) sur 337pb séquencées (**Fig. 55**). Une séquence de la portion de l'ADNmt (COI) d'un individu de *Patella rustica*, pris d'anciens travaux (**Bouzaza, 2012**) a été utilisée comme « out group » afin de servir de repère pour réaliser l'arbre phylogénétique et déceler les relations de parenté entre les individus des deux groupes (G1 et G2) de *P. caerulea* étudiés. Dans la **figure 55**, les individus de G1 et G2 sont confondus dans l'arbre phylogénétique et ne représentent pas deux groupes génétiquement séparés. De plus, pour un nombre de 337 loci actifs, l'AMOVA donne des valeurs non-significatives de la variance des indices de fixation $F_{st} = 0.14$; $F_{sc} = 0.10$; $F_{ct} = 0.04$ (Tous $P > 0.05$). Par ailleurs, le test de neutralité de **Fu & Li (1993)** donne une valeur de $D = 1.37662$ ($P < 0.05$) et une valeur de $F = 1.37662$ ($P > 0.05$).

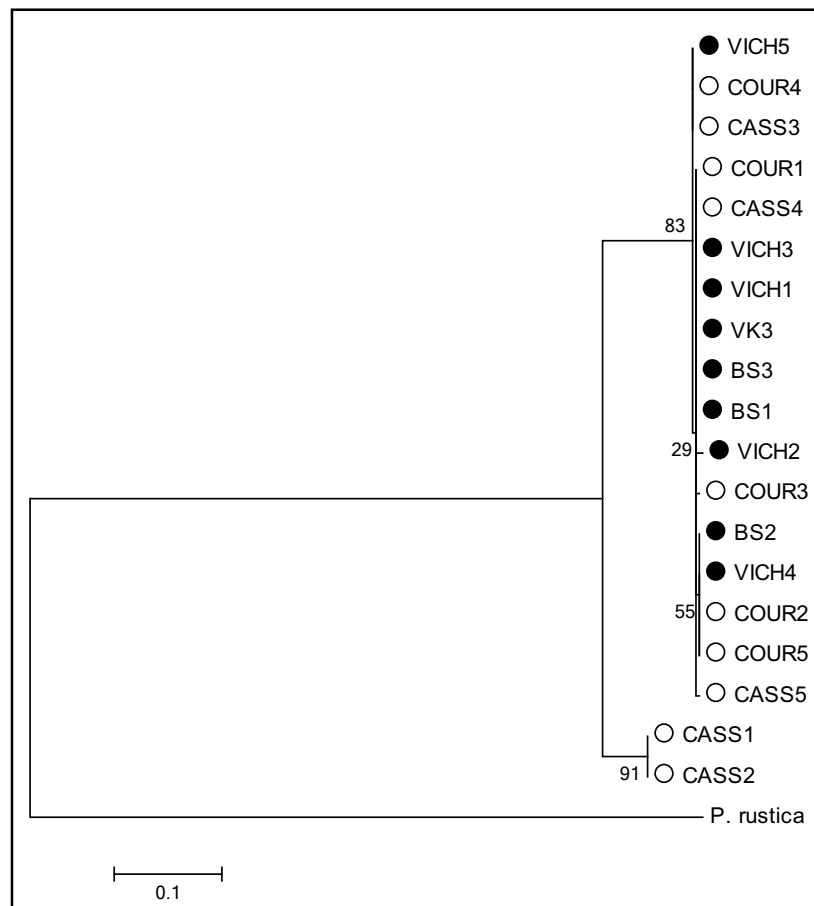


Figure 55: Arbre phylogénétique établi par la méthode du maximum de vraisemblance (ML) avec 500 répliques bootstrap. **●** : représente les individus du groupe G1, **○** : représente les individus du groupe G2.

La représentation des relations minimales entre les différents haplotypes des individus de *P. caerulea* séquencés montre une représentation complexe (**Fig. 56**). Pour une valeur de la diversité haplotypique $Hd = 0.819$ cinq haplotypes sont représentés : L'haplotype 1 symbolisé par « BS1 » contient 12 individus (BS1, BS2, BS3, VK3, VICH1, VICH3, VICH4, COUR1, COUR2, COUR3, COUR5 et CASS4,) ; l'haplotype 2 contient 3 individus symbolisé par « VICH5 » contient 3 individus (VICH5, COUR4 et CASS3) ; l'haplotype 3 contient 1 individu (CASS5), l'haplotype 4 contient 1 individu (VICH2) et l'haplotype 5 représenté par « CASS1 » contient 2 individus (CASS1 et CASS2) et séparé des autres haplotypes par un nœud « mv1 » représentant un haplotype non-détecté. Le réseau d'haplotype (**Fig. 56**) est dominé par 3 haplotypes (BS1, VICH5 et CASS1).

Le D de Tajima donne une valeur non-significative ($D = -1.11800$; $P > 0.05$) pour 34 substitutions repérées séparant les différents haplotypes. L'haplotype « BS1 » se trouve au centre de « VICH5 », « CASS5 » et « VICH2 ». Il est séparé par le site 69 de « VICH5 », par le site 288 de « CASS5 » et par les deux sites 180 et 9 de « VICH2 ». En revanche, l'haplotype « CASS1 » est séparé du reste par « mv1 » et les sites : 9, 18, 21, 57, 64, 72, 75, 99, 102, 105, 126, 132, 135, 150, 162, 165, 171, 174, 191, 219, 231, 243, 249, 255, 264, 270, 285, 307, 314, 323, 332 et 338 (**Fig. 56**).

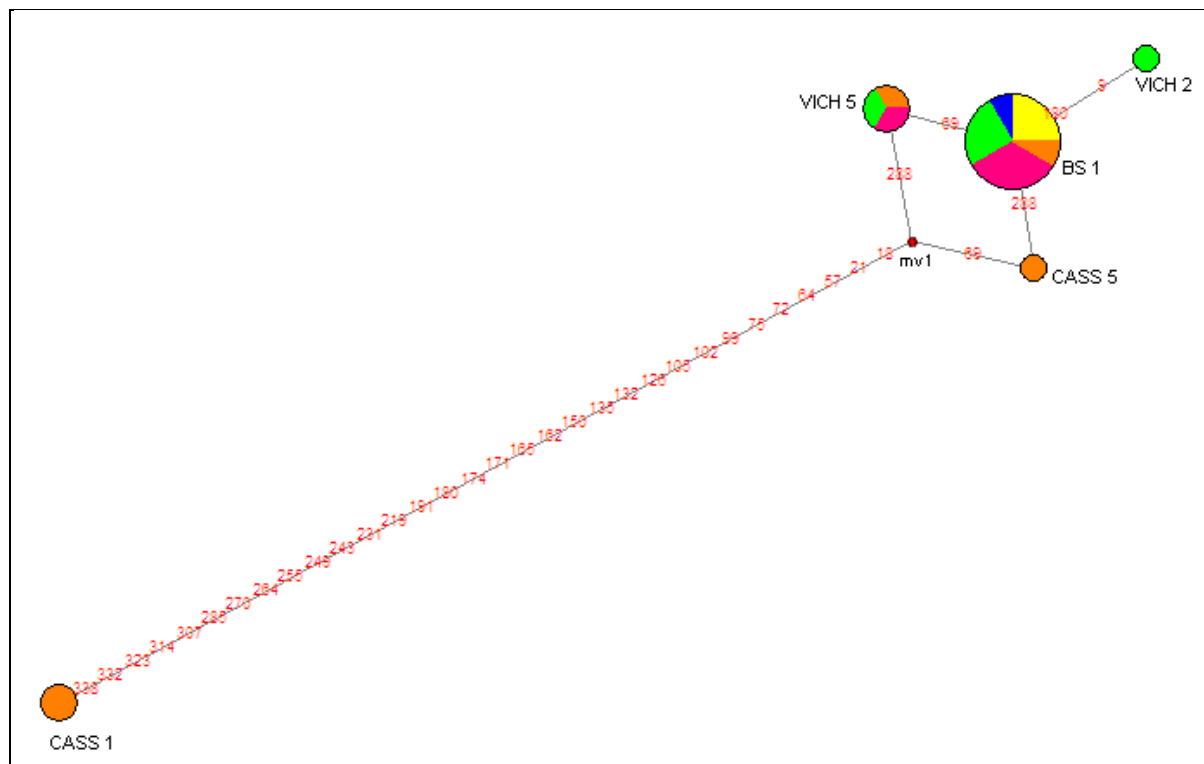


Figure 56: Réseau d'haplotypes représentant les relations minimales entre les différents haplotypes de l'espèce *P. caerulea*.

4. Discussion

Les paramètres (L, R et H) sont généralement considérés dans les relations biométriques des Patellogastéropodes puisqu'ils évoluent avec le volume de leur coquille (Nakhlé, 2003 ; Espinosa *et al.*, 2009 ; Rivera-Ingraham *et al.*, 2011a ; Belkhodja *et al.*, 2012). Ces paramètres étudiés pour l'espèce *P. caerulea* considérée dans notre étude présentent une très forte corrélation entre eux (Fig. 51). Ce résultat corrobore avec ceux obtenus par Nakhlé (2003) et Belkhodja *et al.* (2012) pour la même espèce.

Les moyennes des paramètres L, R et H des individus deux groupes (G1 et G2) (Tab. 9 ; 10) ont montré que les coquilles du groupe G1 (constamment immergés dans l'eau), sont plus aplaties et moins hautes que les coquilles du groupe G2 (Partiellement immergés dans l'eau) qui ont des coquilles plus hautes et trapues. Notre étude a révélé que la taille des coquilles des individus du groupe G1 est supérieur à celles du groupe G2 [ie : la station BS (Tab. 9) qui présente les tailles les plus imposantes de notre étude]. Ce résultat coïncide avec le model de Vermeij (1972). Ce model indique que les espèces marines vivant dans les niveaux les plus bas des zones intertidales (telle que les patelles), possèdent des coquilles aux tailles imposantes plus larges et moins hautes que les individus de même espèces, vivant dans les zones intertidales les plus élevées. Par ailleurs, Rivera-Ingraham *et al.* (2011c) ont montré que la longueur des coquilles de la patelle *C. nigra* de la zone de Ceuta (Nord-West de l'Afrique) était corrélée négativement avec la hauteur par rapport au niveau de la mer avec, une baisse de la hauteur des coquilles plus on se dirige vers les bas des zones intertidales.

Selon le model de Vermeij (1972) précité, la différence des tailles des coquilles des patelles (plus volumineuses dans les étagements inférieurs que dans les étagements supérieurs) est due à une migration verticale descendante. En effet, dans les zones côtières les plus hautes, on retrouve les juvéniles (recrutés par leurs larves). Par contre, dans les zones côtières les plus basses, on retrouve des coquilles de taille importantes [cas de ces trois stations étudiées: BS, CLa et ST (Tab. 9)].

Cette migration pourrait être horizontale pour la plus part des autres stations étudiées notamment pour les individus la station VICH (Tab. 9). En effet, dans d'autres travaux sur des espèces de patelles vivant dans les bas niveaux des zones intertidales tel que *Patella argenvillei* (Stephenson *et al.*, 1940) ou *P. intermedia* (Vermeij, 1972) et des espèces d'acmeides tel que *Acmaea pelta* (Shotwell, 1950) ou *A. testudinalis testudinalis* (Stephenson & Stephenson, 1954) ont montré que ces espèces pouvaient migrer de façon horizontale. Ce qui suggère, selon ces mêmes auteurs, que ces espèces pourraient développer une préférence à un type de substrat spécifique par phénomène de

compétition. Cette idée est soutenue par **Tablado & Gappa (2001)** qui ont montré, dans leurs travaux sur la diversité morphométrique du gastéropode prosobranch *Siphonaria lessoni*, que la différence de taille des coquilles de cette espèce était influencée par la compétition intra-spécifique et qu'elle était étroitement liée à son habitat.

Notre travail nous a révélé aussi que les paramètres L/H et R/H sont les plus discriminants et semblent indépendant de l'âge des patelles comme l'indiquent **Jarne *et al.* (1988)** dans une étude morphométrique de quelques palourdes de méditerranée afin de montrer qu'il y a une réelle disparité morphométrique entre ces espèces. De plus, ces rapports ont été utilisés par **Espinosa & Ozawa (2006)** et **Mezali (2007)** pour distinguer deux morphotypes de l'espèce *Patella ferruginea* Gmelin, 1791 (*Rouxii* et *Lamarkii*).

L'analyse factorielle discriminante (**Fig. 53b**) a montré qu'il y a une bonne discrimination entre les deux groupes G1 et G2 et qu'ils sont bien classés (**Tab. 12**), sauf pour les individus de la station de VICH qui pourrait appartenir au groupe G2 (**Tab. 9, 12**). Ceci a été démontré par **Breen (1971)** qui souligne que les espèces de patelles pratiquent le homing. En effet, ces gastéropodes peuvent se déplacer sur des dizaines de centimètres par jour dans toutes les directions afin de brouter pendant quelques heures autour du site de repos (**Little & Kitching, 1996 ; Santini *et al.*, 2004, Silva *et al.*, 2008**).

L'étude morphométrique a révélé la présence de deux morphotypes différents de *P. caerulea* présents dans deux écotones différents. Cette différence morphologique est fonction du temps d'immersion des individus de *P. caerulea* ; la nature du substrat ainsi que des facteurs physiques environnant (**Gérard, 1978 ; Gray & Hodgson, 2003 ; Espinosa, 2009 ; Boukhicha *et al.*, 2010 ; Moreteau & Vicente, 1988**). En effet, le groupe G1 comporte des individus qui présentent des coquilles plus aplaties à hauteurs moins importantes que les coquilles des individus du groupe G2 (qui sont plus hautes et plus courtes). La forme des coquilles du groupe G2 permet à *P. caerulea* de stocker une quantité d'eau suffisante, lui permettant d'assimiler un taux considérable d'oxygène dans ces zones paralique (**Guelorget & Perthuisot, 1983**). Cette hypothèse est soutenue par **Belkhrodja *et al.* (2012)** qui considère que c'est une réponse adaptative aux conditions physiques et écologiques du milieu. Par ailleurs, dans leurs études sur des populations de palourdes méditerranéennes *Ruditapes decussatus*, **Jarne *et al.* (1988)** ont démontré que les circonstances de croissance des populations des palourdes ont une influence sur la disparité des formes de leurs coquilles. De plus, il a été démontré que la morphologie de la coquille des patelles est fortement influencée par la position latitudinale et la distribution verticale de leurs individus (**Balaparameswara Rao & Ganapati, 1971 ; Vermeij, 1973 ; Branch, 1981 ; 1985a, b**).

L'arbre phylogénétique établi par la méthode (ML) (**Fig. 55**) a révélé que les individus des deux groupes G1 et G2 sont très proche génétiquement et ne constituent pas deux groupes génétiquement séparés. Ceci est montré par les valeurs non-significatives des indices de fixation révélées par l'AMOVA montrant que les individus de G1 et G2 sont proches génétiquement et qu'il n'y a pas de polymorphisme génétique pouvant les isoler au point de les considérer appartenir à deux groupes bien séparés. Ceci est montré dans la **figure 56** puisque l'haplotype « BS1 » contient des individus du groupe G1 des côtes algériennes (BS1, BS2, BS3 et VK3) et des côtes française (VICH1, VICH3 et VICH4) et des individus du groupe G2 des côtes françaises (COUR1, COUR2, CCOUR3, COUR5 et CASS4) malgré la distance séparant les deux rives. Pareil que l'haplotype « VICH5 » qui contient des individus de G1 (VICH1) et des individus de G2 (COUR4 et CASS3). Cependant, la représentation complexe du réseau d'haplotype (**Fig. 56**) montre que les individus séquencés pourraient provenir de populations en équilibre anciennement établis (**Muth, 2006 ; Sa Pinto et al. 2008 ; Bouzaza, 2012**). Ce qui est appuyé par les valeurs significativement positives du test de neutralité de **Li & Fu (1993)** ($D= 1.37662$; $P < 0.05$) témoignant de la présence d'une forte structure de population pouvant augmenter la proportion d'allèles de fréquence intermédiaire dans les populations des *P. caerulea* séquencées. Ceci est d'autant plus marqué par l'isolement de l'haplotype « CASS1 » situé très loin des autres haplotypes et séparé par 32 sites polymorphes (voir plus haut). Ce phénomène est dû à la présence de barrières écologique très fréquentes dans les côtes méditerranéennes françaises créant des sous-populations issues d'un isolement génétique [Voir **Cahill et al. (2017)** pour plus de détails].

Chapitre II.3 :

**Etude de morphométrie géométrique
et phylogénétique de *Patella ferruginea*
(Gmelin, 1791)**

Etude de morphométrie géométrique et phylogénétique de *Patella ferruginea* (Gmelin, 1791)

Dans cette partie, nous parlerons des phénomènes écologiques pouvant induire la disparité morphologique entre deux formes écotypiques de *Patella ferruginea* (*Lamarckii* et *Rouxii*), longtemps discutées dans la littérature tout en étudiant sa phylogénie et sa cinétique d'expansion à travers la côte algérienne.

1. Introduction

La distinction entre les espèces de patelles était principalement basée sur la morphologie des coquilles. Mais leur grande plasticité morphologique a conduit à une profusion considérable d'espèces et sous-espèces et de désaccord entre les auteurs concernant leur grand nombre et leur répartition géographique (**Fischer-Piette & Gaillard, 1959 ; Sa Pinto et al. 2008**). La plasticité variétale de la morphologie pourrait correspondre à une adaptation de l'espèce face à des environnements différents, adaptation qui aurait été sélectionnée au fil du temps. **Koehler (1921)** considérait déjà que les variations morphologiques observées entre les individus d'ophiures (*Ophiura fragilis*) tenaient des localités et des profondeurs auxquelles les individus étaient échantillonnés. Une telle plasticité phénotypique n'est cependant pas très surprenante en milieu marin. C'est le cas pour trois espèces de patelles (*Patella caerulea*, *Patella ulyssiponensis* et *Patella rustica*), bien identifiées génétiquement, mais difficilement différenciables par les critères morphologique, les facteurs environnementaux influençant fortement la coloration et la morphologie des coquilles de ces trois espèces (**Mauro et al., 2003**). L'espèce *Patella ferruginea* n'en fait pas l'exception. **Porcheddu & Milella (1991)** ont trouvé des différences morphologiques claires entre ses deux morphotypes (*Rouxii* et *Lamarckii*) et ont suggéré qu'ils pourraient être deux espèces différentes, alors que **Grandfils (1982)** a également trouvé des différences morphologiques entre plusieurs populations de *P. ferruginea*, mais attribue ce polymorphisme aux fonctionnalités écologiques de cette espèce. D'autres études phylogénétiques établis par **Espinosa & Ozawa (2006)**, **Mezali (2007)** et **Bouzaza (2012)** sur *P. ferruginea* ont montré que les deux formes (*Lamarckii* et *Rouxii*) sont des morphotypes écotypiques plutôt que des espèces séparées.

Notre travail est basée sur une approche morphogénétique dans une large zone côtière algérienne afin de mieux comprendre la disparité morphologique entre les deux formes *Rouxii* et *Lamarckii* et quels sont les facteurs écologiques pouvant induire leur dissimilarité en mettant le point sur sa cinétique d'expansion à travers la côte algérienne.

2. Matériel et méthodes

2.1. Les stations étudiées

Une collecte de 43 individus de *P. ferruginea* a été effectuée sur plusieurs stations de la côte algérienne d'est en ouest (**Fig. 57 ; Tab, 13**) en prenant soin de différencier entre la forme *Rouxii* et la forme *Lamarckii* à l'aide des clés de déterminations de **Payraudeau (1826) ; Philippi (1836)** et **Christiaens (1973)**.

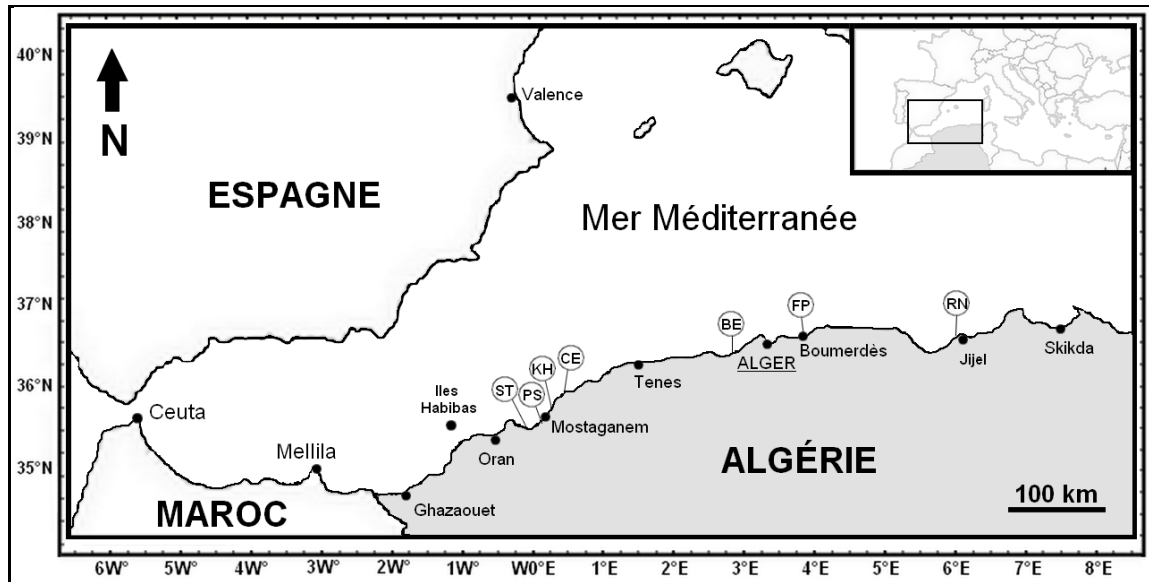


Figure 57 : Stations de prélèvement de *P. ferruginea* (Voire le **Tableau 13** pour les abréviations).

Tableau 13 : Position géographique des sites de prélèvement de *Patella ferruginea* et abréviations des stations étudiées.

Nom de la station	Abréviation	Coordonnées	<i>Lamarckii</i>	<i>Rouxii</i>
Rocher Noir	RN	36.78° N, 5.63° E	1	-
Figuier Plage	FP	36.78° N, 3.53° E	2	3
Bérard	BE	36.6° N, 2.6° E	2	-
Cap Ivi	CE	36.12° N, 0.23° E	4	3
Salamandre	SL	35.55°N, 0.03°E	3	2
Stidia	ST	35.49° N, 0° E	7	5
Kharrouba	KH	35.58° N, 0°6' E	4	7

L'échantillonnage s'est déroulé entre le mois d'octobre 2011 et le mois de février 2015 sur six stations différentes en se basant sur les 35 individus étudiés lors de l'étude phylogénétique et phylogéographique interspécifique (se référer au chapitre II.1) en rajoutant 5 individus de Salamandre, 2 individus de Stidia et 1 individu de Kharrouba (**Fig. 57 ; Tab. 13**).

2.2. Analyses morphométriques

Pour explorer la disparité morphométrique entre les deux formes de *P. ferruginea*, quelques paramètres tels que la longueur totale (L), la largeur totale (R), la hauteur (H), la distance entre l'apex et l'extrémité antérieure de la coquille (DA) et la distance entre l'apex et l'extrémité postérieure de la coquille (DP) ont été mesurés (**Fig. 58**).

D'autres paramètres biométriques ne dépendant pas de l'âge de la patelle tels que les ratios H/L, H/R, L/R, DA/DP et la moyenne géométrique (MG) (se référer au chapitre II.2) ont été calculés pour pouvoir discriminer entre les deux morphotypes *Rouxii* et *Lamarckii* (**Jarne et al., 1988 ; Porcheddu & Milella (1991) ; Rivera-Ingraham et al., 2011c**). Afin de vérifier l'homoscédasticité au sein des populations des deux morphotypes sur ces ratios, un test Shapiro-Wilk de normalité et un test de Levene pour l'égalité des variances ont été réalisés. Enfin, les paramètres H/L, H/R, L/R, DA/DP et MG ont été utilisés pour réaliser des analyses multivariées [une Analyse en Composantes Principales (ACP), une Analyse Factorielle Discriminante (AFD) et une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH)] en utilisant le programme « PAST v 1.93 » (**Hammer et al., 2001**) afin de vérifier si les individus de chaque forme (*Rouxii* et *Lamarckii*) constituent deux groupes bien distinct. Par ailleurs, le test M de Box a été effectué pour vérifier l'homoscédasticité de la matrice de covariance de l'AFD, puis le paramètre Lambda de Wilk (»-Wilk) a été calculé avec une approximation de Rao (**Saporta, 2006**) dans le but de vérifier s'il y a une bonne discrimination entre les deux groupes (*Rouxii* et *Lamarckii*) et quelles sont les variables les plus discriminantes.

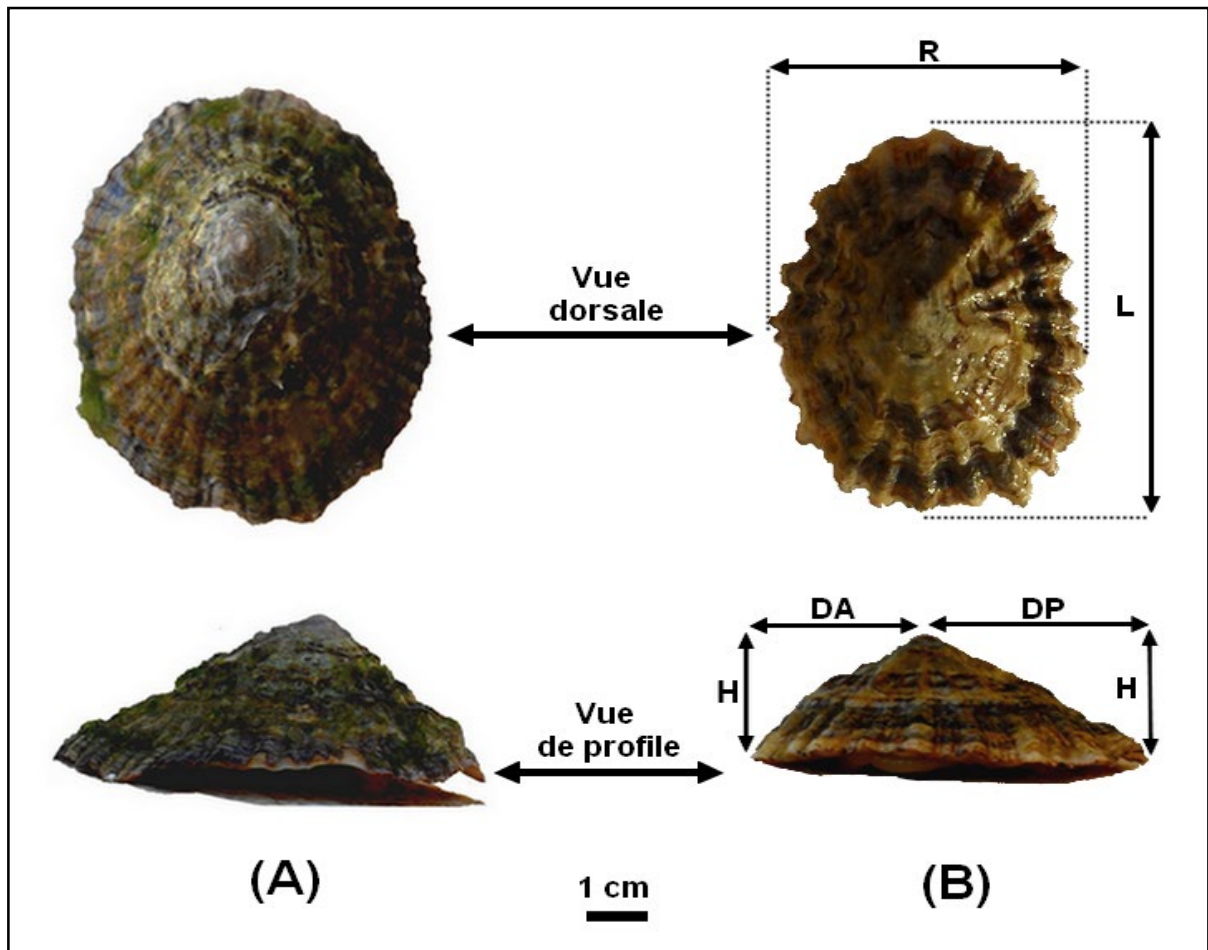


Figure 58 : Mensuration établies sur les coquilles des espèces de *P. ferruginea*. L, longueur ; R, largeur ; H, hauteur ; DA, distance entre le sommet et l'extrémité antérieure ; DP, distance entre le sommet et l'extrémité postérieure. A, forme *Rouxii* (individu du Cap Ivi) ; B, Forme *Lamarckii* (individu de Stidia).

2.3. Analyse phylogénétique et phylogéographique

Par faute de moyens financiers et logistique, l'étude phylogénétique s'est basée sur les séquences d'ADNmt des 35 individus de *Patella ferruginea* séquencé lors de l'étude phylogénétique et phylogéographique des trois espèces de patelles *Patella rustica*, *Patella caerulea* et *Patella ferruginea* (se référer au chapitre II.1). Les séquences de l'ADNmt ont fait l'objet d'un traitement informatiques, puis comparées grâce à l'élaboration d'un arbre phylogénétique suivant le model de substitution nucléotidique le plus adéquat suivant les mêmes étapes mentionnées dans le chapitre II.1. L'arbre phylogénétique a été comparé avec l'arbre morphométrique établi par la CAH. Une Analyse Moléculaire des Variances (AMOVA) a été réalisée pour permettre de tester génétiquement la robustesse des deux groupes *Rouxii* et *Lamarckii* grâce au calcule des indices de fixation « Fst », « Fsc » et « Fct ». Cette analyse a été réalisée en utilisant le programme « Arlequin v3.52 » (Excoffier & Lischer, 2010). De plus, un test de neutralité de Li & Fu (1991) a été réalisé par le programme « DNAsp 5.10 » (Rozas *et al.*, 2010) afin de détecter des événements sélectifs anciens ou récents au sein de la population de tout les individus de *P. ferruginea* prélevés

et de comprendre leur cinétique d'expansion. Pour l'étude phylogéographique un réseau d'haplotypes a été réalisé suivant la méthode des liens moyens « Median Joining » (**Bandelt et al., 1999**) (se référer au chapitre II.1).

2.4. Analyse des contours par la transformée de Fourier

Cette méthode est basée sur la normalisation des ellipses de Fourier des coquilles des individus de *P. ferruginea* considérés (**Cucchi et al., 2015**). Les coquilles sont capturées en face ventrale à l'aide d'un scanner « Genx » (**Fig. 59A**). Puis fractionnées et binarisées à l'aide du programme « SHAPE v1.3 » (**Iwata & Ukai, 2002**) (**Fig. 59B**).

