



HAL
open science

Identification génétique des populations ichtyques marines de *Beryx splendens* de la zone économique exclusive de la Nouvelle-Calédonie et comparatif à l'échelle interocéanique

Lauriana Lévy-Hartmann

► **To cite this version:**

Lauriana Lévy-Hartmann. Identification génétique des populations ichtyques marines de *Beryx splendens* de la zone économique exclusive de la Nouvelle-Calédonie et comparatif à l'échelle interocéanique. Génétique animale. Université de la Nouvelle-Calédonie, 2011. Français. NNT : 2011NCAL0037 . tel-02970706

HAL Id: tel-02970706

<https://unc.hal.science/tel-02970706>

Submitted on 19 Oct 2020

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.

Identification génétique des populations ichthyques marines de *Beryx splendens*

de la zone économique exclusive de la Nouvelle-Calédonie
et comparatif à l'échelle interocéanique

Thèse de doctorat

Biologie des organismes

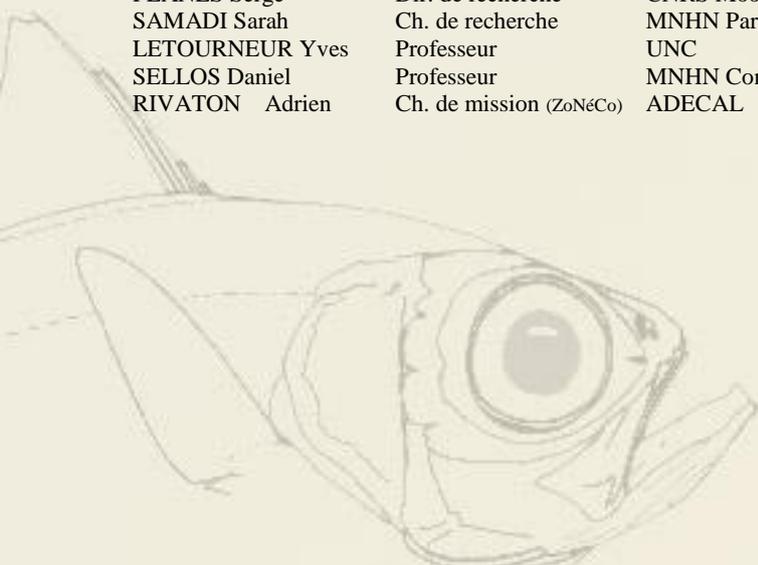
2011

Lauriana
LEVY-HARTMANN

DOI:10.6098/2011NCAL0037

Soutenue à l'UNC, le 08 décembre 2011, devant le jury composé de :

AMIR Amid	Professeur	UNC	Président
PLANES Serge	Dir. de recherche	CNRS Moorea	Rapporteur
SAMADI Sarah	Ch. de recherche	MNHN Paris	Rapporteur
LETOURNEUR Yves	Professeur	UNC	Co-directeur
SELLOS Daniel	Professeur	MNHN Concarneau	Co-directeur
RIVATON Adrien	Ch. de mission (ZoNéCo)	ADECAL	Examineur



UNIVERSITÉ DE LA NOUVELLE-CALÉDONIE

Année 2011

Thèse de Doctorat

Spécialité : **Biologie des Organismes**

Présentée et soutenue publiquement par :

Lauriana LÉVY-HARTMANN

Le 08 décembre 2011

Titre :

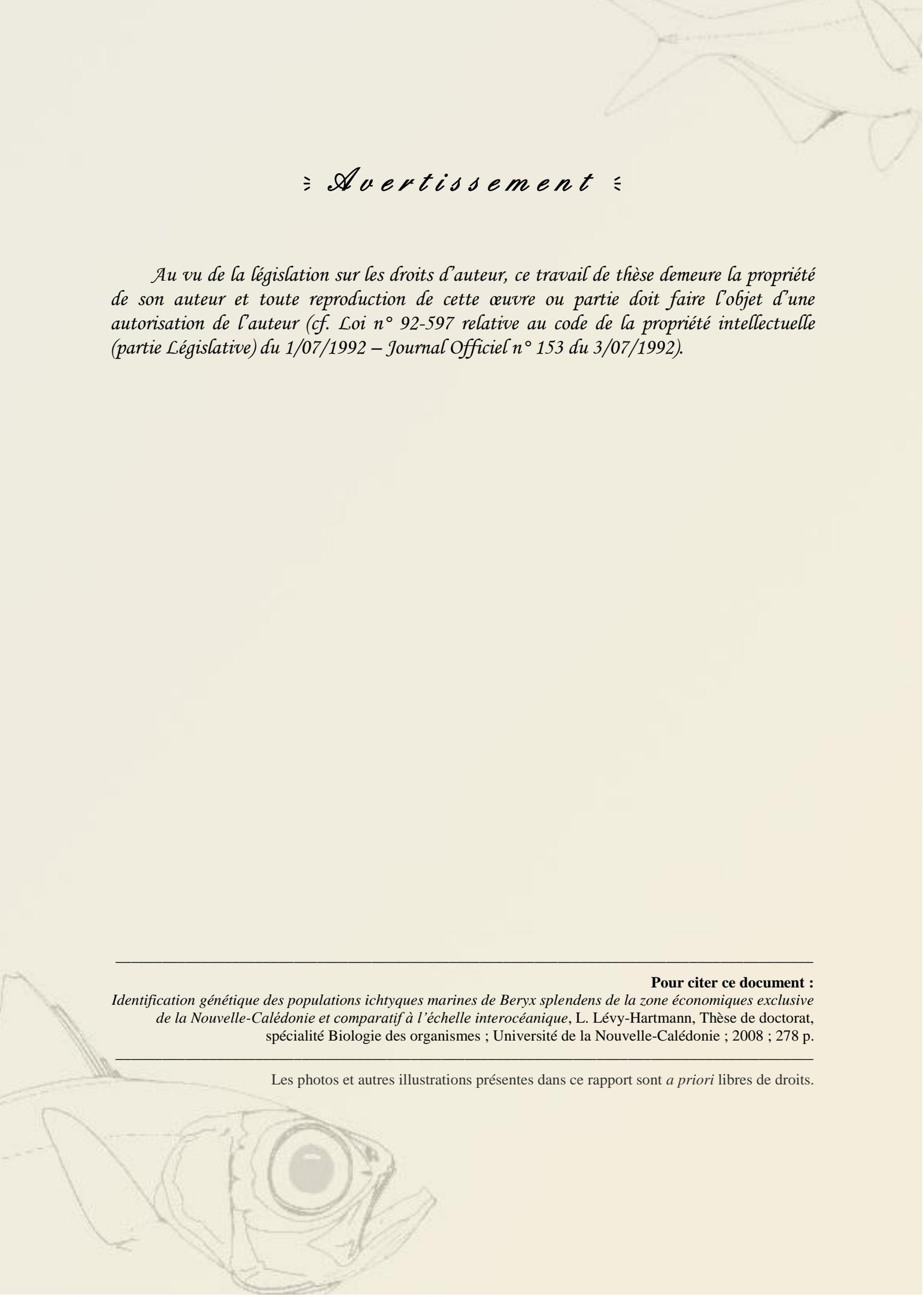
Identification génétique des populations ichtyques marines de *Beryx splendens* de la zone économique exclusive de la Nouvelle-Calédonie et comparatif à l'échelle interocéanique

