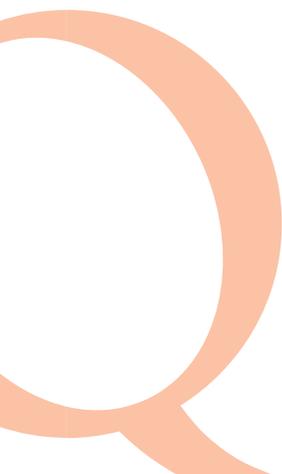


Connectivité et protection de la biodiversité marine

Dynamique spatiale
des organismes marins



Connectivité et protection de la biodiversité marine

Dynamique spatiale des organismes marins

Barbara Porro, Neil Alloncle, Nicolas Bierne,
Sophie Arnaud-Haond, coord.

Collection *Savoir-faire*

Aquaponie
Associer aquaculture et production végétale
P. Foucard, A. Tocqueville, coord.
2019, 210 p.

L'escargot *Helix aspersa*
Biologie-élevage
J.C. Bonnet, P. Aupinel, J.L. Vrillon
2019, 126 p.

Principes des techniques de biologie moléculaire et génomique
3^e édition revue et augmentée
D. Tagu, S. Jaubert-Possamai, A. Méreau, coord.
2018, 312 p.

Réussir le tempérage du chocolat
Les clés d'un savoir-faire
I. Christian
2018, 124 p.

Guide des analyses en pédologie
3^e édition revue et augmentée
D. Baize
2018, 328 p.

Éditions Quæ
RD 10 , 78026 Versailles Cedex

www.quae.com
© Éditions Quæ 2019

ISBN (papier) : 978-2-7592-2994-9
e-ISBN (PDF) : 978-2-7592-2995-6
x-ISBN (ePub) : 978-2-7592-2996-3

ISSN 1952-1251

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction même partielle du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6^e

Sommaire

Introduction	5
1. Qu'est-ce que la connectivité marine ?	7
Définitions pertinentes en environnement marin	7
Connectivité démographique et connectivité génétique	9
Les facteurs affectant la migration/dispersion.....	14
Comment étudier/mesurer la connectivité ?.....	19
Mesure de la connectivité génétique	20
Mesure de la connectivité démographique.....	23
2. La connectivité dans la création et la gestion des aires marines protégées..	37
La connectivité, un paramètre essentiel pour atteindre les objectifs de conservation des aires marines protégées	37
Maintien de la démographie.....	38
Préservation des différents habitats du cycle de vie des espèces mobiles.....	41
Maintien du brassage génétique : capacité d'évolution et résilience	43
La connectivité, un paramètre essentiel pour étendre l'effet des AMP au-delà de leurs limites.....	44
Effet essaimage (<i>spillover</i>)	45
L'export de propagules (larves, œufs, graines).....	45
Comment prendre en compte la connectivité dans la création et la gestion des AMP ?.....	47
Principes structurants	47
Prise en compte de la connectivité pour la création d'AMP, à l'échelle individuelle et à l'échelle du réseau	65
Prise en compte de la connectivité pour la gestion des AMP	80

3. Un cas d'étude : la Méditerranée	87
Méthodes utilisées	89
Une étude bibliographique.....	89
Diversité génétique et structuration de cette diversité dans l'espace.....	92
Analyse des relations entre paramètres génétiques, environnement et traits d'histoire de vie	93
Résultats	94
La diversité génétique en Méditerranée	94
Différenciation génétique des populations en Méditerranée.....	97
Structuration de la diversité génétique chez différents taxons	97
Structuration de la diversité génétique en Méditerranée	97
Quelles perspectives pour le réseau méditerranéen des AMP ?.....	99
Des mesures de protection adaptées aux espèces : cartographie de la diversité.....	100
Un réseau adapté à une diversité biologique structurée dans l'espace : dynamique de la diversité.....	100
 Annexe I	 103
 Annexe II	 105
Mots-clés et équations de recherche dans la base de données scientifiques Web of Science (Thomson Reuters).....	105
 Annexe III	 115
Espèces conservées pour l'étude de la connectivité en Méditerranée.....	115
 Références bibliographiques	 117
 Liste des auteurs	 133
 Remerciements	 135

Introduction

Barbara Porro, Sophie Arnaud-Haond, Neil Alloncle, Nicolas Bierne

L'environnement marin présente de nombreuses spécificités par rapport à l'environnement terrestre. Il a longtemps été considéré comme un environnement très homogène, car nous ignorions beaucoup de ce qui se cachait sous la surface de l'eau. C'est en fait un environnement riche en biodiversité et en paysages sous-marins qui s'est révélé au fil du temps, au fur et à mesure que les moyens techniques nous ont permis de mieux le décrire. Ainsi, les sondeurs multifaisceaux et les sondeurs de sédiments ont contribué à caractériser le plancher océanique et à y découvrir des volcans, des chaînes de monts sous-marins, des failles... Le panel d'outils à disposition des océanographes a également permis d'affiner l'étude des courants qui structurent cet environnement du fond jusqu'à la surface. Au-delà de la diversité des écosystèmes côtiers qui ont pu être décrits de façon visuelle depuis les pôles jusqu'à l'Équateur, avec leurs forêts d'algues, leurs prairies de phanérogames, leurs écosystèmes de mangrove ou leurs récifs coralliens, les données recueillies grâce aux nouvelles technologies de cartographie et l'acquisition d'images révèlent un environnement profondément riche et hétérogène dans ses trois dimensions. L'évolution des organismes marins a façonné des traits d'histoire de vie qui caractérisent des adaptations spécifiques, non seulement à la profondeur, à la pression, ou aux variations de température, mais également de leur capacité à se déplacer d'un habitat propice à un autre aux différents stades de leur développement jusqu'à l'âge adulte.

