

Impact de l'évolution spatio-temporelle de la limite septentrionale de répartition sur des traits de vie chez la daurade royale *Sparus aurata*

Solène Avignon

► **To cite this version:**

Solène Avignon. Impact de l'évolution spatio-temporelle de la limite septentrionale de répartition sur des traits de vie chez la daurade royale *Sparus aurata*. Biologie animale. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2017. Français. NNT : 2017MNHN0028 . tel-02195964

HAL Id: tel-02195964

<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02195964>

Submitted on 26 Jul 2019

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

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



MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année : 2017

N°attribué par la bibliothèque

□□□□□□□□□□

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Biologie Marine

Présentée et soutenue publiquement par

Solène Avignon

Le 6 juillet 2017

**Impact de l'évolution spatio-temporelle de la limite
septentrionale de répartition sur des traits de vie chez la
daurade royale Sparus aurata**

Sous la direction de :

Mr Duhamel, Guy, Professeur, MNHN

Mme Denis, Françoise, Maitre de conférences, Le Mans Université

JURY :

Mr LAROCHE, Jean	Professeur, Université de Bretagne Occidentale, Brest (029)	Président du jury
Mme DAVERAT, Françoise	Ingénieur de Recherches, IRSTEA, Bordeaux (033)	Rapporteur
Mr HUNTER, Ewan	Director of Research, CEFAS, Lowestoft (UK)	Rapporteur
Mme CHENUIL, Anne	Chargé de Recherches, IMBE, Marseille (013)	Examinateur
Mr ZAMBONINO, José-Luis	Cadre de Recherches, IFREMER, Brest (029)	Examinateur
Mr DUHAMEL, Guy	Professeur, Muséum national d'histoire naturelle, Paris (075)	Directeur de thèse
Mme DENIS, Françoise	Maitre de Conférences, Le Mans Université (072)	Co-directeur de thèse

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier l'ensemble du jury pour avoir pris de leur temps afin d'évaluer ce travail. Merci à Françoise Daverat et Ewan Hunter qui ont accepté d'être rapporteurs de ce manuscrit ainsi qu'à Anne Chenuil, Jean Laroche et José-Luis Zambonino Infante d'être examinateurs.

Un énorme merci à Françoise Denis sans qui je ne serais pas là aujourd'hui. Je ne regrette pas d'être venue un jour après tes cours pour te demander un stage à la Station Marine de Concarneau afin d'améliorer mon dossier et pouvoir rentrer à l'IUEM. Et quelques années plus tard ... répondre à ta question « *Ça te dirait de faire une thèse ?* ». Et me voilà ici aujourd'hui !! Merci pour ta générosité, ton soutien, tes conseils, MERCI !! « *Attends toi à ce qu'on s'accroche de temps en temps, c'est normal.* » On ne doit pas respecter la normalité alors !! Merci beaucoup à Guy Duhamel qui a accepté de diriger cette thèse et sans qui elle n'aurait pas pu voir le jour. Je vous remercie, tous les deux, de vous être acharnés à trouver des financements afin que je puisse terminer sereinement.

Je tiens également à remercier les membres de mon comité de thèse, Christophe Loots, Eric Feunteun, Tristan Rouyer, Jérôme Bourjea, Daniel Sellos et Valérie Roussel qui ont accepté de me suivre pendant ces quelques années. Merci également à Sophie Berland, représentante de l'Ecole Doctorale pour l'UMR BOREA, qui me suit depuis bien avant le début de cette thèse !

Merci à l'UMR BOREA, Sylvie Dufour plus particulièrement, et à l'équipe 5, Eric Feunteun et Pascal Claquin, de m'y avoir intégré. Merci également à Daniel Sellos et Nadia Améziane pour m'avoir intégrée au sein de la Station Marine de Concarneau.

Merci aux différents financeurs de cette thèse : la région Bretagne et le CRC Bretagne Sud ; particulièrement Sonia Gachelin pour la gestion du dossier PREDADOR ; le Muséum national d'Histoire naturelle (ATM 2015), dont je remercie particulièrement Régis Debruyne pour son accompagnement. Merci à la Société des Amis du MNHN, particulièrement à Aïcha Badou d'avoir soutenu mon dossier. Merci également à Tony Robinet d'avoir participé à ce soutien financier.

Merci aux concarnois et alentours qui m'ont apporté des contenus stomacaux ou des daurades. Pour cela, je remercie tout particulièrement Elena Luchetti, Gildas Mahé, Thomas Gestin, Ronan Le Faou, Samuel Iglesias, Eric Sauvage, Pascal Mottier, Sébastien Mayot, Pierre-Yves Le Bon, Marie-Louise et Henri Denis. Aussi, je remercie le personnel des criées pour l'obtention des données de débarquement.

Merci aux stagiaires, Steven, Yoann, Melvin, Samuel, Yoann, David et Laura pour leur travail.

Un énorme merci à Hélène Tabouret pour m'avoir sauvé la mise deux fois. Tout d'abord pour avoir accepté de s'occuper de mes coupes d'otolithe avant qu'il ne soit trop tard ... Et puis ... pour le traitement des données, l'analyse, et la rédaction. Tu m'as été d'une aide très précieuse dans ces durs moments et je n'en serais pas là aujourd'hui sans toi. Tu as été formidable ! Merci également à Sébastien Baratte pour ses nombreux et précieux conseils ainsi que pour son soutien.

Merci aux collègues de l'IUT de Quimper : leurs heures d'enseignement m'ont permis de m'échapper un peu ! Benjamin, Yannick, Denis, Patrick, Bernard (pour tes corrections également, merci !), Mehdi, Éric, Camille, Fanch, Julien et Emilie ; merci à vous de m'avoir accueilli et intégré !

Ce travail n'aurait pas pu être réalisé sans la précieuse aide quotidienne de toutes les personnes de la station, merci à vous ! Merci au super conseiller jardinier, Pascal (je dois t'avouer, les poireaux n'ont pas résisté ...). Merci à Alfred (par contre, ta christophine a poussé !), à Florence, à Alain pour tes conseils au labo, à Sam pour tes conseils d'ichtyologue, tes corrections de mon article et tes fraises aussi ! Merci, pour votre présence, Bernard, Aodren, Sandrine, Jean-Marie, Michel, Yvan, Emilie, Aïcha, Gwenola, Nicolas et Yves. Merci à toi, Cyril, pour tes conseils, nos discussions au café, et ton soutien. Elodie, merci pour ta présence à midi ! Jérôme, malgré la rumeur de tueuse de chat que tu as divulgué à mon propos ; et Cédric, même si je n'ai pas mis de boîtes à moustache dans cette thèse, j'espère que tu ne m'en voudras pas ; merci à vous deux pour vos conseils, vos p'tits mots sympas et vos coups de craie sur ma porte afin de dessiner un

bonhomme collaboratif qui ne ressemble à rien !! Christian et Isabelle, merci à vous deux de m'avoir aidé pour les stats et d'avoir toujours une pensée pour moi ! Stéphanie, tu m'as toujours soutenue, merci de m'avoir proposé de présenter ton sujet de thèse à l'ED, merci pour les p'tites pauses, pour tes corrections, merci !! Merci à mes mamans de la Station, Elisabeth et Claudie, qui ont joué ce rôle parfaitement bien ! Lionel, merci pour tes derniers conseils et ta présence. Bon courage à toi ! Merci également à tout le personnel de l'Ifremer de la station ; spéciale dédicace à Aouregan, Audrey et Laetitia dont nos sorties m'ont aéré l'esprit ; et Gwénaëlle, ne t'inquiètes pas, je reviendrai dans ce labo faire une ou deux PCR ! Merci également à ceux qui ont quitté la station depuis, Annie, Seb, Pierre-Yves, Sarah, Karine, Elena, Lou ...

Merci aux copains, sans eux, on n'est rien ... Sébastien, merci pour ton aide précieuse dans la récupération d'échantillons et de dissections. Avec Flo, en m'invitant à Kéranter, vous m'avez permis de prendre un peu l'air... Un grand merci à toi, Julien, de m'avoir proposé de ton temps libre afin de mener à bien ce projet. J'ai de grands regrets à ne pas avoir vu ta belle grandir ... Marie, que dire ... Je te remercie d'avoir été là et de m'avoir sorti de temps à autre le nez de mes bouquins ; et également pendant les moments les plus délicats. Merci d'avoir corrigé un de mes chapitres également ! Tous les deux, vous voici maintenant partis pour de nouvelles aventures ! Lou. Ton départ a été dur ... Mais je sais que tout se passe bien pour toi, à toi de rédiger maintenant ! Merci pour tous ces moments où tu as été là, et de m'avoir proposé la mission à Beaugendre, c'était chouette ! Et n'oublie pas, un verre d'eau entre chaque verre à pied ! Thomas, merci pour tes coups de main en dissection, au labo, au bureau à essayer de comprendre les ACP tordues, et puis aussi, tes coups au bistrot ! Et puis tous ensemble, les pauses café, Connor dans le Donegal, les oliviers du Ceili dans le Kangoo, ...

Dans ta thèse, tu m'avais remercié en tant que stagiaire et aujourd'hui c'est moi qui te remercie, Béa, pour m'avoir suivi, de près ou de loin.

Merci aux sandwiches de la Corniche de m'avoir alimenté pendant cette thèse, comme quoi on peut prendre des kilos pendant une thèse...

Je remercie du fond du cœur ces gens merveilleux qui sont devenus aujourd'hui mes amis. P'tite Marie et Delphine, merci notamment de votre soutien logistique pour la mise en page ; Anne-So, Gildas et Cathy, Cédric et Blanche, et mes colocs préférés, Etienne, Oliv', Erwan, et Pic ! Bulle, Gildas, Gwen et Marin, sans vous à mes côtés au jour le jour, cela aurait été compliqué ... « *Ne t'inquiète pas y a pire que la thèse y a le collègue !* ». Quoi de mieux pour me remotiver !!! Gwen, tu es maintenant une amie, une maman, une sœur ; tu as toujours été là et j'espère avoir été là pour toi. Je ne te remercierais jamais assez...

Une énorme pensée pour mes amis perchons !!! Vous avez toujours été dans mon cœur. Je reviendrai ! Ma Lu', tu as toujours été là et surtout pendant cette fin de rédaction. Toi, qui as mis en page en quelques clics seulement ce super marque-ta-page !! Merci !! Et, je te l'ai promis, on va se voir plus souvent maintenant !

Enfin, merci à toute ma famille et surtout mes parents. Certainement, sans eux, je ne serais pas là aujourd'hui non plus ! Merci de m'avoir soutenu pendant ces longues années d'études ; moi non plus je ne pensais pas en arriver là ... ! Merci à ma sœur Anne-Lise, Alan et les enfants, de m'avoir soutenu et épaulé pendant ces quelques années. Je serai un peu plus disponible pour voir les p'tits bouts grandir ! Merci à Marie-Françoise pour ses corrections, à Daniel, Ben et Sheila, Marie-B et Damien pour toujours prendre de mes nouvelles.

Je vais terminer par remercier l'homme sans qui la fin aurait été plus compliquée ... Fx, tu as toujours été là pour m'aider, me soutenir et permettre à ta poussinnette de s'évader quand le moment était venu. Maintenant, on aura le temps pour nous ! Merci pour ta patience ! En avant les projets

Quant à tous ceux que j'aurais pu oublier, vous avez le droit de m'en vouloir !! Mais je vous remercie quand même !

Pour finir, je remercie Ludovico Einaudi pour m'avoir accompagné pendant ces longues heures de rédaction à la maison !

Avant-propos

Ce manuscrit de thèse représente l'accomplissement de deux années et demie de recherche effectuées sur la compréhension des traits de vie et de la structure des populations en limite nord de répartition. Ces travaux ont eu lieu au sein de l'équipe 5 « Diversité et Interactions dans les Ecosystèmes Côtiers » de l'Unité Mixte de Recherche BOREA (Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques) 7208, MNHN, CNRS, UPMC, IRD, UCN, UA, à la Station de Biologie Marine de Concarneau.

Cette thèse a été réalisée dans le cadre du projet « Amélioration des connaissances biologiques et éthologiques de la daurade », un des axes du programme PREDADOR « Limitation de la prédation causée par les daurades dans les élevages conchylicoles : état des lieux et solutions », porté par le Comité Régional Conchylicole de Bretagne Sud et labellisé Pôle Mer. Ce programme a été financé par le Conseil régional de Bretagne et le Conseil départemental du Morbihan.

Cette thèse a également été partiellement financée par différentes conventions du Museum national d'Histoire naturelle et la Société des Amis du MNHN.

Le manuscrit est composé d'une introduction générale comprenant une revue bibliographique et une présentation des objectifs de ce travail, de trois chapitres exposant les méthodes, résultats et discussions de chaque axe d'étude puis d'une discussion générale complétée par des perspectives de recherche. Un article, issu des résultats du chapitre I, publié dans *Aquatic Living Resources* est annexé à la fin de ce manuscrit.

La carte des sites de prélèvements et l'effort d'échantillonnage sont résumés sur le marque page. Outre son utilité première, il vous servira à vous resituer tout le long de la lecture du manuscrit.

Sommaire

Sommaire	1
Abréviations	3
Liste des figures.....	4
Liste des tableaux.....	7
Liste des encadrés	9
Liste des annexes.....	10
Introduction	13
I. Contexte général	15
I.1. Le changement global.....	15
I.2. Evolution des aires de répartition d'espèces marines.....	17
I.3. Adaptation des traits de vie.....	18
II. Le modèle biologique : la daurade royale	19
II.1. Répartition géographique et abondance de la daurade royale.....	19
II.2. Biologie et écologie de la daurade royale.....	22
II.2.a. Systématique, phylogénie.....	22
II.2.b. Cycle vital.....	23
II.2.c. Intérêt économique	26
II.2.d. Génétique des populations.....	27
III. Objectifs de la thèse	28
IV. Caractéristiques de l'échantillonnage	30
IV.1. Description de la zone d'étude	30
IV.2. Echantillonnage.....	34
Chapitre I : Stratégie alimentaire des populations de daurades royales en limite septentrionale de répartition	37
I. Contexte et Objectifs.....	39
II. Matériels et Méthodes	41
II.1. Prélèvements des contenus stomacaux	41
II.2. Développement des amorces groupes-spécifiques.....	42
II.3. Test en milieu contrôlé	44
II.4. Analyses moléculaires des contenus stomacaux des poissons sauvages.....	46
II.5. Traitement des données et analyses statistiques.....	46
III. Résultats	48
III.1. Test en milieu contrôlé	48
III.2. Validité statistique de l'échantillonnage	50
III.3. Evaluation de la composition du régime alimentaire au niveau taxonomique	50
III.4. Analyse du régime alimentaire en lien avec la position de la proie dans la colonne d'eau ..	55
IV. Discussion	56
V. Conclusion	60

Chapitre II : Evaluation de l'impact de la position latitudinale sur la dynamique de croissance des populations de daurades royales et identification des habitats fréquentés 63

I. Contexte et objectifs	65
II. Matériels & Méthodes.....	70
II.1. Environnement des sites échantillonnés.....	70
II.2. Prélèvements des otolithes et écailles	71
II.3. Préparation des otolithes	72
II.4. Analyse par ablation laser femtoseconde et ICPMS.....	73
II.5. Analyse de la relation taille / poids.....	75
II.6. Analyse de la relation longueur de l'otolithe / longueur du poisson	75
II.7. Lecture des stries de croissance	76
II.8. Modèle de croissance	77
II.9. Identification des habitats en fonction des stades de vie	78
III. Résultats	80
III.1. Relation taille / poids	80
III.2. Relation longueur de l'otolithe et longueur du poisson.....	81
III.3. Estimations d'âge.....	82
III.4. Modèle de croissance	85
III.5. Identification des habitats en fonction des stades de vie	87
IV. Discussion	93
V. Conclusion	102

Chapitre III : Analyse multi-marqueur pour identifier la structure des populations en limite nord de répartition - Couplage de la génétique des populations et de la microchimie des otolithes 103

I. Contexte et objectifs	105
II. Matériels et Méthodes	108
II.1. Echantillonnage des populations.....	108
II.2. Extraction et dosage de l'ADN	108
II.3. Choix des marqueurs génétiques	109
II.4. Amplification et séquençage de l'ADN mitochondrial.....	110
II.5. Amplification et séquençage des microsatellites	111
II.6. Estimation de la diversité génétique	114
II.7. Analyse de la structure génétique	115
II.8. Analyse des éléments de microchimie : signaux adultes.....	118
III. Résultats	118
III.1. Diversité génétique.....	119
III.2. Structure génétique des populations	122
III.3. Microchimie des otolithes : structuration des populations.....	129
IV. Discussion	132
V. Conclusion	139

Discussion générale et perspectives 141

Références bibliographiques.....	157
Annexes	181
Annexe 1	183
Annexe 2	185

Abréviations

ACP :	Analyse en composante principale
ADN :	Acide désoxyribonucléique
AIC :	Critère d'information d'Akaike
AMOVA :	Analyse de la variance moléculaire
ANOVA :	Analyse de la variance
Ar :	Argon
B :	Bore
Ba :	Baryum
BIC :	Critère d'information bayésien
BLAST :	Basic local alignment search tool
BOLD :	Barcode of life
Bp :	Paire de bases
Ca :	Calcium
CIEM :	Conseil international pour l'exploration de la mer
COI :	Gène codant la sous-unité I de la cytochrome c oxydase
Cr :	Chrome
CTAB :	Bromure de cétrimonium
Cu :	Cuivre
DIC :	Critère d'information de déviance
dNTP :	Désoxyribonucléotide tri-phosphate
EDTA :	Acide éthylène di-amine tetra-acétique
FAO :	Food and Agriculture Organization of the united nations
GICIM :	Gestion informatisée des collections ichtyologiques des musées d'histoire naturelle de France
He :	Hélium
ICPMS :	Spectrométrie de masse à plasma induit
IFREMER :	Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer
IUCN :	International union for conservation of nature
LA-ICPMS :	Spectrométrie de masse à plasma induit couplée à l'ablation laser
Li :	Lithium
MANOVA :	Analyse de la variance multivariée
Mg :	Magnésium
MgCl₂ :	Chlorure de magnésium
Mn :	Manganèse
NAO :	Oscillation nord atlantique
PAT :	Pop-up satellite archival tag
PCR :	Réaction de polymérisation en chaine
psu :	Unité de salinité pratique
RADseq :	Restriction site associated DNA sequencing
Rb :	Rubidium
SNP :	Single nucleotide polymorphism
Sr :	Strontium
Tm :	Température d'hybridation
UPGMA :	Unweighted pair group method with arithmetic mean
VBGM :	Modèle de croissance de von Bertalanffy
Zn :	Zinc

Liste des figures

Figure 1. Répartition (données de 2008) de la daurade royale <i>Sparus aurata</i>	20
Figure 2. Evolution des quantités (en tonnes) de daurades royales mises en vente dans les plus grandes criées françaises de 1994 à 2016.	21
Figure 3. Nombre total (N = 124) d'individus de daurades royales capturés sur la côte sud de l'Irlande (co Cork, Wexford, Waterford, Kerry, Antrim et Kerry) entre 2005 et 2014.	21
Figure 4. Carte de répartition estimée de la daurade royale <i>Sparus aurata</i> en 2100.	22
Figure 5. Spécimen de daurade royale capturé en Océan Atlantique Nord-Est, à Saint-Jean-de-Luz, en 2004.....	23
Figure 6. Schéma illustrant le caractère « migrant marin » de la daurade royale.	24
Figure 7. Photo de mâchoires supérieures à gauche et inférieures à droite d'un individu de daurade royale échantillonné dans la baie de Concarneau.	26
Figure 8. Carte de répartition des 12 sites d'échantillonnage de la daurade royale.....	30
Figure 9. Variations saisonnières de la température de surface de la zone échantillonnée mer Méditerranée.....	31
Figure 10. Variations saisonnières de la température de surface de la zone échantillonnée en Atlantique.....	32
Figure 11. Variations saisonnières de la température de surface de la zone échantillonnée en Manche.....	33
Figure 12. Effet du temps après ingestion (a) et du poids du poisson (b) sur le succès d'identification morphologique et génétique (avec amorces universelles et spécifiques) des proies de la daurade royale.....	48
Figure 13. Nombre cumulatif de catégories de proies (ligne solide) et intervalle de confiance à 95% associé (remplissage gris) pour l'ensemble des individus de <i>Sparus aurata</i> échantillonnés.....	50
Figure 14. Cartographie des sites d'échantillonnage des individus de daurade royale et fréquences d'occurrence des espèces-proies.	53
Figure 15. Composition du régime alimentaire de la daurade royale exprimée en proportion relative en poids de chaque classe de proies (W) par site.	54
Figure 16. Composition du régime alimentaire de la daurade royale exprimée en proportion relative en poids de chaque classe de proies (W) par position latitudinale.	54
Figure 17. Composition du régime alimentaire de la daurade royale exprimée en proportion relative en poids de chaque classe de proies (W) par catégorie de taille du prédateur.....	55
Figure 18. Carte de répartition des élevages mytilicoles sur les côtes de Bretagne et de la Manche.	59

Figure 19. Voies de passage des éléments et barrières entre l'eau du milieu fréquenté et l'otolithe.	69
Figure 20. Capture d'écran lors de la mesure avec le logiciel ImageJ de la longueur totale de l'otolithe gauche (face interne) d'un individu de daurade royale capturé au site de la baie de Torquay.	72
Figure 21. Illustration du transect réalisé par couplage ablation laser/ICPMS sur un individu de daurade royale échantillonné au site de la rade de Brest Br.	75
Figure 22. Visualisation des stries de croissance (flèches) sur des otolithes de daurades royales.	77
Figure 23. Relation taille/poids des individus de daurades royales échantillonnés.	81
Figure 24. Corrélation entre la longueur de l'individu et la longueur de l'otolithe de <i>Sparus aurata</i> en fonction des sites.....	81
Figure 25. Corrélation de l'âge de la daurade royale par scalimétrie et par otolithométrie.	83
Figure 26. Modèles de croissance de Von Bertalanffy adaptés aux données taille-âge de la daurade royale.....	85
Figure 27. Profils types élémentaires #1 réalisés du noyau jusqu'au bord de l'otolithe de daurades royales.....	89
Figure 28. Profils types élémentaires #2 réalisés du noyau jusqu'au bord de l'otolithe de daurades royales.....	91
Figure 29. Analyse en composante principale (ACP) réalisée sur la moyenne des valeurs des ratios élémentaires (Sr:Ca, Ba:Ca, Mg:Ca et Mn:Ca) du noyau des otolithes de daurades royales.....	92
Figure 30. Cartes saisonnières de salinité de surface dans le golfe de Gascogne et en Manche.	101
Figure 31. Répartition géographique des études de génétique des populations réalisées sur la daurade royale.....	106
Figure 32. Dendrogramme des distances génétiques (F_{ST}) entre les sites basé sur 15 microsatellites et obtenu par la méthode de « neighbour joining » chez la daurade royale.....	125
Figure 33. Probabilité d'appartenance aux 3 clusters de chaque individu de daurade royale identifiée à partir du logiciel TESS.	126
Figure 34. Réseau des haplotypes obtenus pour le gène de la D-Loop (a), du COI (b) et du Cytochrome b (c) chez la daurade royale.	128
Figure 35. Répartition géographique des fréquences des haplotypes obtenues en fonction de la zone d'échantillonnage pour les gènes de la D-Loop (a), le COI (b) et le cytochrome b (c) chez la daurade royale <i>Sparus aurata</i>	129
Figure 36. Ratios élémentaires Sr:Ca, Ba:Ca, Mg:Ca et Mn:Ca (en $\mu\text{g/g}$ de Ca) du bord de l'otolithe chez la daurade royale par sites échantillonnés.	130
Figure 37. Analyse en composante principale (ACP) réalisée sur la moyenne des 100 dernières valeurs des ratios élémentaires Sr:Ca, Ba:Ca, Mg:Ca et Mn:Ca du bord des otolithes de daurades royales..	131

Figure 38. Ratios Sr:Ca (en $\mu\text{g/g}$ de Ca) en bordure de l'otolithe en fonction de l'âge des individus de daurade royale.....	131
Figure 39. Ratios (a) Sr:Ca et (b) Ba:Ca (en $\mu\text{g/g}$ de Ca) en bordure de l'otolithe en fonction du mois de prélèvement des individus de daurade royale.....	132
Figure 40. Carte de répartition des sédiments superficiels de la Manche.	149
Figure 41. Direction et intensité des courants moyens sur la verticale en Manche au 27 Avril 2017....	150

Liste des tableaux

Tableau 1. Description de l'échantillonnage de daurades royales par site de prélèvement.	35
Tableau 2. Pourcentage de fréquence d'occurrence (%F) et indice de vacuité (%VI) des proies principales de <i>Sparus aurata</i> dans la partie sud de son aire de distribution.	40
Tableau 3. Amorces utilisées pour l'étude.	42
Tableau 4. Résultats du test post-hoc de Nemenyi pour la comparaison des succès d'identification morphologique et génétique des proies de la daurade royale entre chaque pas de temps et le test de Kruskal-Wallis d'une manière globale.	49
Tableau 5. Pourcentage de fréquence d'occurrence (%F) et de proportion en poids (%W) pour chaque classe de proies de la daurade royale.	51
Tableau 6. Indices de fréquence d'occurrence (%F) et de proportion en poids (%W) au niveau spécifique pour chaque proie de la daurade royale identifiée par analyses morphologiques ou génétique.	52
Tableau 7. Effectifs d'otolithes de daurades royales analysés.	71
Tableau 8. Seuils des ratios Sr:Ca (mg.g^{-1} Ca) dans les otolithes de différents modèles biologiques par type d'habitat.	79
Tableau 9. Minimums, maximales et moyennes des longueurs totales (cm), du poids (g) et des âges (années) des 116 individus de <i>Sparus aurata</i> échantillonnés en fonction des sites.	80
Tableau 10. Résultats des modèles linéaires entre la longueur de l'otolithe de la daurade royale et (1) la longueur totale des individus ; (2) les sites et (3) l'âge des individus.	82
Tableau 11. Clé taille-âge des individus de daurades royales échantillonnées basée exclusivement sur la lecture d'âge par otolithométrie.	84
Tableau 12. Valeurs d'AICs des différents modèles de croissance testés sur la daurade royale.	86
Tableau 13. Paramètres de Von Bertalanffy estimés pour la daurade royale sur un modèle avec k et t0 en commun pour les deux groupes et autres sites.	86
Tableau 14. Paramètres de von Bertalanffy de cette étude et issus de publications antérieures sur la daurade royale <i>Sparus aurata</i>	95
Tableau 15. Effectifs des échantillons de nageoires de daurade royale récoltés pour les analyses de génétique et des otolithes échantillonnés pour les analyses de microchimie.	108
Tableau 16. Amorces utilisées pour l'amplification des gènes de l'ADN mitochondrial de <i>Sparus aurata</i>	110
Tableau 17. Multiplexes de PCR utilisés pour l'étude de structure des populations de <i>Sparus aurata</i>	112

Tableau 18. Indices de diversité des trois marqueurs mitochondriaux : D-Loop, COI et Cytochrome b par site et par zone géographique chez la daurade royale.	120
Tableau 19. Pourcentage des haplotypes rares et discriminants par site et par zone géographique pour les trois gènes mitochondriaux : D-Loop, COI et Cytochrome b et allèles rares et discriminants pour les microsatellites chez la daurade royale.....	121
Tableau 20. Indices de diversité des microsatellites par site et par zone géographique chez la daurade royale.....	122
Tableau 21. Valeurs des indices D de Tajima et F_s de F_u par site et par zone géographique chez la daurade royale.....	123
Tableau 22. Indices de différenciation F_{ST} par paires de population de daurades royales pour les microsatellites sous la diagonale par site.	124
Tableau 23. Résultats de l'analyse de variance moléculaire (AMOVA) pour les trois gènes mitochondriaux et les 15 locus microsatellites pour les populations de daurade royale regroupées en zones géographiques.	127
Tableau 24. Résultats de significativité des MANOVA pour tester les différences de ratios élémentaires en bord d'otolithe chez la daurade royale entre les sites.....	129

Liste des encadrés

Encadré #1.	Développement d'amorces spécifiques	43
Encadré #2.	Protocole d'expérimentation en milieu contrôlé	44
Encadré #3.	L'estimation de l'âge par otolithométrie et scalimétrie chez la daurade royale	68
Encadré #4.	La spectrométrie de masse à plasma induit couplée à l'ablation laser (LA-ICPMS)	74
Encadré #5.	Analyse de la distribution des mésappariements (« mismatch distribution »)	115
Encadré #6.	Tests de neutralité sélective et d'équilibre des populations	116

Liste des annexes

Annexe 1.	S. Avignon, E. Tastard, S. Weston, G. Duhamel and F. Denis (2017). “Morphological identification and DNA barcoding used for diet analysis of gilthead seabream (<i>Sparus aurata</i>) in its expanding northerly range”, <i>Aquatic Living Resources</i> (2017), 30 (1) : 1-11	183
Annexe 2.	Fréquences alléliques par locus et par site échantillonné	185

Introduction

I. Contexte général

I.1. Le changement global

Le changement global est un terme défini comme un ensemble de modifications de l'environnement qui a des conséquences à l'échelle mondiale sur les individus et les écosystèmes. Parmi ces modifications, on retrouve la hausse du niveau de la mer, l'acidification des océans et le réchauffement des océans. Selon le rapport du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM), en 2015, la température atmosphérique au-dessus du golfe de Gascogne excède 0,7°C par rapport à la période de référence 1981-2010 (Larsen *et al.*, 2016). La tendance générale de la température des eaux de surface est, elle aussi, à l'augmentation. Ceci s'explique notamment par l'augmentation de la température de la surface de la mer dans les eaux plus au nord. En effet, une anomalie positive de 1,02°C a été observée au point le plus au nord de l'Irlande. Les eaux des mers de Skagerrak et de Kattegat, au nord et nord-est du Danemark ainsi que de la mer Baltique ont eu l'année la plus chaude avec un record de faible recouvrement de glace dans la mer Baltique. Enfin, en mer du Nord, la moyenne annuelle de la température des eaux de surface a dépassé les moyennes attendues par les climatologues en 2015, avec le mois de décembre le plus chaud (+1,3°C) depuis les premiers enregistrements en 1971. Cette augmentation de température va accélérer la fonte des glaces et donc modifier les conditions physico-chimiques de l'environnement (courantologie, salinité, niveau marin). De plus, le CIEM suggère une augmentation des précipitations dans l'hémisphère nord, ces modifications ayant pour effet une dessalure de l'eau de mer dans l'hémisphère nord, qui entrave les courants océaniques. On le voit donc, l'Atlantique nord-est est confronté à des profonds bouleversements présents ou à venir.

Le changement global peut être la principale cause de modifications de la biodiversité, de la structure et du fonctionnement des écosystèmes. Ses impacts sur les environnements marins deviennent de plus en plus significatifs au cours des récentes décennies et les altérations qui en résultent sont en constante augmentation, à l'instar des extinctions d'espèces, des invasions d'espèces ou des changements de distribution géographique (Carlton, 1993; Occhipinti-Ambrogi, 2007; Fletcher *et al.*, 2016). Une des questions fondamentales actuellement en écologie est la compréhension des réponses des communautés face à ce changement global. Les altérations et décalages dans la phénologie des espèces (événements annuels déterminés par les variations saisonnières du climat, tels que les migrations et la floraison) en lien avec le changement global peuvent mener à une incompatibilité entre les groupes fonctionnels et à une modification du fonctionnement de

l'écosystème (Edwards & Richardson, 2004). Les conséquences peuvent avoir lieu à tous les niveaux de l'organisation biologique, de la cellule à la communauté, en passant par l'individu et la population.

Les modifications des paramètres physico-chimiques du milieu marin affectent les processus physiologiques, métaboliques et comportementaux et, par-là, la dynamique des populations via la croissance, le recrutement et la mortalité (Brander *et al.*, 2003). La capacité d'acclimatation des poissons face aux perturbations environnementales est donc dépendante de la capacité adaptative des individus. Arula *et al.* (2015) ont montré que le réchauffement océanique affecte directement le taux métabolique des larves de hareng (*Clupea harengus membras*) et de gobies (*Pomatoschistus* spp.) avec des taux de croissance et de mortalité plus élevés qui résultent d'une augmentation forte et rapide de la température des eaux de la mer Baltique. Ces modifications entraînent, au sein du réseau trophique, d'importantes perturbations et des remaniements de l'équilibre proie/prédateur. Ainsi, chez les saumons du Pacifique, *Oncorhynchus* spp., une modification du régime alimentaire a été observée lors des épisodes d'El Niño et La Niña dans le golfe d'Alaska entre 1994 et 2000 (Kaeriyama *et al.*, 2004). Ces auteurs ont mis en évidence l'adaptation des espèces de saumon aux modifications induites par le changement global par un remplacement de leurs proies issues d'un même niveau trophique, ou d'un autre niveau. Les changements de phénologie peuvent induire des décalages dans la période de ponte des poissons et de disponibilité de la ressource alimentaire pour les stades précoces, pouvant potentiellement affecter le recrutement et la viabilité des populations. Ceci a été démontré chez le gobie lote en mer Méditerranée, *Zosterisessor ophiocephalus*, où un retard de la reproduction a été observé durant les années les plus chaudes (Zucchetta *et al.*, 2012). La température peut également influencer sur le développement des organes reproducteurs des stades précoces. Par exemple, Blanco-Vives *et al.* (2011) ont mis en évidence l'impact des changements de la température du milieu sur le développement et la différenciation des gonades de la sole du Sénégal *Solea senegalensis*.

A l'échelle des communautés, la connaissance des processus de dynamique des populations est indispensable pour une exploitation durable des ressources marines. Les fluctuations des stocks de poissons dans l'espace et dans le temps sont largement étudiées et certaines ont été mises en relation avec les anomalies hydro-climatiques, telles que les oscillations El Niño et La Niña, et le changement global (Brander *et al.*, 2003; Lehodey *et al.*, 2006; Drinkwater *et al.*, 2010). Parmi les effets du changement global, des préoccupations portent sur les modifications de distribution géographique des espèces (Parmesan & Yohe, 2003; Lenoir *et al.*, 2011). Par exemple, la composition du plancton a été modifiée du fait de l'arrivée de certains copépodes dans l'Atlantique Nord (Beaugrand *et al.*, 2002). Ce changement de composition du zooplancton a été largement mis en relation avec les migrations de plusieurs espèces de poissons vers le nord (Quero *et al.*, 1998; Brander *et al.*, 2003; Perry *et al.*, 2005).

1.2. Evolution des aires de répartition d'espèces marines

Une large variété de réponses des communautés face à ces perturbations climatiques est possible mais le type d'altération le plus observé dans les communautés marines est un changement d'aire de répartition géographique des espèces tempérées vers les pôles lors d'un réchauffement (Perry *et al.*, 2005; Cheung *et al.*, 2009; Pinsky *et al.*, 2013). La revue de Rijnsdorp *et al.* (2009) met en évidence les changements en abondance et en distribution de plusieurs espèces de poissons en limite de répartition, en lien avec le changement global en Atlantique nord-est. L'abondance d'espèces telles que l'anchois et le chinchard, a augmenté depuis plusieurs décennies, essentiellement en limite nord de répartition. De même, des espèces boréales telles que la morue et la plie, dont la densité a diminué en limite sud de répartition ont vu leur abondance augmenter en limite nord, tout au moins pour la morue. Récemment, Montero-Serra *et al.* (2015) ont analysé les changements de taux de distribution et d'occurrence de six espèces communes de poisson dans la partie nord-est de l'océan Atlantique. Ils ont montré une relation évidente entre leur mouvement vers le nord et l'augmentation de la température de l'eau, montrant l'impact du changement global sur les modifications des communautés de poissons. Par exemple, la diminution en abondance de la morue d'Atlantique, *Gadus morhua*, en mer du Nord, pourrait être due aux déplacements des populations vers le nord en relation avec l'augmentation de la température (Rindorf & Lewy, 2006). De plus, l'impact du changement global sur les stocks de morue est particulièrement lié à son influence sur le plancton. Le changement climatique provoquerait en effet une diminution qualitative et quantitative du plancton disponible en tant que ressource pour les larves de morue en limite méridionale d'aire de distribution de cette espèce prédatrice (Beaugrand & Kirby, 2010).

La distribution d'une espèce est déterminée par l'aire géographique qu'elle occupe mais également par son abondance relative au sein de cette zone géographique. Par exemple, une augmentation en abondance proche de la limite nord de son aire de distribution et/ou une diminution en abondance proche de la limite sud peut témoigner d'un déplacement vers le nord de son aire de distribution, même si la répartition au niveau des moyennes latitudes reste stable (Brander *et al.*, 2003). Il est attendu que le réchauffement des eaux océaniques mène à une diminution des espèces nordiques à leur limite sud de répartition (Cheung *et al.*, 2013). En parallèle, des déplacements vers le nord d'espèces tempérées vivant dans les moyennes latitudes sont attendus (Parmesan & Yohe, 2003). Ce phénomène a été constaté en baie de Somme (Manche) où une diminution en abondance d'espèces d'eaux froides, telles que le maquereau commun *Scomber scombrus* et le tacaud commun *Trisopterus luscus*, a été observée (Auber *et al.*, 2017). Ce phénomène a été expliqué par la migration des poissons vers le nord, de la Manche à la Mer du Nord, en réponse au réchauffement climatique. D'autres

espèces voient également leur aire de répartition modifiée, telles que l'anchois *Engraulis encrasicolus* (Zarraonaindia *et al.*, 2012; Petitgas *et al.*, 2012; Silva *et al.*, 2014) et le bar *Dicentrarchus labrax* (Brander *et al.*, 2003). Auber *et al.* (2017) ont également mis en évidence une augmentation en abondance d'espèces d'eaux chaudes (le rouget-barbet *Mullus surmuletus* et la sardine *Sardina pilchardus*) dans la baie de Somme. Les déplacements de populations de la sardine *S. pilchardus*. vers le nord ont permis d'expliquer l'augmentation en abondance de cette espèce dans les eaux de l'ouest de la Manche, de la mer du Nord et de la mer Baltique, en lien avec les variations de l'oscillation atlantique multi décennale (Alheit *et al.*, 2012; Petitgas *et al.*, 2012; Da Rocha *et al.*, 2014). Des modifications de la limite septentrionale de répartition sont aussi observées dans d'autres zones géographiques, comme en mer Adriatique avec le tassergal *Pomatomus saltatrix* (Dulčić *et al.*, 2005).

La famille des sparidés est également affectée par les modifications d'aire de répartition. Sur la côte est de l'Océan Atlantique, plusieurs espèces de sparidés montrent une expansion vers le nord de leur aire de distribution depuis plusieurs décennies. Tel est le cas pour le pageot à tache rouge *Pagellus bellottii*. L'aire de répartition admise de cette espèce se situe en Atlantique entre le détroit de Gibraltar et l'Angola. En mer Méditerranée, cette espèce est également présente dans le sud-ouest. Deux spécimens ont été collectés pour la première fois dans le golfe de Gascogne en 2014, indiquant une extension vers le nord de l'aire de distribution de cette espèce tropicale, potentiellement en conséquence du réchauffement des eaux du golfe de Gascogne depuis les dernières décennies (Iglésias & Lorance, 2016). Après avoir étudié la progression vers le nord de nombreuses espèces dans l'Atlantique nord-est, Quero *et al.* (1998) ont également constaté l'expansion vers le nord de sparidés d'affinités tropicales et concluent que ce phénomène mérite plus d'attention.

1.3. Adaptation des traits de vie

Sous cette pression environnementale, les espèces marines, comme les poissons, sont capables de s'adapter et/ou de s'acclimater aux nouvelles conditions. La compréhension des processus adaptatifs d'une espèce au niveau de ses limites d'aire de distribution est essentielle pour les études écologiques ainsi que pour la gestion durable des pêches. L'étude de ces processus passe par l'analyse des traits de vie des espèces. Les traits de vie sont définis comme des caractères biologiques, physiologiques, phénologiques ou morphologiques à l'échelle de l'individu qui ne font pas référence à l'environnement (Violle *et al.*, 2007). Ces caractères peuvent être : la taille à la naissance, l'âge à maturité, la fréquence de reproduction, les variations de la survie en fonction de l'âge, la longévité ... Cependant, le trait de vie peut être relié à des processus écologiques qui opèrent à d'autres niveaux d'organisation. Nous étendrons alors la définition de trait de vie aux analyses de croissance, de régime alimentaire et de structure des populations. L'étude de ces différents caractères individuels permettra

alors de décrire le cycle de vie des individus et de comprendre les modifications démographiques des populations dans un écosystème.

Face au changement global, les traits de vie des espèces sont discriminants au niveau de l'adaptation des individus. En effet, le régime généraliste de certaines espèces, la grande mobilité des espèces nageuses ou encore une large distribution latitudinale favorisent l'expansion des populations (Sunday *et al.*, 2015). Les traits de vie de ces espèces vont alors refléter leur acclimatation en limite d'aire de répartition, par le biais du régime alimentaire, de la croissance, de la mortalité, de la reproduction, et également au niveau de la plasticité phénotypique et de l'adaptation génétique des espèces (Rindorf & Lewy, 2006; Brierley & Kingsford, 2009; Drinkwater *et al.*, 2010).

Les changements climatiques expliqueraient ainsi les variations considérables d'expansions d'aires de répartition, certaines voyant leur aire de répartition changer plus rapidement que ces évolutions climatiques (Pinsky *et al.*, 2013; Sunday *et al.*, 2015). Face à ces rapides changements, la compréhension des traits de vie des individus en limite de zone de répartition est primordiale et la daurade royale *Sparus aurata*, semble être un très bon modèle d'étude. L'objectif général de ce travail de thèse est de comprendre et d'évaluer les traits de vie de cette espèce en limite nord de répartition. Ces analyses permettront alors d'appréhender les réponses démographiques des populations face à des perturbations environnementales.

II. Le modèle biologique : la daurade royale

II.1. Répartition géographique et abondance de la daurade royale

La figure 1 représente la répartition actuelle de la daurade royale. L'espèce est présente essentiellement sur les côtes de la mer Méditerranée et de l'Atlantique nord est. En Atlantique nord-est, on la retrouve du Sénégal à l'Irlande où elle est encore considérée comme rare. La probabilité d'occurrence en Manche, mer d'Irlande et mer du Nord est très faible.

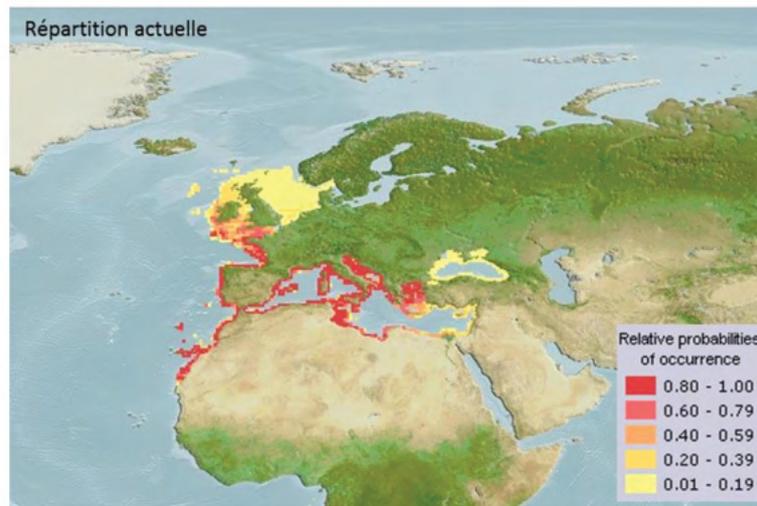


Figure 1. Répartition (données de 2008) de la daurade royale *Sparus aurata* (source : Fishbase.org). Les couleurs indiquent le degré d'adéquation de l'habitat qui peut être interprété comme une probabilité d'occurrence.

Dans les eaux du nord-est de l'Atlantique, cette espèce est encore considérée comme rare mais une augmentation significative des populations naturelles de daurades royales est observée dans les zones côtières de sa limite nord de distribution, phénomène qui peut être lié au changement global (Coscia *et al.*, 2011). A cette limite, la daurade royale n'est pas suffisamment présente pour être considérée comme économiquement intéressante mais elle le devient de plus en plus vers le nord. En effet, le long des côtes de Bretagne, les débarquements de daurades royales ont augmenté, passant de 11 à 121 tonnes entre 2002 et 2016 (Figure 2). Le développement de cette pêche a également été observé le long des côtes françaises de la Manche avec aucun débarquement avant 2005 et 17 tonnes pêchées en 2014, 7 en 2016 (sources : FranceAgrimer et communication personnelle par le biais d'enquêtes auprès du personnel des criées). Pour la première fois en 2016, des débarquements de daurades royales ont été observés en criée de Saint Malo (2kg) et de Boulogne-sur-Mer (3kg) respectivement durant les mois de mai et octobre. L'augmentation du nombre de daurades royales vendues dans les criées du nord de la France suggère également l'installation de cette espèce dans la partie est de la Manche et une possible colonisation à la limite de la Mer du nord.

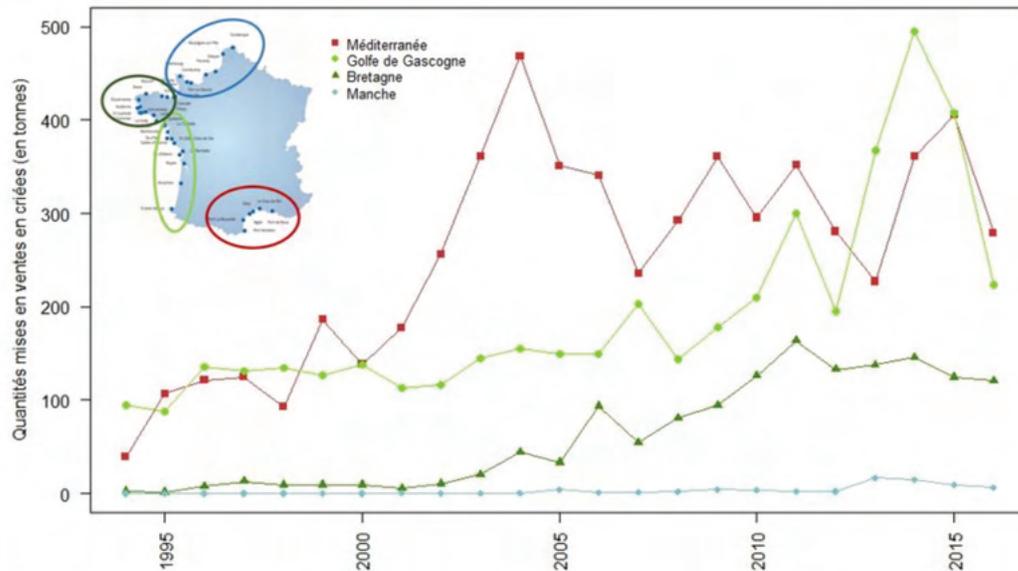


Figure 2. Evolution des quantités (en tonnes) de daurades royales mises en vente dans les plus grandes criées françaises de 1994 à 2016 (source: FranceAgrimer).

Depuis plusieurs années, des individus de *S. aurata* sont capturés dans les eaux irlandaises (Fahy *et al.*, 2005; Craig *et al.*, 2008; Quigley, 2015). Depuis 2001, le nombre reporté de captures de daurades royales ne cesse d'augmenter (Figure 3) le long de la côte sud irlandaise (Quigley, 2015). De plus, quelques spécimens ont été récoltés le long des côtes du Danemark en 2014 (Henrik Carl, comm. pers.).

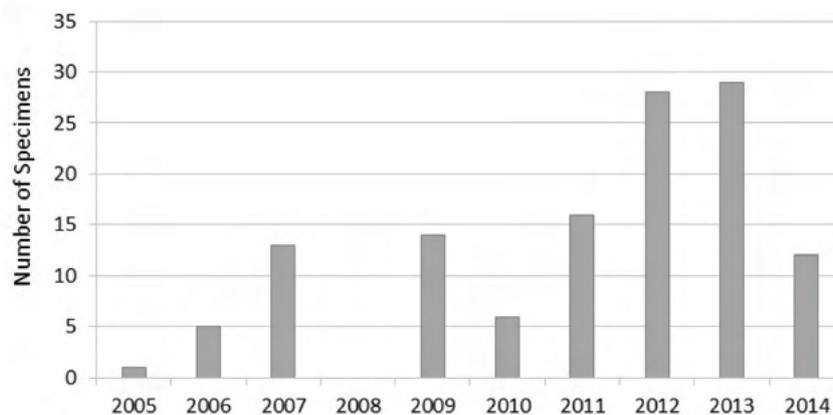


Figure 3. Nombre total (N = 124) d'individus de daurades royales capturés sur la côte sud de l'Irlande (co Cork, Wexford, Waterford, Kerry, Antrim et Kerry) entre 2005 et 2014. Les données sont issues de Quigley (2015).

L'augmentation en abondance de la daurade royale en limite nord de son aire de répartition et au-delà suggère une évolution septentrionale de son aire de répartition (Figure 4). Selon les données issues de Fishbase, et, en prévision de l'année 2100, la probabilité d'occurrence de cette espèce augmente largement dans les eaux de la Manche et de la mer du Nord. De plus, des individus

pourraient s'installer sur les côtes de la Norvège et d'Islande. On peut également suggérer une colonisation des côtes pacifiques, où elle a été observée pour la première fois dans le golfe de Californie au Mexique en 2007 ; il s'agissait d'un individu provenant potentiellement d'échappées de poissons d'élevage (Balart *et al.*, 2009).

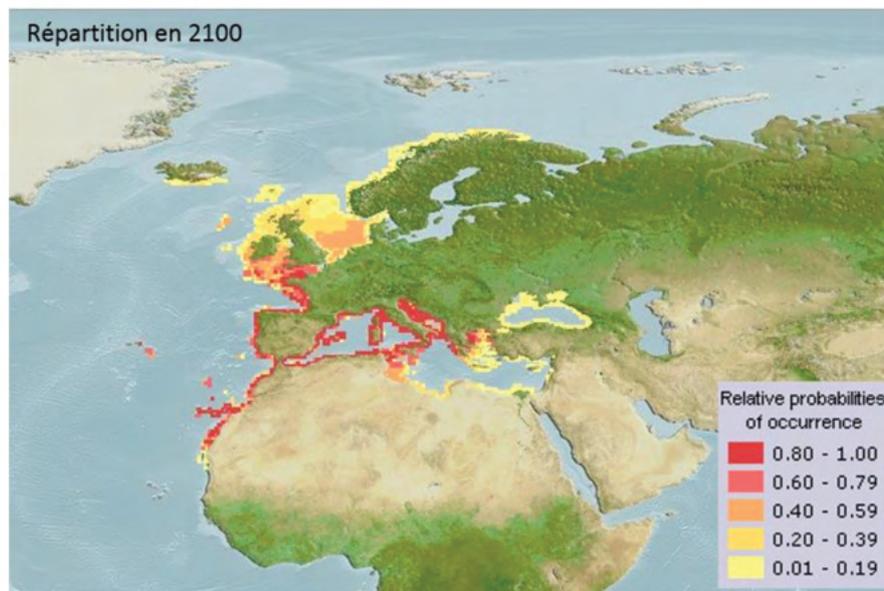


Figure 4. Carte de répartition estimée de la daurade royale *Sparus aurata* en 2100 (source : Fishbase.org). Les couleurs indiquent le degré d'adéquation de l'habitat qui peut être interprété comme une probabilité d'occurrence.

Cette évolution indiscutable de l'aire de distribution géographique de la daurade royale nous fait retenir cette espèce pour tester les hypothèses d'influence des changements climatiques sur les traits de vie d'une espèce.

II.2. Biologie et écologie de la daurade royale

II.2.a. Systématique, phylogénie

La famille monophylétique des sparidés appartient à l'ordre des perciformes. Elle comprend 115 espèces et 33 genres. Au sein des sparidés, on retrouve plusieurs sous-familles dont la classification dépend des caractères morphologiques, essentiellement la dentition. La classification et la distinction des sous-familles et des genres au sein des sparidés sont cependant très controversées (Garrido-Ramos *et al.*, 1999; Hanel & Sturmbauer, 2000; Herran *et al.*, 2001; Orrell & Carpenter, 2004). En effet, la forte plasticité évolutive des caractères chez les sparidés induit une diversité des espèces et des confusions taxonomiques (Chiba *et al.*, 2009). Cependant, l'utilisation de plusieurs marqueurs moléculaires ont permis de distinguer deux clades (Garrido-Ramos *et al.*, 1999; Herran *et al.*, 2001; Orrell & Carpenter, 2004; Abbas *et al.*, 2017) voir trois (Chiba *et al.*, 2009) au sein de la famille des sparidés. Parmi eux, un

clade regroupe la dorade grise *Spondyliosoma cantharus*, le sar commun *Diplodus sargus* et la bogue *Boops boops*. Ce clade comprend également la daurade royale *Sparus aurata* (le nom dorade avec un -o concerne toutes les autres espèces de dorade).

II.2.b. Cycle vital

La daurade royale (*Sparus aurata*, Linnaeus, 1758) a un corps argenté et une forme ovale. Elle se distingue par une tache dorée entre les deux yeux et des reflets rouges sur les opercules (Figure 5). C'est une espèce côtière que l'on retrouve dans les herbiers, les fonds sableux et rocheux. Il s'agit de l'espèce de Sparidés la plus représentée en mer Méditerranée (Mariani, 2006). Les juvéniles fréquentent communément des profondeurs d'environ 30 m et les adultes peuvent descendre jusqu'à 150 m. La daurade royale peut être solitaire mais elle vit généralement en bancs formés principalement d'individus de la même classe d'âge (Desse & Desse-Berset, 1996). Des études de marquage d'individus ont mis en évidence que la daurade royale était capable de réaliser des déplacements pouvant atteindre des centaines de kilomètres (Sánchez-Lamadrid, 2004). Cependant, certains individus ont aussi montré une capacité de « homing ». Ce comportement est caractérisé par une fidélité dans les déplacements et dans la fréquentation des différentes zones lagunaires, réduisant la gamme d'habitats disponibles (Abecasis & Erzini, 2008).



Figure 5. Spécimen de daurade royale capturé en Océan Atlantique Nord-Est, à Saint-Jean-de-Luz, en 2004 (source : Base de données GICIM « Gestion Informatisée des Collections Ichtyologiques des Musées d'histoire naturelle de France »). La bande dorée entre les yeux est bien lisible. On peut apercevoir les reflets rouge sur l'opercule.

Il s'agit d'une espèce hermaphrodite protandre. Les tissus testiculaires et ovariens ne sont pas encore développés dans les gonades des juvéniles. Les individus sont d'abord mâles (de 1 à 2 ans) puis ils deviennent femelles à partir de 2-3 ans. Ceci s'explique par le développement des gonades. A la fin de l'année 1, la maturité de la partie testiculaire est complètement terminée. A la fin de l'année 2, et

jusqu'à la fin de l'année 5, la maturité de la partie ovarienne a lieu. En parallèle, durant l'année 2, la partie testiculaire régresse (Pasquali, 1941; Bruslé-Sicard & Fourcault, 1997; Chaves-Pozo *et al.*, 2005).

La daurade royale est une espèce euryhaline et eurytherme, ce qui lui permet de réaliser des migrations entre les lagunes côtières et la mer Méditerranée (Tancioni *et al.*, 2003; Mariani, 2006; Mercier *et al.*, 2012). Ces migrations sont en lien direct avec la reproduction (Figure 6). En effet, en mer Méditerranée, la reproduction a lieu entre novembre et février (Lasserre & Labourg, 1974a; Lasserre & Labourg, 1974b; Hadj-Taieb, Ghorbel, *et al.*, 2013) en mer où les larves se développent jusqu'à leur métamorphose après 50 jours à 3 mois post-éclosion (Mathias & Salvy, 1958; Tandler *et al.*, 1995; Bodinier *et al.*, 2010). Au printemps, les juvéniles rentrent dans les étangs littoraux et estuariens qui communiquent avec la mer et y séjournent pendant l'été et le début d'automne pour se nourrir et croître. L'arrivée des individus en lagune est dépendante de la température de l'eau. En effet, lorsque la température de l'eau des lagunes est supérieure à celle de la mer, les individus rentrent dans les lagunes et étangs. De plus, la disponibilité de la ressource alimentaire est aussi un facteur déclenchant la migration vers les lagunes. Les lagunes et estuaires sont des environnements appropriés comme zone de nourricerie pour de nombreuses espèces, notamment les sparidés (Elliott *et al.*, 2007; Verdiell-Cubedo *et al.*, 2013). Les juvéniles retournent en mer en hiver (Lasserre, 1974). Le retour des individus en mer est dépendant de la température des eaux (lorsque la température des lagunes et étangs diminue, se rapprochant de celle du milieu marin), mais également des courants et de l'état physiologique des individus (maturité génitale). La majorité des individus passe l'hiver au large pour ne revenir en zone littorale qu'au printemps. La fréquentation de ces habitats variés est liée à la capacité des larves et juvéniles à tolérer une large gamme de salinité, pouvant descendre à 2 ‰ (Conides & Glamuzina, 2006; Bodinier *et al.*, 2010; Azab *et al.*, 2014). Cette tolérance semble cependant en interaction avec la température d'acclimatation (Vargas-Chacoff *et al.*, 2009).

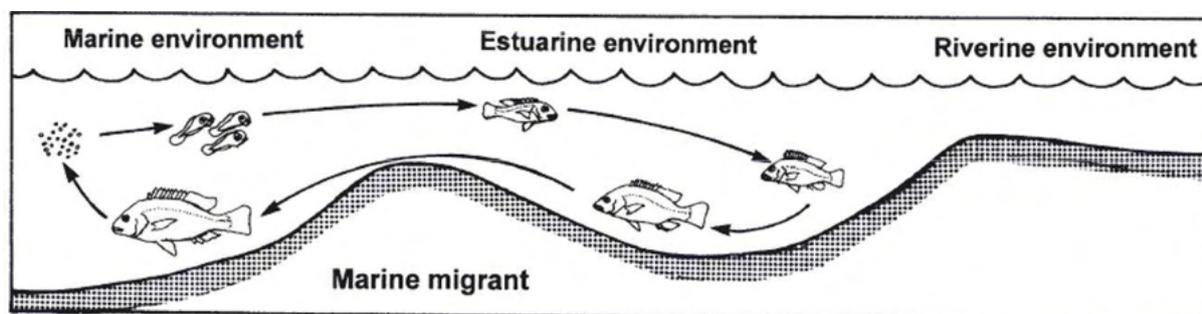


Figure 6. Schéma illustrant le caractère « migrant marin » de la daurade royale. Les adultes se reproduisent en mer puis les juvéniles rentrent en milieu estuarien ou lagunaire pour se développer. Lorsque les paramètres physico-chimiques des milieux et l'état physiologique des individus le permettent, les jeunes adultes retournent en mer pour se reproduire. Illustration issue de Elliott *et al.* (2007).

L'hiver est la période de reproduction au cours de laquelle l'alimentation est réduite (Suau & Lopez, 1976; Arias, 1980). Ces changements physiologiques impliquent une diminution du poids des poissons durant cette période (Lasserre & Labourg, 1974a; Lasserre & Labourg, 1974b) et suggèrent une faible croissance pendant la période hivernale (Kadmon *et al.*, 1985), que l'on peut observer sur les écailles (Lasserre & Labourg, 1974a; Arias, 1980) et qui permet d'établir le calendrier de croissance de ces phanères et donc des individus. Une croissance plus importante de la daurade en lagunes a été observée, en comparaison d'individus prélevés en mer (Lasserre & Labourg, 1974a; Lasserre & Labourg, 1974b). Ce caractère est directement lié à la plus grande disponibilité de la nourriture dans les milieux lagunaires et à l'allocation de l'énergie des poissons en mer essentiellement pour la reproduction.

Plusieurs étangs et lagunes sont connus en mer Méditerranée comme zone de nourricerie de la daurade royale. Nous pouvons citer le bassin de Thau (Mathias & Salvy, 1958; Lasserre & Labourg, 1974a; Lasserre & Labourg, 1974b; Lasserre, 1974; Mosconi & Chauvet, 1990), le golfe de Patras en Grèce (Moutopoulos *et al.*, 2011), la lagune Mar Menor au sud-est de l'Espagne (Arnal *et al.*, 1976; Verdiell-Cubedo *et al.*, 2006) ou encore les lagunes de Fogliano et de Caprolace sur la côte ouest de l'Italie (Mariani, 2006). Dans le golfe de Gascogne, peu de données sur les périodes de reproduction et sur les zones de nourricerie sont disponibles. La reproduction démarrerait en automne et pourrait s'étendre jusqu'à la fin de l'hiver (Suau & Lopez, 1976). Des œufs et larves de Sparidés, dont *S. aurata*, ont été récoltés en mer Cantabrique, au sud du golfe de Gascogne, entre 2002 et 2004 (Rodriguez, 2008). Dans cette étude, les œufs de Sparidés sont observés en plus forte abondance entre février et mars et les larves de daurades royales ont été échantillonnées en plus grande quantité entre février et septembre. Plus au nord, sur les côtes bretonnes, quelques observations très disparates de juvéniles ont été répertoriées dans l'estuaire du Belon en 2013 (Elena Luchetti, comm. pers.) et dans l'Aber Wrac'h et l'Aulne en 2007 (Agence de l'eau Loire-Bretagne disponible sur <http://www.eau-loire-bretagne.fr>). Jusqu'à aujourd'hui, aucun œuf ou larve n'a été observé le long des côtes anglaises et irlandaises mais des post-larves et juvéniles (0,2-12cm) ont déjà été récoltés sur la côte sud irlandaise (Fahy *et al.*, 2005; Craig *et al.*, 2008; Quigley, 2015) et sur la côte sud-ouest et sud de l'Angleterre (Quigley, 2015). Ceci témoigne que la daurade royale peut potentiellement se reproduire dans les eaux de la Manche. Cependant, la longue phase larvaire (plus de 50 jours) pourrait aussi faciliter la dispersion, les individus collectés en Manche pourraient provenir d'une zone de ponte du golfe de Gascogne.

Le régime alimentaire de la daurade royale varie en fonction du stade de développement. En effet, les larves et post-larves peuvent se nourrir de zooplancton (Rossechi & Nouaze, 1985; Tancioni *et al.*, 2003). Cette espèce devient un poisson prédateur carnivore en phase juvénile et adulte. Son

régime est largement connu en mer Méditerranée et est très diversifié, composé de mollusques, arthropodes, échinodermes, chordés, annélides et bryozoaires. Le régime carnivore est essentiellement lié au développement de sa dentition qui devient très proéminente à l'état adulte (Figure 7). Le régime peut également varier entre les individus pêchés en lagunes et en mer (Rossechi, 1985).



Figure 7. Photo de mâchoires supérieures à gauche et inférieures à droite d'un individu de daurade royale échantillonné dans la baie de Concarneau (longueur totale : 45 cm et poids total : 1540 g). Devant, les canines permettent l'arrachement et la section des proies et derrière, les molaires (3 rangées sur la mâchoire inférieure) permettent le broyage des proies.

II.2.c. Intérêt économique

La qualité gustative de sa chair, la rapidité de la croissance de cette espèce et sa forte abondance en mer Méditerranée ont fait de la daurade royale une espèce à fort intérêt économique. Il s'agit d'une espèce emblématique en mer Méditerranée dont l'intérêt économique est connu depuis l'antiquité puisqu'on la retrouve sur des fresques et mosaïques liées à la pêche (Pline l'Ancien). Aujourd'hui, l'importante activité de pêche professionnelle et de pêche de loisir, en mer et en étang, ainsi que l'abondance des élevages aquacoles soulignent cet intérêt. En effet, les méthodes d'élevage extensif de la daurade royale ont été développées dans les zones lagunaires en mer Méditerranée (« valli » en Italie, salines en France et Espagne) et également dans le Golfe de Gascogne dans les étangs du Graveyron (Lasserre & Labourg, 1974a). Les premiers essais de production en élevage intensif ont vu le jour dans les années 1970. En corollaire, dans les années 1970-1980, beaucoup d'études ont porté sur la daurade royale en vue de sa production aquacole intensive (Lasserre, 1974; Suau & Lopez, 1976; Arnal *et al.*, 1976; Arias, 1980; Camus & Koutsikopoulos, 1984; Kadmon *et al.*, 1985). La production n'a cessé d'augmenter à partir des années 1990 (4 570 tonnes produites en 1990) jusqu'à aujourd'hui où 158 milliers de tonnes ont été produites en 2014 (données FAO). Les recherches actuelles demeurent d'ailleurs très actives sur les conditions d'élevage et d'acclimatation de cette espèce, notamment pour l'amélioration de la croissance (Saka *et al.*, 2008; Seginer, 2016), la tolérance aux variations de température et de salinité (Koven *et al.*, 2003; Psochiou *et al.*, 2007; Vargas-Chacoff *et al.*, 2009), la

reproduction (Chaves-Pozo *et al.*, 2008; Loukovitis *et al.*, 2012) et l'alimentation (Libralato & Solidoro, 2008). *S. aurata* peut être élevée de façon extensive (dans des étangs et lagunes côtières) ou semi-intensive (peuplement des lagunes avec des juvéniles issus d'un pré-grossissement en élevage intensif) ou dans des systèmes d'élevage intensif (reproduction, élevage larvaire, grossissement et pré-grossissement dans des bassins à terre et cages en pleine eau). Les principaux producteurs se trouvent en mer Méditerranée : en Grèce (49% de la production totale, données FAO), en Turquie (15%), en Espagne (14%) et en Italie (6%).

La valeur marchande des individus sauvages de cette espèce en criée est élevée (10,74€/kg en 2016 en moyenne sur toutes les criées françaises, données FranceAgrimer) par rapport à d'autres espèces telles que la dorade grise (3,49€/kg) ou le sar commun (6,51€/kg). Par comparaison, le bar *Dicentrarchus labrax*, espèce très recherchée d'un point de vue économique se vendait à 13,90€/kg en 2016. La valeur marchande de la daurade royale est d'autant plus élevée en Atlantique au regard de la plus faible abondance de cette espèce à l'état sauvage sur les côtes bretonnes notamment. Ainsi, elle est, par exemple, vendue 16,63€/kg en criée de Concarneau contre 7,41€/kg à la criée de Sète. Traditionnellement, elle est pêchée le plus souvent au chalut, à la palangre et à la ligne. Il existe aussi beaucoup de pêche récréative à la ligne de traîne et en chasse sous-marine (au harpon). Les prix de la daurade royale d'élevage sont cependant nettement inférieurs à ceux de daurades sauvages et variaient, en 2016, entre 5€/kg pour des poissons de 300-400g et 9€/kg pour des poissons d'1 kg (données FranceAgrimer).

II.2.d. Génétique des populations

La répartition de l'espèce et l'expansion septentrionale de son aire de distribution pourrait suggérer une structuration des populations au sein de sa zone de répartition. L'analyse génétique à l'aide de marqueurs mitochondriaux a permis de mettre en évidence l'absence de différenciation entre des populations de mer Méditerranée et de l'océan Atlantique, témoignant de l'expansion récente vers le nord de l'espèce jusqu'aux eaux irlandaises (Alarcón *et al.*, 2004; Coscia *et al.*, 2011). Des différenciations génétiques ont cependant été mises en évidence avec des allozymes entre des individus de la côte tunisienne (Ben Slimen *et al.*, 2004), mais également avec des microsatellites entre des individus de part et d'autre de Gibraltar, en mer Méditerranée et en Atlantique (Innocenti *et al.*, 2004; Franchini *et al.*, 2011). Ces différenciations sont faibles, suggérant peut être une sous-structuration des populations mais pas un isolement par la distance. De plus, l'abondance des parcs aquacoles en mer Méditerranée suggère la possibilité d'échappées d'individus et donc de brassage génétique potentiel avec les populations naturelles (Alarcón *et al.*, 2004).

III. Objectifs de la thèse

Dans ce contexte de modifications environnementales liées au changement global, et compte tenu de l'intérêt économique de la daurade royale, il devient intéressant de comprendre les processus qui soutiennent son expansion dans une aire d'exploitation potentielle. Une étude approfondie des traits de vie de *S. aurata* dans les zones géographiques récemment occupées est donc nécessaire. Les connaissances acquises constitueront un socle d'outils pour estimer la pérennité de ces populations. L'évaluation des capacités de leur maintien permettra d'estimer leur impact sur le fonctionnement des écosystèmes naturels et anthropisés ainsi que sur la disponibilité de la ressource. En effet, l'arrivée en plus forte abondance de cette nouvelle espèce prédatrice est susceptible de modifier la disponibilité des proies pour les autres prédateurs et d'impacter l'ensemble du réseau trophique. Parallèlement, la présence de *S. aurata* peut aussi expliquer les pertes considérables observées sur les parcs conchylicoles. Enfin, en tant que ressource, les stocks de *S. aurata* doivent être étudiés afin d'appréhender la croissance, les mouvements et la structure des populations en limite d'aire de répartition. Dans ce cadre, une analyse des populations exploitées en limite nord de répartition a été entreprise en combinant différents axes d'études qui permettront une meilleure compréhension de l'acclimatation de cette espèce en zone nord de distribution.

La prédation de la daurade royale sur les parcs conchylicoles en mer Méditerranée est connue (Šegvić-Bubić, Grubišić, *et al.*, 2011; Glamuzina *et al.*, 2014). Des pertes considérables sur des parcs conchylicoles bretons ont été observées durant l'été 2014 (Jézéquel, 2014). Du fait de la plus forte abondance des daurades royales en limite nord de répartition, une de nos hypothèses consiste à suggérer la daurade royale comme étant une espèce prédatrice responsable de ces pertes. Afin de préciser la nature des proies de la daurade royale en limite nord de répartition, une étude du **régime alimentaire** a fait l'objet du **premier chapitre** de la thèse. Pour la réaliser, des contenus stomacaux prélevés sur des poissons sauvages provenant des sites septentrionaux ont été analysés. Des outils génétiques ont été développés afin de séquencer des portions du génome des proies prélevées dans le contenu stomacal, puisque l'identification morphologique n'était pas suffisante pour déterminer précisément la nature du bol alimentaire.