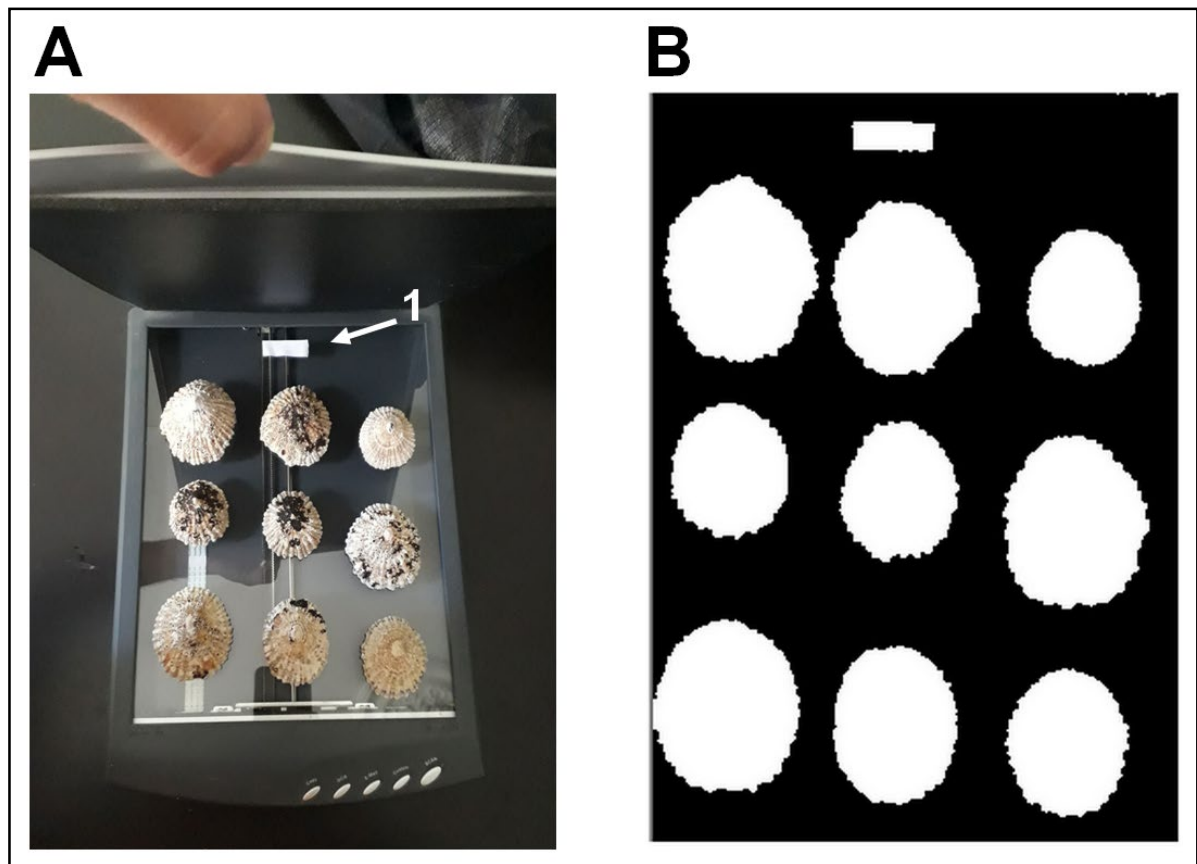


Figure 59: Capture des contours des coquilles des individus de *Patella ferruginea* considérée dans notre étude. A, positionnement des coquilles en face ventrale pour le scan ; B, représentation des contours scannés après fractionnement et binarisation réalisée par le programme « SHAPE v1.3 » (**Iwata & Ukai, 2002**). 1, échelle de forme 3 cm x 1 cm utilisée comme repère de taille.

Après avoir capturé tous les contours des coquilles en face ventrale, ils ont été normalisés par des ellipses de Fourier en prenant les 20 premiers harmoniques de Fourier grâce au programme « Shape v1.3 » (**Iwata & Ukai, 2002**). Par conséquent, un nombre limité d'harmoniques doit être analysé pour limiter la contribution de l'erreur d'analyse. Ceci est déterminé comme le meilleur compromis entre une erreur analytique faible et une description fiable du contour original, estimé

par la puissance de Fourier (**Crampton, 1995**). La puissance de Fourier « F_p » est donnée par la formule suivante :

$$F_p = \frac{a_n^2 + b_n^2 + c_n^2 + d_n^2}{2}$$

Le nombre d'harmoniques à prendre en compte pour l'analyse est déterminé par le point d'inflexion de la courbe représentant la puissance de Fourier cumulée en fonction de l'ordre harmonique où est représenté plus de 90% de l'information (**Renaud & Michaux, 2003 ; Saucède et al. 2013**).

Une « ANOSIM » (ANalyse Of SIMilarities) a été réalisée sur les harmoniques considérées ainsi qu'un test à posteriori de comparaison par paire avec une « correction de Bonferroni » pour vérifier s'il y a une réelle différence entre les formes moyenne des individus *Lamarckii* et *Rouxii*. Afin de mettre en évidence les principales variations des forme des contours, une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été réalisée à partir de la matrice Variance / Covariance des coefficients de Fourier normalisés pour chaque contour en utilisant le logiciel « SHAPE v1.3 » (**Iwata & Ukai, 2002**). L'axe représentant le contour le plus pertinent sera comparé aux paramètres morphométriques H/L, DA/DP et MG.

3. Résultats

3.1. Analyses morphométriques

La normalité des ratios H/L, H/R, L/R, DA/DP et MG a été vérifié au sein des deux populations des deux morphotypes par le test Shapiro-Wilk ($P > 0.05$) de plus le test de Levene montre qu'il y a une homogénéité des variances entre les deux populations des deux morphotypes sur les ratios précités.

L'ACP (**Fig. 60**) représente 78.2% de l'information avec 54.6% de l'information projetée sur l'axe F1 et 23.6% projetée sur l'axe F2.

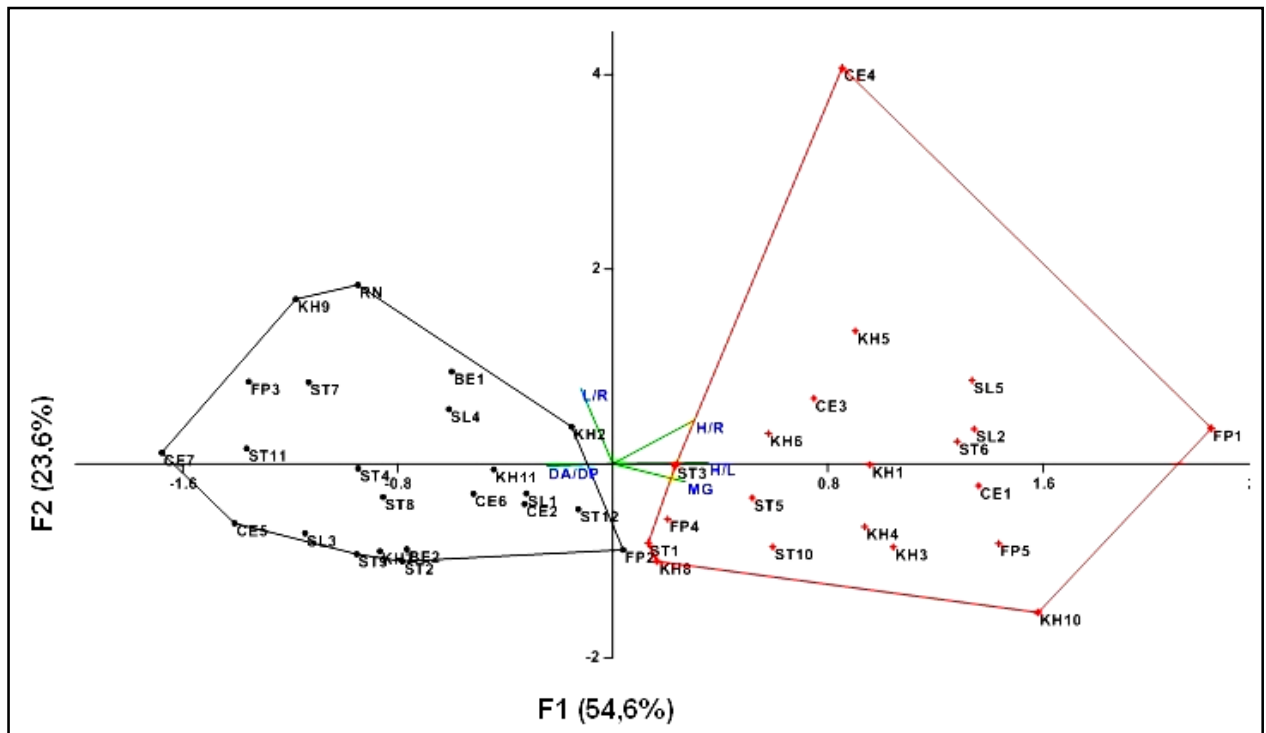


Figure 60: Analyse en composantes principales. En bleu, la projection des variables ; en noir la projection des individus de forme *Lamarckii* ; en rouge, la projection des individus de forme *Rouxii*.

Les paramètres H/L et H/R sont bien projetés sur l'axe F1. Cependant, le paramètre H/R est mieux projeté positivement sur l'axe F2 que le paramètre H/L. Le paramètre DA/DP est bien projeté négativement sur l'axe F1. Ces trois paramètres donnent une très bonne information sur la gibbosité des coquilles de *P. ferruginea* collectées et leur centricité créant une bonne discrimination entre les individus des deux formes (*Lamarckii* et *Rouxii*) (**Fig. 60**). Lorsque H/L et H/W ont des valeurs élevées et DA/DP est basse, les coquilles sont hautes et leur sommet est décalé vers leurs extrémités antérieures (Cas des individus *Rouxii*), à l'inverse les coquilles sont aplaties et leur sommet tend vers la centricité (Cas des individus *Lamarckii*) (**Fig. 58, 60**). Concernant le paramètre L/R, il est beaucoup plus projeté sur l'axe F2 que l'axe F1 (**Fig. 60**). Ce paramètre indique que les coquilles ont une forme allongée lorsqu'il prend des valeurs élevées, ou que les coquilles ont un aspect contracté lorsqu'il prend des valeurs basses. Cependant, il ne joue aucun rôle dans la divergence entre les deux groupes. Notons que le paramètre MG est aussi bien projeté positivement sur l'axe F1. Celui-ci, donne une idée sur le volume des coquilles des patelles (se référer au Chapitre II.2).

Après avoir vérifié l'homoscédasticité de la matrice de covariance par le test M de Box ($M = 95.40$; $P < 0.001$), l'AFD a été réalisée et a montré que les paramètres utilisés (H/L, H/R, DA/DP et MG) sont bien discriminants ($P < 0.05$) sauf pour L/R ($P = 0.104$) (**Tab. 14**).

Tableau 14 : Test unidimensionnel d'égalité des moyennes des ratios entre les individus de forme *Rouxii* et de forme *Lamarckii*.

Variable	Lambda	F	<i>ddl1</i>	<i>ddl2</i>	<i>P</i> -value
MG	0.615	25.688	1	41	< 0.0001
DA/DP	0.490	42.628	1	41	< 0.0001
H/L	0.360	72.928	1	41	< 0.0001
L/R	0.937	2.768	1	41	0.104
H/R	0.512	39.073	1	41	< 0.0001

La valeur de »-Wilk obtenue est égale à 0.20 ($P < 0.001$). Cette valeur indique qu'il existe une bonne discrimination entre les individus de forme *Rouxii* et les individus de forme *Lamarckii*. Notons que la variable la plus discriminante est H/L avec la valeur la plus basse du »-Wilk = 0.360 ($P < 0.001$) (**Tab. 14**).

En utilisant un optimum de classification intergroupe de 70.80% et en prenant en considération les distances euclidiennes au carrées, la CAH établie montre bien qu'il y a deux groupes bien distincts (**Fig. 61**). Un groupe constitué essentiellement des individus de la forme *Rouxii* et l'autre groupe ne contenant que les individus de la forme *Lamarckii*.

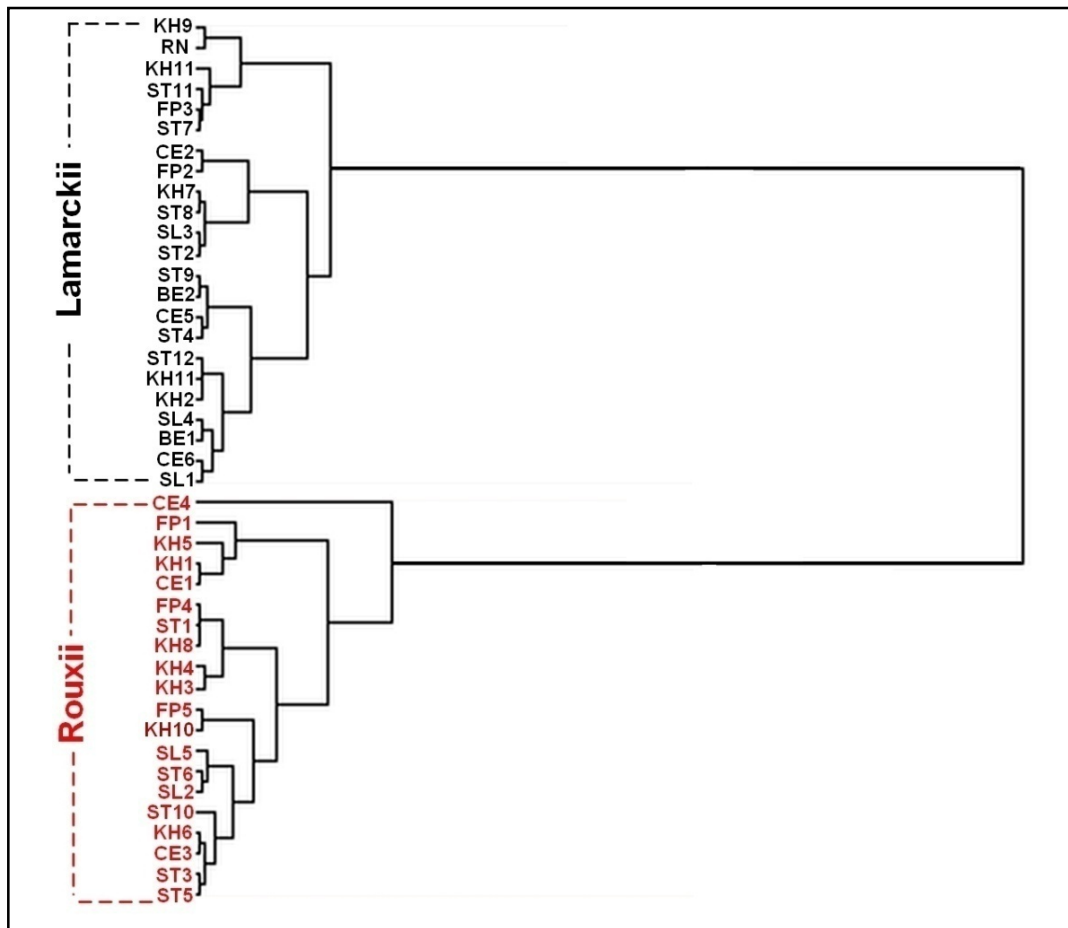


Figure 61: Dendrogramme établi par la CAH montrant la divergence morphométrique entre les individus de forme *Rouxii* et ceux de la forme *Lamarckii*.

3.2. Analyse phylogénétique et phylogéographique

Les séquences d'ADNmt des individus de *P. ferruginea* ont été soumis à la banque mondiale génomique « GenBank » (Code d'accès au GenBank : **MF677868-MF677899**). Suivant le modèle de **Tamura & Nei (1993)** à 3 paramètres, un arbre phylogénétique a été élaboré par la méthode du Maximum de Vraisemblance (ML) sur 585pb séquencées (**Fig. 62**). Une séquence de la portion de l'ADNmt (COI) d'un individu de *Patella rustica* a été utilisée comme « out group » afin de servir de repère pour réaliser l'arbre phylogénétique et déceler les relations de parenté entre les individus de *P. ferruginea* étudiés.

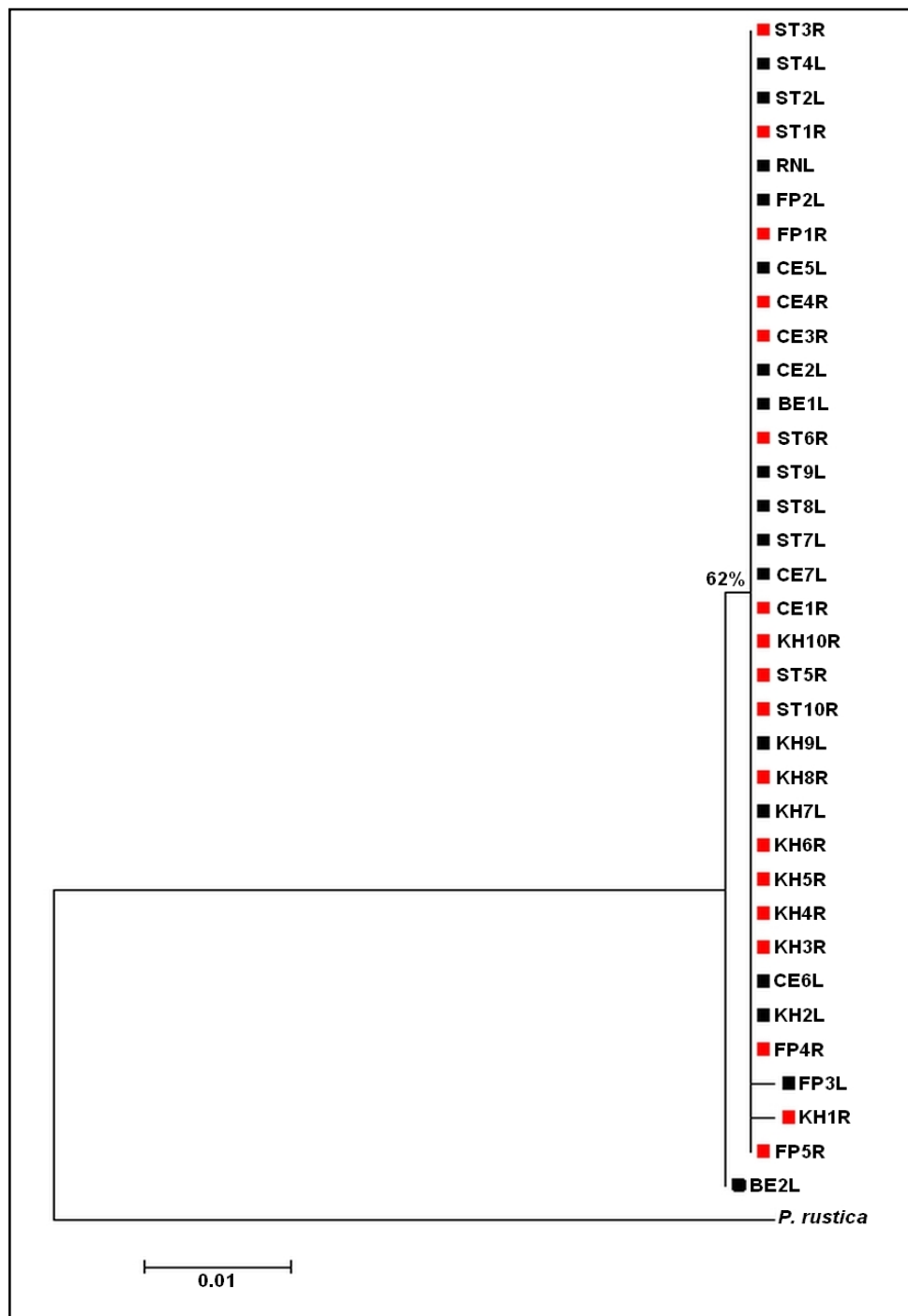


Figure 62: Arbre phylogénétique établi par la méthode du maximum de vraisemblance (ML) avec 500 réplicas bootstrap. ■ : représente les individus de forme *Rouxii*, ■ : représente les individus de forme *Lamarckii*.

Nous pouvons remarquer dans la **figure 62** que génétiquement les individus de *P. ferruginea* de forme *Lamarckii* sont confondus avec les individus de forme *Rouxii*. De plus, pour un nombre de 585pb séquencées, l'AMOVA donne des valeurs non-significatives de la variance des indices de fixation $F_{st} = 0.13$; $F_{sc} = 0.16$ et $F_{ct} = -0.03$ (tous $P > 0.05$). Par ailleurs, le test de neutralité de **Li & Fu (1993)** donne une valeur de $D = -2.79366$ ($P < 0.05$) et une valeur de $F = -2.87909$ ($P < 0.05$).

La représentation des relations minimales entre les différents haplotypes des individus de *P. ferruginea* séquencés montre une représentation en étoile (**Fig. 63**). Pour une valeur de la diversité haplotypique $Hd = 0.1664$, quatre haplotypes sont représentés : L'haplotype 1 (central) symbolisé par l'individu CE6L contient 32 individus (ST1R, ST2L, ST3R, ST4L, ST5R, ST6R, ST7L, ST8L, ST9L, ST10R, KH2L, KH3R, KH4R, KH5R, KH6R, KH7L, KH8R, KH9L, KH10R, CE1R, CE2L, CE3R, CE4R, CE5L, CE6L, CE7L, BE1L, FP1R, FP2L, FP4R, FP5R ET RNL) ; l'haplotype 2 contient 1 individu (KH1R) ; l'haplotype 3 contient 1 individu (BE2L) et l'haplotype 4 contient 1 individu (FP3L).

Le D de Tajima donne une valeur non-significative (-1.72516, $P > 0.05$) pour trois mutations repérées au niveau du réseau d'haplotypes séparant les haplotypes 2, 3 et 4 de l'haplotype 1 au niveau des sites 1, 52 et 581 respectivement (**Fig. 63**).

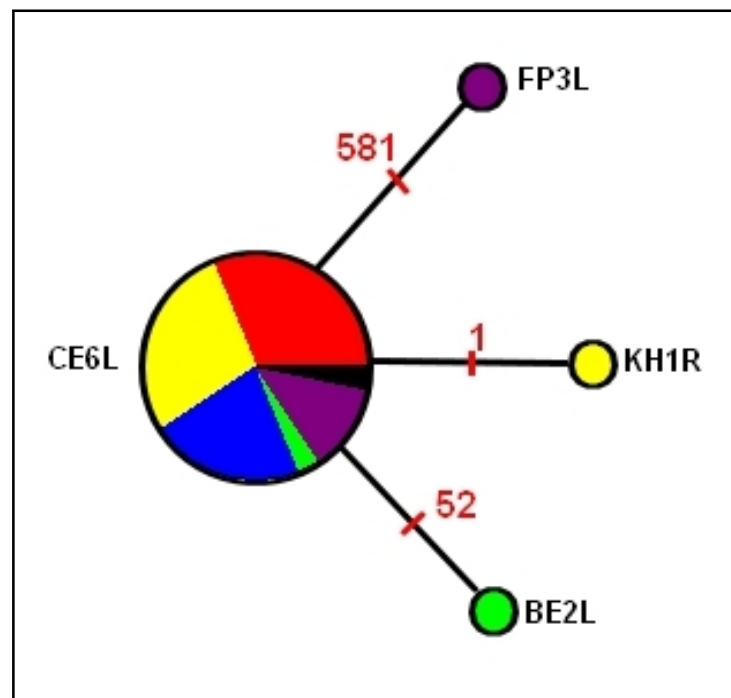


Figure 63: Réseau d'haplotypes représentant les relations minimales entre les différents haplotypes de l'espèce *P. ferruginea*.

3.3. Analyse des contours par la transformée de Fourier

Après avoir normalisé les contours des coquilles des 43 individus échantillonnés de *P. ferruginea* par les ellipses de Fourier, les deux premiers harmoniques ont été considérés comme étant les plus représentatifs pour réaliser les contours les plus pertinents. L'ACP des contours de Fourier a été réalisée en prenant les deux axes « PC1 et PC2 » qui projettent le plus d'information avec 70.83% [PC1 (40.37%), $P < 0.05$; PC2 (30.46%), $P < 0.05$] de la variance totale (**Fig. 64**).

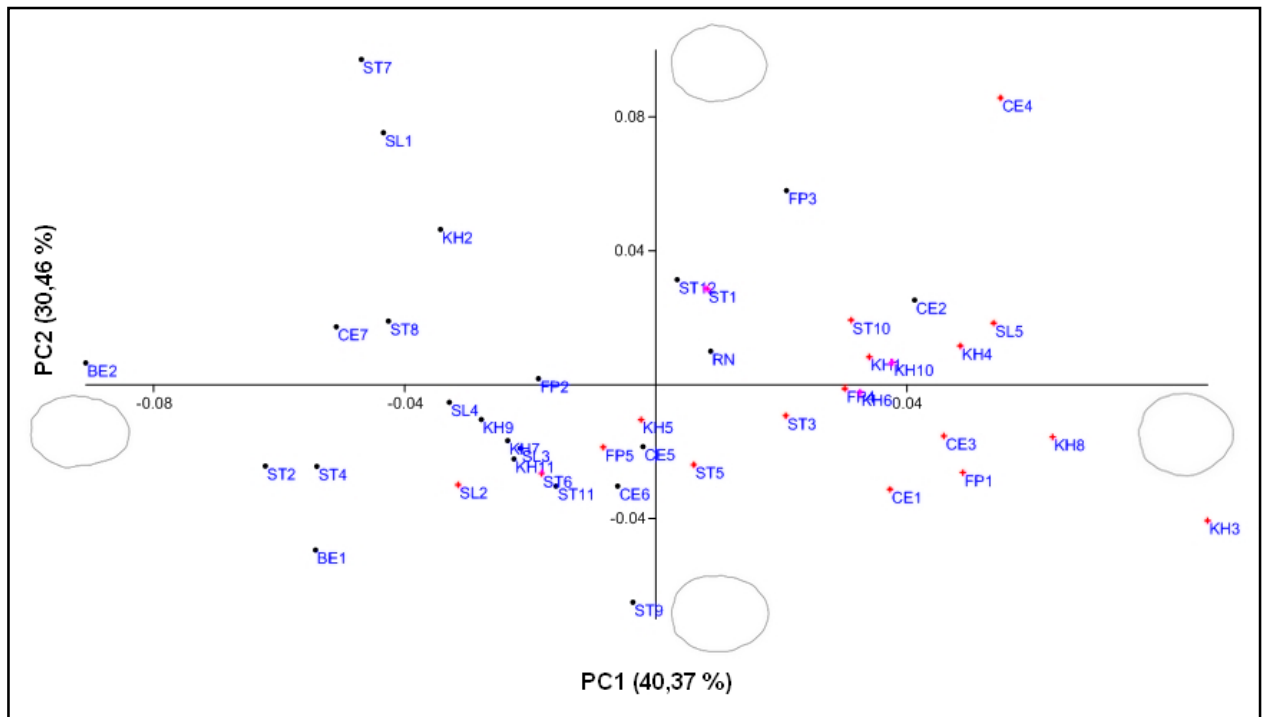


Figure 64: ACP des contours des coquilles de tous les individus de *P. ferruginea* échantillonnés projetée sur les deux axes PC1 et PC2. I, individus de forme *Lamarckii* ; R, individus de forme *Rouxii*.

La **figure 64** montre que les individus de forme *Rouxii* sont plus situés sur la partie positive de l'axe PC1 (où les contours tendent vers la rotondité) et la partie négative de l'axe PC2 (où la partie antérieure des contours est moins pointue). Par ailleurs, les individus de forme *Lamarckii* sont situés dans la partie négative de l'axe PC1 (où les contours tendent vers une forme elliptique) et la partie positive de l'axe PC2 (où la partie antérieure des coquilles est pointue). De plus, les résultats de l'« ANOSIM » réalisée sur les deux premiers harmoniques donne une valeur de R_g (Rang) de 0.2393 ($P < 0.001$) pour des distances euclidiennes avec 10.000 permutations avec une moyenne de rang inter-groupe de 505 et une moyenne de rang intra-groupe de 397. Ce qui montre qu'il y a une différence hautement significative entre les deux formes moyennes des individus de *Lamarckii* et de *Rouxii*. La comparaison par paire avec « correction de Bonferroni » montre que les deux formes *Lamarckii* et *Rouxii* sont très bien séparées ($P < 0.01$).

Les régressions linéaires entre PC1 qui contient le plus d'information (40.37%) et les paramètres H/L, DA/DP et GM sont montrés dans les **figures (65, 66 et 67)** respectivement.

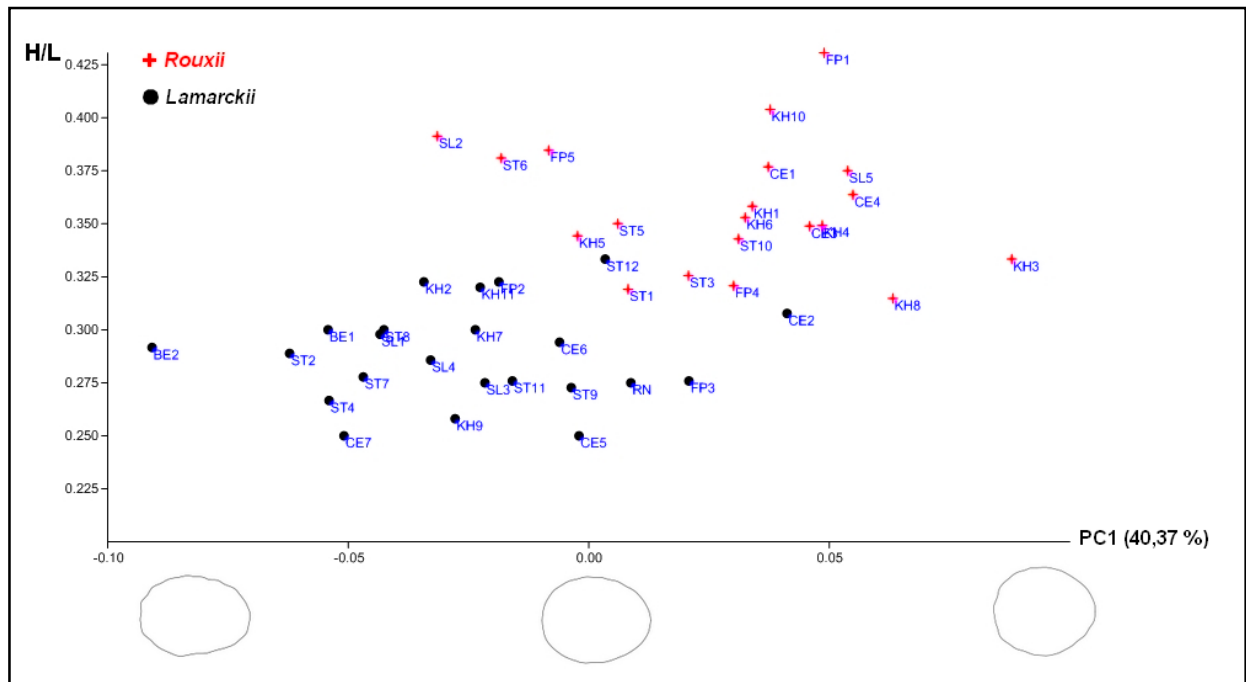


Figure 65: Régression linéaire entre l'axe PC1 et le rapport H/L des individus de *P. ferruginea*, $n = 43$ ($r = 0.74$; $P < 0.05$).

