



DEPARTEMENT DES SCIENCES DE LA MER ET DE L'AQUACULTURE

MÉMOIRE DE FIN D'ÉTUDES

Présenté par

Bettahar El-Hadja Zohra et Boumaza Naima

Pour l'obtention du diplôme de

MASTER EN HYDROBIOLOGIE MARINE ET CONTINENTALE

Spécialité: Bioressources Marines

THÈME

Contribution à l'étude des structures génétiques des
populations de *Patella rustica* (Linnaeus, 1758)
(Gastropoda : Prosobranchia) au niveau de la cote
algérienne

Soutenue publiquement le **28/06/2020**

DEVANT LE JURY

Président	Mme Soualili D. L	Professeur
Encadreur	M. Bouzaza. Z	Maître de Conférences B
Co-encadreur	M. Mezali. K	Professeur
Examineur	M. Belbachir. N	Maître de Conférences B

Thème réalisé au Laboratoire de Laboratoire de Protection, Valorisation des Ressources Marines Littorales et
Systématique Moléculaire.

Année universitaire 2019-2020



Remerciement

Avant tout on remercie dieu tout puissant de nous avoir donné le privilège, la chance d'étudier et de nous avoir donné force, courage, et patience pour accomplir ce travail. Sans oublier nos parents qui ont veillé sur nous durant toute notre vie.

*Nous remercions naturellement notre encadreur, le **Docteur BOUZAZA. Z.** pour son orientation éclairée, et son l'aide dans l'élaboration de notre mémoire et pendant les moments difficiles*

*Nous offrons également nos remerciements et nos appréciations à notre co-encadreur le **Professeur MEZALI. K.** pour son aide dans l'accomplissement de ce travail et pour son soutien et ses conseils*

*Nos vifs remerciements vont aux membres du jury d'avoir accepté de juger ce travail : nous tenons à exprimer notre très grande considération et notre profond respect au **Professeur SOUALILI D. L.** qui nous a fait l'honneur d'accepter de présider ce Jury malgré ses obligations et son programme chargé en tant que doyenne de la Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie. Vous trouvez ici notre expression respectueuse et notre profonde gratitude.*

*Nous remercions vivement **Docteur BELBACHIR. N.** d'avoir eu l'amabilité de bien vouloir examiner ce travail. Nous pouvons que sincèrement vous exprimer notre respect et notre profonde gratitude.*

Nous exprimons nos vifs remerciements à tous ceux qui nous ont aidés de près ou de loin, et encouragé pour la réalisation de ce mémoire



Dédicace

A ma très chère **mère**

Autant de phrases aussi expressives soient-elles ne sauraient montrer le degré d'amour et d'affection que j'éprouve pour toi. Tu m'as comblé avec ta tendresse et affection tout au long de mon parcours. Tu n'as cessé de me soutenir et de m'encourager durant toutes les années de mes études. Qu'ALLAH te protèges et te donne la santé, le bonheur et longue vie.

A mon très cher **père**

Pour m'avoir soutenu moralement et matériellement jusqu'à ce jour, pour son amour, Et ses encouragements. Que ce travail, soit pour vous, un faible témoignage de ma Profonde affection et tendresse.

Qu'ALLAH le tout puissant te préserve, t'accorde

Santé, bonheur et te protège de tout mal

*A mes frères **Habibe kawthar** et **Abed El Djalile** et ma sœur **Ahlem** et toute ma famille que j'aime tant pour leur petit mot et leur soutien*

*A mes deux amies d'enfance **Dalila** et **Nora** qui ont toujours une place spéciale dans mon cœur et qui ont toujours été à coté de moi tous au long de cette année partageant avec moi beaucoup de choses.*

*A mon binôme **Naima Boumaza** en particulier, mon bras droit*

*A toutes mes chères **Nadjet**, **Amina**, **Meriem**, **Atika**, **Manel** et **Hiba**,*

Je vous aime

Zohra





Dédicace

Je dédie ce mémoire

*A mes chers parents **ma mère** pour sa patience,*

Son amour, son soutien et ses encouragements

Et mon cher père

*Que Dieu vous protège et vous
accorde santé et longue vie Je vous
aime*

*A mes très chers frères **Ali** et **Aboubekr**, et ma sœur **Ikram**,
je vous souhaite tout le bonheur du monde*

*A mon binôme **zohra** pour tous les souvenirs passés
pendant les années d'études ensemble*

*A mes chères amies Sabrine, Yasmine, Roufaïda, Ahlem, Nadjat, Amina,
Meryem, Wafaa et Khadidja*

Et à toute ma famille

*Enfin, à tous ceux qui m'ont aidé à élaborer ce travail par leur soutien
moral.*

Naima



Avant-propos

Ce travail s'inscrit dans le cadre de l'obtention du diplôme de Master en Hydrobiologie Marine et Continentale. C'est une étude des structures génétiques des populations de *Patella rustica* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda : Prosobranchia) au niveau de la côte algérienne et sur une zone élargie entre la Méditerranée et l'Atlantique basée sur les données moléculaire du Docteur BOUZAZA Z. (24 séquences de la portion du gène mitochondrial "COI " obtenues au laboratoire CIBIO de Porto, Portugal) obtenues pendant de son étude phylogénétique et phylogéographique de quelques patelles de la zone médiolittorale algérienne qui s'est étalée de 2009 a 2012.

Le présent travail est donc basé sur la manipulation bioinformatique (incluant plusieurs programmes) des 24 séquences comparées à d'autres séquences COI tirées du GenBank (NCBI).

Nous espérons apporter une nouvelle contribution et répondre aux questions qui sont restées sans réponse lors des dernières études phylogéographiques réalisées sur *P. rustica*.

Résumé

Une étude des structures génétiques des populations de *Patella rustica* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda : Prosobranchia) a été établie au niveau de la côte algérienne ainsi que sur une zone étalée entre la Méditerranée et l'Atlantique.

Ce travail a été réalisé en se basant sur 167 séquences de la portion du gène mitochondrial Cytochrome Oxydase I "COI" tirées du NCBI (GenBank) appartenant à *P. rustica* et prélevés depuis plusieurs stations situées entre la Méditerranée et l'Atlantique dont 24 séquences sont issues de 7 stations de la côte algérienne [Vieille calle El Kala (VK), Rocher Noir (RN), Zياما Mensouria (ZM), Figuier Plage (FP), Bérard (BE), Cap Ivi (CV) et Stidia (ST)].

Dans le but de trouver des modèles de structures génétiques des populations de *P. rustica* bien établies à l'échelle locale (côte algérienne) et à l'échelle élargie (Méditerranée/Atlantique), des analyses phylogénétiques et phylogéographiques ont été réalisées à l'aide de plusieurs programmes de bioinformatique (FinchTv, BioEdit, Mega5, NetWork, DnaSp et Arlequin).

Les résultats ont montré que les populations de *P. rustica* sont issues d'une récente expansion due à un effet entonnoir. Par ailleurs, 5 nouveaux haplotypes algériens non répertoriés dans le NCBI ont été révélés. Les résultats de l'Analyse MOléculaire de VAriance (AMOVA) ont montré que les populations de l'est de la côte algérienne (VK, RN, ZM et FP) sont bien séparées des populations de la région ouest (ST, CV et BE). L'étude phylogéographique élargie a montrée que le détroit Siculo-tunisien était la limite entre les populations de la Méditerranée orientale et les populations de la Méditerranée occidentale ainsi que l'Atlantique.

Enfin, il semblerait que les courants marins frontaux soit la cause de cette divergence créant une barrière invisible entre les différentes populations de *P. rustica*.

Mots clé: Bioinformatique, patelles, phylogéographie, haplotypes, côte algérienne, Barrière courantologique, Méditerranée/Atlantique,

ملخص

تم إنشاء دراسة التراكيب الوراثية لسكان الرضفة رستك (Gastropoda: Prosobranchia)، على الساحل الجزائري وكذلك على مساحة منتشرة بين البحر الأبيض المتوسط والمحيط الأطلسي.

تم تنفيذ هذا العمل بناءً على 167 تسلسلاً من الجزء الميتوكوندري من جين السيتوكروم أوكسيديز COI "I" المأخوذ من NCBI (GenBank) التي تنتمي إلى *P. rustica* وتم أخذها من عدة محطات تقع بين البحر الأبيض المتوسط والأطلسي بما في ذلك 24 تسلسلاً تأتي من 7 محطات على الساحل الجزائري Vieille calle El Kala (VK), Rocher Noir (RN), Ziam Mensouria (ZM), Figuier Plage (FP), Bérard (BE), Cap Ivi (CV) و Stidia (ST).

من أجل العثور على نماذج للهياكل الجينية لسلاسل *P. rustica* راسخة على المستوى المحلي (الساحل الجزائري) وعلى النطاق الموسع (البحر الأبيض المتوسط / المحيط الأطلسي)، تم إجراء تحليلات التطور الجيني والتسجيلات الجغرافية في مساعدة في العديد من برامج المعلوماتية الحيوية (FinchTv و BioEdit و Mega5 و NetWork و DnaSp و Arlequin).

أوضحت النتائج أن تجمعات *P. rustica* أتت من التوسع الأخير بسبب تأثير القمع. بالإضافة إلى ذلك، تم الكشف عن 5 أنماط جزائرية جديدة غير مدرجة في NCBI. أظهرت نتائج التحليل التباين الجزيئي (AMOVA) أن سكان شرق الساحل الجزائري (VK و RN و ZM و FP) منفصلون تمامًا عن سكان المنطقة الغربية (ST، CV و BE). أوضحت الدراسة الموسعة للفيلوجوجرافيا أن مضيق سيكولو التونسي هو الحد بين سكان شرق البحر الأبيض المتوسط وسكان غرب البحر الأبيض المتوسط وكذلك الأطلسي.

أخيرًا، يبدو أن تيارات المحيط الأمامية هي سبب هذا الاختلاف الذي يخلق حاجزًا غير مرئي بين مختلف مجموعات

P. rustica

الكلمات المفتاحية: المعلوماتية الحيوية، الفرغ، جغرافيا الأنساب، الأنماط الفردية، الساحل الجزائري، الحاجز الحالي، البحر الأبيض المتوسط / المحيط الأطلسي

Abstract

A study of the population genetic structures of the limpet *Patella rustica* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda: Prosobranchia) has been established on the Algerian coast as well as on a spread area between the Mediterranean and the Atlantic.

This work was carried out on 167 sequences of the portion of the mitochondrial gene Cytochrome Oxidase I "COI" taken from NCBI (GenBank) belonging to *P. rustica* and sampled from several stations located between the Mediterranean and the Atlantic including 24 sequences from 7 stations on the Algerian coast [Vieille calle El Kala (VK), Rocher Noir (RN), Ziama Mensouria (ZM), Figuier Plage (FP), Bérard (BE), Cap Ivi (CV) and Stidia (ST)].

In order to find models of population genetic structures of *P. rustica* well established at the local scale (Algerian coast) and at the enlarged scale (Mediterranean / Atlantic), phylogenetic and phylogeographic analyzes were carried out at the help of several bioinformatics programs (FinchTv, BioEdit, Mega5, NetWork, DnaSp and Arlequin).

The results showed that the populations of *P. rustica* started from a recent expansion due to a bottleneck effect. In addition, 5 new Algerian haplotypes never listed in the NCBI were revealed. The results of the MOlecular Analysis of VAriance (AMOVA) showed that the populations of the east of the Algerian coast (VK, RN, ZM and FP) are well separated from the populations of the west region (ST, CV and BE) . The extended phylogeographic study has shown that the Siculo-Tunisian Strait is the limit between the populations of the eastern Mediterranean and the populations of the western Mediterranean as well as the Atlantic.

Finally, it seems that the frontal currents are the cause of this divergence creating an invisible barrier between the different populations of *P. rustica*.

Keywords: Bioinformatics, limpets, phylogeography, haplotypes, Algerian coast, current barrier, Mediterranean / Atlantic.

Liste des abréviations

Liste des abréviations

ADN: Adénosine DésoxyriboNucléique.

ADNmt: ADN mitochondrial.

AMOVA: Analysis of Molecular Variance (analyse de la variance moléculaire).

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

ARNr: Acide Ribonucléique ribosomique.

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

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

COI: Cytochrome Oxydase I.

ddl : degré de liberté

Fct: Indice de fixation entre les groupes

Fsc: Indice de fixation entre les populations à l'intérieur d'un groupe.

Fst: Indice de fixation intra-population

Hd: Diversité Haplotypique.

ML: Maximum likelihood (Maximum de vraisemblance).

MO: Mediterranean Out (Sorties de la Méditerranée).

MW : Méditerranée Water, (Eau de la méditerranée).

NCBI : National Center for Biotechnology Information

NS: non significatif

Pb: Paire de bases. Unité de longueur pour les séquences d'acides nucléiques

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

WoRMS: World Register of Marine Species.

π : Diversité nucléotidique

S : Nombre de site de ségrégation

Liste des figures

Liste des figures

Figure 1 : Représentation schématique des modes de spéciation en fonction du contexte spatial : spéciation allopatrique (A), parapatrique (B) et sympatrique (C) et péripatrique (A b).....	6
Figure 2: Les différents type de métapopulation : A, classique de type Levins; B, continent-îles; ou source-puits C, puits intermédiaire); D, populations fragmentées; E, populations fragmentées en déséquilibre..	7
Figure 3: Diagramme général d'un cycle de vie benthopélagique.	8
Figure 4: Circulation générale des eaux de surface en Méditerranéennes selon Millot (1999) revu par Durrieu de Madron <i>et al.</i> (2011).	12
Figure 5 : Les différentes barrières océaniques dans le sud de la mer Méditerranée (AOF : Front Almer-Oran; DTS: Détroit Siculo-Tunisien).....	13
Figure 6 : Position phylogénétique de <i>P. rustica</i> dans un arbre phylogénétique des espèces de la famille des patellidés établi par la méthode de maximum de parcimonie..	16
Figure 7 : Photo montrant les trois vues (A. Ventrale, B. Dorsale et de profil) de <i>Patella rustica</i> . [B]	17
Figure 8 : Morphologie externe du corps d'une patelle. A: vue ventrale (Le Quesne <i>et al.</i> , 2006); B: vue dorsale	18
Figure 9: <i>Patella rustica</i> dans son milieu naturel (étage supralittorale)..	19
Figure 10 : Microscopie électronique de la radula des patelles	20
Figure 11 : Cycle biologique de la patelle.	21
Figure 12: Quelques espèces vivant en association avec <i>P. rustica</i> . 1: la littorine bleue <i>Melarhaphé neritoides</i> ; 2: la monodonte <i>Osilinus turbinatus</i>	21
Figure 13: Carte montrant les Sites de prélèvement (Triangle rouge) de <i>P.rustica</i> sur la côte algérienne	23
Figure 14 : Chromatogramme d'une séquence d'ADNmt "COI" établie par le programme « FinchTv 1.4». Le cadre rouge représente les ambiguïtés à éliminer.	25
Figure 15 : Exemple d'alignement des séquences réalisé par le programme BioEdit.....	26
Figure 16 : Exemple de réseau d'haplotypes..	27
Figure 17 : Carte montrant la localité des échantillons de <i>P.rustica</i> méditerranéens et atlantiques.....	29
Figure 18 : Arbre phylogénétique des espèces de patelles séquencées obtenu par la méthode « ML » avec un nombre de répliques bootstrap de 100.	32

Figure 19 : Réseaux d'haplotypes représentant les relations minimales entre les différents haplotypes des espèces de <i>Patelles rustica</i> dans toute la cote algérienne.....	33
Figure 20 : Arbre phylogénétique montre la localisation des patelles de la cote algérienne (en rouge) au niveau de les patelles étrangères séquencées obtenu par la méthode ML avec le nombre de réplias bootstrap de 100.....	35
Figure 21 : Réseaux d'haplotypes représentant les relations minimales entre les différents haplotypes des espèces de <i>Patelles rustica</i> dans tous la Méditerranée et l'Atlantique.	38

Liste des tableaux

Liste des tableaux

Tableau 1 : Classification et position systématique de l'espèce <i>P. rustica</i> proposée par (Hayward <i>et al</i> , 1998).....	14
Tableau 2 : Position géographique des sites de prélèvement et abréviations des stations étudiées.....	23
Tableau 3 : Localisation géographique et abréviations des échantillons méditerranéens et atlantiques tiré par les articles de Sa Pinto <i>et al.</i> (2005, 2008, 2010, 2012).	29
Tableau 4: Tableau représentant le nombre d'individus des espèces <i>Patella rustica</i> séquencées pour chaque station de la côte algérienne.....	31
Tableau 5 : Résultats de l'AMOVA des modèles de structures des populations de la côte algérienne en utilisant la statistique de F. *: valeur significative de <i>P</i> ; NS: valeur non significative de <i>P</i> ; ddl: degré de liberté.....	34
Tableau 6 : Résultats de l'AMOVA des modèles de structures des populations méditerranéennes et atlantiques en utilisant la statistique de F. NS: non significatif; ddl: degré de liberté.....	39