Dans un objectif de gestion des stocks naturels, l'évaluation des paramètres de croissance de *S. aurata* est indispensable. Ces paramètres sont connus en mer Méditerranée (Lasserre, 1974; Arias, 1980; Kraljević *et al.*, 1998; Mercier *et al.*, 2011; Akyol & Gamsiz, 2011) mais l'impact du changement latitudinal de répartition sur la croissance des individus n'a jamais été estimé. De même, les déplacements et migrations liés à la reproduction et à la croissance (Lasserre & Labourg, 1974a; Lasserre & Labourg, 1974b; Mercier *et al.*, 2012; Tournois *et al.*, 2013) ont été étudiés en mer Méditerranée, particulièrement pour cette espèce qui fréquente les lagunes et les étangs côtiers. Le

deuxième objectif de ce travail de thèse (**deuxième chapitre**) consiste à évaluer l'impact de la position latitudinale sur la dynamique de **croissance** de ces populations en limite septentrionale et d'identifier les **changements de milieu** de cette espèce. L'âgeage par la lecture des stries de croissance sur les otolithes d'individus des sites atlantiques permettra d'établir un modèle de croissance des populations en limite nord de répartition. La relation taille/poids sera également caractérisée. L'analyse microchimique des otolithes permettra d'identifier les mouvements des poissons par les différences de composition élémentaire, notamment lors des premières années de vie. Ces résultats seront alors comparés à ceux obtenus sur des populations méditerranéennes.

Enfin, la structure des populations, qui sont encore considérées comme rare en Manche et en mer Celtique (Coscia *et al.*, 2011), n'est pas connue. Des études de structure des populations ont été réalisées, centrées sur la mer Méditerranée et deux de ces études ont montré une connectivité avec des populations atlantiques et une expansion récente vers le nord (Alarcón *et al.*, 2004; Coscia *et al.*, 2011). La compréhension de la **structure des populations** de l'espèce en relation avec l'expansion de son aire de répartition constituera le troisième objectif de ce travail (**troisième chapitre**). Pour cela, une approche multi-marqueurs sera réalisée. En effet, l'utilisation conjointe des marqueurs génétiques (ADN mitochondrial et microsatellites) et de la microchimie des otolithes permettra de répondre à cette problématique. Le matériel d'étude sera alors des tissus prélevés (morceaux de nageoires) sur des poissons provenant de sites variés de l'aire de distribution totale ainsi que leurs otolithes.

L'ensemble des résultats obtenus pendant ce travail de thèse permettra, pour la première fois, d'apporter des connaissances essentielles sur les traits de vie de *S. aurata* par une approche multidisciplinaire, regroupant les analyses de la stratégie alimentaire, de la dynamique de croissance et de la structure démographique des populations de daurades royales en limite septentrionale de répartition. La **synthèse** de ces résultats et les approches complémentaires qui doivent être développées dans le futur seront présentées.

Pour atteindre les objectifs fixés, nous avons privilégié une stratégie d'échantillonnage focalisée sur la zone d'extension septentrionale tout en ayant des points de référence permettant des comparaisons opportunes suivant les méthodologies utilisées. Nous les présentons ci-dessous en tentant de caractériser hydrologiquement chacun des secteurs.

IV. Caractéristiques de l'échantillonnage

IV.1. Description de la zone d'étude

La zone d'étude s'étend de la mer Méditerranée (site Me) à la mer du Nord (site Da). Les 12 sites échantillonnés sont présentés dans la figure 8. Les individus ont tous été collectés en zone côtière.

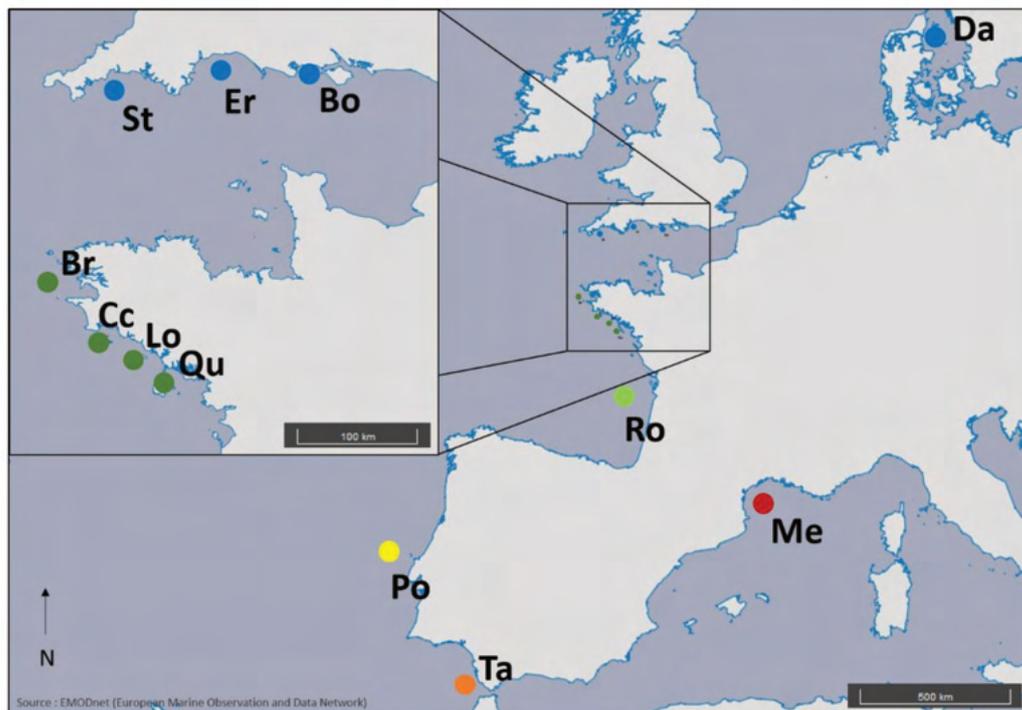


Figure 8. Carte de répartition des 12 sites d'échantillonnage de la daurade royale : mer Méditerranée Me, baie de Tanger Ta, côte portugaise Po, baie de Royan Ro, golfe du Morbihan Qu, rade de Lorient Lo, baie de Concarneau Cc, rade de Brest Br, baie de Plymouth St, baie de Torquay Er, baie de Bournemouth Bo et Cattégat Da. Les effectifs par site sont donnés dans le tableau 1. Les couleurs des points représentent les regroupements par zones effectués pour certaines analyses : zone « mer Méditerranée » en rouge, zone « Détroit de Gibraltar » en orange, zone « large du Portugal » en jaune, zone « Golfe de Gascogne » en vert clair, zone « Bretagne » en vert foncé (la zone « Atlantique » regroupe ces deux dernières zones) et zone « Manche » en bleu.

Les sites échantillonnés présentent chacun une typologie et une géographie particulières, avec des apports terrigènes différents. Les données océanographiques, de température et de salinité, présentées ci-dessous, sont extraites de la banque de données issue du projet MARC (<http://marc.ifremer.fr/>, IFREMER). Les comparaisons saisonnières sont réalisées sur l'année 2016.

Le site de Me se situe au large de Sète. Cette zone est caractérisée par la présence sur les côtes de nombreuses lagunes, notamment celles de Salses-Leucate et de Thau qui sont connues comme zones de nurricerie de la daurade royale (Mathias & Salvy, 1958; Lasserre, 1974; Mercier *et al.*, 2012; Tournois *et al.*, 2013). Ces lagunes présentent une ouverture directe vers la mer et ont donc un taux de renouvellement en eau très important. Ces environnements présentent des salinités et

températures très fluctuantes, largement dépendantes des influences marines. En mer Méditerranée, la température de l'eau est très variable d'une saison à l'autre et s'échelonne entre 10°C en hiver et 27°C en été (Figure 9). La salinité, est quant, à elle supérieure à celle de l'Océan Atlantique (38,4-41.2 psu *versus* 33,5-37,4 psu). L'entrée et la sortie en lagune des individus de daurades royales vont être notamment influencées par ces paramètres physico-chimiques.

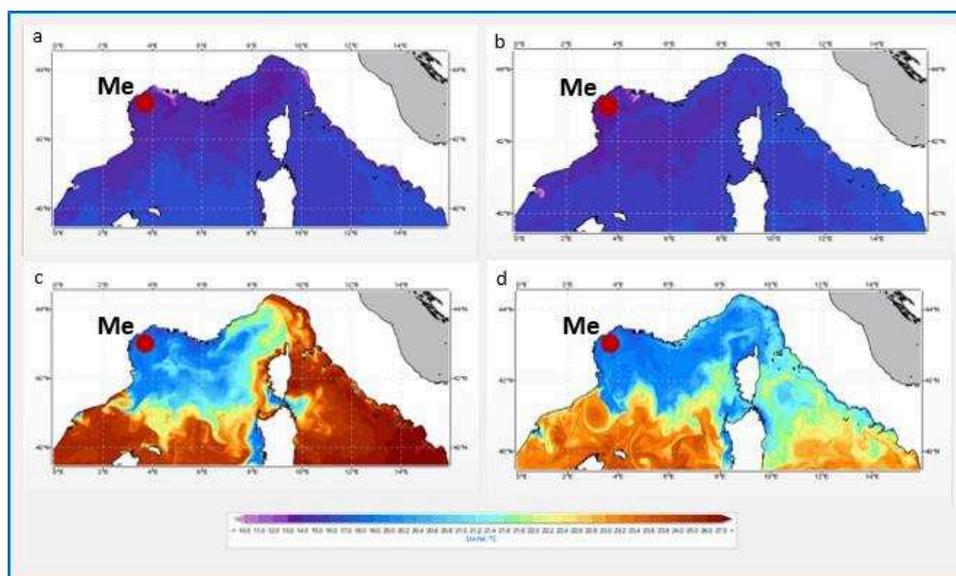


Figure 9. Variations saisonnières de la température de surface de la zone échantillonnée mer Méditerranée (Me) : (a) en hiver (données du 14 janvier 2016), (b) au printemps (données du 14 avril 2016), (c) en été (données du 14 juillet 2016) et (d) en automne (données du 14 octobre 2016). Carte issue du projet MARC (<http://marc.ifremer.fr/>, IFREMER).

Le site de Ta est positionné à l'ouest du détroit de Gibraltar. Ce site est influencé par ce chenal, dont la largeur minimale est de 14,4km, et qui sépare le Maroc de l'Espagne. La profondeur moyenne du détroit est de 300m. Dans cette zone, un courant dans les eaux de surface est observé de l'océan Atlantique vers le mer Méditerranée, en raison notamment de la différence de salinité. La salinité au niveau du détroit de Gibraltar est de l'ordre de 36 psu. Les températures sont relativement élevées avec une température minimale de 14,9°C en hiver et une température maximale de 24,9°C en été.

Le site de Po se situe au large de Lisbonne sur les côtes portugaises, dans l'Océan Atlantique. Les températures sont relativement clémentes, en comparaison des autres sites de cette étude, avec 13,8°C au minimum durant le mois de mars et 22,7°C au maximum pendant l'été. La salinité est de l'ordre de 36 psu. Ce site se caractérise par la proximité de l'estuaire du Tage dont les apports sédimentaires et polluants sont importants.

Le site Ro est localisé en proximité de l'estuaire de la Gironde, où se jettent la Garonne et la Dordogne. Il est caractérisé par de nombreux apports continentaux chargés en polluants (Schäfer *et al.*, 2002). L'hydrologie de la zone connaît des variations saisonnières très marquées de salinité (de 26 psu en hiver à 36 psu en été) et de température (de 8°C en hiver à 23°C en été), plus particulièrement lors des grandes crues fluviales (Figure 10).

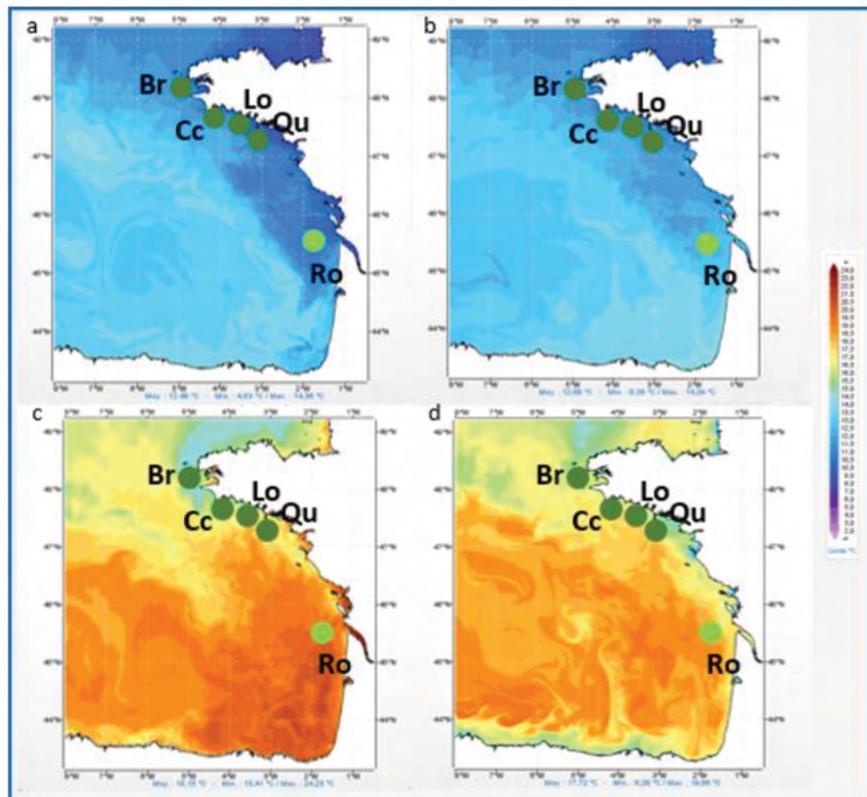


Figure 10. Variations saisonnières de la température de surface de la zone échantillonnée en Atlantique : (a) en hiver (données du 14 janvier 2016), (b) au printemps (données du 14 avril 2016), (c) en été (données du 14 juillet 2016) et (d) en automne (données du 14 octobre 2016). Les sites représentés sont : la baie de Royan (Ro), le golfe du Morbihan (Qu), la rade de Lorient (Lo), la baie de Concarneau (Cc) et la rade de Brest (Br). Carte issue du projet MARC (<http://marc.ifremer.fr/>, IFREMER).

Le site de Qu est caractérisé par la proximité du Golfe du Morbihan long de 20km et large de 15km, qui s'ouvre sur la baie de Quiberon. Les apports sédimentaires dans le golfe sont assez nombreux, venant de quatre rivières principales. Le renouvellement des eaux s'effectue au bout de cinq marées pour la partie occidentale, l'autre partie du Golfe étant semi-fermée par l'île aux Moines, ce qui réduit largement le taux de renouvellement (Janin & Marcos, 1996). Ces paramètres vont influencer la composition et les conditions physico-chimiques de la zone de pêche. Des variations très importantes de température et de salinité sont observées entre les saisons (Figure 10), en fonction notamment des crues fluviales (de 8°C en hiver à 20°C en été et de 26 psu en hiver à 35,6 psu en été).

Le site de Lo est établi près de la rade de Lorient qui constitue l'embouchure de trois rivières (le Blavet, le Scorff et le Ter). Les apports sédimentaires sont donc relativement nombreux, avec des apports en nitrates très importants (rapport de la direction régionale de l'environnement de Bretagne, disponible à http://www.bretagne.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/Lorient_cle223247.pdf). Les variations de température et de salinité sont plus faibles que celles observées à proximité du golfe du Morbihan (de 9°C en hiver à 19,5°C en été et de 28 psu en hiver à 35,6 psu en été).

Le site de Cc est une baie largement ouverte sur l'océan Atlantique, limitée au sud par l'archipel des Glénan. Les apports sédimentaires sont relativement faibles, les rivières débouchant dans la baie ayant des débits peu importants (Glémarec *et al.*, 1987). Les variations de salinité et de températures sont donc faibles, avec une salinité minimale en hiver (32,8 psu) et une température maximale en été de 19°C (Figure 10).

Le site Br se caractérise par la proximité de la rade de Brest, qui a une ouverture vers la mer beaucoup plus étroite que les baies. Les apports terrigènes sont nombreux, notamment avec les rivières de l'Elorn et de l'Aulne mais le fort hydrodynamisme de la Rade entraîne un brassage et un renouvellement importants (Delmas & Treguer, 1983). Cet environnement semi-fermé conditionne des températures et des salinités plus faibles (respectivement 8°C et 26 psu) en hiver et une augmentation de la température et de la salinité (21°C - 35,6 psu) en été (Figure 10).

Le site de St est caractérisé par la baie ouverte de Plymouth. Les rivières Tamar et Plym sont les sources majeures d'apports terrigènes. Très peu de variations de salinité et de température sont observées entre les saisons (Figure 11) avec une salinité comprise entre 35,2 psu l'été et 36 psu l'hiver et une température variant entre 17,5°C l'été et 9°C l'hiver.

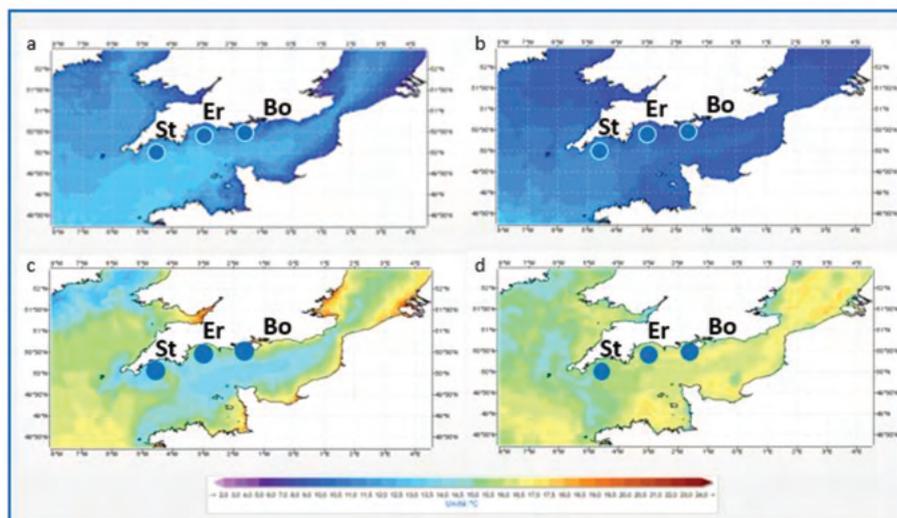


Figure 11. Variations saisonnières de la température de surface de la zone échantillonnée en Manche : (a) en hiver (données du 14 janvier 2016), (b) au printemps (données du 14 avril 2016), (c) en été (données du 14 juillet 2016) et (d) en automne (données du 14 octobre 2016). Les sites représentés sont : la baie de Plymouth (St), de Torquay (Er) et de Bournemouth (Bo). Carte issue du projet MARC (<http://marc.ifremer.fr/>, IFREMER).

Enfin, les sites Bo et Er sont situés dans deux baies ouvertes, respectivement celle de Bournemouth et celle de Torquay, dont les rivières Exe et Avon sont les principales sources d'apports terrigènes. Ces deux sites sont globalement caractérisés par de faibles variations de température et de salinité entre les saisons (Figure 11). Néanmoins, on observe plus de variations de la température au niveau de ces sites, qu'au niveau du site de St. En effet, la température minimale en 2016 était de 7°C et la maximale de 19,5°C.

Le site le plus au nord, Da, se situe sur la côte nord-est du Danemark, en mer du Nord. La mer du Nord est une zone peu profonde, et dont les températures sont comprises entre 4°C en hiver et 20°C sur la côte norvégienne en été. La salinité moyenne est de 33 psu, diminuant largement en hiver et au printemps avec des eaux fluviales très abondantes. La mer du Nord est largement soumise au réchauffement climatique, notamment avec la fonte des glaces de l'hémisphère nord, ce qui en fait l'objet de nombreuses études d'impact sur l'écosystème marin (Hannesson, 2007; Larmuseau *et al.*, 2009; Montero-Serra *et al.*, 2015).

IV.2. Echantillonnage

En raison de la pêche saisonnière de la daurade royale, de la récupération des échantillons auprès des professionnels de la pêche ou en criée, et de l'obtention des échantillons de Da par le muséum d'histoire naturelle du Danemark, le nombre de prélèvements varie d'un site à l'autre. Au total, 12 sites ont été échantillonnés, de la mer Méditerranée à la mer du Nord (Figure 8). Le tableau 1 indique le nombre de contenus stomacaux, d'otolithes et de morceaux de nageoires récupérés par sites. Pour l'ensemble des sites, le lieu de pêche a été noté ainsi que la date de prélèvement. Les caractères morphométriques de chaque individu ont également été notés : longueur totale, longueur à la fourche, poids total et le poids de chaque organe (foie, gonade, tube digestif).

Lors des dissections, le sexe des poissons a été déterminé par la couleur des gonades, la daurade royale étant une espèce hermaphrodite protandre. Tous les individus échantillonnés n'ont pas pu être sexés en raison du stade précoce de certains individus dont les gonades mâles ne sont pas encore développées ou de la non-différentiation des gonades liée à un stade intermédiaire. Parmi les 144 individus sexés, 100 sont des femelles, soit 69% de l'échantillonnage et 44 sont des mâles, soit 31%.

Tableau 1. Description de l'échantillonnage de daurades royales par site de prélèvement : nombre de contenus stomacaux, d'otolithes et de morceaux de nageoires récoltés.

Site	Abréviation	Contenus stomacaux	Otolithe	Morceau de nageoire
Mer Méditerranée (Sète)	Me	0	0	30
Baie de Tanger	Ta	0	0	10
Côte portugaise (Lisbonne)	Po	0	0	30
Baie de Royan	Ro	33	24	30
Golfe du Morbihan	Qu	17	10	10
Rade de Lorient	Lo	7	0	0
Baie de Concarneau	Cc	74	19	20
Rade de Brest	Br	16	14	15
Baie de Plymouth	St	0	0	30
Baie de Torquay	Er	22	20	20
Baie de Bournemouth	Bo	31	29	31
Cattégat (Danemark)	Da	0	0	4
Total		200	116	230

Ainsi, les travaux de cette thèse se sont basés sur l'ensemble de cet échantillonnage afin d'apporter les premières connaissances sur les traits de vie et la structure des populations de daurades royales en limite nord d'aire de répartition.

Chapitre I : Stratégie alimentaire des populations de daurades royales en limite septentrionale de répartition

I. Contexte et Objectifs

L'augmentation en abondance d'espèces non-natives dans un environnement côtier peut impacter le fonctionnement de l'écosystème, notamment par une perturbation du réseau trophique. Différentes études ont montré que l'établissement d'une nouvelle espèce peut mener à un déséquilibre des populations proies/prédateurs (Parmesan & Yohe, 2003; Edwards & Richardson, 2004). En effet, ce phénomène peut affecter la faune native, certaines espèces pouvant devenir des proies potentielles. Par ailleurs, de nouvelles prédateurs peuvent avoir un effet sur l'économie maritime locale, comme des pertes dans les élevages conchylicoles ; ce qui semble être le cas lors de l'arrivée de la daurade royale en Atlantique Nord-Est. Un phénomène de prédation similaire a déjà été rapporté dans les concessions aquacoles le long des côtes de la mer Méditerranée, plus particulièrement en mer Adriatique où l'augmentation de la concentration et de l'abondance des populations de daurades royales a causé des pertes considérables, induisant un important effet négatif sur la stabilité économique des fermes conchylicoles (Šegvić-Bubić, Grubišić, *et al.*, 2011; Glamuzina *et al.*, 2014). Alors que l'impact économique en mer Méditerranée est connu, il n'a pas encore été totalement évalué le long des côtes bretonnes et de la Manche, malgré des pertes significatives sur les parcs conchylicoles observées ces dernières années. En effet, durant l'été 2014, une perte de 20% de la part totale de moules élevées dans la rade de Brest a été constatée, portant sur 400 000€ de préjudices (Jézéquel, 2014). Cette perte a été mise en relation avec la plus forte abondance de daurades royales observée le long des côtes bretonnes. Pour lever les doutes et étayer ces hypothèses, il est nécessaire de vérifier la place trophique de cette espèce dans sa nouvelle aire d'extension.

Les analyses de régime alimentaire de la daurade royale publiées concernent exclusivement des populations issues de mer Méditerranée dans le sud de l'aire de distribution de *S. aurata* (Tableau 2). Dans ces études, la composition du régime alimentaire a été déterminée via une identification visuelle des proies à partir du contenu stomacal. Cette technique requiert une connaissance complète des critères morphologiques de la diversité en proies potentielles. Du fait de la mastication et de la dégradation des proies au cours du processus de digestion, il est presque toujours impossible d'obtenir une identification morphologique de la totalité des proies ingérées. Une proportion de proies reste non identifiable, souvent même inclassifiable dans un groupe taxonomique informatif. D'autres outils ont été développés afin de compléter l'identification morphologique, tels que l'analyse à partir des isotopes stables qui fournit des informations sur les changements de régime alimentaire et les interactions au sein des réseaux trophiques (Espinoza *et al.*, 2015). Cependant, les analyses d'ADN peuvent apporter un plus haut niveau taxonomique d'identification des proies consommées et sont de plus en plus utilisées (Deagle *et al.*, 2005; Corse *et al.*, 2010). Une partie du gène mitochondrial qui

code la sous-unité I du complexe protéique cytochrome oxydase (COI), la région barcode (Hebert *et al.*, 2003), est largement utilisée pour l'identification d'espèces en raison de son niveau de variabilité (Avisé *et al.*, 1987) et est devenu un marqueur efficace pour les analyses génétiques de régime alimentaire (Paquin *et al.*, 2014). La région mitochondriale 16S peut également être utilisée pour discriminer des proies au niveau spécifique (Gorokhova, 2006; Taguchi *et al.*, 2014). Les amorces universelles ont été développées pour l'amplification des fragments du COI (Folmer *et al.*, 1994) et du 16S (Palumbi, 1996) à partir d'une large variété d'espèces au niveau taxonomique. Cependant, la dégradation de l'ADN des proies au sein des estomacs limite l'amplification de longs fragments d'ADN par PCR (Symondson, 2002). Pour pallier à cette difficulté, un mini-barcode peut être utilisé. Meusnier *et al.* (2008) ont montré que des courts fragments (à partir de 200 bp) peuvent suffire pour une identification fiable. Néanmoins, l'utilisation d'amorces universelles dans les études de régime alimentaire ne permet pas toujours l'amplification de fragments de PCR si l'état de dégradation de l'ADN des proies est avancé (Jarman *et al.*, 2004).

Tableau 2. Pourcentage de fréquence d'occurrence (%F) et indice de vacuité (%VI) des proies principales de *Sparus aurata* dans la partie sud de son aire de distribution.

Localisation	Classe de proie principale	%F	%VI	Références
Côte ouest de l'Italie	Bivalvia	8,7 à 40,9	46,3	Tancioni <i>et al.</i> (2003)
	Malacostraca	8,7 à 34,8		
	Polychaeta	9,1 à 19,6		
	Gastropoda	10,9 à 18,2		
Côte tunisienne (golfe de Gabès)	Malacostraca	46,9	56,8	Hadj-Taïed, Sley, <i>et al.</i> (2013)
	Bivalvia	20,3		
	Gastropoda	14,5		
Côte nord-est de l'Algérie (lagune du Mellah)	Actinopterygii	59,4	34,6	Chaoui <i>et al.</i> (2005)
	Bivalvia	35,5		
	Algaea	36,9		
Côte sud du Portugal (lagune de la Ria Formosa)	Gastropoda	100	5,5	Pita <i>et al.</i> (2002)
	Bivalvia	93,5		

Dans cette étude, le régime alimentaire de populations de *S. aurata* de limite nord de distribution a été analysé afin de comprendre l'impact potentiel de l'installation de cette espèce sur la faune native et sur les parcs conchylicoles, en ciblant plus particulièrement les espèces-proies de ces derniers : moules et huîtres. Une approche avec les outils moléculaires, techniques basées sur la PCR,

a été utilisée pour la détermination du régime alimentaire. Comme l'utilisation d'amorces universelles n'est pas totalement appropriée à ce type d'étude, cette approche moléculaire est basée sur l'utilisation conjointe d'amorces universelles et d'amorces spécifiques développées sur des groupes de proies potentielles de la daurade royale. Ces amorces spécifiques, ciblant les régions COI et 16S, ont été développées pour l'étude et ont été utilisées afin d'identifier l'intégralité de la biodiversité au sein des contenus stomacaux de poissons sauvages. Cet outil moléculaire a été testé en milieu contrôlé sur des daurades royales d'élevage. L'efficacité des amorces universelles et spécifiques a été évaluée, sur des tissus de proies identifiés à différents temps après ingestion. Cette étude permet alors d'apporter les premières données sur le régime alimentaire de la daurade royale dans sa limite nord de répartition avec des individus collectés du milieu du golfe de Gascogne jusqu'à la côte sud de l'Angleterre. De telles données conduisent à tester l'hypothèse selon laquelle *S. aurata* adapte (ou non) son régime alimentaire en colonisant de nouvelles zones et qu'elle profite (ou non) de la nourriture fournie par les parcs conchylicoles.

II. Matériels et Méthodes

II.1. Prélèvements des contenus stomacaux

Un échantillon de 200 poissons a été collecté entre janvier 2013 et octobre 2015 sur sept sites le long du littoral de l'Atlantique Nord-Est et de la Manche (Figure 8_Introduction) :

- Baie de Royan : Ro (N = 33)
- Golfe du Morbihan : Qu (N = 17)
- Rade de Lorient : Lo (N = 7)
- Baie de Concarneau : Cc (N = 74)
- Rade de Brest : Br (N = 16)
- Baie de Torquay : Er (N = 22)
- Baie de Bournemouth : Bo (N = 31)

Les poissons ont été récoltés via des pêcheurs professionnels (pêche au chalut) et quelques individus par pêche récréationnelle (canne à pêche et harpon) exclusivement pour le site de CC. Une fois collectés, les poissons ont été sexés, pesés et mesurés (longueur totale et à la fourche). Les organes (foie, gonades, tube digestif plein et vide) ont été pesés. Les contenus stomacaux ont été récupérés en évitant la contamination par des cellules gastro-intestinales du prédateur. Ils ont été ensuite filtrés, rincés deux fois à l'éthanol 96% puis pesés. Les parties dures contenues dans les estomacs, telles que

les coquilles, carapaces et opercules ainsi que des tissus caractéristiques ont été identifiés au niveau taxonomique le plus précis possible en utilisant des clés d'identification, guides de terrain et en consultant des spécialistes de certains groupes d'espèces. Les tissus non identifiables ont été isolés pour les analyses génétiques. Les proies ont été comptées dans la mesure du possible, pesées (à 0.1g près) et des photos ont été prises grâce à une caméra reliée à une loupe binoculaire.

II.2. Développement des amorces groupes-spécifiques

Les groupes de proies les plus abondants ont été estimés à partir de l'identification morphologique. A partir de ces résultats, des amorces groupes-spécifiques ont été soit développées dans le cadre de cette étude, soit obtenues dans la littérature (Tableau 3).

Tableau 3. Amorces utilisées pour l'étude. Les températures d'hybridation (T_m) sont basées soit sur la référence citée, soit sur des PCR gradients réalisées lors de l'étude.

Gène	Taxon ciblé	Séquence 5' - 3'	Taille (bp)	T_m (°C)	Références
	Universelles	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	710	45	Folmer <i>et al.</i> (1994)
	Mytiloïda	CGGATAAAGGGGTAGGTGCT GCTCAGCTCGTTCTCCTTTT	185	55	Cette étude
COI	Ostreïda	GCARTTTCCTCGAWTRAATGC AAGTTGATAAAGGAGGGTA	110	47	Cette étude
	Malacostraca hors Decapoda	GCTATYGCYCAYGCTGGWGC CGCAGTAATAAAAACAGCTC	165	51	Cette étude
	Decapoda	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG CTACTGAAGCTCCTGCRTGRGCRA	408	60	Zucon <i>et al.</i> (2012)
16S	Universelles	CGCCTGTTTATCAAAAACAT CCGGTCTGAACTCAGATCACGT	590	55	Palumbi (1996)
	Malacostraca hors Decapoda	ACTGTGCTAAGGTAGCATAA CTGTTATCCCYRARGTA	200	45	Cette étude
	Decapoda	ACTTTTAAGTAAAAGGC GTTATCCCTAAAGTAACTT	300	45	Cette étude
	Actinopterygii	AGACCCTATGGAGCTTTAGAC CGCTGTTATCCCTATGGTAACT	250	55	Braley <i>et al.</i> (2010)

L'utilisation de ce type d'amorces permet, par rapport aux amorces universelles, d'améliorer la spécificité en ciblant des groupes d'espèces choisis et également d'augmenter le rendement des amplifications d'ADN dégradé en diminuant la taille de fragments à amplifier. Les amorces

développées ont été conçues afin d'amplifier une partie de la sous-unité I de la cytochrome c oxydase (COI) de l'ADN mitochondrial et une partie de la région 16S de l'ADN ribosomal. Les amorces ont été développées sur des séquences d'ADN d'espèces présentes communément sur les côtes de l'Atlantique nord-est et qui sont susceptibles d'être proies de la daurade royale (Encadré #1). Des PCR gradients ont été réalisées sur des tissus frais de quelques espèces issues de chaque groupe afin d'augmenter la spécificité des amplifications et de déterminer la température d'hybridation optimale. Les PCR ont été réalisées dans un volume final de 25µL contenant 1X de GoTaq G2 Green Master Mix (Promega®), 0.4µM de chaque amorce et 100ng de matrice d'ADN. Les conditions d'amplification retenues sont : 94°C pendant 3 minutes, 30 cycles de 94°C pendant 1 minute, 40 à 60 °C pendant 1 minute et 72°C pendant 1 minute, puis une élongation finale de 10 minutes à 72°C. Les fragments d'ADN amplifiés ont été visualisés sur des gels d'agarose 1% et les températures correspondant aux fragments d'ADN ayant eu une meilleure amplification ont été sélectionnées comme températures d'hybridation (Tableau 3).

Encadré #1 : Développement d'amorces spécifiques

Les séquences sont issues de BoldSystem (Ratnasingham & Hebert, 2007) pour les séquences du COI et de Genbank (Geer *et al.*, 2010) pour les séquences du 16S. Les amorces développées doivent être stables, spécifiques et compatibles. Après alignements, des séquences d'environ 20pb entourant approximativement un fragment de 200pb ont été sélectionnées, en suivant les règles suivantes :

- Pourcentage de GC autour de 50%
- Différence de températures d'hybridation des deux amorces n'excédant pas 5°C
- Températures d'hybridation se situant entre 40 et 60°C
- Pas de formation de dimère d'amorces possible
- Eviter les nucléotides dégénérés
- Région pauvre en GC à l'extrémité 3'

Dans le cadre de cette étude, les séquences d'amorces obtenues ont également été alignées sur des séquences de *S. aurata* afin d'éviter toute amplification possible de l'ADN du prédateur.

II.3. Test en milieu contrôlé

Trois classes de taille de daurades royales d'élevage ont été récupérées à la Ferme marine du Douhet (Oléron) : 11, 8 et 4 poissons de longueur totale (L) = 261 ± 6 mm, 363 ± 18 mm et 445 ± 17 mm [moyenne \pm écart type] et de poids (M) = 313 ± 28 g, 910 ± 105 g et 1524 ± 206 g respectivement. Ces poissons ont été utilisés comme prédateurs lors des expérimentations en laboratoire afin d'évaluer le temps de digestion et de déterminer son impact sur l'identification des proies basée sur les méthodes d'identification morphologique et génétique. Les poissons ont d'abord été acclimatés aux conditions naturelles de l'eau de mer dans un bassin de 630L (parois opaques, système de circulation d'eau ouvert) pendant un mois (Encadré #2).

Encadré #2 : Protocole d'expérimentation en milieu contrôlé



Acclimatation 1 mois
Nourriture : crabe, moule, patelle



Nourriture : huître, moule



Euthanasie à 2,5h, 5h, 12h, 18h et 24h après ingestion

Ils ont été nourris avec des morceaux de crabe et des tissus de moules et patelles. Les poissons ont ensuite été isolés deux par deux dans un bassin de 90L dans lequel les expérimentations ont été réalisées (parois transparentes permettant de visualiser le moment d'ingestion des proies, système de circulation d'eau ouvert avec un débit réglé à 1,7L/min). La température de l'eau a été mesurée entre 13 et 20°C, suivant les variations journalières naturelles. Trois jours avant l'expérimentation, les poissons ont été maintenus à jeun. Les daurades ont ensuite été nourries avec des tissus frais de moule et d'huître et l'heure d'ingestion de la proie a été déterminée par observation afin de s'assurer, d'une part, que les deux poissons se sont nourris et, d'autre part, d'établir le temps de post ingestion. A des intervalles de temps spécifiques (t = 2,5h, 5h, 12h, 18h et 24h), les poissons ont été anesthésiés avec de l'eugénol puis euthanasiés et leur système digestif a été disséqué. L'identification morphologique des proies a eu lieu juste après la dissection afin d'éviter un changement de couleur qui pourrait être lié à la conservation dans l'éthanol. Un indice a été donné pour chaque proie : (1) tissu intact et identifiable, (0) tissu pas entièrement digéré mais non identifiable. Les tissus des proies ont ensuite été conservés dans de l'éthanol absolu pour les analyses génétiques.

L'ADN des proies a été extrait suivant la méthode d'extraction au bromure de cétrimonium (CTAB). La qualité et la quantité d'ADN ont été évaluées par spectrophotométrie (NanoVue Plus). Les fragments d'ADN de toutes les proies ont été testés en PCR en utilisant des amorces consensuelles amplifiant une portion du COI (Tableau 3) selon le protocole expliqué en paragraphe n° II. 2. et les amplifications ont été visualisées sur des gels d'agarose à 1%. Les amorces spécifiques de moule et d'huître (Tableau 3) ont été utilisées sur ces mêmes extractions afin d'identifier la capacité d'amplification de l'ADN avec ces amorces. Les résultats obtenus ont été exprimés de la même façon que précédemment : (1) amplification positive pouvant mener à une identification, (0) pas d'amplification du fragment d'ADN probablement due à un fort degré de dégradation de l'ADN. Des tests non-paramétriques de Kruskal-Wallis ont été réalisés avec le logiciel R (R, 2015) afin d'analyser l'influence du temps après ingestion sur la possibilité d'identification des proies en déterminant la capacité des amorces à amplifier l'ADN des proies. Lorsque l'effet du temps après ingestion est statistiquement significatif, des comparaisons par paires entre les différents temps après ingestion ont été effectuées en utilisant des tests post-hoc (test de Nemenyi, package « PMCMR ») afin de déterminer quelles étaient les différences significatives.

II.4. Analyses moléculaires des contenus stomacaux des poissons sauvages

L'ADN des proies non identifiables à l'œil nu, issues des daurades royales sauvages, a été isolé suivant la même méthode d'extraction citée précédemment. Les réactions de PCR ont été réalisées de la même manière que pour le développement des amorces en utilisant 5 à 1000 ng d'ADN matriciel avec les conditions d'amplification suivantes : 94°C pendant 3 minutes, 40 cycles de 1 minute à 94°C, 30 secondes au T_m (Tableau 3) et 1 minute à 72°C, puis une étape finale de 10 minutes à 72°C. Les produits de PCR ont été visualisés sur un gel d'agarose à 1% puis purifiés selon le protocole du kit Wizard SV Gel and PCR Clean-Up System (Promega ©). Les produits de PCR ont ensuite été séquencés avec l'amorce sens utilisée pour la PCR et selon le protocole du kit BigDye Terminator Cycle Sequencing v.3.1. (Life Technologies ©). Les produits ont été purifiés selon la méthode de purification à l'éthanol et ont été placés dans le séquenceur à capillaires ABI Hitachi 3130 de la Station Marine de Concarneau. Les séquences ont été lues et corrigées avec le logiciel BioEdit version 7.2.5 (Hall, 1999). Toutes les séquences ont été comparées aux séquences des banques de données internationales par les outils BLAST (Altschul *et al.*, 1990) et le système d'identification BOLD (Ratnasingham & Hebert, 2007). Les alignements heuristiques réalisés sont basés sur la recherche de similarité entre la séquence cible et celles des banques de données. Les séquences alignées avec un score de similarité de 100% et une E-value égale à 0 ont été considérées comme une corrélation significative. L'identification d'espèce est confirmée si plus de cinq séquences issues des banques de données sont alignées correctement avec la séquence cible.

II.5. Traitement des données et analyses statistiques

Un indice de vacuité a été utilisé pour quantifier l'activité alimentaire. Il s'exprime par le pourcentage du nombre d'estomacs vides sur le nombre total d'estomacs analysés (Hyslop, 1980). Seuls les individus avec l'estomac plein ont été pris en compte dans la suite des analyses.

Afin d'estimer si le nombre d'échantillons collectés était suffisant pour décrire précisément le régime alimentaire et pour les comparaisons ultérieures, des courbes de proies cumulatives (Ferry & Cailliet, 1996) ont été réalisées avec le logiciel R (package « Vegan »). Cette méthode représente graphiquement le nombre cumulé des différentes catégories de proies rencontrées et son intervalle de confiance à 95% en fonction du nombre cumulé d'estomacs analysés, groupés au hasard. Les courbes sont construites en simulant 100 tirages aléatoires. Les courbes de proies cumulatives qui atteignent une asymptote stable avec une pente de la régression linéaire (b) calculée sur les cinq derniers sous-échantillons inférieure ou égale à 0.05, représentent un nombre d'échantillons suffisant pour l'identification du régime alimentaire (Brown *et al.*, 2012).

La composition du régime alimentaire a été analysée à deux niveaux taxonomiques : au niveau spécifique et au niveau « classe ». En effet, les espèces-proies ont été regroupées en 12 catégories selon la Classification Phylogénétique du Vivant décrite par Lecointre & Guyader (2001) : (1) Malacostracés, (2) Maxillopodes, (3) Bivalves, (4) Polyplacophores, (5) Gastéropodes, (6) Céphalopodes, (7) Polychètes, (8) Actinoptérygiens, (9) Echinoïdes, (10) Ophiuroïdes, (11) Florideaphyceae et (12) autres espèces d'algues. Pour tenir compte du fait que l'accès aux proies est dépendant de leur position dans la colonne d'eau, ces dernières ont été classées selon quatre stratégies d'histoire de vie : (BF) benthiques fixées, (BR) benthiques reptentia, (BN) benthiques natantia et (D) démersales ou semi-démersales.

La composition du régime alimentaire a été évaluée à différentes échelles. Tout d'abord, la diversité du régime alimentaire a été comparée entre les sites de prélèvement. Afin de tester l'effet de la position latitudinale des individus sur leur régime alimentaire, les sites ont été groupés en trois zones géographiques : « Golfe de Gascogne » avec le site de la baie de Royan Ro, « Bretagne » (regroupant les sites du golfe du Morbihan Qu, de la rade de Lorient Lo, de la baie de Concarneau Cc et de la rade de Brest Br) et « Manche » (regroupant les individus des baies de Torquay Er et de Bournemouth Bo). Dans une seconde approche et afin d'évaluer l'impact de la taille des daurades royales sur leur régime alimentaire, les prédateurs ont été classés en quatre catégories de taille : $L < 300$ mm (seulement des mâles), $300 \text{ mm} < L < 400$ mm, $400 \text{ mm} < L < 500$ mm et $L > 500$ mm (seulement des femelles). Enfin, l'impact de la saison sur le régime alimentaire a été évalué. Cependant, la pêche de la daurade royale en Atlantique Nord-Est et en Manche étant saisonnière, les poissons ont été échantillonnés seulement entre les mois d'avril et d'octobre. Les changements de régime alimentaire ont alors été évalués selon ces périodes d'échantillonnage.

Le pourcentage de proportion en poids des proies (% W_i) a été calculé afin d'évaluer la biomasse consommée. Cet indice a été déterminé par la masse de l'espèce proie i contenue dans l'estomac divisé par la masse totale du contenu stomacal. La normalité des données a été évaluée avec un test de Shapiro-Wilk. La distribution des données n'étant pas normale, des tests non-paramétriques de Kruskal-Wallis ont permis de déterminer si la proportion relative des proies consommées varie entre les individus. Un test de rang de Friedman a été utilisé pour évaluer les différences entre les sites, entre les catégories de taille du prédateur et les mois d'échantillonnage. En cas de différence significative, des comparaisons par paires avec des tests post-hoc (test de Friedman avec analyses posthoc, packages « coin » et « multcomp ») ont été réalisées, avec le logiciel R, afin de déterminer précisément les différences. Le pourcentage de fréquence d'occurrence (%F) a été déterminé par le nombre de poissons contenant la proie divisé par le nombre total de poissons avec un estomac plein. Les proies ont ensuite été regroupées en proies principales (%F > 30), proies secondaires ($5 < \%F < 30$) et proies

occasionnelles (%F < 5). Ces deux indices (%W et %F) ont été déterminés pour chaque niveau de classification des proies (par espèces, par classes et par position dans la colonne d'eau). La largeur de niche trophique a été évaluée par l'indice de Levin (Krebs, 1989). Cet indice est calculé par la formule :

$$B = \frac{1}{\sum_{i=1}^n P_i^2}$$

avec P_i la proportion de chaque espèce proie i dans le régime alimentaire du prédateur et n le nombre total d'espèces proies. La valeur B de Levin est minimale quand les poissons ont consommés une proie unique (régime spécialisé) et maximale lorsqu'une large variété de proies a été consommée (régime généraliste).

III. Résultats

III.1. Test en milieu contrôlé

L'effet du temps d'ingestion sur la capacité à identifier les proies au sein d'un contenu stomacal par détermination morphologique et génétique des proies a été évalué.

La figure 12 représente le pourcentage de succès d'identification des proies d'une manière génétique (amorces universelles et spécifiques) et morphologique en fonction du temps après ingestion (Figure 12.a) et du poids du poisson (Figure 12.b). Le succès d'identification morphologique est particulièrement faible à 2,5h après ingestion (Figure 12.a). Les pourcentages d'identification morphologique et génétique sont supérieurs à 60% à 5h après ingestion puis diminuent au cours du processus de digestion. La capacité à identifier les proies diminue significativement entre 5 et 24h (analyse post-hoc de Nemenyi, $p < 0,05$ pour l'identification morphologique et génétique).

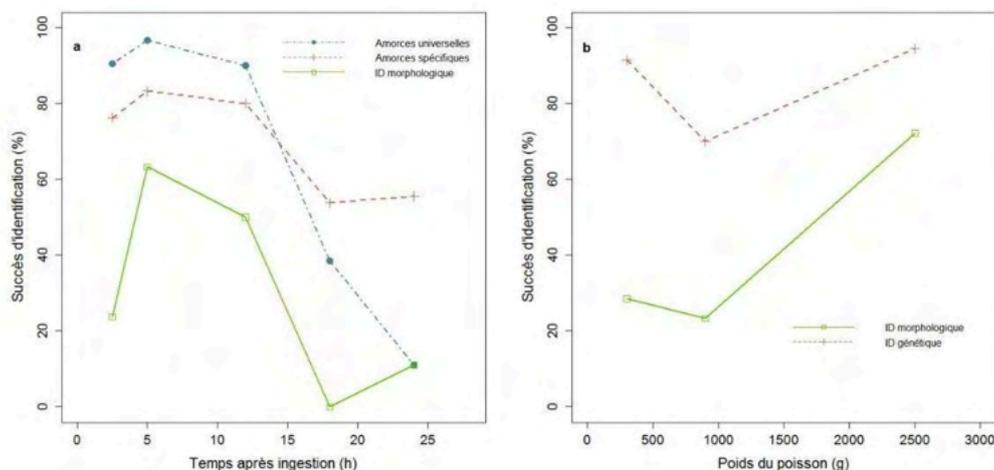


Figure 12. Effet du temps après ingestion (a) et du poids du poisson (b) sur le succès d'identification morphologique et génétique (avec amorces universelles et spécifiques) des proies de la daurade royale. Dans (b), le succès d'identification génétique regroupe l'utilisation des amorces universelles et des amorces spécifiques.

Un effet temporel significatif sur le succès d'amplification génétique (test de Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) est observé avec les amorces universelles, qui deviennent de moins en moins efficaces avec le temps. A l'inverse, aucun effet significatif du temps d'ingestion n'est observé avec les amorces spécifiques, montrant la robustesse de ces amorces. Durant les 12 premières heures après ingestion, le succès d'identification génétique est plus élevé avec les amorces universelles qu'avec les amorces spécifiques (90,5% et 76,2% à 2,5h après ingestion, respectivement). Après 12h, le schéma s'inverse avec un succès d'identification qui devient plus fort avec les amorces spécifiques qu'avec les amorces universelles (55,6% et 11,1% à 24h après ingestion, respectivement) et la différence devient significative (test post-hoc de Nemenyi, $p = 0.05$ à 24h après ingestion).

D'une manière générale, le succès d'identification génétique des proies est significativement supérieur au succès d'identification morphologique des proies (Tableau 4) avec des différences significatives entre chaque pas de temps (tests post-hoc de Nemenyi, $p < 0,05$), excepté pour 12 et 24h après ingestion qui ont néanmoins des valeurs de p-value proches de 0,05.

Tableau 4. Résultats du test post-hoc de Nemenyi pour la comparaison des succès d'identification morphologique et génétique des proies de la daurade royale entre chaque pas de temps et le test de Kruskal-Wallis d'une manière globale. Les étoiles * indiquent les niveaux de significativité (* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$).

Temps après ingestion (h)	X^2	df	<i>p-value</i>
2,5	18,602	1	$1,6111.10^{-5}$ ***
5	13,245	1	0,0003 ***
12	3,619	1	0,0531 *
18	9,211	1	0,0024 **
24	3,778	1	0,0519 *
Global	40	1	$2,54.10^{-10}$ ***

L'effet du poids du poisson sur l'identification morphologique et génétique des proies au sein des contenus stomacaux a également été évalué (Figure 12.b). Globalement, on observe un effet significatif du poids du poisson (test de Kruskal-Wallis, $p < 0,05$). Le succès d'identification moléculaire est significativement plus faible pour les poissons de 900 g que pour ceux de 300 et 2500 g et à l'inverse, celui des poissons de 2500 g est plus élevé que pour toutes les autres catégories de poids (test post-hoc de Nemenyi, $p < 0,05$).

III.2. Validité statistique de l'échantillonnage

Sur les 200 individus échantillonnés, le nombre total d'estomacs pleins est de 142, menant à un indice de vacuité de 29,0%. Pour les comparaisons des proportions en masse, les contenus stomacaux contenant des masses de catégories de proies inférieures à 0,1g ont été exclus des analyses. Il en résulte 135 contenus stomacaux analysables. Les courbes de proies cumulatives ont été réalisées pour estimer la significativité de l'échantillonnage 1) globalement, 2) par sites, 3) par catégories de taille du prédateur et 4) par mois d'échantillonnage. Globalement, le nombre de contenus stomacaux pleins est suffisant ($b = 0,006$, Figure 13). Pour les sites Er, Br et Ro, l'échantillonnage s'avère suffisant ($b < 0,05$) avec 18, 15 et 30 contenus stomacaux pleins respectivement. Le nombre d'échantillons pour la population de Cc est presque suffisant ($b = 0,07$) avec 52 contenus stomacaux pleins. Concernant les classes de taille des prédateurs, l'échantillonnage est suffisant pour les individus mesurant entre 300 et 400 mm et ceux mesurant entre 400 et 500 mm avec 45 et 83 individus respectivement ($b < 0,05$). Enfin, seuls les échantillons récoltés en octobre sont en nombre suffisant ($b < 0,05$ avec $N = 36$).

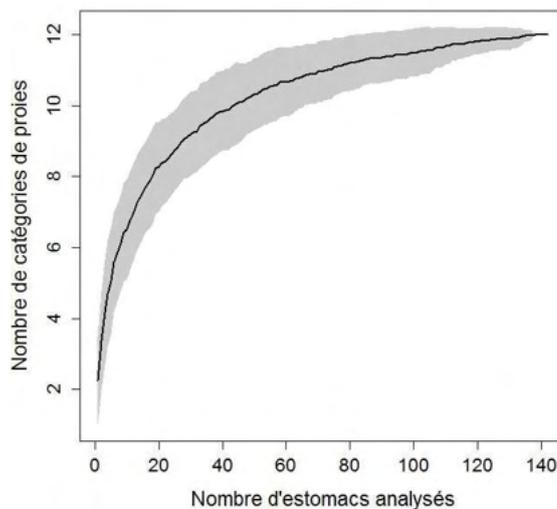


Figure 13. Nombre cumulatif de catégories de proies (ligne solide) et intervalle de confiance à 95% associé (remplissage gris) pour l'ensemble des individus de *Sparus aurata* échantillonnés.

III.3. Evaluation de la composition du régime alimentaire au niveau taxonomique

Au niveau classe (Tableau 5), les bivalves, les malacostracés et les gastéropodes dominent le régime alimentaire de notre échantillonnage de *S. aurata* (%F > 30 et %W > 5) avec une large dominance de bivalves de manière significative. En termes d'occurrence, les maxillopodes, les polychètes, les florideaphyceae et les autres algues semblent être les proies secondaires avec un indice %F compris entre 5 et 30. Les autres proies seraient des proies occasionnelles (%F < 5). Concernant les

proportions en masse, les céphalopodes, les polychètes, les actinoptérygiens, les ophiuroïdes et les algues apparaissent comme proies secondaires (%W entre 0,5 et 9) et les autres catégories de proies comme proies occasionnelles.

Tableau 5. Pourcentage de fréquence d'occurrence (%F) et de proportion en poids (%W) pour chaque classe de proies de la daurade royale. En gras, les pourcentages les plus élevés correspondant aux proies principales.

Classes de proies	%F	%W
Malacostraca	47,9	20,2
Maxillopoda	5,6	0,5
Bivalvia	91,6	64,2
Polyplacophora	4,2	0,3
Gastropoda	31,0	9,2
Cephalopoda	0,7	0,7
Polychaeta	14,1	1,5
Actinopterygii	2,8	1,3
Echinoidea	1,4	0,1
Ophiuroidea	1,4	0,7
Flouideaphyceae	9,9	0,4
Algae	8,5	0,8

Au niveau spécifique (Tableau 6), 33 espèces ont été retrouvées dont *Mytilus* sp. (%F = 51,4 et %W = 40,2) et *Chlamys* sp. (%F = 31,0 et %W = 18,5) qui semblent être les espèces-proies préférentielles.

Tableau 6. Indices de fréquence d'occurrence (%F) et de proportion en poids (%W) au niveau spécifique pour chaque proie de la daurade royale identifiée par analyses morphologiques ou génétique. Les espèces sont ensuite regroupées en 12 classes pour l'analyse (en caractère gras). Plusieurs proies n'ont pas pu être identifiées au niveau spécifique et ont alors été regroupées dans les groupes non identifiés (n.i.). Les modes de vie des proies sont annotés : (BF) organismes benthiques fixés, (BR) organismes benthiques reptentia, (BN) organismes benthiques natantia et (D) organismes démersaux ou semi-démersaux.

Phylum	Classe	Ordre	Espèce	Modes	%F	%W		
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	<i>Crangon crangon</i>	BN	1,4	0,7		
			<i>Palaemon serratus</i>	BN	2,1	1,4		
			Crevettes n.i.	BN	12,7	5,0		
			<i>Necora puber</i>	BR	1,4	0,0		
			<i>Xantho pilipes</i>	BR	0,7	0,1		
			<i>Cancer pagurus</i>	BR	0,7	0,0		
			<i>Carcinus maenas</i>	BR	7,0	3,4		
			<i>Liocarcinus navigator</i>	BR	0,7	0,0		
			<i>Inachus dorsettensis</i>	BR	0,7	0,7		
			Crabes n.i.	BR	26,1	8,8		
			Maxillopoda	Sessilia	Balanes n.i.	BF	4,9	0,5
				Calanoida	<i>Calanus</i> sp.	BN	0,7	0,0
Mollusca	Bivalvia	Mytiloïda	<i>Mytilus</i> sp.	BF	51,4	40,2		
		Ostreoida	<i>Ostrea edulis</i>	BF	0,7	0,0		
			<i>Crassostrea gigas</i>	BF	3,5	0,0		
		Pectinoïda	<i>Chlamys</i> sp.	BF	31,0	18,5		
			Bivalves n.i.	BF	27,5	5,5		
		Polyplacophora		Chitons n.i.	BF	4,2	0,3	
			Archaeogastropoda	Trochidés n.i.	BF	0,7	0,0	
		Gastropoda	Mesogastropoda	<i>Littorina littorea</i>	BF	0,7	0,0	
				<i>Crepidula fornicata</i>	BF	1,4	0,0	
				Gastéropodes n.i.	BF	30,3	9,2	
Annelida	Cephalopoda	Teuthoïda	<i>Loligo</i> sp.	D	0,7	0,7		
		Oweniidae	<i>Owenia fusiformis</i>	BR	0,7	0,0		
		Phyllodocida	<i>Aphrodita aculeata</i>	BN	1,4	1,0		
			Polychètes n.i.	BR	12,0	0,6		
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	<i>Callionymus</i> sp.	D	0,7	0,0		
			<i>Trachurus trachurus</i>	D	1,4	1,3		
		Gadiformes	<i>Pollachius pollachius</i>	D	0,7	0,0		
Echinodermata	Echinoïdea		Echinoïdes n.i.	BR	1,4	0,1		
	Ophiuroïdea	Ophiurida	Ophiuroïdes n.i.	BR	1,4	0,7		
Rhodophyta	Florideophyceae	Corallinales	Corallines n.i.	BF	9,9	0,4		
Algae	Algaea		Autres algues	BF	8,5	0,8		

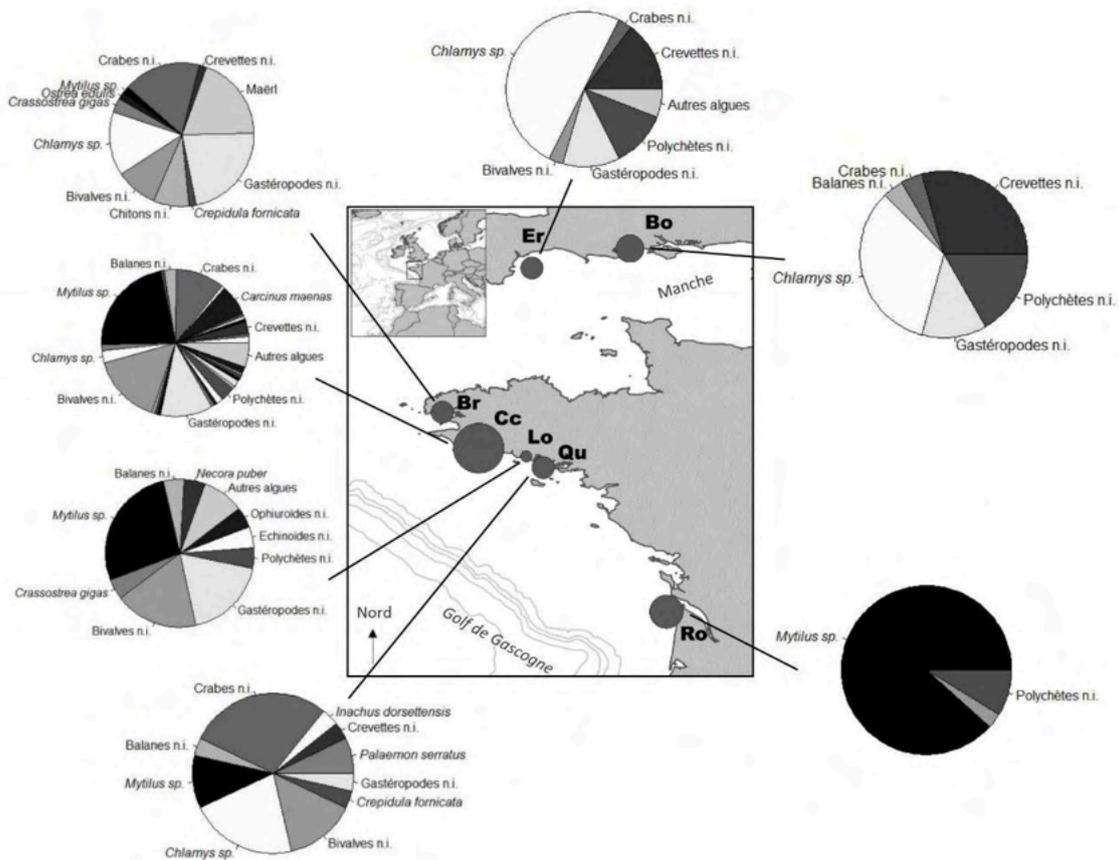


Figure 14. Cartographie des sites d'échantillonnage des individus de daurade royale et fréquence d'occurrence des espèces-proies. La taille des cercles est proportionnelle au nombre d'individus échantillonnés par sites : baie de Royan (Ro, N = 30), golfe du Morbihan (Qu, N = 12) , rade de Lorient (Lo, N = 6), baie de Concarneau (Cc, N = 52), rade de Brest (Br, N = 15), baie de Torquay (Er, N = 18) et baie de Bournemouth (Bo, N = 9). Les diagrammes en secteurs montrent le pourcentage de fréquence d'occurrence (%F) de chaque proie au plus bas niveau taxonomique par sites. Les noms des catégories de proies sont indiqués si %F > 5. n.i. : non identifié.

Les fréquences d'occurrence et les proportions en poids sont significativement différentes entre les catégories de proies (test de Kruskal-Wallis, $p < 0,05$). De faibles différences sont observées entre les sites, excepté pour la population de Cc, montrant que la plupart des individus se nourrissent de la même catégorie de proies (Figure 14 pour les indices %F au niveau spécifique et Figure 15 pour les indices %W au niveau classe).

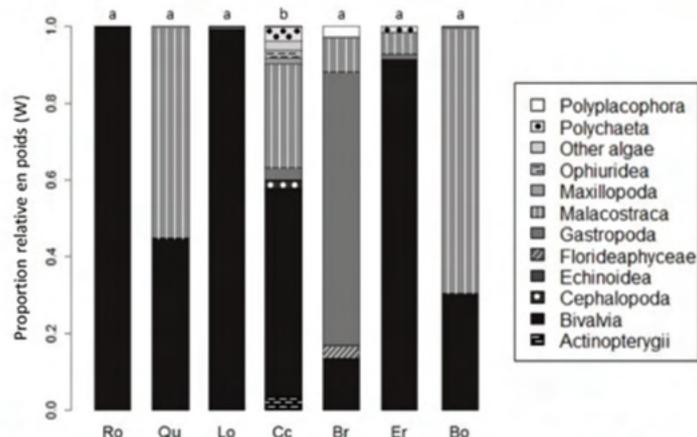


Figure 15. Composition du régime alimentaire de la daurade royale exprimée en proportion relative en poids de chaque classe de proies (W) par site : baie de Royan (Ro, N = 30), golfe du Morbihan (Qu, N = 12), rade de Lorient (Lo, N = 6), baie de Concarneau (Cc, N = 52), rade de Brest (Br, N = 15), baie de Torquay (Er, N = 18) et baie de Bournemouth (Bo, N = 9). Au-dessus de chaque graphique, les lettres minuscules indiquent les différences significatives selon les résultats des tests de Friedman avec analyse post-hoc ($p < 0,05$) : une lettre différente est attribuée en cas de différence significative.

En regroupant les échantillons en fonction de la position latitudinale (Figure 16), une différence significative est observée entre les sites des côtes bretonnes et ceux des sites de la Manche et du golfe de Gascogne (test de Friedman avec analyse post-hoc, $p < 0,05$). Le régime des individus de la Manche est principalement composé de bivalves *Chlamys* sp., de crevettes, de gastéropodes et de polychètes. Les contenus stomacaux des individus de Bretagne contiennent principalement le taxon *Mytilus* sp., d'autres espèces de bivalves, des gastéropodes et des crabes alors que ceux des individus du golfe de Gascogne sont presque exclusivement composés de *Mytilus* sp..

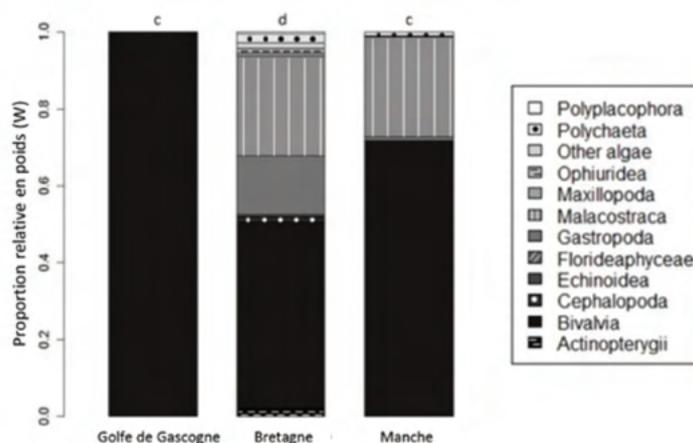


Figure 16. Composition du régime alimentaire de la daurade royale exprimée en proportion relative en poids de chaque classe de proies (W) par position latitudinale : golfe de Gascogne (site de la baie de Royan Ro), Bretagne (sites du golfe du Morbihan Qu, de la rade de Lorient Lo, de la baie de Concarneau Cc et de la rade de Brest Br) et Manche (sites des baies de Torquay Er et de Bournemouth Bo). Au-dessus de chaque graphique, les lettres minuscules indiquent les différences significatives selon les résultats des tests de Friedman avec analyse post-hoc ($p < 0,05$) : une lettre différente est attribuée en cas de différence significative.

Concernant les différences de régime alimentaire en fonction de la taille du prédateur (Figure 17), la composition du régime alimentaire des individus de plus de 500 mm est significativement différente de celle des individus de moins de 300 mm et de ceux dont la taille est comprise entre 300 et 400 mm (test de Friedman avec analyse post-hoc, $p < 0,05$). Cette différence est due à l'augmentation de la diversité en proies avec la taille du prédateur : l'indice B de Levin passe de 8,64 pour les individus de moins de 300 mm à 10,31 pour les individus de plus de 500 mm.

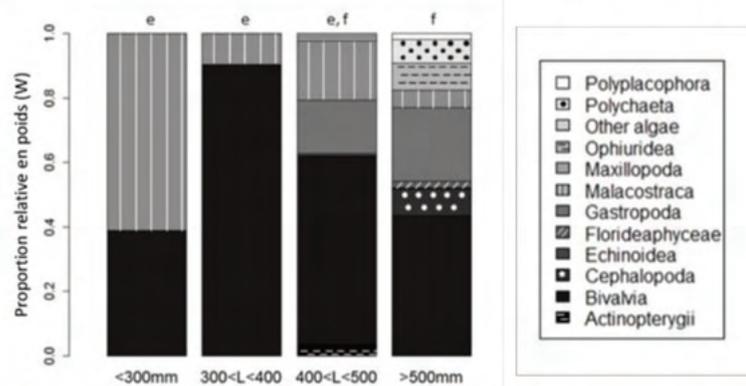


Figure 17. Composition du régime alimentaire de la daurade royale exprimée en proportion relative en poids de chaque classe de proies (W) par catégorie de taille du prédateur. Au-dessus de chaque graphique, les lettres minuscules indiquent les différences significatives selon les résultats des tests de Friedman avec analyse post-hoc ($p < 0,05$) : une lettre différente est attribuée en cas de différence significative.

La composition du régime alimentaire ne varie pas significativement entre les mois d'échantillonnage en termes de fréquence d'occurrence et de proportion en poids. Cependant, aucun échantillonnage n'a été réalisé durant la période de migration en mer supposée, de novembre à mars. Des comparaisons entre saisons ne peuvent donc pas être réalisées. Néanmoins, des plus fortes valeurs B de Levin sont observées durant les mois les plus chauds : juin ($B = 8,22$), juillet ($B = 9,48$), août ($B = 7,98$) et septembre ($B = 9,67$), comparé aux mois d'octobre ($B = 5,74$) et d'avril ($B = 1,62$).

III.4. Analyse du régime alimentaire en lien avec la position de la proie dans la colonne d'eau

En termes de proportion en masse (Tableau 6), les organismes benthiques fixés (BF) sont plus abondants (%W = 75,4) que les organismes démersaux et semi-démersaux (D), benthiques reptentia (BR) et natantia (BN) avec des valeurs de %W égales à 2,0 et 14,4 respectivement (test de Friedman avec analyse post-hoc, $p < 0,05$). Ce résultat est corrélé avec une très forte proportion d'espèces de bivalves (essentiellement *Mytilus* sp. et *Chlamys* sp.) au sein des contenus stomacaux. Le même modèle est observé avec les fréquences d'occurrence : les organismes benthiques fixés sont présents à 96,5%, les espèces benthiques reptentia à 47,2%, les espèces benthiques natantia à 18,3% et les

organismes démersaux ou semi-démersaux à 3,5%. Il n'y a pas de différence significative entre les sites, la position latitudinale, la longueur du poisson ou les mois d'échantillonnage. Tous les individus ciblent majoritairement les bivalves.

IV. Discussion

Ces résultats permettent d'apporter les premières données concernant le régime alimentaire des populations les plus nordiques de *S. aurata*. Ils permettent également d'améliorer la compréhension de la stratégie alimentaire d'une espèce dans le contexte de son expansion vers le nord, phénomène probablement lié aux changements globaux. Ce travail a aussi démontré que les techniques moléculaires peuvent être utilisées pour l'identification des proies issues des contenus stomacaux quand la détermination morphologique est impossible.

Etant donné les besoins croissants en écologie concernant les techniques de détermination du régime alimentaire, de nouvelles approches ont émergé telles que les analyses d'acides gras, d'isotopes stables et les techniques basées sur l'analyse d'ADN (Carreon-Martinez & Heath, 2010; Escalas *et al.*, 2015; Espinoza *et al.*, 2015). L'utilisation des acides gras et des isotopes stables limite les dommages des tissus mais nécessite une connaissance complète des signatures isotopiques des proies, ce qui peut être difficile à acquérir. De plus, ces techniques sont utilisées pour décrire les réseaux trophiques en donnant la position trophique des organismes, mais ne permet pas une identification spécifique des proies.