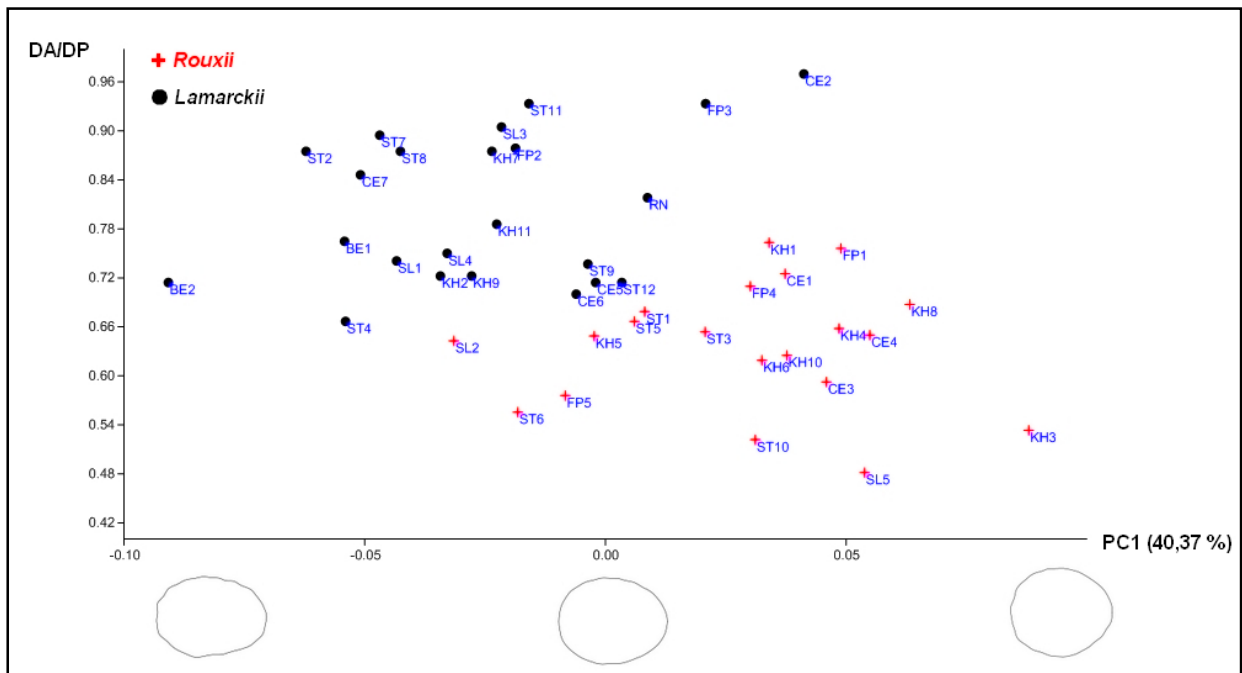


Figure 66: Régression linéaire entre l'axe PC1 et le rapport DA/DP des individus de *P. ferruginea*, $n = 43$ ($r = 0.45$; $P < 0.05$).

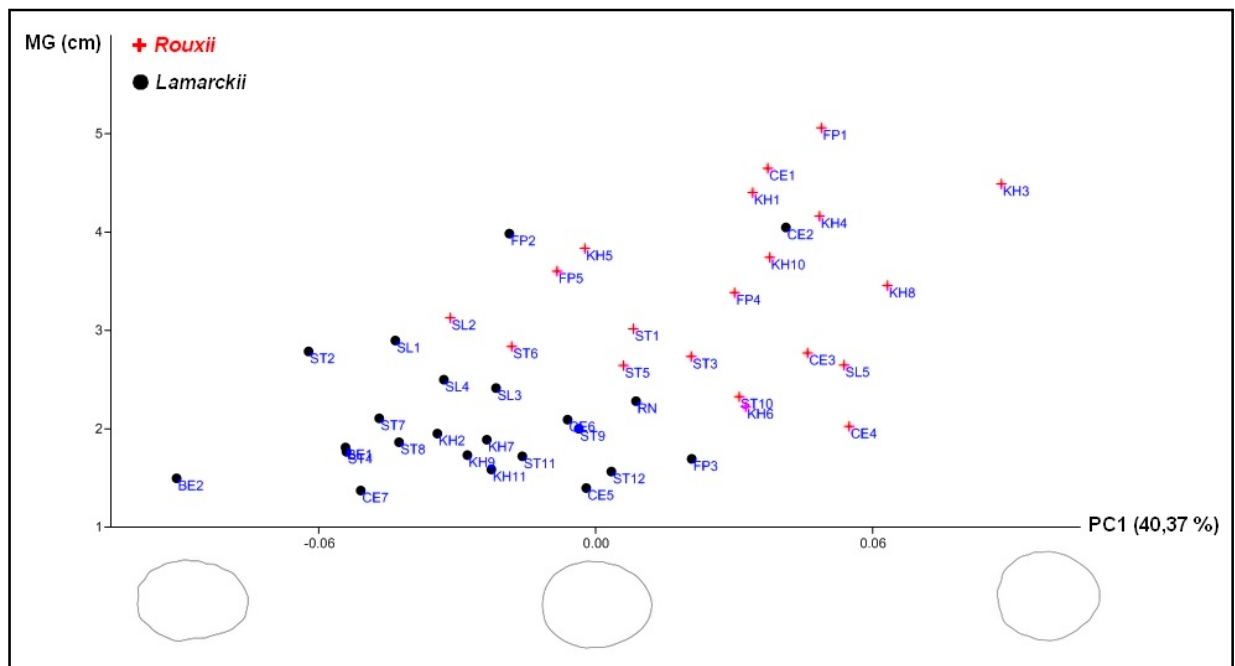


Figure 67: Régression linéaire entre l'axe PC1 et la moyenne géométrique MG des individus de *P. ferruginea*, $n = 43$ ($r = 0.88$; $P < 0.05$).

Les individus aux contours arrondis correspondent aux individus de forme *Rouxii* avec des valeurs de H/L élevées (Coquilles hautes) (**Fig. 65**), des valeurs de DA/DP assez basses (Coquilles au sommet décalé) (**Fig. 66**) et des valeurs de MG élevées (Coquilles volumineuse) (**Fig. 67**). Par ailleurs, les individus de forme *Lamarckii* possèdent des contours de coquilles fuselées et elliptiques avec des valeurs de H/L basses (Coquilles aplaties) (**Fig. 65**), des valeurs de DA/DP élevées (Coquilles au sommet centrique) (**Fig. 66**) et des valeurs basses de MG (Coquilles pas très volumineuses) (**Fig. 67**).

4. Discussion

Les patelles du genre *Patella* sont connues pour leur grande plasticité morphologique, ce qui rend leur identification difficile à cause de leur diversité morphologique et leur répartition géographique (**Sa Pinto et al., 2008**). L'espèce *P. ferruginea* ne fait pas exception à cette ambiguïté taxinomique. De ce fait, l'usage de paramètres morphométriques et génétiques pourrait rendre les études taxinomiques plus fiables et plus objectives.

En effet, l'ACP des individus (**Fig. 60**) a montré que les individus de forme *Rouxii* sont associés aux valeurs les plus élevées des paramètres H/L et MG avec des valeurs de DA/DP basses et des contours plus arrondis (**Fig. 65, 66, 67**). Ce qui rend les coquilles plus hautes avec un sommet plus décalé vers l'extrémité antérieure. A contrario, les individus de forme *Lamarckii* sont associés aux valeurs les plus faibles de H/L et MG avec des valeurs de DA/DP plus élevées (**Fig. 60**) et des

contours plus elliptiques et fuselés (**Fig. 64, 65, 66, 67**), ce qui rend leurs coquilles plus basses avec un sommet plus concentrique. Cette disparité morphologique des deux formes *Rouxii* et *Lamarckii* pourrait être due au temps d'immersion des individus de *P. ferruginea* dans l'eau, la nature du substrat et des facteurs physico-chimiques Les environnant (**Gérard, 1978 ; Gray & Hodgson, 2003 ; Moreteau & Vicente, 1988 ; Espinosa, 2009 ; Boukhicha et al., 2010**). De plus, la CAH (**Fig. 61**) a bien classé les individus de *P. ferruginea* en deux groupes bien distinct, l'un contenant des individus de forme *Lamarckii* et l'autre des individus de forme *Rouxii*. Ce résultat corrobore avec ceux de **Guerra-Garcia et al. (2004)**, qui ont montré que la morphologie de *P. ferruginea* est très influencée par son habitat. Ceci pourrait expliquer la forme haute et subcentrique des individus de *Rouxii* qui sont retrouvés dans les zones supérieurs du médiolittoral occasionnellement submergées par l'eau. La forme *Rouxii* peut aider cette patelle à emmagasiner le plus d'eau possible et d'assimiler une quantité considérable d'oxygène dans les zones paraliques du médiolittoral (**Guelorget & Perthuisot, 1983**). Le même phénomène est observé chez *P. caerulea* qui vit dans le même habitat que *P. ferruginea* et qui présente deux morphotypes, un très aplatie se trouvant dans les zones exclusivement submergées et l'autre haut et court lui permettant de subsister dans les zones moins submergées (**Guelorget & Perthuisot, 1983 ; Belkhodja et al., 2012 ; Bouzaza, 2018**). Nous pouvons citer aussi le cas de *P. rustica* qui est très proche génétiquement de *P. ferruginea* (se référer au Chapitre II.1) et présente relativement les coquilles les plus hautes de toutes les patelles de méditerranée et qui vit dans les zones situées entre le médiolittoral supérieur et la première couche du supralittoral (**Sella et al., 1993 ; Titselaar, 1998 ; Lima et al., 2006**). Elle a été repérée jusqu'à 6 m au-dessus du niveau de l'eau (**Hayward et al., 1998**).

L'arbre phylogénétique établi par la méthode (ML) (**Fig. 62**) a révélé que les individus des deux formes *Lamarckii* et *Rouxii* sont très proche génétiquement et même confondus à l'intérieur de l'arbre phylogénétique, de telle sorte que les deux formes ne semblent pas avoir un poids sur la différenciation génétique au sein du groupe d'individus de *P. ferruginea* étudié. Les valeurs non-significatives des indices de fixation révélées par l'AMOVA montrent que les deux morphotypes de *P. ferruginea* ne sont guère séparés génétiquement et qu'il n'y a pas de polymorphisme génétique pouvant les isoler. Par conséquent, ces deux formes sont considérées comme étant appartenir à une même espèce telle qu'il a été conclu par **Espinoza & Ozawa (2006), Mezali (2007), Casu et al. (2011) et Bouzaza (2012)**. De plus, le test de neutralité de **Li & Fu (1993)** montre que les individus de *P. ferruginea*, sont issus d'une récente expansion géographique qui aurait pu survenir après un effet de goulot d'étranglement (**Fig. 63**). Ce qui appuie le résultat de l'AMOVA malgré l'importante distance séparant les stations de prélèvement (**Fig. 57**). Le fait de trouver plusieurs individus de *P. ferruginea* très éloignés géographiquement (**Fig. 57**) mais similaire génétiquement

(Haplotype 1) (**Fig. 63**), montre que non seulement l'expansion démographique est récente, mais que celle-ci aurait pu être favorisée par les mouvements des courants de surfaces près du littoral qui entraînent les larves de *P. ferruginea* sur des dizaines de kilomètres. Ce phénomène a été observé par (**Cowen et al., 2000 ; Sa Pinto et al., 2008 ; Casu et al., 2011**) qui montre que les larves peuvent parcourir plus de cent kilomètre en mer depuis l'endroit où elles ont été émises.

De plus, le phénomène de « rafting » n'est pas à exclure. En effet, **Donald et al. (2005)** expliquent dans leur étude sur la cladogénèse de trois genres de Gastéropodes Trochidés (*Diloma*, *Melagraphia* et *Austrocochlea*) de la zone ouest et sud de l'océan Pacifique que le rafting a un effet de dispersion prépondérant transportant ces espèces sur des milliers de kilomètre à l'intérieur de l'océan. Ajouté à cela, **Collin (2003)** avait montré dans son étude phylogénétique de quelques Gastéropodes **lecithotrophiques**³⁴ présents sur les deux rives du sud de l'Atlantique (Côte est d'Amérique du sud et côte ouest d'Afrique du sud) que la population sud africaine de l'espèce *Bostrycapulus aculeta* est issue d'une récente dérive de la population sud américaine induite par un phénomène de rafting transatlantique. Un autre phénomène aurait pu accélérer l'expansion des individus de *P. ferruginea* tel que l'ectozoochorie (**Figuerola & Green, 2002**). Ce mécanisme de dispersion naturelle permet aux larves de *P. ferruginea* de parcourir de vaste territoire en utilisant un organisme « vecteur » tel que les oiseaux. En effet, Le transport d'invertébrés aquatiques par les oiseaux est un phénomène très fréquent. Certaines larves d'invertébrés marins ont tendance à s'incruster dans les plumes ou sur les pattes des oiseaux marins qui les transportent sur des centaines de kilomètres (**Green et al., 2008**).

³⁴ Se dit d'une larve qui se nourrit des réserves contenues dans l'œuf dont elle est issue.

Chapitre II.4 :

Etude démographique de *Cymbula safiana* (Lamarck, 1819)

Etude démographique de *Cymbula safiana* (Lamarck, 1819)

Dans cette partie, nous allons parler des critères d'identification de *Cymbula safiana*, sa signalisation dans des nouvelles aires de distribution et les facteurs influençant sa répartition et les structures de ses populations.

1. Introduction

La répartition des espèces marines apparaissent ou disparaissent au grès des changements climatiques et environnementaux (Beisel & Lévêque, 2008). La Méditerranée connaît depuis plus d'un demi-siècle un bouleversement de sa biodiversité dû à l'ouverture de l'isthme de Suez, à la domestication des fleuves et au changement climatique mondial. La conjugaison de ces trois événements permet de favoriser l'immigration en provenance de l'Atlantique (immigration herculéenne) (Quignard, 2011). De plus, l'anthropisation et l'industrialisation des zones côtières en Méditerranée (Infrastructures balnéaire, rejets industriels, navigation, pêche intensive...) pourraient perturber la distribution naturelle des espèces (Perrings, 2005). Ceci a induit une influence néfaste sur la répartition de plusieurs espèces des Côtes méditerranéennes : *Pina nobilis* (Linnaeus, 1758) (Butler *et al.*, 1993 ; Basso *et al.*, 2015) ; *Lithophaga lithophaga* (Linnaeus, 1758) (Katsanevakis *et al.*, 2011) ; *Patella ferruginea* (Gmelin, 1791) (Paracuellos *et al.*, 2003) et *Cymbula safiana* (Lamarck, 1819), considérée comme la plus grande patelle de Méditerranée (Pallary, 1900 ; Christiaens, 1973 ; Rivera-Ingraham *et al.*, 2011c). Peu d'études ont été réalisées sur la signalisation et la répartition de *C. safiana* au niveau des côtes sur de la méditerranée occidentale. De plus, elle a longtemps était confondu avec d'autres espèces voisines telle que *Patella caerulea* et *Patella ferruginea* (Christiaens, 1973).

Compte tenu de l'importance de ce taxon en termes de conservation, nous avons recherché sa présence dans quelques stations réparties le long des côtes algériennes et avons relevé quelques facteurs environnementaux influençant la structure en taille et en densité des populations de *C. safiana* rencontrées au niveau du médiolittorale supérieur (partie émergée) de quelques stations de la côte algérienne.

2. Matériel et méthode

2.1. Les stations étudiées

L'échantillonnage de *C. safiana* a été réalisé entre l'année 2016 et l'année 2017 en prospectant 14 stations réparties sur 1150 km de la côte algérienne (Fig. 68). Etant peu connue sur les côtes algériennes, le but était d'avoir une idée sur le type d'habitat où *C. safiana* est rencontrée.

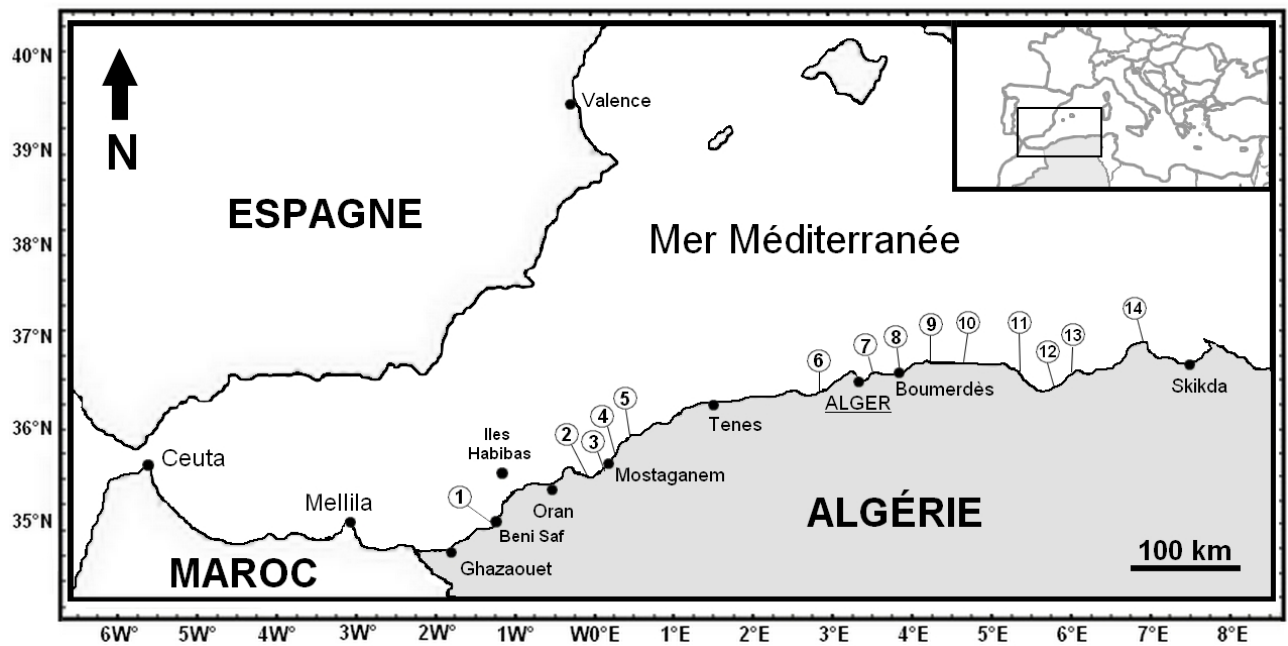


Figure 68 : Position géographique des stations prospectées de *Cymbula safiana* sur la côte algérienne. 1, Beni Saf ; 2, Stidia ; 3, Port de Salamandre ; 4, Kharouba ; 5, Cap Ivi ; 6, Bérard ; 7, Aïn Taya ; 8, Figuier Plage ; 9, Tizirt ; 10, Azzefoun ; 11, Béjaïa ; 12, Ziam Mansouriah ; 13, Rocher noir ; 14, Collo.

2.2. Etude de la densité et des structures en taille des populations

Dans chaque station, l'estimation de la densité et des structures en taille des populations de *C. safiana* a été établis par un transect horizontal de 100 m de long sur une hauteur de 1 m au dessus de l'eau et parallèles au rivage (Guerra-Garcia *et al.*, 2004) (Fig. 69A). Des quadras de 50x50 cm on été déposés chaque 10 m pour une étude ultérieure (Fig. 69B).



Figure 69: Positionnement du transect et du quadra sur la partie émergée du médiolittoral pour estimer les densités et les structures en taille des peuplements de *C. safiana* (Photos prises en 2016 au niveau de la station de Stidia). A, Etablissement du transect (Flèche noire) ; B, Quadra de 50 cm x 50 cm déposé (Flèche blanche).

Les individus retrouvés sur chaque transect ont été comptés. La longueur maximale de chaque coquille a été mesurée *in situ* à l'aide d'un pied à coulisse (± 0.1 mm).

Grâce à un appareil photo numérique (Nikon D7100), des prises de vues ont été réalisées sur quelques individus de *C. safiana* prélevés dans le but de confirmer le statut taxinomique en se référant à la description de **da Costa (1776)**, **Lamarck (1822)** et **Christiaens (1973)**.

2.3. Analyses statistiques

Une ANOVA à un facteur a été réalisée pour vérifier si les stations ont un effet sur la densité moyenne et la taille moyenne de *C. safiana*.

3. Résultats

3.1. Répartition et habitat

Sur les 14 stations prospectées, 6 stations ont révélés la présence de *C. safiana* : Beni Saf, Port de Salamandre, Kharouba, Aïn Taya, Figuier Plage et Collo (**Fig. 68, Fig. 70, Tab. 15**). Un total de 952 individus de *C. safiana* répartis sur les 6 stations précités ont été dénombrés (**Tab. 15**).

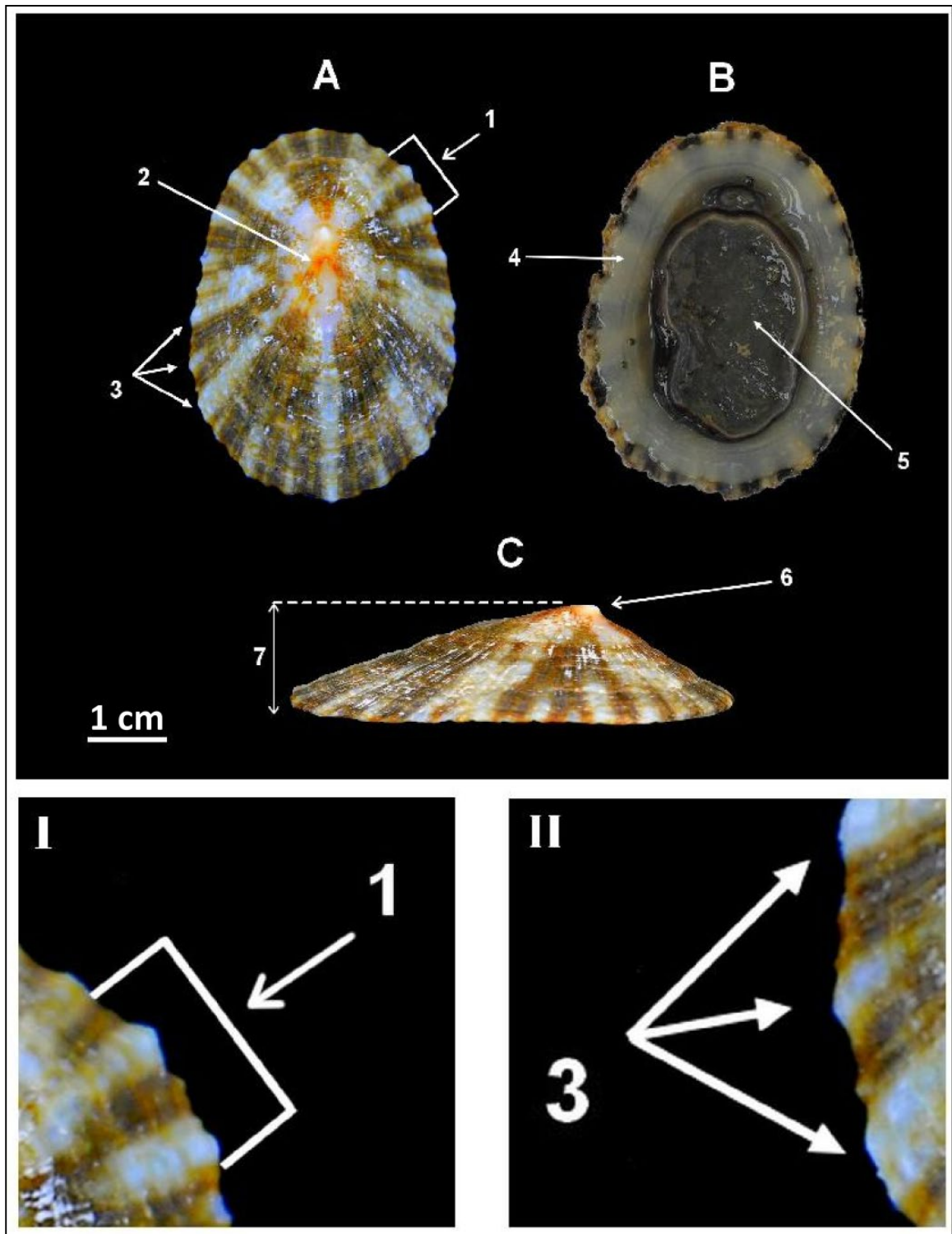


Figure 70: Morphologie externe de *Cymbula safiana* de la côte Algérienne (individu de la station de Collo : (A) vue dorsal, (B) vue ventral et (C) vue de profil. 1, côtes rayonnantes alternées ; 2, callosité jaunâtre ; 3, bords de la coquille crénelés ; 4, face interne blanchâtre ; 5, podia de couleur noir marquée ; 6, sommet fortement décalé vers l'avant de la coquille ; 7, hauteur de coquille faible. (I) détail de 1 et (II) détail de 3. Photo prise par BOUZAZA (2016).

Tableau 15 : Valeurs moyennes de densité et de taille moyenne mesurées pour *Cymbula safiana* dans chaque station prospectée. N: nombre d'individus échantillonnés.

Stations	Coordonnées	N	Densité moyenne (ind/m)	Taille moyenne (cm)	Type de substrat
Beni Saf (1)	35.18° N, 1.22° O	87	0.87	4.37 ± 0.89	Accidenté
Stidia (2)	35.49° N, 0° E	0	0	-	Accidenté
Port de Salamandre* (3)	35.55° N, 0.03° E	525	5.25	4.63 ± 0.90	Lisse
Kharouba (4)	35.58° N, 0.6° E	32	0.32	4.66 ± 1.41	Accidenté
Cap Ivi (5)	36.12° N, 0.23° E	0	0	-	Accidenté
Bérard (6)	36. 6° N, 2.6° E	0	0	-	Accidenté
Port de Aïn Taya* (7)	36.47° N, 3.14° E	50	0.50	4.51 ± 0.54	Accidenté
Figuier Plage* (8)	36.78° N, 3.53° E	218	2.18	5.15 ± 1.05	Lisse
Tigzirt (9)	36.53° N, 4.07°E	0	0	-	Lisse
Azzefoun (10)	36.53° N, 4.25° E	0	0	-	Lisse
Béjaïa (11)	36.45° N, 5.4° E	0	0	-	Accidenté
Ziama Mansouriah (12)	36.62° N, 5.48° E	0	0	-	Lisse
Rocher Noir (13)	36.78° , 5.6° E	0	0	-	Accidenté
Collo* (14)	37° N, 6.33°E	40	0.40	4.85 ± 0.91	Accidenté

*Nouvelles stations de signalisation de *C. safiana*

Nos observations *in situ* montrent que les individus de *C. safiana* récoltés sont plutôt **lucifuge**³⁵, vivent dans des biotopes à substrat en pente raide et liée à la présence du *Litophillum incrustens* qui constitue son substrat de prédilection. Plusieurs espèces d'invertébrés [crustacés (Gammariens *Hyale grimaldii*, Cirripèdes : *Chthamalus sp*) et Mollusque Pélécypodes : *Mytillus galloprovincialis*] épibiontes de la coquille de *C. safiana* ont été recensées. Du point de vue végétal, les deux Rhodophytes (*Ellisolandia elongata* et *Lithophyllum incrustens*) épizoïques de *C. safiana* ont été le plus souvent retrouvées.

³⁵ Espèce qui évite la lumière.

3.2. Structure en taille des populations

Dans les stations de Beni Saf, Port de Salamandre et Port de Aïn Taya nous avons constaté une distribution de taille uni-modale où la classe de taille [4–5 cm] domine avec les fréquences 62.1%, 34.3% et 56% respectivement (**Fig. 71**).

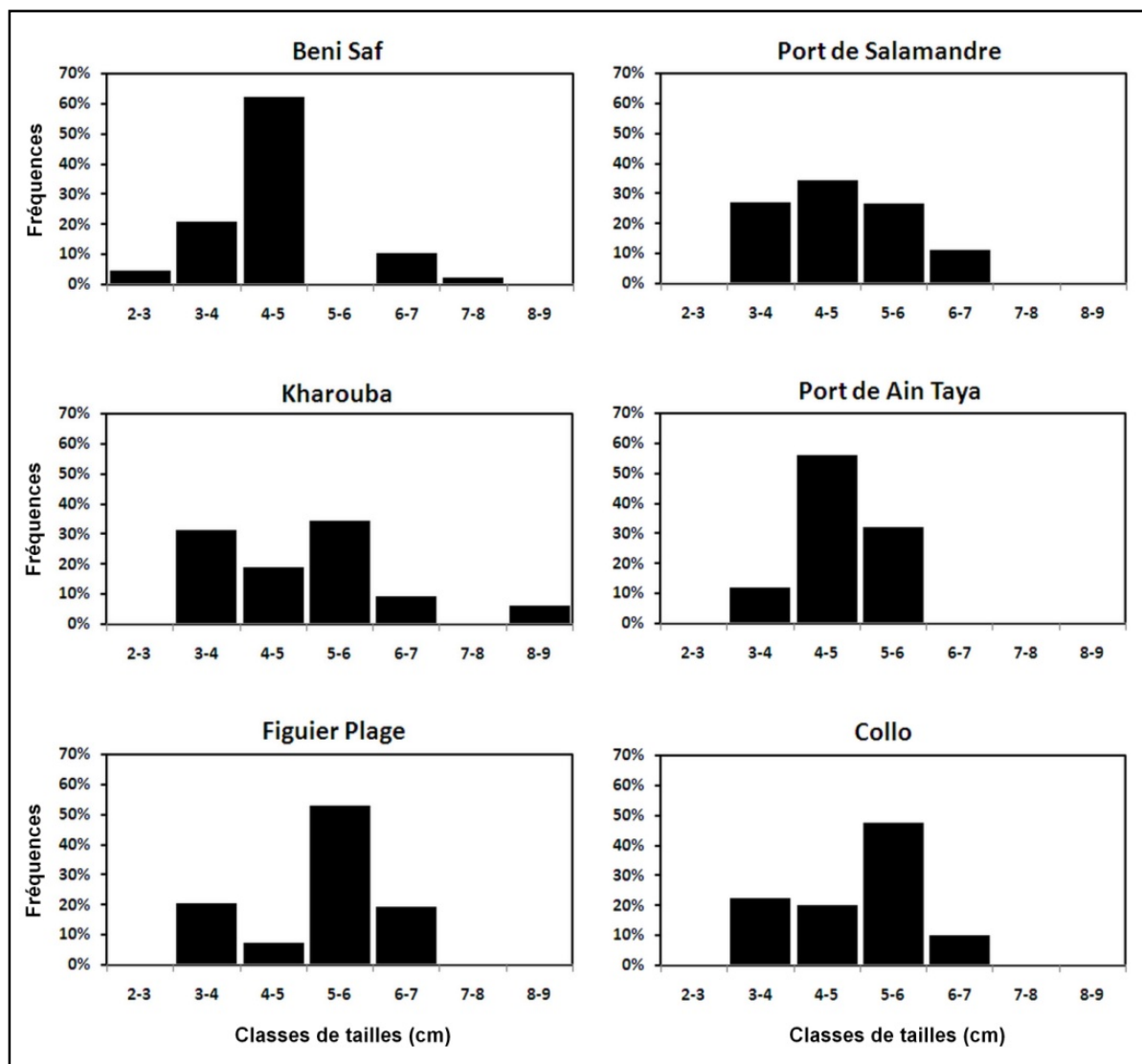


Figure 71: Distribution des fréquences de taille des populations de *Cymbula safiana* échantillonnées dans les stations étudiées (les tailles d'échantillons de chaque station sont signalées dans le **Tableau 15**).

Par contre, dans les stations de Kharouba, Figuier Plage et Collo nous avons observé des distributions bimodales où les classes de taille [3–4 cm] et [5–6 cm] dominent avec des fréquences respectives de 31.3%, 20.3% et 22.5% pour la première classe et de 34.4%, 52.9% et 47.5% pour la seconde classe (**Fig. 71**). La plus petite taille de coquille relevée se trouve au niveau du Port de Salamandre (2.5 cm) tandis que la plus grande taille de coquille se trouve au niveau de Kharouba (8.5 cm). La taille moyenne la plus élevée a été observée à Figuier plage (5.1 ± 1.0 cm) alors que la valeur la plus faible a été relevée à Beni Saf (4.3 ± 0.8 cm) (**Fig. 72 ; Tab. 15**). L'analyse des variations spatiales

de la taille moyenne de *C. safiana* a montré une différence significative entre les stations étudiées (ANOVA ; $F= 17.101$; $ddl= 5$; $P < 0.001$).