Sommaire

SOMMAIRE

Introduction	1
CHAPITRE I	
I. Notions et principes de base	3
I.1 Le concept de l'espèce	3
I.2 La Spéciation	4
I.2.1. Les modes de spéciation	4
I.3. Connectivité des populations marines	6
I.3.1. Population et métapopulation	6
I.3.1.1. Population	6
I.3.1.2. Métapopulation	7
I.3.2. La migration en milieu marin	8
I.3.3. La phase larvaire : Avantages et inconvénients	9
I.4. Rôle des études Phylogéographiques	11
II. Les courants et fronts méditerranéens	11
III. L'espèce <i>Patella rustica</i> (Linnaeus, 1758).....	13
III.1. Classification, Synonymie et phylogénie	13
III.1.1. Classification	13
III.1.2. Synonymie de <i>Patella rustica</i> (Linnaeus, 1758).....	15
III.1.3. Position phylogénétique de <i>P. rustica</i>	16
III.2. Anatomie externe et interne	16
III.2.1. Description de la coquille de <i>P. rustica</i>	16
III.2.2. Le corps	17
III.2.2.1. La tête	18
III.2.2.2. Le pied.....	18
III.2.2.3. La masse viscérale.....	19
III.3. Bio-écologie et exploitation de <i>P. rustica</i>	19
III.3.1. Habitat	19
III.3.2. Alimentation et respiration.....	20
III.3.3. Reproduction	20
III.3.4. Vie associée.....	21
III.3.5. Exploitation	22

III.4. Importance de <i>P. rustica</i> dans les études phylogéographiques.....	22
--	----

CHAPITRE II

I. Collecte des échantillons.....	23
II. Choix du marqueur moléculaire	24
III. Analyses Bio-informatique	24
III.1 Traitement des séquences d'ADNmt	24
III.1.1 Nettoyage et alignement des séquences	24
III.2 Etude phylogénétique et phylogéographique	26
III.2.1 Etude phylogénétique.....	26
III.2.2 Etude phylogéographique.....	26

CHAPITRE III

I. Résultats.....	31
I.1 Inventaire des données moléculaires	31
I.2 Etude phylogénétique et phylogéographique au niveau de la côte algérienne	32
I.2.1 Etude phylogénétique au niveau de la côte algérienne	32
I.2.2 Etude phylogéographique au niveau de la côte algérienne	33
I.3 Etude phylogénétique et phylogéographique élargi sur toute la Méditerrané et l'Atlantique	34
I.3.1 Etude phylogénétique élargi sur toute la Méditerrané et l'Atlantique.....	34
I.3.2 Etude phylogéographique élargi sur toute la Méditerrané et l'Atlantique	36
II. Discussion.....	40
Conclusion	40
Références bibliographique	40

Introduction

Introduction

Les Patellidae (Gastéropodes: Prosobranches) représentent un des éléments-clés de la composante zoologique des écosystèmes médiolittoraux de la Méditerranée, où ils occupent de nombreux espaces tout en régulant la dynamique écologique de la zone intertidale. Il s'agit, d'un maillon important du réseau trophique, protecteur du littoral par leur implication effective dans la bio-érosion des substrats rocheux ; Ainsi qu'un bio-indicateur de la qualité sanitaire du milieu marin. Les Paellidae s'impliquent directement en tant que consommateurs de microalgues telles que les diatomées (Ce sont des Gastéropodes racleurs), et en broutant les petits "macrophytes" ou des détritits de macroalgues (herbivores), tout en étant une proie favorite pour de nombreux Crustacés (crabes: *Pachygrapsus marmoratus*, *Eriphia verucosa*, *Liocarcinus navigator* et *Carcinus maenas*), Echinodermes (étoile de mer *Echinaster séposinus*) et Oiseaux marins (goéland *Larus audouini* et *L. miahellis*).

Ces Mollusques participent aussi à l'amélioration des habitats (bâtisseurs) à travers la bio-érosion des substrats rocheux en décapant la roche pour y récupérer les végétaux endolithes (**Delanoy et al., 2016**). Les patelles ont un stade larvaire pélagique au mouvement passif influencé par les différents courants marins.

De ce fait, les études portant sur leur génétique des populations sont très importantes puisqu'elles nous permettent d'avoir une bonne idée sur la connectivité entre les différents groupes de leurs populations et sur le rôle que peuvent avoir les courants marins et barrières marines dans cette connectivité. Ces barrières marines peuvent être dues aux interactions entre masses d'eau ayant différentes propriétés physico-chimiques (les fronts océaniques, les zones à fort gradient de température, salinité, densité...). Parmi les barrières marines les plus connues en Méditerranée, il y a le front Almeria-Oran considéré comme un point chaud de différenciation génétique chez plusieurs espèces de Mollusques tels que *Mytilus galloprovincialis* et *Stramonita haemastoma* (**Bouchenak-khelladi et al., 2008; Patarnello et al., 2007; Reuschel et al., 2010**). Par ailleurs, il a été détecté dans plusieurs études que le détroit siculo-tunisien peut être aussi considéré comme barrière océanique au sein de la Méditerranée, séparant le bassin occidental influencé par le courant atlantique du bassin oriental (**Bahri-sfar et al., 2000; Mejri et al., 2009**). Il y a quelques années, **El Ayari (2015)** a détecté que le front du golf de Bejaïa a été considérée comme barrières au flux génique en Méditerranée occidentale chez deux mollusques Marins, *Mytilus galloprovincialis* et *Stramonita haemastoma*. Ces courants peuvent être des éléments importants dans la création de modèles de structures de populations, ce qui nous conduit à faire des études phylogéographique

pour mieux comprendre l'impacte de ces courants sur la connectivité entre les différentes populations des patelles de Méditerranée et la côte algérienne.

Plusieurs études ont été réalisées sur la génétique des populations des patelles en Méditerranée et en Atlantiques. Nous pouvons citer les travaux de **Sá Pinto et al., (2008)** sur la phylogénie et la phylogéographie de quelques Patelles de l'Est Atlantique et la Méditerranée montrant qu'il y avait une relation étroite entre l'hydrodynamisme et le flux des gènes dans la connectivité entre les différentes populations des patelles du genre *Patella* de la Méditerranée et de l'Atlantique. Plus tard, **Ribeiro et al., (2010)** avaient montré dans leur étude sur les récents changements dans la distribution et la diversité génétique de *Patella rustica* des côtes atlantiques ibérique.

En Algérie, les études portant sur la phylogéographie des espèces marines sont rares. Nous pouvons citer les travaux de **Bouzaza (2012)** sur la phylogénie et la phylogéographie de quelques patelles de la côte algérienne. Les travaux de **Bouzaza et Mezali (2013)** sur la phylogénie et la phylogéographie de *Patella rustica* et *P. ferruginea*. Récemment, **Kallouche et al., (2018)** avaient fait une étude sur la caractérisation moléculaire de quelques espèces du genre *Patella* montrant quelques structures génétiques des populations de trois espèces de patelles (*P. rustica*, *P. ferruginea* et *P. caerulea*). Enfin, **Bouzaza (2018)** avait montré dans son étude taxinomique, phylogénétique, phylogéographique et démographique de quelques espèces de patelles (*P. ferruginea*, *P. caerulea* et *Cymbula safiana*) que l'espèce *P. caerulea* montrait des structures de population bien établies et bien équilibrées contrairement à *P. ferruginea* qui montrait une structure de population en étoile issue d'une récente expansion.

Notre étude est une analyse des structures génétiques de quelques populations de *Patella rustica* vivant sur quelques stations des côtes méditerranéennes (dont l'Algérie) et atlantiques dans le but d'avoir une idée sur les courants marins pouvant induire ces structures.

Chapitre I

Revue bibliographique

I. Notions et principes de base

I.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) qui ne reconnaît que le 'type', c'est-à-dire les caractères morphologiques de l'individu qui a été utilisé 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 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 aussi le concept phylogénétique de l'espèce (**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 et Gladenkov, 1999; McKenzie, 1999; Renssen et Vandenberghe, 2003; 2005**; d'après les informations tirées de **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 la migration dans le sens d'une diversification par l'habitat ou, inversement, peut maintenir la cohérence d'une espèce en absence de flux géniques.

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 qu'aucun concept unitaire ne peut s'appliquer à l'ensemble des espèces (**Wilson, 1999 in Bouzaza, 2012**).

I.2 La Spéciation

La spéciation est la naissance à partir d'une seule espèce de deux espèces filles distinctes (**Cornuet et al., 2010**). Comme les espèces biologiques se distinguent par leur incompatibilité reproductive le concept biologique de l'espèce s'appuie sur l'isolement reproductif, c'est-à-dire sur l'existence de facteurs biologiques (barrières) qui empêchent les membres de deux espèces de produire des hybrides viables et féconds. De telles barrières bloquent le flux génétique entre les espèces et limitent la formation d'hybrides, c'est-à-dire de descendants issus d'un accouplement entre deux espèces. Le blocage de tout échange génétique entre les espèces ne découle pas d'une barrière unique, mais d'une combinaison de diverses barrières. Ces barrières peuvent être prézygotiques ou postzygotiques, selon qu'elles contribuent à l'isolement reproductif avant ou après la fécondation.

Les **barrières prézygotiques** (avant le zygote) rendent impossible la fécondation de plusieurs façons. Elles peuvent empêcher les membres d'espèces différentes de tenter de s'accoupler, faire échouer une tentative d'accouplement avant qu'elle réussisse, ou encore bloquer la fécondation si l'accouplement a eu lieu, selon **Mayr (1940)** ces barrières peuvent être d'ordre éthologique, géographique ou écologique. Si un spermatozoïde franchit une barrière prézygotique et féconde un ovule d'une autre espèce, diverses **barrières postzygotiques** (après le zygote) empêchent généralement le zygote hybride de devenir un adulte viable et fécond (isolement reproductif postzygotique). Ainsi, les hybrides peuvent avoir un taux de survie plus faible par suite d'erreurs survenues lors du développement embryonnaire ; ils peuvent également souffrir de problèmes postnatals qui les rendent infertiles ou incapables de vivre assez longtemps pour avoir le temps de se reproduire (**Campbell et Reece, 1987 in Benbachir, 2017**)

I.2.1 Les modes de spéciation

Les modes de spéciation sont traditionnellement classés selon le degré de divergence géographique des aires de distribution des taxa en formation, ce qui a l'avantage d'en faciliter la représentation graphique (**Fig.1**). On différencie ainsi la **spéciation allopatrique (Fig. 1A)**, où l'origine des différentes espèces résulte de l'évolution divergente de populations qui sont géographiquement isolées l'une de l'autre, de la spéciation sympatrique (**Fig. 1C**), où des barrières reproductives entre individus évoluent à l'intérieur d'une seule et même région géographique. Ces deux modes de spéciation se différencient donc par la géographie et par la possibilité de flux de gènes entre les taxa durant le processus de spéciation.

La **spéciation parapatrique (Fig. 1B)** est un intermédiaire entre ces deux modes de spéciation : dans ce cas, l'isolement reproducteur évolue entre des populations dont les aires de distribution sont adjacentes et entre lesquelles les échanges de gènes sont possibles mais limités.

Concernant la **spéciation péripatrique (Fig. 1Ab)** les espèces se forment et créent des populations périphériques isolées, elle ressemble à la spéciation allopatrique ou « vicariance » (**fig.1Aa**) puisqu'une barrière géographique sépare la population en deux. Cependant, la taille (en nombre d'individus) d'une des deux populations est largement plus petite que l'autre. Ce détail, en apparence anodin, a des conséquences majeures sur l'évolution des populations (**Laporte, 2009**). Dans cette dernière, les populations sont isolées et ne peuvent pas échanger leurs gènes également. Elle est appelée aussi "spéciation par bourgeonnement" (**Fig 1Ab**). Dans le premier cas, l'isolement reproducteur évolue après la division de l'aire de distribution d'une espèce en deux nouveaux groupes isolés mais de tailles importantes. Dans le second cas, l'un des nouveaux groupes est de taille bien plus réduite que l'autre : le plus petit groupe peut être la conséquence de l'isolement géographique d'une petite population ou de la migration de quelques individus vers un habitat isolé. Un autre type de spéciation est de plus en plus notée ces dernières années, la "**spéciation par divergence avec flux de gènes**" qui regroupe l'ensemble des intermédiaires entre spéciation sympatrique et spéciation allopatrique et semble être le processus de divergence le plus fréquent, avec la spéciation allopatrique stricte. (**Fitzpatrick et al., 2008**).

Cette définition classique des différents modes de spéciation basée sur la géographie est maintenant fortement remise en cause, bien que toujours majoritairement utilisée, et a fait l'objet de nombreuses discussions, comme illustré dans les principales revues traitant d'évolution (**Schluter, 2001 ; Kirkpatrick et Ravigné, 2002 ; Rundle et Nosil, 2005 ; Butlin et al., 2008 ; Fitzpatrick et al., 2008 ; Schluter, 2009**). Le premier problème de cette classification est qu'elle pose la question de la relativité de la « sympatrie » et de l'« allopatrie » en fonction de l'échelle spatiale à laquelle on se situe (**Fitzpatrick et al., 2008**). C'est le cas, par exemple, des espèces qui sont présentes dans une même région géographique (sympatrie) mais qui sont adaptées chacune à un type de sol particulier, donc présentant des aires de distribution non chevauchantes à petite échelle spatiale (allopatrie).

Un exemple souvent cité le cas des palmiers de l'île Lord Howe, que **Savolainen et al., (2006)** présentent comme un cas de spéciation sympatrique, argumentant que les différents types de sol coexistent à une échelle géographique qui est inférieure à la distance de dispersion des taxa (**Tellier, 2009**).

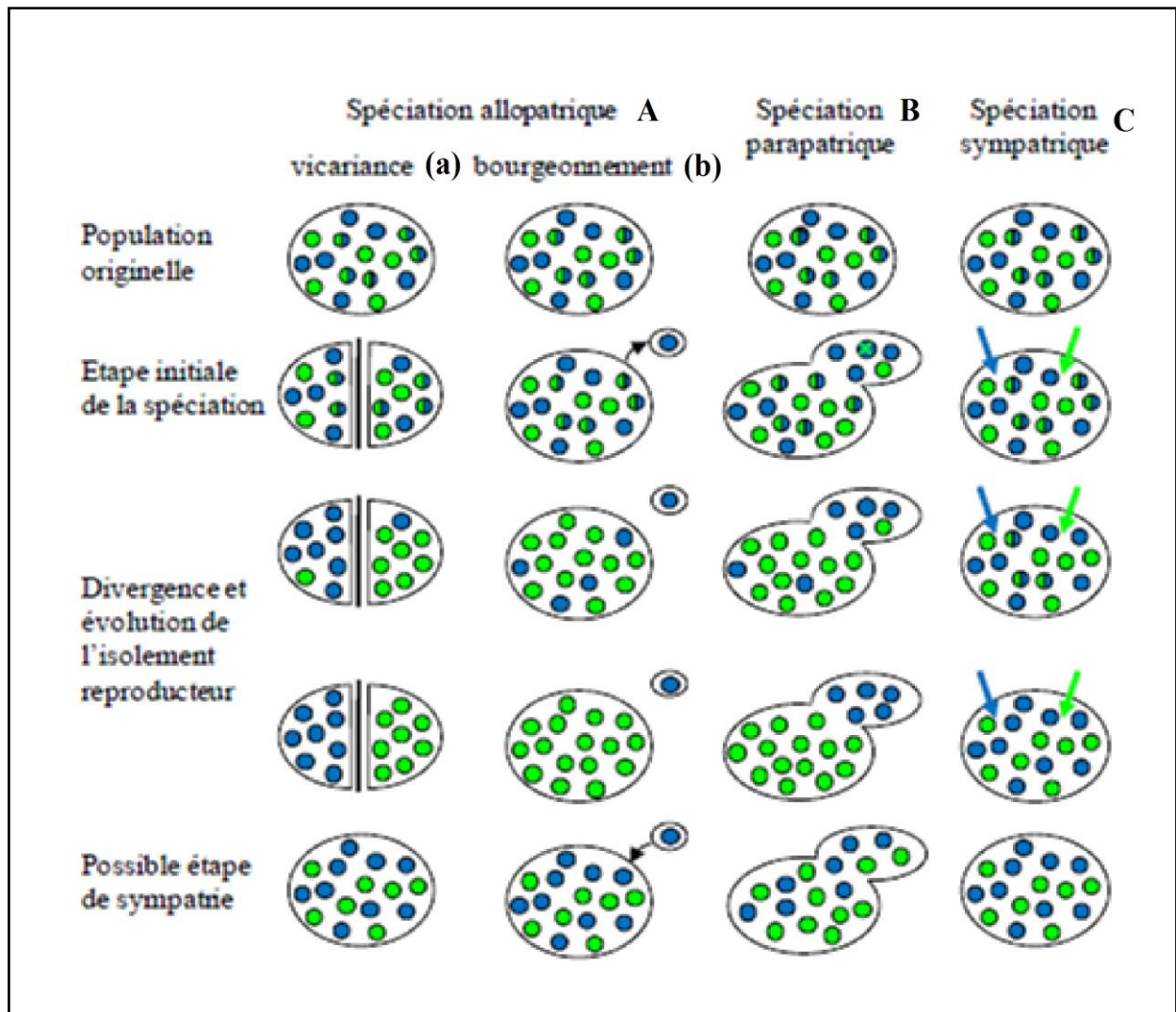


Figure 1 : Représentation schématique des modes de spéciation en fonction du contexte spatial : spéciation allopatrique (A), parapatrique (B) et sympatrique (C) et péripatrique (A b). Les deux populations sont représentées en vert et en bleu, les individus sont symbolisés par des (Coyne et Orr, 2004).

I.3 Connectivité des populations marines

I.3.1 Population et métapopulation

I.3.1.1 Population

La notion de « population » la plus utilisée en biologie et plus spécifiquement en « Génétique des Populations » est défini par **Hartl (1994)** qui la considère comme étant une unité évolutive de reproduction. Dès lors, une population est un groupe d'individus de la même espèce vivant dans une zone géographique suffisamment restreinte de telle sorte que chaque membre ait potentiellement une chance équivalente de se reproduire avec chaque membre du sexe opposé (Cette notion d'unité de reproduction est essentielle dans le cadre de gestions des populations d'insectes ravageurs. (**Hartl et Clark, 2007 in Ndiaye Raky Mama, 2018**).