Les techniques moléculaires sont de plus en plus utilisées pour la détermination du régime alimentaire (Valentini *et al.*, 2009; Carreon-Martinez *et al.*, 2011). Ces techniques sont largement employées pour identifier des espèces proies au sein des contenus stomacaux (Symondson, 2002). L'approvisionnement des banques de données en séquences d'ADN permet et appuie l'utilisation des techniques de génétique moléculaire pour caractériser le plus spécifiquement possible le régime alimentaire des organismes marins. Dans cette étude, l'utilisation complémentaire de deux techniques d'identification a permis une détermination fiable des proies et une analyse de la composition alimentaire. Les expérimentations en laboratoire ont montré un important succès d'identification des proies par les outils génétiques. Ce résultat est concordant avec ceux reportés par Carreon-Martinez *et al.* (2011) basés sur trois espèces de poissons.

Dans beaucoup d'études, seules les amorces universelles sont utilisées pour la détermination génétique des proies. La conception d'amorces spécifiques pour une étude de ce type est peu commune en raison du temps nécessaire à la mise au point ainsi que du besoin de connaître les séquences d'ADN des espèces proies. L'efficacité d'amorces groupes-spécifiques dans l'amplification

d'ADN dégradé extrait de contenus stomacaux est cependant meilleure que celle obtenue avec des amorces universelles (Jarman *et al.*, 2004; Deagle *et al.*, 2005; Taguchi *et al.*, 2014). Avec les amorces universelles, le risque de mauvaise identification est plus élevé du fait de la possibilité d'amplifier l'ADN d'autres proies en contact avec la proie recherchée au sein du contenu stomacal. Il y a aussi la possibilité d'amplifier l'ADN du prédateur via des cellules gastro-intestinales. De plus, la dégradation de l'ADN durant le processus digestif diminue l'efficacité de ces amorces et la possibilité d'amplification de longs fragments. Dans cette étude, les amorces spécifiques ont montré un succès d'identification plus important que les amorces universelles même plusieurs heures après ingestion de la proie, avec une différence devenant significative à 24h après ingestion.

Bien que les analyses de contenus stomacaux apparaissent comme la meilleure façon de déterminer spécifiquement le régime alimentaire de poissons marins, les indices utilisés actuellement pour caractériser celui-ci semblent être critiqués (Brown *et al.*, 2012). Dans beaucoup d'études, les indices utilisés pour la caractérisation du régime alimentaire impliquent la connaissance du nombre et de la masse de chaque espèce proie au sein des contenus stomacaux. Les indices essentiellement utilisés sont le pourcentage du nombre de proies $\%Ni$ (nombre d'espèces proies i divisé par le nombre total d'espèces proies trouvées dans tous les contenus stomacaux), le pourcentage en poids de chaque proie $\%Wi$ (masse de l'espèce proie i divisée par la masse totale de tous les contenus stomacaux) et la fréquence d'occurrence $\%Fi$ (nombre de contenus stomacaux contenant l'espèce proie i sur le nombre total de contenus stomacaux pleins). Selon l'espèce étudiée, le dénombrement de chaque individu proie peut être réalisé (Espinoza *et al.*, 2015) mais pour un prédateur capable de broyer ses proies, il s'avère, dans la plupart des cas, impossible d'identifier si les fragments de tissu ou de squelette proviennent d'un ou de plusieurs individus. Dans ce cas, le calcul de l'indice d'importance relative (IRI), calculé selon la formule : $\%IRI = (\%Ni + \%Wi) * \%Fi$, ne peut être réalisé. L'indice d'importance proie spécifique (%PSIRI), plus cohérent du fait qu'il respecte le niveau taxonomique de chaque proie ne peut pas, lui non plus, être utilisé (Brown *et al.*, 2012). Ce travail est donc basé seulement sur l'utilisation de Wi pour l'estimation de la biomasse ingérée et Fi pour la probabilité de consommer les différents types de proie.

L'indice vacuité calculé (29%) est relativement faible comparé à ceux observés dans les études de régime alimentaire de la daurade royale (Tableau 2). Cette étude de composition du régime alimentaire permet de classer les préférences alimentaires de la daurade royale en limite septentrionale de répartition de la façon suivante : (1) proies principales ($\%F > 30$) avec les bivalves, les malacostracés et les gastéropodes, (2) proies secondaires ($5 < \%F < 30$) avec les maxillopodes, les polychètes, les florideaphyceae et les autres algues, (3) proies occasionnelles ($\%F < 5$) avec les polyplacophores, les céphalopodes, les actinoptérygiens, les échinoïdes et les ophiuroïdes. Cependant,

les algues (florideaphyceae et autres algues) peuvent être classées comme proies additionnelles, puisqu'elles ont probablement été ingérées en tant qu'épiphyte de l'espèce-proie ciblée, animale ou végétale. En termes de biomasse ingérée, les proies principales sont les mêmes, les céphalopodes, les actinoptérygiens, les ophiuroïdes, les polychètes et les autres algues apparaissent comme proies secondaires, tandis que les maxillopodes, les florideaphyceae, les polyplacophores et les échinoïdes sont définis comme proies occasionnelles. Le modèle d'alimentation observé dans cette étude montre peu de différences dans les préférences alimentaires par comparaison aux populations de Méditerranée. Les bivalves sont les proies principales dans toutes les études de régime alimentaire de *S. aurata* citées dans le tableau 2. De plus, les malacostracés sont présents à plus de 30% dans les travaux de Tancioni *et al.* (2003) et ceux de Hadj-Taieb, Sley, *et al.* (2013) et les gastéropodes à 100% d'après Pita *et al.* (2002), ce qui fait également de ces deux groupes des proies principales, comme démontré lors de cette étude.

Les courbes de proies cumulatives indiquent que la taille de l'échantillonnage n'était pas suffisante pour les sites du golfe du Morbihan (Qu) et de la rade de Lorient (Lo) et de la baie de Bournemouth (Bo) pour permettre la comparaison entre les sites d'échantillonnage. Cependant, le fait de regrouper les échantillons par position latitudinale a permis d'affirmer qu'aucune espèce du genre *Mytilus* n'est présente dans les contenus des individus de la Manche, qui contiennent des espèces du genre *Chlamys*, des crevettes, des gastéropodes et des polychètes. La grande variété de proies observée dans les contenus stomacaux des échantillons de la côte sud bretonne (*Mytilus* sp., bivalves, gastéropodes et crabes) est largement expliquée par les individus de site de la baie de Concarneau (Cc), alors que les individus du centre du golfe de Gascogne se nourrissent presque exclusivement de *Mytilus* sp.. En effet, une plus grande diversité en espèces proies est observée au sein des contenus stomacaux des poissons collectés dans la baie de Concarneau (Cc), avec une valeur de l'indice B de Levin de 9.12, comparée à celles des autres sites où l'on observe presque exclusivement des bivalves et des malacostracés. Les poissons de la baie de Concarneau (Cc) ont été échantillonnés par chalutage et par pêche à la ligne, alors que les individus de tous les autres sites ont été pêchés uniquement par chalut. L'effet potentiel de la méthode de pêche sur la composition du régime alimentaire a été évalué au sein de l'échantillon de la baie de Concarneau (Cc) et aucune influence significative n'a été observée. La plus forte diversité en proies observée à ce site ne peut donc pas être attribuée à la méthode de pêche utilisée. Ce résultat pourrait être expliqué par une plus grande diversité en espèce-proies disponibles sur ce site. Cette hypothèse ne peut actuellement pas être testée du fait du manque de données sur la diversité et la richesse spécifique sur tous les sites, mais il semble peu probable que la diversité en proies soit particulièrement plus élevée au site de la baie de Concarneau (Cc) qu'au niveau des sites proches, tels que la rade de Brest (Br). Le comportement alimentaire particulier des

individus de la baie de Concarneau (Cc) pourrait aussi s'expliquer par une plus faible accessibilité de la proie principale, ce qui obligerait les daurades royales à se nourrir d'autres proies disponibles. L'absence de moules dans les contenus stomacaux des échantillons de la Manche peut être corrélée à l'absence de moules dans le milieu dans lequel les daurades royales ont été pêchées, habitats différents de ceux de la côte bretonne. La figure 18 souligne l'abondance des parcs mytilicoles sur les côtes françaises, dont la production en 2012 atteignait presque 60000 tonnes (source : Comité national de la Conchyliculture), et la faible activité mytilicole sur les côtes anglaises avec seulement 6000 tonnes produites la même année en Angleterre (source : Centre for Environment Fisheries & Aquaculture Science). Les variabilités de composition du régime alimentaire observées dans le cadre de cette étude pourraient être le reflet de cette répartition des élevages de moules. En ciblant les moules et les huîtres comme espèce proie dans cette étude, il en ressort que les mytiloidea sont beaucoup plus impactées que les ostreidea par ce phénomène de prédation. Cet aspect sélectif pourrait être expliqué par la morphologie des moules qui est peut-être plus adaptée à l'anatomie buccale de la daurade royale et cela en lien avec les parcs horizontaux ostréicoles qui sont moins accessibles pour les prédateurs, que les bouchots de moules. Le régime illustre la diversité des proies disponibles (Pita *et al.*, 2002; Tancioni *et al.*, 2003; Chaoui *et al.*, 2005; Hadj-Taieb, Sley, *et al.*, 2013) mais aussi la grande capacité de migration des daurades liée à la recherche de nourriture (Sánchez-Lamadrid, 2002; Mercier *et al.*, 2012). Ces résultats reflètent le comportement opportuniste de la daurade royale en termes de régime alimentaire dans son aire de distribution.



Figure 18. Carte de répartition des élevages mytilicoles sur les côtes de Bretagne et de la Manche (source : Mytilobis Ifremer) (source : sites internet des concessions). Les sites mytilicoles français sont représentés en vert avec 1 : Pertuis charentais, 2 : Baie de Bourgneuf, 3 : Baie de Vilaine, 4 : Rade de Brest, 5 : Abers, 6 : Baie de Lanion, 7 : Pleubian-Bréhat, 8 : Baie de St Briec, 9 : Baies Fresnay / Arguenon, 10 : Baie du Mt St Michel, 11 : Ouest Cotentin, 12 : Est Cotentin et 13 : Baie de Somme. Les sites mytilicoles anglais sont représentés en jaunes avec 1 : Baie de Falmouth, 2 : Baie St Austell, 3 : Baie de Dartmouth, 4 : Baie de Lyme et 5 : Baie de Exe

Les résultats de l'étude montrent également que la diversité en proies augmente avec la taille du prédateur. Une différence significative est observée entre les poissons de taille inférieure à 400 mm et ceux de taille supérieure à 500 mm. Les courbes de proies cumulatives indiquent que la taille d'échantillonnage n'est pas suffisante pour les poissons de moins de 300 mm et ceux de plus de 500 mm. Un plus grand effort d'échantillonnage est nécessaire pour confirmer cette analyse. Cependant, il n'est pas surprenant que les plus grands individus puissent attraper une plus grande diversité de proies, notamment en raison de leur morphologie dentaire et de la puissance de la mâchoire adaptée au broyage de coquilles. Cette hypothèse est cohérente avec les travaux de Hadj-Taieb, Sley, *et al.* (2013) qui ont montré que les juvéniles de daurades royales consomment une plus petite diversité de proies que les individus plus grands. Enfin, aucune différence n'a été mise en évidence entre les mois d'échantillonnage, ce qui peut être dû à un échantillonnage non représentatif, comme le montre les courbes de proies cumulatives. Les proies les plus fréquentes (bivalves et gastéropodes) sont des espèces benthiques fixées qui ne présentent pas de migration saisonnière. Cependant, les mois les plus chauds correspondent à la période de recrutement pour la plupart des espèces d'invertébrés. Les fortes valeurs de l'indice B de Levin observées durant ces mois chauds pourraient être expliquées par l'augmentation en abondance et donc de disponibilité de ces espèces proies. Des variations saisonnières de régime alimentaire ont été observées chez des populations de mer Méditerranée, avec une plus faible diversité en proies durant les mois d'hiver, en lien avec la disponibilité de la ressource (Wassef & Eisawy, 1985). Le prédateur pourrait allouer plus d'énergie à la recherche de nourriture durant l'été, phénomène qui pourrait être en lien avec la gamétogénèse qui a lieu en hiver.

V. Conclusion

La connaissance de la stratégie alimentaire d'une espèce en expansion dans un nouvel environnement est indispensable pour prédire l'impact potentiel de cette arrivée sur la faune native et dans le cas d'un prédateur de bivalves, sur les élevages conchylicoles. Durant les dix dernières années, une augmentation significative de l'abondance des daurades royales a été observée le long des côtes de la Bretagne et du nord de la France (FAO, 2015). La disponibilité en proies dans un écosystème peut être un facteur limitant pour l'établissement d'une nouvelle espèce de poisson mais *S. aurata* semble trouver de quoi subvenir à ses besoins alimentaires dans son nouvel environnement. Cette étude a mis en évidence une préférence pour les organismes benthiques fixés (%F = 96,5, %W = 75,4), ce qui démontre la capacité de *S. aurata* à attraper, broyer et digérer ses proies. Avec un pourcentage de fréquence d'occurrence de 91,6 % et un pourcentage de proportion relative en poids

de 64,2 %, les bivalves apparaissent comme être les proies principales de la daurade royale en limite nord de son aire de distribution.

Un échantillonnage supplémentaire couvrant une plus large gamme de taille et de temps, avec des prélèvements tout au long de l'année permettrait alors de coupler les analyses par taille au sein des sites et des saisons. De plus, une analyse plus approfondie par méthode de pêche utilisée, permettrait de préciser le régime alimentaire. En effet, selon la méthode de pêche, la gamme de taille de poissons analysés, la nature du substrat sur lequel les poissons se sont nourris ainsi que la profondeur de capture varient, ce qui peut conditionner l'observation des proies. De plus, la daurade royale se déplaçant en banc, il est vraisemblable que les individus d'un même banc se nourrissent sur la même ressource, biaisant les comparaisons. Enfin, le régime alimentaire des individus peut être dépendant de la température de l'eau. Certaines populations échantillonnées sont issues de la limite la plus septentrionale de répartition de l'espèce actuellement connue. On peut alors s'interroger sur la capacité de cette espèce à s'installer en Mer du Nord. La ressource alimentaire ne semble pas être un facteur limitant étant donné le caractère opportuniste de l'espèce. La température pourrait être alors le facteur gouvernant l'expansion de *S. aurata*. Il semble donc indispensable d'étudier les modèles de croissance des individus en Atlantique Nord-Est et en Manche ainsi que d'identifier les éventuels habitats propices à la reproduction et les potentielles nurseries et nourriceries susceptibles de favoriser la progression des daurades royales vers le nord.

**Chapitre II : Evaluation de l'impact de la
position latitudinale sur la dynamique de
croissance des populations de daurades
royales et identification des habitats
fréquentés**

I. Contexte et objectifs

Les résultats du chapitre précédent ont montré que la daurade royale a su adapter son régime alimentaire à la ressource disponible en limite septentrionale de répartition, ce caractère opportuniste lui facilitant son acclimatation. Les objectifs de ce chapitre sont de déterminer si les paramètres de croissance peuvent être limitants à l'expansion de l'espèce en limite nord. D'autre part, il s'agira de vérifier si l'analyse microchimique des otolithes peut permettre d'identifier des changements de milieux au cours des premières années de vie des poissons, afin de proposer, pour la première fois en limite nord de répartition, des lieux de vie potentiels des jeunes poissons.

Un des traits d'histoire de vie dont la connaissance est indispensable afin d'évaluer la capacité d'adaptation des espèces face à l'évolution de l'aire de répartition est la croissance des individus. En effet, les paramètres de croissance (longueur maximale, relation taille/poids, mortalité naturelle, ...) et leurs changements ont un impact sur la productivité d'un stock de poissons. Il a été montré, par exemple, que les évolutions de débarquement de haddocks et de plies en Mer du Nord étaient liées aux changements de taux de croissance des espèces (Bolle *et al.*, 2004). Il est attendu que des espèces avec des traits d'histoire de vie associés à une croissance rapide des individus dans une population donnée réagissent plus fortement au changement climatique. Pour tester cette hypothèse, Perry *et al.* (2005) ont comparé la longueur maximale, l'âge à maturité et la longueur à maturité entre des espèces qui se déplacent ou non par rapport à leur centre d'aire de répartition (latitudes moyennes). Les espèces qui se déplacent en limite d'aire de répartition montrent de plus petites tailles maximales, une maturation plus rapide et de plus petites tailles à maturité. De nombreuses études ont montré des modifications des paramètres de croissance en lien avec le réchauffement des eaux océaniques ; paramètres indispensables pour une bonne connaissance de l'état des stocks naturels (Arula *et al.*, 2015; Auber *et al.*, 2017). Pour les espèces commerciales, des tailles limites de captures sont établies. Dans beaucoup de cas, ces tailles limites sont déterminées sur des populations issues de zones où l'espèce est très abondante. Si des changements de croissance apparaissent aux limites d'aire de répartition, la taille limite de capture nationale d'une espèce donnée peut ne pas être adaptée à l'ensemble des populations de la zone de distribution. Pour ces raisons, il nous paraît donc intéressant de s'attarder à l'analyse de croissance des individus de daurades royales en limite nord de répartition. Cette étude permettra alors d'appréhender pour la première fois le pattern de croissance de ces individus et d'améliorer ainsi la connaissance sur les capacités de cette espèce à s'implanter dans un nouvel environnement.

Pour les analyses d'évaluation des stocks et de gestion des pêches, la connaissance de la croissance individuelle d'une espèce est donc nécessaire. Plusieurs modèles ont été proposés afin

d'estimer cette croissance individuelle. Le plus étudié et le plus couramment appliqué est le modèle de croissance de von Bertalanffy VBGM (Bertalanffy von, 1938). Pour l'étude des organismes aquatiques, d'autres modèles sont également utilisés, tels que le modèle de Gompertz (Gompertz, 1825) ou le modèle logistique (Ricker, 1975). D'autre part, Burnham & Anderson (2002) ont montré que le modèle de croissance de von Bertalanffy est adapté pour l'analyse de croissance des poissons adultes. Ce modèle a donc été utilisé pour établir les patterns de croissance dans cette étude pour les individus de limite nord de répartition. L'utilisation de ce modèle permettra également de comparer les résultats obtenus dans les travaux concernant les individus de mer Méditerranée. En effet, dans la plupart des études de croissance de populations méditerranéennes, ce modèle est utilisé et les paramètres sont donc disponibles pour la comparaison (Lasserre, 1974; Kraljević & Dulčić, 1997; Chaoui *et al.*, 2006; Mehanna, 2007; Emre *et al.*, 2009; Mercier *et al.*, 2011). Cette approche permettra d'évaluer les capacités d'adaptation et d'acclimatation de cette espèce.

Les changements de croissance influent également directement sur les stratégies reproductives, processus indispensables pour un maintien des populations. Les études sur la daurade royale en mer Méditerranée ont montré que les individus se reproduisent en mer et que les juvéniles, quant à eux, fréquentent les lagunes comme zone de nourricerie (Lasserre, 1974; Suau & Lopez, 1976; Mosconi & Chauvet, 1990; Desse & Desse-Berset, 1996; Abecasis & Erzini, 2008; Mercier *et al.*, 2012). En limite nord de répartition, la géographie côtière ne présente pas de milieu lagunaire tel qu'en mer Méditerranée. Les zones estuariennes, les golfes, les baies et les rades sont alors supposés être zones de nourricerie dans cet environnement. Bien qu'aucun œuf, larve, ou post-larve n'aient été observés en Irlande, des juvéniles (0,2-12,0 cm) ont été observés dans quelques zones côtières le long des côtes ouest, sud-ouest, sud, sud-est et est de l'Irlande (Fahy *et al.*, 2005; Craig *et al.*, 2008). Il est donc possible que l'espèce se reproduise non loin des côtes irlandaises, particulièrement durant les étés les plus chauds (Quigley, 2015). Dans le sud de l'Angleterre, deux zones de reproduction sont connues au large du Devon et de la Cornouaille. Des juvéniles ont notamment été pêchés dans le canal de Bristol au sud-ouest de l'Angleterre, et au sud dans l'estuaire de Kingsbridge et dans la rade de Poole (Quigley, 2015). Le long du Golfe de Gascogne, quelques individus de daurades royales ont été observés dans les zones estuariennes : 8 juvéniles de 12-14 cm observés dans l'estuaire du Belon au printemps 2013 (Elena Luchetti, comm. pers.), deux juvéniles de 17 cm au printemps 2007 dans l'Aber Wrac'h et l'Aulne (rapport de l'agence de l'eau Loire-Bretagne disponible sur <http://www.eau-loire-bretagne.fr>), quelques individus observés dans la baie de la Vilaine et dans le Pertuis breton en 1996 (Guerault *et al.*, 1996). En dehors de ces quelques observations très disparates sur les côtes françaises du golfe de Gascogne, les zones de nourriceries ne sont pas identifiées. Connaissant la capacité migratoire de la daurade royale dans les lagunes méditerranéennes, nous pouvons supposer que cette espèce utilise

les estuaires et les rades comme zone de nurricerie dans les régions dans lesquelles les lagunes sont peu ou pas présentes.

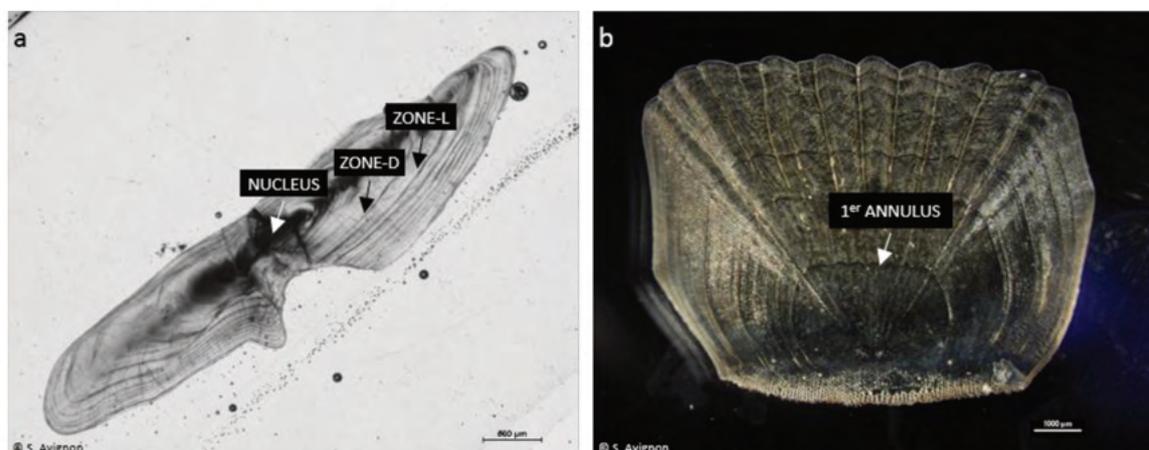
Afin de pouvoir déterminer les différents lieux de vie des poissons et le temps passé dans ces derniers, l'analyse élémentaire des otolithes est couramment utilisée. Les otolithes sont de petites pièces calcifiées situées dans l'oreille interne des poissons téléostéens, permettant leur maintien à l'équilibre dans la colonne d'eau. Il s'agit de structures composées de carbonate de calcium, métaboliquement inertes et avec une croissance continue tout au long de la vie du poisson. Les otolithes sont constitués d'une succession de dépôts journaliers (Pannella, 1971) d'aragonite (forme cristallisée du carbonate du calcium), fixés sur une matrice organique protéique. Des couches concentriques, avec des dépôts successifs de couches riches en minéral appelées aussi « zones-L » (forte croissance, saison chaude) et de couches riches en protéines appelées aussi « zones-D » (faible croissance, saison froide), se forment alors autour du noyau. Ces couches saisonnières témoignent alors de l'âge du poisson, telles que les *annuli* que l'on retrouve aussi sur les écailles (Encadré #3).

Au moment de leur précipitation, ces dépôts ont la capacité d'intégrer un certain nombre d'éléments, qui sont transmis par l'eau et/ou la nourriture, et de les conserver tout au long de la vie de cet individu. Comme le montre la figure 19, les éléments présents dans le milieu vont passer certaines barrières physiologiques (branchies, paroi intestinale, ...), avant d'être pris en charge dans le plasma sanguin, atteindre l'endolymphe par transport cellulaire et enfin précipiter dans l'otolithe (Campana, 1999). Chaque passage entre des membranes induit la fixation d'une partie des éléments et réduit d'autant la concentration finale. La composition élémentaire des otolithes n'est donc pas strictement identique à celle du milieu dans lequel le poisson a vécu mais elle reflète les conditions environnementales (température, salinité, composition chimique) ainsi que le métabolisme de l'individu. L'analyse de cette composition élémentaire permet, dans certains cas, de retracer les traits d'histoire de vie des poissons (Thresher, 1999). Le choix des éléments analysés est important. Il s'agit de cibler des éléments qui sont en concentration suffisante dans l'environnement pour être détectés dans l'otolithe par les méthodes d'analyses actuelles et qui ne sont pas ou peu impactés par le métabolisme du poisson. De plus, ce choix va être guidé par l'affinité des différents éléments pour les carbonates (Walther & Thorrold, 2006). Dans le milieu marin, les éléments possédant toutes ces caractéristiques sont rares.

**Encadré #3 : L'estimation de l'âge par otolithométrie et scalimétrie
chez la daurade royale**

La détermination de l'âge par otolithométrie dépend des changements visibles de la croissance de l'otolithe. On peut observer, pour des juvéniles, des accroissements primaires permettant une résolution journalière. Des zones saisonnières sont mises en évidence chez les adultes, permettant ainsi une résolution annuelle. Enfin, des discontinuités structurales au sein de l'otolithe correspondent à des stress variés, pas nécessairement réguliers au cours de la vie de l'individu (Panfili *et al.*, 2002). Les accroissements saisonniers, appelés zones de croissance ont des opacités différentes (voir ci-dessous). La daurade royale se reproduisant en hiver, la première marque de croissance observée après le noyau correspond à l'âge d'un an. Ce calendrier de croissance (périodicité du dépôt des stries) des otolithes de daurades royales a été établi pour la première fois par Mercier *et al.* (2011).

Sur les écailles, les zones opaques (*annuli*) observées en lumière réfléchie sont caractéristiques d'un ralentissement de la croissance qui est lié à la période hivernale. Celles-ci sont assez lisibles et c'est pourquoi elles sont très fréquemment utilisées chez la daurade royale (Kraljević & Dulčić, 1997; Mahé *et al.*, 2009; Akyol & Gamsiz, 2011).



a : Coupe transversale d'otolithe d'un individu de daurade royale échantillonné au site de la baie de Concarneau Cc (âge estimé : 9 ans) en lumière transmise. Le nucléus, la zone-D (couche riche en protéines) et la zone-L (couche riche en minéral) sont indiqués par des flèches.

b : Photographie en lumière réfléchie d'une écaille d'un individu de daurade royale récolté au site de la rade de Brest Br (âge estimé : 6 ans). Le premier annulus (zone opaque, accroissement annuel) est indiqué.

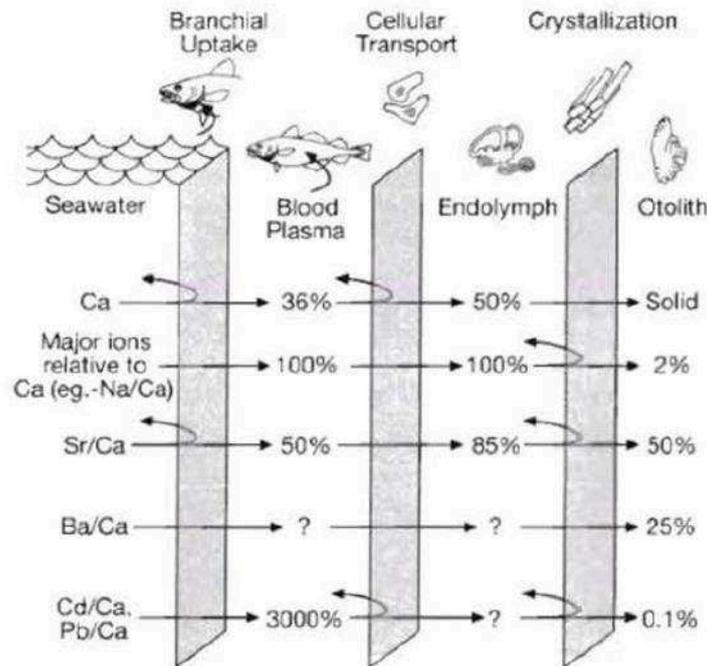


Figure 19. Voies de passage des éléments et barrières entre l'eau du milieu fréquenté et l'otolithe. Les concentrations élémentaires sont rapportées au calcium. Figure issue de Campana (1999).

Parmi les éléments incorporés dans l'otolithe, le strontium (Sr) est très fréquemment utilisé comme indicateur des conditions environnementales (Panfili *et al.*, 2002), particulièrement chez les espèces diadromes (Daverat & Tomas, 2006; Milton *et al.*, 2008; Tabouret *et al.*, 2011; Panfili *et al.*, 2012). La quantité de strontium incorporée dans les otolithes est positivement corrélée à la salinité. Des ratios strontium:calcium (Sr:Ca) élevés témoignent d'une présence en milieu marin alors que des ratios Sr:Ca faibles sont la preuve d'une occupation de milieux d'eau douce (Tzeng, 1996; Tabouret *et al.*, 2010). Les travaux de Elsdon & Gillanders (2005) et de Hamer *et al.* (2006) ont également montré le potentiel du rapport baryum:calcium (Ba:Ca) dans la reconstruction des traits d'histoire de vie des poissons. En effet, le baryum présente une forte affinité pour les carbonates et est incorporé dans les otolithes principalement à partir du milieu ambiant (Bath *et al.*, 2000; Elsdon & Gillanders, 2004; Vries de *et al.*, 2005). Dans certains bassins, le Ba:Ca dans l'eau et dans l'otolithe est inversement corrélé à la salinité. Il a ainsi été utilisé pour mettre en évidence des passages en eau douce (Bath *et al.*, 2000; Elsdon & Gillanders, 2005; Tabouret *et al.*, 2010). L'utilisation conjointe de ces deux éléments avec le magnésium et le manganèse s'est montrée prometteuse dans la discrimination d'habitats chez certaines espèces (Elsdon & Gillanders, 2002; Marohn *et al.*, 2011; Benchetrit *et al.*, 2015).

Dans le cadre de nos travaux, le choix des éléments s'est appuyé sur les études de Mercier *et al.* (2012) et Tournois *et al.* (2013). Les analyses multi-élémentaires réalisées dans ces travaux ont pu mettre en évidence les changements de milieux de la daurade royale notamment des migrations mer/lagune. Ces études ont également montré que le strontium et le baryum ne suffisent pas pour

des espèces qui ne réalisent que des migrations côtières. C'est pourquoi nous avons sélectionnés 10 éléments (lithium, bore, magnésium, manganèse, cuivre, zinc, rubidium, strontium, baryum et chrome) afin d'optimiser l'analyse multi-élémentaire.

Dans ce chapitre, deux objectifs principaux ont été développés pour appréhender les traits de vie de la daurade royale en limite nord de répartition :

- 1) Dans un premier temps, des analyses de croissance des individus nous permettront d'apporter les **premières connaissances sur la croissance de *S. aurata* en limite nord de répartition**. Les paramètres de croissance obtenus pourront être comparés aux analyses de croissance présentes dans la littérature et réalisées sur des individus de la mer Méditerranée.
- 2) Dans un deuxième temps, nous avons testé **l'utilisation de la microchimie des otolithes** sur la daurade royale, poisson qui ne réalise que des migrations côtières, pour tenter de mettre en évidence **des changements de milieu et surtout le premier changement de milieu**, ceci en limite septentrionale où les lagunes sont moins nombreuses qu'en mer Méditerranée. Ces résultats seront comparés sur différents sites en limite nord de répartition et à ceux obtenus dans la littérature en mer Méditerranée.

II. Matériels & Méthodes

II.1. Environnement des sites échantillonnés

Les sites échantillonnés présentent des typologies côtières différentes et des caractéristiques propres à chacun d'eux (présentation des sites dans l'Introduction). Le site de la baie de Royan (Ro) est situé sur les côtes de l'estuaire de la Gironde, caractérisé par des apports continentaux non négligeables (Schäfer *et al.*, 2002; Selleslagh *et al.*, 2012). D'autre part, le site du golfe du Morbihan (Qu) se caractérise par la proximité du golfe qui s'ouvre sur la baie de Quiberon. Le site de la baie de Concarneau (Cc) est quant à lui situé au niveau d'une baie largement ouverte sur l'océan Atlantique. Une baie est définie comme moins grande qu'un golfe et moins profonde qu'une rade. Pour sa part, le site de la rade de Brest (Br) se distingue des autres sites par la rade qui a une ouverture plus étroite qu'une baie ou un golfe. Enfin, les sites des baies de Bournemouth (Bo) et de Torquay (Er) (côte sud de l'Angleterre) sont tous les deux des baies ouvertes sur la Manche. Ces différentes typologies peuvent influencer sur les compositions chimiques des milieux, ce qui va potentiellement se répercuter sur les analyses microchimiques des otolithes.

II.2. Prélèvements des otolithes et écailles

Les Ostéichthyens sont tous dotés de trois paires d'otolithes (les sagittae, les lapilli et les asterici). Chez la plupart des espèces, dont *S. aurata*, les sagittae sont les plus grands otolithes et sont les plus utilisés dans les études d'estimation d'âge ; ces derniers ont donc été retenus dans le cadre de cette étude. Les sagittae ont été prélevés sur 116 spécimens (Tableau 7), issus de 6 sites (Figure 8_Introduction), du littoral de l'Atlantique Nord-Est (golfe de Gascogne aux côtes de la Manche).

Tableau 7. Effectifs d'otolithes de daurades royales analysés.

Site	Abréviation	N pour croissance	N pour microchimie
Baie de Royan	Ro	24	19
Golfe du Morbihan	Qu	10	5
Baie de Concarneau	Cc	19	14
Rade de Brest	Br	14	10
Baie de Torquay	Er	20	14
Baie de Bournemouth	Bo	29	24
Total		116	86

Chaque otolithe a été rincé à l'eau osmosée afin d'éliminer toute trace de matière organique puis séché dans une étuve. Les otolithes ont été photographiés avec une caméra (Nikon DS-Ri1), reliée à une loupe binoculaire (Nikon SMZ1000) de manière individuelle. La longueur totale de chaque otolithe a été mesurée sur la face interne (transect passant par le nucléus) grâce au logiciel ImageJ (Figure 20). Une dizaine d'écailles par individus a également été prélevée sous la nageoire pectorale, zone où les écailles sont le plus protégées notamment lors de la pêche du poisson. Ce prélèvement complémentaire permettra la comparaison entre la détermination de l'âge par otolithométrie et celle par scalimétrie.

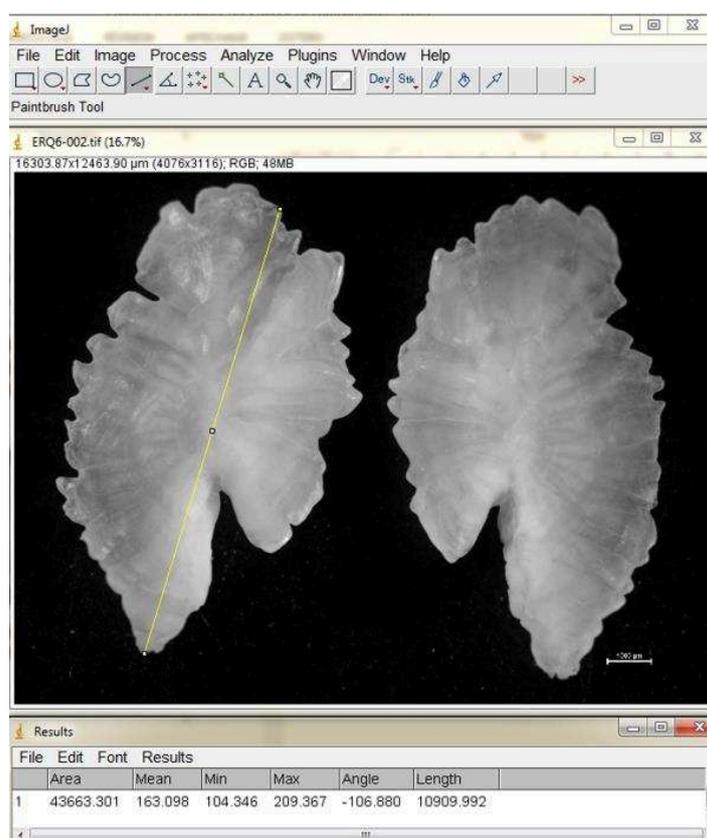


Figure 20. Capture d'écran lors de la mesure avec le logiciel ImageJ de la longueur totale de l'otolithe gauche (face interne) d'un individu de daurade royale capturé au site de la baie de Torquay (site Er, longueur totale : 43,0 cm, poids : 1716 g). Le transect passe par le nucléus. La longueur totale de l'otolithe mesurée est de 10909,99 μm .

II.3. Préparation des otolithes

Des différences de concentrations élémentaires entre les otolithes gauches et droits ont été mises en évidence notamment chez la sole (Morat *et al.*, 2013). Ces différences peuvent être expliquées par un taux de croissance de l'otolithe et/ou un taux d'incorporation des éléments chimiques variables d'un otolithe à l'autre. Cela peut être lié aux mécanismes physiologiques et chimiques qui ont lieu notamment au cours de la métamorphose (Pontual de *et al.*, 2003). Morat *et al.* (2013) ont également montré que ces différences de concentrations d'éléments chimiques entre les otolithes gauches et droits deviennent non significatives lorsqu'elles sont exprimées en ratio par rapport au calcium, dû au fait que le calcium peut aussi être présent en concentration différente entre les otolithes. Dans le cadre de nos études, pour s'assurer de la fiabilité et l'homogénéité des données et permettre les comparaisons, le choix s'est porté sur l'utilisation exclusive des sagittae gauches. Pour cette étude, nous avons choisi d'analyser quelques individus par sites échantillonnés afin de limiter le coût. Cela nous a conduit à l'analyse en microchimie de 86 échantillons (Tableau 7).

Les otolithes ont été inclus dans de la résine Epoxy (Araldite 2020, Escil, France). Ils ont ensuite été coupés en section transversale de part et d'autre du nucléus avec une scie (Discoplan, Struers, USA). Chaque pièce a ensuite été poncée manuellement sur chaque face avec des disques de ponçage de grains décroissants (P240, P1200 et P4000, Escil, France). Les faces de chaque pièce ont ensuite été polies avec des solutions diamantées (MetaDim, Buehler, USA) de 3 μ m puis 1 μ m sur un tapis de feutre afin de garantir l'état de surface requis pour les analyses par ablation laser et de permettre une analyse de l'ensemble des dépôts d'aragonite formés pendant la vie de l'individu. Des photos de chaque coupe transversale obtenue ont été réalisées en lumière transmise et réfléchie grâce au logiciel de traitement d'image NIS Elements D. Ces photos visent à faire une première estimation de l'âge avant passage en laser ICPMS et à comparer les lectures d'âge avant et après coloration.

II.4. Analyse par ablation laser femtoseconde et ICPMS

L'analyse élémentaire des otolithes a été réalisée par un couplage ablation laser femtoseconde (IR 1030nm, Alfamet-Novalase, France) et spectrométrie de masse à plasma induit ICPMS (Perkin Elmer DRCII) au Laboratoire de Chimie Analytique, Bio-Inorganique et Environnement de Pau (LCABIE - IPREM) (Encadré #4).

Un transect linéaire est réalisé le long de l'axe de croissance le plus long, en commençant l'ablation 100 μ m avant le nucléus et jusqu'au bord de l'otolithe (Figure 21) avec un faisceau laser de 30 μ m de diamètre et une vitesse de 5 μ m.s⁻¹. La fréquence de tir a été fixée à 50 Hz. L'aérosol formé lors de l'ablation laser est introduit dans l'ICPMS en même temps qu'une solution d'acide nitrique ultrex à 2% (Baker) enrichie en Rhodium (1 ppb). Le Rhodium est utilisé en tant qu'étalon interne pour corriger la dérive analytique au cours de la journée. Le calcium (ici, ⁴³Ca) a été quant à lui utilisé comme étalon interne afin de corriger la dérive liée au laser. Le calcium est considéré comme homogène et en forte concentration dans les otolithes. Sa concentration est donc constante tout au long de l'analyse. Le calcium permet alors d'identifier une baisse anormale du signal (craquelure, surface mal polie de l'échantillon, biais lié à la focalisation du laser à la surface de l'échantillon). La quantification des éléments est réalisée par analyse des verres certifiés NIST 614, 612 et 610 (NIST, USA). La justesse de l'analyse est vérifiée par analyse des matériaux de référence carbonatés NIES22 (Yoshinaga *et al.*, 2000 ; NIES, Japon) et FEBS-1 (Sturgeon *et al.*, 2005 ; NRCC, Canada). Les isotopes suivants ont été analysés : ²⁴Mg, ²⁵Mg, ⁴³Ca, ⁵²Cr, ⁵³Cr, ⁵⁵Mn, ⁶³Cu, ⁸⁵Rb, ⁸⁶Sr, ⁸⁸Sr, ¹³⁵Ba, ¹³⁸Ba, ⁷Li, ¹¹B, ⁶⁶Zn et ⁶⁸Zn. Les limites de détection ont été déterminées pour chaque élément en se basant sur trois fois l'écart type du blanc du gaz. Au regard des limites de détection obtenues pour l'ensemble des isotopes, seuls quatre éléments ont été retenus pour la suite de l'étude : ⁸⁸Sr, ²⁴Mg, ⁵⁵Mn et ¹³⁸Ba avec des limites de détection respectivement de 68,4 ng.g⁻¹, 664,8 ng.g⁻¹, 476,1 ng.g⁻¹ et 87,3 ng.g⁻¹. Ces éléments ont pu

être quantifiés et standardisés par rapport au calcium (Elément : Ca) ; l'obtention de ces rapport étant basée sur la stœchiométrie du carbonate de calcium (380 000 μg de calcium par gramme d'otolithe). Ces ratios peuvent être réalisés étant donné que ces éléments sont susceptibles de se substituer au calcium (Campana, 1999). Ils sont exprimés en $\mu\text{g.g}^{-1}$ Ca.

Encadré #4 : La spectrométrie de masse à plasma induit couplée à l'ablation laser (LA-ICPMS)

L'ablation laser est une technique permettant de volatiliser une très faible quantité de matière à l'aide d'une grande quantité d'énergie lumineuse focalisée à la surface d'un échantillon. Cette technique performante permet d'analyser des micro-échantillons solides, sans traitement chimique préalable, évitant tout risque de contamination. La quantité de matière volatilisée par ablation laser est transportée au spectromètre de masse à plasma induit (ICPMS) par un gaz neutre (Argon ou Hélium, l'Hélium dans ce travail). Elle est ensuite atomisée et ionisée par un plasma. Les ions sont introduits dans le spectromètre de masse grâce à une interface puis filtrés en masse grâce au quadripôle. Ils sont sélectionnés en fonction de leur rapport masse/charge (M/Z) et détectés par un multiplicateur d'électrons.

Ce couplage permet l'analyse de nombreux éléments, parfois à de faibles concentrations (< ppb), tout en conservant une résolution spatiale fine sur l'échantillon (< 10 μm).

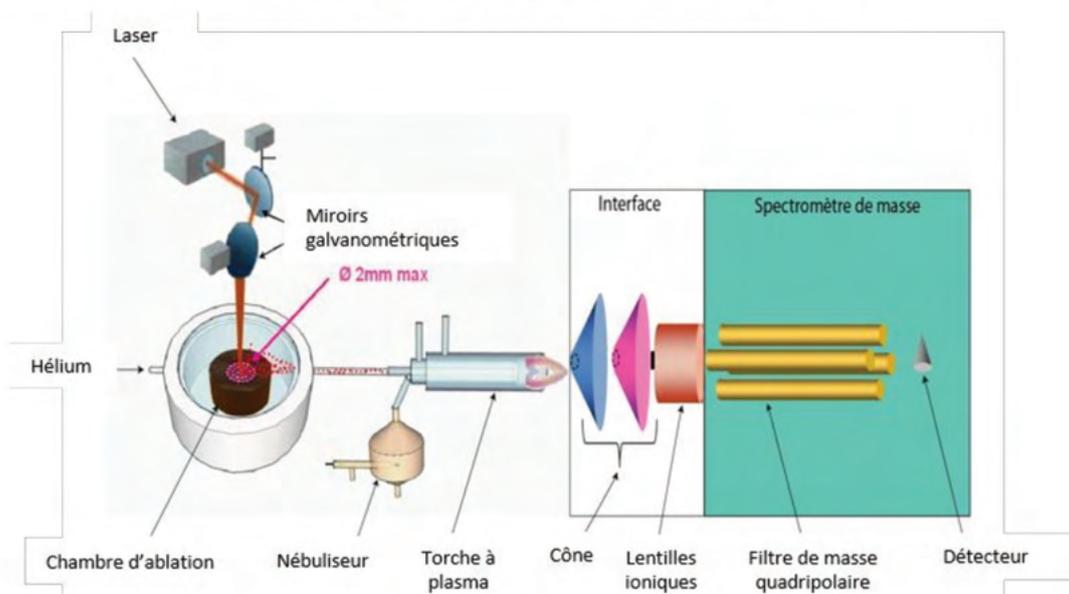


Schéma de la spectrométrie de masse à plasma induit couplée à l'ablation laser (source : C. Pécheyran).



Figure 21. Illustration du transect réalisé par couplage ablation laser/ICPMS sur un individu de daurade royale échantillonné au site de la rade de Brest Br (longueur totale : 44,6 cm, poids : 1386 g, âge estimé : 5 ans). La partie remplie en rouge correspond aux 100 μm avant le noyau et la flèche correspond à la position du noyau.

II.5. Analyse de la relation taille / poids

La relation taille/poids des individus a été évaluée afin de pouvoir comparer nos échantillons de limite nord de répartition avec les relations taille/poids des individus de Méditerranée publiées dans les banques de données. Cette relation permet de relier la longueur du poisson à son poids afin de tester l'hypothèse que les poissons de limite nord de répartition ont des longueurs totales plus petites qu'en limite sud (Perry *et al.*, 2005). Chez la plupart des poissons, les relations longueur / poids sont considérées comme des modèles de croissance allométriques du type :

$$W = aL^b$$

avec W le poids du poisson exprimé en grammes, « a » une constante dépendant de l'espèce considérée, L la longueur du poisson exprimée en centimètres, et b le coefficient d'allométrie généralement voisin de 3 (Karachle & Stergiou, 2012). Si $b < 3$ ou $b > 3$, la relation allométrique est respectée et si $b = 3$, la relation taille/poids est alors isométrique. Toutes les analyses ont été réalisées sur le logiciel R (R, 2015).

II.6. Analyse de la relation longueur de l'otolithe / longueur du poisson

Afin d'être de bons indicateurs d'âge, les otolithes doivent remplir trois conditions : 1) ils doivent avoir une croissance continue tout le long de la vie du poisson, 2) les stries de croissance doivent être visibles, et 3) ces accroissements doivent correspondre à une échelle de temps connue (Fowler, 1990). Les deux dernières conditions sont remplies en ce qui concerne *S. aurata*, appuyées par des analyses de croissance présentes dans la littérature (Mercier *et al.*, 2011; Isnard *et al.*, 2015). Pour vérifier la première condition, ce paramètre a été évalué via la relation entre la longueur totale du poisson et la

longueur de l'otolithe en utilisant un modèle linéaire. Cette analyse va inclure également les sites et leurs interactions comme facteurs afin de déterminer la variation intra-spécifique au sein de ce modèle. Des tests de Student ont été réalisés afin de vérifier la linéarité des modèles.

II.7. Lecture des stries de croissance

Une fois les analyses chimiques terminées, les otolithes ont été colorés, rendant la lecture des stries de croissance plus discriminante. Une attaque chimique a été réalisée à l'EDTA 5% pendant 2 minutes avant la coloration au bleu de toluidine durant 2 autres minutes. Les otolithes ont ensuite été rincés à l'eau déminéralisée puis photographiés en lumière transmise et réfléchiée avec une caméra (Nikon DS-Ri1) reliée à une loupe binoculaire (Nikon SMZ1000). Les lectures d'âge et les analyses de distance entre chaque strie annuelle ont été réalisées avec le logiciel ImageJ.

La lecture des stries de croissance des otolithes a été réalisée sous loupe binoculaire en utilisant la lumière réfléchiée et transmise. En effet, selon la source de lumière utilisée, les stries sont plus ou moins visibles. Les stries les plus proches de l'extrémité sont généralement plus lisibles avec la lumière transmise. L'âge a été déterminé de la même manière pour l'ensemble des individus, en comptant les stries à partir du noyau et en suivant l'axe le plus long, jusqu'au bord de l'otolithe ; la première strie après la fin du noyau étant la strie marquant la première année (Figure 22). Le comptage des stries (Encadré #3) a été réalisé pour chaque individu en sélectionnant les individus et les populations de manière aléatoire. Les lectures ont été réalisées à deux reprises, par deux personnes différentes. Afin d'assurer l'homogénéité des lectures entre les lecteurs, le même transect a été utilisé. Des lectures avant et après coloration de l'otolithe ont été réalisées. L'analyse des résultats obtenus après coloration des lames minces d'otolithes a été justifiée par un calcul du taux d'erreur entre la lecture d'âge avant coloration et celle après coloration. Dans la plupart des cas, ces erreurs de lectures sont liées à la mise en évidence, par coloration, de la dernière strie (qui est très peu visible sans coloration). Pour la suite des analyses, toutes les lectures d'âge ont été réalisées sur les otolithes colorés. Les taux d'erreur entre les lectures d'un même lecteur et entre les différents lecteurs ont été déterminés.



Figure 22. Visualisation des stries de croissance (flèches) sur des otolithes de daurades royales : (a) individu âgé de 2 ans issu du site de la baie de Royan (Ro) et (b) individu âgé de 7 ans issu du site de la baie de Bournemouth (Bo).

Le besoin de réaliser des lames minces pour la microchimie des otolithes nous a conduits à l'utilisation des otolithes pour la détermination de l'âge. L'écaille est très souvent utilisée pour l'ageage chez la daurade royale (Kraljević & Dulčić, 1997; Akyol & Gamsiz, 2011). Le protocole de préparation des écailles et de lecture d'âge utilisé correspond au protocole établi par Mahé *et al.* (2009) pour la daurade royale. Ce protocole indique que les lectures des écailles, prélevées sous la nageoire pectorale, doivent être réalisées en lumière transmise sur la plus grande distance entre le bord et le centre de croissance de l'écaille. Au minimum cinq écailles par individus doivent être lues. Dans notre étude, lorsque la détermination de l'âge par lecture des otolithes a semblé trop problématique, une vérification sur une dizaine d'écailles a donc été effectuée. Des déterminations d'âge ont été réalisées à la fois sur les otolithes et sur les écailles de quelques individus (25 individus de la population Bo, 17 individus de la population Er) afin d'évaluer la variabilité entre ces deux méthodes de mesure par une corrélation linéaire et un test de Fisher.

II.8. Modèle de croissance

Le modèle de croissance utilisé est celui de Von Bertalanffy, représenté par l'équation :

$$L(t) = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

avec $L(t)$ la longueur du poisson au temps t , L_{∞} la longueur moyenne asymptotique, k le coefficient de croissance et t_0 l'âge théorique pour lequel le poisson a une longueur nulle. Il s'agit du modèle le plus utilisé et le plus étudié pour les analyses de croissance, permettant ainsi des comparaisons inter et intra-spécifiques. Le modèle a été adapté à l'aide de la méthode de Ford-Walford à partir des données moyennes de longueur-âge. Les paramètres du modèle non-linéaire de Von Bertalanffy (L_{∞} , k et t_0) ont été estimés avec la fonction `nls()` du logiciel R. Deux modèles ont été développés sur deux jeux de

données en raison de la variabilité de certains individus. Pour cela, le package « FSA » a été utilisé sur R. Les paramètres de ces deux modèles ont ensuite été comparés. Afin de tester individuellement ces paramètres, des modèles communs ont été créés sur la base du modèle général :

$$L(t) = L_{\infty}[\text{groupe}](1 - e^{-k[\text{groupe}](t-t_0[\text{groupe}])})$$

Les trois paramètres du modèle général sont estimés pour chacun des groupes (« groupe » est 1 si les individus vont dans le groupe 1 et « groupe » est 2 si les individus vont dans le groupe 2). Les modèles communs vont alors avoir un, deux ou les trois paramètres en commun. Par exemple, un modèle avec L_{∞} et k en commun, s'écrira :

$$L(t) = L_{\infty}(1 - e^{-k(t-t_0[\text{groupe}])})$$

Le meilleur modèle va être déterminé en interprétant les résultats des différentes ANOVA et des valeurs d'AICs (Critère d'Information d'Akaike, Akaike (1998)) déterminées par :

$$AIC = n \left(\log \left(\frac{RSS}{n} \right) \right) + 2k$$

avec n le nombre d'observations, RSS la somme des carrés des résidus et k le nombre de paramètres estimés.

A partir des paramètres k et L_{∞} du modèle, l'indice de performance de croissance globale (Munro & Pauly, 1983; Pauly & Munro, 1984) a été calculé par :

$$\phi' = \log(k) + 2 * \log(L_{\infty})$$

Cet indice permet de comparer les courbes de croissance portant sur la même espèce en prenant en compte les paramètres résultant du modèle de croissance. La mortalité naturelle, corrélée avec la température T moyennée sur l'ensemble du golfe de Gascogne pendant l'année 2015 (14,7°C) et les paramètres L_{∞} et k du modèle de croissance, a également été déterminée par la formule développée par Pauly (1980) :

$$\log_{10} M = -0,0066 - 0,279 * \log_{10} L_{\infty} + 0,6543 * k + 0,4634 * \log_{10} T$$

Cet indice permettra de déterminer si le taux de mortalité naturelle est différent de celui des poissons de mer Méditerranée et d'évaluer l'état des stocks en limite nord de répartition.

II.9. Identification des habitats en fonction des stades de vie

Pour chaque individu analysé, les valeurs de ratios éléments:calcium ont été représentées graphiquement selon les transects réalisés. L'observation des profils élémentaires a permis de définir des tendances communes pour les individus d'un même site. Un profil type a été sélectionné par site et la fréquence d'observation de ce profil a été calculée.

L'identification de milieux de vie et de changement d'habitat à partir de la composition multi-élémentaire des otolithes repose en principe sur une caractérisation au préalable de la composition

chimique de l'eau des habitats pouvant être fréquentés par les individus de l'espèce ciblée, ainsi qu'une étude de la variabilité temporelle et spatiale de cette composition. Dans notre étude, il ne nous a pas été possible de recueillir ces informations. Pour autant, nous nous sommes appuyés sur les données issues de la littérature, notamment pour déterminer les valeurs de Sr:Ca dans l'otolithe correspondant au milieu estuarien et au milieu marin (Tableau 8). Les valeurs choisies se basent essentiellement sur les analyses de Gillanders & Kingsford (2003) qui ont été réalisées d'une part sur des sparidés et d'autre part au niveau de différents sites estuariens. Ainsi, un ratio Sr:Ca inférieur à 4,5 mg.g⁻¹ dans l'otolithe indique le passage dans une masse d'eau côtière estuarienne tandis que des valeurs supérieures à 5 mg.g⁻¹ indiquent un passage en milieu marin.

Tableau 8. Seuils des ratios Sr:Ca (mg.g⁻¹ Ca) dans les otolithes de différents modèles biologiques par type d'habitat : eau douce, estuaire et milieu marin.

Modèle	Seuil en mg/g de Ca	Site	Référence
Téléostéens	Eau douce : < 2,2.10 ⁻³	Baie de Chesapeake, fleuve de l'Hudson (Etats-Unis) et fleuve Chikugo (Japon)	Secor & Rooker (2000)
	Estuaire : 2,2.10 ⁻³ < Sr:Ca < 4,8.10 ⁻³		
	Mer : > 4,8.10 ⁻³		
Sparidés	Estuaire : < 4,5.10 ⁻³	15 estuaires (Australie)	Gillanders & Kingsford (2003)
<i>Anguilla anguilla</i>	Eau douce : < 2,10 ⁻³ Estuaire : 2,10 ⁻³ < Sr:Ca < 5,10 ⁻³ Mer : > 6,10 ⁻³	Estuaire de la Gironde (France)	Daverat & Tomas (2006)
<i>Anguilla anguilla</i>	Eau douce : < 2,2.10 ⁻³ Estuaire : 2,2.10 ⁻³ < Sr:Ca < 4,9.10 ⁻³ Mer (salinité > 20 psu) : > 4,9.10 ⁻³	Estuaire de l'Adour (France)	Tabouret <i>et al.</i> (2010)

Les premiers changements de milieu potentiels ont été évalués par la recherche de points d'inflexion des transects lors des premiers pics élémentaires. Afin d'évaluer si les individus changent de milieu à la même période de leur cycle de vie, le moment du premier changement de conditions environnementales a été déterminé. Pour cela, les distances au noyau ont été normalisées pour les deux premières années de vie et des comparaisons de points d'inflexion des courbes ont été effectuées. La position des stries de croissance nous a permis d'estimer l'âge, en mois, du premier

changement de milieu. Des moyennes ont été réalisées par sites afin de pouvoir les comparer avec des tests de Student.

Afin de comparer les zones fréquentées par les daurades royales au stade juvénile, une Analyse en Composante Principale (ACP) a été réalisée à l'aide du package « FactoMineR ». Pour cela, les moyennes des ratios élémentaires des noyaux des otolithes ont été réalisées pour chaque individu.

III. Résultats

III.1. Relation taille / poids

Comme les individus ont, pour la plupart, été échantillonnés en criée, ils ont donc une longueur totale supérieure à la taille limite de capture (23cm). Les longueurs des individus sont comprises entre 29 et 57 cm et les poids entre 456 et 2670 g. La longueur moyenne des individus échantillonnés est de $41,5 \pm 6,7$ cm, le poids moyen de $1311 \pm 571,3$ g et l'âge moyen, dont l'évaluation sera détaillée plus loin, de $5,5 \pm 2,8$ ans (Tableau 9). Les individus issus du site de Cc ont été séparés en deux groupes en raison de leur variabilité importante de croissance avec les plus petits individus dans Cc1 et les plus grands individus dans Cc2. En effet, au sein de ce site, une partie des individus (Cc1) présente une longueur moyenne de $45,8 \pm 1,4$ cm, un poids moyen de $1685,1 \pm 92,5$ g et un âge moyen de $8,1 \pm 1,5$ ans alors qu'une autre partie (Cc2) a une longueur moyenne de $51,9 \pm 1,7$ cm, un poids moyen de $2217,6 \pm 110,2$ g et un âge moyen plus faible, de $6,6 \pm 1,3$ ans.

Tableau 9. Minimums, maximales et moyennes des longueurs totales (cm), du poids (g) et des âges (années) des 116 individus de *Sparus aurata* échantillonnés en fonction des sites : baie de Royan Ro, golfe du Morbihan Qu, baie de Concarneau Cc (Cc1 et Cc2), rade de Brest Br, baie de Torquay Er et baie de Bournemouth Bo (N : effectif par site).

Site	N	Longueur totale (cm)				Poids (g)				Age (année)			
		Min	Max	Moy	sd	Min	Max	Moy	sd	Min	Max	Moy	sd
Ro	24	30,0	39,0	33,8	2,1	456,0	936,0	611,2	107,6	2	4	2,1	0,4
Qu	10	29,0	35,5	32,3	2,0	513,5	741,5	601,8	81,4	2	3	2,4	0,5
Cc1	8	44,0	49,0	45,8	1,4	1540,0	1832,0	1685,1	92,5	6	11	8,1	1,5
Cc2	11	49,7	54,8	51,9	1,7	2036,5	2390,5	2217,6	110,2	5	9	6,6	1,3
Br	14	40,5	57,3	48,1	5,3	1248,0	2670,0	1779,0	435,0	3	9	5,3	1,7
Er	20	41,0	49,0	43,7	2,3	1224,0	1976,0	1609,0	224,6	4	12	7,2	2,3
Bo	19	37,3	48,0	42,8	2,7	989,0	1926,0	1394,0	254,3	4	11	7,7	1,8
Total	116	29,0	57,3	41,5	6,7	456,0	2670,0	1311,0	571,3	2	12	5,5	2,8

La relation taille/poids des individus est allométrique : $W = 0,099L^{2,537}$ (Figure 23). Le poisson grandit alors plus vite en longueur qu'il ne grossit en poids ($b < 3$).

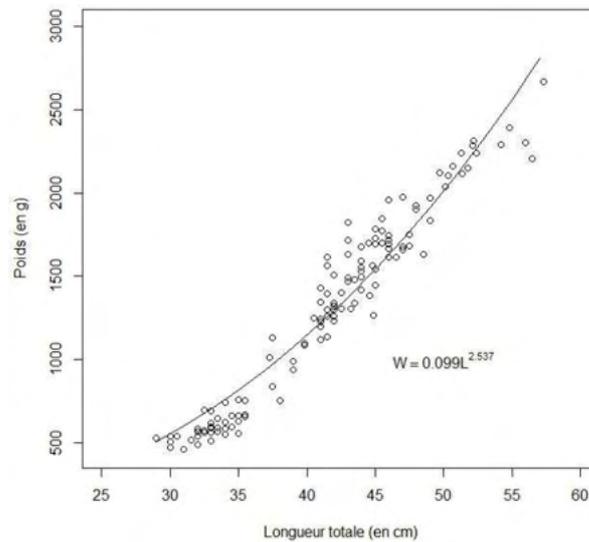


Figure 23. Relation taille/poids des individus de daurades royales échantillonnés.

III.2. Relation longueur de l'otolithe et longueur du poisson

Afin d'évaluer si la croissance de l'otolithe est continue tout le long de la vie du poisson, la relation entre la longueur de l'otolithe et celle du poisson a été analysée (Figure 24).

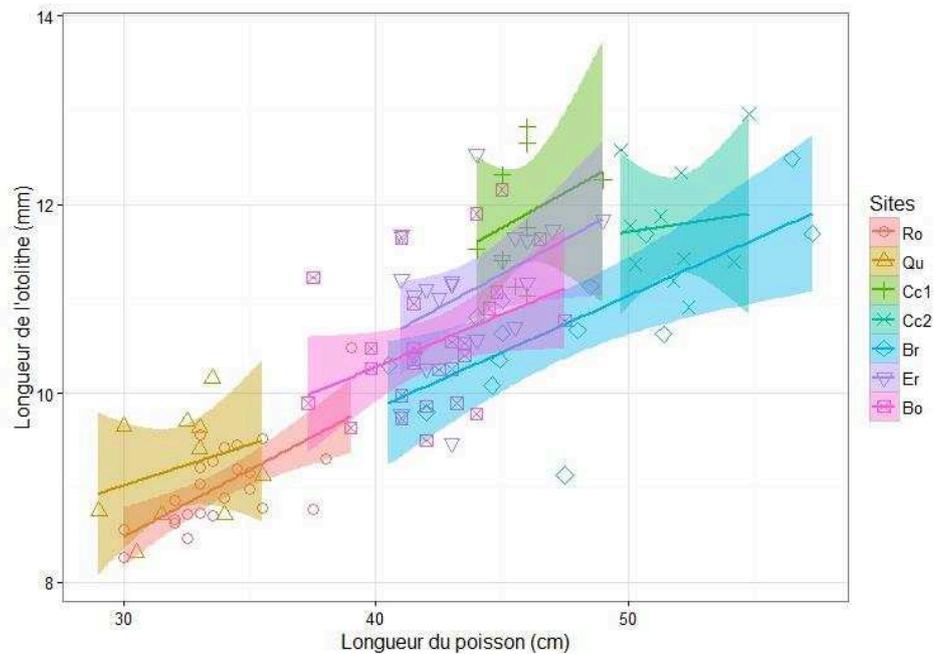


Figure 24. Corrélation entre la longueur de l'individu et la longueur de l'otolithe de *Sparus aurata* en fonction des sites : baie de Royan (Ro), golfe du Morbihan (Qu), baie de Concarneau (Cc), rade de Brest (Br), baies de Torquay (Er) et de Bournemouth (Bo).

La longueur des otolithes est linéairement associée à la longueur totale du poisson (Tableau 10) avec un risque d'erreur inférieur à 5% (test de Fisher, $R^2 = 0,7494$, $F = 222,7$, $p\text{-value} < 0,001$, $n = 116$). Pour un site déterminé et une longueur totale donnée, l'âge des poissons n'est pas significativement associé linéairement à la longueur de l'otolithe ($p = 0,551$). Il n'y a pas de différence significative de longueur des otolithes entre les sites lorsque celle-ci est ajustée sur la longueur des poissons, excepté pour Cc1 qui présente des individus avec des otolithes plus grands (estimation de 0,93 mm) lié à la plus grande taille des poissons échantillonnés.

Tableau 10. Résultats des modèles linéaires entre la longueur de l'otolithe de la daurade royale et (1) la longueur totale des individus ; (2) les sites : baie de Royan Ro, golfe du Morbihan Qu, baie de Concarneau Cc, rade de Brest Br, baie de Torquay Er et le site de la baie de Bournemouth (Bo) qui a été considéré comme le groupe de référence ; et (3) l'âge des individus.

Variable à expliquer	Variables explicatives	Estimation	Ecart type	Test de Student	p-value	
Longueur de l'otolithe	Interception	5,63	0,97	5,81	<0,001	
	Longueur totale du poisson	0,11	0,03	4,17	<0,001	
	Sites	Ro	-0,42	0,27	-1,56	0,122
		Qu	-0,06	0,32	-0,19	0,851
		Cc1	0,93	0,24	3,84	<0,001
		Cc2	0,2	0,36	0,56	0,577
		Br	-0,32	0,29	-1,11	0,27
		Er	0,39	0,18	2,18	0,032
	Age	0,03	0,05	0,6	0,551	

III.3. Estimations d'âge

Sur 116 lectures d'otolithes, le pourcentage de différences entre les lectures avant coloration et après coloration est de 29,31 %. Ce pourcentage est lié majoritairement à la faible visibilité des stries les plus proches du bord de l'otolithe en absence de coloration. Le pourcentage de différences entre deux comptages d'un même lecteur est de 3,45 %. Le pourcentage de différences entre deux lecteurs sur 116 lectures est de 6,25 %. Concernant la lecture des écailles, le taux d'erreur entre les lectures des écailles d'un même individu est de 24,2 %, les écailles dégénérées ont été écartées. Entre les lecteurs, sur les 42 écailles analysées, le taux d'erreur s'élève à 16,7 %. Les lectures différentes sur les otolithes et les écailles d'un lecteur à l'autre ont été effectuées une troisième fois, en discussion entre les deux lecteurs, afin d'obtenir l'âge exact du poisson.

La relation linéaire entre l'âge déterminé par otolithométrie et celui déterminé par scalimétrie a été mise en évidence dans la figure 25 (test de Fisher, $R^2 = 0,7825$, $F = 148,5$, $p\text{-value} < 0,001$, $N = 42$).

On peut voir de nombreuses différences, avec des écarts entre l'âge déterminé par otolithométrie et celui déterminé par scalimétrie pouvant atteindre deux ans. Cette différence peut être expliquée par la grande variabilité intra-individuelle observée lors de l'ageage des poissons avec les écailles. En effet, sur la dizaine d'écailles observées par individu, de nombreuses variations ont été mises en évidence.

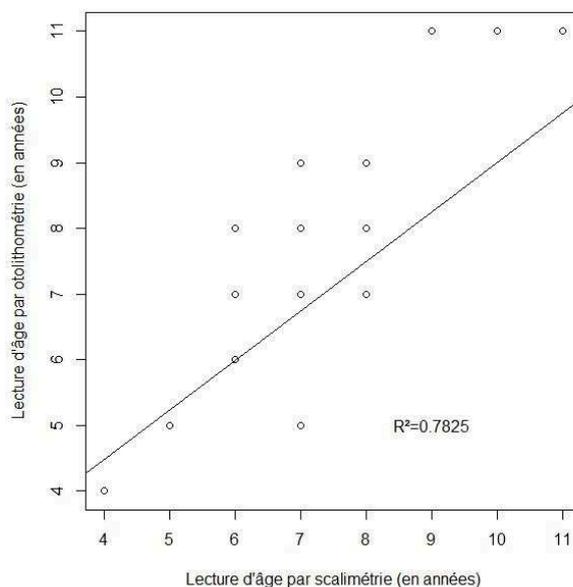


Figure 25. Corrélation de l'ageage de la daurade royale par scalimétrie et par otolithométrie (N=42).

Les 116 individus échantillonnés utilisés pour cette étude sont âgés entre 2 et 12 ans (Tableau 11). Les individus âgés de deux ans sont la classe d'âge la plus représentée de l'échantillonnage (24,1 %), puis il y a 18,1 % d'individus âgés de 7 ans et 12,9 % d'individus âgés de 8 ans. D'autre part, un individu de 10 ans et un individu de 11 ans ont également été échantillonnés. La différenciation des gonades mâles et femelles permet d'estimer l'âge de changement de sexe aux alentours de 2 ans. Cependant, il s'avère plus tardif pour les individus de Bo et Er qui représentent la totalité de l'échantillonnage de mâles entre 37 et 47 cm.

Tableau 11. Clé taille-âge des individus de daurades royales échantillonnées basée exclusivement sur la lecture d'âge par otolithométrie.

