



**HAL**  
open science

# Caractérisation de l'oursin *Paracentrotus lividus* en Corse pour une gestion durable de la pêche oursinière : variations spatio-temporelles et préférences alimentaires

Sophie Duchaud

## ► To cite this version:

Sophie Duchaud. Caractérisation de l'oursin *Paracentrotus lividus* en Corse pour une gestion durable de la pêche oursinière : variations spatio-temporelles et préférences alimentaires. Sciences de l'environnement. Université Pascal Paoli, 2018. Français. NNT: . tel-02188411

**HAL Id: tel-02188411**

**<https://hal.science/tel-02188411>**

Submitted on 18 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.

**Thèse présentée pour l'obtention du grade de  
DOCTEUR EN PHYSIOLOGIE ET BIOLOGIE DES ORGANISMES –  
POPULATIONS – INTERACTIONS**

**Mention : Biologie des populations et écologie**

**Soutenue publiquement par**

**SOPHIE DUCHAUD**

Le 14 décembre 2018

---

Caractérisation de l'oursin *Paracentrotus lividus* en Corse pour une  
gestion durable de la pêche oursinière : variations spatio-temporelles et  
préférences alimentaires

---

**Directrices :**

Mme. Vanina Pasqualini, Pr., Université de Corse, France  
Mme. Sonia Ternengo, Dr., Université de Corse, France

**Rapporteurs :**

Mme. Catherine Fernandez, Pr., Université d'Aix-Marseille, France  
M. Antonio Pais, Dr-HDR., Università di Sassari, Italie

**Jury :**

M. Antoine Aiello, Pr., Université de Corse, France  
M. Stéphane Coupé, Dr., Université de Toulon-Var, France  
Mme. Catherine Fernandez, Pr., Université d'Aix-Marseille, France  
M. Bernat Hereu, Pr., Universitat de Barcelona, Espagne  
M. Antonio Pais, Dr-HDR., Università di Sassari, Italie  
Mme. Vanina Pasqualini, Pr., Université de Corse, France

## REMERCIEMENTS

*Ce travail de thèse réalisé au sein de l'UMR-CNRS 6134 SPE et de l'École Doctorale 377 de l'Université de Corse a été financé par la Collectivité Territoriale de Corse et par le Fonds Européen de Développement Régional (FEDER), je tiens à remercier l'ensemble de ces organismes.*

*En tout premier lieu j'adresse mes remerciements les plus sincères à ma directrice de thèse, le Professeur Vanina Pasqualini. Je tiens à la remercier pour m'avoir permis de réaliser ce travail sous sa direction mais également pour la confiance qu'elle m'a accordée tout au long de ces années, pour ses encouragements et pour son encadrement. Je lui suis également reconnaissante de m'avoir transmis sa rigueur scientifique.*

*Je tiens à remercier chaleureusement ma co-directrice de thèse, le Docteur Sonia Ternengo pour son soutien et sa bienveillance. Je la remercie pour m'avoir donné ma chance en Master 2 et pour m'avoir guidée tout au long de ces nombreuses années où nous avons travaillé ensemble. Je lui exprime également ma gratitude pour m'avoir permis d'effectuer un service de monitorat au cours de mon doctorat au sein duquel j'ai vraiment apprécié enseigner.*

*Je souhaiterais remercier les membres du jury pour l'intérêt qu'ils ont porté à mon travail. Merci au Professeur Catherine Fernandez et au Docteur-HDR Antonio Pais pour le temps qu'ils ont consacré à la correction de mon manuscrit. J'adresse ma profonde gratitude au Professeur Antoine Aiello qui m'a fait l'honneur d'accepter de présider mon jury de thèse. Enfin je souhaiterais exprimer mes sincères remerciements au Professeur Bernat Hereu et au Docteur Stéphane Coupé pour avoir accepté d'être les examinateurs de mon travail.*

*J'aimerais également témoigner toute ma gratitude aux différents chercheurs et professionnels qui m'ont encadrée, guidée et orientée tout au long de cette thèse à travers le comité de pilotage ou l'évaluation de mon travail à mi-parcours. Je remercie à nouveau le Professeur Catherine Fernandez ainsi que le Docteur-HDR Antonio Pais pour avoir participé à mon comité de pilotage. J'exprime ma profonde gratitude aux*

*Docteurs Eric Durieux et Stéphane Coupé pour leurs nombreux conseils, encouragements, relectures et pour leur implication dans mon travail de thèse et dans les articles qui en découlent. Pareillement, mes remerciements les plus sincères à Monsieur Maxime Bianchini, Président de la Commission Oursin des pêcheurs corses qui a accepté d'intégrer mon comité et de suivre mon travail. Merci également au Docteur Marie Garrido pour son implication dès le début de ma thèse, pour ses conseils et ses encouragements tant au niveau scientifique que pour le bon déroulement du doctorat ! Enfin, je tiens à remercier le Professeur Lila Ferrat pour sa participation et ses conseils lors de l'entretien formel.*

*Je renouvelle mes remerciements au Professeur Antoine Aiello et exprime ma profonde gratitude au Docteur Sylvia Agostini qui m'ont tous deux permis d'intégrer la plateforme STELLA MARE il y a quelques années déjà.*

*J'adresse mes vifs remerciements à toute l'équipe de STELLA MARE, aux anciens et aux nouveaux. Qu'ils me pardonnent de ne pas tous les citer. Merci infiniment pour toutes ces années, pour les rires, les bavardages futiles parfois, les sorties nocturnes pour certain(e)s. Merci de votre soutien !*

*Un grand merci à l'équipe de plongeurs de STELLA MARE, ce fût un plaisir d'être à vos côtés au cours des sorties. J'exprime tout particulièrement mes remerciements à Monsieur Romain Bastien qui a facilité grandement la logistique mais aussi le bon déroulement du terrain. Je le remercie pour sa bienveillance, son soutien, son humour et son enthousiasme.*

*J'exprime mes remerciements les plus sincères à la RNBB ainsi qu'au CRPMEM pour leur collaboration. Je renouvelle mes remerciements à Monsieur Maxime Bianchini, Président de la Commission Oursin des pêcheurs corses.*

*Je souhaite également exprimer toute ma gratitude à l'équipe EB2M du laboratoire PROTEE de l'Université de Toulon-Var pour leur accueil chaleureux lors de nos visites ainsi qu'à l'institut océanographique Paul Ricard. Je remercie particulièrement les Docteurs Sandrine Gaillard, Nathalie Prévot et Stéphane Coupé.*

*Je tiens à exprimer mes remerciements aux mairies d'Albo et de Nonza pour leur adhésion au projet ainsi que la DIRM pour nous avoir accordé des autorisations de prélèvements spécifiques à nos recherches.*

*Je remercie l'équipe du CPIE « U Marinu » et en particulier son Président Monsieur Jean-Valère Geronimi et sa directrice Madame Céline Labbé. Merci pour votre bonne humeur lors des journées d'animation et de nos réunions sur l'OLB Oursins.*

*Je tenais également à remercier Monsieur Patrick Rébillout de la station Météo-France d'Ajaccio qui nous a permis d'obtenir de précieuses données météorologiques.*

*Un grand merci aux nombreux stagiaires qui m'ont apporté leur aide précieuse lors de cette thèse, je remercie particulièrement Mesdames Ouafa El Idrissi, Xavia Martelli et Messieurs Joël Perettone, Loris Torlois et Nicolas Gattacceca. Ma profonde gratitude va également à Monsieur Benjamin Bianchini, mon « seul et unique alternant » avec lequel j'ai travaillé pendant plus de deux ans. Je le remercie pour sa bonne humeur au quotidien, sa rigueur mais également l'autonomie dont il a su faire preuve lors des « périodes de rush ».*

*Des remerciements spéciaux à mes deux traducteurs Jean-Laurent et Jean-Jacques pour le riassuntu. Vi ringraziu è v'abbracciu.*

*J'exprime toute mon amitié à mes collègues : Amélie, Anthony, Benjamin, Céline, Christelle, Jérémy, Jean-José, Jean-Laurent, Jean-Sébastien, Joël, Julien, Laure-Hélène, Laura, Loriane, Marc, Margot, Marie-France, Michel, Nicolas, Olivia, Reda, Sally, merci pour tous ces bons moments passés ensemble : cafés, soirées, fous rires, délires. Tous ces petits instants qui réchauffent le cœur dans les périodes difficiles de la thèse.*

*Une spéciale dédicace à mes collègues de bureau Amélie et Laure-Hélène, mes seules et uniques merci de m'avoir supporté dans mes moments d'angoisse, de délires, surtout à la fin. Ce fût merveilleux de traverser cette aventure de thèse à vos*

*côtés, grâce à vous je ne me suis jamais sentie seule ou incomprise. Jean-Laurent, merci à toi pour avoir rendu ce bureau zen, tu étais notre bougie anti-stress !*

*A Anaïs, Ghjulia, Isabelle, Lara, Mel, Nicolas, Petru, Radia, Sandrine, Sébastien, Sophie, merci pour toutes ces belles années d'amitiés. Je me rappelle nos débuts, enfance pour certains, première année de fac pour d'autres, nous avons tous eu des instants où nous étions perdus mais aujourd'hui nous nous sommes trouvés, nous avons grandi et je trouve que nous n'avons pas trop mal réussi : infirmière, professeur, ingénieur, journaliste, docteur, informaticien de génie, créateur d'entreprise, que de belles professions pour de belles personnes. Merci d'avoir été là, sans vous je n'aurais jamais suivi ce parcours.*

*A Laure-Hélène et Léa, je souhaiterais vous remercier d'avoir été là. Nous avons vécu toutes les trois des moments de joie intense mais également des passages plus difficiles que cela soit dans nos vies privées ou professionnelles. Je voulais vous dire que j'étais heureuse de vous avoir à mes côtés, je vous souhaite le meilleur et vous remercie pour votre soutien sans faille. Maintenant que j'ai rendu, on va pouvoir boire du vinnn et manger des sushis !*

*Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à toute ma famille otaise ainsi qu'à tous ceux qui s'y apparentent. Merci pour toutes ces soirées, ces apéritifs, ces repas, ces moments passés ensemble, je me suis sentie entourée et choyée à vos côtés.*

*Enfin, j'adresse mes derniers remerciements à mes parents. Merci pour m'avoir poussé depuis toutes ces années et pour m'avoir fourni un environnement aussi favorable. Merci également pour toutes les valeurs que vous m'avez transmises. Si j'en suis là aujourd'hui c'est grâce à vous !*

*A Mamy Josette et à Jeannot,*

*A mes parents*

## RESUME

L'oursin violet *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) est pêché depuis plusieurs décennies dans de nombreuses régions méditerranéennes ce qui pourrait conduire à une diminution importante des stocks naturels. Cependant la démographie et la dynamique des populations demeurent peu étudiées en Corse. Ainsi, l'objectif majeur de cette thèse est l'acquisition de données qui permettrait de fournir une aide à la gestion durable de la pêche oursinière. Les présents travaux se déclinent selon deux grands axes, avec d'une part l'étude des variations spatio-temporelles de la démographie et d'autre part, la détermination des préférences alimentaires.

Les résultats de la présente étude ont permis de déterminer les schémas spatio-temporels des abondances des populations d'oursins violets du littoral corse. L'estimation du  $N_e$  local contemporain a mis en évidence une forte diversité génétique répartie de façon homogène sur la côte insulaire. Ces données suggèrent que la population corse de *P. lividus* n'est pas réellement surexploitée. Toutefois, des densités quasi-nulles ont été recensées au sein de certains sites, autrefois connus pour avoir été abondants en oursins.

L'étude du cycle en milieu naturel a permis de mettre en exergue une ponte printanière survenant entre les mois de mai et juin ainsi que les pics larvaires et de colonisation. Pour ces derniers, une variation temporelle a été observée entre les deux années étudiées. L'échelle spatiale s'est avérée être différente en fonction du stade car les densités des individus benthiques variaient selon le site alors qu'une homogénéité spatiale de la phase larvaire a été constatée.

Concernant les paramètres influençant la distribution de *P. lividus*, les données suggèrent que les pontes sont déclenchées par la température. En outre, les variations importantes de salinité peuvent causer de fortes mortalités notamment pour la phase larvaire. Les résultats montrent également l'importance des interactions entre l'oursin violet et son habitat et, en particulier, pour le recouvrement végétal.

L'étude des préférences alimentaire a révélé des différences entre les stades juvéniles et adultes. Les premiers ont préféré l'algue rouge *Ellisolandia elongata* et les seconds l'algue brune *Padina pavonica*. L'étude des taux de consommation a mis en évidence que les deux stades consommaient principalement l'espèce *P. pavonica* ce qui démontre que l'attractivité d'un aliment n'induit pas forcément sa consommation par l'oursin. Si des actions de réensemencement devaient être entreprises, la détermination des taux de consommation journaliers permettra d'évaluer l'impact potentiel des individus relâchés sur les herbiers de macrophytes.

La présente thèse apporte des connaissances fondamentales sur l'espèce *P. lividus* qui permettront d'aider les gestionnaires et les professionnels dans le choix des actions à mener dans le cadre d'une gestion durable de la pêche oursinière en Corse.

Mots clés : *Paracentrotus lividus*, densités, diversité génétique, habitat, préférences alimentaires



## ABSTRACT

The purple sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) has been harvested for decades in many areas over its distribution range, potentially leading to population collapse. Yet, the demography and population dynamics remained under-documented, specifically in Corsica. The purpose of this thesis is to acquire data that would help ensure the sustainable management of the sea urchin fishery. The present work is divided in two main parts. In the first, a study of spatio-temporal variations is carried out and in the second, the food preferences of *P. lividus* were assessed.

The data allowed to determine the spatio-temporal patterns of abundances along the Corsican coast. In addition, due to estimates of local contemporary  $N_e$  and the homogeneous genetic diversity, our data tend to show that the Corsican population of *P. lividus* is not overexploited. However, the natural stocks of some sites once abundant in sea urchins are still problematic.

The study of the natural life cycle revealed a spring spawning occurring between May and June but also larval and colonization peaks. For the latter, a temporal variation was observed between the two years studied. The spatial scale of the larval and benthic stages was different because the densities of benthic individuals varied according to the site, while a spatial homogeneity of the larval stage was observed.

Concerning the parameters influencing the distribution of *P. lividus*, our data suggest that spawning is temperature-initiated and that large variations in salinity can lead to high mortality in the larval stage. The importance of interactions between *P. lividus* and its habitat were demonstrated, particularly for vegetal cover.

The study of food preferences revealed difference between the juvenile and adult stages. Juvenile preferred the red seaweed *Ellisolandia elongata* while adults chose the brown species *Padina pavonica*. The study of daily consumption rates revealed that both stages consumed mainly *P. pavonica*. This result show that the attractiveness to a food does not necessarily induce its consumption by sea urchins. If reseeded actions from juveniles raised in hatcheries were to be considered, these data provide information on the potential impact on macrophytes of releasing individuals.

This thesis provides fundamental knowledge on the species *P. lividus*. It aims to guide managers in the choice of actions to be taken in order to ensure the sustainable management of sea urchin harvesting in Corsica.

Keywords: *Paracentrotus lividus*, densities, genetic diversity, habitat, food preferences

## RIASSUNTU

Da u so rollu patrimoniale, u zinu *Paracentrotus lividus* hè una spezia assai impurtante in Mediterraniu è principalmente in Corsica. A presa di stu zinu hè regulamentata, ma si usserva aspezzu una diminuzione di i zini in lu mezu naturale. Vistu u pocu di studii fatti in Corsica, u scopu di sta tesa hè l'acquistu di dati chì puderianu permette d'assicurà una ghjestionu à longu andà di a pesca di i zini. Primu, avemu da travaglià nant'à e variazioni spaziu-tempurali è dopu nant'à e preferenze alimentari.

I dati dimugrafichi è genetichi ottenuti di pettu à parechji lochi di u litturale corsu suggeriscenu chì l'attività di pesca attuale ùn affettanu a genetica di e popolazioni. Sta spezia pare esse capace di ricumpone si in quantità dopu à diminuzioni di densità. Nundimenu, u casu di certi lochi chì eranu nanzu abbondanti in zini, stà problematicu.

Parallelamente, i risultati anu permessu di determinà abbozzi spaziu-tempurali di e sfarente fase di vita di u zinu. Ma, sti risultati anu mustratu a difficoltà à definisce una vera crunulugia trà i mumentu induve i zini facenu l'ovi, e nascite di e larve è di e future fase di sviluppu. Di listessa manera, e currelazioni trà l'abbundanze di e sfarente fase di vita sò state difficili à determinà.

In ciò chì cuncerna i parametri influenzendu u spartimentu di *P. lividus*, i nostri dati suggeriscenu chì a temperatura influenza u mumentu di fà l'ovi è chì e variazioni impurtanti di salinità ponu ingenerà forte mortalità pè a fasa di larva. Di più, i nostri risultati anu mustratu u ligame trà u zinu è u so abitatu è particularmente u ricuperu vegetale.

Pè e preferenze alimentari, esistenu differenze trà i ghjuvanili è l'adulti. I primi anu sceltu l'alga *Ellisolandia elongata* invece chì i secondi anu preferitu a spezia *Padina pavonica*. Paradussalmente, i ghjuvanili anu principalmente cunsumatu *Padina pavonica*. Issi risultati indettanu chì l'attraenza pè un alimentu ùn induce miccà à sò cunsumazione da u zinu. Infine, s'ellu ci vole à pensà à azzioni di reinserimentu incu ghjuvanili elevati in acquacultura, l'alzamentu di i tassi di cunsumazione ci porta infurmazioni nant'à l'impattu putenziale nant'à e piante marine dopu à u reinserimentu di i zini elevati in acquacultura.

L'inseme di sti risultati hà pè scopu d'aiutà i ghjestionari è i prufeziunali ind'è a scelta di strategie pussibile in lu quadru di prutezione è/o d'azzioni eventuali di sustegnu à e popolazioni naturali di *P. lividus* in Corsica.

Parolle di primura : *Paracentrotus lividus*, densità, diversità genetica, abitatu, preferenze alimentari

# TABLE DES MATIERES

<b>CHAPITRE 1 - INTRODUCTION GENERALE.....</b>	<b>2</b>
I - CLASSIFICATION PHYLOGENETIQUE DES ECHINOÏDES .....	2
II - MORPHOLOGIE, ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE L'OURSIN .....	3
II-1 - Morphologie .....	3
II-1-1 - Face orale .....	4
II-1-2 - Zone intermédiaire.....	4
II-1-3 - Face aborale.....	5
II-2 - Anatomie et physiologie .....	5
II-2-1 - Cavité coelomique .....	5
II-2-2 - Systèmes nerveux et sensoriel.....	5
II-2-3 - Système respiratoire.....	6
II-2-4 - Système aquifère .....	6
II-2-5 - Systèmes hémal et péri-hémal .....	7
II-2-6 - Nutrition.....	7
II-2-7 - Reproduction.....	8
III - CYCLE DE DEVELOPPEMENT DE L'OURSIN.....	9
IV - ÉCOLOGIE DE <i>PARACENTROTUS LIVIDUS</i> .....	11
IV-1 - Distribution .....	11
IV-2 - Densités et facteurs d'influence .....	12
V - PROBLEMATIQUES ECOLOGIQUES LIEES A <i>PARACENTROTUS LIVIDUS</i> .....	13
V-1 - Surpêche.....	13
V-2 - Moyens de préservation .....	14
V-3 - Surpâturage.....	16
VI - OBJECTIFS ET ORGANISATION DE LA THESE .....	16
<b>CHAPITRE 2 - CONTEXTE LOCAL ET STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE.....</b>	<b>22</b>
I - LA CORSE : UNE ILE MEDITERRANEENNE .....	22
I-1 - La mer Méditerranée .....	22
I-2 - Situation géographique de la Corse .....	22
I-3 - Climat et hydrodynamisme en Corse .....	23
I-4 - La pêche en Corse .....	25
I-5 - Mesures de protection du littoral Corse .....	27
I-5-1 - Problématique des zones côtières .....	27
I-5-2 - Mesures internationales et nationales .....	27
I-5-3 - Mesures régionales.....	28
II - STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE.....	28
II-1 - Échantillonnage spatial.....	28
II-2 - Échantillonnage temporel .....	29
II-3 - Type de données collectées .....	30
<b>CHAPITRE 3 - MODELES SPATIO-TEMPORELS DE LA DEMOGRAPHIE ET DE LA DIVERSITE GENETIQUE DE <i>PARACENTROTUS LIVIDUS</i> AUTOUR DE LA CORSE.....</b>	<b>34</b>
I - INTRODUCTION .....	34
II - MATERIELS ET METHODES .....	38
II-1 - Structure démographique des oursins .....	38
II-1-1 - Collecte des données.....	38
II-1-2 - Analyses statistiques des données.....	40
II-2 - Analyses génétiques.....	41
II-2-1 - Collecte des échantillons .....	41
II-2-2 - Extraction et purification de l'ADN .....	41
II-2-3 - Génotypage .....	42
II-2-4 - Diversité génétique et différenciation génétique des populations .....	42
II-2-5 - Estimation des populations efficaces contemporaines et à long-terme .....	43
II-2-6 - Changements contemporains de la taille de la population.....	44
III - RESULTATS .....	45

III-1- Variabilité spatio-temporelle des densités de <i>Paracentrotus lividus</i> autour de la Corse .....	45
III-2- Influence du substrat et du recouvrement végétal sur les densités de <i>Paracentrotus lividus</i> et d' <i>Arbacia lixula</i> .....	48
III-3- Analyses génétiques .....	49
III-4- Structuration génétique de la population .....	52
III-5- Inférence de l'histoire démographique .....	52
IV - DISCUSSION .....	54
IV-1- Dynamique spatio-temporelle .....	54
IV-2- Influence du substrat rocheux, du recouvrement végétal et des abondances en <i>Arbacia lixula</i> .....	57
IV-3- Étude génétique .....	59
V - CONCLUSION .....	62

#### **CHAPITRE 4 - INFLUENCE DES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX SUR LES SCHEMAS SPATIO-TEMPORELS DES INDICES GONADIQUES ET SUR LE CYCLE DE VIE DE PARACENTROTUS LIVIDUS EN CORSE (MEDITERRANEE)..... 64**

I - INTRODUCTION .....	64
II - MATERIELS ET METHODES .....	66
II-1- Stratégie d'échantillonnage et mesure des paramètres environnementaux .....	66
II-2- Suivi des indices gonadiques .....	67
II-3- Collecte des larves et juvéniles post-métamorphiques .....	67
II-4- Recensement des stades benthiques, des substrats et du recouvrement végétal ...	69
II-5- Analyses statistiques des données .....	70
III - RESULTATS .....	71
III-1- Schémas spatio-temporels .....	71
III-1-1- Suivi des indices gonadiques .....	71
III-1-2- Phase larvaire .....	72
III-1-3- Phase juvénile post-métamorphique .....	73
III-1-4- Phases benthiques .....	73
III-2- Relations avec les facteurs environnementaux .....	74
III-2-1- Facteurs abiotiques et relations avec les indices gonadiques et les stades de vie .....	74
III-2-2- Influence du substrat et du recouvrement végétal .....	75
III-2-3- Influence des abris .....	76
IV - DISCUSSION .....	77
IV-1- Variations des indices gonadiques .....	77
IV-2- Schémas spatio-temporels .....	78
IV-3- Facteurs abiotiques et corrélations entre les différents compartiments .....	81
IV-4- Habitats et abris .....	83
V - CONCLUSION .....	85

#### **CHAPITRE 5 - COMPARAISON DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES STADES JUVENILES ET ADULTES DE P. LIVIDUS EN LABORATOIRE..... 87**

I - INTRODUCTION .....	87
II - MATERIELS ET METHODES .....	90
II-1- Collecte du matériel biologique et stabulation .....	90
II-2- Expériences chimio-sensorielles .....	91
II-2-1- Conception et fonctionnement de la chambre en Y .....	91
II-2-2- Expérimentations .....	92
II-3- Taux de consommation journaliers .....	94
II-4- Analyses statistiques des données .....	94
III - RESULTATS .....	95
III-1- Réponses comportementales .....	95
III-2- Mouvements .....	97
III-3- Taux de consommation journaliers .....	100
IV - DISCUSSION .....	101
IV-1- Expériences chimio-sensorielles .....	101
IV-1-1- Réponses comportementales .....	101

IV-1-2-Mouvements .....	103
IV-2-Taux de consommation.....	104
V - CONCLUSION.....	108
<b>CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES .....</b>	<b>111</b>
I - DONNEES DEMOGRAPHIQUES .....	111
II - INFLUENCE DE L'HABITAT .....	115
III - PREFERENCES ALIMENTAIRES .....	118
IV - APPORT DES DONNEES DANS LE CADRE D'UNE GESTION DE L'ESPECE EN CORSE .....	121
V - CONCLUSION ET PERSPECTIVES .....	125
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>128</b>
<b>ANNEXES.....</b>	<b>128</b>

## TABLE DES ILLUSTRATIONS

FIGURE 1-1 ARBRE PHYLOGENETIQUE SIMPLIFIE DES ECHINOÏDES D'APRES LECOINTRE & LE GUYADER (2016). LES OURSINS APPARTIENNENT AUX CLADES ENTOURES EN JAUNE. LES CERCLES JAUNES SYMBOLISENT LES ANCESTRS COMMUNS HYPOTHETIQUES DES DIFFERENTES BRANCHES .....	3
FIGURE 1-2 SCHEMA SIMPLIFIE REPRESENTANT LA MORPHOLOGIE ET L'ANATOMIE INTERNE DE P. LIVIDUS .....	4
FIGURE 1-3 ILLUSTRATIONS DES GONADES DE P. LIVIDUS. (A) GONADES FEMELLES ORANGEEES, (B) GONADES MALES JAUNES .....	8
FIGURE 1-4 MICROGRAPHIES DES TROIS STADES LARVAIRES DE P. LIVIDUS ET DES PAIRES DE BRAS, PRISES EN STEREOMICROSCOPIE (GROSSISSEMENT X 40). (A) STADE « 4 BRAS », (B) STADE « 6 BRAS », (C) STADE « 8 BRAS » .....	9
FIGURE 1-5 MICROGRAPHIES DE DEUX STADES DE DEVELOPPEMENT DE P. LIVIDUS. (A) STADE POST-LARVAIRE EN STEREOMICROSCOPIE (GROSSISSEMENT X 40), (B) STADE JUVENILE POST-METAMORPHIQUE EN MICROSCOPIE PHOTONIQUE (GROSSISSEMENT X 20).....	10
FIGURE 1-6 DEFINITIONS DES DIFFERENTS STADES DU CYCLE DE P. LIVIDUS UTILISES AU SEIN DU PRESENT MANUSCRIT .....	11
FIGURE 1-7 MOYENNE DES CAPTURES DECENNALES DE P. LIVIDUS EN TONNES ( $\pm$ ERREUR STANDARD) D'APRES LES CHIFFRES DE LA FAO 1960-2016. * POUR LA DECENNIE 2010, SEULS LES CAPTURES DES ANNEES 2010 A 2016 SONT PRISES EN COMPTE .....	14
FIGURE 1-8 PROBLEMATIQUES PRINCIPALES DES TROIS AXES. POUR LA PRESENTE FIGURE, LES TITRES ONT ETE ABREGES ET LA NUMEROTATION DES CHAPITRES EST MENTIONNEE. L'ABREVIATION IG DESIGNE LES INDICES GONADIQUES .....	19
FIGURE 2-1 CARTE DU BASSIN MEDITERRANEEN MONTRANT LES VOIES DE COMMUNICATION ENTRE LA MER MEDITERRANEE ET LES MERS OU OCEANS ADJACENTS. LES MERS ET BASSINS SONT REFERENCEES EN BLEU, LES PAYS ET ILES, EN NOIR, LES VOIES DE COMMUNICATION, EN VIOLET .....	22
FIGURE 2-2 ROSE DES VENTS DE CORSE .....	24
FIGURE 2-3 REPRESENTATION SIMPLIFIEE DES PRINCIPAUX COURANTS DE SURFACE DU BASSIN OCCIDENTAL MEDITERRANEEN (D'APRES MILLOT & TAUPIER-LETAGE (2005)).....	25
FIGURE 2-4 LOCALISATION DES QUATRE PRUD'HOMIES DE PECHE DE LA CORSE .....	26
FIGURE 2-5 LOCALISATION DE LA CORSE ET DES SITES D'ETUDE.....	29
FIGURE 2-6 CHRONOGRAMME DES ETUDES DEMOGRAPHIQUES REALISEES EN MILIEU NATUREL ENTRE MAI 2013 ET DECEMBRE 2016 .....	30
FIGURE 2-7 METHODOLOGIES EMPLOYEES DANS LA PRESENTE THESE. LES TECHNIQUES EN BLEU ONT ETE UTILISEES DANS LE CADRE DE L'AXE 1, CELLES EN VERT DANS L'AXE 2 ET CELLES EN VIOLET L'AXE 3 ...	31
FIGURE 3-1 LOCALISATION DE LA CORSE (NO MER MEDITERRANEE, FRANCE) ET DES SITES D'ETUDE, AU SEIN DU BASSIN OCCIDENTAL MEDITERRANEEN .....	37
FIGURE 3-2 (A) ILLUSTRATION D'UN TRANSECT, (B) ÉCHANTILLONNAGE SPATIAL DU RECENSEMENT DES STADES BENTHIQUES .....	39
FIGURE 3-3 ILLUSTRATIONS DES CATEGORIES DE SUBSTRATS ET DE RECOUVREMENT VEGETAL. ©STELLA MARE .....	40

FIGURE 3-4 VARIATIONS DES DENSITES MOYENNES DE <i>P. LIVIDUS</i> EN FONCTION DES SITES ET DES PROFONDEURS ; LES SITES SONT ABREGES COMME SUIV : MAC : MACINAGGIO, ALB : ALBO, NON : NONZA, VAL : VALLIDONE, SAN : SANGUINAIRES ; ISO : ISOLELLA ; PDC : PUNTA DI U CATU ; TON : TONNARA .....	46
FIGURE 3-5 ACP ETUDIANT LES RELATIONS ENTRE LE SUBSTRAT ROCHEUX, LE RECOUVREMENT VEGETAL ET LES DENSITES DE <i>P. LIVIDUS</i> ET D' <i>A. LIXULA</i> . LES FACTEURS SONT ABREGES COMME SUIV : ENC : STRATE ENCROUTANTE ; RAS : STRATE RASANTE ; ARB : STRATE ARBUSTIVE ; ARBO : STRATE ARBORESCENTE ; P. OCE : <i>P. OCEANICA</i> ; R&T : ROCHES INCLINEES ET TOMBANTS ; DAL : DALLES ; BLO : BLOCS ; G&G : GRAVIERS ET GALETS ; SAB : SABLE .....	49
FIGURE 4-1 LOCALISATION DE LA CORSE (NO MER MEDITERRANEE, FRANCE) AU SEIN DE BASSIN OCCIDENTAL MEDITERRANEEN ET DES SITES D'ETUDE .....	66
FIGURE 4-2 ILLUSTRATIONS (A) D'UN FILET A ZOOPLANCTON UTILISE POUR LE PRELEVEMENT DES LARVES DE <i>P. LIVIDUS</i> , (B) D'UN COLLECTEUR PERMETTANT LA COLLECTE DES JUVENILES POST-METAMORPHIQUES .....	68
FIGURE 4-3 ÉCHANTILLONNAGE SPATIAL DU PRELEVEMENT DES JUVENILES POST-METAMORPHIQUES .....	68
FIGURE 4-4 ÉCHANTILLONNAGE SPATIAL UTILISE POUR LE DENOMBREMENT DES STADES BENTHIQUES. LE CARRE VERT REPRESENTE LA SUBDIVISION DU QUADRAT UTILISEE POUR LE COMPTAGE DES INDIVIDUS < 2 CM .....	69
FIGURE 4-5 VARIABILITE TEMPORELLE DES (A) INDICES GONADIQUES, (B) DES DENSITES LARVAIRES, (C) DES DENSITES EN JUVENILES POST-METAMORPHIQUES POUR LES SITES D'ALBO ET DE NONZA. L'ABREVIATION JPM EST UTILISEE POUR DESIGNER LES JUVENILES POST-METAMORPHIQUES .....	71
FIGURE 4-6 DENSITES DES STADES BENTHIQUES DE <i>P. LIVIDUS</i> POUR LES SITES D'ALBO ET DE NONZA, (A) POUR L'ANNEE 2015, (B) POUR L'ANNEE 2016 .....	74
FIGURE 4-7 MATRICE DE CORRELATIONS DE PEARSON REALISEES DEUX A DEUX POUR LES FACTEURS ABIOTIQUES, LES INDICES GONADIQUES ET LES DENSITES DES STADES DE <i>P. LIVIDUS</i> . LES VALEURS DES CORRELATIONS SIGNIFICATIVES SONT INDIQUEES EN BLEU. LES VARIABLES SONT ABREGEES COMME SUIV : JPM : JUVENILES POST-METAMORPHIQUES, SST : TEMPERATURE DE SURFACE, N <sup>BRE</sup> : NOMBRE ..	75
FIGURE 4-8 ACP ETUDIANT LES RELATIONS ENTRE LE SUBSTRAT, LE RECOUVREMENT VEGETAL ET LES DENSITES (A) DES JUVENILES (INDIVIDUS < 2 CM), (B) DES SUB-ADULTES ET ADULTES (INDIVIDUS ≥ 2 CM). LES FACTEURS SONT ABREGES COMME SUIV : ENC : STRATE ENCROUTANTE ; RAS : STRATE RASANTE ; ARB : STRATE ARBUSTIVE ; ARBO : STRATE ARBORESCENTE ; P. OCE : <i>P. OCEANICA</i> ; R&T : ROCHES INCLINEES ET TOMBANTS ; DAL : DALLES ; BLO : BLOCS ; G&G : GRAVIERS ET GALETS ; SAB : SABLE .....	76
FIGURE 5-1 ILLUSTRATIONS DES TROIS ESPECES D'ALGUES TESTEES. ©BENJAMIN BIANCHINI .....	90
FIGURE 5-2 SCHEMA REPRESENTANT LES DIMENSIONS DE LA CHAMBRE EN Y .....	91
FIGURE 5-3 ILLUSTRATIONS DE LA CALIBRATION DU FLUX D'EAU AU SEIN DE LA CHAMBRE EN Y. ©BENJAMIN BIANCHINI .....	92
FIGURE 5-4 (A) SCHEMA REPRESENTANT LES DIFFERENTES ZONES DE LA CHAMBRE EN Y ET LES TYPES DE MOUVEMENTS REALISES PAR LES OURSINS, (B) ILLUSTRATION REPRESENTANT LA CHAMBRE EN Y ET LE DISPOSITIF PHOTO .....	93

FIGURE 5-5 EXEMPLES DES TYPES DE MOUVEMENTS. LES LIGNES SYMBOLISENT LES MOUVEMENTS ET LES CERCLES LA POSITION DE P. LIVIDUS A DIFFERENTS PAS DE TEMPS. LES PAS DE TEMPS SONT ABREGES COMME SUIV : T0 : 0 MIN ; T1 : 15 MIN ; T2 : 30 MIN ; T3 : 45 MIN ; T5 : 60 MIN ; T6 : 90 MIN..... 98

FIGURE 5-6 TAUX DE CONSOMMATION JOURNALIERS MOYENS SELON LA CLASSE DE TAILLE ET LES ESPECES D'ALGUES TESTEES. (A) POUR LES TESTS MONOSPECIFIQUES, (B) POUR LES TESTS PAR PAIRES. LES LETTRES REPRESENTENT LES DIFFERENCES SIGNIFICATIVES ENTRE LES TAUX DE CONSOMMATION OBTENUS A PARTIR DES ALGUES AU SEIN DES CLASSES DE TAILLES ..... 101



## TABLE DES TABLEAUX

TABLEAU 3-1 ANALYSES PERMANOVA BASEES SUR LA DISSIMILARITE DE BRAY-CURTIS POUR LES DENSITES EN <i>P. LIVIDUS</i> . LES VALEURS SIGNIFICATIVES SONT INDIQUEES EN GRAS ET SURLIGNEES EN BLEU CYAN. LES TERMES SONT ABREGES COMME SUIV : DDL : DEGRE DE LIBERTE ; CM : CARRE MOYEN .....	47
TABLEAU 3-2 CARACTERISTIQUES GENETIQUES PAR SITE ET PAR COHORTE TEMPORELLE. LES PARAMETRES SONT ABREGES COMME SUIV : $N_A$ : NOMBRE D'ALLELES ; $A_R$ : RICHESSE ALLELIQUE ; $H_O$ : HETEROZYGOTIE OBSERVEE ; $H_E$ : HETEROZYGOTIE ATTENDUE ; $F_{IS}$ : DEFICIT EN HETEROZYGOTES AU SEIN DE LA POPULATION (* P-VALUE < 0.05 ; ** P-VALUE < 0.01). LES VALEURS SIGNIFICATIVES SONT EN GRAS ET EN BLEU .....	50
TABLEAU 3-3 ESTIMATION DES $F_{IS}$ TOUS GROUPES CONFONDUS EN TENANT COMPTE DES ALLELES NULS OU PAS .....	51
TABLEAU 3-4 ANALYSE AMOVA POUR LES POPULATIONS COMBINEES ET PAR GROUPE, POUR L'ENSEMBLE DES LOCUS. LES VALEURS SIGNIFICATIVES SONT EN GRAS ET SURLIGNEES EN BLEU CYAN.....	52
TABLEAU 3-5 ESTIMATIONS DE LA TAILLE EFFECTIVE DE LA POPULATION ( $N_E$ ) ET DES GOULOTS D'ETRANGLEMENT DE LA POPULATION. ° NON DETERMINE EN RAISON D'UN NOMBRE INSUFFISANT D'INDIVIDU. * LES COHORTES 2013 ET 2014 ONT ETE COMBINEES. N.D. : NON DETERMINE EN RAISON D'UN NOMBRE INSUFFISANT D'INDIVIDUS.....	53
TABLEAU 4-1 ANOVAS ETUDIANT LES VARIABILITES SPATIO-TEMPORELLES (A) DES INDICES GONADIQUES, (B) DES DENSITES EN STADE LARVAIRE, (C) DES DENSITES EN STADE POST-METAMORPHIQUES. LES VALEURS SIGNIFICATIVES SONT EN GRAS ET SURLIGNEES EN BLEU CYAN .....	72
TABLEAU 4-2 MANOVA ETUDIANT LA VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLES DES DENSITES DES STADES BENTHIQUES. LES VALEURS SIGNIFICATIVES SONT EN GRAS ET SURLIGNEES EN BLEU CYAN .....	74
TABLEAU 4-3 ANALYSES ETUDIANT L'EFFET DES TYPES D'ABRIS SUR (A) LES DENSITES EN JUVENILES, (B) LES DENSITES EN FONCTION DE LA TAILLE. LES VALEURS SIGNIFICATIVES SONT EN GRAS ET SURLIGNEES EN BLEU CYAN .....	77
TABLEAU 5-1 REPNSES COMPORTEMENTALES DE <i>P. LIVIDUS</i> OBTENUES DANS LA CHAMBRE EN Y. LES VALEURS SIGNIFICATIVES SONT EN GRAS ET EN BLEU .....	96
TABLEAU 5-2 MOUVEMENTS DE <i>P. LIVIDUS</i> EFFECTUES AU COURS DE EXPERIMENTATIONS MENEES DANS LA CHAMBRE EN Y. N : NOMBRE TOTAL D'OURSIN TESTES. LES VALEURS SIGNIFICATIVES SONT EN GRAS ET EN BLEU .....	99

## TABLE DES ANNEXES

ANNEXE 1 FACTEURS ETUDIÉS ET LIENS ENTRE LES DIFFÉRENTS CHAPITRES .....	144
ANNEXE 2 TABLEAU RECAPITULATIF DES ABRÉVIATIONS DES SITES, DES COHORTES TEMPORELLES ET DES POPULATIONS .....	144
ANNEXE 3 TESTS PAR PAIRES FAISANT SUITE À LA PERMANOVA POUR LE FACTEUR « SAISON[ANNEE]*PROFONDEUR ». LES VALEURS CORRESPONDENT RESPECTIVEMENT À T (P-VALUE). LES VALEURS SIGNIFICATIVES SONT EN GRAS ET SURLIGNÉES EN BLEU CYAN .....	145
ANNEXE 4 TESTS PAR PAIRES FAISANT SUITE À LA PERMANOVA POUR LE FACTEUR « SITE*PROFONDEUR ». LES VALEURS CORRESPONDENT RESPECTIVEMENT À T (P-VALUE). LES FACTEURS SONT ABRÉGÉS COMME SUIT : MAC : MACINAGGIO ; ALB : ALBO ; NON : NONZA ; VAL : VALLIDONE ; SAN : SANGUINAIRES ; ISO : ISOLELLA ; PUN : PUNTA DI U CATU ; TON : TONNARA. LES VALEURS SIGNIFICATIVES SONT EN GRAS ET SURLIGNÉES EN BLEU CYAN .....	146
ANNEXE 5 TESTS PAR PAIRES FAISANT SUITE À LA PERMANOVA POUR LE FACTEUR « SAISON[ANNEE] ». LES VALEURS CORRESPONDENT RESPECTIVEMENT À T (P-VALUE). LES VALEURS SIGNIFICATIVES SONT EN GRAS ET SURLIGNÉES EN BLEU CYAN .....	147
ANNEXE 6 TESTS PAR PAIRES FAISANT SUITE À LA PERMANOVA POUR LE FACTEUR « SITE ». LES VALEURS CORRESPONDENT RESPECTIVEMENT À T (P-VALUE). LES FACTEURS SONT ABRÉGÉS COMME SUIT : MAC : MACINAGGIO ; ALB : ALBO ; NON : NONZA ; VAL : VALLIDONE ; SAN : SANGUINAIRES ; ISO : ISOLELLA ; PUN : PUNTA DI U CATU ; TON : TONNARA. LES VALEURS SIGNIFICATIVES SONT EN GRAS ET SURLIGNÉES EN BLEU CYAN .....	147
ANNEXE 7 TESTS PAR PAIRES FAISANT SUITE À LA PERMANOVA POUR LE FACTEUR « PROFONDEUR ». LES VALEURS CORRESPONDENT RESPECTIVEMENT À T (P-VALUE). LES VALEURS SIGNIFICATIVES SONT EN GRAS ET SURLIGNÉES EN BLEU CYAN .....	147
ANNEXE 8 MATRICE DE CORRELATION DE L'ACP (PEARSON). (LES VALEURS SIGNIFICATIVES (AVEC $\alpha$ FIXÉ À 0.05) SONT EN GRAS ET SONT SURLIGNÉES EN JAUNE LORSQU'ELLES SONT POSITIVES OU EN VERT LORSQU'ELLES SONT NÉGATIVES). LES FACTEURS SONT ABRÉGÉS COMME SUIT : ENC : RECOUVREMENT VÉGÉTAL ENCROUTANT ; RAS : RECOUVREMENT VÉGÉTAL RASANT ; ARB : RECOUVREMENT VÉGÉTAL ARBUSTIF ; ARBO : RECOUVREMENT VÉGÉTAL ARBORESCENT ; P. OCE : P. OCEANICA ; R&T : ROCHES INCLINÉES ET TOMBANTS ; DAL : DALLES ; BLO : BLOCS ; G&G : GRAVIERS ET GALETS ; SAB : SABLE	148
ANNEXE 9 CONTRIBUTION DES VARIABLES SUR LES AXES DE L'ACP (%). LES FACTEURS SONT ABRÉGÉS COMME SUIT : ENC : RECOUVREMENT VÉGÉTAL ENCROUTANT ; RAS : RECOUVREMENT VÉGÉTAL RASANT ; ARB : RECOUVREMENT VÉGÉTAL ARBUSTIF ; ARBO : RECOUVREMENT VÉGÉTAL ARBORESCENT ; P. OCE : P. OCEANICA ; R&T : ROCHES INCLINÉES ET TOMBANTS ; DAL : DALLES ; BLO : BLOCS ; G&G : GRAVIERS ET GALETS ; SAB : SABLE .....	149
ANNEXE 10 TESTS PAR PAIRES POUR L'INDICE $F_{ST}$ ENTRE LES COHORTES D'ADULTES. AUCUNE VALEUR SIGNIFICATIVE N'À ÉTÉ OBSERVÉE POUR LES COMPARAISONS MULTIPLES Y COMPRIS APRES L'APPLICATION DE LA CORRECTION B-H .....	150

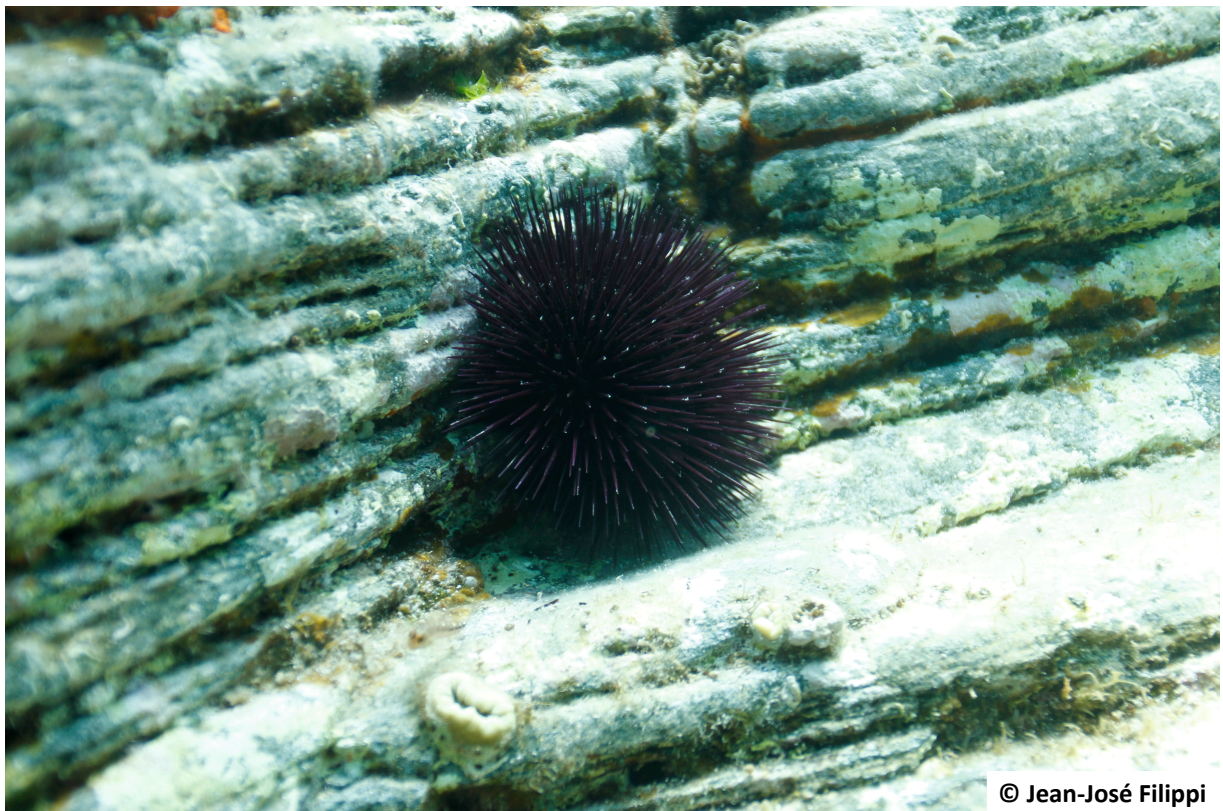
ANNEXE 11 TESTS PAR PAIRES POUR L'INDICE $F_{ST}$ ENTRE LES COHORTES JUVENILES 2013. AUCUNE VALEUR SIGNIFICATIVE N'A ETE OBSERVEE POUR LES COMPARAISONS MULTIPLES Y COMPRIS APRES L'APPLICATION DE LA CORRECTION B-H .....	150
ANNEXE 12 TESTS PAR PAIRES POUR L'INDICE $F_{ST}$ ENTRE LES COHORTES JUVENILES 2014. AUCUNE VALEUR SIGNIFICATIVE N'A ETE OBSERVEE POUR LES COMPARAISONS MULTIPLES Y COMPRIS APRES L'APPLICATION DE LA CORRECTION B-H .....	150
ANNEXE 13 ILLUSTRATION DES TYPES DE RECOUVREMENT VEGETAL PAR SITE ET PAR PROFONDEUR. LES SITES SONT ABREGES COMME SUIV : MAC : MACINAGGIO, ALB : ALBO, NON : NONZA, VAL : VALLIDONE, SAN : SANGUINAIRES, ISO : ISOLELLA, PDC : PUNTA DI U CATU, TON : TONNARA.....	151
ANNEXE 14 ILLUSTRATION DES TYPES DE SUBSTRATS PAR SITE ET PAR PROFONDEUR. LES SITES SONT ABREGES COMME SUIV : MAC : MACINAGGIO, ALB : ALBO, NON : NONZA, VAL : VALLIDONE, SAN : SANGUINAIRES, ISO : ISOLELLA, PDC : PUNTA DI U CATU, TON : TONNARA.....	152
ANNEXE 15 DENSITES MOYENNES DE <i>P. LIVIDUS</i> PAR CLASSE DE TAILLE ET PAR SITE, REGROUPEES PAR SAISON. LES SITES SONT ABREGES COMME SUIV : MAC : MACINAGGIO, ALB : ALBO, NON : NONZA, VAL : VALLIDONE, SAN : SANGUINAIRES, ISO : ISOLELLA, PDC : PUNTA DI U CATU, TON : TONNARA .....	152
ANNEXE 16 MATRICE DE CORRELATION DE L'ACP (PEARSON) POUR LES STADES JUVENILES DE <i>P. LIVIDUS</i> (INDIVIDUS < 2 CM). (LES VALEURS SIGNIFICATIVES (AVEC A FIXE A 0.05) SONT EN GRAS ET SONT SURLIGNEES EN JAUNE LORSQU'ELLES SONT POSITIVES OU EN VERT LORSQU'ELLES SONT NEGATIVES). LES FACTEURS SONT ABREGES COMME SUIV : ENC : RECOUVREMENT VEGETAL ENCROUTANT ; RAS : RECOUVREMENT VEGETAL RASANT ; ARB : RECOUVREMENT VEGETAL ARBUSTIF ; ARBO : RECOUVREMENT VEGETAL ARBORESCENT ; P. OCE : <i>P. OCEANICA</i> ; R&T : ROCHES INCLINEES ET TOMBANTS ; DAL : DALLES ; BLO : BLOCS ; G&G : GRAVIERS ET GALETS ; SAB : SABLE .....	153
ANNEXE 17 CONTRIBUTION DES VARIABLES SUR LES AXES DE L'ACP (%) REALISEE SUR LES JUVENILES DE <i>P. LIVIDUS</i> (INDIVIDUS < 2 CM). LES FACTEURS SONT ABREGES COMME SUIV : ENC : RECOUVREMENT VEGETAL ENCROUTANT ; RAS : RECOUVREMENT VEGETAL RASANT ; ARB : RECOUVREMENT VEGETAL ARBUSTIF ; ARBO : RECOUVREMENT VEGETAL ARBORESCENT ; P. OCE : <i>P. OCEANICA</i> ; R&T : ROCHES INCLINEES ET TOMBANTS ; DAL : DALLES ; BLO : BLOCS ; G&G : GRAVIERS ET GALETS ; SAB : SABLE	154
ANNEXE 18 MATRICE DE CORRELATION DE L'ACP (PEARSON) POUR LES STADES SUB-ADULTES ET ADULTES DE <i>P. LIVIDUS</i> (INDIVIDUS $\geq$ 2 CM). (LES VALEURS SIGNIFICATIVES (AVEC A FIXE A 0.05) SONT EN GRAS ET SONT SURLIGNEES EN JAUNE LORSQU'ELLES SONT POSITIVES OU EN VERT LORSQU'ELLES SONT NEGATIVES). LES FACTEURS SONT ABREGES COMME SUIV : ENC : RECOUVREMENT VEGETAL ENCROUTANT ; RAS : RECOUVREMENT VEGETAL RASANT ; ARB : RECOUVREMENT VEGETAL ARBUSTIF ; ARBO : RECOUVREMENT VEGETAL ARBORESCENT ; P. OCE : <i>P. OCEANICA</i> ; R&T : ROCHES INCLINEES ET TOMBANTS ; DAL : DALLES ; BLO : BLOCS ; G&G : GRAVIERS ET GALETS ; SAB : SABLE .....	155
ANNEXE 19 CONTRIBUTION DES VARIABLES SUR LES AXES DE L'ACP (%) REALISEE SUR LES SUB-ADULTES ET ADULTES DE <i>P. LIVIDUS</i> (INDIVIDUS $\geq$ 2 CM). LES FACTEURS SONT ABREGES COMME SUIV : ENC : RECOUVREMENT VEGETAL ENCROUTANT ; RAS : RECOUVREMENT VEGETAL RASANT ; ARB : RECOUVREMENT VEGETAL ARBUSTIF ; ARBO : RECOUVREMENT VEGETAL ARBORESCENT ; P. OCE : <i>P.</i>	

OCEANICA ; R&T : ROCHES INCLINEES ET TOMBANTS ; DAL : DALLES ; BLO : BLOCS ; G&G : GRAVIERS ET GALETS ; SAB : SABLE.....	156
ANNEXE 20 TESTS POST-HOC DE TUKEY (HSD) FAISANT SUITES AUX ANOVAs ETUDIANT LES EFFETS DU TYPE D'ABRI SUR LES DENSITES EN JUVENILES. L'APPARTENANCE A UN GROUPE DIFFERENT TEMOIGNE D'UNE DIFFERENCE SIGNIFICATIVE .....	157
ANNEXE 21 VARIABILITE TEMPORELLE DES DENSITES LARVAIRES EN FONCTION DE LA SST. L'ABREVIATION SST DESIGNER LA TEMPERATURE DE SURFACE .....	157
ANNEXE 22 VARIABILITE TEMPORELLE DES INDICES GONADIQUES EN FONCTION DE LA TEMPERATURE. LES FACTEURS SONT ABREGES COMME SUIV : IG : INDICES GONADIQUES, SST : TEMPERATURE DE SURFACE .....	158
ANNEXE 23 VARIABILITE TEMPORELLE DES DENSITES LARVAIRES EN FONCTION DE LA SALINITE.....	158
ANNEXE 24 ASPECTS POSITIFS ET NEGATIFS DES DIFFERENTES STRATEGIES DE GESTION ENONCEES PAR ANDREW ET AL. (2012).....	159
ANNEXE 25 RESULTATS PRINCIPAUX MENTIONNES PAR AXE ET PAR CHAPITRE. L'ABREVIATION IG DESIGNER LES INDICES GONADIQUES .....	160
ANNEXE 26 MODELE DE LA CONNECTIVITE LARVAIRE ENTRE DIFFERENTS TYPES DE ZONES AU SEIN D'UNE METAPOPOPULATION. LES FLECHES NOIRES REPRESENTENT LES PROCESSUS DE MIGRATION VIA LES FLUX DE DISPERSION LARVAIRE.....	161

# CHAPITRE 1

## INTRODUCTION GENERALE

Ce chapitre introductif a pour vocation de présenter des notions essentielles portant sur les oursins et plus particulièrement sur l'espèce *Paracentrotus lividus*. En premier lieu nous présenterons la classification phylogénétique des échinoïdes et poursuivrons avec une description de la morphologie, de l'anatomie et de la physiologie de cette espèce. Nous aborderons également le cycle de développement ainsi que des éléments inhérents à l'écologie de *P. lividus* tels que la distribution des densités ou les facteurs influençant la répartition. Enfin, nous expliciterons les problématiques écologiques propres à l'oursin violet puis, présenterons les objectifs et l'organisation générale de ce travail de thèse.



© Jean-José Filippi

CHAPITRE 1 - INTRODUCTION GENERALE

**I - Classification phylogénétique des échinoïdes**

La classification phylogénétique regroupe les êtres vivants en fonction du degré de leurs liens de parenté. Les critères utilisés peuvent être d'ordre anatomiques, physiologiques ou comportementaux. Avec l'avènement de la biologie moléculaire, de nombreux remaniements surviennent continuellement au sein de cette classification. Dans le présent manuscrit nous utiliserons la classification issue des travaux de Lecointre & Le Guyader (2016).

Les oursins appartiennent au taxon des deutérostomiens qui sont caractérisés par l'évolution du blastopore en anus au cours de l'embryogénèse (Figure 1-1). La bouche s'ouvrira secondairement (du grec, *deuteros* = deuxième, *stoma* = bouche). Ce clade est formé par les chordés et les xénambulacraires. Ces derniers possèdent un système nerveux diffus et la perte des systèmes excréteurs de type néphridien et proténéphridien est une caractéristique de ce taxon. Au sein des xénambulacraires, sont présents les hémichordés et les échinodermes dont le terme provient du grec *ekhinós* = hérisson ou épine et *derma* = peau. Une des caractéristiques principales des échinodermes est la différence marquée entre les phases larvaires pélagiques à symétrie bilatérale et les stades benthiques faisant suite à la métamorphose et possédant une symétrie pentaradiée. Ce taxon est composé par les astérides (étoiles de mer), les crinoïdes, les holothuries (concombres de mer), les ophiures et les échinoïdes également appelés oursins (Figure 1-1).

Du fait de la présence de nombreuses espèces fossiles chez les échinoïdes, la classification évolue fréquemment et certains groupes sont devenus paraphylétiques. Une version simplifiée subdivise les échinoïdes en deux sous-taxons : les Cidaroidea et les Euechinoidea (Kroh & Smith, 2010). Le premier groupe comporte plusieurs centaines d'espèces fossiles. Les oursins composant ce clade sont de forme globulaire et possèdent des radioles très épaisses qui sont dépourvues d'épiderme. L'oursin porte-lance *Cidaris cidaris* (Linnaeus, 1758) ou encore l'oursin baguette *Phyllacanthus imperialis* (Lamarck, 1816)

appartiennent au clade des Cidaroidea. Les Euechinoidea regroupent les oursins communément appelés réguliers et irréguliers. Les oursins dits irréguliers sont dépourvus de symétrie radiale et sont aplatis, ils comprennent les Spatangues (oursins-cœur) et les Clypeasteroidea (dollars des sables). Les oursins réguliers sont quant à eux, de forme sphérique et possèdent une face orale et aborale, c'est le cas de *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816).

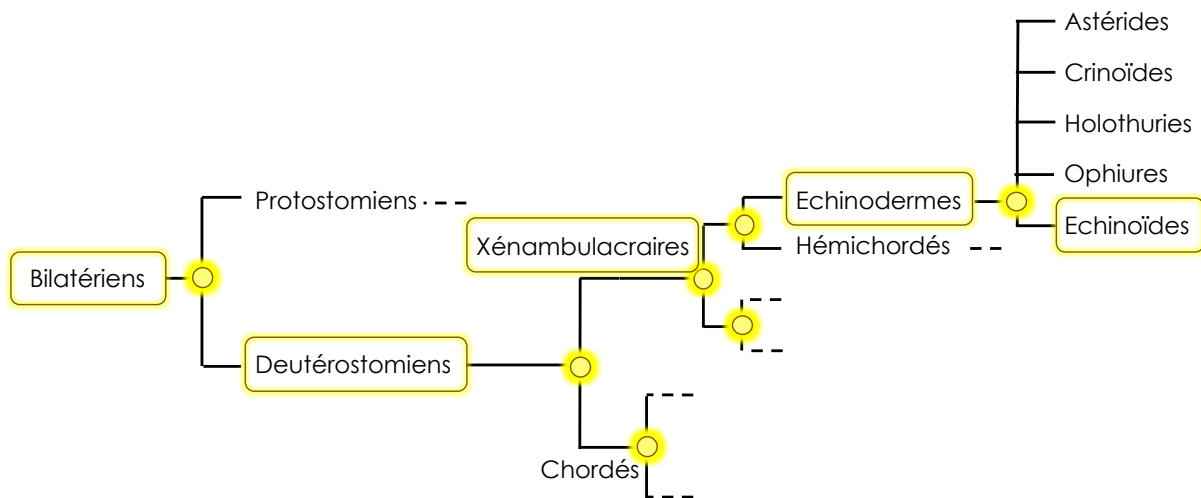


Figure 1-1 Arbre phylogénétique simplifié des échinoïdes d'après Lecointre & Le Guyader (2016). Les oursins appartiennent aux clades entourés en jaune. Les cercles jaunes symbolisent les ancêtres communs hypothétiques des différentes branches

## II - Morphologie, anatomie et physiologie l'oursin

### II - 1 - Morphologie

*P. lividus* est pourvu d'une structure squelettique externe appelée test. De forme sphérique, le test présente un aplatissement dorso-ventral plus ou moins prononcé (Fischer et al., 1987) et est constitué par des assemblages de plaques calcaires qui forment des aires ambulacraires et inter-ambulacraires. La symétrie d'ordre pentamérique de l'oursin est observable grâce à la présence de cinq aires ambulacraires et cinq aires inter-ambulacraires. Le test peut être divisé en trois parties : la face ventrale appelée face orale et orientée vers le substrat, la face dorsale ou aborale, située à l'opposé et, une zone intermédiaire.