Sous les directions de Messieurs les Professeurs

Yves LETOURNEUR, UNC
Daniel SELLOS, MNHN

JURY :

AMIR Amid	Professeur	UNC	Président
PLANES Serge	Dir. de recherche	CNRS Moorea	Rapporteur
SAMADI Sarah	Ch. de recherche	MNHN Paris	Rapporteur
LETOURNEUR Yves	Professeur	UNC	Co-directeur de thèse
SELLOS Daniel	Professeur	MNHN Concarneau	Co-directeur de thèse
RIVATON Adrien	Ch. de mission (ZoNéCo)	ADECAL	Examinateur



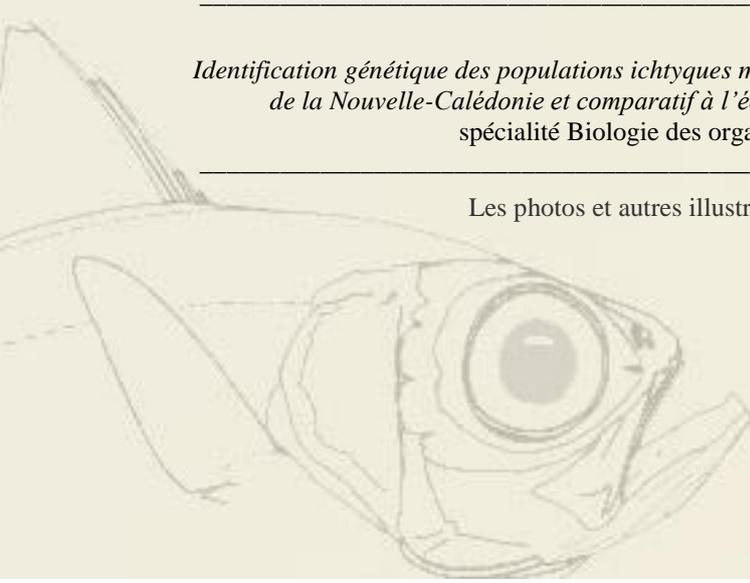
≡ *Avertissement* ≡

Au vu de la législation sur les droits d'auteur, ce travail de thèse demeure la propriété de son auteur et toute reproduction de cette œuvre ou partie doit faire l'objet d'une autorisation de l'auteur (cf. Loi n° 92-597 relative au code de la propriété intellectuelle (partie Législative) du 1/07/1992 – Journal Officiel n° 153 du 3/07/1992).

Pour citer ce document :

*Identification génétique des populations ichthyques marines de *Beryx splendens* de la zone économiques exclusive de la Nouvelle-Calédonie et comparatif à l'échelle interocéanique, L. Lévy-Hartmann, Thèse de doctorat, spécialité Biologie des organismes ; Université de la Nouvelle-Calédonie ; 2008 ; 278 p.*

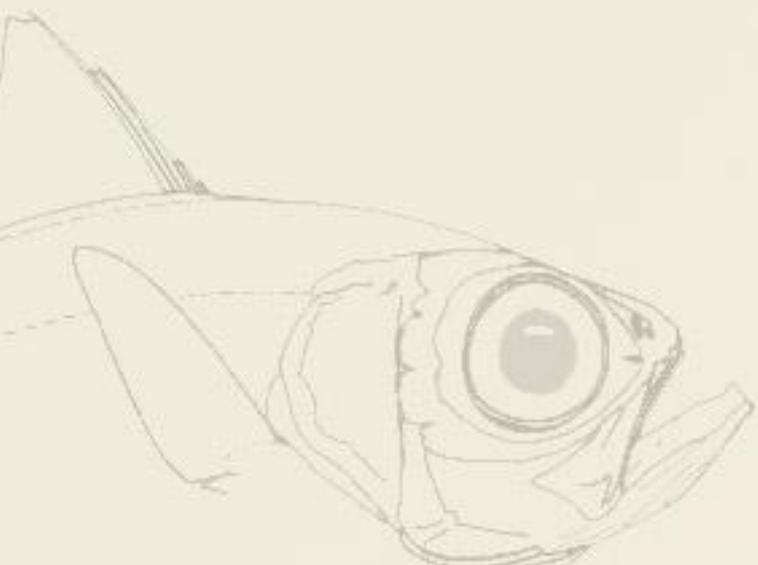
Les photos et autres illustrations présentes dans ce rapport sont *a priori* libres de droits.