Longueur (cm)	Classes d'âge													Total
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
29			1											1
30			3											3
31			1											1
32			4											4
33			7	2										9
34			4	2										6
35			4											4
36			3											3
37						1								1
38			1	1					1					3
39					1	1								2
40						1			1					2
41					4				2	1				7
42				1		1	2	3	3	1				11
43						2		5	1					8
44					1		1	3		2		1		8
45					1	2	1	1	4		1			10
46							2	2	1	2		1	1	9
47												3		3
48				1		1			1			1		4
49							1		1			1		3
50						2		1						3
51							2	1						3
52						1	1	2						4
53														0
54									1					1
55										1				1
56														0
57									1	1				2
58														0
Total	0	0	28	7	7	12	10	21	15	7	1	7	1	116
Pourcentage	0	0	24,1	6,0	6,0	10,3	8,6	18,1	12,9	6,0	0,9	6,0	0,9	
Longueur moyenne (cm)	0	0	33,3	37,1	41,6	44,4	46,8	44,5	45,6	47,7	45,0	46,7	46,0	
Ecart type	0	0	2,1	5,7	2,1	4,7	3,7	3,8	4,8	5,9	NA	1,7	NA	

III.4. Modèle de croissance

Le modèle de croissance a été établi dans un premier temps sur l'ensemble des individus (Figure 26.a). Ce modèle de croissance prenant en compte l'ensemble des données semble montrer que les individus des sites de Br et Cc2 présentent une dissemblance par rapport aux individus des autres groupes. La dispersion des individus, liée à des poissons plus grands, a conduit à réaliser deux modèles de croissance sur deux jeux de données : d'une part en regroupant les individus de Cc2 et de Br puis d'autre part tous les autres individus. La figure 26.b représente les deux modèles de croissance obtenus.

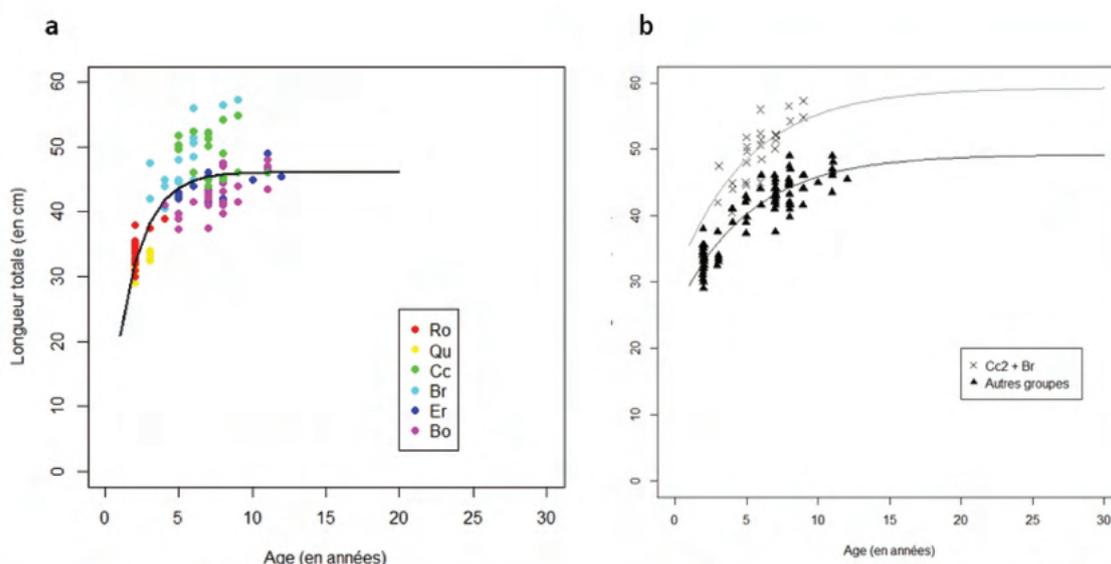


Figure 26. Modèles de croissance de Von Bertalanffy adaptés aux données taille-âge de la daurade royale. (a) Modèle de croissance commun à tous les individus des différents sites représentés par des ronds de couleur : baie de Royan (Ro), golfe du Morbihan (Qu), baie de Concarneau (Cc), rade de Brest (Br), baies de Torquay (Er) et de Bournemouth (Bo). (b) Les individus du site de la rade de Brest (Br) et d'une partie du site de la baie de Concarneau (Cc2) sont représentés par des croix grises et les individus des autres sites par des triangles pleins noirs. Les courbes sont les représentations graphiques des modèles de croissance de von Bertalanffy.

D'après les valeurs des AICs présentées dans le tableau 12, le modèle commun (L_{∞} , k et t_0 en commun) ne convient pas aux données. Après avoir effectué des ANOVA entre les différents modèles communs et d'après les valeurs d'AIC, le modèle avec L_{∞} séparé et k et t_0 en commun conviendrait mieux pour les deux groupes : « Br + Cc2 » et « autres groupes ».

Tableau 12. Valeurs d'AICs des différents modèles de croissance testés sur la daurade royale (L_{∞} : longueur moyenne asymptotique, k : coefficient de croissance, t_0 : âge théorique pour lequel le poisson a une longueur nulle).

Modèle	AIC
L_{∞} , k et t_0 communs	697,77
L_{∞} et k communs	593,27
L_{∞} et t_0 communs	584,34
L_{∞} commun	579,57
k commun	569,73
Modèle général	569,67
k et t_0 communs	569,18
t_0 commun	568,90

Les paramètres de von Bertalanffy obtenus sont indiqués dans le tableau 13. Ces paramètres donnent une taille limite L_{∞} de 59,25 cm pour les individus de Br + Cc2 et de 49,18 cm pour les autres individus, et un paramètre de croissance k de 0,20 an⁻¹ pour les deux groupes.

Tableau 13. Paramètres de Von Bertalanffy estimés pour la daurade royale sur un modèle avec k et t_0 en commun pour les deux groupes (rade de Brest Br + une partie des individus de la baie de Concarneau Cc2) et autres sites. ϕ' est la performance de croissance globale et M la mortalité naturelle.

Sites	N	L_{∞} (cm)	k (an ⁻¹)	t_0	ϕ'	M (an ⁻¹)
Br + Cc2	24	59,25	0,20	-3,62	2,84	0,35
Autres sites	92	49,18	0,20	-3,62	2,68	0,37
Ensemble	116	46,55	0,54	-0,30	3,07	0,73

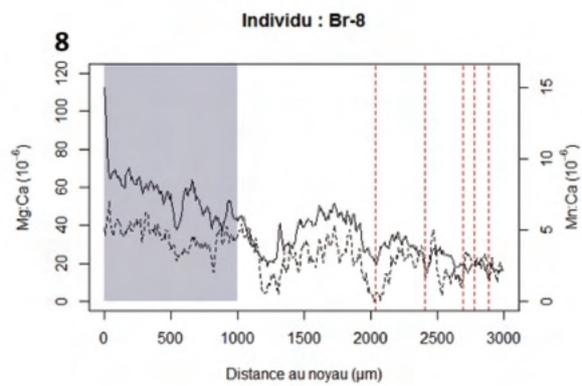
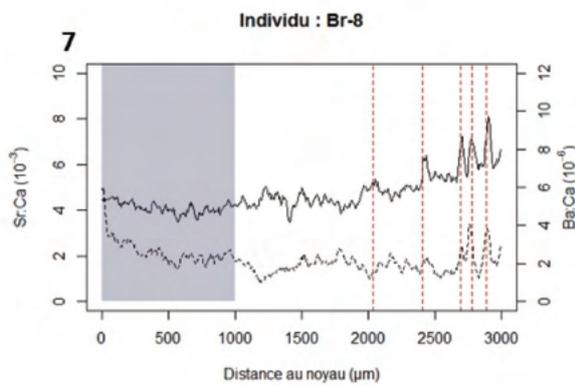
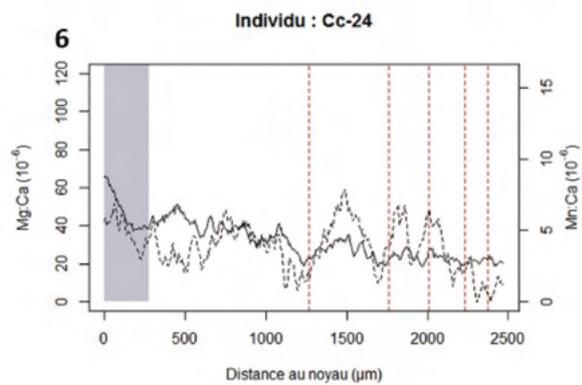
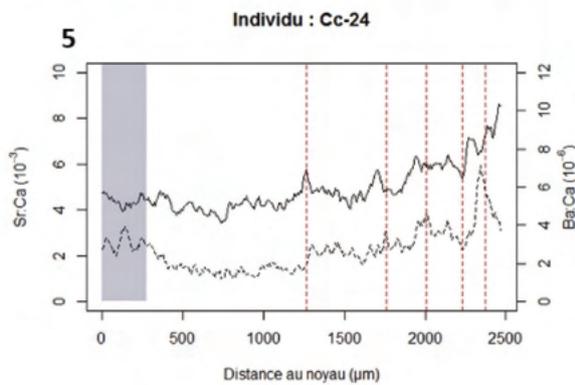
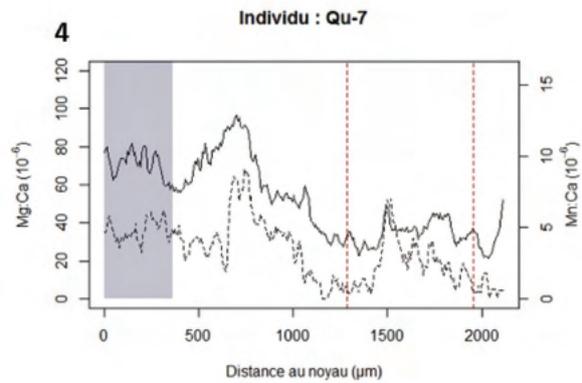
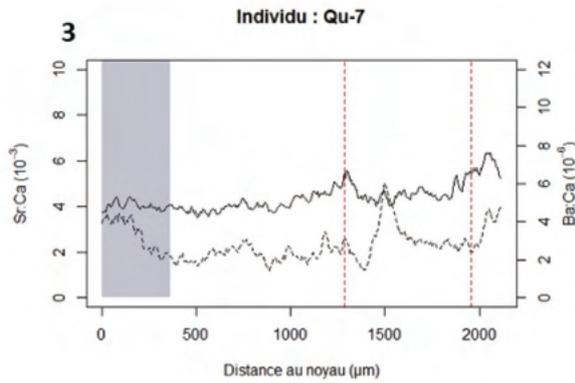
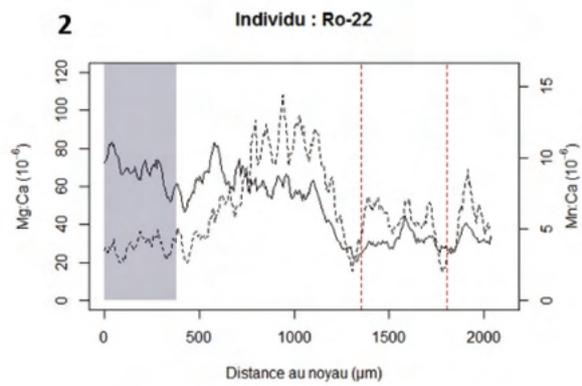
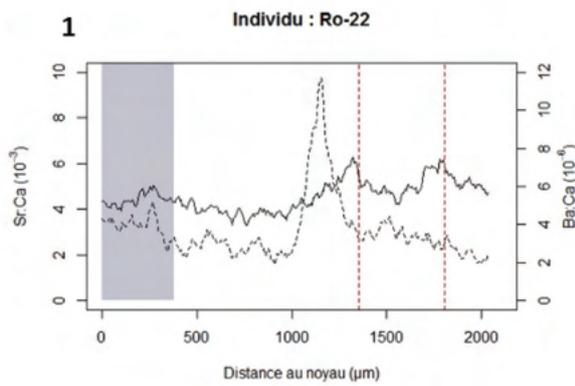
Ces paramètres ont permis de calculer l'indice de performance de croissance globale qui est de 2,84 pour le groupe Br + Cc2 et de 2,68 pour le groupe contenant les autres individus. Pour une température moyenne de 14,7°C (données du projet MARC (<http://marc.ifremer.fr/>), IFREMER, moyenne sur la zone nord Bretagne à nord Espagne), la mortalité naturelle obtenue est de 0,35 an⁻¹ pour le groupe Br + Cc2 et 0,37 an⁻¹ pour le groupe des autres individus.

III.5. Identification des habitats en fonction des stades de vie

Les profils élémentaires du noyau jusqu'au bord de l'otolithe ont été réalisés. Tout le long de ces profils, des variations de ratios Sr:Ca, Ba:Ca, Mg:Ca et Mn:Ca sont observables.

Sur chaque site, un profil type a pu être établi en fonction de sa fréquence d'observation. Ce profil type est caractérisé par des changements simultanés des quatre éléments analysés. Un individu représentatif par site a été choisi pour illustrer graphiquement ce profil. Pour l'ensemble des sites, les fréquences d'observation les plus élevées témoignent du même profil type présenté en figure 27. Les fréquences d'observation de ce profil type sont de 52,6 %, 80 %, 50 %, 70 %, 64,3 % et 66,7 % pour les individus des sites de Ro, Qu, Cc, Br, Er et Bo respectivement. Il est à noter que les individus de Cc qui présentent ce profil sont les individus regroupés pour les modèles de croissance dans « Cc1 ».

Concernant les daurades provenant du site de Ro, le ratio Sr:Ca présente des valeurs moyennes sur les premiers micromètres de $4,3 \cdot 10^{-3} \pm 0,1 \cdot 10^{-3}$ puis on observe des légères augmentations au moment de la première et de la deuxième marque de croissance, avec des valeurs dépassant $6 \cdot 10^{-3}$ (Figure 27.1). En revanche, le ratio Ba:Ca ne présente que très peu de variations, excepté le pic observé à la fin de la première année de vie (Figure 27.1). Les ratios Mg:Ca et Mn:Ca présentent un pic pendant la première puis la deuxième année de vie (Figure 27.2). Sur les autres sites, un schéma élémentaire similaire semble se dessiner. En effet, le ratio Sr:Ca présente des valeurs autour de $4 \cdot 10^{-3}$ puis une augmentation progressive est observée, 1000 à 1800 μm après le nucléus et ce, peu avant la première marque annuelle (Figures 27.3, 27.5, 27.7, 27.9 et 27.11). Les ratios observés en fin de vie peuvent atteindre $6 \cdot 10^{-3}$ à $8 \cdot 10^{-3}$. Cette augmentation progressive du ratio Sr:Ca est accompagnée d'une diminution des ratios Mg:Ca et Mn:Ca (Figures 27.4, 27.6, 27.8, 27.10 et 27.12). Sur l'ensemble des sites, le ratio Ba:Ca montre une augmentation progressive le long des profils, moins marquée pour le jeune individu de Ro (Figures 27.1, 27.3, 27.5, 27.7 et 27.9). Seuls les individus de Bo présentent des pics significatifs en Ba:Ca pendant les 3^{èmes} et 4^{èmes} années de vie (Figure 27.11). Il est à noter que les ratios Mg:Ca et Mn:Ca présentent une cyclicité annuelle marquée notamment chez les individus de Cc, Br et Er (Figures 27.6, 27.8 et 27.10). Au niveau du site de Bo, une forte proportion des individus restant (20,8 %) présente le même profil mais l'augmentation des ratios Sr:Ca apparaît beaucoup plus tôt (à environ 6 mois). A 9-10 mois, les ratios Sr:Ca redeviennent inférieurs à $4,5 \cdot 10^{-3}$. Puis, un nouveau pic de strontium (ratio Sr:Ca supérieur à $5 \cdot 10^{-3}$) est observé à l'âge de 2-3 ans.



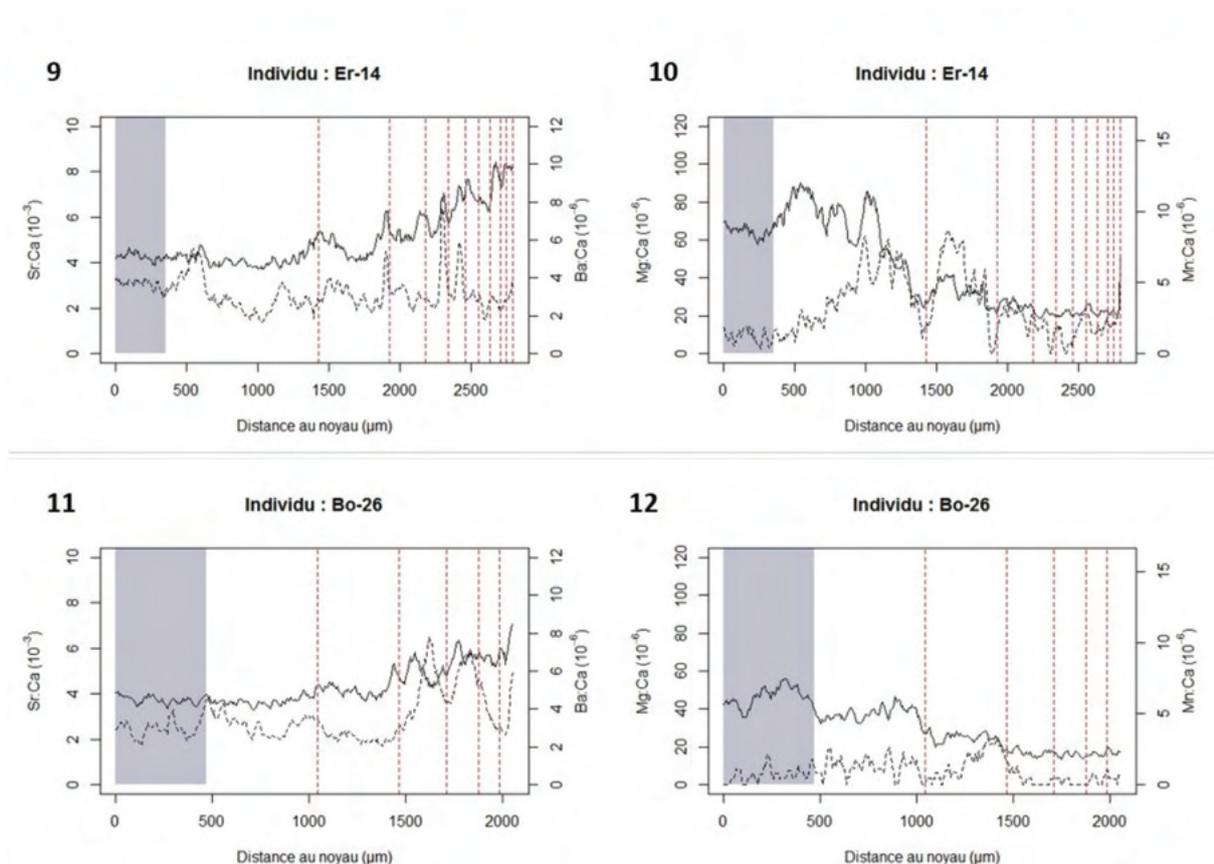
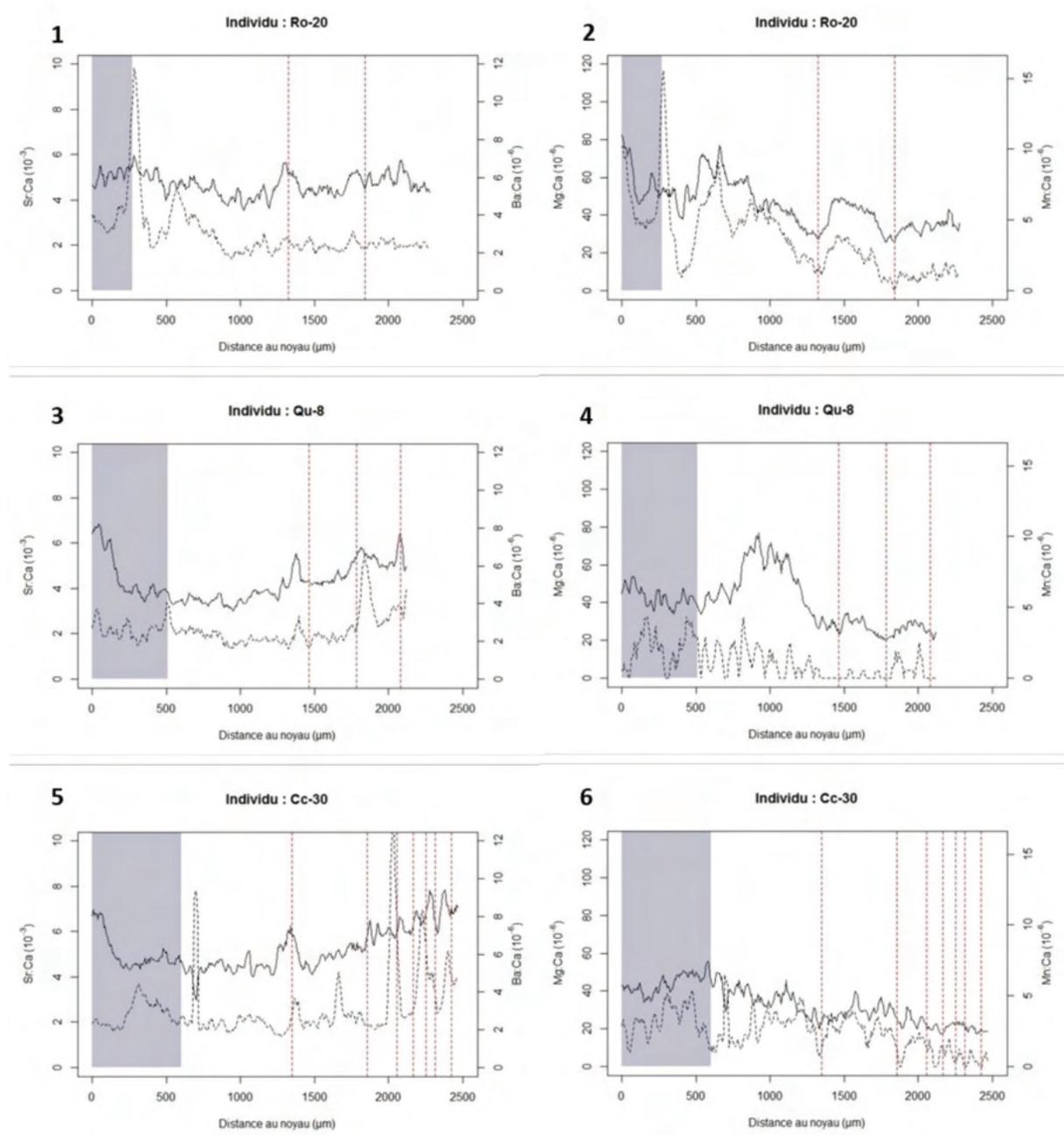


Figure 27. Profils types élémentaires #1 réalisés du noyau jusqu’au bord de l’otolithe de daurades royales. Un individu caractéristique de chaque site est représenté : baie de Royan (Ro), golfe du Morbihan (Qu), baie de Concarneau (Cc), rade de Brest (Br) et baies de Torquay (Er) et de Bournemouth (Bo). Les transects numérotés impairs sont la représentation des ratios (en $\mu\text{g/g}$ de Ca) de Sr:Ca en ligne pleine et Ba:Ca en ligne pointillée. Les transects numérotés pairs sont la représentation des ratios (en $\mu\text{g/g}$ de Ca) Mg:Ca en ligne pleine et Mn:Ca en ligne pointillée. La zone grise correspond au noyau et les lignes en pointillé rouge aux stries de croissance.

Un autre profil est aussi observé, quoi qu’en fréquence légèrement plus faible pour l’ensemble des sites (42,1 %, 20 %, 50 %, 30 %, 28,6 % et 12,5 % pour les sites de Ro, Qu, Cc, Br, Er et Bo respectivement), il est présenté en figure 28. Concernant les individus de Cc, il s’agit de 70% des individus regroupés dans « Cc2 » pour l’établissement des modèles de croissance.

Le ratio Sr:Ca des individus de Ro présente peu de variations au cours du transect mais on peut observer un ratio moyen de $5,1 \cdot 10^{-3} \pm 0,4 \cdot 10^{-3}$ sur les 100 premiers micromètres du transect puis une diminution progressive (Figure 28.1). On observe également un pic au niveau de la première strie de croissance ($\text{Sr:Ca} > 5 \cdot 10^{-3}$). Le ratio Ba:Ca est relativement stable avec un pic juste après le noyau, également observé pour les individus de Cc et Br. Le même pic est observé pour le ratio Mn:Ca (Figure 28.2). Des variations saisonnières sont observées pour les ratios Mg:Ca et Mn:Ca avec des pics au cours de la première et de la deuxième année de vie. Concernant les individus des sites de Qu, Cc, Br et Er, on observe un ratio Sr:Ca élevé pendant les premiers micromètres ($5,5 \cdot 10^{-3} \pm 0,7 \cdot 10^{-3}$ en moyenne sur l’ensemble de ces sites, Figures 28.3, 28.5, 28.7, et 28.9). Puis, le ratio Sr:Ca diminue jusqu’à la fin de la première année où l’on observe un pic. Une augmentation progressive est ensuite observée.

Concernant les individus du site de Qu, on peut observer une augmentation du ratio Mg:Ca au cours de la première année (Figure 28.4), identique à l'augmentation observée dans le premier profil type développé (Figure 27.4). Très peu de variations du ratio Mn:Ca sont observées pour les individus de Qu (Figure 28.4). Pour les individus des sites de Cc, Br, Er et Bo (Figures 28.6, 28.8, 28.10, et 28.12), les variations du ratio Mg:Ca sont très faibles. Cependant, on peut observer des variations cycliques du ratio Mn:Ca. Les individus de Bo présentent des évolutions cycliques des ratios Sr:Ca et Ba:Ca avec des pics marqués à la fin de la première et deuxième année, ainsi qu'au début de la troisième année (Figure 28.11).



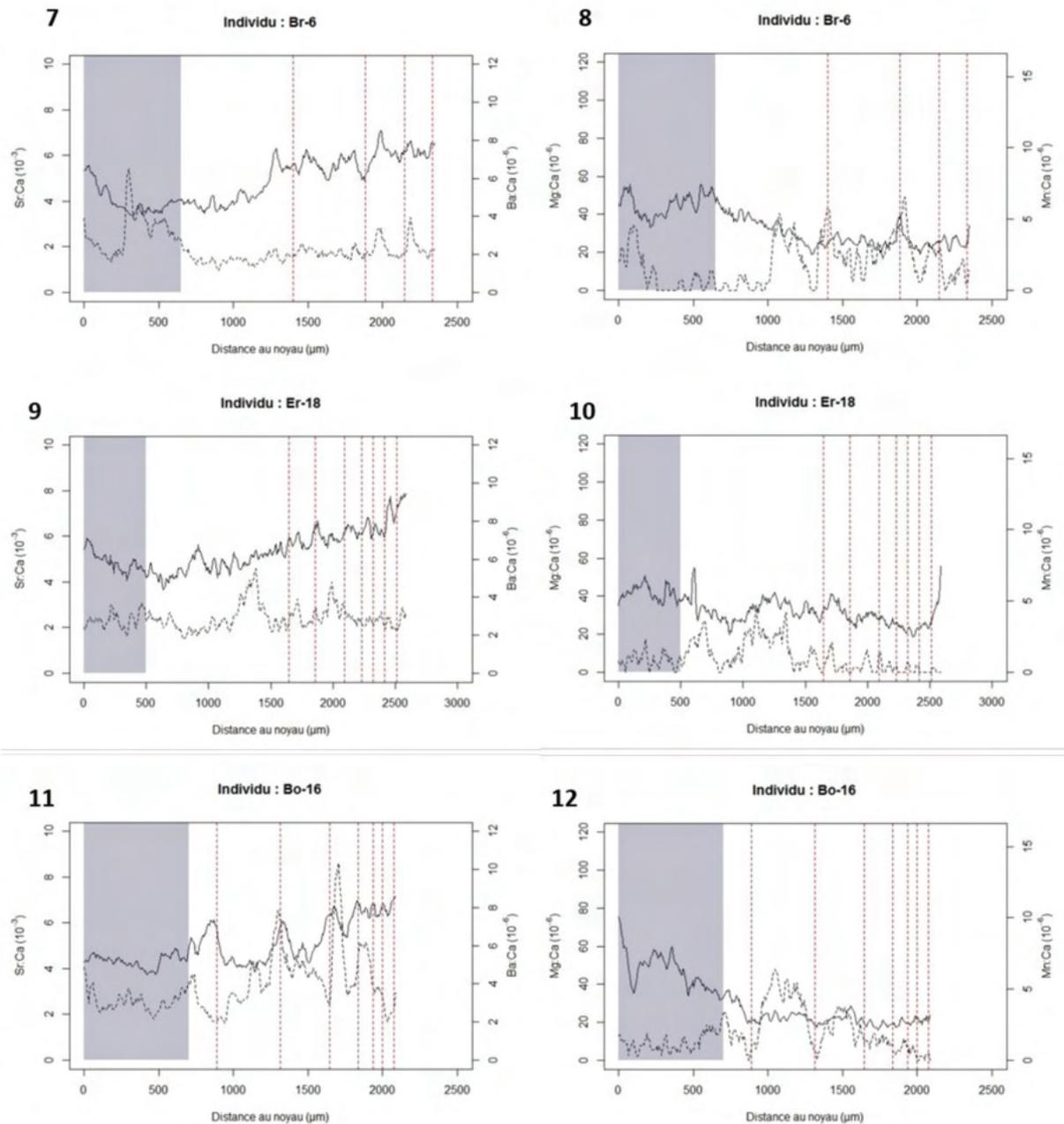


Figure 28. Profils types élémentaires #2 réalisés du noyau jusqu’au bord de l’otolithe de daurades royales. Un individu caractéristique de chaque site est représenté : baie de Royan (Ro), golfe du Morbihan (Qu), baie de Concarneau (Cc), rade de Brest (Br) et baies de Torquay (Er) et de Bournemouth (Bo). Les transects numérotés impairs sont la représentation des ratios (en µg/g de Ca) de Sr:Ca en ligne pleine et Ba:Ca en ligne pointillée. Les transects numérotés pairs sont la représentation des ratios (en µg/g de Ca) Mg:Ca en ligne pleine et Mn:Ca en ligne pointillée. La zone grise correspond au noyau et les lignes en pointillé rouge aux stries de croissance.

Les analyses multi-élémentaires de l'ensemble des individus ont pu mettre en évidence le moment du premier changement de conditions environnementales. Pour tous les individus, la distance des transects réalisés par ablation laser a été normalisée par rapport à la distance du plus grand axe de croissance. La distance normalisée du premier changement de conditions environnementales a été calculée. Ainsi, les individus du site de Cc présentent un premier changement de conditions environnementales à $10,1 \pm 1,7$ mois. L'ensemble des individus de tous les autres sites présentent quant à eux un premier changement de conditions significativement (test de Student, $p = 0,02$) plus tôt, entre $8,5 \pm 1,7$ et $9,2 \pm 1,4$ mois.

Une ACP a été réalisée sur les moyennes élémentaires de la zone correspondant au noyau des otolithes. Les résultats sont représentés dans la figure 29. Le critère de Kaiser (choix des axes avec une valeur propre supérieure à 1) nous a conduits à sélectionner deux axes, permettant d'expliquer à eux deux 63,7% de l'inertie totale. Selon le graphique de corrélation des variables, on observe que l'axe 1 oppose le ratio Sr:Ca au ratio Mn:Ca. Les individus ne sont pas clairement différenciés. Il en ressort tout de même que l'axe 1 oppose les individus qui ont montré des ratios Sr:Ca élevés lors des premiers mois de vie (notamment les individus Ro-20, Qu-8, Cc-30 et Er-18 dont les profils sont présentés dans la figure 28) aux individus avec de plus faibles ratios Sr:Ca et des ratios Mn:Ca plus élevés (avec les individus Br-8 et Qu-7 dont les profils sont présentés dans la figure 27). Les individus de Ro ne sont pas regroupés en un seul « pool » d'individus, témoignant d'une variabilité élémentaire au sein de la population.

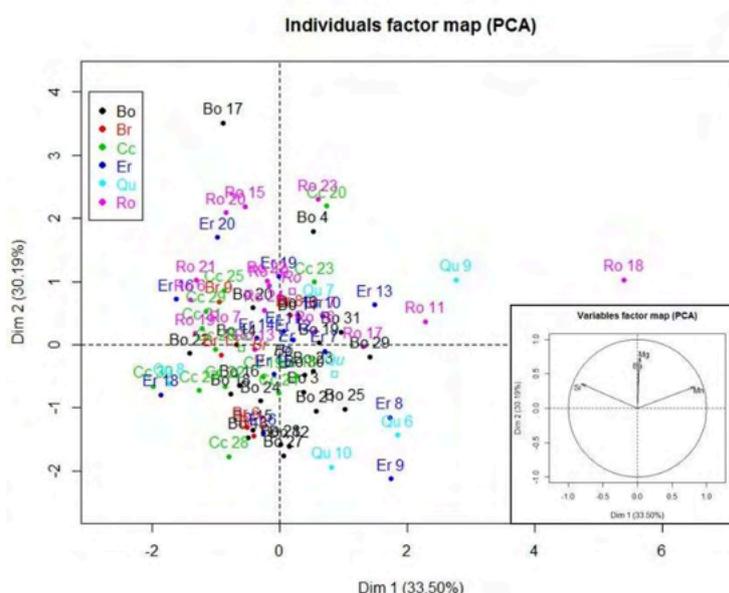


Figure 29. Analyse en composante principale (ACP) réalisée sur la moyenne des valeurs des ratios élémentaires (Sr:Ca, Ba:Ca, Mg:Ca et Mn:Ca) du noyau des otolithes de daurades royales. Les sites (baie de Royan Ro, golfe du Morbihan Qu, baie de Concarneau Cc, rade de Brest Br, baie de Torquay Er et baie de Bournemouth Bo) sont représentés par des couleurs différentes. Le cercle de corrélation des variables (rapports « élément »:Ca) se situe en bas à droite.

IV. Discussion

Les résultats de ce chapitre permettent d'appréhender la croissance de la daurade royale en limite nord de répartition le premier changement de milieu des individus.

Pertinence de l'ageage de la daurade royale par otolithométrie

Les otolithes sont de très bons indicateurs d'âge utilisés chez des espèces variées de poissons vivant dans tout type de milieu (Pannella, 1971; Fowler, 1990; Panfili *et al.*, 2002; Bolle *et al.*, 2004; Mercier *et al.*, 2011). Ce travail a permis de valider l'utilisation de l'otolithe comme outil d'estimation de l'âge chez la daurade royale. Il est toutefois conseillé de réaliser deux lectures par lecteur avec plusieurs lecteurs. Ce travail a également démontré que l'ageage par otolithométrie pouvait palier à certaines imprécisions rencontrées en scalimétrie. Chez la daurade royale, les otolithes apparaissent donc comme des outils pertinents pour l'ageage avec des stries de croissance visibles après coloration. De plus, le calendrier de croissance de cette espèce est connu (Mercier *et al.*, 2011). En effet, les stries de croissance représentent un ralentissement de croissance lié à une période hivernale. Les individus naissent en hiver. Chaque couche riche en protéine marque l'hiver suivant. La dernière condition à remplir pour être de bons indicateurs d'âge est que les otolithes doivent avoir une croissance continue tout au long de la vie du poisson. Cette condition a été vérifiée lors de cette étude. En effet, une relation linéaire significative a été mise en évidence entre la longueur des otolithes et la longueur des poissons. Il en ressort que la croissance de l'otolithe suit la croissance du poisson. Certains ralentissements de croissance, visibles sur l'otolithe, peuvent alors témoigner d'un ralentissement de croissance du poisson. Chez le sábalo *Prochilodus lineatus*, il a été montré que l'estimation des stries de croissance sur les otolithes est plus performante que celle sur les annuli de croissance des écailles (Santana de & Minte-Vera, 2017). Ce résultat est lié à la difficulté dans la lecture des annuli des écailles dont certains peuvent résulter de processus de résorption et de remaniement en relation avec le contrôle de l'homéostasie dans les tissus squelettiques, plutôt qu'à un ralentissement de la croissance (Panfili *et al.*, 2002). Contrairement aux tissus squelettiques, les otolithes ne semblent pas sujets à des résorptions minérales, sauf en cas de stress extrême. Cependant, l'ageage par scalimétrie sur la daurade royale a été validé et est utilisé depuis de nombreuses années (Mahé *et al.*, 2009). La lecture d'âge sur les écailles permet de conserver l'intégrité et l'apparence des poissons et de les maintenir vivants après extraction des écailles. Les éléments obtenus dans notre étude confortent l'intérêt de l'utilisation de l'otolithe comme indicateur d'âge, pour lever le doute en cas d'incertitudes sur les lectures d'âge par scalimétrie.

Croissance de *S. aurata* en limite nord de répartition

Lors de cette analyse, l'âge des poissons s'étendait de 2 à 12 ans. La longueur moyenne asymptotique est comprise entre 49,2 et 59,3 cm, ce qui est inférieur aux données publiées dans la littérature pour la même classe d'âge (Tableau 14). Compte tenu du faible nombre de classes d'âge analysées pour l'établissement de certains modèles de croissance, les résultats ne seront pas comparés aux valeurs des paramètres de von Bertalanffy des études qui portent sur des individus âgés de 0 à 6 ans (Lasserre & Labourg, 1974b; Mehanna, 2007; Emre *et al.*, 2009; Mercier *et al.*, 2011). La longueur infinie obtenue dans cette étude concorde avec les longueurs maximales observées comprises entre 50 et 57,3 cm. Le coefficient de croissance k se trouve dans la même gamme de valeur que ceux trouvés dans la littérature (Tableau 14) et l'âge théorique t_0 pour lequel le poisson a une longueur nulle est quant à lui beaucoup plus faible. Ces paramètres confèrent alors un indice de performance de croissance globale sur l'ensemble des individus de 2,68 à 2,84, inférieur aux données actuellement publiées sur les populations méditerranéennes (Tableau 14), exceptées celles de Mehanna (2007) et Akyol & Gamsiz (2011). La mortalité naturelle de 0,35 à 0,37 an^{-1} est, pour sa part, similaire à celle obtenue par Kraljević & Dulčić (1997) sur la même gamme de taille de poissons. Ces données suggèrent que les individus de limite nord de répartition ont une longueur totale plus petite et une performance de croissance nettement inférieure à celles des individus de mer Méditerranée. Ces observations sont concordantes avec les hypothèses de Perry *et al.* (2005) qui suggèrent une longueur maximale des poissons qui séjournent aux limites d'aires de répartition inférieure à celle des poissons qui se situent en milieu d'aire de répartition. Carscadden *et al.* (1997) ont également mis en évidence, chez une espèce d'eaux froides, le capelan *Mallotus villosus*, une corrélation significative entre la plus petite taille des individus et une température de la mer inférieure. La croissance plus faible est donc liée à une moins bonne fitness des individus en limite d'aire de répartition.

Tableau 14. Paramètres de von Bertalanffy (longueur asymptotique L_{∞} , coefficient de croissance K et âge théorique pour lequel le poisson a une longueur nulle t_0 , indice de performance de croissance (ϕ') et mortalité naturelle (M)) **de cette étude et issus de publications antérieures sur la daurade royale *Sparus aurata*.**

Localité	Age	N	L_{∞} (cm)	k (an^{-1})	t_0	ϕ'	M (an^{-1})	Référence
Golfe de Gascogne et Manche (France + UK)	2-12	100	49,2	0,20	-3,62	2,68	0,37	Cette étude
Bretagne (France)	3-9	25	59,3	0,20	-3,62	2,84	0,35	Cette étude
Estuaire de la Mirna (Croatie)	1-12	314	59,8	0,15	-1,71	6,30	0,32	Kraljević & Dulčić (1997)
Mer Adriatique (Croatie)	1-22	462	85,0	0,07	-2,82	6,27	-	Kraljević <i>et al.</i> (1998)
Mer d'Égée (Turquie)	2-7	332	65,0	0,14	-2,47	2,77	0,34	Akyol & Gamsiz (2011)
Baie des Alfaques (Espagne)	1-7	611	62,2	0,17	-0,63	6,49	-	Suau & Lopez (1976)
Baie de Cadix (Espagne)	1-7	1775	84,5	0,13	-1,59	6,83	-	Arias (1980)
Lagune du Mellah (Algérie)	1-7	370	55,3	0,51	-0,28	7,36	-	Chaoui <i>et al.</i> (2006)
Golfe du Lion (France)	1-6	142	72,3	0,11	-2,21	6,34	-	Mercier <i>et al.</i> (2011)
Côtes de Port Saïd (Egypte)	0-4	1714	38,0	0,50	-0,60	2,86	0,62	Mehanna (2007)
Lagune de Beymelek (Turquie)	0-4	1881	44,6	0,39	-1,33	6,66	-	Emre <i>et al.</i> (2009)
Baie d'Arcachon (France)	1-4	126	42,3	0,46	-0,45	6,70	-	Lasserre & Labourg (1974b)

Dans notre étude, l'établissement des modèles de croissance a permis de révéler des groupes d'individus avec des caractéristiques distinctes. En effet, les individus de la rade de Brest (Br) et une partie des individus de la baie de Concarneau (Cc2) témoignent d'une croissance plus importante. Ces individus atteignent une longueur asymptotique de 59,3 cm, se rapprochant des longueurs asymptotiques des populations de mer Méditerranée. Ces résultats peuvent être expliqués par plusieurs facteurs : 1) la zone de pêche et/ou le type d'engin utilisé peuvent induire la capture d'individus plus grands, 2) des températures plus élevées rencontrées par les poissons tout au long de leur vie, 3) la diversité du régime alimentaire particulièrement élevée pour les individus du site de la baie de Concarneau (résultats du chapitre précédent), 4) la taille relative des habitats disponibles pour les stades de vie successifs : Bolle *et al.* (2004) ont montré que les processus de densité-dépendance peuvent impacter les mécanismes de croissance. En effet, chez la plie ou le lieu noir, la concentration de juvéniles dans des nourriceries restreintes en taille peut expliquer l'absence de changement de croissance durant le stade adulte alors que chez l'églefin dont on n'observe pas de concentration durant la phase juvénile, une augmentation du taux de croissance apparaît. Ces différents paramètres, associés ou non, sont susceptibles d'expliquer les taux de croissance plus élevés des individus prélevés aux sites de la rade Brest (Br) et de la baie de Concarneau (Cc).

La relation d'allométrie taille/poids donne une valeur du coefficient b de 2,537 indiquant que le poisson grandit plus vite en longueur qu'il ne grossit en poids. Certains auteurs ont établi cette relation chez la daurade royale et ont obtenu des valeurs du coefficient b nettement supérieures : 3,052 pour des individus âgés de 1 à 12 ans échantillonnés dans l'estuaire de la Mirna en Croatie (Kraljević & Dulčić, 1997) et 3,087 pour des individus âgés de 0 à 22 ans originaires des côtes de la mer Adriatique (Kraljević *et al.*, 1998). Ces comparaisons suggèrent que les individus de limite nord de répartition ont un poids plus faible à taille égale. Le chapitre précédent a montré que la daurade royale semble trouver les ressources nécessaires pour son alimentation. L'absence de ressource alimentaire ne peut donc pas expliquer une masse du poisson plus faible. Ce phénomène pourrait s'expliquer par une diminution de la masse des poissons, le long d'un gradient du sud du golfe de Gascogne à la Manche, liée à un environnement plus froid. Le coût en énergie nécessaire à la capture des proies et à la reproduction est plus élevé en zone nord qu'en limite sud où la température ne serait pas un paramètre influant sur ces traits de vie.

Quelques études ont montré un effet direct de la température sur les paramètres de reproduction tels que l'âge à maturité, le changement de sexe et le développement des gonades (Okuzawa *et al.*, 1989; Blanco-Vives *et al.*, 2011). Le dénombrement des mâles et femelles au sein de l'échantillonnage a permis de mettre en évidence que le changement de sexe s'effectue aux alentours de l'âge de deux ans. Ce résultat nécessiterait d'être conforté par échantillonnage plus important d'individus âgés entre 1 et 4 ans. La présence de mâles de plus de 37 cm issus uniquement des sites de la baie de Bournemouth (Bo) et de la baie de Torquay (Er) suggère un changement de sexe plus tardif (mâle de 46 cm âgé de 7 ans) en limite extrême nord de répartition.

Changements de milieu

L'analyse microchimique des otolithes permet d'établir le lien entre la composition élémentaire d'un habitat et la composition élémentaire des otolithes et de mettre en évidence les mouvements et migrations notamment chez les diadromes (Daverat & Tomas, 2006; Tabouret *et al.*, 2010; Walther & Thorrold, 2010; Panfili *et al.*, 2012). Cette relation conduit à valider ou invalider l'utilisation de certains éléments comme marqueurs environnementaux. L'analyse des marqueurs sélectionnés permet par la suite de reconstruire le plus fidèlement possible l'histoire de vie du poisson. En environnements côtier et marin, l'utilisation des marqueurs couramment utilisés chez les poissons diadromes (Sr:Ca, Ba:Ca) s'avère plus complexe et insuffisante. En effet, la relation linéaire positive entre les ratios Sr:Ca et la salinité, et négative entre les ratios Ba:Ca et la salinité est connue (Bath *et al.*, 2000; Tabouret *et al.*, 2010), mais elle n'est valide que pour des niveaux de salinité inférieurs à 20 ‰ (Tabouret *et al.*, 2010). En milieu marin, le strontium et le calcium montrent des distributions quasi conservatrices qui

induisent un rapport Sr:Ca constant à des salinités supérieures à 8 ‰ ($19.10^{-3} \text{ mg.g}^{-1}$; Brown & Severin, 2009; Sturrock *et al.*, 2012). Le baryum, quant à lui, présente une distribution de type nutriment en mer (Dehairs *et al.*, 1997). La majorité du strontium et du baryum contenus (83 et 98 % respectivement) dans les otolithes des espèces marines semble issue de l'eau (Walther & Thorrold, 2006). Pour autant, les interactions décrites dans la littérature entre le Sr:Ca et le Ba:Ca dans les otolithes et la température (Elsdon & Gillanders, 2004; Martin & Wuenschel, 2006; Miller, 2011) invitent à prendre des précautions quant à l'utilisation de ces rapports pour reconstruire les mouvements dans des milieux salins.

Mercier *et al.* (2012) ont montré que l'analyse seule du strontium et du baryum ne suffit pas pour l'étude de migrations côtières chez la daurade royale. L'utilisation conjointe de ces éléments avec le magnésium, le manganèse, le chrome et le cuivre a permis d'augmenter la précision de la discrimination des habitats lagunaires et marins de cette espèce. Le manganèse, issu des apports terrigènes, tend à diminuer en concentration dans l'eau avec la profondeur et la distance à la côte (Bruland & Lohan, 2003). Il est utilisé comme témoin d'eaux estuariennes dans de nombreuses études (Elsdon & Gillanders, 2002; Marohn *et al.*, 2011). Le magnésium, présent en quantité significative en milieu marin, est également très utilisé pour témoigner des migrations côtières (Vasconcelos *et al.*, 2008; Benchetrit *et al.*, 2015). Cependant, les variations élémentaires du magnésium, comme pour le manganèse et le baryum, doivent être considérées avec précaution pour la reconstitution des profils environnementaux étant donné le contrôle biologique possible de cet élément dans les otolithes et les interactions potentielles avec la température (Elsdon & Gillanders, 2002; Elsdon & Gillanders, 2004; Martin & Thorrold, 2005; Woodcock *et al.*, 2012).

En prenant en compte l'ensemble des données, la corrélation entre les mouvements effectués par les poissons et les variations de la composition élémentaire dans leurs otolithes n'est pas évidente sur des poissons ne réalisant que des migrations côtières.

Les profils types établis font état d'un premier changement significatif de la composition élémentaire des otolithes peu avant la fin de la première année de vie. Ce changement se caractérise par une augmentation des ratios Sr:Ca qui tendent vers des valeurs caractéristiques des eaux marines strictes. Plusieurs auteurs ont montré qu'il existait un effet négatif de la température sur le rapport Sr:Ca dans les otolithes pour des températures inférieures à 10°C (Campana, 1999; DiMaria *et al.*, 2010). Ces températures sont atteintes au niveau des côtes du golfe de Gascogne et de la Manche en hiver (janvier-février ; données issues du projet MARC : <http://marc.ifremer.fr/>, IFREMER). La première augmentation du Sr:Ca dans les otolithes de cette étude pourrait illustrer la diminution des températures sur un même site et non un mouvement vers une autre masse d'eau. Pourtant, cette augmentation intervient bien avant la marque hivernale des otolithes et donc bien avant la période où

l'influence de la température aurait un effet négatif sur l'otolithe. Par ailleurs, il semblerait que le taux d'accrétion de l'otolithe et le taux de croissance somatique n'aient pas une influence significative sur le rapport Sr:Ca de l'otolithe (DiMaria *et al.*, 2010). Cette augmentation du Sr:Ca est accompagnée d'une diminution du rapport Mn:Ca. Celui-ci ne serait pas affecté par la température ni par la salinité (Martin & Thorrold, 2005). Selon DiMaria *et al.* (2010), il ne serait pas non plus affecté par le taux d'accrétion de l'otolithe et le taux de croissance somatique. Ainsi, cette modification de composition est en faveur de l'hypothèse d'un changement d'un milieu côtier vers le milieu marin. La diminution des rapports Mg:Ca observée au même moment est, elle, plus sujette à discussion. En effet, l'influence de la croissance sur ce rapport a été décrite chez plusieurs espèces dont *Pagrus auratus* (Martin & Thorrold, 2005; Hamer & Jenkins, 2007). Les variations de Mg:Ca observées sont probablement plus liées aux variations du taux de croissance au cours de la vie de l'individu, avec des diminutions d'autant plus marquées en période hivernale.

Selon ces informations, les individus fréquenteraient un milieu côtier ($\text{Sr:Ca} < 4,5 \cdot 10^{-3}$) durant leurs premiers mois de vie, avant de se déplacer en milieu marin ($\text{Sr:Ca} > 5 \cdot 10^{-3}$) juste avant le premier hiver. Les variations régulières observées après le premier hiver, à savoir une augmentation des ratios Mn:Ca et une diminution des ratios Sr:Ca en zone calcique, laissent penser que les individus pourraient revenir en zone côtière avant de repartir de nouveau en mer pour l'hiver suivant (augmentation du ratio Sr:Ca et diminution du ratio Mn:Ca sur une faible période).

Cependant, un autre profil est également observé. Celui-ci semble indiquer une naissance des individus en mer ($\text{Sr:Ca} > 5 \cdot 10^{-3}$), avec un séjour de quelques mois (1 à 3 mois), puis un retour en estuaire ($\text{Sr:Ca} < 4,5 \cdot 10^{-3}$), avant de repartir en mer pour y passer le premier hiver. Les individus retournent ensuite en estuaire. Ce profil est observé en plus faible fréquence pour l'ensemble des sites, excepté pour les individus de la baie de Concarneau (Cc) où le profil est observé à 50% des cas. Ce profil, témoignant d'une naissance des individus en mer, est similaire à ce qui a été observé dans des études microchimiques sur des individus de mer Méditerranée (Mercier *et al.*, 2012; Tournois *et al.*, 2013). En effet, en mer Méditerranée, il a été décrit que la ponte a lieu en mer entre novembre et février (Lasserre, 1974; Lasserre & Labourg, 1974a). Les juvéniles rentrent ensuite en lagune au printemps. Mercier *et al.* (2012) ont mis en évidence, chez certains individus de mer Méditerranée, que l'entrée en lagune peut arriver plus tôt, au stade larvaire. Cette entrée prématurée leur permettrait d'allouer plus d'énergie à leur croissance du fait de l'osmorégulation limitée pendant les premiers mois de vie. Les larves grandiraient alors plus rapidement, réduisant ainsi le risque de prédation. Nous avons montré que les individus de la baie de Concarneau présentant ce profil font partis des individus ayant une croissance plus importante (Cc2) que l'ensemble de l'échantillonnage. La naissance en mer des individus et l'arrivée rapide en zone côtière expliquerait alors cette différence

de croissance. La capacité à tolérer des fortes salinités n'est observée que 30 jours après éclosions alors que celle à tolérer des faibles salinités augmente graduellement dès l'éclosion (Bodinier *et al.*, 2010), expliquant alors la fréquentation des zones côtières assez rapidement. Outre le paramètre salinité, la température influe largement sur les migrations côtières de la daurade royale. En effet, *S. aurata* a montré une faible tolérance aux basses températures avec un seuil à 12°C au-dessous duquel les individus seraient en état de stress et de léthargie (Gallardo *et al.*, 2003). Les analyses multi-élémentaires de l'ensemble des individus ont pu mettre en évidence un décalage dans le moment du premier changement de milieu des poissons. Les individus du site de la baie de Concarneau (Cc) présentent un premier changement de milieu à $10,1 \pm 1,7$ mois. L'ensemble des individus de tous les autres sites présentent, quant à eux, un premier changement de milieu entre $8,5 \pm 1,7$ et $9,2 \pm 1,4$ mois. Ce décalage pourrait être expliqué par les conditions physico-chimiques du milieu, en particulier par la température. Le déplacement plus tardif de ces individus pourrait être lié des températures favorables en zone côtière, ne nécessitant pas de déplacement en mer dès le début de l'hiver. Dans les eaux proches du golfe du Morbihan, le refroidissement jusqu'à une température de 12°C arrive assez rapidement, au mois de novembre. Sur les côtes des sites de la baie de Royan, de la rade de Brest et des sites de la Manche (baies de Torquay et de Bournemouth), la température de 12°C est atteinte à partir du mois de décembre. En revanche, sur le site de la baie de Concarneau, on peut observer que les eaux côtières se refroidissent plus lentement, avec le passage au-dessous de 12 °C seulement à partir du mois de janvier (données issues du projet MARC : <http://marc.ifremer.fr/>, IFREMER). Les individus présents en zone côtière au niveau de la baie de Concarneau n'atteignent leur température minimale de survie qu'au mois de janvier, ce qui expliquerait alors un déplacement vers le milieu marin plus tardif.

Les variations inter-individuelles que nous avons observées dans cette étude, avec la dominance de deux profils types et des décalages dans le temps des déplacements mer/côte, sont concordantes avec les données obtenues par Mercier *et al.* (2012) sur des populations méditerranéennes et pourraient illustrer une plasticité comportementale des individus face aux conditions climatiques.

Des nurseries potentielles à proximité

Les résultats obtenus confirment la fréquentation des zones côtières par les juvéniles, zones qui semblent jouer le rôle de nurserie analogue à celui joué par les lagunes en mer Méditerranée (Kraljević & Dulčić, 1997; Mercier *et al.*, 2012). C'est pourquoi, nous avons cherché à distinguer ces zones côtières au sein de notre échantillonnage.

Les analyses des profils élémentaires et en composante principale ont mis en évidence une variabilité au sein des individus du site de la baie de Royan (Ro). En effet, le ratio Sr:Ca est relativement

élevé par rapport aux individus des autres sites. De plus, les ratios Ba:Ca, Mg:Ca et Mn:Ca augmentent après le noyau, avec des ratios Mg:Ca et Mn:Ca élevés par rapport aux individus des autres sites. Ces ratios sont également élevés pour les individus du site du golfe du Morbihan (Qu). A la fin de leur première année de vie, les individus du golfe du Morbihan (Qu) et de la baie de Royan (Ro) fréquenteraient un milieu marin plus concentré en magnésium et en manganèse. Ce phénomène peut être étroitement corrélé avec la proximité du golfe du Morbihan et de l'estuaire de la Gironde respectivement. Le manganèse est fortement lié aux activités humaines et cet élément a été utilisé pour illustrer des fortes discriminations entre habitats contaminés (Gillanders & Kingsford, 2000; Vasconcelos *et al.*, 2008). L'estuaire de la Gironde est un milieu très concentré en polluants (source : fiche synthèse FRFG026 Alluvions de la Gironde disponible sur <http://adour-garonne.eaufrance.fr/>). L'hypothèse que les poissons pêchés au site de la baie de Royan (Ro) fréquentent cet estuaire est très plausible. Cet estuaire serait alors une zone de nourricerie pour la daurade royale. C'est le cas pour d'autres espèces (Pasquaud *et al.*, 2008; Selleslagh *et al.*, 2012) pour lesquelles on observe une augmentation de l'abondance en juvéniles (anchois, bar, sole, ...) qui fréquentent cet estuaire en lien avec le réchauffement global (Pasquaud *et al.*, 2012). Pour les individus du site de la baie de Royan, le ratio Mn:Ca reste relativement élevé après le pic qui témoigne d'un passage en estuaire. Cela suggère un milieu marin dont la composition est très influencée par le panache de la Gironde. Concernant les individus du golfe du Morbihan (Qu), une contamination moyenne du golfe du Morbihan en manganèse (source : DREAL Bretagne, données disponible sur <http://www.bretagne.developpement-durable.gouv.fr/>) pourrait expliquer les valeurs élevées dans les otolithes. Cette éventualité est renforcée par une pluviométrie importante au cours de l'été 2012 (période à laquelle se réfère le changement de milieu sur l'otolithe) avec 208 mm au cours des mois de juillet/août/septembre comparé à l'année 2011 avec 168 mm et l'année 2013 avec 107 mm (source : données récupérées auprès de Météo France). Ces fortes pluviométries pourraient également expliquer le ratio Ba:Ca plus élevé observé à ce même site. Ces hypothèses suggèrent la fréquentation des différentes zones susceptibles d'accueillir les larves de daurades royales (golfe du Morbihan, nombreux estuaires dont la rivière d'Auray et de Vannes).

Cependant, les individus du golfe du Morbihan (Qu) ne montrent pas le même schéma élémentaire que ceux de la baie de Royan (Ro). En effet, comme les individus de tous les autres sites, le ratio Sr:Ca est plus faible et on peut observer une augmentation progressive de ce ratio accompagnée d'une diminution des ratios Mg:Ca et Mn:Ca. Ces évolutions pourraient témoigner de la fréquentation d'habitats marins. Le ratio Mn:Ca présente une cyclicité annuelle, révélant des passages en eaux côtières. Ces migrations sont nettement marquées chez les individus de la rade de Brest (Br), des baies de Concarneau (Cc) et de Torquay (Er). Les individus de la rade de Brest (Br) présentent

également un ratio Ba:Ca élevé ($8,1 \pm 5,0 \cdot 10^{-6}$). Ceci serait alors expliqué, comme indiqué dans le paragraphe précédent, par une forte pluviométrie impliquant des apports de nutriments plus importants et induisant alors une forte production primaire et potentiellement une augmentation des teneurs en baryum dans l'eau. Mercier *et al.* (2012) ont obtenu des ratios Ba:Ca compris entre 7 et $11 \cdot 10^{-6}$ dans des otolithes de daurades royales issues des lagunes méditerranéennes de Salses-Leucate, Thau et Mauguio. Nos valeurs, mesurées sur les individus de la rade de Brest (Br), se rapprochent alors de celles observées dans la littérature.

Au niveau des sites présents en Manche, les individus de la baie de Torquay (Er) semblent présenter des migrations similaires à celles observées sur les autres sites. Cela suggère des migrations côtières dans des environnements contrastés. Concernant les individus de la baie de Bournemouth (Bo), un ratio Sr:Ca globalement plus faible au moment du premier changement de milieu est observé. Selon les données issues du projet MARC (<http://marc.ifremer.fr/>, IFREMER), très peu de variations de salinité et de température sont observées entre les saisons au site de la baie de Bournemouth (Bo) en 2008 (période à laquelle se réfère le changement de milieu sur l'otolithe). La température est un paramètre influant sur les ratios élémentaires du strontium et du baryum dans l'otolithe (Sturrock *et al.*, 2012). Cependant, de nombreux autres facteurs peuvent influencer sur les teneurs en strontium, tels que l'âge, les taux de croissance des individus et des otolithes, la maturation des gonades, ... (Sturrock *et al.*, 2012). Cette différence de ratio Sr:Ca inter-sites, entre la Manche et l'Atlantique, pourrait également témoigner du gradient de salinité entre le golfe de Gascogne et la Manche (Figure 30). En effet, les valeurs de ratios Sr:Ca que l'on retrouve pendant la phase marine pour les individus de la baie de Bournemouth (Bo) sont plus faibles que celles des individus des autres sites. Ces plus faibles concentrations marines pourraient alors être associées à une salinité plus faible au sein de la Manche, par rapport au golfe de Gascogne.

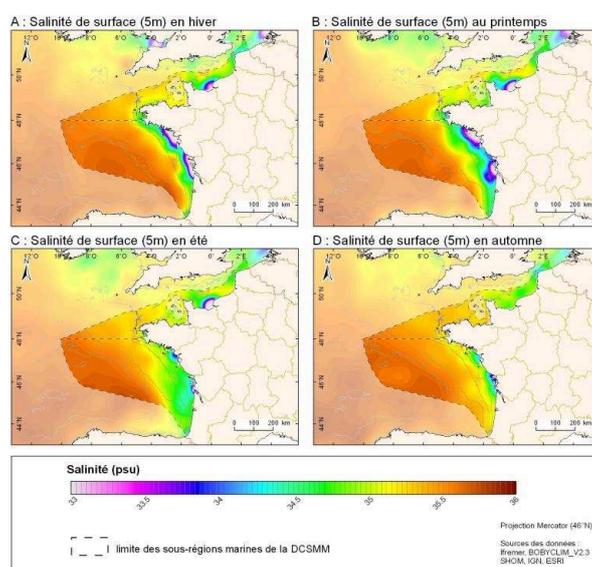


Figure 30. Cartes saisonnières de salinité de surface dans le golfe de Gascogne et en Manche.

V. Conclusion

Aucun prédateur des daurades royales adultes en limite nord de répartition n'est reporté. Seuls les juvéniles pourraient subir une prédation d'autres espèces de poissons (bar, lieu jaune, ...). On peut donc suggérer qu'une faible pression de prédation pourrait nuire à sa croissance, sa position dans le réseau trophique permet le maintien des populations. Cette étude a mis en évidence une croissance des individus de limite nord de répartition plus faible qu'en mer Méditerranée. Cette information est indispensable pour une bonne connaissance et une gestion des stocks de daurades royales, notamment avec une taille limite de capture à adapter aux populations de limite nord.

Les analyses élémentaires ont permis d'identifier certains mouvements liés au cycle de vie des individus de daurades royales en limite nord de répartition et de mettre en évidence les déplacements de ces individus entre le milieu marin et côtier. Les variations des ratios élémentaires et les patterns de croissance permettent de confirmer la fréquentation de différentes zones côtières le long du pourtour atlantique et en Manche. Nous pouvons supposer que l'estuaire de la Gironde, le golfe du Morbihan et la rade de Brest sont des zones estuariennes fréquentées par les juvéniles de daurades royales. Pour l'ensemble des individus, on observe une fréquentation du milieu marin pendant le premier hiver, puis un déplacement vers le milieu côtier. Nous avons également observé que le moment du premier changement de milieu apparait aux alentours de 9 mois, excepté pour les individus de la baie de Concarneau où les individus rejoignent le milieu marin vers 10 mois. Ces nouvelles données améliorent la connaissance sur l'évolution des traits de vie d'une espèce qui présente une augmentation récente en abondance en limite septentrionale de son aire de répartition.

L'absence d'échantillons d'eau du milieu dans lequel ont été collectés les individus, et des nourriceries potentielles ne nous permet pas d'identifier précisément les lieux de naissance, sites de nourricerie, de fréquentation, ni la connectivité entre les différents sites. Des études en milieu expérimental nous permettraient d'évaluer l'influence de la physiologie du poisson sur les teneurs élémentaires dans les otolithes de daurades royales. Par ailleurs, une analyse approfondie de l'histologie des gonades couplée à nos données de croissance appuierait la détermination de l'âge de changement de sexe. Il s'agit là d'une donnée importante pour la connaissance de l'état écologique des stocks de daurades royales en limite nord de répartition et qui permettrait d'estimer au mieux la taille limite de capture. Les individus échantillonnés pour cette étude sont issus de la pêche et sont donc supérieurs à la taille limite de capture officielle, de 23 cm. Un échantillonnage des larves et juvéniles serait essentiel pour établir le taux de croissance aux premiers stades de vie et pour préciser les zones de fréquentation des larves et juvéniles.

**Chapitre III : Analyse multi-marqueur
pour identifier la structure des populations
en limite nord de répartition - Couplage de
la génétique des populations et de la
microchimie des otolithes**

-

I. Contexte et objectifs

Nous avons vu dans les chapitres précédents l'impact de la position latitudinale des daurades royales sur son régime alimentaire, sa croissance et ses migrations. Une des conséquences du changement global est l'évolution septentrionale de la zone d'installation des populations d'une espèce d'eaux tempérées. La génétique des populations permet d'améliorer la connaissance sur les réponses démographiques et adaptatives de ces populations face aux changements environnementaux. En effet, les individus sont sans cesse soumis à des contraintes environnementales qui se répercutent sur leur génome. Plusieurs études ont mis en évidence les variations génétiques des populations face au changement global via l'analyse de la diversité génétique et de la phylogéographie (Hampe & Petit, 2005; Hoffmann & Willi, 2008; Eckert *et al.*, 2008; Larmuseau *et al.*, 2009; Provan, 2013). Par exemple, depuis les années 1990, l'anchois européen, *Engraulis encrasicolus*, est observé en forte abondance en mer du Nord et dans les régions adjacentes, augmentant alors son aire de répartition spatiale. Il a été supposé que l'expansion de son habitat serait liée aux changements climatiques avec une augmentation de la température des eaux de surface en lien avec l'oscillation nord-atlantique (NAO) qui a rapidement impacté la mer du nord (Alheit *et al.*, 2012). De nombreuses études de structure des populations d'anchois ont alors été réalisées afin d'évaluer l'impact de ce phénomène sur la structuration génétique des populations (Zarraonaindia *et al.*, 2012; Petitgas *et al.*, 2012; Silva *et al.*, 2014). Ces études génétiques ont permis de mettre en évidence que ces populations ne provenaient pas d'une colonisation de populations venant du sud mais d'une croissance des populations déjà établies en mer du Nord. Les résultats génétiques de ces études témoignent d'une colonisation rapide avec un très grand nombre d'individus. L'étude de la structure génétique permet alors de déterminer l'origine des populations et le flux de gènes entre ces dernières.

L'étude de l'écologie, de la phylogéographie et de la génétique des populations en limite d'aire de répartition est nécessaire pour appréhender l'adaptation et la survie de ces populations (Hampe & Petit, 2005; Provan, 2013). Concernant la daurade royale *Sparus aurata*, beaucoup d'études de génétique des populations portent sur des populations de mer Méditerranée. La figure 31 montre la répartition géographique des sites échantillonnés et le marqueur utilisé pour les analyses génétiques de structure des populations issues de la littérature sur cette espèce. De Innocentiis *et al.* (2004) ainsi que Franchini *et al.* (2011) ont mis en évidence, avec 4 et 10 marqueurs microsatellites respectivement, une très faible structure génétique entre ces populations avec cependant une différenciation entre la population d'Atlantique et celles de l'est de l'Italie. Ils suggèrent également que les fréquences alléliques peuvent être altérées par les échappées d'individus des cages d'élevage pouvant alors influencer sur la structuration des populations. A une échelle plus locale, Šegvić-Bubić, Lepen, *et al.* (2011) ont

observé une différenciation génétique entre les populations du milieu et du sud de la mer Adriatique mais difficilement interprétable du fait d'un mélange important d'individus sauvages et d'élevages. Une structuration génétique faible mais significative a également été reportée à l'échelle locale des côtes tunisiennes (Ben Slimen *et al.*, 2004) et du golfe du Lion (Chaoui *et al.*, 2012). Les travaux d'Alarcón *et al.* (2004) ont également mis en évidence une très faible structuration des populations du golfe du Gascogne jusqu'en Grèce avec une forte différenciation entre les populations sauvages et d'élevages. Il en ressort alors que la variabilité génétique des populations de mer Méditerranée est largement soumise aux échappées d'individus issus d'élevage, ce qui rend l'interprétation des analyses de génétique des populations complexe. La seule étude de génétique des populations prenant en compte des populations en limite nord de répartition est celle de Coscia *et al.* (2011). Ces travaux ont mis en évidence une faible taille effective de la population d'Irlande pouvant affecter la structure de la population. De plus, ces auteurs ont montré une expansion relativement rapide des populations seulement pour les individus des sites échantillonnés en Irlande et en France, avec plusieurs vagues de colonisateurs venant du sud pour les individus d'Irlande. Cette étude est la seule approche de la structuration de populations de *S. aurata* en limite nord. Les marqueurs génétiques sont de très bons outils pour la mise en évidence de la structure des populations mais dans le cas de populations qui ont divergées récemment ou avec un fort transport larvaire, ils peuvent ne pas être suffisants pour discriminer les stocks de poissons. Différents marqueurs et approches doivent être combinés (Nielsen *et al.*, 2009).

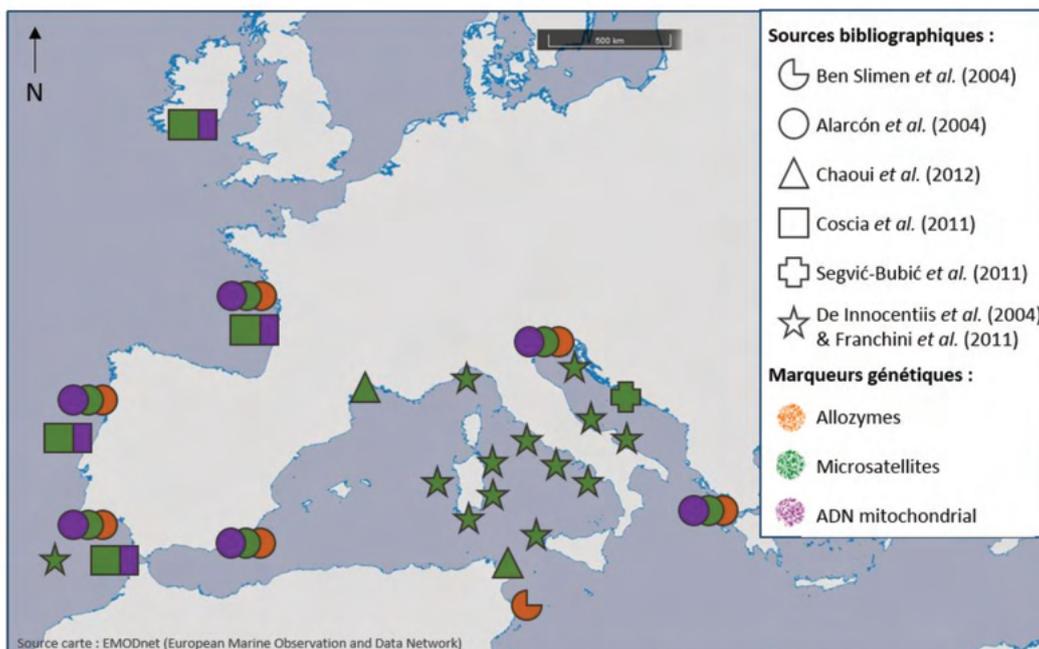


Figure 31. Répartition géographique des études de génétique des populations réalisées sur la daurade royale. Les différents symboles indiquent les sources bibliographiques et la position des populations analysées. La couleur indique le marqueur génétique utilisé pour l'étude.