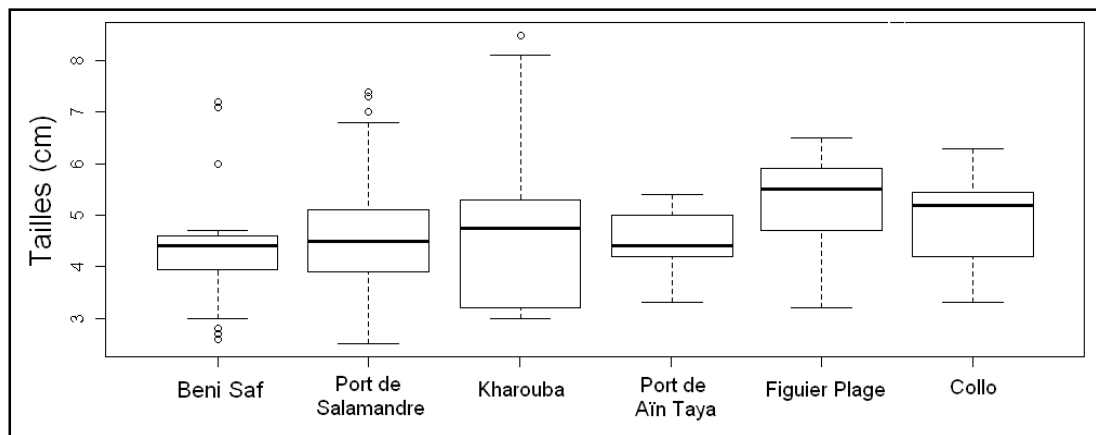


Figure 72: Longueur totale moyenne de *Cymbula safiana* pour chaque station d'échantillonnage.

3.3. Densité de populations

Les densités les plus élevées de *C. safiana* ont été signalées au Port de Salamandre et à Figuier Plage (5.2 ind/m et 2.1 ind/m respectivement). La station de Kharouba présente la densité la plus basse (0.3 ind/m) (**Fig. 73** ; **Tab. 15**). L'analyse des variations spatiales de la densité de *C. safiana* a montré une différence hautement significative entre les stations d'études (ANOVA ; $F= 169.28$; $ddl= 5$; $P < 0.001$).

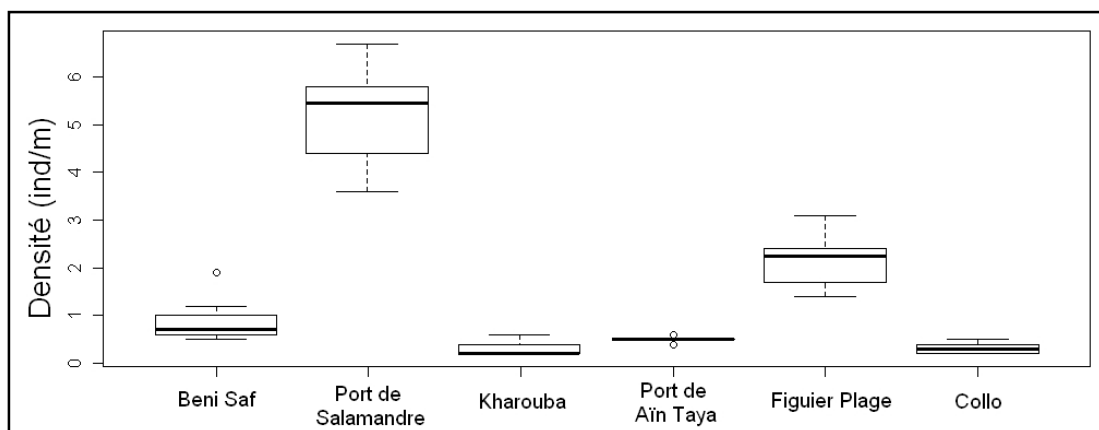


Figure 73: Densités moyennes de *Cymbula safiana* pour chaque station d'échantillonnage.

Nb: Cette partie a fait l'objet d'une publication parue dans la revue *Ecologia Mediterranea* (se référer à l'annexe II-A)

4. Discussion

Ce travail nous a permis de rapporter des données sur la répartition de quelques populations de *Cymbula safiana* des côtes algériennes en nous basant sur la structure de population selon la taille et

la densité. A travers cette étude, nous avons pu signaler *C. safiana* dans quatre nouvelles stations de la côte algérienne (Port de Salamandre, Port de Aïn Taya, Figuier Plage et Collo). **Pallary (1900)** avait cerné l'aire de répartition de *C. safiana* dans sept stations de la zone occidentale de la côte algérienne (Ghazaouet, Honaïne, Beni Saf, Ile Habibas, Oran, Arzew et Kharouba). Cet auteur a considéré la station de Kharouba comme étant la limite est de sa répartition. Plus tard, dans leur étude sur la répartition de *C. safiana* sur la côte algérienne, **Frenkiel & Moueza (1977)** avaient signalé cette espèce dans trois nouvelles stations du secteur central algérien (Ténès, Alger et Zemmouri). Ces mêmes auteurs avaient signalé qu'elle était en nette progression vers l'est. Ce qui confirme sa première signalisation au niveau de la station de Collo (présent travail), Skikda (**Maatallah & Borhane, 2014**) et même jusqu'à quatre stations de la côte tunisienne (Sidi Rais, Korbous, Ras Drak et Kelibia) (**Boukhicha et al., 2014**). Cependant, l'aire de distribution de *C. safiana* sur les côtes algériennes reste sporadique puisqu'elle n'a jamais été répertoriée dans la zone côtière située entre Kharouba et Alger sauf à Ténès (**Frenkiel & Moueza, 1977**) et jamais répertoriée dans la zone côtière située entre Zemmouri et Collo. Par ailleurs, l'absence de *C. safiana* à Stidia, Cap Ivi, Bérard, Tigzirt, Azzefoun, Béjaïa, Ziam Mansouriah et Rocher Noir pourrait être due à la proximité de ces stations aux zones balnéaires où les rejets domestiques nuiraient à l'habitat de cette espèce. Selon **Boukhicha et al. (2014)**, les activités industrielles et urbaines pourraient jouer un effet néfaste sur le succès de colonisation de *C. safiana*. Par ailleurs, le manque de réseaux de surveillance en Algérie pourrait expliquer le nombre restreint des stations de signalisation de cette espèce.

La classe de taille [3-4 cm] observée dans les stations de Kharouba, Figuier Plage et Collo semble correspondre à un recrutement massif de jeunes individus qui pourraient avoir un âge approximatif d'un an, en prenant en compte un taux de croissance de 30.5 mm/an pour des individus < 4 mm (**Rivera-Ingraham, 2010**). La valeur élevée de la fréquence de la classe de taille [3-4 cm] de Kharouba (31.3%) pourrait être due à l'hétérogénéité du substrat dans cette station. En effet, les modèles établis par **Beck (2000)** montrent que les irrégularités dans les substrats sont associées à des taux de recrutement élevés chez la patelle (le Nacellidae *Cellana tramoserica*) et d'autre mollusques gastéropodes marins (le Littorinidae *Bembicium nanum* et le Trochidae *Austrocochlea porcata*). Ces structures paraissent améliorer les conditions de recrutement et fournir un abri aux patelles juvéniles (**Rivera-Ingraham et al., 2011a ; Espinosa & Rivera-Ingraham, 2017**).

La plus grande taille de coquille de *C. safiana* relevée dans cette étude (8.5 cm) dans la station de Kharouba (Mostaganem) est inférieure à celles mentionnées par **Pallary (1900)** dans cette même station (11.4 cm), par **Frenkiel & Moueza (1982)** à Ghazaouet (13 cm) et **Rivera-Ingraham et al. (2011c)** à Ceuta (13.3 cm). Il faut noter que la forte urbanisation au cours des dernières années au niveau des zones côtières algériennes pourrait être la cause principale de la collecte intensive des gros

individus de patelles à des fins d'ornement et de pêche. Bien que *C. safiana* soit protégée par plusieurs conventions européennes (**Moreno & Arroyo, 2008**), il n'existe aucune législation protégeant son statut en Algérie. Il est à noter que les gros individus de quelques espèces de patelles telles que *Patella ferruginea* sont commercialisée dans quelques pêcheries algériennes, notamment à Mostaganem (**Mezali, 2005**). Ceci pourrait justifier l'absence des gros individus de *C. safiana* sur la côte algérienne. Même si la taille moyenne la plus importante se trouve à Figuier Plage (secteur centre de la côte algérienne), les tailles les plus importantes enregistrées dans cette étude se trouvent dans les stations du secteur ouest de la côte algérienne (Beni Saf, Port de Salamandre et Kharouba) (**Fig. 71 ; 72**). Il est à noter que la densité la plus élevée se trouve également dans le secteur ouest de la côte algérienne (notamment dans le Port de Salamandre) avec une valeur de 5.2 ind/m (**Fig. 73 ; Tab. 15**). Ce qui est plus faible que la densité maximale enregistrée par **Rivera-Ingraham et al. (2011c)** au niveau de la « digue de Poniente » à Ceuta (34.1 ind/m). Selon ces mêmes auteurs, les valeurs les plus importantes de densité de *C. safiana* de Ceuta sont trouvées sur les côtes nord-ouest de l'enclave, influencées par les eaux froides de l'Atlantique, et vers le sud et l'est (plus grande influence méditerranéenne) la densité moyenne de chaque population diminue. Ce qui pourrait expliquer les faibles densités des *C. safiana* des côtes algérienne par rapport à celles de Ceuta. Par ailleurs, il semblerait y avoir un gradient décroissant ouest-est dans la distribution et la densité de *C. safiana* des côtes algériennes. Ce qui pourrait être en relation avec l'atténuation du courant atlantique pénétrant par le détroit de Gibraltar. En effet, *C. safiana* a été signalée dans neuf (09) stations du secteur occidentale de la côte algérienne (Ghazaouet, Honaïne, Beni Saf, ile Rachgoun, iles Habibas, Oran, Arzew, Port de Salamandre et Kharouba) (**Pallary, 1900 ; Frenkiel & Moueza, 1977 ; présent travail**), cinq (05) stations du secteur central (Ténès, Alger, Aïn Taya, Figuier Plage et Zemmouri) (**Frenkiel & Moueza, 1977 ; présent travail**) et seulement deux (02) stations dans le secteur oriental (Collo et Skikda) (**Maatallah & Borhane, 2014 ; présent travail**). Les densités les plus élevées enregistrées sont: 5.2 ind/m dans le secteur occidental (Port de Salamandre) ; 2.1 ind/m dans le secteur central (Figuier Plage) et 0.4 ind/m dans le secteur oriental (Collo) (**Tab. 15**). Il est possible que les densités élevées de *C. safiana* notées au niveau du Port de Salamandre et de Figuier plage (5.2 et 2.1 ind/m respectivement) soient aussi dues à une plus faible accessibilité de ces deux stations à la population locale: Zone barricadée à l'accès limité par les autorités locales pour le Port de Salamandre ; falaises rocheuses difficiles d'accès qui donnent sur des eaux profondes pour la station de Figuier Plage. Ce qui rendrait la collecte des individus de *C. safiana* moins fréquente. Mais la nature du substrat de ces stations peut également entrer en ligne de compte : cubes de ciment de 3 m³ à texture homogène pour le Port de Salamandre ; roches lisse à pente raide pour Figuier Plage. En effet, **Steneck (1982)** explique que les surfaces les plus plates et les plus lisses sont les plus

favorables à l'incrustation des individus adultes de cette espèce à leur substrat car cela leur permet de résister à la pression des vagues et des prédateurs. De plus, **Rivera-Ingraham et al. (2011c)** avaient noté qu'à Ceuta les substrats lisses présentaient les densités et les tailles les plus importantes de *C. safiana* à l'inverse des surfaces hétérogènes et irréguliers qui peuvent servir d'abri aux jeunes individus et de substrat propice à l'incrustation des larves. Ajouté à cela, les larves de *C. Safiana* pourraient être attirés par un signal chimique conspécifique émis par ces congénères adulte (**Rivera-Ingraham et al., 2011a, b**). Enfin, **Boukhicha et al. (2014)** avaient noté que la zone de signalisation de *C. safiana* des côtes tunisiennes était caractérisée par des falaises abruptes à fort hydrodynamisme.

La présence de *C. safiana* dans le secteur central (Port de Aïn Taya et Figuier Plage) et oriental (Collo) (**Tab. 15**) ainsi que la forte proportion de juvéniles dans les stations de Kharouba, Figuier Plage et Collo (31.3%, 20.3% et 22.5% respectivement) (**Fig. 71**) pourrait indiquer que cette espèce est plutôt prospère sur les côtes algérienne. *Cymbula safiana* est une espèce herculéenne ayant pour origine les côtes atlantiques d'Afrique de l'ouest (**Christiaens, 1973**) où elle ne dépasse que rarement 6 cm de longueur (**Poppe & Goto, 1991 ; Espinosa & Rivera-Ingraham, 2017**). Les eaux chaudes de Méditerranée pourraient avoir un rôle majeur dans le succès de son installation et sa cinétique de colonisation où elle atteint des tailles impressionnantes de 13.3 cm (**Rivera-Ingraham et al., 2011a, c**) et semble se propager assez rapidement sur les côtes sud de Méditerranée occidentale jusqu'aux côtes tunisiennes à Kelebia (région est) considérée comme son actuelle limite (**Boukhicha et al., 2014**). Ces mêmes auteurs avaient noté que *C. safiana* a été observée sur les côtes tunisiennes depuis 2011 et avaient supposé que l'espèce s'est installée entre 2006 et 2008. Ce qui fait une trentaine d'année depuis la dernière observation de **Frenkiel & Moueza (1977)** dans le secteur central de la côte algérienne à Zemmouri. C'est le cas aussi pour d'autres espèces herculéennes telles que: le Siphonariidae (*Siphonaria pectinata*) ou « fausse patelles » qui s'est propagée sur la quasi-totalité des côtes de Méditerranée occidentale (**Boukhicha et al., 2014 ; Crocetta, 2016**) ; du poisson Acanthuridae (*Acanthurus monroviae*) qui s'est propagée sur une zone s'étendant de la Méditerranée occidentale jusqu'à l'extrême est de la Méditerranée orientale (**Crespo et al., 1987 ; Golani & Sonin, 1996**) et de la sole (*Solea senegalensis*) signalée sur les côtes catalanes en 1920, à Alger en 1970 puis plus à l'est à El Kala en 1998 (**Chaoui & Kara, 2004 ; Quignard, 2011**). *Cymbula safiana* est devenue une espèce commune de la côte algérienne, une politique de protection de cette espèce pourrait être mise à l'ordre du jour au niveau des autorités locales.

Chapitre II.5 :

Morphométrie géométrique de quelques espèces de Patelles de la côte algérienne

Morphométrie géométrique de quelques espèces de Patelles de la côte algérienne

Dans cette partie, nous expérimenterons des techniques de morphométrie géométriques basées sur les points homologues et la transformée des ellipses de Fourier afin de trouver des nouveaux éléments morphologiques pouvant différencier entre les patelles de des côtes algériennes. Ces techniques morphométriques pourraient servir de substitutif aux techniques phylogénétiques coûteuses utilisées généralement pour déterminer le statut taxinomique des espèces.

1. Introduction

La description morphologique des organismes a longtemps été fondamentale à l'identification des espèces. Elle est considérée comme l'élément essentiel à la phylogénie morphologique et base à l'élaboration des plans de classement taxinomique. Cependant, la description et la désignation des espèces basées sur leur apparence morphologique seule n'est pas toujours évidente. Avec les récents progrès technologiques, la phylogénie moderne (phylogénie génétique) a contribué à l'accumulation d'une vaste base de données génétique à travers de nombreux taxons, créant assez souvent un conflit avec la taxinomie antérieure basée sur des caractères morphologiques. Cela a conduit à la description de nouvelles espèces (cryptiques) jamais comptabilisés auparavant (**Witt et al., 2006 ; Bickford et al., 2007 ; Pfenninger & Schwenk, 2007 ; Mezali, 2008 ; Vrijenhoek, 2009 ; Sa Pinto et al., 2012**) ou à l'identification du degré de plasticité phénotypique dans une seule espèce possédant des morphotypes différents (**Espinosa & Osawa, 2006 ; Teske et al., 2007 ; Sa Pinto et al., 2008 ; Dèmes et al., 2009 ; Reisser et al., 2012, Bouzaza, 2012**). Cependant, la phylogénie à elle seule ne peut expliquer les phénomènes causant la plasticité des organismes notamment les patelles.

Selon **Reisser et al., (2012)**, ces méthodes pourraient être considérées comme un outil essentiel aux études taxinomiques nous permettant d'identifier les patelles Nacellidés *Cellena strigilis* de Nouvelle Zélande. **Saucède et al. (2003)** avaient utilisé la technique de la transformée de Fourier pour détecter des différences interspécifiques entre plusieurs Echinoides faucilles du genre *Cyclolampas* du Callovien supérieur dans le cadre d'une nouvelles révision systématique de ces Echinodermes. En Méditerranée, **Mangit et al. (2018)** avaient montré, en utilisant la technique des points homologues, que les différents morphotypes du poisson invasive *Lepomis gibbosus* étaient une réponse adaptative aux caractéristiques environnementales des différentes zones qui l'abritent.

En Algérie, les études traitant de la morphométrie géométriques sont très rares. Cependant, nous pouvons citer les travaux de **Ameur & Belkheira (2018)** qui avaient trouvé une différence intra-spécifique entre quelques populations du crabe marbré *Pachygrapsus marmoratus* au niveau de la côte de Mostaganem en utilisant la technique des points homologues.

Le but de cette étude est de mettre en évidence la dissimilarité morphologique des trois espèces de patelles (*Patella caerulea* Linnaeus, 1758 ; *Patella ferruginea* Gmelin, 1791 et *Cymbula safiana* Lamarck, 1819) par les nouvelles méthodes de morphométrie géométrique (points homologues et transformée des ellipses de Fourier) afin de comprendre si il y a une relation entre la variabilité des formes des coquilles des patelles étudiées et leur habitat.

2. Matériel et méthode

2.1. Echantillonnage

Notre étude est basée sur un échantillon de 84 individus des trois espèces de patelles (*P. ferruginea*, *P. caerulea* et *C. safiana*) examinés précédemment (se référer aux chapitres II.2, II.3 et II.4), au niveau du médiolittorale de 9 stations des côtes algériennes (**Fig.74 ; Tab. 16**).

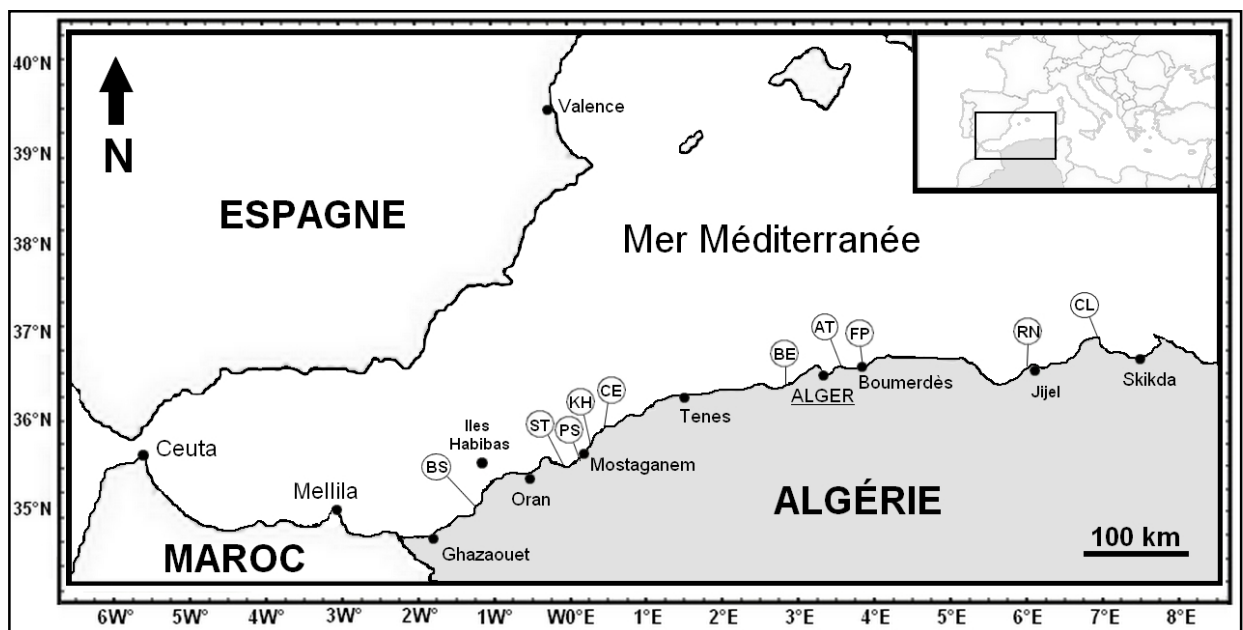


Figure 74: Stations de prélèvement des trois espèces de patelles (*P. caerulea*, *P. ferruginea* et *C. safiana*) de la côte algérienne (voir le **tableau 16** pour les abréviations).

Tableau 16: Position géographique et abréviations des stations de prélèvement des cinq espèces de patelles étudiées avec le nombre d'individus échantillonné de chaque espèce pour chaque station.

Stations et Abréviations	Coordonnées	Effectifs des espèces échantillonnées		
		<i>P. caerulea</i>	<i>P. ferruginea</i>	<i>C. safiana</i>
Beni Saf (BS)	35.18° N, 1.22° O	-	-	2
Stidia (ST)	35.49° N, 0° E	-	12	-
Port de Salamandre (PS)	35.55° N, 0.03° E	-	5	5
Kharouba (KH)	35.58° N, 0.6° E	-	11	1
Cap Ivi (CE)	36.12° N, 0.23° E	-	7	-
Bérard (BE)	36. 6° N, 2.6° E	-	2	-
Port de Aïn Taya (PA)	36.47° N, 3.14° E	-	-	1
Figuier Plage (FP)	36.78° N, 3.53° E	-	5	2
Rocher Noir (RN)	36.78° , 5.6° E	-	1	-
Collo (CL)	37° N, 6.33°E	27	-	3

2.2. Analyse morphométrique par les points homologues

Afin de réaliser l'étude morphométrique par les points homologues, la face dorsale de la coquille de chaque individu de patelle échantillonné a été photographiée (**Fig. 75**).



Figure 75: Photographie d'une coquille de *Cymbula safiana* en face dorsale à l'aide d'un appareil « Samsung Galaxy Trend II » et d'un trépied.

Sur chaque photographie, 9 points homologues ont été établis sur la coquille grâce au programme « TPSdig 32 » (Rohlf, 2015) (Fig. 76). Les conformations de chaque coquille réalisées par les points homologues seront comparés par le programme « IMP » (Rohlf, 1993).

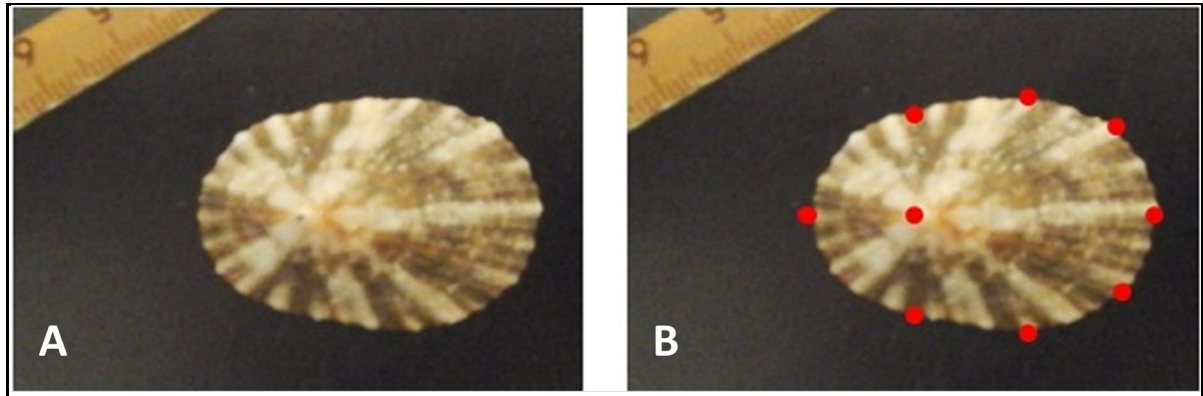


Figure 76: Préparation d'une coquille de *C. safiana* en vue dorsale pour y réaliser des points homologues. A, avant l'établissement des points ; B, après établissement des points.

Après avoir capturé les photos en face dorsale de chaque individu échantillonné et avoir établis 9 points homologues. Chaque point a été numéroté de façon à mieux interpréter la cinétique de déformation des coquilles étudiées à l'aide du programme « TPSdig 32 » (Rohlf, 2015) (Fig. 77).

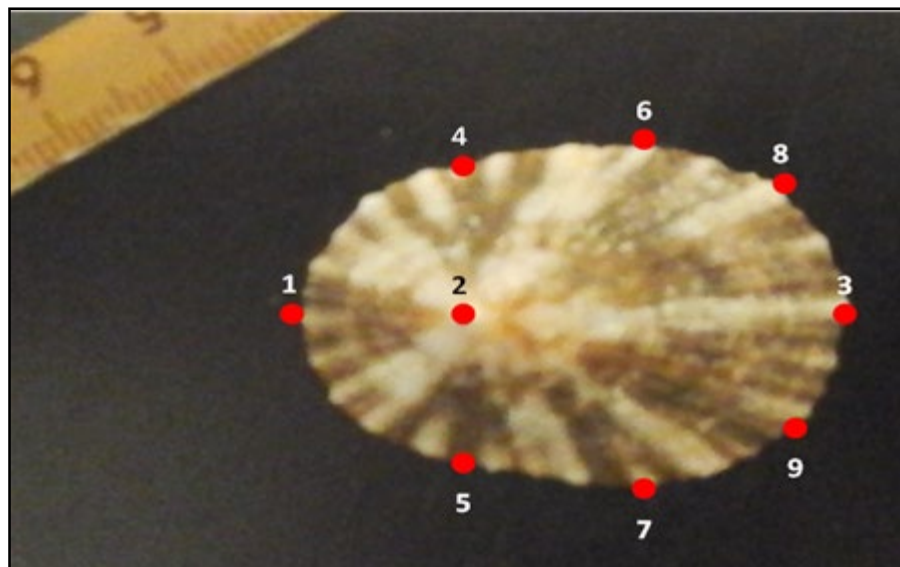


Figure 77: Numérotation des points repères (homologues) d'une coquille *C. safiana* de Collo (L'explication de chaque point repère est mentionnée dans le **tableau 16**).

Chaque point numéroté représente une partie homologue à toutes les autres coquilles des patelles étudiées. Les explications de chaque point sont représentées dans le **tableau 17**.

Tableau17: Explication des points homologues choisis pour comprendre la cinétique de déformation des coquilles.

Points repères	Explication des points repère
Point 1	Limite antérieure
Point 2	Le sommet de la coquille
Point 3	Limite postérieure
Points 4 et 5	Largeur qui passe par le sommet de la coquille et perpendiculaire à l'axe antéropostérieur
Points 6 et 7	Largeur maximale de la coquille
Points 8 et 9	Extrémité de la coquille se situant entre la limite postérieure et la largeur maximale.

Grace au programme « PAST v 1.93 » (**Hammer et al. 2001**) la conformation de morphométrie des 84 individus des patelles étudiées est réalisée afin de superposer les points homologues situés sur toutes les coquilles des individus étudiés et d'avoir une idée sur les divergences entre les espèces étudiées. En considérant l'effet espèce, une ACV (Analyse Canonique des Variances) a été réalisé en prenant comme variable les coordonnées des points homologues de chaque individu. Une ANOSIM a été réalisée afin d'estimer le degré de différence morphologique à l'intérieur et entre les groupes des espèces de patelles étudiées sur les conformations moyennes. Afin d'estimer le degré de discrimination de chaque axe de l'ACV, un test de »-Wilk par une approximation du χ^2 a été réalisé à l'aide du programme « IMP » (**Rohlf, 1993**).

2.3. Analyse des contours par la transformée des ellipses de Fourier

Après avoir capturé tous les contours en face ventrale des individus des trois espèces de patelles étudiées (*P. caerulea*, *P. ferruginea* et *C. safiana*), ils ont été normalisés par des ellipses de Fourier en prenant les 20 premiers harmoniques de Fourier grâce au programme « Shape v1.3 » (**Iwata & Ukai, 2002**) (se référer au Chapitre II.3). Notons que pour cette analyse, nous avons considéré les deux formes de *P. ferruginea* (*Rouxii* et *Lamarckii*) puisque ces deux dernières sont assez différenciables morphologiquement (se référer au Chapitre II.3). La taille a été normalisée et les échantillons ont été alignés en fonction de la longueur maximale de la coquille. A l'aide du programme « PAST v 1.93 » (**Hammer et al. 2001**) une « NPMANOVA » (Non-Parametric MANOVA) a été réalisée sur les harmoniques considérées ainsi qu'une comparaison par paire avec une « correction de Bonferroni » pour vérifier s'il y a une réelle différence entre les trois espèces

étudiées [*P. caerulea*, *P. ferruginea* (forme *Rouxii* et forme *Lamarckii*) et *C. safiana*]. Afin de mettre en évidence les principales variations des forme des contours des coquilles, une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été réalisée à partir de la matrice Variance / Covariance des coefficients de Fourier normalisés pour chaque vue en utilisant le logiciel « SHAPE v1.3» (Iwata & Ukai, 2002). L'axe représentant le contour le plus pertinent sera comparé au paramètre morphométrique H/L (Hauteur de la coquille/Longueur maximale de la coquille) (se référer au Chapitre II.2, II.3) calculé pour chaque individu de patelle étudié. Une ANOVA de Welch à un facteur sera réalisée pour estimer s'il y a un effet interspécifique des patelles étudiées par le paramètre H/L.

3. Résultats

3.1. Analyse morphométrique par les points homologues

La conformation de morphométrie des 9 points homologues sur les 84 individus représentant les trois espèces de patelles (Fig. 78) est représentée sous forme de points homologues superposés (Fig. 79).

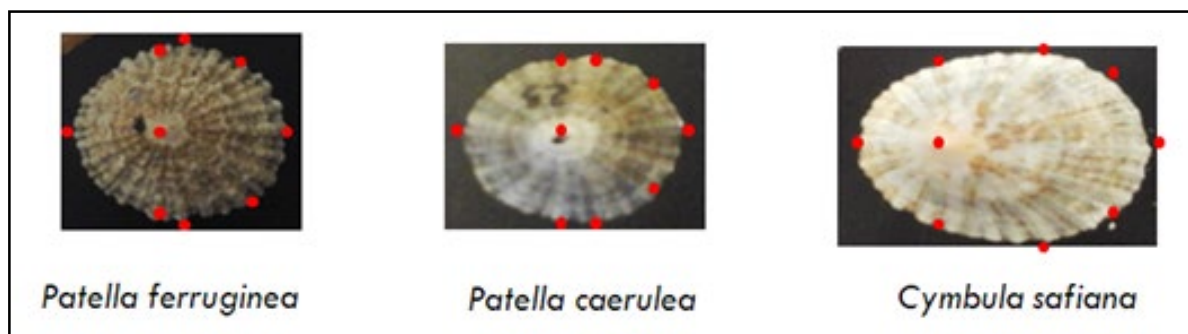


Figure 78: Représentation des 9 points homologues sur les trois espèces de patelles étudiées.