à Julien et Jacqueline

à Fabrizio



*A*vant-propos et *R*emerciements

Mener à bien un sujet de recherche que constitue une thèse de doctorat est - bien que finalement rédigée et signée par un unique auteur - une réelle entreprise collective, à la fois humaine et temporelle.

Cette étude s'est appropriée quelques années de ma vie, passées entre la France calédonienne et la France métropolitaine. De cette aventure studieuse, je retiens le plaisir réel de la « petite découverte », de la mise en évidence, pas à pas, de ce que l'on cherche – ou re-cherche si la première quête n'a pas été aussi fructueuse qu'escomptée – celle qui encourage et qui pousse à aller quotidiennement encore un peu plus loin dans l'investigation, faisant défiler les jours plus vite que d'ordinaire. Si les phases de découragement ou, dans une moindre mesure, d'hésitations, n'ont pas manqué, je retire cependant une leçon d'opiniâtreté positive et payante de cette expérience de recherche qui sera restée stimulante malgré de nombreux obstacles, par la diversité qui s'est imposée. Le résultat d'une telle entreprise ne dépend d'ailleurs t-il pas de l'investissement personnel et/ou collectif qu'on a bien su, pu ou voulu lui accorder ?...

De la mise en œuvre de ce travail je ressors un peu plus grandie, enrichie par cette expérience de recherche et les rencontres faites, organisées ou imprévues, et toujours bénéfiques. Ces années de sacrifices seront aussi des années de vécu et de souvenirs incomparables qui marquent, par les aventures, les hauts et les bas et l'enrichissement en tous points. Un cursus personnel probablement atypique, réalisé sans regret et qui me conforte dans l'idée d'avoir choisi ce parcours.

*U*n grand **MERCI...**

*...A mes deux directeurs de thèse : le Professeur **Yves LETOURNEUR** de l'UNC et le Professeur **Daniel SELLOS** de la Station de Biologie Marine de Concarneau. L'une des conditions de base pour le bon déroulement d'une thèse reste la qualité de l'encadrement. Je ne saurai donc que trop les remercier de m'avoir aidée au mieux pour mener à bien ce travail. Leurs patiences, pédagogies et présences ont été des facteurs indispensables et encourageants tout au long de cette étude.*

*...Aux **membres du jury** qui ont accepté de juger ce travail.*

...A l'Université de la Nouvelle-Calédonie, en particulier à **Henri BONNEL**, directeur de l'école doctorale, pour m'avoir permise de poursuivre ainsi mon chemin...

...Au programme **ZoNéCo** dont le support financier a permis la concrétisation du travail ; à **Adrien RIVATON** et **Pablo CHAVANCE** pour leurs participations.

...A la **DENS - Province Sud**, pour m'avoir alloué le Prix d'Encouragement à la Recherche.

...A la **DTSI** et son personnel pour sa contribution et sa patience à réaliser bon nombre de cartes.

...A l'équipage du chalutier de pêche **OPÉRA**, et plus particulièrement à mon ami le capitaine **Jean-François BARAZER** qui a su faire preuve d'un grand esprit professionnel.

...A l'ensemble des nombreuses personnes qui ont contribué à l'échantillonnage, aussi bien en Métropole, qu'en Nouvelle-Calédonie, Australie, Nouvelle-Zélande, Japon, Taiwan... En particulier à **Kazuhiro NAKAYA** de l'Université d'Hokkaido. Sans échantillons, pas de données ; pas de données, pas de thèse...

...A **Bertrand RICHER de FORGES** (IRD Nouméa), **Serge PLANES** (EPHE - Université de Perpignan), **Alain VAN WORMHOUDT** (EPHE - MNHN Concarneau), **Catherine OZOUF-COSTAZ**, **Sarah SAMADI**, **Marie-Catherine BOISSELIER**, **Magalie CASTELIN** (MNHN Paris), chercheurs m'ayant guidée dans des domaines divers.

...A mes camarades de laboratoire, dont **Valérie ROUSSEL** pour son expertise génétique et **Samuel IGLESIAS**, dont la passion professionnelle et l'expérience m'ont été bénéfiques.