II-1-1-Face orale

La face orale porte l'appareil buccal entouré par une membrane appelée le péristome (Figure 1-2). Au centre, sont situés la bouche et l'appareil masticateur caractéristique des oursins : la lanterne d'Aristote, formée par cinq mâchoires pyramidales.

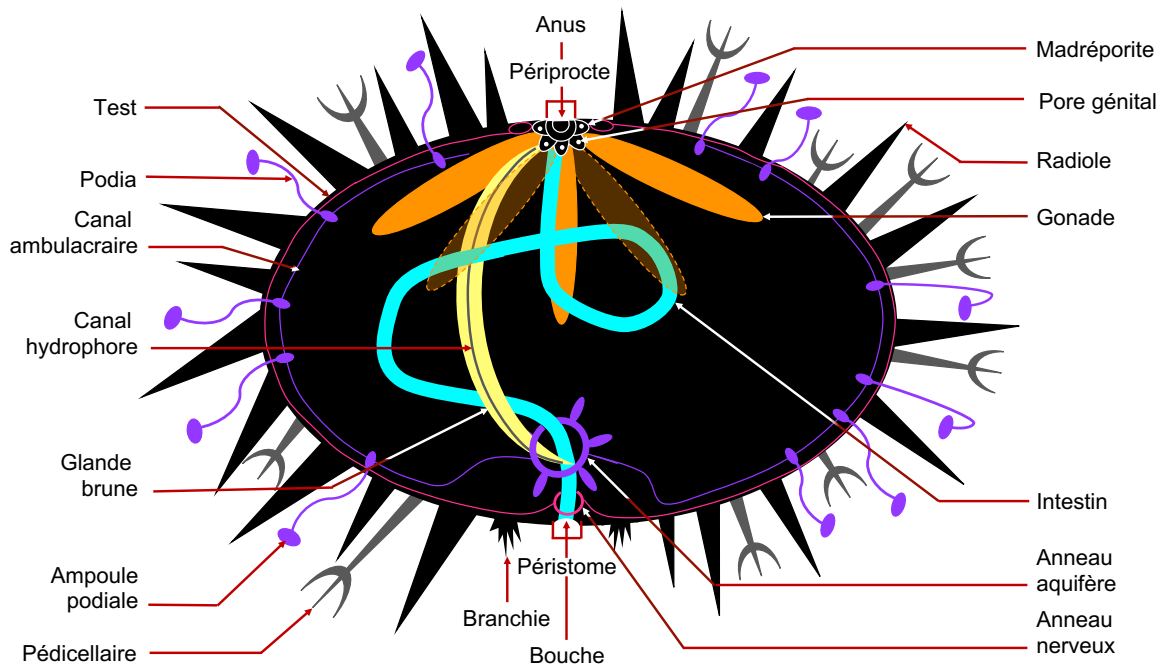


Figure 1-2 Schéma simplifié représentant la morphologie et l'anatomie interne de *P. lividus*

II-1-2-Zone intermédiaire

La zone intermédiaire est composée par les radioles, les podias, les pédicellaires, les sphérides et les organes photogènes.

Les radioles ou piquants sont des structures calcifiées réparties principalement sur les aires inter-ambulacraires. Elles servent principalement à la défense et à la locomotion (Régis, 1987). Les pieds ambulacraires ou podias sont formés d'un long tube rétractile et d'une ventouse terminale : l'ampoule podiale (Figure 1-2). L'oursin les utilise pour se fixer sur un substrat, pour se déplacer, pour respirer, pour se protéger des prédateurs (Lawrence, 1987; Strathmann, 1981) ou, pour capter de la nourriture (Le Gall, 1989). Les pédicellaires sont des structures calcifiées formées par des structures appelées mors (Féral, 1995). Ils servent au



nettoyage du test, à la défense et à la capture d'aliments. Les sphérides, situées sur les aires ambulacraires servent quant à elles à l'équilibration de l'oursin. Enfin, les organes photogènes confèrent à l'oursin une vision rudimentaire qui lui permet de percevoir les variations lumineuses.

### *II-1-3-Face aborale*

La face aborale porte la madréporite, le périprocte, l'anus ainsi que les pores génitaux et aquifères. La madréporite assure la communication entre le milieu extérieur et le système aquifère par l'intermédiaire d'hydro-pores. L'anus, situé en position centrale est entouré par une membrane : le périprocte (Figure 1-2). La face aborale contient également les cinq pores génitaux qui permettent l'émission des gamètes. Enfin, les pores aquifères assurent la sortie de l'eau, de l'oursin vers le milieu extérieur.

## **II - 2 - Anatomie et physiologie**

La cavité interne de l'oursin comporte les éléments suivants : l'appareil masticateur, le tube digestif, les appareils ambulacraire et génital, la glande brune et les cavités coelomiques.

### *II-2-1-Cavité coelomique*

La cavité coelomique possède de fines parois et assure le maintien des structures internes de l'oursin tels que les gonades et le tube digestif. Ces derniers occupent la majeure partie de la cavité interne. Le volume de la cavité coelomique est susceptible de varier selon l'état de maturation des gonades. En outre, cette cavité est emplie par le liquide coelomique composé en majeure partie par de l'eau de mer.

### *II-2-2-Systèmes nerveux et sensoriel*

Les oursins ont un système nerveux rudimentaire diffus, associé à l'épiderme. Ce système est formé par un anneau péri-œsophagien (anneau nerveux) d'où sont issus cinq cordons radiaires raccordés à un réseau innervant les radioles, les podias et les pédicellaires (Figure 1-2). Un second anneau plus petit, l'anneau péri-rectal, innerve les cinq cordons

génitaux. Concernant les organes des sens, les oursins sont pourvus de sphérides qui correspondent probablement à des organes d'équilibration. En outre, le système sensoriel est également composé par des tango-récepteurs, des chémorécepteurs et par des cellules photo-sensorielles, dispersés dans tout le corps. Les oursins sont sensibles à la lumière et ont souvent tendance à recouvrir leur face aborale par des coquilles, des cailloux ou des débris de végétaux ce qui leur confère une protection vis-à-vis de la lumière. Ils réagissent également aux stimuli mécaniques en orientant par exemple leurs radioles vers la zone corporelle sollicitée.

### *II-2-3-Système respiratoire*

Chez *P. lividus*, la respiration est réalisée par cinq petites branchies situées au niveau du péristome (Figure 1-2). Par ailleurs, du fait de la forte circulation d'eau s'opérant entre l'oursin et le milieu extérieur, la respiration peut s'effectuer *via* l'ensemble de son test. Enfin, les podias semblent également être impliqués dans la fonction respiratoire du fait de leur capacité à procéder à des échanges gazeux.

### *II-2-4-Système aquifère*

Le système aquifère parfois qualifié d'appareil ambulacraire, permet la circulation d'eau dans la cavité de l'oursin assurant ainsi les fonctions de locomotion, de défense et de respiration. L'eau entre par la madréporite (visible sur la face aborale), passe par le canal du sable, puis l'anneau aquifère, elle entre dans les canaux radiaires puis dans les podias. Elle ressort par cinq pores aquifères, visibles sur la face aborale. Comme énoncé précédemment les podias participent à la fonction de respiration. Les échanges gazeux entre l'intérieur de l'animal et le milieu extérieur s'effectuent lorsque l'eau passe au niveau des podias. Le système aquifère a également un rôle locomoteur car, grâce à des contractions, il permet aux podias de s'allonger ou de se rétracter, l'animal peut alors se déplacer par traction.

### II-2-5-Systèmes hémal et péri-hémal

Le système hémal ou système lacunaire contient le sang, et communique avec le coelome et l'appareil ambulacraire. Avec ce dernier, il forme le système circulatoire de l'oursin. Le système hémal débute autour du système digestif et comprend : un anneau lacunaire oral, cinq lacunes radiaires, un anneau lacunaire aboral relié aux lacunes génitales et à un système lacunaire péri-intestinal. La glande brune fait également partie du système hémal, il s'agit d'une structure spongieuse présente autour du canal du sable. Les canaux du système de ce système sont contigus ou compris dans une cavité appelée sinus péri-hémal appartenant au système péri-hémal. Ce dernier possède également un anneau aboral d'où sont issus des canaux inter-radiaires.

### II-2-6-Nutrition

Le système digestif débute par une cavité buccale portant la lanterne d'Aristote, attachée au reste du corps par des muscles. Il se poursuit avec respectivement, un œsophage vertical puis incurvé, un estomac en forme de boucle, un intestin également enroulé et un rectum vertical s'ouvrant sur l'anus (Figure 1-2). L'oursin est dépourvu de système excréteur différencié et l'élimination des déchets s'effectue au niveau de l'épiderme par des cellules spécialisées. La glande brune présente dans le système hémal pourrait également jouer un rôle en accumulant les déchets issus de la phagocytose. *P. lividus* est principalement herbivore (Agnetta et al., 2013) et peut devenir omnivore dans certains cas (Wangensteen et al., 2011). Sa nourriture est essentiellement composée d'algues, de macrophytes et de petites proies qu'il peut capturer grâce à ses pédicellaires (Benghali, 2006).

La nutrition peut être séparée en trois étapes : l'ingestion, la digestion et la digestibilité (Lawrence et al., 2013). Au cours de l'étape de l'ingestion, l'individu introduit la nourriture dans son organisme, l'oursin va par exemple pâturer des macrophytes ou racler un substrat par l'intermédiaire de la lanterne d'Aristote. La quantité et la fréquence de l'ingestion vont être influencées par divers paramètres tels que les caractéristiques physiques et chimiques de l'aliment, les conditions environnementales ou encore l'état physiologique de l'animal. En

outre, lorsque l'oursin a la possibilité de choisir sa nourriture, une hiérarchie des préférences alimentaires peut être établie (Dworjanyn et al., 2007). Au cours de l'étape d'ingestion, les nutriments passent à travers la paroi intestinale, parviennent jusqu'au système hémal qui les distribue dans tout l'organisme. Les matières non assimilables sont envoyées vers le rectum. Enfin, l'étape de digestibilité que l'on peut également qualifier d'efficacité d'absorption permet de rendre compte de la différence entre la quantité d'aliments ingérés et la quantité d'excréments (Lawrence et al., 2013). La digestibilité peut être influencée par des facteurs comme l'âge ou les antécédents nutritionnels de l'individu, les conditions environnementales, la composition du régime alimentaire, etc.

### II-2-7-Reproduction

L'appareil reproducteur des oursins est constitué par cinq gonades reliées aux cinq pores génitaux par des canaux excréteurs. L'émission des gamètes s'effectue par les pores génitaux visibles sur la partie aborale (Figure 1-2). *P. lividus* est une espèce gonochorique mais de rares cas d'hermaphrodisme ont été observés (Byrne, 1990). Contrairement aux croyances, il n'existe pas de dimorphisme sexuel apparent. La détermination du sexe des individus peut se réaliser soit par l'ouverture du test et par l'observation de la couleur des gonades : orangée chez les femelles (Figure 1-3 (A)) ou jaunâtre chez les mâles (Figure 1-3 (B)) soit, lors de l'émission des semences par les pores génitaux : blanche chez les mâles, orangée chez les femelles. Une analyse microscopique peut également permettre de distinguer le sexe par la détermination de gamètes mâles ou femelles.

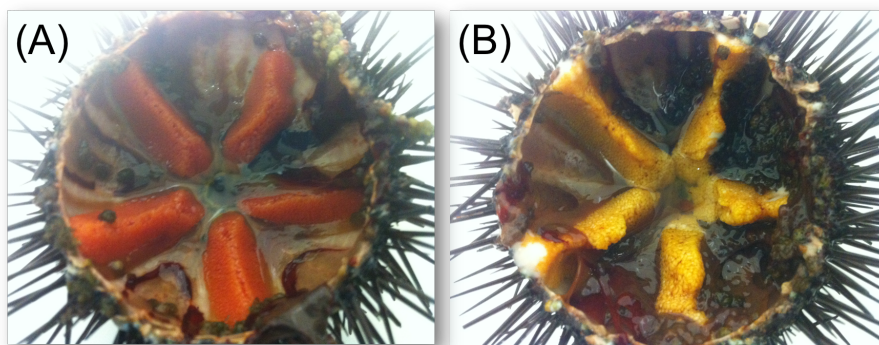


Figure 1-3 Illustrations des gonades de *P. lividus*. (A) Gonades femelles orangées, (B) gonades mâles jaunes

Au cours du cycle, le volume des gonades se modifie. Pendant la période de reproduction, le volume augmente en raison de l'augmentation du nombre et de la taille des cellules germinales et de la croissance des cellules somatiques qui stockent d'importantes réserves nutritives nécessaires à la gamétogénèse (Walker et al., 2007). Suivant la zone, il peut y avoir une ou deux périodes de pontes annuelles (Fernandez, 1998; Ouréns et al., 2011). La fécondation se réalise dans la colonne d'eau et précède le cycle explicité dans la section suivante.

### III - Cycle de développement de l'oursin

*P. lividus* est une espèce gonochorique dépourvu de dimorphisme sexuel apparent. La production de gamètes s'effectue dans les gonades des géniteurs et les semences sont émises dans la colonne d'eau *via* les pores génitaux. La fécondation est externe et donne des œufs oligolécithes caractérisés par de faibles réserves nutritives. Des larves pélagiques font suite au développement embryonnaire et sont appelées *echinoplutei* (McEdward & Miner, 2001). En fonction du nombre de bras, on distingue trois stades larvaires : le stade « 4 bras », le stade « 6 bras » et le stade « 8 bras ». Le premier stade acquiert la capacité de se nourrir lors de l'ouverture de la bouche et de la formation du système digestif. Il possède deux bras antéro-latéraux et deux bras post-oraux (Figure 1-4 (A)). Le stade « 6 bras » apparaît lors de l'acquisition d'une 3<sup>ème</sup> paire de bras par la larve : les bras postéro-dorsaux (Figure 1-4 (B)). Enfin, le stade « 8 bras » est caractérisé par l'apparition des bras pré-oraux (Figure 1-4 (C)).

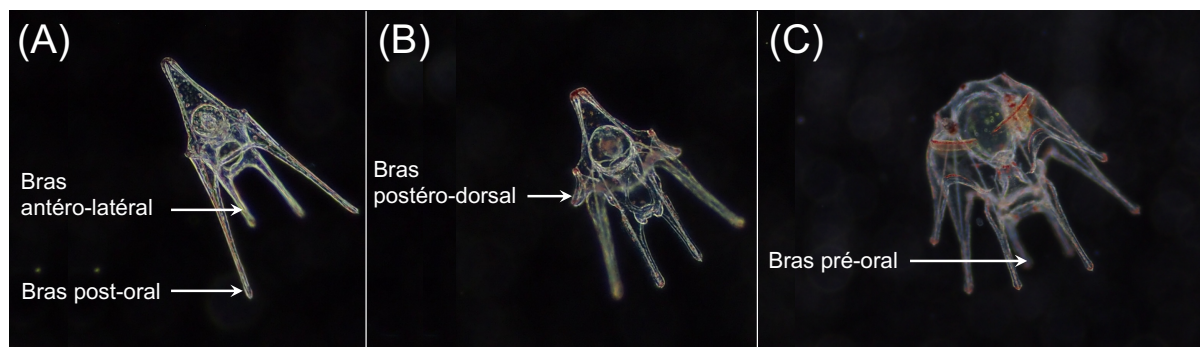


Figure 1-4 Micrographies des trois stades larvaires de *P. lividus* et des paires de bras, prises en stéréomicroscopie (Grossissement x 40). (A) Stade « 4 bras », (B) Stade « 6 bras », (C) Stade « 8 bras »

Suite à ce dernier stade larvaire, l'individu va devenir compétent c'est-à-dire qu'il va acquérir la possibilité de se métamorphoser en un oursin adulte miniature. La compétence est caractérisée par des changements comportementaux et anatomiques. L'individu va développer des podias issus du rudiment échinien (correspondant à un organe d'où sont issues les premières structures de l'adulte) et ses bras vont se rétracter (Figure 1-5 (A)). Afin d'initier sa métamorphose, l'individu doit trouver un substrat adéquat à l'aide de ses podias, il s'agit de l'étape de colonisation que l'on peut définir comme l'arrivée d'un individu pélagique sur un récif (Dufour, 1992). Dans le présent manuscrit, nous appellerons post-larves les individus procédant à l'étape de colonisation et pourvus du rudiment échinien et des podias.

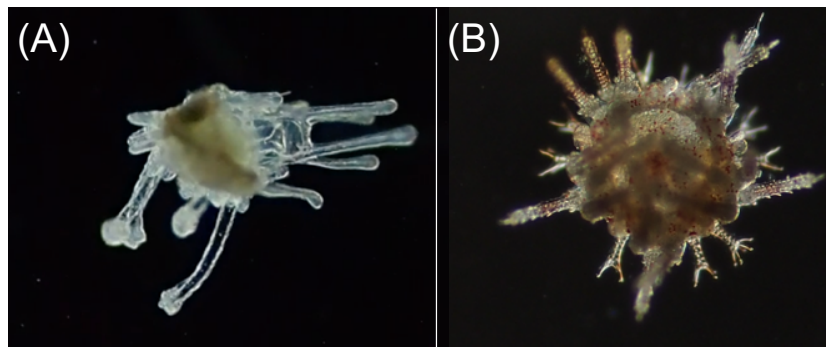


Figure 1-5 Micrographies de deux stades de développement de *P. lividus*. (A) Stade post-larvaire en stéréomicroscopie (Grossissement x 40), (B) stade juvénile post-métamorphique en microscopie photonique (Grossissement x 20)

Une fois le substrat trouvé, la post-larve subit la métamorphose qui représente une étape clé du cycle de développement. En effet, au cours de cette étape de fortes mortalités sont observables en raison de la présence de profondes modifications s'opérant au niveau du métabolisme et des structures externes. La post-larve pélagique à symétrie bilatérale va devenir un juvénile post-métamorphique benthique pourvu d'une symétrie pentaradiale (Figure 1-5 (B)). Une fois métamorphosé, l'individu devient temporairement endotrophe et survit grâce aux ressources acquises au cours de ses phases larvaires. Il subit à nouveau de profonds changements au niveau de son système interne avec l'ouverture de la bouche et de l'anus et la formation de son système digestif. Le changement de régime alimentaire : phytoplanctonophage à brouteur, complexifie également ce cycle.

Dans le présent manuscrit, nous qualifierons de juvéniles post-métamorphiques, les individus nouvellement métamorphosés (Figure 1-6). Les juvéniles désigneront quant à eux, des individus présents au sein des populations adultes et faisant suite à l'étape de recrutement qui correspond à l'arrivée de nouvelles générations dans les populations adultes (Doherty & Williams, 1988). Ces individus possèdent un diamètre du test (hors radiolé) strictement inférieur à 2 cm. Le stade sub-adulte faisant suite au stade juvénile est caractérisé par des oursins dont le diamètre est compris entre 2 cm et 5 cm. Enfin, le stade adulte indique que l'individu est en capacité de se reproduire et le terme d'adulte sera employé lorsque *P. lividus* aura atteint sa taille commerciale, soit 5 cm de diamètre de test (Figure 1-6).

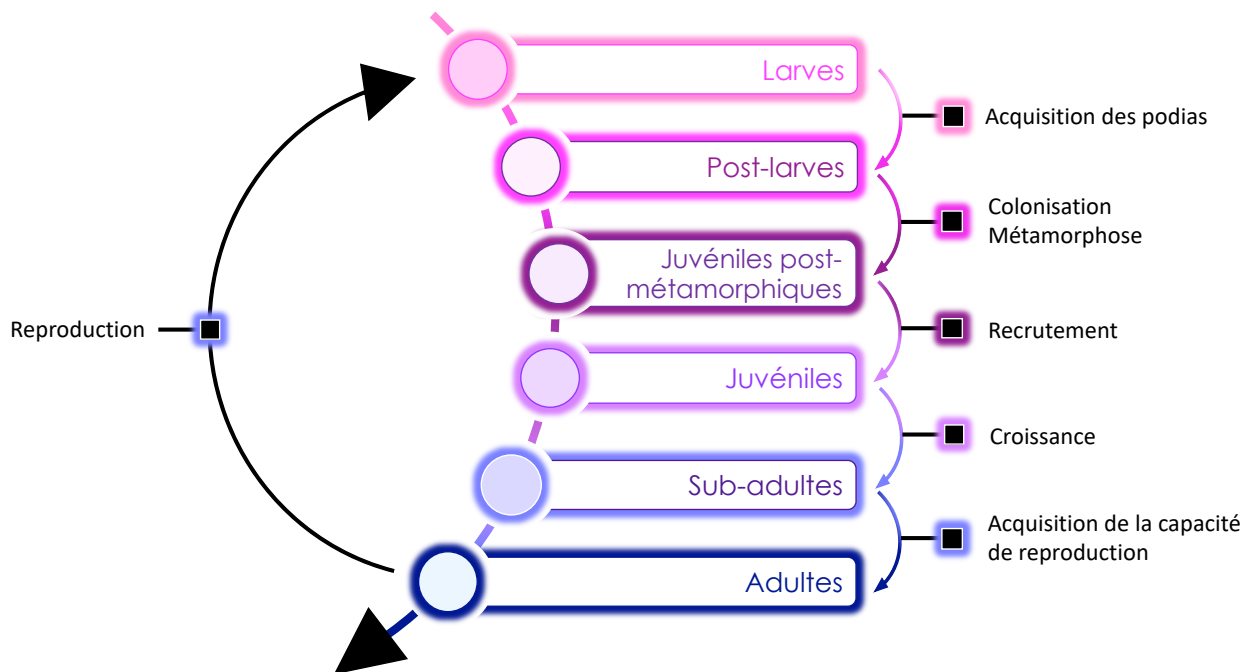


Figure 1-6 Définitions des différents stades du cycle de *P. lividus* utilisés au sein du présent manuscrit

## IV - Écologie de *Paracentrotus lividus*

### IV - 1 - Distribution

*P. lividus* est présent au Nord-Est de l'Atlantique et est abondant en mer Méditerranée. Sa présence au sein d'une région est fortement induite par la température. On l'observe par exemple dans des zones où les températures hivernales s'échelonnent entre 10°C et 15°C et où les températures estivales sont comprises entre 18°C et 25°C (Boudouresque & Verlaque,

2013). Ses limites Nord et Sud semblent corrélées aux valeurs isothermes de 8°C pour l'hiver et 28°C pour l'été. *P. lividus* peuple également des lagunes méditerranéennes comme l'étang de Thau situé dans la région occitanie du Sud de la France (San Martin, 1987) et l'étang d'Urbinu localisé sur la côte orientale de la Corse (Fernandez & Caltagirone, 1998). Son amplitude thermique y est plus importante qu'en mer ouverte, car il peut supporter une température supérieure ou égale à 30°C ce qui reflète la forte adaptation physiologique de l'animal (Fernandez, 1996; Fernandez & Caltagirone, 1994).

En mer Méditerranée, *P. lividus* vit dans les zones littorales et affectionne particulièrement les zones intertidales (zones de balancement des marées). On l'observe fréquemment à des profondeurs comprises entre 0 m et 30 m (Mortensen, 1927) mais ses abondances décroissent au-delà de 10 m de profondeur (Chelazzi et al., 1997). Cette distribution verticale semble être davantage influencée par des facteurs biotiques tels que la prédation et/ou la disponibilité alimentaire que par les conditions physiques (Young et al., 1997). En matière d'habitat, *P. lividus* est présent au sein d'herbiers de macrophytes tels que *Zostera marina* (Verlaque, 1987) et *Posidonia oceanica* (Grosjean, 2001) mais il privilégie les blocs et les substrats rocheux qui lui assurent une protection contre les vagues et la prédation (Verlaque, 1987). Dans les lagunes, il vit principalement sur des substrats vaseux ou sur du sable grossier (Fernandez et al., 2006, 2012).

### **IV - 2 - Densités et facteurs d'influence**

Au sein de son aire géographique, les densités de *P. lividus* sont principalement comprises entre quelques individus et une douzaine d'individus par mètre carré. Des densités très élevées (densités > 50 ou 100 individus.m<sup>-2</sup>) peuvent également être observées au sein d'habitats de faibles profondeurs, de substrats rocheux ou de zones intertidales (Crapp & Willis, 1975; Delmas, 1992; Kempf, 1962). Des densités supérieures (> 1600 individus.m<sup>-2</sup>) peuvent en outre, être recensées et correspondent à des agrégations localisées (Boudouresque & Verlaque, 2013).



De nombreux facteurs environnementaux peuvent influencer les densités en *P. lividus* comme la température et/ou la salinité (Fernandez et al., 2006) ou la présence de compétiteurs à l'instar de l'oursin noir *Arbacia lixula* (Bulleri et al., 1999; Chelazzi et al., 1997). La prédation affecte également les densités de *P. lividus*. En mer Méditerranée, les principaux prédateurs de cet oursin sont les espèces de poissons *Diplodus sargus*, *Diplodus vulgaris*, *Coris julis*, l'araignée de mer *Maja crispata* et le gastéropode *Hexaplex trunculus*<sup>1</sup> (Boudouresque & Verlaque, 2013). Certaines maladies peuvent provoquer des diminutions importantes des stocks de *P. lividus*, c'est le cas de la maladie de « l'oursin chauve » observée en Méditerranée à la fin des années soixante-dix et au début des années quatre-vingt. Cette dernière est responsable de mortalités massives au sein de sites où les oursins étaient autrefois abondants (Azzolina, 1987; Boudouresque et al., 1980). Enfin la dégradation des habitats (Prado et al., 2012), la pollution organique (Harmelin et al., 1981) et la surpêche (Andrew et al., 2002; Bertocci et al., 2014; Pais et al., 2012) peuvent influencer les densités de *P. lividus*.

### **V - Problématiques écologiques liées à *Paracentrotus lividus***

#### **V - 1 - Surpêche**

Du fait des qualités organoleptiques exceptionnelles de ses gonades, *P. lividus* est un échinoderme très recherché par la gastronomie méditerranéenne. L'évaluation des populations naturelles de *P. lividus* est complexe (Ledireac'h, 1987) et on observe depuis les années soixante-dix, une surexploitation de la ressource dans certaines zones de Méditerranée (Boudouresque & Verlaque, 2013; Rebours, 2005). C'est pourquoi dans les années quatre-vingt-dix, de nombreuses réglementations ont été prises concernant *P. lividus* (cf. section : Moyens de préservation) ce qui a permis de réduire considérablement les tonnages d'oursins pêchés (Figure 1-7).

---

<sup>1</sup> Anciennement *Trunculariopsis trunculus* (Linnaeus, 1758)

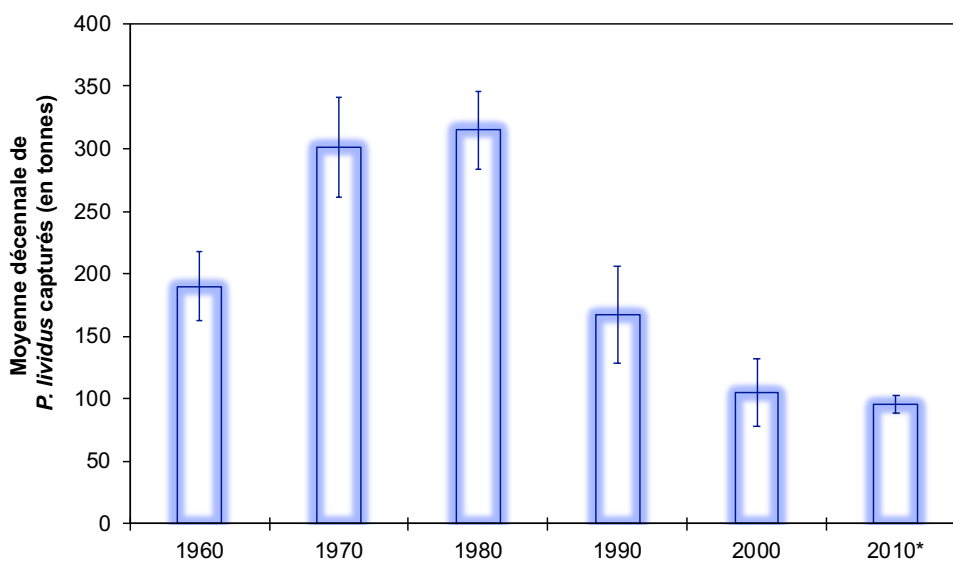


Figure 1-7 Moyenne des captures décennales de *P. lividus* en tonnes ( $\pm$  erreur standard) d'après les chiffres de la FAO 1960-2016. \* Pour la décennie 2010, seuls les captures des années 2010 à 2016 sont prises en compte

L'effet des captures sur les stocks naturels de *P. lividus* ont été observés dans de nombreuses régions méditerranéennes comme au Nord du Portugal (Bertocci et al., 2014), au Sud-Ouest de l'Italie (Gianguzza et al., 2006) ou en Sardaigne (Pais et al., 2007, 2012). Les captures peuvent en outre, influencer la structure des populations en raison de la récolte sélective exercée sur les individus les plus grands (Guidetti, 2004) avec notamment une diminution des proportions en individus  $\geq 5$  cm (taille commerciale) (Ceccherelli et al., 2011).

## V - 2 - Moyens de préservation

Afin de remédier à l'affaiblissement des stocks naturels, *P. lividus* bénéficie d'un statut de protection dans les annexes III des conventions de Berne (1979) et de Barcelone (1987). La convention de Berne a pour objectif principal d'assurer la conservation d'espèces sauvages et de leurs habitats. L'annexe III vise à réglementer l'exploitation des espèces citées en déterminant par exemple des périodes de captures autorisées. La convention de Barcelone a pour vocation à protéger et gérer de façon durable les espèces et leurs habitats, son annexe III recense les espèces en danger ou menacées. Par ailleurs la capture concernant cet oursin est réglementée et la législation peut varier selon les régions. Généralement, la taille de capture minimale est fixée à 5 cm (hors radioles) en mer ouverte et à 3.5 cm (hors radioles) pour les étangs. Les périodes de captures autorisées s'étendent généralement sur quatre mois

## CHAPITRE 1 - INTRODUCTION GENERALE

(de décembre à avril) avec des extensions possibles selon les localités et des quotas sont fixés pour les pêcheurs récréatifs et professionnels.

En plus des réglementations concernant les captures, des mesures de protection permettent de protéger la ressource à l'image des AMP (Aires Marines Protégées). Ces sites permettent de soustraire les populations naturelles à la pression anthropique en limitant l'action de l'Homme et ont pour vocation la gestion durable des ressources naturelles. D'autres sites permettent de limiter l'impact de la pêche sur les espèces et sont appelées cantonnements de pêche.

Afin de répondre à la demande croissante des consommateurs et à la diminution des stocks naturels, l'échiniculture ou culture d'échinodermes demeure une solution complémentaire. De nombreuses recherches s'orientent vers l'amélioration de protocoles aquacoles en travaillant notamment sur le développement de régimes alimentaires artificiels. Cependant, au regard de la durée du cycle de cette espèce, l'élevage de *P. lividus* demeure peu développé à l'échelle mondiale. Il faut en effet plus de quatre années à partir d'une ponte pour obtenir un individu de taille commerciale (Boudouresque & Verlaque, 2013).

Dans le cas où un écosystème est considéré comme étant sévèrement impacté, il convient dans un premier temps de limiter les moyens de pression et d'évaluer un plan de gestion. Cependant il est parfois nécessaire de mettre en place des actions visant à restaurer l'écosystème à son état initial ou à réhabiliter certaines espèces. Ainsi la réhabilitation écologique vise par exemple à renforcer des populations. Bien que controversée dans la communauté scientifique du fait du caractère anthropocentré des actions menées, la réhabilitation écologique permet de régénérer certains états de l'écosystème présents avant la perturbation (Lenfant et al., 2015). Dans le cadre du développement de techniques telles que le réensemencement ou l'amélioration des habitats, il est nécessaire d'acquérir de solides connaissances préalables sur l'espèce à réhabiliter et d'établir un suivi rigoureux des actions entreprises. Cette réhabilitation peut par exemple être réalisée *via* le relâchers d'individus issus de l'aquaculture mais il faut toutefois être vigilant quant aux perturbations que pourrait

engendrer ces actions sur la diversité génétique des populations sauvages. Par exemple dans le cas de l'oursin, il convient de tenir compte de son étroite interaction avec les communautés benthiques à travers ses activités de pâturage (cf. section ci-dessous).

### **V - 3 - Surpâturage**

La dépendance de *P. lividus* pour son habitat influe sur la structure des populations (Prado et al., 2012). L'abondance en oursins peut influencer la structuration et le maintien des communautés benthiques qui peuvent être formées par herbiers de macro-algues ou par des communautés sur-pâturées (Graham, 2004; Jackson et al., 2001). *P. lividus* joue effectivement un rôle majeur dans la structuration des communautés benthiques car à haute densité, il a la capacité de transformer des assemblages d'algues complexes en corallines *via* des activités de pâturage (Verlaque, 1987). De ce fait, si des modifications dans la structuration des populations de l'oursin violet surviennent, l'écosystème infralittoral peut être impacté (Bonaviri et al., 2012; Giakoumi et al., 2012). Pour des densités  $< 5$  individus.m<sup>2</sup> *P. lividus* peut influencer l'évolution des communautés de macrophytes (Palacin et al., 1998a) et lorsque ses populations avoisinent les 15 individus.m<sup>2</sup>, il semble être capable d'éliminer en totalité des communautés d'algues dressées. Enfin, à faible densité, il pourrait être en capacité de maintenir un substrat encroûtant (Ruitton et al., 2000).

## **VI - Objectifs et organisation de la thèse**

Compte tenu de ses rôles écologique, économique et patrimonial, *P. lividus* est une espèce très importante en Corse. Comme suggéré précédemment, les pêcheurs professionnels s'inquiètent de la diminution des stocks depuis plusieurs décennies et au regard du faible nombre d'études locales, il convient de mettre l'accent sur l'acquisition de données qui permettraient une gestion régionale adéquate de cette espèce.

C'est donc dans un souci de gestion et d'acquisition de données sur *P. lividus*, que ces travaux de doctorat ont été initiés au sein du projet GEM (Gestion et valorisation des Eaux en Méditerranée) de l'UMR – CNRS 6134 de l'Université de Corse. Cette thèse vient en appui au

projet « Suivi des populations naturelles de l'oursin violet *Paracentrotus lividus* et maîtrise de la reproduction pour une gestion durable de la pêche oursinière en Corse » réalisé au sein de l'UMS-CNRS 3514 STELLA MARE. Les grands axes d'étude de ce programme de recherche sont (i) le suivi des populations naturelles au sein de plusieurs sites de Corse, (ii) l'optimisation d'un protocole d'élevage de *P. lividus* comprenant la phase de ponte et la croissance jusqu'à la phase juvénile, (iii) le développement d'une unité d'affinage d'adultes, (iv) la conception de micro-habitats de protection.

L'objectif majeur de ces travaux de thèse est d'apporter aux gestionnaires et aux législateurs de nouvelles données biologiques permettant d'assurer la pérennité de *P. lividus* et le maintien des activités de pêche oursinière en Corse. Dans un premier temps, il est fondamental d'acquérir des données initiales quant à l'état des stocks sur l'ensemble de la Corse, puis de comprendre la dynamique des populations régissant cette espèce, de même que les paramètres pouvant influencer la répartition de la population. Ainsi les présents travaux se déclinent autour de trois grands axes :

**Axe 1 : Modèles spatio-temporels de la démographie et de la diversité génétique de *Paracentrotus lividus* autour de la Corse** (Structurations démographique et génétique)<sup>2</sup>

**Axe 2 : Influence des paramètres environnementaux sur les schémas spatio-temporels des indices gonadiques et sur le cycle de vie de *Paracentrotus lividus* en Corse** (Étude du cycle en milieu naturel)

**Axe 3 : Comparaison du comportement alimentaire des stades juvéniles et adultes de *Paracentrotus lividus* en laboratoire** (Préférences alimentaires)

En préambule, nous ferons état des problématiques de *P. lividus* propres à la Corse puis présenterons les caractéristiques géographiques, climatiques et hydrodynamiques de l'île. Nous aborderons également la stratégie d'échantillonnage employée.

---

<sup>2</sup> Les éléments entre parenthèses correspondent aux abréviations utilisées pour désigner les différents axes

## CHAPITRE 1 - INTRODUCTION GENERALE

Dans l'**axe 1** nous initierons un suivi des populations de *P. lividus* du littoral corse et évaluerons les schémas spatio-temporels des densités recensées. Une étude des habitats permettra de déterminer si ces derniers influencent la structuration de ces populations. De la même façon, le recensement des densités associé au recouvrement végétal aidera à comprendre le degré d'influence de *P. lividus* sur les communautés de macrophytes. En parallèle, une analyse de la diversité génétique sera entreprise dans le dessein de déterminer l'existence potentielle d'une structuration génétique de l'oursin violet à l'échelle de la Corse et d'évaluer le niveau de cette diversité génétique. En outre, ces données permettront de renseigner sur l'histoire démographique des populations afin de détecter la présence possible de diminutions significatives des stocks naturels (Figure 1-8).

Dans une optique de gestion, il convient également de comprendre la dynamique de l'ensemble du cycle de vie à l'échelle d'un site. L'oursin présentant des stades de vie très distincts avec des phases pélagiques et benthiques, son cycle demeure complexe et l'acquisition de données inhérentes à chaque stade pourrait aider à une meilleure gestion de l'espèce. Ainsi, l'**axe 2** vise à déterminer les paramètres influençant chaque étape de ce cycle et les liens potentiels existant entre ces phases. Cette étude englobera l'analyse des phénomènes de ponte, *via* l'étude des indices gonadiques ainsi que toutes les phases du cycle. Pareillement au chapitre précédent l'influence de l'habitat sur les stades benthiques sera évaluée (Figure 1-8).

Compte tenu de l'étroitesse des liens unissant *P. lividus* aux communautés macrophytiques, la détermination des préférences alimentaires de cet oursin est fondamentale. Dans ce contexte, l'**axe 3** vise à comparer le comportement d'individus juvéniles et adultes en présence de trois espèces d'algues par l'intermédiaire d'une chambre de choix en forme de Y et par l'évaluation des taux de consommation journaliers. Les objectifs sont de comparer les préférences alimentaires des deux stades et d'observer si les espèces d'algues préférentielles sont également consommées par l'oursin. Cette étude permettra d'évaluer l'intérêt de la méthodologie de la chambre en Y sur l'espèce *P. lividus*. Ces données

pourront servir à la fois à l'élaboration de régimes alimentaires artificiels dans le cadre de l'échiniculture mais apporteront également des informations quant à l'impact potentiel dans le milieu naturel de *P. lividus* sur les trois espèces d'algues testées (Figure 1-8).

### Axe 1

Structurations démographique et génétique  
(Chapitre 3)

- Quel est l'état initial des stocks de *P. lividus* en Corse ?
- Existe-t-il une variabilité spatio-temporelle en terme d'abondance ?
- La répartition des oursins est-elle induite par l'habitat ?
- Est-ce que les oursins ont un impact sur le recouvrement végétal ?
- La diversité génétique de *P. lividus* en Corse est-t-elle similaire à celles d'autres régions ?
- Observe-t-on une structuration génétique spatiale à l'échelle de la Corse ?
- Observe-t-on des changements démographiques significatifs pour l'époque contemporaine en Corse ?

### Axe 2

Etude du cycle en milieu naturel  
(Chapitre 4)

- Quels sont les schémas spatio-temporels des indices gonadiques et des différents stades de vie de *P. lividus* ?
- Existe-t-il des corrélations entre les IG et/ou les différents stades de vie ?
- Quel est le degré d'importance des facteurs abiotiques sur les IG et stades ?
- La répartition des stades benthiques de *P. lividus* est-t-elle influencée par l'habitat ?

### Axe 3

Préférences alimentaires  
(Chapitre 5)

- Existe-t-il une différence comportementale en ce qui concerne la recherche de nourriture entre les juvéniles et les adultes ?
- Les préférences alimentaires sont-elles les mêmes pour les trois classes de tailles ?
- Est-ce que les espèces d'algues détectées comme attractives sont également consommées par les oursins ?
- Quels sont les taux de consommation moyens journaliers pour chaque classe de taille ?
- L'utilisation de la structure en Y est-elle fonctionnelle pour *P. lividus* ?

Figure 1-8 Problématiques principales des trois axes. Pour la présente figure, les titres ont été abrégés et la numérotation des chapitres est mentionnée. L'abréviation IG désigne les indices gonadiques

## CHAPITRE 1 - INTRODUCTION GENERALE

Enfin la dernière partie de cette thèse reprendra l'ensemble des résultats obtenus. Nous discuterons de l'intérêt d'acquérir des données inhérentes à la démographie et aux préférences alimentaires dans le cadre d'une gestion de l'espèce ainsi que de l'importance des interactions entre *P. lividus* et son habitat. En termes de perspectives, nous ferons état des méthodologies qui pourraient être appliquées afin de soutenir les populations fragilisées et d'aider à la gestion durable de la pêche oursinière en Corse.



## CHAPITRE 2

### CONTEXTE LOCAL ET STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

Le premier objectif du présent chapitre est de présenter le contexte local à travers une description de la situation géographique, climatique et hydrodynamique de la Corse. Nous aborderons par la suite le cas de la pêche en nous focalisant sur les modalités des captures de *P. lividus*, puis évoquerons les mesures de protection propres au littoral corse. Enfin, le second objectif de cette partie étant d'introduire les différentes méthodologies utilisées dans ces travaux, nous justifierons du choix des échelles spatiales et temporelles et expliquerons l'intérêt de chaque type de données collectées. Nous mentionnerons également les méthodes d'échantillonnage employées.



CHAPITRE 2 - CONTEXTE LOCAL ET STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

**I - La Corse : une île méditerranéenne**

**I - 1 - La mer Méditerranée**

La mer Méditerranée est une mer intercontinentale localisée entre l'Europe méridionale, le Nord de l'Afrique et l'Asie occidentale. Quasiment fermée, elle communique néanmoins avec l'océan Atlantique grâce au détroit de Gibraltar et au canal du Midi, avec la mer Noire via le détroit du Bosphore, avec la mer Rouge via le canal de Suez, avec la mer Marmara par le détroit des Dardanelles (Figure 2-1). Sa superficie est d'environ 2.5 millions km<sup>2</sup> et elle peut être subdivisée en deux bassins : le bassin occidental et le bassin oriental séparés par le seuil sicilo-tunisien. La Méditerranée orientale, d'une superficie d'environ 1 650 000 km<sup>2</sup> (Coll et al., 2011) est localisée au Nord par la Turquie et s'étend sur toute la partie Est méditerranéenne jusqu'au Sud. Le bassin occidental représente quant à lui, environ un tiers de la surface totale soit 821 300 km<sup>2</sup>.



Figure 2-1 Carte du bassin Méditerranéen montrant les voies de communication entre la mer Méditerranée et les mers ou océans adjacents. Les mers et bassins sont référencées en bleu, les pays et îles, en noir, les voies de communication, en violet

**I - 2 - Situation géographique de la Corse**

La Corse est une île méditerranéenne située dans la partie Nord du bassin occidental (Figure 2-1). Elle est la quatrième plus grande île de Méditerranée avec une superficie de

## CHAPITRE 2 - CONTEXTE LOCAL ET STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

8 722 km<sup>2</sup>, derrière Chypre ( $\approx 9\,251$  km<sup>2</sup>), la Sardaigne ( $\approx 24\,000$  km<sup>2</sup>) et la Sicile ( $\approx 25\,700$  km<sup>2</sup>). La Corse est souvent qualifiée de « montagne dans la mer » du fait de la présence de hauts sommets, ainsi son altitude moyenne s'élève à 568 m et elle compte plus de vingt sommets supérieurs à 2 000 m d'altitude. Sa superficie côtière représente plus de la moitié du littoral français méditerranéen et s'étend sur 1 047 km. Concernant la géologie des fonds marins on distingue la Corse hercynienne majoritairement granitique, située au Sud-Ouest et la Corse alpine, localisée au Nord et Nord-Est (Pluquet, 2006). La composition de cette dernière est dominée par des schistes lustrés, des amphibolites, des serpentinites et des gabbros.

### **I - 3 - Climat et hydrodynamisme en Corse**

La Corse présente un climat de type méditerranéen caractérisé par des saisons hivernales douces et humides et par des étés chauds et secs. Du fait de la présence de la mer Méditerranée dont la température des masses d'eau évolue lentement, le climat est tempéré. De forts écarts de température sont néanmoins observables et selon l'altitude, on distingue souvent plusieurs climats au sein de l'île. Au niveau du littoral, le climat méditerranéen domine et est présent jusqu'à 200 m d'altitude. Les précipitations varient également en fonction de l'altitude, on compte en moyenne environ 500 mm par an sur le littoral contre 2000 mm au niveau des sommets. La Corse est très venteuse et les vents proviennent de toutes les directions. On distingue la Tramontana venant du Nord (froid et sec), le Grecale issu du Nord-Est (humide et lourd), le Levante de l'Est (humide et chaud), le Sirocco issu du Sud ou Sud-Est (humide et chaud), le Libecciu venant du Sud-Ouest (présentant de fortes variations de températures), le Ponente venant de l'Est (sec et chaud) et le Maestrale (sec et froid) (Figure 2-2).

## CHAPITRE 2 - CONTEXTE LOCAL ET STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

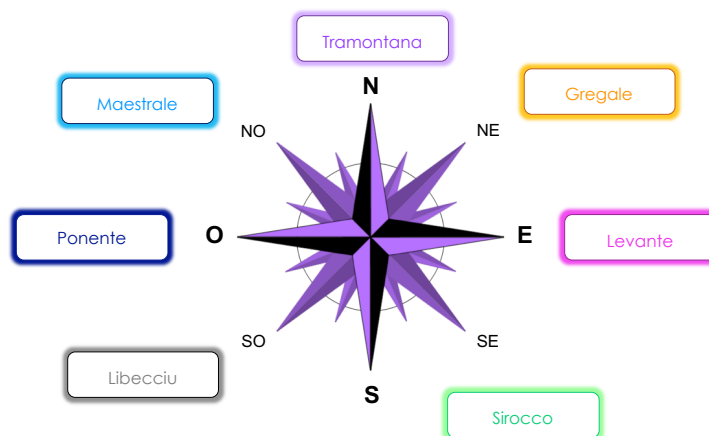


Figure 2-2 Rose des vents de Corse

Le plateau continental est majoritairement étroit notamment sur la partie Ouest au sein de laquelle l'isobathe 200 m est situé à une faible distance du rivage (moins de 1 mille pour certaines zones jusqu'à 5 milles). Sur la partie Est, l'isobathe 200 m est plus éloignée du rivage ( $\approx 7$  milles) néanmoins la profondeur n'excède que très rarement les 500 m.

Les eaux de la couche de surface de Méditerranée sont présentes jusqu'à 100 m, voir 200 m et sont qualifiées d'eaux atlantiques modifiées ou MAW (Modified Atlantic Water). Cette masse d'eau provenant de l'Atlantique arrive en Méditerranée par le détroit de Gibraltar, longe les côtes africaines et, subit au niveau de l'Algérie de nombreuses perturbations conduisant à la formation de méandres et de tourbillons (Figure 2-3). Par la suite, le courant se sépare au niveau de la Tunisie en deux branches, la première bifurcation survient au niveau du détroit sicilien et se dirige vers le bassin oriental, la seconde remonte vers la mer Tyrrhénienne et est appelée le courant Est-Corse. Les courants Est et Ouest de la Corse se rejoignent au niveau de la partie Nord-orientale de l'île pour former le courant Liguro-provençal qui remonte vers le Nord de l'Italie et de la Provence. Entre la Sardaigne et l'extrême Sud de la Corse, on observe la présence d'un tourbillon provoqué par la présence régulière de vents dans cette région, tout au long de l'année. On note également la présence d'un front séparant des eaux chaudes du sud, d'eaux plus froides et remontant des Baléares vers le Nord-Ouest de la Corse.

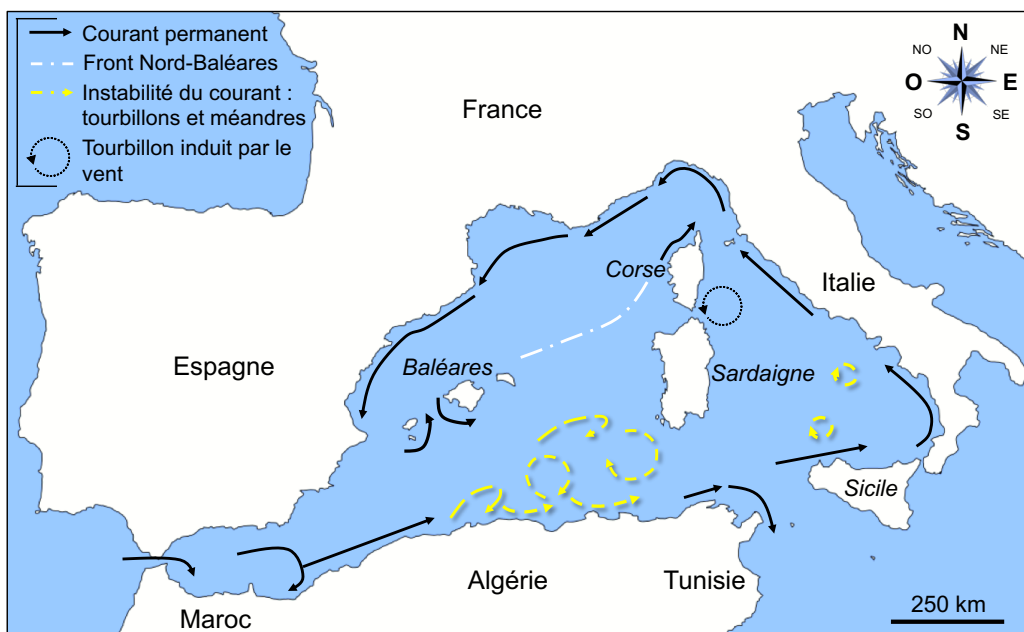


Figure 2-3 Représentation simplifiée des principaux courants de surface du bassin occidental méditerranéen (d'après Millot & Taupier-Letage (2005))

### I-4 - La pêche en Corse

En Corse, plus de 95 % des méthodes de pêche professionnelles sont artisanales. En 2015, le CRPMEM (Comité Régional des Pêches Maritimes et des Élevages Marins de Corse) recensait 209 navires et 300 marins-pêcheurs répartis au sein de quatre prud'homies de pêche : la prud'homie de Bastia — Cap-Corse, la prud'homie de Balagne, la prud'homie d'Ajaccio — Propriano — Cargèse et la prud'homie de Bonifacio (Figure 2-4). La pêche aux oursins fait partie intégrante du patrimoine culturel Corse. Cette activité artisanale est soumise à de nombreuses restrictions. Par exemple, seule la pêche en apnée est autorisée pour les pêcheurs récréatifs comme professionnels. Auparavant, la capture de *P. lividus* était autorisée durant les mois en « R » mais elle est aujourd'hui limitée à quatre mois et s'étend ainsi du 15 décembre au 15 avril. Ces périodes peuvent varier en fonction des années et/ou de la prud'homie. Elles peuvent être fixées en concertation avec les pêcheurs professionnels. Tout comme sur le continent, la taille minimale de capture en mer est fixée pour des individus dont le diamètre du test (hors radioles) est supérieur ou égal à 5 cm (hors radioles). Les quotas de captures sont les suivants : 500 douzaines par semaine et par embarcation et trois douzaines

## CHAPITRE 2 - CONTEXTE LOCAL ET STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

par jour et par pêcheur récréatif. Actuellement on comptabilise une trentaine de licences de pêche professionnelle.

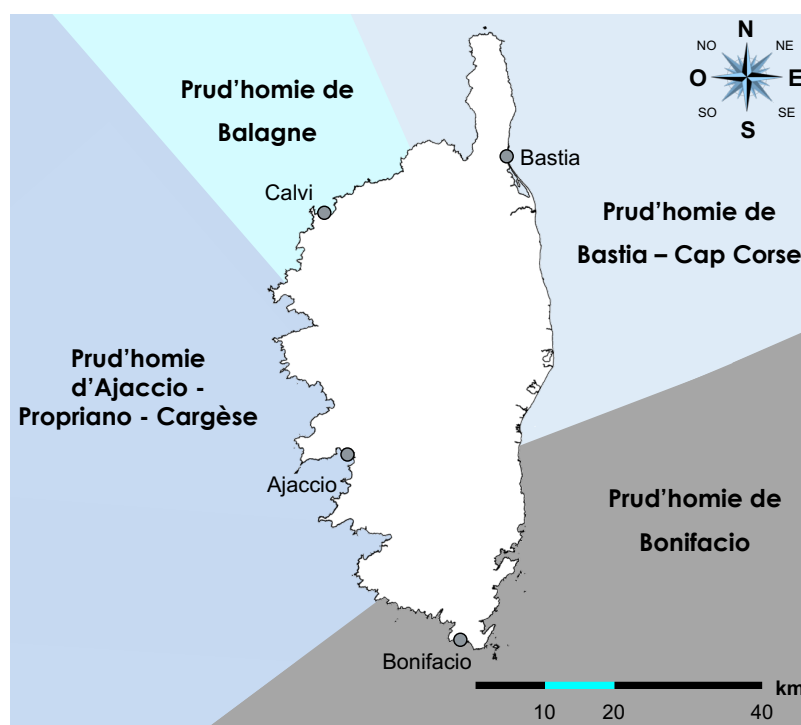


Figure 2-4 Localisation des quatre prud'homies de pêche de la Corse

En Corse, peu de d'études existent sur les effets de la pêche sur *P. lividus*. Dans un rapport, Patrissi et al. (2014) publient des données collectées à partir d'une trentaine de pêcheurs professionnels. Sur vingt-cinq pêcheurs questionnés, 76 % ont décrit une baisse de leurs captures au cours du temps. Pour 44 % d'entre eux, la diminution de la ressource serait due à la pêche de plaisance et notamment à des activités de braconnage, à des pathologies liées à l'oursin (40 %) ou à des pollutions de l'eau (8 %). Cette étude a également mis en évidence l'implication des pêcheurs professionnels vis-à-vis de la diminution de la ressource car trois quarts d'entre eux ont observé une diminution des stocks naturels de *P. lividus* et 82% d'entre eux estiment que les quotas sont adaptés. Pour l'année 2007-2008, des estimations des captures d'oursins ont été réalisées par la Réserve des Bouches de Bonifacio à Ventilegne (prud'homie de Bonifacio). Le nombre d'oursins pêchés est compris entre 25 000 et 50 000 oursins pour la pêche récréative et entre 60 000 et 70 000 oursins pour la pêche

professionnelle ce qui représente entre 1.3 % et 2 % des stocks en individus > 5 cm du site. Malgré ces quelques travaux, peu d'études existent sur la pêche des oursins en Corse.

### **I - 5 - Mesures de protection du littoral Corse**

#### *I-5-1-Problématique des zones côtières*

Les zones côtières méditerranéennes ont un rôle écologique fondamental car elles sont particulièrement riches en termes de biodiversité (Pergent-Martini et al., 2006) mais elles sont généralement soumises à de fortes pressions anthropiques. On recense en Corse, environ 320 000 habitants sédentaires et l'île accueille 300 000 touristes au cours des mois de juillet et août avec un maximum de 430 000 non-résidents lors du pic de fréquentation à la mi-août (Bonfont et al., 2015). La majorité de la population réside sur le littoral mais le trait de côte de l'île demeure peu artificialisé. Bien qu'il soit complexe de quantifier les effets du tourisme sur le milieu marin, la sur-fréquentation du littoral notamment l'été, impacte les zones côtières. Au regard de la fragilité de ces écosystèmes, de nombreuses mesures sont prises afin de préserver ces zones.

#### *I-5-2-Mesures internationales et nationales*

Depuis une trentaine d'années on observe une prise de conscience au niveau international concernant le maintien de la biodiversité et de façon plus globale, de l'importance de l'écologie. Suite au Sommet de la Terre de Rio (1992) organisé par l'ONU, le maintien de la biodiversité est devenu un enjeu majeur. Par la suite, le Sommet Mondial sur le Développement Durable de Johannesburg (2002) a mis l'accent sur le développement d'aires marines protégées pour 2012. Au cours de l'année 2010, déclarée année de la biodiversité, a été organisé le Sommet de Nagoya au cours duquel les états signataires se sont engagés à développer des plans d'actions sur la période 2011-2020 visant à protéger 10 % des océans pour l'année 2050. Pour répondre à ce dernier objectif, la France a souhaité travailler sur le développement d'un réseau d'AMPs (Aires Marines Protégées). Ainsi, la France a décidé d'étendre son réseau Natura 2000, d'appuyer les actions du Conservatoire du littoral et de

## CHAPITRE 2 - CONTEXTE LOCAL ET STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

créer huit Parcs Naturels Marins (PNM). Suite aux Grenelles de l'environnement et de la mer (2009), la France a fixé comme objectif que les AMP couvrent 10 % des eaux françaises en 2012 et 20 % en 2020.

### *I-5-3-Mesures régionales*

Le Parc Naturel Régional de la Corse (PNRC) a vu le jour dans les années soixante-dix avec pour objectifs la gestion d'espaces naturels et la création de réserves naturelles. Dans les années quatre-vingt-dix est créé l'Office de l'Environnement de la Corse (OEC) et c'est également au cours de cette décennie que le Conservatoire du littoral acquiert de nombreux sites. Ce dernier comporte aujourd'hui un peu plus de soixante-dix sites correspondant à environ 18 000 hectares protégés. Au niveau des AMP, la Corse comporte sept réserves naturelles dont cinq sont situées sur le littoral : la réserve naturelle de Scandola (classée en 1976 et gérée par le PNRC), la réserve naturelle des îles Cerbicale (classée en 1981 et gérée par l'OEC), la réserve naturelle de l'étang de Biguglia (classée en 1994 et gérée par le département de Haute-Corse), la réserve des Bouches de Bonifacio (classée en 1999 et gérée par l'OEC, à laquelle a été annexée l'ancienne réserve naturelle des îles Lavezzi), la Réserve des îles du Cap Corse (classée en 2017 et gérée par l'association Finocchiarola-Pointe du Cap Corse). Le 15 juillet 2016, un décret annonce la création du Parc Naturel Marin du Cap Corse et de l'Agriate comprenant 6 830 km<sup>2</sup>.

## **II - Stratégie d'échantillonnage**

### **II - 1 - Échantillonnage spatial**

Les sites étudiés ont été choisis en concertation avec les pêcheurs professionnels. Pour l'évaluation initiale des stocks de *P. lividus* trois sites ont été sélectionnés dans la prud'homie de Bastia – Cap Corse (Macinaggio, Albo et Nonza), un site dans la prud'homie de Balagne (Vallidone), deux sites dans la prud'homie d'Ajaccio – Propriano – Cargèse (les Sanguinaires et Isolella) et deux sites dans la prud'homie de Bonifacio (Punta di u catu et Tonnara) (Figure 2-5). A l'exception de Nonza, situé dans le cantonnement de pêche de Saint Florent, tous ces



## CHAPITRE 2 - CONTEXTE LOCAL ET STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

sites sont fréquentés par les pêcheurs professionnels et/ou récréatifs. Trois sites supplémentaires ont été ajoutés pour les analyses génétiques : l'étang de Diana, l'étang d'Urbinu et un site situé en mer ouverte : « Urbinu extérieur ». Ces deux étangs sont connus pour abriter *P. lividus* mais la taille des oursins présents en étang étant nettement inférieure à celle des individus présents en mer, nous avons souhaité observer si des différenciations génétiques existaient entre les individus d'étang et de mer. En raison de sa proximité avec l'étang d'Urbinu, « Urbinu extérieur » représente un site témoin. Pour l'étude du cycle de vie en milieu naturel, nous avons souhaité recentrer l'échantillonnage sur deux sites afin d'affiner l'échelle spatiale en augmentant le nombre de réplicats. Ainsi, l'ensemble du cycle a été étudié sur les sites d'Albo et de Nonza afin de pouvoir comparer les densités d'un site pêché avec celles d'un site protégé. Enfin, pour l'évaluation des préférences alimentaires, le prélèvement des macrophytes et des individus de *P. lividus* a été réalisé à Albo.