I.3.1.2 Métapopulation

Introduite par Levins 1969 avec un modèle déterministe d'occupation/absence pour étudier les insectes nuisibles dans les surfaces agraires, une métapopulation est une structure dynamique composée de plusieurs populations séparées spatialement ou temporellement et connectées par la migration. (Levins 1969 in Ndiaye Raky Mama, 2018; Fig. 2).

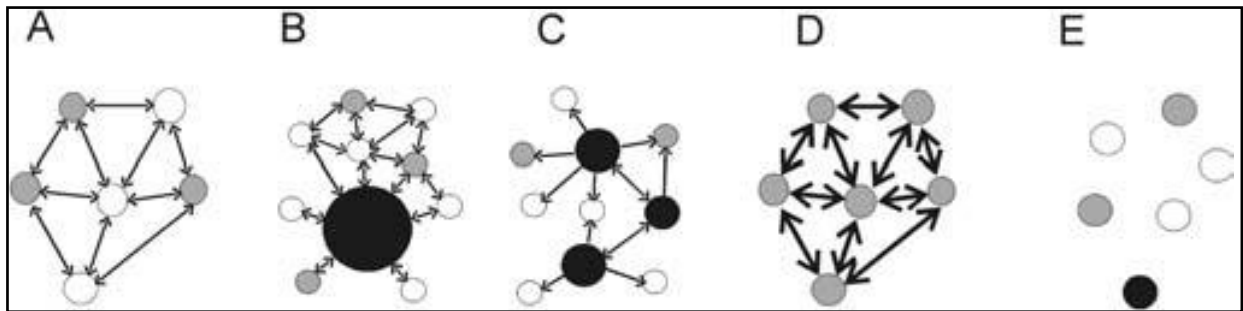


Figure 2: Les différents type de métapopulation : A, classique de type Levins; B, continent-îles; ou source-puits C, puits intermédiaire); D, populations fragmentées; E, populations fragmentées en déséquilibre. Les flèches indiquent un faible échange unidirectionnel d'individus (\leftarrow), faible échange mutuel d'individus (\leftrightarrow) et fort mutuel échange d'individus (\leftrightarrow en gras). (Volker *et al.*, 2002).

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

1. 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**) ;
2. 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. 2D**);
3. 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. 2E**);
4. 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. 2C**).

I.3.2 La migration en milieu marin

La plupart des invertébrés marins possèdent une phase larvaire planctonique tandis que les phases juvéniles et les adultes sont benthiques et plus ou moins sédentaires, inféodées au substrat. Le cycle de vie de ces organismes est alors qualifié de cycle de vie benthopélagique.

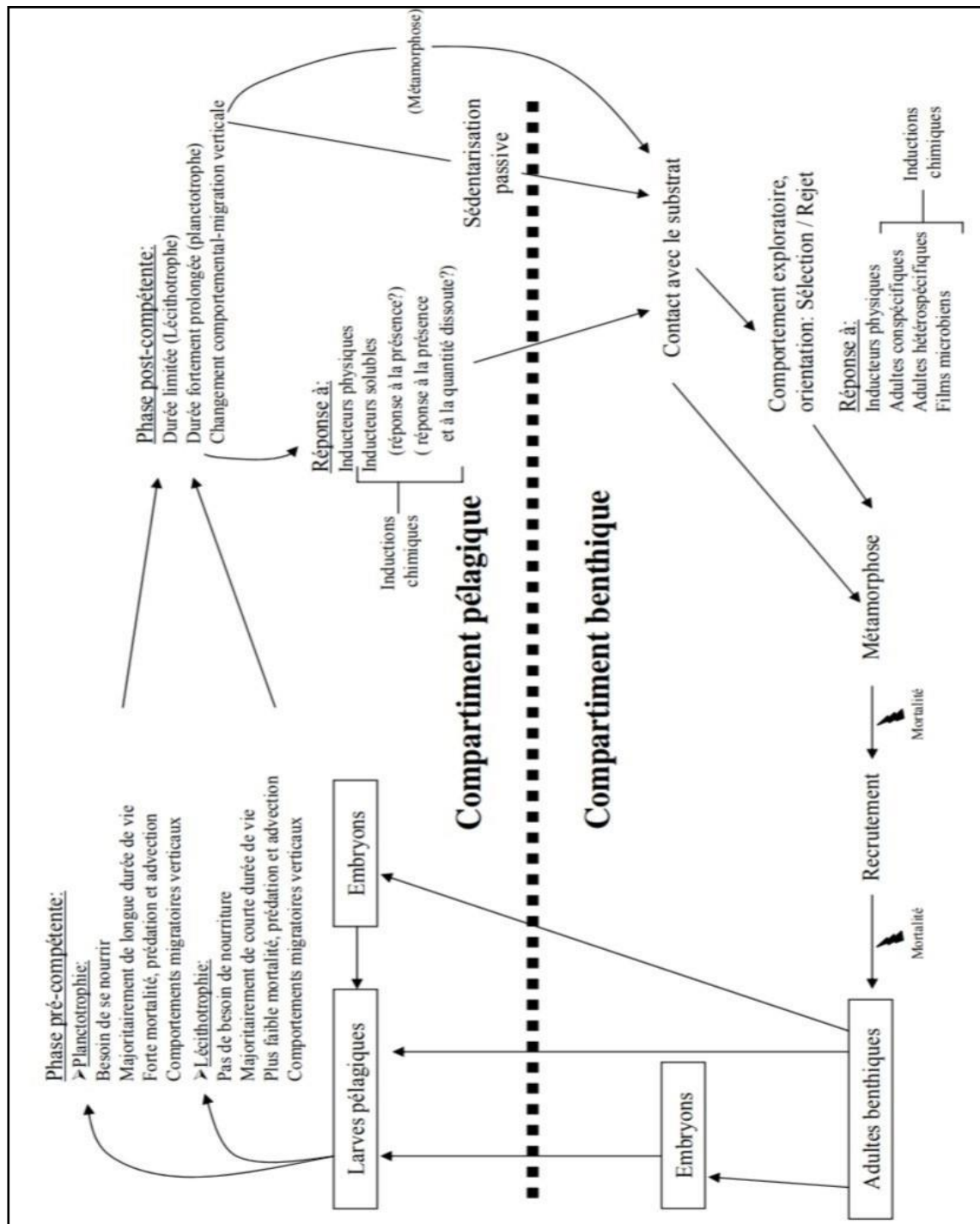


Figure 3: Diagramme général d' un cycle de vie benthopélagique (D' après Pawlik, 1992 in Rigal, 2009).

Par ses nombreuses conséquences sur la dynamique et l'évolution des populations d'espèces marines, la dispersion est un processus écologique majeur (**Levin 2006; Cowen et Sponaugle 2008**). Sur les 40 phylums d'animaux présents dans l'océan, seuls six (nématodes, chaetognathes, gastrotriches¹, kinorhynches², gnathostomulides et tardigrades) ne possèdent pas de phases libres (**Levin et Bridges, 1995**). Pour les espèces benthiques (i.e. espèces vagiles ou sessiles vivant près du fond), la phase dispersive est généralement associée aux stades précoces du cycle de vie (ex : larves, œufs) tandis que pour les espèces pélagiques, les juvéniles et les adultes peuvent également participer à la dispersion. Chez les invertébrés marins, **Thorson (1950)** estime que 85% de ces ³espèces possèdent une larve à longue vie planctonique et planctotrophe (i.e. ayant le besoin absolu ou facultatif de se nourrir durant la vie pélagique), 5% produisent des larves planctotrophes de courte durée de vie larvaire et 10% des larves lecithotrophes (n'ayant pas le besoin de se nourrir durant la vie pélagique car possédant des réserves). Ces invertébrés marins sont dit à cycle benthopélagique, c'est-à-dire qu'ils ont un cycle de vie se déroulant dans deux milieux distincts : le pelagos et le benthos (**Rigal, 2009**) (**Fig. 3**).

I.3.3 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 a 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. En 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 :

¹ Animal microscopique vivant dans le sable ou sur les végétaux des tourbières. (Ces animaux forment un petit embranchement.).

² Classe d'eumétazoaires bilatériens pseudocoelomates = némathelminthes (Pseudocoelomata). Taxon autrefois classés dans les aschelminthes. Dans la classification phylogénique, taxon de protostomiens cuticulés ecdysozoaires introvertés céphalorhynches opposé aux priapulidés et aux loricifères. Ce sont des animaux marins microscopiques libres vivant à plus de 1 000 m de profondeur dans les interstices des sédiments sableux ou boueux. Ils sont longs et épineux. L. inf. 1 mm. Ils ont 11 segments + le cou et la tête soit 13 zonites. Tête et cou sont rétractiles. La cuticule porte de nombreuses épines dirigées vers l'arrière

- 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** (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 ;
- une 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.

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:

- 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 dépression) ;
- 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. (**Pechenik, 1999 in Bouzaza, 2018**).

I.4 Rôle des études Phylogéographiques

La phylogéographie, sous-discipline de la biogéographie, est l'étude des principes et des processus qui gouvernent la distribution géographique des lignées de gènes, au niveau intra spécifique et entre espèces phylogénétiquement proches (**Avise, 2000**). En étudiant la distribution spatiale des allèles et en reconstruisant les relations phylogénétiques entre ceux-ci, la phylogéographie permet d'inférer les processus historiques et contemporains ayant affecté les espèces. L'analyse et l'interprétation des données nécessitent l'intégration des concepts de génétique des populations et de phylogénie mais également de données intrinsèques aux espèces (ex : capacité de dispersion, physiologie), et de connaissances sur leur histoire (paléontologie) et sur l'histoire de la région géographique étudiée (géographie historique et géologie). La phylogéographie permet ainsi d'étudier la spéciation dans un contexte géographique et temporel. Contrairement à l'approche classique de la phylogénie, la théorie de la coalescence utilise les généalogies de gènes pour remonter dans le temps et identifier l'ancêtre commun le plus récent. En traitant des attendus statistiques des relations historiques entre lignées de gènes en fonction des paramètres démographiques, la théorie de la coalescence permet de situer dans le temps les événements démographiques passés, comme par exemple des événements de vicariance ou une expansion démographique, et des événements plus récents, comme la présence de contacts secondaires après vicariance (**Tellier, 2009**).

II. Les courants et fronts méditerranéens

Le fonctionnement général de la circulation en Mer Méditerranée, qui transforme l'eau Atlantique (AW) dans l'eau Méditerranéenne (MW) (**Fig. 4**), et le processus de formation des eaux denses, qui fait que l'AW se trouve au large de certaines zones septentrionales dans le bassin occidentale et orientale, ont été compris et acceptés par un consensus générale de la communauté scientifique. Par contre la circulation des différents types d'eaux à travers différentes zones est encore l'objet de débat pour ce qui concerne le bassin occidental tandis que pour le bassin oriental ce débat ne vient que de commencer (**Doglioli, 2014**).

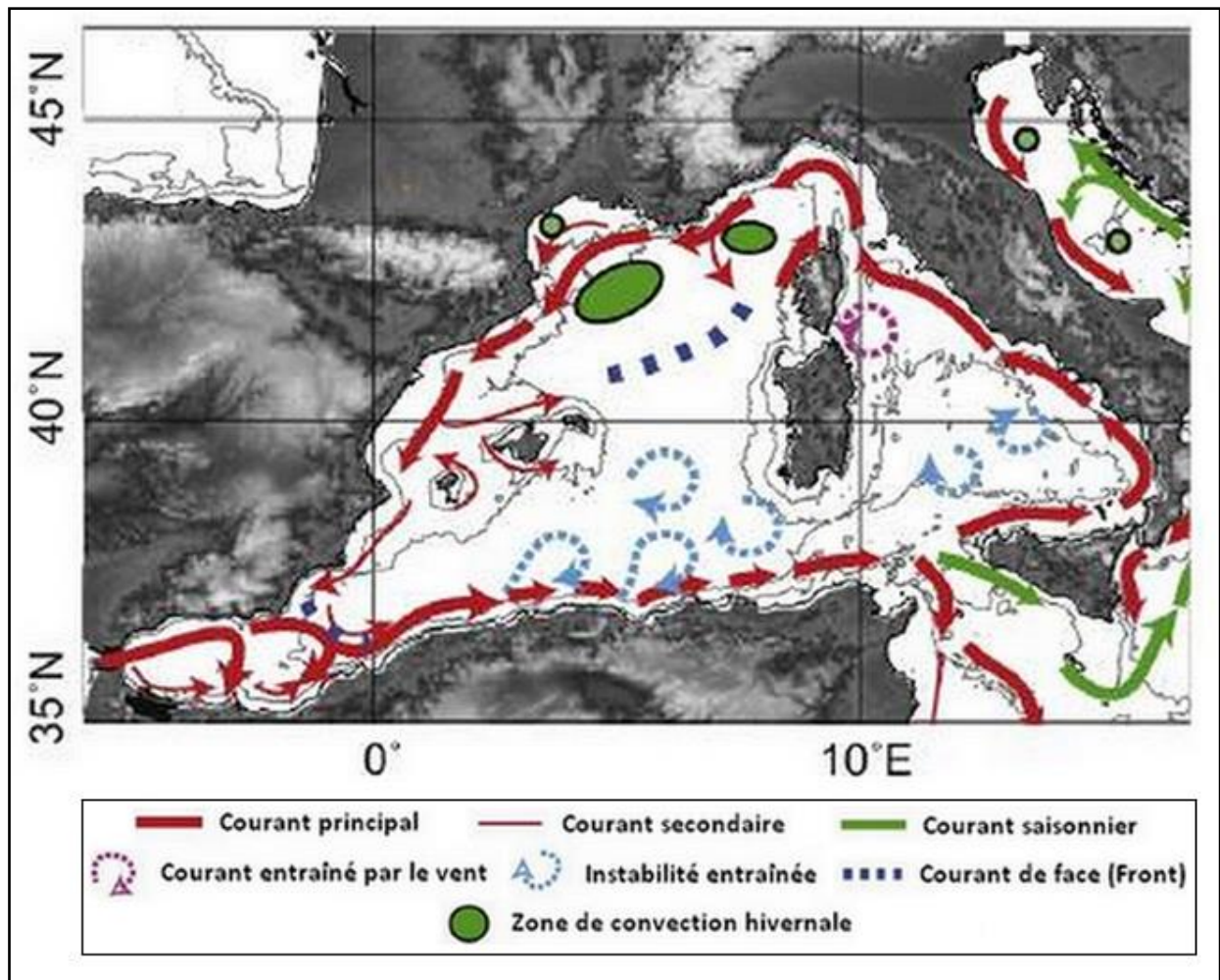


Figure 4: Circulation générale des eaux de surface en Méditerranéennes selon Millot (1999) revu par Durrieu de Madron *et al.*, (2011).

La Méditerranée occidentale est une Mer presque fermée, bordée par deux détroits: le détroit de Gibraltar à l'Ouest et le Siculo-Tunisien à l'Est (Fig. 5). Les données océanographique et génétique ont montré que la transition entre la Mer Méditerranée et l'Océan Atlantique se fait réellement au niveau du Front Almeria-Oran (Patarnello *et al.*, 2007). Le Front Almeria-Oran est situé à environ 400 km à l'Est du détroit de Gibraltar, il forme une frontière semi-permanente, instable et peu forte entre les eaux Atlantique et Méditerranéenne (Galarza *et al.*, 2009) (Fig.5). C'est un front de densité thermo-haline, confiné à la partie supérieure de la colonne d'eau (~300 m) (Galarza *et al.*, 2009). Le détroit Siculo-Tunisien sépare la Méditerranée Ouest de l'Est, il a été rapporté comme barrière génétique chez plusieurs espèces (Bahri-Sfar *et al.*, 2000; Ben Slimen *et al.*, 2004; Gharbi *et al.*, 2011; Zitari-Chatti *et al.*, 2008) (Fig.5). L'histoire géographique de la Méditerranée a largement gouverné la répartition actuelle des espèces (Domingues *et al.*, 2005). La dessiccation de cette Mer pendant la Crise de Salinité Messénienne a causée l'extinction de plusieurs espèces à l'exception de celles vivants dans les lagunes hyper-salines et dans les eaux saumâtres. L'ouverture

du détroit de Gibraltar à la fin du Miocène (il y a 6 à 5,5 Ma) a permis la colonisation à nouveau de la Mer Méditerranée par de nouvelles espèces d'origines Atlantiques (Almada *et al.*, 2001). Le retour des glaciations au quaternaire (il y a environ 2 Ma) a contribué aux changements des aires de répartitions des espèces marines (Palumbi, 1994). Plusieurs espèces se sont concentrées dans des refuges glaciaires (Wilson *et al.*, 2009). Actuellement, les expansions postglaciaires ont aussi fortement contribué aux changements des aires de répartitions des espèces en leur permettant des recolonisations d'habitats redevenus favorables. Durant ces expansions, les espèces se sont retrouvées face à deux types de barrières; les barrières géographiques et les contacts entre populations issues d'autres refuges créant ainsi des zones hybrides ou points chauds de structure génétique ou encore zones de sutures (Hewitt, 1996; Remington, 1968, in El Ayari, 2015).



Figure 5 : Les différentes barrières océaniques dans le sud de la mer Méditerranée (AOF : Front Almer-Oran; DTS: Déroit Siculo-Tunisien) (Danielle, 2009) [A].