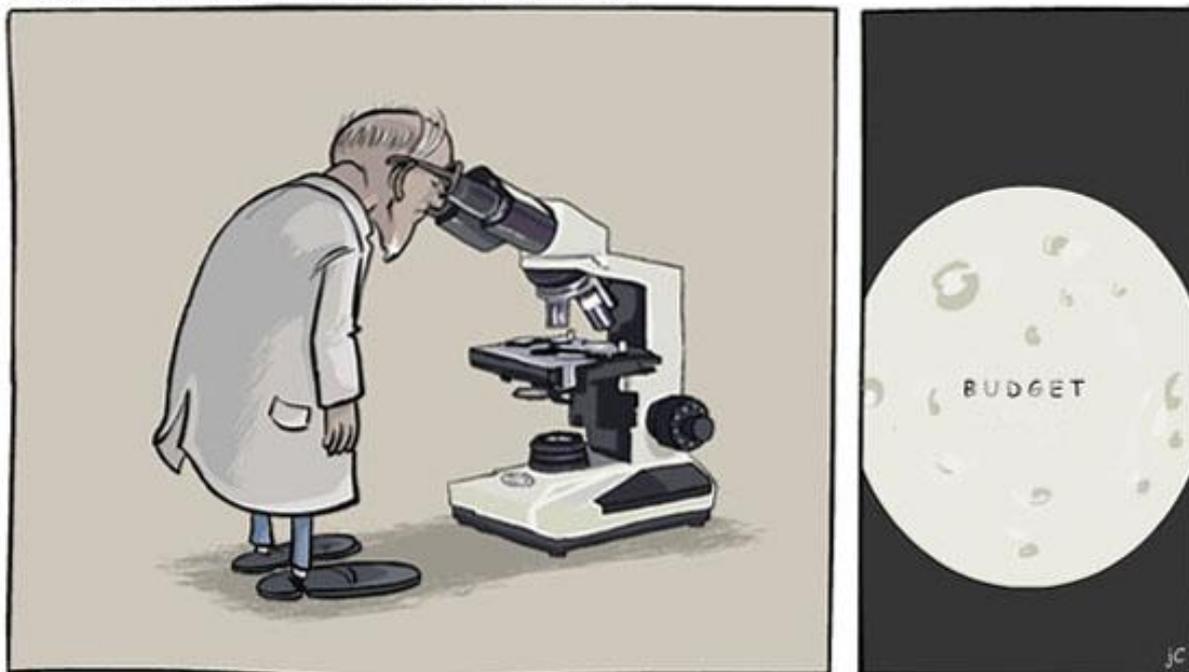
...A mes parents **Jacqueline**, **Julien** et ma sœur **Fabricia** qui ont vécu ces années d'étude avec moi et qui, tout comme **Devrig**, patients, m'ont accompagnée de leur soutien constant.

...A mes amis avec qui j'ai eu l'opportunité de partager, par intermittence, quelques moments de relâche salvateurs.

...En espérant n'oublier personne...



LES ALÉAS DE LA RECHERCHE...



Chacun sait que la Recherche manque généralement cruellement de moyens et que les budgets sont régulièrement réduits. Ce travail n'aurait pu se réaliser sans le soutien financier du programme ZoNéCo qui a permis une prise en charge globale de tout le fonctionnement inhérent à l'étude.

Le programme ZoNéCo a pour objectif principal de rassembler et de rendre accessibles les informations nécessaires à l'identification, l'inventaire et la gestion des ressources minérales et vivantes de la Zone Economique Exclusive de la Nouvelle-Calédonie.

Depuis 1999, le programme ZoNéCo, initialement dédié à l'étude de la zone océanique, a vu ses compétences étendues au lagon dont l'étude a été définie comme un axe prioritaire dans le cadre du schéma directeur 2000-2004.

Dans ce contexte, ZoNéCo s'identifie comme une structure située à l'interface entre la recherche et les décideurs avec pour double vocation :

- d'assurer la valorisation appliquée des résultats de la recherche conduite ou en cours dans les domaines liés aux ressources marines et à leur environnement,

- d'identifier les lacunes dans le domaine de la connaissance et de la gestion des ressources et de favoriser la conduite de travaux complémentaires permettant de combler ces lacunes.

A partir de cet objectif principal les travaux conduits sous la responsabilité du programme ZoNéCo auront pour vocation de fournir les informations nécessaires pour assurer :

- la valorisation des ressources en identifiant leur nature et en établissant leur inventaire,

- la protection et la restauration des ressources dont les retombées sont indirectes (protection des paysages et de la biodiversité dans un contexte d'écotourisme),

- la durabilité de ces ressources en veillant à leur exploitation rationnelle et à la qualité de leur environnement.

Enfin, le programme ZoNéCo doit participer à la mise en œuvre de la politique d'insertion du territoire dans la région.

Mieux connaître sa Zone Economique Exclusive et son potentiel en termes de développement économique est une préoccupation commune que partagent tous les pays de la région Pacifique. Pour cette raison, le programme ZoNéCo devrait devenir un thème privilégié pour la promotion d'actions de recherche et de développement en coopération régionale et internationale.

Le programme ZoNéCo, axé sur 3 grands thèmes – Ressources vivantes, Ressources minérales et Bathymétrie – est un programme regroupant 11 partenaires (dont Etat, Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie, Provinces, IRD, UNC,...) et dont les ambitions majeures sont :

Apporter les connaissances sur la ZEE de la Nouvelle-Calédonie pour en déterminer les ressources avec notamment :

- l'inventaire et la cartographie des monts sous-marins de la zone économique et des pentes externes de la Grande Terre et des Iles
- les relations entre la nature des fonds et leur faune
- l'identification et connaissance des fronts thermo-halins et des courants favorisant les concentrations des espèces commerciales
- la dissémination des larves pélagiques et des juvéniles
- l'identification génétique de stocks exploitables, la définition des principes

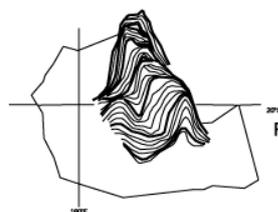
de gestion de la ressource, son évaluation en termes de développement économique

- l'évaluation du potentiel des reliefs sous-marins porteurs de minéralisations
- l'évaluation du potentiel en hydrocarbures des bassins sédimentaires

Mais ZoNéCo est aussi un programme scientifique qui vise les objectifs suivants :