La microchimie des otolithes est également un très bon outil pour identifier des stocks et des structures de population par l'identification des habitats fréquentés par les poissons (Campana, 1999; Thresher, 1999; Campana & Thorrold, 2001). La discrimination de stocks via la microchimie des otolithes peut être mise en évidence par (1) l'analyse de l'otolithe entier en moyennant la composition élémentaire, (2) l'analyse d'une portion choisie de l'otolithe (par exemple, la région autour du noyau est un indicateur fiable des zones de frayères) et (3) la comparaison des patterns ontogéniques entre les individus et les groupes d'individus via l'analyse de différents points le long de l'axe de croissance (Thresher, 1999). Cet outil a permis d'identifier différents stocks chez la morue, *Gadus morhua* dans l'Atlantique nord-ouest (Campana *et al.*, 1994), chez le vivaneau rose *Pagrus auratus* et le tassergal *Pomatomus saltatrix* sur la côte ouest de l'Australie (Edmonds *et al.*, 1999), ou encore plus récemment chez le mullet cabot, *Mugil cephalus*, en mer Méditerranée (Callico Fortunato *et al.*, 2017). Chez *S. aurata*, aucune étude de structure des populations via la microchimie des otolithes n'a été réalisée.

La microchimie des otolithes peut être utilisée comme marqueur des stocks de poissons et peut alors se compléter aux analyses de génétique afin d'améliorer la compréhension de la structuration des stocks de poissons. La complémentarité des outils de génétique et de microchimie a permis de mettre en évidence la structure des populations du sébaste *Sebastes melanops* (Miller *et al.*, 2005) à partir des analyses de microsatellites et des rapports élémentaires Mg:Ca, Mn:Ca, Zn:Ca, Sr:Ca et Ba:Ca. McKeown *et al.* (2015) ont pu également mettre en évidence, chez le grenadier patagonien, *Macruronus magellanicus*, les migrations et les flux géniques entre les stocks grâce au couplage des analyses de microsatellites, de l'ADN mitochondrial et de microchimie des otolithes. Milton & Chenery (2001) ont également établi la structuration des stocks d'aloose hilsa *Tenualosa ilisha* au Bangladesh par comparaison des outils de génétique et de microchimie. Le couplage de ces deux approches peut alors permettre une meilleure estimation de la structure et des flux de gènes entre les populations.

Les résultats des chapitres précédents ont pu rendre compte des traits de vie de la daurade royale en limite nord de répartition. La daurade royale semble trouver les ressources alimentaires nécessaires à sa croissance, bien que cette dernière soit plus faible comparée aux individus de mer Méditerranée. De plus, dans le chapitre précédent, nous avons montré que *S. aurata* fréquente des zones côtières présentes le long du pourtour atlantique et de la Manche comme nurserie et nourricerie. L'approche présentée ici va permettre de compléter l'analyse de ces traits de vie par l'étude de la structure démographique de ces stocks de poissons en limite nord de répartition.

Ces travaux vont permettre de consolider les connaissances sur la structure démographique de ces populations, en ciblant plusieurs populations en limite nord de répartition et en comparant les données à une population méditerranéenne. Le couplage de la génétique et de la microchimie des otolithes a été réalisé pour ce dernier chapitre.

II. Matériels et Méthodes

II.1. Echantillonnage des populations

Pour les analyses génétiques, des morceaux de nageoire ont été échantillonnés et conservés dans de l'éthanol 96°. Les effectifs des onze sites échantillonnés (Figure 8_Introduction) sont indiqués dans le tableau 15. Dans ce même tableau, sont indiqués les effectifs des six sites échantillonnés pour les analyses de microchimie. Les données de microchimie sont issues des traitements réalisés dans le chapitre précédent (voir Matériels et Méthodes_Chapitre II).

Tableau 15. Effectifs des échantillons de nageoires de daurades royales récoltés pour les analyses de génétique et des otolithes échantillonnés pour les analyses de microchimie.

Site	Abréviation	N pour génétique	N pour microchimie
Mer Méditerranée (Sète)	Me	30	0
Baie de Tanger	Ta	10	0
Cote portugaise (Lisbonne)	Po	30	0
Baie de Royan	Ro	30	19
Golfe du Morbihan	Qu	10	5
Baie de Concarneau	Cc	20	14
Rade de Brest	Br	15	10
Baie de Plymouth	St	30	0
Baie de Torquay	Er	20	14
Baie de Bournemouth	Bo	31	24
Cattégat (Danemark)	Da	4	0
Total		230	86

II.2. Extraction et dosage de l'ADN

L'ADN a été extrait suivant la méthode d'extraction au bromure de cétrimonium (CTAB). Chaque extrait a été dosé à l'aide du kit Qubit dsDNA BR Assay (Life Technologies ©). Les échantillons ont ensuite été dilués ou concentrés afin d'obtenir une concentration comprise entre 10 et 30 ng/μL. La concentration a été vérifiée par un deuxième dosage.

II.3. Choix des marqueurs génétiques

Le but des analyses de structure des populations est de comprendre la variabilité inter- et intraspécifique et les flux de gènes par l'identification de stocks via l'utilisation de marqueurs appropriés. Le choix de ces marqueurs est très important pour accéder au mieux à la structure génétique.

L'ADN mitochondrial est caractérisé par une hérédité maternelle, une évolution moléculaire rapide, une absence de recombinaison et une présence dans la cellule en copies multiples (Awise *et al.*, 1987; Birky, 2001). Au vu de ces caractéristiques, il est largement utilisé comme outils d'identification de l'histoire évolutive et démographique des populations et des espèces, dans le cadre d'analyses phylogéographiques, de phylogénies et d'identification d'espèces. Pour cette étude, notre choix s'est porté sur trois marqueurs mitochondriaux largement utilisés dans le cadre d'études de structuration génétique : le gène codant la sous-unité I de la cytochrome c oxydase (COI), la région de contrôle D-Loop et le gène codant le cytochrome b. Cependant, l'utilisation de ces marqueurs est limitée par 1) l'absence de recombinaison impliquant que les résultats ne refléteront pas forcément la totalité de l'histoire des individus ; 2) l'hérédité maternelle qui limite l'information dans le cas d'une dispersion liée au sexe; 3) l'emploi seul de l'ADN mitochondrial qui a souvent montré un manque de précision de la variabilité contrairement aux données issues des microsatellites couplées à celles de l'ADN mitochondrial (Alarcón *et al.*, 2004; Ballard & Whitlock, 2004). La combinaison des marqueurs mitochondriaux avec des marqueurs nucléaires est donc nécessaire pour obtenir une représentation adéquate de la structure génétique.

Les microsatellites sont des zones hypervariables au sein du génome nucléaire constituées de répétitions en tandem de motifs mono-, di-, tetra-, penta- ou hexa-nucléotidiques. Ces séquences sont abondantes, co-dominantes, hypervariables et largement reproductibles. Les microsatellites sont notamment des indicateurs de l'homozygotie qui résulte du système de reproduction par consanguinité. Ce sont des marqueurs employés fréquemment pour l'identification de la structure génétique de stocks et pour la différenciation des populations. Ils ont un fort niveau de polymorphisme et sont abondants dans l'ADN génomique (Schlötterer, 2000). Plusieurs marqueurs microsatellites ont été décrit et utilisés chez *S. aurata* dans un objectif de simple caractérisation (Batargias *et al.*, 1999; Brown *et al.*, 2005; Navarro *et al.*, 2008; Vogiatzi *et al.*, 2011), pour l'amélioration de la connaissance en écloséries (Launey *et al.*, 2003; Borrell *et al.*, 2007), pour les études de génétique de populations naturelles (Innocenti *et al.*, 2004; Coscia *et al.*, 2011; Franchini *et al.*, 2011; Šegvić-Bubić, Lepen, *et al.*, 2011; Chaoui *et al.*, 2012) et pour la comparaison entre les populations naturelles et d'élevages (Alarcón *et al.*, 2004). L'étude présentée ici s'appuie sur les microsatellites développés par Vogiatzi *et*

al. (2011). Au cours de ces travaux, les auteurs ont développés cinq multiplexes regroupant 32 microsatellites polymorphes. Les PCR par multiplexes permettent d'optimiser les analyses de reconstruction phylogénétique et de variabilité génétique des populations (Schlötterer, 2000; Neff *et al.*, 2000). Ces cinq multiplexes ont été testés dans notre étude, quatre ont été retenus pour l'analyse.

II.4. Amplification et séquençage de l'ADN mitochondrial

Les ADN des individus de tous les sites ont été amplifiés pour le COI et la D-Loop. Seuls les ADN des individus des sites de Da, Bo, St, Cc, Ro, Po, Ta et Me ont été amplifiés pour le cytochrome b. Pour permettre ces amplifications, des amorces spécifiques ont été soit développées pour l'étude (Encadré #1_Chapitre I), soit extraites de la littérature (Tableau 16).

Tableau 16. Amorces utilisées pour l'amplification des gènes de l'ADN mitochondrial de *Sparus aurata*. La taille des fragments ne prend pas en compte la taille des amorces.

Gène	Nom	Séquence 5'-3'	Taille (pb)	Tm (°C)	Référence
COI	FDorCOI	GTATTTGGTGCTTGGGCCGGA	544	60	Développées pour l'étude
	RDorCOI	TGCTGGGTCAAAGAAGGTAGTG			
Cyt b	SpauCytbF	GCCCTCCAATATTTCCGTCTGATG	630	60	Développées pour l'étude
	SpauCytbR	AGAGGATTTGCCGGGGTGAATTG			
D-Loop	FSpaDL	AGCTAGCGTTCTTCATTTAACTAT	347	45	Ostellari <i>et al.</i> (1996)
	RSpaDL	AGGTTGGTCGGTCTTACTG			

Les réactions de PCR sont réalisées selon le protocole du kit GoTaq G2 Green Master Mix (Promega ©) dans un volume final de 25 µL contenant 12,5µL de Master Mix, 1µL de chaque amorce (concentration finale : 0,4 µM) et 1 µL de matrice d'ADN concentrée entre 10 et 30 ng/µL. Les conditions de PCR sont les suivantes : 3 minutes à 94°C, 40 cycles à 94°C pendant 1 minute, aux Tm (Tableau 16) pendant 30 secondes, et à 72°C pendant 1 minute 30 secondes, puis une élongation finale de 10 minutes à 72°C. Après vérification des amplifications sur gel d'agarose à 1%, la purification des produits de PCR a été réalisée à l'aide du kit Wizard® SV Gel and PCR Clean-up System de Promega. Les réactions de séquences ont ensuite été réalisées selon le protocole du kit BrightDye Terminator Cycle Sequencing kit (Nimagen) dans un volume final de 20 µL contenant 3,2 µL d'une des deux amorces de PCR (amorce sens pour le COI et le Cytochrome b, amorce anti-sens pour la D-Loop; concentration finale : 0,16µM), 1 µL de BrightDye Reaction Premix, 3,5 µL de BrightDye 5X Sequencing Buffer et 1-3 µL de produit de PCR purifié (volume adapté selon l'intensité de la bande observée sur le gel). Les conditions de réaction de séquence sont les suivantes : 96°C pendant 2 minutes, puis 40 cycles à 96°C

pendant 30 secondes, 50°C pendant 30 secondes et 60°C pendant 4 minutes. Après précipitation à l'éthanol, les échantillons sont placés dans le séquenceur à capillaire ABI Hitachi 3130 de la Station Marine de Concarneau. Les séquences obtenues ont été alignées à l'aide du programme ClustalW (Thompson *et al.*, 1994) sur le logiciel BioEdit (Hall, 1999).

II.5. Amplification et séquençage des microsatellites

Le choix s'est porté sur l'analyse de 24 microsatellites issus des travaux de Vogiatzi *et al.* (2011), regroupés en quatre multiplexes (Tableau 17). Les microsatellites ont été regroupés en fonction des caractéristiques propres aux séquences de leurs amorces :

- MULTI_1 : température d'hybridation de 58 °C et concentration en MgCl₂ de 3.0 mM
- MULTI_2 : température d'hybridation de 56 °C et concentration en MgCl₂ de 3.0 mM
- MULTI_3 : température d'hybridation de 58 °C et concentration en MgCl₂ de 2.5 mM
- MULTI_4 : température d'hybridation de 54 °C et concentration en MgCl₂ de 2.5 mM

Pour chaque locus, un marquage fluorescent a été attribué aux amorces sens. Pour les multiplexes 1 et 2, les réactions de PCR ont été réalisées selon le protocole du kit HotStartTaq DNA Polymerase (Qiagen) comprenant dans un volume final de 10 µL : 3 pmol de chaque amorce, 5 µL de HotStartTaq Master mix 2X (1,5 mM de MgCl₂, 200µM de dNTP et 2,5U HotStarTaq polymérase) et 10-30 ng d'ADN. Pour les multiplexes 3 et 4, les réactions de PCR ont été réalisées selon le protocole du kit de la SuperTaq Polymerase (Fisher Scientific) avec, dans un volume final de 12µL : 3 pmol de chaque amorce, 2,5 mM de MgCl₂, 2 pmol de dNTP, 1,2 µL de tampon de PCR 1X sans MgCl₂, 1U de SuperTaq polymérase et 10-30 ng d'ADN. Les conditions de PCR sont les suivantes : 95°C pendant 3 minutes, 35 cycles à 95°C pendant 45 secondes, au T_m (voir au-dessus) pendant 45 secondes et à 72°C pendant 45 secondes, puis une élongation finale de 10 minute à 72°C. Les produits de PCR ont ensuite été dilués au 10^{ème} puis ils ont été dénaturés à 94°C pendant 5 minutes par ajout de 8,85 µL de Hi-Di Formamide (Applied Biosystems) et 0,15 µL de marqueur de taille standard GeneScan 500LIZ (Applied Biosystem) à 1 µL de produit de PCR dilué. Un volume de 10µL d'H₂O est ensuite ajouté aux réactions (volume final de 20 µL nécessaire pour les capillaires du séquenceur) avant qu'elles ne soient déposées dans le séquenceur à capillaire.

Tableau 17. Multiplexes de PCR utilisés pour l'étude de structure des populations de *Sparus aurata*. Numéro d'accèsion et séquences des amorces, type du marquage fluorescent (dye), motif et type de répétition, taille du fragment et nombre d'allèles attendus selon Vogiatzi *et al.* (2011). Les numéros d'accèsion en caractère gras correspondent aux marqueurs sélectionnés pour la suite des analyses (15 loci).

Multiplexes	Numéro d'accèsion	Amorces	Dye	Motif répété	Type	Taille attendue (bp)	Nb d'allèles attendu
	AM952795	F : ATTGAGGTCAGCAACCGTG R : TTCCAGAATCCAGCTCTGAAC	6-FAM	(CA)36	di	236	27
	AM966862	F : GGTGGAGCACAGGTTACAAG R : GTCACGTCTCATCTACGTGC	NED	(TG)9(AG)18	di	197	14
	AM959462	F : GAGCTTGAGGACCGGAGTT R : GCATGGATGTGTATGTGAGTGTT	6-FAM	(AC)18	di	110	9
	AM966431	F : CCACACTCCAATTCATAGCG R : CCACGGTACATCTCCAAGG	VIC	(AC)18	di	136	14
MULTI_1	AM954547	F : CGGCCAATCAGATGTGTAGA R : TGCTGAGGAACACTGAACG	PET	(TTA)7	tri	179	5
	AM950699	F : AGAGCCTTACAGTCATCCAGG R : ATCTCCGACCATCGGATTC	NED	(TTGT)7	tetra	217	2
	AM979716	F : AAACATGCCTGATTACCCAGA R : TCAAATGCCCTGGATGTAGA	PET	(TTTG)6	tetra	249	9
	AM980341	F : TTCTGTCGCTTGACTCATT R : GAAGTGAACCTGTCAGTGTA	6-FAM	(ATCT)9	tetra	175	13
	AM966875	F : TCCTGAAGTTCCTGAAGCG R : GCAGCCTGGTGTATGTCATAG	VIC	(TGGACC)5	hexa	232	2

Tableau 17. (suite)

Multiplexes	Numéro d'accession	Amorces	Dye	Motif répété	Type	Taille attendue (bp)	Nb d'allèles attendu
	AM971724	F : GGCTCAACTGCACAGACATT R : CTGCCTTGTTCTCACACGAG	6-FAM	(AC)9	di	213	6
	AM975716	F : TTCCTGGATTACATCCGA R : TTCTCTTAACGGCTTCTGTAACATT	NED	(TG)18	di	183	14
	AM966322	F : TCACTGACATCGCCACCT R : CTGCTCACTTCTGTGTCAA	PET	(CA)42	di	213	22
MULTI_2	AM956512	F : CTGACCGCTGCAGTAACAG R : GCGTTAACGGTACTCACCATA	NED	(GAA)7	tri	240	4
	AM959875	F : GCATGGCAGCTGAACTGT R : CTCGAGTGGATAACAAGCCG	VIC	(CTT)11	tri	162	8
	AM951700	F : GCAGTCCAACATGATGCC R : AAGAAGGCTGCGACAGAGA	6-FAM	(CTGT)8	tetra	124	11
	AM972406	F : GCCTTGTCAGGAATTTAAG R : GTTGCCGAGTTGCAAGTGA	PET	(AAAG)8	tetra	138	5
	AM953644	F : ACACCCAACAGAGCGAAG R : GGTAACACTGATCCATTCAAA	NED	(TG)11	di	212	4
	AM957727	F : CTCACCCACAAAACCAACA R : CTCAAAACCTGATCTCTCCTC	PET	(AC)4(AC)5(AC)5	di	211	6
MULTI_3	AM960492	F : CCACTGCTGGAGAATGAACC R : TGCTGAAGCCACAGACAAGA	6-FAM	(AC)3(AC)6(AC)11(AC)5 (AC)10(AC)6	di	306	5
	AM972538	F : GAACACCTCCACCCAGAAA R : AAACACGACGGAAAGCAAG	6-FAM	(CT)7(CT)6(CT)6	di	196	4
	AM959045	F : TCTCCATAACATCCATGCCA R : ACACAATTGTGCAACAAGCAG	NED	(AC)22	di	244	5
	AM966424	F : CTCTTGCAAGATCAGAGAGG R : CAGACTCATCTCCATCACGTT	VIC	(GAT)7	tri	234	7
MULTI_4	AM969320	F : CATCAAGTTCAGCATCAGC R : AAGTGAACCATGACTGTCAGA	PET	(ATAG)12	tetra	165	13
	AM974274	F : GCCAACCTAATATGCCACC R : AATGGCACGGAGTACAGC	6-FAM	(TTTTTC)11	penta	137	6

La lecture des pics a été réalisée manuellement sur le logiciel Genemapper 4.0 (Applied Biosystems).

II.6. Estimation de la diversité génétique

La diversité a été estimée pour les trois gènes mitochondriaux et les microsatellites séparément, par sites et par regroupement des sites en fonction de cinq zones géographiques avec, du sud au nord :

- Mer Méditerranée : ME (site de Me)
- Détroit de Gibraltar : TA (site de Ta)
- Large du Portugal : PO (site de Po)
- Atlantique/France : AT (sites de Ro, Qu, Cc et Br)
- Manche : MA (sites de St, Er, Bo et Da)

La population de Da ne présentant que quatre individus, elle a été retirée pour certaines analyses par sites.

Pour l'ADN mitochondrial, la diversité nucléotidique (Π) et génétique (H_d), le nombre d'haplotypes (N_h) et de sites polymorphiques (S) ont été calculés à l'aide du logiciel Arlequin 3.5.1.3 (Excoffier & Lischer, 2010). Ce même logiciel a été utilisé pour calculer le nombre d'haplotypes rares (fréquence de l'haplotype inférieure à 0,05) et discriminants (haplotype présent que dans un site précis ou une zone géographique donnée).

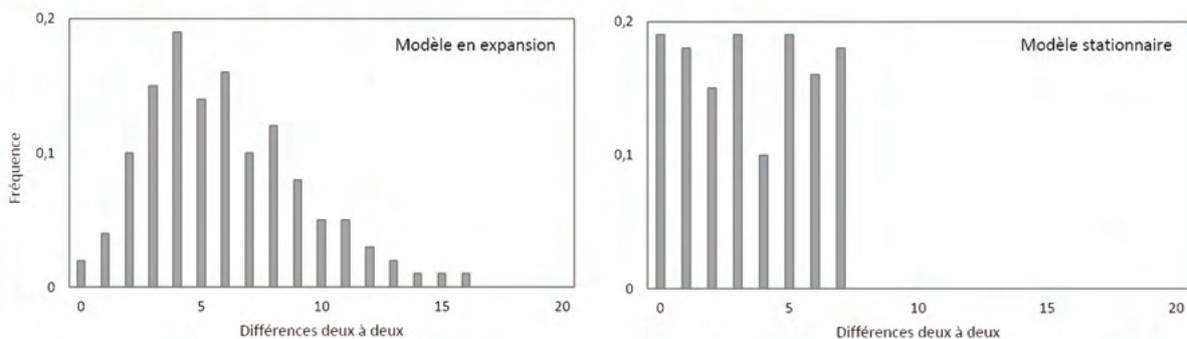
Pour les microsatellites, la présence d'allèles nuls (allèles non amplifiés à cause d'une mutation au niveau du site de fixation de l'amorce) a été évaluée à l'aide du logiciel Microchecker version 2.2.3 (Van Oosterhout *et al.*, 2004) pour chaque locus par population. Ce programme, qui prend en compte la taille du motif répété par locus, analyse le taux d'homozygotie observé et s'il est largement supérieur au taux d'homozygotie attendu, on suppose la présence d'allèles nuls. Les déséquilibres de liaison ont été calculés avec le logiciel Genepop 4.5.1 (Rousset, 2008) afin d'analyser les associations préférentielles entre les allèles de deux locus proches physiquement. Pour cela, 10000 permutations ont été réalisées. Ces déséquilibres de liaison ont ensuite été ajustés selon la correction de Bonferroni (Rice, 1989). Les fréquences alléliques ont été calculées par le logiciel ML-NullFreq (Kalinowski & Taper, 2006). Ce logiciel prend en charge la part d'allèles nuls au sein des locus. Les indices de diversité génétique ont été obtenus à l'aide du logiciel Genalex version 6.502 (Peakall & Smouse, 2012) avec le nombre d'individus génotypés (n), le nombre d'allèles (A_o), l'hétérozygotie observée (H_o) et attendue (H_e). La richesse allélique (A_e), corrigée par la plus petite taille d'échantillonnage (20 allèles pour les populations de Bo et Er), a été déterminée avec le logiciel HP-Rare version 1.0 (Kalinowski, 2005). Les allèles rares et discriminants ont été déterminés par les fréquences alléliques.

II.7. Analyse de la structure génétique

L'histoire démographique des populations a été analysée sur les marqueurs mitochondriaux par une analyse de la distribution des mésappariements. Il s'agit d'évaluer la distribution des différences entre les séquences deux à deux au sein d'une même population. Les valeurs de l'indice d'Harpending (« *Harpending Raggedness Index* ») Hri (Harpending, 1994) et de la somme des différences au carré entre les valeurs observées et attendues, SSD (Schneider & Excoffier, 1999) ont alors été déterminées par le logiciel Arlequin pour tester le modèle d'expansion (Encadré #5).

Encadré #5 : Analyse de la distribution des mésappariements (« mismatch distribution »)

L'histoire démographique des populations est souvent explorée par une analyse de distribution des mésappariements (« mismatch distribution »). Cette analyse permet d'établir la distribution du nombre de différences entre les séquences nucléotidiques des individus d'une même population pris deux à deux. Avec ce modèle, les indices démographiques Hri et SSD sont calculés entre les distributions observées et attendues afin de valider ou non le modèle d'expansion. Ces indices vont décrire la variation autour de la courbe de distribution des mésappariements. Comme représenté ci-dessous, des populations en expansion démographique présenteront des courbes régulières avec la formation d'un pic et des valeurs de Hri et SSD non significatives. A l'inverse, des populations stationnaires vont avoir une courbe de distribution irrégulière avec des indices d'Harpending Hri et SSD significatifs (Harpending, 1994; Schneider & Excoffier, 1999).



Analyse de distribution des mésappariements simulée pour une population en expansion (distribution régulière, « en cloche ») et une population stationnaire (distribution irrégulière).

De plus, les indices « D » de Tajima (Tajima, 1989) et « Fs » de Fu (Fu, 1997) ont été calculés à l'aide du logiciel Arlequin afin d'évaluer précisément l'histoire démographique des populations (Encadré #6).

Encadré #6 : Tests de neutralité sélective et d'équilibre des populations

Selon la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire, la plupart des polymorphismes moléculaires résulte de l'évolution par la dérive génétique d'allèles sélectivement neutres. Les tests de neutralité vont permettre de détecter les effets sélectifs (sélection positive, balancée, ...) et démographiques (expansions de populations, goulots d'étranglement, ...). Les tests de Tajima et de Fu sont basés sur le polymorphisme des séquences d'ADN (Excoffier & Lischer, 2010).

Le paramètre D de Tajima va comparer le nombre de différences entre deux gènes au nombre de sites polymorphes, deux paramètres dont l'évolution identique dans une population neutre de taille constante est attendue. Ce paramètre est calculé de la manière suivante :

$$D = \frac{\theta_{\pi} - \theta_S}{\sqrt{Var(\theta_{\pi} - \theta_S)}}$$

avec θ_{π} le nombre moyen de différences entre paires de séquences et θ_S le nombre de sites polymorphes.

Le test de Fu est analogue au test de Tajima mais il s'agit du nombre d'allèles de l'échantillon qui est comparé au nombre de différences entre deux gènes. Il est calculé comme suit :

$$F_S = \ln\left(\frac{S'}{1-S'}\right) \text{ avec } S' = 1 - \sum_{k=1}^{k_{obs}-1} \frac{|S_n^k| \theta_{\pi}^k}{S_n(\theta_{\pi})}$$

avec k le nombre d'allèles de l'échantillon et n la taille de l'échantillon.

Ces indices permettent de détecter un excès d'allèles rares dans une population en croissance, par comparaison des valeurs attendues sous une stabilité démographique (Fu & Li, 1993). Des valeurs de D et Fs négatives signifient un excès d'allèles rares par rapport à un modèle d'évolution neutre et en équilibre indiquant alors une population en expansion suite à un récent goulot d'étranglement. Des valeurs de D et Fs supérieures à 0 témoignent de la très faible fréquence d'allèles rares et donc d'une modèle de sélection balancée.

Pour l'ensemble des marqueurs génétiques, des matrices de distance basées sur les valeurs de différenciation F_{ST} ont été établies avec le logiciel Arlequin (1100 permutations, niveau de significativité fixé à 0.05). Les indices de F_{ST} représentent l'hétérogénéité des fréquences alléliques entre les populations (Wright, 1978). La significativité de ces valeurs, estimée par des tests de permutations au hasard entre toutes les populations, reflète la proportion de permutations qui conduisent à une valeur

de F_{ST} plus grande ou égale à celle observée. Afin d'évaluer la corrélation entre la matrice de distance géographique et la matrice de distance génétique, un test de Mantel a été réalisé sur Arlequin (1000 permutations). Enfin, afin de visualiser les relations entre la structure spatiale des populations et la matrice de distance génétique, des arbres de distance (dendrogrammes, 1000 réplicats) ont été réalisés avec le package « pvclust » du logiciel R. La méthode de construction de l'arbre (UPGMA ou la méthode des proches voisins « Neighbour-joining ») la plus appropriée a été déterminée par une analyse de corrélation entre les matrices de distances de F_{ST} et celles de construction des arbres réalisée sur le logiciel R (R, 2015). La méthode de construction avec un coefficient de corrélation plus élevé a été retenue.

Pour les microsatellites, une approche bayésienne a été utilisée afin d'établir des clusters sur la différenciation génétique entre les individus selon un gradient latitudinal avec le logiciel TESS 2.3.1 (Chen *et al.*, 2007). Cette méthode consiste à assigner les individus en un nombre K de groupes génétiques (« clusters ») en utilisant les génotypes multilocus de chaque individu. Dix itérations indépendantes ont été réalisées avec différents K testés, allant de 2 à 10, en exécutant 100 000 permutations avec un amorçage de 50 000 itérations. Toutes les itérations ont été réalisées avec un modèle d'admixture (mélange des populations) et des fréquences alléliques supposées corrélées, et sans information préalable concernant l'origine géographique des populations (Pritchard *et al.*, 2000). Le nombre de K le plus probable a été déterminé par l'évolution du Critère d'Information de Déviance, le DIC (Spiegelhalter *et al.*, 2002), en fonction du nombre de K. Le DIC est une généralisation du Critère d'Information d'Akaike AIC (Akaike, 1998) et du Critère d'Information Bayésien BIC (Schwarz, 1978). Ce critère est utilisé pour mesurer la qualité d'ajustement du modèle pénalisée par un estimateur de la complexité du modèle. Il se détermine via la formule :

$$DIC = \bar{D} + p_D \text{ avec } p_D = \bar{D} - D(\bar{\theta})$$

avec le vecteur θ contenant tous les paramètres du modèle, $D(\bar{\theta})$ la déviance du modèle calculée pour une moyenne a posteriori de ces paramètres calculée comme -2 fois la log-vraisemblance ($\ln P(\frac{X}{\theta})$), \bar{D} la moyenne a posteriori de la déviance, p_D le nombre des paramètres effectifs dans ce modèle. Les modèles ayant des DIC faibles doivent être préférés aux modèles ayant des DIC plus élevés. Etant donné que \bar{D} va diminuer lorsque le nombre de paramètres augmente, le terme p_D va compenser cet effet en favorisant les modèles avec un petit nombre de paramètres. Le DIC a donc été utilisé pour sélectionner le nombre optimal de clusters K puis la meilleure itération entre les dix réalisées.

Les analyses de variance moléculaire (AMOVA) permettent de tester la structure génétique et à quel niveau hiérarchique se situe cette structure. Les niveaux hiérarchiques pour l'ensemble des marqueurs ont été testés : au sein des individus, entre les individus au sein des populations, entre les

populations au sein des groupes et entre les groupes. Ces analyses ont été réalisées pour l'ensemble des marqueurs sur le logiciel Arlequin.

Pour mettre en évidence les relations phylogénétiques entre les haplotypes de l'ADN mitochondrial, des réseaux d'haplotypes ont été obtenus par la méthode de median-joining avec le programme Network version 5.0.0.1 (www.fluxus-engineering.com). Afin d'analyser la distribution de ces haplotypes en fonction des sites géographiques, des cartes de répartition des haplotypes ont été réalisées manuellement.

II.8. Analyse des éléments de microchimie : signaux adultes

La structure des populations a également été analysée à partir des éléments microchimiques analysés dans les otolithes de daurades royales. Les données sont issues des analyses réalisées dans le chapitre précédent. Les ratios « élément »:Ca sont exprimés en $\mu\text{g/g}$ de calcium. Des analyses de variance multivariées (MANOVA) et une Analyse en Composante Principale (ACP) ont été réalisées afin de tester les différences de moyenne des cent dernières valeurs des ratios « élément »:Ca au bord de l'otolithe entre les sites. Pour l'ACP, le package « FactoMineR » a été utilisé sur le logiciel R. Ces valeurs pourraient refléter les caractéristiques du site d'échantillonnage. Pour cela, les facteurs qualitatifs sont les sites. Les valeurs du bord de l'otolithe des ratios Sr:Ca, Ba:Ca, Mg:Ca et Mn:Ca sont les variables dépendantes quantitatives. Afin d'évaluer si les différences observées peuvent être liées à l'âge, des MANOVA ont également été utilisées en prenant les âges comme facteur qualitatif et les ratios élémentaires en variables quantitatives. Nous avons également recherché l'influence du mois d'échantillonnage sur les ratios élémentaires en bordure d'otolithe.

III. Résultats

Les trois gènes mitochondriaux ont pu correctement être amplifiés pour l'ensemble des individus. Sur les 24 marqueurs microsatellites, 19 étaient correctement lisibles après analyse. Plusieurs loci présentent des allèles nuls. Ces loci présentant des allèles nuls sur plus de trois populations ont été retirés du jeu de données. Les 15 loci utilisables sont indiqués dans le tableau 17. Tous les locus amplifiés sont polymorphes et aucun déséquilibre de liaison n'est observé après correction de Bonferroni.

III.1. Diversité génétique

Les indices de diversité des trois séquences de gène D-Loop, COI et Cytochrome b pour les sites échantillonnés sont donnés dans le tableau 18. Le nombre de séquences obtenues par sites varie entre 4 (site de Da) et 31 (site de Bo) pour les gènes de la D-Loop et du COI, et entre 4 (site de Da) et 30 (site de Bo) pour le gène du Cytochrome b. En regroupant les sites par zones géographiques, le nombre de séquences varie entre 10 (zone du détroit de Gibraltar, TA) et 85 (zone de la Manche, MA) pour les gènes de la D-Loop et du COI et entre 10 (zone de TA) et 64 (zone de MA) pour le cytochrome b. Le nombre d'haplotypes par site varie entre 3 (site de Da) et 7 (sites de Bo et Po) et par zone entre 4 (zones de TA et de la mer Méditerranée, ME) et 11 (zone de MA) pour la D-Loop. Pour le COI, le nombre d'haplotypes par site varie entre 2 (sites de Da, St et Qu) et 6 (site de Br) et par zone entre 3 (zones de TA et ME) et 10 (zone de la côte Atlantique française, AT). Pour le cytochrome b, le nombre d'haplotype par site varie entre 2 (site de Da) et 7 (site de Me) et par zone entre 3 (zones du large du Portugal PO et TA) et 7 (zones de ME et AT). Ce nombre d'haplotypes est corrélé au nombre de sites polymorphiques relativement faible. En effet, les haplotypes différents sont expliqués par une variabilité seulement au niveau de quelques sites polymorphiques. Les indices de diversité génétique et nucléotidique sont relativement faibles. On peut observer une plus forte diversité au niveau des sites de Da, Bo et Br (gènes de la D-Loop et du COI). En regroupant les sites par zones, les indices de diversité sont relativement similaires. Les pourcentages d'haplotypes rares et discriminants sont donnés dans le tableau 19. Des haplotypes rares sont observés, en pourcentage relativement élevé, pour quelques sites : Me, Po, Ro, St et Bo. Aucun haplotype rare n'est observé dans les autres populations. Un nombre élevé d'haplotypes discriminants est observé sur l'ensemble des marqueurs mitochondriaux.

Tableau 18. Indices de diversité des trois marqueurs mitochondriaux : D-Loop, COI et Cytochrome b par site (mer Méditerranée Me, baie de Tanger Ta, côte portugaise Po, baie de Royan Ro, golfe du Morbihan Qu, baie de Concarneau Cc, rade de Brest Br, baie de Plymouth St, baie de Torquay Er, baie de Bournemouth Bo et Cattégat Da) **et par zone géographique** (en gras : mer Méditerranée ME, détroit de Gibraltar TA, large du Portugal PO, côte Atlantique française AT et Manche MA) **chez la daurade royale**. N : nombre de séquences obtenues, Nh : nombre d'haplotypes, S : nombre de sites polymorphiques, Π : diversité nucléotidique, Hd : diversité génétique.

Site	Zone	D-Loop					COI					Cytochrome b				
		N	Nh	S	Π	Hd	N	Nh	S	Π	Hd	N	Nh	S	Π	Hd
Me	ME	30	4	3	0,0022 ± 0,0019	0,5793 ± 0,0471	30	3	2	0,0010 ± 0,0010	0,5218 ± 0,0558	30	7	7	0,0017 ± 0,0013	0,7149 ± 0,0542
Ta	TA	10	4	3	0,0027 ± 0,0023	0,7111 ± 0,1175	10	3	2	0,0013 ± 0,0012	0,6000 ± 0,1305	10	3	2	0,0012 ± 0,0011	0,6444 ± 0,1012
Po	PO	30	7	5	0,0027 ± 0,0021	0,7011 ± 0,0620	30	4	3	0,0010 ± 0,0009	0,4690 ± 0,0889	30	3	2	0,0008 ± 0,0007	0,4529 ± 0,0805
Ro		30	4	3	0,0020 ± 0,0018	0,5954 ± 0,0573	30	5	5	0,0014 ± 0,0012	0,6115 ± 0,0510	30	5	4	0,0011 ± 0,0010	0,6115 ± 0,051
Qu		10	3	2	0,0022 ± 0,0020	0,6444 ± 0,1012	10	2	1	0,0010 ± 0,0010	0,5556 ± 0,0745	-	-	-	-	-
Cc		20	4	3	0,0022 ± 0,0019	0,5947 ± 0,0977	20	5	5	0,0017 ± 0,0014	0,6632 ± 0,0689	20	5	4	0,0013 ± 0,0011	0,6316 ± 0,0875
Br		15	6	6	0,0037 ± 0,0028	0,7905 ± 0,0785	15	6	4	0,0021 ± 0,0016	0,7619 ± 0,0961	-	-	-	-	-
	AT	75	8	8	0,0026 ± 0,0021	0,6393 ± 0,0378	75	10	9	0,0016 ± 0,0012	0,6396 ± 0,0346	50	7	6	0,0012 ± 0,0010	0,6147 ± 0,0437
St		30	6	5	0,0023 ± 0,0019	0,6414 ± 0,0541	30	2	1	0,0009 ± 0,0009	0,4966 ± 0,0425	30	3	2	0,0009 ± 0,0008	0,5356 ± 0,048
Er		20	6	5	0,0029 ± 0,0023	0,6316 ± 0,1130	20	3	3	0,0013 ± 0,0011	0,5632 ± 0,0634	-	-	-	-	-
Bo		31	7	6	0,0033 ± 0,0025	0,7290 ± 0,0598	31	4	3	0,0012 ± 0,0011	0,5785 ± 0,0446	30	5	4	0,0011 ± 0,0010	0,6115 ± 0,051
Da		4	3	2	0,0034 ± 0,0032	0,8333 ± 0,2224	4	2	1	0,0012 ± 0,0014	0,6667 ± 0,2041	4	2	1	0,0011 ± 0,0012	0,6667 ± 0,2041
	MA	85	11	10	0,0029 ± 0,0022	0,6849 ± 0,0374	85	5	5	0,0011 ± 0,0010	0,5361 ± 0,0229	64	6	5	0,0010 ± 0,0009	0,5640 ± 0,0317

Concernant les microsatellites, les 230 individus génotypés ont révélés 142 allèles sur les 15 loci (fréquences alléliques en annexe 2). Les fréquences alléliques ne montrent pas de différence marquée, si ce n'est à trois locus. Au locus AM953644, l'allèle majoritaire pour les individus du site de Me est différent de ceux des autres populations. Au locus AM959045, l'allèle 251 est majoritaire pour Ta et l'allèle 245 est majoritaire pour Me, ce qui diffère des autres sites où ces allèles sont présents mais en moindre mesure. Enfin, au locus AM957727, on peut observer une répartition différente des loci selon un gradient sud-nord. En effet, les allèles majoritaires aux sites de Bo et Er sont les allèles 221 et 227, ce qui n'est pas le cas pour les autres sites. Le taux d'hétérozygotie observé ne montre pas de variation significative locus par locus entre les sites. Les pourcentages d'allèles rares et discriminants sont présentés dans le tableau 19. Aucun allèle rare n'est observé aux sites de Qu et Ta, même pattern qu'avec les marqueurs mitochondriaux. Le pourcentage maximal d'allèles rares est observé au site de Bo avec 48%. De même, le nombre maximal d'allèles discriminants est observé au site de Bo avec 3%. Le nombre d'allèles rares est le plus élevé pour les zones AT et MA et le nombre d'allèles discriminants est le plus élevé pour les zones de AT et MA avec respectivement 5 et 4% d'allèles discriminants.

Tableau 19. Pourcentage des haplotypes rares et discriminants par site (mer Méditerranée Me, baie de Tanger Ta, côte portugaise Po, baie de Royan Ro, golfe du Morbihan Qu, baie de Concarneau Cc, rade de Brest Br, baie de Plymouth St, baie de Torquay Er, baie de Bournemouth Bo et Cattégat Da) **et par zone géographique** (en gras : mer Méditerranée ME, détroit de Gibraltar TA, large du Portugal PO, côte Atlantique française AT et Manche MA) **pour les trois gènes mitochondriaux : D-Loop, COI et Cytochrome b et allèles rares et discriminants pour les microsatellites chez la daurade royale.**

Site	Zone	Haplotypes rares			Haplotypes discriminants			Microsatellites	
		D-Loop	COI	Cytochrome b	D-Loop	COI	Cytochrome b	Allèles rares	Allèles discriminants
Me	ME	50	30	57	25	0	71	40	3
Ta	TA	0	0	0	25	0	33	0	0
Po	PO	57	50	33	43	25	33	33	1
Ro		25	60	60	25	20	40	34	0
Qu		0	0	-	0	0	-	0	1
Cc		0	0	0	25	40	40	29	1
Br		0	0	-	17	50	-	34	1
	AT	63	80	71	38	70	71	49	5
St		67	0	33	17	0	33	33	1
Er		0	0	-	50	0	-	15	0
Bo		43	50	60	29	25	60	48	3
Da		0	0	0	0	0	0	-	-
	MA	73	60	67	55	20	67	54	4

Le nombre total d'allèles locus par locus varie de 2 à 15. Le nombre d'allèles moyens observés par sites varie de 5,40 à 7,47, correspondant aux sites de Qu et de Po respectivement (Tableau 20). Toutefois, le nombre d'allèles corrigé par la plus petite taille d'échantillonnage est un indice plus fiable. Ces valeurs varient de 4,95 à 5,69 pour les sites de Er et Br respectivement, avec des valeurs particulièrement faibles pour Er et Bo. En regroupant les sites par zones géographiques, les richesses alléliques les plus faibles sont observées pour les zones ME et MA avec respectivement 5,10 et 5,36 allèles. L'hétérozygotie moyenne observée et attendue aux 15 loci est respectivement de 0,65 et 0,64 pour ME, 0,63 et 0,67 pour TA, 0,63 et 0,68 pour PO, 0,66 et 0,68 pour AT et 0,61 et 0,66 pour MA.

Tableau 20. Indices de diversité des microsatellites par site (mer Méditerranée Me, baie de Tanger Ta, côte portugaise Po, baie de Royan Ro, golfe du Morbihan Qu, baie de Concarneau Cc, rade de Brest Br, baie de Plymouth St, baie de Torquay Er et baie de Bournemouth Bo) **et par zone géographique** (en gras : mer Méditerranée ME, détroit de Gibraltar TA, large du Portugal PO, côte Atlantique française AT et Manche MA) **chez la daurade royale**. n : nombre d'individus génotypés, Ao : nombre d'allèles, Ae : richesse allélique corrigée par la plus petite taille d'échantillonnage, Ho et He : hétérozygotie observée et attendue.

Site	Zone	n	Ao	Ae	Ho	He
Me	ME	29,33	7,13	5,10	0,65	0,64
Ta	TA	10,00	5,47	5,47	0,63	0,67
Po	PO	29,40	7,47	5,64	0,63	0,68
Ro		30,00	7,13	5,47	0,65	0,67
Qu		10,00	5,40	5,40	0,67	0,64
Cc		20,00	6,87	5,54	0,65	0,65
Br		15,00	6,53	5,69	0,67	0,67
	AT	75,00	8,67	5,53	0,66	0,68
St		30,00	7,40	5,49	0,61	0,65
Er		20,00	5,73	4,95	0,62	0,64
Bo		30,87	7,27	5,20	0,59	0,63
	MA	80,87	8,47	5,36	0,61	0,66

III.2. Structure génétique des populations

Les valeurs de Hri et SSD ont été obtenues pour les gènes mitochondriaux afin d'évaluer l'expansion démographique et spatiale des populations. En analysant les individus par zones géographiques, les groupes AT et MA montrent une stabilité spatiale et démographique pour l'ensemble des gènes, observée également pour le groupe de ME sur les gènes D-Loop et COI ($p < 0,05$). Les groupes de TA et PO semblent être en expansion démographique et spatiale ($p > 0,05$). Au

niveau des sites, ces indices ont permis de mettre en évidence une expansion démographique et spatiale pour les populations issues des sites de Ta, Qu, Cc, Br et Er ($p > 0,05$). La population du site de Bo apparaît stable démographiquement et spatialement avec les marqueurs du COI et du Cytochrome b et le site de Po montre une population stationnaire seulement pour le gène du COI ($p < 0,05$). Les populations de Ro et St semblent être des populations stationnaires pour l'ensemble des gènes ($p < 0,05$). Enfin, la population de Me montre une expansion spatiale pour les gènes D-Loop et COI ($p < 0,05$) mais pas de stabilité démographique ($p > 0,05$).

Les indices D de Tajima et Fs de Fu (Tableau 21) indiquent quant à eux que les individus des zones PO, AT et MA sont en expansion démographique (valeurs significativement négatives de Fs avec un seuil de p-value à 0,02) avec les marqueurs du COI et de la D-Loop. Les populations de Po et de Br sont en expansion démographique pour les marqueurs de la D-Loop et du COI respectivement (Fs : $p < 0,02$).

Tableau 21. Valeurs des indices D de Tajima et Fs de Fu par site (mer Méditerranée Me, baie de Tanger Ta, côte portugaise Po, baie de Royan Ro, golfe du Morbihan Qu, baie de Concarneau Cc, rade de Brest Br, baie de Plymouth St, baie de Torquay Er, baie de Bournemouth Bo et Cattégat Da) **et par zone géographique** (en gras : mer Méditerranée ME, détroit de Gibraltar TA, large du Portugal PO, côte Atlantique française AT et Manche MA) **chez la daurade royale**. Les valeurs significatives sont marquées par une étoile : $p < 0,05$ pour le D de Tajima et $p < 0,02$ pour le Fs de Fu.

Site	Zone	D-Loop		COI		Cytochrome b	
		D	Fs	D	Fs	D	Fs
Me	ME	-0,16	-0,43	0,24	0,30	-1,15	-2,47
Ta	TA	-0,43	-1,02	0,12	-0,10	0,12	-0,1
Po	PO	-0,72	-3,01 *	-0,68	-1,04	-0,14	-0,05
Ro		-0,17	-0,43	-1,04	-1,28	-0,75	-1,52
Qu		0,22	-0,05	1,46	1,10	-	-
Cc		-0,24	-0,61	-1,06	-1,33	-0,79	-1,63
Br		-1,04	-2,03	-0,28	-2,45 *	-	-
	AT	-1,23	-3,13	-1,41	-5,48 *	-1,12	-3,04
St		-1,04	-2,41	1,51	1,63	0,24	0,3
Er		-0,9	-2,28	-0,44	0,46	-	-
Bo		-0,82	-2,46	-0,33	-0,60	-0,74	-1,51
Da		0,59	-0,66	1,63	0,54	1,63	0,54
	MA	-1,38	-5,86 *	-0,88	-1,10	-0,94	-2,23

Concernant les marqueurs mitochondriaux, les valeurs de F_{ST} sont très faibles, pour beaucoup d'entre elles négatives et aucune significativité n'est observée, excepté entre les individus de Cc et de Po ($p < 0,05$). Cette différenciation entre les individus de Cc et Po explique la différence significative entre les zones PO et AT avec le marqueur du COI. Pour les microsatellites, les valeurs sont plus élevées et fortement significatives (Tableau 22). Ces valeurs restent tout de même faibles, comprises entre -0,008 et 0,042. Des indices F_{ST} plus élevés sont observés pour la population de Méditerranée (Me) et de Tanger (Ta) et ils diminuent quand la latitude augmente. Les deux populations Me et Ta se différencient des autres populations et entre elles ($p < 0,05$). En regroupant les sites par zones, on observe alors une différenciation significative entre toutes les zones, excepté entre la zone PO et MA ($p > 0,05$).

Tableau 22. Indices de différenciation F_{ST} par paires de population de daurades royales pour les microsatellites sous la diagonale par site (mer Méditerranée Me, baie de Tanger Ta, côte portugaise Po, baie de Royan Ro, golfe du Morbihan Qu, baie de Concarneau Cc, rade de Brest Br, baie de Plymouth St, baie de Torquay Er et baie de Bournemouth Bo). Les valeurs significatives sont indiquées par le signe + au-dessus de la diagonale avec un seuil de significativité à 0,05.

	Me	Ta	Po	Ro	Qu	Cc	Br	St	Er	Bo
Me		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ta	0,029		+	-	+	+	+	-	+	+
Po	0,025	0,024		+	-	+	-	+	-	-
Ro	0,016	0,005	0,008		-	+	-	-	+	+
Qu	0,028	0,027	-0,006	-0,008		-	-	-	+	-
Cc	0,016	0,019	0,015	0,011	0,012		-	-	+	+
Br	0,027	0,019	0,007	0,007	-0,002	0,006		-	-	-
St	0,023	0,012	0,015	0,000	0,003	0,004	0,002		+	+
Er	0,042	0,034	0,007	0,030	0,017	0,012	0,011	0,025		-
Bo	0,034	0,036	0,008	0,015	0,001	0,026	0,011	0,015	0,009	

Les arbres représentant les distances génétiques n'ont pas été réalisés avec les marqueurs mitochondriaux en raison de la faible structuration des populations observée. La méthode de construction d'arbre à partir des matrices F_{ST} obtenues via les microsatellites a été déterminée par l'évaluation de la corrélation entre les matrices génétiques et de construction d'arbre. La méthode du « neighbour joining » a été retenue ($R^2=0,80$) à celle de l'UPGMA ($R^2=0,52$). Le dendrogramme est présenté par la figure 32. La différenciation des sites Ta et Me est validée. Les autres sites sont regroupés dans un même pool d'individus.

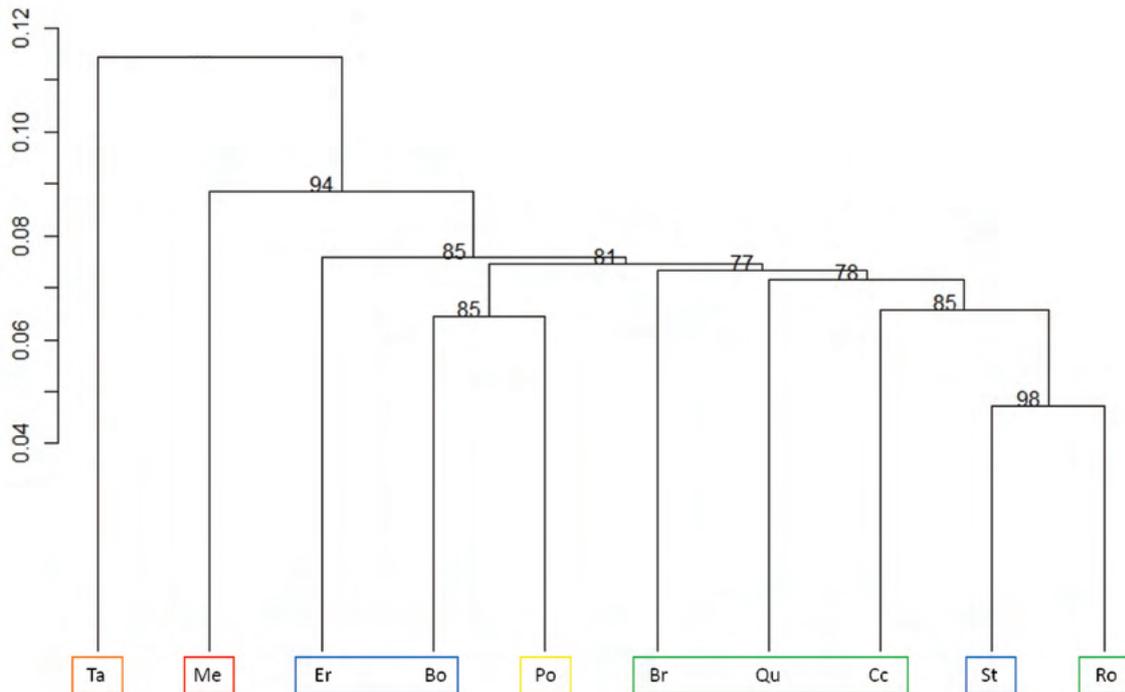


Figure 32. Dendrogramme des distances génétiques (F_{ST}) entre les sites basé sur 15 microsatellites et obtenu par la méthode de « neighbour joining » chez la daurade royale. Les valeurs au-dessus des branches correspondent aux valeurs de bootstrap (1000 réplicats). Les couleurs font référence aux zones géographiques : rouge pour la zone « mer Méditerranée » (site mer Méditerranée Me), orange pour la zone « Déroit de Gibraltar » (site baie de Tanger Ta), jaune pour la zone « large du Portugal » (site côte portugaise Po), vert pour la zone « Atlantique » (sites baie de Royan Ro, golfe du Morbihan Qu, baie de Concarneau Cc, rade de Brest Br), et bleu pour la zone « Manche » (sites baie de Plymouth St, baie de Torquay Er, baie de Bournemouth Bo).

On peut observer les individus des sites de Ta et Me qui se distinguent des individus des autres sites. Les individus échantillonnés à Po et Bo forment un seul groupe très homogène génétiquement. Le regroupement des sites par zones géographiques permet tout de même de souligner la proximité génétique des individus de MA et de AT. Ceux-ci se distinguent des individus de PO, qui eux-mêmes se distinguent des individus de ME et qui eux-mêmes se distinguent des individus de TA.

Concernant les microsatellites, le test de Mantel réalisé par site indique que l'on rejette l'hypothèse nulle d'absence de corrélation ($R^2 = 0,588$, p -value < 0,05) entre les distances génétique et géographique des différents sites. Il existe donc une corrélation entre les distances génétique et géographique. Néanmoins, cette corrélation est expliquée seulement par les sites de Ta et Me. En effet, le résultat du test de Mantel sur les sites des zones Atlantique et Manche ne nous permet pas de rejeter l'hypothèse nulle d'absence de corrélation (p -value > 0,05 et $R^2 = 0,032$). Le test de Mantel réalisé sur les zones géographiques indique une absence de corrélation entre les distances génétique et géographique. Pour l'ensemble des marqueurs mitochondriaux, les p -value des tests de Mantel témoignent que l'on ne rejette pas l'hypothèse nulle d'absence de corrélation ($R^2 < 0$, p -value > 0,05).

Les distances génétiques et géographiques entre les individus des différents sites et zones géographiques ne sont donc pas corrélées.

L'analyse bayésienne permet d'identifier les structures génétiques à partir des fréquences alléliques directement, sans calculer de distance génétique entre les populations supposées. Cette approche permet alors de mettre en évidence la structure génétique, même si elle est faible. La comparaison des valeurs des Critères d'Information de Déviance (DIC) a révélé un nombre de cluster optimal de $K=3$. Les résultats de la meilleure itération (DIC le plus faible) de l'analyse bayésienne sur les 230 individus sont présentés dans la figure 33. La probabilité d'assignation des individus de Me et de Ta au « cluster bleu » est plus élevée que la probabilité d'assignation à ce même cluster des autres individus. Pour les sites de Po, Qu, Cc, Br, Er et Bo, la probabilité d'assignation au « cluster vert » est plus élevée que celle au « cluster bleu ». Les sites de Ro et St présentent une probabilité d'assignation au « cluster bleu » élevée.

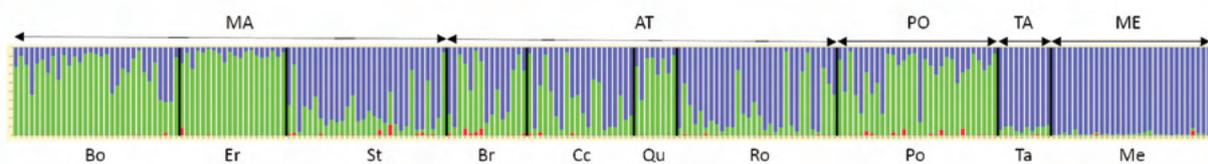


Figure 33. Probabilité d'appartenance aux 3 clusters de chaque individu de daurades royales identifiée à partir du logiciel TESS. Les sites apparaissent en bas : mer Méditerranée Me, baie de Tanger Ta, côte portugaise Po, baie de Royan Ro, golfe du Morbihan Qu, baie de Concarneau Cc, rade de Brest Br, baie de Plymouth St, baie de Torquay Er, baie de Bournemouth Bo. Les zones géographiques sont annotées au-dessus : mer Méditerranée ME, détroit de Gibraltar TA, large du Portugal PO, côte Atlantique française AT et Manche MA.

L'analyse de la variance moléculaire des marqueurs mitochondriaux ne permet pas de mettre en évidence une structuration des populations (p -value > 0,05) entre les zones géographiques, entre les populations au sein des zones ou bien au sein des populations (Tableau 23). Concernant les microsattellites, on peut observer une variabilité faible mais significative au sein des populations et entre les populations au sein des zones géographiques. La différenciation du site St par rapport aux autres sites de la zone Manche (Er et Bo) que l'on observe sur la figure 32 ainsi que la faible probabilité d'assignation des individus de Po au même cluster que les individus des sites de Ta et Me (Figure 33) nous ont amené à réaliser une analyse de variance moléculaire en intégrant les sites St et Po au sein de la zone géographique Atlantique AT. Les résultats de cette analyse montrent une différenciation significative entre les zones géographiques, suggérant (1) une proximité génétique entre les individus de Po et ceux de la zone AT ; et (2) une différenciation génétique au sein de la zone MA.

Tableau 23. Résultats de l'analyse de variance moléculaire (AMOVA) pour les trois gènes mitochondriaux et les 15 locus microsatellites pour les populations de daurades royales regroupées en zones géographiques (mer Méditerranée ME, détroit de Gibraltar TA, côte portugaise PO, côte atlantique française AT et Manche MA). Pour la dernière analyse, les individus des sites de la baie de Plymouth St et de la côte portugaise Po ont été intégrés à la zone géographique AT. La variation est exprimée en pourcentage et le seuil de significativité de la p-value est fixé à 0.05.

Marqueur	Source de la variation	d.f.	Variation (statistiques F)	p
D-Loop	Entre les zones géographiques	4	0,36 (F _{CT} : 0,004)	0,402
	Entre les populations au sein des zones géographiques	6	-0,95 (F _{SC} : -0,010)	0,685
	Au sein des populations	219	100,59 (F _{ST} : -0,006)	0,663
COI	Entre les zones géographiques	4	1,28 (F _{CT} : 0,013)	0,239
	Entre les populations au sein des zones géographiques	6	-2,01 (F _{SC} : -0,020)	0,873
	Au sein des populations	219	100,76 (F _{ST} : -0,008)	0,717
Cytochrome b	Entre les zones géographiques	4	3,05 (F _{CT} : 0,031)	0,150
	Entre les populations au sein des zones géographiques	3	-3,16 (F _{SC} : -0,033)	0,893
	Au sein des populations	176	100,11 (F _{ST} : -0,001)	0,566
Microsatellites	Entre les zones géographiques	4	0,52 (F _{CT} : 0,005)	0,122
	Entre les populations au sein des zones géographiques	5	1,11 (F _{SC} : 0,011)	0,000
	Au sein des populations	442	98,37 (F _{ST} : 0,016)	0,000
Microsatellites : sites St et Po en zone AT	Entre les zones géographiques	3	1,27 (F _{CT} : 0,013)	0,000
	Entre les populations au sein des zones géographiques	6	0,71 (F _{SC} : 0,007)	0,005
	Au sein des populations	442	98,02 (F _{ST} : 0,020)	0,000

Des réseaux d'haplotypes ont été réalisés pour les marqueurs mitochondriaux afin d'une part de déterminer les différents haplotypes présents par marqueurs au sein de l'échantillonnage et d'autre part d'évaluer la distribution de ces haplotypes en fonction des sites d'échantillonnage. Nous présenterons seulement les données en regroupant les individus par zone géographique compte tenu de la faible structuration à l'échelle du site d'échantillonnage. Sur chaque réseau d'haplotypes (Figure 34), deux haplotypes sont majoritaires, et quelques haplotypes sont satellites. Pour les trois marqueurs, les deux haplotypes dominants sont présents dans toutes les zones géographiques. Les haplotypes satellites sont essentiellement issus des zones MA et AT pour la D-Loop et le COI alors que

l'on peut observer des haplotypes satellites sur l'ensemble des zones échantillonnées pour le Cytochrome b. Les mutations observées entre les haplotypes sont conservatrices, n'affectant donc pas la nature protéique.

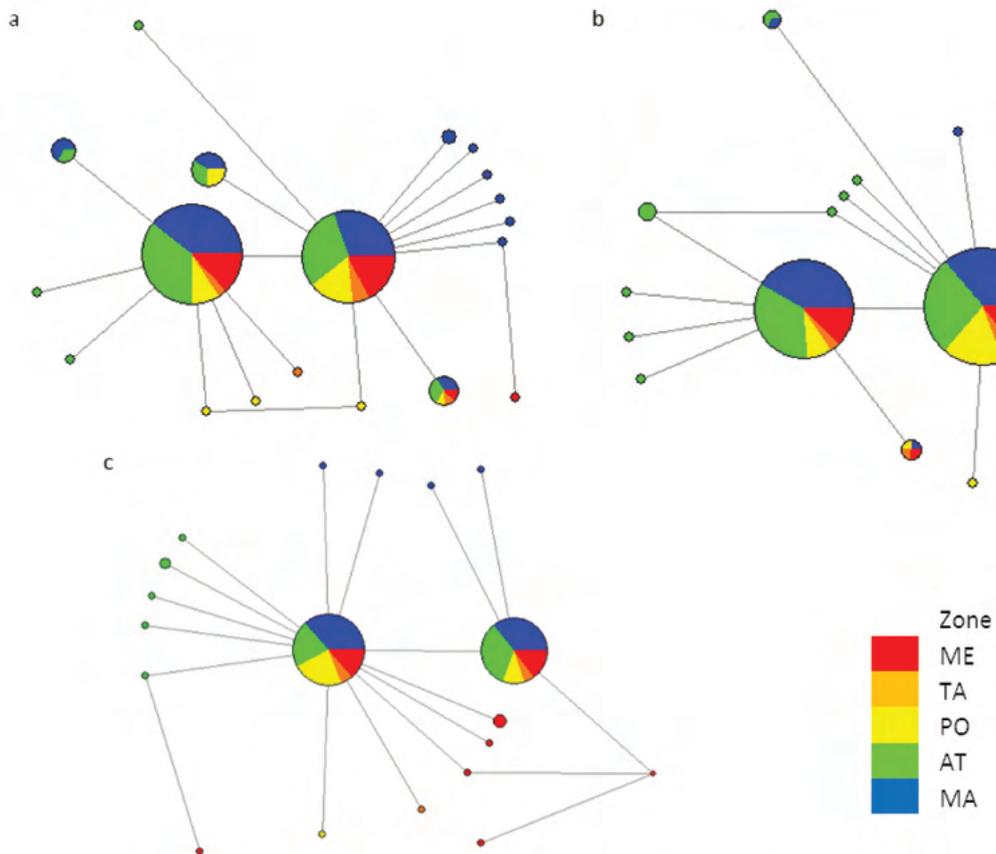


Figure 34. Réseau des haplotypes obtenus pour le gène de la D-Loop (a), du COI (b) et du Cytochrome b (c) chez la daurade royale. Les couleurs représentent les individus issus des cinq zones géographiques mer Méditerranée ME, détroit de Gibraltar TA, large du Portugal PO, côte Atlantique française AT et Manche MA.

Enfin, la distribution de ces haplotypes a été déterminée en fonction des zones d'échantillonnage (Figure 35). Les haplotypes dominants semblent être répartis d'une manière assez homogène au sein des différentes zones géographiques. Les haplotypes satellites se situent majoritairement dans les zones PO, AT et MA pour le gène de la D-Loop, dans la zone AT pour le gène COI et les zones ME et AT pour le gène du cytochrome b.

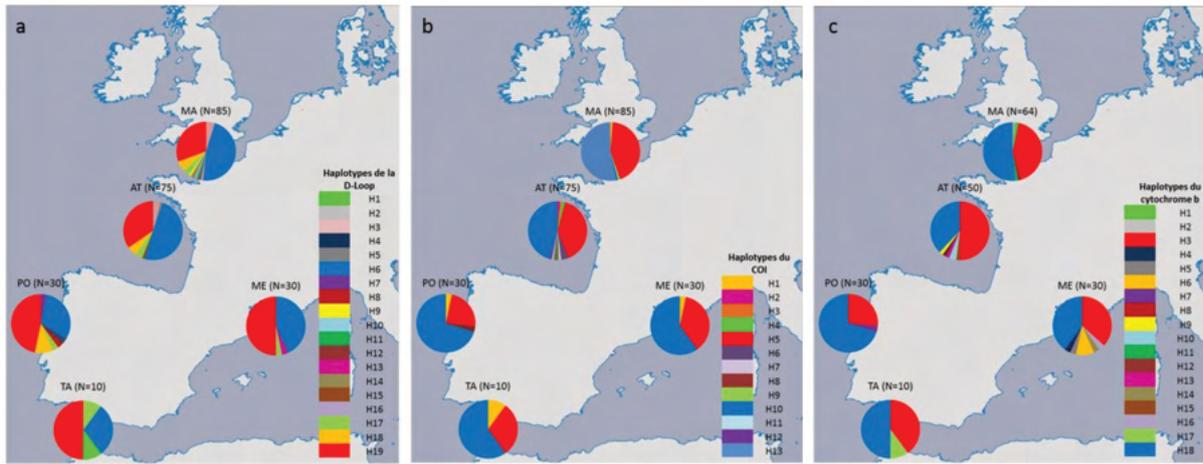


Figure 35. Répartition géographique des fréquences des haplotypes obtenus en fonction de la zone d'échantillonnage (mer Méditerranée ME, détroit de Gibraltar TA, large du Portugal PO, côte Atlantique française AT et Manche MA) pour les gènes de la D-Loop (a), le COI (b) et le cytochrome b (c) chez la daurade royale *Sparus aurata*.

III.3. Microchimie des otolithes : structuration des populations

Les analyses microchimiques ont été réalisées seulement sur quelques individus échantillonnés sur six sites différents (Ro, Qu, Cc, Br, Er et Bo, Tableau 15). Les ratios élémentaires Sr:Ca, Ba:Ca et Mg:Ca au niveau du bord de l'otolithe varient significativement entre les sites échantillonnés (Tableau 24 et Figure 36). On observe quelques différences significatives pour les ratios Sr:Ca (sites de Cc, Er et Bo), Ba:Ca (sites de Ro, Qu, Br et Er) et Mg:Ca (sites de Cc et Er).

Tableau 24. Résultats de significativité des MANOVA pour tester les différences de ratios élémentaires en bord d'otolithe chez la daurade royale entre les sites (baie de Royan Ro, golfe du Morbihan Qu, baie de Concarneau Cc, rade de Brest Br, baie de Torquay Er et baie de Bournemouth Bo) : (a) Sr:Ca sous la diagonale et Ba:Ca au-dessus de la diagonale et (b) Mg:Ca sous la diagonale et Mn:Ca au-dessus de la diagonale. Les différences significatives sont indiquées par des étoiles : *** $p < 0,001$, ** $p < 0,01$ et * $p < 0,05$.

(a)	Ro	Qu	Cc	Br	Er	Bo
Ro		**	0	0	0	***
Qu	0		0	**	0	0
Cc	***	**		0	0	0
Br	**	0	*		*	**
Er	***	*	0	0		0
Bo	***	***	0	**	*	

(b)	Ro	Qu	Cc	Br	Er	Bo
Ro		0	0	0	0	0
Qu	0		0	0	0	0
Cc	*	*		0	0	0
Br	0	0	0		0	0
Er	0	0	*	0		0
Bo	***	**	0	**	***	

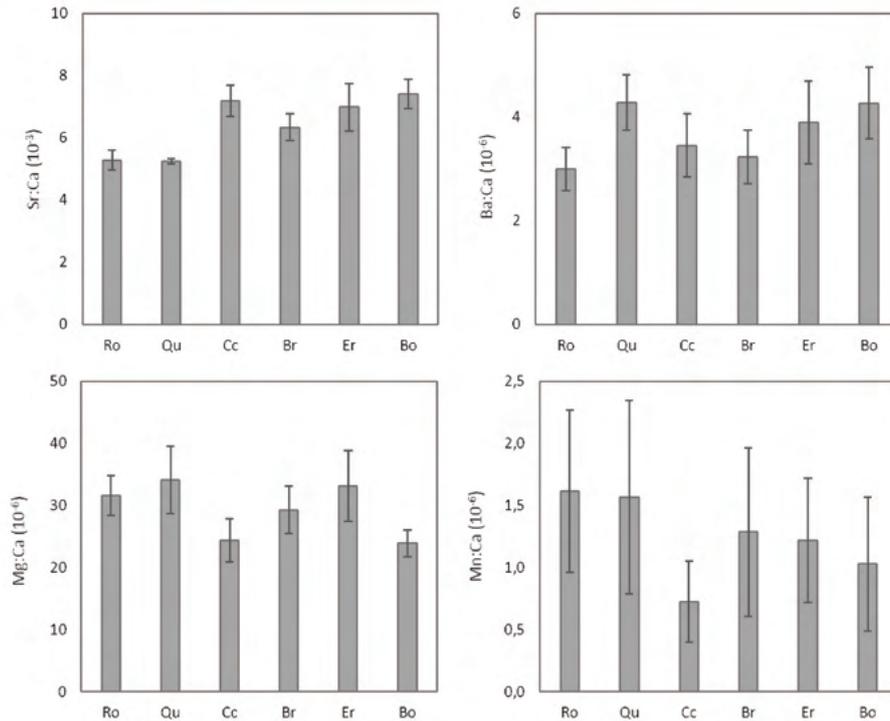


Figure 36. Ratios élémentaires Sr:Ca, Ba:Ca, Mg:Ca et Mn:Ca (en $\mu\text{g/g}$ de Ca) du bord de l'otolithe chez la daurade royale par sites échantillonnés (baie de Royan Ro, golfe du Morbihan Qu, baie de Concarneau Cc, rade de Brest Br, baie de Torquay Er et baie de Bournemouth Bo). Les valeurs moyennes par site et les écarts types standards sont représentés.