Ainsi, le système de pollinisation des plantes marines ou de fécondation des algues se distingue nettement des systèmes connus en milieu terrestre. De même, de nombreuses espèces animales présentent une phase larvaire au cours de leur développement qui constitue un mécanisme de dispersion spécifiquement adapté à leur environnement aquatique.

Il est nécessaire de bien appréhender ces spécificités afin de comprendre l'écologie et l'évolution des organismes marins, les facteurs physiques et chimiques qui influencent leurs dynamiques dans l'espace et dans le temps, et leurs capacités de résistance et de résilience face aux perturbations. De toute évidence, les facteurs à prendre en compte pour la conservation des écosystèmes et des organismes

marins dans les plans de gestion et de conservation présenteront des différences marquées avec ceux qui dominent en environnement terrestre.

Si la préservation de la biodiversité à la fois taxonomique et fonctionnelle peut présenter de fortes similitudes entre environnements, la capacité des populations et des espèces à maintenir leurs routes migratoires et des possibilités de connexion entre elles repose sur des contraintes bien différentes, à la fois en termes de paysages et d'adaptation des organismes. L'objectif de cet ouvrage est de présenter la connectivité en environnement marin, sa définition, ses méthodes d'étude avec leurs avantages et leurs limites à l'heure actuelle, et la façon dont ces connaissances peuvent être prises en compte pour améliorer les plans de gestion et de conservation des écosystèmes marins.

1

Qu'est-ce que la connectivité marine ?

Barbara Porro, Neil Alloncle, Nicolas Bierne, Sophie Arnaud-Haond

La connectivité, au sens le plus large, est la multiplicité de liaisons qui peut s'établir et se maintenir entre les entités d'un réseau. Il existe de nombreuses définitions de la connectivité, en fonction de l'utilisation de ce terme dans des domaines aussi variés que la physique, la géométrie, la géographie, ou l'écologie.

Définitions pertinentes en environnement marin

En géographie, la connectivité est la propriété d'un réseau d'offrir des itinéraires alternatifs entre des lieux. La recherche d'une plus grande connectivité est généralement à corrélérer à la volonté de réduire la vulnérabilité de l'accessibilité d'un espace face au risque de rupture des maillons d'un réseau. Cette propriété est directement reliée à la définition écologique de la connectivité, qui fait référence à la non-fragmentation des milieux et des paysages. Cowen *et al.* (2007) définissent la connectivité entre populations locales comme l'échange d'individus entre ces populations (également appelées dèmes), géographiquement séparées, et formant une métapopulation (encadré 1.1 et figure 1.1). Ces mêmes auteurs précisent que dans le cas d'espèces marines plutôt benthiques (considérons ici les organismes à cycle de vie holobenthiques et benthopélagique, encadré 1.2), la connectivité des populations comprend la phase de dispersion depuis la reproduction jusqu'à l'établissement des individus (incluant le choix de l'habitat et la métamorphose). Dans le cas d'espèces plutôt pélagiques, le stade adulte est un stade supplémentaire, et souvent le stade prédominant, au cours duquel les individus peuvent migrer.

Encadré 1.1. Dispersion, métapopulation...

Dispersion, migration : mouvements d'individus ou de propagules (larves, graines, gamètes...) entre populations spatialement séparées, suivis d'un établissement à plus ou moins long terme dans la nouvelle population (adaptée de Lowe et Allendorf, 2010).

Métapopulation : système de populations locales interagissant entre elles par le biais de la migration d'individus. Un tel système peut résister à l'extinction grâce aux flux d'individus entre populations ; on parle d'« effet secours » ou de « recolonisation » après une extinction locale (d'après Hanski et Simberloff, 1997, dans Baguette *et al.*, 2013). La définition originelle de métapopulation implique selon certains auteurs que chaque population locale a une probabilité non nulle d'extinction. Elle contient donc un paramètre supplémentaire par rapport à la simple notion de population globale composée de plusieurs populations locales interconnectées. Par conséquent ce terme ne correspond pas nécessairement à tous les systèmes de populations présents dans la nature.

Population locale ou dème : groupe d'individus d'une même espèce, relativement proches génétiquement, dont la répartition géographique est restreinte à une aire donnée. Des groupes plus ou moins connectés les uns avec les autres (avec des échanges plus importants entre eux qu'avec les autres groupes) constituent une métapopulation.

Trajectoire évolutive d'une population : c'est l'évolution, ou le devenir d'une population dans le temps.