III. L'espèce *Patella rustica* (Linnaeus, 1758)

III.1. Classification, Synonymie et Phylogénie

Le nom scientifique *Patella* vient du latin [patella] qui veut dire « petit plat » et *rustica* du latin [rusticus] qui est relatif à la campagne. On l'a nommé aussi : Patelle pointue, patelle ponctuée de Méditerranée, patelle du Portugal, chapeau chinois, lépas, écaille de rocher, bouclier, arapède (uniquement en Méditerranée). Rustic limpet (Grande Bretagne), lepade (Italie), Lapa punteada (Espagne), Napfschnecke (Allemagne), Schotel (Pays Bas).

I.1.1. Classification

La classification de l'espèce *Patella rustica* est montrée sur le **tableau 1**.

Tableau 1 : Classification et position systématique de l'espèce *P. rustica* proposée par (Hayward et al., 1998).

Rang taxinomique	Termes scientifiques (international)	Termes en français	Descriptif/ caractéristiques succinctes du groupe
Embranchement	<i>Mollusca</i> Linnaeus, 1758	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>Patellogastropoda</i> Lindberg, 1986	Prosobranches	Branchies en avant du cœur. Aspect de limace avec une coquille protégeant une masse viscérale enroulée

			(spiralee). Pied large pour ramper, tête bien développée avec deux tentacules céphaliques portant à leur base un œil.
Ordre	<i>Archaeogastropoda</i>	Archéogastéropodes	Prosobranches archaïques, herbivores, radula à dents nombreuses
Famille	<i>Patellidae</i> Rafinesque, 1815		Patellidés
Genre	<i>Patella</i> Linnaeus, 1758		
Espèces	<i>Patella rustica</i> Linnaeus, 1758		

III.1.2. Synonymie de *Patella rustica* (Linnaeus, 1758)

Selon le WoRMS (World Register Marine Species) [B], la synonymie de *Patella rustica* est comme suit:

Patella gorgonica da Costa, 1771

Patella lusitanica Gmelin, 1791

Patella lusitanica var. *minor* Marion, 1883

Patella nigropunctata Reeve, 1854

Patella polita Risso, 1826

Patella punctata Lamarck, 1819

Patella punctata Gmelin, 1791

Patella rustica var. *marcoccana* Pallary, 1920

Patella rustica var. *orientalis* Pallary, 1938

Patella sauamata Roding, 1798

Patella subgranularis Blainville, 1825

Patella variabilis Risso, 1826.

III. 1.3. Position phylogénétique de *P. rustica*

La position phylogénétique de *P. rustica* est mentionnée dans la **figure 6**.

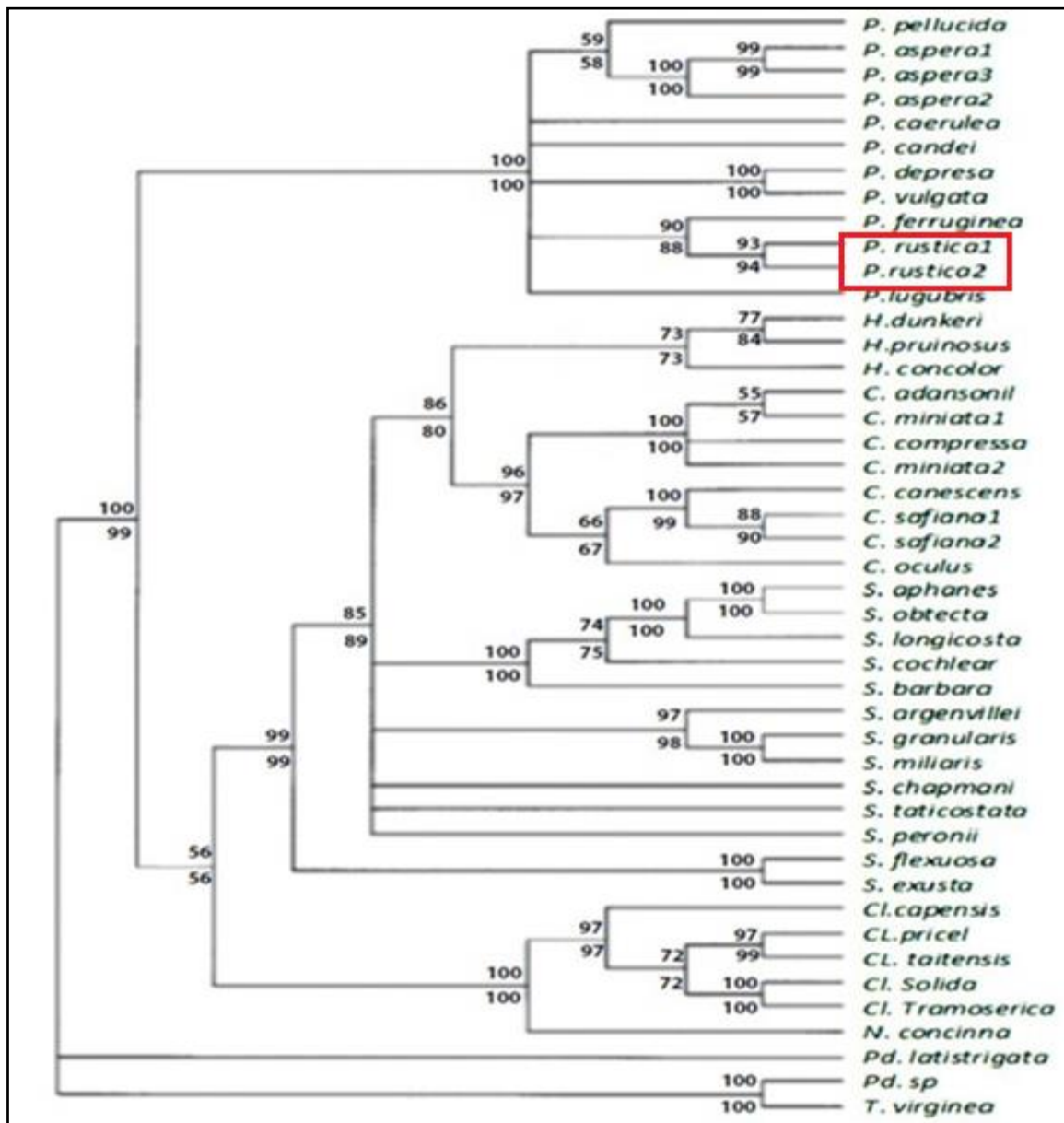


Figure 6 : Position phylogénétique de *P. rustica* dans un arbre phylogénétique des espèces de la famille des patellidés établi par la méthode de maximum de parcimonie. Les marqueurs 12S et 16S sont combinées avec des valeurs bootstrap (100 répliques au dessus des branches) et des valeurs de bootstrap (1000 répétitions en dessous des branches) correspondant à une analyse neighbour-joining. C- *Cymbula*; Cl- *Cellana*; H- *Helcion*; N- *Nacella*; P- *Patella*; Pd- *Patelloida*; S- *Scutellastra*; T *Tectura* (D'après **Koufopanou et al., 1999**).

III. 2. Anatomie externe et interne

III.2.1. Description de la coquille de *P. rustica*

Parmi les critères d'identification les utilisés, la morphologie de la coquille reste le moyen le plus répandu afin d'identifier les patelles. La forme de la coquille de *P. rustica* est conique et pointue de couleur verdâtre. Sa base n'est pas parfaitement circulaire et son sommet est assez excentré et est

déporté du côté de la tête de l'animal. Cette coquille est ornée de stries, plus ou moins marquées, rayonnant à partir de son sommet et souvent marquée de points noirs intérieurs foncés à doubles rayons clairs. 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 (**Fig. 7**). Elle a une taille moyenne de 2 à 3 cm de diamètre, 4 cm étant un maximum, et environ 1,5 cm de haut (à Malaga, un spécimen de 66 mm aurait été trouvé) (**Harmelin et Bassemayousse, 2008**). La coquille est sécrétée par un bourrelet de l'épiderme appelé manteau ou pallium (**Fretter et Graham, 1962**).

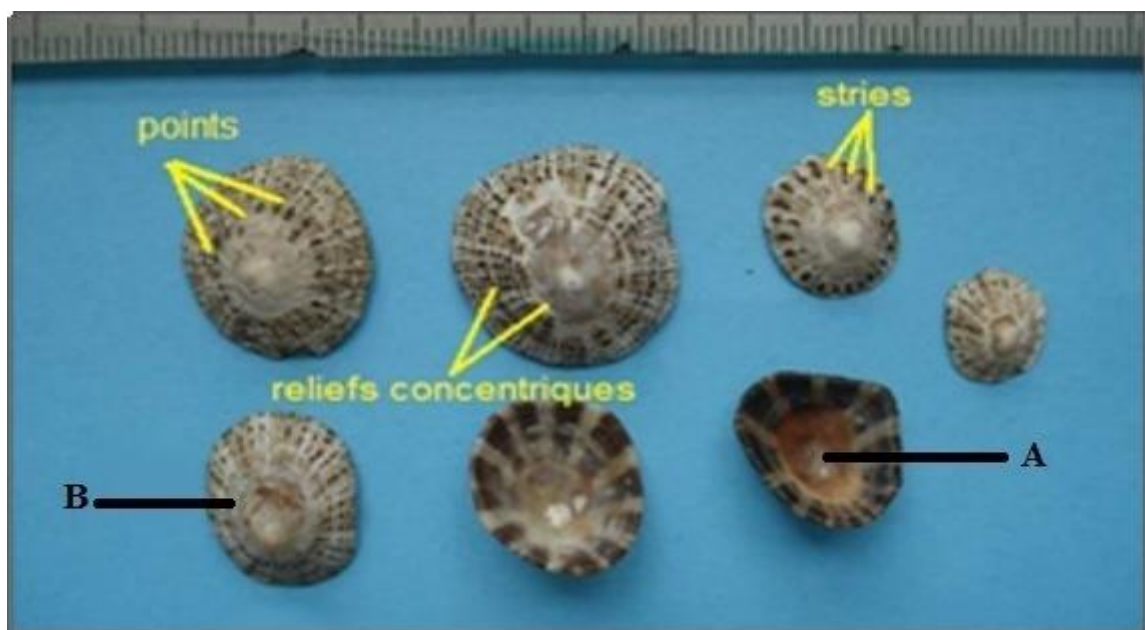


Figure 7 : photo montrant les trois vues (A. Ventrale, B. Dorsale et de profil) de *Patella rustica*. [C]

III. 2.2. Le corps

Comme toutes les autres patelles de la famille des Paellidae, le corps mou de *P. rustica* présente une symétrie bilatérale et se compose de trois parties : la tête (ventrale avec bouche et organes sensoriels), le pied (ventral, musculeux à rôle locomoteur) (**Fig. 8A**) et la masse viscérale recouverte par le manteau (repli du tégument) (**Fig. 8B**). Le manteau secrète dorsalement la coquille; à l'arrière, entre la masse viscérale et le manteau se trouve la cavité palléale où s'ouvrent l'anus, les organes excréteurs et les conduits génitaux. Les branchies (expansions tégumentaires respiratoires) font saillie dans la cavité palléale (**Fisher et Piette, 1948**).

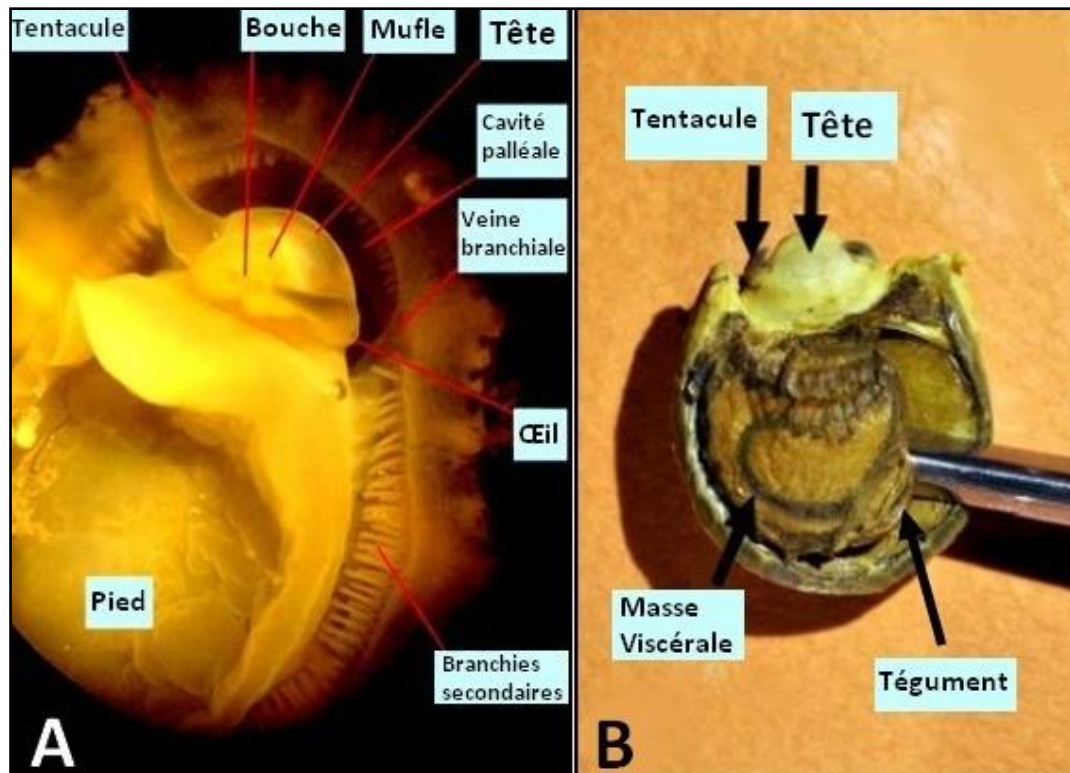


Figure 8 : Morphologie externe du corps d'une patelle. A: vue ventrale (Le Quesne *et al.*, 2006); B: vue dorsale (Breton, 2014) in Bouzaza, 2018

III. 2.2.1. La tête

Elle est équipée de deux grands tentacules à fonction tactile et qui sont peut-être aussi le siège du sens chimique (**Fig. 8A**).

Contrairement à de nombreux Prosobranches (terme qui signifie « à branchies situées en avant », sous-entendu, du cœur), la patelle ne possède pas de branchies (branchies primaires) dans sa cavité palléale : ses organes respiratoires sont représentés par de très nombreux feuillets (branchies secondaires) disposés transversalement dans un sillon situé autour du pied et en avant de la tête (**Fretter et Graham, 1962**).

III. 2.2.2. Le pied

A contour arrondi, il est musculeux. Il sert à la reptation et à la fixation de l'animal sur son support (**Fig. 8A**). 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 (**Fisher-Piette, 1948**).

III. 2.2.3. La masse viscérale

Cette partie se trouve dans la face dorsale du corps de la patelle (**Fig. 8B**). Elle comporte:

- le tube digestif (possède deux orifices, la bouche et l'anus);
- la cavité buccale (pharynx) où débouchent les glandes salivaires comporte une radula chitineuse à nombreuses dents;
- l'estomac, où on peut observer une glande très volumineuse: l'hépatopancréas (sécrétion d'enzymes digestives et stockage de produits de réserve);
- l'intestin (court se termine par l'anus).

III. 3. Bio-écologie et exploitation de *P. rustica*

III. 3.1. Habitat

Patella rustica vit fréquemment sur les roches du médiolittorale supérieur et supralittorale des côtes méditerranéennes et des côtes du nord-est de l'Atlantique. Elle est capable de vivre assez haut par rapport au niveau de la mer. Par exemple à Zembra (île au nord de l'Atlantique.), elle a été repérée jusqu'à 6 m au-dessus du niveau de l'eau (**Hayward *et al.*, 1998**). Elle s'installe en groupes d'autant plus importants (pouvant atteindre plusieurs centaines d'individus au mètre carré). Sédentaire, chaque individu a son emplacement propre sur la roche (**Fig. 9**).

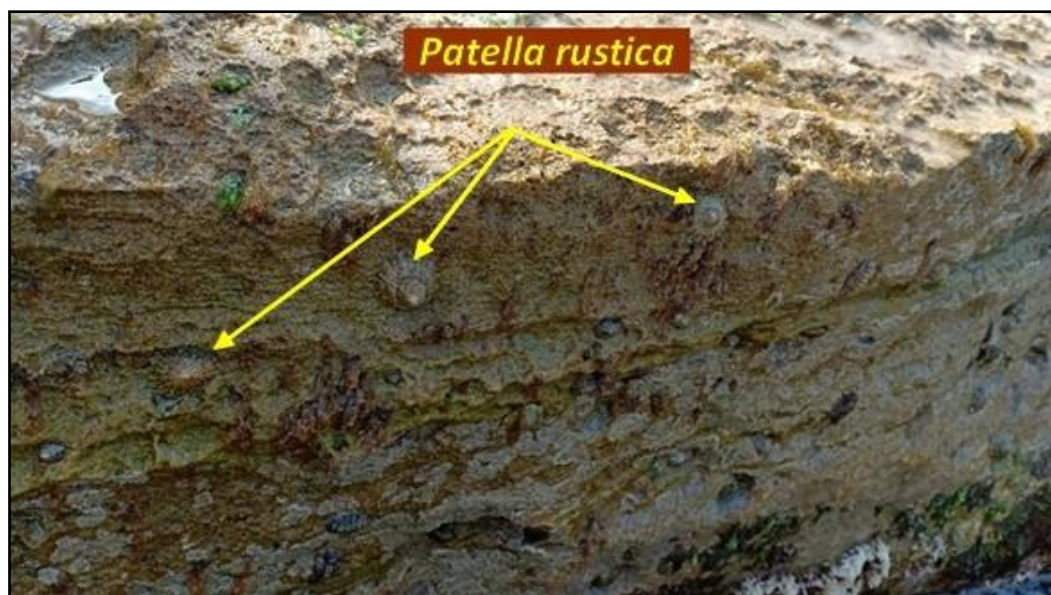


Figure 9: L'espèce *Patella rustica* dans son milieu naturel (étage supralittorale).
(Photos pris par Bettahar et Boumaza à Stidia, 2020).