Aucune différence significative n'est observée entre les ratios Mn:Ca des différents sites du fait de la grande variabilité des valeurs liées à la faible concentration de l'élément dans les otolithes.

Les analyses multi-élémentaires sur les ratios en bord d'otolithes sont représentées par l'ACP en figure 37. Le critère K de Kaiser (choix des axes avec une valeur propre supérieure à 1) nous a conduits à sélectionner deux axes, permettant d'expliquer à eux deux 69,9% de l'inertie totale. L'axe 1 oppose clairement les ratios Mg:Ca aux ratios Sr:Ca et légèrement moins les ratios Mn:Ca aux ratios Ba:Ca. Avec le nuage de points, nous pouvons discriminer seulement un site, le site Ro. Les autres sites ne sont pas différenciés.

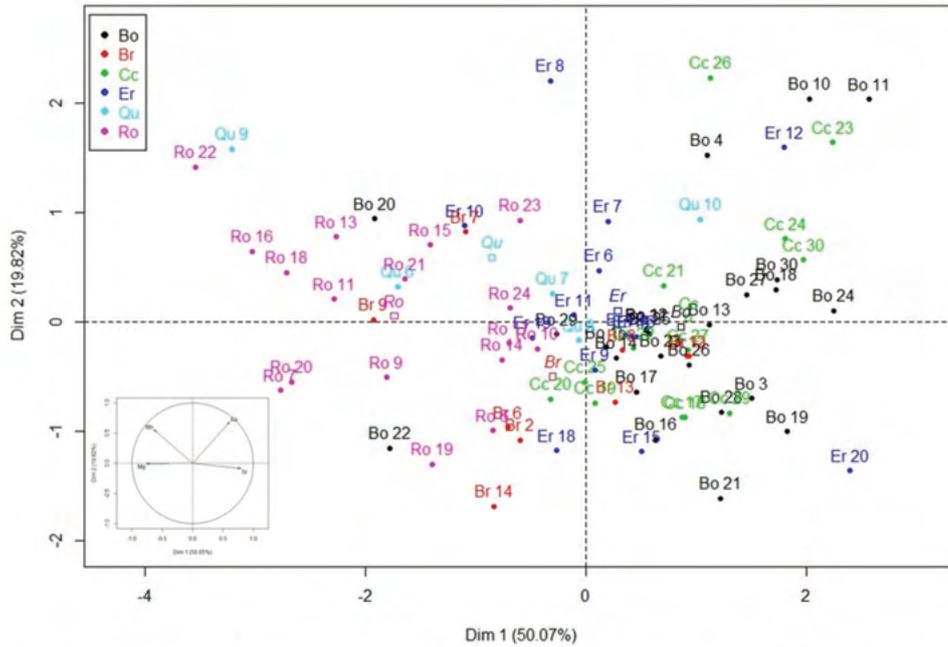


Figure 37. Analyse en composante principale (ACP) réalisée sur la moyenne des 100 dernières valeurs des ratios élémentaires Sr:Ca, Ba:Ca, Mg:Ca et Mn:Ca du bord des otolithes de daurades royales. Les sites (baie de Royan Ro, golfe du Morbihan Qu, baie de Concarneau Cc, rade de Brest Br, baie de Torquay Er et baie de Bournemouth Bo) sont représentés par des couleurs différentes. Le cercle de corrélation des variables (rapports « élément »:Ca) se situe en bas à gauche.

Cependant, un effet âge a été observé sur les ratios élémentaires du strontium (Figure 38). En effet, on peut observer une augmentation significative des concentrations de strontium dans les otolithes avec l'âge du poisson. On peut alors supposer que le strontium s'accumule dans l'otolithe au fur et à mesure qu'il grandit.

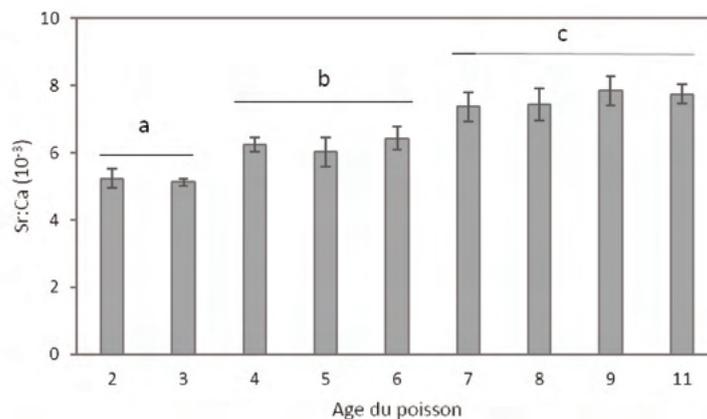


Figure 38. Ratios Sr:Ca (en $\mu\text{g/g}$ de Ca) en bordure de l'otolithe en fonction de l'âge des individus de daurades royales. Les valeurs moyennes par âge et les écarts types standards sont représentés. Les lettres minuscules témoignent de la significativité ($p < 0,05$) obtenue à partir des MANOVA.

Des tests MANOVA ont également été réalisés entre les mois de prélèvement. Le jeu de données comporte 5 mois de prélèvements : avril, juin, juillet, septembre et octobre. Etant donnée l'absence de différence significative de ratios élémentaires Mg:Ca et Mn:Ca entre les mois, seuls les résultats des ratios Sr:Ca et Ba:Ca sont présentés (Figure 39). Les ratios de Sr:Ca sont significativement plus faibles pour les individus prélevés en avril par rapport aux autres mois d'échantillonnage. Les concentrations élémentaires en strontium augmentent significativement jusqu'en octobre. De même, les teneurs en baryum augmentent significativement entre avril et octobre.

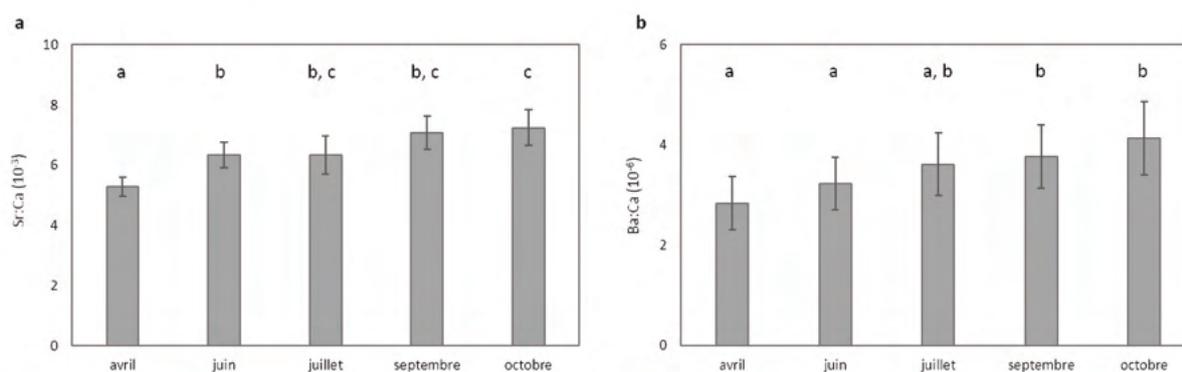


Figure 39. Ratios (a) Sr:Ca et (b) Ba:Ca (en $\mu\text{g/g}$ de Ca) en bordure de l'otolithe en fonction du mois de prélèvement des individus de daurades royales. Les valeurs moyennes par mois et les écarts types standards sont représentés. Les lettres minuscules témoignent de la significativité ($p < 0,05$) obtenue à partir des MANOVA.

IV. Discussion

Le changement global peut modifier la distribution physique des individus, via notamment une augmentation en abondance de certaines espèces en limites d'aires de répartition. Comme nous l'avons montré dans les chapitres précédents, une évolution des traits de vie de ces espèces peut également se manifester. L'acclimatation des espèces dans de nouveaux habitats va aussi influencer sur la structure de ces populations et les résultats de ce chapitre ont alors permis d'évaluer ce trait de vie sur les individus de daurades royales en limite nord de répartition.

Diversité génétique

Les valeurs des indices de diversité nucléotidiques et génétiques des marqueurs mitochondriaux sont relativement faibles. Par sites, on peut cependant observer une plus forte diversité pour la rade de Brest (Br) et la baie de Bournemouth (Bo). Ceci est notamment expliqué par un nombre d'haplotypes plus faible pour les zones « Méditerranée » (ME) et « Tanger » (TA) et plus élevé pour la zone « Atlantique » (AT). Concernant les microsatellites, les richesses alléliques les plus faibles sont observées pour les sites de la zone « Manche » (MA) mais également pour les sites de la zone

« Méditerranée » (ME). Aucun déficit en hétérozygotie n'est observé et les valeurs entre les sites sont sensiblement identiques. Les valeurs de l'hétérozygotie observée (0,59-0,67) sont similaires à celles obtenues lors des différentes études de génétique des populations sur *S. aurata* réalisées avec des marqueurs microsatellites en mer Méditerranée : 0,76-0,86 (Innocentiis de *et al.*, 2004) et 0,63-0,66 (Šegvić-Bubić, Lepen, *et al.*, 2011) et également avec des données publiées sur des populations d'Atlantique : 0,74 (Innocentiis de *et al.*, 2004) et 0,57-0,63 (Coscia *et al.*, 2011). Ces valeurs ne témoignent donc pas de différences de diversité entre la zone Méditerranéenne et la limite nord de répartition. Cependant, les richesses alléliques plus faibles à ces deux extrémités de l'aire d'échantillonnage concordent avec les analyses de diversité génétique que l'on peut observer dans la littérature. En effet, une diversité génétique plus faible est typiquement observée chez les populations en limite de répartition (Hewitt, 2000; Comps *et al.*, 2001; Coyer *et al.*, 2003; Hoarau *et al.*, 2004). Un résultat similaire a été observé par Hoarau *et al.* (2004) qui ont mis en évidence chez la plie commune, *Pleuronectes platessa*, une plus faible diversité génétique des populations en limite nord de répartition (Islande et Iles Féroé). Ces différences de diversité génétique pourraient s'expliquer par une moins bonne adéquation des habitats disponibles. Il en résulterait des densités de populations plus faibles ou plus variables (Lawton, 1993; Vucetich & Waite, 2003). Ces populations seraient alors plus sensibles à une perte de diversité génétique et cela expliquerait nos plus faibles valeurs de diversité génétique en limite nord de répartition.

Structure génétique des populations

Les 15 microsatellites retenus ont permis de mettre en évidence une structuration des populations faible (F_{ST} global = 0,016) mais fortement significative. Les dendrogrammes permettent de visualiser cette structuration en distinguant trois groupes : baie de Tanger (Ta), mer Méditerranée (Me) et l'ensemble des autres individus. Ce troisième groupe ne montre pas de structuration en lien avec leur position latitudinale. En effet, les sites échantillonnés en Manche (St, Er et Bo) ne sont pas regroupés génétiquement : les individus de la baie de Plymouth (St) sont plus proches de ceux de la baie de Royan (Ro), ceux de Bournemouth (Bo) sont plus proches de ceux de la côte portugaise (Po), et ceux de la baie de Torquay (Er) sont plus éloignés génétiquement que les individus de toutes ces autres populations. Les individus des sites de mer Méditerranée (Me) et de la baie de Tanger (Ta) se distinguent quant à eux d'une part entre eux et d'autre part avec les autres individus. Ce pattern est plus marqué pour les zones géographiques. Les zones « Manche » (MA) et « Atlantique » (AT) sont très proches génétiquement, avec une valeur de F_{ST} faible mais significative. Les individus de ces deux zones se distinguent significativement des individus des autres zones, avec des valeurs de F_{ST} de plus en plus élevées lorsque l'on se dirige vers le sud. Les valeurs de différenciation faibles mais significatives sont

proches de celles obtenues sur l'analyse de 15 microsatellites sur la daurade royale par Coscia *et al.* (2011). En effet, les résultats de cette étude ont mis en évidence une valeur de F_{ST} significative plus élevée entre des individus du golfe de Gascogne et du sud de l'Espagne (0,083) mais des valeurs équivalentes à celles obtenues dans notre étude entre des individus du sud de l'Irlande et du sud de l'Espagne (0,017) et du Golfe de Gascogne (0,013). Les faibles valeurs de F_{ST} sont également similaires à celles observées par De Innocentiis *et al.* (2004) qui ont comparé une population du sud de l'Espagne à des populations méditerranéennes ($F_{ST} = 0,014$ à $0,026$) par l'analyse de 4 microsatellites. Les valeurs de F_{ST} obtenues dans notre étude sont cependant plus faibles que celles publiées par Alarcón *et al.* (2004) qui ont obtenus une valeur de F_{ST} de 0,05 entre des individus du golfe de Gascogne et des individus du sud de l'Espagne, mais seulement sur trois marqueurs microsatellites. Globalement, nos valeurs de F_{ST} sont donc similaires à celles observées dans la littérature sur la daurade royale. Cependant, ces valeurs de F_{ST} sont faibles comparées à celles observées chez d'autres espèces de sparidés : 0,69-0,92 chez la dorade japonaise *Pagrus major* (Perez-Enriquez & Taniguchi, 1999) et 0,77-0,83 chez le pagre à tête noire *Acanthopagrus schlegeli* (Jeong *et al.*, 2003). Cette structuration n'a cependant pas été visualisée via les marqueurs mitochondriaux. Ce résultat est similaire à ceux obtenus dans les études de Coscia *et al.* (2011) et Alarcón *et al.* (2004) citées au-dessus où les auteurs ont également utilisé l'ADN mitochondrial en complément des microsatellites sans résultat concluant. Cela a également été observé pour d'autres espèces : chez la plie commune où une structure significative des sous-populations a été mise en évidence avec l'ADN mitochondrial et pas avec les microsatellites du fait de la très ancienne colonisation des individus dans l'Atlantique nord (Hoarau *et al.*, 2004). La différence de résultats entre les analyses de marqueurs microsatellites et mitochondriaux n'est pas surprenante et peut être expliquée par plusieurs facteurs : (1) le taux d'évolution de ces deux types de marqueurs qui est différent (2) la transmission uniquement maternelle de l'ADN mitochondrial qui va alors réduire la taille effective de la population. Les microsatellites vont alors permettre de décrire les populations à petite échelle géographique et temporelle et d'étudier les événements démographiques récents. L'ADN mitochondrial permet quant à lui de décrire une évolution historique des populations ou des espèces.

Dans notre étude, l'absence de structure génétique avec les marqueurs mitochondriaux suggère alors une expansion récente des populations et les différenciations obtenues avec les microsatellites valident cette expansion récente. Des haplotypes rares ont été mis en évidence avec les marqueurs mitochondriaux aux sites de la mer Méditerranée (Me), de la côte portugaise (Po), de la baie de Royan (Ro), celle de Plymouth (St) et celle de Bournemouth (Bo). En parallèle, concernant les microsatellites, nous avons montré que les groupes « Atlantique » (AT) et « Manche » (MA) présentent un nombre d'allèles rares et discriminants élevé, par rapport aux autres individus. Il a été montré que les

expansions récentes d'aires de répartition dues au changement global peuvent mener à la disparition ou à l'apparition d'haplotypes en limite nord de répartition (Taberlet *et al.*, 1998; Provan & Bennett, 2008). De plus, les allèles rares peuvent témoigner d'une expansion démographique des espèces. La présence d'haplotypes rares explique les indices de Tajima et de Fu des zones « Manche » (MA), « Atlantique » (AT) et « Portugal » (PO) qui témoignent d'une expansion démographique. Cependant, les valeurs de H_i et SSD obtenues via l'analyse des marqueurs mitochondriaux ne témoignent pas de cette expansion. Ceci pourrait être expliqué par le fait d'une expansion très récente que les marqueurs mitochondriaux ne permettent pas d'évaluer. L'analyse de séries de données temporelles permettrait d'étudier l'évolution des fréquences alléliques au cours du temps et de les comparer entre les zones géographiques. Cette analyse phylogéographique permettrait de déterminer précisément l'origine des allèles de limite nord de répartition.

Flux de gènes

Les réseaux d'haplotypes obtenus avec les marqueurs mitochondriaux montrent que les haplotypes dominants sont répartis de manière homogène entre les populations de limite nord et celles de Méditerranée. Cela suggère un mélange des haplotypes et allèles entre les différents sites. De plus, le test de Mantel sur les marqueurs mitochondriaux ne suggère pas de corrélation entre les distances génétiques et géographiques. Les marqueurs mitochondriaux ne montrant pas de résultats significatifs, ils ne seront pas développés dans cette partie. Les résultats des AMOVA sur les microsatellites suggèrent une variabilité faible mais significative au sein des populations et entre les populations. Toutefois, aucune variabilité n'a été mise en évidence entre les zones géographiques. Avec les microsatellites, une corrélation entre les matrices de distance géographique et génétique est mise en évidence pour les sites de mer Méditerranée (Me) et de la baie de Tanger (Ta), témoignant d'un isolement par la distance de ces populations. Ces résultats, couplés aux faibles valeurs de F_{ST} suggèrent la présence d'un flux de gènes important entre les populations en limite nord de répartition, à l'échelle locale. Cela a été démontré également au sein de la mer Méditerranée (Innocenti *et al.*, 2004; Šegvić-Bubić, Lepen, *et al.*, 2011; Franchini *et al.*, 2011; Chaoui *et al.*, 2012). Plusieurs études de structuration génétique sur des espèces dont l'aire de répartition s'étend de part et d'autre du détroit de Gibraltar ont déjà été réalisées. Chez le congre, *Conger conger*, aucun isolement par la distance n'a été observé avec le couplage de l'ADN mitochondrial et des microsatellites (Miralles *et al.*, 2016). A l'inverse, chez l'espadon, *Xiphias gladius*, les individus se différencient génétiquement entre la mer Méditerranée et de l'océan Atlantique (Smith *et al.*, 2015). Chez les sparidés, Gonzalez-Wangüemert *et al.* (2006) ont notamment mis en évidence, avec des allozymes, une forte différenciation génétique entre deux sous-espèces du sar commun *Diplodus sargus* échantillonnées de

part et d'autre du détroit de Gibraltar. Bargelloni *et al.* (2005) ont étudié la différenciation génétique de deux espèces de sparidé en lien avec leur répartition géographique en utilisant des allozymes et un marqueur mitochondrial. Des individus de sars, *Diplodus puntazzo* et *Diplodus sargus*, ont aussi été échantillonnés sur trois sites à l'est de la mer Méditerranée et sur un site le long des côtes portugaises. Des résultats différents ont été obtenus entre les deux espèces avec comme marqueurs l'ADN mitochondrial et les allozymes. En effet, les populations de *D. puntazzo* présentent une différenciation génétique marquée entre l'Atlantique et la mer Méditerranée alors que pour *D. sargus*, la différenciation significative observée est très faible, suggérant un flux de gènes important pour cette espèce entre les deux zones. Les auteurs interprètent ce résultat comme une conséquence des fluctuations historiques possibles de la taille effective des populations de ces deux espèces qui pourraient être dues à des goulots d'étranglements ou des phénomènes d'expansion, et cela, combiné probablement à des différences de flux de gènes actuels. Cela semble être le cas chez *S. aurata*. Les populations sont soumises à un flux de gènes important. Les allèles communs entre la mer Méditerranée et l'Atlantique et la Manche suggèrent une arrivée continue d'individus venant du sud. Cette hypothèse est également validée par l'analyse bayésienne qui montre également la répartition des deux clusters dominants au sein des populations en limite nord de répartition. En effet, cette analyse a mis en évidence la probabilité d'assignation à des clusters différents entre les individus de mer Méditerranée (Me) et de la baie de Tanger (Ta) et ceux de la côte portugaise (Po), du golfe du Morbihan (Qu), de la baie de Concarneau (Cc), de la rade de Brest (Br) et des baies de Torquay (Er) et de Bournemouth (Bo). Cependant, les individus de la baie de Plymouth (St) montrent une probabilité relativement élevée d'appartenir au même cluster que les individus de mer Méditerranée (Me) et de la baie de Tanger (Ta), se différenciant alors des autres individus de la Manche issus des baies de Torquay (Er) et de Bournemouth (Bo). L'analyse bayésienne se base sur les fréquences alléliques. Ceci peut alors être mis en relation avec une différence de distribution des fréquences alléliques entre les populations de la Manche. En effet, à un locus, les allèles majoritaires présents aux sites des baies de Torquay (Er) et de Bournemouth (Bo) sont spécifiques à ces sites, et donc différents de ceux présents au site de la baie de Plymouth (St). De plus, le site de la baie de Bournemouth (Bo) est caractérisé par la présence d'un allèle diagnostic et par un pourcentage élevé d'allèles rares et discriminants. Ces résultats sont similaires à ceux obtenus à partir des matrices de F_{ST} et témoignent alors d'une différence génétique entre les populations situées en Manche est et celles de l'Océan Atlantique.

Couplage des approches de génétique et de microchimie des otolithes

Des différences significatives d'un site à l'autre des rapports élémentaires Sr:Ca, Ba:Ca et Mg:Ca en bordure des otolithes ont été mises en évidence. Ces ratios élémentaires permettent d'évaluer les différences de température, salinité et composition chimique du milieu fréquenté (Elsdon & Gillanders, 2002; Panfili *et al.*, 2002). Il est difficile de déterminer les patterns de déplacement et de fréquentation des masses d'eau lorsque la microchimie des otolithes est utilisée sur des espèces ne fréquentant pas des milieux clairement distincts au niveau de la salinité (voir discussion chapitre précédent). Gillanders *et al.* (2001) ont montré que très peu de variations élémentaires sont observées au niveau des otolithes du sar *Diplodus vulgaris* du fait de l'abondance des mouvements des poissons entre les habitats côtiers très peu différents. L'analyse de structure des populations avec cet outil sur la daurade royale apparaît alors complexe. Cependant, les éléments ciblés ont été choisis au mieux pour ce type d'analyse. En effet, Sturrock *et al.* (2012) ont montré que des éléments avec un turnover rapide, tels que le manganèse et le baryum, sont plus efficaces pour les analyses de changements de milieu par rapport aux éléments avec un turnover plus long, tels que le strontium ou le plomb. Ces éléments avec un turnover rapide seraient plus réactifs aux changements environnementaux, tels que les apports d'eau douce depuis les rivières, et ces variations dans les otolithes pourraient indiquer des changements rapides de la composition de l'eau.

Les sites se distinguent significativement entre eux : les individus de la baie de Royan (Ro) avec des ratios Ba:Ca plus faibles, ceux du golfe du Morbihan (Qu) avec des ratios Ba:Ca plus forts, les individus de la baie de Concarneau (Cc) présentent des ratios Sr:Ca plus élevés et des faibles ratios Mg:Ca, les individus de la rade de Brest (Br) présentent des ratios Ba:Ca plus faibles, les individus de la baie de Torquay (Er) ont des ratios Sr:Ca, Mg:Ca et Ba:Ca plus élevés, et les individus de la baie de Bournemouth (Bo) présentent des ratios Sr:Ca plus forts et des ratios Mg:Ca plus faibles. L'analyse en composante principale (ACP) a permis de mettre en évidence la discrimination des individus du site de la baie de Royan (Ro). La différenciation de ces individus pourrait être expliquée par l'influence, au niveau de ce site, de l'estuaire de la Gironde, fortement soumis aux apports terrigènes, comme discuté dans le chapitre précédent.

Un effet âge a été déterminé sur les ratios élémentaires du strontium. On a pu ainsi mettre en évidence la distinction de trois classes d'âges : les individus de 2 et 3 ans, ceux de 4 à 6 ans et ceux de 7 à 11 ans. Ces résultats pourraient être mis en relation avec les habitats fréquentés par les individus en fonction des stades de vie des poissons. En effet, l'augmentation des rapports Sr:Ca pourrait indiquer la fréquentation de milieux de plus en plus salés, c'est-à-dire un éloignement de la côte plus important avec l'âge des individus. Cependant, cette hypothèse ne peut pas être vérifiée et on peut également supposer une accumulation de cet élément dans les otolithes au cours de la croissance des

individus. Les résultats du chapitre précédent nous ont également permis d'émettre l'hypothèse que les variations des ratios élémentaires du magnésium seraient liées à la physiologie des poissons plutôt qu'aux changements de milieu fréquenté par les individus. Si l'on ne prend pas en compte ces deux éléments, il devient difficile d'émettre des conclusions sur la structure des populations avec l'analyse microchimique des otolithes. Seules quelques populations se distinguent : les individus des sites de la baie de Torquay (Er) et ceux du golfe du Morbihan (Qu) se distinguent par des ratios Ba:Ca plus élevés et les individus des sites de la rade de Brest (Br) et de la baie de Royan (Ro) par des ratios élémentaires Ba:Ca plus faibles. Ces différenciations pourraient être liées au milieu fréquenté lors de la capture du poisson.

Dans ce chapitre, nous avons également montré que les variations des ratios élémentaires sont très dépendantes des saisons. En effet, la présence des éléments dans l'environnement dépend essentiellement des paramètres environnementaux. Les éléments qui proviennent des apports terrigènes seront présents en plus forte concentration lorsque la pluviométrie est importante et donc pendant les mois d'hiver. Nous avons montré que les ratios élémentaires du baryum étaient de plus en plus élevés entre avril et octobre, suggérant des apports terrigènes de plus en plus fréquents.

Cette très faible structure des populations est similaire à celle observée avec la génétique des populations. Il est cependant nécessaire d'éclaircir les processus d'accumulation des éléments dans les otolithes et d'améliorer la connaissance sur les différents patterns élémentaires retrouvés dans les otolithes de daurades royales, espèce qui ne rentre pas complètement en estuaire. Des différences interspécifiques d'incorporation des éléments strontium, baryum, magnésium et manganèse ont déjà été reportées entre une espèce de sparidé, *Pagrus auratus*, et une espèce de platycéphale, *Platycephalus bassensis* (Hamer & Jenkins, 2007). Les auteurs ont montré, chez des juvéniles, que les variations élémentaires en bordure des otolithes peuvent être liées au régime alimentaire et au métabolisme des individus avec des taux d'accrétion des otolithes différents. Ces caractéristiques diminuent alors la probabilité d'observer des variations entre les sites échantillonnés dans le but d'en identifier la structure des populations. Vasconcelos *et al.* (2008) ont également étudié les variations interspécifiques de plusieurs éléments chez cinq espèces (la sole commune *Solea solea*, la sole du Sénégal *Solea senegalensis*, le flet *Platichthys flesus*, le sar *Diplodus vulgaris* et le bar *Dicentrarchus labrax*). L'attribution des individus aux différents sites et l'identification des zones de nurseries ont été réalisées pour quatre d'entre elles. Cette importante variabilité interspécifique montre qu'il est indispensable d'établir comment la température, la salinité et la chimie de l'eau influencent la chimie de l'otolithe de l'espèce étudiée. Les variations élémentaires des otolithes ne vont pas signifier les mêmes patterns d'une espèce à l'autre. La physiologie, propre à chaque espèce, va influencer les concentrations élémentaires.

Nous avons donc mis en évidence dans ces travaux la difficulté à utiliser la microchimie des otolithes sur *S. aurata*. Cette espèce n'effectue pas de déplacements dans des milieux de composition contrastée, les variations élémentaires ne peuvent donc pas être directement reliées à des changements de milieux mais sont tributaires d'autres facteurs potentiels (physiologie du poisson, régime alimentaire, ...). Svedäng *et al.* (2010) ont analysé la structure des populations de morue d'Atlantique (*G. morhua*) via l'analyse de génétique et de microchimie des otolithes. Ces auteurs ont compilé également ces données au marquage d'individus, ce qui leur a permis d'établir la structuration des individus. En effet, le marquage d'individus permettrait d'évaluer le comportement migratoire entre les zones de nurseries sur les côtes et les zones marines. La miniaturisation des marques, telles que les « pop-up satellite archival tags, PAT » (Shiple *et al.*, 2017; Rodgveller *et al.*, 2017) et les données qu'elles peuvent enregistrer (position, température, profondeur, ...) permettent désormais d'envisager de nouveaux protocoles d'études.

V. Conclusion

Les résultats de ce chapitre ont pu mettre en évidence l'absence de structuration des populations en limite nord de répartition, indiquant que ces populations ne sont pas encore établies de façon stable. Nous avons montré que ces populations se différencient cependant des populations de mer Méditerranée, tout en partageant les mêmes haplotypes et allèles. Les populations du détroit de Gibraltar se distinguent également des individus de mer Méditerranée, mais aussi de ceux de limite nord de répartition. Nos résultats permettent alors d'appréhender pour la première fois le pattern de colonisation des individus de limite nord de répartition :

- Les marqueurs mitochondriaux suggèrent une colonisation récente des populations. On n'observe pas de différence génétique selon la distance géographique des sites d'échantillonnage. Les haplotypes et allèles en communs suggèrent une colonisation des individus de proche en proche depuis la mer Méditerranée.
- Les marqueurs microsatellites témoignent d'une différenciation génétique avec les individus de Méditerranée mais également du détroit de Gibraltar suggérant alors que les populations du nord supportent peu de mélange génétique avec les individus de mer Méditerranée. Les populations en limite nord de répartition présentent un flux de gènes important entre elles mais une différenciation au sein de la Manche.

L'emploi de la microchimie des otolithes ne nous a pas permis d'établir la structure des populations. Une analyse microchimique du milieu dans lequel les poissons ont été prélevés est

nécessaire et permettrait potentiellement ce type d'analyse. De plus, le marquage des individus donnerait accès à des informations sur le flux génétique entre les populations et sur le comportement de ces dernières (homing, nombre de zones de nurserie, ...). Le marquage des individus permettrait également d'identifier l'origine géographique précise des individus et de ne pas soupçonner une échappée de populations d'élevages.

Discussion générale et perspectives

Ces travaux rapportent pour la première fois des connaissances sur la daurade royale *Sparus aurata* en limite nord d'aire de répartition. Ces données sont d'autant plus importantes que l'espèce voit son aire de répartition évoluer vers le nord vraisemblablement sous l'effet du réchauffement climatique, faisant d'elle un très bon modèle écologique pour l'étude de l'impact du changement global sur la biogéographie des espèces marines.

Rappel du contexte global et des objectifs de la thèse

Le changement global impacte particulièrement le milieu marin notamment par l'extinction d'espèces, le développement des invasions biologiques ou des changements de distribution géographique (Carlton, 1993; Occhipinti-Ambrogi, 2007; Fletcher *et al.*, 2016). L'altération très fréquemment observée dans les communautés de poissons marins est l'évolution géographique d'aire de répartition, avec notamment le déplacement des espèces tempérées vers les pôles (Perry *et al.*, 2005; Rijnsdorp *et al.*, 2009). Tel est probablement le cas pour la daurade royale *S. aurata* dont l'abondance des individus ne cesse d'augmenter depuis les années 2000 en limite septentrionale de répartition (Figure 2_Introduction). Ceci pourrait refléter un déplacement vers les plus hautes latitudes de la limite septentrionale de répartition, phénomène qui pourrait être lié au changement global (Coscia *et al.*, 2011).

Ces travaux de thèse rapportent alors pour la première fois des éléments sur des traits de vie et sur la structure des stocks de la daurade royale en limite nord de répartition. D'une part, nous avons cherché à déterminer le régime alimentaire de cette espèce dans le nord de sa zone de distribution. La connaissance de ce trait de vie est essentielle afin d'évaluer l'impact de ce prédateur sur le réseau trophique dans la nouvelle aire colonisée. Cet aspect est d'autant plus important que des prédatations sur les parcs conchylicoles ont été mises en lien avec l'augmentation de l'abondance de daurades royales depuis une dizaine d'années. D'autre part, les paramètres de croissance et de relation taille/poids des individus ont été évalués pour appréhender l'état des stocks de ces populations naturelles. Par ailleurs, les déplacements des individus entre les milieux marin et littoral, notamment lors des premières années de vie, ont été évalués afin de comprendre les migrations de cette espèce en limite nord de répartition et de mettre en évidence la fréquentation de zones de nourricerie. Enfin, nous avons évalué la structure des populations par une approche multi-marqueur couplant la génétique et la microchimie des otolithes. La connaissance de la structure génétique en limite nord de répartition est essentielle afin d'évaluer la connectivité entre les populations et l'origine de celles qui sont en expansion.

Traits de vie de la daurade royale en limite nord de répartition

Ces travaux ont permis de caractériser des traits de vie de la daurade royale en zone nord de répartition à travers l'analyse de son régime alimentaire, sa croissance et ses mouvements entre les milieux marin et côtier.

L'augmentation en abondance de la daurade royale en limite septentrionale peut impacter l'écosystème natif, notamment en perturbant l'équilibre proie/prédateur du réseau trophique autochtone. L'analyse du régime alimentaire a permis de valider le caractère opportuniste de l'espèce avec un régime alimentaire diversifié (bivalves, malacostracés et gastéropodes comme proies principales) mais variable selon les sites. Ce régime alimentaire est sensiblement similaire à celui des individus de mer Méditerranée. Cela montre que la daurade royale trouve ses proies préférentielles sans difficulté, même en limite nord de répartition ; ce qui facilite vraisemblablement son implantation et son maintien. Une préférence pour les organismes benthiques fixés a été confirmée par la forte proportion de bivalves dans les contenus stomacaux, démontrant la capacité de broyage des coquilles par la daurade royale. Les parcs conchylicoles sont alors soumis à cette nouvelle prédation. Les moules *Mytilus* sp. représentent la majorité des bivalves consommés par la daurade royale en limite nord de répartition. La protection des parcs mytilicoles est alors nécessaire pour la préservation de leurs élevages. Une augmentation de la diversité en proies a été observée en corrélation avec la taille du prédateur, comme chez de nombreuses espèces de poisson (Benchalel *et al.*, 2010; Brown *et al.*, 2012), et notamment chez la daurade royale en mer Méditerranée (Hadj-Taieb, Sley, *et al.*, 2013). De plus, des variations saisonnières du régime alimentaire ont été observées, déjà connues chez d'autres espèces de poisson (Muto *et al.*, 2001; Brown *et al.*, 2012), avec une diminution de la diversité en proies durant les mois d'hiver. Cette dernière est associée à la période de reproduction de *S. aurata* qui a lieu en hiver. La daurade royale allouerait plus d'énergie en hiver à la reproduction qu'à la recherche de nourriture.

Bien que les régimes alimentaires des deux zones géographiques soient très proches, les individus échantillonnés en zone nord, âgés de 2 à 12 ans, présentent des valeurs de longueur asymptotique et d'indice de performance de croissance relativement faibles ; des valeurs inférieures comparées à celles publiées dans la littérature sur des individus de la même tranche d'âge issus de mer Méditerranée. De plus, la relation allométrique des individus échantillonnés suggère un poids plus faible des poissons capturés en Atlantique nord que le poids estimé pour les individus de mer Méditerranée. Nos résultats sont concordants avec ceux discutés par Perry *et al.* (2005) qui montrent que les populations en limite d'aire de répartition sont caractérisées par de plus petites tailles maximales, une maturation plus rapide et de plus petites tailles à maturité. Une augmentation des préférences thermiques des larves de poisson peut causer une diminution des taux de croissance et

une augmentation de la mortalité (Arula *et al.*, 2015). Aucune différence majeure de régime alimentaire avec les individus méditerranéens n'étant observée, cette plus faible croissance peut être directement associée aux paramètres physico-chimiques du milieu en limite nord de répartition. Des variations spatiales de la croissance d'individus d'une espèce de Perciformes, *Girella elevata*, à travers son aire de distribution en Australie ont aussi été mises en évidence (Stocks *et al.*, 2014). Ces auteurs ont observé un taux de croissance plus rapide au centre de l'aire de répartition et des taux de croissance plus faibles aux lisières, phénomène qui a été lié aux paramètres du milieu. La croissance de la daurade royale, plus faible en limite nord de répartition, doit être prise en considération dans un cadre de gestion des populations naturelles, étant donné l'augmentation de la pêche de cette espèce. L'exploitation de ces nouveaux stocks pourra nécessiter à moyen terme la mise en place de quotas et de réglementations pour lesquels la taille limite de capture devra être adaptée à ces nouvelles données de croissance.

Outre la connaissance des paramètres de croissance des individus pour une meilleure exploitation des stocks, l'appréhension des lieux de fréquentation est également une caractéristique importante. L'identification des différents milieux fréquentés par les espèces ne réalisant que des migrations côtières (embouchure d'estuaire par exemple) est plus difficilement réalisable que pour des espèces diadromes. Malgré cela, l'analyse des transects microchimiques nous a permis d'identifier les premiers changements de milieux de la daurade royale. Plusieurs études des déplacements mer/côte par des analyses de microchimie des otolithes sur des poissons côtiers ont été réalisées chez la sole, *Solea solea* (Morat *et al.*, 2013), la morue d'atlantique *Gadus morhua* (Campana *et al.*, 1994), ou encore des sparidés (Gillanders & Kingsford, 2003; Hamer & Jenkins, 2007). Les migrations côtières de la daurade royale ont été appréhendées grâce aux analyses élémentaires des otolithes, malgré l'absence d'échantillons d'eau des milieux de provenance des individus. Compte tenu des limites de détection, quatre rapports élémentaires ont pu être analysés. Les variations sur les transects nous permettent de déduire les migrations mer/côte pendant les premières années de vie : les premiers mois de vie en milieu côtier, un passage en milieu marin lors du premier hiver (aux alentours de 9 mois), puis un retour en milieu côtier. Une cyclicité annuelle de ces migrations est observée. Le passage en mer lors du premier hiver est concordant avec les résultats obtenus par Mercier *et al.* (2012) sur des individus de mer Méditerranée. De plus, ces auteurs ont mis en évidence que la naissance des individus s'effectuait en mer, ce qui est en adéquation avec les données d'écologie sur la daurade royale (Lasserre & Labourg, 1974a; Lasserre & Labourg, 1974b; Hadj-Taieb, Ghorbel, *et al.*, 2013). Cela est concordant également avec le deuxième profil type observé sur nos individus. En effet, à une fréquence d'observation plus faible mais significative, nous avons observé un profil élémentaire où les individus naissent en mer, avant de rapidement fréquenter les zones côtières. Cette variabilité

témoigne alors d'une plasticité comportementale des individus en limite nord de répartition. De plus, certains individus ont présenté une phase très courte entre la fin du noyau de l'otolithe et le premier hiver. Ce phénomène laisse à penser à la probabilité de plusieurs périodes de reproduction.

Les premiers changements de milieu observés chez *S. aurata* en limite nord de répartition suggèrent donc la fréquentation de différentes zones côtières le long du pourtour atlantique et de la Manche. Lors des campagnes du projet d'amélioration des connaissances sur le bar *Dicentrarchus labrax* (projet BARGIP, informations disponibles sur : <http://wwz.ifremer.fr/bar/>), qui visaient notamment à échantillonner des juvéniles (entre 6 et 40 cm) de toutes les espèces de poissons présentes en rade de Brest, des juvéniles et adultes de dorades grises, *Spondyliosoma cantharus*, ont été capturés en grand nombre. Quelques juvéniles et adultes de daurades royales ont également été prélevés mais en nombre plus restreint. La rade de Brest constituerait donc une nurricerie pour les dorades grises mais pas pour les daurades royales (Le Goff *et al.*, 2017). Bien que ces deux espèces soient différentes d'un point de vue phylétique notamment, ce rapport a montré que les deux espèces de dorade semblent être beaucoup moins inféodées aux dessalures que les juvéniles de bar. En effet, les individus ont été échantillonnés pour la plupart dans les parties les plus marines de l'estuaire, là où les salinités sont supérieures à 30 psu. Chez le bar, ce rapport a notamment mis en évidence l'existence potentielle de trois nurriceries majeures : les estuaires de la Seine, de la Loire et de la Gironde. Espèce démersale également, on peut supposer que la daurade royale fréquente potentiellement ces mêmes zones de nurricerie, malgré une remontée moins profonde dans les estuaires. En Manche, l'écosystème estuarien de la baie de Somme est connu pour être une zone de nurricerie pour beaucoup d'espèces de la Manche (Rybarczyk *et al.*, 2003). Cet environnement pourrait aussi être une zone de nurricerie pour les jeunes individus de daurades royales. D'autre part, la Manche est un environnement largement soumis à la pêche professionnelle. Des précautions doivent notamment être prises concernant la réorganisation des communautés de poissons nouvellement observées face aux évolutions d'aires de répartition (Auber *et al.*, 2017).

Observe-t-on une différenciation des populations en zone nord de répartition ?

En parallèle de l'analyse des traits de vie de cette espèce, nous avons étudié la structure des populations en zone nord de répartition avec le couplage des outils de génétique et de microchimie des otolithes.

L'ensemble des travaux du dernier chapitre a pu mettre en évidence l'absence de forte structuration des populations, notamment en limite nord de répartition. Les analyses de génétique des populations effectuées sur les marqueurs mitochondriaux ont mis en évidence une absence totale de structuration des populations au nord. Ces résultats indiquent une expansion récente de ces

populations qui ont leur origine en mer Méditerranée, comme le suggèrent les allèles communs aux deux extrémités de l'aire d'échantillonnage. Cependant, l'analyse des marqueurs microsatellites a mis en évidence des différenciations génétiques faibles mais significatives, sur l'ensemble de la zone étudiée. D'une part, les individus de la mer Méditerranée et de la baie de Tanger se différencient génétiquement entre eux et avec les individus de la façade atlantique et de la Manche. Les résultats suggèrent un mélange génétique limité des individus du nord avec ceux de la mer Méditerranée mais un flux de gènes important entre les populations septentrionales. La faible croissance observée pour les individus collectés dans la zone nord pourrait être reliée à cette différence génétique. Néanmoins, ces marqueurs microsatellites sont neutres d'un point de vue fonctionnel. Les marqueurs mitochondriaux, qui sont codants et pour lesquels les produits d'expression interviennent dans le métabolisme énergétique, ne présentent pas de différence de répartition allélique. La différence de croissance ne semble donc pas pouvoir être expliquée par cette différence génétique. Comme évoqué précédemment, cette distinction populationnelle peut vraisemblablement être associée aux conditions environnementales, particulièrement à la température plus faible en limite nord de répartition. D'autre part, les microsatellites ont également révélé une diversité génétique plus faible en Manche et en mer Méditerranée. Ce résultat a été corrélé avec les plus faibles diversités en limite d'aire de répartition décrites dans la littérature (Hewitt, 2000; Comps *et al.*, 2001; Coyer *et al.*, 2003; Hoarau *et al.*, 2004). Enfin, les tests de neutralité sélective et d'équilibre des populations nous ont confirmé l'expansion démographique des individus des côtes portugaise, atlantique et de la Manche.

La structuration génétique inexistante suggère l'absence de homing à l'échelle des populations. Mais la connectivité et la fidélité des zones fréquentées n'ont pas pu être vérifiées par les analyses microchimiques. L'analyse microchimique des valeurs du bord de l'otolithe a cependant mis en évidence une très faible différenciation entre les sites. Seuls les individus de la baie de Royan se distinguent des autres. Ce site est largement influencé par l'estuaire de la Gironde qui est un milieu soumis aux apports anthropiques et terrigènes. De plus, les différences de salinité et de température sont moins importantes entre l'embouchure de l'estuaire et le milieu marin (Figures 10_Introduction et 30_Chapitre II). L'influence de ce panache est alors observée dans les analyses microchimiques des otolithes notamment avec le ratio Ba:Ca qui nous conforte sur son utilisation comme témoin de bloom de production primaire. Les analyses microchimiques nous permettent, dans ce cas présent, de distinguer un lieu de vie de la daurade royale. Cependant, ces analyses ne nous ont pas permis de différencier les sites bretons.

Existe-t-il une limite biogéographique en Manche ?

Les sites des baies de Torquay (Er) et de Bournemouth (Bo) sont les sites les plus au nord de l'aire échantillonnée, donc les plus éloignés de la zone d'origine connue (mer Méditerranée, sud du golfe de Gascogne). Sur ces mêmes sites, l'échantillonnage est caractérisé par des mâles de plus grande taille et un changement de sexe plus tardif. Ce décalage dans le temps du changement de sexe pourrait être induit par les paramètres environnementaux.

Au niveau de ces sites échantillonnés les plus à l'est en Manche, nous avons mis en évidence une différenciation génétique des individus. En effet, les microsatellites ont permis d'identifier une différenciation au sein des populations collectées en Manche. Les individus des sites des baies de Torquay et de Bournemouth se distinguent génétiquement des individus échantillonnés à l'ouest de la Manche, dans la baie de Plymouth. Cependant, aucune différence n'a été observée par l'analyse microchimique des otolithes.

Le régime alimentaire des poissons échantillonnés en Manche se distingue également des individus des autres sites. En effet, les résultats du premier chapitre soulignent l'absence de proies du genre *Mytilus* dans les contenus stomacaux des individus collectés en Manche, alors que les moules sont les proies principales observées dans les autres contenus stomacaux. Ce phénomène peut être expliqué par la plus faible proportion de parcs mytilicoles sur les côtes anglaises. Il peut également être corrélé au type de substrat sur lequel les moules sauvages ne peuvent pas ou peu s'établir. Une différenciation de substrat, observée au sein de la Manche (Figure 40), pourrait expliquer une plus faible abondance de moules à l'état sauvage. En effet, les côtes anglaises de la Manche sont plutôt caractérisées par des vases et des sables alors que les côtes françaises de la Manche et de l'atlantique, sont, elles, caractérisées par des fonds durs à substrat rocheux. A contrario, les régimes alimentaires des individus collectés en Manche sont caractérisés par une abondance d'espèces du genre *Chlamys*. Ces bivalves vivent librement sur des fonds meubles, tels que les fonds sableux. Les côtes anglaises de la Manche présentent donc un biotope plus approprié au développement de ces espèces-proies de la daurade royale, plutôt qu'à l'abondance des espèces du genre *Mytilus*. Ces dernières se fixent sur des supports rocheux et caillouteux. La composition du régime alimentaire pourrait alors être différente selon le substrat. Cela a été démontré chez la morue polaire, *Boreogadus saida*, dont le régime opportuniste s'est montré dominé par la présence de copépodes en limite nord de répartition (Buckley & Whitehouse, 2017). En effet, au niveau des latitudes centrale et sud, la composition de son régime alimentaire est plus diversifiée. Cette différence de composition de régime alimentaire est alors directement mise en lien avec la disponibilité de la ressource, elle-même dépendante du substrat.

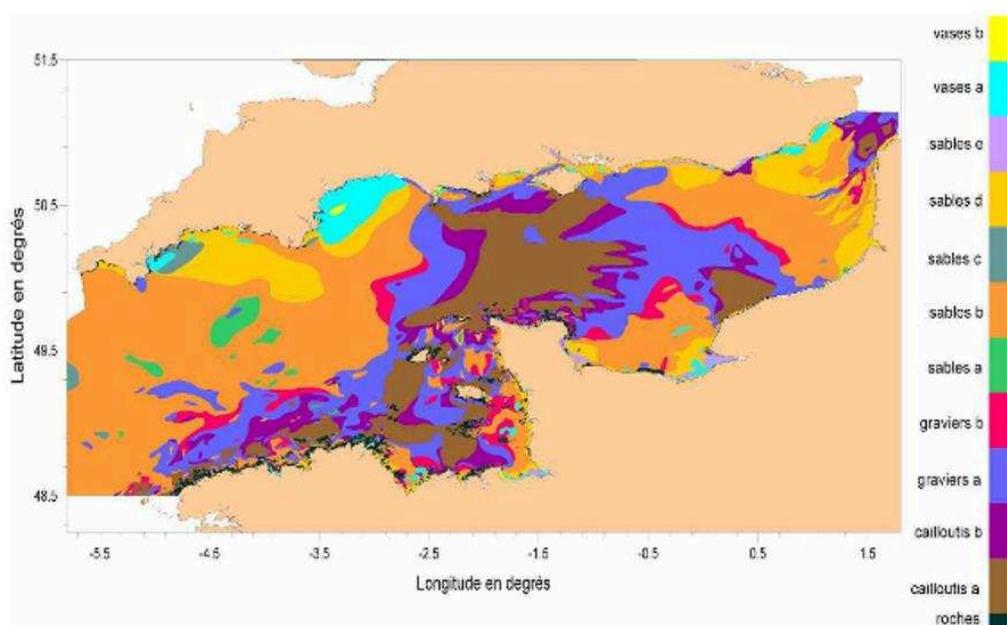


Figure 40. Carte de répartition des sédiments superficiels de la Manche. Carte issue de Vaslet *et al.* (1978)

Géographiquement, les individus des baies de Torquay et de Bournemouth sont séparés de ceux de la baie de Plymouth par l'axe reliant la presque île du Cotentin à la côte anglaise. La Manche est influencée par l'océan Atlantique à l'ouest et est connectée à la mer du nord à l'est. La Manche est une mer peu profonde avec quelques fosses d'un peu plus d'une centaine de mètres en zone occidentale et une profondeur qui atteint 30 m au niveau du détroit du Pas-de-Calais. Les apports continentaux proviennent essentiellement de la Seine et du Solent au niveau de Southampton. De très fortes marées sont observées en Manche, induisant des courants très rapides dans les baies côtières. Les vents dominants de sud-ouest, associés à l'orientation ouest-est de la Manche et aux cycles des marées, impliquent le transport des masses d'eau vers la Mer du Nord. Au niveau de la presque île du Cotentin, un des courants de marée les plus puissants d'Europe est prédominant : le passage du Raz Blanchard. Celui-ci est mis en évidence dans la figure 41. Il sépare géographiquement la Manche en deux parties : la Manche occidentale et orientale. Cette barrière environnementale pourrait ainsi expliquer la différenciation génétique ainsi que la croissance des populations au sein de la Manche, tout en constituant une limite biogéographique des populations entre la Manche orientale et occidentale.

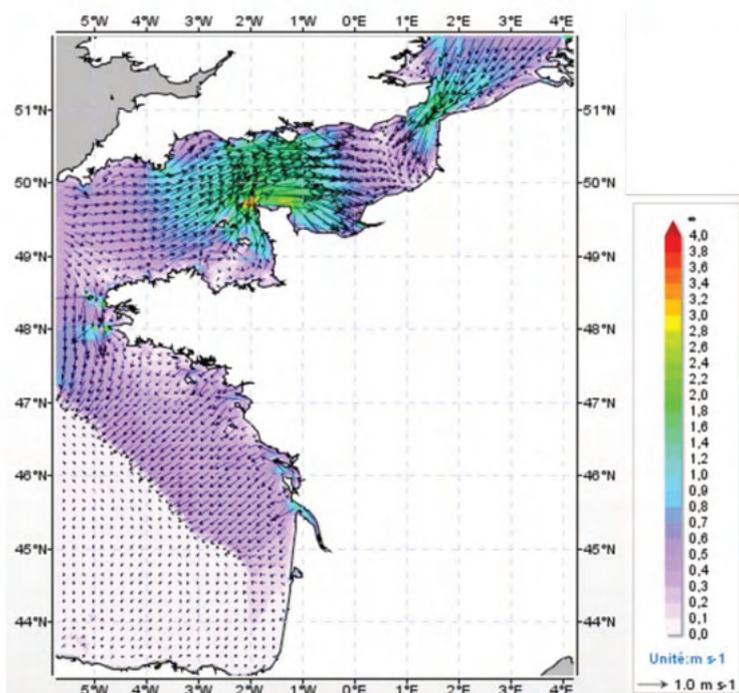


Figure 41. Direction et intensité des courants moyens sur la verticale en Manche au 27 Avril 2017. Carte issue du projet MARC (<http://marc.ifremer.fr/>, IFREMER).

Cette barrière géographique pourrait alors expliquer les différences de substrat discutées précédemment. Cependant, la différenciation génétique des populations pourrait également s'expliquer par la confrontation et le mélange des masses d'eaux de l'Atlantique à l'ouest et de la Mer du Nord à l'est. Cette caractéristique pourrait être à l'origine des paramètres physico-chimiques du milieu et de la différenciation génétique des individus au sein de cet environnement.

La différenciation des individus au sein de la Manche pourrait alors être expliquée d'une part par les courants qui influent sur la nature du substrat, contrôlant alors les espèces proies disponibles, et, d'autre part, par l'influence des masses d'eaux atlantique et de la mer du Nord modifiant ainsi la structure génétique des populations en limite nord de répartition.

Cas particulier des individus du site de la baie de Concarneau

Dans l'ensemble des analyses réalisées au cours de cette étude, les individus de la baie de Concarneau (Cc) présentent des caractéristiques très spécifiques, se différenciant des individus des autres sites échantillonnés.

Ils présentent un régime alimentaire différent de celui des autres individus. Cela a été expliqué dans le premier chapitre par une plus grande diversité en espèce-proies disponibles sur ce site et/ou par une plus faible accessibilité de la proie principale, augmentant alors la diversité en proies nécessaire à l'alimentation des poissons. Parallèlement, une partie des individus issus du site de la baie de Concarneau montre une croissance plus importante avec une longueur asymptotique se

rapprochant des individus de la mer Méditerranée. Cette différence de croissance pourrait être en lien direct avec ce régime alimentaire caractéristique. Mais ce phénomène pourrait également être expliqué par d'autres facteurs qui mériteraient d'être vérifiés, tels que la température du milieu ou la taille des habitats disponibles. Les individus de la baie de Concarneau se distinguent également par un passage en milieu marin plus tardif que les individus des autres sites. Alors que pour les individus des autres sites, la fréquence d'observation du profil élémentaire des otolithes type « estuaire-mer-estuaire » est largement majoritaire, ce profil n'est observé que pour 50% des individus constituant l'échantillon de la baie de Concarneau (Cc). L'autre moitié des profils correspond à des individus nés en mer où ils séjournent 1 à 3 mois avant de gagner le milieu côtier puis de retourner en mer pour passer le premier hiver ; après l'hiver, ces individus retournent en estuaire. Ce profil type serait la conséquence d'une attente de conditions physico-chimiques du milieu plus favorables (température, courants, disponibilité en nourriture) et expliquerait alors la différence de croissance.

Impact sur les populations naturelles : élevage et pêche

Alors que plusieurs espèces de sparidés sont sur la liste rouge des espèces menacées de l'IUCN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) avec un risque d'extinction non négligeable (Comeros-Raynal *et al.*, 2016), *S. aurata* est classée en préoccupation mineure. Outre les impacts anthropiques potentiels, les populations naturelles pourraient être sérieusement menacées par une « pollution » génétique insidieuse liée à des individus échappés d'élevage. Plusieurs études concernant les échappées d'individus d'élevage ont été réalisées sur des populations en mer Méditerranée. Glamuzina *et al.* (2014) ont montré une forte augmentation des daurades royales en mer Adriatique en lien avec les échappées d'individus adultes d'élevage, impactant alors les parcs conchylicoles. De même, Somarakis *et al.* (2013) ont observé que des échappées d'œufs issus d'élevage dans l'environnement peuvent avoir des conséquences écologiques sur les populations naturelles à un stade plus précoce. Ils suggèrent que les élevages ne doivent pas être placés proche des zones de nurserie telles que les lagunes et estuaires afin d'éviter un effet écologique négatif et des conséquences génétiques sur la faune naturelle. Par ailleurs, cette espèce à forte valeur commerciale est très largement pêchée ; des phénomènes de surpêche ont été reportés. En effet, Hadj-Taieb *et al.* (2014) ont pu mettre en évidence que le stock de daurades royales dans le golfe de Gabés a fait l'objet d'un effort de pêche très important en 2008, au-delà de ses capacités. Ce phénomène est d'autant plus inquiétant que le faible renouvellement annuel ne permet pas la reconstitution totale du stock. Akyol & Gamsiz (2011) ont également conclu, par une analyse des paramètres de croissance d'individus issus de la mer d'Égée (Turquie), que les populations ont été surexploitées et qu'il y a un besoin urgent de réglementations pour limiter les pêches. C'est pourquoi des programmes d'amélioration des stocks ont

vu le jour notamment en Espagne dans la baie de Cadix où des protocoles de marquages/recaptures ont été appliqués (Sánchez-Lamadrid, 2002).

Les données sur les traits de vie et la structure des populations de *S. aurata* acquises lors de nos travaux permettent d'améliorer la connaissance sur cette espèce en limite nord de répartition. Ces données sont indispensables à la gestion de cette ressource naturelle en plein développement dans cette zone nord. L'appréhension de l'exploitation des stocks de cette dernière en limite nord de répartition est d'autant plus indispensable qu'une pression sélective de pêche exercée dans une population non établie pourrait mener au déclin de l'espèce dans son environnement.

Perspectives de recherche

Dans l'objectif d'améliorer la connaissance sur les traits de vie, les comportements et la structure des populations de *S. aurata* en limite septentrionale de répartition, différents axes de recherches sont envisagés en perspectives.

Complément d'échantillonnage

Un échantillonnage plus important mériterait d'être réalisé en limite nord de répartition. Malgré les nombreuses prospections réalisées dans le cadre de cette thèse, le manque d'échantillons en mer d'Irlande et en mer du Nord s'est fait ressentir et réduit la portée des conclusions. La présence de la daurade royale dans ces eaux étant très saisonnière, un échantillonnage ciblé sur cette espèce serait nécessaire. Une augmentation des prélèvements dans la Manche serait également essentielle pour identifier plus finement la structure des populations dans cette zone ainsi que les migrations côtières. Enfin, un échantillonnage plus abondant le long des côtes atlantiques française, espagnole et portugaise apporterait des informations plus précises sur les processus à l'origine de l'expansion des populations du sud au nord de l'aire de répartition.

Par ailleurs, il sera primordial d'effectuer des prélèvements de tous les stades de vie de *S. aurata*. En effet, l'obtention de larves, post-larves et juvéniles apportera des informations sur les taux de croissance des plus jeunes stades, sur les migrations saisonnières des individus et permettra d'identifier les zones de nurserie en limite septentrionale.

Utilisation des techniques de marquage

L'utilisation des marques miniaturisées, telles qu'elles sont discutées dans le chapitre précédent, permettrait de coupler le suivi des individus aux données physico-chimiques des milieux fréquentés, facilitant l'identification au mieux du comportement migratoire des individus. Ces techniques nous permettraient d'identifier les différentes zones de fréquentation de l'espèce dans l'objectif notamment d'identifier les zones de nurserie en limite nord de répartition. Des marquages acoustiques ont déjà été effectués sur des individus de daurades royales afin d'étudier les comportements

migratoires entre les lagunes et la mer Méditerranée (Abecasis & Erzini, 2008). Cette étude a démontré que les techniques de marquage sont fiables pour le modèle écologique *S. aurata*. Des procédures de « tagging » sont également en cours sur des individus du sud-ouest de l'Angleterre et permettraient d'identifier les zones de fréquentation au nord de sa limite de répartition (thèse en cours, Université d'Exeter, Angleterre).

Utilisation des nouvelles techniques de séquençage

Avec l'évolution constante des techniques de séquençage, de nouveaux outils sont développés permettant de décrire finement la structure et la diversité des populations (Davey *et al.*, 2011). Une première image de cette structure obtenue avec les marqueurs mitochondriaux et microsattellites est essentielle pour une évaluation globale. Couplée à l'augmentation de l'échantillonnage, une approche RADseq (Restriction site Associated DNA Sequencing) pourrait mener au génotypage de milliers de SNP, « Single Nucleotide Polymorphism » (Hohenlohe *et al.*, 2010; Davey & Blaxter, 2010). Cette technique permettrait de cibler les marqueurs les plus adéquats afin de les coupler aux données obtenues dans le cadre de cette étude. Ces analyses permettraient alors d'identifier clairement la connectivité entre les populations et l'impact d'éventuels processus de sélection naturelle le long du gradient latitudinal de répartition de la daurade royale.

Aller plus loin avec les otolithes...

La daurade royale est un bon modèle d'étude pour l'utilisation de la microchimie des otolithes. Cependant, une connaissance antérieure des milieux de vie potentiels permettrait d'optimiser les analyses. Pour cela, les prélèvements complémentaires d'individus doivent être couplés à des prélèvements d'eaux. En effet, la connaissance des teneurs élémentaires des environnements dans lesquels ont été prélevés les individus nous permettra d'identifier clairement les milieux parcourus par ces derniers en comparant les teneurs des milieux naturels et les transects élémentaires des otolithes. Des analyses des zones potentielles de nourricerie (estuaires, golfes, rades) permettront d'avoir une idée des teneurs élémentaires. La comparaison avec les données élémentaires des otolithes reflétera alors les différentes zones côtières fréquentées par la daurade royale.

En parallèle, une analyse de la morphologie des otolithes peut être envisagée. En effet, cette technique est de plus en plus utilisée et a montré son intérêt pour l'identification d'espèces (Tuset *et al.*, 2012), de populations et de stocks d'individus (Treinen-Crespo *et al.*, 2012; Annabi *et al.*, 2013; Leguá *et al.*, 2013). Chez le bar, *D. labrax*, et la daurade royale, *S. aurata*, des différences de forme (Arechavala-Lopez *et al.*, 2012) et de composition élémentaire des otolithes (Arechavala-Lopez *et al.*, 2016) ont également été mises en évidence entre des individus sauvages et issus d'élevage. Ces analyses de forme seraient alors appropriées afin de discriminer les stocks, les populations et les individus issus d'élevage.

Cycle et stratégie de reproduction

Enfin, l'acquisition de données sur le cycle de reproduction de la daurade royale en limite nord de répartition est essentielle afin, d'une part, d'enrichir les données écologiques sur cette espèce et, d'autre part, d'améliorer les connaissances pour une meilleure gestion d'une espèce-ressource d'intérêt économique. Pour cela, une analyse d'histologie des gonades, à partir du stade de vie juvénile jusqu'au stade adulte, permettrait d'identifier les stades sexuels. La différenciation sexuelle en relation avec la protandrie a déjà été étudiée sur cette espèce en mer Méditerranée (Pasquali, 1941; Bruslé-Sicard & Fourcalt, 1997; Chaves-Pozo *et al.*, 2005). Cependant, la différenciation du sexe étant largement dépendante des conditions environnementales, notamment de la température (Shen & Wang, 2014), ce même type d'étude se doit d'être réalisé sur les populations septentrionales. Cette étude permettra alors d'identifier l'âge exact du changement de sexe des individus et la taille limite de capture : connaissances indispensables pour une meilleure exploitation des stocks.

Références bibliographiques

-A-

- Abbas, E. M., Soliman, T., El-Magd, M. A., Farrag, M. M. S., Ismail, R. F., & Kato, M. (2017). Phylogeny and DNA barcoding of the family Sparidae inferred from mitochondrial DNA of the Egyptian waters. *Journal of Fisheries and Aquatic Science* **12**, 73–81. doi:10.3923/jfas.2017.73.81
- Abecasis, D., & Erzini, K. (2008). Site fidelity and movements of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) in a coastal lagoon (Ria Formosa, Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **79**, 758–763. doi:10.1016/j.ecss.2008.06.019
- Akaike, H. (1998). Information Theory and an Extension of the Maximum Likelihood Principle. In 'Selected Papers of Hirotugu Akaike'. (Eds E. Parzen, K. Tanabe, and G. Kitagawa.) pp. 199–213. (Springer New York: New York, NY.) Available at: http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4612-1694-0_15
- Akyol, O., & Gamsiz, K. (2011). Age and growth of adult gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) in the Aegean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **91**, 1255–1259. doi:10.1017/S0025315410001220
- Alarcón, J. A., Magoulas, A., Georgakopoulos, T., Zouros, E., & Alvarez, M. C. (2004). Genetic comparison of wild and cultivated European populations of the gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Aquaculture* **230**, 65–80. doi:10.1016/s0044-8486(03)00434-4
- Alheit, J., Pohlmann, T., Casini, M., Greve, W., Hinrichs, R., Mathis, M., O'Driscoll, K., Vorberg, R., & Wagner, C. (2012). Climate variability drives anchovies and sardines into the North and Baltic Seas. *Progress in Oceanography* **96**, 128–139. doi:10.1016/j.pocean.2011.11.015
- Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W., & Lipman, D. J. (1990). Basic Local Alignment Search Tool. *Journal of Molecular Biology* **215**, 403–410. doi:10.1016/S0022-2836(05)80360-2
- Annabi, A., Said, K., & Reichenbacher, B. (2013). Inter-population differences in otolith morphology are genetically encoded in the killifish *Aphanius fasciatus* (Cyprinodontiformes). *Scientia Marina* **77**, 269–279. doi:10.3989/scimar.03763.02A
- Arechavala-Lopez, P., Milošević-González, M., & Sanchez-Jerez, P. (2016). Using trace elements in otoliths to discriminate between wild and farmed European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) and Gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). *International Aquatic Research* **8**, 263–273. doi:10.1007/s40071-016-0142-1
- Arechavala-Lopez, P., Sanchez-Jerez, P., Bayle-Sempere, J. T., Sfakianakis, D. G., & Somarakis, S. (2012). Discriminating farmed gilthead sea bream *Sparus aurata* and European sea bass *Dicentrarchus labrax* from wild stocks through scales and otoliths. *Journal of Fish Biology* **80**, 2159–2175. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03236.x
- Arias, A. (1980). Crecimiento, régimen alimentario y reproducción de la dorada (*Sparus aurata* L.) y del robalo (*Dicentrarchus labrax* L.) en los esteros de Cadiz. *Investigacion Pesquera* **44**, 59–84.
- Arnal, J. I., Garcia Alcazar, A., & Ortega, A. (1976). Observations on the growth of the gilthead seabream (*Sparus auratus* L.) in the Mar Menor (Murcia). *Boletin del Instituto Espanol de Oceanografia* **221**, 1–18.
- Arula, T., Laur, K., Simm, M., & Ojaveer, H. (2015). Dual impact of temperature on growth and mortality of marine fish larvae in a shallow estuarine habitat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **167**, Part B, 326–335. doi:10.1016/j.ecss.2015.10.004
- Auber, A., Gohin, F., Goascoz, N., & Schlaich, I. (2017). Decline of cold-water fish species in the Bay of Somme (English Channel, France) in response to ocean warming. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **189**, 189–202. doi:10.1016/j.ecss.2017.03.010

- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reeb, C. A., & Saunders, N. C. (1987). Intraspecific phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**, 489–522. doi:10.1146/annurev.es.18.110187.002421
- Azab, A. M., Mousa, M. A., Khalil, N. A., Khalaf-Allah, H. M. M., & Mabrouk, R. T. M. (2014). Effect of temperature and salinity on larval growth of the gilthead seabream, *Sparus aurata*. *International Journal of Environmental Science and Engineering* **6**, 35–46.
- B-
- Balart, E., Pérez-Urbiola, J., Campos-Dávila, L., Monteforte, M., & Ortega-Rubio, A. (2009). On the first record of a potentially harmful fish, *Sparus aurata* in the Gulf of California. *Biological Invasions* **11**, 547–550. doi:10.1007/s10530-008-9269-3
- Ballard, J. W. O., & Whitlock, M. C. (2004). The incomplete natural history of mitochondria. *Molecular Ecology* **13**, 729–744. doi:10.1046/j.1365-294X.2003.02063.x
- Bargelloni, L., Alarcon, J. A., Alvarez, M. C., Penzo, E., Magoulas, A., Palma, J., & Patarnello, T. (2005). The Atlantic–Mediterranean transition: Discordant genetic patterns in two seabream species, *Diplodus puntazzo* (Cetti) and *Diplodus sargus* (L.). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **36**, 523–535. doi:10.1016/j.ympev.2005.04.017
- Batargias, C., Dermitzakis, E., Magoulas, A., & Zouros, E. (1999). Characterization of six polymorphic microsatellite markers in gilthead seabream, *Sparus aurata* (Linnaeus 1758). *Molecular Ecology* **8**, 895–906.
- Bath, G. E., Thorrold, S. R., Jones, C. M., Campana, S. E., McLaren, J. W., & Lam, J. W. . (2000). Strontium and barium uptake in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **64**, 1705–1714. doi:10.1016/S0016-7037(99)00419-6
- Beaugrand, G., & Kirby, R. R. (2010). Climate, plankton and cod. *Global Change Biology* **16**, 1268–1280. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02063.x
- Beaugrand, G., Reid, P. C., Ibañez, F., Lindley, J. A., & Edwards, M. (2002). Reorganization of North Atlantic Marine Copepod Biodiversity and Climate. *Science* **296**, 1692–1694. doi:10.1126/science.1071329
- Ben Slimen, H., Guerbej, H., Ben Othmen, A., Ould Brahim, I., Blel, H., Chatti, N., El Abed, A., & Said, K. (2004). Genetic differentiation between populations of gilthead seabream (*Sparus aurata*) along the tunisian coast. *Cybium* **28**, 45–50.
- Benchalel, W., Derbal, F., & Kara, M. H. (2010). Régime alimentaire du sar commun *Diplodus sargus sargus* (Sparidae) des côtes de l'est algérien. *Cybium* **34**, 231–242.
- Benchetrit, J., Béguer-Pon, M., Sirois, P., Castonguay, M., Fitzsimons, J., & Dodson, J. J. (2015). Using otolith microchemistry to reconstruct habitat use of American eels *Anguilla rostrata* in the St. Lawrence River–Lake Ontario system. *Ecology of Freshwater Fish* **26**, 19–33. doi:10.1111/eff.12246
- Bertalanffy von, L. (1938). A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws, II). *Human Biology* **10**, 181–213.
- Birky, C. W. (2001). The Inheritance of Genes in Mitochondria and Chloroplasts: Laws, Mechanisms, and Models. *Annual Review of Genetics* **35**, 125–148. doi:10.1146/annurev.genet.35.102401.090231
- Blanco-Vives, B., Vera, L. M., Ramos, J., Bayarri, M. J., Mañanós, E., & Sánchez-Vázquez, F. J. (2011). Exposure of larvae to daily thermocycles affects gonad development, sex ratio, and sexual

- steroids in *Solea senegalensis*, kaup. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* **315A**, 162–169. doi:10.1002/jez.664
- Bodinier, C., Sucre, E., Lecurieux-Belfond, L., Blondeau-Bidet, E., & Charmantier, G. (2010). Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in the gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **157**, 220–228. doi:10.1016/j.cbpa.2010.06.185
- Bolle, L. J., Rijnsdorp, A. D., van Neer, W., Millner, R. S., van Leeuwen, P. I., Ervynck, A., Ayers, R., & Ongena, E. (2004). Growth changes in plaice, cod, haddock and saithe in the North Sea: a comparison of (post-)medieval and present-day growth rates based on otolith measurements. *Proceedings of the Fifth International Symposium on Flatfish Ecology, Part II* **51**, 313–328. doi:10.1016/j.seares.2004.01.001
- Borrell, Y. J., Carleos, C. E., Asturiano, J. F., Bernardo, D., Vazquez, E., Corral, N., Sanchez, J. A., & Blanco, G. (2007). Use of microsatellites and a combinatorial optimization approach in the acquisition of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) broodstocks for hatcheries. *Aquaculture* **269**, 200–210. doi:10.1016/j.aquaculture.2007.04.055
- Braley, M., Goldsworthy, S. D., Page, B., Steer, M., & Austin, J. J. (2010). Assessing morphological and DNA-based diet analysis techniques in a generalist predator, the arrow squid *Nototodarus gouldi*. *Molecular Ecology Resources* **10**, 466–474. doi:10.1111/j.1755-0998.2009.02767.x
- Brander, K., Blom, G., Borges, M. F., Erzini, K., Henderson, G., MacKenzie, B., Mendes, H., Ribeiro, J., Santos, A. M. P., & Toresen, R. (2003). Changes in fish distribution in the eastern North Atlantic: Are we seeing a coherent response to changing temperature? *I C E S Marine Science Symposia* **219**, 261–270.
- Brierley, A. S., & Kingsford, M. J. (2009). Impacts of Climate Change on Marine Organisms and Ecosystems. *Current Biology* **19**, R602–R614. doi:10.1016/j.cub.2009.05.046
- Brown, R. C., Tsalavouta, M., Terzoglou, V., Magoulas, A., & McAndrew, B. J. (2005). Additional microsatellites for *Sparus aurata* and cross-species amplification within the Sparidae family. *Molecular Ecology Notes* **5**, 605–607. doi:10.1111/j.1471-8286.2005.01007.x
- Brown, R. J., & Severin, K. P. (2009). Otolith chemistry analyses indicate that water Sr:Ca is the primary factor influencing otolith Sr:Ca for freshwater and diadromous fish but not for marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**, 1790–1808. doi:10.1139/F09-112
- Brown, S. C., Bizzarro, J. J., Cailliet, G. M., & Ebert, D. A. (2012). Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environmental Biology of Fishes* **95**, 3–20. doi:10.1007/s10641-011-9959-z
- Bruland, K. W., & Lohan, M. C. (2003). Controls of trace metals in seawater. In 'Treatise on Geochemistry. 6: The oceans and marine geochemistry (Holland, H.D. & Turekian, K.K., eds)'. pp. 23–47. (Elsevier: Amsterdam.)
- Bruslé-Sicard, S., & Fourcault, B. (1997). Recognition of sex-inverting protandric *Sparus aurata*: ultrastructural aspects. *Journal of Fish Biology* **50**, 1094–1103. doi:10.1111/j.1095-8649.1997.tb01633.x
- Buckley, T. W., & Whitehouse, G. A. (2017). Variation in the diet of Arctic Cod (*Boreogadus saida*) in the Pacific Arctic and Bering Sea. *Environmental Biology of Fishes* **100**, 421–442. doi:10.1007/s10641-016-0562-1
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). 'Model selection and multimodel inference: A practical information-Theoretic Approach. Second Edition' Springer-Verlag. (New-York, USA.)