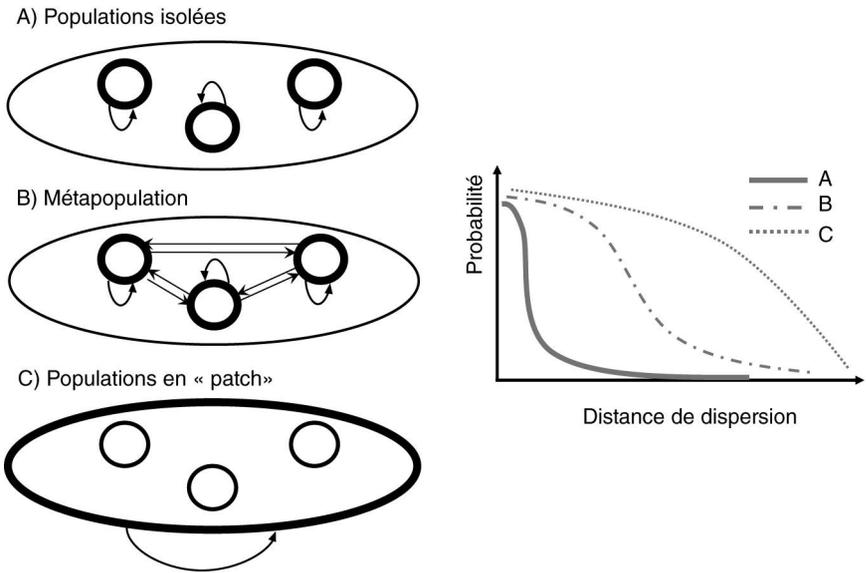


Figure 1.1. Exemple de trois types de populations structurées dans l'espace. Les petits cercles représentent les populations locales incluses dans une région plus grande (figurée par l'ovale). Les flèches représentent les migrations possibles entre les populations.

A. Populations locales isolées les unes des autres (faible distance de dispersion) avec des trajectoires indépendantes. **B.** Une métapopulation peut être vue comme un réseau de populations locales partiellement isolées. La migration entre populations est suffisamment importante pour que ces échanges influencent les populations locales, tout en conservant une certaine indépendance dans leurs dynamiques. **C.** Une population en patches est une population unique dans laquelle les individus sont répartis dans différentes zones fragmentées sans limite à la migration, (dans Lagabriele *et al.*, 2014, adapté de Kritzer et Sale, 2004).

Encadré 1.2. Cycles de vie chez les organismes marins

Trois grands types de cycle de vie caractérisent les organismes marins :

- le cycle de vie benthopélagique : il concerne la grande majorité des organismes marins (figure 1.2). Les juvéniles et les adultes (majorité de la vie de l'organisme) vivent près du fond, les œufs et les larves se développent dans la colonne d'eau. C'est généralement pendant cette phase pélagique que ces organismes dispersent ;
- le cycle de vie holobenthique est un peu plus rare : les organismes qui suivent ce cycle ont une phase pélagique très réduite voire inexistante (ex. : hippocampes) et passent assez rapidement en phase adulte, ce cycle est donc souvent corrélé à une dispersion relativement faible ;
- d'autres organismes sont qualifiés de pélagiques, c'est-à-dire que leur dispersion n'est pas liée aux étapes de leur développement. Ils peuvent donc migrer durant tout leur cycle de vie et potentiellement sur de longues distances (ex. : mammifères marins).

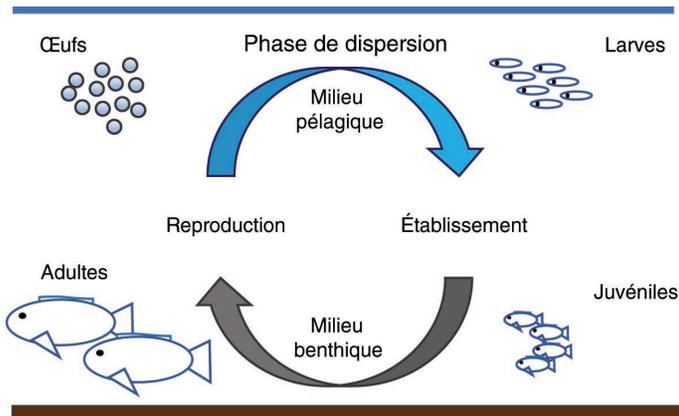


Figure 1.2. Cycle de vie benthopélagique (ici le sar), la phase de dispersion est figurée par la flèche bleue (d'après Pastor, 2008).

Nous allons alors considérer la connectivité comme l'inverse de l'isolement de populations (ou dèmes) les unes par rapport aux autres. La connexion entre ces dèmes, géographiquement séparés, est assurée par la migration d'individus adultes ou la dispersion de propagules.

Connectivité démographique et connectivité génétique

La connectivité résulte du mouvement d'individus ou de larves entre différentes populations. L'arrivée de migrants dans une nouvelle population a deux effets couplés appelés : connectivité démographique et connectivité génétique.

Le premier, concomitant à l'apport d'individus dans une population, est la possible modification de la dynamique de cette population. Le deuxième, à plus long terme, intervient lorsque les individus migrants se reproduisent avec succès (survie de la progéniture et maintien dans la population hôte) au sein de la population réceptrice. Il y a alors brassage génétique. Ces deux aspects de la connectivité biologique ont un rôle important à différents pas de temps et doivent être considérés conjointement, afin de comprendre la trame de connectivité d'un système donné dans l'espace et dans le temps.

La connectivité démographique

La connectivité démographique influe sur des aspects quantitatifs à l'échelle des sous-populations (ajout dans une population receveuse). Pour que les apports d'individus aient un réel effet sur la démographie des populations considérées, le nombre de migrants doit représenter une proportion significative du nombre total d'individus de la population réceptrice. C'est ce pourcentage de migrants par rapport à la population réceptrice qui établit une connectivité démographique entre populations.

La connectivité démographique peut faciliter, voire être indispensable, au maintien d'une population (conservation d'une densité suffisante d'individus dans une population pour que cette population persiste, effet Allee, encadrés 1.3 et 1.4) et même garantir le fonctionnement de l'écosystème (maintien du rôle fonctionnel de la population, réseau trophique...).