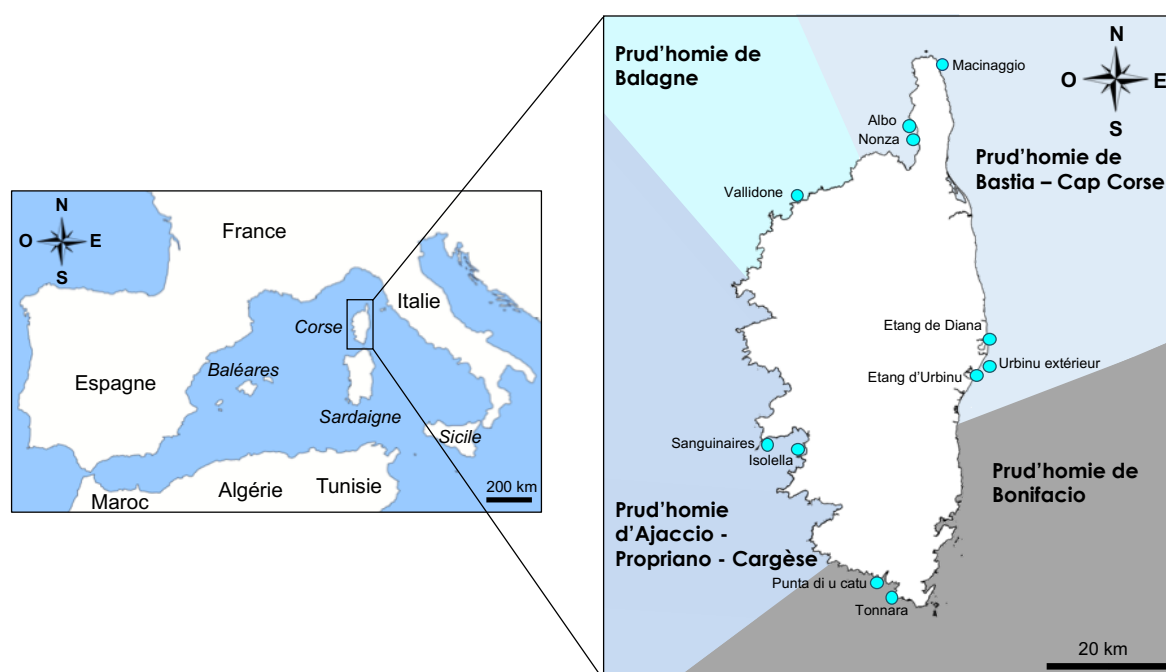


Figure 2-5 Localisation de la Corse et des sites d'étude

### II - 2 - Échantillonnage temporel

L'acquisition des données de ces travaux de thèse a débuté au printemps 2013 avec le dénombrement des stades benthiques de *P. lividus* via l'utilisation de transects non

## CHAPITRE 2 - CONTEXTE LOCAL ET STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

permanents (Figure 2-6). Des dénombrements des populations de *P. lividus* ont été réalisés aux printemps 2013 et 2014 et aux automnes 2013 et 2014, la méthodologie sera explicitée ultérieurement. Concernant l'étude du cycle, un suivi mensuel des indices gonadiques et des stades larvaires a été entrepris de juin 2015 à décembre 2016. Afin d'obtenir des données temporellement plus précises lors de la période de ponte printanière supposée, le suivi des indices gonadiques et des larves de *P. lividus* a été réalisée de façon hebdomadaire d'avril à juillet pour les deux années étudiées. Pour cette même étude, un comptage hebdomadaire des juvéniles post-métamorphiques a été effectué de mai à juillet 2015 et d'avril à juillet 2016. Enfin, des comptages des stades juvéniles à adultes ont été réalisés aux automnes 2015 et 2016. Pour l'évaluation des préférences alimentaires, le matériel biologique a été collecté chaque semaine précédant les expérimentations.

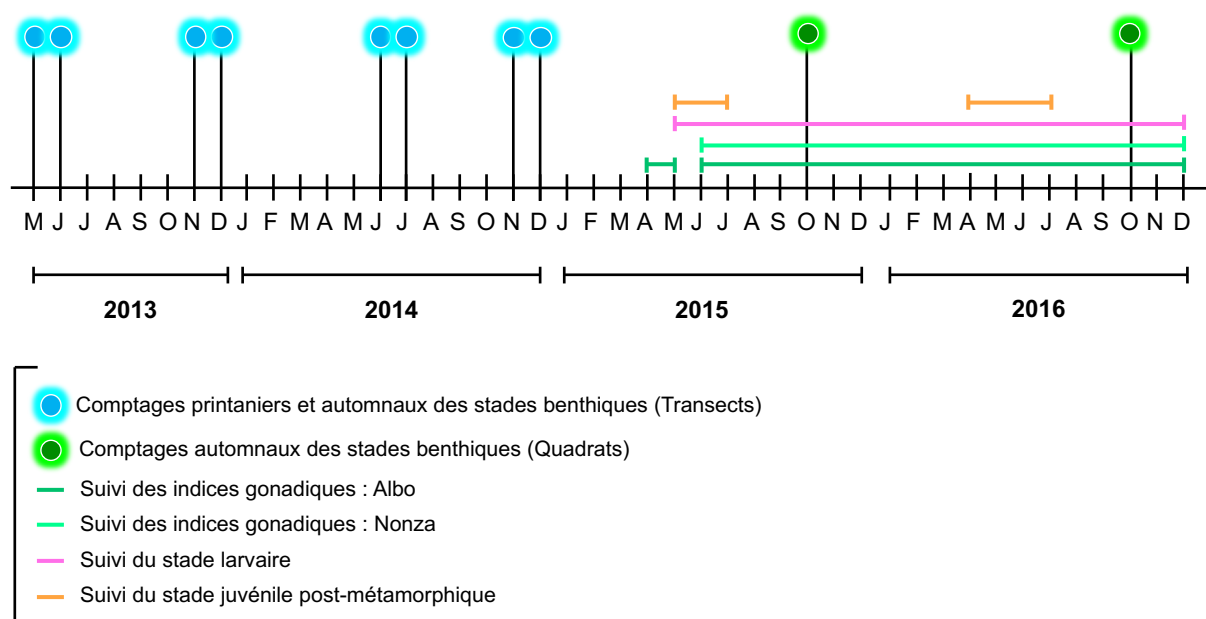


Figure 2-6 Chronogramme des études démographiques réalisées en milieu naturel entre mai 2013 et décembre 2016

### II - 3 - Type de données collectées

Les données démographiques ont pour vocation la compréhension des schémas spatio-temporels des populations de *P. lividus*. Au regard de la variabilité du cycle de cet oursin l'échantillonnage des densités doit être adapté à chaque stade. De ce fait, les objectifs sont

## CHAPITRE 2 - CONTEXTE LOCAL ET STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

d'une part, l'étude de la chronologie du cycle ainsi que la détermination des corrélations potentielles existant entre les différentes phases et d'autre part, l'évaluation des stocks des stades benthiques du littoral corse. C'est pourquoi différentes méthodologies ont été utilisées (Figure 2-7). La présente partie abordera les techniques de collecte mais le détail des protocoles sera explicité dans les chapitres concernés.

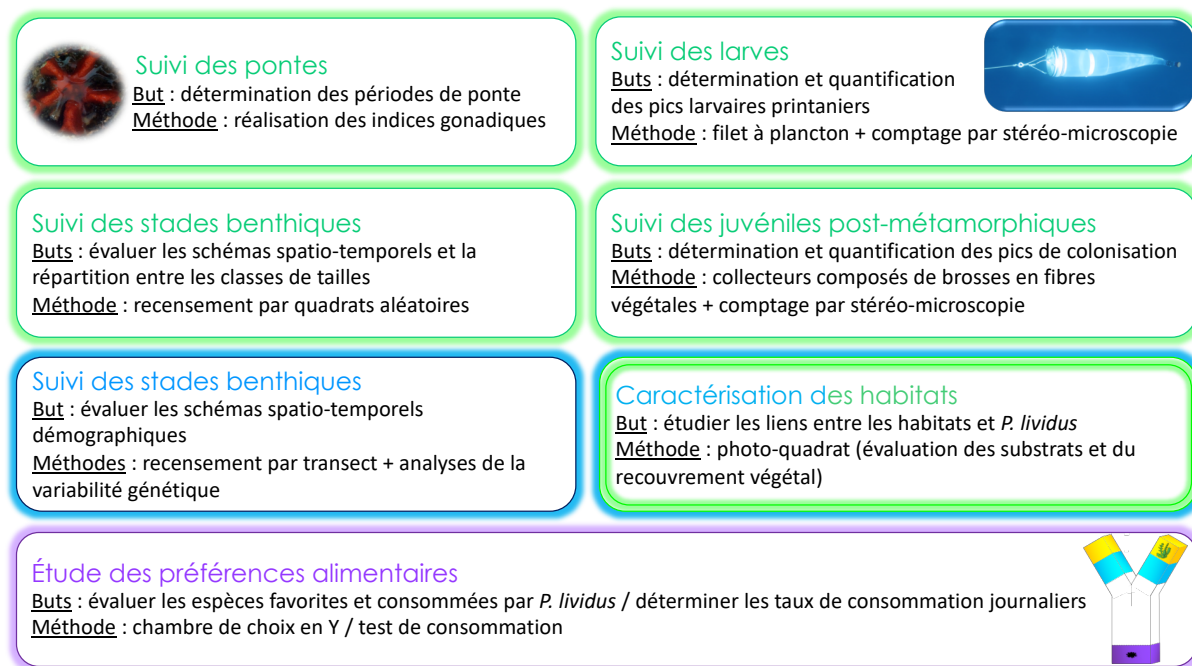


Figure 2-7 Méthodologies employées dans la présente thèse. Les techniques en bleu ont été utilisées dans le cadre de l'axe 1, celles en vert dans l'axe 2 et celles en violet l'axe 3

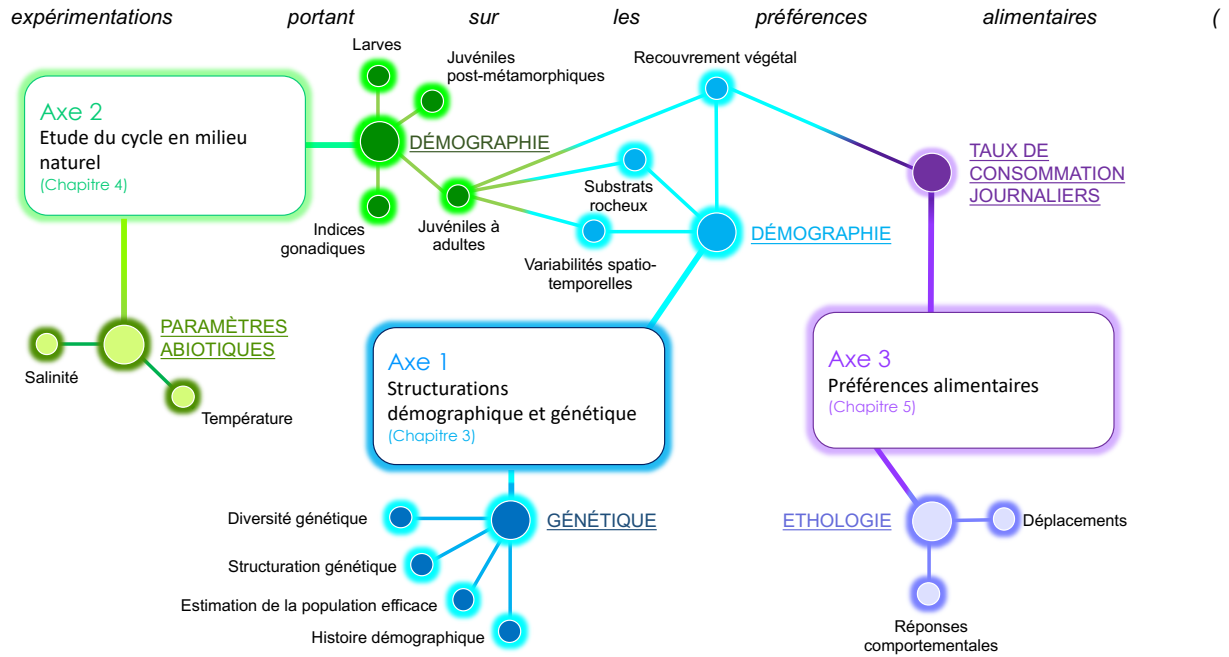
Dans un premier temps, un suivi des indices gonadiques a été entrepris afin de pouvoir déterminer la ou les période(s) de ponte. En effet, l'étude du degré de remplissage des gonades permet d'observer les périodes de maturation et leur diminution brutale témoigne en général, de l'émission des gamètes dans le milieu. Le prélèvement des larves pélagiques a été réalisée grâce à un filet à plancton puis le dénombrement est effectué par stéréo-microscopie. L'objectif est de déterminer et de quantifier le ou les pic(s) larvaire(s). Pareillement l'échantillonnage des juvéniles post-métamorphiques a pour vocation d'évaluer l'importance de la colonisation. La méthode de recensement consiste à utiliser des collecteurs pourvus de brosses en fibres végétales qui piègeront les post-larves et au sein desquelles la métamorphose s'opérera. Le dénombrement des juvéniles post-métamorphiques s'effectue

## CHAPITRE 2 - CONTEXTE LOCAL ET STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

également par stéréo-microscopie. Le suivi des stades benthiques a été réalisé avec deux méthodes. Dans la première, les comptages ont été effectués à l'aide de transects, alors que des quadrats ont été utilisés dans la seconde. Les deux techniques ont été utilisées respectivement pour l'étude de la structuration démographique et pour l'étude du cycle. Comme l'interprétation des tendances démographiques requiert un suivi à long-terme des populations, une étude de la diversité génétique a été entreprise en parallèle, à l'aide de cinq marqueurs microsatellites. Étant donné que les facteurs démographiques comme la variation des effectifs influencent ces marqueurs, ces derniers permettent d'apporter des informations sur l'histoire des populations aux échelles contemporaine et à long-terme notamment par l'intermédiaire de l'indicateur  $N_e$ .

*Une analyse de l'habitat a également été effectuée afin d'observer ses liens potentiels avec l'oursin violet. La méthode des photo-quadrats a été employée au cours des dénombrements de P. lividus. Chaque quadrat est surmonté d'un appareil photo et les images obtenues sont par la suite traitées par ordinateur. Lorsque la technique des transects a été employée, des quadrats ont été placés afin de délimiter la zone à étudier. Les données issues de cette partie permettront de déterminer les espèces d'algues à tester au cours des*

## CHAPITRE 2 - CONTEXTE LOCAL ET STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE



Annexe 1). Pour ces dernières, une chambre de choix en Y en plexiglass a été conçue afin de lister les choix des oursins en présence d'algue(s) ainsi que leurs mouvements. La structure comporte un appareil photo pourvu d'un intervallo-mètre qui permet la prise photo à un intervalle de temps paramétré. Les déplacements et les choix sont obtenus suite au traitement des photographies. Enfin, des tests de consommation dans des tamis ont également été réalisés afin de définir les taux de consommation journaliers.

## CHAPITRE 3

### Modèles spatio-temporels de la démographie et de la diversité génétique de *Paracentrotus lividus* autour de la Corse

(Structurations démographique et génétique)<sup>3</sup>

Au regard de la surexploitation de l'oursin *Paracentrotus lividus* dans certaines zones méditerranéennes, ce chapitre vise à étudier les structurations démographiques et génétiques de cette espèce en Corse. Le recensement des stocks naturels a mis en exergue des densités comprises entre 0 et 2.18 ( $\pm 0.41$  [SE]) individus.m<sup>-2</sup> et a permis de détecter une variabilité spatio-temporelle des abondances. Parallèlement, une forte diversité génétique ainsi qu'une faible structuration génétique ont été observées. Compte tenu des estimations de l'indicateur  $N_e$  contemporain et de l'homogénéité de la diversité génétique, nos données suggèrent que la population de *P. lividus* corse n'est pas réellement surexploitée. Enfin, ce chapitre a mis en évidence une répartition de l'oursin violet selon sa classe de taille sur les différents types de recouvrement végétal démontrant ainsi l'étroite interaction entre cette espèce et son habitat.



<sup>3</sup> Ce chapitre a fait l'objet d'un article accepté dans *Mediterranean Marine Science* et intitulé: "Spatio-temporal patterns based on demographic and genetic diversity of the purple sea urchin *Paracentrotus lividus* in the area around Corsica (Mediterranean Sea)". (S. Duchaud, E.D.H. Durieux, S. Coupé, V. Pasqualini & S. Ternengo).

### CHAPITRE 3 - MODELES SPATIO-TEMPORELS DE LA DEMOGRAPHIE ET DE LA DIVERSITE GENETIQUE DE *PARACENTROTUS LIVIDUS* AUTOUR DE LA CORSE

#### **I - Introduction**

L'oursin violet *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) (Echinoidea : Parechinidae) est une espèce communément observée dans les écosystèmes côtiers et au sein des zones intertidales (Boudouresque & Verlaque, 2013). Principalement présent entre 0 m et 30 m de profondeur (Mortensen, 1927) ses abondances décroissent en deçà de 10 m (Chelazzi et al., 1997). En Méditerranée, *P. lividus* affectionne particulièrement les récifs rocheux, les herbiers de *Zostera marina* et de *Posidonia oceanica* (Verlaque, 1987), qui lui servent à la fois d'habitat et de ressources alimentaires (Prado et al., 2007). L'oursin violet peuple également certaines lagunes côtières comme celle de Thau ou l'étang d'Urbino au sein desquels il est observé sur des substrats vaseux ou sur du sable grossier (Fernandez et al., 2006 ; 2012). La dépendance de *P. lividus* par rapport à son habitat ainsi que la complexité de ce dernier influencent fortement la structure de la population (Prado et al., 2012). En outre, de nombreux facteurs comme la température et/ou la salinité peuvent affecter les abondances de cet oursin (Fernandez et al., 2006). La présence d'espèces telles que, par exemple, l'oursin noir *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758) (Echinoidea : Arbaciidae) peut également impacter la répartition spatiale de *P. lividus* (Bulleri et al., 1999 ; Chelazzi et al., 1997). Enfin, les facteurs anthropiques comme la destruction des habitats (Prado et al., 2012) ou la récolte (Andrew et al., 2002 ; Ceccherelli et al., 2011 ; Pais et al., 2007) peuvent influencer la structure des populations et en particulier celles d'individus dont la taille est supérieure à 5 cm (taille minimale de capture autorisée). La pêche oursinière est commune dans de nombreux pays méditerranéens et, est pratiquée aussi bien par les pêcheurs professionnels, que par les pêcheurs récréatifs (Guidetti, 2004). Des phénomènes de surpêche ont par ailleurs été constatés dans certaines zones méditerranéennes (Andrew et al., 2002 ; Bertocci et al., 2014 ; Pais et al., 2012). Il convient de noter que le réchauffement climatique et l'augmentation de la température de l'eau qui en résultent sont susceptibles d'entraîner un effondrement des

## CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

populations de *P. lividus* (Rilov, 2016; Yeruham et al., 2015) au profit du développement d'*A. lixula* (Privitera et al., 2011). Par conséquent, les populations de *P. lividus* font l'objet de suivis à long-terme rendant compte de l'évolution démographique sur plusieurs générations (Hereu et al., 2012; Pais et al., 2012).

Les oursins possèdent un cycle de vie complexe. A chaque épisode de reproduction, les adultes benthiques donnent naissance à des larves pélagiques qui peuvent se disperser sur de longues distances par rapport à leur lieu de naissance (Cowen et al., 2006). Les nouvelles recrues s'installant au sein d'une population assurent ainsi le maintien démographique de la population réceptrice et influencent sa diversité génétique. Comme c'est le cas pour la plupart des espèces marines comprenant des phases pélagiques, *P. lividus* dispose d'une forte variabilité au niveau de sa phase de colonisation<sup>4</sup> (Hereu et al., 2004) et de son succès reproducteur (Calderón et al., 2012; Hedgecock, 1994) ce qui peut conduire à une structuration génétique transitoire au sein des cohortes (Couvray & Coupé, 2018; Johnson & Black, 1982).

Dans les bassins atlantique et méditerranéen, les populations de *P. lividus* sont caractérisées par une grande diversité génétique. L'utilisation de marqueurs nucléaires ou mitochondriaux a permis de mettre en évidence des structurations spatiales entre des deux bassins (Calderón et al., 2008; Duran et al., 2004) ainsi qu'entre le bassin adriatique et les bassins méditerranéens occidental et oriental (Maltagliati et al., 2010). Récemment, Paterno et al. (2017) ont révélé la présence d'une différenciation génétique entre les régions Nord et Sud du bassin occidental méditerranéen en utilisant plus de 1 000 SNPs (*Single-Nucleotide Polymorphisms*). En outre, de faibles structurations génétiques, potentiellement inférieures à l'aire de dispersion larvaire ont pu être identifiées à l'échelle des bassins voire à l'échelle régionale. Ce phénomène peut s'expliquer par la forte variabilité du succès reproducteur et par des caractéristiques hydrologiques supposées comme relativement stables (Couvray &

---

<sup>4</sup> Le terme de colonisation sera employé pour désigner l'arrivée de juvéniles post-métamorphiques sur un habitat alors que le terme de recrutement sera utilisé pour qualifier l'arrivée de nouvelles générations au sein de la population adulte (Vigliola & Harmelin-Vivien, 2001)



### CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

Coupé, 2018; Penant et al., 2013). Dans les régions étudiées, la diversité génétique semble être, néanmoins, assez bien répartie au sein des populations et des cohortes ce qui laisse suggérer que la connexion entre les populations est relativement importante et que le nombre de recrues est suffisant pour maintenir le niveau de diversité génétique. Dans le bassin méditerranéen, la même structuration a été observée pour l'espèce *A. lixula* (Pérez-Portela et al., 2018).

L'indicateur  $N_e$  décrit la taille efficace d'une population et peut être défini comme étant le nombre d'individus d'une population idéale qui aurait le même taux de variation de fréquence allélique (ou hétérozygotie) équivalent à la population réelle. Le  $N_e$  permet d'obtenir des informations quant à l'histoire démographique d'une espèce. Les variations de cet indicateur permettent de renseigner sur les fluctuations de la taille des populations à différentes échelles spatiales (Wang, 2005) et temporelles, allant de l'antiquité jusqu'à l'époque contemporaine. Les estimations de  $N_e$  sont de ce fait très utiles pour la gestion et la conservation des espèces naturelles (Frankham, 2010; Hare et al., 2011; Ruggeri et al., 2016). Comme la diversité génétique tient compte du potentiel adaptatif d'une espèce il y a lieu de s'inquiéter lorsque des diminutions démographiques sont constatées. En outre, il est admis que la surexploitation réduit considérablement la diversité génétique de nombreuses espèces marines nuisant ainsi à leur biologie et à leur durabilité naturelle. Pour l'espèce *P. lividus*, le  $N_e$  local sur la côte ibérique a été estimé à une centaine d'individus (Calderón et al., 2009a). Bien qu'un nombre croissant d'études avancent que cet indicateur permet de recenser de façon efficace la taille de la population  $N_c$  (Ovenden et al., 2016), il convient de rappeler que cet usage demeure inadapté pour de nombreuses espèces marines. C'est par exemple le cas lorsque ces dernières présentent des taux de fécondité élevés, une forte variabilité du succès reproducteur et pour lesquelles l'indicateur  $N_c$  est 2 à 6 fois supérieur à l'indicateur  $N_e$  (Plough et al., 2016).

En Corse, *P. lividus* est une espèce emblématique et sa capture est réglementée (Figure 3-1). Les pêcheurs récréatifs et professionnels se doivent de respecter des quotas et

### CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

des périodes de pêche autorisées. En outre, seule la pêche en apnée est autorisée et seuls les individus dont le diamètre du test (hors radioles) est supérieur ou égal à 5 cm peuvent être pêchés. Malgré cette réglementation, les professionnels s'inquiètent quant au devenir de cette ressource. Cependant, à l'échelle de l'île, peu de connaissances existent sur la dynamique démographique et sur la diversité génétique de *P. lividus*. Quelques données démographiques sont toutefois disponibles sur certains sites spécifiques corses (Boudouresque et al., 1989; Fernandez et al., 2006). De plus, la structuration génétique de *P. lividus* en Corse demeure inconnue bien que des données parcellaires soient disponibles (Calderón et al., 2008 ; Penant et al., 2013). Considérant qu'une meilleure connaissance de la structure et de la dynamique des populations en Corse est nécessaire dans un contexte de durabilité des ressources, les objectifs de cette étude sont : (i) de déterminer la dynamique spatio-temporelle de *P. lividus* d'un point de vue démographique et génétique, (ii) d'estimer les effets potentiels des substrats rocheux et du recouvrement végétal sur les abondances de *P. lividus* et d'*A. lixula*.

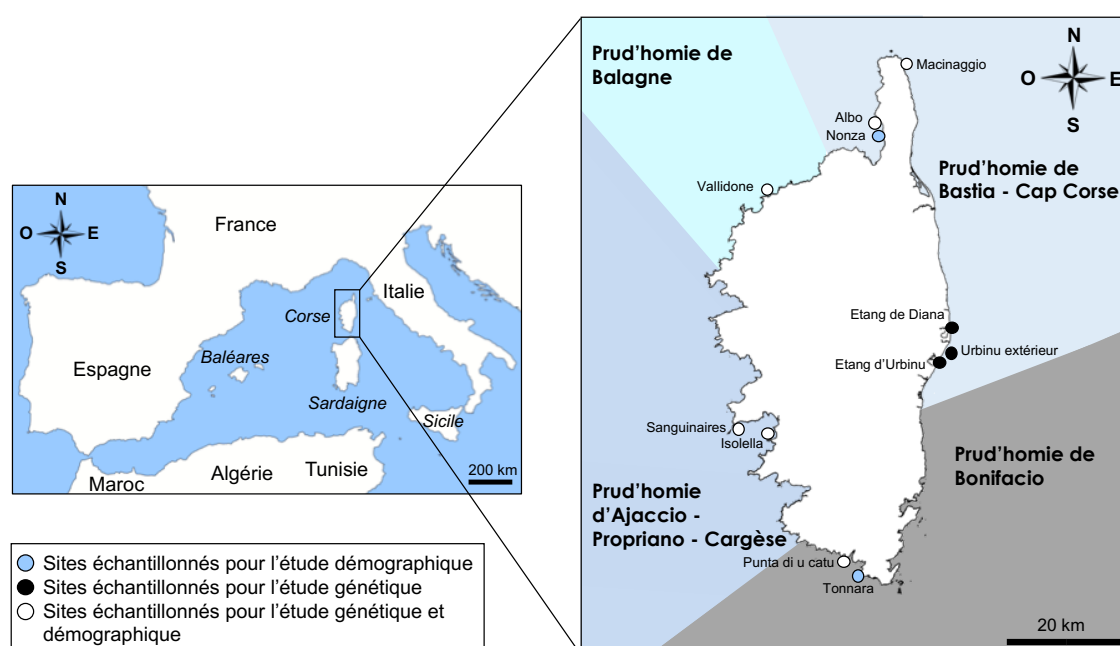


Figure 3-1 Localisation de la Corse (NO Mer Méditerranée, France) et des sites d'étude, au sein du bassin occidental méditerranéen

### II - Matériels et méthodes

#### II - 1 - Structure démographique des oursins

##### II- 1 - 1 - Collecte des données

Huit sites situés sur le littoral côtier corse ont été sélectionnés en raison de la fréquentation régulière des pêcheurs professionnels et récréatifs, avec une exception pour Nonza qui est intégré à la zone de cantonnement de pêche de Saint Florent (Figure 3-1). Ces sites ont également été sélectionnés en fonction de leur répartition au sein des quatre prud'homies de pêche (Figure 3-1). Comme indiqué précédemment, le choix de ces sites a été effectué en concertation avec les pêcheurs professionnels. Volontairement, aucun site n'a été sélectionné sur la partie Sud-orientale de la Corse car *P. lividus* y est peu présent du fait de la dominance de substrats sableux. L'étude a été réalisée aux printemps et automnes 2013 et 2014 soit respectivement après et avant la période de pêche autorisée.

Dans la présente étude, seuls les individus dont le diamètre de test (hors radioles) est supérieur à 2 cm ont été recensés. Le comptage est réalisé avec des transects non permanents d'une longueur de 20 m et subdivisés en quatre parties de 5 m (Figure 3-2 (A)). Le recensement est effectué pour chacun des sites à 3 m, 6 m et 9 m de profondeur (Figure 3-2 (B)). Deux plongeurs placés de part et d'autre du transect recensent et mesurent tous les oursins présents dans une bande d'1 m. L'aire d'étude est de 40 m<sup>2</sup>. Les individus sont classés selon trois classes de tailles : « Petits » ( $2 \text{ cm} \leq \text{diamètre du test (hors radioles)} < 3 \text{ cm}$ ), « Moyens » ( $3 \text{ cm} \leq \text{diamètre du test (hors radioles)} < 5 \text{ cm}$ ) et « Grands » ( $\text{diamètre du test (hors radioles)} \geq 5 \text{ cm}$ ).

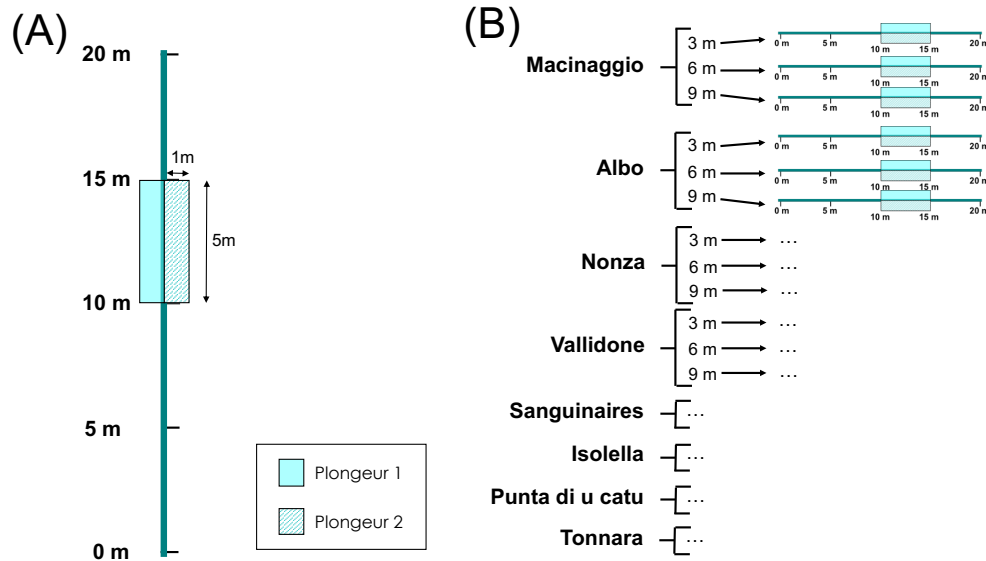


Figure 3-2 (A) Illustration d'un transect, (B) Échantillonnage spatial du recensement des stades benthiques

Les habitats ont été caractérisés par une évaluation du substrat et du recouvrement végétal au cours des comptages d'oursins. Sur chaque subdivision du transect, des quadrats d'1 m<sup>2</sup> ont été déployés et une photo de chacun des quadrats déployés, a été prise. Les proportions en termes de substrats et de recouvrement végétal sont estimées à partir des photos en subdivisant la photo sur ordinateur avec une échelle prédéfinie, afin de gagner en précision. D'après nos observations, la classification suivante a été établie pour les substrats : roche inclinée, dalle, bloc, galets et graviers, sable (Figure 3-3). Pour le recouvrement végétal, une classification établie par Ruitton et al. (2000) a été choisie : strate encroûtante, strate rasante, strate arbustive, strate arborescente. Une dernière catégorie a été ajoutée : *Posidonia oceanica*. Les quatre premières catégories se distinguent en fonction de la hauteur des végétaux : la strate encroûtante caractérise des espèces calcaires, la strate rasante regroupe des végétaux dont la hauteur est inférieure à 1 cm, la strate arbustive comprend des hauteurs situées entre 1 cm et 10 cm, enfin la strate arborescente correspond à des espèces supérieures à 10 cm (Figure 3-3).

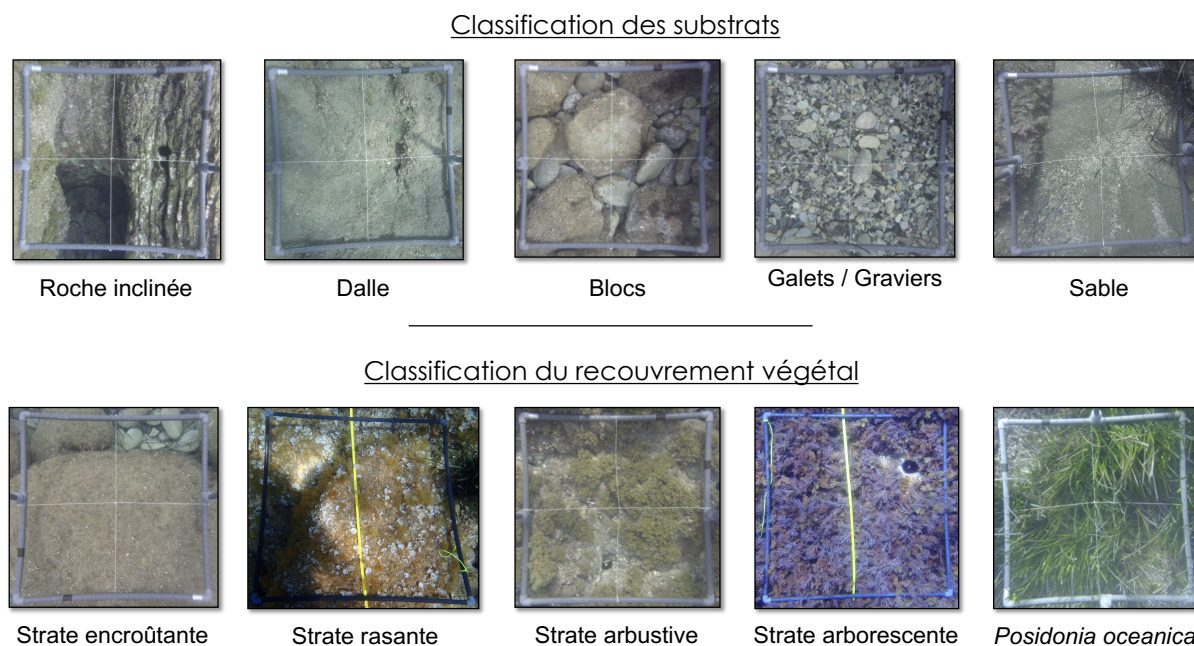


Figure 3-3 Illustrations des catégories de substrats et de recouvrement végétal. ©STELLA MARE

### II-1-2-Analyses statistiques des données

Lorsque la normalité (test de Kolmogorov-Smirnov) et l'hétéroscédasticité des données n'étaient pas respectées, des tests non-paramétriques ont été utilisés. En premier lieu, les facteurs « Année » et « Saison » ont été évalués séparément avec le test U de Mann-Whitney afin de pouvoir vérifier s'il était possible de combiner ces deux facteurs. Par la suite, les variabilités spatiale et temporelle ont été étudiées avec une analyse de la variance par permutation : la PERMANOVA. Une matrice de similarité de Bray-Curtis est calculée à partir des données d'abondance des oursins, transformées à la racine quatrième ( $\sqrt[4]{x}$ ) (Bray & Curtis, 1957). Un design hiérarchique à trois facteurs est appliqué : « Saison », « Profondeur » comme facteurs fixes et « Site » comme facteur aléatoire. Les facteurs « Saison », « Site » et « Profondeur » sont par la suite, testés par paires. Les *P*-values sont obtenues avec des permutations sans restriction des données brutes. L'influence du substrat et du recouvrement végétal sur les abondances de *P. lividus* et d'*A. lixula* a été évaluée avec une Analyse en Composantes Principales (ACP). L'ensemble des tests statistiques a été réalisé avec le logiciel XLSTAT v. 19.01 à l'exception de la PERMANOVA, obtenue avec le logiciel PRIMER v. 6.1.16.

### II - 2 - Analyses génétiques

#### *II-2-1-Collecte des échantillons*

Les prélèvements pour les analyses génétiques ont été effectués aux printemps 2013 et 2014 au sein de sept sites marins et de deux sites lagunaires (Figure 3-1). Le site marin « Urbinu extérieur » est localisé entre les étangs de Diana et d'Urbinu et permet de faire le lien entre les sites marins et lagunaires. Pour chaque zone et lorsque les stocks naturels le permettaient, 50 adultes (diamètre de test, hors radioles  $\geq 5$  cm) et 50 juvéniles (diamètre de test, hors radioles  $\leq 2$  cm) ont été prélevés. A même le bateau, cinq radioles sont collectées par adulte et trois par juvénile, à l'aide d'une pince à épiler. Afin de ne pas blesser l'animal, la radiole est cassée et non arrachée du test. Les oursins sont remis à l'eau dès que le prélèvement est terminé. Les radioles sont conservées dans des micro-tubes de 5 ml contenant de l'éthanol à 96 %. Dès le retour au laboratoire, les échantillons sont stockés dans un congélateur à  $-80^{\circ}\text{C}$  jusqu'à ce que l'étape d'extraction de l'ADN soit pratiquée. Pour la suite des analyses, les données ont été classées selon les neuf sites et selon trois cohortes : deux cohortes de juvéniles « Juvéniles 2013 » et « Juvéniles 2014 » et la cohorte « Adultes » (Annexe 2).

#### *II-2-2-Extraction et purification de l'ADN*

L'ADN génomique a été extrait et purifié à partir des radioles selon un protocole précédemment décrit par Coupé et al. (2011) La purification de l'ADN est réalisée avec le kit DNeasy Blood & Tissues et en suivant le protocole intitulé « animal tissue protocol » (QIAGEN®). Puis, l'ADN est élué dans 200  $\mu\text{l}$  de tampon d'éluion. La concentration et la pureté de l'ADN sont contrôlées par spectrophotométrie entre 260 nm et 280 nm (NanoDrop™ 1000, Amersham™). Les concentrations en ADN ont été ramenées à 20  $\text{ng}\cdot\mu\text{l}^{-1}$  par dilution avec du tampon d'éluion. Suite à leur purification, les ADN sont conservés au congélateur à  $-80^{\circ}\text{C}$ .

## CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

### *II-2-3-Génotypage*

Tous les individus sont génotypés avec cinq locus microsatellites décrits par (Calderón et al., 2009b) (PI\_28, PI\_Hist, PI\_T, PI\_B, PI\_C) grâce à des réactions en chaîne par polymérase (PCR) multiplexées. Les PCR sont réalisées avec un volume final de 25 µl contenant 50 ng d'ADN, 2.5 µl de tampon PCR 10X (5PRIME, Dutscher, France), 0.1 µM de chaque amorce (Eurogentec), 1.5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.2 mM de chaque désoxynucléoside triphosphate (Amersham, Orsay, France) et 0.6 U de Taq DNA polymérase (5PRIME, Dutscher, France). Les amorces sont marquées par fluorescence et le multiplexage est réalisé selon les combinaisons suivantes : PI\_28 (marqueur fluorescent : Dragonfly Orange) avec PI\_Hist (6-FAM), PI\_T (VIC) avec PI\_B (PET), PI\_C (NED). Le contrôle de la qualité est effectué avec un témoin positif (eau) pour chaque plaque comprenant 96 puits. La PCR comprend une phase de dénaturation initiale de 3 minutes à 94 °C, suivie par 35 cycles de dénaturation à 94°C de 50 secondes, d'une phase d'hybridation de 50 secondes à 53°C pour les locus PI\_28, PI\_B et PI\_C, ou à 58°C pour les locus PI\_Hist et PI\_T, d'une phase d'élongation à 72°C de 52 secondes et d'une phase d'élongation finale à 72°C de 10 minutes. Suite à l'amplification, la taille des fragments est mesurée par électrophorèse capillaire sur un séquenceur 3730XL (Applied Biosystems™) avec un marqueur de taille standard Genescan™ 600LIZ™ (Applied Biosystems™). Les pics ont été assignés avec le logiciel STR& v.2.2.30.

### *II-2-4-Diversité génétique et différenciation génétique des populations*

Les génotypes sont ordonnés dans une base de données Excel et l'analyse des données manquantes a été réalisée en utilisant le logiciel GenAIEx v.6.5. (Peakall & Smousse, 2006, 2012). Les individus présentant moins de quatre locus génotypés sont ôtés de la base de données de façon à ce que les données manquantes représentent moins de 5 % des données pour chaque locus et au sein de chaque population. Les allèles nuls, les « large allelic dropout » (caractérisant l'incapacité de la technique de génotypage à identifier un ou plusieurs allèles remarquables) et les erreurs d'assignation des pics sont également évalués avec le

## CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

logiciel Micro-checker v.2.2.3. (Van Oosterhout et al., 2004). L'influence potentielle d'allèles nuls supposés sur l'équilibre d'Hardy-Weinberg (HW) et sur la différenciation de la population est testée avec le programme FReeNA (Chapuis & Estoup, 2007).

La diversité génétique pour chaque locus et au sein de chaque population a été calculée. La diversité allélique ( $N_A$ ), la richesse allélique ( $A_R$ ) et les hétérozygoties observées et attendues (respectivement  $H_O$  et  $H_E$ ) sont évaluées avec le logiciel FSTAT v.2.9.3. (Goudet, 1995). Le déséquilibre de liaison au sein des locus est calculé pour chaque population avec ARLEQUIN v.3.5.1.2. (Excoffier & Lischer, 2010). La signification corrigée pour les tests multiples est établie en utilisant la procédure corrective de Benjamini et Hochberg (Narum, 2006).

Le coefficient de consanguinité de Weir & Cockerham ( $F_{IS}$ ) pour la population globale et au sein de chaque groupe est calculé avec FSTAT v.2.9.3. (Goudet, 1995). Mille génotypes aléatoires ont été évalués parmi les échantillons et les écarts significatifs par rapport à l'équilibre HW ont été calculés pour ces deux échelles en utilisant la procédure de randomisation (les  $P$ -values sont calculées en appliquant un test exact de 100 000 étapes dans la chaîne de Markov et 1 000 000 000 étapes de mémorisation) avec ARLEQUIN v.3.5.1.2. (Excoffier & Lischer, 2010).

La distribution des variations génétiques au sein de la population et des cohortes temporelles a été évaluée en testant l'hétérogénéité des fréquences alléliques avec un test exact réalisé avec différents scénarios de regroupement de localités. Par la suite, les valeurs par paires  $F_{ST}$  sont obtenues avec l'estimateur de Weir & Cockerham (1984) et les valeurs de  $P$ -value correspondantes avec ARLEQUIN v.3.5.1.2.

### *II-2-5-Estimation des populations efficaces contemporaines et à long-terme*

La taille de la population efficace ( $N_e$ ) est évaluée pour la population entière à partir d'une estimation de  $\Theta$  en utilisant le modèle de mutation microsatellite Brownien du logiciel MIGRATE v.2.4.1 (Beerli & Felsenstein, 2001). Chaque série de MIGRATE est réalisée avec



## CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

dix chaînes courtes de 10 000 échantillons et 500 arbres enregistrés, suivi d'une longue chaîne de 100 000 arbres échantillonnés et de 5 000 arbres enregistrés. Les valeurs  $\Theta$  ont été traduites en taille effective estimée  $N_e$  en divisant  $\Theta$  par quatre et par le taux de mutation des locus microsatellites,  $\mu$  devrait être compris entre  $10^{-2}$  et  $10^{-5}$  par locus et par génération (Weber & Wong, 1993), bien que  $10^{-3}$  et  $10^{-4}$  représentent généralement des taux de mutation respectivement élevés et moyens (Estoup & Angers, 1998; Jarne & Lagoda, 1996). Le  $N_e$  à long-terme a été estimé à l'échelle de l'île pour les cohortes « Adultes » et « Juvéniles ». La limite inférieure de l'IC a été fixée à 95 % (Waples & Do, 2010) car ainsi, les estimations  $N_e$  sont plus informatives.

### *II-2-6- Changements contemporains de la taille de la population*

Dans le dessein d'évaluer l'impact supposé d'une surexploitation, nous avons évalué la présence de goulots d'étranglement au sein de la population en utilisant la méthode de Cornuet & Luikart (1996) basée sur la perte d'allèles rares. Cette dernière résulte d'une réduction de la diversité allélique et d'une augmentation d'un excès d'hétérozygotes au sein des populations ayant connu un goulot d'étranglement récent et / ou de faible amplitude. Dans la présente étude, l'excès d'hétérozygotie est définie comme l'hétérozygotie d'Hardy-Weinberg moins l'hétérozygotie de la dérive mutationnelle et ne se réfère donc pas à l'hétérozygotie observée  $H_o$ . Cette méthode permet en outre, d'obtenir un faible taux d'erreur de type I (c'est-à-dire la détection d'un goulot d'étranglement alors qu'il n'existe pas). L'excès d'hétérozygotie ( $H_E > H_{EQ}$ ) est testé avec BOTTLENECK v.1.2.01. (Piry et al., 1999). Les distributions nulles de l'équilibre de la dérive mutationnelle sont déterminées par l'utilisation des modèles suivants : le T.P.M. (Two Phase mutation Model) (Di Rienzo et al., 1994), la proportion d'évènements mutationnels en une seule étape est fixée à 90 % et la variance à 12 % (Pujolar et al., 2011) ou, avec le modèle S.M.M. (Stepwise Mutation Model) qui ne comporte qu'une seule étape. Le modèle T.P.M. est considéré comme étant le plus approprié pour les locus microsatellites (Di Rienzo et al., 1994; Garza & Williamson, 2008; Shriver et al., 1993). Le test des rangs de Wilcoxon a été utilisé afin de déterminer l'importance des excès

en hétérozygotes. Ce test est le plus adéquat pour les études utilisant moins de vingt locus microsatellites (Piry et al., 1999). Ces analyses ont été réalisées pour chaque site, sur les cohortes « Adultes » et « Juvéniles » et sur l'ensemble de la population.

### III - Résultats

#### III - 1 - Variabilité spatio-temporelle des densités de *Paracentrotus lividus* autour de la Corse

Les densités moyennes ( $\pm$  erreur standard [SE]) de *P. lividus* sont représentées par site et par saison (Figure 3-4). Pour toutes les saisons, les densités les plus élevées ont été recensées à 3 m de profondeur dans les sites suivants : les Sanguinaires, Punta di u Catu et Tonnara et sont comprises entre 0.90 [ $\pm$  0.05] individu.m<sup>-2</sup> et 2.18 [ $\pm$  0.41] individus.m<sup>-2</sup>. Pour d'autres sites, des densités très faibles ont été observées comme à Macinaggio où la densité maximale est recensée au printemps 2013 à 3 m de profondeur avec seulement 0.07 [ $\pm$  0.02] individu.m<sup>-2</sup> (Figure 3-4 (A)). En ce qui concerne la profondeur, les densités répertoriées sont très faibles voire nulles à 9 m, c'est par exemple le cas pour les sites d'Albo, de Nonza, d'Isolella et de Tonnara au printemps 2014 (Figure 3-4 (C)). Au printemps 2013, l'abondance maximale ne dépassait pas les 2 individus.m<sup>-2</sup>. Les densités en fonction des classes de tailles sont variables avec des maximums pour les classes « Petits » et « Grands » observés à l'automne 2013 (respectivement : 0.12 [ $\pm$  0.01] individu.m<sup>-2</sup> et 0.74 [ $\pm$  0.02] individu.m<sup>-2</sup>) (Figure 3-4 (B)). Pour la classe « Moyens », la densité maximale est recensée à l'automne 2014 avec 0.69 [ $\pm$  0.03] individu.m<sup>-2</sup>) (Figure 3-4 (D)).

## CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

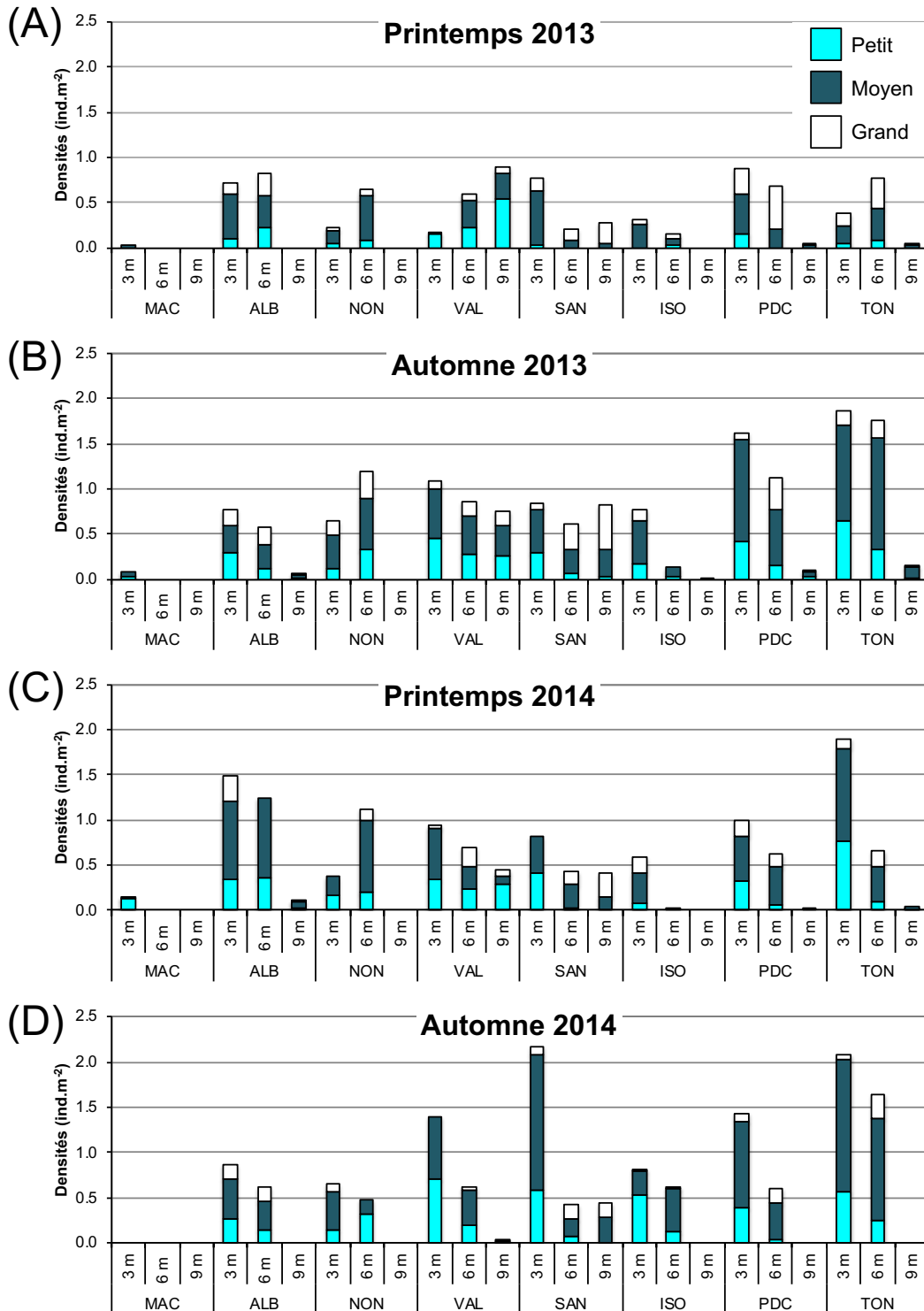


Figure 3-4 Variations des densités moyennes de *P. lividus* en fonction des sites et des profondeurs ; Les sites sont abrégés comme suit : MAC : Macinaggio, ALB : Albo, NON : Nonza, VAL : Vallidone, SAN : Sanguinaires ; ISO : Isolella ; PDC : Punta di u Catu ; TON : Tonnara

Le test non paramétrique Mann-Whitney, utilisé pour tester la variabilité temporelle des facteurs « Année » et « Saison » n'a pas mis en évidence de différence significative en termes de densité pour l'ensemble des classes de tailles (Test U de Mann-Whitney,  $P > 0.05$ ). La

## CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

PERMANOVA a mis en exergue une variabilité spatio-temporelle pour les densités de *P. lividus* pour les facteurs « Saison[Année] », « Site », « Profondeur », « Saison[Année]\*Profondeur » et « Site\*Profondeur » (Tableau 3-1).

Tableau 3-1 Analyses PERMANOVA basées sur la dissimilarité de Bray-Curtis pour les densités en *P. lividus* (les valeurs significatives sont indiquées en gras et surlignées en bleu cyan). Les termes sont abrégés comme suit : ddl : degré de liberté ; CM : carré moyen

Source de variation	ddl	CM	Pseudo-F	P-values
Saison[Année]	3	1601.30	4.321	<b>0.001</b>
Site	7	6322.20	16.988	<b>0.001</b>
Profondeur	2	20650.00	11.882	<b>0.002</b>
Saison[Année]*Site	21	370.61	0.996	0.490
Saison[Année]*Profondeur	6	750.05	2.015	<b>0.012</b>
Site*Profondeur	14	1738.00	4.670	<b>0.001</b>
Résidus	42	372.15		
Total	95			

Le test par paires a révélé que pour le facteur « Saison[Année]\*Profondeur », les densités en *P. lividus* étaient significativement plus élevées à 3 m et à 6 m pour les printemps 2013 et 2014 (Annexe 3). Pour les automnes 2013 et 2014, les plus fortes densités ont été enregistrées à 6 m de profondeur. Pour le facteur « Site\*Profondeur », le test par paires a mis en évidence des densités significativement plus faibles à 9 m pour les sites d'Albo, de Nonza, de Punta di u Catu, et de Tonnara. Pour le site des Sanguinaires, l'analyse a révélé que les densités étaient significativement plus élevées à 3 m qu'aux autres profondeurs (Annexe 4). Pour Macinaggio et Vallidone, aucune différence significative n'a été observée entre les profondeurs. Comparé aux autres sites, Macinaggio possède des densités significativement plus faibles à 3 m et 6 m. A l'inverse, Vallidone et les Sanguinaires ont des densités significativement plus élevées à 9 m que celles des autres sites. Pour le facteur « Saison[Année] », le test par paires a montré que les densités étaient significativement plus faibles au printemps 2013 que pour les autres saisons (Annexe 5). Les analyses par paires effectuées sur le facteur « Site » ont mis en exergue que les densités recensées à Macinaggio étaient significativement plus faibles que celles des autres sites (Annexe 6). Enfin les tests par

paires réalisés sur le facteur « profondeur » ont révélé que les densités en *P. lividus* étaient significativement plus faibles à 9 m qu'aux autres profondeurs (Annexe 7).

### **III - 2 - Influence du substrat et du recouvrement végétal sur les densités de *Paracentrotus lividus* et d'*Arbacia lixula***

L'influence du substrat et du recouvrement végétal sur les densités de *P. lividus* et d'*A. lixula* a été évaluée à l'aide d'une ACP (Analyse en Composantes Principales). Les deux premiers axes représentent 38.22 % de la variabilité totale (Figure 3-5). Le premier axe sépare les substrats « Arborescent », « Sable » et « *P. oceanica* » des autres substrats et des deux espèces d'oursins (incluant toutes les classes de tailles de *P. lividus*). Le deuxième sépare les petits individus de *P. lividus* des autres oursins et, les substrats de tailles intermédiaires par rapport au substrat « Encroutant ». Une forte corrélation positive a été décelée entre les petits individus de *P. lividus* et le substrat « Arbustif » (0.456 ;  $P < 0.01$  ; Annexe 8 ; Annexe 9). Pour les classes « Moyens » et « Grands », des corrélations positives ont été observées avec le substrat « encroutant » (respectivement : 0.408 ;  $P < 0.01$  et 0.566 ;  $P < 0.01$ ). La classe « Moyens » est également positivement corrélée avec le substrat « Rasant » (0.300 ;  $P < 0.01$ ). Une corrélation positive est également détectée entre les densités d'*A. lixula* et le substrat « Encroutant » (0.326 ;  $P < 0.01$ ). En revanche, « *P. oceanica* » est négativement corrélée avec toutes les densités en oursins. Il convient également de remarquer qu'aucune corrélation significative n'a été mise en évidence entre les densités et les différentes catégories de substrats rocheux.

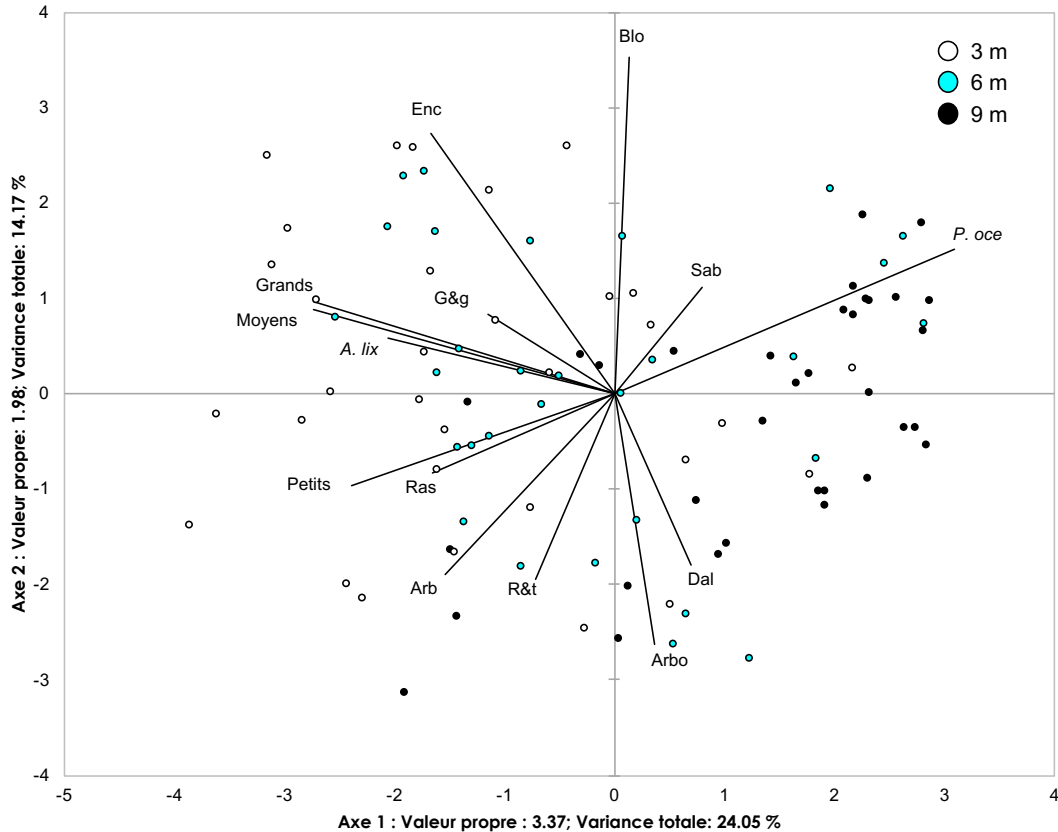


Figure 3-5 ACP étudiant les relations entre le substrat rocheux, le recouvrement végétal et les densités de *P. lividus* et d'*A. lixula*. Les facteurs sont abrégés comme suit : Enc : strate encroûtante ; Ras : strate rasante ; Arb : strate arbustive ; Arbo : strate arborescente ; P. oce : *P. oceanica* ; R&t : Roches inclinées et tombants ; Dal : Dalles ; Blo : Blocs ; G&g : graviers et galets ; Sab : Sable

### III - 3 - Analyses génétiques

Les analyses génétiques ont été réalisées à partir de 992 individus. Les groupes d'adultes des sites de Macinaggio et d'Urbino ont été supprimés car le nombre d'individus échantillonnés a été jugé insuffisant.