- processus de productivité biologique des monts et des pentes externes
- constitution d'une base de données faunistique
- relations entre la circulation des masses d'eau et les événements climatiques
- nature et structure des rides de NC et des Loyautés
- évolution géodynamique de la zone de collision entre la ride des Loyautés et l'arc des Nouvelles-Hébrides
- relations entre la sismicité locale et l'instabilité des pentes sous-marines

Source : www.zoneco.nc



ZoNéCo

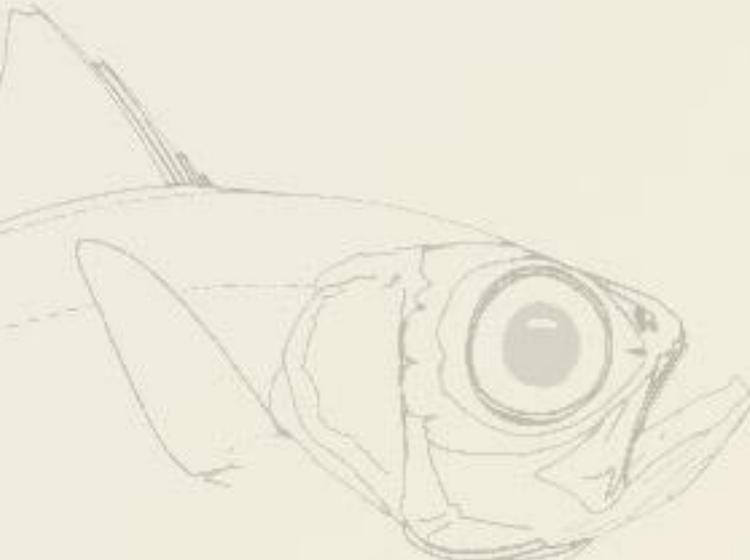
PROGRAMME D'ÉVALUATION DES RESSOURCES MARINES
DE LA ZONE ÉCONOMIQUE DE NOUVELLE-CALÉDONIE

*« Chercher n'est pas une chose et
trouver une autre, mais le gain de la
recherche, c'est la recherche même. »*

Saint Grégoire de Nysse (-400 ap. JC)
Extrait de « Homélie sur l'Écclésiaste »

*« Attendre d'en savoir assez
pour agir en toute lumière, c'est
se condamner à l'inaction. »*

Jean Rostand (1894-1977)
EXTRAIT DES INQUIETUDES D'UN BIOLOGISTE (1967)



*P*réambule *G*énéral et *P*lan du *T*ravail

Cette thèse s'intègre dans le cadre de l'obtention du titre de Docteur en Sciences au sein de l'Ecole Doctorale du Pacifique (ED 469) de l'Université de la Nouvelle-Calédonie.

Ce travail a été réalisé au sein du Laboratoire Insulaire du Vivant et de l'Environnement (LIVE – EA 4243) et en accueil à la Station de biologie marine de Concarneau (MNHN).

*Les travaux réalisés au cours de cette thèse se sont portés sur la diversité génétique et la structure des populations chez le poisson *Beryx splendens*, en vue d'un possible développement durable de sa pêche dans les eaux de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie.*

« Le développement durable est un développement répondant aux besoins du présent sans altérer la capacité des générations futures à répondre aux leurs. »

Commission Mondiale sur l'Environnement et le Développement, 1988

Ce manuscrit s'articule en 4 parties principales :

- La première fait état de l'ensemble des connaissances générales relatives au cadre de l'étude et à l'espèce traitée, abordée sous ses aspects biologiques, écologiques et halieutiques. Ce chapitre est volontairement détaillé, plusieurs de ces informations étant logiquement reprises comme éléments de discussion.*
- La deuxième constitue une approche analytique et comparative relative au choix des marqueurs génétiques, élaborée de façon spécifique pour *B. splendens* ; l'analyse étant ensuite étendue de façon plus générale aux Téléostéens.*
- La troisième comprend l'ensemble des analyses mitochondriales faites pour déterminer la diversité et la structure génétique.*
- La quatrième partie apporte un complément d'informations nucléaires et estime la performance des différents marqueurs dans ce cas d'étude.*

*Chacune de ces trois dernières parties est associée à un article scientifique. Celles-ci respectent donc la démarche scientifique dans sa chronologie. Ainsi, les résultats issus de cette recherche sont valorisés par trois articles en tant que premier auteur : un publié et deux en préparation, qui seront les aboutissements de ce travail. Un quatrième article, rédigé en tant que co-auteur (Iglésias & Lévy-Hartmann) et portant sur la description d'une nouvelle espèce de raie *Bathyraja leucomelanos*, capturée lors des embarquements en mer pour l'échantillonnage, est également sous presse (*Ichthyological Research* 59(1)).*

Une discussion de synthèse, intégrée à la partie 4, ainsi qu'une conclusion générale, transversales à l'ensemble de ces travaux closent cette étude.