Elle a un effet instantané à chaque événement de migration (figure 1.5.A) et est observable sur des échelles de temps relativement courtes.

La connectivité démographique contribue donc en partie à la dynamique de la population locale.

Encadré 1.3. Populations sources et populations puits

La distinction entre une population davantage receveuse et, par opposition, une population dite donneuse implique qu'il peut exister une asymétrie dans les échanges entre sous-populations. D'après Pulliam (1988), on peut à l'extrême identifier des populations puits qui ne se maintiennent que grâce à l'arrivée de nouveaux individus issus d'autres populations appelées, par opposition, populations sources (figure 1.3).

Dans l'absolu, une population puits n'existe que grâce à la migration répétée à chaque génération d'individus s'établissant à un endroit donné sans être capable de s'y reproduire efficacement. Par définition, celle-ci ne génère pas d'individus (ou ils sont incapables de se maintenir dans la population). Ils ne contribuent donc pas à la démographie de la métapopulation aux générations suivantes.

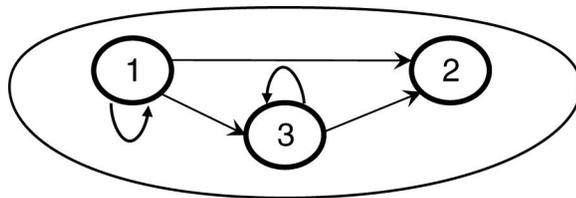


Figure 1.3. Notion de population source et de population puits au sein d'une métapopulation. Les numéros de 1 à 3 correspondent aux différentes populations de la métapopulation représentée, les flèches droites représentent la migration d'individus d'une population à l'autre et les flèches courbes représentent les individus issus d'une population donnée restant dans cette même population (autorecrutement). La population 2 est une population puits alimentée par les individus migrants issus des populations sources 1 et 3. Aucun individu de la population 2 ne contribuera à la démographie de la métapopulation à la génération suivante. La population 1 est une population source stricte et autosuffisante (d'après Pulliam, 1988).

Encadré 1.4. Effet Allee

L'effet Allee est le nom donné à un phénomène de dépendance de la dynamique démographique à la densité de la population. Il existe en théorie une densité optimale, pour la plupart des espèces, correspondant à un équilibre démographique, autour duquel la population va se maintenir, et persister ou croître (figure 1.4). En effet, si la densité est trop faible les individus auront du mal à se reproduire (si l'espèce ne pratique pas l'autofécondation), et si elle est trop forte les individus seront en compétition pour les ressources limitées.

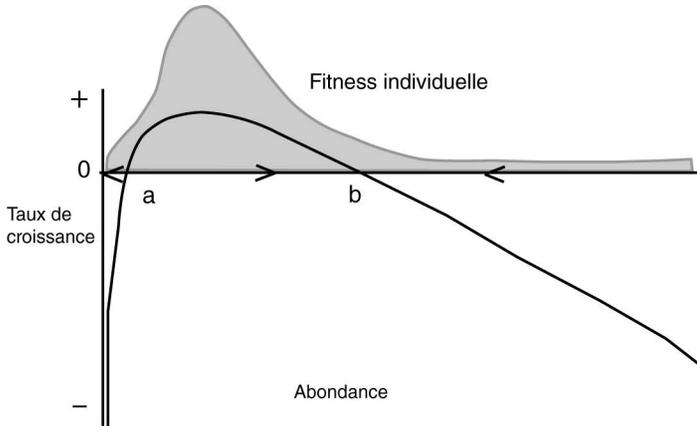


Figure 1.4. Effet Allee

En gris, la *fitness* individuelle en fonction de l'abondance en individus d'une population. À faible ou forte densité de population, la *fitness* des individus est moyenne voire faible du fait de l'absence de partenaire d'une part, ou d'excès de compétition d'autre part ; pour une densité intermédiaire il y a un net avantage à la présence d'autres individus et donc une *fitness* maximale. Le taux de croissance de la population en fonction de l'abondance (représentée par la courbe noire) montre qu'il existe deux seuils théoriques (*a* et *b*), deux valeurs d'abondance correspondant à des équilibres respectivement instable et stable. Si la densité d'individus est inférieure à *a*, le taux de croissance va chuter et la population diminuera jusqu'à extinction. Si la densité est comprise entre *a* et *b*, ou supérieure à *b* le nombre d'individus va venir se stabiliser autour de *b*. Le sens des flèches indique l'évolution du taux de croissance en fonction du nombre d'individus. (Stephens *et al.*, 1999).

La connectivité génétique

La connectivité génétique existe si les individus non seulement migrent mais également se reproduisent avec succès au sein de leur nouvelle population, contribuant par leurs gènes à la génération suivante (figure 1.5.B).

Le nombre d'individus minimum permettant le maintien d'une connectivité génétique (traduite par une relative homogénéité des pools génétiques entre sous-populations) est extrêmement faible et n'implique pas nécessairement un pourcentage de migrants suffisant pour modifier la dynamique démographique de la population réceptrice. C'est le nombre absolu de migrants se reproduisant qui établira une connectivité génétique entre populations, ce nombre absolu peut être négligeable par rapport à la taille de la population et ne produire aucun effet significatif sur sa démographie.

La connectivité génétique influence la trajectoire évolutive des populations et augmente le niveau de variabilité génétique présent et maintenu dans la population. Elle permet aussi de minimiser les risques de consanguinité et interfère avec l'adaptation locale aux conditions environnementales (encadré 1.5).