III.3.2. Alimentation et respiration

La patelle ponctuée est un organisme herbivore qui se nourrit d'algues minuscules et de cyanobactéries qui recouvrent est racle sur les rochers avec sa radula. Elle pratique le « retour au gîte » ou "homing" c'est à dire qu'elle quitte sa logette creusée dans le support pendant 5 ou 6 heures pour racler de tous petits végétaux, généralement quand la mer est agitée et mouille le substrat, de jour comme de nuit. Elle ne s'éloigne que de 10 à 30 cm et revient au même emplacement (Frick *et al.*, 1986). Elle peut effectuer deux déplacements par jour si les conditions hydrodynamiques sont favorables. En automne, elle ne bouge qu'une fois par jour ; en été, elle ne bouge presque plus. Dans une même population, les déplacements paraissent simultanés. Pour respirer, elle soulève sa coquille. Ses branchies se trouvent autour du pied (Frick *et al.*, 1986).

Cette radula dont sont dotés tous les mollusques gastéropodes, est composée de dents disposées symétriquement par rangées, et actionnées par les muscles. Et d'après Christiaens (1973), elle est caractérisée par trois dents latérales, dont une, la plus extérieure, est tricuspide, et par trois dents marginales



Figure 10 : Microscopie électronique de la radula des patelles (Hakabe, 2010 in Nakhlé, 2003).

III.3.3. Reproduction

La patelle est hermaphrodite protandre. Les mâles sont matures à deux ans et deviennent femelles vers quatre ans. Entre l'automne et le début de l'hiver (de septembre à janvier), les patelles des deux sexes libèrent leurs cellules sexuelles dans l'eau; la fécondation est externe et croisée (Fig. 11). La libération des gamètes est stimulée par le choc mécanique dû aux fortes vagues déferlantes. Orton *et al.*, (1956) constatent qu'elle coïncide avec des vents supérieurs à 20 nœuds. Les œufs planctoniques donnent naissance à des larves ciliées planctoniques (Larve lecithotrophiques) qui

après métamorphoses commence leur vie benthique à la fin de l'hiver ou au début du printemps. À ce moment, la jeune patelle ne mesure que 0,20 mm (**Fig. 11**), elle atteint déjà une taille de 3 cm lors de sa première année et est déjà sexuellement mature. Après la première année, la croissance se ralentit (**Orton et al., 1956 in Bouchra Zegaoula, 2018**).

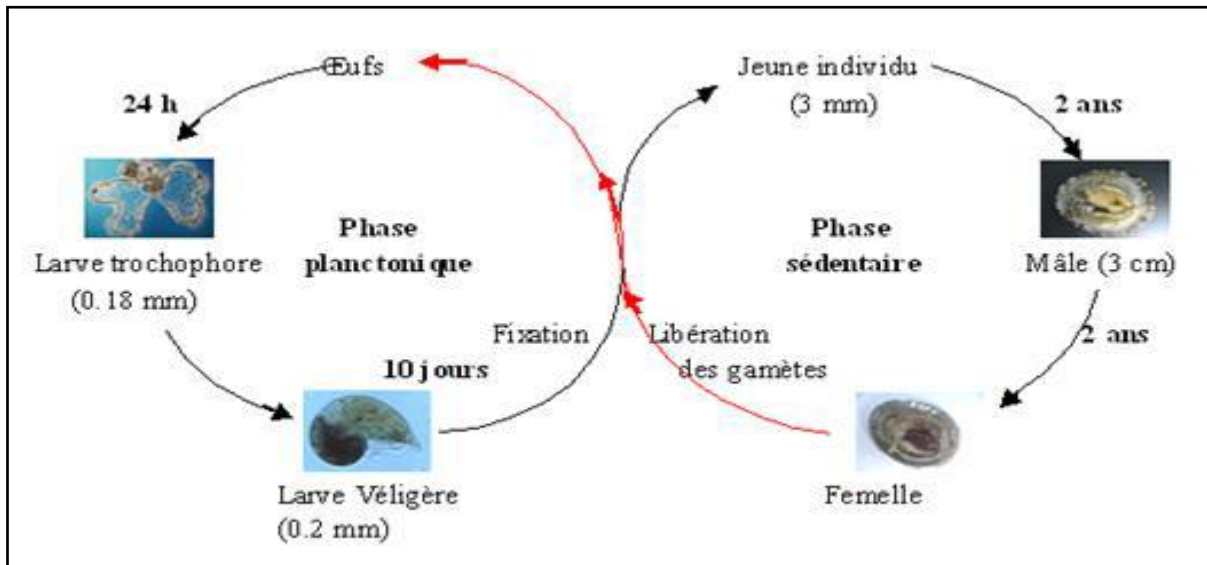


Figure 11 : Cycle biologique de la patelle (**Zegaoula, 2014**).

III.3.4. Vie associée

Différentes espèces d'algues épi-symbiotique, et parfois des balanes, peuvent se fixer sur la coquille des patelles. Sur les rochers, il convient de signaler également les autres espèces épisymbiotique de la biocénose de la roche médiolittorale supérieure comme la littorine bleue (*Melarhappe neritoides*) (**Fig. 12A**), le monodonte (*Osilinus turbinatus*) (**Fig. 12B**), et les algues (*Porphyra leucosticta*, *Rissoella verruculosa*, *Bangia atropurpurea* et *Lithophyllum papillosum*) (**Hayward et al., 1998**).



Figure 12: Quelques espèces vivant en association avec *P. rustica*.
1: la littorine bleue *Melarhappe neritoides*; 2: la monodonte *Osilinus turbinatus*.

III.3.5. Exploitation

Les patelles récoltées dans des zones réputées salubres sont comestibles à l'état cru toute l'année. Elles sont également cuites en les accommodant de manières diverses : ragoûts, pâtés, grillades.... Les patelles constituent une valeur énergétique moyenne de 92 calories au 100 grammes soit 17 g de protides, 2 g de lipides et 1.5 g de glucides. Facilement accessible et gratuite, elles sont 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 in Bouzaza, 2012**).

III.4. Importance de *P. rustica* dans les études phylogéographiques

Usuellement, le taxon idéal choisi pour réaliser une étude phylogéographique dans une région donnée devrait :

- être endémique de cette région, pour éviter les effets confondants la migration et la spéciation;
- être généralisé, non seulement dans les rivages continentaux, mais aussi dans les îles;
- avoir une fécondation externe et un stade larvaire pélagique ;
- Etre abondants et visible pour permettre un prélèvement facile pour les études phylogénétiques et génétique des populations.

L'espèce *P. rustica* correspond parfaitement aux critères du taxon idéal cités ci-dessus, de ce fait elle a été choisie dans la présente étude. De plus, beaucoup d'études antérieures ont été réalisées sur cette espèces (**Sá Pinto, 2008, 2010, 2012; Bouzaza, 2012; Bouzaza et Mezali, 2013**).

Chapitre II

Matériel et méthodes

Notre étude s'est basée essentiellement sur le traitement bio-informatique et biogéographique des données moléculaires de l'ADNmt (la portion Cytochrome Oxydase I "COI") de *P. rustica* établies par Bouzaza (2012).

I. Collecte des échantillons

L'échantillonnage est constitué de 24 individus de *P. rustica* collectés depuis 7 stations situées sur la côte algérienne (Fig. 13; Tab. 2).



Figure 13: Carte montrant les Sites de prélèvement (Triangle rouge) de *P. rustica* sur la côte algérienne (voir le tableau pour les abréviations).

Tableau 2 : Position géographique des sites de prélèvement et abréviations des stations étudiées.

Nom de la station	Nom de la région	Nombre d'individus dans chaque station	Coordonnées	Nom de la wilaya
VK	Vieille Calle (El Kala)	5	36.9° N, 8.45° E	El Taref
RN	Rocher Noir	3	36.78° N, 5.63° E	Jijel
ZM	Ziama Mensouria	2	36.74° N, 5.56° E	
FP	Figuier Plage	5	36.78° N, 3.53° E	Boumerdes
BE	Bérard	1	36.6° N, 2.6° E	Tipaza
CV	Cap Ivi	2	36.12° N, 0.23° E	Mostaganem
ST	Stidia	6	35.83° N, 0° E	

II. Choix du marqueur moléculaire

Après avoir identifié morphologiquement les spécimens échantillonnés, le marqueur moléculaire le plus adéquat a été choisi afin de confirmer leur statut taxinomique et de réaliser l'étude phylogéographique (**Bouzaza, 2012**).

En phylogénie et phylogéographie moléculaires, il faut utiliser une molécule dont l'évolution est en adéquation avec le niveau de différenciation des taxons étudiés (**Bouzaza, 2012, 2018**). Parmi ces gènes, le gène du cytochrome b oxydase I (COI), évolue plus vite que les gènes codant pour d'autres marqueurs tels que les ARNr 12S et 16S (**Myriam, 2001**).

Le matériel génétique, l'ADN de la mitochondrie sert souvent dans les recherches phylogénétiques et phytogéographiques (**Muths, 2006**). 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;
- son polymorphisme nucléotidique permet de déceler des ruptures phylogéographiques et des processus de colonisation à macro-échelle.

III. Analyses Bio-informatique

III. 1. Traitement des séquences d'ADNmt

Les séquences de la portion COI des 24 spécimens de *P. rustica* ont fait l'objet d'un traitement bio-informatique mêlant plusieurs programmes informatiques.

III.1.1. Nettoyage et alignement des séquences

Le « nettoyage » des séquences d'ADN est la vérification visuelle de la bonne interprétation automatique des chromatogrammes. Les éventuelles erreurs d'interprétation ont été repérées et corrigées à l'aide du logiciel « Finch Tv 1.4 » (**Patterson et al., 2006**).

Le nettoyage des séquences d'ADN permet toutefois de détecter certaines erreurs réelles dans la séquence, probablement beaucoup plus souvent qu'elle ne conduit à des erreurs supplémentaires d'interprétation des chromatogrammes (**Fig. 14**).

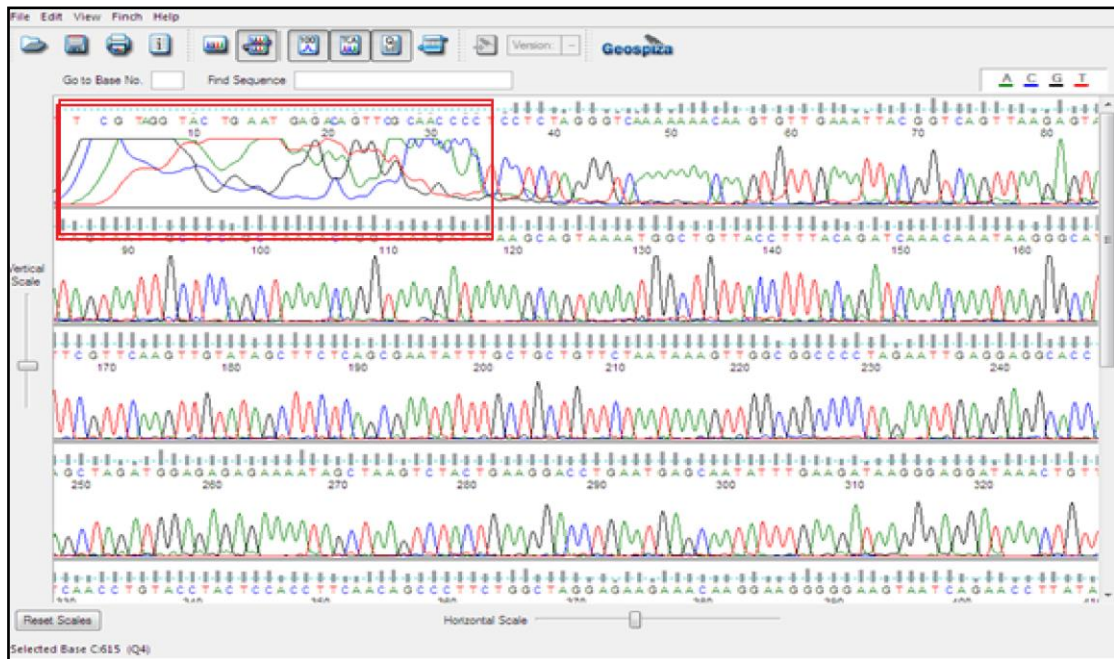


Figure 14 : Chromatogramme d'une séquence d'ADNmt "COI" établie par le programme « FinchTv 1.4». Le cadre rouge représente les ambiguïtés à éliminer.

Après avoir corrigées les séquences, elles ont été classées sur le logiciel « BioEdit » (Hall, 1999) et alignées en utilisant un autre programme le «CLUSTAL W» (Higgins *et al.*, 1992 ; Thompson *et al.*, 1994) contenu dans le "BioEdit" (Fig. 15). Cependant, d'autres corrections et alignements manuels sont effectués pour rendre nos résultats plus fiables.

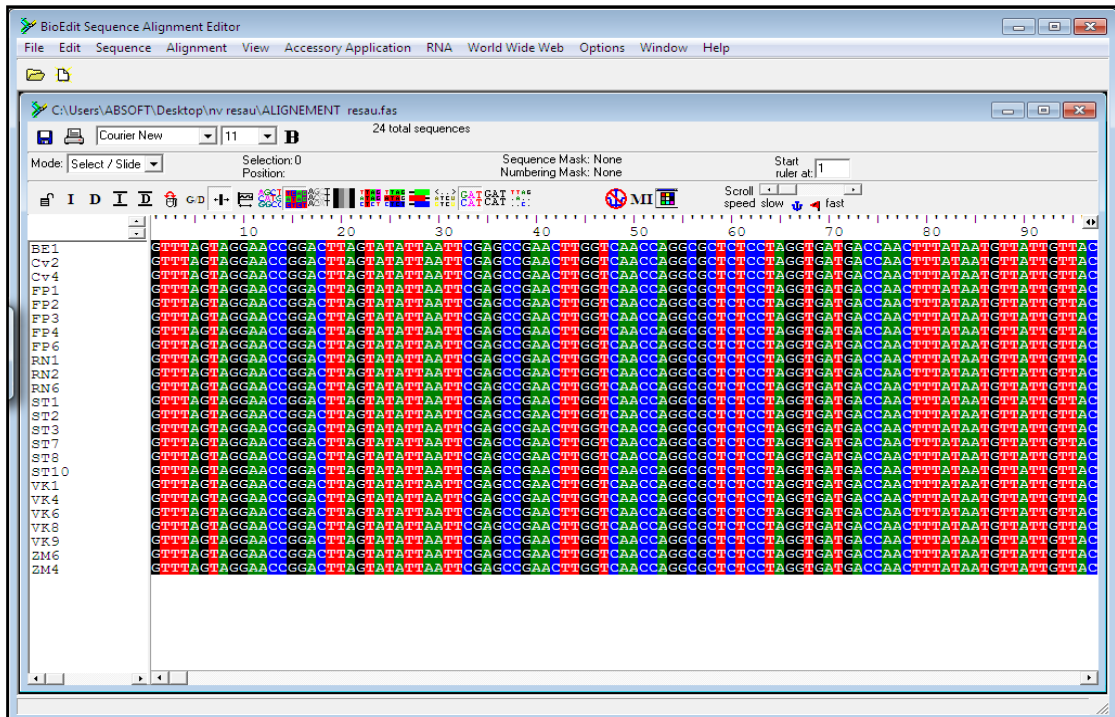


Figure 15 : Exemple d'alignement des séquences réalisé par le programme BioEdit (Hall, 1999).

III.2. Etude phylogénétique et phylogéographique

III.2.1. Etude phylogénétique

Après avoir alignées les séquences d'ADN minutieusement, nous avons procédé à l'étude phylogénétique via la construction d'arbres phylogénétiques par le programme « Mega 5.0 » (Tamura *et al.*, 2011) suivant la méthode du Maximum de vraisemblance (Cavalli et Edwards, 1967), en anglais : Maximum Likelihood «ML». C'est une méthode qui se base sur la sélection de l'arbre qui maximise la vraisemblance (ayant la plus forte probabilité d'avoir conduit aux données).

En utilisant le sous programme « jModeltest 0.1.1 » (Posada, 2008), le modèle « Tamura à 3 paramètres » (Tamura et 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.

III.2.2. Etude phylogéographique

Cette étude est basée sur l'appréhension des relations qui peuvent exister entre différents haplotypes en construisant des "réseaux d'haplotypes" (Fig. 16). Le terme d'haplotype correspond à une séquence nucléotidique, qui peut être commune à plusieurs individus, mais diffère des autres haplotypes par une ou plusieurs substitution de nucléotides (Muths, 2006). Les réseaux de lien moyen ou « Median Joining » ont été choisis dans cette étude afin d'intégrer 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 (**Bandelt *et al.*, 1999**). Les réseaux d'haplotypes ont été construits grâce au programme « NetWork 4.6 » (**Polzin et Daneschmand, 2011**) [D].