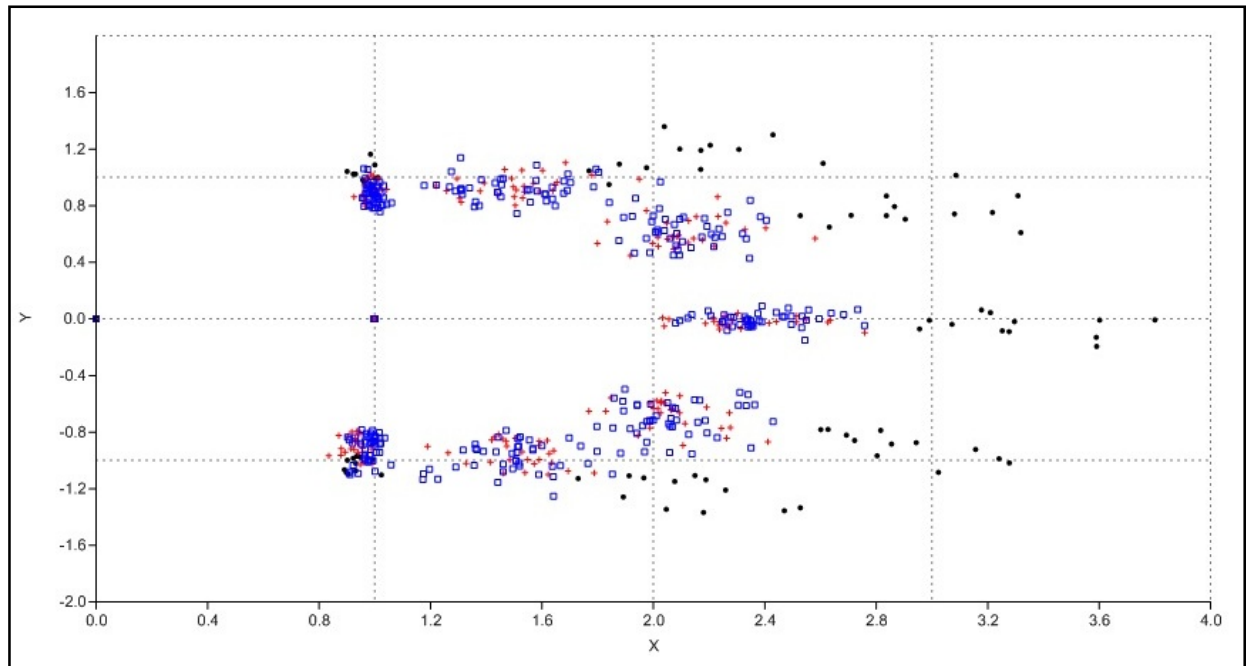


Figure 79: Superposition des points homologues des trois espèces de patelles étudiées réalisé par le programme « PAST v 1.93 » (Hammer *et al.*, 2001). $\bullet$, *Cymbula safiana* ; $\square$, *Patella ferruginea* ; $+$, *Patella caerulea*.

La projection des déformations sur les axes de l'ACV en prenant en considération l'effet de différence interspécifique est représenté dans la figure (Fig. 80).

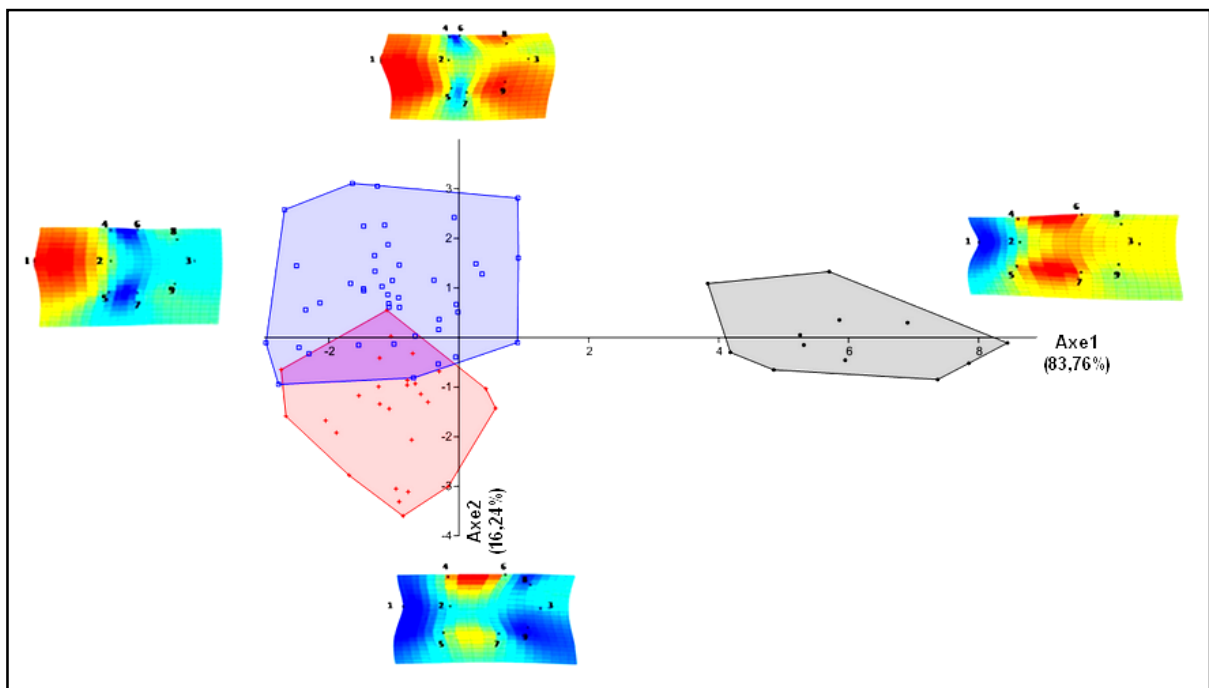


Figure 80: Analyse Canonique des Variances basée sur les 9 points homologues choisis réalisé par « PAST v 1.93 » (Hammer *et al.* 2001) pour 100% de l'information projeté par les deux axes. $\bullet$, *Cymbula safiana* ; $\square$, *Patella ferruginea* ; $+$, *Patella caerulea*.

Les individus des trois espèces étudiées sont représentés dans trois groupes assez bien distincts (**Fig. 80**) sur les deux axes les plus discriminants. L'ANOSIM donne une valeur de rang « R_G » de 0.3706 ($P < 0.01$) pour des distance euclidienne avec une moyenne de rang intra groupe de 1290 et une moyenne de rang intergroupe de 1906. Les taux de discrimination des deux axes de l'ACV sont montrés dans le **tableau 18**.

Tableau 18: Résultats de l'ACV/MANOVA sur les deux axes 1et 2 réalisés par le programme « IMP » (Rohlf, 1993).

	Axe 1	Axe 2
»-Wilk	0.0463	0.2368
ζ^2	221.1761	103.7295
Ddl	42	26
P-value	2.22045e-016	3.05322e-011

L'axe 1 de l'ACV (**Fig. 80**) représente 83.76% de l'information projetée, celui-ci décrit la divergence entre les deux genres *Cymbula* et *Patella* pour un »-Wilk ζ^2 de 0.0463 ($P < 0.001$) (**Tab. 17**). Quant à l'axe 2, il représente 16.24% de l'information projeté pour une valeur de »-Wilk ζ^2 de 0.2368 ($P < 0.001$) et décrit plus ou moins la divergence entre les deux espèces de patelles du genre *Patella* (*P. ferruginea*, *P. caerulea*) (**Fig. 80**). Plus on se rapproche de la partie positive de l'axe 1 de l'ACV et plus on trouve des individus à la forme de coquille plus allongée avec une contraction de la surface entre le point 1 et le point 2 et une dilatation de la surface entre les deux points 4, 6 et les deux points 5, 7 donnant une déformation de la coquille spécifique à l'espèce *C. safiana*. Cependant, plus on se rapproche du côté négatif de l'axe 1 et plus on trouve des individus ayant une forme de coquille plus centrique avec la dilatation de la surface entre les points 1, 2 et une contraction de la surface entre les point 4, 6 et 7, 9 respectivement, donnant une aspect de la coquille spécifique à la forme des coquille de *P. caerulea* et *P. ferruginea*.

En revanche, plus on se rapproche de la partie côté positive de l'axe 2 et plus la forme de la coquille devient très comprimée au niveau des points 4, 6 et 5, 7 respectivement avec l'allongement de la coquille du côté antérieur (dilatation de la surface entre le point 1 et le point 2) et du côté postérieur (dilatation de la surface entre les points 2, 3 et étirement des points 8, 9 vers le sens postérieur de la coquille) avec un sommet assez centrique (le point 2) donnant l'aspect morphologique d'une *P. ferruginea*. A l'inverse, plus on se rapproche de la partie négative de l'axe 2 et plus les coquilles des patelles tendent vers une forme assez ellipsoïde avec une dilatation de la surface entre les deux points 4, 6 et 5, 7 respectivement et une compression de la partie antérieur (contraction de

la surface entre les deux points 1 et 2) et de la partie postérieure de la coquille (contraction de la surface entre les deux points 2 et 3 avec un rapprochement des deux points 8 et 9 vers l'intérieur de la coquille) où se trouvent le groupe des individus de *P. caerulea* (**Fig. 80**).

Les résultats du test à posteriori de l'ANOSIM pour la comparaison par paire des conformations moyennes des coquilles des espèces de patelles étudiées avec « correction de Bonferroni » ont montré qu'il y a une différence hautement significative entre la forme moyenne *C. safiana* et les autres espèces du genre *Patella* pour des distances euclidiennes avec 10.000 permutations ($P < 0.001$) (**Tab. 19**).

Tableau 19 : Test à posteriori de comparaison par paire de l'ANOSIM entre les différentes espèces de patelles étudiées pour les 9 points homologues. Les *P*-value sont mentionnées avec « correction de Bonferroni ».

Espèces	<i>C. safiana</i>	<i>P. caerulea</i>
<i>C. safiana</i>	-	
<i>P. caerulea</i>	0.0003	-
<i>P. ferruginea</i>	0.0003	1

Cependant, entre les deux espèces du genre *Patella* (*P. caerulea* et *P. ferruginea*) aucune différenciation significative de la moyenne de conformation n'est observée (**Tab. 19**). Néanmoins, les deux groupes de *P. ferruginea* et *P. caerulea* sont assez bien séparés sur l'axe 2 de l'ACV (**Fig. 80**).

3.2. Morphométrie par la transformée des ellipses de Fourier

Après avoir normalisé les contours des coquilles des 84 individus des cinq espèces de patelles étudiées par les ellipses de Fourier, les trois premiers harmoniques ont été considérés comme les plus représentatifs pour réaliser les contours de coquille les plus pertinents. L'ACP des contours de Fourier a été réalisée en prenant les deux axes « PC1 et PC2 » qui projettent le plus d'information avec 71.30% de la variance totale [PC1 (55.13% ; $P < 0.05$) et PC2 (16.17% ; $P < 0.05$)] (**Fig. 81**).

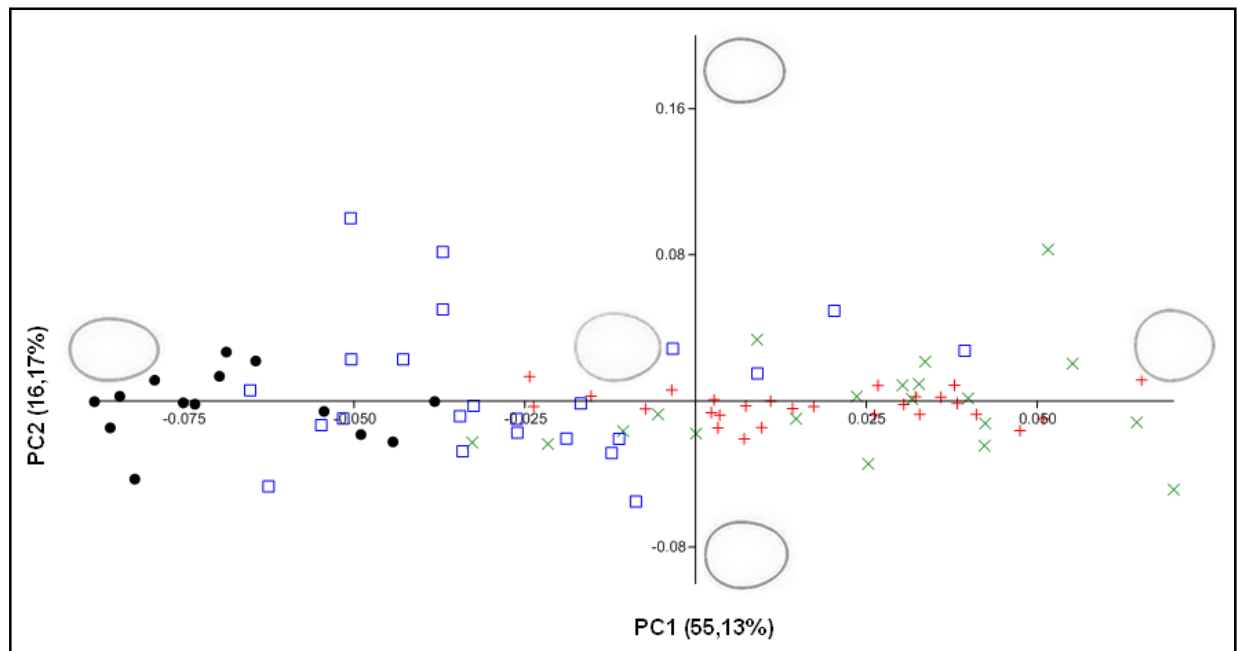


Figure 81: ACP des contours des coquilles de tous les individus de patelles étudiées représentant 71.30% de l'information projetée sur les deux axes les plus représentatifs PC1 et PC2 réalisée par les programmes « Shape v 1.3» et « PAST v 1.93» combinés. $\bullet$, *Cymbula safiana* ; $\square$, *Patella ferruginea* (forme *Lamarckii*) ; $\times$, *Patella ferruginea* (forme *Rouxii*) ; $+$, *Patella caerulea*.

Les individus de *C. safiana* et, à moindre mesure, *P. ferruginea* (forme *Lamarckii*) tendent vers les contours de coquille de forme ellipsoïde sur l'axe PC1 de l'ACP (**Fig. 81**). En revanche, les individus de *P. ferruginea* (forme *Rouxii*) et *P. caerulea* tendent vers les contours de coquille de forme plutôt circulaire sur l'axe PC1 de l'ACP (**Fig. 81**).

L'axe PC2 de l'ACP (**Fig. 81**) semble expliquer une difformité au niveau de la largeur maximale du contour des coquilles des espèces étudiées. Cette difformité se situe au milieu de la coquille chez les individus qui tendent vers la partie positive de l'axe PC2 et près de la base de la coquille pour les individus qui tendent vers la partie négative de cet axe. C'est le cas de quelques individus de *P. ferruginea* des deux formes (*Rouxii* et *Lamarckii*) qu'on retrouve dans la partie positive de PC2 et d'autres qu'on retrouve dans la partie négative du même axe (**Fig. 81**).

Les résultats de la « NPMANOVA » réalisée sur les trois premiers harmoniques donne une valeur de $F = 15.17$ ($P < 0.001$). Les résultats du test de comparaison par paire des moyennes de forme avec « correction de Bonferroni » sont représentés dans le **tableau 20** et montrent qu'il y a une différence hautement significative entre la forme moyenne des contours des coquilles des individus *C. safiana* et les deux autres espèces *P. ferruginea* et *P. caerulea* pour des distances euclidiennes avec 10.000 permutations ($P < 0.01$).

Tableau 20 : Test à postériori de comparaison par paire entre les différentes espèces de patelles étudiées pour les 3 premières harmoniques. Les *P*-value sont mentionnées avec « correction de bonferroni ».

Groupe	<i>C. safiana</i>	<i>P. caerulea</i>	<i>P. ferruginea</i> (<i>Lamarckii</i>)
<i>C. safiana</i>	-		
<i>P. caerulea</i>	0.0006	-	
<i>P. ferruginea</i> (<i>Lamarckii</i>)	0.0006	0.0006	-
<i>P. ferruginea</i> (<i>Rouxii</i>)	0.0006	0.4992	0.0006

Le Même scénario est observé chez la forme *Lamarckii* de *P. ferruginea* qui présente une différence de moyenne de forme significative avec *C. safiana*, *P. caerulea* et la forme *Rouxii* de *P. ferruginea* ($P < 0.05$). En revanche, aucune différenciation significative n'est observée entre *P. caerulea* et la forme *Rouxii* de *P. ferruginea* ($P > 0.05$) (**Tab. 20**). Le résultat de l'ANOVA de Welch pour estimer l'effet interspécifique des patelles étudiées par le ratio H/L donne un F de Welch ($F=89.81$; $ddl= 40.31$; $P < 0.001$). Le résultat du test à postériori de Tukey pour la comparaison par paire entre les moyennes du paramètre H/L de chaque groupe est mentionné dans le **tableau 21**.

Tableau 21 : Test à postériori de Tukey pour la comparaison par paire entre les moyennes du paramètre H/L de chaque groupe. Les valeurs de F de Welch (en bleu) et les *P*-value (en rouge) sont mentionnées pour chaque paire de comparaison.

Groupe	<i>C. safiana</i>	<i>P. caerulea</i>	<i>P. ferruginea</i> (<i>Lamarckii</i>)	<i>P. ferruginea</i> (<i>Rouxii</i>)
<i>C. safiana</i>	-	0.0001469	0.0001469	0.0001469
<i>P. caerulea</i>	18.19	-	0.0001472	1
<i>P. ferruginea</i> (<i>Lamarckii</i>)	9.952	8.235	-	0.0001471
<i>P. ferruginea</i> (<i>Rouxii</i>)	18.32	0.1382	8.373	-

Le **tableau 21** montre qu'il y a une différence très hautement significative du paramètre H/L entre *C. safiana* et les autres groupes d'espèces du genre *Patella* ($P < 0.001$). Le même scénario est observé chez *P. ferruginea* (forme *Lamarckii*) qui présente aussi une différence très hautement significative de H/L avec *C. safiana* et le reste des autres groupes du genre *Patella* ($P < 0.05$). En revanche, aucune différenciation significative n'a été observé entre *P. caerulea* et la forme *Rouxii* de *P. ferruginea* ($P < 0.001$).

La régression linéaire entre PC1 et les paramètres H/L calculé pour tous les individus des patelles étudiées est mentionnée dans la **figure 82**.

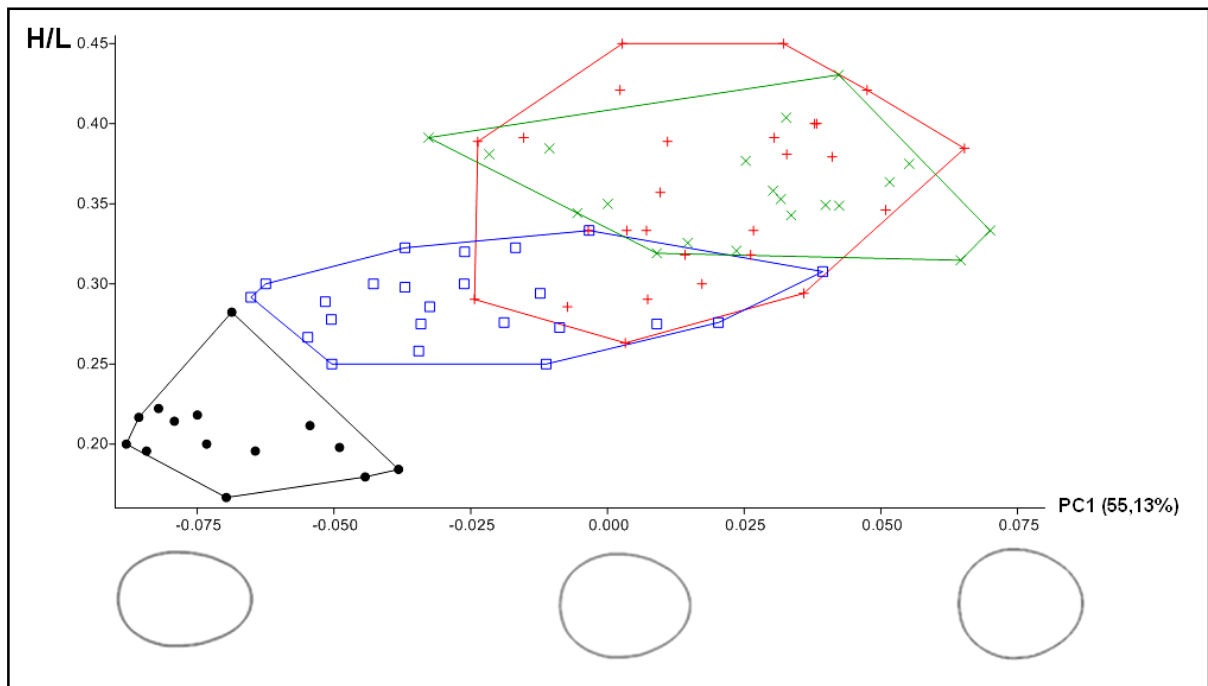


Figure 82: Régression linéaire entre l'axe PC1 et le rapport H/L de tous les groupes de patelles étudiées réalisée par les programmes « Shape v 1.3 » et « PAST v 1.93 » combinés. N=84 ($r = 0.67$; $P < 0.001$). $\bullet$, *Cymbula safiana* ; $\square$, *Patella ferruginea* (forme Lamarckii) ; $\times$, *Patella ferruginea* (forme Rouxii) ; $+$, *Patella caerulea*.

4. Discussion

Cette étude nous a permis de mettre en évidence la dissimilarité morphologique des différentes espèces de patelles vivant sur les côtes algériennes par des nouveaux aspects morphologie de leur coquille.

En effet, la conformation des 9 points homologues (**Fig. 78**) et l'ACV (**Fig. 79**) ont montré que l'espèce du genre *Cymbula* (*Cymbula safiana*) possède une conformation plutôt allongée et plus ellipsoïde (spécifique du genre *Cymbula*) avec le sommet (le point 2) décalé vers la partie antérieure (le point 1) (**Tab.17**). A l'opposé, les deux autres espèces du genre *Patella* (*P. ferruginea* et *P. caerulea*) possèdent une coquille plus compressée et centrique (**Fig. 79**). L'axe 1 de l'ACV (**Fig. 79**) semble expliquer la différence qu'il y a entre les individus de *C. safiana* et les deux espèces du genre *Patella* avec 83.76% de la variance totale pour un χ^2 -Wilk de 0.0463 ($P < 0.001$). Ce qui est appuyé par le résultat de l'ANOSIM qui montre qu'il y a une très bonne discrimination entre *C. safiana* et les deux espèces du genre *Patella* (*P. caerulea* et *P. ferruginea*) malgré la plasticité connue de ce genre (**Fischer-Piette & Gaillard, 1959 ; Vermeij, 1972 ; Espinosa & Osawa, 2006 ; Sa Pinto et al., 2008 ; Sa Pinto et al., 2012, Belkhodja et al., 2012 ; Bouzaza, 2012**). Cette différence marquée entre les individus de *Cymbula safiana* et les deux espèces *P. caerulea* et *P. ferruginea* est en adéquation avec la classification phylogénétique (**Ridgway et**

al., 1998 ; Nakano & Osawa 2007 ; Sa Pinto *et al.*, 2008) qui montre que les espèces du genre *Patella* sont représentées dans un groupe monophylétique en paraphylie avec le groupe monophylétique contenant les espèces genre *Cymbula* dont *C. safiana* (se référer au chapitre I.3, Fig. 26).

Cependant, aucune discrimination significative n'a été observée entre les deux espèces *P. caerulea* et *P. ferruginea* qui forme un groupe assez mitigé sur l'axe 1 (Fig. 67 ; Tab. 18). Ce qui corrobore avec les travaux de Mauro *et al.*, 2003 qui avaient estimé que les espèces *Patella* étaient facilement identifiables génétiquement mais, dans certains cas, difficilement différenciables morphologiquement.

Par ailleurs, l'axe 2 de l'ACV (Fig. 67) semble expliquer plus ou moins la divergence qui existe entre les deux espèces *P. caerulea* et *P. ferruginea* avec 16.24% de la variance totale projetée et un χ^2 -Wilk de 0.2368 ($P < 0.001$) qui montre qu'il y a une bonne discrimination sur cet axe. Une excentricité des individus de *P. ferruginea* vers la partie positive de l'axe 2 est distinguée par une compression de la forme de la coquille à son milieu entre les points [4, 6] et [5, 7] respectivement et une elongation des deux parties antérieurs et postérieurs définie par la distance entre les points [1, 2] et [2, 3] respectivement, donnant un aspect plus ou moins centrique et allongé. A l'inverse, la partie négative de l'axe 2 montre un aspect de la coquille moins centrique au sommet légèrement décalé vers la partie antérieur et un milieu de coquille allongé où les individus de l'espèce *P. caerulea* sont le plus remarquables (Fig. 79).

Comme pour l'analyse morphométrique par les points homologues, L'analyse morphométrique par la transformé des ellipses de Fourier a montré que sur l'axe PC1 de l'ACP (Fig. 80) les individus de *C. safiana* et, à moindre mesure, *P. ferruginea* (forme *Lamarckii*) avaient des coquilles à tendance ellipsoïdes et semblent séparés des deux autres groupes qui avaient des formes plutôt circulaires (Fig. 80). Ce qui est confirmé par le test « NPMANOVA » ($F = 15.17$; $P < 0.001$) et par le test à postériori de comparaison par paire pour les 3 premières harmoniques qui montrent que *C. safiana* et *P. ferruginea* (forme *Lamarckii*) avait une forme de coquille significativement différente des deux autres groupes (*P. caerulea* et la forme *Rouxii* de *P. ferruginea*) sur l'axe PC1 (Tab. 20). Par ailleurs, il n'existe aucune différence significative entre les groupes d'individus de *P. ferruginea* (forme *Rouxii*) et *P. caerulea*, sur ce même axe (Tab. 20). La difformité au niveau de la largeur maximale du contour des coquilles rencontrée tout au long de l'axe PC2 (Fig. 80) pourrait être expliquée par la plasticité des patelles (voir plus haut).

Il semblerait que la forme du contour des coquilles des espèces étudiées soit corrélée avec la nature de leur milieu. En effet, les deux groupes d'individus de *C. safiana* et *P. ferruginea* (forme *Lamarckii*) sont retrouvés dans des milieux immergés (méditerranéenne inférieure) (se référer aux Chapitres II.3, II.4) et les contours de leur coquilles sont très elliptiques (**Fig. 80, 81**), contrairement aux deux groupes d'individus de *P. caerulea* et *P. ferruginea* (forme *Rouxii*) retrouvés dans des milieux le plus souvent émergés (méditerranéenne supérieure) se référer aux Chapitre II.1, II.3) avec des contours de coquilles très circulaires.

Il n'est pas exclu qu'il y ait un « effet milieu » qui influence la forme du contour des coquille des groupes de patelles étudiées. En effet, la régression linéaire entre PC1 et le ratio H/L (**Fig. 81**) montre que plus le milieu dans lequel vit la patelle est émergé de l'eau et plus sa coquille est haute avec un contour plutôt circulaire ; Plus le milieu dans lequel vit la patelle est immergé dans l'eau et plus sa coquille est aplatie avec un contour elliptique. Ce qui pourrait expliquer la forme haute au contour de coquille circulaire de la forme *Rouxii* de *P. ferruginea* spécifique des zones émergées (méditerranéenne supérieure). Concernant les individus de *P. ferruginea* de forme *Lamarckii*, leurs contours sont assez ellipsoïdes tels que *C. safiana* avec un ratio H/L des plus bas (**Fig. 81**). Ces deux groupes d'espèces sont retrouvées dans les étages les plus bas du méditerranéenne, voir de l'infralittorale pour *C. safiana*. Les individus de *P. ferruginea* de forme *Lamarckii* sont la plus part du temps des jeunes individus toujours en contact avec l'eau et issue d'un récent recrutement (se référer au chapitre II.3). Bien qu'il y ait quelques individus adultes de cette forme retrouvés dans les parties basses du méditerranéenne très souvent immergés dans l'eau. Ces individus adultes de forme *Lamarckii* ont dû être piégés dans leur habitat qui ne leur permet pas de migrer vers les étages les plus haut du méditerranéenne (se référer au Chapitre II.3). Concernant *P. caerulea*, il semblerait qu'elle ait émergée d'une aire géologique se situant dans le tortonien (entre 11.6 et 7.2 MA) (se référer au Chapitre II.1) lorsque les températures de surface étaient élevées avec le niveau de la mer qui recouvrait la majeure partie des continents (**Bachiri Taoufiq & Barhoun, 2001**). De nos jours, *P. caerulea* est une espèce qui préfère les zones immergées de l'infralittorale et du méditerranéenne. Les individus de cette espèce retrouvés dans le méditerranéenne supérieure semble développer des contours de coquilles assez circulaires avec une hauteur de coquille plus ou moins importante pour les individus du méditerranéenne (**Fig. 81**) et adapté aux habitats émergés de l'eau tel que *P. rustica* et *P. ferruginea* (forme *Rouxii*) (se référer au Chapitre II.2. 3).

Conclusion et Perspectives

Conclusion

Le but principal de notre travail est de desceller les facteurs environnementaux et paléontologiques limitant l'aire de répartition des patelles étudiées et pouvant causer leur dissimilarité morphologique en utilisant les méthodes morphométriques, phylogénétiques et démographiques.

Nous pouvons constater que la divergence entre les espèces *Patella ferruginea*, *Patella caerulea* et *Patella rustica* pourraient être causé par des phénomènes de spéciation issue d'un isolement génétique dû aux bouleversements paléontologiques connus.

Les méthodes morphométriques ont montré que *Patella caerulea* pouvait avoir deux formes différentes associées à deux milieux paraliques : Une forme haute et courte spécifiques du médiolittoral supérieur (très souvent émergées) et une forme trapue et aplatie spécifique du médiolittoral inférieur et infralittoral (constamment immergées dans l'eau). Nous avons observé un phénomène similaire chez *Patella ferruginea* avec ses deux formes écotypiques *Rouxii* et *Lamarckii*, la première étant haute au sommet décalé avec un contour de coquille circulaire associée aux zones émergées et la deuxième étant aplatie au sommet centrique avec un contour de coquille elliptique associées aux zones constamment immergées dans l'eau. En revanche, l'étude phylogénétique a montré que les deux formes *Rouxii* et *Lamarckii* ont les mêmes caractéristiques génétiques et constituaient un même groupe monophylétique. Ajouté à cela, les différentes populations de *Patella ferruginea* de la côte algérienne sont très proches génétiquement et issues d'une récente expansion géographique n'ayant pas encore eu le temps de se maintenir et de se stabiliser sur une longue durée.