Le logiciel Micro-Checker n'a détecté aucune erreur d'assignation des pics et aucun signe de « *large allelic dropout* » caractérisant la non amplification de l'un des deux allèles au cours du génotypage. En revanche, la présence potentielle d'allèles nuls a été mise en évidence par des valeurs significatives ( $P < 0.05$ ). Le calcul de l'indice de fixation  $F_{IS}$  pour tous les groupes et, obtenu avec l'ensemble des locus a révélé des valeurs élevées, témoignant de la présence de déviations significatives par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg (Tableau 3-2).

## CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

Tableau 3-2 Caractéristiques génétiques par site et par cohorte temporelle. Les paramètres sont abrégés comme suit :  $N_A$  : Nombre d'allèles ;  $A_R$  : Richesse allélique ;  $H_o$  : Hétérozygotie observée ;  $H_e$  : hétérozygotie attendue ;  $F_{IS}$  : Déficit en hétérozygotes au sein de la population (\* P-value < 0.05 ; \*\* P-value < 0.01). Les valeurs significatives sont en gras et en bleu

		ALBA	ALB13J	ALB14J	VALA	VAL13J	VAL14J	SANA	SAN13J	SAN14J	ISOA	ISO13J	ISO14J	PDCA	PDC13J	PDC14J	URB14J	URBe14A	URBe14J	DIA14A	DIA14J	MAC14J	Tous
Locus	Paramètre	(n=24)	(n=44)	(n=32)	(n=86)	(n=44)	(n=48)	(n=76)	(n=45)	(n=48)	(n=86)	(n=35)	(n=46)	(n=37)	(n=46)	(n=48)	(n=46)	(n=41)	(n=44)	(n=46)	(n=45)	(n=25)	(n=992)
PI_2B	$N_A$	23	26	20	25	22	23	26	24	27	31	24	22	24	23	24	22	24	23	26	23	22	39
	$A_R$	8.185	8.413	7.625	7.807	8.102	8.126	8.057	7.942	8.168	8.026	8.350	8.000	7.624	8.083	7.924	7.981	7.887	7.825	8.193	7.803	8.053	38.987
	$H_o$	0.750	0.909	0.500	0.634	0.698	0.761	0.747	0.659	0.729	0.659	0.733	0.756	0.595	0.622	0.542	0.674	0.829	0.841	0.818	0.778	0.655	0.707
	$H_e$	0.953	0.961	0.936	0.942	0.952	0.953	0.949	0.946	0.954	0.947	0.959	0.949	0.919	0.951	0.945	0.948	0.944	0.941	0.953	0.941	0.950	0.952
	$F_{IS}$	<b>0.217**</b>	0.054	<b>0.470**</b>	<b>0.328**</b>	<b>0.270**</b>	<b>0.203**</b>	<b>0.215**</b>	<b>0.306**</b>	<b>0.237**</b>	<b>0.306**</b>	<b>0.238**</b>	<b>0.206**</b>	<b>0.353**</b>	<b>0.348**</b>	<b>0.429**</b>	<b>0.291**</b>	0.123	<b>0.108**</b>	<b>0.143**</b>	<b>0.175*</b>	<b>0.314**</b>	0.245
PI_Hist	$N_A$	22	24	21	30	25	26	26	26	26	27	24	25	20	25	26	24	20	25	27	22	23	37
	$A_R$	8.426	8.133	0.811	7.998	8.147	8.112	7.739	7.987	8.008	7.914	8.348	8.056	7.285	8.191	8.247	8.084	7.956	8.069	8.123	7.707	8.163	36.920
	$H_o$	0.783	0.932	0.938	0.817	0.909	0.833	0.808	0.909	0.854	0.835	0.900	0.848	0.848	0.913	0.894	0.891	0.850	0.884	0.761	0.818	0.933	0.864
	$H_e$	0.961	0.952	0.952	0.947	0.952	0.952	0.939	0.947	0.946	0.943	0.959	0.949	0.914	0.953	0.956	0.951	0.948	0.950	0.950	0.937	0.953	0.950
	$F_{IS}$	<b>0.189**</b>	0.022	0.015	<b>0.138**</b>	0.046	<b>0.126*</b>	<b>0.140*</b>	<b>0.040*</b>	<b>0.098*</b>	<b>0.115**</b>	0.062	<b>0.108**</b>	0.071	0.043	0.066	<b>0.063*</b>	<b>0.104**</b>	0.071	<b>0.201**</b>	<b>0.128*</b>	0.021	0.071
PI_T	$N_A$	16	23	21	24	21	23	24	19	22	30	17	24	22	20	21	18	19	24	23	20	19	50
	$A_R$	7.607	7.659	7.661	7.435	7.484	7.514	7.420	7.559	7.642	7.502	7.332	7.908	7.052	7.676	7.446	7.430	7.831	7.666	7.639	7.574	7.745	49.800
	$H_o$	0.917	0.833	0.813	0.741	0.841	0.750	0.760	0.818	0.729	0.812	0.867	0.727	0.743	0.826	0.766	0.667	0.878	0.744	0.826	0.659	0.667	0.778
	$H_e$	0.935	0.937	0.936	0.930	0.929	0.929	0.929	0.934	0.935	0.928	0.926	0.945	0.920	0.938	0.930	0.929	0.943	0.934	0.937	0.935	0.940	0.935
	$F_{IS}$	0.020	0.112	<b>0.134*</b>	<b>0.204**</b>	0.096	<b>0.194**</b>	<b>0.183**</b>	<b>0.125**</b>	<b>0.222**</b>	<b>0.126**</b>	0.065	<b>0.233**</b>	0.193	<b>0.121*</b>	<b>0.178*</b>	<b>0.285**</b>	0.070	<b>0.205**</b>	<b>0.119*</b>	<b>0.297**</b>	<b>0.294**</b>	0.149
PI_B	$N_A$	13	18	16	21	19	19	19	19	17	23	16	18	16	18	17	16	13	17	17	22	16	31
	$A_R$	7.034	7.349	6.809	7.125	7.197	6.996	6.945	6.803	6.890	7.402	7.010	7.318	7.077	7.230	6.916	6.937	6.561	6.886	7.526	7.162	7.327	31.000
	$H_o$	0.542	0.571	0.710	0.549	0.442	0.681	0.528	0.591	0.532	0.573	0.414	0.478	0.500	0.523	0.696	0.545	0.610	0.535	0.659	0.581	0.379	0.560
	$H_e$	0.916	0.927	0.905	0.916	0.917	0.910	0.904	0.904	0.908	0.927	0.906	0.922	0.917	0.921	0.904	0.907	0.896	0.900	0.933	0.916	0.924	0.920
	$F_{IS}$	<b>0.414**</b>	<b>0.386*</b>	<b>0.218*</b>	<b>0.403**</b>	<b>0.521**</b>	<b>0.254**</b>	<b>0.418**</b>	<b>0.349**</b>	<b>0.417**</b>	<b>0.383**</b>	<b>0.548**</b>	<b>0.485**</b>	<b>0.454**</b>	<b>0.436**</b>	<b>0.233**</b>	<b>0.401**</b>	<b>0.322**</b>	<b>0.409**</b>	<b>0.296**</b>	<b>0.368**</b>	<b>0.594**</b>	0.408
PI_C	$N_A$	16	20	20	26	20	25	25	20	21	30	19	24	18	19	19	18	24	23	22	23	18	47
	$A_R$	7.087	6.553	7.659	7.302	6.651	7.586	7.378	6.883	7.619	7.395	7.531	6.920	6.871	6.817	6.670	7.232	7.449	7.357	6.890	6.917	7.181	46.829
	$H_o$	0.875	0.791	1.000	0.952	0.886	0.979	0.965	0.711	0.979	0.902	0.900	0.886	0.839	0.800	0.851	0.957	0.951	0.864	0.844	0.867	1.000	0.897
	$H_e$	0.913	0.887	0.937	0.923	0.891	0.928	0.923	0.900	0.936	0.922	0.932	0.894	0.890	0.897	0.903	0.897	0.920	0.920	0.901	0.900	0.919	0.917
	$F_{IS}$	0.043	<b>0.109**</b>	-0.069	-0.032	0.005	-0.055	-0.024	<b>0.212*</b>	-0.047	0.021	-0.035	0.009	0.058	<b>0.115*</b>	0.051	<b>-0.040*</b>	-0.027	0.062	0.063	0.037	-0.090	-0.004
Tous	$N_A^2$	19	24	19	26	22	22	25	22	23	28	20	22	20	21	21	19	20	22	23	21	19	20.688
	$A_R$	1.713	1.688	0.919	1.537	0.931	1.308	1.256	1.238	1.493	1.308	1.579	1.571	1.202	1.078	1.520	1.276	1.662	1.145	1.520	1.249	1.606	0.445
	$H_o$	0.711	0.752	0.715	0.678	0.676	0.717	0.708	0.664	0.693	0.667	0.671	0.663	0.625	0.660	0.656	0.676	0.764	0.735	0.673	0.649	0.645	0.682
	+/-	0.068	0.078	0.110	0.083	0.101	0.094	0.074	0.087	0.094	0.102	0.112	0.093	0.098	0.970	0.107	0.094	0.076	0.065	0.096	0.101	0.128	0.019
	$H_e$	0.919	0.926	0.918	0.929	0.921	0.922	0.926	0.919	0.928	0.929	0.921	0.918	0.915	0.925	0.917	0.922	0.922	0.920	0.924	0.914	0.916	0.915
	+/-	0.008	0.012	0.007	0.006	0.010	0.007	0.007	0.009	0.007	0.004	0.080	0.010	0.006	0.008	0.009	0.007	0.008	0.007	0.008	0.007	0.009	0.003
	$F_{IS}$	0.226	0.187	0.222	0.269	0.264	0.224	0.235	0.278	0.254	0.210	0.273	0.279	0.315	0.286	0.267	0.267	0.172	0.203	0.270	0.290	0.300	0.256

### CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

En tenant compte de la présence d'allèles nuls, on observe une réduction des valeurs de  $F_{IS}$  avec une valeur globale  $F_{IS} = 0.039$  (Tableau 3-3). Ce phénomène indique que les allèles nuls sont vraisemblablement responsables du déséquilibre de Hardy-Weinberg. Même après application de la correction de Bonferroni ( $P$ -corrige = 0.0014), dix des paires de locus testées sur les 240 présentaient encore un déséquilibre de liaison, c'est-à-dire une association non aléatoire entre plusieurs allèles. Au sein des groupes, ce schéma de déséquilibre de liaison n'a pas été mis en évidence, ce qui laisse supposer que les locus sont indépendants.

Tableau 3-3 Estimation des  $F_{IS}$  tous groupes confondus en tenant compte des allèles nuls ou pas

Locus	Avec les allèles nuls	Sans les allèles nuls
PI_28	0.245	0.035
PI_Hist	0.071	n.d.
PI_T	0.149	0.017
PI_B	0.408	0.029
PI_C	-0.004	n.d.
Tous	0.256	0.039

Tous les locus étudiés sont polymorphes et le nombre d'allèles détecté fluctue entre 13 et 31 (moyenne = 21.9 ; écart-type (S) = 3.6). L'hétérozygotie  $H_o$  est comprise entre 0.379 et 1 (moyenne = 0.760 ; S = 0.145) et, est inférieure à l'hétérozygotie attendue  $H_E$  qui varie entre 0.886 et 0.961 (moyenne = 0.930 ; S = 0.188). Au sein des groupes, les indices de diversité génétique sont fortement homogènes. Par ailleurs, l'ANOVA à un facteur n'a pas détecté de différence significative entre les groupes ( $P > 0.5$ ). Ceci indique que la diversité génétique est maintenue au fil des générations (Tableau 3-2). Pour le groupe des adultes, la richesse allélique ( $A_R$ ) obtenue est comprise entre 6.945 et 8.426. Les valeurs  $H_o$  et  $H_E$  sont respectivement comprises entre 0.500 et 0.952 et, 0.890 et 0.961. Pour le groupe des jeunes, la richesse allélique ( $A_R$ ) varie entre 6.553 et 8.413 et les valeurs de  $H_o$  et  $H_E$  fluctuent respectivement entre 0.442 et 0.979 et, 0.891 et 0.954.



### III - 4 - Structuration génétique de la population

L'analyse AMOVA réalisée sur l'ensemble des groupes a mis en évidence une faible structuration génétique significative pour la population globale ( $F_{ST} = 0.0036$  ;  $P$ -value = 0.00098). Le test a également montré que la diversité génétique est principalement contenue au sein des localités étudiées (Tableau 3-4). La constitution de trois groupes à partir des localités Nord, Sud, Est n'a pas permis de mettre en exergue de variation entre les régions. Après l'application de la correction B-H sur les comparaisons multiples, une faible différenciation génétique mais cependant non significative, a été observée au sein du groupe d'adultes et des deux groupes de juvéniles, ainsi qu'entre les adultes et entre les jeunes pour chaque population (Annexe 10 ; Annexe 11 ; Annexe 12).

Tableau 3-4 Analyse AMOVA pour les populations combinées et par groupe, pour l'ensemble des locus. Les valeurs significatives sont en gras et surlignées en bleu cyan

Analyse de toutes les populations combinées				
	Source de variation	Somme des carrés	Composante de la variance	Pourcentage de variation
$F_{ST}$	Entre les populations	28.768	0.00309	0.13204
	Dans la population	4 652.018	2.33453	<b>99.86796</b>
	Total	4 680.786	2.33762	
$F_{ST} = 0.00132$ ; $P$ -value = 0.00000; 1023 perm.				
Analyse par groupe				
	Source de variation	Somme des carrés	Composante de la variance	Pourcentage de variation
$F_{ST}$	Entre les groupes	28.768	-0.00213	-0.09108
	Dans les populations au sein des groupes	41.476	0.01076	0.4605
	Dans les populations	4 610.542	2.3289	<b>99.63058</b>
	Total	4 680.786	2.33753	
$F_{ST} = 0.00369$ ; $P$ -value = 0.00098; 1023 perm.				

### III - 5 - Inférence de l'histoire démographique

Compte tenu de l'absence de structuration génétique au sein de l'île, la taille effective à long terme des populations a été estimée à partir de l'ensemble des populations adultes et juvéniles. Sur la base du calcul de Theta (Tableau 3-5), nous avons estimé le  $N_e$  à long terme à 2 452 et 1 532 individus respectivement pour les populations adultes et juvéniles, avec un

### CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

taux de mutation fixé à  $10^{-3}$ . Les estimations  $N_e$  contemporaines observées pour les populations d'adultes et de juvéniles sur l'île sont respectivement de 15 620 et 6 538 individus avec des estimations relativement similaires de l'IC à 95 % et des limites supérieures infinies (Tableau 3-5). Ces dernières semblent correspondre à une absence de déséquilibre de liaison significative détectée par ARLEQUIN v. 3.5.1.2 (Waples & Do, 2010).

Tableau 3-5 Estimations de la taille effective de la population ( $N_e$ ) et des goulots d'étranglement de la population. ° non déterminé en raison d'un nombre insuffisant d'individu. \* Les cohortes 2013 et 2014 ont été combinées. n.d. : non déterminé en raison d'un nombre insuffisant d'individus

Populations	Site	$N_e$ Estimator	MIGRATE	Test de rangs de Wilcoxon pour l'excès d'hétérozygoie	
		95 % CI de $N_e$ (Estimation de $N_e$ )	Theta (95 % IC)	T.P.M.*	S.M.M.
<b>Tous</b>	<b>Tous</b>			<b>0.92188</b>	<b>1</b>
<b>Juvéniles</b>	<b>ALB</b>	146.4 – ∞		0.9531	0.9531
	<b>VAL</b>	420.6 – ∞		0.8906	0.8906
	<b>SAN</b>	232.6 – ∞		0.9531	0.9687
	<b>ISO</b>	362.2 – ∞		0.9218	0.6875
	<b>PDC</b>	192.2 – ∞		0.9218	0.8906
	<b>URB</b>	506.5 – ∞		0.4062	0.8906
	<b>DIA</b>	164.7 – ∞		0.8906	0.9687
	<b>MAC</b>	97.3 – ∞		0.8906	0.3125
	<b>Tous</b>	<b>1 754.6 – ∞</b>	<b>6.13 (5.974 – 6.304)</b>	<b>0.9843</b>	<b>0.9843</b>
<b>Adultes</b>	<b>ALB</b>	117.0 – ∞		0.015625	0.921875
	<b>VAL</b>	289.8 – ∞		0.031250	0.984375
	<b>SAN</b>	335.7 – ∞		0.031250	0.968750
	<b>ISO</b>	412.2 – ∞		0.687500	1.000000
	<b>PDC</b>	187.6 – ∞		0.890625	0.968750
	<b>URB</b>	418.3 – ∞		0.046875	0.406250
	<b>DIA</b>	359.5 – ∞		0.312500	0.890625
	<b>MAC</b> <sup>°</sup>	n.d.		n.d.	n.d.
	<b>Tous</b>	<b>1 573.8 – ∞</b>	<b>9.81 (9.417 – 10.212)</b>	<b>0.9531</b>	<b>0.9843</b>

\* la proportion de S.M.M. dans T.P.M. est de 90 % pour une variance fixée à 12 %

Les estimations locales contemporaines  $N_e$  observées étaient homogènes pour les populations d'adultes (moyenne = 302.9 ; IC : 197.7 – 408.0) et de juvéniles (moyenne = 289.3 ; IC = 159.4 – 419.2). Pour chacun des sites, aucune différence n'a été observée entre

les populations d'adultes et de juvéniles (Test de Mann-Whitney :  $P = 0.9656$ ). Par ailleurs, il convient de signaler que les populations d'adultes et de juvéniles présentant les estimations  $N_e$  les plus basses se situaient au extrêmes Nord et Sud de la Corse (Tableau 3-5).

L'analyse des goulots d'étranglement n'a révélé aucun excès d'hétérozygotie attendue significatif que ce soit à l'échelle de l'île ou sur une échelle spatiale plus localisée. Ceci suggère que la population n'a pas subi d'érosion démographique récente (Tableau 3-5). De plus, nous n'avons pu mettre en exergue de lien entre le  $N_e$  contemporain et les densités des populations correspondantes.

### IV - Discussion

#### IV - 1 - Dynamique spatio-temporelle

La présente étude a permis de mettre en évidence une variabilité temporelle des densités de *P. lividus*. Ainsi, pour les saisons, les densités recensées étaient significativement plus faibles au printemps 2013 que lors des autres saisons quel que soit la classe de taille (Figure 3-4 ; Tableau 3-1). Toutefois, cette différence était davantage prononcée pour la classe « Moyens » (diamètre compris entre 3 cm et 5 cm, hors radioles). Ces fluctuations à court terme ont déjà été décrites, notamment à Port Cross (France) entre 1979 et 1980 où une diminution significative des densités de *P. lividus* a été observée (Azzolina, 1987) et, sur la côte Ouest italienne entre 1991 et 1992, au sein de laquelle une augmentation rapide des densités s'est produite (Benedetti-Cecchi & Cinelli, 1995). En outre, le dynamisme des populations d'oursins violets au sein des zones sub-littorales méditerranéennes du Nord-Ouest a précédemment été mis en évidence (Sala & Zabala, 1996). Nos travaux ont montré des variations selon le site et la profondeur pour les densités (Annexe 6 ; Annexe 7). Pour la majorité des sites, les plus faibles densités ont été recensées à 9 m de profondeur ce qui s'accorde avec les données de Romero et al. (1999) qui n'ont pas révélé la présence d'oursins violets à 10 m de profondeur. A 9 m, nous avons observé que le recouvrement végétal était souvent dominé par des herbiers denses ou par *P. oceanica* (Annexe 13) et Tomas et al. (2004) ont constaté une diminution des abondances en *P. lividus* au sein des herbiers. Ces

### CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

auteurs ont de plus, suggéré que la faible colonisation se produisant en deçà de 4 m de profondeur combinée à d'autres facteurs environnementaux pourrait expliquer ce phénomène.

Nos résultats ont également mis en exergue une variabilité spatiale des densités de *P. lividus* entre les sites et en particulier pour le site de Macinaggio qui présentait les plus faibles abondances (Figure 3-4). Ce site, autrefois connu pour être riche en oursins violets, était activement fréquenté par les pêcheurs professionnels et récréatifs. Du fait de l'absence de données antérieures sur ce site, il est difficile d'expliquer ce déclin. Néanmoins d'après nos observations personnelles et le témoignage des pêcheurs professionnels, nous n'avons observé ni pollution ni dégradation d'habitats au sein du site de Macinaggio. Dans ce contexte, l'explication la plus plausible pouvant expliquer cette diminution importante des densités serait la surpêche combinée avec le fait que la zone ne serait pas propice à la colonisation post-larvaire. Lors des comptages réalisés à Macinaggio, nous avons observé des densités nulles à très faibles pour la classe « Petits » ce qui pourrait appuyer l'hypothèse selon laquelle les taux de colonisation sur ce site sont très faibles (Annexe 15). En effet, l'importance de la colonisation et du recrutement sur la distribution spatiale des populations de *P. lividus* a déjà été décrite par le passé (Tomas et al., 2004). Lorsque les sites sont soumis à de fortes pressions, la population dépend fortement de l'abondance en oursins de la classe « Moyens » (diamètre compris entre 3 cm et 5 cm, hors radioles) (Loi et al., 2017). Par ailleurs, l'instauration de mesures de protection à destination de ces individus permettraient de vérifier l'existence d'un apport larvaire sur le site. Les densités les plus importantes en *P. lividus* ont été recensées dans les sites de Tonnara, Punta di u Catu et des Sanguinaires bien que ces derniers soient fortement fréquentés par les pêcheurs. Nos résultats ont mis en évidence une distribution unimodale des classes de tailles avec une dominance de la classe commerciale (tailles proches de 5 cm) y compris après la période de pêche autorisée (Annexe 15). Ces différences de densité à petite échelle spatiale ont déjà été observées par Hereu et al. (2012). Ces mêmes auteurs ont tenté d'expliquer ce phénomène par le biais de plusieurs hypothèses : dans la première ils indiquent que l'existence de divers habitats favorise la présence d'oursins

### CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

et dans la seconde, ils avancent que la topographie pourrait également jouer un rôle majeur dans la structuration spatiale de *P. lividus*. Nos résultats ont montré que la classe de taille « Moyens » est la plus abondante au sein de tous les sites et notamment à l'automne (Annexe 15). Ce phénomène a précédemment été décrit dans le Nord-Ouest de l'Italie et les auteurs ont supposé que les densités étaient influencées par la profondeur (Jacinto et al., 2013). Nos données semblent appuyer cette théorie car les abondances les plus élevées ont été recensées à 3 m et 6 m de profondeur, à l'inverse les densités les plus faibles ont été observées à 9 m (Figure 3-4).

Bien qu'une variabilité temporelle ait été mise en évidence par notre étude, il est difficile de conclure quant à l'influence de la pêche sur les stocks de *P. lividus* (Tableau 3-1). En effet, aucune influence de la pêche sur les densités en *P. lividus* en Corse, n'a pu être mise en évidence au cours des deux années échantillonnées. Dans la littérature, de nombreuses études ont néanmoins démontré l'impact des pêcheries sur les stocks naturels de l'oursin violet dans des régions voisines de la Corse, comme par exemple au Nord du Portugal (Bertocci et al., 2014) ou en Sardaigne (Pais et al., 2012). La capture de *P. lividus* en Corse, n'est autorisée que de décembre à avril et de ce fait, notre période d'échantillonnage ne comprend qu'une seule saison de pêche (entre l'automne 2013 et le printemps 2014). Compte tenu des données acquises, nous pouvons supposer que le maintien démographique assuré par l'approvisionnement larvaire, combiné à la réglementation des captures semblent être efficaces pour le maintien des stocks naturels. Toutefois, seul un suivi démographique des populations à long-terme permettrait de valider cette hypothèse. L'acquisition de telles données sera fondamentale pour la gestion de l'espèce à l'échelle locale. En outre, un comparatif des densités en oursins violets, recensées sur des sites pêchés et réglementés permettraient de vérifier l'influence des pêcheries sur *P. lividus* (Ceccherelli et al., 2009, 2011 ; Gianguzza et al., 2006 ; Guidetti & Mori, 2005 ; Pais et al., 2007, 2012).

### **IV - 2 - Influence du substrat rocheux, du recouvrement végétal et des abondances en *Arbacia lixula***

Aucune corrélation significative entre les catégories de substrats rocheux et les densités en oursins violets n'a été mise en évidence au cours de la présente étude (Figure 3-5 ; Annexe 8 ; Annexe 9). Bien que la hauteur de la paroi rocheuse semble avoir peu d'effet sur la structure des populations de *P. lividus* et d'*A. lixula* (Davis et al., 2003), les oursins violets sont communément observés sur les blocs et les roches solides (Boudouresque & Verlaque, 2013).

Concernant le recouvrement végétal, nos résultats ont montré un impact de certaines catégories sur la distribution des classes de tailles de *P. lividus* (Figure 3-5 ; Annexe 8 ; Annexe 9 ; Annexe 15). Alors que les petits individus semblent préférer les macrophytes de hauteur intermédiaire, les classes « Moyens » et « Grands » ont été majoritairement retrouvées sur des substrats de faibles hauteurs. De plus, les densités les plus faibles ont souvent été recensées à 9 m de profondeur là où *P. oceanica* dominait (observations personnelles). Ce résultat s'accorde avec l'étude de Tomas et al. (2004) qui ont observé que les populations adultes de *P. lividus* diminuaient significativement dans les herbiers de *P. oceanica* à mesure que la profondeur augmentait. A l'inverse d'autres auteurs ont décrit la présence de l'oursin violet au sein de *P. oceanica*, Boudouresque et al. (1992) ont par exemple noté la présence de *P. lividus* dans ces herbiers, entre 3 m et 6 m de profondeur, en Corse. Pareillement, au cours d'expérimentations réalisées en laboratoire, *P. lividus* a montré des préférences pour *P. oceanica* par rapport à un abri de type rocheux (Pinna et al., 2012). Lorsque le diamètre de son test atteint approximativement 1 cm, l'oursin violet acquiert son régime alimentaire adulte dominé par des algues brunes et par des épiphytes présents sur *P. oceanica*. Si l'on se réfère à cette donnée, il semble peu probable, que dans notre étude, la répartition des oursins en fonction des différents types de recouvrement végétal soit liée à leur régime alimentaire. En revanche, la prédation s'exerçant sur *P. lividus* pourrait expliquer la répartition en fonction de leur taille. Comme les petits individus sont davantage sujets à la prédation, la recherche d'abri leur permettrait de compenser leurs faibles défenses morpho-

### CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

fonctionnelles (Guidetti & Mori, 2005). Dans notre cas, les petits individus ont été observés au sein de substrat de type arbustif ce qui laisse suggérer un comportement cryptique. A l'inverse, les individus de tailles supérieures se trouvaient au sein de végétaux de faibles hauteurs. Compte tenu de l'acquisition d'une taille supérieure la défense face aux prédateurs augmente (Sala, 1997; Sala & Zabala, 1996; Tegner & Dayton, 1981), ces individus ne sont plus obligés d'adopter une stratégie anti-prédateur, ce qui expliquerait leur présence au sein de recouvrement de faibles hauteurs.

Au cours du recensement des oursins, l'espèce *A. lixula* a été observée au sein du substrat encroûtant, à côté des classes « Moyens » et « Grands » de *P. lividus*. Bien que ces deux espèces cohabitent en Méditerranée, chacune possède des préférences en termes de répartition géographique, d'habitat (Boudouresque & Verlaque, 2013) et de nourriture (Privitera et al., 2008). Concernant le régime alimentaire, *A. lixula* semble préférer les corallines incrustées alors que *P. lividus* favorise les algues charnues (Guidetti, 2004; Shpigel et al., 2004). Cette différence de niche trophique semble être encore plus prononcée lorsque la nourriture est limitée car les deux espèces seraient complémentaires dans le maintien des terres stériles en Méditerranée (Privitera et al., 2008). Il faut toutefois noter que le régime alimentaire des deux espèces diffère, *A. lixula* occupant un niveau trophique plus élevé que *P. lividus*, il doit être considéré comme une espèce omnivore à tendance carnivore alors que l'oursin violet est principalement herbivore (Agnetta et al., 2013 ; Wangensteen et al., 2011). Néanmoins lorsqu'elles sont associées, ces deux espèces peuvent causer des phénomènes de surpâturage et induire la transformation d'herbiers de macroalgues en algues coralliennes (Bonaviri et al., 2012 ; Bulleri et al., 1999) ou de lits de macroalgues en roches nues parsemées d'algues encroûtantes (Sala et al., 1998; Tegner & Dayton, 1981). Bien qu'*A. lixula* et *P. lividus* aient été observées au cours de la présente étude sur des substrats encroûtants, il semble peu probable qu'ils soient responsables d'activité de surpâturages du fait des faibles densités recensées. Dans une étude réalisée en Corse, Verlaque (1987) a montré que le surpâturage était visible lorsque les densités en individus supérieurs 5 cm, étaient comprises

## CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

entre 7 et 17 individus.m<sup>2</sup>. Palacin et al. (1998) ont également décrit que des densités en *P. lividus* < 5 individus.m<sup>2</sup> pouvaient influencer l'évolution des communautés de macrophytes. Dans notre étude, les densités recensées sont inférieures à 5 individus.m<sup>2</sup> et à ces densités, *P. lividus* semble être incapable de transformer les communautés benthiques. Néanmoins, associé à une autre espèce herbivore, l'oursin violet pourrait avoir la capacité de maintenir un substrat encroûtant (Ruitton et al., 2000). Bien qu'*A. lixula* ait un régime majoritairement omnivore à tendance carnivore (Agnetta et al., 2013 ; Wangensteen et al., 2011), il peut se nourrir d'algues coralliennes encroûtantes (Boudouresque & Verlaque, 2013). Par conséquent, la présence conjointe de *P. lividus* et d'*A. lixula* combinée à leur régime alimentaire permettrait d'expliquer leur présence dominante sur le substrat encroûtant.

### IV - 3 - Étude génétique

Afin d'acquérir des connaissances supplémentaires sur la population naturelle de *P. lividus* autour de la Corse nous avons réalisé une analyse génétique à partir de cinq marqueurs microsatellites décrits par Calderón et al. (2009a, b) et utilisés par Couvray et al. (2015, 2018). Dans ces précédentes études, la distribution génétique a été étudiée à l'échelle spatiale et à l'échelle temporelle grâce à l'utilisation de cohortes temporelles successives le long des côtes ibériques (Calderón et al., 2009a) et au Sud-Est de la France (Couvray et al., 2018). Les résultats de notre étude ont mis en évidence une diversité allélique et des coefficients de consanguinité ( $F_{IS}$ ) relativement similaires pour l'ensemble des microsatellites utilisés (Tableau 3-2). Les écarts par rapport à l'équilibre d'Hardy-Weinberg s'expliquent par des accouplements non aléatoires probables (Calderón et al., 2009a ; Couvray & Coupé, 2018) et par la présence potentielle d'allèles nuls (Couvray & Coupé, 2018). Ces auteurs ont également mis en évidence que la majeure partie de la diversité génétique (> 99 %) se trouvait soit au sein d'une population (c'est-à-dire à l'échelle spatiale) soit au sein d'une cohorte (c'est-à-dire à l'échelle temporelle). Concernant la structuration génétique, ces mêmes auteurs ont soit détecté une absence de différenciation génétique, soit une faible différenciation significative par paires ( $F_{ST}$ ) ce qui témoigne de l'homogénéité génétique d'une génération à l'autre. Des



### CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

résultats similaires ont été mis en évidence pour l'espèce *A. lixula* (Pérez-Portela et al., 2018). Les résultats de notre étude ont démontré l'absence de structuration génétique et ont décrit une diversité génétique à l'équilibre dans le temps et au sein des populations de chaque site, ce qui est en accord avec les données d'études antérieures. La dynamique des populations de *P. lividus* en Corse est de ce fait similaire à celles d'autres populations telles que celles du Nord-Ouest de la Méditerranée (Couvray & Coupé, 2018). D'un point de vue génétique, ces populations se comportent comme des populations panmictiques ce qui est cohérent avec la capacité de dispersion larvaire et la présence des populations tout au long de la côte.

D'un point de vue démographique, nos résultats ont détecté des tailles de populations efficaces contemporaines et à long terme relativement importantes (Tableau 3-5). Les estimations contemporaines  $N_e$  obtenues en Corse étaient de 15 620 pour le groupe des adultes et de 6 538 pour le groupe des juvéniles. La différence entre les deux groupes pourrait être liée au nombre de cohortes temporelles composant le groupe des adultes qui est supérieur à celui composant les juvéniles. De telles estimations n'ont pas encore été rapportées à une telle échelle spatiale pour l'espèce *P. lividus*. Bien que de nombreux facteurs tels que la taille de l'échantillon ou le nombre de locus utilisés pour évaluer l'effet de Walhund, peuvent rendre difficile l'évaluation de la taille de la population efficace des populations (Allendorf et al., 2008; Hare et al., 2011; Macbeth et al., 2013; Ovenden et al., 2016), Calderón et al. (2009b) ont prédit que des estimations élevées seraient détectées pour une étude comprenant des populations suffisantes, échantillonnées sur une grande échelle spatiale. Nos résultats sont en outre, similaires au  $N_e$  contemporain obtenu chez l'oursin *Tripneustes gratilla* (Casilagan et al., 2013). Aux échelles locales, les estimations contemporaines de  $N_e$  sont conformes à celles obtenues par Calderón et al. (2009a) et plus récemment par Pérez-Portela et al. (2018) pour les populations locales ibériques d'*A. lixula*.

Les estimations à long terme  $N_e$  obtenues sont cohérentes avec les estimations contemporaines. En effet, en considérant des taux de mutation compris entre  $10^{-3}$  et  $10^{-4}$ , on observe une différence entre les groupes d'adultes et de juvéniles similaire à celle détectée à

### CHAPITRE 3 - STRUCTURATIONS DEMOGRAPHIQUE ET GENETIQUE

avec les estimations contemporaines (Tableau 3-5). Le  $N_e$  à long terme représente la moyenne harmonique  $N_e$  sur une période d'environ  $4N_e$  générations (Beerli, 2009). En fonction des taux de mutation, le  $N_e$  à long terme a permis d'évaluer le  $N_e$  moyen comme étant compris entre 9 800 et 98 000 générations soit, probablement après l'expansion de la mer Méditerranée. En effet, à partir de marqueurs mitochondriaux COI, Duran et al. (2004) ont estimé que cette dernière avait probablement eu lieu entre 46 000 et 101 000 générations.

Compte tenu de la cohérence entre les estimations des  $N_e$  à long terme et des  $N_e$  contemporains ainsi que de l'absence de signes de goulots d'étranglement à l'échelle de l'île entre  $0.4$  et  $4 N_e$  (Cornuet & Luikart, 1996), nos données semblent indiquer que la population corse de *P. lividus* n'a vraisemblablement pas connu de changements démographiques significatifs au cours de l'époque contemporaine.

Notre étude a mis en évidence des estimations similaires du  $N_e$  local contemporain ainsi qu'une constance de la diversité génétique observée entre les groupes d'adultes et de juvéniles pour chaque site. Ces deux résultats peuvent s'expliquer de deux façons : soit l'espèce *P. lividus* n'est pas réellement surexploitée (Allendorf et al., 2008 ; Pinsky & Palumbi, 2013), soit le niveau actuel de récolte à l'échelle de la métapopulation corse n'a pas d'impact que la diversité génétique.

En revanche, les estimations  $N_e$  obtenues ne reflètent probablement pas la taille réelle du recensement car ce dernier est connu pour être supérieur de plusieurs ordres de grandeurs chez les espèces marines très fécondes et abondantes (Plough et al., 2016) à l'image de la crevette *Penaeus esculantus* (Ovenden et al., 2006). Ces estimations ne permettent pas non plus d'observer les abondances relatives entre les sites. Toutefois, il convient de relever que les valeurs les plus basses de  $N_e$  ont été détectées pour le site de Macinaggio au sein duquel les plus faibles densités ont été recensées. Plus généralement, les estimations  $N_e$  les plus faibles ont été obtenues sur les sites situés au Nord et au Sud de l'île. Ce phénomène laisse suggérer l'existence au sein de ces localités, de conditions hydrodynamiques particulières susceptibles de réduire les taux de recrutement au sein de ces sites.

### **V - Conclusion**

Le principal objectif de ce chapitre était l'établissement d'un état initial des stocks naturels de *P. lividus* autour de la Corse. Les données obtenues ont mis en évidence une variabilité spatio-temporelle des densités, similaire à celle décrites dans de précédentes études. Cependant, le site de Macinaggio s'est distingué par rapport aux autres sites du fait du recensement de densités quasi-nulles. D'un point de vue conservation des ressources, nous préconisons la poursuite de ce suivi afin de mieux identifier les facteurs responsables de l'évolution des densités et d'approfondir l'étude de l'impact de la récolte sur les stocks sauvages.

Les données génétiques indiquent que la population à l'échelle de la Corse est en bonne santé comme cela a été décrit pour d'autres régions méditerranéennes (Duran et al., 2004). Elles suggèrent en outre, que l'impact de la récolte sur la population corse est limité, voir nul. Toutefois, la différence détectée à fine échelle entre les estimations  $N_e$ , incite à approfondir les analyses notamment par le biais de méthodes génétiques et physiques.

## CHAPITRE 4

### Influence des paramètres environnementaux sur les schémas spatio-temporels des indices gonadiques et sur le cycle de vie de *Paracentrotus lividus* en Corse (Méditerranée) (Étude du cycle en milieu naturel)<sup>5</sup>

L'objectif de ce chapitre est la compréhension du cycle de vie de *Paracentrotus lividus* en milieu naturel et la détection de paramètres susceptibles d'influencer les abondances en oursins. Les résultats obtenus ont mis en évidence un cycle annuel régulier des indices gonadiques avec une période de ponte printanière vraisemblablement suivie par une ponte automnale de plus faible intensité. Concernant la variabilité spatiale, aucune différence n'a été détectée pour le stade larvaire alors que des variabilités ont été décelées pour les autres stades. Une différence entre les schémas temporels a été observée pour les stades larvaire et juvénile post-métamorphique. Parallèlement, les données démontrent l'importance de l'habitat sur la structuration des populations de *P. lividus* ainsi que la difficulté d'observer la chronologie du cycle de l'oursin violet dans le milieu naturel ce qui complique la prévision de l'évolution des stocks naturels.



<sup>5</sup> Ce chapitre a fait l'objet d'un article soumis dans une revue internationale de rang A et intitulé : "Influence of environmental patterns on gonadal index and early life stages of *Paracentrotus lividus* in Corsica (Mediterranean Sea)". (S. Duchaud, S. Ternengo, E.D.H. Durieux, B. Bianchini, M. Garrido, A. Aiello, R. Bastien & V. Pasqualini)

### CHAPITRE 4 - INFLUENCE DES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX SUR LES SCHEMAS SPATIO-TEMPORELS DES INDICES GONADIQUES ET SUR LE CYCLE DE VIE DE *PARACENTROTUS LIVIDUS* EN CORSE (MEDITERRANEE)

#### I - Introduction

*Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) (Echinoidea : Parechinidae) est une espèce d'intérêt du fait de son rôle majeur dans la structuration des communautés sub-littorales (Sala et al., 1998) et de sa valeur économique (Palacin et al., 1998). En raison des qualités organoleptiques exceptionnelles de leurs gonades, les populations de cet oursin sont sujettes à la demande croissante de la part des consommateurs ce qui peut conduire à un impact des captures sur les abondances en oursins (Andrew et al., 2002 ; Ceccherelli et al., 2011 ; Gianguzza et al., 2006 ; Pais et al., 2007). Les abondances de *P. lividus* sont fortement variables dans le temps et dans l'espace (Sala et al., 1998 ; Turon et al., 1995) et les facteurs locaux tels que la température de l'eau (Wing et al., 2003), la salinité (Fernandez et al., 2006), la compétition (Gianguzza et al., 2006), la prédation (Guidetti, 2004; Hereu, 2005; Sala & Zabala, 1996) ou la colonisation (Tomas et al., 2004) peuvent également les influencer.

En Méditerranée, *P. lividus* est communément observé dans des zones sub-littorales (Lozano et al., 1995) entre 0 et 30 m de profondeur (Mortensen, 1927) mais ses abondances décroissent en deçà de 10 m (Chelazzi et al., 1997). L'espèce est largement présente sur des substrats rocheux et au sein d'herbiers de macrophytes. Plus généralement, il est admis que l'habitat peut influencer la structure des populations. Par exemple, la taille moyenne des individus est supérieure dans les herbiers de *Posidonia oceanica* (Ceccherelli et al., 2009 ; Tomas et al., 2004) alors que les abondances sont plus importantes au sein des rochers que dans *P. oceanica* (Boudouresque & Verlaque, 2013 ; Ceccherelli et al., 2009 ; Tomas et al., 2004). Ouréns et al. (2011) ont mis en évidence que la croissance gonadique était supérieure dans les herbiers de macrophytes par rapport aux substrats rocheux alors que l'inverse a été démontré pour la colonisation (Tomas et al., 2004). Par ailleurs, il semblerait que *P. lividus* privilégierait les substrats qui lui serviraient à la fois d'abris et de nourriture (Pinna et al., 2012).

## CHAPITRE 4 - ETUDE DU CYCLE EN MILIEU NATUREL

Prado et al. (2012) ont montré que la complexité de l'habitat influencerait également la structure des communautés de *P. lividus*. La compréhension des préférences en termes d'habitat est donc d'une importance capitale pour la protection de cette espèce.

Le cycle biologique de *P. lividus* est complexe et comprend des stades benthiques juvénile et adulte, relativement sédentaires, fortement influencés par des paramètres survenant à petite échelle spatiale (Keough, 1984). A l'inverse, la phase larvaire planctonique va dépendre de paramètres se produisant à large échelle (Grosberg & Levitan, 1992). Les larves sont hautement dépendantes des conditions hydrodynamiques du milieu (Farina et al., 2018; Pedrotti & Fenaux, 1992) et la variabilité de leurs abondances semblent être liée à la variation de la production en phytoplancton (López et al., 1998). Les abondances en juvéniles post-métamorphiques sont également dépendantes de la disponibilité en nourriture (Fenaux et al., 1994), mais également de l'abondance en prédateurs (Hereu, 2005 ; Sala, 1997), et de la présence d'abris qui leur confèrent une protection contre la prédation (Nishizaki & Ackerman, 2007). Les petits poissons peuvent en effet, jouer un rôle majeur sur la colonisation des oursins en se nourrissant des petits individus (Hereu, 2005). L'augmentation du diamètre de leur test, permet aux oursins d'augmenter leurs défenses face aux prédateurs (Sala, 1997 ; Sala & Zabala, 1996 ; Tegner & Dayton, 1981). L'abondance du recrutement est influencée par le succès reproducteur, l'approvisionnement larvaire, la colonisation, la mortalité et la migration des stades post-métamorphiques (Balch & Scheibling, 2000; Hunt & Scheibling, 1997). Par conséquent, la diminution d'individus reproducteurs au sein de zones pêchées réduit le succès reproducteur (Levitan, 1992; Levitan & Sewell, 1998; Pennington, 1985) ainsi que le recrutement et la taille de la population qui en résulte.

Le but de cette étude est de déterminer les abondances et les schémas spatio-temporels de chaque stade de vie de *P. lividus* en mer Méditerranée. Deux sites, localisés sur la côte Ouest de la Corse ont été suivis. Les objectifs sont : (i) d'identifier la ou les période(s) de ponte(s) annuelle(s) ainsi que les pics de larves et de juvéniles post-métamorphiques, (ii) d'étudier l'influence des facteurs spatial, temporel et environnementaux (température, salinité

et habitat) sur les abondances des différents stades et sur les indices gonadiques, (iii) d'établir des corrélations entre les abondances des stades et/ou les indices gonadiques.

## II - Matériels et méthodes

### II - 1 - Stratégie d'échantillonnage et mesure des paramètres environnementaux

L'aire d'étude est située au Nord-Ouest de la Corse (France, Nord-Ouest de la mer Méditerranée ; Figure 4-1) et comprend les sites d'Albo et de Nonza, séparés par une dizaine de kilomètres. Leur statut de protection diffère car la pêche est autorisée à Albo et interdite à Nonza. La température de surface (SST) et la salinité ont été mesurées avec une sonde multi paramètres (Seabird SBE19) à Albo et à Nonza, entre 1 m et 2 m de profondeur.

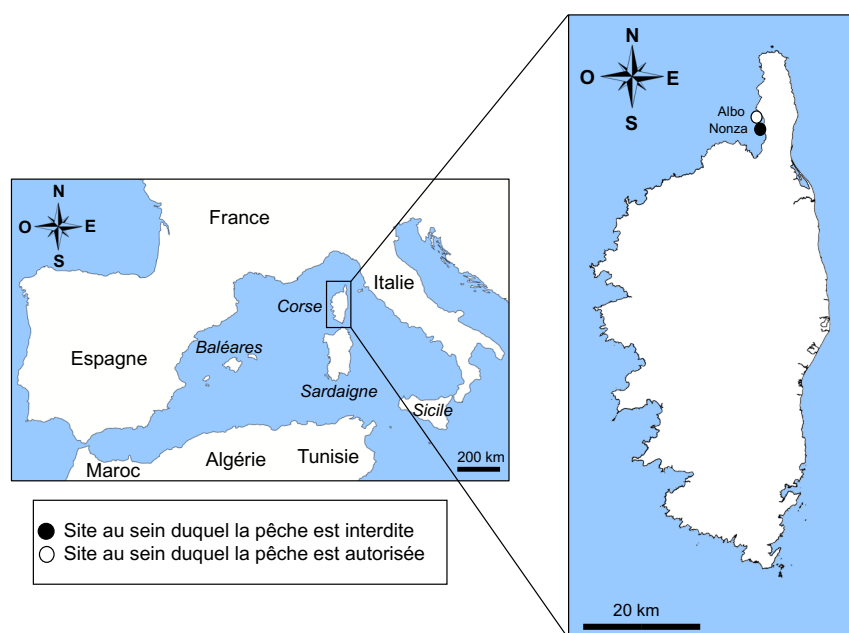


Figure 4-1 Localisation de la Corse (NO Mer Méditerranée, France) au sein de bassin occidental méditerranéen et des sites d'étude

Concernant l'échantillonnage temporel, les indices gonadiques et les larves ont été étudiés mensuellement puis, de manière hebdomadaire au cours des saisons printemps-étés 2015 et 2016. Le prélèvement des larves s'est déroulé d'avril 2015 à décembre 2016. Beker et al. (2001) ont démontré que lors de l'étude de la dynamique du plancton sur les sites côtiers, les prélèvements devaient être réalisés tous les 15 jours afin de détecter les changements soudains du phytoplancton. C'est pour cette raison que la fréquence des prélèvements

larvaires a été augmentée au cours de la période printanière. Pareillement, dans le dessein de déterminer une date de ponte précise, la même stratégie a été appliquée pour les indices gonadiques. L'échantillonnage des individus post-métamorphiques a été conduit de façon hebdomadaire entre le 4 juin 2015 et le 17 juillet 2015 puis, entre le 22 avril 2016 et le 20 juillet 2016. Enfin, le comptage des recrues a été effectué ponctuellement aux automnes 2015 et 2016.

### II - 2 - Suivi des indices gonadiques

Pour le suivi des indices gonadiques, seuls les individus de taille commerciale ont été prélevés (diamètre de test, hors radioles  $\geq 5$  cm) à Albo et à Nonza. Pour chacune des dates, trente oursins par site, ont été pesés avant d'être disséqués à l'aide de ciseaux à dissection. Les cinq gonades sont par la suite, extraites et pesées (à 0.01 g près). L'indice gonadique (abrégé IG) est obtenu avec la formule suivante :  $IG (\%) = \frac{\text{poids humide des gonades}}{\text{poids humide total de } P.\text{lividus}} \times 100$ .

### II - 3 - Collecte des larves et des juvéniles post-métamorphiques

Les larves sont prélevées à l'aide d'un filet à zooplancton WP2 muni d'une soie de 200  $\mu\text{m}$  (Figure 4-2 (A)). Les traits de filets sont réalisés horizontalement entre 0 m et 5 m de profondeur pendant 20 minutes et, à une vitesse de 2  $\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$ . Les échantillons obtenus sont concentrés afin d'obtenir un volume final de 200 ml et sont conservés à l'abri de la lumière dans du formaldéhyde à 4 %. Le dénombrement des larves est réalisé ultérieurement, par stéréo-microscopie. Pour l'année 2016, les larves de *P. lividus* ont été différenciées de celles d'autres échinodermes. La méthode de collecte des juvéniles post-métamorphiques employée est adaptée des travaux d'Hereu et al. (2004). La structure est constituée d'une corde flottante maintenue au sol par des lests (Figure 4-2 (B)). La verticalité dans la colonne d'eau est assurée par des bouées de sub-surface. Chaque structure porte quatre collecteurs correspondant à des brosses en bois composées par des fibres végétales.



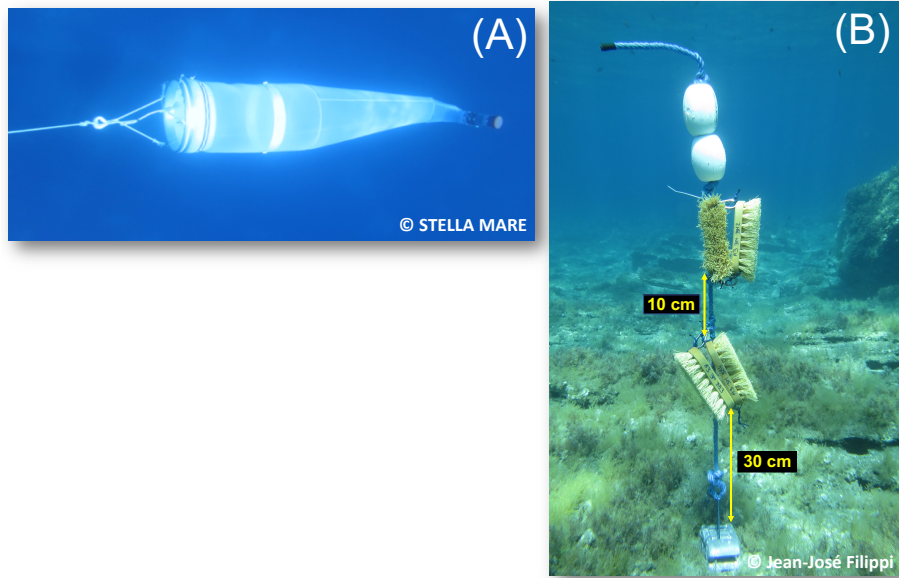


Figure 4-2 Illustrations (A) d'un filet à zooplancton utilisé pour le prélèvement des larves de *P. lividus*, (B) d'un collecteur permettant la collecte des juvéniles post-métamorphiques

Lors de la colonisation, les post-larves se retrouvent piégées, puis se métamorphosent en juvéniles post-métamorphiques au sein des collecteurs. Pour les deux sites, trois subdivisions ont été utilisées afin d'obtenir des réplicats. Le premier sous-site correspond à une parcelle Nord, le deuxième à une parcelle intermédiaire et le troisième est une parcelle située plus au Sud (Figure 4-3). Pour chacun de ces sous-sites, deux structures portant les collecteurs sont placées à respectivement 3 m et 6 m de profondeur pendant une semaine.

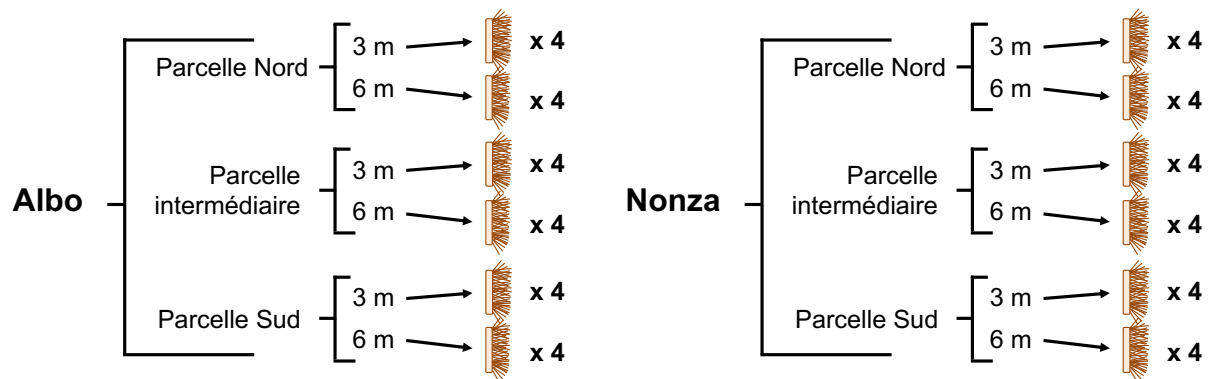


Figure 4-3 Échantillonnage spatial du prélèvement des juvéniles post-métamorphiques

A chaque prélèvement, chaque collecteur est ôté individuellement et est inséré dans un sac plastique étanche afin de conserver l'intégralité du contenu des brosses. Pour collecter les juvéniles post-métamorphiques, les collecteurs et les sacs sont rincés à l'eau douce, puis

l'échantillon récolté est filtré afin d'enlever les débris, à l'aide d'un tamis pourvu d'une soie de 500  $\mu\text{m}$ . Le contenu est concentré afin d'obtenir un volume final de 100 ml puis, est conservé dans de l'éthanol à 70 %. Le comptage des juvéniles post-métamorphiques est effectué par stéréo-microscopie.

#### II - 4 - Recensement des stades benthiques, des substrats et du recouvrement végétal

Le dénombrement des oursins (juvéniles, sub-adultes et adultes) a été réalisé en tenant compte des mêmes subdivisions utilisées lors des prélèvements des juvéniles post-métamorphiques. Le comptage des individus  $\geq 2$  cm (diamètre du test, hors radioles) a été réalisé au sein de quadrats d' $1 \text{ m}^2$  de dimension. L'inventaire des oursins  $< 2$  cm a été effectué dans une zone plus restreinte du quadrat de dimensions  $0.25 \text{ m}^2$ . Au total, 180 quadrats aléatoires ont été utilisés par site ce qui correspond à 60 quadrats déployés pour chacune des profondeurs (3 m, 6 m et 9 m). Chaque oursin dénombré est mesuré au centimètre près à l'aide d'un pied à coulisse.

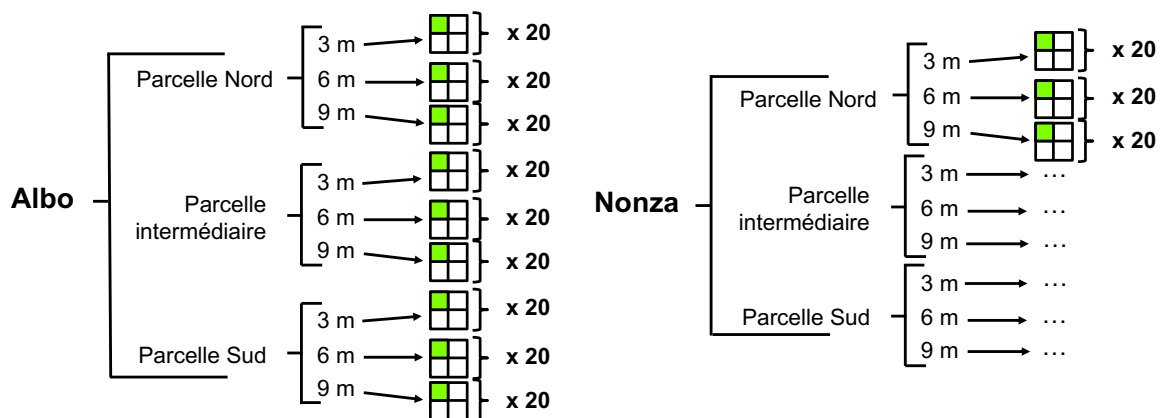


Figure 4-4 Échantillonnage spatial utilisé pour le dénombrement des stades benthiques. Le carré vert représente la subdivision du quadrat utilisée pour le comptage des individus  $< 2$  cm

Le recouvrement végétal et les substrats ont été analysés au sein des quadrats de  $0.25 \text{ m}^2$  et d' $1 \text{ m}^2$  utilisés lors du recensement des oursins. Une photographie de chacun des quadrats a été prise, et les proportions en termes de substrats et de recouvrement végétal ont été estimés en analysant l'image ultérieurement sur ordinateur, avec une échelle prédéfinie. La classification utilisée est identique à celle du chapitre précédent (Figure 3-3). Lors du

dénombrement des individus < 2 cm réalisé dans les quadrats de 0.25 m<sup>2</sup>, un inventaire des types d'abris présent a également été effectué. Quatre catégories ont été définies : abri strictement rocheux, abri strictement végétal, abri rocheux et végétal et absence d'abri.

### II - 5 - Analyses statistiques des données

L'évaluation des variabilités spatiale et temporelle a été réalisée avec les tests suivants : une ANOVA à deux facteurs (Date et Site) pour les indices gonadiques, une ANOVA à un facteur pour la phase larvaire (Site) et une ANOVA à trois facteurs pour la colonisation (Date, Site, Profondeur). L'influence des abris sur la variabilité des abondances en juvéniles (individus < 2 cm) a été testée à l'aide d'une MANOVA. Cette dernière a également été utilisée afin d'étudier la variabilité des densités des stades benthiques obtenues avec la méthodologie des quadrats. Des tests ANOVAs ont été réalisés sur les facteurs détectés comme significatifs par les MANOVAs. Après chaque ANOVA, des tests de comparaisons multiples de Tukey HSD ont été appliqués.

Les interactions entre les indices gonadiques, les densités des différents stades de *P. lividus* et les facteurs environnementaux ont été testées avec des tests de corrélation de Pearson. Les liens entre le recouvrement végétal, les substrats et les densités des différents stades benthiques ont été évalués avec des ACP.

Lorsque la normalité (test de Kolmogorov-Smirnov) et l'hétéroscédasticité (test de Cochran) n'étaient pas respectées, les données ont été log-transformées. Dans le cas où ces dernières ne respectaient pas l'hypothèse même après leur transformation, le niveau de significativité a été réduit :  $\alpha = 0.01$ , (Underwood, 1997). L'ensemble de ces analyses statistiques a été réalisé avec le logiciel XLSTAT v. 19.01.

### III - Résultats

#### III - 1 - Schémas spatio-temporels

##### III - 1 - 1 - Suivi des indices gonadiques

Un cycle annuel régulier des indices gonadiques a été observé pour les sites de Nonza et d'Albo (Figure 4-5). Chaque année, le pic annuel est atteint au cours de la période d'avril-mai alors que les valeurs minimales sont détectées en Novembre. Pour le site d'Albo, les valeurs sont comprises entre 2.09 [± 0.28] % (moyenne [± SE]) et 7.58 [± 0.62] %, respectivement pour les mois de novembre et de mai 2015. A Nonza, les valeurs moyennes recensées étaient toutefois inférieures à celles du site précédent avec un minimum enregistré en novembre 2015 (2.16 [± 0.28] %) et une valeur maximale détectée en avril 2016 (7.07 [± 0.42] %).