Encadré 1.5. Flux migratoires et adaptation locale

Dans un milieu donné, certaines versions de gènes (allèles) vont être plus avantageuses que d'autres pour les individus qui les portent. Ces individus seront avantagés et vont potentiellement laisser plus de descendants porteurs d'allèles avantageux pour ce milieu à la génération suivante. Ces individus sont adaptés aux conditions environnementales locales. Un flux migratoire entre populations permet un brassage des gènes. Le milieu peut varier d'une sous-population à l'autre et demander des adaptations différentes. Dans ce cas, les individus qui vont migrer et se reproduire peuvent ne pas transmettre les meilleurs gènes possibles dans leur nouveau milieu, limitant ainsi l'adaptation locale de la sous-population à son environnement.

Ainsi l'échelle de temps dans laquelle s'inscrivent les conséquences de la connectivité génétique est plus longue que dans le cas de la connectivité démographique dont l'effet existe dès la première génération de migration (tableau 1.1).

Tableau 1.1. Récapitulatif des deux niveaux de connectivité en biologie.

	Connectivité démographique	Connectivité génétique
Nombre d'individus	% par rapport à la population réceptrice	Nombre absolu de migrants
Échelle de temps	Instantanée à quelques années	Génération
Échelle « spatiale »	Population locale	Métapopulation
Conséquences	Modification de la dynamique	Homogénéisation génétique

Une connectivité biologique à plusieurs niveaux

Dans la nature, ces deux niveaux de connectivité s'expriment simultanément : la population augmente par l'apport de nouveaux individus, et ces migrants se reproduiront à leur tour au sein de la population receveuse (figure 1.5.C). Les mouvements d'individus ont en conséquence un impact à la fois au niveau démographique (dynamique des populations) et génétique (flux de gènes).

La différence majeure entre connectivité démographique et connectivité génétique vient du nombre de migrants impliqués dans les échanges. Le nombre de migrants nécessaires pour assurer une connectivité génétique est très faible (exprimé en nombre absolu de migrants), alors qu'un nombre important est nécessaire pour influencer sur la dynamique des populations et donc sur la connectivité démographique (exprimé en proportion d'individus par rapport à la population receveuse).

Cette interconnexion réduit la vulnérabilité des populations en leur assurant un apport externe : celles qui sont interconnectées sont moins affectées par les perturbations locales. Ceci accroît leur probabilité de perdurer dans le temps et l'espace, et assure une cohésion de la métapopulation.

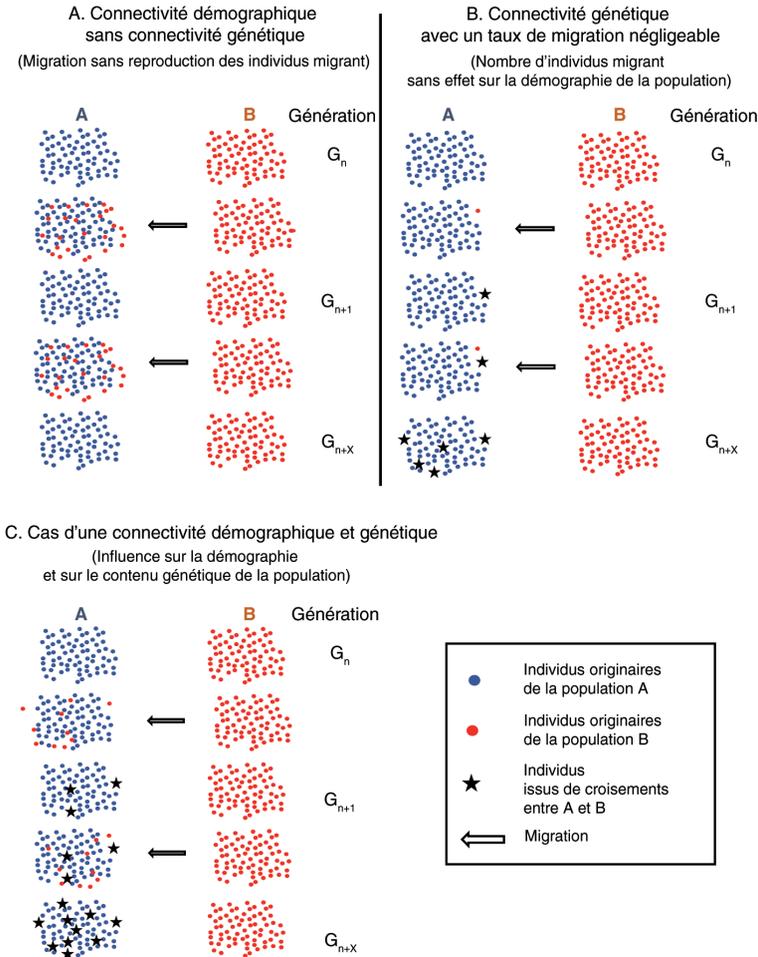


Figure 1.5. Deux grands types de connectivité à prendre en compte en écologie : la connectivité démographique et la connectivité génétique.