L'étude démographique de *Cymbula safiana* a montré que cette espèce prospère sur les côtes algériennes. Cependant, sa présence dépend de plusieurs facteurs environnementaux (substrat lisse à pente raide et associé au *Lithophyllum incrustans* dans une zone à fort hydrodynamisme éloigné de l'activité anthropique) qu'on retrouve le plus souvent dans les jetées des zones portuaires. Bien que l'urbanisation des zones côtière soit considérée comme un élément nuisant à la prospérité de *C. safiana*, le développement économique, reflété par la construction de nouvelles zones portuaires, pourrait étendre son aire de répartition sur les côtes algériennes. L'absence de signalisation récente de *C. safiana* sur les côtes algérienne pourrait être aussi la conséquence du manque de réseaux de surveillance en Algérie. L'importance de *C. safiana* en termes de conservation devrait susciter l'intérêt des autorités locales afin de protéger son statut.

Enfin, les techniques morphométriques basées sur les points homologues et les contours de Fourier peuvent être un élément pertinent en taxinomie des patelles, puisqu'elles nous ont permis de faire la

distinction entre deux genres de patelles *Cymbula* et *Patella* vivant en Méditerranée longtemps confondus par la taxinomie morphologique. Bien que la phylogénie soit beaucoup plus pertinente que n'importe quelle autre méthode morphométrique en terme de classification, la technique des points homologues a montré que c'était possible de classer les deux genres *Cymbula* et *Patella* dans deux groupes bien distincts en considérant des nouveaux aspects de la forme des coquilles de ces patelles. La technique de la transformée des ellipses de Fourier a permis d'avoir des explications nouvelles quant à la relation entre la forme du contour de la coquille de la patelle et de son habitat. Les diverses formes des coquilles des patelles sont une réponse adaptative aux pressions environnementales influençant leur distribution sur le plan verticale de leur habitat.

Perspectives de recherches

Le présent travail nous a montré que les pressions environnementales pouvaient avoir une influence considérable sur la morphologie des patelles et sur leur répartition dans les différents habitats côtiers. Cette conclusion a ouvert le champ à des nouvelles perspectives. A l'avenir, il serait recommandé de :

- Travailler sur une plus large zone (échelle continentale ou méditerranéenne) afin d'étudier le flux des gènes et d'avoir une meilleure idée sur la cinétique de migration des patelles en augmentant le nombre de stations d'échantillonnage ainsi que le nombre d'individus par espèces ;
- Utiliser d'autres marqueurs génétiques tels que les microsatellites, allozymes et des marqueurs protéiques tel que l' α -Amylase ;
- Travailler dans un cadre pluridisciplinaire en donnant l'importance à d'autres aspects pertinents (Géologie, immunologie, microbiologie, écotoxicologie...) afin de mieux déceler les causes de la divergence morphologique et génétique des patelles ;
- Augmenter les zones de signalisation et de bio-surveillance afin de mieux connaître le statut des espèces fragile ou en nombre restreint telle que *Cymbula safiana* et *Patella ferruginea*.

Références bibliographiques

Références Bibliographiques

A

- Achaz G. (2009).** Introduction à la coalescence. Cours introductif en français à la théorie de la Coalescence. *Université Pierre et Marie Curie*, Paris 6^{ème} 29p.
- Alvarez-Valin F. (2002).** « Neutral theory ». In: Pagel M, Frank S. A, Godfray C, Hall, B. K, Hawkes K., Hillis D. M., Kodric-Brown A., Lenski R. E., Pomiankowski A. *Eds. Encyclopedia of Evolution*, 2 vol., Oxford University Press. Pp. 815-821.
- Ameur A. & Belkheira M. (2018).** Etude morphométrique basée sur les points homologues du crabe marbré *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius, 1787) au niveau de la côte de Mostaganem. *Mémoire de Master. Université de Mostaganem*. 69p.
- Arbogast B. S. & Kenagy G. J. (2001).** Comparative phylogeography as an integrative approach in Biogeography. *Journal of Biogeography*, **28** : 819-825.
- Arcy Thompson W.(1961).** On Growth and Form. Collection Canto ed., New York : Cambridge University Press, 346 pp.
- Arndt A. & Smith M. J. (1998).** Genetic diversity and population structure in two species of sea cucumber: differing patterns according to mode of development. *Molecular Ecology*, **7** : 1053-1064.
- Aversano F. R. (1986)** Esperimento di insediamento artificiale di *Patella ferruginea* (Gmelin, 1791) nelle acque del Golfo di Arzachena (Sardegna settentrionale). *Bollettino Malacologico*, **22**: 169-170.
- Avery O. T., MacLeod C. M. & McCarty M. (1944).** Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. *The Journal of Experimental Medicine*, **79**(2) : 137-158.
- Avise J. C. (1998).** The history and preview of phylogeography: a personal reflection. *Molecular Ecology*, **7** : 371-379.

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. (2000). Phylogeography: The History and Formation of Species. *Harvard University Press, Cambridge, MA*. 447 pp.

Awadalla P., Eyre-Walker A. & Smith J. M. (1999). Linkage disequilibrium and recombination in hominid mitochondrial DNA. *Science*, **286** : 2524-2525.

Ayers K. L. & Waters J. M. (2005). Marine biogeographic disjunction in central New Zealand. *Marine Biology*, **147** : 1045-1052.

Azzi A. (2015). Etude phylogénétique de l'espèce de patelle *Patella caerulea* (Linneaus, 1758) au niveau de la côte algérienne. Mémoire de Master. Université de Mostaganem, Algérie. 87p.

B

Bacci G (1947a). L'inversione del sesso ed il ciclo stagionale della gonade in *Patella caerulea* L. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, **21**: 183-217.

Bacci G. (1947b). Sex reversal in *Patella caerulea* and *Diadora gibberula*. *Nature*, **160**: 94-95.

Bachnou A & Boughdiri M (2005). Morphométrie des brachiopodes par modélisation mathématique combinée des tracés ouvert et fermé. Exemple d'application parmi les Terebratulidae du Jurassique moyen. *Revue de Paléobiology*, **24**: 789-802.

Ballard J. W. & Rand D. M. (2005). The population biology of mitochondrial DNA and its phylogenetic implications. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **36**: 621-642.

Ballard J. W. & Whitlock M. C. (2004). The incomplete natural history of mitochondria. *Molecular Ecology*, **13** : 729-744.

Bandelt H. J., Forster P. & Rohl A. (1999). Median-Joining Networks for Inferring Intraspecific Phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, **16**(1): 37-48.

Barber P. H., Palumbi S. R., Erdmann M. V. & Moosa M. K. (2000). A marine Wallace's line?. *Nature*, **406** : 692-693.

- Barber P. H., Palumbi S. R., Erdmann M. V. & Moosa M. K. (2002).** Sharp genetic breaks among populations of *Haptosquilla pulchella* (Stomatopoda) indicate limits to larval transport: patterns, causes and consequences. *Molecular Ecology*, **11** : 659-674.
- Basso L., Vasqu  z-Luis M., Garc  a-March J. R., Deudero S., Alvarez E., Vicente N., Duarte C. M. & Hendriks I. E. (2015).** The Pen Shell, *Pinna nobilis*: A Review of Population Status and Recommended Research Priorities in the Mediterranean Sea. *Advances in Marine Biology*, **71**: 109-160.
- Baylac M. (1996).** Morphom  trie g  om  trique et Syst  matique. *Biosystema*, **14**: 73-89.
- Bazin E., Glemin S. & Galtier N. (2006).** Populations size does not influence mitochondrial genetic diversity in animals. *Science*, **312** : 570-572.
- Bazzaz F. A., Chiariello N. R., Coley P. D. & Pitelka L. F. (1987).** Allocating resources to reproduction and defence. *BioScience*, **37**(1): 58 pp
- Beck M. W. (2000).** Separating the elements of habitat structure: independent effects of habitat complexity and structural components on rocky intertidal gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **249**: 29-49.
- Beisel J-N. & L  v  que C. (2010).** Introduction d'esp  ces dans les milieux aquatiques. Faut-il avoir peur des invasions biologiques ? *Eds. QUAE*. Versailles, France. 232p.
- Belkhodja H. & Romdhane M. S. (2012).** Etude morphom  trique du mollusque Gast  ropode *Patella caerulea* Linneaus, 1758 des c  tes nord de la Tunisie. *Institut National des Sciences et Technologies de la Mer*, **39**: 15-23.
- Bermingham E. & Lessios H. A. (1993).** Rate variation of protein and mitochondrial DNA evolution as revealed by sea urchins separated by the Isthmus of Panama. *Evolution: Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **90**: 2734-2738.
- Bickford D., Lohman D. J., Sodhi N. S., Ng P. K. L., Meier R., Winker K., Ingram K. K., & Das I. (2007).** Cryptic species as window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**: 148-155.

- Bielawski J. P. (2002).** « Phylogenetic inference », an overview. *In*: Pagel M, Frank S. A, Godfray C, Hall B. K., Hawkes K., Hillis D. M., Kodric-Brown A., Lenski R. E., Pomiankowski A. *Eds. Encyclopedia of Evolution*, 2 vol., Oxford University Press. Pp. 891-895.
- Blondel J. (1995).** « Biogéographie : Approche écologique et évolutive ». *Collection Ecologie*, Masson Ed, 27 : 297 p, Paris.
- Bookstein F.L. (1991).** Morphometric tools for landmark data. Geometry and biology. *Cambridge Press*. 435p.
- Bookstein F.L. (1997).** Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis*, 1: 225-243.
- Boore J. L. (1999).** Survey and summary of animal mitochondrial genomes, *Nucleic Acids Research, Oxford University Press*, 27(8): 1767-1780.
- Botwell D. L. L. (1987).** Rapid isolation of eukariotic DNA. *Analytical Biochemistry*, 162: 463.
- Boudouresque C. F. (2005).** Excursion au Cap-Croisette (Marseille): le milieu marin. 12^e Ed. *GIS Posidonie publ.*, Marseilles, France. P 1-48.
- Boukhicha J., Ben Hassine O. K. & Tlig-Zouari S. (2014).** Range extension and conservation status of *Cymbula nigra* (Gastropoda: Patellidae) in the Tunisian shores. *African Journal of Ecology*, 53(1): 1-11.
- Boukhicha J., Tlig S. Z., Ben Hassine O. K. (2010).** Diversité morphométrique de *Patella caerulea* (Linnaeus, 1758) du littoral rocheux des côtes tunisiennes. *Rapport de Communication internationale de la Mer Méditerranée*, 39: 722.
- Boullier A., Delance J. H., Emig C. C., d'Hondt J. L., Gaspard D. & Laurin B. (1986).** Les populations actuelles de *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) en Corse. Implications paléontologiques. *In*: les Brachiopodes fossiles et actuels, Racheboeuf P. R. & C. Emig editors, Actes du 1er Congrès international sur les Brachiopodes, Brest, 1986. *Biostratigraphie Paléozoïque*, 4: 179-196.
- Bouzaza Z. & Mezali K. (2011).** Etude systématique et phylogénétique de quelques invertébrés marins de la frange côtière algérienne. 2^{ème} journée scientifique de la faculté des sciences exactes et des sciences de la nature et de la vie 25-26 Mai 2011.

- Bouzaza Z. (2012)** Contribution à l'étude systématique, phylogénétique et phylogéographique de quelques espèces de patelles (Gastropoda : Patellidae) de la zone intertidale de la côte algérienne. *Mémoire de Magister*. Université Abdelhamid Ibn Badis, Mostaganem, Algerie. 136p.
- Branch G. M. & Newell R. C. (1978).** A comparative study of metabolic energy expenditure in the limpets *Patella cochlear*, *P. oculus* and *P. granularis*. *Marine Biologie*, **49**: 351–361.
- Branch G. M. (1981).** The Biology of Limpets: Physical factors, energy flow and ecological interactions. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **19**: 235-280.
- Branch GM (1985a)** Limpets: evolution and adaptation. In: *The mollusca*. E.R. Trueman & M.R. Clarke (Eds). Academic press. Orlando, pp 187-220.
- Branch GM (1985b).** Limpets: their role in littoral and sublittoral community dynamics. In *The ecology of rocky coasts* (ed. P. G. Moore and R. Seed), London: Hodder and Stroughton.
- Brault N., Bourquin S., Guillocheau F., Dabard M. P., Bonnet S., Courville P., Estéoule-Choux J. & Stepanoff F. (2004).** Mio–Pliocene to Pleistocene paleotopographic evolution of Brittany (France) from a sequence stratigraphic analysis: relative influence of tectonics and climate. *Sedimentary Geology*, **163** : 175-210.
- Breen PA (1971).** Homing behavior and population regulation in the limpet *Acmea (Collisella) digitalis*, *Veliger*, **15**: 133-41.
- Breton G. (2014).** Port vivant. Préparation d'une radula de *Patella vulgata*. Fiche technique disponible sur : <http://www.port-vivant.com/pages/textes-et-publications.html>.
- Brochier C. (2007).** Cours introductifs à la reconstruction phylogénétique, EGEE : Evolution, Génome et Environnement, Université d'Aix en Provence, Marseille, France. 98p.
- Brown W. M. & Vinograd J. (1974).** Restriction endonuclease cleavage maps of animals mitochondrial DNAs. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, **71**(11) : 4617-4621.
- Brown W. M., George M. & Wilson A. C. (1979).** Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Science*, **76**(4): 1967-1971.
- Bryden H., Candela J. & Kinder T. (1994).** Exchange through the strait of gibraltar, *Prog. Oceanogr*, **33**: 201-248.

Burgos-Rubio V., De la Rosa J., Altamirano M. & Espinosa F. (2015). The role of patellid limpets as omnivorous grazers: a new insight into intertidal ecology. *Marine Biology*, **162**: 2093-2106.

Bustamante R. H., Branch G. M. & Eekhout S. (1995). Maintenance of an exceptional intertidal grazer biomass in South Africa: subsidy by subtidal kelps. *Ecology*, **76**: 2314-2329.

Butler A., Vicente N. & De Gaulejac B. (1993). Ecology of the pteriid bivalves *Pinna bicolor* Gmelin and *Pinna nobilis* L. *Marine Life*, **3(1-2)**: 37-46.

Butman C. (1987). Larval settlement of soft sediment invertebrates : spatial of pattern explained by active habitat selection and the emergig role of hydrodynamical processes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **25**: 113-165.

C

Cahill A. E., De Jode A., Dubois S., Bouzaza Z., Aurelle D., Boissin E., Chabrol O., David R., Egea E., Ledoux J-B., Mérigot B., Weber A. A-T. & Chenuil A. (2017). A multispecies approach reveals hot spots and cold spots of diversity and connectivity in invertebrate species with contrasting dispersal modes. *Molecular Ecology*, **26** (23): 6563-657.

Cain A.J. & Harrison G.A. (1960). Phyletic weighting. *Proc. zool. Soc. of London*, **135**: 1-31.

Casu M., Rivera-Ingraham G. A., Cossu P., Lai T., Sanna D., Dedola G. L., Sussarellu S., Sella G., Cristo B., Curini-Galletti M., Garcia-Gomez J. C. & Espinosa F. (2011). Patterns of spatial genetic structuring in the endangered limpet *Patella ferruginea*: implications for the conservation of a Mediterranean endemic. *Genetica*, **139**: 1293-1308.

Caton-Thompson G. (1946). The Aterian industry: its place and significance in the Palaeolithic world. *The journal of the royal anthropological intitut of Great Britain and Ireland*. **76 (2)**: 87-130.

Cavalli-Sforza L. L. & Edwards A.W.F. (1967). Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics*, **19**: 233-257.

Chamorro-Moreno S. (1988). Conchas de moluscos y otros restos asociados a yacimientos arqueológicos de Ceuta y sus alrededores. In: Ripoll, E. (Ed.), *Actas del 1º Congreso Internacional del estrecho de Gibraltar*, Tomo 4. UNED, Madrid.

- Chaoui L. & Kara H. (2004).** Premier signalement de la sole du Sénégal *Solea senegalensis* (soleidae) dans la lagune du Mellah (Algérie nord-est). *Cybiurn*, **28**: 267-268.
- Chen Y. H., Shaw P. T., et Wolcott T. (1997).** Enhancing estuarine retention of planktonic larvae by tidal currents. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **45**: 525-533.
- Chia F. S., Buckland-Nicks J. & Young C. (1984).** Locomotion of marine invertebrate larvae : a review. *Canadian Journal of Zoology*, **62**: 1205-1222.
- Choquet M. (1966).** Biologie de *Patella vulgata* L. dans le Boulonnais. *Cahiers de Biologie marine*, **7**: 1-22.
- Christiaens J. (1973).** Révision du genre *Patella* (Mollusca, Gastropoda). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, **182**: 1305-1392.
- Collin R. (2003).** Phylogenetic relationships among calyptraeid gastropods and their implications for the biogeography of marine speciation. *Systematic Biology*, **52**: 618-640.
- Conan P. & Millot C. (1995).** Variability of the Northern Current off Marseilles, Western Mediterranean Sea, from february to june 1992. *Oceanologica Acta*, **18**(2) : 193-205.
- Connell J. (1975).** Some mechanisms producing structure in natural communities : a model and evidences from field experiments. In: *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge. pp. 460-490.
- Coppa S., De Lucia A., Massaro G. & Magni P. (2012).** Density and distribution of *Patella ferruginea* in a marine protected area (western Sardinia, Italy): constraint analysis for population conservation. *Mediterranean Marine Science*, **13**: 108-117.
- Corruccini R. (1987).** Shape in morphometrics: comparative analyses. *Americal Journal of Physical Anthropology*, **73**: 289-303.
- Côrte-Real H., Hawkins S. & Thorpe J. (1996a).** Population differentiation and taxonomic status of the exploited limpet *Patella candei* in the Macaronesian islands (Azores, Madeira, Canaries). *Marine Biology*, **125**: 141-152.
- Côrte-Real H., Hawkins S. & Thorpe J. (1996b).** An interpretation of the taxonomic relationship between the limpets *Patella rustica* and *P. piperata*. *Journal of Marine Biology Association. UK*, **76**: 717-732.

- Cowen R. K., Lwiza K. M. M., Sponaugle S., Paris C. B. & Olson D. B. (2000).** Connectivity of marine populations: open or closed? *Science*, **287**: 857-859.
- Coyne J. A., Orr H. A. (2004).** « *Speciation* ». *Sinauer Associates, Sunderland MA*, 545 P.
- Cracraft J. (1983).** Species concept and speciation analysis. In: *Current ornithology. Ed.. Johnston RF, Plenum press, New York*, pp. 159-187.
- Crampton J.S. (1995).** Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia*, **28**: 179-186.
- Crespo J, Rey J.C. & Garcia A. (1987).** Primera cita de *Acanthurus monroviae* Steindachner, 1876 y de *Diodon eydouxii* Brissout de Barneville, 1846 para la ichthyofauna de Europa. *Miscellaneous Zoology*, **11**: 271-275.
- Cretella M., Scillitani G., Toscano F., Turella P., Picariello O. & Cataudo A. (1994).** Relationships between *Patella ferruginea* Gmelin, 1791 and the other Tyrrhenian species of *Patella* (Gastropoda: Patellidae). *Journal of Molluscan Studies*, **60**: 9-17.
- Criado-Aldeanueva F., Javier Soto-Navarro F. & Garcia-Lafuente J. (2012).** Seasonal and interannual variability of surface heat and freshwater fluxes in the Mediterranean Sea : budgets and exchange through the Strait of Gibraltar. *International Journal Of Climatology*, **32**(2): 286-302.
- Crocetta F. (2016).** Backdating the confirmed presence of *Siphonaria pectinata* (Gastropoda: Siphonariidae) along the northern Mediterranean shores, with a discussion on its status in the basin. *Marine Biodiversity Records*, **9**: 55.
- Cruz R., Carballo M., Conde-Padin P. & Rolan-Alvarez E. (2004).** Testing alternative models for sexual isolation in natural populations of *Littorina saxatilis*: indirect support for by-product ecological speciation?. *Journal of Evolutionary Biology*, **17**: 288-293.
- Cucchi T., Baylac M., Evin A., Bignon-Lau O. & Vigne J-D. (2015).** Morphométrie géométrique et archéozoologie : Concepts, méthodes et applications. Sciences Archéologiques. *Archives Contemporaines (eds)*: 197-216.
- Culioli J. M. (2002).** L'actualité de la pointe ! Pointe du Cap Corse. *Association Finocchiarola pour la gestion des espaces naturels de la Pointe du Cap Corse*, **2**: 12-13.

D

- Da Costa E. M. (1776).** Conchology, or Natural History of Shells containing the figures and finely graved, and accompanied with their descriptions in English and French. The whole exhibited in a systematical manner. By a Collector (E. Mendes Da Costa). London.
- Damen W. G. M., Van Grunsven L. A. & Van Loon A. E. (1994).** Transcriptional regulation of tubulin gene expression in differentiating trochoblasts during early development of *Patella vulgata*. *Development*, **120** : 2835 -2845.
- Darlu P. & Tassy P. (2004).** La reconstruction phylogénétique, concepts et méthodes. Masson *Ed.*, 258 pp.
- Darroch J. N. & Mosimann J. E. (1985).** Canonical and principal components of shape. *Biometrika*, **72**: 241-252.
- Darwin C. R. (1859).** On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. *6eme Ed.*, John Murray, London 490 p.
- Darwin C. R. & Wallace A.R. (1858).** On the Tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology*, **3**: 46-50.
- David B & Fouray M (1984).** Variabilité et disjonction évolutive des caractères dans les populations de *Micraster* (Echinoidea, spatangoida) du Crétacé supérieur de Picardie. *Geobios-Lyon*, **17**: 447-476.
- Dawid I. B. & Blackler A. W. (1972).** Maternal and cytoplasmic inheritance of mtDNA in *Xenopus*. *Developmental Biology*, **29** : 152-161.
- Dawson M. N. (2001).** Phylogeography in coastal marine animals: a solution from California?. *Journal of Biogeography*, **28** : 723-736.
- Degnan J. H. & Rosenberg N. A. (2006).** Discordance of species trees with their most likely gene trees. *PLOS Genetics*, **2**: 762-768.
- Delessert B. (1841).** Recueil de coquilles décrites par Lamarck dans son Histoire naturelle des animaux sans vertèbres et non encore figurées. *Eds. Masson et Cie. Paris, France. 190p.*

- Della Santina P., Sonni C., Sartoni G. & Chelazzi G. (1993).** Food availability and diet composition of three coexisting Mediterranean limpets (*Patella* spp.). *Marine Biology*, **116**: 87-95.
- Demes K. W., Graham M. H. & Suskiewicz T. S. (2009).** Phenotypic plasticity reconciles incongruous molecular and morphological taxonomies: the giant kelp *Macrosystis* (Laminariales, Phaeophyceae), is a monospecific genus. *Journal of Phycology*, **45**: 1266-1269.
- Di Bacco C., Sutton D., et McConnico L. (2001).** Vertical migration behavior and horizontal distribution of brachyuran larvae in a low-inow estuary: implications for bay-ocean exchange. *Marine Ecology Progress Series*, **217**:191-206.
- Di Monterosato T. A. (1888).** Mollusci del Porto di Palermo specie e varietà. *Bollettino della Società entomologica italiana*,**13**: 162-165.
- Dodd J. M. (1955).** Artificial fertilisation, larval development and metamorphosis in *Patella vulgata* L. and *Patella caerulea* L. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, **29**: 172-185.
- Dodd J. M. (1957).** Artificial fertilisation, larval development and metamorphosis in *Patella vulgata* L. and *Patella caerulea* L. *Pubblicazione della Stazione Zoologica di Napoli*, **29**: 172-186.
- Donald K. M., Kennedy M. & Spencer H. G. (2005).** Cladogenesis as the result of long-distance rafting events in south pacific topshells (Gastropoda, Trochidae). *Evolution*, **59(8)**: 1701-1711.
- Duchon, J. (1976).** Interpolation des fonctions de deux variables suivant le principe de la flexion des plaques minces. R.A.I.R.O. *Analyse numérique*, **10**: 5-12.
- Duggen S., Hoernie K., Bogaard Pvd., Rüpke L. & Morgan J. P. (2003).** Deep roots of the Messinian salinity crisis. *Nature*, **422**: 602-606.

E

- Eekhout S., Raubenheimer C. M., Branch G. M., Bosman, A. L. & Bergh M.O. (1992).** A holistic approach to the exploitation of intertidal stocks. *South African Journal of Marine Science*, **12**: 1017-1030.
- Ellegren H. (2000).** Microsatellite mutations in the germline: implications for evolutionary inference. *Trends in Genetics*, **16(12)** : 551-558.

Ellien C., Thiebaut E., Barnay A. S., Dauvin J. C., Gentil F. & Salomon J. C. (2000). Influence de la variabilité de la dispersion larvaire sur la dynamique d'une métapopulation marine en Manche. *Oceanologica Acta*, **23**(4): 423-442.

Espinosa F. & Ozawa T. (2006). Population genetics of the endangered limpet *Patella ferruginea* (Gastropoda: Patellidae): taxonomic, conservation and evolutionary considerations. *Blackwell Verlag, Berlin*, **44**(1): 8-16.

Espinosa F. & Rivera-Ingraham G. A. (2017). Biological conservation of giant limpet: The implication of large size. *Advances in Marine Biology*, **76**: 106-155.

Espinosa F., Gonzalez A. R., Maestre M. J., Fa D., Guerra-Garcia J. M. & Garcia-Gomez J. C. (2008). Responses of the endangered limpet *Patella ferruginea* to reintroduction under different environmental conditions: survival, growth rates and life-history. *Italian Journal of Zoology*, **75**: 371-384.

Espinosa F., Rivera-Ingraham G. A., Fa D. & Garcia-Gomez J. C. (2009). Effect of human pressure on population size structures of the endangered ferruginean Limpet: Toward future management measures. *Journal of Coastal Research*, **25**: 857-863.

Excoffier L. & Lischer H. E. L. (2010). Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Research*, **10**: 564-567.

Excoffier L. & Lischer H. E. L. (2010). Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Research*, **10**: 564-567.

Eyre-Walker A (2006). Evolution. Size does not matter for mitochondrial DNA. *Science* **312** : 537-538.

F

Fairbanks R. G. (1989). A 17,000-year glacio-eustatic sea level record--influence of glacial melting rates on the Younger Dryas event and deep-sea circulation. *Nature*, **342**: 637-642.

- Fekih M & Gougerot L (1974).** Liste commentée des Gastéropodes testacés marins recueillis dans les dépôts littoraux actuels du Golfe de Tunis. *Bulletin de l'Institut National de Science Technologique, Océanographique et de Pêche de Salammbo*, **3**: 165-232.
- Felsenstein J. (1981).** Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution*, **17**: 368-376.
- Ferson S., Rohlf F.J. & Koehn R.K. (1985).** Measuring shape variation of two dimensional outlines. *Systematic Zoology*, **34**: 59-68.
- Figuerola L. & Green A. J. (2002).** Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology*, **47**: 483-494.
- Fischer-Piette E. & Gaillard J. (1959).** Les Patelles au long des cotes Atlantiques Ibériques et nord Marocaines. *Journal de Conchyliologie*, **99**: 135-200.
- Fischer-Piette E. (1948).** Sur les éléments de prospérité des patelles et sur leur spécificité. *Journal de Conchyliologie*. **88**: 45-96.
- Fisher R. A. (1930).** The genetical theory of Natural Selection ». *Oxford University press*. Oxford UK, 265 p.
- Fisher W. (1987).** Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche, Vol **1**, 760 pp.
- Frenkiel L. & Moueza M. (1977).** Extension de l'aire de répartition de *Patella safiana* Lmk. sur la côte algérienne. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Afrique du Nord*, **68**: 113-118.
- Frenkiel L. & Moueza M. (1982).** Ecologie des Patellidae dans différents biotopes de la côte algérienne. *Malacologia*, **22**: 523-530.
- Frenkiel L. (1975).** Contribution à l'étude des cycles de reproduction des Patellidae en Algérie. *Pubblicazione de la Stazzione Zoologica di Napoli*, **39**: 153-189.
- Fretter V. & Graham A. (1962).** British Prosobranch Molluscs, their functional anatomy and ecology. *Ray Society*, London 755pp.
- Fretter V. & Graham A.(1976).** The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. *Journal of Molluscan Studies (Suppl. 1)* : 1-37.

Frick H. M., Halttonen P., Himanen P., Huttunen M., Porsti P., Pitkajarvi T., Poyhonen L., Pyykonen M-L., Reinikainen P., Salmela P. & Saraste M. (1986). A long term double-blind comparison of doxazosin and atenolol in patients with mild to moderate essential hypertension. *British Journal of Clinical Pharmacology*, **21**: 55-62.

Fu Y. X. & Li W. H. (1999). Coalescing into the 21st century: An overview and prospects of coalescent theory. *Theoretical Population Biology*, **56**: 1-10.

G

Gaffney P. (1980). On the number of *Patella* species in South-West England. *Journal of Marine Biology Association. UK*, **60**: 565-574.

Gagnon J-M., Kenchington E., Port A., Anstey L. J. & Murillo F. J. (2015). Morphological and genetic variation in North Atlantic giant file clams, *Acestaspp.* (Bivalvia : Limidae), with description of a new cryptic species in the northwest Atlantic. *Zootaxa*, 4007 (2): 151-180.

Gaines S. & Roughgarden J. (1985). Larval settlement rate : A leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **82**: 3707-3711.

Garland E., Zimmer C. & Lentz S. (2002). Larval distributions in inner-shelf waters: The roles of wind-driven cross-shelf currents and diel vertical migrations. *Limnology and Oceanography*, **47**: 803-817.

Gavrilets S. & Waxman D. (2002). Sympatric speciation by sexual conflict. *Proceedings of the National Academy of Science*, **99 (16)** : 10533-10538.

Gavrilets S. (2000). Waiting time to parapatric speciation. *Proceedings of the Royal Society of London*, **267** : 2483-2492.

George D. & George J. (1980). La vie marine, encyclopédie illustrée des invertébrés marins, *Ed.* Maloine S.A., 173 pp.

Gérard A (1978). Recherches sur la variabilité de diverses populations de *Ruditapes decussatus* et *Ruditapes philippinarum*. 3rd cycle thesis, University of Brest, France.

- Gilbert-Horvath E. A., Larson R. J & Garza J. C. (2006).** Temporal recruitment patterns and gene flow in kelp rockfish (*Sebastes atrovirens*). *Molecular Ecology*, **15** : 3801-3815.
- Gilpin M. (1991).** The genetic effective size of a metapopulation. *Botanical Journal of the Linnean society*, **42** : 165-175.
- Golani D. & Sonin O. (1996).** The occurrence of the tropical west African marine fishes *Acanthurus monroviae* (Acanthuridae) and *Arius parkii* (Ariidae) in the Levant. *Aqua*, **2**: 1-3.
- Goldson A. J., Hughes R. N. & Gliddon C. J. (2001).** Population genetics consequences of larval dispersal mode and hydrography: a case study with bryozoans. *Marine Biology*, **138** : 1037-1042.
- Gomes J. & Velho L. (1999).** From Fourier Analysis to Wavelets. Cours de l'Institut de Mathématiques Pures et Appliquées, Rio de Janeiro, Brasil.
- Grandfils R. & Vega R. (1984).** Presencia de *Patella nigra* (da Costa, 1771) en las costas de Malaga. Aspectos morfológicos-radulares. *Iberus*, **4**: 59-73.
- Grandfils R. (1982)** Contribucion al conocimiento de *Patella ferruginea* (Gmelin, 1789). *Iberus*, **2**: 57-69.
- Gray D. R. & Hodgson A. N. (2003).** Growth and reproduction in the high-shore South African limpet *Helicon pectunculus* (Mollusca: Patellogastropoda). *African zoology*, **38**: 371-386.
- Green A. J., Jenkins K. M., Bell D., Morris P.J. & Kingsford R. T. (2008).** The potential role of waterbirds in dispersing invertebrates and plantes in arid Australia. *Freshwater Biology*, **53**: 308-392.
- Griffiths A. J. F., Miller J. H., Suzuki D. T., Lewontin R. C. & Gelbart W. M. (1996).** An introduction to Genetic Analysis. 6^{eme} Ed. *Freeman and Company*, New York, 915 p.
- Grovel A. (1961).** Contribution à l'étude sédimentologique de la baie d'Alger et de la baie de Bérard. Thèse de 3^e cycle, *Univ. d'Alger*, 45 pp.
- Guallart J., PeHa J. B. & Pérez-Larruscain J. (2013a).** Primeras imágenes de una forma juvenil de lapa ferruginosa. *Quercus*, **325**: 52-53.