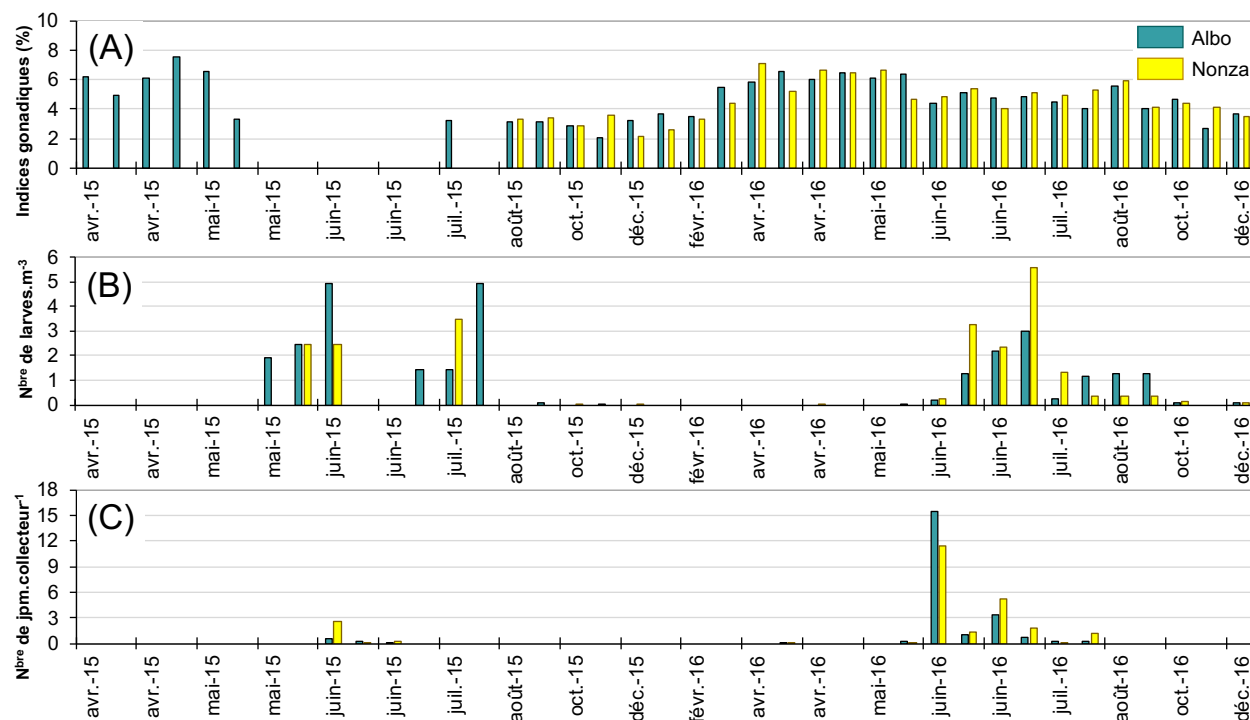


Figure 4-5 Variabilité temporelle des (A) indices gonadiques, (B) des densités larvaires, (C) des densités en juvéniles post-métamorphiques pour les sites d'Albo et de Nonza. Les abréviations jpm et N<sup>bre</sup> désignent respectivement les juvéniles post-métamorphiques et le nombre.

Les analyses statistiques ont révélé une variabilité spatio-temporelle pour les indices gonadiques (facteur : « Date\*Site » ; Tableau 4-1 (A)). Pour le site d'Albo, des différences significatives ont été recensées entre le 12 mai 2015 et le 29 mai 2015 puis, entre le 27 mai

## CHAPITRE 4 - ETUDE DU CYCLE EN MILIEU NATUREL

2016 et le 06 juin 2016. A Nonza, cette diminution significative a été observée entre les 18 mai 2016 et le 27 mai 2016. Concernant la saison automnale, des différences significatives ont été mises en évidence à Albo entre les mois d'octobre et de novembre pour les deux années. Pour le site de Nonza, ce même phénomène est observable entre les mois de novembre 2016 et de décembre 2016.

Tableau 4-1 ANOVAs étudiant les variabilités spatio-temporelles (A) des indices gonadiques, (B) des densités en stades larvaires, (C) des densités en stade post-métamorphique. Les valeurs significatives sont en gras et surlignées en bleu cyan

### (A) Indices gonadiques

Sources de variation	ddl	CM	Pseudo-F	P-values
Date	24	3.490	30.974	<b>&lt; 0.0001</b>
Site	1	0.050	0.446	0.504
Date*Site	24	0.434	3.849	<b>&lt; 0.0001</b>

### (B) Larves

Sources de variation	ddl	CM	Pseudo-F	P-values
Site	1	4.834	0.835	0.364

### (C) Juvéniles post-métamorphiques

Sources de variation	ddl	CM	Pseudo-F	P-values
Date	17	12.886	83.737	<b>&lt; 0.0001</b>
Site	1	1.082	7.029	<b>0.009</b>
Profondeur	1	0.557	3.621	0.060
Date*Site	17	0.464	3.016	<b>0.000</b>
Site*Profondeur	1	0.548	3.56	0.062

### III- 1-2-Phase larvaire

Compte tenu de la période d'échantillonnage considérée, deux pics larvaires printaniers ont été recensés à Albo le 10 juin 2015 et le 17 juillet 2015 avec une densité de 4.92 individus.m<sup>-2</sup> pour ces deux dates (Figure 4-5 (B)). A Nonza, le pic printanier de 2015 a été détecté le 6 juillet avec une densité de 3.49 individus.m<sup>-2</sup>. En outre, il convient de noter l'absence de larves sur les deux sites les 17 et 24 juin 2015. Pour l'année 2016, les pics printaniers ont été observés le 6 juillet pour les deux sites avec les densités respectives suivantes : 2.99 individus.m<sup>-2</sup> et 5.56 individus.m<sup>-2</sup>. Pour cette même année une distinction entre les larves de *P. lividus* et celles d'autres échinodermes a été réalisée. La densité maximale pour les larves de *P. lividus* est de 0.47 individu.m<sup>-2</sup> et a été recensée le 28 juin

2016 à Albo. Les analyses statistiques n'ont pas révélé de variabilité spatiale entre Albo et Nonza pour le stade larvaire (Tableau 4-1 (B)).

### *III- 1-3-Phase juvénile post-métamorphique*

Pour les deux sites et pour les deux années, les densités maximales en juvéniles post-métamorphiques ont été détectées dans la première moitié du mois de juin (Figure 4-5 (C)). L'importance de la colonisation a été très variable entre les deux années avec des pics équivalents à  $0.58 \text{ jpm.collecteur}^{-1}$  à Albo et  $2.54 \text{ jpm. collecteur}^{-1}$  à Nonza pour l'année 2015. De plus, les analyses statistiques ont révélé une variabilité spatio-temporelle pour les densités en juvéniles post-métamorphiques (facteurs : « Date » ; « Site » et « Date\*Site » ; Tableau 4-1 (C)). Pour l'année 2016, les tests post-hoc ont mis en évidence deux pics, significativement différents des autres densités pour les deux sites. Les premiers ont été détectés le 06 juin avec des densités de  $15.38 \text{ jpm.collecteur}^{-1}$  à Albo et  $11.38 \text{ jpm.collecteur}^{-1}$  à Nonza. Les seconds ont été recensés le 28 juin avec  $3.38 \text{ jpm.collecteur}^{-1}$  à Albo et  $5.17 \text{ jpm.collecteur}^{-1}$  à Nonza (Figure 4-5 (C)). En outre, une variabilité spatiale a été observée avec des densités plus importantes à Nonza. Enfin, aucune variabilité en termes de densité n'a été détectée entre les profondeurs (Tableau 4-1 (C)).

### *III- 1-4-Phases benthiques*

Les densités en stades benthiques recensées étaient comprises entre  $0.08 \text{ oursin.m}^{-2}$  [ $\pm 0.02$ ] pour la classe de taille  $[2-3[ \text{ cm}$  à Nonza et,  $2.13 \text{ oursins.m}^{-2}$  [ $\pm 0.37$ ] pour la classe  $[1-2[ \text{ cm}$  à Albo (Figure 4-6). La classe  $[2-3[ \text{ cm}$  possèdent les plus faibles densités en 2015 comme en 2016 alors que les densités maximales sont observées pour les classes  $[0-1[ \text{ cm}$  et  $[1-2[ \text{ cm}$  pour les deux années (Figure 4-6 (A, B)).

Le test MANOVA a mis en évidence une variabilité spatiale des densités en stades benthiques pour les facteurs « Site », « Profondeur » et « Site\*Profondeur » (Tableau 4-2).

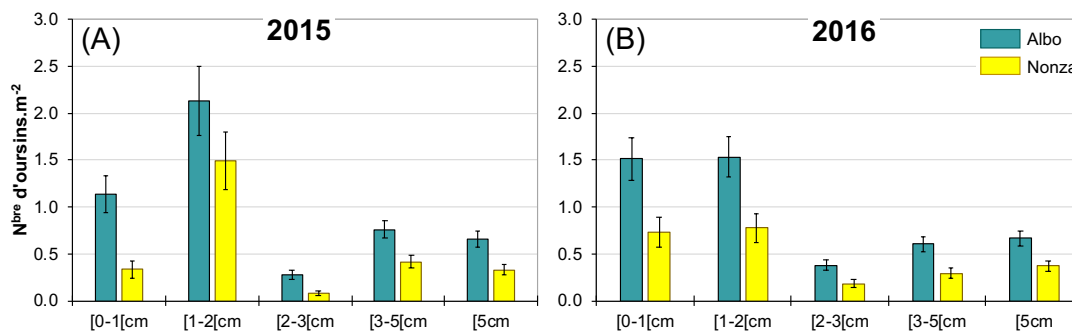


Figure 4-6 Densités des stades benthiques de *P. lividus* pour les sites d'Albo et de Nonza, (A) pour l'année 2015, (B) pour l'année 2016. L'abréviation N<sup>bre</sup> est utilisée pour désigner le terme « nombre »

Les tests post-hoc ont révélé des densités significativement supérieures à Albo par rapport à Nonza pour l'ensemble des classes de tailles avec une exception pour la classe [0-1[ cm. Concernant les profondeurs, la classe [0-1[ cm était plus abondante à 3 m et à 6 m qu'à 9 m. Les densités des classes [2-3[ cm et [3-5[ cm étaient significativement supérieures à 3 m de profondeur qu'à 9 m.

Tableau 4-2 MANOVA étudiant les variabilités spatio-temporelles des densités des stades benthiques. Les valeurs significatives sont en gras et surlignées en bleu cyan

MANOVA		
Sources de variation	Pseudo-F	P-values
Date	3.927	<b>0.002</b>
Site	10.453	<b>&lt; 0.0001</b>
Profondeur	7.026	<b>&lt; 0.0001</b>
Date*Site	0.219	0.954
Site*Profondeur	2.832	<b>0.002</b>

### III - 2 - Relations avec les facteurs environnementaux

#### III-2-1 - Facteurs abiotiques et relations avec les indices gonadiques et les stades de vie

Les analyses statistiques ont mis en évidence des relations entre les facteurs environnementaux et certains stades de vie. Ainsi, la SST était négativement corrélée avec la salinité et positivement avec les densités en larves (Figure 4-7). Les indices gonadiques étaient négativement corrélés avec les densités en juvéniles post-métamorphiques. Cependant, cette analyse n'a permis de détecter de corrélations entre les stades de vie

comme entre la phase larvaire et la phase juvénile post-métamorphique ou entre les indices gonadiques et la phase larvaire.

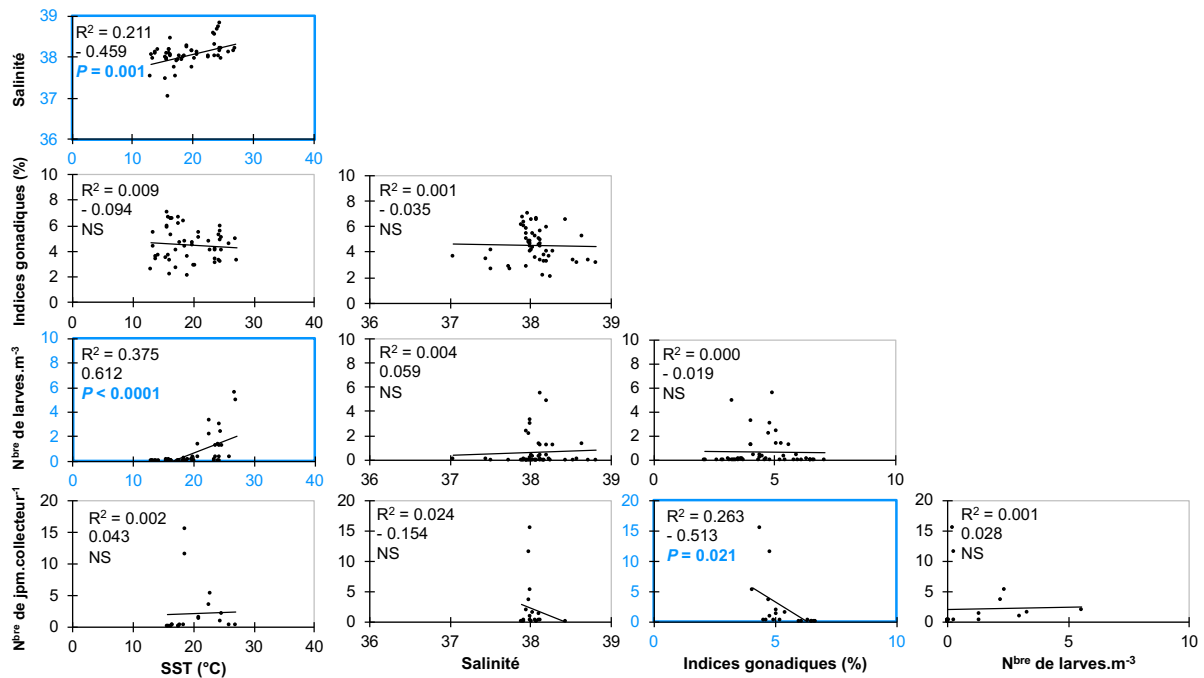


Figure 4-7 Matrice de corrélations de Pearson réalisées deux à deux pour les facteurs abiotiques, les indices gonadiques et les densités des stades de *P. lividus*. Les valeurs des corrélations significatives sont indiquées en bleu. Les variables sont abrégées comme suit : jpm : juvéniles post-métamorphiques, SST : température de surface, n<sup>bre</sup> : nombre

### III-2-2-Influence du substrat et du recouvrement végétal

Des analyses ACP ont été réalisées afin de comprendre les relations pouvant exister entre le substrat, le recouvrement végétal et les densités en stades benthiques. Pour les juvéniles de *P. lividus* (individus < 2 cm), les deux premiers axes représentent 46.75 % de la variabilité totale (Figure 4-8 (A)). Le premier axe sépare les dalles rocheuses des autres substrats ainsi que les catégories « *P. oceanica* » et « arborescent » des autres types de recouvrement végétal. Le deuxième axe distingue les différents sédiments (sable, graviers et galets) des substrats rocheux (blocs, dalles, tombants et roches inclinées). Cet axe sépare en outre, les recouvrements de faibles et d'importantes hauteurs, des strates intermédiaires. L'analyse montre que la classe [0-1[ cm est positivement corrélée avec les blocs rocheux (0.380,  $P < 0.05$ ), alors que la classe [1-2[ cm est positivement corrélée avec la strate rasante (0.365,  $P < 0.05$ ) (Annexe 16 ; Annexe 17). Les deux classes de tailles sont négativement corrélées avec *P. oceanica* (respectivement : - 0.360,  $P < 0.05$  ; - 0.354,  $P < 0.05$ ). L'ACP a



également mis en évidence une corrélation positive entre les deux classes de tailles (0.469,  $P < 0.05$ ).

Pour les individus  $\geq 2$  cm (sub-adultes et adultes), les deux premiers axes expliquent 50.12 % de la variance totale (Figure 4-8 (B)). Les distinctions entre les variables des axes 1 et 2 sont identiques à ceux de la précédente ACP. La classe [2-3[ cm est positivement corrélée avec la strate rasante (0.483,  $P < 0.05$  ; Annexe 18 ; Annexe 19). Les classes [2-3[ cm et [3-4[ cm sont négativement corrélées avec *P. oceanica* (respectivement : - 0.388,  $P < 0.05$  ; - 0.474,  $P < 0.05$ ). Des corrélations positives ont été décelées entre les classes de tailles suivantes : [2-3[ cm et [3-5[ cm (0.446,  $P < 0.05$ ), [2-3[ cm et [5 cm (0.352,  $P < 0.05$ ) et entre [3-5[ cm et [5 cm (0.455,  $P < 0.05$ ).

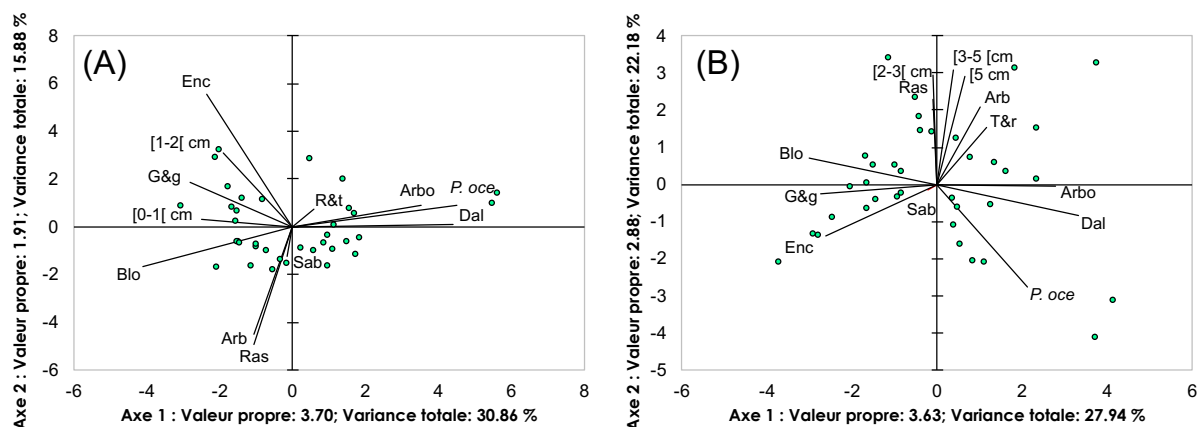


Figure 4-8 ACP étudiant les relations entre le substrat, le recouvrement végétal et les densités (A) des juvéniles (individus < 2 cm), (B) des sub-adultes et adultes (individus  $\geq 2$  cm). Les facteurs sont abrégés comme suit : Enc : strate encroûtante ; Ras : strate rasante ; Arb : strate arbustive ; Arbo : strate arborescente ; P. oce : *P. oceanica* ; R&t : Roches inclinées et tombants ; Dal : Dalles ; Blo : Blocs ; G&g : graviers et galets ; Sab : Sable

### III-2-3-Influence des abris

Le test MANOVA a démontré une influence des abris sur les densités en oursins < 2 cm, et les ANOVAs ont mis en évidence les effets des différentes catégories d'abris sur les deux classes de tailles (Tableau 4-3 (A)).

## CHAPITRE 4 - ETUDE DU CYCLE EN MILIEU NATUREL

Tableau 4-3 Analyses étudiant l'effet des types d'abris sur (A) les densités en juvéniles, (B) les densités en fonction de la taille. Les valeurs significatives sont en gras et surlignées en bleu cyan

<b>(A) MANOVA</b>				
Sources de variation	Pseudo-F	P-values		
Type d'abri	5.092	<b>&lt; 0.0001</b>		

<b>(B) ANOVAs</b>				
[0-1[ cm				
Sources de variation	ddl	CM	Pseudo-F	P-values
Type d'abri	3	0.817	8.237	<b>&lt; 0.0001</b>

[1-2[ cm				
Sources de variation	ddl	CM	Pseudo-F	P-values
Type d'abri	3	0.798	4.845	<b>0.002</b>

Pour la classe [0-1[ cm, les densités étaient significativement plus importantes au sein des abris de types rocheux et mixtes (abris végétal et rocheux) que dans les abris strictement végétal (Tableau 4-3 (B) ; Annexe 20). Les densités de la classe [1-2[ cm étaient supérieures dans les abris rocheux que dans les abris strictement végétal et dans les sites dépourvus d'abris.

## IV - Discussion

### IV - 1 - Variations des indices gonadiques

L'étude des indices gonadiques permet de mettre en évidence le cycle reproductif de *P. lividus* ainsi que la période de ponte (Ouréns et al., 2011). Notre étude a révélé un cycle annuel régulier. Cette tendance s'accorde avec celle décrite sur les côtes espagnoles méditerranéennes par Lozano et al. (1995), mais contraste avec les travaux de Gianguzza et al. (2013) qui ont montré que la détermination du cycle reproductif de *P. lividus* en Méditerranée est complexe. Récemment, De la Uz et al. (2018) ont observé un schéma similaire au notre au sein des côtes asturiennes avec une période de ponte située entre mai et juin. Nos résultats ont en outre, révélé la présence d'une ponte unique, printanière survenant à la même période et au sein des deux sites étudiés. Ce phénomène s'accorde avec les travaux de Fenaux (1968) et de Régis (1978) réalisés en Méditerranée. Nos données ont néanmoins mis en évidence une légère diminution des indices gonadiques au cours du mois

de Novembre. Certains auteurs ont expliqué que cette décroissance témoignait de l'existence d'une ponte automnale, de plus faible ampleur que la ponte printanière (Fernandez, 1998; Ouréns et al., 2011; Sellem & Guillou, 2007). En revanche, d'autres travaux ont considéré que cette baisse des indices gonadiques était causée par une diminution des réserves nutritives et non par l'émission de gamètes (King et al., 1994; Lozano et al., 1995). En effet, les gonades sont des organes permettant le stockage de nutriments et en cas de conditions environnementales défavorables, les oursins peuvent les utiliser. Ce phénomène peut influencer les indices gonadiques indépendamment de la reproduction (Lozano et al., 1995). Les études histologiques sont en désaccord car certaines tendent à confirmer la seconde hypothèse, à savoir qu'elles ne détectent qu'un seul phénomène de ponte au printemps (Lozano et al., 1995; Martínez et al., 2003; Sánchez-España et al., 2004) et décrivent des phénomènes de résorption de gamètes immatures non émises au cours des mois d'octobre à novembre (Sellem & Guillou, 2007). D'autres auteurs ont toutefois rapporté la présence de deux phénomènes de ponte en Méditerranée (Fenaux, 1968; Leoni et al., 2003). Compte tenu des résultats de la présente étude et de l'observation de gonades présentant différents degrés de maturation au cours des dissections (observations personnelles), l'hypothèse d'une seconde ponte automnale semble plausible. Nos données n'ont par ailleurs, détecté aucune variabilité spatiale des indices gonadiques ce qui contraste avec des études antérieures ayant décrit une forte variabilité à petite échelle spatiale (King et al., 1994 ; Sánchez-España et al., 2004).

### **IV - 2 - Schémas spatio-temporels**

L'étude de la phase larvaire a mis en évidence deux schémas temporels distincts entre les deux années. En 2015, un premier pic larvaire a été observé au cours du mois de juin, suivi par une disparition des larves puis par un second pic en juillet. En 2016, seul un pic a été détecté au mois de juillet. Le second pic recensé en 2015 pourrait s'expliquer par la présence de pontes sporadiques précédemment décrites pour l'espèce *Diadema antillarum* (Levitan, 1988). Boudouresque & Verlaque (2013) ont indiqué que les pontes pouvaient survenir

## CHAPITRE 4 - ETUDE DU CYCLE EN MILIEU NATUREL

quasiment toute l'année indépendamment du nombre de pics annuels, de l'habitat ou de la variabilité interannuelle. Ces auteurs ont également suggéré que ce phénomène pouvait refléter une stratégie de l'oursin lui permettant d'étaler les pertes larvaires au cours du temps. En outre, les populations ont une capacité de reproduction supérieure dans des aires où les conditions océanographiques sont faibles. Par exemple, une faible exposition aux vagues permet d'augmenter le nombre de gamètes émises (Gianguzza et al., 2013; Guettaf et al., 2000; Lozano et al., 1995; Sellem & Guillou, 2007). Hereu et al. (2004) ont par ailleurs, émis l'hypothèse que les larves pouvaient s'installer localement ou de façon plus hétérogène en fonction des processus locaux. En effet, la circulation d'eau locale assure l'approvisionnement larvaire des populations côtières (Lopez et al., 1998 ; Prado et al., 2012). Dans la présente étude, un retour des larves après leur disparition du milieu a été observé ce qui laisse supposer que les sites d'Albo et de Nonza sont approvisionnés par des larves autochtones et allochtones. Ces deux sites étant très proches (distance d'une dizaine de kilomètres), aucune variabilité spatiale n'a été détectée pour le stade larvaire. Nos résultats semblent être confirmés par Prado et al. (2012) qui ont indiqué que les abondances larvaires étaient déterminées par des facteurs régionaux (> 100 km). De plus, compte tenu de la durée de leur phase planctonique comprise entre 20 et 40 jours (Fenaux et al., 1985), les larves disposent d'une forte capacité de dispersion (Cowen et al., 2006) permettant l'apport de nouveaux individus au sein de sites récepteurs. Le fait que la disponibilité en larves soit influencée par des facteurs de grande et moyenne-échelles tels que les courants marins ou la température (Farina et al., 2018) peut expliquer l'absence de différenciation en termes de densités larvaires entre Albo et Nonza.

L'étude de la colonisation des juvéniles post-métamorphiques a mis en exergue la présence d'un pic printanier majeur au cours de la première moitié du mois de juin. Pour l'année 2016, ce pic était cinq fois supérieur à celui observé en 2015, ce qui témoigne de la forte variabilité interannuelle précédemment décrite par Tomas et al. (2004). De plus, nos données décrivent une forte décroissance des densités en juvéniles post-métamorphiques au

## CHAPITRE 4 - ETUDE DU CYCLE EN MILIEU NATUREL

cours du printemps 2015. En 2016, la présence d'un second pic de moindre ampleur à la fin du mois de juin vient corroborer l'hypothèse des pontes sporadiques et/ou de l'arrivée de larves allochtones au sein des sites. Nos résultats ont également permis d'observer une variabilité de la colonisation à petite échelle spatiale (de l'ordre d'une dizaine de kilomètres) ce qui est en accord avec la forte hétérogénéité spatiale (environ dix mètres) décrite par Hereu et al. (2004).

Concernant les stades benthiques, une variabilité spatiale a été observée avec une exception pour la classe [0-1[ cm. L'hétérogénéité spatiale est une caractéristique de la structure des populations de *P. lividus* (Ceccherelli et al., 2009, 2011 ; Pais et al., 2007) et, la distribution de cet oursin peut être influencée par de nombreux facteurs tels que la colonisation (Tomas et al., 2004), la migration (Crook et al., 2000; Palacin et al., 1998a), la compétition (Guidetti, 2004) ou la prédation (Gianguzza et al., 2006). Dans la présente étude, la pression de prédation et la différence de statut de protection entre les sites peuvent expliquer le fait que les abondances recensées à Albo soient supérieures à celles de Nonza. En effet, la pêche est interdite à Nonza alors que le site d'Albo n'est soumis à aucune restriction. La diminution d'abondances au sein de réserves en comparaison avec les populations de sites voisins non protégés a déjà été mise en évidence dans la littérature (Sala & Zabala, 1996). Ce phénomène pourrait être lié à la différence de densités en poissons prédateurs entre les sites protégés et les sites non soumis à réglementation (Garcia-Rubies & Zabala, 1990). De plus, la pression actuelle de la pêche sur les populations de *P. lividus* en Corse semble être limitée (Duchaud et al., 2018) ce qui pourrait expliquer le fait que les densités soient supérieures au sein du site non protégé d'Albo. Enfin, la différence en termes d'habitat entre les deux sites doit également être prise en considération car à Nonza, le substrat dominant était constitué par de larges dalles rocheuses (observation personnelle) qui n'offrent que peu d'abris aux oursins de petites tailles, particulièrement vulnérables à la prédation. A l'inverse, le site d'Albo possédait de larges blocs rocheux ainsi que de nombreux galets et graviers permettant aux petits individus d'échapper aux prédateurs.

### **IV - 3 - Facteurs abiotiques et corrélations entre les différents compartiments**

L'étude des facteurs abiotiques dans la présente étude a mis en évidence une influence de la SST sur les densités larvaires ce qui est concordant avec les travaux de (Pétinay et al., 2009). De plus, l'arrivée massive des larves de *P. lividus* survient au cours du printemps lorsque la SST atteint une valeur de 18 °C (Hereu et al., 2004 ; Lopez et al., 1998). Nos données sont similaires car la présence de larves dans le milieu coïncide avec le passage de la SST à 18 °C pour les deux sites et pour les deux années (Annexe 21).

De manière générale, les larves sont sensibles aux changements soudains des paramètres abiotiques et ont la faculté de prolonger leur phase planctonique lorsque que les conditions environnementales deviennent défavorables (Lozano et al., 1995). Nos résultats n'ont pas permis de mettre en évidence d'influence de la SST sur les indices gonadiques. Toutefois, le déclenchement des pontes semble impossible jusqu'à ce que l'animal reçoive un stimulus (Byrne, 1990; González-Irusta et al., 2010; Spirlet et al., 1998; Vadas et al., 2015). En outre, les auteurs ont indiqué que les pontes printanières étaient déclenchées par une augmentation de la température jusqu'à une certaine valeur et que les pontes automnales survenaient lorsque la température diminuait jusqu'à cette même valeur (Byrne, 1990; Fenaux, 1968; Pedrotti, 1993). Byrne (1990) et Spirlet et al. (1998) ont décrit que la ponte était déclenchée lorsque la température atteignait 13 °C alors que González-Irusta et al. (2010) et De la Uz et al. (2018) indiquaient que ce phénomène survenait pour une température de 15 °C. Nos données montrent qu'au printemps l'émission des gamètes se produit lorsque la température atteint 18 °C et que les indices gonadiques décroissent à l'automne lorsque la température s'abaisse à cette même valeur (Annexe 22). De façon générale, il est admis que ce facteur influence le développement gonadique (Saravanan et al., 2016) en agissant à la fois sur l'initiation et sur la durée de la période reproductive (Soualili & Guillou, 2009). De plus, la température décrit un schéma inverse à celui de la croissance gonadique (Byrne, 1990; González-Irusta et al., 2010; Ouréns et al., 2013; Spirlet et al., 1998).

## CHAPITRE 4 - ETUDE DU CYCLE EN MILIEU NATUREL

Bien que nos données n'aient pas démontré d'effet significatif de la salinité sur les densités larvaires, il convient de noter que l'absence de larves dans le milieu coïncide avec une diminution importante de la salinité (Annexe 23). D'autres études ont par ailleurs, mis en exergue un effet de ce paramètre sur la survie des oursins (Fernandez et al., 2006) et ont montré que pour certaines espèces d'oursins, la tolérance à la salinité des larves est moindre par rapport à celles des adultes (Metaxas, 1998).

Nos résultats ont démontré la difficulté d'observer l'évolution du cycle de *P. lividus* au cours du temps car alors que nous nous attendions à observer un phénomène de ponte suivi respectivement d'un pic larvaire puis d'un pic de juvéniles post-métamorphiques, nos données ont détecté la présence de ces derniers avant le phénomène de ponte et l'arrivée des larves dans le milieu. Ce phénomène laisse suggérer la présence de pontes sporadiques et/ou l'arrivée de larves allochtones au sein des sites car les phases pélagiques peuvent en effet, se disperser sur de longues distances par rapport à leur lieu de naissance (Cowen et al., 2006). La détection d'un pic larvaire survenant avant le phénomène de ponte printanier suggère que ce dernier est probablement combiné avec des épisodes de pontes sporadiques de moindre ampleur.

Nos données ont mis en avant des limites dans la méthode d'échantillonnage des stades larvaires. En effet, la proportion en larves de *P. lividus* présentes au sein des échantillons était très faible y compris lors du pic larvaire annuel. A l'inverse, les densités en juvéniles post-métamorphiques de *P. lividus* recensées étaient relativement importantes. Toutefois, bien que des travaux aient montré la possibilité de déterminer le nombre de pontes annuelles par le biais de comptages des stades larvaires (Lopez et al., 1998 ; Pedrotti, 1993 ; Pedrotti & Fenaux, 1992) et juvéniles post-métamorphiques (Fenaux, 1987; Sala & Zabala, 1996; Verlaque, 1984), il a été complexe dans la présente étude de conclure quant à l'existence d'une ponte automnale. Nos résultats rejoignent ceux de Lopez et al. (1998) qui indiquaient que compte tenu de la forte variabilité des données planctoniques, l'étude des stades benthiques permettaient d'obtenir une représentation plus pertinente des événements.

## CHAPITRE 4 - ETUDE DU CYCLE EN MILIEU NATUREL

Pareillement, des auteurs ont démontré que les schémas d'abondance de la colonisation étaient liés au succès reproducteur, à la disponibilité larvaire, à la migration des individus post-métamorphiques et aux taux de mortalité (Hunt & Scheibling, 1997 ; Balch & Scheibling, 2000) cependant notre étude n'a pas permis de mettre en évidence de corrélations entre l'intensité des pontes et les abondances des larves, de la colonisation et du recrutement (*sensu* Ouréns et al., 2013 ; Turon et al., 1995). Néanmoins, nos données s'accordaient avec celles d'études antérieures décrivant une forte variabilité de la colonisation (Hereu et al., 2004) et du succès reproducteur (Calderón et al., 2012). En outre, la littérature indique que les taux de mortalité des jeunes stades benthiques sont très élevés, car on estime qu'ils atteignent un taux de 75 % au cours des six premiers mois (Sala & Zabala, 1996) et de 99 % au cours de la première année suivant la colonisation (Lopez et al., 1998). Les survivants peuvent échapper aux prédateurs en rejoignant des abris (Sala & Zabala, 1996). Nos données ont mis en évidence une structure bimodale de la population avec des abondances minimales pour la classe [2-3[ cm. En raison de leur taille, ces individus sont particulièrement sensibles à la prédation. Des travaux antérieurs ont montré qu'une distribution bimodale peut survenir lorsque les oursins deviennent trop grands pour maintenir un comportement cryptique mais n'ont pas encore atteint une taille suffisante leur permettant d'échapper à la prédation (Scheibling & Hamm, 1991; Tegner & Dayton, 1981; Tegner & Levin, 1983).

### IV - 4 - Habitats et abris

L'étude des habitats a mis en exergue une préférence des juvéniles (individus < 2 cm) pour les habitats rocheux. Cette donnée est cohérente avec le fait que la colonisation est importante au sein de ces derniers (Tomas et al., 2004). L'analyse du recouvrement végétal a montré que les individus appartenant à la classe [0-1[ cm étaient peu abondants dans les herbiers de *P. oceanica* et que les strates rasantes étaient particulièrement appréciées par les oursins de la classe [1-2[ cm, suggérant ainsi que ces individus ont adopté le régime alimentaire des adultes. Ceci rejoint les données de Verlaque (1984) qui observait que le régime alimentaire des individus  $\geq 1$  cm était relativement similaire à celui des adultes. Les



## CHAPITRE 4 - ETUDE DU CYCLE EN MILIEU NATUREL

faibles abondances recensées au sein de la strate encroûtante peuvent s'expliquer par l'absence d'abris et de fissures dans ce type de substrat. De plus, des études précédentes ont décrit que les prédateurs des juvéniles de *P. lividus* étaient particulièrement abondants au sein d'algues érigées et quasiment absents sur les sols arides (Bonaviri et al., 2010). Ce phénomène pourrait justifier l'aversion des juvéniles pour les abris strictement végétaux. Nos résultats ont également mis en évidence que ces individus appréciaient les substrats de type blocs qui leur confèrent des abris appropriés et leur permettent de se cacher. Verlaque (1984) avance que la présence de juvéniles au sein d'abris tels que des fissures, des macroalgues ou des galets pourrait refléter un comportement anti-prédateur survenant lorsque la pression de prédation est importante. Par exemple, la classe [2-3] cm a montré des préférences pour la strate rasante mais semble éviter les substrats encroûtants et les herbiers de *P. oceanica*. Ces données rejoignent celles obtenues pour la classe [1-2] cm et peuvent s'expliquer par la présence accrue de prédateurs au sein des forêts de macro-algues (Bonaviri et al., 2010). En outre, la forte pression de prédation justifierait la distribution bimodale car lorsque les abondances en prédateurs sont élevées, la complexité de l'habitat devient fondamentale. En effet, cette dernière permet l'augmentation de la disponibilité en abris ce qui influence la structure des populations (Ceccherelli et al., 2009 ; Hereu et al., 2005 ; Pais et al., 2007). La complexité des habitats est connue pour favoriser la métamorphose (Hereu et al., 2005) et est importante pour la colonisation de *P. lividus* (Oliva et al., 2016). La complexification croissante permet d'augmenter la disponibilité en abris et offre ainsi des moyens de protection contre la prédation et l'hydrodynamisme (Clemente & Hernández, 2008; Hereu, 2005; Sala & Zabala, 1996) car, seuls les juvéniles post-métamorphiques s'installant au sein d'un microhabitat cryptique survivent (Scheibling & Robinson, 2008). Bien que *P. lividus* puisse être présent dans les herbiers de *P. oceanica* et dans les substrats rocheux, il convient de noter que la colonisation est inférieure lorsqu'elle se produit au sein de cette macrophyte. La structure physique de l'herbier semble être responsable de ce phénomène (Prado et al., 2009; Tomas et al., 2004). Compte tenu des résultats obtenus, notre étude démontre clairement l'influence

de l'hétérogénéité de l'habitat sur la structure des populations de *P. lividus*, et met en évidence l'importance de la présence d'abris notamment pour les stades les plus sensibles à la prédation.

### **V - Conclusion**

Le présent chapitre a mis en exergue un cycle annuel régulier des indices gonadiques de *P. lividus* comprenant une période de ponte printanière survenant entre les mois de mai et de juin et, une ponte automnale présumée de moindre ampleur. Des schémas d'abondance temporels différents ont été observés entre les deux années pour les stades larvaires et pour la colonisation. La variabilité de la phase pélagique suggère une capacité de résilience accrue de l'espèce *P. lividus* alors que celle de la colonisation semble être liée à la présence de phénomènes de ponte comprenant un épisode majeur associé à des événements sporadiques plus faibles ainsi qu'à un approvisionnement par des larves allochtones. Concernant la variabilité spatiale, la colonisation était plus élevée à Nonza alors que les densités des stades benthiques étaient supérieures à Albo. La prédation combinée à l'absence de statut de protection ainsi qu'à la présence d'habitats conférant davantage d'abris à Albo pourrait expliquer ce phénomène. Enfin, nos résultats ont révélé des schémas spatio-temporels différents selon le stade de vie étudié. De ce fait, si des actions de gestion devaient être envisagées, il conviendra de tenir compte des échelles spatiales et temporelles propres à chaque stade de vie.

## CHAPITRE 5

### Comparaison du comportement alimentaire des stades juvéniles et adultes de *Paracentrotus lividus* en laboratoire

(Préférences alimentaires)<sup>6</sup>

Dans ce chapitre, la réaction des oursins en présence de trois espèces d'algues a été évaluée. Obtenues avec une structure en forme de Y, les données ont mis en évidence une préférence des juvéniles pour l'algue rouge *Ellisolandia elongata* alors que les adultes ont principalement choisi l'algue brune *Padina pavonica*. Une différence d'ordre comportementale a également été détectée car les juvéniles ont adopté un comportement cryptique alors que les adultes se sont déplacés davantage vers les sources de nourriture. Parallèlement, l'évaluation des taux de consommation journalier a montré que les deux stades consommaient préférentiellement l'espèce *P. pavonica* démontrant ainsi que l'attraction pour un aliment n'induit pas forcément son ingestion. Les résultats obtenus mettent en avant l'importance de la structure de l'aliment et suggèrent que le développement de régime artificiel doit prendre en compte le stade de vie de *P. lividus*. En outre la détermination des taux de consommation journalier donne un aperçu de l'impact potentiel de l'oursin violet sur les espèces de macrophytes.



© Benjamin Bianchini

<sup>6</sup> Ce chapitre a fait l'objet d'un article soumis dans une revue international de rang A et intitulé "*Comparison of feeding behavior of juvenile and adult stages of the purple sea urchin Paracentrotus lividus (Lamarck, 1816) in laboratory*". (S. Duchaud, B. Bianchini, V. Pasqualini, A. Aiello & S. Ternengo)

### CHAPITRE 5 - COMPARAISON DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES STADES JUVENILES ET ADULTES DE *P. LIVIDUS* EN LABORATOIRE

#### **I - Introduction**

L'oursin violet *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) (Echinoidea : Parechinidae) est présent du Nord-Est de l'océan Atlantique jusqu'en mer Méditerranée (Boudouresque & Verlaque, 2013). Compte tenu des qualités organoleptiques exceptionnelles de ses gonades, il est considéré par les méditerranéens comme une espèce à haute valeur patrimoniale. Néanmoins, des diminutions ont été constatées au sein des populations sauvages et l'impact de la pêche sur *P. lividus* a été mise en évidence (Bertocci et al., 2014 ; Pais et al., 2012). En Corse, la capture de l'oursin violet est réglementée mais les pêcheurs professionnels ont observé des diminutions de densités notamment au sein de sites habituellement fréquentés pour la pêche oursinière. Mais d'autres facteurs peuvent également être responsables des baisses de densités à l'image de la pollution de l'eau, de la dégradation des habitats (Prado et al., 2012), de la surpêche (Andrew et al., 2002 ; Ceccherelli et al., 2011). Enfin, il convient de rappeler que des mortalités massives de *P. lividus* ont été recensées en Méditerranée entre les années soixante-dix et quatre-vingt du fait de la présence de la maladie de l'oursin chauve (Jangoux, 1990). Ainsi, le développement d'actions visant à préserver les populations de *P. lividus* est souvent abordé dans la littérature et les travaux portent généralement sur deux thématiques : (i) l'optimisation de la croissance gonadique en mer et en laboratoire (James & Siikavuopio, 2015) et, (ii) le lâcher de juvéniles obtenus en échiniculture permettant d'augmenter les taux de recrutement naturel (Agatsuma, 2013; Couvray et al., 2015). Compte tenu du rôle majeur de *P. lividus* dans le maintien et dans la structuration des communautés benthiques (Sala et al., 1998; Sivertsen, 2006), ces deux procédés nécessitent une connaissance approfondie de l'alimentation de l'oursin violet.

Généralement présent au sein des zones sub-littorales, *P. lividus* affectionne particulièrement les substrats rocheux et les macrophytes telles que *Zostera marina* ou *Posidonia oceanica* (Pinna et al., 2012 ; Verlaque, 1987a). Cette dernière est à la fois une

source de nourriture et un habitat (Prado et al., 2012). Bien que dans certaines conditions, l'oursin violet puisse devenir omnivore (Wangensteen et al., 2011), il demeure principalement herbivore (Agnetta et al., 2013 ; Verlaque 1987a) et son alimentation est majoritairement composée d'algues et de macrophytes (Boudouresque & Verlaque, 2013). Une hiérarchie des préférences de *P. lividus* peut être établie dès lors que ce dernier a la possibilité de choisir sa source de nourriture (Dworjanyn et al., 2007). Plusieurs facteurs tels que la saisonnalité (Verlaque, 1987a), les paramètres abiotiques ou les ressources disponibles au sein du biotope (Frantzis et al., 1988) peuvent influencer son choix. De nombreux travaux ont par ailleurs, montré l'importance de la composition de l'aliment et du régime alimentaire sur le goût, la consistance et le poids des gonades (Cuesta-Gomez & Sánchez-Saavedra, 2016; Taylor et al., 2015) à travers l'étude de l'effet de certains composants tels que les caroténoïdes, les glucides, les lipides (Gonzalez Duran et al., 2008), les contenus en protéines (Heflin et al., 2016). Parmi les préférences de *P. lividus*, on retrouve les phanérogames *P. oceanica* et *Cymodocea nodosa*, l'algue rouge *Rissoella verruculosa*, l'algue brune *Padina pavonica* et l'algue verte *Codium fragile* (Boudouresque & Verlaque, 2013). Les juvéniles semblent particulièrement apprécier *P. pavonica* et l'algue rouge *Ellisolandia elongata*<sup>7</sup> (Rico, 1989).

Les composants chimiques ainsi que les propriétés physiques de la nourriture peuvent fortement influencer le comportement alimentaire des oursins (Klinger, 1982). Des travaux antérieurs ont étudié la composition chimique des algues et ont ainsi mis en évidence que les algues rouges sont riches en terpènes, en métabolites polyhalogénés et en alcaloïdes bromoindoles (Soler et al., 1996; Yogeewari & Sriram, 2005). Les terpènes sont également abondants chez le genre *Dictyota* (Manzo et al., 2009) et chez *P. pavonica* (Shoubaky & Salem, 2015). En outre, certains auteurs ont détecté chez les algues, la présence de substances répulsives pour les oursins (Hay et al., 1987; Ishii et al., 2004; Sakata et al., 1991). L'identité chimique des stimulants alimentaires chez les herbivores est en revanche, méconnue (Dworjanyn et al., 2007). De plus, la réponse comportementale des oursins face

---

<sup>7</sup> Anciennement *Corallina elongata* J. Ellis & Solander, 1786

## CHAPITRE 5 - PREFERENCES ALIMENTAIRES

aux aliments est souvent difficile à déceler de même que les raisons expliquant l'évitement ou la préférence pour un aliment (Boudouresque & Verlaque, 2013). Ainsi, un individu peut être attiré par un aliment mais ne pas être enclin à le manger. Cependant, le mouvement d'un oursin vers une source de nourriture semble indiquer une attirance de l'individu pour l'aliment (Lawrence et al., 2013). Ce mouvement implique la présence de mécanismes chimiotactiques chez l'oursin car certains auteurs ont décrit une attirance plus marquée de l'animal pour des aliments contenant des stimulants alimentaires (Dworjanyn et al., 2007).

Le choix de la nourriture est également dépendant de la présence ou de l'absence d'attractifs et/ou de substances répulsives (Wright et al., 2004). Les extraits de méthanol et d'éthanol ont par exemple, un effet attractif sur l'oursin *Tripneustes gratilla* alors que certains extraits organochlorés fonctionnent comme des répulsifs (Du Plessis, 2014). Pareillement, les glycolipides fonctionnent comme des stimulants sur *Strongylocentrotus intermedius* (Sakata et al., 1989). Le comportement alimentaire des oursins juvéniles semble différer de celui des adultes car les petits individus adoptent souvent un comportement cryptique causé par la forte pression de prédation dont ils sont sujets (Guidetti & Mori, 2005). L'augmentation du diamètre de leur test les rend moins vulnérables face aux prédateurs et leur permet d'acquérir un comportement lié à la recherche de nourriture (Dumont et al., 2006). En outre, il semblerait que la croissance gonadique des adultes et la croissance somatique des juvéniles requièrent des besoins nutritionnels très différents (Kelly et al., 1998).

Afin de tester le comportement des oursins, de nombreuses études ont utilisé une chambre de choix en forme de Y. Les préférences alimentaires de plusieurs oursins ont été évaluées à l'aide de ce procédé comme les espèces du genre *Strongylocentrotus* : *S. intermedius* (Machiguchi, 1987), *S. droebachiensis* (Prince & LeBlanc, 1992), *S. franciscanus* (Nishizaki & Ackerman, 2001) ou l'oursin mitre *Tripneustes gratilla* (Cyrus et al., 2015). Pareillement l'attractivité d'extraits d'algues sur les oursins (Du Plessis, 2014) et sur le comportement de ces derniers en présence de congénères et de prédateurs (Niskizaki & Ackerman, 2001) ont également été évalués par le biais de cette méthode. Ainsi, compte tenu

des résultats obtenus lors de travaux antérieurs, l'attractivité de différents régimes alimentaires développés en aquaculture pour les stades juvéniles et/ou les adultes pourrait être évaluée avec la chambre en Y.

Dans ce contexte, la présente étude vise à : (i) comparer le comportement alimentaire de juvéniles et d'adultes en présence de trois espèces d'algues en combinant des données de mouvements et de réponses comportementales obtenues dans la chambre en Y, (ii) observer *via* l'étude des taux de consommation journaliers si les espèces d'algues choisies précédemment sont également consommées par les oursins et, (iii) tester si la méthodologie de la chambre en Y fonctionne sur l'espèce *P. lividus*.

## II - Matériels et méthodes

### II - 1 - Collecte du matériel biologique et stabulation

Pour ces travaux, trois espèces d'algues ont été testées *Ellisolandia elongata* (Ellis & Soller) Hind & Saunders, *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux et *Padina pavonica* (Linnaeus) Thivy (Figure 5-1). Ces espèces ont été choisies en raison de la présence de *P. lividus* dans leurs herbiers et par leur présence dominante sur la zone d'étude.



*Ellisolandia elongata*



*Dictyota dichotoma*



*Padina pavonica*

Figure 5-1 Illustrations des trois espèces d'algues testées. ©Benjamin Bianchini

Les oursins et les algues sont collectés par des plongeurs en bouteille, sur le site d'Albo (42°48'25.3"N 9°19'54.3"E) entre 3 m et 6 m de profondeur. Les prélèvements sont effectués chaque semaine précédant les expérimentations et l'ensemble du matériel biologique est

transporté au laboratoire dans une glacière réfrigérée. Les algues et les oursins sont stockés dans un circuit fermé, alimenté par de l'eau de mer filtrée dont la température est comprise entre 18 °C et 20 °C et la salinité à 38. Afin de ne pas orienter le choix des oursins, ces derniers sont nourris *ad libitum* avec de l'algue verte *Ulva* sp. cultivée sur le site de STELLA MARE. Les oursins sont maintenus avec une photopériode fixée à 12 : 12 h. Avant d'initier les expérimentations, les oursins sont séparés en trois groupes selon leur taille « Juvéniles 1 » ( $1 \text{ cm} \leq \text{diamètre du test (hors radioles)} < 1.5 \text{ cm}$ ), « Juvéniles 2 » ( $1.5 \text{ cm} \leq \text{diamètre du test (hors radioles)} < 2 \text{ cm}$ ) et « Adultes » ( $\text{diamètre du test (hors radioles)} \geq 5 \text{ cm}$ ) et sont maintenus à jeun pendant sept jours.

## II - 2 - Expériences chimio-sensorielles

### II-2-1 - Conception et fonctionnement de la chambre en Y

Afin de réaliser les expérimentations chimio-sensorielles, une chambre de choix en Y de dimensions 70 cm x 40 cm x 15 cm a été réalisée en plexiglas. Le modèle a été adapté d'après les travaux de (Castilla & Crisp, 1970; Cyrus et al., 2015; Prince & LeBlanc, 1992; Vadas, 1977). Le dispositif est formé par un couloir et par deux bras contenant chacun une chambre de dimensions 15 cm x 15 cm x 15 cm (Figure 5-2). C'est dans ces dernières que seront placées les algues.

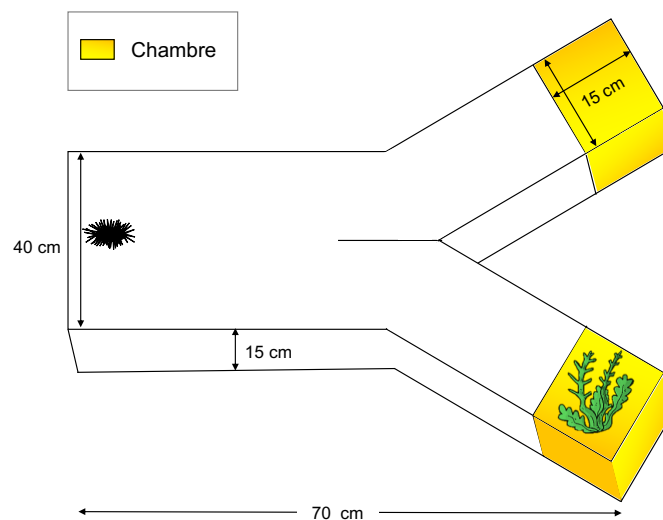


Figure 5-2 Dimensions des différents compartiments de la chambre de choix en Y



Chacun des bras, est alimenté par un faible courant d'eau de mer filtrée avec un débit de  $2 \text{ L}\cdot\text{min}^{-1}$  et une température de  $18^\circ\text{C}$ . Dans le dessein de maintenir un flux d'eau au sein de la structure, une évacuation est présente à l'extrémité du couloir. Afin ne pas biaiser la détection des algues par les oursins, il convient de s'assurer que le mélange des deux courants s'effectue correctement à l'intersection de deux bras. Le calibrage est effectué à l'aide de colorants alimentaires selon la méthode décrite par Du Plessis (2014) (Figure 5-3).

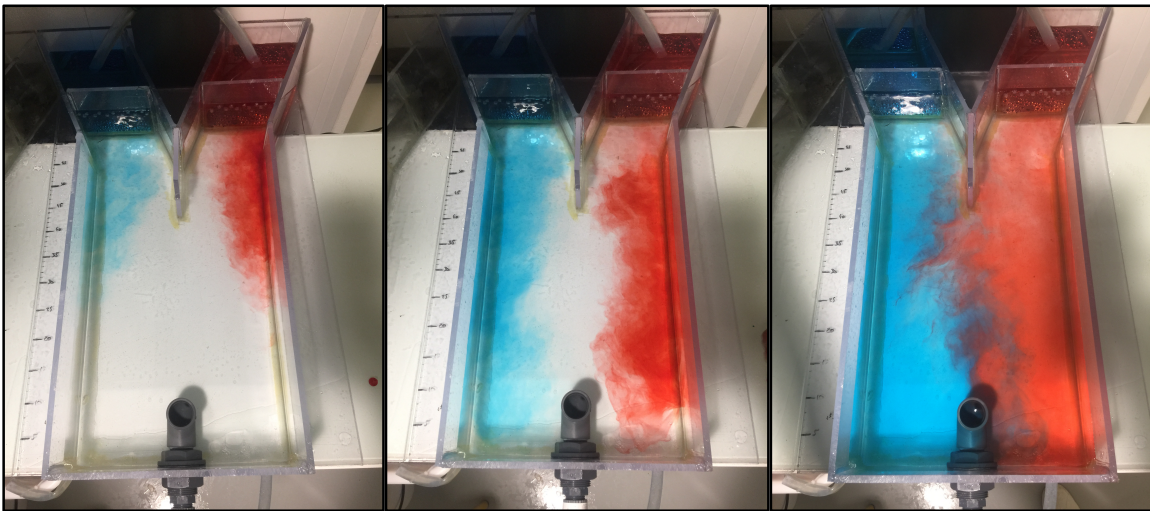


Figure 5-3 Illustrations de la calibration du flux d'eau au sein de la chambre en Y. ©Benjamin Bianchini

Concernant la durée de l'expérimentation, les auteurs la fixent généralement entre 10 et 15 minutes pour des oursins adultes (Cyrus et al., 2015 ; Prince & Leblanc, 1992). Au cours de tests préliminaires, le mouvement des juvéniles est apparu comme étant nettement plus long que celui des adultes c'est pourquoi le temps d'expérimentation a été fixé à 1h30.

### II-2-2-Expérimentations

Afin de s'assurer qu'il n'y ait pas de préférence innée des oursins pour l'un des bras, des tests à vide sont effectués. Pour chacune des trois catégories, vingt oursins sont insérés individuellement dans la structure dépourvue d'algue. Par la suite, deux types d'expérimentations servant à tester l'attractivité des algues sur les oursins ont été réalisées : des tests monospécifiques où l'on oppose une espèce d'algue à un témoin (bras dépourvu d'algue) et des tests par paires au sein desquels deux espèces d'algues sont opposées. Pour les tests monospécifiques, 4 g d'algue sont introduits dans l'une des chambres comme le

préconisent Prince & Leblanc (1992). Pour les tests par paires, 4 g de chaque algue sont insérés dans chacun des bras. Comme pour les tests à vide, vingt oursins de chaque catégorie sont testés. Les individus sont placés individuellement sur une zone de départ située à égale distance des deux bras. Comme les oursins se nourrissent préférentiellement la nuit (Boudouresque & Verlaque, 2013), les expérimentations ont été réalisées dans l'obscurité. Pour les réponses des oursins aux tests d'attractivité, deux catégories ont été constituées : « Choix » lorsque l'individu franchit l'extrémité de l'un des bras sur une limite de 10 cm et « Non choix » dans le cas contraire (Figure 5-4 (A)).

Afin de déterminer les mouvements, la chambre en Y a été divisée en trois parties et la classification suivante a été utilisée : « Local », « Zone intermédiaire », « Bras : rectiligne » et « Bras : aléatoire » (Figure 5-4 (A)). Les mouvements appartenant à la catégorie « Local » correspondent à un déplacement au sein des 20 premiers centimètres de la structure, ceux répertoriés dans la catégorie « Bras » sont séparés en deux sous-catégories : « rectiligne » et « aléatoire ». Enfin, la catégorie « Zone intermédiaire » est utilisée pour recenser un mouvement situé entre la zone locale et les bras. La dernière partie du dispositif en Y, appelée « Chambre » est séparée du reste de la structure, les oursins ne peuvent pas y accéder et la zone est destinée à recevoir les algues. Tous les cinq tests, la chambre en Y est rincée à l'eau douce et les algues sont placées inversement aux tests précédents afin de ne pas entraîner de préférences pour l'un des bras. Le référencement des choix et des mouvements des oursins est réalisé à partir de photographies prises toutes les 2 minutes grâce à un intervallo-mètre. L'appareil photo est placé au-dessus de la chambre en Y afin de conserver la même distance par rapport à la structure (Figure 5-4 (B)).

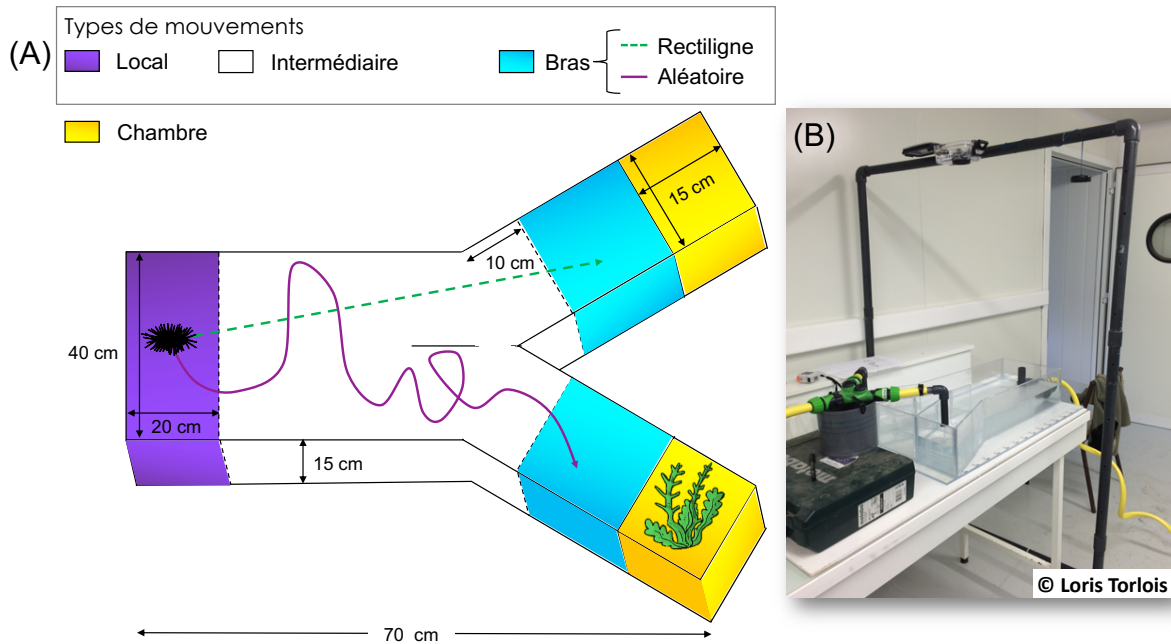


Figure 5-4 (A) Schéma représentant les différentes zones de la chambre en Y et les types de mouvements réalisés par les oursins, (B) Illustration de la chambre en Y et du dispositif photo

### II - 3 - Taux de consommation journaliers

Avant d'initier les expérimentations, la variation naturelle de la biomasse algale est évaluée pour les trois espèces. Dans un tamis fermé de maille 200  $\mu\text{m}$ , 4 g d'algue sont placés pendant 24 h. A la fin de ce délai, la biomasse initiale est soustraite de la biomasse finale afin d'obtenir la variation naturelle.

Pour les tests monospécifiques, 4 g d'algues sont introduits dans les tamis précédemment mentionnés. Pour les tests par paires, 2 g de chaque algue sont insérés dans un même tamis. Ces biomasses ont été déterminées à partir des travaux de Prince & Leblanc (1992). Pour chacun des tests, les oursins sont placés individuellement pendant 24 h et les taux de consommation sont obtenus en déduisant la biomasse finale de l'algue, de la biomasse initiale. L'ensemble de ces tests a été réalisé sous photopériode artificielle de 11 : 13 h (Lumière : Obscurité).

### II - 4 - Analyses statistiques des données

Afin de calculer la probabilité exacte du résultat, chaque test chimio-sensoriel a été évalué avec la distribution de Bernoulli (Du Plessis, 2014 ; Prince & Leblanc, 1992). Pour

comparer les différents types de mouvements entre les classes de tailles des oursins et entre les algues, des tests  $\chi^2$  ont été réalisés. Par la suite des tests de Marascuilo ont été appliqués afin de comparer les différentes proportions en termes de mouvements, deux à deux.

Comme les données des taux de consommation ne suivaient pas la loi Normale (Shapiro-Wilk) et ne respectaient pas l'hétéroscédasticité (Test de Cochran), des tests non-paramétriques ont été utilisés. Des analyses de Kruskal-Wallis ont permis de tester les différences significatives au sein des expérimentations monospécifiques. Des tests bilatéraux de Dunn ont ensuite permis de déterminer les différences significatives entre les trois espèces d'algues. Pour les expérimentations par paires, des tests de Mann-Whitney ont été appliqués. L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé avec XLSTAT v. 20.1.