SOMMAIRE



LISTES DES FIGURES ET TABLEAUX	7
▫ Liste des Figures	9
▫ Liste des Tableaux	12
RÉSUMÉ GÉNÉRAL / MOTS-CLÉS GENERAL ABSTRACT	15
GENERAL ABSTRACT / KEY WORDS	17
INTRODUCTION GÉNÉRALE	19

Partie 1 :

PRÉSENTATION GÉNÉRALE

• PROBLÉMATIQUE D'ÉTUDE	25
• CADRE DE L'ÉTUDE	26
I.1 – LA NOUVELLE-CALÉDONIE	26
▫ Situation géographique	26
▫ Caractéristiques climatiques	27
▫ Caractéristiques géologiques et géodynamiques	29
◦ Structure géologique	29
◦ Reliefs de la Grande Terre et paysages	30
◦ Courantologie	30
◦ Facteurs hydrologiques	33
<i>Température et salinité</i>	33
<i>Sels minéraux</i>	37
I.2 – LA ZONE ÉCONOMIQUE EXCLUSIVE	38
▫ Définition (FAO)	38
▫ Superficie et limites	38
◦ ZEE françaises	38
◦ ZEE autour de la Nouvelle-Calédonie	41
◦ ZEE de la Nouvelle-Calédonie	42
▫ Définitions des principales zones de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie	42
I.3 – LES MONTS SOUS-MARINS	50
▫ Définition générale et structure	50
▫ Répartition mondiale	51
▫ Répartition SO Pacifique et Nouvelle-Calédonie	53
▫ Des systèmes « isolés »	55
◦ Conséquences abiotiques	55
◦ Conséquences biotiques	56

▫ Spéciation, dispersion et connectivité.....	60
▫ Des zones de pêche trop convoitées.....	65
▪ PRÉSENTATION DE L'ESPÈCE	67
I.4 – SYSTÉMATIQUE DES BERYCIDAE	67
▫ Définition actuelle de la famille.....	67
◦ Systématique.....	67
◦ Généralités taxinomiques	68
▫ Le genre <i>Beryx</i>	69
◦ Systématique.....	69
I.5 – <i>Beryx splendens</i> LOWE, 1834	70
▫ Définition de l'espèce	70
◦ Diagnose	70
▫ Biologie générale.....	71
◦ Croissance.....	71
◦ Nutrition	73
◦ Reproduction	75
▫ Ecologie générale.....	76
◦ Répartition mondiale	76
◦ Modèles de dispersion	77
▫ Intérêt économique et potentiel d'exploitation	79
◦ Exploitation mondiale	81
◦ Exploitation régionale	83

Partie 2 :

CARACTÉRISATION DES GÉNOMES MITOCHONDRIAUX COMPLETS DE *BERYX MOLLIS* ET *B. SPLENDENS* POUR UNE DÉTERMINATION CIBLÉE ET EFFICACE DE MARQUEURS VARIABLES

▪ RÉSUMÉ DE LA P.II	89
▪ MOTS-CLÉS	89
▪ ABRÉVIATIONS	89
II.1 – INTRODUCTION	90
▫ Marqueurs standards utilisés en génétique des populations.....	90
◦ Le polymorphisme enzymatique.....	90
◦ Le polymorphisme génétique : générateur de marqueurs	91

▫ Considérations préalables sur le choix du marqueur	95
▫ L'ADN mitochondrial comme outil d'analyse : un bon témoin de l'Histoire des populations.....	96
◦ Applications en génétique des populations	99
▫ Objectifs du travail préliminaire de séquençage	100
▫ Exploitation annexe des mitogénomes à des fins phylogénétiques.....	101
◦ Etat des connaissances sur la position phylogénétique des Berycidae	102
▫ Double intérêts du séquençage complet des deux espèces	103
◦ Intérêt phylogénétique du séquençage du génome mitochondrial complet de <i>B.mollis</i>	106
◦ Intérêt génétique populationnel du séquençage du génome mitochondrial complet de <i>Beryx splendens d'Atlantique</i>	107
II.2 – MATÉRIEL ET MÉTHODES	107
II.2.1 ▪ Échantillonnage	107
II.2.2 ▪ Extraction d'ADN.....	108
II.2.3 ▪ PCR et séquençage	108
II.2.4 ▪ Analyse des séquences	109
II.2.5 ▪ Analyse phylogénétique	109
II.3 – RÉSULTATS ET DISCUSSION	110
II. 3.1 ▪ Caractéristiques générales des génomes complets.....	110
◦ L'ADNmt de <i>Beryx mollis</i>	111
◦ L'ADNmt de <i>Beryx splendens d'Atlantique</i>	112
◦ Comparaison des génomes mitochondriaux complets de <i>Beryx mollis</i> et <i>B. splendens</i> par alignement de séquences.....	113
II.3.2 ▪ Gènes des ARN ribosomiques et des ARN de transfert	113
II.3.3 ▪ Gènes codant pour des protéines.....	116
II.3.4 ▪ Compositions de bases – Régions IQM – HSL - WANCY	117
II.3.5 ▪ Analyse phylogénétique	118
II.4 – ANALYSE COMPARATIVE GÉNÉTIQUE ET GÉOGRAPHIQUE DE GÉNOMES MITOCHONDRIAUX COMPLETS DU GENRE <i>BERYX</i> : CONSIDÉRATIONS INTRA- ET INTERSPÉCIFIQUES DES TAUX DE VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE	119
II.4.1 ▪ <i>Beryx splendens</i> 'pacifique' versus <i>B. splendens</i> 'atlantique'.....	119
II.4.2 ▪ Comparaisons interspécifiques : <i>B. splendens</i> versus <i>B. mollis</i> vs <i>B. decadactylus</i> ...	121
II.5 – ANALYSE GÉNÉTIQUE COMPARATIVE DE GÉNOMES MITOCHONDRIAUX COMPLETS DE TÉLÉOSTÉENS : CONSIDÉRATIONS INTRA- ET INTERSPÉCIFIQUES DES TAUX DE VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE	127
II.6 – CONCLUSION SUR LE CHOIX DU MARQUEUR MITOCHONDRIAL	131
▫ Caractéristiques du cytochrome b chez <i>Beryx splendens</i>	131

Partie 3 :

DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE ET DIFFÉRENTIATION DES POPULATIONS DU POISSON PROFOND *BERYX SPLENDENS* Lowe, 1834 (BERYCIFORME : BERYCIDAE) À PARTIR DES SÉQUENCES DU CYTOCHROME B de l'ADN MITOCHONDRIAL COMPARAISON DES POPULATIONS NÉO-CALÉDONIENNES ET MONDIALES

▪ RÉSUMÉ DE LA P.III	135
▪ MOTS-CLÉS	135
▪ ABRÉVIATIONS	135
III.1 – INTRODUCTION	136
III.2 – MATÉRIEL	138
▫ Matériel biologique : origine des échantillons et mise en collection	138
▫ Matériel moléculaire	140
◦ <i>Les amorces d'amplification par PCR</i>	140
◦ <i>Les amorces de séquençage</i>	141
III.3 – MÉTHODES	142
▫ Protocole d'échantillonnage et prélèvements tissulaires	142
◦ <i>Echantillonnage néo-calédonien : les campagnes d'exploration OPÉRA</i>	142
◦ <i>Parcours général des campagnes</i>	143
◦ <i>Mensurations et prélèvements</i>	144
◦ <i>Les collectes des échantillons étrangers (hors Nouvelle-Calédonie)</i>	146
◦ <i>Prélèvements de tissus cellulaires et conservation</i>	149
▫ Protocole moléculaire	149
◦ <i>Extraction d'ADN, amplification et séquençage</i>	149
▫ Analyse des données	150
◦ <i>Diversité génétique</i>	150
◦ <i>Réseau haplotypique</i>	152
◦ <i>Analyse de la structure génétique de la population et distance génétique</i>	153
III.4 – RÉSULTATS	155
▫ Variabilité génétique	155
▫ Occurrence des haplotypes au sein des populations et réseau haplotypique	157
▫ Distance génétique et structure populationnelle	159
▫ Tests de neutralité et estimations de l'expansion de la (des) population(s)	163
▫ Test de Mantel	165
▫ Analyse de migration	165
III.5 – DISCUSSION	167
▫ Niveaux de diversité génétique et structure populationnelle	167
▫ Evidence d'une dispersion marine à large échelle: modèle migratoire chez <i>B. splendens</i>	170
▫ Le paradoxe des monts sous-marins : à la fois habitats fragmentés et stations relais ?	172
▫ Structure populationnelle au sein de la région Indo-Pacifique	173
III.6 – CONCLUSION ET PERSPECTIVES	174

Partie 4 :

A APPORTS DE L'ANALYSE DE MICROSATELLITES ET ÉTUDE COMPARATIVE DES DIVERSITÉ ET STRUCTURE GÉNÉTIQUES DES POPULATIONS CHEZ *BERYX SPLENDENS* LOWE, 1834

▪ RÉSUMÉ DE LA P.IV	179
▪ MOTS-CLÉS	179
▪ ABRÉVIATIONS	179
IV.1 – INTRODUCTION	180
IV.2 – MATÉRIEL & MÉTHODES	186
▫ Matériel biologique : origine des échantillons	186
▫ Amplification des loci microsatellites et détection du polymorphisme (genotypage)	188
▫ Analyse de l'organisation spatiale de la diversité	190
◦ Diversité génétique intrapopulationnelle	190
◦ Diversité génétique interpopulationnelle	194
IV.3 – RÉSULTATS & ÉLÉMENTS de DISCUSSION	197
▫ Caractéristiques des microsatellites et diversités génétiques intrapopulationnelles	197
◦ Taux de loci polymorphes	197
◦ Hétérozygoties	197
◦ Nombre d'allèles	200
◦ Indice de fixation F_{is}	202
▫ Diversités interpopulationnelles et structure génétiques des populations	203
◦ Indice de fixation F_{ST} (F statistiques de Wright)	203
◦ Distance génétique et arrangement des populations	205
◦ Projections factorielles des populations	208
◦ Flux de gènes	211
IV.4 – COMPARAISON DES MARQUEURS ET DISCUSSION DE SYNTHÈSE	213
◦ Congruence des F_{ST} haplotypiques et alléliques	214
◦ Niveaux de diversités génétiques	216
◦ Similarités / différences des phénogrammes	217
◦ Comparaison des flux géniques et de migration	218
CONCLUSION GÉNÉRALE	223
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	225
ANNEXES	253