-C-

- Callico Fortunato, R., Reguera-Galán, A., García Alonso, I., Volpedo, A., & Benedito Durà, V. (2017). Environmental migratory patterns and stock identification of *Mugil cephalus* in the Spanish Mediterranean Sea, by means of otolith microchemistry. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **188**, 174–180. doi:10.1016/j.ecss.2017.02.018
- Campana, S. E. (1999). Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series* **188**, 263–297. doi:10.3354/meps188263
- Campana, S. E., Fowler, A. J., & Jones, C. M. (1994). Otolith Elemental Fingerprinting for Stock Identification of Atlantic Cod (*Gadus morhua*) Using Laser Ablation ICPMS. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**, 1942–1950. doi:10.1139/f94-196
- Campana, S. E., & Thorrold, S. R. (2001). Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 30–38. doi:10.1139/f00-177
- Camus, P., & Koutsikopoulos, C. (1984). Incubation expérimentale et développement embryonnaire de la daurade royale, *Sparus aurata* (L.), à différentes températures. *Aquaculture* **42**, 117–128. doi:10.1016/0044-8486(84)90359-4
- Carlton, J. T. (1993). Neoextinctions of Marine Invertebrates. *American Zoologist* **33**, 499–509. doi:10.1093/icb/33.6.499
- Carreon-Martinez, L., & Heath, D. D. (2010). Revolution in food web analysis and trophic ecology: diet analysis by DNA and stable isotope analysis. *Molecular Ecology* **19**, 25–27. doi:10.1111/j.1365-294X.2009.04412.x
- Carreon-Martinez, L., Johnson, T. B., Ludsin, S. A., & Heath, D. D. (2011). Utilization of stomach content DNA to determine diet diversity in piscivorous fishes. *Journal of Fish Biology* **78**, 1170–1182. doi:10.1111/j.1095-8649.2011.02925.x
- Carscadden, J., Nakashima, B. S., & Frank, K. T. (1997). Effects of fish length and temperature on the timing of peak spawning in capelin (*Mallotus villosus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**, 781–787. doi:10.1139/f96-331
- Chaoui, L., Derbal, F., Kara, M. H., & Quignard, J.-P. (2005). Alimentation et condition de la dorade *Sparus aurata* (Teleostei: Sparidae) dans la lagune du Mellah (Algérie Nord-Est). *Cahier de Biologie Marine* **46**, 221–225.
- Chaoui, L., Gagnaire, P.-A., Guinand, B., Quignard, J.-P., Tsigenopoulos, C., Kara, M. H., & Bonhomme, F. (2012). Microsatellite length variation in candidate genes correlates with habitat in the gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Molecular Ecology* **21**, 5497–5511. doi:10.1111/mec.12062
- Chaoui, L., Kara, M. H., Faure, E., & Quignard, J.-P. (2006). Growth and reproduction of the gilthead seabream *Sparus aurata* in Mellah lagoon (north-eastern Algeria). *Scientia Marina* **70**, 545–552.
- Chaves-Pozo, E., Arjona, F. J., García-López, A., García-Alcázar, A., Meseguer, J., & García-Ayala, A. (2008). Sex steroids and metabolic parameter levels in a seasonal breeding fish (*Sparus aurata* L.). *General and Comparative Endocrinology* **156**, 531–536. doi:10.1016/j.ygcen.2008.03.004
- Chaves-Pozo, E., Mulero, V., Meseguer, J., & García Ayala, A. (2005). An Overview of Cell Renewal in the Testis Throughout the Reproductive Cycle of a Seasonal Breeding Teleost, the Gilthead Seabream (*Sparus aurata* L.). *Biology of Reproduction* **72**, 593–601. doi:10.1095/biolreprod.104.036103

- Chen, C., Durand, E., Forbes, F., & François, O. (2007). Bayesian clustering algorithms ascertaining spatial population structure: a new computer program and a comparison study. *Molecular Ecology Notes* **7**, 747–756. doi:10.1111/j.1471-8286.2007.01769.x
- Cheung, W. W. L., Lam, V. W. Y., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R., & Pauly, D. (2009). Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries* **10**, 235–251. doi:10.1111/j.1467-2979.2008.00315.x
- Cheung, W. W. L., Watson, R., & Pauly, D. (2013). Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature* **497**, 365–368. doi:10.1038/nature12156
- Chiba, S. N., Iwatsuki, Y., Yoshino, T., & Hanzawa, N. (2009). Comprehensive phylogeny of the family Sparidae (Perciformes: Teleostei) inferred from mitochondrial gene analyses. *Genes and genetics systems* **84**, 153–170.
- Comeros-Raynal, M. T., Polidoro, B. A., Broatch, J., Mann, B. Q., Gorman, C., Buxton, C. D., Goodpaster, A. M., Iwatsuki, Y., MacDonald, T. C., Pollard, D., Russell, B., & Carpenter, K. E. (2016). Key predictors of extinction risk in sea breams and porgies (Family: Sparidae). *Biological Conservation* **202**, 88–98. doi:10.1016/j.biocon.2016.08.027
- Comps, B., Gömöry, D., Letouzey, J., Thiébaud, B., & Petit, R. J. (2001). Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European beech. *Genetics* **157**, 389–397.
- Conides, A. J., & Glamuzina, B. (2006). Laboratory simulation of the effects of environmental salinity on acclimation, feeding and growth of wild-caught juveniles of European sea bass *Dicentrarchus labrax* and gilthead sea bream, *Sparus aurata*. *Aquaculture* **256**, 235–245. doi:10.1016/j.aquaculture.2006.02.029
- Corse, E., Costedoat, C., Chappaz, R., Pech, N., Martin, J.-F., & Gilles, A. (2010). A PCR-based method for diet analysis in freshwater organisms using 18S rDNA barcoding on faeces. *Molecular Ecology Resources* **10**, 96–108. doi:10.1111/j.1755-0998.2009.02795.x
- Coscia, I., Vogiatzi, E., Kotoulas, G., Tsigenopoulos, C. S., & Mariani, S. (2011). Exploring neutral and adaptive processes in expanding populations of gilthead sea bream, *Sparus aurata* L., in the North-East Atlantic. *Heredity* **108**, 537–546. doi:10.1038/hdy.2011.120
- Coyer, J. A., Peters, A. F., Stam, W. T., & Olsen, J. L. (2003). Post-ice age recolonization and differentiation of *Fucus serratus* L. (Phaeophyceae; Fucaceae) populations in Northern Europe. *Molecular Ecology* **12**, 1817–1829. doi:10.1046/j.1365-294X.2003.01850.x
- Craig, G., Paynter, D., Coscia, I., & Mariani, S. (2008). Settlement of gilthead sea bream *Sparus aurata* L. in a southern Irish Sea coastal habitat. *Journal of Fish Biology* **72**, 287–291. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01644.x

-D-

- Da Rocha, J.-M., Gutiérrez, M.-J., & Villasante, S. (2014). Economic effects of global warming under stock growth uncertainty: the European sardine fishery. *Regional Environmental Change* **14**, 195–205. doi:10.1007/s10113-013-0466-y
- Daverat, F., & Tomas, J. (2006). Tactics and demographic attributes in the European eel *Anguilla anguilla* in the Gironde watershed, SW France. *Marine Ecology Progress Series* **307**, 247–257. doi:10.3354/meps307247
- Davey, J. W., & Blaxter, M. L. (2010). RADSeq: next-generation population genetics. *Briefings in Functional Genomics* **9**, 416–423. doi:10.1093/bfpg/elq031

- Davey, J. W., Hohenlohe, P. A., Etter, P. D., Boone, J. Q., Catchen, J. M., & Blaxter, M. L. (2011). Genome-wide genetic marker discovery and genotyping using next-generation sequencing. *Nature Reviews Genetics* **12**, 499–510. doi:10.1038/nrg3012
- Deagle, B. E., Jarman, S. N., Pemberton, D., & Gales, N. J. (2005). Genetic Screening for Prey in the Gut Contents from a Giant Squid (*Architeuthis* sp.). *Journal of Heredity* **96**, 417–423. doi:10.1093/jhered/esi036
- Dehairs, F., Shopova, D., Ober, S., Veth, C., & Goeyens, L. (1997). Particulate barium stocks and oxygen consumption in the Southern Ocean mesopelagic water column during spring and early summer: relationship with export production. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **44**, 497–516. doi:10.1016/S0967-0645(96)00072-0
- Delmas, R., & Treguer, P. (1983). Évolution saisonnière des nutriments dans un écosystème eutrophe d'Europe occidentale (la rade de Brest). Interactions marines et terrestres. *Oceanologica Acta* **6**, 345–356.
- Desse, J., & Desse-Berset, N. (1996). Ostéométrie et archéologie de la daurade royale (*Sparus aurata*, LINNE 1758). *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie-Série A : Poissons* **9**, 3–31.
- DiMaria, R. A., Miller, J. A., & Hurst, T. P. (2010). Temperature and growth effects on otolith elemental chemistry of larval Pacific cod, *Gadus macrocephalus*. *Environmental Biology of Fishes* **89**, 453–462. doi:10.1007/s10641-010-9665-2
- Drinkwater, K. F., Beaugrand, G., Kaeriyama, M., Kim, S., Ottersen, G., Perry, R. I., Pörtner, H.-O., Polovina, J. J., & Takasuka, A. (2010). On the processes linking climate to ecosystem changes. *Impact of climate variability on marine ecosystems: A comparative approach* **79**, 374–388. doi:10.1016/j.jmarsys.2008.12.014
- Dulčić, J., Kraljević, M., Pallaoro, A., & Glamuzina, B. (2005). Unusual catch of bluefish *Pomatomus saltatrix* (Pomatomidae) in Tarska cove (northern Adriatic). *Cybium* **29**, 207–208.
- E-
- Eckert, C. G., Samis, K. E., & Lougheed, S. C. (2008). Genetic variation across species' geographical ranges: the central–marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology* **17**, 1170–1188. doi:10.1111/j.1365-294X.2007.03659.x
- Edmonds, J. S., Steckis, R. A., Moran, M. J., Caputi, N., & Morita, M. (1999). Stock delineation of pink snapper and tailor from Western Australia by analysis of stable isotope and strontium/calcium ratios in otolith carbonate. *Journal of Fish Biology* **55**, 243–259. doi:10.1111/j.1095-8649.1999.tb00676.x
- Edwards, M., & Richardson, A. J. (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* **430**, 881–884. doi:10.1038/nature02808
- Elliott, M., Whitfield, A. K., Potter, I. C., Blaber, S. J. M., Cyrus, D. P., Nordlie, F. G., & Harrison, T. D. (2007). The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: a global review. *Fish and Fisheries* **8**, 241–268. doi:10.1111/j.1467-2679.2007.00253.x
- Elsdon, T. S., & Gillanders, B. M. (2005). Alternative life-history patterns of estuarine fish: barium in otoliths elucidates freshwater residency. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 1143–1152. doi:10.1139/f05-029
- Elsdon, T. S., & Gillanders, B. M. (2004). Fish otolith chemistry influenced by exposure to multiple environmental variables. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **313**, 269–284. doi:10.1016/j.jembe.2004.08.010

- Eldson, T. S., & Gillanders, B. M. (2002). Interactive effects of temperature and salinity on otolith chemistry: challenges for determining environmental histories of fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 1796–1808. doi:10.1139/f02-154
- Emre, Y., Balik, I., Sümer, C., & Ozgur Yesilcimen, H. (2009). Growth and reproduction studies on gilthead seabream (*Sparus aurata*) in Beymelek lagoon, Turkey. *Iranian Journal of Fisheries Sciences* **8**, 103–114.
- Escalas, A., Ferraton, F., Paillon, C., Vidy, G., Carcaillet, F., Salen-Picard, C., Le Loc'h, F., Richard, P., & Darnaude, A. M. (2015). Spatial variations in dietary organic matter sources modulate the size and condition of fish juveniles in temperate lagoon nursery sites. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **152**, 78–90. doi:10.1016/j.ecss.2014.11.021
- Espinoza, M., Munroe, S. E. M., Clarke, T. M., Fisk, A. T., & Wehrtmann, I. S. (2015). Feeding ecology of common demersal elasmobranch species in the Pacific coast of Costa Rica inferred from stable isotope and stomach content analyses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **470**, 12–25. doi:10.1016/j.jembe.2015.04.021
- Excoffier, L., & Lischer, H. E. L. (2010). Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* **10**, 564–567. doi:10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x

-F-

- Fahy, E., Green, P., & Quigley, D. T. G. (2005). Juvenile *Sparus aurata* L. on the south coast of Ireland. *Journal of Fish Biology* **66**, 283–289. doi:10.1111/j.0022-1112.2005.00585.x
- FAO (2015). FAO Statistics, in:FAO fisheries and Aquaculture Department. Available at: <http://www.fao.org/fishery/statistics/en>
- Ferry, L. A., & Cailliet, G. M. (1996). Sample size and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly? In *Feeding Ecology and Nutrition in Fish, International Congress of the Biology of Fishes*. D. MacKinlay and K. Shearer, Eds., American Fisheries Society, Bethesda, MD, 71–80.
- Fletcher, D. H., Gillingham, P. K., Britton, J. R., Blanchet, S., & Gozlan, R. E. (2016). Predicting global invasion risks: a management tool to prevent future introductions. *Scientific Reports* **6**, 26316. doi:10.1038/srep26316
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., & Vrijenhoek, R. (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* **3**, 294–299.
- Fowler, A. J. (1990). Validation of annual growth increments in the otoliths of a small, tropical coral reef fish. *Marine Ecology Progress Series* **64**, 25–38.
- Franchini, P., Sola, L., Crosetti, D., Milana, V., & Rossi, A. R. (2011). Low levels of population genetic structure in the gilthead sea bream, *Sparus aurata*, along the coast of Italy. *ICES Journal of Marine Science* **69**, 41–50. doi:10.1093/icesjms/fsr175
- Fu, Y. X. (1997). Statistical Tests of Neutrality of Mutations against Population Growth, Hitchhiking and Background Selection. *Genetics* **147**, 915–925.
- Fu, Y. X., & Li, W. H. (1993). Statistical tests of neutrality of mutations. *Genetics* **133**, 693–709.

-G-

- Gallardo, M. Á., Sala-Rabanal, M., Ibarz, A., Padrós, F., Blasco, J., Fernández-Borràs, J., & Sánchez, J. (2003). Functional alterations associated with 'winter syndrome' in gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Aquaculture* **223**, 15–27. doi:10.1016/S0044-8486(03)00164-9

- Garrido-Ramos, M. A., de la Herrán, R., Jamilena, M., Lozano, R., Ruiz Rejón, C., & Ruiz Rejón, M. (1999). Evolution of Centromeric Satellite DNA and Its Use in Phylogenetic Studies of the Sparidae Family (Pisces, Perciformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **12**, 200–204. doi:10.1006/mpev.1998.0609
- Geer, L. Y., Marchler-Bauer, A., Geer, R. C., Han, L., He, J., He, S., Liu, C., Shi, W., & Bryant, S. H. (2010). The NCBI BioSystems database. *Nucleic Acids Research* **38**, D492–D496. doi:10.1093/nar/gkp858
- Gillanders, B. M., & Kingsford, M. J. (2000). Elemental fingerprints of otoliths of fish may distinguish estuarine 'nursery' habitats. *Marine Ecology Progress Series* **201**, 273–286. doi:10.3354/meps201273
- Gillanders, B. M., & Kingsford, M. J. (2003). Spatial variation in elemental composition of otoliths of three species of fish (family Sparidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **57**, 1049–1064. doi:10.1016/S0272-7714(03)00009-X
- Gillanders, B. M., Sanchez-Jerez, P., Bayle-Sempere, J., & Ramos-Espla, A. (2001). Trace elements in otoliths of the two-banded bream from a coastal region in the south-west Mediterranean: are there differences among locations? *Journal of Fish Biology* **59**, 350–363. doi:10.1111/j.1095-8649.2001.tb00135.x
- Glamuzina, B., Pešić, A., Joksimović, A., Glamuzina, L., Matić-Skoko, S., Conides, A., Klaoudatos, D., & Zacharakis, P. (2014). Observations on the increase of wild gilthead seabream, *Sparus aurata* abundance, in the eastern Adriatic Sea: problems and opportunities. *International Aquatic Research* **6**, 127–134. doi:10.1007/s40071-014-0073-7
- Glémarec, M., Le Bris, H., & Le Guellec, C. (1987). Modifications des écosystèmes des vasières cotières du sud-Bretagne. In 'Long-Term Changes in Coastal Benthic Communities: Proceedings of a Symposium, held in Brussels, Belgium, December 9–12, 1985'. (Eds C. Heip, B. F. Keegan, and J. R. Lewis.) pp. 159–170. (Springer Netherlands: Dordrecht.) Available at: http://dx.doi.org/10.1007/978-94-009-4049-9_15
- Gompertz, B. (1825). On the Nature of the Function Expressive of the Law of Human Mortality, and on a New Mode of Determining the Value of Life Contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **115**, 513–583.
- Gonzalez-Wangüemert, M., Pérez-Ruzafa, Á., Garcia-Charton, J. A., & Marcos, C. (2006). Genetic differentiation and gene flow of two sparidae subspecies, *Diplodus sargus sargus* and *Diplodus sargus cadenati* in Atlantic and south-west Mediterranean populations. *Biological Journal of the Linnean Society* **89**, 705–717. doi:10.1111/j.1095-8312.2006.00706.x
- Gorokhova, E. (2006). Molecular identification of the invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* (Cladocera: Onychopoda) in stomachs of predators. *Limnology and Oceanography: Methods* **4**, 1–6. doi:10.4319/lom.2006.4.1
- Guerault, D., Dorel, D., & Desaunay, Y. (1996). Cartographie des nourriceries littorales de poissons du golfe de Gascogne. IFREMER.
- H-
- Hadj-Taieb, A., Ghorbel, M., Hadj-Hamida, N. B., & Jarboui, O. (2013). Sex ratio, reproduction, and growth of the gilthead sea bream, *Sparus aurata* (Pisces: Sparidae), in the Gulf of Gabes, Tunisia. *Ciencias Marinas* **39**, 101–112.
- Hadj-Taieb, A., Sley, A., Derbali, A., Ghorbel, M., & Jarboui, O. (2014). Exploitation status and stock assessment by pseudo-cohort analysis of the gilthead seabream *Sparus aurata* in the Gulf of Gabes (Tunisia). *Cahier de Biologie Marine* **55**, 485–489.

- Hadj-Taieb, A., Sley, A., Ghorbel, M., & Jarboui, O. (2013). Feeding habits of *Sparus aurata* (Sparidae) from the Gulf of Gabes (central Mediterranean). *Cahier de Biologie Marine* **54**, 263–270.
- Hall, T. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* **41**, 95–98.
- Hamer, P. A., & Jenkins, G. P. (2007). Comparison of spatial variation in otolith chemistry of two fish species and relationships with water chemistry and otolith growth. *Journal of Fish Biology* **71**, 1035–1055. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01570.x
- Hamer, P. A., Jenkins, G. P., & Coutin, P. (2006). Barium variation in *Pagrus auratus* (Sparidae) otoliths: A potential indicator of migration between an embayment and ocean waters in south-eastern Australia. *Ecological and Management Implications on Seagrass Landscapes* **68**, 686–702. doi:10.1016/j.ecss.2006.03.017
- Hampe, A., & Petit, R. J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* **8**, 461–467. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00739.x
- Hanel, R., & Sturmbauer, C. (2000). Multiple recurrent evolution of trophic types in Northeastern Atlantic and Mediterranean Seabreams (Sparidae, Percoidae). *Journal of Molecular Evolution* **50**, 276–283. doi:10.1007/s002399910032
- Hannesson, R. (2007). Geographical distribution of fish catches and temperature variations in the northeast Atlantic since 1945. *Special Issue on Climate Change and Fisheries* **31**, 32–39. doi:10.1016/j.marpol.2006.05.004
- Harpending, H. C. (1994). Signature of Ancient Population Growth in a Low-Resolution Mitochondrial DNA Mismatch Distribution. *Human Biology* **66**, 591–600.
- Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S. L., & deWaard, J. R. (2003). Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270**, 313–321. doi:10.1098/rspb.2002.2218
- Herran, R., Ruiz Rejon, C., Ruiz Rejon, M., & Garrido-Ramos, M. A. (2001). The molecular phylogeny of the Sparidae (Pisces, Perciformes) based on two satellite DNA families. *Heredity* **87**, 691–697. doi:10.1046/j.1365-2540.2001.00967.x
- Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**, 907–913. doi:10.1038/35016000
- Hoarau, G., Piquet, A. M.-T., van der Veer, H. ., Rijnsdorp, A. ., Stam, W. ., & Olsen, J. . (2004). Population structure of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in northern Europe: a comparison of resolving power between microsatellites and mitochondrial DNA data. *Proceedings of the Fifth International Symposium on Flatfish Ecology, Part II* **51**, 183–190. doi:10.1016/j.seares.2003.12.002
- Hoffmann, A. A., & Willi, Y. (2008). Detecting genetic responses to environmental change. *Nature Reviews Genetics* **9**, 421–432. doi:10.1038/nrg2339
- Hohenlohe, P. A., Bassham, S., Etter, P. D., Stiffler, N., Johnson, E. A., & Cresko, W. A. (2010). Population Genomics of Parallel Adaptation in Threespine Stickleback using Sequenced RAD Tags. *PLoS Genet* **6**, e1000862. doi:10.1371/journal.pgen.1000862
- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis_a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* **17**, 411–429. doi:10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x
- Iglésias, S., & Lorance, P. (2016). First record of *Pagellus bellottii* (Teleostei: Sparidae) in the Bay of Biscay, France. *Marine Biodiversity Records*, 9–16. doi:10.1186/s41200-016-0007-8

-I-

- Innocentiis de, S., Lesti, A., Livi, S., Rossi, A. R., Crosetti, D., & Sola, L. (2004). Microsatellite markers reveal population structure in gilthead sea bream *Sparus auratus* from the Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. *Fisheries Science* **70**, 852–859. doi:10.1111/j.1444-2906.2004.00879.x
- Isnard, E., Tournois, J., McKenzie, D. J., Ferraton, F., Bodin, N., Aliaume, C., & Darnaude, A. M. (2015). Getting a Good Start in Life? A Comparative Analysis of the Quality of Lagoons as Juvenile Habitats for the Gilthead Seabream *Sparus aurata* in the Gulf of Lions. *Estuaries and Coasts* **38**, 1937–1950. doi:10.1007/s12237-014-9939-6

-J-

- Janin, J. ., & Marcos, F. (1996). Qualité des eaux du golfe du Morbihan, utilisation d'un modèle hydrodynamique. Electricité de France, Direction des études et recherches, Clamart, FRANCE.
- Jarman, S. N., Deagle, B. E., & Gales, N. J. (2004). Group-specific polymerase chain reaction for DNA-based analysis of species diversity and identity in dietary samples. *Molecular Ecology* **13**, 1313–1322. doi:10.1111/j.1365-294X.2004.02109.x
- Jeong, D.-S., Umino, T., Kuroda, K., Hayashi, M., Nakagawa, H., Kang, J.-C., Morishima, K., & Arai, K. (2003). Genetic divergence and population structure of black sea bream *Acanthopagrus schlegeli* inferred from microsatellite analysis. *Fisheries Science* **69**, 896–902. doi:10.1046/j.1444-2906.2003.00705.x
- Jézéquel, S. (2014). Moules. Les daurades royale attaquent. *Le Télégramme*.

-K-

- Kadmon, G., Gordin, H., & Yaron, Z. (1985). Breeding-related growth of captive *Sparus aurata* (Teleostei, Perciformes). *Aquaculture* **46**, 299–305. doi:10.1016/0044-8486(85)90108-5
- Kaeriyama, M., Nakamura, M., Edpalina, R., Bower, J. R., Yamaguchi, H., Walker, R. V., & Myers, K. W. (2004). Change in feeding ecology and trophic dynamics of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central Gulf of Alaska in relation to climate events. *Fisheries Oceanography* **13**, 197–207. doi:10.1111/j.1365-2419.2004.00286.x
- Kalinowski, S. T. (2005). HP-Rare: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic diversity. *Molecular Ecology Notes* **5**, 187–189. doi:10.1111/j.1471-8286.2004.00845.x
- Kalinowski, S. T., & Taper, M. L. (2006). Maximum likelihood estimation of the frequency of null alleles at microsatellite loci. *Conservation Genetics* **7**, 991–995. doi:10.1007/s10592-006-9134-9
- Karachle, P. K., & Stergiou, K. I. (2012). Morphometrics and Allometry in Fishes. In 'Morphometrics'.
- Koven, W., van Anholt, R., Lutzky, S., Ben Atia, I., Nixon, O., Ron, B., & Tandler, A. (2003). The effect of dietary arachidonic acid on growth, survival, and cortisol levels in different-age gilthead seabream larvae (*Sparus auratus*) exposed to handling or daily salinity change. *Aquaculture* **228**, 307–320. doi:10.1016/S0044-8486(03)00317-X
- Kraljević, M., & Dulčić, J. (1997). Age and growth of gilt-head sea bream (*Sparus aurata* L.) in the Mirna estuary, northern Adriatic. *Fisheries Research* **31**, 249–255. doi:10.1016/S0165-7836(97)00016-7
- Kraljević, M., Jakov, D., & Tudor, M. (1998). Growth parameters of the gilt-head sea bream *Sparus aurata* in the eastern Adriatic (Croatian waters). *Periodicum Biologorum* **100**, 87–91.
- Krebs, C. J. (1989). 'Ecological Methodology'. (Harper Collins: New York.)

-L-

- Larmuseau, M. H. D., Van Houdt, J. K. J., Guelinckx, J., Hellemans, B., & Volckaert, F. A. M. (2009). Distributional and demographic consequences of Pleistocene climate fluctuations for a marine demersal fish in the north-eastern Atlantic. *Journal of Biogeography* **36**, 1138–1151. doi:10.1111/j.1365-2699.2008.02072.x
- Larsen, K. M. H., Gonzalez-Pola, C., Fratantoni, P., Beszczynska-Möller, A., & Hughes, S. L. (2016). ICES Report on Ocean Climate 2015. ICES Cooperative Research Report No. 331.
- Lasserre, G. (1974). Stock-number, growth, production and migration of giltheads *Sparus auratus* L. 1758 of group 0+ from etang thau. *Cahier de Biologie Marine* **15**, 89–111.
- Lasserre, G., & Labourg, P. J. (1974a). Etude comparée de la croissance de la daurade *Sparus auratus* L. 1758 des régions d'Arcachon et de Sète. *Vie et Milieu Serie A-Biologie Marine* **24**, 155–170.
- Lasserre, G., & Labourg, P. J. (1974b). Etude comparée de la croissance de la daurade *Sparus auratus* L. 1758 des régions d'Arcachon et de Sète (Deuxième note). *Vie et Milieu Serie A-Biologie Marine* **24**, 357–364.
- Launey, S., Krieg, F., Haffray, P., Bruant, J.-S., Vannier, A., & Guyomard, R. (2003). Twelve new microsatellite markers for gilted seabream (*Sparus aurata* L.): characterization, polymorphism and linkage. *Molecular Ecology Notes* **3**, 457–459. doi:10.1046/j.1471-8286.2003.00482.x
- Lawton, J. H. (1993). Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* **8**, 409–413. doi:10.1016/0169-5347(93)90043-O
- Le Goff, R., Ching Villanueva, M., Drogou, M., Pontual de, H., Woillez, M., Berthélé, O., Le Roy, D., Le Rû, L., Garren, F., Martin, S., Caroff, N., Bouché, L., Rostiaux, E., Cifre, R. I., Vincent, B., Morandeau, F., Cornou, A. S., Bissery, C., Lebigre, C., Trenkel, V., & Talidec, C. (2017). Projet Bargip : Action nourriceries. Convention DPMA-CNPMM-FFP-IFREMER. Ifremer, Brest.
- Lecointre, G., & Le Guyader, G. (2001). 'Classification phylogénétique du vivant'. (Belin: Paris.)
- Leguá, J., Plaza, G., Pérez, D., & Arkhipkin, A. (2013). Otolith shape analysis as a tool for stock identification of the southern blue whiting, *Micromesistius australis*. *Latin american journal of aquatic research* **41**, 479–489.
- Lehodey, P., Alheit, J., Barange, M., Baumgartner, T., Beaugrand, G., Drinkwater, K., Fromentin, J.-M., Hare, S. R., Ottersen, G., Perry, R. I., Roy, C., Lingen, C. D. van der, & Werner, F. (2006). Climate Variability, Fish, and Fisheries. *Journal of Climate* **19**, 5009–5030. doi:10.1175/JCLI3898.1
- Lenoir, S., Beaugrand, G., & Lecuyer, É. (2011). Modelled spatial distribution of marine fish and projected modifications in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology* **17**, 115–129. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02229.x
- Libralato, S., & Solidoro, C. (2008). A bioenergetic growth model for comparing *Sparus aurata*'s feeding experiments. *Ecological Modelling* **214**, 325–337. doi:10.1016/j.ecolmodel.2008.02.024
- Loukovitis, D., Sarropoulou, E., Batargias, C., Apostolidis, A. P., Kotoulas, G., Tsigenopoulos, C. S., & Chatziplis, D. (2012). Quantitative trait loci for body growth and sex determination in the hermaphrodite teleost fish *Sparus aurata* L. *Animal Genetics* **43**, 753–759. doi:10.1111/j.1365-2052.2012.02346.x

-M-

- Mahé, K., Bellail, R., Dufour, J. ., Boiron-Leroy, A., Diméet, J., Duhamel, E., Elleboode, R., Félix, J., Grellier, P., Huet, J., Labastie, J., Le Roy, D., Lizaud, O., Manten, M. ., Martin, S., Metral, L., Nédelec, D., Vérin, Y., & Badts, V. (2009). Synthèse française des procédures d'estimation d'âge. Programme SIDEPECHE, Projet Système d'Informations Halieutiques. Ifremer.

- Mariani, S. (2006). Life-history- and ecosystem-driven variation in composition and residence pattern of seabream species (Perciformes: Sparidae) in two Mediterranean coastal lagoons. *Recent Developments in Estuarine Ecology and Management* **53**, 121–127. doi:10.1016/j.marpolbul.2005.09.019
- Marohn, L., Hilge, V., Zumholz, K., Klügel, A., Anders, H., & Hanel, R. (2011). Temperature dependency of element incorporation into European eel (*Anguilla anguilla*) otoliths. *Analytical and Bioanalytical Chemistry* **399**, 2175–2184. doi:10.1007/s00216-010-4412-2
- Martin, G. B., & Thorrold, S. R. (2005). Temperature and salinity effects on magnesium, manganese, and barium incorporation in otoliths of larval and early juvenile spot *Leiostomus xanthurus*. *Marine Ecology Progress Series* **293**, 223–232. doi:10.3354/meps293223
- Martin, G. B., & Wuenschel, M. J. (2006). Effect of temperature and salinity on otolith element incorporation in juvenile gray snapper *Lutjanus griseus*. *Marine Ecology Progress Series* **324**, 229–239.
- Mathias, P., & Salvy, J. (1958). La daurade du bassin de Thau. *Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée* **14**, 583–589.
- McKeown, N. J., Arkhipkin, A. I., & Shaw, P. W. (2015). Integrating genetic and otolith microchemistry data to understand population structure in the Patagonian Hoki (*Macruronus magellanicus*). *Fisheries Research* **164**, 1–7. doi:10.1016/j.fishres.2014.10.004
- Mehanna, S. F. (2007). A preliminary assessment and management of gilthead bream *Sparus aurata* in the port said fishery, the southeastern Mediterranean, Egypt. *Turkish journal of fisheries and aquatic sciences* **7**, 123–130.
- Mercier, L., Mouillot, D., Bruguier, O., Vigliola, L., & Darnaude, A. M. (2012). Multi-element otolith fingerprints unravel sea-lagoon lifetime migrations of gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Marine Ecology Progress Series* **444**, 175–194. doi:10.3354/meps09444
- Mercier, L., Panfili, J., Paillon, C., N'Diaye, A., Mouillot, D., & Darnaude, A. M. (2011). Otolith reading and multi-model inference for improved estimation of age and growth in the gilthead seabream *Sparus aurata* (L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **92**, 534–545. doi:10.1016/j.ecss.2011.02.001
- Meusnier, I., Singer, G. A. C., Landry, J.-F., Hickey, D. A., Hebert, P. D. N., & Hajibabaei, M. (2008). A universal DNA mini-barcode for biodiversity analysis. *BMC Genomics* **9**, 214. doi:10.1186/1471-2164-9-214
- Miller, J. A. (2011). Effects of water temperature and barium concentration on otolith composition along a salinity gradient: Implications for migratory reconstructions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **405**, 42–52. doi:10.1016/j.jembe.2011.05.017
- Miller, J. A., Banks, M. A., Gomez-Uchida, D., & Shanks, A. L. (2005). A comparison of population structure in black rockfish (*Sebastes melanops*) as determined with otolith microchemistry and microsatellite DNA. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences* **62**, 2189–2198. doi:10.1139/f05-133
- Milton, D. A., & Chenery, S. R. (2001). Can otolith chemistry detect the population structure of the shad hilsa *Tenulosa ilisha*? Comparison with the results of genetic and morphological studies. *Marine Ecology Progress Series* **222**, 239–251.
- Milton, D., Halliday, I., Sellin, M., Marsh, R., Staunton-Smith, J., & Woodhead, J. (2008). The effect of habitat and environmental history on otolith chemistry of barramundi *Lates calcarifer* in estuarine populations of a regulated tropical river. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **78**, 301–315. doi:10.1016/j.ecss.2007.12.009

- Miralles, L., Lee, L. S., Borrell, Y., & Garcia-Vazquez, E. (2016). Population genetic structure of the European conger (*Conger conger*) in North East Atlantic and West Mediterranean Sea. *Fisheries Research* **174**, 245–249. doi:10.1016/j.fishres.2015.10.013
- Montero-Serra, I., Edwards, M., & Genner, M. J. (2015). Warming shelf seas drive the subtropicalization of European pelagic fish communities. *Global Change Biology* **21**, 144–153. doi:10.1111/gcb.12747
- Morat, F., Blamart, D., Candaudap, F., & Letourneur, Y. (2013). Differences in elemental chemistry and C-O stable isotope composition between left and right otoliths of a flatfish, the common sole *Solea solea*. *Vie et milieu - Life and environment* **63**, 169–179.
- Mosconi, P., & Chauvet, C. (1990). Growth spatio-temporal variability of juveniles of sea-bream (*Sparus aurata*) between lagoonal and sea areas in the south of Lion's Gulf. *Vie Milieu* **40**, 305–311.
- Moutopoulos, D. K., Koukou, K., Vavarouta, V., Ramfos, A., & Katselis, G. (2011). Investigation of length-weight relationships for 10 commercial fish species as a possible trophic state index of coastal lagoons. *Acta Adriatica* **52**, 261–268.
- Munro, J. L., & Pauly, D. (1983). A simple method for comparing the growth of fishes and invertebrates. *Fishbyte* **1**, 5–6.
- Muto, E. Y., Soares, L. S. H., & Goitein, R. (2001). Food resource utilization of the skates *Rioraja agassizii* (Müller & Henle, 1841) and *Psammobatis extenta* (Garman, 1913) on the continental shelf off Ubatuba, South-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* **61**, 217–238. doi:10.1590/S0034-71082001000200005
- N-
- Navarro, A., Badilla, R., Zamorano, M. J., Pasamontes, V., Hildebrandt, S., Sánchez, J. J., & Afonso, J. M. (2008). Development of two new microsatellite multiplex PCRs for three sparid species: Gilthead seabream (*Sparus auratus* L.), red porgy (*Pagrus pagrus* L.) and redbanded seabream (*P. auriga*, Valenciennes, 1843) and their application to paternity studies. *Aquaculture* **285**, 30–37. doi:10.1016/j.aquaculture.2008.07.005
- Neff, B. D., Fu, P., & Gross, M. R. (2000). Microsatellite Multiplexing in Fish. *Transactions of the American Fisheries Society* **129**, 584–593. doi:10.1577/1548-8659(2000)129<0584:MMIF>2.0.CO;2
- Nielsen, E. E., Hemmer-Hansen, J., Larsen, P. F., & Bekkevold, D. (2009). Population genomics of marine fishes: identifying adaptive variation in space and time. *Molecular Ecology* **18**, 3128–3150. doi:10.1111/j.1365-294X.2009.04272.x
- O-
- Occhipinti-Ambrogi, A. (2007). Global change and marine communities: Alien species and climate change. *Marine Pollution Bulletin* **55**, 342–352. doi:10.1016/j.marpolbul.2006.11.014
- Okuzawa, K., Furukawa, K., Aida, K., & Hanyu, I. (1989). Effects of photoperiod and temperature on gonadal maturation, and plasma steroid and gonadotropin levels in a cyprinid fish, the honmoroko *Gnathopogon caeruleus*. *General and Comparative Endocrinology* **75**, 139–147. doi:10.1016/0016-6480(89)90019-1
- Orrell, T. M., & Carpenter, K. E. (2004). A phylogeny of the fish family Sparidae (porgies) inferred from mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **32**, 425–434. doi:10.1016/j.ympev.2004.01.012
- Ostellari, L., Bargelloni, L., Penzo, E., Patarnello, P., & Patarnello, T. (1996). Optimization of single-strand conformation polymorphism and sequence analysis of the mitochondrial control region

in *Pagellus bogaraveo* (Sparidae, Teleostei): rationalized tools in fish population biology. *Animal Genetics* **27**, 423–427. doi:10.1111/j.1365-2052.1996.tb00510.x

-P-

- Palumbi, S. R. (1996). Nucleic acid II: the polymerase chain reaction Eds D. M. Hillis, C. Moritz, and B. K. Mable. *Molecular Systematics*, 205–247.
- Panfili, J., Darnaude, A. M., Lin, Y. J., Chevalley, M., Iizuka, Y., Tzeng, W. N., & Crivelli, A. J. (2012). Habitat residence during continental life of the European eel *Anguilla anguilla* investigated using linear discriminant analysis applied to otolith Sr:Ca ratios. *Aquatic Biology* **15**, 175–185. doi:10.3354/ab00414
- Panfili, J., Pontual de, H., Troadec, H., & Wright, P. J. (2002). 'Manuel de sclérochronologie des poissons' Ifremer-IRD, Rennes.
- Pannella, G. (1971). Fish Otoliths: Daily Growth Layers and Periodical Patterns. *Science* **173**, 1124–1127. doi:10.1126/science.173.4002.1124
- Paquin, M. M., Buckley, T. W., Hibpshman, R. E., & Canino, M. F. (2014). DNA-based identification methods of prey fish from stomach contents of 12 species of eastern North Pacific groundfish. *Deep-Sea Research I* **85**, 110–117. doi:10.1016/j.dsr.2013.12.002
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**, 37–42. doi:10.1038/nature01286
- Pasquali, A. (1941). Contributo allo studio dell'ermafroditismo e del differenziamento della gonade nell'orata (*Sparus auratus* L.). *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli* **18**, 283–312.
- Pasquaud, S., Béguer, M., Larsen, M. H., Chaalali, A., Cabral, H., & Lobry, J. (2012). Increase of marine juvenile fish abundances in the middle Gironde estuary related to warmer and more saline waters, due to global changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **104–105**, 46–53. doi:10.1016/j.ecss.2012.03.021
- Pasquaud, S., Elie, P., Jeantet, C., Billy, I., Martinez, P., & Girardin, M. (2008). A preliminary investigation of the fish food web in the Gironde estuary, France, using dietary and stable isotope analyses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **78**, 267–279. doi:10.1016/j.ecss.2007.12.014
- Pauly, D. (1980). On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Conseil International pour l'Exploration de la Mer* **39**, 175–192. doi:10.1093/icesjms/39.2.175
- Pauly, D., & Munro, J. L. (1984). Once more on the comparison of growth fish and invertebrates. *Fishbyte* **2**, 21.
- Peakall, R., & Smouse, P. E. (2012). GenAEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics* **28**, 2537–2539. doi:10.1093/bioinformatics/bts460
- Perez-Enriquez, R., & Taniguchi, N. (1999). Genetic Structure of Red Sea Bream (*Pagrus major*) Population off Japan and the Southwest Pacific, Using Microsatellite DNA Markers. *Fisheries science* **65**, 23–30. doi:10.2331/fishsci.65.23
- Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R., & Reynolds, J. D. (2005). Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes. *Science* **308**, 1912–1915. doi:10.1126/science.1111322
- Petitgas, P., Alheit, J., Peck, A., Raab, K. E., Irigoien, X., Huret, M., Kooij, J. van, Pohlmann, T., Wagner, C., Zarraonaindia, I., & Dickey-Collas, M. (2012). Anchovy population expansion in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* **444**, 1–13. doi:10.3354/meps09451

- Pinsky, M. L., Worm, B., Fogarty, M. J., Sarmiento, J. L., & Levin, S. A. (2013). Marine Taxa Track Local Climate Velocities. *Science* **341**, 1239–1242. doi:10.1126/science.1239352
- Pita, C., Gamito, S., & Erzini, K. (2002). Feeding habits of the gilthead seabream (*Sparus aurata*) from the Ria Formosa (southern Portugal) as compared to the black seabream (*Spondyllosoma cantharus*) and the annular seabream (*Diplodus annularis*). *Journal of Applied Ichthyology* **18**, 81–86. doi:10.1046/j.1439-0426.2002.00336.x
- Pontual de, H., Lagardère, F., Amara, R., Bohn, M., & Ogor, A. (2003). Influence of ontogenetic and environmental changes in the otolith microchemistry of juvenile sole (*Solea solea*). *Proceedings of the Fifth International Symposium on Flatfish Ecology, Part I* **50**, 199–211. doi:10.1016/S1385-1101(03)00080-7
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics* **155**, 945–959.
- Provan, J. (2013). The effects of past, present and future climate change on range-wide genetic diversity in northern North Atlantic marine species. *Frontiers of Biogeography* **5**, 60–66.
- Provan, J., & Bennett, K. D. (2008). Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology & Evolution* **23**, 564–571. doi:10.1016/j.tree.2008.06.010
- Psochiou, E., Mamuris, Z., Panagiotaki, P., Kouretas, D., & Moutou, K. A. (2007). The response of digestive proteases to abrupt salinity decrease in the euryhaline sparid *Sparus aurata* L. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* **147**, 156–163. doi:10.1016/j.cbpb.2006.12.021
- Q-
- Quero, J.-C., Du Buit, M.-H., & Vayne, J.-J. (1998). Les observations de poissons tropicaux et le réchauffement des eaux dans l'Atlantique européen. *Oceanologica Acta* **21**, 345–351. doi:10.1016/S0399-1784(98)80021-2
- Quigley, D. T. G. (2015). GILTHEAD SEA-BREAM (*Sparus aurata* L.) in Irish Waters. *Sherkin Comment 2015* **59**, 10.
- R-
- R (2015). 'R Core Team: A language and environment for statistical computing.' (Vienna, Austria.) Available at: <https://www.R-project.org/>
- Ratnasingham, S., & Hebert, P. D. N. (2007). BOLD: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>). *Molecular Ecology Notes* **7**, 355–364. doi:10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x
- Rice, W. R. (1989). Analyzing Tables of Statistical Tests. *Evolution* **43**, 223–225. doi:10.2307/2409177
- Ricker, W. E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the fisheries Research Board of Canada* **2**, 519–529.
- Rijnsdorp, A. D., Peck, M. A., Engelhard, G. H., Möllmann, C., & Pinnegar, J. K. (2009). Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES Journal of Marine Science* **66**, 1570–1583. doi:10.1093/icesjms/fsp056
- Rindorf, A., & Lewy, P. (2006). Warm, windy winters drive cod north and homing of spawners keeps them there. *Journal of Applied Ecology* **43**, 445–453. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01161.x
- Rodgveller, C. J., Tribuzio, C. A., Malecha, P. W., & Lunsford, C. R. (2017). Feasibility of using pop-up satellite archival tags (PSATs) to monitor vertical movement of a *Sebastes*: A case study. *Fisheries Research* **187**, 96–102. doi:10.1016/j.fishres.2016.11.012

- Rodriguez, J. M. (2008). Temporal and cross-shelf distribution of ichthyoplankton in the central Cantabrian Sea. *Estuarine Coastal & Shelf Science* **79**, 496–506. doi:10.1016/j.ecss.2008.05.010
- Rossechi, E. (1985). L'alimentation de *Diplodus annularis*, *Diplodus sargus*, *Diplodus vulgaris* et *Sparus aurata* (Pisces, Sparidae) dans le golfe du Lion et les lagunes littorales. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* **49**, 125–141.
- Rossechi, E., & Nouaze, Y. (1985). Comparaison de cinq indices alimentaires utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* **49**, 111–123.
- Rousset, F. (2008). Genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* **8**, 103–106. doi:10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x
- Rybarczyk, H., Elkaim, B., Ochs, L., & Loquet, N. (2003). Analysis of the trophic network of a macrotidal ecosystem: the Bay of Somme (Eastern Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **58**, 405–421. doi:10.1016/S0272-7714(02)00294-9
- S-
- Saka, S., Coban, D., Kamaci, O., Süzer, C., & Firat, K. (2008). Early development of cephalic skeleton in hatchery-reared gilthead seabream, *Sparus aurata*. *Turkish journal of fisheries and aquatic sciences* **8**, 341–345.
- Sánchez-Lamadrid, A. (2004). Effectiveness of releasing gilthead sea bream (*Sparus aurata*, L.) for stock enhancement in the bay of Cádiz. *Aquaculture* **231**, 135–148. doi:10.1016/j.aquaculture.2003.08.015
- Sánchez-Lamadrid, A. (2002). Stock enhancement of gilthead sea bream (*Sparus aurata*, L.): assessment of season, fish size and place of release in SW Spanish coast. *Aquaculture* **210**, 187–202. doi:10.1016/S0044-8486(02)00134-5
- Santana de, H. S., & Minte-Vera, C. V. (2017). Age and growth of *Prochilodus lineatus* in a spatially structured population: is there concordance between otoliths and scales? *Environmental Biology of Fishes* **100**, 223–235. doi:10.1007/s10641-017-0574-5
- Schäfer, J., Blanc, G., Lapaquellerie, Y., Maillet, N., Maneux, E., & Etcheber, H. (2002). Ten-year observation of the Gironde tributary fluvial system: fluxes of suspended matter, particulate organic carbon and cadmium. *6th International Symposium on Model Estuaries* **79**, 229–242. doi:10.1016/S0304-4203(02)00066-X
- Schlötterer, C. (2000). Evolutionary dynamics of microsatellite DNA. *Chromosoma* **109**, 365–371. doi:10.1007/s004120000089
- Schneider, S., & Excoffier, L. (1999). Estimation of Past Demographic Parameters From the Distribution of Pairwise Differences When the Mutation Rates Vary Among Sites: Application to Human Mitochondrial DNA. *Genetics* **152**, 1079–1089.
- Schwarz, G. (1978). Estimating the Dimension of a Model. *The Annals of Statistics* **6**, 461–464. doi:10.1214/aos/1176344136
- Secor, D. H., & Rooker, J. R. (2000). Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? *Fisheries Research* **46**, 359–371. doi:10.1016/S0165-7836(00)00159-4
- Seginer, I. (2016). Growth models of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) for aquaculture: A review. *Aquacultural Engineering* **70**, 15–32. doi:10.1016/j.aquaeng.2015.12.001
- Šegvić-Bubić, T., Grubišić, L., Karaman, N., Tičina, V., Jelavić, K. M., & Katavić, I. (2011). Damages on mussel farms potentially caused by fish predation—Self service on the ropes? *Aquaculture* **319**, 497–504. doi:10.1016/j.aquaculture.2011.07.031

- Šegvić-Bubić, T., Lepen, I., Trumbić, Ž., Ljubković, J., Sutlović, D., Matić-Skoko, S., Grubišić, L., Glamuzina, B., & Mladineo, I. (2011). Population genetic structure of reared and wild gilthead sea bream (*Sparus aurata*) in the Adriatic Sea inferred with microsatellite loci. *Aquaculture* **318**, 309–315. doi:10.1016/j.aquaculture.2011.06.007
- Selleslagh, J., Lobry, J., N’Zigou, A. R., Bachelet, G., Blanchet, H., Chaalali, A., Sautour, B., & Boët, P. (2012). Seasonal succession of estuarine fish, shrimps, macrozoobenthos and plankton: Physico-chemical and trophic influence. The Gironde estuary as a case study. *Assessing Ecological Quality in Estuarine and Coastal Systems – Functional Perspective* **112**, 243–254. doi:10.1016/j.ecss.2012.07.030
- Shen, Z.-G., & Wang, H.-P. (2014). Molecular players involved in temperature-dependent sex determination and sex differentiation in Teleost fish. *Genetics, Selection, Evolution : GSE* **46**, 26–26. doi:10.1186/1297-9686-46-26
- Shipley, O. N., Howey, L. A., Tolentino, E. R., Jordan, L. K. B., & Brooks, E. J. (2017). Novel techniques and insights into the deployment of pop-up satellite archival tags on a small-bodied deep-water chondrichthyan. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **119**, 81–90. doi:10.1016/j.dsr.2016.11.005
- Silva, G., Horne, J. B., & Castilho, R. (2014). Anchovies go north and west without losing diversity: post-glacial range expansions in a small pelagic fish. *Journal of Biogeography* **41**, 1171–1182. doi:10.1111/jbi.12275
- Smith, B. L., Lu, C.-P., García-Cortés, B., Viñas, J., Yeh, S.-Y., & Alvarado Bremer, J. R. (2015). Multilocus Bayesian Estimates of Intra-Oceanic Genetic Differentiation, Connectivity, and Admixture in Atlantic Swordfish (*Xiphias gladius* L.). *PLOS ONE* **10**, e0127979. doi:10.1371/journal.pone.0127979
- Somarakis, S., Pavlidis, M., Saapoglou, C., Tsigenopoulos, C. S., & Dempster, T. (2013). Evidence for ‘escape through spawning’ in large gilthead sea bream *Sparus aurata* reared in commercial sea-cages. *Aquaculture Environment Interactions* **3**, 135–152. doi:10.3354/aei00057
- Spiegelhalter, D. J., Best, N. G., Carlin, B. P., & Van Der Linde, A. (2002). Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)* **64**, 583–639. doi:10.1111/1467-9868.00353
- Stocks, J. R., Gray, C. A., & Taylor, M. D. (2014). Synchrony and variation across latitudinal gradients: The role of climate and oceanographic processes in the growth of a herbivorous fish. *Journal of Sea Research* **90**, 23–32. doi:10.1016/j.seares.2014.03.002
- Sturgeon, R. E., Willie, S. N., Yang, L., Greenberg, R., Spatz, R. O., Chen, Z., Scriver, C., Clancy, V., Lam, J. W., & Thorrold, S. (2005). Certification of a fish otolith reference material in support of quality assurance for trace element analysis. *Journal of Analytical Atomic Spectrometry* **20**, 1067–1071. doi:10.1039/B503655K
- Sturrock, A. M., Trueman, C. N., Darnaude, A. M., & Hunter, E. (2012). Can otolith elemental chemistry retrospectively track migrations in fully marine fishes? *Journal of Fish Biology* **81**, 766–795. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03372.x
- Suau, P., & Lopez, J. (1976). Contribution to the knowledge of the biology of the gilt-head, *Sparus auratus* L. *Investigacion Pesquera* **40**, 169–199.
- Sunday, J. M., Pecl, G. T., Frusher, S., Hobday, A. J., Hill, N., Holbrook, N. J., Edgar, G. J., Stuart-Smith, R., Barrett, N., Wernberg, T., Watson, R. A., Smale, D. A., Fulton, E. A., Slawinski, D., Feng, M., Radford, B. T., Thompson, P. A., & Bates, A. E. (2015). Species traits and climate velocity explain geographic range shifts in an ocean-warming hotspot. *Ecology Letters* **18**, 944–953. doi:10.1111/ele.12474

- Svedäng, H., André, C., Jonsson, P., Elfman, M., & Limburg, K. E. (2010). Migratory behaviour and otolith chemistry suggest fine-scale sub-population structure within a genetically homogenous Atlantic Cod population. *Environmental Biology of Fishes* **89**, 383–397. doi:10.1007/s10641-010-9669-y
- Symondson, W. O. C. (2002). Molecular identification of prey in predator diets. *Molecular Ecology* **11**, 627–641. doi:10.1046/j.1365-294X.2002.01471.x
- T-
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A. G., & Cosson, J. F. (1998). Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* **7**, 453–464. doi:10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x
- Tabouret, H., Bareille, G., Claverie, F., Pécheyran, C., Prouzet, P., & Donard, O. F. X. (2010). Simultaneous use of strontium:calcium and barium:calcium ratios in otoliths as markers of habitat: Application to the European eel (*Anguilla anguilla*) in the Adour basin, South West France. *Marine Environmental Research* **70**, 35–45. doi:10.1016/j.marenvres.2010.02.006
- Tabouret, H., Lord, C., Bareille, G., Pecheyran, C., Monti, D., & Keith, P. (2011). Otolith microchemistry in *Sicydium punctatum*: indices of environmental condition changes after recruitment. *Aquatic Living Resources* **24**, 369-378. doi:10.1051/alr/2011137
- Taguchi, T., Miura, Y., Krueger, D., & Sugiura, S. (2014). Utilizing stomach content and faecal DNA analysis techniques to assess the feeding behaviour of largemouth bass *Micropterus salmoides* and bluegill *Lepomis macrochirus*. *Journal of Fish Biology* **84**, 1271–1288. doi:10.1111/jfb.12341
- Tajima, F. (1989). Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* **123**, 585–595.
- Tancioni, L., Mariani, S., Maccaroni, A., Mariani, A., Massa, F., Scardi, M., & Cataudella, S. (2003). Locality-specific variation in the feeding of *Sparus aurata* L.: evidence from two Mediterranean lagoon systems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **57**, 469–474. doi:10.1016/S0272-7714(02)00376-1
- Tandler, A., Anav, F. A., & Choshniak, I. (1995). The effect of salinity on growth rate, survival and swimbladder inflation in gilthead seabream, *Sparus aurata*, larvae. *Aquaculture* **135**, 343–353. doi:10.1016/0044-8486(95)01029-7
- Thompson, J. D., Higgins, D. G., & 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. *Nucleic Acids Research* **22**, 4673–4680. doi:10.1093/nar/22.22.4673
- Thresher, R. E. (1999). Elemental composition of otoliths as a stock delineator in fishes. *Fisheries Research* **43**, 165–204. doi:10.1016/S0165-7836(99)00072-7
- Tournois, J., Ferraton, F., Velez, L., McKenzie, D. J., Aliaume, C., Mercier, L., & Darnaude, A. M. (2013). Temporal stability of otolith elemental fingerprints discriminates among lagoon nursery habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **131**, 182–193. doi:10.1016/j.ecss.2013.07.006
- Treinen-Crespo, C., Villegas-Hernandez, H., Guillen-Hernandez, S., Ruiz-Zarate, M. A., & Gonzalez-Salas, C. (2012). Otolith shape analysis as a tool for population discrimination of the white grunt (*Haemulon plumieri*) stock in the northern coast of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Revista Ciencias Marinas y Costeras* **4**, 157–168.
- Tuset, V. M., Azzuro, E., & Lombarte, A. (2012). Identification of Lesseptian fish species using the sagittal otolith. *Scientia Marina* **76**, 289–299.

Tzeng, W.-N. (1996). Effects of salinity and ontogenetic movements on strontium:calcium ratios in the otoliths of the Japanese eel, *Anguilla japonica* Temminck and Schlegel. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **199**, 111–122. doi:10.1016/0022-0981(95)00185-9

-V-

Valentini, A., Pompanon, F., & Taberlet, P. (2009). DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology & Evolution* **24**, 110–117. doi:10.1016/j.tree.2008.09.011

Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P. M., & Shipley, P. (2004). Micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* **4**, 535–538. doi:10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x

Vargas-Chacoff, L., Arjona, F. J., Polakof, S., del Río, M. P. M., Soengas, J. L., & Mancera, J. M. (2009). Interactive effects of environmental salinity and temperature on metabolic responses of gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **154**, 417–424. doi:10.1016/j.cbpa.2009.07.015

Vasconcelos, R. P., Reis-Santos, P., Tanner, S., Maia, A., Latkoczy, C., Günther, D., Costa, M. J., & Cabral, H. (2008). Evidence of estuarine nursery origin of five coastal fish species along the Portuguese coast through otolith elemental fingerprints. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **79**, 317–327. doi:10.1016/j.ecss.2008.04.006

Vaslet, D., Larsonneur, C., & Auffret, J. P. (1978). Les sédiments superficiels de la Manche 1/500000. Carte géologique de la marge continentale Française. Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Centre National pour l'Exploitation des Océans.

Verdiell-Cubedo, D., Oliva-Paterna, F. J., Ruiz-Navarro, A., & Torralva, M. (2013). Assessing the nursery role for marine fish species in a hypersaline coastal lagoon (Mar Menor, Mediterranean Sea). *Marine Biology Research* **9**, 739–748. doi:10.1080/17451000.2013.765580

Verdiell-Cubedo, D., Oliva-Paterna, F. J., & Torralva, M. (2006). Length–weight relationships for 22 fish species of the Mar Menor coastal lagoon (western Mediterranean Sea). *Journal of Applied Ichthyology* **22**, 293–294. doi:10.1111/j.1439-0426.2006.00738.x

Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional. *Oikos* **116**, 882–892. doi:10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x

Vogiatzi, E., Lagnel, J., Pakaki, V., Louro, B., V.M. Canario, A., Reinhardt, R., Kotoulas, G., Magoulas, A., & Tsigonopoulos, C. S. (2011). *In silico* mining and characterization of simple sequence repeats from gilthead sea bream (*Sparus aurata*) expressed sequence tags (EST-SSRs); PCR amplification, polymorphism evaluation and multiplexing and cross-species assays. *Marine Genomics* **4**, 83–91. doi:10.1016/j.margen.2011.01.003

Vries de, M. C., Gillanders, B. M., & Elsdon, T. S. (2005). Facilitation of barium uptake into fish otoliths: Influence of strontium concentration and salinity. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **69**, 4061–4072. doi:10.1016/j.gca.2005.03.052

Vucetich, J. A., & Waite, T. A. (2003). Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: Null hypotheses for landscape conservation genetics. *Conservation Genetics* **4**, 639–645. doi:10.1023/A:1025671831349

-W-

Walther, B. D., & Thorrold, S. R. (2010). Limited diversity in natal origins of immature anadromous fish during ocean residency. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**, 1699–1707. doi:10.1139/F10-086

- Walther, B. D., & Thorrold, S. R. (2006). Water, not food, contributes the majority of strontium and barium deposited in the otoliths of a marine fish. *Marine Ecology Progress Series* **311**, 125–130. doi:10.3354/meps311125
- Wassef, E., & Eisawy, A. (1985). Food and feeding habits of wild and reared gilthead bream *Sparus aurata* L. *Cybiurn* **9**, 233–242.
- Woodcock, S. H., Munro, A. R., Crook, D. A., & Gillanders, B. M. (2012). Incorporation of magnesium into fish otoliths: Determining contribution from water and diet. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **94**, 12–21. doi:10.1016/j.gca.2012.07.003
- Wright, S. (1978). 'Evolution and the Genetics of Populations: Variability within and among natural populations'. (University of Chicago Press.) Available at: <https://books.google.fr/books?id=wmTwAAAAMAAJ>

-Y-

- Yoshinaga, J., Nakama, A., Morita, M., & Edmonds, J. S. (2000). Fish otolith reference material for quality assurance of chemical analyses. *Marine Chemistry* **69**, 91–97. doi:10.1016/S0304-4203(99)00098-5

-Z-

- Zarraonaindia, I., Iriondo, M., Albaina, A., Pardo, M. A., Manzano, C., Grant, W. S., Irigoien, X., & Estonba, A. (2012). Multiple SNP Markers Reveal Fine-Scale Population and Deep Phylogeographic Structure in European Anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *PLOS ONE* **7**, e42201. doi:10.1371/journal.pone.0042201
- Zucchetta, M., Cipolato, G., Pranovi, F., Antonetti, P., Torricelli, P., Franzoi, P., & Malavasi, S. (2012). The relationships between temperature changes and reproductive investment in a Mediterranean goby: Insights for the assessment of climate change effects. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **101**, 15–23. doi:10.1016/j.ecss.2012.01.009
- Zuccon, D., Brisset, J., Corbari, L., Puillandre, N., Utge, J., & Samadi, S. (2012). An optimised protocol for barcoding museum collections of decapod crustaceans: a case-study for a 10 - 40-years-old collection. *Invertebrate Systematics* **26**, 592. doi:10.1071/is12027

Annexes

Annexe 1

Morphological identification and DNA barcoding used for diet analysis of gilthead seabream (*Sparus aurata*) in its expanding northerly range

S. Avignon, E. Tastard, S. Weston, G. Duhamel and F. Denis

Aquatic Living Resources (2017), 30 (1) : 1-11

Morphological identification and DNA barcoding used for diet analysis of gilthead seabream (*Sparus aurata*) in its expanding northerly range

S. AVIGNON^{1,a}, E. TASTARD², S. WESTON¹, G. DUHAMEL³ and F. DENIS^{1,2}

¹ UMR Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques (BOREA, UMR 7208), MNHN/Sorbonne Universités/UMPC/UCBN/CNRS/IRD/UA, Museum National d'Histoire Naturelle, Station de Biologie Marine de Concarneau, Place de la Croix, 29900 Concarneau, France

² PRES LUNAM Université du Maine, Laboratoire Mer, Molécules, Santé (EA 2160), Institut Universitaire Mer et Littoral FR3473 CNRS, Avenue Olivier Messiaen, 72085 Le Mans cedex 9, France

³ UMR Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques (BOREA, UMR 7208), MNHN/Sorbonne Universités/UMPC/UCBN/CNRS/IRD/UA, Museum National d'Histoire Naturelle, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

Received 30 August 2016; Accepted 28 November 2016

Abstract – The gilthead seabream, *Sparus aurata*, is common in the Mediterranean Sea and along the Atlantic coasts of Portugal, Spain and France. Abundance of *S. aurata* has recently increased along the Brittany coast, showing good adaptation and acclimatisation to northern waters away from its original distribution range. The physiological adaptations (diet, reproduction, growth) of this fish to colder water could even lead to its colonisation of the English Channel. The ability to eat and digest hard prey makes this fish an important consumer of bivalves. The aim of this study was to make a preliminary evaluation of the diet of the gilthead seabream in its northern range of distribution. Prey items from stomach contents of wild adults from various sites along the East Atlantic coast of France to the English Channel were identified morphologically when it was possible, e.g. in presence of decapod appendices, shells of bivalves, or using DNA barcoding. Diet composition was analysed against sites, fish length and month of sampling using the frequency of occurrence (%F) and weight relative proportion (%W). Results showed that the diet of *S. aurata* was mainly composed of bivalves, malacostracans and gastropods with a huge dominance of *Mytilus* sp. (%F = 51.5 and %W = 40.2). This first diet analysis of individuals from the northern range of the species distribution showed its ability, as an opportunistic feeder, to find prey in newly colonised ecosystems and its preference for some organisms, especially mussels.

Keywords: Diet / DNA identification / distribution range / North-eastern Atlantic / *Sparus aurata*

1 Introduction

Global warming may be the main cause of modification in structure, biodiversity and functioning of ecosystems (Parmesan and Yohe 2003). This impact on marine environments has become prominent and alterations are increasingly observed, such as species extinction, community shift or geographical distribution changes (Carlton 1993; Occhipinti-Ambrogi 2007; Lenoir et al. 2011). It is expected that warming waters will lead to a northward shift in the mean latitude of thermal specialists in the North, notably in the north-eastern Atlantic, and a southward shift of species in the southern hemisphere (Dulvy et al. 2008). Recently, Montero-Serra et al. (2015) analysed the changes in distribution and occurrence rate of six common species of fish in the north-eastern Atlantic Ocean. They showed a strong relationship between their northern move-

ment and the increase of sea temperature, showing the impact of global warming on fish community changes. For example, the decline in abundance of Atlantic cod *Gadus morhua* in the North Sea could be due to northward movements in connection with increased temperatures (Rindorf and Lewy 2006). Moreover, the impact of climate change on cod stocks is notably due to its influence on plankton; warming causes a decrease in the quality and quantity of plankton food available for cod larvae at the southern edge of the distribution area (Beaugrand and Kirby 2010).

The understanding of adaptive processes of a species at the edge of its distribution is essential in ecology studies and especially for fishery management. The gilthead seabream *Sparus aurata* (Linnaeus, 1758), a euryhaline and eurythermal sparid, is typically found along the Mediterranean Sea and French East-Atlantic coasts, where it is known to perform trophic migrations between coastal lagoons and the sea (Tancioni et al. 2003; Mariani 2006; Mercier et al. 2012). In north-eastern

^a Corresponding author: savignon@mnhn.fr

Table 1. Percentage of frequency of occurrence (%F) for main prey of *Sparus aurata* in the southern part of the distribution area.

Area	Main prey	%F	References
Central west coast of Italy	Bivalves	8.7 to 40.9	Tancioni et al. (2003)
	<i>Carcinus aestuarii</i>	21.7 to 27.3	
	Amphipods	18.2 to 34.8	
	Polychaetes	19.6	
Tunisian coast (Gulf of Gabes)	Arthropods	49.1	Hadj Taied et al. (2013)
	Molluscs	38.5	
Northeastern Algeria (Mellah lagoon)	Fish	59.4	Chaoui et al. (2005)
	Bivalves	35.5	
	Thallophytes	36.9	
Southern Portugal (Ria Formosa lagoon)	Gastropods	100	Pita et al. (2002)
	Bivalves	93.5	

Atlantic waters, this species is still considered rare but a significant increase of wild gilthead seabream populations has been observed in coastal zones in the northern boundary of its distribution area, a phenomenon which can be linked to climate change (Coscia et al. 2011). For a few years, specimens of *S. aurata* have been caught in Irish waters (Fahy et al. 2005; Craig et al. 2008; Quigley 2015). Furthermore, a few specimens were caught along the coast of Denmark in 2014 (Pers. comm.). Along the coast of Brittany, the gilthead seabream landing increased from 11 to 146 tons between 2002 and 2014 and fishing development has also been observed along the French coast of the English Channel with no significant landing before 2005 and 15 tons fished in 2014 (sources: FAO, 2015 and personal communication from fish auction staff) through surveys with fish auctions. The increased number of gilthead seabream being sold in fish auctions in the North of France also suggests the settlement of the species in the eastern part of the English Channel and the possibility of self-sustaining populations in the colder water limit.