### III - Résultats

#### III - 1 - Réponses comportementales

Lors des tests de contrôle (effectués à vide) dans la chambre en Y, *P. lividus* n'a montré aucune préférence innée pour l'un des deux bras ( $P > 0.05$ , pour les trois classes de tailles). Au cours des tests monospécifiques, des préférences significatives de *P. lividus* pour certaines algues, ont été mises en évidence (Tableau 5-1). Les individus appartenant à la classe des « Juvéniles 1 » ont significativement préféré *E. ellisolandia* alors que les adultes ont significativement choisi *D. dichotoma* et *P. pavonica* par rapport au témoin (bras vide). Au cours de ces expérimentations l'absence de choix a été dominant notamment chez les juvéniles. Lors des tests par paires, aucune préférence significative n'a été mise en évidence pour la classe « Juvéniles 1 » (Tableau 5-1) et l'absence de choix est à nouveau la réponse dominante pour ces individus. La classe « Juvéniles 2 » a choisi préférentiellement l'espèce *E. elongata* lorsqu'elle était opposée respectivement à *D. dichotoma* et à *P. pavonica*. En revanche aucune préférence n'a été mise en évidence pour cette classe de taille lors des tests opposant *D. dichotoma* à *P. pavonica*. Les adultes ont significativement préféré *P. pavonica* lors des tests opposant respectivement cette algue à *E. elongata* et à *D. dichotoma*. Enfin,

## CHAPITRE 5 - PREFERENCES ALIMENTAIRES

lorsque *D. dichotoma* était proposée face à *E. elongata*, les adultes ont significativement choisi *D. dichotoma* (Tableau 5-1).

Tableau 5-1 Réponses comportementales de *P. lividus* obtenues dans la chambre en Y. Les valeurs significatives sont en gras et en bleu

Type de test	Sujet	Paire testée	No. oursins		n	Probabilité unilatérale	
			Choix	Absence de choix			
Monospécifique		Témoin	1	10	20	<b>0.0098</b>	
		<i>Ellisolandia elongata</i>	9				
	Juvéniles 1	Témoin	0	15	20	0.0938	
		<i>Dictyota dichotoma</i>	5				
		Témoin	1	18	20	0.5000	
		<i>Padina elongata</i>	1				
	Juvéniles 2	Témoin	5	11	20	0.2461	
		<i>Ellisolandia elongata</i>	4				
		Témoin	2	15	20	0.1250	
		<i>Dictyota dichotoma</i>	3				
		Témoin	0	19	20	0.5000	
		<i>Padina elongata</i>	1				
		Adultes	Témoin	3	9	20	0.0806
			<i>Ellisolandia elongata</i>	8			
	Témoin		1	9	20	<b>0.0054</b>	
	<i>Dictyota dichotoma</i>		10				
	Témoin	1	2	20	<b>0.0001</b>		
	<i>Padina elongata</i>	17					
	Par paire	<i>Ellisolandia elongata</i>	5	13	20	0.1641	
		<i>Dictyota dichotoma</i>	2				
Juvéniles 1		<i>Ellisolandia elongata</i>	4	12	20	0.2734	
		<i>Padina elongata</i>	4				
		<i>Dictyota dichotoma</i>	0	18	20	0.2500	
		<i>Padina elongata</i>	2				
Juvéniles 2	<i>Ellisolandia elongata</i>	9	9	20	<b>0.0269</b>		
	<i>Dictyota dichotoma</i>	2					
	<i>Ellisolandia elongata</i>	9	9	20	<b>0.0269</b>		
	<i>Padina elongata</i>	2					
	<i>Dictyota dichotoma</i>	0	20	20	1.0000		
	<i>Padina elongata</i>	0					
	Adultes	<i>Ellisolandia elongata</i>	1	8	20	<b>0.0029</b>	
		<i>Dictyota dichotoma</i>	11				
<i>Ellisolandia elongata</i>		1	2	20	<b>0.0001</b>		
<i>Padina elongata</i>		17					
	<i>Dictyota dichotoma</i>	0	1	20	<b>0.0000</b>		
	<i>Padina elongata</i>	19					

### III - 2 - Mouvements

Toutes les catégories de mouvements utilisées dans la présente étude ont été observées au cours des expérimentations (Figure 5-5). Les juvéniles ont principalement effectué des mouvements de type « Local ». Dès le début des tests, la majorité de ces individus s'est dirigée sous le tuyau d'évacuation et y est restée jusqu'à la fin de l'expérimentation. Chez les juvéniles, le mouvement de type « Intermédiaire » a également été dominant et les trajectoires associées étaient souvent aléatoires. La plupart des oursins ayant rejoint cette zone a stoppé ses déplacements alors que les autres individus ont continué à se mouvoir aléatoirement dans la zone (Figure 5-5). Les mouvements de type « Bras » ont été effectués principalement par les adultes. Les individus répertoriés dans les mouvements « Bras aléatoire » ont modifié leurs trajectoires à plusieurs reprises et ont circulé pendant la majeure partie du test. D'autres oursins se sont déplacés le long de la structure pendant toute la durée de l'expérimentation, se sont dirigés vers l'un des bras puis ont finalement choisi le second. Pour l'ensemble des tests, 59 % des adultes a effectué un mouvement de type « Bras rectiligne ». Dans ce cas, les oursins se sont promptement dirigés vers la chambre contenant l'algue préférée et ne se sont plus déplacés jusqu'à la fin de l'expérience (Figure 5-5).

Bien que l'absence de choix soit la réponse dominante des juvéniles, nous avons constaté que lors des tests monospécifiques, la majorité de ces individus avait effectué des déplacements de type « Intermédiaire » (Tableau 5-2). Néanmoins, en présence d'*E. elongata*, leur algue favorite, les juvéniles ont principalement effectué des déplacements de type « Bras rectiligne » (45 %). Pour les tests par paires, la majeure partie des juvéniles a réalisé des trajectoires aléatoires. Aucune différence significative n'a été détectée entre les mouvements effectués lors des tests opposant *E. elongata* à *D. dichotoma* pour les juvéniles 1 et *E. elongata* à *P. pavonica* pour les juvéniles 2. Pour les autres paires testées, le déplacement de type « Local » était dominant.

Lors des tests monospécifiques, les mouvements de type « Bras aléatoire » et « Intermédiaire » ont été les plus nombreux chez les adultes (Tableau 5-2). En effet, en

présence de *P. pavonica*, 80 % des adultes ont effectué un mouvement de type « Bras rectiligne ». Cependant, au cours des tests réalisés avec *D. dichotoma*, les résultats obtenus étaient contradictoires car les mouvements répertoriés étaient de type « Bras » et « Local ». Pour les tests par paires, les mouvements de type « Bras rectiligne » étaient dominants lorsque *P. pavonica* était opposée aux autres espèces. Enfin lors des expérimentations opposant *E. elongata* à *D. dichotoma*, aucun mouvement n'a dominé néanmoins, la plupart des individus s'est déplacée soit de manière rectiligne vers l'un des bras, soit avec une trajectoire aléatoire (Tableau 5-2).

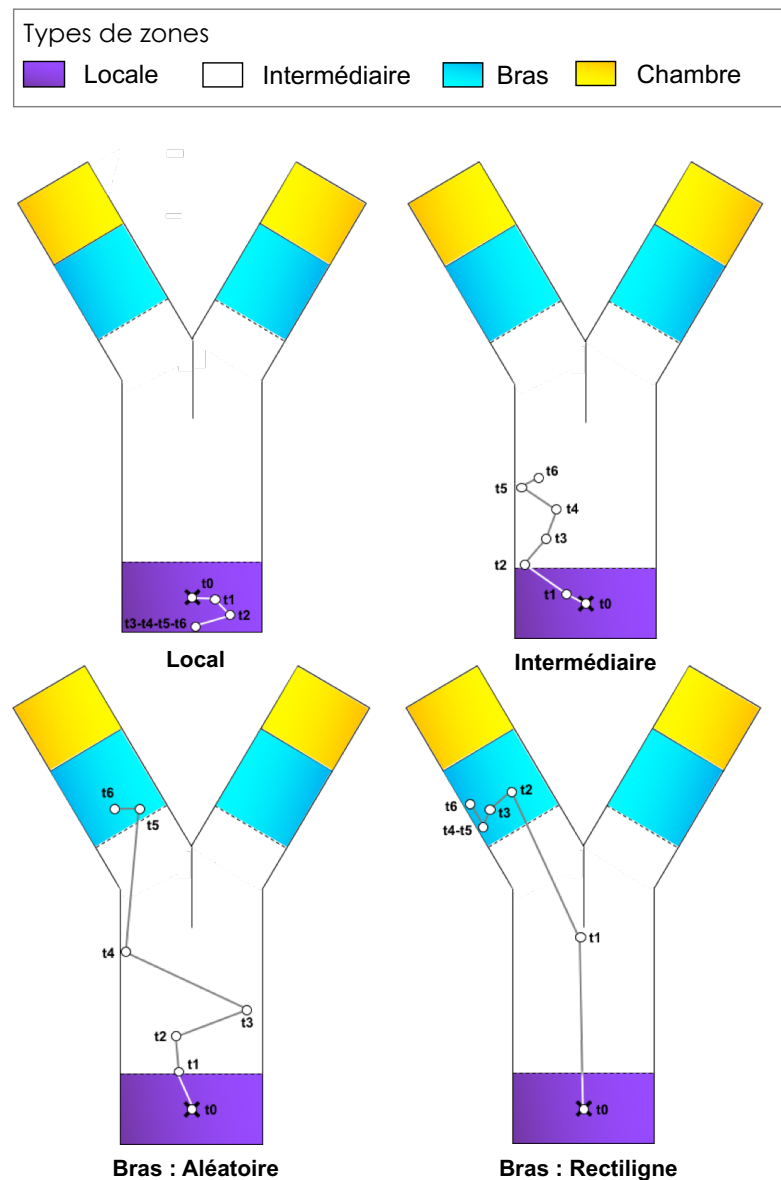


Figure 5-5 Catégories de mouvements utilisées. Les lignes symbolisent les mouvements et les cercles la position de *P. lividus* à différents pas de temps. Les pas de temps sont abrégés comme suit : t0 : 0 min ; t1 : 15 min ; t2 : 30 min ; t3 : 45 min ; t5 : 60 min ; t6 : 90 min. Les titres sous les schémas désignent les catégories de mouvements

## CHAPITRE 5 - PREFERENCES ALIMENTAIRES

Tableau 5-2 Mouvements de *P. lividus* effectués au cours de expérimentations menées dans la chambre en Y. n : nombre total d'oursin testés. Les valeurs significatives sont en gras et en bleu

Type de test	Sujet	Paire testée	No. oursins				n	P- value
			Local	Intermédiaire	Bras			
					Aléatoire	Rectiligne		
<b>Monospécifique</b>	<b>Juvéniles 1</b>	<i>E. elongata</i> / Témoin	3	7	1	9	20	<b>0.014</b>
		<i>D. dichotoma</i> / Témoin	0	15	0	5	20	<b>&lt; 0.0001</b>
		<i>P. pavonica</i> / Témoin	1	17	0	2	20	<b>&lt; 0.0001</b>
	<b>Juvéniles 2</b>	<i>E. elongata</i> / Témoin	1	10	0	9	20	<b>&lt; 0.0001</b>
		<i>D. dichotoma</i> / Témoin	1	0	14	5	20	<b>&lt; 0.0001</b>
		<i>P. pavonica</i> / Témoin	0	19	0	1	20	<b>&lt; 0.0001</b>
	<b>Adultes</b>	<i>E. elongata</i> / Témoin	0	9	0	11	20	<b>&lt; 0.0001</b>
		<i>D. dichotoma</i> / Témoin	4	0	10	6	20	<b>0.003</b>
		<i>P. pavonica</i> / Témoin	0	2	0	18	20	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>Par paire</b>	<b>Juvéniles 1</b>	<i>E. elongata</i> / <i>D. dichotoma</i>	6	3	7	4	20	0.446
		<i>E. elongata</i> / <i>P. pavonica</i>	10	2	4	4	20	<b>0.022</b>
		<i>D. dichotoma</i> / <i>P. pavonica</i>	15	3	0	2	20	<b>&lt; 0.0001</b>
	<b>Juvéniles 2</b>	<i>E. elongata</i> / <i>D. dichotoma</i>	10	3	3	4	20	<b>0.028</b>
		<i>E. elongata</i> / <i>P. pavonica</i>	6	3	5	6	20	0.659
		<i>D. dichotoma</i> / <i>P. pavonica</i>	17	3	0	0	20	<b>&lt; 0.0001</b>
	<b>Adultes</b>	<i>E. elongata</i> / <i>D. dichotoma</i>	3	5	6	6	20	0.659
		<i>E. elongata</i> / <i>P. pavonica</i>	1	1	3	15	20	<b>&lt; 0.0001</b>
		<i>D. dichotoma</i> / <i>P. pavonica</i>	0	1	4	15	20	<b>&lt; 0.0001</b>



### III - 3 - Taux de consommation journaliers

Les taux de consommation journaliers ( $\pm$  erreur standard [SE]) obtenus au cours des tests monospécifiques étaient compris entre 0.21 [ $\pm$  0.02] g pour la classe des « Juvéniles 1 » en présence d'*E. elongata* et 2.47 [ $\pm$  0.10] g pour la classe « Adultes » testée avec *P. pavonica* (Figure 5-6 (A)). A noter que les taux de consommation des classes « Juvéniles 1 » et « Juvéniles 2 » étaient relativement similaires. La première classe a consommé significativement plus d'algue *E. elongata* que d'algue *P. pavonica* (respectivement 0.12 [0.16] g et 0.26 [0.02] g ( $P < 0.0001$ )). Cette différence significative est également observable pour la classe « Juvéniles 2 » ( $P < 0.0001$ ). Chez les adultes, les taux de consommation étaient significativement plus élevés pour l'espèce *P. pavonica* (1.66 [0.02] g) par rapport à l'espèce *E. elongata* (0.21 [0.02] g) et les taux de consommation de *D. dichotoma* (1.00 [0.04] g) étaient intermédiaires aux deux autres espèces ( $P = 0.007$ ) (Figure 5-6 (A)).

Concernant les tests par paires, des différences significatives ont été observées pour l'ensemble des expérimentations réalisées (Figure 5-6 (B)). Les deux classes de juvéniles ont consommé significativement plus d'algue *P. pavonica* que d'algues *E. elongata* ( $P < 0.0001$  pour les deux classes de tailles) et *D. dichotoma* ( $P < 0.0001$  pour les deux classes de tailles). Lorsque *D. dichotoma* et *E. elongata* ont été testées en parallèle, les taux de consommation de *D. dichotoma* étaient plus élevés pour les classes « Juvéniles 1 » et « Juvéniles 2 » ( $P < 0.0001$  pour les deux classes de tailles). Chez les adultes, *D. dichotoma* a été majoritairement consommée lorsqu'elle était opposée à *E. elongata* et à *P. pavonica* ( $P < 0.0001$  pour les deux espèces d'algues). Enfin, les taux de consommation de *P. pavonica* étaient significativement supérieurs à ceux obtenus pour l'algue *E. elongata* ( $P < 0.0001$ ) (Figure 5-6 (B)).

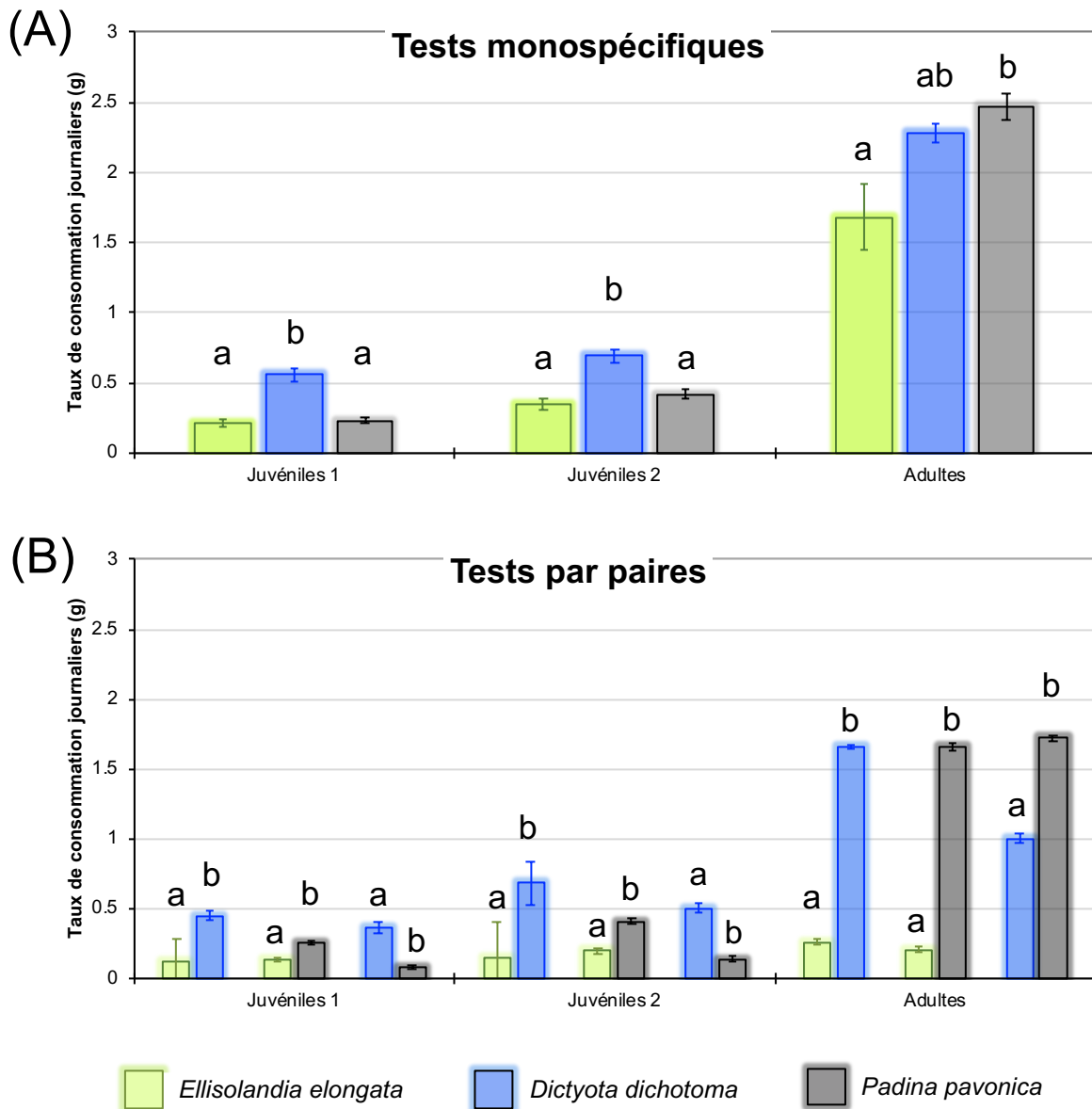


Figure 5-6 Taux de consommation journaliers moyens selon la classe de taille et les espèces d'algues testées. (A) pour les tests monospécifiques, (B) pour les tests par paires. Les lettres représentent les différences significatives entre les taux de consommation obtenus à partir des algues au sein des classes de tailles

## IV - Discussion

### IV - 1 - Expériences chimio-sensorielles

#### IV-1-1-Réponses comportementales

Les expériences chimio-sensorielles menées dans la présente étude ont permis de mettre en évidence des préférences de *P. lividus* pour certaines espèces d'algues. Ce constat est en accord avec des études antérieures menées sur le comportement alimentaire des

oursins (Dworjanyn et al., 2007; Prince & LeBlanc, 1992; Solandt & Campbell, 2001; Stimson et al., 2007). Ainsi lors des tests effectués dans la chambre en Y, les juvéniles ont préféré l'espèce *E. elongata* alors que les adultes ont choisi principalement *P. pavonica*. Cette hiérarchie en termes de préférences est semblable à celle décrite par Boudouresque & Verlaque (2013), qui classifiaient *E. elongata* comme « modérément préférée » ou « indifférent voir légèrement évitée », *D. dichotoma* comme « fortement préférée » à « modérément préférée » et *P. pavonica* comme « préférée ». En outre, nos résultats sont également confortés par le fait que d'autres études ont indiqué que les juvéniles de *P. lividus* affectionnaient *E. elongata* et *P. pavonica* (Nédélec et al., 1983; Rico, 1989; Verlaque, 1987b) et *D. dichotoma* (Rodríguez et al., 2017).

Plusieurs facteurs peuvent expliquer les préférences alimentaires on peut par exemple citer la valeur nutritionnelle de l'aliment ainsi que ses propriétés physiques, ou encore la présence et/ou l'absence de composés attractifs et/ou répulsifs (Dworjanyn et al., 2007 ; Stimson et al., 2007). Par ailleurs, la sensibilité chimio-sensorielle des oursins face à de la nourriture a précédemment été mise en évidence (Hagen et al., 2002; Mann et al., 1984; Vadas, 1977) et les adultes semblent être capables de détecter des aliments présents à plusieurs mètres de distance (Larson et al., 1980; Mann et al., 1984; Vadas, 1977). Les algues sont en effet capables de produire des composés volatils pouvant agir comme des substances allélochimiques qui permettent soit de protéger les algues contre les herbivores, soit d'agir comme des composants attractifs en provoquant le pâturage par les herbivores (Akakabe & Kajiwara, 2009 ; Hay et al., 1998 ; Pohnert & Boland, 2002 ; Rowan, 2011). De nombreuses substances ont été décrites comme étant répulsives pour les oursins, c'est le cas des extraits de chloroforme et de chloroforme-méthanol issus d'ulves (Du Plessis, 2014), des terpénoïdes (Sakata et al., 1991a, b), des bromophénols et des phlorotannins (Agatsuma, 2007a). A l'inverse, d'autres composés sont connus comme étant attractifs comme par exemple, les extraits de méthanol et d'éthanol (Du Plessis, 2014), les glycolipides (Agatsuma 2007a ; Sakata et al., 1989) ou encore le diméthylsulfoniopropionate (DMSP) (Cyrus et al., 2015;

Garren et al., 2014; Van Alstyne et al., 2001). Cependant, la majorité des études s'est davantage focalisée sur les substances répulsives émanant des plantes (Hay & Steinberg, 1992) que sur les métabolites secondaires volatils qui augmentent l'attractivité et donc la consommation par les herbivores (Hay, 2009; Hay & Fenical, 1988). L'étude des composants attractifs est toutefois fondamentale notamment pour le développement de régimes artificiels car l'ajout de substances attractives dans l'aliment des oursins, augmente l'appétence des régimes alimentaires (Cyrus et al., 2015 ; Dworjanyn et al., 2007). C'est pourquoi la détermination des espèces d'algues considérées comme attractives pour les oursins est importante. Il convient également de déterminer les espèces consommées afin de pouvoir orienter les recherches sur les métabolites secondaires susceptibles d'être attractifs.

### *N-1-2-Mouvements*

L'évaluation des mouvements réalisée dans la chambre en Y a mis en exergue des différences entre les juvéniles et les adultes mais également entre les espèces d'algues testées. La majorité des juvéniles a effectué des déplacements de faible ampleur et est restée proche du point de départ. Ainsi, les mouvements de type « Local » et « Intermédiaire » étaient dominants pour ces individus. Il semble peu probable que ces résultats reflètent un manque de détection de la part des juvéniles car en présence de leur algue favorite *E. elongata*, beaucoup de mouvement de type « Bras aléatoire » ont été répertoriés. On peut néanmoins supposer que ces individus ont eu des difficultés à détecter l'emplacement des algues en raison du mélange s'opérant dans la chambre en Y, entre les débits provenant des deux bras. Cette hypothèse permettrait d'expliquer l'hétérogénéité des mouvements observée chez les juvéniles. Nos résultats, et en particulier ceux obtenus avec les adultes concordent avec ceux de Dumont et al. (2006) qui ont montré que lors d'expériences alimentaires, les oursins semblaient se déplacer aléatoirement la plupart du temps mais qu'ils pouvaient adopter des trajectoires directionnelles lorsqu'ils détectaient un aliment. En outre, le mouvement des oursins vers une source de nourriture témoignerait de l'effet attractif de cette dernière

(Lawrence et al., 2013). Les mouvements de type « Bras rectiligne » détectés chez les adultes en présence de leur algue favorite, *P. pavonica* semblent valider cette théorie.

Les résultats d'études antérieures concernant le mouvement en fonction des classes de tailles sont divergents. Certains auteurs ont avancé que le mouvement de *P. lividus* est indépendant de sa taille et qu'il serait davantage lié à la distance séparant l'individu d'un patch de *P. oceanica* (Ceccherelli et al., 2011). Du fait des fortes pressions de prédation s'exerçant sur les juvéniles, des différences comportementales entre ces derniers et les adultes ont été mises en évidence (Hunt & Scheibling, 1997). En effet, afin d'échapper aux prédateurs, les juvéniles adoptent souvent un comportement sédentaire et cryptique (Verlaque, 1987a) de manière à compenser leurs faibles défenses morpho-fonctionnelles (Guidetti & Mori, 2005). Le comportement lié à la recherche de nourriture survient lorsque les juvéniles acquièrent une taille suffisamment importante les rendant ainsi moins sensibles à la prédation (Dumont et al., 2006). La recherche de nourriture implique l'augmentation des mouvements et la fin du comportement cryptique. Nos résultats confortent cette théorie car la majorité des juvéniles se sont déplacés sur de courtes distances avec des mouvements dominants de type « Local » et « Intermédiaire ». Ces mouvements de faible ampleur, semblent être davantage liés à un comportement cryptique qu'à un problème de détection car, en présence d'*E. elongata*, leur algue favorite, les juvéniles ont principalement adopté, des déplacements de type « Bras rectiligne ». De plus, les juvéniles ayant réalisé des mouvements de type « Local » ont souvent rejoints le tuyau d'évacuation dès le début de l'expérimentation et ne se sont plus déplacés par la suite. Enfin, les adultes ont suivi des trajectoires rectilignes en direction des bras contenant les algues, ce qui suggère que le comportement alloué à la recherche de nourriture est accru chez ce stade.

### **IV - 2 - Taux de consommation**

Les résultats des taux de consommation journaliers obtenus chez les juvéniles de *P. lividus* ont différés par rapport aux données acquises dans la chambre en Y. Les précédentes données montraient qu'*E. elongata* était l'algue préférentielle de ce stade, or les taux de

consommation les plus importants obtenus chez les juvéniles ont été recensés pour l'espèce *P. pavonica*. Chez les adultes en revanche, les résultats convergent avec ceux des expérimentations chimio-sensorielles. Bien qu'il soit admis que *P. lividus* acquière son régime alimentaire adulte lorsque son diamètre atteint 1 cm (Verlaque, 1984) notre étude a mis en évidence des différences entre les taux de consommation des différents stades et ainsi qu'entre les espèces d'algues consommées. Ce résultat s'accorde néanmoins avec des études antérieures ayant montré que le type de nourriture, influençait les taux d'ingestion chez l'oursin (Cyrus et al., 2015; Fernandez & Boudouresque, 2000; Frantzis & Grémare, 1992; Vadas, 1977; Vizzini et al., 2015). Nos données ont également mis en évidence que les taux de consommation des adultes sont supérieurs à ceux des juvéniles ce qui est cohérent avec le fait que la quantité de nourriture contenue dans l'intestin de l'oursin est proportionnelle à la taille de son corps (Nédélec et al., 1983). En outre, les algues majoritairement consommées sont différentes des algues détectées comme préférentielles au cours des expérimentations chimio-sensorielles. De manière générale, *P. lividus* a consommé davantage les espèces d'algues brunes : *D. dichotoma* et *P. pavonica* que l'algue rouge *E. elongata* bien que cette dernière fût principalement choisie par les juvéniles lors des tests réalisés dans la chambre en Y. Cette différence pourrait résulter du fait que les oursins sont influencés par la présence ou l'absence de composés attractifs et/ou répulsifs émanant de l'aliment (Dworjanyn et al., 2007 ; Stimson et al., 2007). En effet, afin de se protéger des herbivores, les algues possèdent généralement des défenses structurelles et/ou chimiques. *P. pavonica* possède par exemple, une défense à la fois structurelle (Lewis et al., 1987) et chimique (Kamenarska et al., 2002), *D. dichotoma*, une défense chimique (Bianco et al., 2010) et *E. elongata* une défense structurelle (Hay et al., 1988). Ce constat permettrait d'expliquer les faibles taux de consommation détectés chez les oursins juvéniles pour l'espèce *E. elongata*. De plus, il semblerait que *P. lividus* évite cette espèce (Frantzis et al., 1988) et que l'importante calcification d'*E. elongata* soit responsable de cet évitement (Boudouresque & Verlaque, 2013). *E. elongata* semble être dépourvue de défense chimique ce qui pourrait expliquer

l'attrait des juvéniles pour cette espèce. Cette dernière est également pourvue de *stimuli* chimiques induisant la métamorphose des larves de *P. lividus* (Grosjean et al., 1998; Privitera et al., 2011). Bien que l'étude de la morphologie des algues soit souvent négligée au profit de la détermination des composants attractifs et répulsifs, il apparait que le choix de l'alimentation pourrait être induit par la structure du végétal (Rodríguez et al., 2017). C'est pourquoi nous recommandons, d'orienter les études futures sur la structure, la morphologie ou encore sur la calcification des algues notamment dans le cadre du développement de régimes artificiels destinés aux oursins juvéniles.

Les études portant sur la composition chimique des algues sont nombreuses et indiquent que ces dernières sont composées par des taux importants en glucides, par une faible teneur en graisses, par des protéines, par des AGPIs (Acides Gras PolyInsaturés), des antioxydants, des minéraux et des vitamines (Chandini et al., 2008). Les algues vertes et rouges possèdent des taux en protéines supérieurs à ceux des algues brunes (Fleurence, 1999). Chez ces dernières, la teneur en protéines brutes de *D. dichotoma* est supérieure à celle de *P. pavonica* (Tabarsa et al., 2012). Concernant les lipides, les algues brunes ont des teneurs plus élevées que celles des algues vertes et rouges (Gosch et al., 2012). En effet, les taux en lipides de *P. pavonica* sont plus élevés que chez les espèces de corallinaceae (El Maghraby & Fakhry, 2015). Enfin, les teneurs en glucides des algues vertes sont plus élevées que celles des algues rouges et brunes (El-Said & El-Sikaily, 2012). Toutefois, la composition glucidique peut varier selon l'espèce, chez les algues brunes par exemple, on observera majoritairement des fractions intercellulaires, des alginates et des fucoïdanes alors que chez les algues rouges, l'agar et la porphyrine vont dominer (Pereira, 2018). Certains composés glucidiques peuvent agir comme des substances attractives sur les oursins à l'instar de l'oursin *L. variegatus* connu pour être attiré par le galactose (Klinger & Lawrence, 1984) et pour *S. purpuratus* qui est attiré par l'alginate (Leighton, 1968). En revanche, s'il est ingéré seul l'alginate n'a aucune valeur nutritionnelle (Rebours, 2005) car certains glucides sont insolubles et ne peuvent être digérés par les oursins (Lawrence, 1976). De plus, l'acide alginique est le

polysaccharide le plus abondant chez *P. pavonica* (Men'shova et al., 2012). Les glucides sont néanmoins, la source d'énergie préférée des oursins (Hammer et al., 2002 ; Marsch et al., 2013).

Notre étude a montré que les juvéniles ont été principalement attirés par l'algue rouge *E. elongata* alors que les adultes ont préféré l'algue brune *P. pavonica*. Au cours des tests de consommation, les deux espèces d'algues brunes ont été majoritairement consommées. De même, l'attraction des oursins pour les sucres et leur incapacité à digérer certains d'entre eux pourrait également conforter nos résultats. Nos données montrent en effet, que les individus peuvent être attirés par un aliment mais ne pas être enclin à l'ingérer, ce qui s'accorde avec les travaux de Lawrence et al. (2013). Ce phénomène expliquerait les différences observées entre les expérimentations chimio-sensorielles et les taux de consommation. A propos des phénomènes liés à la chimio-détection, certains auteurs ont tenté d'établir des classifications. Par exemple, Lindstedt (1971) propose de séparer les substances attractives des substances incitantes et stimulantes. La première catégorie survient lorsqu'un déplacement de l'animal vers la source est visible, la deuxième implique l'initiation de l'ingestion par l'oursin, enfin la troisième est observable lorsque l'animal poursuit sa consommation. Comme énoncé précédemment, la composition des algues en lipides, en glucides et en protéines influence la consommation de *P. lividus* (Fernandez & Pergent, 1998 ; Klinger & Lawrence, 1984 ; Leighton, 1968 ; Sakata et al., 1989). Les composés chimiques peuvent être essentiels aux besoins nutritionnels des oursins mais ils ne sont pas nécessairement des substances attractives et *vice versa*. Cela pourrait expliquer le choix de *P. lividus* pour les algues brunes qui sont souvent moins riches en protéines et en glucides que les algues rouges. D'un point de vue nutritionnel, les protéines sont décrites comme des éléments essentiels pour la croissance somatique (Carboni, 2013; Fernandez, 1997). La croissance gonadique semble quant à elle, être influencée par les taux en lipides (Carboni, 2013) ou par une alimentation riche en protéines (Fernandez, 1997). De plus, Rebours (2005) recommande l'ajout de stéroïdes dans le régime alimentaire des juvéniles. Ces études démontrent bien les différences en



termes de besoins nutritionnels des différents stades de *P. lividus* et viennent conforter la disparité des résultats obtenus entre les juvéniles et les adultes. Ainsi, nous recommandons d'orienter les futures études sur les composants des algues *E. elongata* et *P. pavonica*, en évaluant notamment, l'attractivité de l'acide alginique, fortement présent dans l'algue *P. pavonica* sur *P. lividus*. L'élaboration de protocoles alimentaires doit également tenir compte des besoins nutritionnels spécifiques à chaque stade notamment par le développement de régimes artificiels différents pour les croissances gonadique et somatique.

### **V - Conclusion**

Notre étude est la première à avoir comparé les préférences alimentaires des stades juvénile et adulte de *P. lividus* par l'intermédiaire de la chambre en Y. Nos résultats ont mis en évidence une préférence des juvéniles pour l'algue rouge *E. elongata* et des adultes pour l'algue brune *P. pavonica*. En outre, une différence comportementale entre ces deux stades a été observée *via* l'étude des mouvements. Les juvéniles ont eu des difficultés pour se déplacer vers la source de nourriture et la majorité a adopté un comportement cryptique en se cachant sous le tuyau d'évacuation. A l'inverse, les adultes ont rejoint les bras contenant les algues. Nos données ont démontré la capacité de *P. lividus* à détecter la présence des algues et permettent ainsi de valider l'utilisation de la chambre en Y pour l'évaluation des préférences alimentaire de cette espèce d'oursin.

Des différences entre les espèces d'algues consommées par les juvéniles et les adultes, ont également été mises en exergue par l'étude des taux de consommation. En effet, les adultes ont consommé principalement les algues brunes *D. dichotoma* et *P. pavonica* alors que les juvéniles se sont majoritairement nourris avec *P. pavonica*. Ces derniers n'ont donc pas consommé l'espèce préférentiellement choisie au cours des tests d'attractivité, en l'occurrence *E. elongata* et, la rigidité structurelle de cette algue pourrait expliquer cette divergence. Par ailleurs, l'étude des composants chimiques de ces trois algues permettrait de détecter les substances attractives, incitantes et/ou stimulantes pour *P. lividus*. Les études futures devront également veiller à la structure de l'aliment notamment lors de l'élaboration de

## CHAPITRE 5 - PREFERENCES ALIMENTAIRES

régimes artificiels à destination des juvéniles. Compte tenu de l'attractivité des glucides sur l'oursin violet, nous encourageons la poursuite des recherches sur ce type de composé, notamment par le test de l'acide alginique. Enfin, il conviendra également, de déterminer les composants attractifs de même que les besoins nutritionnels des juvéniles et des adultes, car un régime alimentaire propre à chaque stade est nécessaire.

# Discussion générale et perspectives

Ce chapitre a pour vocation de rappeler les principaux résultats issus de ces travaux de thèse. En premier lieu, nous évoquerons les données inhérentes à la démographie et à la génétique des populations de *Paracentrotus lividus* en Corse. Nous poursuivrons en rappelant l'importance des interactions liant l'oursin violet à son habitat puis aborderons les résultats relatifs aux préférences alimentaires des stades juvéniles et adultes. Nous concluons en explicitant l'intérêt de ces données dans le cadre d'une gestion de *P. lividus* en Corse et présenterons différentes techniques précédemment employées dans le soutien et/ou le renforcement des populations d'oursins fragilisées.



### CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Ces travaux de thèse s'inscrivent dans le cadre du projet Gestion et valorisation des Eaux en Méditerranée de l'UMR-CNRS 6134 dont les objectifs principaux sont l'acquisition de données permettant l'évaluation, l'anticipation et la gestion durable des eaux marines, saumâtres et douces méditerranéennes ainsi que des ressources naturelles associées. Cette thèse s'insère également dans le cadre d'un programme de recherche réalisé au sein de l'UMS-CNRS 3514 STELLA MARE portant sur l'espèce *P. lividus* et dont les axes de travail sont les suivants : (i) le suivi des populations naturelles en Corse, (ii) l'optimisation de protocoles d'échiculture, (iii) le développement d'une unité d'affinage d'adulte, (iv) la conception de micro-habitats de protection à destination des stades juvéniles. En premier lieu, les objectifs de la présente thèse étaient l'obtention de données démographiques des stades benthiques de *P. lividus* mais également de l'ensemble du cycle de vie. En parallèle, l'influence des paramètres environnementaux sur la structuration des populations a été étudiée et a permis d'orienter les pistes de recherche pour la dernière partie, qui visait à acquérir des informations sur les préférences alimentaires de *P. lividus*.

#### **I - Données démographiques**

Compte tenu de la diminution des stocks observés dans certaines zones de Corse par les pêcheurs professionnels, il a dans un premier temps été nécessaire d'évaluer l'état des stocks naturels au sein de sites pêchés. Bien que les études à court terme telles que celle entreprise dans la présente thèse soient fondamentales pour l'évaluation des abondances, seuls des suivis à long-terme des densités permettent d'interpréter les tendances démographiques (Hereu et al., 2012). Compte tenu de la durée d'échantillonnage, nos résultats ne nous permettent pas d'observer de diminutions ou d'augmentations significatives des stocks naturels. Néanmoins afin de détecter la présence potentielle de ces changements, nous avons choisi d'associer les recensements des populations avec une analyse de diversité génétique. L'étude de cette dernière permet de renseigner d'une part sur la structuration des

## CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

populations au sein de l'échelle spatiale considérée et d'autre part sur l'identification d'une éventuelle dérive génétique induite par une forte diminution des effectifs. Cette discipline étudie le polymorphisme existant au sein d'une population c'est-à-dire la variabilité génétique. Dans le cas de *P. lividus*, les échanges de gènes s'opèrent *via* la dispersion larvaire. La phase larvaire pélagique de longue durée assure la connectivité sur de longues distances et détermine la composition génétique des populations (Cowen et al., 2006; Hedgecock, 1986; Sponaugle et al., 2002; Watts et al., 1990). Ainsi, on observe souvent une homogénéité de la diversité génétique sur de larges aires géographiques (Duran et al., 2004 ; Calderòn et al., 2008). Ce phénomène est observé dans la présente étude car la diversité allélique et les coefficients de consanguinité ( $F_{IS}$ ) recensés sont similaires pour l'ensemble des microsatellites étudiés. Nos données montrent que la population de *P. lividus* se comporte comme une population panmictique c'est-à-dire que la rencontre des gamètes de même que la formation des couples de géniteurs sont aléatoires (respectivement pangamie et panmixie). Ceci s'accorde d'une part avec la forte capacité de dispersion larvaire et d'autre part, avec la présence d'individus reproducteurs répartis sur le littoral Corse. Les marqueurs microsatellites étant particulièrement sensibles aux variations démographiques telles que la variabilité des effectifs ou la taille de la population efficace, ils permettent de renseigner sur l'histoire démographique des populations à l'échelle contemporaine et à long-terme. C'est pourquoi, l'indicateur  $N_e$  permettant d'obtenir un aperçu de la variabilité de la taille des populations à différentes échelles temporelles et/ou spatiales a été utilisé. Les données qui en résultent ont montré que la population de *P. lividus* corse ne semblait pas avoir connue de changements démographiques importants au cours de l'époque contemporaine (entre les 50 à 100 dernières années et aujourd'hui). Ce résultat, associé à la détection d'une homogénéité de la diversité génétique entre les juvéniles et les adultes laisse supposer soit que l'impact actuel de la pêche de l'oursin violet n'impacte pas la diversité génétique, soit que l'espèce n'est pas réellement surexploitée (Allendorf et al., 2008 ; Pinsky & Palumbi, 2013). En outre, l'absence de changements démographiques significatifs suggère que *P. lividus* est doté d'une forte capacité

## CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

de résilience car d'après les témoignages des pêcheurs, les stocks d'oursins de certaines zones en Corse ont été fortement affectés par la maladie de l'oursin chauve connue pour avoir décimé les populations du Nord-Ouest de la Méditerranée entre la fin des années soixante-dix et le début des années quatre-vingt (Azzolina, 1987 ; Boudouresque et al., 1980, 1981). Néanmoins, le fait que les estimations  $N_e$  les plus faibles aient été observés sur les sites Nord et Sud de l'île laissent penser que l'influence des conditions hydrodynamiques locales est très importante. Bien qu'effectué sur une large échelle spatiale l'étude de Millot & Taupier-Letage (2005) nous renseigne sur la courantologie des principaux courants de surface en mer Méditerranée. Pour les sites de Macinaggio et d'Albo situés sur la partie Nord, on remarque la présence de nombreux courants permanents, susceptibles d'éloigner les larves de la côte corse les envoyant ainsi vers la côte italienne et vers la frontière italo-française. Par ailleurs, le Cap Corse est soumis à des vents violents récurrents susceptibles de modifier les courants de surface locaux et des structures tourbillonnantes sont fréquemment présentes dans la zone des Bouches de Bonifacio (Gerigny et al., 2011). Ce dernier élément pourrait expliquer les valeurs  $N_e$  relativement faibles observées pour le site de Punta di u catu. En outre, un faible degré de rétention larvaire a été détecté à l'intérieur du détroit de Bonifacio (Koeck et al., 2015) suggérant que les larves pourraient être acheminées vers d'autres localités. Cependant, seule une étude des conditions hydrodynamiques locales permettrait de conforter cette hypothèse car les courants méditerranéens peuvent varier selon différentes échelles spatio-temporelles (Millot, 1999).

Du fait de l'importance de l'approvisionnement larvaire, du succès reproducteur, de la colonisation, de la mortalité et de la migration des stades post-métamorphiques sur la structuration des populations et plus particulièrement sur l'abondance de la colonisation (Balch & Scheibling, 2000 ; Hunt & Scheibling, 1997), nous avons souhaité étudier les liens existants entre les différents stades de vie de *P. lividus*. Après avoir réalisé un état initial de l'état des stocks naturels des populations de l'oursin violet autour du littoral corse, nous avons focalisé l'étude sur deux sites situés dans la prud'homie de pêche de Bastia – Cap Corse : Albo et

## CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Nonza. Ainsi, les schémas spatio-temporels des indices gonadiques et des différents stades de vie de *P. lividus* ont pu être mis en évidence. Il a été démontré que le cycle annuel des indices gonadiques est régulier et comprend vraisemblablement deux phénomènes de ponte. Le premier, détecté au printemps, s'est déroulé entre les mois de mai et de juin, le second, d'amplitude nettement inférieure, semblerait se produire à l'automne. La même période de ponte printanière a été observée pour *P. lividus* sur la côte basque espagnole (De Casamajor et al., 2017). Concernant les schémas d'abondances des stades larvaires et juvéniles post-métamorphiques, les données ont montré des différences de tendance entre les deux années échantillonnées. Pour les phases larvaires pélagiques, l'année 2015 est marquée par deux pics entrecoupés par une disparition quasi-totale des larves à la fin juin. En revanche, un seul pic larvaire a été détecté au mois de juillet, pour l'année 2016. Ce retour des larves dans le milieu suite à leur disparition suggère que *P. lividus* est dotée d'une forte capacité de résilience lui permettant de s'adapter en cas de conditions environnementales défavorables. En effet, un fort épisode pluvieux ayant entraîné une importante diminution de la salinité a été détecté au moment de la disparition des larves en juin 2015 ce qui permet de conforter l'hypothèse de la résilience. Chez les juvéniles post-métamorphiques, une différence marquée entre les densités recensées en 2015 et en 2016 a été observée. Pour cette seconde année, les abondances étaient cinq fois supérieures à celles de 2015. Ce phénomène associé à la différence détectée dans les schémas spatio-temporels des larves laisse suggérer que ces dernières sont issues d'un phénomène de ponte majeur combiné à des pontes sporadiques et/ou que l'apport larvaire est à la fois local et allochtone. En outre, une variabilité spatiale a été observée pour l'ensemble des stades benthiques. Les juvéniles post-métamorphiques étaient plus nombreux à Nonza alors que les stades plus âgés étaient à l'inverse, plus abondants à Albo. Cette donnée laisse supposer que la colonisation est supérieure à Nonza mais que la pression de prédation s'exerçant au sein de ce site protégé, impacte la structuration des populations de *P. lividus*. Au cours du dénombrement des oursins réalisé sur le littoral corse, nos résultats ont mis en évidence une structure unimodale pour les oursins de

## CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

taille  $\geq 2$  cm avec une dominance des densités pour les individus de tailles commerciales ( $4 \text{ cm} \leq \text{diamètre de test}$ , hors radiole  $< 6 \text{ cm}$ ), pour la majorité des sites (Annexe 15). Ce phénomène est observable pour les saisons printanières et automnales et vient corroborer l'hypothèse donnée par l'analyse génétique indiquant que l'espèce n'est pas réellement surexploitée par les activités de pêche et/ou que les taux de recrutement sont suffisants pour maintenir un niveau correct des stocks. Au cours de l'étude portant sur l'intégralité du cycle de *P. lividus*, les individus benthiques de tailles inférieures à 2 cm ont été pris en compte dans le dénombrement des oursins violets. Cette fois, les résultats mettent en exergue une distribution bimodale des populations avec des densités minimales recensées pour la classe de taille [2-3[ cm (Figure 4-6). Compte tenu des densités observées pour les juvéniles ( $0 \text{ cm} \leq \text{diamètre de test}$  (hors radiole)  $< 2 \text{ cm}$ ), ces données suggèrent que la colonisation est favorable au sein des sites d'Albo et de Nonza. A l'inverse, les faibles abondances recensées pour la classe de taille supérieure ( $2 \text{ cm} \leq \text{diamètre de test}$  (hors radiole)  $< 3 \text{ cm}$ ), laissent supposer que la pression de prédation s'exerçant sur ces deux sites est élevée (Sala & Zabala, 1996 ; Tegner & Dayton, 1981 ; cf. Section ci-dessous) et que les paramètres environnementaux locaux ont une influence importante sur les populations de *P. lividus*. La corrélation détectée entre la température et le stade larvaire vient corroborer cette hypothèse.

### II - Influence de l'habitat

Comme énoncé précédemment, les densités de *P. lividus* sont fortement dépendantes des conditions environnementales comportant des facteurs abiotiques comme les paramètres physico-chimiques et des facteurs biotiques tels que la présence de prédateurs (Guidetti, 2004 ; Sala & Zabala, 1996), de compétiteurs (Gianguzza et al., 2006), la disponibilité en nourriture ou en habitats appropriés (Maggiore et al., 1987). Au regard de l'importance de ces interactions ces travaux ont eu pour vocation d'étudier les liens entre cet oursin et son habitat. Nos données ont mis en évidence une répartition des oursins selon leur classe de taille en fonction du type d'habitat. L'importance des substrats rocheux sur les juvéniles (individus  $< 2 \text{ cm}$ ) a été observée au cours de l'étude portant sur l'ensemble du cycle en milieu naturel. Les



## CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

individus < 1 cm ont été principalement recensés sur des blocs rocheux, et la classe [1-2[ cm était fortement présente au sein de la strate encroûtante, majoritairement retrouvée sur des roches pourvues de fissures ou sur des sédiments qui permettent aux oursins de se cacher. En outre, il a été démontré que la colonisation est supérieure au sein d'habitat rocheux (Tomas et al., 2004) ce qui est concordant avec la répartition des oursins de cette taille. Au regard de l'importance de la disponibilité en abris pour les individus de petites tailles (Hereu et al., 2005), nous avons souhaité observer si le type d'abri avait une influence sur les abondances en individus < 2 cm. Nos résultats ont décrit une présence accrue de *P. lividus* sur les abris de type rocheux et mixtes (abris à la fois rocheux et végétal) et démontrent ainsi le comportement cryptique de ces stades particulièrement sujets à la prédation. Les cachettes sont donc un élément fondamental à la présence des juvéniles au sein d'un site car les densités de ces derniers semblent étroitement liées au nombre et à la nature de ces abris notamment dans des zones pauvres en macrophytes érigées (Verlaque, 1984).

Les oursins de la classe [2-3[ cm étaient principalement présents au sein de prairies de hauteurs intermédiaires correspondant aux strates rasantes et arbustives. Si l'on se réfère à la littérature, la croissance du diamètre du test permet d'augmenter la protection des oursins vis-à-vis des prédateurs (Sala, 1997 ; Sala & Zabala, 1996 ; Tegner & Dayton, 1981) leur ôtant ainsi la contrainte de chercher un abri. Néanmoins, il existe une phase intermédiaire au cours de laquelle l'oursin devient trop grand pour demeurer dans ses cachettes et où la nourriture se trouvant à proximité de son abri ne lui suffit plus. Il adopte alors un comportement axé sur la recherche de nourriture et se déplace davantage, à l'instar des adultes. Toutefois, le diamètre de son test étant encore restreint, ses défenses morpho-fonctionnelles sont encore faibles et ne lui assurent pas une protection suffisante contre la prédation. Les individus doivent donc adopter un comportement cryptique afin d'échapper aux prédateurs le temps d'atteindre un diamètre de test compris entre 3 cm et 5 cm leur permettant de s'échapper grâce à leur taille (« escape in size » ; Sala et al., 1998). Ceci expliquerait d'une part la

## CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

présence des individus de la classe [2-3[ cm au sein d'herbiers de hauteurs intermédiaires et d'autre part les faibles densités mentionnées dans la section précédente.

Pour les sub-adultes ( $3 \text{ cm} \leq \text{individus} < 5 \text{ cm}$ ) et adultes ( $\text{individus} \geq 5 \text{ cm}$ ), des différences ont été constatées entre les données obtenues à partir des recensements effectués sur l'ensemble de la Corse et celles acquises lors de l'étude du cycle. Dans le premier cas, une hiérarchisation des préférences en fonction de la taille a été observée car la hauteur des strates au sein desquelles étaient observés les oursins, diminuait avec le diamètre de leur test. En effet, la classe [2-3[ cm était majoritairement présente dans les herbiers de types arbustif et rasant alors que les classes [3-5[ cm et [5 cm dominaient respectivement dans les strates rasantes et encroûtantes. L'hypothèse indiquant que la répartition au sein des habitats s'effectue en fonction du régime alimentaire semble être compromise du fait de l'acquisition d'un régime alimentaire semblable à celui de l'adulte dès l'obtention d'un diamètre de test d'environ 1 cm (Verlaque, 1984). En revanche, la pression de prédation s'exerçant sur les petites et moyennes classes pourrait expliquer cette distribution. On ne peut toutefois pas exclure l'impact du pâturage de *P. lividus* sur les herbiers car cette espèce a la capacité de maintenir un substrat encroûtant (Ruitton et al., 2000). L'impact sur les communautés macrophytiques peut s'observer lorsque les densités en oursins violets avoisinent les 5 individus.m<sup>-2</sup> (Palacin et al., 1998), en revanche les phénomènes de surpâturage s'observent pour des densités comprises entre 7 et 17 individus.m<sup>-2</sup> (Verlaque, 1987). Comme les densités recensées dans la présente étude sont nettement inférieures à 5 individus.m<sup>-2</sup>, nos données suggèrent que le maintien de la strate encroûtante est due à la présence conjointe de *P. lividus* et de l'oursin noir *A. lixula*. En revanche, au cours de l'étude portant sur l'ensemble du cycle, les sub-adultes et adultes ont été dominants au sein de la strate type arbustive. Il convient de relever que cette divergence est complexe à expliquer du fait de la différence d'échantillonnage entre les études. En effet, la première prenait en compte les saisons printanière et automnale et comportait huit sites alors que la seconde n'a été effectuée qu'à l'automne et qu'au sein de deux sites. Néanmoins, la présence de *P. lividus* au sein d'herbiers

## CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

est parfois mentionnée dans la littérature (Grosjean, 2001; Palacin et al., 1998b; Verlaque, 1984). A noter que les résultats obtenus au sein de la strate arbustive sur les sites de Nonza et d'Albo ont permis de déterminer les trois espèces de macrophytes testées dans lors des expérimentations portant sur les préférences alimentaires.

Un autre fait majeur décrit par les données démographiques est le recensement de densités nulles à très faibles de *P. lividus* au sein des herbiers de *P. oceanica*. Verlaque (1987) observait pourtant cet oursin au sein de ce type d'herbier et Tomas et al. (2006) indiquaient que cet oursin se nourrissait des épiphytes présents sur *P. oceanica*. Enfin, Bonaviri et al. (2010) expliquaient ce phénomène par la présence accrue de prédateurs au sein des herbiers. L'étude du recouvrement végétal présent sur les différents sites, nous indique une dominance des herbiers de *P. oceanica* y compris à 3 m de profondeur pour le site de Macinaggio au sein duquel les densités les plus faibles étaient recensées. Parallèlement au cours de l'étude du cycle, nos résultats ont montré que les taux de colonisation les plus importants ont été recensés à cette profondeur (Annexe 13). De plus, pour ce site et à cette même profondeur, le substrat de type « dalle » domine ce qui n'est pas favorable à la survie des petits individus cryptiques du fait de l'absence d'abri conféré par ce substrat (Annexe 14). Outre l'hypothèse que les conditions hydrodynamiques propres au site de Macinaggio ne favorisent pas la colonisation, l'étude des habitats montre également que le site ne semble pas propice à la survie des juvéniles post-métamorphiques et jeunes stades benthiques. Nos travaux démontrent l'étroite interaction de *P. lividus* avec son habitat ainsi que les différents besoins en fonction de sa classe de taille.

### III - Préférences alimentaires

Au regard de l'influence qu'exerce *P. lividus* sur les communautés benthiques, l'acquisition préalable de données portant sur ses préférences alimentaires et sur les taux de consommation, est fondamentale avant d'entamer toute mesure de gestion. Notre étude s'est concentrée sur trois espèces d'algues : *E. elongata*, *D. dichotoma* et *P. pavonica*. Les données issues de la littérature (Boudouresque & Verlaque, 2013 et références associées) et de nos

## CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

travaux portant sur la répartition de *P. lividus* au sein des différents types de recouvrement végétal ont permis d'orienter ce choix. Afin de réaliser les tests de préférences alimentaires, une structure de choix en Y a été conçue. Cette méthodologie avait précédemment été employée chez plusieurs espèces d'oursins du genre *Strongylocentrotus* : *S. intermedius* (Machiguchi, 1987), *S. franciscanus* (Nishizaki & Ackerman, 2001), *S. droebachiensis* (Prince & Leblanc, 1992) et chez l'espèce *Tripneustes gratilla* (Cyrus et al., 2015 ; Du Plessis, 2014) cependant, notre étude est la première à l'utiliser pour l'espèce *P. lividus*. Les premiers résultats ont ainsi permis de valider l'utilisation de cette structure pour les stades juvénile et adulte de l'oursin violet. Par cette méthode, deux types de données ont été collectées : les réponses de l'individu en présence de l'algue et les types de déplacements effectués. Au cours d'expérimentations alimentaires, les adultes adoptent souvent des trajectoires aléatoires mais peuvent se déplacer en direction d'une source de nourriture (Dumont et al., 2006). Dans la présente étude, le même type de résultats a été obtenu pour les adultes, rejoignant ainsi les données des chapitres précédents faisant état du comportement lié à la recherche de nourriture de ce stade. Pour les juvéniles, les mouvements détectés étaient de faibles amplitudes et la plupart des déplacements recensés ont été effectués dans la zone située à proximité du point de départ. En outre, la majorité de ces individus se sont cachés démontrant à nouveau la crypticité de ce stade. Ce phénomène ne semble pas résulter d'un manque de détection de la part des juvéniles car en présence de l'algue préférentielle, ces derniers se sont déplacés jusqu'au bras contenant la macrophyte. En milieu naturel, le comportement cryptique est souvent décrit comme étant une stratégie d'évitement des prédateurs (Verlaque, 1987a). Nos résultats ont montré que même en l'absence de prédation les juvéniles conservaient cette crypticité. Pareillement, en Méditerranée *P. lividus* est connu pour avoir une activité nocturne (Boudouresque & Verlaque, 2013) du fait de la présence de prédateurs au cours de la journée. Afin d'observer si la lumière induisait le comportement cryptique des juvéniles, les expérimentations d'attractivité ont été réalisées dans l'obscurité. Nos résultats ont mis en évidence que les juvéniles maintenaient ce comportement ce qui suggère que la

## CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

crypticité ne semble pas être provoquée par la présence de lumière et/ou que les individus conservent leur photopériode naturelle. Comme le mouvement vers une source de nourriture semble résulter de la présence d'un effet attractif (Lawrence et al., 2013), nos données démontrent que l'utilisation de la structure en Y est fonctionnelle y compris pour ce stade.

Concernant les espèces préférentielles, des différences ont également été observées entre les juvéniles et les adultes. Les premiers ont montré des préférences pour l'algue rouge *E. elongata* alors que les seconds ont majoritairement choisi l'algue brune *P. pavonica*. Néanmoins, l'attractivité d'aliment n'induit pas forcément sa consommation (Lawrence et al., 2013) ce qui expliquerait les différences détectées pour les juvéniles entre l'algue préférée dans la structure en Y (*E. elongata*) et l'algue majoritairement consommée (*P. pavonica*). *E. elongata* est en effet connue pour avoir un effet inducteur sur la métamorphose de *P. lividus* (Grosjean et al., 1988 ; Privitera et al., 2011) cependant sa rigidité structurelle semble être un moyen de défense à l'égard des herbivores (Hay et al., 1988). Bien que consommée par les juvéniles, notre étude a mis en exergue des faibles taux de consommation pour l'espèce *E. elongata*. Pour les adultes comme pour les juvéniles, l'espèce *P. pavonica* a été la plus consommée ce qui rejoint les études antérieures réalisées en milieu naturel (Boudouresque & Verlaque, 2013 et références associées). De plus, notre étude donne un aperçu des taux de consommation journaliers compris entre 0.21 [0.02] g et 2.47 [0.10] g respectivement pour les juvéniles en présence d'*E. elongata* et des adultes en présence de *P. pavonica*. On observe que ces taux diminuent lors des tests par paires, c'est-à-dire lorsque l'oursin a le choix entre deux espèces, les taux d'ingestion se répartissant ainsi entre les deux algues. Bien que ces données soient fondamentales, il convient de préciser qu'il est difficile d'extrapoler quant aux valeurs retrouvées dans le milieu naturel car la fréquence et l'importance de l'ingestion dépendent des conditions physico-chimiques de l'aliment, de l'état physiologique de l'individu et des conditions environnementales (Lawrence et al., 2013).