A. Connectivité démographique entre deux populations A et B. Migration d'individus de la population B vers la population A dans laquelle ils pourront éventuellement se maintenir, mais sans qu'ils se reproduisent. Le nombre de migrants représente 50 % de la population A initiale, on a donc un effet sur la démographie de la population (connectivité démographique) mais aucun sur la composition génétique de la population à la génération suivante (contribution de 0 %). **B.** Connectivité génétique entre deux populations, toujours A et B. Migration d'un individu de la population B vers la population A dans laquelle il va se reproduire. La migration répétée d'individus à chaque génération et leur reproduction dans la population receveuse permettra une diversification génétique de la population A, alors que l'effet de cette migration est faible voire nulle d'un point de vue démographique (ici le migrant représente seulement 2 % de la population receveuse). **C.** Illustration de la coexistence de la connectivité démographique et génétique entre les deux populations A et B. Migration de plusieurs individus de la population B vers la population A, dans laquelle au moins certains d'entre eux vont pouvoir se reproduire. La migration de ces individus a un effet sur la démographie de la population (augmentation de 20 % de la population suite à la migration) et sur la diversité génétique par la reproduction des migrants dans la population receveuse.

De plus, l'échelle temporelle relativement courte de la connectivité démographique, compatible avec le rythme d'évaluation de la gestion du milieu marin, et son aspect quantitatif directement observable et mesurable la rendent plus facile à appréhender dans le cadre de la gestion des aires marines protégées. Cependant, le maintien du flux génétique joue un rôle fondamental dans la résilience des populations, il doit donc être évalué. D'où la nécessité, en écologie de la conservation, de bien comprendre les facteurs qui agissent à la fois sur la connectivité démographique et génétique, et de les différencier de ceux qui n'agissent que sur l'une ou l'autre de ces composantes.

Les facteurs affectant la migration/dispersion

La connectivité est influencée par divers facteurs affectant la migration ou la dispersion. Ces facteurs, qui peuvent être propres aux organismes (intrinsèques) ou être des caractéristiques du milieu (extrinsèques), interagissent les uns avec les autres.

Les facteurs intrinsèques

Les traits d'histoire de vie des espèces influencent le potentiel de dispersion des individus et indirectement la connectivité entre populations locales. Ces traits concernent principalement le type d'œuf et de larve, ainsi que la durée de la phase larvaire, et les mouvements des individus entre les différentes étapes de leur développement.

Le type d'œuf peut effectivement avoir une influence sur la dispersion de l'organisme : des œufs proches du fond disperseront moins que ceux de la colonne d'eau (pélagiques) dotés d'une flottabilité plus importante (Riginos *et al.*, 2011). Le développement de la larve à l'éclosion des œufs a par ailleurs été corrélé à la dispersion de ces larves. Celles qui possèdent à l'éclosion une bouche et des yeux développés et ont une taille importante dispersent moins que d'autres espèces, dont les larves sont beaucoup moins développées (Riginos et Victor, 2001). Elles peuvent s'établir plus rapidement, et même avoir un comportement natatoire leur permettant de limiter leur dispersion, affectant ainsi la connectivité que l'on peut mesurer en phase larvaire.

Quant à la durée de la phase larvaire, celle-ci a souvent servi de principal estimateur des capacités dispersives des organismes (Shanks *et al.*, 2003 ; Shanks, 2009). Bien que les espèces présentant une longue phase larvaire (supérieure à une semaine) dispersent généralement plus loin que des espèces à phase larvaire plus courte (moins d'une journée), la durée de cette phase seule ne suffit pas à expliquer ou à prédire les connexions existantes. Ainsi, certaines espèces à durée de vie larvaire longue ne dispersent finalement que sur des distances relativement courtes.

En effet il existe une fourchette de distances de dispersion à laquelle ne semble correspondre aucune durée de phase larvaire (figure 1.6, zone grisée, ovale rouge). En fait, d'autres traits comme la taille des larves, leur vitesse de nage ou leur

comportement peuvent influencer leur dispersion. De plus, ces traits peuvent évoluer tout au long de la vie larvaire des espèces, et interfèrent avec des facteurs externes (détaillés à la suite), ce qui explique l'absence de corrélation forte entre durée de vie larvaire et distance de dispersion.

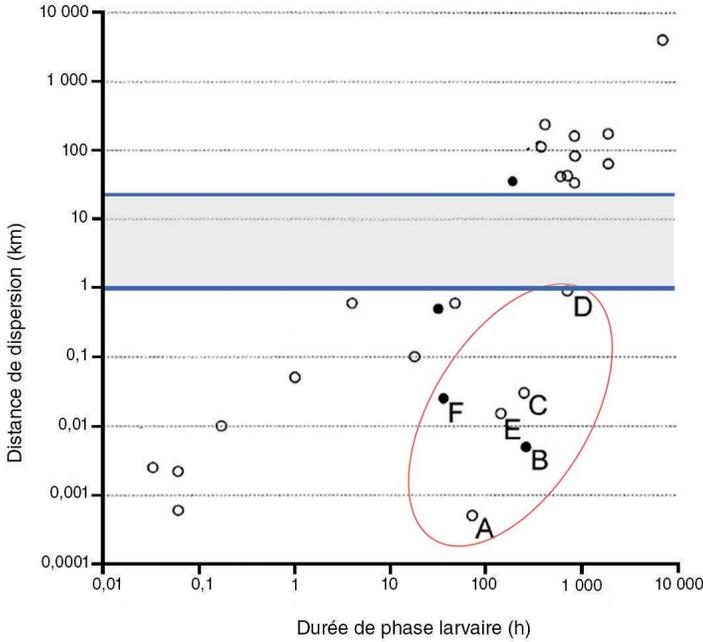


Figure 1.6. Distance de dispersion (en km) observée en fonction de la durée de la phase larvaire (en heures ; 24 heures = 1 jour, 168 heures = 1 semaine, 720 heures = 1 mois) pour différentes espèces (animales : cercles vides, végétales : cercles pleins). Les espèces encerclées de rouges présentent une distance de dispersion inférieure à celle attendue compte tenu de leur durée de phase de dispersion. La zone grisée représente l'absence d'observation pour cette fourchette de distance de dispersion (d'après Shanks *et al.*, 2003 et Shanks, 2009).