Guallart J., Calvo M., Acevedo I. & Templado J. (2013b). Two-way sex change in the endangered limpet *Patella ferruginea* (Mollusca: Gastropoda). *Invertebrate Reproduction & Development*, **57**: 247-253.

Guelorget O. & Perhuisot J. P. (1983). Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. Travaux du laboratoire de géologie. 16th ed. Paris, France : Presse de l'école normale supérieure.

Guerra M. T. & Gaudencio M. J. (1986). Aspects of the ecology of *Patella* spp. on the portuguese coast. *Hydrobiologia*, **142**: 57-69.

Guerra-García J. M., Corzo J., Espinosa F. & García-Gómez J. C. (2004). Assessing habitat use of the endangered marine mollusc *Patella ferruginea* (Gastropoda, Patellidae) in the northern Africa: preliminary results and implications for conservation. *Biological Conservation*, **116**: 319-326.

Guerra-Garcia J. M., Corzo J., Espinosa F., Fa D. & Garcia-Gomez J. C. (2004). Extinction risk and harbours as marine reserves? *Journal of Molluscan Studies*, **70**: 96-98.

Guerra-García J. M., Maestre M. J., González A. R. & García-Gómez J. C. (2006). Assessing a quick monitoring method using rocky intertidal communities as a bioindicator: a multivariate approach in Algeciras Bay. *Environmental Monitoring and Assessment*, **116**: 345-361.

H

Hakenkamp CC & Morin A (2000). The importance of meiofauna to lotic ecosystem functioning. *Freshw Biol* 44: 165-175.

Haldane J. B. S. (1932). The time of action of genes and its bearing on some evolutionary problems. *The American Naturalist*, **66** : 5-24.

Hall T. A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, **41**: 95-98.

Hammer O., Harper D. A. T. & Ryan P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**: 1-9.

- Haq B. U., Hardenbol J. & Vail P. R. (1987).** Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, **235** : 1156-1166.
- Harrison S. & Hastings A. (1996).** Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. *Trends in Ecology & Evolution*, **11** : 180-183.
- Hawkins S. J., Côté-Real H. B. S. M., Pannacciulli F. G., Weber L. C. & Bishop J. D. D. (2000).** Thoughts on the ecology and evolution of the intertidal biota of the Azores and other Atlantic islands. *Hydrobiologia*, **440**: 3-17.
- Hayward P.J., Nelson-Smith T. & Shields C. (1998).** Guide des bords de mer, mer du nord, manche, atlantique, méditerranée. *Delachaux & Niestlé Ed.*, Paris. 351pp.
- Hellberg M. E. & Vacquier V. D. (1999).** Rapid evolution of fertilization selectivity and lysine DNA sequences in teguline gastropods. *Molecular Biology and Evolution*, **16**: 839–848.
- Hellberg M. E. (2006).** No variation and low synonymous substitution rates in coral mtDNA despite high nuclear variation. *BMC Evolutionary Biology*, **6**(24) doi: 10.1186/1471-2148-6-24
- Hewitt G. M. (2001).** Speciation, hybrid zones and phylogeography or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology*, **10** : 537-549.
- Hill A. (1991a).** A mechanism for horizontal zooplankton transport by vertical migration in tidal currents. *Marine biology*, **111**: 485-492.
- Hill A. (1991b).** Vertical migration in tidal currents. *Marine Ecology Progress Series*, **75**: 39-54
- Hill A. (1994).** Horizontal zooplankton dispersal by diel vertical migration in S2 tidal currents on the northwest European continental shelf. *Continental Shelf Research*, **14**: 491-506.
- Hodgson A. N., Ridgway S. A., Branch G. M. & Hawkins S. J. (1996).** Spermatozoan morphology of 19 species of prosobranch limpets (Patellogastropoda) with a discussion of patellid relationships. *Philosophical transactions of the Royal Society of London B*, **351**: 339-347.
- Howard D. J. & Berlocher S. H. (1998).** Endless Forms: Species and Speciation. *Atkeson & Berg Ed.*, USA, 186p.
- Hsü K. J. (1971).** Origin of the Alps and the Western Mediterranean. *Nature*, **233** : 44-48.

Hudson R. R. (1990). Gene genealogies and the coalescent process. In Futuyma D & Antonovics J. « *Oxford surveys in evolutionary biology* », Oxford University Press, New York, Vol 7: 1–44.

Hutchison C. A., Newbold J. E. Potter S.S. & Edgell M. H. (1974). Maternal inheritance of mammalian mitochondrial DNA. *Nature*, **251** : 536-538.

I

Ibrahim K. M., Nichols R. A. & Hewitt G. M. (1996). Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion. *Heredity*, **77**: 282-291.

Innan H. & Nordborg M. (2002). Recombination or mutational hot spots in human mtDNA?. *Molecular Biological Evolution*, **19**: 1122-1127.

Iwata H. & Ukai Y. (2002). SHAPE: A Computer Program Package for Quantitative Evaluation of Biological Shapes Based on Elliptic Fourier Descriptors. *The Journal of Heredity*, **93**: 384-385.

J

Jarne P., Berrebi P. & Guelorget O. (1988). Variabilité génétique et morphométrie de cinq populations de palourdes *Ruditapes decussatus* (mollusque, bivalve). *Oceanologica Acta*, **11**: 401-407.

Jensen R. A. & Morse D. E. (1990). Chemically induced metamorphosis of polychaete larvae in both the laboratory and ocean environment. *Journal of Chemical Ecology*, **16**: 911-930.

Jerardino A. & Navarro R. (2008). Shell morphometry of seven limpet species from coastal shell middens in southern Africa. *Journal of Archaeological Science*, **35**: 1023-1029.

Jia Y. (2000). Formation of an Azores Current due to Mediterranean overflow in a modelling study of the North Atlantic. *Journal of Physical Oceanography*, **30**: 2342-2358.

Johannesson K. (2001). Parallel speciation: a key to sympatric divergence. *Trends in Ecology & Evolution*, **16** : 148-153.

Johannesson K. (2003). Evolution in *Littorina*: ecology matters *Journal of Sea Research* **49** : 107-117.

Jolicœur P. (1963). The generalization of the allometry equation. *Biometrics*, **19**: 497-499.

Jolly M. T., Viard F., Gentil F., Thiebaut E. & Jollivet D. (2006). Comparative phylogeography of two coastal polychaete tubeworms in the North East Atlantic supports shared history and vicariant events. *Molecular Ecology*, **15**: 1841-1855.

Jones G. P., Milicich M. J., Emslie M. J. & Lunow C. (1999). Self-recruitment in a coral reef fish population. *Nature*, **402** : 802-804.

Jong H. (1998). In search of historical biogeographic patterns in the western Mediterranean terrestrial fauna. *Biological Journal of the Linnean Society*, **65** : 99-164.

Jørgensen H. B. H., Hansen M. M., Bekkevold D., Ruzzante D. E. & Loeschcke V. (2005). Marine landscapes and population genetic structure of herring (*Clupea harengus* L.) in the Baltic Sea. *Molecular Ecology*, **14(10)** : 3219–3234.

Jouzier E. (2004). Une découverte majeure du XX^e Siècle : La structure de l'ADN, le secret de la vie vue au travers de la philatélie. *Bulletin de la Société de pharmacie de Bordeaux*, **143**: 113-130.

Jukes T. H. & Cantor C. R. (1969). Evolution of protein molecules. In: Munro HN, editor, *Mammalian Protein Metabolism*, Academic Press, New York, pp. 21-132.

K

Katsanevakis S., Poursanidis D., Issaris Y., Panou A., Petza D., Vassilopoulou V., Chaldaïou I., Sini M., (2011). “Protected” marine shelled molluscs: thriving in Greek seafood restaurants. *Mediterranean Marine Science*, **12(2)**: 429-438.

Kenney D. E. & Borisy G. G. (2009). Thomas Hunt Morgan at the Marine Biological Laboratory: Naturalist and Experimentalist. *Genetics*, **181**: 841-846.

Kimura M. (1968). Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, **217**: 624-626.

King J. L. & Jukes T. H. (1969). Non-Darwinian Evolution. *Science*, **164**: 788-798.

Kingman J. F. C. (2000). The coalescent. *Stochastic Processes and their Applications*, **13**: 235-248.

Klerkx A. H. E. M., De Boer E. & Van Loon A. E. (2001). Spatio temporal expression of a gene encoding a putative RNA-binding protein during the early larval development of the mollusc *Patella vulgata*. *Development Genes and Evolution*, **211**: 423-427.

Knowlton N. & Keller B. (1986). Larvae which fall far short of their potential: highly localized recruitment in an Alpheid shrimp with extended larval development *Bulletin of Marine Science*, **39** (2): 213-223.

Koehler R. (1921). Faune de France – Echinodermes. *Librairie de la Faculte des Sciences*, Paris, 210p.

Kordos L. & Burton R. (1993). Genetic differentiation of Texas Gulf coasts populations of the Blue crab *Callinectes sapidus*. *Marine Biology*, **117** : 227-233.

Kotoulas G., Bonhomme F. & Borsa P. (1995). Genetic structure of the common sole *Solea vulgaris* at different geographic scales. *Marine Biology*, **122** : 361-375.

Koufopanou V., Reid D. G., Ridgway S. A. & Thomas R. H. (1999). A molecular phylogeny of the Patellid limpets (Gastropoda: Patellidae) and its implications for the origins of their antitropical distribution . *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **11** (1): 138-156.

Kresge N., Vacquier V. D. & Stout C. D. (2001). Abalone lysine: the dissolving and evolving sperm protein. *BioEssays*, **23** : 95-103.

Krijgsman W., Hilgen F. J., Raffi I., Sierros F. J. & Wilson D. S. (1999). Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature*, **400**: 652-655.

Kuhl F.P. & Giardina C.R. (1982). Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing*, **18**: 259-278,

L

Laborel-Deguen & F. Laborel J. (1990). Nouvelles données sur la patelle géante *Patella ferruginea*, Gmelin en Méditerranée. II. Ecologie, biologie, reproduction. *Haliotis*, Fr., **10**: 55-62.

Laborel-Deguen F. & Laborel J., (1991). Nouvelles observations sur la population de *Patella ferruginea* de Corse. In: *Boudouresque, C.F., Avon, M., Gravez, V. (Eds.), Les espèces marines à protéger en Méditerranée. GIS Posidonie Publishers, Marseille*, pp. 119–128.

- Lack D. L., Hodgkin A. L., VENABLES L. S. V., Mayr E., Hardy A. C., Thorpe W. H. & Tinbergen N. (1973).** My life as an amateur ornithologist. *Ibis*, **115**(3): 421.
- Lacombe H. & Tchernia P. (1960).** Quelques traits généraux de l'hydrologie de la méditerranéenne. *Cahier d'Océanographie*, **8**: 528-547.
- Lacombe H. & Tchernia P. (1972).** Caractères hydrologiques et circulation des eaux en Méditerranée. In: *The Mediterranean Sea*, D. J. Stanley Ed., Dowden Hutchinson and Ross, Strousberg, pp. 25-36.
- Lagadeuc Y. (1992).** Transport larvaire en Manche. Exemple de *Pectinaria koreni* (Malmgren), annélide polychète, en baie de Seine. *Oceanologica Acta*, **15**:383-395.
- Lamarck J-B P A M (1822).** Histoire naturelle des animaux sans vertèbres ... précédée d'une introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'exposition des principes fondamentaux de la zoologie. Eds. Verdière. Paris, France. 490p.
- Le Quesne W. J. F. & Hawkins S. J. (2006).** Direct observation of protandrous sex change in the patellid limpet *Patella vulgata*. *Journal of Marine Biology Association UK*, **86**: 161- 162.
- Le Quesne W. J. F. (2005).** The response of a protandrous species to exploitation, and the implications for management: a case study with Patellid limpets. *Faculty of Engineering Science and Mathematics, School of Ocean and Earth Science, Doctoral Thesis*, 203 pp.
- Lefebvre J. (1981).** Introduction aux statistiques multidimensionnelles. *Masson. (2ed)*, Paris. 259p.
- Lespinet O., Nederbragt A. J., Cassan M., Dictus W. J. A. G., Van Loon A. E. & Adoutte A. (2002).** Characterisation of two *snail* genes in the gastropod mollusc *Patella vulgata*. Implications for understanding the ancestral function of the *snail*-related genes in Bilateria. *Development Genes and Evolution*, **212** : 186-195.
- Levins R (1969).** Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the entomological society of America* **15** : 237-240.
- Li B. (2008).** Fiabilité des clades et congruence taxinomique : Application à la phylogénie des téléostéens acanthomorphes. *Thèse de doctorat, Université Paris VI – Pierre et Marie Curie, Paris*, 217 pp.

Li W. H. & Fu Y. X. (1993). Statistical tests of neutrality of mutations. *Genetics*, **133**: 693-709.

Lima F. P., Queiroz N., Ribeiro P. A., Hawkins S. J. & Santos A. M. (2006). Recent changes in the distribution of a marine gastropod *Patella rustica* (Linnaeus, 1758), and their relationship to unusual climatic events. *Journal of Biogeography*, **33**: 812-822.

Little C. & Kitching J. A. (1996). The biology of rocky shores. *Limnology and Oceanographical*, **41**: 1584-1585.

Lodé T. (1998). Cours de génétique des populations. *Ellipses Ed.*, Paris, 126 pp.

Lourie S. A., Gree D. M. & Vincent C. J. (2005). Dispersal, habitat differences and comparative phylogeography of Southeast Asian seahorses (Syngnathidae: Hippocampus). *Molecular Ecology*, **14** : 1073-1094.

M

Maatallah R. & Borhane D.A. (2014). *Patella rustica* Linnaeus, 1758 (Gastropoda, Patellogastropoda) inhabiting coast of Skikda (Algérie). *Journal of Life Science*, **8**: 65-77.

Mackenzi A. (2000). Écologie. Berti *Ed.*, Paris 368 p.

Mangit F., Korkmaz M. & Yerli S. V. (2018). Morphological variation of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) with emphasis on allometry. *Turkish Journal of Zoology*, **42**: 53-61.

Marcus L. F. (1990). Traditionnal morphometrics, in Proceedings of the Michigan morphometrics workshop, *F.J. Rohlf & F.L. Bookstein (eds.)*: 77-122.

Marincovich L. & Gladenkov A. (1999). Evidence for an early opening of the Bering Strait. *Nature*, **397** : 149-151.

Marko P. B. (2002). Fossil calibration of molecular clocks and the divergence times of geminate species pairs separated by the Isthmus of Panama. *Molecular Biology and Evolution*, **19**: 2005-2021.

Marta-Almeida M., Dubert J., Peliz A. & Queiroga H. (2006). Influence of vertical migration pattern on retention of crab larvae in a seasonal upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, **307**: 1-19.

- Martin A. P., Naylor G. J. P. & Palumbi S. R. (1992).** Rates of mitochondrial DNA evolution in sharks are slow compared with mammals. *Nature*, **357** : 153-155.
- Matousek J. & Nesetril J. (2004).** Introduction aux mathématiques discrètes. 1st edn. Springer Science & Business Media, New York, USA.
- Mauro A., Arculeo M. & Parinello N. (2003).** Morphological and molecular tools in identifying the Mediterranean limpets *Patella caerulea*, *Patella aspera* and *Patella rustica* ». *Journal of experimental marine biology and ecology*, **295**: 131-143.
- Mauro A., Parrinello N. & Arculeo M. (2001).** Artificial environmental condition can affect allozyme genetic structure of the marine gasteropod *Patella caerulea*. *Journal of Shellfish Research*, **20**: 1059-1063.
- Mayr E. (1942).** Systematics and the origin of species, *Columbia University Press*, New York, 334p.
- Mayr E. (1954).** Geographic speciation in tropical echinoids. *Evolution*, **8** : 1-18.
- McDonald J. H. & Kreitman M. (1991).** Adaptive protein evolution at the *Adh* locus in *Drosophila*. *Nature*, **351**: 652-654.
- McKenzie J. A. (1999).** From desert to deluge in the Mediterranean. *Nature*, **400** : 613-614.
- McMillan W. O., Raff R. A. & Palumbi S. R. (1992).** Population genetic consequences of developmental evolution in sea urchins (genus *Heliocidaris*). *Evolution*, **46** : 1299-1312.
- Meinesz A. & Dominici J-M. (2015).** Etude de la croissance, de la longévité et du comportement de *Patella ferruginea* dans la réserve naturelle de Scandola, Mission 2014. Convention GIS Posidonie/ Parc Naturel Régional de la Corse (Lettre de commande PNRC/JMC/N°343/2014). 34p.
- Metaxas A. (2001).** Behaviour inow : perspectives on the distribution and dispersion of meroplanktonic larvae in the water column. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**: 86-98.
- Meulenkamp J. E. & Sissingh W. (2003).** Tertiary palaeogeography and tectonostratigraphic evolution of the Northern and Southern Peri-Tethys platforms and the intermediate domains of the

African- Eurasian convergent plate boundary zone. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **196**: 209-228.

Mezali K. (2005). On the presence of *Patella ferruginea* (Gmelin, 1791) in the western Algerian coast (Stidia, Algeria). *Proceeding of 40th European Marine Biology Symposium, Vienna, Austria*, 21-25 august 2005. p 43.

Mezali K. (2007). Etude de la pollution de la côte de Mostaganem et étude systématique et écologique de la patelle *Patella ferruginea* (Gmelin, 1791) dans la zone de Stidia, Algérie. *7^{eme} Congrès Maghrébin des Sciences de Mer & 1^{er} Congrès Franco - Maghrébin de Zoologie et d'Ichtyologie sous le thème : Environnement aquatique et ses ressources, Connaissances, gestion et valorisation - El Djadida (Maroc) du 4 au 7 novembre 2007*. p 130.

Mezali K. (2008). Phylogénie, systématique, dynamique des populations et nutrition de quelques espèces d'Holothurie aspidochirotés (Holothuroidea: Échinodermata) inféodées aux herbiers de Posidonies de la région Algérienne. *Thèse en vue de l'obtention du diplôme de Doctorat d'Etat. Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene, Algérie*, 208 pp.

Miguel C. S., Machado L. M. & Bebianno M. J. (1999). Concentrações de Cd, Cu e Zn em Mexilhões *Mytilus galloprovincialis* e lapas *Patella aspera*, ao Longo da Costa Algarvia (Sul de Portugal). *Ecotoxicology and Environmental Restoration*, **2** (1): 1-6.

Millot C. (1987). The circulation of the levantine intermediate water in the Algerian basin. *Journal of geophysical research*, **92** (C8): 8265-8276.

Millot C. (1999). Circulation in the Western Mediterranean Sea. *Journal of Marine Systems*, **20**: 423-442.

Mladenov P. V., Allibone R. M. & Wallis G. P. (1997). Genetic differentiation in the New Zealand sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinodermata: Echinoidea). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **31** : 261-269.

Moreno D. & Arroyo M. C. (2008). *Cymbula nigra* (da Costa, 1771). In: *Libro rojo de los invertebrados de Andalucía*: 301-309 (J. M. Barea-Azcon, E. Bal lesteros & D. Moreno, Eds.). Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.

Moreteau J. C. & Vicente N. (1988). Etude morphologique et croissance de *Pinna nobilis* (Mollusque Eulamellibranche) dans le parc national sous-marin de Port-Cros (Var, France). *Rapport de Communication internationale de la Mer Méditerranée*, **31**: 20.

Morgan T. H. (1905). An Alternative Interpretation of the Origin of Gynandromorphous Insects. *Science*, **21**: 632-634.

Mortier M. (1992). Instabilités du courant algérien. *Thèse de doctorat en Mécanique des fluides de l'Université de d'Aix-Marseille II*. 288 pp.

Mosimann J. E. & James F. C. (1979). New Statistical Methods for Allometry with Application to Florida Red-Winged Blackbirds. *Evolution*, **33(1)**: 444-459.

Mosimann J.E. (1970). Size Allometry : Size and Shape Variables with Characterizations of the Lognormal and Generalized Gamma Distributions. *Journal of the American Statistical Association*, **65** (330): 930-945.

Mullis K. B. & Faloona F. A. (1987). Specific synthesis of DNA *in vitro* via polymerase catalyzed chain reaction. *Methods in Enzymology*, **155**: 335–350.

Muths D. (2006). « Structures génétique et démographique des populations de deux espèces d'ophiures aux caractéristiques biologiques contrastées, *Acrocnida brachiata* et *Ophiothrix fragilis*, en Atlantique Nord-Est » Thèse en vue de l'obtention du diplôme de doctorat de l'Université de ParisVI, 256 p.

Myriam H. (2001). Génétique moléculaire et évolutive, *Ed. Maloine*, Paris. 326 p.

N

Nakano T. & Ozawa T. (2007). Worldwide phylogeography of limpets of the order Patellogastropoda: molecular, morphological and palaeontological evidence. *Journal of Molluscan Studies*, **73**: 79-99.

Nakhlé K. F. (2003). Le mercure, le cadmium et le plomb dans les eaux littorales libanaises: apport et suivi au moyen de bioindicateurs quantitatifs (éponges, bivalves et gastéropodes). Thèse de doctorat, Université Denis Diderot, Paris, France.

Nei M. (1987). Molecular Evolutionary Genetics, *Columbia University Press*, New York, 512 pp.

Neige P., Chaline J., Chone T., Courant F., David B., Dommergues J-L., Laurin B., Madon C., Magnez-Jannin F., Marchand D. & Thierry J. (1997). La notion d'espace morphologique, outil d'analyse de la morphodiversité des organismes. *Geobios*, **20**: 415-422.

Nordsieck F. & Garcià-Talavera F. (1979). Moluscos marinos de Canarias y Madeira (Gastropoda). *Tenerife: Aula de Cultura del Cabildo Insular de Tenerife*. 208p.

O

Odum E. P. (1971). Basic ecology. *Holt Saunders International editions*, Philadelphia.

Ogden R. & Thorpe R. S. (2002). Molecular evidence for ecological speciation in tropical habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **99** : 13612-13615.

Olmi E. J. (1994). Vertical migration of blue crab (*Callinectes sapidus*) megalopae: implications for transport in estuaries. *Marine Ecology Progress Series*, **113** : 1-2.

Orr M. R. & Smith T. B. (1998). Ecology and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, **13** : 502-506.

Orton J. H. (1919). Sex-phenomena in the common limpet (*Patella vulgata*). *Nature*, **104**: 373-374.

Özgökmen T. M., Chassignet E. P. & Rooth C. G. H. (2001). On the connection between the Mediterranean Outflow and the Azores Current. *Journal of Physical Oceanography*, **31**: 461-480.

P

Page R.D.M. & Charleston M.A. (1997). From gene to organismal phylogeny: reconciled trees and the gene tree/species tree problem. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **7**: 231-240.

Pagel M. (2002). Phylogenetic inference Methods. In: Pagel M., Frank S.A., Godfray C., Hall, B.K., Hawkes K., Hillis D.M., Kodric-Brown A., Lenski R.E. & Pomiankowski A. *Eds.*, *Encyclopedia of Evolution*, Oxford University Press, **vol. 2.**: 895-904.

Pallary P. M. (1900). Coquilles marines du littoral du département d'Oran, *Journal de Conchyliologie*, **48**: 211-422.

- Palumbi S. R. (1994).** Genetic divergence, reproductive isolation and marine speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**: 547-572.
- Palumbi S. R. & Lessios H. A. (2005).** Evolutionary animation: how do molecular phylogenies compare to Mayr's reconstruction of speciation patterns in the sea?. *Proceedings of the National Academy of Science*, **102**: 6566-6572.
- Palumbi S. R. (1992).** Marine speciation on a small planet. *Trends in Ecology and Evolution*, **7**(4) : 114-118.
- Palumbi S. R. (1999).** All males are not created equal: fertility differences depend on gamete recognition polymorphisms in sea urchin. *Proceedings of the National Academy of Science*, **96** (22) : 12632-12637.
- Pamilo. P. & Nei M. (1988).** Relationships between gene trees and species trees. *Molecular Biology and Evolution*. **5**: 568-583.
- Pandita H., Zaim Y., Aswan & Rizal Y. (2013).** Relationship of Biometrical Aspect of Turritellidae with Geochronological Aspect in West Java. *International Journal of Geoscience*, **4**: 777-784.
- Pannell J. R. & Charlesworth B. (2000).** Effects of metapopulation processes on measures of genetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **355** : 1851-1864.
- Paracuellos M., Nevado J. C., Moreno D., Giménez A. Alesina J. J. (2003).** Conservational status and demographic characteristics of *Patella ferruginea* Gmelin, 1791 (Mollusca, Gastropoda) on the Alboran Island (Western Mediterranean). *Animal Biodiversity and Conservation*, **26**(2): 29-37.
- Pasteur-Humbert C. (1962).** Les mollusques marins testacés du Maroc. Catalogue non critique. I. Gasterópodes. *Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien. Série Zoologie*, **23**: 1-245.
- Patterson J., Chamberlain B. & Thayer D. (2006).** Finch TV Version 1.4.0. *Geospiza Inc.* Disponible sur : <http://www.geospiza.com/Products/finchtv.shtml>.
- Payraudeau B. C. (1826)** Catalogue descriptif et méthodique des Annélides et Mollusques de l'Ile de Corse. Paris, France. 240p.

- Pechenik J. (1999).** On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series*, **177**: 269-297.
- Peliz A., Marchesiello P., Dubert J., Marta-Almeida M., Roy C. & Queiroga H. (2007).** A study of crab larvae dispersal on the Western Iberian shelf : Physical processes. *Journal of Marine Systems*, **68** : 215-236.
- Peñas A., Rolán R., Luque A. A., Templado J., Moreno D., Rubio F., Salas C., Sierra A. & Gofas S. (2006).** Moluscos marinos de la Isla de Alborán. *Iberus*, **24**: 23–151.
- Pérez-Losada M., Nolte M. J., Crandall K. A. & Shaw P. W. (2007).** Testing hypotheses of population structuring in the Northeast Atlantic Ocean and Mediterranean Sea using the common cuttlefish *Sepia officinalis*. *Molecular Ecology*, **16** : 2667-2679.
- Perrier R. (1976).** La faune de France: les Mollusque. De La Grave *Ed.*, Paris, France. 195 pp.
- Perrings C. (2005).** Mitigation and adaptation strategies for the control of biological invasions. *Ecological Economics*, **52**: 315-325.
- Pfenninger M. & Schwenk K. (2007).** Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. *BMC Evolutionary Biology*, **7**: 121.
- Philippi R. A. (1836)** Molluscorum Cicilim, Cum ViventiumTum InTellureTertiaria Fossilum. Berlin, Germany. 680p.
- Polzin T. & Daneshmand S. V. (2011).** « NETWORK 4.6 », Copyright (2004–2011), *Fluxus technology Ltd*, all right reserved, disponible sur : www.fluxus-technology.com.
- Poppe G.T. & Goto Y. (1991).** European seashells. Polyplacophora, Caudofoveata, Solenogastrea, Gastropoda, vol. I. Verlag Christa Hemmen, Wiesbaden. 352p.
- Porcheddu A. & Milella I. (1991).** Aperçu sur l'écologie et sur la distribution de *Patella ferruginea* (L.) Gmelin 1791 en mers italiennes. In: Boudouresque, C. F.; Avon, M.; Gravez, V. (eds), Les espèces marines à protéger en Méditerranée. Marseille: GIS Posidonie Publishers, Pp. 119-128.
- Posada D. (2008).** « jModeltest 0.1.1, Phylogenetic Model Averaging ». *Moecular Biology and Evolution*, **25**: 1253-1256.

Powell A.W.P. (1973). The patellid limpets of the world (Patellidae). *Indo-Pacific Molluscan Database*, **3**: 75-209.

Pujolar J. M., Roldán M. I. & Pla C. (2002). A genetic assesement of the population structure of swordfish (*Xiphias gladius*) in the Mediterranean Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **276** : 19-29.

Q

Qian P. Y. (1999). Larval settlement of polychaetes. *Hydrobiologia*, **402**: 239-253.

Queiroga H., Cruz T., dos Santos A., Dubert J., Gonzalez-Gordillo J., Paula J., Peliz A. & Santos A. (2007). Oceanographic and behavioural processes affecting invertebrate larval dispersal and supply in the western Iberia upwelling ecosystems. *Progress in Oceanography*, **74**: 174-191.

Queller D. C., Strassmann J. E. & Hughes C. R. (1993). Microsatellites and Kinship. *Trends in Ecology and Evolution*, **8** : 285-288.

Queney G. , Ferrand N., Weiss S., Mougél F. & Monnerot M. (2001). Stationary distributions of microsatellite loci between divergent population groups of the european rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Molecular Biology and Evolution*, **18** (12) : 2169-2178.

Quignard J. P. (2011). Biodiversité : la Méditerranée, évolution de sa xénodiversité ichtyique, les poissons lessepsiens et herculéens. *Bulletin de l'Académie des Sciences et Lettres de Montpellier*, **85**: 105-124.

R

Raffaelli D. & Hawkins S. (1996). Intertidal Ecology. Chapman and Hall, London. 286p.

Ramos M. A. (1998). Implementing the Habitats Directive for mollusc species in Spain. *Journal of Conchology*, **2**: 125-132.

Rampal J. (1965). Utilisation des dents radulaires pour la systématique des patelles méditerranéennes ». *Revue des Travaux de l'institut de Pêches maritime*, **29**(2): 205-210.

Rand D. M. (1994). « Thermal habit, metabolic rate and the evolution of mitochondrial DNA ». *Trends in Ecology & Evolution*, **9**: 125-131.