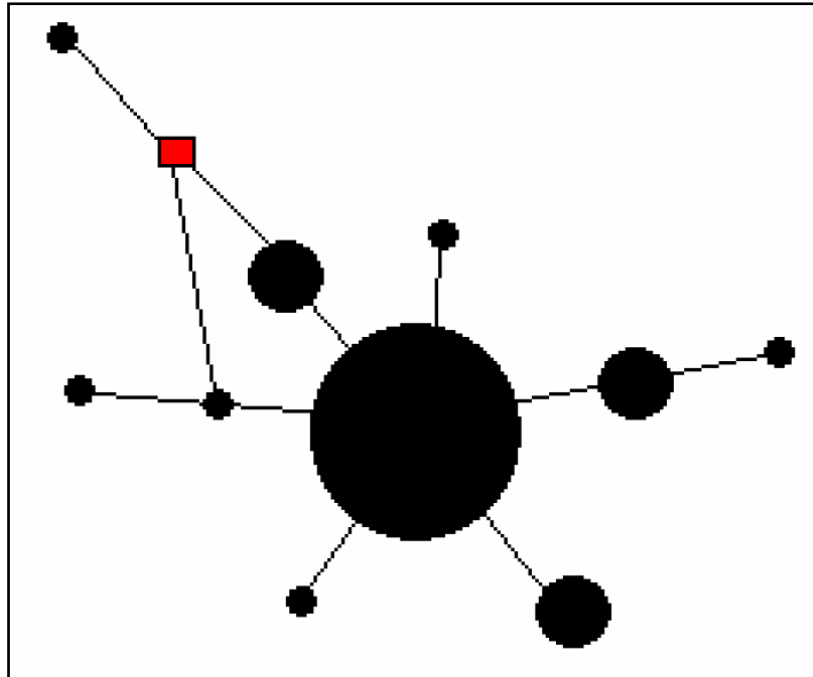


Figure 16 : Exemple de réseau d'haplotypes. Chaque cercle correspond à un haplotype ; la taille du cercle est proportionnelle à la fréquence de l'haplotype dans le jeu de données. La longueur des segments entre chaque haplotype est proportionnelle au nombre de mutations qui les sépare (pas mutationnels). Le carré rouge symbolise un haplotype non détecté (haplotypes manquants ou perdus par dérive au cours de l'évolution) (**Muths, 2006**).

Les diversités haplotypique et nucléotidique sont estimées pour chaque population grâce au programme DNASP 5.0 (**Rozas *et al.*, 2010**). La diversité haplotypique (H_d) 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. La diversité nucléotidique p 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 programme DNASP 5.10 (**Rozas *et al.*, 2010**) est également utilisé pour calculer différents tests de neutralité, notamment les valeurs de D de **Tajima (1989)** et F de **Li et Fu (1993)** afin de détecter des événements sélectifs anciens ou récents au sein des populations de tous les individus de *P. rustica* prélevés et de comprendre leur cinétique d'expansion.

Afin d'étudier les structures génétiques des populations de *P. rustica* au niveau de la côte algérienne, une AMOVA (Analyses de MOléculaire de VAriance) a été réalisée grâce au programme « Arlequin v3.52» (Excoffier et Lischer, 2010). Cette méthode permet de partitionner la variance totale entre covariances dues à différents niveaux de structure prédéfinis avec l'indice de fixation associé : dans le cas d'une hiérarchie spatiale, par exemple, à l'intérieur d'une population (l'indice de fixation est F_{st}), entre populations à l'intérieur d'un groupe (l'indice de fixation est F_{sc}) et entre groupes (l'indice de fixation est F_{ct}). De ce fait, plusieurs modèles de structure génétique des populations ont été considérés:

a) Le modèle Est, Centre et Ouest "**ECO**"

Sachant que chaque groupe de ce modèle est constitué de la manière suivante:

- Le groupe de l'**Est** formé des populations des stations VK, RN et ZM;
- Le groupe du **Centre** formé des populations des stations FP et BE;
- Le groupe de l'**Ouest** formé des populations des stations CV et ST.

b) Le modèle Est/Ouest (**East/West**) "**EW**"

Sachant que chaque groupe de ce modèle est constitué de la manière suivante:

- Le groupe **East** formé des populations des stations FP, VK, RN et ZM;
- Le groupe **West** formé des populations des stations BE, CV et ST.

De la même manière que pour les individus de la côte algérienne une étude phylogénétique et phylogéographiques sur *Patella rustica* a été réalisé sur une aire plus élargie en incluant d'autres échantillons de séquences de la portion COI de *P. rustica* prélevées de quelques stations situées entre la Méditerranée et l'Atlantique nord-est, tirés des travaux de **Sá Pinto et al. (2005, 2008, 2010, 2012) (Fig.17; Tab.3)** et téléchargeables depuis le NCBI (National Center for Biotechnology Information) [D].



Figure 17 : Carte montrant la localité des échantillons de *P.rustica* méditerranéens et atlantiques. Les carrés représentent l'échantillonnage de la cote algérienne et le reste est tiré par les articles de Sá Pinto *et al.* (2005, 2008, 2010, 2012) (Voir le tableau 3 pour les abréviations).

Tableau 3 : Localisation géographique et abréviations des échantillons méditerranéens et atlantiques tiré par les articles de Sá Pinto *et al.* (2005, 2008, 2010, 2012).

Abréviations	Localisations	Pays
CAM:	Côtes atlantiques continentales et bassin de la Méditerranée occidentale:	
VNMF	Vila Nova de Milfontes	Portugal
MOL	Moledo	
SJU	Sao Juliao	
CAS	Castelejo	
AGU	Aguda	
ARI	Arrifana	
ODA	Olhos de Agua	
SBR	Sao Bernardino	
CIS	Iles Canaries et Selvagens	
MD	Madère et Desertas	
EMB :	<u>Eastern Mediterranean Basin:</u>	
VRY	Vrysi	Grèce
CRE	Crete	
SAG	Samandag	Turquie
KAR	Karaburn	
OLU	Oludeneiz	
BIZ	Bizert	Tunisie
BIL	Bilo	Croatie
NOV	Novi vinodorski	
SML	Santa maria di leuca	
AGR	Agrigento	

TNT	Taranto	Italie
SAV	Savelletri	
PES	Peschici	
CRT	Crotone	
VIV	Vibro Valentia	
EST	Estepona	Espagne
CPR	Cabo Prior	
VAL	Valence	
BIA	Biarritz	France
AGA	Agadir	Maroc

Afin d'étudier les structures génétiques des populations de *P. rustica* au niveau de la Méditerranée et de l'Atlantique, une AMOVA a été réalisé sur plusieurs modèles de structures génétiques des populations en considérant les modèles suivants:

- **Le modèle du Déroit Siculo-Tunisien "DST"** constitué d'un groupe réunissant des populations de la Méditerrané Orientale: PES, EMB, SAV, VIV, CRT, TNT, VK et d'un groupe constitué des populations de la Méditerranée Occidentale: CV, BE, EST, FP, RN, ST, VAL, ZM, AGA, ARI, BIA, CAM, CIS, MD, ODA, SBR, CPR.
- **Le modèle du Golf de Bejaïa "GB"** constitué d'un groupe réunissant les populations de EMB, VK, PES, CRT, VIV, TNT, SAV, RN, ZM et un groupe constitué des populations FP, CV, ST, VAL, BE, BIA, FP, ODA, SBR, EST, ARI, AGA, CPR, CAM.
- **Le modèle du front Almer/Oran "AOF"** constitué d'un groupe réunissant les populations CAM, MD, ODA, EST, AGA, ARI, SBR, CPR et un autre groupe réunissant les populations CV, ST, VAL, BE, BIA, CIS, VIV, RN, FP, CRT, EMB, VK, TNT, SAV, ZM, PES.

Chapitre III

Résultats et discussion

I. Résultats

I.1. Inventaire des données moléculaires

Les séquences de 577 pb de la portion COI de l'ADN mitochondrial de 167 individus de l'espèce *Patella rustica* ont été comparées et alignées dont 24 séquences d'individus de la côte algérienne et 143 séquences d'individus tirées des travaux de **Sá Pinto *et al.*, (2005, 2008, 2010 et 2012)** et téléchargeables depuis le site officiel du NCBI (National Center for Biotechnology Information) [E]. Tableau 4: Tableau représentant le nombre d'individus des espèces *Patella rustica* séquencées pour chaque station de la côte algérienne.

Pays	Station	Abréviation	N
Algérie	Vieille Calle (El Kala)	VK	5
	Rocher Noir	RN	3
	Ziama Mensouria	ZM	2
	Figuier Plage	FP	5
	Bérard	BE	1
	Cap Ivi	CV	2
	Stidia	ST	6
	Côtes atlantiques continentales et bassin de la Méditerranée occidentale	CAM	15
	Iles Canaries et Selvagens	CIS	8
	Bassin méditerranéen orientale	EMB	18
	Madère et Desertas	MD	3
Espagne	Estepona	EST	10
	Cabo Prior	CPR	4
	Valence	VAL	9
Portugal	Arrifana	ARI	6
	Olhos d'Água	ODA	6
	Sao Bernardino	SBR	9
France	Biarritz	BIA	6
Italie	Taranto	TNT	6
	Savelletri	SAV	5
	Peschici	PES	5
	Crotone	CRT	10
	Vibro Valentia	VIV	9
Maroc	Agadir	AGA	14

I.2. Etude phylogénétique et phylogéographique au niveau de la côte algérienne

I.2.1. Etude phylogénétique au niveau de la côte algérienne

En utilisant le programme « jModeltest 0.1.1 » (Posada, 2008), le modèle « Tamura à 3 paramètres » (Tamura et 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 d'espèces *Patella rustica* séquencées dans notre étude est représenté dans la figure 18.

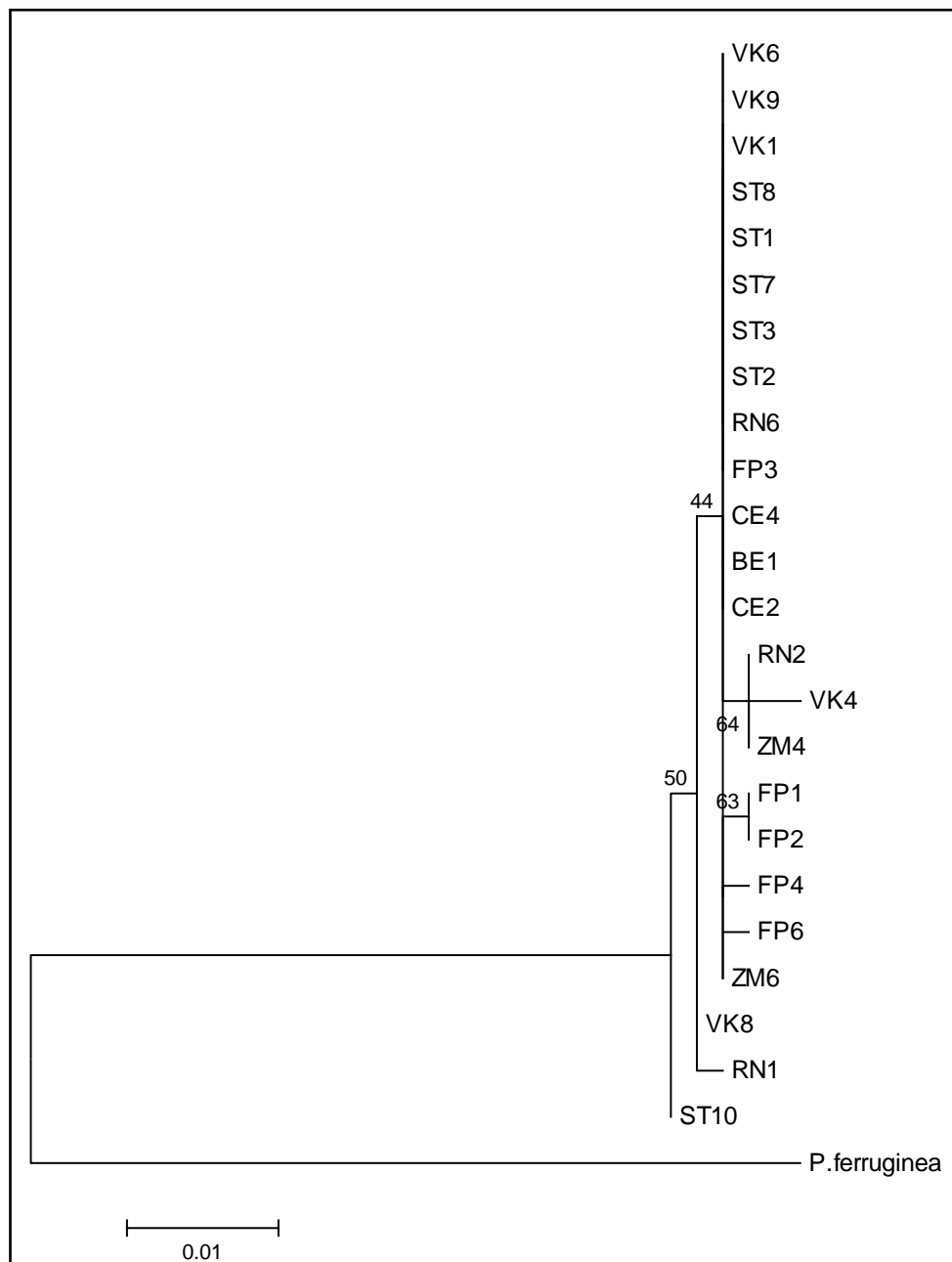


Figure 18 : Arbre phylogénétique des espèces de patelles séquencées obtenu par la méthode « ML » avec un nombre de répliques bootstrap de 100 (voir **tableau 4** pour les abréviations).

I.2.2. Etude phylogéographique au niveau de la côte algérienne

Le séquençage d'un fragment de 587 pb de long du gène mitochondrial de la COI a révélé l'existence de 9 sites polymorphes permettant ainsi de définir 9 haplotypes sur l'ensemble des 24 individus séquencés:

ZB_1: 14 Individus [BE1 CV2 CV4 FP3 RN6 ST1 ST2 ST3 ST7 ST8 VK1 VK6 VK9 ZM6]

ZB_2: 2 Individus [FP1 FP2]

ZB_3: 1 Individu [FP4]

ZB_4: 1 Individu [FP6]

ZB_5: 1 Individu [RN1]

ZB_6: 2 Individus [RN2 ZM4]

ZB_7: 1 Individu [ST10]

ZB_8: 1 Individu [VK4]

ZB_9: 1 Individu [VK8]

Les relations minimales entre les différents haplotypes de l'espèce *P. rustica* de la côte algérienne est représentée sur la **figure 19**.

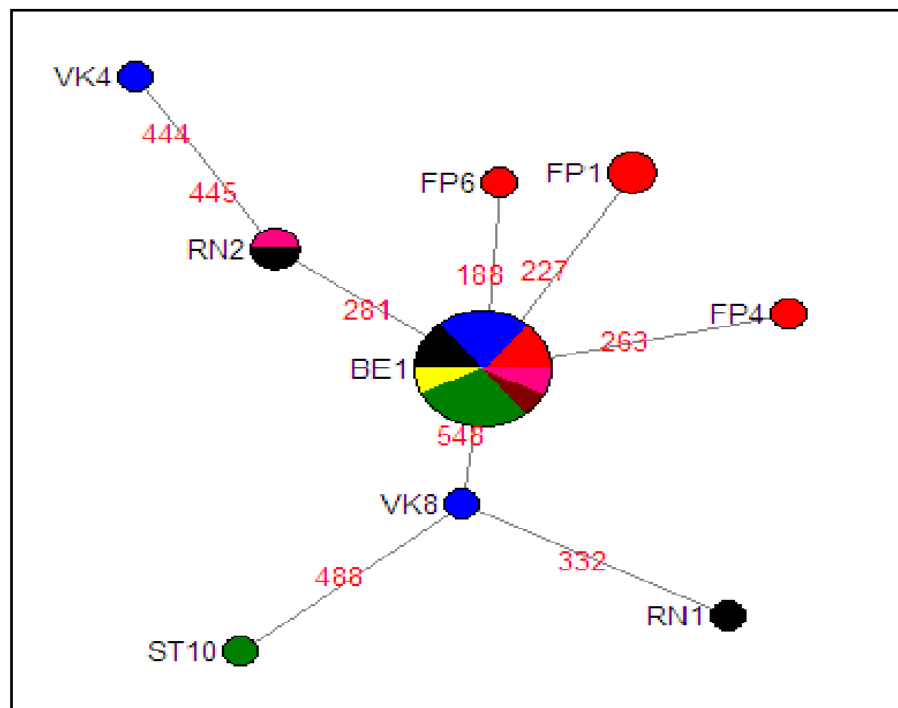


Figure 19 : Réseaux d'haplotypes représentant les relations minimales entre les différents haplotypes des espèces de *Patelles rustica* dans toute la cote algérienne. ST, en vert; RN, en noire; VK, en bleu; ZM, en rose; CV, en marron; FP, en rouge; BE, en jaune (voir **tableau 4** pour les abréviations).

La **figure 19** montre une ramification d'haplotypes constitué des individus RN2 et ZM4 lié à VK4. Une autre ramification plus complexe est formée de deux haplotypes libres ST10 et RN1 reliés à un autre haplotype libre qui est VK8 (**Fig. 19**).

L'analyse nucléotidique et haplotypique réalisée par le programme DNASP 5.10 (**Rozas et al., 2010**) a révélé une valeur de diversité haplotypique (Hd) = 0,836 et une valeur de diversité nucléotidique (π) = 0,01367 pour un nombre de site de ségrégation (S) = 9. Les tests de neutralité de Tajima ainsi que celui de Fu et de L ont donné des valeurs non-significatives de $D = -1,76000$ ($P > 0,05$) et de $F = -2,16462$ ($P > 0,05$). Ce qui pourrait témoigner d'une population non-significativement en récente expansion.

Les résultats de l'AMOVA des deux modèles de structure des populations algériennes montrent que le modèle EW est bien établis marqué par une valeur de $F_{ct} = 0,16438$ ($P < 0,05$) et des valeurs de $F_{sc} = -0,08893$ et $F_{st} = 0,09007$ (tous deux $P > 0,05$) (**Tab. 5**). En revanche, Le modèle ECO représente une structure non significative (Valeurs non-significatives de F_{ct} , F_{sc} et F_{st}) (**Tab. 5**).