Indépendamment de la dispersion des œufs et de l'existence ou non d'une phase larvaire, il convient de mentionner que certaines espèces doivent migrer entre différents types d'habitat dans lesquels elles réalisent différentes étapes de leur cycle de vie. Ces migrations réalisées par les organismes affectent les dynamiques des populations, et influencent la connectivité démographique. Un exemple illustrant ces particularités est celui du sar (*Diplodus vulgaris* et *Diplodus sargus*). Le suivi des juvéniles et des subadultes dans la ria Formosa au sud du Portugal (Abecasis *et al.*, 2009) a montré que les herbiers peu profonds sont essentiellement utilisés par les juvéniles, tandis que les individus plus âgés quittent la lagune pour rejoindre la zone côtière et l'habitat, plus vaste, des adultes. On retrouve ce comportement de façon répétée chez de nombreuses espèces de poissons coralliens qui illustrent très bien ce type de migration et l'importance de

différents habitats pour le développement et la survie des espèces. Dans la mer des Caraïbes par exemple, la distribution d'individus de cinq espèces de poissons coralliens a été étudiée entre mangroves, herbiers de phanérogames et récifs (Cocheret de la Morinière *et al.* 2002). Pour chacune des espèces, les individus de petite taille se trouvaient dans les mangroves ou les herbiers, qui servaient de nurserie, tandis que les plus grands individus occupaient l'habitat récifal emblématique de ces espèces.

Quatre grandes catégories d'espèces marines, depuis les plus sédentaires jusqu'aux plus mobiles, ont été proposées selon leur cycle de vie, leur dispersion durant les premiers stades et à l'âge adulte ; et leur comportement, dont les caractéristiques sont décrites dans le tableau 1.2 (Bonhomme, commentaire de Guizien, 2014). On voit ainsi que de nombreux facteurs interfèrent avec les caractéristiques biologiques des espèces, qui font la différence entre la dispersion potentielle, qui pourrait être prédite au vu des caractéristiques des propagules et des larves ou du potentiel de déplacement des juvéniles et des adultes, et la dispersion réalisée entre les habitats propices, au gré de la distance entre eux et des courants qui façonnent le paysage, on parle alors de facteurs extrinsèques.

Tableau 1.2. Quatre groupes d'espèces (de A à D) définis en fonction de leur mobilité et de leur mode de dispersion. Les exemples sont non exhaustifs. Les estimations de dispersions entre parenthèses sont adaptées des groupes proposés par Shanks (2009).

Groupe	Adultes	Larves et Juvéniles	Exemples
A	Espèces sédentaires	Émission de nombreuses larves, présentes pendant une longue période dans la colonne d'eau (dispersion supérieure à 20 kilomètres)	Bivalves, annélides
B	Espèces sédentaires ou peu mobiles	Propagules vivant assez près des parents (quelques mètres à l'ordre du kilomètre)	Coraux, macro-algues, poissons à gros œufs
C	Espèces mobiles	Caractéristiques similaires à A, avec des larves à comportement actif et des adultes mobiles (de l'ordre du kilomètre – ou inférieur – à quelques dizaines de kilomètres)	Poissons
D	Espèces mobiles	Juvéniles s'affranchissant rapidement des courants Déplacements sur de très longues distances	Sélaciens, mammifères marins

Les facteurs extrinsèques

L'environnement dans lequel se développent les organismes peut être décrit par des paramètres physiques et chimiques qui sont des facteurs influençant la dispersion. Parmi ces facteurs physiques ou chimiques, les courants sont ceux qui sont le plus souvent évoqués pour tenter d'expliquer la dérive larvaire (et la connectivité) en

milieu marin. La circulation océanique est à la base des exercices de prédiction de la connectivité par modélisation de la dispersion larvaire. Toutefois, la démonstration formelle de l'influence prédominante des courants reste limitée à peu de cas d'études, d'autres montrant des résultats plus ambigus. Ce peut être dû à la mauvaise appréhension d'interactions avec d'autres facteurs comme le comportement des larves, les caractéristiques chimiques des masses d'eau (différence de salinité, de température, etc.) ou des particularités hydrodynamiques locales mal ou non considérées en ne tenant compte que d'un courant moyen.

D'autre part, la circulation océanique peut générer des barrières de connectivité et ainsi créer des régions hydrodynamiques entre lesquelles les échanges restent rares. Certaines régions hydrodynamiques ont par exemple été mises en évidence en Méditerranée (Cocheret de la Morinière *et al.*, 2002 ; Rossi *et al.*, 2014) (figure 1.7).