- Reisser C. M. O., Marshall B. A. & Gardner J. P. A. (2012).** A morphometric approach supporting genetic results in the taxonomy of the New Zealand limpets of the *Cellana strigilis* complex (Mollusca : Patellogastropoda : Nacellidae). *Invertebrate Systematics*, **26**: 193-203.
- Renaud S. & Michaux J. R. (2003).** Adaptive latitudinal trends in the mandible shape of Apodemus wood mice. *Journal of Biogeography*, **30**: 1617-1628.
- Ribeiro P. M. A. (2002).** Ciclos reprodutivos de *Patella spp.* no norte de Portugal. Importância na avaliação de impactes ambientais em praias rochosas. Dissertação de Mestrado em Ecologia Aplicada, apresentada à Faculdade de Ciências da *Universidade do Porto*, Portugal. 160 pp.
- Ridgway S. A., Reid D. G., Taylor J. D., Branch G. M. & Hodgson A. N. (1998).** A cladistic phylogeny of the family Patellidae: (Mollusca: Gastropoda). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **353** : 1645-1671.
- Riffell J. A., Krug P. J., Zimmer R. K. (2002).** « Fertilization in the sea: the chemical identity of an abalone sperm attractant ». *The Journal of Experimental Biology*, **205** : 1439-1450.
- Rigal F. (2005).** « Barrières biogéographiques et processus historiques chez les invertébrés marins : Définition des unités taxonomiques et populationnelles chez *Sabellaria alveolata* » *Mémoire de Master II, Université Paris11*, 45 p.
- Riginos C. & Nachman M. W. (2001).** Population subdivision in marine environments: the contribution of biogeography, geographical distance and discontinuous habitat to genetic differentiation in a blennioid fish, *Axoclinus nigricaudus* . *Molecular Ecology*, **10** : 1439-1453.
- Rivera-Ingraham G A, Espinosa F & Garcia-Gomez J C (2011b).** Effect of gamma–amino butyric acid on limpet populations: towards the future management and conservation of endangered patellid species. *Journal of Chemical Ecology*, **37**: 1-9.
- Rivera-Ingraham G A, Espinosa F & Garcia-Gomez J C (2011c).** Ecological considerations and niche differentiation between juvenile and adult black limpets (*Cymbula nigra*). *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, **91**: 191-198.
- Rivera-Ingraham G. A., Espinosa F. & García-Gómez J. C. (2011d).** Conservation status and updated census of *Patella ferruginea* (Gastropoda, Patellidae) in Ceuta: distribution patterns and new evidence of the effects of environmental parameters on population structure. *Animal Biodiversity and Conservation*, **34**: 83-99.

- Rivera-Ingraham G.A. (2010).** Biología de la conservación de especies de patelidos en el umbral Atlántico-Mediterráneo. PhD. Universidad de Sevilla. p 522.
- Rivera-Ingraham G.A., Espinosa F. & Garcia-Gomez J.C. (2011a).** Present status of the endangered limpet *Cymbula nigra* (Gastropoda: Patellidae) in Ceuta: how do substrate heterogeneity and area accessibility affect population structure? *Animal Biodiversity and Conservation*, **34**: 319-330.
- Rodríguez F., Oliver J. F., Marín A. & Medina J. R. (1990).** The general stochastic model of nucleotide substitutions. *Journal of Theoretical Biology*, **142** : 485-501.
- Rohlf F. L. (2015).** The tps Dig eriesof. *Hystrix*, **26**: 9-12.
- Rohlf F.J. & Marcus L.F. (1993).** A Revolution in Morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, **8(4)**: 129-132.
- Rohlf F.J. & Slice D. (1990).** Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Biology*, **39(1)**: 40-59.
- Rohling E. J., Abu-Zied R., Casford C. S. L., Hayes A. & Hoogakker B. A. A. (2009).** *The Mediterranean Sea: Present and Past*. In: Physical Geography of the Mediterranean Basin. Oxford Regional Environments. Oxford University Press. 26.
- Rolán E. (2005).** Malacological fauna from the Cape Verde archipelago. Part 1. Polyplacophora and Gastropoda. *1st Ed.* Conch Books. Hackenheim, Germany, 455p.
- Ronce O. (2007).** How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **38**: 231-253.
- Rosenberg N. A. & Tao R. (2008).** Discordance of Species Trees with their most likely Gene Trees: the case of five taxa. *Systematic Biology*, **57(1)** : 131-140.
- Rougharden J., Gains S. & Possingham H. (1988).** Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science*, **241** : 1460-1466.
- Rozas J., Librado P., Sánchez-DelBarrio J. C., Messeguer X. & Rozas R. (2010).** DNA SP (DNA Sequence Polymorphism v5.10.01). *Departament de Genetica, Universitat de Barcelona*. Spain. <http://www.ub.edu/dnasp/>.

S

- Sa Pinto A., Branco M., Sayanda D. & Alexandrino P. (2008).** Patterns of colonization, evolution and gene flow in species of the genus *Patella* in the Macaronesian Islands. *Molecular Ecology*, **17**: 519-532.
- Sa Pinto A., Branco M. S., Alexandrino P. B., Fontaine M. C. & Baird S. J. E. (2012).** Barriers to Gene Flow in the Marine Environment: Insights from Two Common Intertidal Limpet Species of the Atlantic and Mediterranean. *PLOS ONE*, **7**(12): 1-12
- Saiki, R. K., Scharf S., Faloona F., Mullis K. B., Horn G. T., Erlich H. A. & Arnheim N. (1985).** Enzymatic amplification of beta-globin genomic sequences and restriction site analysis for diagnosis of sickle cell anemia. *Science*, **230** (4732): 1350-1354.
- Sanger F., Nicklen S. & Coulson A. R. (1977).** « DNA sequencing with chain terminating Inhibitors ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **74**(12) : 5463-5467.
- Santini G, Thompson RC, Tendi C, Hawkins SJ, Hartnoll RG & Chelazzi G (2004).** Intra-specific variability in the temporal organisation of foraging activity in the limpet *Patella vulgata*. *Marine Biology*, **144**: 1165-1172.
- Saporta G. (2006).** Probabilités, analyse des données et statistique. 2nd ed. *Technip*, Paris, France. 622p.
- Saucede T., Bonnot A., Marchand D. & Courvillea P. (2003).** A revision of the rare genus cyclolampas (echinoidea) using Morphometrics with description of a new species from the upper callovian of burgundy (france). *Journal of Paleontology*, **87**(1): 105-121.
- Schemske D. G. (2000).** Understanding the origin of species. *Evolution*, **54** : 1069-1073.
- Schluter D (2001).** Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology & Evolution*, **16** : 372 -380.
- Sella G., Robotti C. A., Biglione V. (1993).** Genetic divergence among three sympatric species of Mediterranean *Patella* (Archaeogastropoda). *Marine Biology*, **115**: 401-405.

- Servedio M. R. & Noor M. A. F. (2003).** The role of reinforcement in speciation : Theory and data. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **34** : 339-364.
- Shackleton N. J., Backman J., Zimmerman H., Kent D. V., Hall M. A., Roberts D. G., Schnitker D., Baldauf J. G., Desprairies A., Homrighausen R., Huddlestun P., Keene J. B., Kaltenback A. J., Krumsiek K. A. O., Morton A. C., Murray J. W. & Westberg-Smith J. (1984).** Oxygen isotope calibration of the onset of ice-rafting and history of glaciation in the North Atlantic region. *Nature*, **307**: 620- 623.
- Shanks A. L. & Brink L. (2005).** Upwelling, downwelling, and cross-shelf transport of bivalve larvae: test of a hypothesis. *Marine Ecology Progress Series*, **302** : 1-12.
- Shanks A., Grantham B. & Carr M. (2003).** Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological Applications*, **13** : 159-169.
- Shaw P. W., Arkhipkin A. I., Al-Khairulla H. (2004).** Genetic structuring of Patagonian toothfish populations in the Southwest Atlantic Ocean: the effect of the Antarctic Polar Front and deep-water troughs as barriers to genetic exchange. *Molecular Ecology*, **13** : 3293-3303.
- Shotwell JA (1950).** Distribution of volume and relative linear measurement changes in *Acmaea*, the limpet. *Ecology*, **31**: 51-61.
- Siegel D., Kinlan B., Gaylord B. & Gaines S. (2003).** Lagrangian descriptions of marine larval dispersion. *Marine Ecology Progress Series*? **260** : 83-96.
- Silva A. C. F., Hawkins S. J., Boaventura D. M. & Thompson R. C. (2008).** Predation by small mobile aquatic predators regulates populations of the intertidal limpet *Patella vulgata* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **367**: 259-265.
- Silva C. M., Landau B. M. Domènech R. & Martinell J. (2006).** Pliocene Atlanto-Mediterranean biogeography of *Patella pellucida* (Gastropoda, Patellidae): Palaeoceanographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology*, **233**: 225-234.
- Simeonidis D. (1995).** Guide de la faune et de la flore sous-marine du bassin méditerranéen. *Delachaux & Niestlé Ed.*, 160 p.
- Smith F. G. W. (1935).** The development of *Patella vulgata*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, **125** : 95-125.

Smith J. M. & Smith N. H. (2002). Recombination in animal mitochondrial DNA. *Molecular Biological Evolution*, **19** : 2330-2333.

Sotka E. E., Wares J. P., Barth J. A., Grosberg R. K. & Palumbi S. R. (2004). Strong genetic clines and geographical variation in gene flow in the rocky intertidal barnacle *Balanus glandula*. *Molecular Ecology*, **13** : 2143-2156.

Sponaugle S., Cowen R. K., Shanks A., Morgan S. G., Leis J. M., Pineda J., Boehlert G. W., Kingsford M. J., Lindeman K. C., Grimes C. & Munro J. L. (2002). Predicting self-recruitment in marine populations : biophysical correlates and mechanisms. *Bulletin of Marine Science*, **70** : 341-375.

Stearns S. C. (1992). The Evolution of Life Histories. *Oxford University Press*. 248 p.

Steneck R. S. (1982). A limpet–coralline alga association: adaptations and defenses between a selective herbivore and its prey. *Ecology*, **63**: 507-522.

Stephenson T. A. & Stephenson A. (1954). Life between tide-marks in North America. III A. Nova Scotia and Prince Edward Island: description of the region. *Journal of Ecology*, **42**: 14-45.

Stephenson T. A., Stephenson A. & Day J. H. (1940). The South African intertidal zone and its relation to ocean currents. VIII Lamberts Bay and the west coast. *Annal of Natal Museum*, **9**: 345-380.

Stephenson T.A. & Stephenson A. (1972). Life between the tidemarks of rocky shores. *W.H. Freeman and Co. San Francisco*, California, USA. 425pp.

Swanson W. J., Aquadro C. F. & Vacquier V. D. (2001). Polymorphism in abalone fertilization proteins is consistent with the neutral evolution of the egg's receptor for lysine (VERL) and positive Darwinian selection of sperm lysin. *Molecular Biology and Evolution*, **18** : 376–383.

Swearer S. E., Caselle J. E., Lea D. W. & Warner R. R. (1999). Larval retention and self-recruitment in an island population of a coral-reef fish. *Nature*, **402** : 799-802.

T

Taberlet P. (1998). Biodiversity at the intraspecific level: The comparative phylogeographic approach. *Journal of Biotechnology*, **64**: 91-100.

- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A-G. & Cosson J-F. (1998).** Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7: 453-464.
- Tablado A & Lopez-Gappa J (2001).** Morphometric diversity of the pulmonate limpet *Siphonaria lessoni* in different coastal environments. *Scientia Marina*, 65: 33-41.
- Tajima F (1989).** Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123: 585-595.
- Tajima F. (1983).** « Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations ». *Genetics*, 105: 437-460.
- Takuya Y., Hiromi K. W., Shigeaki K. & Yasunori K. (2017).** Do larvae from deep-sea hydrothermal vents disperse in surface waters? *Ecology*, 98 (6): 1524-1534.
- Tamura K. & Nei M. (1993)** Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular and Biological Evolution*, 10: 512-526.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M. & Kumar S. (2011).** MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis. Software version 5.03, *Bioinformatics*. <http://www.megasoftware.net/>.
- Taupier-Letage I. & Millot C. (1998).** Surface circulation in the Algerian basin during 1984. *Oceanologica Acta*, 9 : 79–85.
- Tchernia P. (1978).** Océanographie régionale, description physique des océans et des mers. *Centre d'étidtion et de documentation de l'ensta ed.*, France, 257 pp.
- Teissier G. (1955).** Grandeur de référence et allométrie de taille chez *Maja squinado*. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences*, Paris, 235 : 364.
- Templado J. & Moreno D. (1997).** La lapa ferruginea. *Biologica*, 6: 80-81.
- Templeton A. R. (1989).** The meaning of species and speciation, a genetic perspective. *In: Specitaion and its consequences* (ed. Endler O). Sinauer Ass. Inc., Massachussets, pp. 3-27.

- Teske P. R., Barker N. P. & MacQuaid C. D. (2007).** Lack of genetic differentiation among four sympatric southeast African intertidal limpets (Siphonariidae): phenotypic plasticity in a single species? *The Journal of Molluscan Studies*, **73**: 223–228.
- Thiébaud E., Dauvin J. C. & Wang Z. (1996).** Tidal transport of *Pectinaria koreni* postlarvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine (eastern English Channel). *Marine Ecology Progress Series*, **138** : 63-70.
- Thiébaud E., Dauvin J.-C. & Lagadeuc Y. (1992).** Transport of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida : Polychaeta) in the Bay of Seine. I. vertical distribution in relation to water column stratification and ontogenic vertical migrations. *Marine Ecology Progress Series*, **80**: 29-39.
- Thompson G. B. (1979).** Distribution and population dynamics of the limpet *Patella aspera* (Lamarck) in Bantry Bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **40**: 115-135.
- Thorson G. (1950).** Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Zoological Museum, University of Copenhagen*, 38 p.
- Titselaar F (1998).** A revision of the recent European Patellidae (Mollusca: Gastropoda). *Vita Marina*, **45**(3-4) : 21-62.
- Tlig-Zouari S, Rabaoui L, Fguiri H, Diawara M & Ben Hassine O (2011).** Morphometric characterization of the limpet *Patella ferruginea* along the Tunisian coasts. *Cahier de Biologie Marine*, **52**: 269-278.
- Todd C. T., Lambert W. J. & Thorpe J. P. (1998).** The genetic structure of intertidal populations of two species of nudibranch molluscs with planktotrophic and pelagic lecithotrophic larval stages : are pelagic larvae "for" dispersal?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **228**: 1-28.
- Tomczak M. & Godfrey J. S. (2003).** Regional Oceanography: an Introduction. *Daya Publishing House 2nd Ed.*, Delhi. 390 p.
- Tourmen Y., Baris O., Dessen P., Jacques C., Malthiery Y. & Reynier P. (2002).** Structure and chromosomal distribution of human mitochondrial pseudogenes. *In: Genomics*, **80**(1): 71-77.

Tsimplis M. & Bryden H. (2000). Estimation of the transports through the Strait of Gibraltar. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers*, **47**(12): 2219–2242.

Turelli M., Barton N. H., Coyne J. A. (2001). Theory and speciation *Trends in Ecology and Evolution*, **16**(7): 330- 343.

Vacquier V. D. (1998). « Evolution of gamete recognition proteins ». *Science*, **281** : 1995-1998.

Valli V. (2007). Actualisation des connaissances sur la systématique et la phylogénie des serpents. Thèse pour obtention de grade de docteur vétérinaire, Université Paul-Sabatier de Toulouse, France, 257 p.

V

Van Valen L. M. (1976). Ecological species, multispecies and oaks. *Taxon*, **25** : 233-239.

Véliz D., Bourget E. & Bernatchez L. (2004). Regional variation in the spatial scale of selection at *MPI** and *GPI** in the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Crustacea). *Journal of Evolutionary Biology*, **17** : 953-966.

Vermeij GJ (1972). Intraspecific shore-level size gradients in intertidal molluscs. *Ecology*, **53**: 693-700.

Vermeij GJ (1973). Morphological patterns in high intertidal gastropods: adaptives strategies and their limitations. *Marine Biology*, **20**: 319-346.

Via S. (2001). Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology & Evolution*, **16** : 381-390.

Vrijenhoek R. C. (2009). Cryptic species, phenotypic plasticity, and complex life histories: assessing deep-sea faunal diversity with molecular markers. *Deep-sea Research. Part II, Topical Studies in Oceanography*, **56**: 1713-1723.

W

Watson J. D. & Crick F. H. (1953). Molecular Structure of Nucleic Acids. *Nature*, **171** : 737-738.

Webb T. I. & Bartlein P. J. (1992). Global changes during the last 3 million years: Climatic controls and biotic responses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**: 141-173.

- Weber L. I. & Hawkins S. J. (2005).** *Patella aspera* and *P. ulyssiponensis*: genetic evidence of speciation in the North-east Atlantic. *Marine Biology*, **147**: 153-162.
- Weber L. I. & Hawkins S. J. (2002).** Evolution of the limpet *Patella candei* d'Orbigny (Mollusca: Patellidae) in Atlantic archipelagos: human intervention and natural processes. *Biological Journal Linnean Society*, **77**: 341-353.
- White T. J., T. Bruns T., Lee S. & Taylor J. W. (1990).** Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*, Innis Ed., M. A., Gelfand D. H., Sninsky J. J., and White T. J. Academic Press, Inc., New York, pp. 315-322.
- Whittington-Jones K. J. (1997).** Ecological interactions on a rocky shore: the control of macroalgal distribution by intertidal grazers. Master thesis, Rhodes University, South Africa. 117p.
- Wiens J. J. & Donoghue M. J. (2004).** Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, **19** : 639-644.
- Wiens J. J. & Graham C. H. (2005).** Niche conservatism: Integrating evolution, ecology and conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **36** : 519-539.
- Wiens J. J. (2004).** Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, **58** : 193-197.
- Willig M. R., Kaufman D. M & Stevens R. D. (2003).** Latitudinal gradients of Biodiversity : Pattern, process, scale and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **34** : 273-309.
- Wilson E. B. (1904).** Experimental studies on germinal localization. *Journal of Experimental Zoology*, **1** : 1-72.
- Wilson R. A. (1999).** Species. New interdisciplinary essays, Cambridge, MA: MIT Press, pp 307-315.
- Witt J. D. S., Threlloff D. L. & Herbert P. D. N. (2006).** DNA barcoding reveals extraordinary cryptic diversity in an amphipod genus: implication for desert spring conservation. *Molecular Ecology*, **15**: 3073-3082.

Woischnik M. & Moraes C. T. (2002). Pattern of organization of human mitochondrial pseudogenes in the nuclear genome. *In : Genome Research*, **12**(6): 885-893.

Wolfe K. H., Li W-H. & Sharp P. M. (1987). Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast and nuclear DNAs". *Proceedings of the National Academy of Science USA*, **84** : 9054-9058.

Woodson C. & McManus M. (2007). Foraging behavior can influence dispersal of marine organisms. *Limnology and Oceanography*, **52**: 2701-2709.

Wright S. (1931). Evolution in the Mendelian populations, *Genetics*, **16** : 97-159.

Wu C. I. (1985). A stochastic simulation study on speciation by sexual selection. *Evolution*, **39** (1) : 66-82.

Y

Yang Z. (1994). Maximum likelihood phylogenetic estimation from DNA sequences with variable rates over sites: Approximate methods. *Journal of Molecular Evolution*, **39** : 306-314.

Z

Zuckerandl E. & Pauling L. (1965). Molecules as documents of evolutionary history. *Journal of Theoretical Biology*, **8** : 357-366.

Annexes

Annexes I

Annexe I-A:

Composition chimique des solutions utilisées dans l'extraction d'ADNmt et la PCR

A.1. Protéinase K

La protéinase K est une protéase sérique hautement stable et réactive. Les études de structure moléculaire indiquent que l'enzyme appartient à la famille de la subtilisine avec une triade catalytique du site actif (Asp39-His69-Ser224). La protéinase K est stable dans un large éventail d'environnements: pH, des sels tampons, des détergents (SDS), et la température. En présence de 0,1-0,5% de SDS, la protéinase K conserve l'activité et digérer une variété de protéines et de nucléases dans des préparations d'ADN sans compromettre l'intégrité de l'ADN isolé.

A.2. Colorant de charge ou « Blue Dye »

C'est un colorant marqueur pratique contenant 0,03% de bleu de bromophénol, 0,03% de xylène cyanol FF, 15% de Ficoll ® 400, 10 mM Tris-HCl (pH 7,5) et 50mm d'EDTA (pH 8,0). Il est fourni dans un pré-mélangé, prêt-à-utiliser le formulaire. Le colorant est utilisé pour le chargement des échantillons d'ADN dans des puits électrophorèse sur gel et de suivi des migrations pendant l'électrophorèse. Dans un 0.5 à 1.4% gel d'agarose en TBE 0.5X, xylène cyanol FF migre à environ 4ko, bleu de bromophénol à 300 pb environ G et orange à environ 50 points de base.

A.3. BSA

Albumine sérique bovine (BSA) fourni avec certaines enzymes de restriction pour empêcher l'adhésion de l'enzyme à des tubes de réaction et les surfaces pipette. BSA stabilise également certaines protéines pendant l'incubation.

A.4. JETQUICK Tissue DNA System (Solution tampon T1)

Contient du SDS (Sodium dodecyl sulfate).

A.5. JETQUICK Tissue DNA System (Solution tampon T2)

Contient de l'hydrochloride de guanidine

A.6. JETQUICK Tissue DNA System (Solution tampon T3)

Contient du Tris-HCl, NaCl, EDTA.

A.7. JETQUICK Tissue DNA System (Solution tampon Tx)

Contient de l'hydrochloride guanidine.

A.8. Solution tampon (buffer)

50 mM Tris-HCl

MgCl₂ 10 mM

Dithiothréitol 10 mM

ATP 1 mM

pH 7,5 à 25 °C

A.9. JETQUICK Membrane en silicone « Micro-Spins »

Membrane de silice tirée de la fibre de verre. Unité de microcentrifugation faite de polypropylène.

A.10. Composition chimique du mélange ddNTP

L'adénine : 6-aminopurine (ou 1,6-dihydro-6-iminopurine)

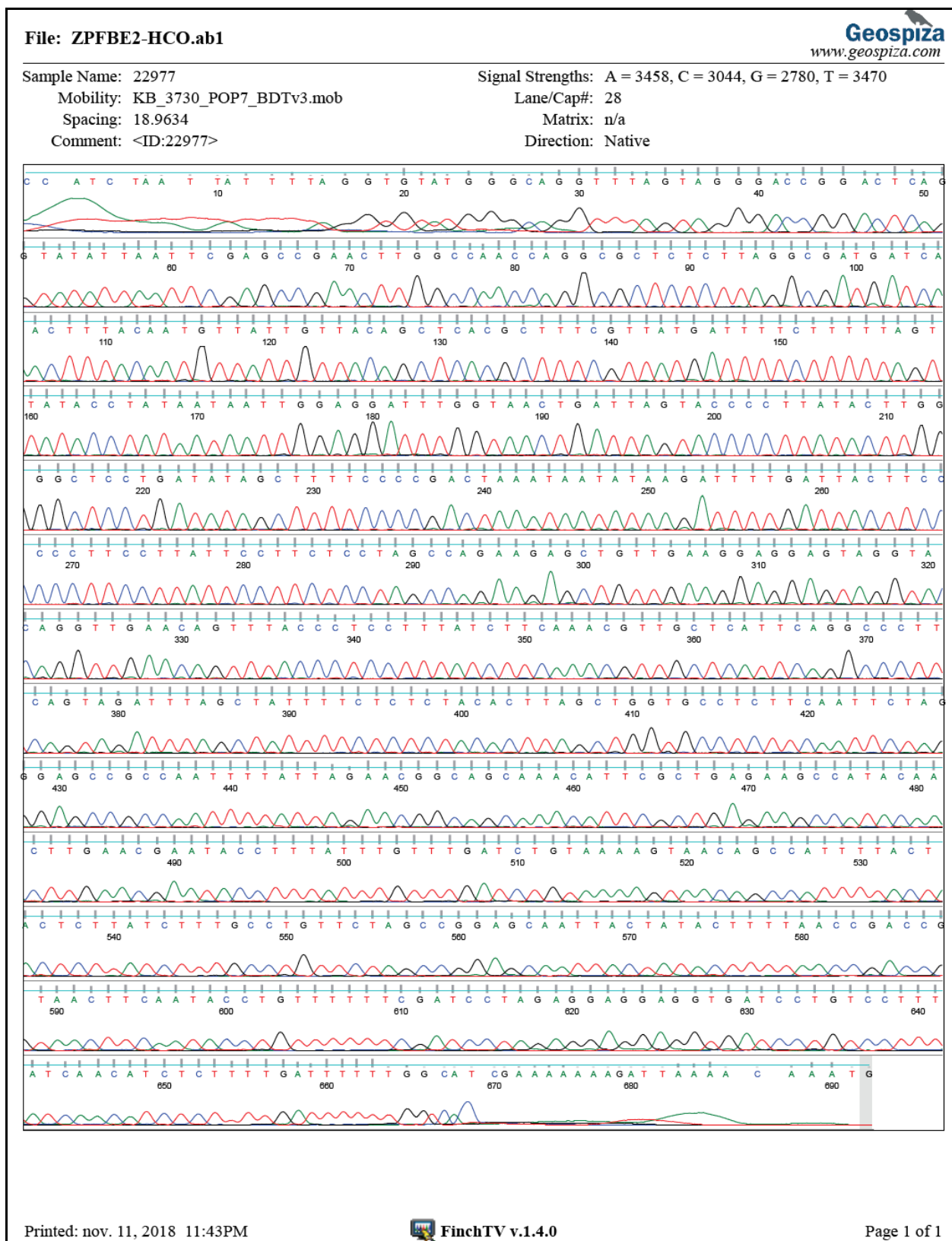
La guanine : 2-amino-6-oxopurine

La cytosine : 4-amino-2-oxopyrimidine

La thymine : 5-méthyl-2,4-dioxypyrimidine

Annexe I-B:

Exemple de chromatogramme d'une séquence d'ADNmt d'une espèce de *Patella ferruginea* prise du présent travail établi par le programme "Finch TV" v 1.4



Annexe I-C:

Explication de la méthode du maximum de vraisemblance « ML »

La fonction de vraisemblance, notée $L(x_1, \dots, x_n \mid \theta)$, est une fonction de probabilités conditionnelles qui décrit les paramètres θ d'une loi statistique en fonction des valeurs x_i supposées connues. Elle s'exprime à partir de la fonction de densité $f(x \mid \theta)$ par :

$$f(x; \theta) = \begin{cases} f_{\theta}(x) & \text{si } X \text{ est une v.a. continue} \\ P_{\theta}(X = x) & \text{si } X \text{ est une v.a. discrete} \end{cases}$$

Sachant que $f(x)$ représente la densité de X (où θ apparaît) et $P_{\theta}(X = x)$ représente une probabilité discrète (où θ apparaît).

On appelle vraisemblance de θ au vu des observations $(x_1, \dots, x_i, \dots, x_n)$ d'un n -échantillon indépendamment et identiquement distribué selon la loi $\mathcal{D}_{\theta}$, le nombre :

$$L(x_1, \dots, x_i, \dots, x_n; \theta) = f(x_1; \theta) \times f(x_2; \theta) \times \dots \times f(x_n; \theta) = \prod_{i=1}^n f(x_i; \theta)$$

On cherche à trouver le maximum de cette vraisemblance pour que les probabilités des réalisations observées soient aussi maxima. Ceci est un problème d'optimisation. On utilise généralement le fait que si L est dérivable (ce qui n'est pas toujours le cas) et si L admet un maximum global en une valeur $\theta = \hat{\theta}$, alors la dérivée première s'annule en $\theta = \hat{\theta}$ et que la dérivée seconde est négative. Réciproquement, si la dérivée première s'annule en $\theta = \hat{\theta}$ et que la dérivée seconde est négative en $\theta = \hat{\theta}$, alors $\theta = \hat{\theta}$ est un maximum local (et non global) de $L(x_1, \dots, x_i, \dots, x_n; \theta)$. Il est alors nécessaire de vérifier qu'il s'agit bien d'un maximum global.

La vraisemblance étant positive et le logarithme népérien une fonction croissante, il est équivalent et souvent plus simple de maximiser le logarithme népérien de la vraisemblance (le produit se transforme en somme, ce qui est plus simple à dériver). On peut facilement construire la statistique $Y_n = \ln L$ qui est l'estimateur voulu.

Ainsi en pratique:

- La condition nécessaire :

$$\frac{\partial L(x_1, \dots, x_i, \dots, x_n; \theta)}{\partial \theta} = 0$$

Ou :

$$\frac{\partial \ln L(x_1, \dots, x_i, \dots, x_n; \theta)}{\partial \theta} = 0$$

$\theta = \hat{\theta}$ est un maximum local si la condition suffisante est remplie au point critique $\theta = \hat{\theta}$:

$$\frac{\partial^2 L(x_1, \dots, x_i, \dots, x_n; \theta)}{\partial \theta^2} \leq 0$$

Ou :

$$\frac{\partial^2 \ln L(x_1, \dots, x_i, \dots, x_n; \theta)}{\partial \theta^2} \leq 0$$

Pour simplifier, dans les cas de lois continues, où parfois la densité de probabilité est nulle sur un certain intervalle, on peut omettre d'écrire la vraisemblance pour cet intervalle uniquement.

Généralisation

Pour une variable aléatoire réelle X de loi quelconque définie par une fonction de répartition $F(x)$, on peut considérer des petits voisinages V autour de $(x_1, \dots, x_n)$ dans $\mathbb{R}^n$, par exemple une boule de rayon μ . On obtient ainsi une fonction de vraisemblance:

$$L(\theta; V) = P[(X_{1,\theta}, \dots, X_{n,\theta}) \in V]; \text{ Dont on cherche un maximum } \theta = \hat{\theta}(V).$$

On fait ensuite tendre la taille de V vers 0 dans $\hat{\theta}(V)$ pour obtenir l'estimateur $\hat{\theta}$ de maximum de vraisemblance. On retombe sur les fonctions de vraisemblance précédentes quand X est à loi discrète ou continue.

Annexes II:
Valorisation des travaux de recherche

Annexe II.A:

Articles scientifiques publiés ou sous-presse relatifs à la thématique de la thèse

- Discriminant-based study of the shell morphometric relationships of *Patella caerulea* (Gastropoda: Prosobranchia) of the western Mediterranean Sea (**BOUZAZA Z. & MEZALI K.**) : *Turkish Journal of Zoology*, 2018, **42**: 513-522
- Evolution and pattern of connectivity in some species of the genus *Patella* from the Algerian coast (**BOUZAZA Z. & MEZALI K.**). *Advances in BioResearch*, 2018, vol **9**(5) (*In press*).
- Sur la présence de *Cymbula safiana* (Gastropoda : Patellidae) au niveau de la côte algérienne (Méditerranée sud-ouest) : Structure des populations et nouvelles stations de signalisation (**BOUZAZA Z. & MEZALI K.**). *Ecologia Mediterranea*, (*In press*, va paraître en 2019, vol **1**).
- Etude systématique, phylogénétique et phylogéographique de quelques espèces de patelles (**BOUZAZA Z. & MEZALI K.**). *Rapport de communication internationale de la me Méditerranée*, 2013, **40**: 859.

Annexe II.B:

Participation aux séminaires et colloques

- Contribution à l'étude systématique phylogénétique et phylogéographique de quelques espèces de patelles de la frange côtière algérienne (**BOUZAZA Z. & MEZALI K.**). 3^{ème} colloque sur la Biodiversité et Ecosystèmes Littoraux (BEL 03), 26-28 novembre 2013, Oran.
- DNA barcoding and phylogeography of the endangered *Patella nigra* (da Costa, 1771) from the Algerian coast line (**BOUZAZA Z. & MEZALI K.**). 5^{ème} journée scientifique de la Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, 07 et 08 mai 2014.
- Etude morpho-génétique de l'espèce de Gastéropode Prosobranche *Patella ferruginea* (Gmelin, 1791) sur les deux morphotypes (*Rouxii* et *Lamarckii*) au niveau de la côte algérienne (**BOUZAZA Z. & MEZALI K.**). 7^{ème} journée scientifique de la Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, 26 et 27 avril 2017.
- Morphométrie géométrique de quelques espèces de patelles de la côte algérienne par les méthodes des points homologues les contours de Fourier (**BOUZAZA Z. a MEZALI K.**). 8^{ème} journée scientifique de la Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, 09 et 10 mai 2018.