Tableau 5 : Résultats de l'AMOVA des modèles de structures des populations de la côte algérienne en utilisant la statistique de F. *: valeur significative de P ; NS: valeur non significative de P ; ddl: degré de liberté.

Modèles de structure de populations	F_Statistique		
	ddl	F_value	P_Value
<i>ECO</i>			
Fct	2	Fct= 0,158	NS
Fsc	4	Fsc=-0,125	NS
Fst	17	Fst= 0,052	NS
<i>EW</i>			
Fct	1	Fct= 0,164	*
Fsc	5	Fsc= 0,088	NS
Fst	17	Fst= 0,090	NS

I.3. Etude phylogénétique et phylogéographique élargi sur toute la Méditerranée et l'Atlantique

I.3.1. Etude phylogénétique élargi sur toute la Méditerranée et l'Atlantique

En utilisant le programme « jModeltest 0.1.1 » (**Posada, 2008**), le modèle « Tamura à 3 paramètres » a été considéré comme étant le plus adéquat avec le paramètre (G). En utilisant un nombre de répliques bootstrap de 100, l'arbre phylogénétique élargi sur toute la Méditerranée et l'Atlantique des espèces de *Patella rustica* est représenté dans **la figure 20**.

I.3.2. Etude phylogéographique élargi sur toute la Méditerranée et l'Atlantique

Après avoir aligné et comparé les 24 séquences de *P. rustica* d'un fragment de 577 pb de long du gène mitochondrial de la COI de la côte algérienne avec les 143 séquences de *P. rustica* tirées du NCBI, 82 sites polymorphes ont été révélés permettant ainsi de définir 57 haplotype sur l'ensemble des 167 individus comparés:

Hp_1: 66 Individus [BIA6 BIA2 BIA1 BIA3 CPR32 CPR31 CPR33 SBR3 SBR4 SBR8 SBR9 SBR2 ARI14 ARI16 ARI21 ODA22 ODA17 ODA21 ODA23 AGA91 AGA93 AGA95 AGA88 AGA87 AGA99 AGA94 AGA86 AGA97 AGA96 EST32 EST42 EST41 EST31 CRT14 CRT06 VIV29 VIV01 VIV26 VIV25 VIV02 VIV30 VAL36 VAL37 VAL39 VAL34 VAL33 VAL31 EST39 CAM3 CAM1 CAM4 CAM22 BE1 CV2 CV4 RN6 ST1 ST2 ST3 ST7 FP3 ST8 VK1 VK6 VK9 ZM6]

Hp_2: 4 Individus [BIA5 CPR35 ARI23 CAM5]

Hp_3: 4 Individus [BIA4 AGA89 EST36 CAM28]

Hp_4: 7 Individus [SBR1 SBR5 SBR7 ARI22 ARI24 ODA18 CAM2]

Hp_5: 2 Individu [SBR10 CAM26]

Hp_6: 1 Individu [ODA19]

Hp_7: 4 Individus [AGA90 CAM30 RN2 ZM4]

Hp_8: 5 Individus [AGA92 EST37 CAM25 FP1 FP2]

Hp_9: 5 Individus [AGA98 CRT10 CRT01 CAM31 FP6]

Hp_10: 1 Individu [TNT03]

Hp_11: 11 Individus [SAV03 SAV05 PES600 TNT19 TNT04 TNT12 CRT05 CRT03 CRT11 CRT12 EMB32]

Hp_12: 5 Individu [SAV02 PES597 PES599 PES598 EMB40]

Hp_13: 2 Individu [SAV01 EMB47]

Hp_14: 1 Individu [SAV06]

Hp_15: 1 Individu [PES601]

Hp_16: 1 Individu [TNT06]

Hp_17: 1 Individu [TNT02]

Hp_18: 2 Individus [CRT02 EMB46]

Hp_19: 1 Individu [CRT13]

Hp_20: 2 Individus [VIV04 CAM54]

Hp_21: 1 Individu [VIV05]

Hp_22: 1 Individu [VIV03]

Hp_23: 1 Individu [VAL38]

Hp_24: 1 Individu [VAL32]

Hp_25: 1 Individu [VAL30]

Hp_26: 2 Individus [EST40 CAM27]

Hp_27: 2 Individus [EST33 CAM23]

Hp_28: 2 Individus [EST34 CAM29]

Hp_29: 2 Individus [EMB7 EMB37]

Hp_30: 1 Individu [EMB8]

Hp_31: 1 Individu [EMB6]
Hp_32: 1 Individu [EMB9]
Hp_33: 1 Individu [EMB10]
Hp_34: 1 Individu [MD11]
Hp_35: 1 Individu [MD12]
Hp_36: 1 Individu [CIS13]
Hp_37: 1 Individu [MD14]
Hp_38: 1 Individu [CIS15]
Hp_39: 1 Individu [CIS16]
Hp_40: 1 Individu [CIS17]
Hp_41: 1 Individu [CIS18]
Hp_42: 1 Individu [CIS19]
Hp_43: 1 Individu [CIS20]
Hp_44: 1 Individu [CIS21]
Hp_45: 1 Individu [EMB34]
Hp_46: 1 Individu [EMB35]
Hp_47: 1 Individu [EMB36]
Hp_48: 1 Individu [EMB33]
Hp_49: 1 Individu [EMB73]
Hp_50: 1 Individu [EMB72]
Hp_51: 1 Individu [EMB52]
Hp_52: 1 Individu [EMB53]
Hp_53: 1 Individu [RN1]
Hp_54: 1 Individu [FP4]
Hp_55: 1 Individu [ST10]
Hp_56: 1 Individu [VK4]
Hp_57: 1 Individu [VK8]

Notons la présence de 5 nouveaux haplotypes (FP4 RN1 VK4 VK8 ST10) jamais répertoriés dans le NCBI. Par ailleurs, les relations minimales entre les différents haplotypes de l'espèce *P. rustica* de la Méditerranée et l'Atlantique est représentée sur la **figure 21**.

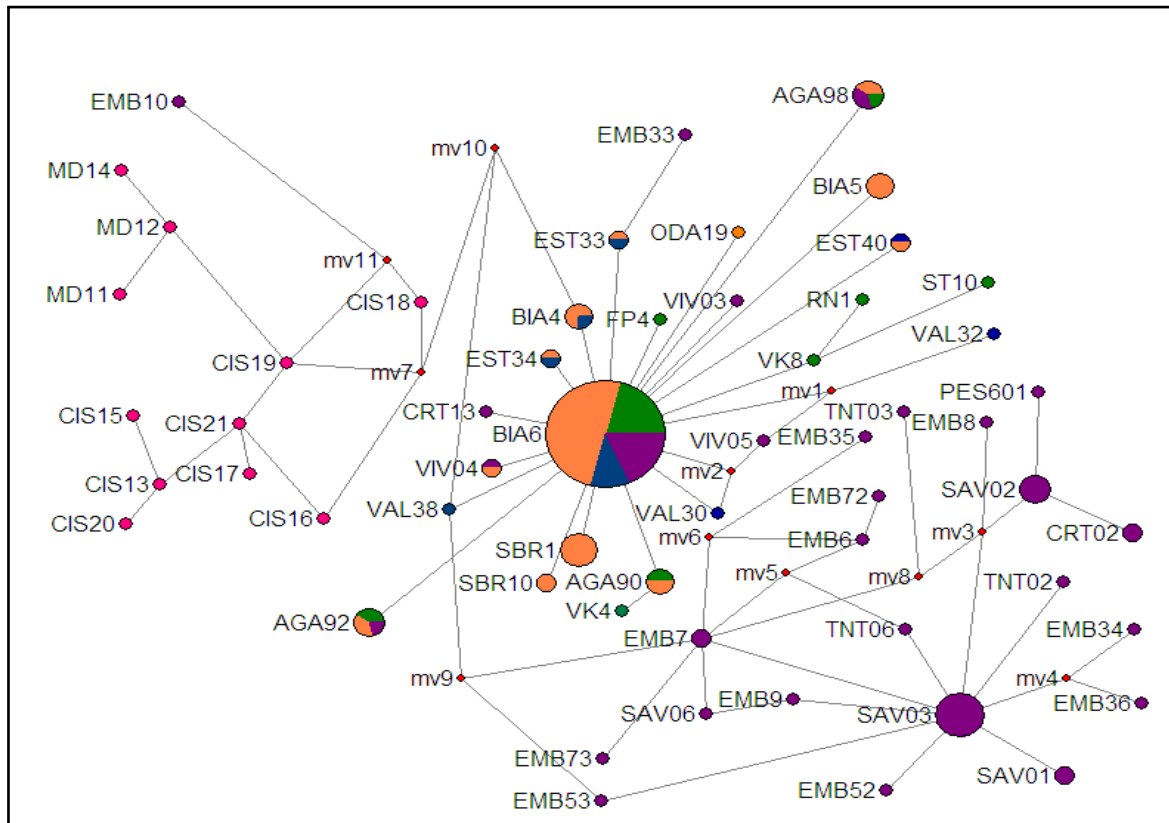


Figure 20 : Réseaux d'haplotypes représentant les relations minimales entre les différents haplotypes des espèces de *Patelles rustica* dans toute la Méditerranée et l'Atlantique. En vert, la côte algérienne; en orange, la côte atlantique (France, Espagne, Portugal, Maroc); en bleu, la Méditerranée orientale; en rose, la Méditerranée occidentale; en vert, les îles Canaries, Selvagens, Madère et Desertas (voir **tableau 4** pour les abréviations).

L'analyse nucléotidique et haplotypique réalisée par le programme DNASP 5.10 (Rozas *et al.*, 2010) a révélé une valeur de diversité haplotypique (Hd) = 0,836 et une valeur de diversité nucléotidique (π) = 0,01367 pour un nombre de site de ségrégation (S) = 82. Le test de neutralité de Tajima a donné des valeurs non-significatives ($D = -1,4717$; $P > 0,05$). En revanche, le test de neutralité de Fu et de Li a donné des valeurs significatives ($F = -2,58920$; $P < 0,05$). Ce qui pourrait témoigner de populations en récente expansion.

Les résultats de l'AMOVA montrent qu'il y a des structures de populations bien établies du modèle DTS (Déroit Siculo-Tunisien) marquées par une variance génétique significative entre leurs groupes de populations (F_{ct}) supérieure à la variance inter-population au sein de chaque groupe (F_{sc}) (Tab. 6). Cependant, les deux modèles GB et AOF ne montrent aucune structure bien établie entre les groupes de leurs populations marquée par des valeurs de $F_{ct} < F_{sc}$ (Tab. 6).

Tableau 6 : Résultats de l'AMOVA des modèles de structures des populations méditerranéennes et atlantiques en utilisant la statistique de F. NS: non significatif; ddl: degré de liberté.

Modèles de structure de populations	F_Statistique		
	ddl	F_values	P_Value
<i>DST</i>			
Fct	1	Fct= 0.074	< 0,01
Fsc	22	Fsc= 0.073	< 0,01
Fst	143	Fst= 0.143	< 0,01
<i>GB</i>			
Fct	1	Fct=0.066	< 0,01
Fsc	22	Fsc=0.076	< 0,01
Fst	143	Fst =0.138	< 0,01
<i>AOF</i>			
Fct	1	Fct=0.014	NS
Fsc	22	Fsc=0.097	< 0,01
Fct	143	Fst=0.110	< 0,01

II. Discussion

L'étude des structures génétiques des populations de *Patella rustica* basée sur la portion du gène mitochondrial Cytochrome b Oxydase I "COI" a montré des résultats pertinents quant à sa phylogéographie au niveau de la côte algérienne et au niveau élargie entre la Méditerranée et l'Atlantique nord-est.

En effet, l'étude phylogénétique au niveau de la côte algérienne a montré qu'il y a un petit groupe monophylétique constitué des 3 individus de l'est RN2, VK4 et ZM4 différents du reste des autres individus échantillonnés (**Fig.18**). Ce qui pourrait être expliqué par une spéciation péripatrique par rapport aux autres individus échantillonnés de la même station ou à proximité.

Par ailleurs, le réseau d'haplotype en **figure 19** montre une formation en étoile avec un haplotype centrale "HAP1" (constitué de 14 individus) marquant une récente expansion géographique des populations de *P. rustica* de la côte algérienne. Cependant, cette expansion reste non-significative du faite des valeurs des coefficients de neutralité [$D = -1,76000$ ($P > 0,05$); $F = -2,16462$ ($P > 0,05$)].

La **figure 19** montre une ramification d'haplotypes constitué des individus RN2 et ZM4 lié à VK4. Une autre ramification plus complexe est formée de deux haplotypes libres ST10 et RN1 reliés à un autre haplotype libre qui est VK8 (**Fig. 19**).

La présence de ramifications d'haplotypes libres [(RN2 et ZM4 liés à VK4) et (ST10 et RN1 liés à VK8)] pourrait être due à un effet de goulot d'étranglement **Nei M (mai 2005)**

Les résultats de l'AMOVA ont montré que le modèle EW semble convenir à une structure robuste révélant que le groupe de l'est (FP, ZM, RN et VK) est bien séparé génétiquement du groupe de l'ouest (BE, CE et ST) [valeurs de $F_{ct} > F_{sc}$ ($P < 0,05$ pour la F_{ct})] (**Tab. 5**). Ce résultat pourrait être expliqué par la présence d'un hotspot au niveau du centre de la côte algérienne. Notons la diversité haplotypique de la station de FP qui possède à elle seule 4 haplotypes différents (Hap1, Hap2, Hap3 et Hap4). En effet, **Bouzaza (2012)** avait signalé la présence d'une diversité très élevée des individus de *P. ferruginea* dans cette même station **El Ayari (2015)**.

Le fait d'avoir trouvé 5 nouveaux haplotypes non répertoriés dans le GenBank montre que la côte algérienne est assez diversifiée génétiquement.

La plus part des individus de la côte algérienne sont inclus dans le grand haplotypes Hp1 regroupant 66 individus issus des côtes continentales atlantiques, de Méditerranée occidentale et de Méditerranée orientale marquant une récente expansion géographique des populations de *P. rustica* au niveau des côtes méditerranéennes et atlantiques $F = -2,58920$ ($P < 0,05$).

Par ailleurs, les individus de la côte algérienne sont situés proches des individus des côtes atlantiques continentale (**Fig. 20; Fig. 21**). Sachant que les patelles ont un stade larvaire lécithotrophique, les courants atlantiques passant par le détroit de Gibraltar pourraient contribuer à une homogénéisation génétique entre les populations de *P. rustica* dans la Méditerranée occidentale, dont font partie les individus algériens, et celles des côtes continentales atlantiques (**Bouzaza, 2012, 2018**).

Par ailleurs, l'AMOVA a montré que le modèle DST semble être le plus robuste révélant que le groupe de populations de la Méditerranée Orientale (PES, EMB, SAV, VIV, CRT, TNT) est bien séparé génétiquement du groupe des populations la Méditerranée Occidentale (EST VAL) ([Fct > Fsc ($P < 0,05$ pour la Fct)] (**Tab.6**). Ce résultat pourrait être expliqué par la présence d'une sous-espèce de *P. rustica* appelée *Patella rustica orientalis* qui semble existée sur les côtes de la Méditerranée orientale (**Sá Pinto et al., 2012**). Concernant les deux modèles GB et AOF, l'AMOVA a montré qu'ils ne sont pas robustes et que les groupes de leurs structures ne sont pas stables [Fsc > Fc ($P > 0,05$)] (**Tab.6**). Ce qui pourrait être expliqué par le fait que la barrière du golf de Bejaïa et celle d'Almer/Oran n'ont pas eu un effet de divergence entre les groupes de populations de *P. rustica* des modèles GB et AOF.

Concernant la présence d'haplotypes hypothétique (mv7, mv10 et mv11) liés aux haplotypes des îles atlantiques (Canaries, Selvagens, Madère et Desertas) (**Fig. 21**), c'est le résultat d'une lacune en haplotypes intermédiaire pouvant exister entre les individus de *P. rustica* de ces îles et ceux du reste de sa zone de répartition (Côtes continentales atlantiques et méditerranéennes) qui dû au faible nombre de leur échantillon ou à un effet de fondation survenu après la migration en zones insulaires des individus de *P. rustica* depuis le continent vers ces îles.

| Conclusion

L'objectif de notre étude était de réaliser une étude des structures génétiques des populations de *Patella rustica* (Linnaeus, 1758) au niveau de la côte algérienne et sur une zone élargie entre la Méditerranée et l'Atlantique dans le but d'avoir une idée sur les courants marins pouvant induire ces structures.

Cette étude a révélé la présence de 5 nouveaux haplotypes algériens non répertoriés dans le NCBI. L'étude phylogéographique a montré que les populations de *P. rustica* sont issue d'une récente expansion due à un effet entonnoir. Les résultats de l'analyse moléculaire de variance (AMOVA) ont montré que les populations de l'est de la côte algérienne sont bien séparées des populations de la région ouest.

Il a été conclu aussi que le détroit Siculo-tunisien était la limite entre les populations de la Méditerranée orientale et les populations de la Méditerranée occidentale ainsi que l'Atlantique. Les courants marins frontaux peuvent être la cause de cette divergence créant une barrière invisible entre les différentes populations de *P. rustica*.

Références

bibliographiques

A

Almada, V. C., Oliveira, R. F., Gonçalves, E. J., Almeida, A. J., Santo, R. S., et Wirts, P. (2001). Patterns of diversity of the northeastern Atlantic blennid fish fauna (Pisces: Blenniidae). *Global Ecology and Biogeography* **10**, 411-422

Avise, J. C. (2000). *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 447 pp.