La présente étude visait en outre à orienter les futures recherches sur les composants attractifs émanant des algues testées. Du fait de leur capacité à synthétiser des substances

## CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

allélochimiques, les macrophytes peuvent produire aussi bien des composants répulsifs et/ou attractifs pour les oursins (Akakabe & Kajiwara, 2009 ; Hay et al., 1998 ; Pohnert & Boland, 2002 ; Rowan, 2011). La détermination de ces derniers peut être une intéressante dans le cadre du développement de régimes alimentaires artificiels mais le nombre d'études portant sur ces composés demeurent à ce jour peu nombreuses (Agatsuma 2007a ; Cyrus et al., 2015 ; Du Plessis, 2014; Garren et al., 2014 ; Sakata et al., 1989 ; Van Alstyne et al., 2001) notamment pour l'espèce *P. lividus*. En revanche, la littérature faisant état de la composition en nutriments (glucides, lipides et protéines) des algues est plus riche (Chandini et al., 2008 ; El Maghraby & Fakhry, 2015 ; El-Said & El-Sikaily, 2012 ; Fleurence, 1999 ; Gosch et al., 2012 ; Tabarsa et al., 2012). Bien qu'il soit difficile d'établir un lien entre les espèces de macrophytes préférées des oursins et leur valeur énergétique (Rico, 1989), la composition des algues en lipides, en glucides et en protéines influence la consommation de *P. lividus* (Fernandez & Pergent, 1998 ; Klinger & Lawrence, 1984 ; Leighton, 1968 ; Sakata et al., 1989). Toutefois, bien qu'attractifs certains de ces composants peuvent ne pas être essentiels aux besoins nutritionnels des oursins. En raison de sa présence importante au sein de l'algue *P. pavonica*, notre étude suggère d'évaluer l'attractivité de l'acide alginique sur *P. lividus*. En outre, selon le type de croissance souhaitée, il conviendra d'identifier les besoins nutritionnels propre à chaque stade car si les protéines sont essentielles à la croissance somatique (Carboni, 2013 ; Fernandez, 1997), la croissance gonadique est également dépendante de la teneur en lipides (Fernandez, 1997). L'étude des préférences alimentaires a également mis en évidence des différences entre les stades juvéniles et adultes montrant une fois de plus, la nécessité de collecter des données sur l'ensemble du cycle.

### **IV - Apport des données dans le cadre d'une gestion de l'espèce en Corse**

L'objectif majeur de ces travaux de thèse était l'acquisition de données locales qui conduirait à une gestion régionale adéquate de *P. lividus*. Dans un premier temps il était nécessaire d'initier un suivi des populations à l'échelle des quatre prud'homies de pêche. Comme mentionné précédemment l'interprétation des tendances démographiques n'est

## CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

possible que sur du long-terme (Hereu et al., 2012) et bien que fondamentales les données issues des comptages ne permettent que d'avoir un aperçu des densités à un instant précis. Toutefois, la détermination de l'histoire démographique *via* l'utilisation de l'indicateur  $N_e$  laisse suggérer une absence de changements démographiques significatifs entre les 50 à 100 dernières années et aujourd'hui, ce qui démontrerait que l'espèce n'est pas réellement surexploitée. En outre, ces données associées à l'homogénéité génétique observée entre les juvéniles et les adultes semblent indiquer que *P. lividus* est dotée d'une forte capacité de résilience comme l'ont démontré les travaux de Fernandez et al. (2006) dans l'étang d'Urbinu. Ces auteurs attestent que le fort dynamisme des populations de l'oursin violet combiné à des taux de colonisation élevés permettent un maintien des stocks au sein d'habitats changeants. A l'échelle de la Corse et compte tenu de nos données, la réglementation concernant les captures de *P. lividus* semble être adaptée. Pour rappel, les périodes de captures autorisées s'étendent du mois de décembre au mois d'avril et les quotas sont fixés à trois douzaines par pêcheur récréatif et à 500 douzaines par semaine pour les pêcheurs professionnels. Toutefois, ces derniers indiquent l'existence d'activités de braconnage ainsi qu'une méconnaissance de la législation. Une communication plus conséquente portant sur la réglementation permettrait de sensibiliser le grand public à la problématique de la pêche hors saison, au respect des quotas et aux prélèvements d'oursins de taille commerciale.

Un autre phénomène rapporté par les pêcheurs professionnels est la variabilité du remplissage gonadique interannuel au cours de la saison de pêche et entre les prud'homies pouvant entraîner la capture d'individus non commercialisables. Afin de remédier à cette problématique Patrissi et al. (2014) proposaient d'établir un suivi des indices gonadiques dans le dessein d'adapter la réglementation aux différentes prud'homies. De plus, le suivi des indices gonadiques dans notre étude a montré des résultats satisfaisants permettant de détecter les périodes de ponte et la variabilité entre les sites. Cependant compte tenu du manque de connaissance de la législation actuelle, la modification de cette dernière chaque année et en fonction des zones risquerait d'être difficilement applicable.

## CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Lorsque les densités anciennement abondantes d'une population sont faibles et incapables de se régénérer avec le temps, on emploie le terme de population fragilisée. Dans le dessein de soutenir ces dernières tout en maintenant les activités de pêche, diverses méthodologies ont vu le jour. Dans leur étude Andrew et al. (2002) citent trois techniques : (i) la transplantation induisant le déplacement de géniteurs issus de zones où la croissance gonadique n'est pas satisfaisante vers des zones où la disponibilité en nourriture permet un taux de remplissage des gonades supérieur, (ii) l'amélioration des habitats dont le but est d'augmenter les sites propices aux oursins, (iii) le réensemencement qui vise à relâcher des juvéniles issus de l'échiculture dans le dessein de soutenir des populations fragilisées. L'ensemble de ces méthodes présente des avantages et des inconvénients (Annexe 24), néanmoins si des actions devaient être menées, la dernière semble être la plus appropriée pour la Corse. En effet, bien qu'à l'heure actuelle la population de *P. lividus* de l'île semble être en bonne santé d'un point de vue génétique, certains sites comme celui de Macinaggio demeurent préoccupants. Comme indiqué précédemment, l'oursin violet a une capacité de résilience importante mais cette dernière ne semble pas suffire pour permettre le retour des densités anciennement observées par les pêcheurs professionnels. La technique du réensemencement pourrait être une solution appropriée et l'existence d'études antérieures sur ce sujet ont mis en avant des résultats encourageants et ont permis d'optimiser certains aspects de cette méthodologie comme le suivi des individus relâchés. Il est en effet complexe de distinguer les juvéniles issus de l'écloserie de ceux des populations naturelles et du fait de la petite taille des oursins relâchés le marquage demeure compliqué. Ainsi certains travaux se sont concentrés sur l'évaluation du succès de réensemencement par le biais du marquage à la calcéine (Dixon et al., 1997 ; Ebert et al., 1992) ou du génotypage des géniteurs utilisés pour les pontes artificielles (Couvray et al., 2015). De plus les analyses génétiques issues de la présente thèse ont révélé une structuration spatiale homogène de la population de *P. lividus* en Corse et de ce fait, les risques de modifier la variabilité génétique initiale des stocks sauvages est limitée. En revanche, nos résultats ayant décrit une influence de l'oursin violet



## CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

sur les herbiers de macrophytes, il est nécessaire de prendre certaines précautions. Comme l'indiquent Couvray et al. (2015) dans leurs travaux, il convient de fixer un nombre défini d'individus à relâcher afin limiter leur impact sur les communautés benthiques en cas de taux de survie exceptionnels. En outre, si des actions de relâchers étaient entreprises, la détermination des sites propices à la réception des juvéniles sera aisée du fait de l'établissement des préférences en termes d'habitat de ce stade dans la présente thèse.

Une autre technique potentiellement adaptable en Corse serait l'utilisation de micro-habitats artificiels destinés à augmenter la colonisation naturelle. Ces structures permettent dans un premier temps l'installation de la post-larve et servent par la suite d'habitat de protection pour les juvéniles. Du fait de l'importance de la colonisation sur la dynamique des populations benthiques cette méthodologie permettrait de soutenir voire de renforcer les populations fragilisées d'une zone. Comme pour la méthode précédente, les résultats de nos travaux permettent d'orienter sur le choix des sites propices à la réception de ces structures.

Parallèlement à l'ensemble des techniques développées en milieu naturel pour le soutien des populations fragilisées, l'échiniculture demeure une solution complémentaire. En effet pour répondre à la demande croissante de la part des consommateurs liée à l'importante réglementation de la pêche oursinière, de nombreuses études se sont orientées sur le développement de protocoles aquacoles pour l'espèce *P. lividus* (Carboni 2013 ; Couvray 2014 ; Grosjean et al., 1998 ; Rebours, 2005). Cependant, au regard de la durée du cycle de cette espèce, son élevage demeure peu développé à l'échelle mondiale (Rebours, 2005). Il faut en effet plus de quatre ans pour obtenir à partir d'une ponte, un individu de taille commerciale (Boudouresque & Verlaque, 2013). Cependant le développement d'une unité d'affinage d'adultes pourrait être judicieuse. Si cette méthode est optimisée, elle permettrait de s'affranchir des périodes de captures autorisées et permettrait la commercialisation à l'année de *P. lividus*. La collecte des individus pourrait être réalisée au cours de la période de pêche dans le respect des quotas et l'affinage se déroulerait le reste de l'année. Par ailleurs les résultats obtenus *via* notre étude des préférences alimentaires ont permis l'acquisition de

données préliminaires au développement d'un régime artificiel notamment pour la croissance gonadique.

### **V - Conclusion et perspectives**

Ces travaux de thèse visaient à obtenir des données nécessaires à la gestion durable de la pêche oursinière en Corse. Une évaluation initiale des stocks naturels au sein des quatre prud'homies de pêche a permis de mettre en évidence l'absence d'effondrement démographique des populations et a montré que la pression de pêche actuelle ne semblait pas affecter la diversité génétique des populations (Annexe 25). L'étude de cette dernière a également révélée que l'espèce est dotée d'une forte capacité de résilience. En effet, la dynamique des stades benthiques est étroitement liée au succès reproducteur, à l'approvisionnement larvaire et à l'abondance de la colonisation. Ce phénomène a mis en évidence l'importance d'étudier le cycle de l'oursin violet dans son ensemble. Ainsi, nos travaux ont permis d'établir des schémas spatio-temporels des indices gonadiques et des différents stades de vie de l'oursin violet, mettant en avant la fluctuation interannuelle des indices gonadiques et des abondances en larves et en juvéniles post-métamorphiques. En revanche, nos données ont montré la difficulté d'établir une réelle chronologie entre les pontes, l'arrivée des larves et des stades suivants au cours du temps. Pareillement, la détermination de corrélations entre les différents compartiments a été complexe à réaliser. Toutefois, l'étude de l'espèce dans le milieu naturel a révélé d'étroites interactions entre les stades benthiques et leur habitat et notamment avec le recouvrement végétal. Compte tenu de cette dernière donnée une analyse des préférences alimentaires de *P. lividus* a été réalisée révélant ainsi des différences majeures entre les stades juvéniles et adultes. L'ensemble de ces résultats a permis de discuter sur les stratégies possibles en matière de protection et/ou d'éventuelles actions de soutien aux populations.

Certaines données complémentaires restent à ce jour indispensables à toute gestion. Par exemple le suivi des populations initié dans la présente doit être prolongé car seules des études à long-terme permettront de rendre compte des tendances démographiques réelles.

## CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

De la même façon l'influence des paramètres abiotiques sur les différents stades et sur les indices gonadiques nécessite une analyse temporelle plus importante. Compte tenu de la forte influence du succès reproducteur sur les densités des stades benthiques, nous conseillons de poursuivre l'analyse des indices gonadiques qui permettrait de confirmer la présence d'une seconde ponte automnale. Cette donnée est d'une importance capitale notamment pour la compréhension de la dynamique des populations d'une zone. De même la connectivité larvaire est un élément prépondérant car du fait de la forte dépendance des populations benthiques vis-à-vis de l'approvisionnement larvaire et de la colonisation, l'étude de la dynamique des sous-populations et leur connexion *via* un modèle source-puit pourrait s'avérer fondamentale pour la gestion durable de la pêche oursinière. Dans ce modèle théorique, la population également qualifiée de métapopulation correspond à un ensemble de dèmes connectés entre eux *via* des échanges génétiques (Annexe 26). Chacun d'entre eux détermine sa propre dynamique tout en influençant d'autres dèmes grâce à la dispersion larvaire. Cependant le degré de contribution des dèmes est variable et on distingue les dèmes « sources » des dèmes « puits ». Au sein des premiers, les taux de natalité sont supérieurs aux taux de mortalité, dans les seconds, les taux de mortalité engendrés par exemple par une forte pression de pêche, vont dépasser les taux de natalité. Les dèmes « sources » vont permettre d'équilibrer les dèmes « puits » via la dispersion larvaire, c'est que l'on appelle le « rescue effect ». La détermination des dèmes « sources » et « puits » est fondamentale car les mesures de gestion à prendre devront être établies selon que le site soit émetteur ou récepteur de larves. Concernant les méthodes de soutien aux populations fragilisées, nos travaux seront utiles au programme ParaRestor réalisé au sein de l'UMS-CNRS 3514 STELLA MARE et financé par l'Agence de l'Eau. Outre la poursuite du suivi des populations au sein des quatre prud'homies de pêche, initié dans la présente thèse, ce programme vise à mener une expérimentation de restauration écologique par le biais de deux méthodes. La première consiste à installer des micro-habitats de recrutement à destination des juvéniles sauvages afin d'augmenter les taux de survie et la seconde tentera d'augmenter les stocks naturels *via*

## CHAPITRE 6 - DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

le relâcher de juvéniles obtenus en éclosérie. Cette approche permettrait d'assurer un soutien temporaire ou constant aux populations fragilisées permettant ainsi une gestion durable de la pêche oursinière en Corse.

## BIBLIOGRAPHIE

- Agatsuma, Y., 2013. Chapter 15 - Stock Enhancement, in: Lawrence, J.M. (Ed.), *Sea Urchins: Biology and Ecology, Developments in Aquaculture and Fisheries Science*. Elsevier, Amsterdam, 213–224 pp.
- Agnetta, D., Bonaviri, C., Badalamenti, F., Scianna, C., Vizzini, S., Gianguzza, P., 2013. Functional traits of two co-occurring sea urchins across a barren/forest patch system. *Journal of Sea Research* 76, 170–177.
- Akakabe, Y., Kajiwara, T., 2009. Bioactive volatile compounds from marine algae: feeding attractants, in: Borowitzka, M.A., Critchley, A.T., Kraan, S., Peters, A., Sjøtun, K., Notoya, M. (Eds.), *Nineteenth International Seaweed Symposium: Proceedings of the 19th International Seaweed Symposium, Held in Kobe, Japan, 26-31 March, 2007*. Springer Netherlands, Dordrecht, 211–214 pp.
- Allendorf, F.W., England, P.R., Luikart, G., Ritchie, P.A., Ryman, N., 2008. Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 327–337.
- Andrew, N.L., Agatsuma, Y., Ballesteros, E., Bazhin, A.G., Creaser, E.P., Barnes, D.K.A., Botsford, L.W., Bradbuty, A., Campell, A., Dixon, J.D., Einarsson, S., Gerring, P.K., Hebert, K., Hunter, M., Hur, S.B., Johnson, C.R., Juinio-Menez, M.A., Kalvass, P., Miller, R., Moreno, C., Palleiro, J.S., Rivas, D., Robinson, S.M.L., Schroeter, S.C., Steneck, R.S., Vadas, R.L., Woodby, D.A., Xiaoqi, Z., 2002. Status and Management of World Sea Urchin Fisheries, in: Atkinson, R., Barnes, M. (Eds.), *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 40, 343–425.
- Azzolina, J.F., 1987. Evolution à long terme des populations de l'oursin comestible *Paracentrotus lividus* dans la baie de Port-Cros (Var, France), in: Boudouresque C.F. (Ed.), *Colloque international sur Paracentrotus lividus et les oursins comestibles*. Marseille, 257–269 pp.
- Balch, T., Scheibling, R., 2000. Temporal and spatial variability in settlement and recruitment of echinoderms in kelp beds and barrens in Nova Scotia. *Marine Ecology Progress Series* 205, 139–154.
- Beerli, P., 2009. How to use MIGRATE or why are Markov chain Monte Carlo programs difficult to use. *Population genetics for animal conservation*. *Population genetics for animal conservation* 17, 42–70.
- Beerli, P., Felsenstein, J., 2001. Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations by using a coalescent approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98, 4563–4568.
- Beker, B., Romano, J.C., Arlhac, D., 2001. Le suivi de la variabilité des peuplements phytoplanctoniques en milieu marin littoral : Le golf de Marseille en 1996-1997. *Océanis* 25, 395–415.
- Benedetti-Cecchi, L., Cinelli, F., 1995. Habitat heterogeneity, sea urchin grazing and the distribution of algae in littoral rock pools on the west coast of Italy (Western Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 126, 203–212.
- Benghali, S.M.A., 2006. Biosurveillance de la pollution marine au niveau de la côte occidentale algérienne par la mesure de l'activité de l'acétylcholinésterase chez la moule *Mytilus galloprovincialis*, l'oursin *Paracentrotus lividus* et la patelle *Patella coerulea*. *Mémoire de Magister, Université d'Oran*, 83 p.
- Bertocci, I., Dominguez, R., Machado, I., Freitas, C., Domínguez Godino, J., Sousa-Pinto, I., Gonçalves, M., Gaspar, M.B., 2014. Multiple effects of harvesting on populations of the purple sea urchin *Paracentrotus lividus* in north Portugal. *Fisheries Research* 150, 60–65.
- Bianco, É.M., Teixeira, V.L., Pereira, R.C., 2010. Chemical defenses of the tropical marine seaweed *Canistrocarpus cervicornis* against herbivory by sea urchin. *Brazilian Journal of Oceanography* 58, 213–218.

- Bonaviri, C., Gianguzza, P., Pipitone, C., Hereu, B., 2012. Micropredation on sea urchins as a potential stabilizing process for rocky reefs. *Journal of Sea Research* 73, 18–23.
- Bonaviri, C., Pipitone, C., Gianguzza, P., Hereu, B., 2010. Predation on young *Paracentrotus lividus* settlers: implications for Mediterranean rocky infralittoral stability. *Biologia Marina Mediterranea* 17, 98–101.
- Bonnefont, M., Tempier, A., Balzer, S., Simoni, M., Pons, Y., 2015. Le poids du tourisme dans l'économie corse (Numéro périodique No. 2), Insee Dossier Corse, 32 p.
- Boudouresque, C.F., Verlaque, M., 2013. Chapter 21 - *Paracentrotus lividus*, in: Lawrence, J.M. (Ed.), *Sea Urchins: Biology and Ecology*, Developments in Aquaculture and Fisheries Science. Elsevier, Amsterdam, 297–327 pp.
- Boudouresque, C.F., Nédélec, H., Shepherd, S.A., 1980. The decline of a population of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the bay of Port-Cros (Var, France). *Travaux Scientifiques du Parc National de Port-Cros* 6, 243–251.
- Boudouresque, C.F., Verlaque, M., Azzolina, J.F., Meinesz, A., Nédélec, H., Rico, V., 1989. Evolution des populations de *Paracentrotus lividus* et d'*Arbacia lixula* (Echinoidea) le long d'un transect permanent à Galeria (Corse). *Travaux Scientifiques du Parc Régional des Réserves Naturelles de Corse* 22, 65–82.
- Boudouresque, C.F., Caltagirone, A., Lefèvre, J.R., Rico, V., Semroud, R., 1992. Macrozoobenthos de la réserve naturelle de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale). Analyse pluri-annuelle de l'effet reserve", in: Olivier J., Gerardin N., Jeudy de Grissac A. (Eds.), *Economic impact of the Mediterranean coastal protected areas*, Medplan. France, 15–20 pp.
- Bray, J.R., Curtis, J.T., 1957. An Ordination of Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27, 325–349.
- Bulleri, F., Benedetti-Cecchi, L., Cinelli, F., 1999. Grazing by the sea urchin *Arbacia lixula* L. and *Paracentrotus lividus* Lmk in the Northwest Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241, 81–95.
- Byrne, M., 1990. Annual reproductive cycles of the commercial sea urchin *Paracentrotus lividus* from an exposed intertidal and a sheltered subtidal habitat on the west coast of Ireland. *Marine Biology* 104, 275–289.
- Calderón, I., Giribet, G., Turon, X., 2008. Two markers and one history: phylogeography of the edible common sea urchin *Paracentrotus lividus* in the Lusitanian region. *Marine Biology* 154, 137–151.
- Calderón, I., Palacin, C., Turon, X., 2009a. Microsatellite markers reveal shallow genetic differentiation between cohorts of the common sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck) in NW Mediterranean. *Molecular Ecology* 18, 3036–3049.
- Calderón, I., Turon, X., Pascual, M., 2009b. Isolation of nine nuclear microsatellites in the common Mediterranean sea urchin, *Paracentrotus lividus* (Lamarck). *Molecular Ecology Resources* 9, 1145–1147.
- Calderón, I., Pita, L., Brusciotti, S., Palacín, C., Turon, X., 2012. Time and space: genetic structure of the cohorts of the common sea urchin *Paracentrotus lividus* in Western Mediterranean. *Marine Biology* 159, 187–197.
- Carboni, S., 2013. Research and development of hatchery techniques to optimise juvenile production of the edible Sea Urchin, *Paracentrotus lividus*. Thèse de doctorat, University of Stirling, 298 p.
- Casilagan, I.L.N., Juinio-Meñez, M.A., Crandall, E.D., 2013. Genetic diversity, population structure, and demographic history of exploited sea urchin populations (*Tripneustes gratilla*) in the Philippines. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 449, 284–293.

- Castilla, J.C., Crisp, D.J., 1970. Responses of *Asterias rubens* to Olfactory Stimuli. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 50, 829–847.
- Ceccherelli, G., Pais, A., Pinna, S., Serra, S., Sechi, N., 2009. On the Movement of the Sea Urchin *Paracentrotus lividus* Towards *Posidonia oceanica* Seagrass Patches. *Journal of Shellfish Research* 28, 397–403.
- Ceccherelli, G., Pais, A., Pinna, S., Sechi, N., Chessa, L.A., 2011. Human impact on *Paracentrotus lividus*: the result of harvest restrictions and accessibility of locations. *Marine Biology* 158, 845–852.
- Chandini, K.S., Ganesan, P., Bhaskar, N., 2008. In vitro antioxidant activities of three selected brown seaweeds of India. *Food chemistry* 107, 707–713.
- Chapuis, M.P., Estoup, A., 2007. Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Biology and Evolution* 24, 621–631.
- Chelazzi, G., Serra, G., Bucciarelli, G., 1997. Zonal recovery after experimental displacement in two sea urchins co-occurring in the Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 212, 1–7.
- Clemente, S., Hernández, J., 2008. Influence of wave exposure and habitat complexity in determining spatial variation of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* (Echinoidea: Diadematidae) populations and macroalgal cover (Canary Islands - Eastern Atlantic Ocean). *Revista de biologia tropical* 56, 229–254.
- Coll, M., Piroddi, C., Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Cheung, W.W.L., Christensen, V., Karpouzi, V.S., Guilhaumon, F., Mouillot, D., Paleczny, M., Palomares, M.L., Steenbeek, J., Trujillo, P., Watson, R., Pauly, D., 2011. The Mediterranean Sea under siege: spatial overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine reserves. *Global Ecology and Biogeography* 21, 465–480.
- Cornuet, J.M., Luikart, G., 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144, 2001–2014.
- Coupé, S., Couvray, S., Tarnowska, K., Simide, R., Hachfi, L., Pierre, S., Gaillard, S., Richard, S., Prévot d'Alvise, N., Gouze, E., Martin, Y., Bonnefont, J.-L., Vicente, N., Grillasca, J.-P., 2011. In situ spine sampling and Inter-Simple Sequence Repeat (ISSR) PCRs proved relevant methods for molecular studies on the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 409, 310–314.
- Couvray, S., Coupé, S., 2018. Three-year monitoring of genetic diversity reveals a microconnectivity pattern and local recruitment in the broadcast marine species *Paracentrotus lividus*. *Heredity* 120, 110–124.
- Couvray, S., Miard, T., Bunet, R., Martin, Y., Grillasca, J.-P., Bonnefont, J.-L., Coupé, S., 2015. Experimental Release of Juvenile Sea Urchins (*Paracentrotus lividus*) in Exploited Sites along the French Mediterranean Coast. *Journal of Shellfish Research* 34, 555–563.
- Cowen, R.K., Paris, C.B., Srinivasan, A., 2006. Scaling of Connectivity in Marine Populations. *Science* 311, 522–527.
- Crapp, G.B., Willis, M.E., 1975. Age determination in the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck) with notes on the reproductive cycle. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 20, 157–178.
- Crook, A., Long, M., K.A. Barnes, D., 2000. Quantifying daily migration in the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80, 177–178.
- Cuesta-Gomez, D.M., Sánchez-Saavedra, M.P., 2016. Effects of protein and carbohydrate levels on survival, consumption and gonad index in adult sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson 1857) from Baja California, Mexico. *Aquaculture Research* 48, 1596–1607.

- Cyrus, M.D., Bolton, J.J., Scholtz, R., Macey, B.M., 2015. The advantages of *Ulva* (Chlorophyta) as an additive in sea urchin formulated feeds: effects on palatability, consumption and digestibility. *Aquaculture Nutrition* 21, 578–591.
- Davis, A.R., Fyfe, S.K., Turon, X., Uriz, M.J., 2003. Size matters sometimes: wall height and the structure of subtidal benthic invertebrate assemblages in south-eastern Australia and Mediterranean Spain. *Journal of Biogeography* 30, 1797–1807.
- De Casamajor, M.-N., Mahias, J., Castets, V., Caill-Milly, N., Bru, N., Lissardy, M., 2017. Tidal level influence on the spawning process of the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) on a rocky shore (Bay of Biscay). *Regional Studies in Marine Science* 9, 126–134.
- De la Uz, S., Carrasco, J.F., Rodríguez, C., 2018. Temporal variability of spawning in the sea urchin *Paracentrotus lividus* from northern Spain. *Regional Studies in Marine Science*, in press.
- Delmas, P., 1992. Etude de population de *Paracentrotus lividus* (Lam.) (Echinodermata: Echinoidea) soumises à une pollution complexe en Provence nord-occidentale: densités, structure, processus de détoxification (Zn, Cu, Pb, Fe). Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille III, 205 p.
- Di Rienzo, A., Peterson, A.C., Garza, J.C., Valdes, A.M., Slatkin, M., Freimer, N.B., 1994. Mutational processes of simple-sequence repeat loci in human populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91, 3166–3170.
- Dixon, J.D., Schroeter, S.C., Ebert, T.A., 1997. Survival and growth of laboratory reared red sea urchins from release to commercial harvest: long-term outplant. Final Technical Report to California Department of Fish and Game.
- Doherty, P.J., Williams, D.M.C.B., 1988. The replenishment of coral reef fish population. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review* 26, 487–551.
- Du Plessis, D.S., 2014. Chemosensory Properties of Different *Ulva* Extracts and their Effects on *Tripneustes Gratilla*. Thèse de doctorat, University of Cape Town, South Africa, 32 p.
- Duchaud, S., Durieux, E.D.H., Coupé, S., Pasqualini, V., Ternengo, S., 2018. Spatio-temporal patterns based on demographic and genetic diversity of the purple sea urchin *Paracentrotus lividus* in the area around Corsica (Mediterranean Sea). *Mediterranean Marine Science* in press.
- Dufour, V., 1992. Colonisation des récifs coralliens par les larves de poissons. Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Perpignan, 188 p.
- Duran, S., Palacín, C., Becerro, M.A., Turon, X., Giribet, G., 2004. Genetic diversity and population structure of the commercially harvested sea urchin *Paracentrotus lividus* (Echinodermata, Echinoidea). *Molecular Ecology* 13, 3317–3328.
- Dworjanyn, S.A., Pirozzi, I., Liu, W., 2007. The effect of the addition of algae feeding stimulants to artificial diets for the sea urchin *Tripneustes gratilla*. *Aquaculture* 273, 624–633.
- Ebert, T.A., Dixon, J.D., Schroeter, S.C., 1992. Experimental outplant of cultured juvenile red sea urchins, *Strongylocentrotus franciscanus*, in California. Final Technical Report to California Department of Fish and Game.
- El Maghraby, D.M., Fakhry, E.M., 2015. Lipid content and fatty acid composition of Mediterranean macro-algae as dynamic factors for biodiesel production. *Oceanologia* 57, 86–92.
- El-Said, G., El-Sikaily, A., 2012. Chemical composition of some seaweed from Mediterranean Sea coast, Egypt. *Environmental Monitoring and Assessment* 185, 6089–6099.
- Estoup, A., Angers, B., 1998. Microsatellites and minisatellites for molecular ecology: theoretical and empirical considerations, in: Carvalho, G.R. (Ed.), *Advance in Molecular Ecology*. IOS Press., 55–86 pp.



- Excoffier, L., Lischer, H.E., 2010. A new series of programs to perform population genetic analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10, 564–567.
- Farina, S., Quattrocchi, G., Guala, I., Cucco, A., 2018. Hydrodynamic patterns favouring sea urchin recruitment in coastal areas: A Mediterranean study case. *Marine Environmental Research* 139, 182–192.
- Fenaux, L., 1987. Suivi écologique d'un peuplement de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) dans la baie de Villefranche-sur-mer, in: Boudouresque C.F. (Ed.), Colloque international sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles. Marseille, 187–197 pp.
- Fenaux, L., 1968. Maturation des gonades et cycle saisonnier des larves chez *A. lixula*, *P. lividus* et *P. microtuberculatus* (Echinides) à Villefranche-sur-mer. *Vie Milieu* 1–52.
- Fenaux, L., Cellario, C., Etienne, M., 1985. Variations in the ingestion rate of algal cells with morphological development of larvae of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea). *Marine Ecology Progress Series* 24, 161–165.
- Fenaux, L., Strathmann, M.F., Strathmann, R.A., 1994. Five tests of food-limited growth of larvae in coastal waters by comparisons of rates of development and form of echinoplutei. *Limnology and Oceanography* 39, 84–98.
- Féral, J.P., 1995. Mors. I-Les Échinodermes in Goyffon, M., and Heurtault, J. (Eds.), *La fonction venimeuse*. Masson, Paris, 121-125 pp.
- Fernandez, C., 1996. Croissance et nutrition de *Paracentrotus lividus* dans le cadre d'un projet aquacole avec alimentation artificielle. Thèse de doctorat, Université de Corse, 200 p.
- Fernandez, C., 1997. Effect of Diet on the Biochemical Composition of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) Under Natural and Rearing Conditions (Effect of Diet on Biochemical Composition of Urchins). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 118, 1377-1384.
- Fernandez, C., 1998. Seasonal changes in the biochemical composition of the edible sea urchin *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in a lagoonal environment. *P.S.Z.N.I. Marine Ecology* 19, 1–11.
- Fernandez, C., Caltagirone, A., 1994. Growth rate of adult sea urchins, *Paracentrotus lividus* in a lagoon environment: the effect of different diet types, in: David B., Guille A., Féral J.P., Rouw M. (Eds.), *Echinoderms through Time*. Balkema, 655–660 pp.
- Fernandez, C., Caltagirone, A., 1998. Comportement alimentaire de *Paracentrotus lividus* (Echinodermata : Echinoidea) en milieu lagunaire. Rapport de la Commission Internationale pour l'Exploration de la Mer Méditerranée 35, 1 p.
- Fernandez, C., Pergent, G., 1998. Effect of different formulated diets and rearing conditions on growth parameters in the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Journal of Shellfish Research* 17, 1571–1581.
- Fernandez, C., Boudouresque, C.F., 2000. Nutrition of the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) fed different artificial food. *Marine Ecology Progress Series* 204, 131–141.
- Fernandez, C., Pasqualini, V., Boudouresque, C.F., Johnson, M., Ferrat, L., Caltagirone, A., Mouillot, D., 2006. Effect of an exceptional rainfall event on the sea urchin (*Paracentrotus lividus*) stock and seagrass distribution in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68, 259–270.
- Fernandez, C., Ferrat, L., Pergent, G., Pasqualini, V., 2012. Sea urchin–seagrasses interactions: trophic links in a benthic ecosystem from a coastal lagoon. *Hydrobiologia* 699, 21–33.
- Fischer, W., Scheinder, M., Bauchot, M.L., 1987. Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Méditerranée et Mer Noire. Zone de pêche 37. FAO, 760 p.
- Fleurence, J., 1999. Seaweed proteins: biochemical, nutritional aspects and potential uses. *Trends in Food Science and Technology* 10, 25–28.

- Frankham, R., 2010. Challenges and opportunities of genetic approaches to biological conservation. *Biological Conservation* 143, 1919–1927.
- Frantzis, A., Berthon, J.F., Maggiore, F., 1988. Relations trophiques entre les oursins *Arbacia lixula* et *Paracentrotus lividus* (Echinoidea Regularia) et le phytobenthos infralittoral superficiel dans la baie de Port-Cros (Var, France). *Scientific Reports of Port-Cros national Park* 14, 81–140.
- Frantzis, A., Grémare, A., 1992. Ingestion, absorption, and growth rate of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) fed different macrophytes. *Marine Ecology Progress Series* 95, 169–183.
- García-Rubies, A., Zabala, M., 1990. Effects of total fishing prohibition on the rocky fish assemblage of Medes Islands marine reserve (NW Mediterranean). *Science Marine* 54, 317–328.
- Garren, M., Son, K., Raina, J.-B., Rusconi, R., Menolascina, F., Shapiro, O., Tout, J., Bourne, D., R Seymour, J., Stocker, R., 2014. A bacterial pathogen uses dimethylsulfoniopropionate as a cue to target heat-stressed Corals. *The ISME journal* 8, 999–1007.
- Garza, J.C., Williamson, E.G., 2008. Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci. *Molecular Ecology* 10, 305–318.
- Gerigny, O., Di Martino, B., Romano, J.C., 2011. The current dynamics inside the Strait of Bonifacio: Impact of the wind effect in a little coastal strait. *Continental Shelf Research* 31, 1–8.
- Giakoumi, S., Cebrian, E., Kokkoris, G.D., Ballesteros, E., Sala, E., 2012. Relationships between fish, sea urchins and macroalgae: The structure of shallow rocky sublittoral communities in the Cyclades, Eastern Mediterranean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 109, 1–10.
- Gianguzza, P., Chiantore, M., Bonaviri, C., Cattaneo-Vietti, R., Vielmini, I., Riggio, S., 2006. The effects of recreational *Paracentrotus lividus* fishing on distribution patterns of sea urchins at Ustica Island MPA (Western Mediterranean, Italy). *Fisheries Research* 81, 37–44.
- Gianguzza, P., Bonaviri, C., Prato, E., Fanelli, G., Chiantore, M., Privitera, D., Luzzu, F., Agnetta, D., 2013. Hydrodynamism and its influence on the reproductive condition of the edible sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Marine Environmental Research* 85, 29–33.
- González-Durán, E., D. Castell, J., Robinson, S., Blair, T., 2008. Effects of dietary lipids on the fatty acid composition and lipid metabolism of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Aquaculture* 276, 120–129.
- González-Irusta, J.M., Goñi de Cerio, F., Canteras, J.C., 2010. Reproductive cycle of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the Cantabrian Sea (northern Spain): environmental effects. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90, 699–709.
- Gosch, B.J., Magnusson, M., Paul, N.A., Nys, R., 2012. Total lipid and fatty acid composition of seaweeds for the selection of species for oil-based biofuel and bioproducts. *GCB Bioenergy* 4, 919–930.
- Goudet, J., 1995. FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate F-statistics. *Journal of heredity* 86, 485–486.
- Graham, M.H., 2004. Effects of local deforestation on the diversity and structure of southern California giant kelp forest food webs. *Ecosystems* 7, 341–357.
- Grosberg, R.K., Levitan, D.R., 1992. For adults only? Supply-side ecology and the history of larval biology. *Trends in Ecology and Evolution* 7, 130–133.
- Grosjean, P., 2001. Growth model of the reared sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816). Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 178 p.

- Grosjean, P., Spirlet, C., Gosselin, P., Vaïfilingon, D., Jangoux, M., 1998. Land-based, closed-cycle echiniculture of *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinoidea: Echinodermata): A long-term experiment at a pilot scale. *Journal of Shellfish Research* 17: 1523–1531.
- Guettaf, M., San Martin, G.A., Francour, P., 2000. Interpopulation variability of the reproductive cycle of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in the south-western Mediterranean. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 80, 899–907.
- Guidetti, P., 2004. Consumers of sea urchins, *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula*, in shallow Mediterranean rocky reefs. *Helgoland Marine Research* 58, 110–116.
- Guidetti, P., Mori, M., 2005. Morpho-functional defences of Mediterranean sea urchins, *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula*, against fish predators. *Marine Biology* 147, 797–802.
- Hagen, N., Andersen, Å., Stabell, O.B., 2002. Alarm responses of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, induced by chemically labelled durophagous predators and simulated acts of predation. *Marine Biology* 140, 365–374.
- Hammer, H.S., Powell, M.L., Jones, W.T., Gibbs, V.K., Lawrence, A.L., Lawrence, J.M., Watts, S.A., 2012. Effect of feed protein and carbohydrate levels on feed intake, growth, and gonad production of the sea urchin, *Lytechinus variegatus*. *Journal of the World Aquaculture Society* 43, 145–158.
- Hare, M.P., Nunney, L., Schwartz, M.K., Ruzzante, D.E., Burford, M., 2011. Understanding and estimating effective population size for practical application in marine species management. *Conservation Biology* 25, 438–449.
- Harmelin, J.G., Bouchon, C., Hong, J.S., 1981. Impact de la pollution sur la distribution des échinodermes des substrats durs en Provence (Méditerranée Nord-Occidentale). *Téthys* 10, 13–36.
- Hay, M., 2009. Marine Chemical Ecology: Chemical Signals and Cues Structure Marine Populations, Communities, and Ecosystems. *Annual review of marine science* 1, 193–212.
- Hay, M., Fenical, W., 1988. Marine Plant-Herbivore Interactions: The Ecology Of Chemical Defense. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19, 111–145.
- Hay, M., Steinberg, P.D., 1992. The Chemical Ecology of Plant-Herbivore Interactions in Marine versus Terrestrial Communities. in: Rosenthal J.A., Berenbaum M.R. (Eds.), *Herbivores: their interaction with secondary metabolites evolutionary and ecological processes*. Academic Press, San Diego, 371–413 pp.
- Hay, M.E., Fenical, W., Gustafson, K., 1987. Chemical Defense Against Diverse Coral-Reef Herbivores. *Ecology* 68, 1581–1591.
- Hay, M., Paul, V., Lewis, S., Gustafson, K., Tucker, J., Trindell, R., 1988. Can tropical seaweeds reduce herbivory by growing at night? Diel patterns of growth, nitrogen content, herbivory, and chemical versus morphological defenses. *Oecologia* 75, 233–245.
- Hay, M., Piel, J., Boland, W., Schnitzler, I., 1998. Seaweed sex pheromones and their degradation products frequently suppress amphipod feeding but rarely suppress sea urchin feeding. *Chemoecology* 8, 91–98.
- Hedgecock, D., 1994. Temporal and spatial genetic structure of marine animal populations in the California current. *CalCOFI Reports* 35, 73–81.
- Hedgecock, D., 1986. Is gene flow from pelagic larval dispersal important in the adaptation and evolution of marine invertebrates? *Bulletin of Marine Science* 39, 550–564.
- Heflin, L.E., Makowsky, R., Taylor, J.C., Williams, M.B., Lawrence, A.L., Watts, S.A., 2016. Production and economic optimization of dietary protein and carbohydrate in the culture of Juvenile Sea Urchin *Lytechinus variegatus*. *Aquaculture* 463, 51–60.

- Hereu, B., 2005. Movement patterns of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in a marine reserve and an unprotected area in the NW Mediterranean. *Marine Ecology* 26, 54–62.
- Hereu, B., Zabala, M., Linares, C., Sala, E., 2004. Temporal and spatial variability in settlement of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the NW Mediterranean. *Marine Biology* 144, 1011–1018.
- Hereu, B., Linares, C., Sala, E., Garrabou, J., García-Rubies, A., Diaz, D., Zabala, M., 2012. Multiple Processes Regulate Long-Term Population Dynamics of Sea Urchins on Mediterranean Rocky Reefs. *PLoS ONE* 7, e36901.
- Hunt, H., Scheibling, R., 1997. Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 155, 269–301.
- Ishii, T., Okino, T., Suzuki, M., Machiguchi, Y., 2004. Tichocarpols A and B, Two Novel Phenylpropanoids with Feeding-Deterrent Activity from the Red Alga *Tichocarpus crinitus*. *Journal of Natural Products* 67, 1764–1766.
- Jacinto, D., Bulleri, F., Benedetti-Cecchi, L., Cruz, T., 2013. Patterns of abundance, population size structure and microhabitat usage of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in SW Portugal and NW Italy. *Marine Biology* 160, 1135–1146.
- Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., Hughes, T.P., Kidwell, S., Lange, C.B., Lenihan, H.S., Pandolfi, J.M., Peterson, C.H., Steneck, R.S., Tegner, M.J., Warner, R.R., 2001. Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science* 293, 629–637.
- James, P., Siikavuopio, S.I., 2015. The effects of tank system, water velocity and water movement on survival, somatic and gonad growth of juvenile and adult green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Aquaculture Research* 46, 1501–1509.
- Jarne, P., Lagoda, P., 1996. Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 424–429.
- Johnson, M.S., Black, R., 1982. Chaotic genetic patchiness in an intertidal limpet, *Siphonaria* sp. *Marine Biology* 70, 157–164.
- Kamenarska, Z., Gasic, M.J., Zlatovic, M., Rasovic, A., Sladic, D., Kljajic, Z., Stefanov, K., Seizova, K., Najdenski, H., Kujumgiev, A., Tsvetkova, I., Popov, S., 2002. Chemical Composition of the Brown Alga *Padina pavonica* (L.) Gaill. from the Adriatic Sea. *Botanica Marina* 45, 339–345.
- Kempf, M., 1962. Recherches d'écologie comparée sur *Paracentrotus lividus* (Lmk) et *Arbacia lixula* (L). *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume* 25, 47–116.
- Keough, M.J., 1984. Effects of patch size on the abundance of sessile marine invertebrates. *Ecology* 65, 423–437.
- King, C., Hoegh-Guldberg, O., Byrne, M., 1994. Reproductive cycle of *Centrostephanus rodgersii* (Echinoidea), with recommendations for the establishment of sea urchin fishery in New South Wales. *Marine Biology* 120, 95–106.
- Klinger, T.S., 1982. Feeding rate of *Lytechinus variegatus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea) on differing physiognomies of an artificial food of uniform composition, in: Lawrence J.M. (Ed.), *Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa Bay*, 29–32 pp.
- Klinger, T.S., Lawrence, J.M., 1984. Phagostimulation of *Lytechinus variegatus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea). *Marine Behaviour and physiology* 11, 49–67.
- Koeck, B., Gerigny, O., Durieux, E., Coudray, S., Garsi, L.-H., Bisgambiglia, P.-A., Galgani, F., Agostini, S., 2015. Connectivity patterns of coastal fishes following different dispersal scenarios across a transboundary marine protected area (Bonifacio strait, NW Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 154, 234–247.

- Kroh, A., Smith, A.B., 2010. The phylogeny and classification of post-Palaeozoic echinoids. *Journal of Systematic Palaeontology* 8, 147–212.
- Larson, B.R., Vadas, R.L., Keser, M., 1980. Feeding and nutritional ecology of the sea urchin *Strongylocentrotus drobachiensis* in Maine, USA. *Marine Biology* 59, 49–62.
- Lawrence, J.M., 1976. Absorption efficiencies of four species of tropical echinoids fed *Thalassia testudinum*. *Thalassia Jugoslavica* 12, 201–205
- Lawrence, J.M., 1987. 5 - Echinodermata, in: Pandian, T.J., Vernberg, F.J. (Eds.), *Bivalvia Through Reptilia*. Academic Press, 229–321 pp.
- Lawrence, J.M., Lawrence, A.L., Watts, S.A., 2013. Chapter 9 - Feeding, Digestion and Digestibility of Sea Urchins, in: Lawrence, J.M. (Ed.), *Sea Urchins: Biology and Ecology, Developments in Aquaculture and Fisheries Science*. Elsevier, Amsterdam, 135–154 pp.
- Le Gall, P., 1989. Echinoculture, in: Barnabe G. (Ed.), *Aquaculture*, Lavoisier, Paris 468–491 pp.
- Lecointre, G., Le Guyader, H., 2016. Classification phylogénétique du vivant Tome 2, 4e édition, Belin. 831 p.
- Ledireac'h, J.P., 1987. La pêche des oursins en Méditerranée : historique, techniques, législation, production, in: Boudouresque C.F.(Ed.), *Colloque international sur Paracentrotus lividus et les oursins comestibles*. Marseille, 335–362 pp.
- Leighton, D.L., 1968. A comparative study of food selection and nutrition in the abalone *Haliotis rufescens* (Swainson) and the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). Thèse de doctorat, University of California, 394 p.
- Lenfant, P., Gudefin, A., Fonbonne, S., Lecaillon, G., Aronson, J., Blin, E., Lourie, S.M., Boissery, P., Loeuillard, J.L., Palmaro, A., Herrouin, G., Person, J., 2015. Restauration écologique des nurseries des petits fonds côtiers de Méditerranée. *Orientations et perspectives*, 95 p.
- Leoni, V., Fernandez, C., Johnson, M., Ferrat, L., Pergent-Martini, C., 2003. Preliminary study on spawning periods in the sea urchin *Paracentrotus lividus* from lagoon and marine environments, in: Féral J.P., David B. (Eds.), *Echinoderm Research 2001*. Lisse, 277–280 pp.
- Levitan, D.R., 1988. Asynchronous spawning and aggregative behavior in the sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi), in: Burke et al. (Eds.), *Echinoderm Biology*. Balkema, Rotterdam, 181–186 pp.
- Levitan, D.R., 1992. Community Structure in Time Past: Influence of Human Fishing Pressure on Algal-Urchin Interactions. *Ecology* 73, 1597–1605.
- Levitan, D.R., Sewell, M.A., 1998. Fertilization success in free-spawning marine invertebrates: review of the evidence and fisheries implications. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 159–164.
- Lindstedt, K.J., 1971. Chemical control of feeding behavior. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 39, 553–581.
- Loi, B., Guala, I., Pires da Silva, R., Brundu, G., Baroli, M., Farina, S., 2017. Hard time to be parents? Sea urchin fishery shifts potential reproductive contribution of population onto the shoulders of the young adults. *PeerJ* 5, e3067.
- López, S., Turon, X., Montero, E., Palacín, C., Duarte, C., Tarjuelo, I., 1998. Larval abundance, recruitment and early mortality in *Paracentrotus lividus* (Echinoidea). Interannual variability and plankton-benthos coupling. *Marine Ecology Progress Series* 172, 239–251.
- Lozano, J., Galera, J., Lopez, S., Turon, X., Palacin, C., Morera, G., 1995. Biological cycles and recruitment of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata:Echinoidea) in two contrasting habitats. *Marine Ecology Progress Series* 122, 179–191.
- Macbeth, G.M., Broderick, D., Buckworth, R.C., Ovenden, J.R., 2013. Linkage disequilibrium estimation of effective population size with immigrants from divergent populations: a

- case study on Spanish Mackerel (*Scomberomorus commerson*). G3: Genes | Genomes | Genetics 3, 709–717.
- Machiguchi, Y., 1987. Feeding behavior of Sea Urchin *Strongylocentrotus intermedius* (A. AGASSIZ) Observed in Y-shaped Chamber. Bulletin of the Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory 51, 33–37.
- Maggiore, F., Berthon, J.F., Boudouresque, C.F., Lawrence, J.M., 1987. Données préliminaires sur les relations entre *Paracentrotus lividus*, *Arbacia lixula* et le phytobenthos dans la baie de Port-Cros (Var, France, Méditerranée), in: Boudouresque C.F. (Ed.), Colloque international sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles. Marseille, 65–82 pp.
- Maltagliati, F., Di Giuseppe, G., Barbieri, M., Castelli, A., Dini, F., 2010. Phylogeography and genetic structure of the edible sea urchin *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) inferred from the mitochondrial cytochrome b gene. Biological Journal of the Linnean Society 100, 910–923.
- Mann, K.H., Wright, J.L.C., Welsford, B.E., Hatfield, E., 1984. Responses of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Müller) to water-borne stimuli from potential predators and potential food algae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 79, 233–244.
- Manzo, E., Ciavatta, M., Bakkas, S., Villani, G., Varcamonti, M., Zanfardino, A., Gavagnin, M., 2009. Diterpene content of the alga *Dictyota ciliolata* from a Moroccan lagoon. Phytochemistry Letters 2, 211–215.
- Marsh, A.G., Powell, M.L., Watts, S.A., 2013. Energy metabolism and gonad development, in: Lawrence, J.M. (Ed.), Sea Urchins: Biology and Ecology, Developments in Aquaculture and Fisheries Science. Elsevier, Amsterdam, 27–42 pp.
- Martínez, I., García, F.J., Sánchez, A.I., Daza, J.L., Del Castillo, F., 2003. Biometric parameters and reproductive cycle of *Paracentrotus lividus* (Lamarck) in three habitats of Southern Spain, in: Féral J.P., David B. (Eds.), Echinoderm Research 2001. Lisse, 281–287 pp.
- McEdward, L.R., Miner, B.G., 2001. Larval and life-cycle patterns in echinoderms. Canadian Journal of Zoology 79, 1125–1170.
- Men'shova, R.V., Ermakova, S.P., Rachidi, S.M., Al-Hajje, A.H., Zvyagintseva, T.N., Kanaan, H.M., 2012. Seasonal variations of the composition, structural features, and antitumor properties of polysaccharides from *Padina pavonica* (Lebanon) as a function of composition. Chemistry of Natural Compounds 47, 870–875.
- Metaxas, A., 1998. The effect of salinity on larval survival and development in the sea urchin *Echinometra lucunter*. Invertebrate Reproduction and Development 34, 323–330.
- Millot, C., 1999. Circulation in the Western Mediterranean Sea. Journal of Marine Systems 20, 423–442.
- Millot, C., Taupier-Letage, I., 2005. Circulation in the Mediterranean Sea, in: Saliot, A. (Ed.), The Mediterranean Sea. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 29–66 pp.
- Mortensen, T.H., 1927. Handbook of the Echinoderms of the British Isles, Clarendon Press (Ed.) Oxford, 471 p.
- Narum, S.R., 2006. Beyond Bonferroni: less conservative analyses for conservation genetics. Conservation genetics 7, 783–787.
- Nédélec, H., Verlaque, M., Dallot, S., 1983. Note préliminaire sur les fluctuations de l'activité trophique de *Paracentrotus lividus* dans l'herbier de Posidonies. Rapports et procès-verbaux des réunions - Commission internationale pour l'exploration scientifique de la mer Méditerranée 28, 153–155.
- Nishizaki, M., Ackerman, J., 2001. Gimme Shelter: factors influencing juvenile sheltering in the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*, in: Barker, M. (Ed.), Echinoderms 2000. Swets and Zeitlinger, Dunedin, New Zealand, 515–520 pp.

- Nishizaki, M.T., Ackerman, J.D., 2007. Juvenile–adult associations in sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. droebachiensis*): protection from predation and hydrodynamics in *S. franciscanus*. *Marine Biology* 151, 135–145.
- Oliva, S., Farina, S., Pinna, S., Guala, I., Agnetta, D., Ariotti, P.A., Mura, F., Ceccherelli, G., 2016. Determinants of *Paracentrotus lividus* sea urchin recruitment under oligotrophic conditions: Implications for conservation management. *Marine Environmental Research* 117, 13–20.
- Ouréns, R., Fernández, L., Freire, J., 2011. Geographic, population, and seasonal patterns in the reproductive parameters of the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Marine Biology* 158, 793–804.
- Ouréns, R., Flores, L., Fernández, L., Freire, J., 2013. Habitat and density-dependent growth of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in Galicia (NW Spain). *Journal of Sea Research* 76, 50–60.
- Ovenden, J.R., Leigh, G.M., Blower, D.C., Jones, A.T., Moore, A., Bustamante, C., Buckworth, R.C., Bennett, M.B., Dudgeon, C.L., 2016. Can estimates of genetic effective population size contribute to fisheries stock assessments? *Journal of Fish Biology* 89, 2505–2518.
- Ovenden, J.R., Peel, D., Street, R., Courtney, A.J., Hoyle, S.D., Peel, S., Podlich, H., 2006. The genetic effective and adult census size of an Australian population of tiger prawns (*Penaeus esculentus*). *Molecular Ecology* 16, 127–138.
- Pais, A., Chessa, L.A., Serra, S., Ruiu, A., Meloni, G., Donno, Y., 2007. The impact of commercial and recreational harvesting for *Paracentrotus lividus* on shallow rocky reef sea urchin communities in North-western Sardinia, Italy. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73, 589–597.
- Pais, A., Serra, S., Meloni, G., Saba, S., Ceccherelli, G., 2012. Harvesting Effects on *Paracentrotus lividus* Population Structure: A Case Study from Northwestern Sardinia, Italy, before and after the Fishing Season. *Journal of Coastal Research* 282, 570–575.
- Palacin, C., Giribet, G., Carner, S., Dantart, L., Turon, X., 1998a. Low densities of sea urchins influence the structure of algal assemblages in the western Mediterranean. *Journal of Sea Research* 39, 281–290.
- Palacin, C., Turon, X., Ballesteros, E., Giribet, G., López, S., 1998b. Stock evaluation of three littoral echinoid species on the Catalan Coast (north-western Mediterranean). *Marine Ecology* 19, 163–177.
- Paterno, M., Schiavina, M., Aglieri, G., Ben Souissi, J., Boscari, E., Casagrandi, R., Chassanite, A., Chiantore, M., Congiu, L., Guarnieri, G., Kruschel, C., Macic, V., Marino, I.A.M., Papetti, C., Patarnello, T., Zane, L., Melià, P., 2017. Population genomics meet Lagrangian simulations: Oceanographic patterns and long larval duration ensure connectivity among *Paracentrotus lividus* populations in the Adriatic and Ionian seas. *Ecology and Evolution* 7, 2463–2479.
- Patrissi, M., Astrou, A., Pere, A., Pelaprat, C., 2014. Réalisation d'une étude biologique et halieutique sur l'oursin *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) en Corse. STARESO 75 p.
- Peakall, R., Smousse, P.E., 2006. GenAIEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6, 288–295.
- Peakall, R., Smousse, P.E., 2012. GenAIEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics* 28, 2537–2539.
- Pedrotti, M.L., 1993. Spatial and temporal distribution and recruitment of echinoderm larvae in the Ligurian Sea. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 73, 513–530.

- Pedrotti, M.L., Fenaux, L., 1992. Dispersal of echinoderm larvae in a geographical area marked by upwelling (Ligurian Sea, NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 86, 217–227.
- Penant, G., Aurelle, D., Feral, J., Chenuil, A., 2013. Planktonic larvae do not ensure gene flow in the edible sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Marine Ecology Progress Series* 480, 155–170.
- Pennington, J.T., 1985. The ecology of fertilization of echinoid eggs: the consequences of sperm dilution, adult aggregation, and synchronous spawning. *The Biological Bulletin* 169, 417–430.
- Pereira, L., 2018. Therapeutic and Nutritional Uses of Algae. CRC Press, 640 p.
- Pérez-Portela, R., Wangensteen, O.S., García-Cisneros, A., Valero-Jiménez, C., Palacín, C., Turon, X., 2018. Spatio-temporal patterns of genetic variation in *Arbacia lixula*, a thermophilous sea urchin in expansion in the Mediterranean. *Heredity* in press.
- Pergent-Martini, C., Pasqualini, V., Ferrat, L., Pergent, G., 2006. Ecological data in integrated coastal zone management: Case study of *Posidonia oceanica* meadows along Corsican coastline (Mediterranean sea). *Environmental Management* 38, 889–895.
- Pétinay, S., Chataigner, C., Olivier, B., 2009. Standardisation du développement larvaire de l'oursin, *Paracentrotus lividus*, pour l'évaluation de la qualité d'une eau de mer. *Comptes Rendus Biologies* 332, 1104–1114.
- Pinna, S., Pais, A., Campus, P., Sechi, N., Ceccherelli, G., 2012. Habitat preferences of the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Marine Ecology Progress Series* 445, 173–180.
- Piry, S., Luikart, G., Cornuet, J.-M., 1999. Computer note. BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective size using allele frequency data. *Journal of Heredity* 90, 502–503.
- Plough, L.V., Shin, G., Hedgecock, D., 2016. Genetic inviability is a major driver of type III survivorship in experimental families of a highly fecund marine bivalve. *Molecular Ecology* 25, 895–910.
- Pluquet, F., 2006. Evolution récente et sédimentation des plates-formes continentales de la Corse. Thèse de doctorat, Université de Corse, 300 p.
- Pohnert, G., Boland, W., 2002. The oxylipin chemistry of attraction and defense in brown algae and diatoms. *Natural Products Reports* 19, 108–122.
- Prado, P., Romero, J., Alcoverro, T., 2009. Welcome mats? The role of seagrass meadow structure in controlling post-settlement survival in a keystone sea-urchin species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85, 472–478.
- Prado, P., Tomas, F., Alcoverro, T., Romero, J., 2007. Extensive direct measurements of *Posidonia oceanica* defoliation confirm the importance of herbivory in temperate seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series* 340, 63–71.
- Prado, P., Tomas, F., Pinna, S., Farina, S., Roca, G., Ceccherelli, G., Romero, J., Alcoverro, T., 2012. Habitat and Scale Shape the Demographic Fate of the Keystone Sea Urchin *Paracentrotus lividus* in Mediterranean Macrophyte Communities. *PLoS ONE* 7, e35170.
- Prince, J.S., LeBlanc, W.G., 1992. Comparative feeding preference of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinoidea) for the invasive seaweed *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* (Chlorophyceae) and four other seaweeds. *Marine Biology* 113, 159–163.
- Privitera, D., Chiantore, M., Mangialajo, L., Glavic, N., Kozul, W., Cattaneo-Vietti, R., 2008. Inter- and intra-specific competition between *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in resource-limited barren areas. *Journal of Sea Research* 60, 184–192.
- Privitera, D., Noli, M., Falugi, C., Chiantore, M., 2011. Benthic assemblages and temperature effects on *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* larvae and settlement. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 407, 6–11.