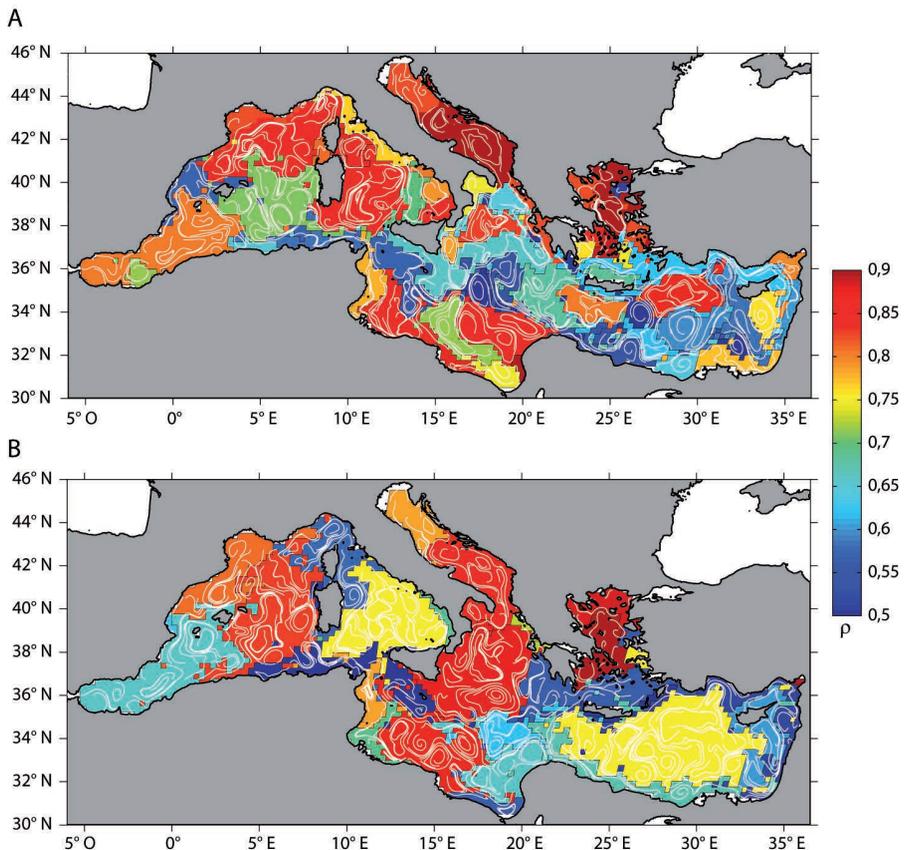


Figure 1.7. Régions hydrodynamiques définies par simulations.

A. À partir de courants enregistrés en hiver 2011, utilisation d'une durée de phase larvaire de 30 jours. **B.** À partir de courants enregistrés en été 2011, utilisation d'une durée de phase larvaire de 60 jours. La valeur ρ est le ratio de cohérence de chacune des régions, c'est-à-dire la proportion de larves relâchées dans une région et qui est retrouvée dans cette même région à la fin de la simulation (cartes tirées de Rossi *et al.*, 2014).

À une échelle plus locale, la topographie de la côte peut avoir un effet sur les connexions entre populations d'espèces côtières. Les criques ou baies, par un fort effet de rétention des masses d'eau par exemple, peuvent limiter la migration d'individus ou la dispersion des larves et, de là, limiter la connectivité (Riginos *et al.*, 2011). Bien souvent, à cette échelle, la topographie de la côte complexifie les patrons hydrodynamiques par rapport à ce que l'on peut observer à l'échelle d'un bassin par exemple. Décrire cette complexité demande d'affiner la résolution spatiale des simulations de courants, en se focalisant sur une région hydrodynamique (Britton *et al.*, 2018).

L'espace et les ressources disponibles dans un habitat donné ou la présence de compétiteurs sont également des facteurs affectant la migration (Hansson, 1991). Il est important de prendre en compte la répartition de l'habitat favorable à une espèce en lien avec ses capacités de dispersion. Au terme de sa phase dispersive, une larve ou un individu ne pourra se maintenir que si l'habitat où il se trouve est propice à son développement ou à sa survie. Pour des organismes aux capacités de migration réduites, un habitat fragmenté et dispersé se révèle être un frein à la connectivité. Au contraire, un habitat continu sur une longue distance peut favoriser les échanges entre populations.

L'ensemble de ces facteurs se conjuguent pour déterminer la différence évoquée précédemment entre dispersion potentielle et dispersion réalisée. La compréhension de leurs interactions est donc indispensable à une bonne compréhension des échelles spatiales de connectivité des espèces étudiées.

De multiples facteurs en interaction

Dans la nature, les différents facteurs intrinsèques ou extrinsèques interagissent. Par exemple, le comportement natatoire des larves influence généralement leur position dans la colonne d'eau. Les courants varient avec la profondeur (direction, force). En fonction de la position des larves (mais aussi des œufs en fonction de leur flottabilité), les courants vont les entraîner plus ou moins loin de leur site de ponte. Cette interaction pourrait expliquer des résultats ambigus se basant uniquement sur la biologie des espèces (figure 1.6), ou au contraire essentiellement sur l'hydrodynamisme, pour prédire la connectivité. Les courants peuvent varier en fonction des saisons. Cette variabilité temporelle peut jouer sur la dispersion des œufs ou des larves en fonction de la ponte (période, durée, fréquence) des espèces. Une bonne compréhension de la connectivité des espèces marines repose donc sur l'utilisation d'un panel d'outils et de champs de recherches (biologie du développement, océanographie physique, écologie spatiale...) complémentaires permettant des prédictions et des estimations de la dispersion aux différents stades de vie des organismes. Les principaux champs disciplinaires impliqués et les méthodes développées dans chacun d'entre eux sont illustrés dans la section suivante.