B

Bahri-Sfar, L., Christophe, L., Béatrice, Ch., Divanach, P., BenHassine, K. et François, B. (2000). Fragmentation of sea bass populations in the western and eastern Mediterranean as revealed by microsatellite polymorphism *B* (2000) **267**, 929-935

Bahri-Sfar, L., Lemaire, C., Ben Hassine, O. K. et Bonhomme, F. (2000). Fragmentation of sea bass populations in the western and eastern Mediterranean as revealed by microsatellite polymorphism. *Proceedings - Royal Society of London. Biological sciences* **267**, 929-935.

Bandelt, H. J., Forster, P. et Rohl, A. (1999). Median-Joining Networks for Inferring Intraspecific Phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, **16**(1): 37–48.

BenSlimen, H., Guerbej, H., BenOthmen, A., Guerbej, H., Ouldbrahim, I, Blel, H., Chatti, N., Elabed, A. et Said, K. (2004). Genetic differentiation between populations of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) along the Tunisian coast. *Cybium* **28**, 45–50.

Benbachir, M. (2017). Etude morphométrique de deux espèces d'oursins réguliers *Paracentrotus lividus* (Lamarck 1816) et *Arbacia lixula* (Linnaeus1758), prélevées dans deux étagements paraliques de la côte de Mostaganem. 4P. Mémoire de Master. Université Abdelhamid Ibn Badis, Mostaganem, Algérie, 4-5p.

Bouchenak-Khelladi, Y., Nicolas, S., Savolainen, V., Felix, F., VanderBank, M., Mark, W., Trevor, Ch., R.Hodkinson. (2008). Large multi-gene phylogenetic trees of the grasses (Poaceae): Progress towards complete tribal and generic level sampling

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, Algérie. 136P.

Bouzaza, Z. (2018). 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. Thèse de doctorat, Université Abdelhamid Ibn Badis– Mostaganem, Algérie, 267p.

Brault, N., Bourquin, S., Guillocheau, F., Dabard, M. P., Bonnet, S., Courville, P., Estéoule-Choux, J. et 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.

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>.

Butlin, R.K., Galindo, J., Grahame, J.W.(2008). Sympatric, parapatric or allopatric: the most important way to classify speciation? *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363, 2997-3007

C

Campbell, N. A. et Reece, J. B. (1987). *Biology*. Ed LG Mitchell ,1458 P

Cavalli-Sforza L. L. & Edwards A.W.F. (1967). Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics*, **19**: 233-257

Christiaens, J. (1973). Révision du genre *Patella* (Mollusca, Gastropoda). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, **182**: 1305-1392.

Cornuet, J. M., Ravigne, V. et Estoup, A. (2010). Inference on population history and model checking using DNA sequence and microsatellite data with the software DIYABC (v1. 0). *Bmc Bioinformatics*, 11(1), 401 p

Cowen, R. K. et Sponaugle, S. (2008). Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review of Marine Science* **1**:443-466.

Coyne, J. A. et Orr, H.A. (2004). *Speciation*. Sinauer Associates

Cracraft, J. (1983). Species concept and speciation analysis. In: *Current ornithology*. Ed. Johnston RF, Plenum press, New York, pp. 159-187.

D

Delannoy, J., Deline. P. et Lhenaff, R. (2016) .Géographie physique :Aspects et dynamique du géosystème terrestre. Ed vuibert , 992 P

Doglioli, A. M. (2014). Notes sur la Circulation Générale en Méditerranée pour le cours d'Océanographie Générale, Université d'Aix-Marseille, Marseille, France. 64p.

Domingues, V. S., Bucciarelli, G., Almada, V. C. et Bernardi, G. (2005). Historical colonization and demography of the Mediterranean damselfish, *Chromis chromis*. *Molecular Ecology* **14**, 4051 – 4063.

Durrieu de Madron, X., Guieu, C., Sempere, R., Conan, P., Cossa, D., D'Ortenzio, F., Estournel, C., Gazeau, F., Rabouille, C., Stemmann, L., Bonnet, S., Diaz, F., Koubbi, P., Radakovitch, O., Babin, M., Baklouti, M., Bancon-Montigny, C., Belviso, S., Bensoussan, N., Bonsang, B., Bouloubassi, I., Brunet, C., Cadiou, J.-F., Carlotti, F., Chami, M., Charmasson, S., Charriere, B., Dachs, J., Doxaran, D., Dutay, J.-C., Elbaz-Poulichet, F., Eleaume, M., Eyrolles, F., Fernandez, C., Fowler, S., Francour, P., Gaertner, J. C., Galzin, R., Gasparini, S., Ghiglione, J.-F., Gonzalez, J.-L., Goyet, C., Guidi, L., Guizien, K., Heimbuerger, L.-E., Jacquet, S. H. M., Jeffrey, W. H., Joux, F., Le Hir, P., Leblanc, K., Lefevre, D., Lejeusne, C., Leme, R., Loye-Pilot, M.-D., Mallet, M., Mejanelle, L., Melin, F., Mellon, C., Merigot, B., Merle, P.-L., Migon, C., Miller, W. L., Mortier, L., Mostajir, B., Mousseau, L., Moutin, T., Para, J., Perez, T., Petrenko, A., Poggiale, J.-C., Prieur, L., Pujo-Pay, M., Pulido-Villena, Raimbault, P., Rees, A. P., Ridame, C., Rontani, J.-F., Pino, D. R., Sicre, M. A., Taillandier, V., Tamburini, C., Tanaka, T., Taupier-Letage, I., Tedetti, M., Testor, P., Thebault, H., Thouvenin, B., Touratier, F., Tronczynski, J., Ulses, C., Van Wambeke, F., Vantrepotte, V., Vaz, S., Verney, R., et Grp, M. (2011). Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Progress in Oceanography*, **91(2)**: 97-166.

E

El Ayari, T. (2015). Barrières au flux génique en Méditerranée Occidentale :étude de la différenciation génétique chez deux mollusques marins, *Mytilus galloprovincialis* et *Stramonita haemastoma*, these de docto Université de Carthage Faculté des Sciences de Bizerte – Tunisie .14P

Excoffier, L. et 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.

F

Fischer-Piette, E. (1948). Sur les éléments de prospérité des patelles et sur leur spécificité. *Journal de Conchyliologie*. **88**: 45-96.

Fitzpatrick, B. M., Fordyce, J. A. et Gavrillet, S. (2008). What if anything is sympatric speciation? *Evol. Biol.* **21**: 1452-1459.

Fretter, V. et Graham, A. (1962). *British Prosobranch Molluscs, their functional anatomy and ecology.* Ray Society, London 755pp

Frick, H. M., Halttonen P., Himanen, P., Huttunen, M., Porsti, P., Pitkajarvi, T., Poyhonen, L., Pyykonen, M-L., Reinikainen P., Salmela, P. et 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.

G

Galarza, J. A., Carreras-Carbonell, J., Macpherson, E., Pascual, M., Roques, S., George, F. T., et Ciro, R. (2009). The influence of oceanographic fronts and early-life-history traits on connectivity among littoral fish species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**, 1473-1478.

Gharbi, A., Zitari-Chatti, R., Wormhoudt, A. V., Dhrief, M. N., Said, K., Denis, F. et Chatti, N. (2011). Allozyme Variation and Population Genetic Structure in the Carpet Shell Clam *Ruditapes decussatus* Across the Siculo-Tunisian Strait. *Biochemical Genetics*.

H

Hakabe, Y. L. (2010). Mise en évidence de l'impact de la pollution portuaire d'Oran sur la distribution spatiale (*Patella ferruginea*, *Patella caerulea*, *Patella vulgata*): étude préliminaire. 35 P

Hall T. A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.* **41**: 95-98.

Haq, B. U., Hardenbol J. et

- Vail, P. R. (1987).** Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, **235** : 1156-1166.
- Harmelin, j.-g. et bassemayousse, f. (2008).** Méditerranée, à la découverte des paysages sous-marins, ed. Glénat, 192p.
- Harrison, S. et Hastings, A. (1996).** Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. *Trends in Ecology & Evolution*, **11** : 180-183.
- Hartl, D. L. et Clark, A. G. (2007).** Principles of Population Genetics, 4th ed. Sinauer Associates Inc., Sunderland, 542 pp.
- Hartl, D. L. (1994).** Génétique des populations. Médecine-Sciences, éditions Flammarion. 305P
- Hayward, P. J., Nelson-Smith, T. et Shields, C. (1998).** Guide des bords de mer, mer du nord, manche, atlantique, méditerranée. Delachaux et Niestlé Ed., Paris. 351pp.
- Hewitt, G. M. (1996).** Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* **58**, 247-276.
- Higgins, D. G., Bleasby, A. J. et Fuchs, R. (1992).** CLUSTAL V: improved software for multiple sequence alignment. *CABIOS*, **8**: 189-191.

K

- Kirkpatrick, M. et Ravigné, V. (2002).** Speciation by natural and sexual selection: models and experiments. *The American Naturalist* 159, S22-S35.
- Koufopanou, V., Reid, D. G., Ridgway, S. A. et 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

L

- Laporte, J. (2009).** Natural kinds and conceptual change. Cambridge University Press. 221 p.
- 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.

Levins R (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the entomological society of America* **15** : 237-240

Levin, L.A. et Bridges, T. S. (1995). Pattern and diversity in reproduction and diversity in reproduction and development . Pages 1-48 in L. McEdwards, editor. *Ecology of marine invertebrate larvae*. CRC Press, Inc., Florida

Levin, L. A. (2006). Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and comparative biology* **46**:282-297

Li, W. H., et Fu, Y. X. (1993). Statistical tests of neutrality of mutations. *Genetics*, **133**: 693-709.

M

Marincovich, L. et Gladenkov, A. (1999). Evidence for an early opening of the Bering Strait. *Nature*, **397** : 149-151.

Mayr, E. (1942). *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist*. Harvard University Press, 315 p.

McKenzie , J. A. (1999). From desert to deluge in the Mediterranean. *Nature*, **400**: 613-614.

Mejri, A., Manef, A. et Mondher, M. (2009). Chemical composition of the essential oil of *Ruta chalepensis* L: Influence of drying, hydro-distillation duration and plant parts

Millot, C. (1999). Circulation in the Western Mediterranean Sea. *Journal of Marine Systems*, **20(1-4)**: 423-442.

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

Nakhlé, K. F. (2003). Le mercure, le caduime et le plomb dans eaux littorales libanais :apport et suivi au moyen de bioindicateurs quantitatifs (éponges, bivalves, et gastéropodes). The thèse de doctorat, Univ. Denis Diderot Paris France, 246P

Nei, M. (1987). Molecular Evolutionary Genetics, Columbia University Press, New York, 512 pp

Nei, M. (2005). Goulots, polymorphisme génétique et spéciation *Génétique* . **170** (1): 1-4.

O

Orton, J. H., South-ward, A. J. et Dood, J. M., (1956). Studies on the biology of limpets. II. The breeding of *Patella vulgate* L. in Britain. *J.Mar. Biol. Ass. U K.*, 35: 149-176.

P

Palumbi, S. R. (1994). Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **25**, 547-572

Patarnello. T., Volckaert, F. A. et Castilho. R. (2007). Pillars of Hercules: is the Atlantic-Mediterranean transition a phylogeographical break? *Molecular Ecology* **16**, 4426-4444.

Patterson, J., Chamberlain, B. et Thayer, D. (2006). Finch TV Version 1.4.0. Geospiza Inc. Disponible sur : <http://www.geospiza.com/Products/finchtv.shtml>

Pawlik, J. R. (1992). Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* **30**.

Posada D. (2008). « jModeltest 0.1.1, Phylogenetic Model Averaging ». *Molecular Biology and Evolution*, **25**: 1253-1256.

Pechenik, J. A. (1999). On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series*, **177** : 269-297.

Polzin, T. et Daneshmand, S. V. (2011). NetWork 4.6, Copyright (2004–2011), Fluxus technology Ltd., disponible sur : www.fluxus-technology.com

R

Remington, C. L. (1968). Suture-zones of hybrid interaction between recently joined biotas. In: *Evolutionary Biology* (eds. Dobzhansky T, Hecht MK, Steere WC) Plenum Press, New York., 321-428.P

Renssen, H. et Vandenberghe, J. (2003). Investigation of the relationship between permafrost distribution in the NW Europe and extensive winter sea-ice cover in the North Atlantic Ocean during the cold phases of the Last Glaciation, *Quaternary Science Review* 22: 209-223.

Reuschel, S., Cuesta, J. et Schubart, C. (2010). Marine biogeographic boundaries and human introduction along the European coast revealed by phylogeography of the prawn *Palaemon elegans*.

Molecular Phylogenetics and Evolution 55, 765-775.

Rigal, F. (2009). Dynamique spatio-temporelle du nuage larvaire du gasteropode introduit *crepidula fornicata* au sein d'une baie megatidale, la baie de morlaix (france) 6.5P

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.

Rozas, J., Librado, P., Sánchez-DelBarrio, J. C., Messeguer, X. et Rozas, R. (2010). DNA SP (DNA Sequence Polymorphism v5.10.01). Departement de Genetica, Universitat de Barcelona. Spain.

Rundle, H. D. et Nosil, P. (2005). Ecological speciation. *Ecology Letters* 8, 336-352.

S

Sà-Pinto, A., Branco, M., Sayanda, D. et 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.

Sà-Pinto, A., Baird, S. J. E., Pinho, C., Alexandrino, P. et Branco, M. S. (2010). A threeway contact zone between forms of *Patella rustica* (Mollusca: Patellidae) in the central Mediterranean Sea. *Biological Journal of the Linnean Society* 100: 154–169.

Sà-Pinto, A., Branco, S. M., Alexandrino, P. B., Fontaine, M. C. et 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: e50330.

Savolainen, V., Anstett, M. C., Lexer, C., Hutton, I., Clarkson, J. J., Norup, M. V., Powerll, M. P., Springate, D., Salamin, N. et Baker, W. J., (2006). Sympatric speciation in palms on an oceanic island. **Nature** 441.

Schluter, D., (2009). Evidence for ecological speciation and its alternative. **Science** 323, 737-740.

Schluter, D., (2001). Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 372-380.

T

Tajima, F. (1983). Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations. *Genetics*, **105** : 437-460.

Tajima, F. (1989). Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, **123** : 585-595.

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/>.

Tellier, F. (2009). Etude des processus de spéciation associés à une zone de transition biogéographique : exemple de l'algue brune *Lessonia nigrescens*. Thèse de Doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie, France, p 21.22

Templeton, A. R. (1989). The meaning of species and speciation, a genetic perspective. In: *Speciation and its consequences* (ed. Endler O). Sinauer Ass. Inc., Massachussets, pp. 3-27.

Thompson, J. D., Higgins, D. G. et Gibson, T. J. (1994). CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. *Oxford University Press, Nucleic Acids Research*, **22**(22): 4673-4680.

Thorson, G. (1950). Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews* **25**:1-45.

V

VanValen, L. M. (1976). Ecological species, multispecies and oaks. *Taxon*, **25** : 233-239.

Volker, G., Karsten, R. et Matthias, S. (2002). Marine metapopulations: a useful concept? *Helgol Mar Res* (2003) 56:222–228 p224

W

Wilson, J. R. U., Dormontt, E. E., Prentis, P. J., Lowe, A. J. et Richardson, D. M. (2009). Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends in Ecology et Evolution* **24**, 136-144.

Wilson, R. A. (1999). Species. *New interdisciplinary essays*, Cambridge, MA: MIT Press, pp 307-315.

Z

Zegaoua, B. (2018). Croissance, reproduction et structure des patelles du golfe d'annaba : impacts de la pollution thèse de doctorat universite badji mokhtar - annaba 25P

Zitari-Chatti, R., Chatti, N., Elouaer, A. et Said, K. (2008). Genetic variation and population structure of the caramote prawn *Penaeus kerathurus* from the eastern and western Mediterranean coasts in Tunisia. *Aquaculture Research* **39**, 70–76.

Autres références bibliographiques

[A] <http://www.ville-de-sciez.com/Actualites/Novembre-2009/News-Conf%C3%A9rence-Danielle-Decrouez-Art271109.html>

[B] <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=140683>

[C] [https://doris.ffessm.fr/Especies/Patella-rustica-Patelle-ponctuee-1844/\(rOffset\)/7](https://doris.ffessm.fr/Especies/Patella-rustica-Patelle-ponctuee-1844/(rOffset)/7)

[D] www.fluxus-technology.com

[E] <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>

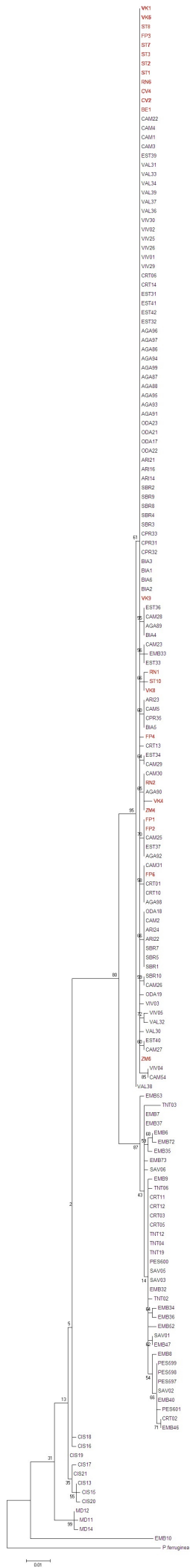


Figure 20 : Arbre phylogénétique montrant la localisation des espèces de pentstémons de la zone algérienne (en rouge) parmi les 451 pentstémons répertoriés, obtenus par la méthode « NJ » avec un nombre de répétitions bootstrap de 100.