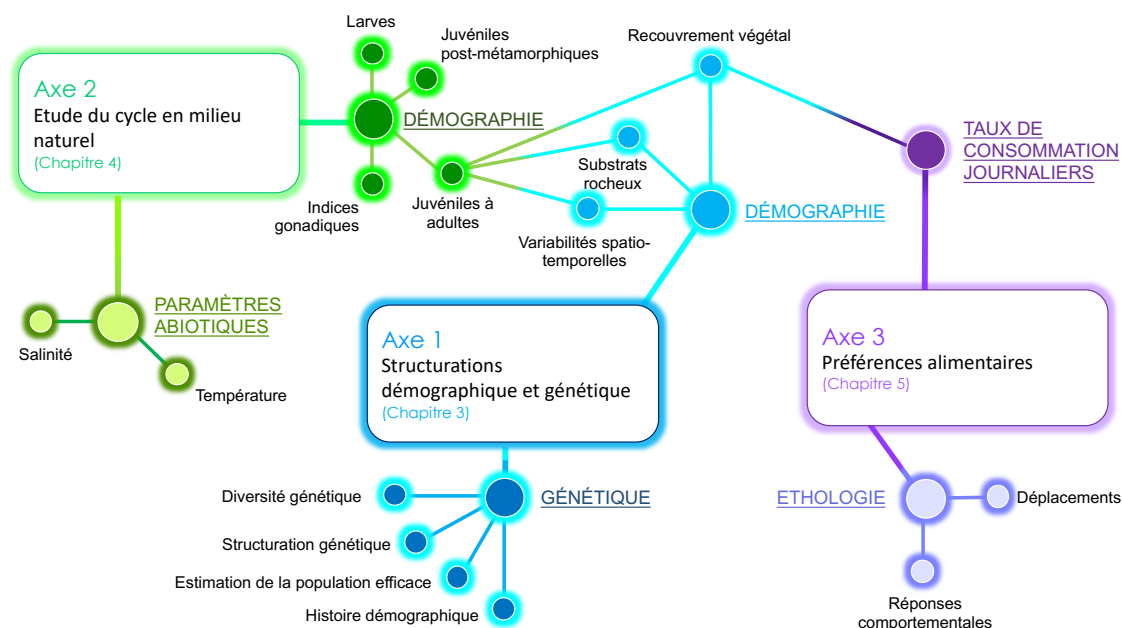
- Pujolar, J.M., Bevacqua, D., Capoccioni, F., Ciccotti, E., De Leo, G., Zane, L., 2011. No apparent genetic bottleneck in the demographically declining European eel using molecular genetics and forward-time simulations. *Conservation Genetics* 12, 813-825.
- Rebours, C., 2005. Développement de l'échiniculture en circuit fermé : amélioration de la survie des stades larvaires et juvéniles de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) par une alimentation à base d'algues. Université de Caen Basse Normandie, 250 p.
- Régis, M.B., 1987. L'oursin comestible *Paracentrotus lividus*, une ressource en danger dans le Quartier maritime de Marseille, France, in: Boudouresque C.F. (Ed.), Marseille, 391-397 pp.
- Régis, M.B., 1978. Croissance de deux échinoïdes du golfe de Marseille (*Paracentrotus lividus* (Lmck) et *Arbacia lixula* L.). Aspects écologiques de la microstructure du squelette et de l'évolution des indices physiologiques. Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille III, 221 p.
- Rico, V., 1989. Contribution à l'étude des preferenda alimentaires et du comportement moteur de l'oursin régulier *Paracentrotus lividus*. Mémoire DEA Université d'Aix-Marseille II, 48 p.
- Rilov, G., 2016. Multi-species collapses at the warm edge of a warming sea. *Scientific Reports* 6, 36897.
- Rodríguez, A., Clemente, S., Hernández, J.C., Brito, A., García, I., Becerro, M.A., 2017. Nutritional, structural and chemical defenses of common algae species against juvenile sea urchins. *Marine Biology* 164, 127.
- Romero, J., Pérez, M., Renom, P., 1999. Seguimiento de la pradera de *Posidonia oceanica* de las Islas Medes. Ejercicio de 1999. *Posidonia*, 10 p.
- Rowan, D.D., 2011. Volatile Metabolites. *Metabolites* 1, 41-63.
- Ruggeri, P., Splendiani, A., Di Muri, C., Fioravanti, T., Santojanni, A., 2016. Demographic and Genetic Variability from Archived Collections of European Anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *PLoS ONE* 11, e0151507.
- Ruitton, S., Francour, P., Boudouresque, C.F., 2000. Relationships between Algae, Benthic Herbivorous Invertebrates and Fishes in Rocky Sublittoral Communities of a Temperate Sea (Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50, 217-230.
- Sakata, K., Iwase, Y., Kato, K., Ina, K., Machiguchi, Y., 1991. A Simple Feeding Inhibitor Assay for Marine Herbivorous Gastropods and the Sea Urchin *Strongylocentrotus intermedius* and Its Application to Unpalatable Algal Extracts. *NIPPON SUISAN GAKKAISHI* 57, 261-265.
- Sakata, K., Kato, K., Ina, K., Machiguchi, Y., 1989. Glycerolipids as Potent Feeding Stimulants for the Sea Urchin, *Strongylocentrotus intermedius*. *Agricultural and Biological Chemistry* 53, 1457-1459.
- Sala, E., 1997. Fish predators and scavengers of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in protected areas of the north-west Mediterranean Sea. *Marine Biology* 129, 531-539.
- Sala, E., Zabala, M., 1996. Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 140, 71-81.
- Sala, E., Ribes, M., Hereu, B., Zabala, M., Alvà, V., Coma, R., Garrabou, J., 1998. Temporal variability in abundance of the sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in the northwestern Mediterranean: comparison between a marine reserve and an unprotected area. *Marine Ecology Progress Series* 168, 135-145.
- San Martin, G.A., 1987. Comportement alimentaire de *Paracentrotus lividus* (Lmk) (Echinodermata: Echinidae) dans l'étang de Thau (Hérault, France), in: Boudouresque C.F. (Ed.), Colloque international sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles. Marseille, 37-57 pp.

- Sánchez-España, A.I., Martínez-Pita, I., García, F.J., 2004. Gonadal growth and reproduction in the commercial sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) (Echinodermata: Echinoidea) from southern Spain. *Hydrobiologia* 519, 61–72.
- Saravanan, R., Jawahar, P., Francis, T., Ahilan, B., Santhakumar, R., 2016. Influence of Sea Surface Temperature on the Gonadal Development of Sea Urchin *Temnopleurus foreumaticus* from the Gulf of Mannar, South East Coast of India. *Current World Environment* 11, 133–141.
- Scheibling, R.E., Hamm, J., 1991. Interactions between sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) and their predators in field and laboratory experiments. *Marine Biology* 110, 105–116.
- Scheibling, R.E., Robinson, M.C., 2008. Settlement behaviour and early post-settlement predation of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 365, 59–66.
- Sellem, F., Guillou, M., 2007. Reproductive biology of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats of northern Tunisia (south-east Mediterranean). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87, 763–767.
- Shoubaky, G.A.E., Salem, E.A., 2015. Terpenes and Sterols Composition of Marine Brown Algae *Padina pavonica* (Dictyotales) and *Hormophysa triquetra* (Fucales). *International Journal of Pharmacognosy and Phytochemical Research* 6, 894–900.
- Shpigel, M., C. McBride, S., Marciano, S., Lupatsch, I., 2004. The effect of photoperiod and temperature on the reproduction of European sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Aquaculture* 232, 343–355.
- Shriver, M.D., Jin, L., Chakraborty, R., Boerwinkle, E., 1993. VNTR allele frequency distributions under the stepwise mutation model: a computer simulation approach. *Genetics* 134, 983.
- Sivertsen, K., 2006. Overgrazing of Kelp Beds Along the Coast of Norway. *Journal of Applied Phycology* 18, 599–610.
- Solandt, J.-L., Campbell, A., 2001. Macroalgal feeding characteristics of the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi at Discovery Bay, Jamaica. *Caribbean Journal of Science* 37, 227–238.
- Soler, F., Poujade, C., Evers, M., Carry, J.-C., Hénin, Y., Bousseau, A., Huet, T., Pauwels, R., De Clercq, E., Mayaux, J.-F., Le Pecq, J.-B., Dereu, N., 1996. Betulinic Acid Derivatives: A New Class of Specific Inhibitors of Human Immunodeficiency Virus Type 1 Specific Inhibitors with a New Mode of Action. *Journal of Medicinal Chemistry* 39, 1069–1083.
- Soualili, D., Guillou, M., 2009. Variation in the reproductive cycle of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in three differently polluted locations near Algiers (Algeria) 2, e100.
- Spirlet, C., Grosjean, P., Jangoux, M., 1998. Reproductive cycle of echinoid *Paracentrotus lividus*: analysis by means of maturity index. *Invertebrate Reproduction and Development* 34, 69–81.
- Sponaugle, S., Cowen, E.K., Shanks, A., Morgan, S.G., Leis, J.M., Pineda, J., Boehlert, G.W., 2002. Predicting self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. *Bulletin of Marine Science* 70, 341–375.
- Stimson, J., Cunha, T., Philippoff, J., 2007. Food preference and related behavior of the browsing sea urchin *Tripneustes gratilla* (Linnaeus) and its potential for use as a biological control agent. *Marine Biology* 151, 1761–1772.
- Strathmann, R.R., 1981. The role of spine in preventing structural damage to echinoid tests. *Paleobiology* 7, 400–406.

- Tabarsa, M., Rezaei, M., Ramezanpour, Z., Robert Waaland, J., Rabiei, R., 2012. Fatty acids, amino acids, mineral contents, and proximate composition of some brown seaweeds. *Journal of Phycology* 48, 285–292.
- Taylor, A.M., Heflin, L.E., Powell, M.L., Lawrence, A.L., Watts, S.A., 2015. Effects of dietary carbohydrate on weight gain and gonad production in small sea urchins, *Lytechinus variegatus*. *Aquaculture Nutrition* 23, 375–386.
- Tegner, M., Dayton, P., 1981. Population Structure, Recruitment and Mortality of Two Sea Urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in a Kelp Forest. *Marine Ecology Progress Series* 5, 255–268.
- Tegner, M.J., Levin, L.A., 1983. Spiny lobsters and sea urchins: Analysis of a predator-prey interaction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 73, 125–150.
- Tomas, F., Romero, J., Turon, X., 2004. Settlement and recruitment of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in two contrasting habitats in the Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 282, 173–184.
- Turon, X., Giribet, G., López, S., Palacín, C., 1995. Growth and population structure of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. *Marine Ecology Progress Series* 122, 193–204.
- Underwood, A.J., 1997. *Experiments in Ecology: Their logical design and interpretation using Analysis of Variance*. Cambridge University Press, Cambridge, 499 p.
- Vadas, R.L., 1977. Preferential Feeding: An Optimization Strategy in Sea Urchins. *Ecological Monographs* 47, 337–371.
- Vadas, R.L., Beal, B.F., Dudgeon, S.R., Wright, A., 2015. Spatial and Temporal Variability of Spawning in the Green Sea Urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* along the Coast of Maine. *Journal of Sea Research* 34, 1097–1128.
- Van Alstyne, K., Wolfe, G., L. Freidenburg, T., Neill, A., Hicken, C., 2001. Activated defense systems in marine macroalgae: Evidence for an ecological role for DMSP cleavage. *Marine Ecology Progress Series* 213, 53–65.
- 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.
- Verlaque, M., 1984. Biologie des juvéniles de l'oursin herbivore *Paracentrotus lividus* (Lamarck): sélectivité du broutage et impact de l'espèce sur les communautés algales de substrat rocheux en Corse (Méditerranée, France). *Botanica Marina* XXVII, 401–424.
- Verlaque, M., 1987a. Relations entre *Paracentrotus lividus* (Lamarck) et le phytobenthos de Méditerranée occidentale., in: Boudouresque C.F. (Ed.), *Colloque international sur Paracentrotus lividus et les oursins comestibles*. Marseille, 5–36 pp.
- Verlaque, M., 1987b. Contributions à l'étude du phytobenthos d'un écosystème photophile thermophile marin en Méditerranée occidentale : étude structurale et dynamique du phytobenthos et analyse des relations faune - flore. Université d'Aix-Marseille, 389 p.
- Vigliola, L., Harmelin-Vivien, M., 2001. Post-settlement ontogeny in three Mediterranean reef fish species of the genus *Diplodus*. *Bulletin of Marine Science* 68, 271–286.
- Vizzini, S., Miccichè, L., Vaccaro, A., Mazzola, A., 2015. Use of fresh vegetable discards as sea urchin diet: effect on gonad index and quality. *Aquaculture International* 23, 127–139.
- Walker, C., Unuma, T., Lesser, M., 2007. Chapter 2 Gametogenesis and reproduction of sea urchins. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science* 37, 11–33.
- Wang, J., 2005. Estimation of effective population sizes from data on genetic markers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360, 1395–1409.

- Wangensteen, O.S., Turon, X., García-Cisneros, A., Recasens, M., Romero, J., Palacín, C., 2011. A wolf in sheep's clothing: carnivory in dominant sea urchins in the Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 441, 117–128.
- Waples, R.S., Do, C., 2010. Linkage disequilibrium estimates of contemporary  $N_e$  using highly variable genetic markers: a largely untapped resource for applied conservation and evolution. *Evolutionary Applications* 3, 244–262.
- Watts, R., Johnson, M.S., Black, R., 1990. Effects of recruitment on genetic patchiness in the sea urchin *Echinometra mathaei* in Western Australia. *Marine Biology* 105, 145–151.
- Weber, J.L., Wong, C., 1993. Mutation of human short tandem repeats. *Human Molecular Genetics* 2, 1123–1128.
- Weir, B.S., Cockerham, C.C., 1984. Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution* 38, 1358–1370.
- Wing, S., Botsford, L.W., Morgan, L.E., Diehl, J.M., Lundquist, C.J., 2003. Inter-annual variability in larval supply to populations of three invertebrate taxa in the northern California Current. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57, 859–872.
- Wright, J.T., Nys, R. de, Poore, A.G.B., Steinberg, P.D., 2004. Chemical defense in a marine alga: heritability and the potential for selection by herbivores. *Ecology* 85, 2946–2959.
- Yeruham, E., Rilov, G., Shpigel, M., Abelson, A., 2015. Collapse of the echinoid *Paracentrotus lividus* populations in the Eastern Mediterranean—result of climate change? *Scientific Reports* 5, 13479.
- Yogeeswari, P., Sriram, D., 2005. Betulinic Acid and Its Derivatives: A Review on their Biological Properties. *Current medicinal chemistry* 12, 657–66.
- Young, C.M., Tyler, P.A., Fenaux, L., 1997. Potential for deep-sea invasion by Mediterranean shallow water echinoids: pressure and temperature as stage-specific dispersal barriers. *Marine Ecology Progress Series* 154, 197–209.

## ANNEXES



Annexe 1 Facteurs étudiés et liens entre les différents chapitres

Site	Abréviation du site	Cohorte temporelle	Abréviation de la population
Macinaggio	MAC	Juvenile 2013	MAC13J
		Juvenile 2014	MAC14J
Albo	ALB	Adulte	ALBA
		Juvenile 2013	ALB13J
Vallidone	VAL	Juvenile 2014	ALB14J
		Adulte	VALA
Sanguinaires	SAN	Juvenile 2013	VAL13J
		Juvenile 2014	VAL14J
Isolella	ISO	Adulte	SANA
		Juvenile 2013	SAN13J
Punta di u Catu	PDC	Juvenile 2014	SAN14J
		Adulte	ISOA
Diana	DIA	Juvenile 2013	ISO13J
		Juvenile 2014	ISO14J
Urbinu	URB	Adulte	PDCA
		Juvenile 2013	PDC13J
Urbinu Extérieur	URBe	Juvenile 2014	PDC14J
		Adulte	DIA14A
		Juvenile 2014	DIA14J
		Adulte	URB14A
		Juvenile 2014	URB14J
		Adulte	URBe14A
		Juvenile 2014	URBe14J

Annexe 2 Tableau récapitulatif des abréviations des sites, des cohortes temporelles et des populations

Printemps13	3 m	6 m	9 m
3 m			
6 m	1.018 (0.770)		
9 m	<b>3.518 (0.048)</b>	<b>4.536 (0.007)</b>	

Automne13	3 m	6 m	9 m
3 m			
6 m	<b>7.179 (0.001)</b>		
9 m	3.643 (0.169)	<b>10.821 (&lt;0.0001)</b>	

Printemps14	3 m	6 m	9 m
3 m			
6 m	2.268 (0.429)		
9 m	<b>5.911 (0.004)</b>	<b>8.179 (&lt;0.0001)</b>	

Automne14	3 m	6 m	9 m
3 m			
6 m	<b>6.018 (0.029)</b>		
9 m	<b>5.714 (0.040)</b>	<b>11.732 (&lt;0.0001)</b>	

	3m	Printemps13	Automne13	Printemps14	Automne14
Printemps13					
Automne13	0.215 (0.632)				
Printemps14	0.257 (0.692)	0.043 (0.855)			
Automne14	0.059 (0.800)	0.198 (0.676)	0.155 (0.509)		

	6m	Printemps13	Automne13	Printemps14	Automne14
Printemps13					
Automne13	<b>0.772 (0.014)</b>				
Printemps14	0.353 (0.506)	0.419 (0.353)			
Automne14	0.363 (0.483)	0.410 (0.374)	0.009 (1.000)		

	9m	Printemps13	Automne13	Printemps14	Automne14
Printemps13					
Automne13	0.338 (0.142)				
Printemps14	0.065 (0.714)	0.272 (0.127)			
Automne14	0.023 (0.896)	0.361 (0.181)	0.089 (0.872)		

Annexe 3 Tests par paires faisant suite à la PERMANOVA pour le facteur « Saison[Année]\*Profondeur ». Les valeurs correspondent respectivement à t (P-value). Les valeurs significatives sont en gras et surlignées en bleu cyan

MAC	3 m	6 m	9 m
3 m			
6 m	2.1433 (0.137)		
9 m	2.1725 (0.136)	2.3212 (0.137)	

NON	3 m	6 m	9 m
3 m			
6 m	1.0168 (0.456)		
9 m	<b>7.4775 (0.022)</b>	<b>7.0824 (0.030)</b>	

SAN	3 m	6 m	9 m
3 m			
6 m	<b>2.4726 (0.031)</b>		
9 m	<b>2.9523 (0.034)</b>	0.8929 (0.515)	

PUN	3 m	6 m	9 m
3 m			
6 m	2.0612 (0.059)		
9 m	<b>3.9536 (0.032)</b>	<b>3.4369 (0.043)</b>	

ALB	3 m	6 m	9 m
3 m			
6 m	0.4385 (0.905)		
9 m	<b>3.1066 (0.027)</b>	<b>3.0031 (0.033)</b>	

VAL	3 m	6 m	9 m
3 m			
6 m	1.0516 (0.416)		
9 m	0.8212 (0.541)	1.0120 (0.380)	

ISO	3 m	6 m	9 m
3 m			
6 m	1.5758 (0.081)		
9 m	<b>5.7937 (0.031)</b>	2.4123 (0.057)	

TON	3 m	6 m	9 m
3 m			
6 m	1.4138 (0.178)		
9 m	<b>3.258 (0.031)</b>	<b>3.6782 (0.025)</b>	

3m	MAC	ALB	NON	VAL	SAN	ISO	PUN	TON
MAC								
ALB	<b>1.866 (&lt;0.0001)</b>							
NON	<b>1.156 (0.011)</b>	0.710 (0.365)						
VAL	<b>1.291 (0.002)</b>	0.574 (0.642)	0.135 (1.000)					
SAN	<b>1.548 (&lt;0.0001)</b>	0.318 (0.977)	0.392 (0.930)	0.256 (0.994)				
ISO	<b>1.188 (0.008)</b>	0.678 (0.427)	0.032 (1.000)	0.104 (1.000)	0.360 (0.955)			
PUN	<b>1.935 (&lt;0.0001)</b>	0.070 (1.000)	0.779 (0.247)	0.644 (0.496)	0.388 (0.933)	0.747 (0.298)		
TON	<b>1.808 (&lt;0.0001)</b>	0.057 (1.000)	0.652 (0.479)	0.517 (0.755)	0.261 (0.993)	0.620 (0.546)	0.127 (1.000)	

6m	MAC	ALB	NON	VAL	SAN	ISO	PUN	TON
MAC								
ALB	<b>1.885 (&lt;0.0001)</b>							
NON	<b>1.774 (&lt;0.0001)</b>	0.111 (1.000)						
VAL	<b>1.932 (&lt;0.0001)</b>	0.047 (1.000)	<b>1.774 (&lt;0.0001)</b>					
SAN	<b>1.433 (&lt;0.0001)</b>	0.685 (0.277)	0.341 (0.941)	0.499 (0.684)				
ISO	0.748 (0.178)	<b>1.137 (0.003)</b>	<b>1.026 (0.013)</b>	<b>1.184 (0.002)</b>	0.685 (0.277)			
PUN	<b>1.784 (&lt;0.0001)</b>	0.101 (1.000)	0.010 (1.000)	0.148 (1.000)	0.351 (0.931)	<b>1.036 (0.011)</b>		
TON	<b>2.124 (&lt;0.0001)</b>	0.239 (0.992)	0.350 (0.932)	0.192 (0.998)	0.691 (0.267)	<b>1.376 (0.000)</b>	0.340 (0.942)	

9m	MAC	ALB	NON	VAL	SAN	ISO	PUN	TON
MAC								
ALB	0.299 (0.729)							
NON	0.000 (1.000)	0.299 (0.729)						
VAL	<b>1.451 (&lt;0.0001)</b>	<b>1.152 (&lt;0.0001)</b>	<b>1.451 (&lt;0.0001)</b>					
SAN	<b>1.358 (&lt;0.0001)</b>	<b>1.059 (&lt;0.0001)</b>	<b>1.358 (&lt;0.0001)</b>	0.093 (1.000)				
ISO	0.025 (1.000)	0.274 (0.808)	0.025 (1.000)	<b>1.426 (&lt;0.0001)</b>	<b>1.334 (&lt;0.0001)</b>			
PUN	0.287 (0.769)	0.012 (1.000)	0.287 (0.769)	<b>1.164 (&lt;0.0001)</b>	<b>1.072 (&lt;0.0001)</b>	0.262 (0.842)		
TON	0.344 (0.567)	1.059 (<0.0001)	0.344 (0.567)	<b>1.108 (&lt;0.0001)</b>	<b>1.015 (&lt;0.0001)</b>	0.319 (0.659)	0.057 (1.000)	

Annexe 4 Tests par paires faisant suite à la PERMANOVA pour le facteur « Site\*Profondeur ». Les valeurs correspondent respectivement à t (P-value). Les facteurs sont abrégés comme suit : MAC : Macinaggio ; ALB : Albo ; NON : Nonza ; VAL : Vallidone ; SAN : Sanguinaires ; ISO : Isolella ; PUN : Punta di u Catu ; TON : Tonnara. Les valeurs significatives sont en gras et surlignées en bleu cyan

Saison[Année]	Printemps13	Automne13	Printemps14	Automne14
Printemps13				
Automne13	<b>2.123 (&lt;0.018)</b>			
Printemps14	<b>2.282 (0.013)</b>	1.310 (0.151)		
Automne14	<b>2.607 (0.006)</b>	<b>2.431 (0.011)</b>	1.388 (0.156)	

Annexe 5 Tests par paires faisant suite à la PERMANOVA pour le facteur « Saison[Année] ». Les valeurs correspondent respectivement à t (P-value). Les valeurs significatives sont en gras et surlignées en bleu cyan

Site	MAC	ALB	NON	VAL	SAN	ISO	PDC	TON
MAC								
ALB	<b>5.624 (0.002)</b>							
NON	<b>5.903 (0.001)</b>	1.336 (0.172)						
VAL	<b>6.536 (0.001)</b>	1.510 (0.087)	<b>2.787 (0.014)</b>					
SAN	<b>11.300 (0.001)</b>	<b>2.359 (0.030)</b>	<b>6.700 (0.001)</b>	<b>3.095 (0.004)</b>				
ISO	<b>4.663 (0.002)</b>	<b>2.955 (0.004)</b>	1.355 (0.193)	<b>3.650 (0.002)</b>	<b>4.713 (0.001)</b>			
PDC	<b>6.513 (0.001)</b>	0.944 (0.444)	<b>2.147 (0.043)</b>	<b>2.919 (0.004)</b>	1.840 (0.090)	<b>2.993 (0.008)</b>		
TON	<b>6.357 (0.001)</b>	1.090 (0.342)	<b>2.099 (0.037)</b>	<b>2.790 (0.005)</b>	<b>2.223 (0.012)</b>	<b>3.511 (0.006)</b>	1.154 (0.292)	

Annexe 6 Tests par paires faisant suite à la PERMANOVA pour le facteur « Site ». Les valeurs correspondent respectivement à t (P-value). Les facteurs sont abrégés comme suit : MAC : Macinaggio ; ALB : Albo ; NON : Nonza ; VAL : Vallidone ; SAN : Sanguinaires ; ISO : Isolella ; PUN : Punta di u Catu ; TON : Tonnara. Les valeurs significatives sont en gras et surlignées en bleu cyan

Profondeur	3 m	6 m	9 m
3 m			
6 m	1.701 (0.053)		
9 m	<b>3.967 (0.002)</b>	<b>3.388 (0.013)</b>	

Annexe 7 Tests par paires faisant suite à la PERMANOVA pour le facteur « Profondeur ». Les valeurs correspondent respectivement à t (P-value). Les valeurs significatives sont en gras et surlignées en bleu cyan



	Petits	Moyens	Grands	A. lixula	Enc	Ras	Arb	Arbo	P.oce	R&t	Dal	Blo	G&g	Sab
<b>Petits</b>														
<b>Moyens</b>	<b>0.526</b>													
<b>Grands</b>	<b>0.245</b>	<b>0.547</b>												
<b>A. lixula</b>	<b>0.236</b>	<b>0.227</b>	<b>0.449</b>											
<b>Enc</b>	0.096	<b>0.408</b>	<b>0.566</b>	<b>0.326</b>										
<b>Ras</b>	<b>0.294</b>	<b>0.300</b>	0.198	0.089	<b>-0.238</b>									
<b>Arb</b>	<b>0.456</b>	0.126	-0.007	0.190	-0.162	0.06								
<b>Arbo</b>	-0.119	-0.147	0.032	-0.031	<b>-0.281</b>	-0.155	-0.126							
<b>P.oce</b>	<b>-0.489</b>	<b>-0.488</b>	<b>-0.561</b>	<b>-0.397</b>	<b>-0.269</b>	<b>-0.465</b>	<b>-0.487</b>	<b>-0.259</b>						
<b>R&amp;t</b>	0.085	0.008	0.174	0.076	-0.071	0.131	0.067	0.091	-0.142					
<b>Dal</b>	0.027	-0.073	-0.172	-0.097	-0.034	<b>-0.219</b>	0.03	<b>0.239</b>	0.006	<b>-0.412</b>				
<b>Blo</b>	-0.083	0.072	-0.011	0.089	0.109	0.009	-0.156	<b>-0.281</b>	0.195	<b>-0.464</b>	<b>-0.441</b>			
<b>G&amp;g</b>	0.053	0.187	0.169	0.022	0.174	0.070	<b>0.220</b>	-0.093	<b>-0.254</b>	-0.174	-0.114	0.054		
<b>Sab</b>	-0.05	-0.088	-0.079	-0.114	0.108	-0.169	-0.165	-0.103	<b>0.202</b>	-0.107	-0.003	-0.060	-0.061	

Annexe 8 Matrice de corrélation de l'ACP (Pearson). (Les valeurs significatives (avec  $\alpha$  fixé à 0.05) sont en gras et sont surlignées en jaune lorsqu'elles sont positives ou en vert lorsqu'elles sont négatives). Les facteurs sont abrégés comme suit : Enc : recouvrement végétal encroûtant ; Ras : recouvrement végétal rasant ; Arb : recouvrement végétal arbustif ; Arbo : recouvrement végétal arborescent ; P. oce : P. oceanica ; R&t : Roches inclinées et tombants ; Dal : Dalles ; Blo : Blocs ; G&g : graviers et galets ; Sab : Sable

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14
<b>Petits</b>	12.559	2.059	0.330	6.216	10.812	4.523	2.807	0.069	13.180	13.973	27.190	6.028	0.254	0.000
<b>Moyens</b>	16.511	1.706	0.437	0.356	0.700	9.736	2.138	4.503	11.656	3.913	37.002	11.251	0.092	0.000
<b>Grands</b>	16.541	2.095	3.950	9.201	1.543	0.139	0.892	0.000	0.102	3.381	3.305	58.828	0.022	0.000
<b>A. lixula</b>	9.297	0.764	1.116	1.697	1.706	2.258	30.775	9.721	18.145	20.750	1.626	1.968	0.176	0.000
<b>Enc</b>	6.081	16.511	16.147	2.834	1.511	1.518	0.002	5.165	0.048	6.189	15.506	10.129	0.027	18.332
<b>Ras</b>	6.001	1.488	19.126	0.182	0.870	22.093	7.111	0.617	23.334	0.420	0.945	0.367	0.317	17.130
<b>Arb</b>	5.172	7.935	1.864	16.761	4.014	18.956	5.945	1.019	0.698	14.535	8.061	0.339	0.109	14.592
<b>Arbo</b>	0.296	15.219	7.788	3.819	23.530	0.243	1.133	14.849	16.176	0.900	0.222	0.799	0.023	15.002
<b>P.oce</b>	21.010	5.021	0.616	0.195	2.541	0.006	0.947	4.717	0.119	16.986	4.017	8.710	0.177	34.938
<b>R&amp;t</b>	1.143	8.351	6.613	34.706	5.970	5.150	0.017	3.061	0.718	1.245	0.020	0.940	32.065	0.000
<b>Dal</b>	1.072	7.030	31.174	11.084	0.010	5.963	0.516	4.490	6.760	0.185	0.218	0.463	31.034	0.000
<b>Blo</b>	0.037	27.516	7.316	3.417	10.134	0.879	4.626	4.589	7.848	1.168	0.284	0.016	32.170	0.001
<b>G&amp;g</b>	2.869	1.520	0.004	9.146	2.876	27.755	36.035	0.000	1.054	16.287	0.469	0.123	1.862	0.000
<b>Sab</b>	1.410	2.785	3.519	0.385	33.782	0.781	7.057	47.200	0.161	0.069	1.133	0.038	1.674	0.004

*Annexe 9 Contribution des variables sur les axes de l'ACP (%). Les facteurs sont abrégés comme suit : Enc : recouvrement végétal encroûtant ; Ras : recouvrement végétal rasant ; Arb : recouvrement végétal arbustif ; Arbo : recouvrement végétal arborescent ; P. oce : P. oceanica ; R&t : Roches inclinées et tombants ; Dal : Dalles ; Blo : Blocs ; G&g : graviers et galets ; Sab : Sable*

Cohorte	ALBA	VALA	SANA	ISOA	PDCA	URB14A	URBe14A	DIA14A
<b>ALBA</b>								
<b>VALA</b>	0.00168							
<b>SANA</b>	0.00655	0.00214						
<b>ISOA</b>	0.00250	0.00420	0.00261					
<b>PDCA</b>	0.00507	0.00138	0.00253	0.00152				
<b>URB14A</b>	0.00467	0.00724	0.00826	0.01000	0.01003			
<b>URBe14A</b>	0.00394	0.00092	0.00164	0.00264	-0.00060	0.00550		
<b>DIA14A</b>	0.00071	0.00656	0.00625	0.00298	-0.00064	0.00943	0.00638	

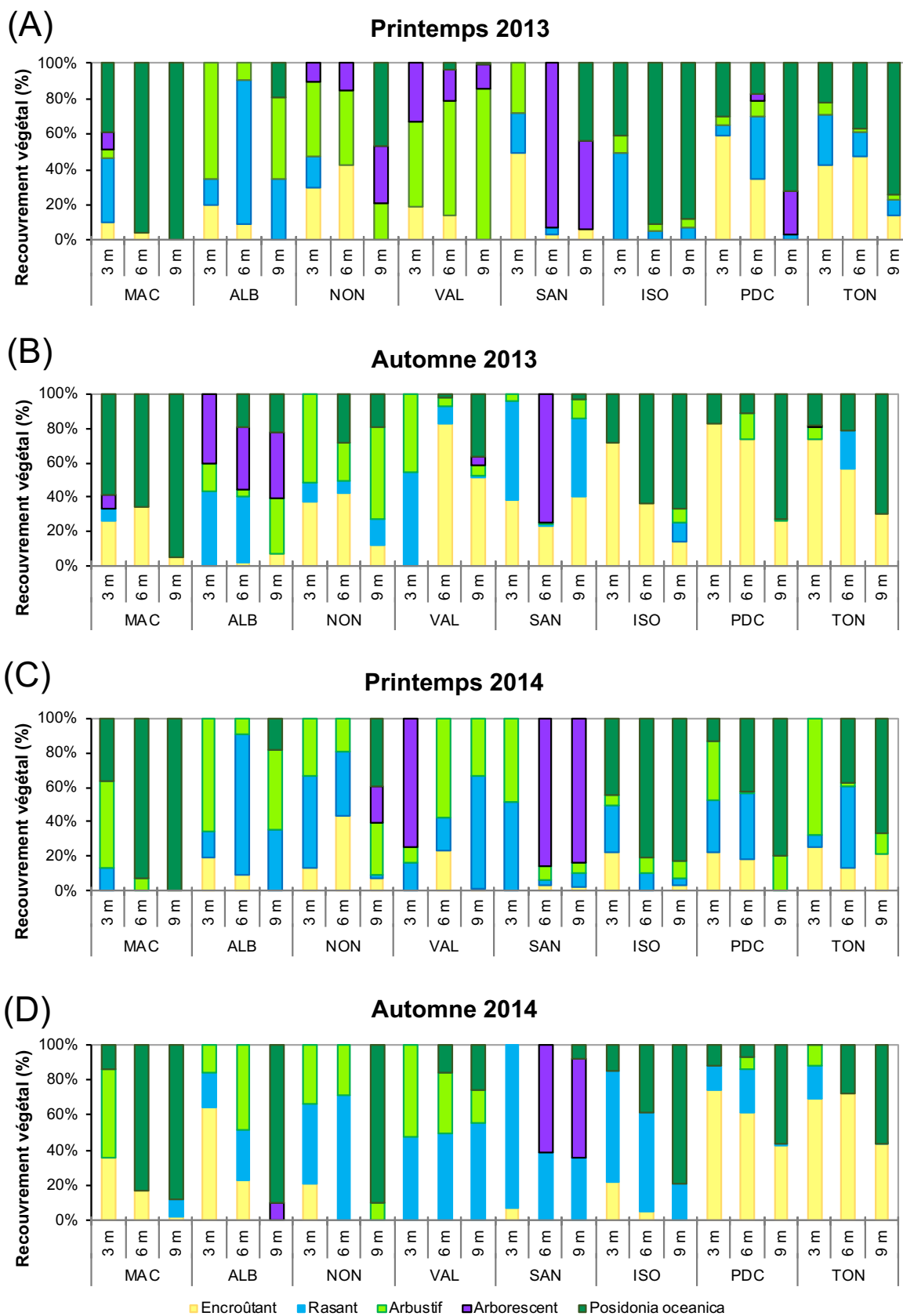
Annexe 10 Tests par paires pour l'indice  $F_{ST}$  entre les cohortes d'adultes. Aucune valeur significative n'a été observée pour les comparaisons multiples y compris après l'application de la correction B-H

Cohorte	ALB13J	VAL13J	SAN13J	ISO13J	PDC13J
<b>ALB13J</b>					
<b>VAL13J</b>	0.00240				
<b>SAN13J</b>	0.00180	0.00229			
<b>ISO13J</b>	0.00792	0.00687	0.00426		
<b>PDC13J</b>	0.00194	0.00335	0.00100	0.00507	

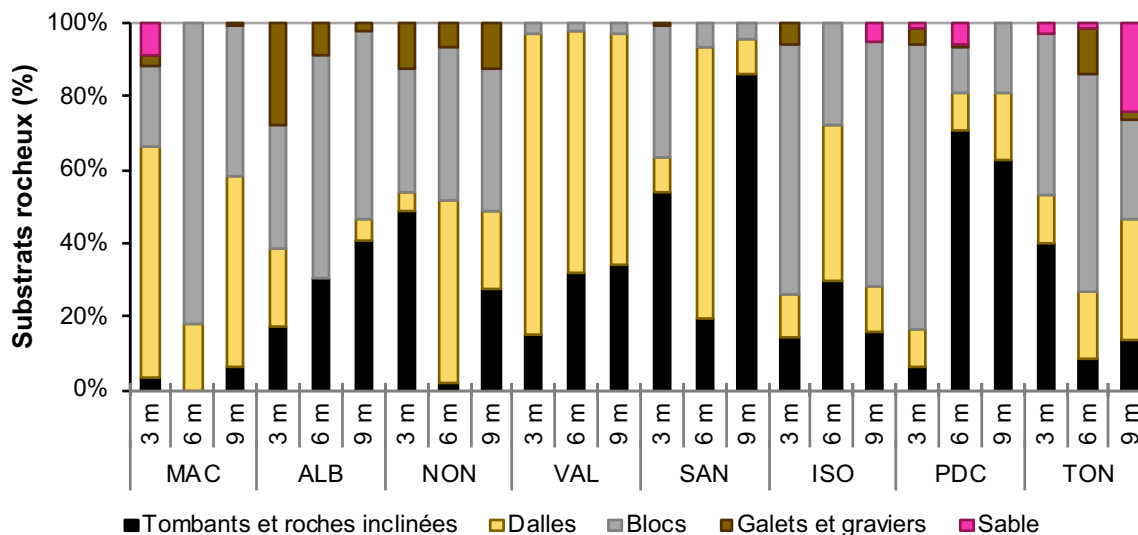
Annexe 11 Tests par paires pour l'indice  $F_{ST}$  entre les cohortes Juvéniles 2013. Aucune valeur significative n'a été observée pour les comparaisons multiples y compris après l'application de la correction B-H

Cohorte	ALB14J	VAL14J	SAN14J	ISO14J	PDC14J	URB14J	URBe14J	DIA14J	MAC14J
<b>ALB14J</b>									
<b>VAL14J</b>	0.00213								
<b>SAN14J</b>	0.00022	0.00497							
<b>ISO14J</b>	0.00362	0.00126	0.00351						
<b>PDC14J</b>	0.00517	0.00452	0.00674	0.00599					
<b>URB14J</b>	0.00175	0.00186	0.00371	0.00166	-0.00175				
<b>URBe14J</b>	0.00749	0.00347	0.00741	0.00155	0.00752	0.00655			
<b>DIA14J</b>	0.00082	0.00192	0.00607	0.00196	0.00340	0.00063	0.00354		
<b>MAC14J</b>	0.00101	-0.00195	0.00052	0.00145	-0.00159	-0.00280	0.00094	0.00083	

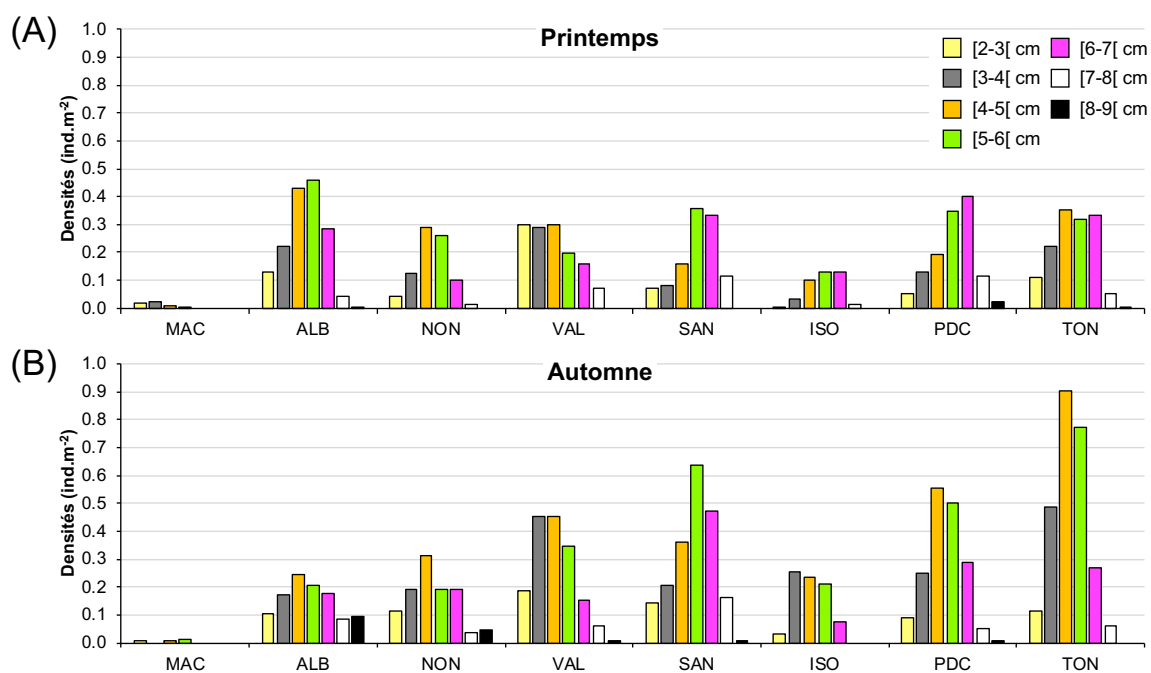
Annexe 12 Tests par paires pour l'indice  $F_{ST}$  entre les cohortes Juvéniles 2014. Aucune valeur significative n'a été observée pour les comparaisons multiples y compris après l'application de la correction B-H



Annexe 13 Illustrations des types de recouvrement végétal par site et par profondeur. Les sites sont abrégés comme suit : MAC : Macinaggio, ALB : Albo, NON : Nonza, VAL : Vallidone, SAN : Sanguinaires, ISO : Isolella, PDC : Punta di u catu, TON : Tonnara



Annexe 14 Illustrations des types de substrats par site et par profondeur. Les sites sont abrégés comme suit : MAC : Macinaggio, ALB : Albo, NON : Nonza, VAL : Vallidone, SAN : Sanguinaires, ISO : Isolella, PDC : Punta di u catu, TON : Tonnara



Annexe 15 Densités moyennes de *P. lividus* par classe de taille et par site, regroupées par saison. Les sites sont abrégés comme suit : MAC : Macinaggio, ALB : Albo, NON : Nonza, VAL : Vallidone, SAN : Sanguinaires, ISO : Isolella, PDC : Punta di u catu, TON : Tonnara

	[0-1[ cm	[1-2[ cm	Enc	Ras	Arb	Arbo	P. oce	R&t	Dal	Blo	G&g	Sab
[0-1[ cm												
[1-2[ cm	<b>0.469</b>											
Enc	0.154	<b>0.365</b>										
Ras	0.083	0.009	<b>-0.627</b>									
Arb	0.130	-0.209	-0.273	0.074								
Arbo	-0.181	-0.182	-0.314	-0.269	-0.151							
P. oce	<b>-0.360</b>	<b>-0.354</b>	<b>-0.384</b>	<b>-0.344</b>	-0.293	<b>0.635</b>						
R&t	-0.161	0.181	-0.072	0.183	-0.251	0.150	-0.004					
Dal	-0.261	-0.157	<b>-0.338</b>	-0.198	-0.114	<b>0.440</b>	<b>0.693</b>	-0.091				
Blo	<b>0.380</b>	0.075	0.223	0.222	0.276	<b>-0.477</b>	<b>-0.651</b>	-0.240	<b>-0.798</b>			
G&g	0.057	0.086	<b>0.355</b>	-0.035	-0.052	-0.238	<b>-0.372</b>	-0.080	<b>-0.692</b>	0.236		
Sab	-0.098	-0.052	0.036	-0.133	<b>0.360</b>	-0.055	-0.100	0.044	-0.010	-0.024	-0.047	

Annexe 16 Matrice de corrélation de l'ACP (Pearson) pour les stades juvéniles de *P. lividus* (individus < 2 cm). (Les valeurs significatives (avec  $\alpha$  fixé à 0.05) sont en gras et sont surlignées en jaune lorsqu'elles sont positives ou en vert lorsqu'elles sont négatives). Les facteurs sont abrégés comme suit : Enc : recouvrement végétal encroûtant ; Ras : recouvrement végétal rasant ; Arb : recouvrement végétal arbustif ; Arbo : recouvrement végétal arborescent ; P. oce : *P. oceanica* ; R&t : Roches inclinées et tombants ; Dal : Dalles ; Blo : Blocs ; G&g : graviers et galets ; Sab : Sable

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11
<b>[0-1[ cm</b>	6.467	0.099	1.407	37.020	1.285	15.363	0.192	2.449	34.050	1.666	0.000
<b>[1-2[ cm</b>	3.859	10.088	11.131	18.949	6.767	0.110	8.000	0.398	26.860	13.838	0.001
<b>Enc</b>	5.923	32.500	5.091	0.000	0.594	4.041	3.559	0.791	0.112	7.793	39.596
<b>Ras</b>	1.183	25.619	24.943	0.477	0.062	1.683	4.780	4.331	0.808	4.997	31.118
<b>Arb</b>	1.208	21.332	16.470	3.100	2.781	5.080	0.192	39.589	0.192	2.388	7.666
<b>Arbo</b>	13.041	0.803	0.035	0.002	0.104	49.106	2.291	0.464	17.500	15.563	1.092
<b>P. oce</b>	21.377	0.853	0.306	0.059	3.035	1.854	0.000	5.290	3.638	43.062	20.526
<b>R&amp;t</b>	0.373	0.558	23.392	7.031	31.313	2.717	11.548	7.169	10.035	0.872	0.000
<b>Dal</b>	20.476	0.007	0.168	10.907	0.019	8.307	2.957	1.194	0.067	4.625	0.000
<b>Blo</b>	17.698	2.984	0.628	0.016	3.548	0.544	28.223	7.104	5.733	4.949	0.000
<b>G&amp;g</b>	8.369	3.569	0.416	22.438	1.929	11.027	35.783	0.269	0.965	0.151	0.000
<b>Sab</b>	0.025	1.586	16.014	0.000	48.563	0.169	2.474	30.952	0.041	0.096	0.001

Annexe 17 Contribution des variables sur les axes de l'ACP (%) réalisée sur les juvéniles de *P. lividus* (individus < 2 cm). Les facteurs sont abrégés comme suit : Enc : recouvrement végétal encroûtant ; Ras : recouvrement végétal rasant ; Arb : recouvrement végétal arbustif ; Arbo : recouvrement végétal arborescent ; P. oce : *P. oceanica* ; R&t : Roches inclinées et tombants ; Dal : Dalles ; Blo : Blocs ; G&g : graviers et galets ; Sab : Sable

	[2-3[ cm	[3-5[ cm	[5 cm	Enc	Ras	Arb	Arbo	P. oce	R&t	Dal	Blo	G&g	Sab
[2-3[ cm													
[3-5[ cm	<b>0.446</b>												
[5 cm	<b>0.352</b>	<b>0.455</b>											
Enc	-0.274	-0.123	-0.294										
Ras	<b>0.483</b>	0.152	0.256	<b>-0.579</b>									
Arb	0.143	<b>0.461</b>	<b>0.459</b>	-0.174	-0.222								
Arbo	0.000	0.284	-0.047	<b>-0.384</b>	-0.256	0.261							
P. oce	<b>-0.388</b>	<b>-0.474</b>	-0.272	<b>-0.335</b>	-0.320	-0.291	<b>0.364</b>						
R&t	0.070	0.224	0.230	-0.252	0.151	0.204	<b>0.366</b>	-0.128					
Dal	-0.107	-0.047	0.056	<b>-0.524</b>	-0.106	0.130	<b>0.547</b>	<b>0.595</b>	-0.015				
Blo	0.080	-0.019	-0.036	<b>0.383</b>	0.148	-0.035	<b>-0.650</b>	<b>-0.496</b>	-0.297	<b>-0.812</b>			
G&g	0.057	-0.017	-0.190	<b>0.587</b>	-0.083	-0.319	<b>-0.338</b>	<b>-0.348</b>	-0.140	<b>-0.735</b>	0.317		
Sab	-0.190	-0.057	0.057	0.098	-0.138	0.236	-0.051	-0.108	-0.048	-0.029	0.028	-0.011	

Annexe 18 Matrice de corrélation de l'ACP (Pearson) pour les stades sub-adultes et adultes de *P. lividus* (individus  $\geq 2$  cm). (Les valeurs significatives (avec  $\alpha$  fixé à 0.05) sont en gras et sont surlignées en jaune lorsqu'elles sont positives ou en vert lorsqu'elles sont négatives). Les facteurs sont abrégés comme suit : Enc : recouvrement végétal encroûtant ; Ras : recouvrement végétal rasant ; Arb : recouvrement végétal arbustif ; Arbo : recouvrement végétal arborescent ; P. oce : *P. oceanica* ; R&t : Roches inclinées et tombants ; Dal : Dalles ; Blo : Blocs ; G&g : graviers et galets ; Sab : Sable



	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11
<b>[2-3[ cm</b>	0.016	17.410	5.204	1.876	9.293	12.788	0.181	17.785	24.985	9.404	1.057
<b>[3-5[ cm</b>	0.305	19.192	5.163	5.330	7.071	1.886	1.134	16.172	21.598	4.028	18.120
<b>[5 cm</b>	0.855	17.037	0.747	5.680	0.125	3.386	53.448	1.353	4.041	2.885	10.442
<b>Enc</b>	13.913	3.946	12.260	3.017	1.556	0.077	3.126	7.929	9.813	8.160	1.258
<b>Ras</b>	0.021	10.692	31.763	1.503	6.243	2.044	1.054	5.376	1.109	4.482	1.383
<b>Arb</b>	2.038	8.821	23.980	4.913	1.611	5.040	3.814	8.268	2.197	26.507	2.400
<b>Arbo</b>	15.423	0.001	4.487	14.924	0.011	3.291	9.043	2.891	5.257	0.982	41.844
<b>P. oce</b>	9.108	15.514	2.194	0.079	0.494	0.210	1.918	18.895	10.588	6.346	16.187
<b>R&amp;t</b>	2.718	4.731	0.864	14.784	49.877	9.091	0.086	0.244	4.140	3.699	4.809
<b>Dal</b>	22.325	1.452	0.101	1.988	4.327	1.229	1.238	9.718	5.502	0.287	0.000
<b>Blo</b>	18.027	1.021	0.206	5.918	0.439	10.003	15.322	4.308	5.505	9.672	1.954
<b>G&amp;g</b>	15.163	0.145	0.225	15.304	0.234	12.611	9.322	6.873	5.073	19.255	0.257
<b>Sab</b>	0.087	0.037	12.807	24.683	18.719	38.344	0.314	0.187	0.192	4.292	0.291

*Annexe 19 Contribution des variables sur les axes de l'ACP (%) réalisée sur les sub-adultes et adultes de P. lividus (individus  $\geq 2$  cm). Les facteurs sont abrégés comme suit : Enc : recouvrement végétal encroûtant ; Ras : recouvrement végétal rasant ; Arb : recouvrement végétal arbustif ; Arbo : recouvrement végétal arborescent ; P. oce : P. oceanica ; R&t : Roches inclinées et tombants ; Dal : Dalles ; Blo : Blocs ; G&g : graviers et galets ; Sab : Sable*

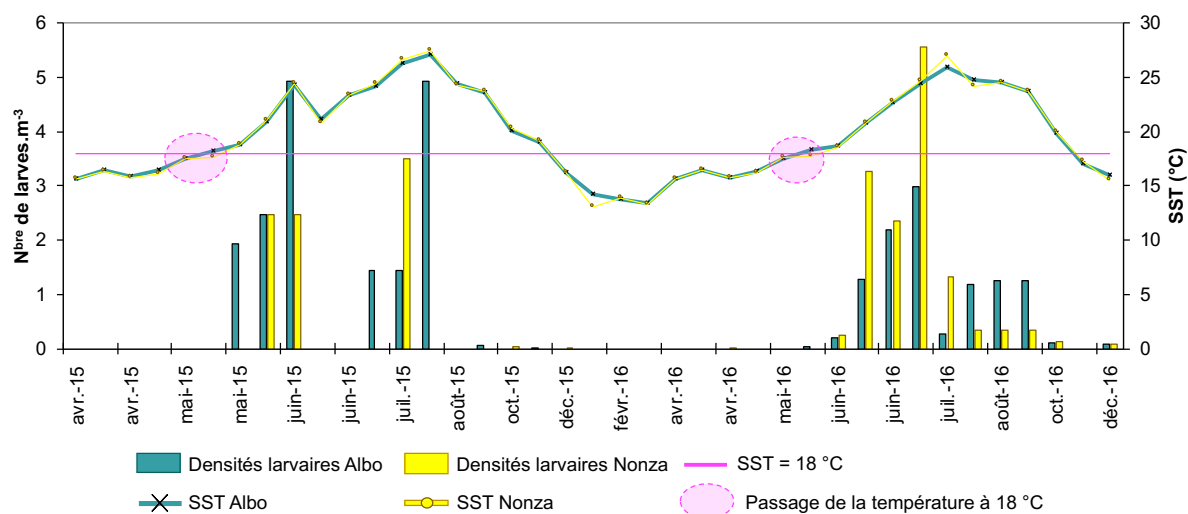
## Tests post-hoc de Tukey (HSD)

[0-1[ cm		
Sources de variation	Modalités	Groupe
Type d'abri	Abri rocheux	A
	Abri mixte	A
	Abri végétal	B
	Absence d'abri	AB

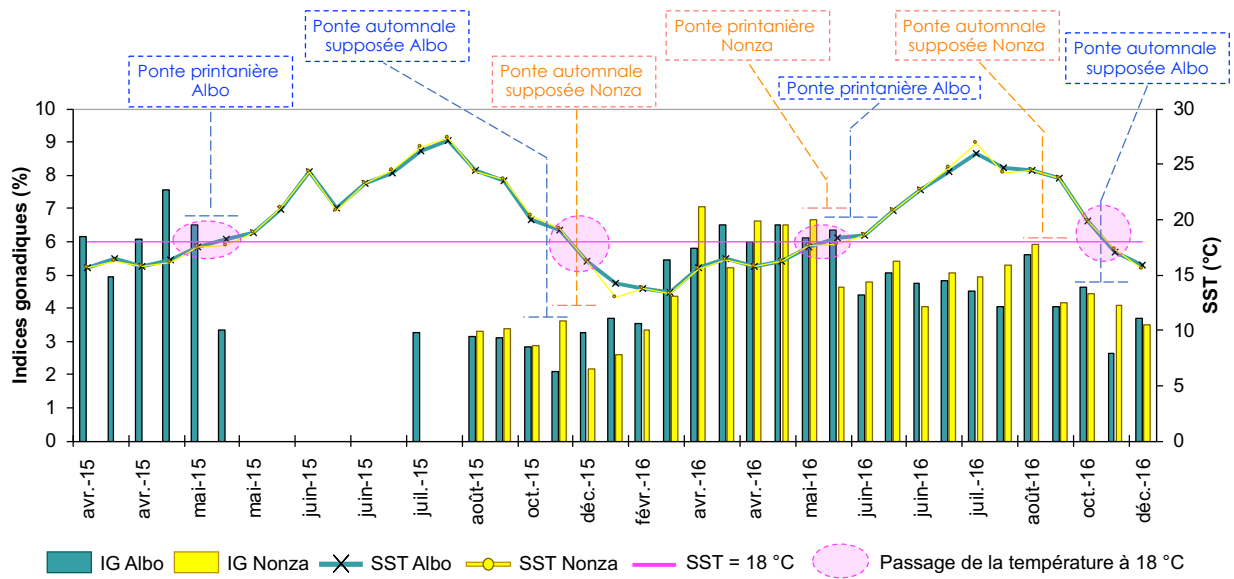
  

[1-2[ cm		
Sources de variation	Modalités	Groupe
Type d'abri	Abri rocheux	A
	Abri mixte	AB
	Abri végétal	B
	Absence d'abri	B

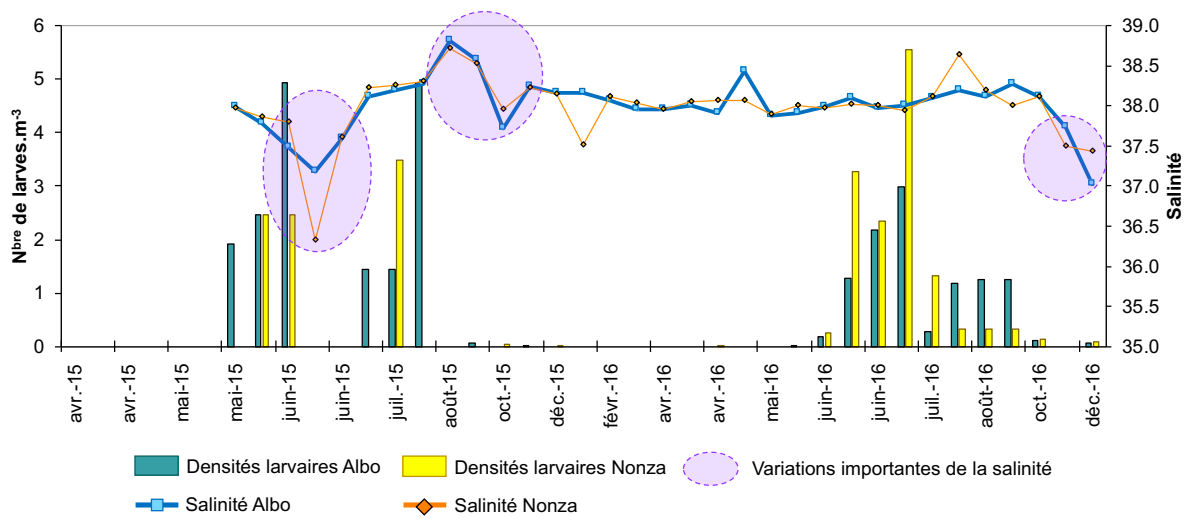
Annexe 20 Tests post-hoc de Tukey (HSD) faisant suite aux ANOVAs étudiant les effets du type d'abri sur les densités en juvéniles. L'appartenance à un groupe différent témoigne d'une différence significative



Annexe 21 Variabilité temporelle des densités larvaires en fonction de la SST. L'abréviation SST désigne la température de surface



Annexe 22 Variabilité temporelle des indices gonadiques en fonction de la température. Les facteurs sont abrégés comme suit : IG : indices gonadiques, SST : température de surface



Annexe 23 Variabilité temporelle des densités larvaires en fonction de la salinité

Stratégie de gestion	+	—
Transplantation	Augmentation de la croissance gonadique	Diminution des stocks de géniteurs d'une zone
	Demande des consommateurs satisfaite	Augmentation de la difficulté à régénérer les populations d'une zone potentiellement fragilisée
		Modifications des communautés macrophytiques dues aux activités de pâturage
Amélioration de l'habitat	Augmentation des habitats de l'oursin	Modification de l'écosystème précédemment présent
	Augmentation potentielle des populations	Peu de données sur l'intérêt de cette méthode pour l'écosystème et pour la pêche
Réensemencement	Augmentation des populations fragilisées	Difficulté à suivre les individus relâchés
	Résultats encourageants	Précaution à prendre dans le nombre d'individus relâchés
	Existence d'études préliminaires permettant d'optimiser la méthode	Absence de données sur l'intérêt de cette méthode pour la pêche

*Annexe 24 Aspects positifs et négatifs des différentes stratégies de gestion énoncées par Andrew et al. (2012)*

## Axe 1

### Structurations démographique et génétique

(Chapitre 3)

Evaluation initiale des stocks de *P. lividus* en Corse

Variabilité spatio-temporelle des densités détectée

Dépendance de *P. lividus* vis-à-vis de son habitat et influence probable de l'oursin sur le recouvrement végétal observées

Forte diversité génétique de *P. lividus* en Corse recensée, en accord avec des données disponibles pour d'autres zones

Absence de structuration génétique spatiale au sein de l'île et diversité génétique à l'équilibre dans le temps

Absence de changements démographiques significatifs au cours de l'époque contemporaine

## Axe 2

### Etude du cycle en milieu naturel

(Chapitre 4)

Détermination des schémas temporels des IG et des densités des différents stades de vie

Variabilité des échelles spatiales des schémas d'abondances des stades détectée

Corrélations entre les différents stades difficiles à établir

Influence probable des facteurs abiotiques sur les IG et stades

Importance des substrats rocheux détectée sur les jeunes stades sensibles à la prédation

Différences observées dans la répartition en fonction de la taille de *P. lividus* selon le recouvrement végétal

## Axe 3

### Préférences alimentaires

(Chapitre 5)

Différences observées entre les juvéniles et les adultes pour les espèces attractives

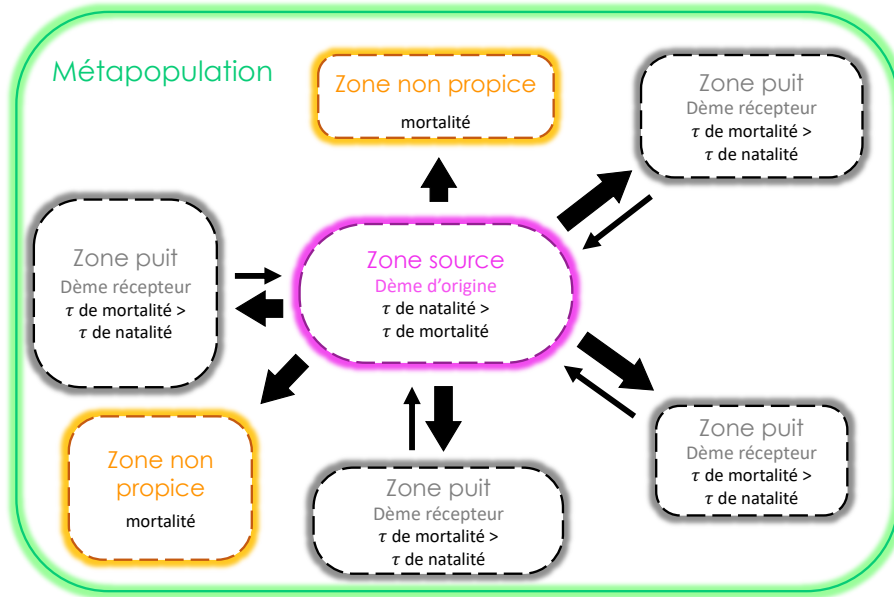
Différence comportementale détectée entre les deux classes

Différence chez les juvéniles entre l'espèce attractive et celle consommée

Détermination des taux de consommation journalier

Détection de l'importance de la structure de l'aliment pour les juvéniles

Validation de l'utilisation de la structure en Y pour *P. lividus*



Annexe 26 Modèle de la connectivité larvaire entre différents types de zones au sein d'une métapopulation. Les flèches noires représentent les processus de migration via les flux de dispersion larvaire