The increase in abundance of non-native species into a coastal area can impact the functioning of an ecosystem, especially through the modification of the food web equilibrium. For example, the establishment of a new species can lead to imbalanced predator and prey populations (Parmesan and Yohe 2003; Edwards and Richardson 2004). In fact, this can affect the native fauna, since some species may become potential prey. In addition, predation can have an effect on the local maritime economy, such as shellfish losses due to predation by the gilthead seabream. Predation has already been reported in aquaculture concessions along the Mediterranean coast, especially in the Adriatic Sea where the concentration and abundance of seabream populations around mussel farms has caused considerable losses, indicating a strong negative impact on farm stability (Šegvić-Bubić et al. 2011; Glamuzina et al. 2014). While the economic impact is evident in this area, it has not yet been evaluated along the coast of Brittany despite significant losses on shellfish farmed in recent years. The predation of 20% of mussels farmed in the Bay of Brest (Brittany, France), leading to €500 000 of losses during the summer of 2014 (Anonymous 2014), was presumed to be due to a higher abundance of the gilthead seabream along the Brittany coast.

Previous diet studies concerning the gilthead seabream have focused on the Mediterranean Sea, in the southern part of its distribution area (Table 1). In these studies, diet com-

position was determined by a visual identification of prey from stomach contents, requiring an exhaustive knowledge of prey morphological diversity. Due to the mastication and the degradation of prey during digestion, it is almost impossible to achieve full identification. A proportion of prey remains unidentified, often not even being identified into higher taxonomic groups. Other tools have been developed to assist in morphological identification, such as stable isotope analysis which provides information about dietary shifts and trophic interactions in food webs (Espinoza et al. 2015). However, DNA analysis of consumed prey can provide a higher taxonomic level of diet identification and is used more and more (Deagle et al. 2005; Corse et al. 2010). A part of the mitochondrial DNA cytochrome *c* oxidase I (COI) gene, barcode region, is widely used for species identification because of its level of variability (Avisé et al. 1987), and is becoming an effective marker for dietary DNA analysis (Paquin et al. 2014). The mitochondrial 16S region can also be used for species level discrimination (Gorokhova 2006; Taguchi et al. 2014). Universal primers have been developed for amplification of COI and 16S fragments from a high range of taxonomic levels (Folmer et al. 1994; Palumbi 1996). However, degradation of prey DNA inside stomachs prevents long fragment PCR amplification (Symondson 2002). To overcome this issue, mini-barcodes can be used and it has been shown that short fragments from 200 bp can lead to significant identification (Meusnier et al. 2008). Nevertheless, the use of universal primers in studies of animal diet often does not allow any PCR amplification since prey DNA is degraded (Jarman et al. 2004).

In the present study, we investigated the diet of *S. aurata* in the northern boundary of its distribution area in order to understand the impact on native fauna and shellfish farms, especially in targeting mussel and oyster prey. An approach with molecular markers was carried out with PCR-based techniques for diet determination. As universal primers were not appropriate for any prey identification, this approach was based on the combined use of universal and specific primers for given groups known to be prey of *S. aurata*. These specific primers from the COI and 16S regions were developed for the study and were used in order to thoroughly identify prey diversity inside stomach contents of wild fish. Moreover, an assay of controlled predation was carried out on farmed fish in order to evaluate the effectiveness of universal and specific primers in amplifying prey DNA at different times after ingestion. This study

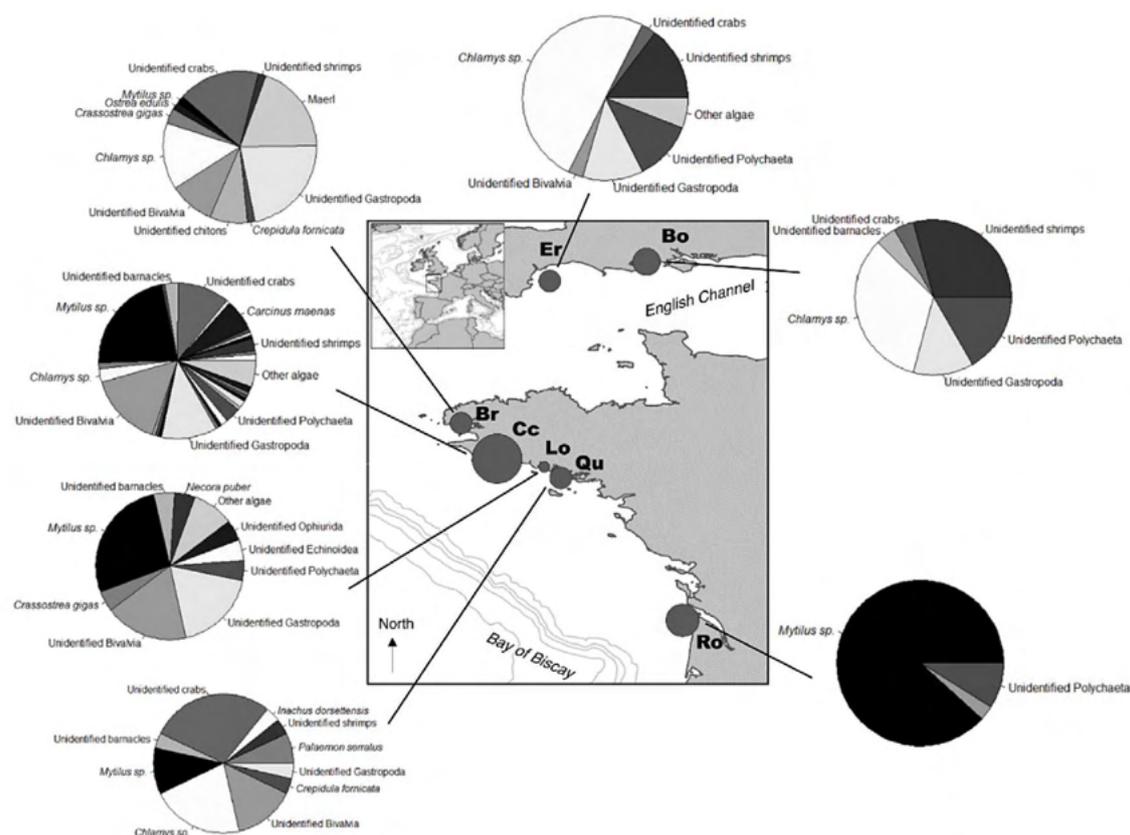


Fig. 1. Sampling site. Circle size is proportional to the number of individuals sampled per site: Bay of Bournemouth (Bo, N = 9), Bay of Torquay (Er, N = 18), Brest (Br, N = 15), Concarneau (Cc, N = 52), Lorient (Lo, N = 6), Quiberon (Qu, N = 12) and Royan (Ro, N = 30). Pie charts show the percentage of frequency of prey occurrence (%F) per sites at the lower taxonomic level. Labels of species indicate whether %F > 5.

provides the first data on the diet of the gilthead seabream in its northern range of distribution, with specimens collected from the center of the Bay of Biscay to the southern coast of England. Such data should allow testing of the hypothesis that *S. aurata* adapts its diet when colonising new areas and takes advantage of food provided by shellfish farms.

2 Materials and methods

2.1 Fish and stomach content sampling

A total of 200 wild fish were collected between January 2013 and October 2015 at seven sites in the northeast part of the species distribution: the English Channel, Brittany and middle of the Bay of Biscay (location and distribution in Fig. 1). Fish were obtained from recreational fishermen by angling or spearfishing (Concarneau site, Cc) and professional fishermen by trawling (all sites). Once collected, fish were sexed, weighed and measured (total and fork length). The following organs were dissected and weighed: gonads, liver, full digestive tract and empty digestive tract. Stomach contents were carefully collected to avoid contamination by gastrointestinal cells, filtered, rinsed twice in 96% ethanol and weighed. Hard parts contained in stomachs, such as shells, bones and opercula, and soft tissues were identified to the lowest taxonomic level using taxonomic keys, field guides and

consultation with experts. Unidentified soft tissue items were isolated for genetic analysis. Prey items were counted if possible, weighed (to the nearest 0.1 g) and pictures were taken with a binocular microscope.

2.2 Group-specific primer design

The most abundant prey groups were defined from the morphological analysis. Given these results and the expected prey groups (Table 1), group-specific primers were either designed specifically for the study or obtained from relevant literature concerning genetic prey identification from faeces or stomach contents (Table 2). The primers used were designed for a part of the cytochrome *c* oxidase subunit I (COI) region of mitochondrial DNA and a part of the 16S region of ribosomal DNA. Primers were designed on DNA sequences from species commonly found in the coastal seas of the north-eastern Atlantic that were likely to be preyed on by *S. aurata*. Sequences were found on BoldSystems (Ratnasingham and Hebert 2007) for COI sequences and Genbank (Geer et al. 2010) for 16S sequences. After alignments, portions around 20 bp with approximately 200 bp between forward and reverse primers were selected, according to the following rules: a percentage of GC around 50%; melting temperatures for both primers not differing more than 5 °C and being between 40 °C and 60 °C; having no primer-dimers; and with a GC poor

Table 2. Primers used in the study. Annealing temperatures (Ta) are based on the citation reference or designed for the study using gradient PCR.

Gene	Target taxon	Sequence 5'-3'	Size (bp)	Ta (°C)	References
COI	Universal	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	710	45	Folmer et al. (1994)
	Mussel	CGGATAAAGGGGTAGGTGCT GCTCAGCTCGTTCTCTTTT	185	55	Present study
	Oyster	GCARTTTCCTCGAWTRAATGC AAGTTGATAAAGGAGGGTA	110	47	Present study
	Crab	GCTATYGCYCAYGCTGGWGC CGCAGTAATAAAAACAGCTC	165	51	Present study
	Decapod	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG CTACTGAAGCTCCTGCRTGRGCR	408	60	Zuccon et al. (2012)
16S	Universal	CGCCTGTTTATCAAAAACAT CCGGTCTGAACTCAGATCACGT	590	55	Palumbi (1996)
	Crustacean	ACTGTGCTAAGGTAGCATAA CTGTTATCCCYRARGTA	200	45	Present study
	Decapod	ACTTTTAAGTGAAAAGGC GTTATCCCTAAAGTAACTT	300	45	Present study
	Fish	AGACCCTATGGAGCTTTAGAC CGCTGTTATCCCTATGGTAACT	250	55	Braley et al. (2010)

region at the 3' terminus. Gradient PCR was used on fresh tissue of a few species inside each group to maximise the specificity of PCR amplification and determine the annealing temperature. PCR was performed in a 25 μ L volume containing 1X GoTaq G2 Green Master Mix (Promega), 0.4 μ M of each primer and 100 ng of template DNA. The amplification conditions were 94 °C for 3 min, 30 cycles of 1 min at 94 °C, 1 min at 40 °C to 60 °C and 1 min at 72 °C, and a final extension at 72 °C for 10 min. The amplified DNA fragments were visualised by electrophoresis in 1% agarose gel stained with ethidium bromide and the temperature with the best PCR product was chosen as the annealing temperature (Table 2).

2.3 Assay of controlled predation

Farmed fish of three size classes were collected from the Douhet hatchery (Oleron, France): 11, 8 and 4 fish of respective total length (L) = 261 \pm 6 mm, 363 \pm 18 mm and 445 \pm 17 mm and respective mass (M) = 313 \pm 28 g, 910 \pm 105 g and 1524 \pm 206 g [mean \pm S.D.]. They were used as a predator in laboratory experiments in order to evaluate the digestion duration and to determine its impact on the identification of prey by morphological and genetic methods. Fish were first acclimated to natural seawater conditions in a 630 L tank (opaque sides, open circulating system) for at least one month and fed with crabs, mussels and limpets. Fish were separated two at a time into another 90 L tank, in which experiments were held, with transparent sides and an open circulating system (1.7 L/min). The water temperature ranged from 13 °C to 20 °C according to natural daily variation. Three days before the experimentation, fish were fasted in order to remove traces of other prey. Fish were then fed with fresh mussels and oysters tissue and their feeding was monitored to both ensure feeding took place and for accurate determination of post-ingestion time. At specified time-intervals (t = 2.5 h, 5 h, 12 h, 18 h and 24 h), fish

were anaesthetised with eugenol (as stipulated in the French regulation on animal research), killed, and their digestive system was dissected. Morphological identification of prey took place just after the dissection to avoid colour change of prey due to ethanol. An index was given for each prey: (1) intact and recognizable, (0) some digested prey material but unidentifiable. Prey tissues were then conserved in absolute ethanol for DNA analysis. Some DNA fragments of all prey samples were amplified by PCR with universal primers of COI (Table 2) according to the protocol below and amplifications were visualised on 1% agarose gels. Specific primers of mussel and oyster (Table 2) were used in order to identify the effect of primers on DNA amplification. DNA results were expressed in the same way: (1) amplification that could lead to identification, (0) no amplification probably due to the high level of DNA degradation. Kruskal-Wallis non-parametric tests were used with R software (R) in order to analyse the influence of time after ingestion on prey identification and to determine the primers' ability to amplify prey DNA. In case of significant influence, pairwise comparisons using post-hoc tests (Nemenyi post-hoc test, package "PMCMR") were made in order to determine which differences were significant.

2.4 Analysis of DNA stomach contents of wild fish

DNA of morphologically unidentifiable prey from wild fish was isolated following the cetrimonium bromide (CTAB) method without PVP (polyvinylpyrrolidone). DNA quantity and quality were assessed by spectrophotometer (NanoVue Plus, GE Healthcare). PCR reaction was performed as described for primer design using 5 to 1000 ng of template DNA and the amplification conditions included an initial denaturation at 94 °C for 3 min, 40 cycles of 1 min at 94 °C, 30 s at Ta (Table 2) and 1 min at 72 °C, and the final step at 72 °C

for 10 min. PCR products were analysed by electrophoresis on a 1 % agarose gel and purified using Wizard SV Gel and PCR Clean-Up System (Promega) following the manufacturer's instructions. PCR products were sequenced in the forward direction using the same primer as used for PCR amplification and according to the protocol of the BigDye Terminator Cycle Sequencing Kit v. 3. 1. (Life Technologies). Products were purified following an ethanol purification protocol and then run on an ABI Hitachi 3130 capillary sequencer at the Marine Biological Station, Concarneau, France. All sequences were aligned to sequences from databases from the Basic Local Alignment Search Tool (Altschul et al. 1990) and BOLD Identification System (Ratnasingham and Hebert 2007). Heuristic alignments are based on the similarity between the query and the database. Sequences matching with a similarity score of 100% and an E-value equal to 0 were considered as a successful match. More than five matching sequences were considered as sufficient to confirm species identification.

2.5 Data processing and statistical analyses

An index of vacuity was used to express the number of empty stomachs encountered as a percentage of the total stomachs examined. Only individuals with full stomachs were included in further analyses.

In order to appraise whether enough samples had been collected to describe diet precisely and for subsequent comparisons, cumulative prey curves (Ferry and Cailliet 1996) were computed with R software (package "Vegan"). The estimated number of unique prey categories and associated 95% confidence intervals were plotted against the cumulative number of guts analysed. This approach relies on the random addition of samples by simulating 100 permutations. Cumulative curves that reached a stable asymptote with the slope of the linear regression (b) calculated over the last five sub-samples less than or equal to 0.05 were considered sufficient for diet identification (Brown et al. 2012).

The diet composition was analysed at two taxonomic levels. First, prey items were processed at the species level. Second, prey items were pooled into 12 major categories (classes) according to The Phylogenetic Classification of Life described in Lecointre and Le Guyader (2001): (1) Malacostraca, (2) Maxillopoda, (3) Bivalvia, (4) Polyplacophora, (5) Gastropoda, (6) Cephalopoda, (7) Polychaeta, (8) Actinopterygii, (9) Echinoidea, (10) Ophiuroidea, (11) Florideaphyceae and (12) all other algae species. As the access to prey is dependent on the ease of catching the prey, prey were categorized into four life history strategies: (S) sessile and slow moving, (B) benthic, (BS) benthic swimmer and (P) pelagic.

The assessment of diet change was evaluated at different levels. First, diet composition was analysed and compared among sites. In order to test the effect of the latitudinal position on diet of *S. aurata*, sites were defined by three geographic areas: English Channel (including Bay of Bournemouth (Bo) and Bay of Torquay (Er)), Brittany (including Brest (Br), Concarneau (Cc), Lorient (Lo) and Quiberon (Qu)) and Bay of Biscay (Royan (Ro)). Secondly, predator fish were classified into four size categories relating to the expected length at which the sex

Table 3. Results of Nemenyi with post-hoc test comparing genetic and morphological identification success between each time step and Kruskal-test globally. * indicates levels of significance ($p < 0.05$).

Time after ingestion (h)	X-squared	df	p-value
2.5	18.602	1	$1.6111 \times 10^{-5}***$
5	13.245	1	0.0003 **
12	3.619	1	0.0531
18	9.211	1	0.0024 **
24	3.778	1	0.0519
Globally	40	1	$2.54 \times 10^{-10}***$

change occurs in North-Atlantic populations: $L < 300$ mm (only males), $300 < L < 400$, $400 < L < 500$ and $L > 500$ mm (only females). Finally, as this is a seasonally fished species, samples were only fished during the months of April, June, July, August, September and October and diet changes among months were evaluated according to these sampling periods.

The percentage of weight proportion (%Wi) was calculated in order to evaluate the biomass consumed by the predator. This was determined as the mass of prey species i in a predator stomach divided by the total mass of the stomach contents. Data normality was evaluated using a Shapiro-Wilk test. Since the data distribution was not normal, Kruskal-Wallis non-parametric tests were used to determine whether the relative proportions of prey consumed differed among individuals. A Friedman rank sum test with unreplicated blocked data was used to test for differences among sites, predator length categories and months of sampling. In case of significant differences, pairwise comparisons using post-hoc tests (Friedman test with post-hoc analysis, packages "coin" and "multcomp") were made in order to determine where the differences take place. Percentage of frequency of occurrence (%F) was calculated as the number of fish containing the prey, divided by the number of fish with full stomach dissected. Prey were categorized as main prey (%F > 30), secondary prey ($5 < \%F < 30$) or occasional prey (%F < 5). Both indices (%W and %F) were determined for each prey classification level (species, class and position in the water column) and predators' characteristics (site, size class and month of sampling). The niche breadth was assessed using Levin's index (Krebs 1989). It is determined by $B = (\sum_{i=1}^n P_i^2)^{-1}$ with P_i being the proportion of each prey species i in the diet of the predator and n the total number of prey species. Levin's B value is minimal when individuals consumed the same unique prey (specialised diet) and maximal when a wide range of prey is consumed (generalist diet).

3 Results

3.1 Assay of controlled predation

The effect of post-ingestion time on the ability to identify prey inside stomach contents by morphological and molecular genetic determination was evaluated. In general, DNA identification success was significantly higher than morphological identification success (Table 3) with significant differences between each time step, except for 12 and 24 h after ingestion

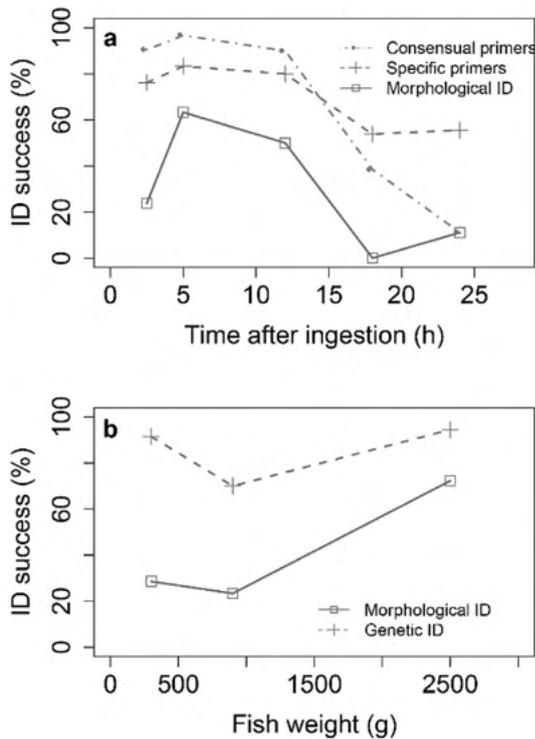


Fig. 2. Effect of digestion time (a) and fish mass (b) on morphological and genetic (with universal and specific primers) prey identification success. In (b), genetic identification success includes the use of universal and specific primers.

but with a p -value close to 0.05 (Nemenyi with post-hoc test, $p < 0.05$).

Using the morphological determination, identification success was particularly low at 2.5 h after ingestion (Fig. 2a). The percentage of morphological and DNA identification was more than 60% at 5 h after ingestion and then decreased as the digestion proceeded. The ability to identify prey significantly declined between 5 h and 24 h (Nemenyi post-hoc analysis, $p < 0.05$ for both morphological and DNA identification).

A significant temporal effect on amplification success was observed using universal primers that became less effective with time (K-W test, $p < 0.05$). In contrast, no significant time effect was observed with specific primers showing the robustness of these primers. During the first 12 h of ingestion, genetic identification success was higher with universal primers (90.5% at 2.5 h after ingestion) than with specific primers (76.2% at 2.5 h after ingestion). After that, the pattern was reversed with identification success being higher with specific primers (55.6% at 24 h) than universal primers (11.1% at 24 h) and the difference became significant (Nemenyi post-hoc test, $p = 0.05$ at 24 h after ingestion).

The effect of fish mass on the morphological and DNA identification of prey inside stomach contents was also determined (Fig. 2b). Globally, there was a significant effect of mass (K-W test, $p < 0.05$). The molecular identification success was significantly lower for fish of 900 g than for those of 300 and 2500 g (Nemenyi post-hoc test, $p < 0.05$). In contrast, morphological identification of prey was significantly higher for

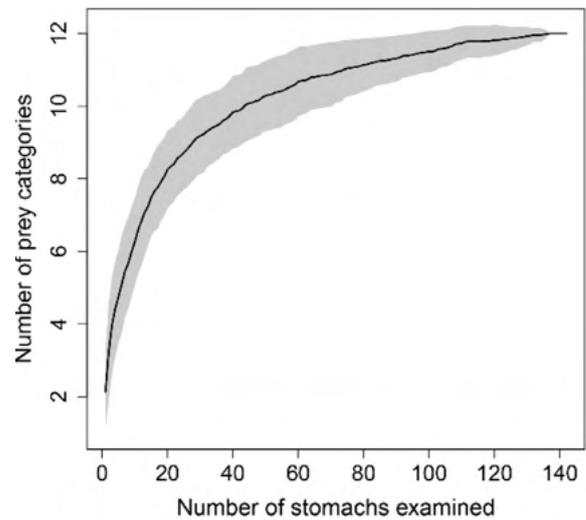


Fig. 3. Cumulative number of prey categories (solid line) and associated 95% confidence intervals from standard deviation (shaded area) for all sampled fish.

2500 g fish than for other mass categories (Nemenyi post-hoc test, $p < 0.05$).

3.2 Sampling significance

Of the 200 wild samples, the number of full stomachs was 142, leading to a relatively low index of vacuity (29.0%). For mass proportion analysis, we discarded stomach contents with prey categories less than 0.1 g, since the mass of such prey could not be measured, and analysed the remaining ones, namely 135 stomach contents. Cumulative curves were calculated to assess the significance of our sampling for diet analysis (i) globally, (ii) per site, (iii) per size class, and (iv) per month of sampling. Overall, the number of fish sampled was sufficient ($b = 0.006$, Fig. 3). At the Er, Br and Ro sites, the sampling was sufficient ($b < 0.05$) with 18, 15 and 30 individuals, respectively. Almost enough individuals were sampled in Cc ($b = 0.07$) with 52 individuals. Concerning the size class of predators, the sampling was sufficient for individuals between 300 and 400 mm and between 400 and 500 mm with 45 and 83 individuals, respectively ($b < 0.05$). Concerning the sample months, only October showed a sufficient number of samples collected ($b < 0.05$ with $N = 36$).

3.3 Diet investigation at the taxonomic level

At the class level (Table 4), Bivalvia, Malacostraca and Gastropoda dominated the diet of *S. aurata* (%F > 30 and %W > 5) with a large prevalence for Bivalvia. In terms of occurrence, Maxillopoda, Polychaeta, Florideaphycea and algae appear to be secondary categories of prey with %F between 5 and 30. Other prey were occasional ones (%F < 5). Considering weight proportion, Cephalopoda, Polychaeta, Actinopterygii, Ophiuridea and algae appeared to be secondary prey (%W between 0.5 and 9) and other categories occasional prey. At the species level (Table 5), 33 species were found with

Table 4. Percentage of frequency of occurrence (%F) and percentage of weight proportion (%W) for each class of prey.

Class	%F	%W
Malacostraca	47.9	20.2
Maxillopoda	5.6	0.5
Bivalvia	91.6	64.2
Polyplacophora	4.2	0.3
Gastropoda	31.0	9.2
Cephalopoda	0.7	0.7
Polychaeta	14.1	1.5
Actinopterygii	2.8	1.3
Echinoidea	1.4	0.1
Ophiuroidea	1.4	0.7
Floriadeaphycea	9.9	0.4
Other algae	8.5	0.8

Mytilus sp. (%F = 51.4 and %W = 40.2) and *Chlamys* sp. (%F = 31.0 and %W = 18.5) as the preferred prey.

Frequency of occurrence and weight proportion of prey were significantly different between prey categories (K-W test, $p < 0.05$) with a high prevalence of bivalves, malacostraceans and gastropods. Low differences were observed within each site, showing that most individuals ate the same categories of prey (see Fig. 1 for %F at the species level and Figure 4A for %W at the class level). With samples grouped according to latitudinal position (Fig. 4B), a significant difference between sites from the coast of Brittany and sites from the English Channel and the Bay of Biscay was observed (Friedman test with post-hoc analysis, $p < 0.05$). The diet of individuals from the English Channel was mainly composed of *Chlamys* sp., shrimps, gastropods and polychaetes. Brittany samples principally contained *Mytilus* sp., bivalves, gastropods and crabs, whereas stomach contents of individuals from the Bay of Biscay were almost exclusively composed of *Mytilus* sp.

Concerning differences in diet composition relative to fish length (Fig. 4C), there was a significant difference between fish less than 300 mm or between 300 and 400 mm and fish more than 500 mm (Friedman test with post-hoc analysis, $p < 0.05$). This difference was due to increasing prey diversity with fish size: the Levins' B value changes from 8.64 for individuals less than 300 mm to 10.31 for individuals more than 500 mm.

Dietary composition did not vary significantly among sampling months in terms of frequency of occurrence and weight proportion. However, no sampling was possible during the migration period, from November to March. Comparison among seasons was therefore impossible. However, higher Levins' B values were observed during the warmest months, i.e. September (B = 9.67), July (B = 9.48), June (B = 8.22) and August (B = 7.98) compared to October (B = 5.74) and April (B = 1.62).

3.4 Diet analysis relative to the prey's position inside the water column

In terms of weight proportion, sessile organisms (%W = 75.4) were much more abundant than pelagic (%W = 2.0) and benthic (%W = 14.4) organisms (Friedman test with post-hoc analysis, $p < 0.05$, Table 5), in relation with the high proportion of bivalve species (*Mytilus* sp. and *Chlamys* sp.) in-

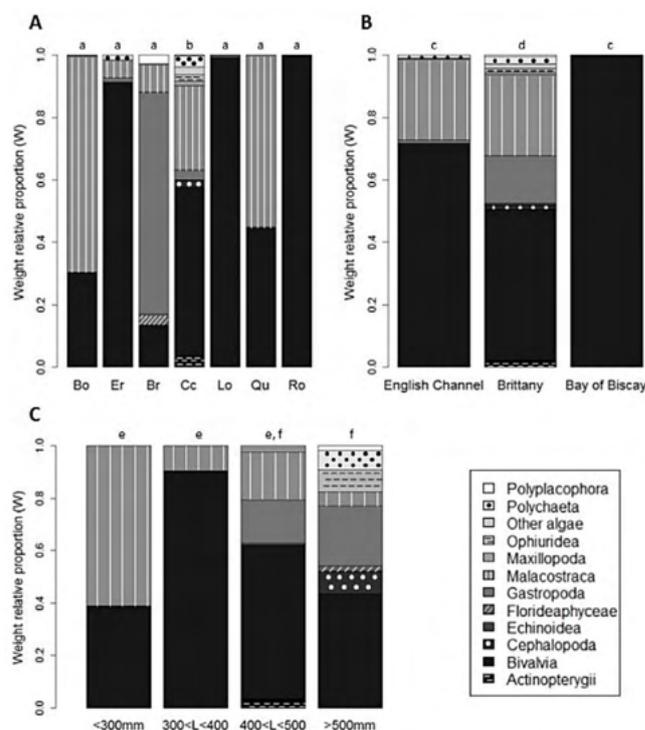


Fig. 4. Diet composition of the gilthead seabream expressed in weight relative proportion (W) by sites (A), latitudinal position (B) and size categories of predator (C). On each graph, different lowercase letters above bars indicate significant differences according to the post-hoc analysis for the Friedman test ($p < 0.05$). N.b.: site abbreviations: see legend Figure 1.

side stomach contents. The same pattern was observed with the frequency of occurrence: sessile organisms were present at 96.5%, benthic species at 47.2%, benthic swimmer at 18.3% and pelagic fish at 3.5%. There was no significant influence of site, latitudinal position, fish length or sampling month. All fish individuals targeted mostly bivalves.

4 Discussion

This study provides the first diet analysis of northern populations of *S. aurata*, and improves understanding of the feeding strategy of species in the context of northward expansion probably due to climate change. This work also demonstrated that DNA-based techniques can be used for prey identification when morphological determination cannot.

With a growing need for diet determination techniques in ecological studies, more advanced approaches than traditional diet analysis have emerged, including fatty-acid analysis, stable-isotope analysis and DNA-based techniques (Carreon-Martinez and Heath 2010; Escalas et al. 2015; Espinoza et al. 2015). The use of fatty-acid and stable isotopes techniques limits tissue damage but requires a complete knowledge of prey isotopic signatures, which can be difficult to acquire. Furthermore, these techniques can be used to describe food webs by giving a trophic position to organisms, but they do not allow specific identification of prey.

PCR-based techniques are increasingly used for diet determination (Valentini et al. 2009; Carreon-Martinez et al. 2011).

Table 5. Prey-specific indices of percentage of frequency of occurrence (%F) and percentage of weight proportion (%W) for each prey item identified by morphological and genetic analysis in the diet of *Sparus aurata*. Species were grouped into 12 classes for analysis (in bold characters). Several prey items were not identified to the species level and were included inside unidentified groups. Life history strategy groups: (S) sessile and slow moving, (B) benthic, (BS) benthic swimmer and (P) pelagic organisms.

Phylum	Class	Order	Species	Location inside the water column	%F	%W
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	<i>Crangon crangon</i>	BS	1.4	0.7
			<i>Palaemon serratus</i>	BS	2.1	1.4
			Unidentified shrimps	BS	12.7	5.0
			<i>Necora puber</i>	B	1.4	0.0
			<i>Xantho pilipes</i>	B	0.7	0.1
			<i>Cancer pagurus</i>	B	0.7	0.0
			<i>Carcinus maenas</i>	B	7.0	3.4
			<i>Liocarcinus navigator</i>	B	0.7	0.0
			<i>Inachus dorsettensis</i>	B	0.7	0.7
	Unidentified crabs	B	26.1	8.8		
	Maxillopoda	Sessilia	Unidentified barnacles	S	4.9	0.5
	Mollusca	Bivalvia	Calanoida	<i>Calanus</i> sp.	BS	0.7
Mytiloidea			<i>Mytilus</i> sp.	S	51.4	40.2
Bivalvia		Ostreoida	<i>Ostrea edulis</i>	S	0.7	0.0
			<i>Crassostrea gigas</i>	S	3.5	0.0
		Pectinoidea	<i>Chlamys</i> sp.	S	31.0	18.5
			Unidentified bivalves	S	27.5	5.5
Polyplacophora			Unidentified chitons	S	4.2	0.3
Gastropoda		Archaeogastropoda	Unidentified top snails	S	0.7	0.0
		Mesogastropoda	<i>Littorina littorea</i>	S	0.7	0.0
			<i>Crepidula fornicata</i>	S	1.4	0.0
		Unidentified gastropods	S	30.3	9.2	
Annelida	Cephalopoda	Teuthoidea	<i>Loligo</i> sp.	P	0.7	0.7
		Oweniidae	<i>Owenia fusiformis</i>	B	0.7	0.0
		Phyllodocida	<i>Aphrodita aculeata</i>	BS	1.4	1.0
		Unidentified polychaetes	B	12.0	0.6	
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	<i>Callionymus</i> sp.	P	0.7	0.0
			<i>Trachurus trachurus</i>	P	1.4	1.3
		Gadiformes	<i>Pollachius pollachius</i>	P	0.7	0.0
Echinodermata	Echinoidea Ophiuroidea		Unidentified echinoides	B	1.4	0.1
		Ophiurida	Unidentified ophiuroids	B	1.4	0.7
Rhodophyta	Florideaphyceae	Corallinales	Unidentified coralline algae	S	9.9	0.4
Algae	Algae		Other algae	S	8.5	0.8

DNA-based techniques have been largely carried out to identifying prey species inside stomach contents or gut samples (Symondson 2002) and the supply of DNA sequence databases allows and supports the use of molecular genetic techniques to characterise as specifically as possible the diet of marine organisms. In this study, the use of two complementary identification techniques allowed reliable prey determination and analysis of diet composition. The laboratory experiments showed increased identification success associated with the use of genetic tools. This pattern is consistent with that reported by Carreon et al. (2011) based on three fish species.

In most studies, only universal primers are used for genetic determination of prey. The design of specific primers for a given study is quite uncommon due to its high cost and the need for knowledge of target prey sequences. The efficiency

of group-specific primers in amplifying degraded DNA extracted from gut samples is however much higher than that of universal primers (Jarman et al. 2004; Deagle et al. 2005; Taguchi et al. 2014). With universal primers, the risk of mislabeling is higher because of possible amplification of DNA from other prey which are in contact inside the digestive tract, and also by the possibility of amplifying predator DNA. Moreover, DNA degradation during the digestion process decreases the efficiency of primers and the possibility of amplifying long fragments. In our study, specific primers were more efficient than universal primers on stomach samples several hours after ingestion.

Although stomach content analysis appears to be the best way to specifically determine the diet of marine fishes, indices currently used to characterise diet composition remain critical

(Brown et al. 2012). In most studies, indices used for diet characterisation involve assessment of the number and mass of each prey inside the stomach content. Typically used indices are the percent number of prey $\%N_i$ (number of prey species i divided by the total number of prey species found in all stomachs), the percent weight of prey $\%W_i$ (mass of the prey species i divided by the total mass of all stomach contents) and the frequency of occurrence $\%F_i$ (number of predators that preyed upon species i divided by the total number of predators with full stomachs). Depending on the species studied, a count of prey individuals can sometimes be made (Espinoza et al. 2015) but for predator species which can crush their prey between their teeth, it is, in most cases, impossible to identify whether the pieces of tissue or skeleton come from one or more individuals. In this case, the measurement of the standardised Index of Relative Importance (IRI), calculated as: $\%IRI = (\%N_i + \%W_i) \%F_i$, cannot be done. The more consistent index, the Prey-Specific Index of Relative Importance (%PSIRI), cannot be used either (Brown et al. 2012). This work is therefore based only on the use of W_i as analysis of ingested biomass and F_i in terms of prey consumption opportunity.

The diet of the gilthead seabream sites studied can provide classification of preferred prey: (1) Main prey ($\%F > 30$) with Bivalvia, Malacostraca and Gastropoda; (2) Secondary prey ($5 < \%F < 30$) with Maxillopoda, Polychaeta, Florideophyceae and other algae; and (3) Occasional prey ($\%F < 5$) with Polyplacophora, Cephalopoda, Actinopterygii, Echinoidea and Ophiuroidea. However, given the nature of these prey, Algae and Florideophyceae may be additional prey, as they are probably not eaten by choice. In terms of ingested biomass, main prey are the same; Cephalopoda, Actinopterygii, Ophiuridea, Polychaeta and other algae are secondary prey, whereas Maxillopoda, Florideophyceae, Polyplacophora and Echinoidea appear to be occasional prey. The feeding pattern observed in this study shows slightly different preferences when compared to Mediterranean populations. Bivalves are among main prey in each diet study of *S. aurata*, and malacostracans and gastropods are also found in the diet of Mediterranean gilthead seabream (Table 1).

A higher diversity in prey species is observed inside stomach contents of fish from Cc, with a Levins' B value of 9.12 compared to other sites, where foraging on almost only bivalves and malacostracans occurs. The Cc fish were sampled by trawling and angling, while all other individuals were from trawling only. The potential influence of the fishing method was tested within the Cc samples and no significant influence was observed (data not shown), meaning that the higher diversity of prey found in the Cc site cannot be explained by the fishing method used. This difference could be justified by a larger diversity of available species at this site. This hypothesis cannot currently be tested because of the lack of data on diversity and species richness, but it seems unlikely that the potential prey diversity is higher in Cc than in nearby sites (i.e. Br). However, the gilthead seabream might not have found enough primary prey and have turned to other available food sources. Cumulative curves indicated that the sample size was not sufficient at Bo, Lo and Qu to allow comparison among sampling sites. However, grouping samples by latitudinal position

allowed us to assert that no *Mytilus* sp. were found in stomachs of individuals from the English Channel, which contain *Chlamys* sp., shrimps, gastropods and polychaetes. The large variety of prey attributed to samples from the South Brittany coast was in fact largely due to individuals from Cc (*Mytilus* sp., bivalves, gastropods and crabs), whereas samples from the center of the Bay of Biscay fed almost exclusively on *Mytilus* sp. The absence of mussels inside stomach contents of samples from the English Channel can be explained by the absence of mussels close to the areas in which the individuals were fished, related to habitats that are different to those in Brittany. Diet may depend on opportunity since the gilthead seabream is able to eat diverse types of prey (Pita et al. 2002; Tancioni et al. 2003; Chaoui et al. 2005; Hadj Taied et al. 2013) and has a relatively high migration ability (Sánchez-Lamadrid 2002; Mercier et al. 2012). The prey encountered may be determined by the habitats used. This result reflects the opportunistic behaviour of *S. aurata* in its distribution range.

The results of our study also show that the diversity of prey increases with fish length. A significant difference was observed between fish less than 400 mm and more than 500 mm. Cumulative curves indicated that the sample size was not sufficient for fish length less than 300 mm and more than 500 mm. A greater sampling effort is therefore needed to confirm this analysis but it is not surprising that larger individuals can catch a more diverse range of prey due to their teeth morphology and jaw power being adapted to shell grinding. This is consistent with the work of Hadj Taieb et al. (2013) who showed that juveniles tend to consume a less diverse range of prey species than larger specimens. Finally, no difference was observed among the sampling months, perhaps due to the non-sufficient sampling for most sample months, according to the cumulative curves. The most frequent prey (bivalves and gastropods) are sessile species which do not migrate according to the season. However, the warmest months correspond to the recruitment period for most invertebrate species. The higher Levins' B values observed during this time of the year could be explained by the increased abundance of prey species. Diet seasonal variations were observed for populations of the Mediterranean Sea with a lower diversity of prey during winter due to food availability (Wassef and Eisawy 1985). During summer, the predator could allocate more energy to foraging.

5 Conclusion

Knowing the food strategy of a species in expansion in a new environment is useful to predict the potential impact on the native fauna and shellfish farms. Over the past ten years, a significant increase of the size of wild gilthead seabream populations has been documented along the coasts of Brittany and the northern coast of France (FAO 2015). Prey availability in an ecosystem can be a limiting factor for the establishment of a new fish species but *S. aurata* seems to meet its food needs. This study found a strong preference of *S. aurata* for sessile organisms ($\%F = 96.5$, $\%W = 75.4$), which demonstrates the ability of *S. aurata* to catch, crunch and digest its prey. With a percentage of frequency of occurrence of 51.4% and a percentage of relative weight proportion of 40.2%, mussels appear to be the main prey species of the gilthead seabream

in the northern range of its distribution. Given the damage identified as being due to predation by the gilthead seabream in shellfish farms in the Mediterranean Sea and along the coast of Brittany, it would be well advised to consider this future impact at the sites on the edge of the present species distribution (both sides of the English Channel).

Acknowledgements. This research was funded by the Brittany region and supported by the Regional Committee of Aquaculture of South Brittany and the Pole Mer Bretagne. The authors thank Ronan Le Faou, Thomas Gestin, Elena Luchetti and Pascal Mottier for sampling. Thanks are due to the “Ferme Marine du Douhet” for the supply of farmed fish. Many thanks to Samuel Iglesias, Eric Feunteun, Julien Ringelstein, Sébastien Baratte, Gwen Godefroy and all taxonomist experts for their review and precious help.

References

- Altschul S.F., Gish W., Miller W., Myers E.W., Lipman D.J., 1990, Basic Local Alignment Search Tool. *J. Mol. Biol.* 215, 403–410.
- Anonymous, 2014, Des dorades dévorent la production en rade de Brest. *Le Marin*, 10 Octobre 2014.
- Avise J.C., Arnold J., Ball R.M., Bermingham E., Lamb T., Neigel J.E., Reeb C.A., Saunders N.C., 1987, Intraspecific phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 489–522.
- Beaugrand G., Kirby R.R., 2010, Climate, plankton and cod. *Glob. Change Biol.* 16, 1268–1280.
- Braley M., Goldsworthy S.D., Page B., Steer M., Austin J.J., 2010, Assessing morphological and DNA-based diet analysis techniques in a generalist predator, the arrow squid *Nototodarus gouldi*. *Mol. Ecol. Resour.* 10, 466–474.
- Brown S.C., Bizzarro J.J., Cailliet G.M., Ebert, D.A., 2012, Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environ. Biol. Fishes* 95, 3–20.
- Carlton J.T., 1993, Neoextinctions of Marine Invertebrates. *Am. Zool.* 33, 499–509.
- Carreon-Martinez L., Heath D.D., 2010, Revolution in food web analysis and trophic ecology: diet analysis by DNA and stable isotope analysis. *Mol. Ecol.* 19, 25–27.
- Carreon-Martinez L., Johnson T.B., Ludsin S.A., Heath D.D., 2011, Utilization of stomach content DNA to determine diet diversity in piscivorous fishes. *J. Fish Biol.* 78, 1170–1182.
- Chaoui L., Derbal F., Kara M.H., Quignard J.-P., 2005, Alimentation et condition de la dorade *Sparus aurata* (Teleostei: Sparidae) dans la lagune du Mellah (Algérie Nord-Est). *Cah. Biol. Mar.* 46, 221–225.
- Corse E., Costedoat C., Chappaz R., Pech N., Martin J.-F., Gilles A., 2010, A PCR-based method for diet analysis in freshwater organisms using 18S rDNA barcoding on faeces. *Mol. Ecol. Resour.* 10, 96–108.
- Coscia I., Vogiatzi E., Kotoulas G., Tsigenopoulos C.S., Mariani S., 2011, Exploring neutral and adaptive processes in expanding populations of gilthead sea bream, *Sparus aurata* L., in the North-East Atlantic. *Heredity* 108, 537–546.
- Craig G., Paynter D., Coscia I., Mariani S., 2008, Settlement of gilthead sea bream *Sparus aurata* L. in a southern Irish Sea coastal habitat. *J. Fish Biol.* 72, 287–291.
- Deagle B.E., Jarman S.N., Pemberton D., Gales N.J., 2005, Genetic Screening for Prey in the Gut Contents from a Giant Squid (*Architeuthis* sp.). *J. Hered.* 96, 417–423.
- Dulvy N.K., Rogers S.I., Jennings S., Stelzenmüller V., Dye S.R., Skjoldal H.R., 2008, Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. *J. Appl. Ecol.* 45, 1029–1039.
- Edwards M., Richardson A.J., 2004, Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430, 881–884.
- Escalas A., Ferraton F., Paillon C., Vidy G., Carcaillet F., Salen-Picard C., Le Loc’h F., Richard P., Darnaude A.M., 2015, Spatial variations in dietary organic matter sources modulate the size and condition of fish juveniles in temperate lagoon nursery sites. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 152, 78–90.
- Espinoza M., Munroe S.E.M., Clarke T.M., Fisk A.T., Wehrtmann I.S., 2015, Feeding ecology of common demersal elasmobranch species in the Pacific coast of Costa Rica inferred from stable isotope and stomach content analyses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 470, 12–25.
- Fahy E., Green P., Quigley D.T.G., 2005, Juvenile *Sparus aurata* L. on the south coast of Ireland. *J. Fish Biol.* 66, 283–289.
- FAO Statistics, 2015, in: FAO Fisheries and Aquaculture Department . Accessed September 2015. <http://www.fao.org/fishery/statistics/en>
- Ferry L.A., Cailliet G.M., 1996, Sample size and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly? In: MacKinlay D. and Shearer K. (Eds.), *Feed. Ecol. Nutr. Fish*, International Congress of the Biology of Fishes. American Fisheries Society, Bethesda, MD, pp. 71–80.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R., 1994, DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 3, 294–299.
- Geer L.Y., Marchler-Bauer A., Geer R.C., Han L., He J., He S., Liu C., Shi W., Bryant S.H., 2010, The NCBI BioSystems database. *Nucleic Acids Res.* 38, 492–496.
- Glamuzina B., Pešić A., Joksimović A., Glamuzina L., Matić-Skoko S., Conides A., Klaoudatos D., Zacharakis P., 2014, Observations on the increase of wild gilthead seabream, *Sparus aurata* abundance, in the eastern Adriatic Sea: problems and opportunities. *Int. Aquat. Res.* 6, 127–134.
- Gorokhova E., 2006, Molecular identification of the invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* (Cladocera: Onychopoda) in stomachs of predators. *Limnol. Oceanogr. Methods* 4, 1–6.
- Hadj Taïed A., Sley A., Ghorbel M., Jarbouï O., 2013, Feeding habits of *Sparus aurata* (Sparidae) from the Gulf of Gabes (central Mediterranean). *Cah. Biol. Mar.* 54, 263–270.
- Jarman S.N., Deagle B.E., Gales N.J., 2004, Group-specific polymerase chain reaction for DNA-based analysis of species diversity and identity in dietary samples. *Mol. Ecol.* 13, 1313–1322.
- Krebs C.J., 1989, *Ecological Methodology*. Harper Collins: New York.
- Lecointre G., Le Guyader G., 2001, *Classification phylogénétique du vivant*. Belin: Paris.
- Lenoir S., Beaugrand G., Lecuyer É., 2011, Modelled spatial distribution of marine fish and projected modifications in the North Atlantic Ocean. *Glob. Change Biol.* 17, 115–129.
- Mariani S., 2006, Life-history- and ecosystem-driven variation in composition and residence pattern of seabream species (Perciformes: Sparidae) in two Mediterranean coastal lagoons. *Recent Dev. Estuar. Ecol. Manag.* 53, 121–127.
- Mercier L., Mouillot D., Bruguier O., Vigliola L., Darnaude A.M., 2012, Multi-element otolith fingerprints unravel sea–lagoon lifetime migrations of gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 444, 175–194.

- Meusnier I., Singer G.A.C., Landry J.-F., Hickey D.A., Hebert P.D.N., Hajibabaei, M., 2008, A universal DNA mini-barcode for biodiversity analysis. *BMC Genomics* 9, 214.
- Montero-Serra I., Edwards M., Genner M.J., 2015, Warming shelf seas drive the subtropicalization of European pelagic fish communities. *Glob. Change Biol.* 21, 144–153.
- Occhipinti-Ambrogi A., 2007, Global change and marine communities: Alien species and climate change. *Mar. Pollut. Bull.* 55, 342–352.
- Palumbi S.R., 1996, Nucleic acid II: the polymerase chain reaction. In: Hillis D.M., Moritz C., Mable B.K. (Eds.), *Mol. Syst.*, 205–247.
- Paquin M.M., Buckley T.W., Hibpshman R.E., Canino M.F., 2014, DNA-based identification methods of prey fish from stomach contents of 12 species of eastern North Pacific groundfish. *Deep-Sea Res. I* 85, 110–117.
- Parmesan C., Yohe G., 2003, A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42.
- Pita C., Gamito S., Erzini K., 2002, Feeding habits of the gilthead seabream (*Sparus aurata*) from the Ria Formosa (southern Portugal) as compared to the black seabream (*Spondyliosoma cantharus*) and the annular seabream (*Diplodus annularis*). *J. Appl. Ichthyol.* 18, 81–86.
- Quigley D.T.G., 2015, GILTHEAD SEA-BREAM (*Sparus aurata* L.) in Irish Waters. *Sherkin Comment* 2015, 59.
- R, 2015, R Core Team: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. Available at: <https://www.R-project.org/>
- Ratnasingham S., Hebert P.D.N., 2007, BOLD: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>). *Mol. Ecol. Notes* 7, 355–364.
- Rindorf A., Lewy P., 2006, Warm, windy winters drive cod north and homing of spawners keeps them there. *J. Appl. Ecol.* 43, 445–453.
- Sánchez-Lamadrid A., 2002, Stock enhancement of gilthead sea bream (*Sparus aurata*, L.): assessment of season, fish size and place of release in SW Spanish coast. *Aquaculture* 210, 187–202.
- Šegvić-Bubić T., Grubišić L., Karaman N., Tičina V., Jelavić K.M., Katavić I., 2011, Damages on mussel farms potentially caused by fish predation – Self-service on the ropes? *Aquaculture* 319, 497–504.
- Symondson W.O.C., 2002, Molecular identification of prey in predator diets. *Mol. Ecol.* 11, 627–641.
- Taguchi T., Miura Y., Krueger D., Sugiura S., 2014, Utilizing stomach content and faecal DNA analysis techniques to assess the feeding behaviour of largemouth bass *Micropterus salmoides* and bluegill *Lepomis macrochirus*. *J. Fish Biol.* 84, 1271–1288.
- Tancioni L., Mariani S., Maccaroni A., Mariani A., Massa F., Scardi M., Cataudella S., 2003, Locality-specific variation in the feeding of *Sparus aurata* L.: evidence from two Mediterranean lagoon systems. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57, 469–474.
- Valentini A., Pompanon F., Taberlet P., 2009, DNA barcoding for ecologists. *Trends Ecol. Evol.* 24, 110–117.
- Wassef E., Eisawy A., 1985, Food and feeding habits of wild and reared gilthead bream *Sparus aurata* L. *Cybiurn* 9, 233–242.
- Zuccon D., Brisset J., Corbari L., Puillandre N., Utge J., Samadi S., 2012, An optimised protocol for barcoding museum collections of decapod crustaceans: a case-study for a 10–40-years-old collection. *Invertebr. Syst.* 26, 592.

Annexe 2

Fréquences alléliques par locus et par site échantillonné (mer Méditerranée Me, baie de Tanger Ta, côte du Portugal Po, baie de Royan Ro, golfe du Morbihan Qu, baie de Concarneau Cc, rade de Brest Br, baies de Plymouth St, Torquay Er et Bournemouth Bo). Le dégradé de couleur jaune à rouge reflète la distribution des allèles au sein de chaque locus.

Locus AM959462												
	92	96	98	102	104	106	108	112	114	116	118	120
Me	0,017	0,111	-	0,017	0,093	0,307	0,017	0,325	0,017	0,017	-	0,017
Ta	-	0,15	-	-	-	0,3	0,2	0,2	-	0,05	0,05	0,05
Po	0,017	0,085	0,017	-	0,096	0,231	0,108	0,213	0,017	0,09	0,017	-
Ro	0,017	0,033	-	0,017	0,117	0,433	0,083	0,183	0,033	0,017	0,05	0,017
Qu	-	0,05	-	-	0,05	0,55	0,1	0,1	0,1	0,05	-	-
Cc	0,05	0,125	-	0,025	0,1	0,168	0,089	0,25	0,05	0,075	0,033	-
Br	0,033	0,033	0,033	-	0,067	0,467	0,167	0,133	0,033	-	0,033	-
St	0,017	0,1	-	-	0,017	0,418	0,04	0,277	0,017	0,05	0,017	0,017
Er	-	0,075	-	0,025	0,057	0,257	0,075	0,257	0,05	0,057	0,05	0,025
Bo	-	0,032	0,016	0,016	0,016	0,532	0,032	0,242	0,097	0,016	-	-

Locus AM966875		
	227	233
Me	0,138	0,862
Ta	0,25	0,75
Po	0,125	0,875
Ro	0,1	0,9
Qu	0,1	0,9
Cc	0,225	0,775
Br	0,133	0,867
St	0,15	0,85
Er	0,275	0,725
Bo	0,129	0,871

Locus AM980341														
	160	164	168	172	176	180	184	188	190	192	196	198	200	204
Me	0,017	0,1	0,052	0,272	0,358	0,069	-	0,017	0,017	0,017	0,017	-	0,052	-
Ta	-	0,1	0,257	0,119	0,227	0,05	-	0,1	-	0,05	-	-	-	-
Po	-	0,069	0,121	0,172	0,431	0,034	0,034	0,052	-	0,034	0,034	-	0,017	-
Ro	-	0,083	0,167	0,183	0,35	0,033	0,017	0,05	-	0,067	0,033	-	-	0,017
Qu	-	-	0,15	0,2	0,4	-	-	0,1	-	0,1	-	-	-	0,05
Cc	-	0,075	0,075	0,325	0,3	-	-	0,05	-	0,125	-	0,025	0,025	-
Br	-	0,033	0,033	0,315	0,352	-	-	0,033	-	0,133	-	-	-	-
St	-	0,05	0,038	0,224	0,419	0,018	0,05	-	-	0,05	-	0,017	0,017	-
Er	-	0,125	0,025	0,375	0,35	0,05	0,025	0,025	-	0,025	-	-	-	-
Bo	-	0,107	0,065	0,224	0,496	-	-	0,048	-	0,048	-	-	-	-

Locus AM954547				
	175	181	184	187
Me	0,034	0,828	0,121	0,017
Ta	-	0,85	0,05	0,1
Po	-	0,821	0,161	0,018
Ro	0,017	0,783	0,15	0,05
Qu	-	0,7	0,3	-
Cc	-	0,775	0,125	0,1
Br	0,033	0,633	0,167	0,167
St	0,017	0,75	0,183	0,05
Er	-	0,775	0,075	0,15
Bo	0,016	0,742	0,194	0,048

Locus AM979716									
	251	255	259	263	267	271	275	279	283
Me	0,017	0,215	0,299	0,237	0,052	0,125	0,017	-	-
Ta	0,05	0,05	0,4	0,3	0,05	0,05	0,05	0,05	-
Po	0,036	0,179	0,304	0,196	0,125	0,125	0,018	0,018	-
Ro	0,017	0,183	0,3	0,25	0,1	0,1	-	0,05	-
Qu	-	0,2	0,25	0,3	0,15	0,05	-	0,05	-
Cc	-	0,025	0,372	0,272	0,075	0,173	0,05	0,025	-
Br	-	0,145	0,321	0,1	0,133	0,1	0,033	-	0,033
St	0,017	0,05	0,4	0,233	0,1	0,167	0,017	0,017	-
Er	0,075	0,173	0,372	0,224	0,05	0,1	-	-	-
Bo	0,016	0,113	0,435	0,177	0,097	0,097	0,016	0,032	0,016

Locus AM951700														
	111	115	119	123	127	131	135	139	143	147	151	155	159	167
Me	-	0,017	0,086	0,31	0,034	0,155	0,086	0,086	0,017	0,017	0,069	0,017	0,052	0,052
Ta	-	0,05	-	0,15	-	0,2	0,15	0,2	0,1	-	0,05	-	0,1	-
Po	-	0,033	0,133	0,233	0,05	0,217	0,067	0,05	0,05	-	-	0,033	0,1	0,033
Ro	-	0,05	0,117	0,265	0,033	0,1	0,113	0,043	0,113	0,033	0,033	-	0,083	-
Qu	-	0,05	0,1	0,3	-	0,15	0,1	0,05	0,2	-	-	0,05	-	-
Cc	-	0,097	0,1	0,173	0,05	0,15	0,173	0,05	0,05	0,05	0,025	-	0,05	0,025
Br	0,033	-	0,1	0,2	0,033	0,233	0,033	0,1	0,1	0,033	0,1	0,033	-	-
St	-	0,05	0,1	0,15	-	0,15	0,067	0,033	0,183	0,133	0,05	0,05	0,017	0,017
Er	-	0,05	0,133	0,249	-	0,115	0,075	0,081	-	0,087	-	-	0,075	-
Bo	-	0,016	0,049	0,344	0,052	0,235	-	0,016	0,016	-	0,049	-	0,086	-

Locus AM972406										
	126	134	138	142	146	150	154	158	162	166
Me	0,052	0,017	0,224	0,207	0,362	0,138	-	-	-	-
Ta	-	0,15	0,2	0,25	0,3	0,05	-	-	0,05	-
Po	0,034	0,138	0,103	0,172	0,345	0,086	0,052	-	0,034	0,034
Ro	0,017	0,067	0,183	0,183	0,317	0,1	0,033	0,05	0,05	-
Qu	-	-	0,05	0,2	0,35	0,1	0,25	-	0,05	-
Cc	0,075	0,025	0,225	0,1	0,3	0,15	0,1	0,025	-	-
Br	0,033	0,067	0,233	0,133	0,333	0,1	-	0,033	0,067	-
St	-	0,067	0,217	0,117	0,317	0,15	0,017	0,05	0,067	-
Er	0,05	0,025	0,225	0,1	0,425	0,125	-	0,05	-	-
Bo	-	0,05	0,25	0,25	0,3	0,1	0,05	-	-	-

Locus AM960492								
	295	299	303	305	307	309	311	329
Me	-	0,034	-	0,69	0,224	0,017	0,017	0,017
Ta	-	0,1	-	0,7	0,15	-	0,05	-
Po	0,017	0,05	0,017	0,617	0,25	0,017	0,017	0,017
Ro	-	0,083	0,133	0,617	0,117	0,033	-	0,017
Qu	-	0,05	-	0,7	0,15	0,05	0,05	-
Cc	0,025	-	0,025	0,675	0,25	0,025	-	-
Br	-	0,033	-	0,8	0,067	0,067	-	0,033
St	0,017	0,017	0,083	0,717	0,15	0,017	-	-
Er	-	-	-	0,775	0,225	-	-	-
Bo	0,016	0,016	0,032	0,758	0,081	0,081	0,016	-

Locus AM974274						
	122	127	132	137	142	147
Me	-	0,617	0,1	0,217	0,017	0,05
Ta	-	0,5	0,15	0,25	0,1	-
Po	0,05	0,667	0,1	0,167	-	0,017
Ro	0,033	0,65	0,05	0,2	0,05	0,017
Qu	0,1	0,7	0,05	0,1	0,05	-
Cc	-	0,85	0,075	0,05	-	0,025
Br	0,033	0,633	0,033	0,267	-	0,033
St	0,017	0,783	0,05	0,083	0,033	0,033
Er	-	0,7	0,1	0,1	0,05	0,05
Bo	0,016	0,79	0,048	0,097	0,032	0,016

Locus AM953644															
	232	234	238	240	242	244	246	248	250	252	254	256	258	260	266
Me	-	0,018	-	0,033	-	0,38	0,27	0,05	0,071	0,017	0,018	0,017	-	0,017	-
Ta	-	-	-	-	-	0,05	0,25	0,1	0,196	0,117	-	-	-	0,171	-
Po	-	-	-	-	0,018	0,033	0,262	0,26	0,093	0,105	-	0,017	0,05	0,05	-
Ro	-	-	-	-	-	0,098	0,167	0,349	0,231	0,05	0,017	0,033	0,017	0,033	-
Qu	0,059	-	-	-	-	-	0,115	0,38	0,115	0,15	-	-	0,05	-	-
Cc	-	-	0,025	0,025	0,025	0,075	0,3	0,25	0,15	0,05	0,025	-	0,05	0,025	-
Br	-	-	-	-	-	-	0,2	0,267	0,226	0,167	0,108	-	-	-	-
St	-	-	-	0,059	-	0,05	0,163	0,308	0,18	0,083	0,083	0,033	-	0,017	-
Er	-	-	-	0,025	0,025	-	0,376	0,174	0,139	0,053	-	-	-	0,025	-
Bo	-	-	-	0,016	0,016	0,081	0,29	0,29	0,113	0,097	0,032	-	0,032	0,016	0,016

Locus AM957727								
	217	219	221	223	225	227	229	235
Me	0,117	0,517	0,2	-	0,133	0,017	0,017	-
Ta	0,1	0,348	0,1	-	0,448	-	-	-
Po	0,033	0,17	0,361	0,05	0,07	0,17	0,017	-
Ro	0,067	0,357	0,144	0,017	0,261	0,05	-	-
Qu	0,05	0,322	0,415	-	0,05	0,1	-	-
Cc	0,05	0,481	0,11	-	0,075	0,203	-	-
Br	0,033	0,383	0,151	-	0,1	0,267	-	-
St	0,05	0,41	0,09	0,033	0,256	0,098	-	-
Er	-	0,05	0,45	0,05	-	0,4	0,05	-
Bo	0,016	0,065	0,383	0,032	0,106	0,292	0,048	0,016

Locus AM972538					
	196	198	200	202	206
Me	0,183	0,1	0,717	-	-
Ta	0,2	0,25	0,5	0,05	-
Po	0,4	0,05	0,517	0,033	-
Ro	0,35	0,117	0,533	-	-
Qu	0,35	0,05	0,6	-	-
Cc	0,25	0,1	0,625	0,025	-
Br	0,367	0,067	0,533	-	0,033
St	0,267	0,067	0,617	0,033	0,017
Er	0,35	0,05	0,6	-	-
Bo	0,274	0,113	0,581	0,016	0,016

Locus AM966424										
	235	238	241	244	247	250	253	256	262	274
Me	0,017	0,276	0,328	0,345	0,017	-	0,017	-	-	-
Ta	0,05	0,1	0,25	0,5	0,05	-	-	-	-	0,05
Po	0,017	0,3	0,25	0,3	0,017	0,083	0,017	-	-	0,017
Ro	-	0,25	0,333	0,333	-	0,083	-	-	-	-
Qu	-	0,347	0,195	0,347	-	0,1	-	-	-	-
Cc	-	0,425	0,15	0,3	0,025	0,1	-	-	-	-
Br	0,067	0,3	0,067	0,346	0,067	0,078	-	-	-	-
St	-	0,232	0,232	0,341	0,017	0,035	-	0,017	-	-
Er	-	0,425	0,1	0,4	-	0,075	-	-	-	-
Bo	-	0,251	0,226	0,259	0,032	0,048	-	-	0,016	-

Locus AM959045											
	239	241	243	245	247	249	251	253	255	257	259
Me	0,138	0,207	0,155	0,31	0,034	0,138	-	0,017	-	-	-
Ta	-	0,284	0,05	0,05	0,05	0,1	0,439	-	-	-	-
Po	-	0,174	0,257	0,162	0,192	0,033	0,133	-	0,017	-	-
Ro	-	0,173	0,091	0,104	0,18	0,114	0,127	0,033	0,035	-	-
Qu	-	0,1	0,15	0,1	0,3	0,1	0,1	0,1	0,05	-	-
Cc	-	0,378	0,025	0,141	0,1	0,125	0,141	0,025	-	0,025	-
Br	0,033	0,367	0,133	0,1	0,1	0,1	0,067	0,033	0,033	-	0,033
St	0,05	0,249	0,067	0,05	0,213	0,083	0,213	0,05	-	0,017	-
Er	-	0,275	0,125	0,075	0,15	0,025	0,275	0,075	-	-	-
Bo	0,016	0,163	0,156	0,123	0,123	0,048	0,205	0,113	0,016	-	-

Locus AM969320														
	153	157	161	165	169	173	177	181	185	189	193	197	201	209
Me	0,033	0,05	0,1	0,017	0,198	0,05	0,268	0,1	0,055	0,037	0,033	-	-	-
Ta	-	0,05	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	0,05	-	-	-	-	-	-
Po	0,05	0,05	0,15	0,083	0,233	0,083	0,1	0,067	0,083	0,05	-	0,05	-	-
Ro	0,018	-	0,033	0,017	0,199	0,14	0,326	0,071	0,017	0,033	0,018	0,017	-	-
Qu	-	0,1	0,05	-	0,2	0,15	0,25	-	0,05	0,15	-	-	-	0,05
Cc	0,025	0,025	0,069	0,025	0,248	0,125	0,347	0,025	0,025	0,05	0,025	-	-	-
Br	0,067	0,033	0,133	-	0,167	0,2	0,133	0,1	0,067	0,033	0,033	0,033	-	-
St	0,036	0,017	0,146	0,05	0,075	0,14	0,234	0,036	0,05	0,033	0,071	-	-	-
Er	0,028	-	0,05	0,125	0,162	0,213	0,201	0,05	0,05	0,028	-	-	-	-
Bo	0,032	0,032	0,086	-	0,16	0,113	0,263	0,048	0,035	0,032	0,052	0,035	0,016	-

Résumé :

Impact de l'évolution spatio-temporelle de la limite septentrionale de répartition sur des traits de vie chez la daurade royale *Sparus aurata*

La daurade royale (*Sparus aurata*) est une espèce de sparidé dont l'aire de répartition s'étend des côtes du Sénégal à l'Irlande, et est commune en mer Méditerranée. Elle est considérée comme rare en limite nord de répartition (Manche, mer d'Irlande et mer du Nord). Depuis une dizaine d'année, l'abondance d'individus pêchés en limite nord ne cesse d'augmenter. Ce phénomène peut être expliqué par l'évolution septentrionale de son aire de répartition, en lien avec le réchauffement climatique. Aucune donnée écologique sur les populations de cette espèce en limite nord de répartition, devenues une ressource de pêche en Manche, n'est actuellement publiée dans la littérature. Les traits de vie de *S. aurata* ont été étudiés face à la modification spatio-temporelle de son aire de répartition, via l'analyse du régime alimentaire, de la croissance et des déplacements côtiers. D'autre part, l'étude a conduit à l'analyse de la structure de ces populations septentrionales par une approche multi-marqueur couplant la génétique et la microchimie des otolithes.

L'analyse des contenus stomacaux des populations de *S. aurata* en limite nord de répartition confirme un régime opportuniste, avec une forte proportion d'espèces-proies du genre *Mytilus*. Malgré un régime alimentaire similaire, la croissance des individus est, quant à elle, plus faible que celle observée sur des individus de mer Méditerranée, ce phénomène étant conditionné par les paramètres du milieu (température, salinité). Les variations élémentaires des otolithes ont permis de caractériser les migrations côtières lors des premières années de vie des poissons avec un passage en mer en hiver et la fréquentation de zones côtières. Cela suggère la présence de zones de nourricerie le long du pourtour atlantique et de la Manche. Une variabilité inter-individuelle a été mise en évidence suggérant une plasticité comportementale des individus. Les approches de génétique, combinant l'emploi de marqueurs mitochondriaux et des microsattellites, et de microchimie des otolithes ont mis en évidence l'absence de structure au sein des populations en limite nord de répartition. Ce phénomène concorde avec la colonisation récente des populations. Cependant, une différenciation entre les individus échantillonnés le plus au sud et ceux en limite nord d'échantillonnage a été mise en évidence, suggérant peu de mélange génétique. Les allèles communs entre les individus échantillonnés évoquent une colonisation des individus de proche en proche depuis la mer Méditerranée. Des différences génétiques et de traits de vie ont été observées entre les individus échantillonnés en Manche, suggérant l'existence d'une barrière biogéographique au sein de cet environnement.

La présence de conditions environnementales favorables constitue un atout majeur pour cette espèce prédatrice qui semble présenter une capacité d'acclimatation importante. L'ensemble des approches abordées dans le cadre de ces travaux ont permis d'apporter les premières données sur les traits de vie et la structure des populations d'une espèce à fort intérêt commercial dans une zone d'expansion récente en lien avec des modifications globales des conditions environnementales.

Mots clés : Sparus aurata, expansion d'aire de répartition, régime alimentaire, croissance, diversité génétique, microchimie des otolithes

Abstract:

Impact of the spatio-temporal evolution of the northern distribution limit on life history traits in the gilthead seabream *Sparus aurata*

The gilthead seabream (*Sparus aurata*) is a sparidae species whose natural distribution stretches from Senegal to Ireland coasts, with its common habitat in the Mediterranean Sea. This species is still considered as rare in its northern limit of distribution. For a decade, the abundance of individuals caught in the northern limit (English Channel, Irish Sea and North Sea), has increased. This species is now a fishing resources in the English Channel. This phenomenon, in link with global warming, is explained by the northern expansion of its distribution range. No ecological data about this species in northern distribution range is currently published. Life history traits of *S. aurata* in relation to the spatio-temporal modification of its distribution range has been studied, through diet, growth and sea/coastal movement analysis. On the other hand, the population structure analysis of these northern populations has been done with a multi-marker approach coupling the genetics and otolith microchemistry.

Analysis of the stomach contents of *S. aurata* at the northern range confirms an opportunistic diet with a high proportion of prey species from the genus *Mytilus*. The growth of individuals is lower than that observed on individuals in the Mediterranean Sea. This phenomenon is conditioned by environmental parameters (temperature, salinity) at the distribution range limit. Elemental composition of the otoliths allowed us to characterize the sea/coastal migrations during the first year of life, with a sea transition in winter and the occupation of coastal zones. A variability between individuals has been observed as a behavioral plasticity of individuals. This suggests the presence of nursery areas along the Atlantic and Channel Sea coasts. Otolith microchemistry and genetic approaches, combining the use of mitochondrial and microsatellites markers, have demonstrated the lack of structure within populations at the northern distribution range. This phenomenon matches with the recent population colonization. However, a differentiation was identified between the most southern individuals sampled and those at the northern sampling boundary, suggesting little genetic mixing. Common alleles between individuals suggest a “step by step” colonization of individuals from the Mediterranean Sea. Genetic and life history traits differences were observed between individuals sampled in the Channel Sea, suggesting a biogeographic barrier within this environment.

Favorable environmental conditions are a major asset for this predatory species, which appears to have a huge acclimatization ability. All the various approaches discussed in this work have then made it possible to provide the first data on the life characteristics and the population structure of a species with a high commercial interest on the northern range of its distribution.

Key words: *Sparus aurata*, range expansion, diet, growth, genetic diversity, otolith microchemistry