Listes
des
Figures
et
Tableaux



PARTIE 1

Figure 1.1 – La Nouvelle-Calédonie dans le sud-ouest du Pacifique, Atlas de la Nouvelle-Calédonie.	26
Figure 1.2 – Atlas des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie.....	28
Figure 1.3 – Le Sud-ouest du Pacifique : données structurales.....	29
Figure 1.4 – Courants et dérives océaniques mondiaux.	31
Figure 1.5 – Circulation moyenne de surface.	32
Figure 1.6 – Circulation par alizé (à gauche) et par vent d’Ouest (à droite).	33
Figure 1.7 – Températures des eaux de surface dans le Pacifique Sud-ouest, en hiver et été austraux ..	33
Figure 1.8a –Températures des eaux de surface autour de la Nouvelle-Calédonie, en hiver austral.	34
Figure 1.8b –Températures des eaux de surface autour de la Nouvelle-Calédonie, en été austral.	35
Figure 1.9 – Salinité des eaux de surface dans le Pacifique sud-ouest, en été.	36
Figure 1.10 – Salinité moyenne des eaux de surface dans la ZEE de la Nouvelle-Calédonie.	36
Figure 1.11 – Salinité des eaux de surface dans la ZEE de la Nouvelle-Calédonie en saisons chaude et fraîche.....	37
Figure 1.12 – Zones économiques exclusives nationales et françaises dans le monde.	40
Figure 1.13 – Limites des ZEE dans le Pacifique sud ouest.....	41
Figure 1.14 – Localisation des principaux secteurs de la ZEE.....	43
Figure 1.15 – Le Banc de Lansdowne, la Ride de Fairway.....	44
Figure 1.16 – La Ride de Lord Howe et ses monts sans nom.	45
Figure 1.17 – Le Plateau des Chesterfield, le Banc de Bellona et le Banc du Coriolis.....	46
Figure 1.18 – Les Bancs Sud Chesterfield : Nova, Argo, Kelso, Capel.....	47
Figure 1.19 – La Ride de Norfolk et ses multiples monts sous-marins.....	48
Figure 1.20 – La Ride des Loyauté : segment sud immergé.	49
Figure 1.21 – Matthew et Hunter.	50
Figure 1.22 – Distribution spatiale des monts sous-marins mondiaux.....	52
Figure 1.23 – Cadre structural du Sud-ouest du Pacifique.	54
Figure 1.24 – Comparaison des différents modes de spéciation.	61
Figure 1.25 – La connectivité génétique est induite par la connectivité physique du milieu.....	63
Figure 1.29 – A: <i>Beryx decadactylus</i> . B: <i>Beryx mollis</i> . C: <i>Beryx splendens</i>	69
Figure 1.30 – Courbe de croissance de <i>Beryx splendens</i> , spécimens néo-calédoniens.	71
Figure 1.31 – Régime alimentaire de <i>Beryx splendens</i> , d’après l’analyse de spécimens néo-calédoniens.....	74
Figure 1.32 – Carte de répartition de <i>Beryx splendens</i>	76

Figure 1.33 – Cycle biologique de <i>Beryx splendens</i>	78
Figure 1.34 – <i>Beryx splendens</i> fait partie intégrante de la culture nippone.....	79
Figure 1.35 – <i>Beryx splendens</i> frais en vente sur des étales à Tokyo.....	80
Figure 1.36 – Capture de béryx en Atlantique Nord-est. Débarquements (en tonnes) aux Açores, en pêche à la palangre horizontale, et par espèce, données de 1988 à 2009.	83

PARTIE 2

Figure 2.1 – Le génome mitochondrial humain.	96
Figure 2.2 – Arbres illustrant les différentes hypothèses relatives à la composition et aux relations des Beryciformes et Stephanoberyciformes.	103
Figure 2.3 – Arbre obtenu en MP calculé à partir du jeu de données de l'ADNmt réduit aux séquences nucléotidiques concaténées (12 gènes codant des protéines (sauf ND6 et positions 3 ^{ème} codon) et 22 gènes ARNt, pour 48 spécimens de Téléostéens.	104
Figure 2.4 – Relations basales entre Acanthoptérygiens, avec classification ordinale de Nelson (1994) à droite.....	105
Figure 2.5 – Représentation schématique de la molécule circulaire du génome mitochondrial de <i>Beryx mollis</i>	111
Figure 2.6 – Représentation schématique de la molécule circulaire du génome mitochondrial de <i>Beryx splendens</i>	112
Figure 2.7 – Relations phylogénétiques entre espèces de <i>Beryx</i> , inférées à partir des jeux de séquences des génomes mitochondriaux complets, analysées par méthodes bayésienne et de maximum de vraisemblance.....	118
Figure 2.8 – Variabilité génétique entre les ADNmt des quatre espèces du genre <i>Beryx</i> , alignés deux à deux, marqueur par marqueur.	126
Figure 2.9 – Variabilité génétique entre les ADNmt de l'ensemble des Téléostéens considérés dans cette analyse, alignés deux à deux à l'intérieur d'un genre.	128
Figure 2.10 – Variabilité génétique (en %) entre les ADNmt des genres de Téléostéens considérés dans cette analyse, alignés deux à deux, marqueur par marqueur.	129
Figure 2.11 – Variabilité nucléotidique interspécifique moyenne chez les Téléostéens considérés dans cette analyse, par marqueur mitochondrial (en %) et hiérarchisée par ordre décroissant.	130
Figure 2.12 – Position du gène codant le cytochrome b dans le mitogénome, jouxtant la région de contrôle et représentation schématique de sa variabilité génétique, plus élevée que celle de la d-loop chez <i>Beryx splendens</i>	132

PARTIE 3

Figure 3.1 – Localisation des sites d'échantillonnage de <i>B. splendens</i>	139
Figure 3.2 – Localisation des sites d'échantillonnage de <i>B. splendens</i> autour de la N ^{elle} -Calédonie. .	139
Figure 3.3 – Positionnement des amorces mitochondriales CB de PCR et/ou de séquençage.	141

Figure 3.4 – Carte synoptique des 21 tracés relatant les navigations du chalutier OPÉRA au sein de la ZEE (Carte ZoNéCo).....	143
Figure 3.5 – Le tri des prises non commerciales.	145
Figure 3.6 – Les prises d'intérêt commercial (<i>Beryx splendens</i>).....	146
Figure 3.7 – Echantillonnage de <i>Beryx</i> au Japon, étudiants accomplissant les biopsies.	147
Figure 3.8 – Criée de Concarneau, Finistère. Préparation des caisses pour la vente, lot de <i>Beryx</i>	148
Figure 3.9 – Echantillonnage de <i>Beryx</i> au Tashi fishmarket, Taiwan.	149
Figure 3.10 – Réseau d'haplotypes mitochondriaux obtenu pour les 14 populations de <i>B. splendens</i> échantillonnées, basé sur les séquences du gène du CB de l'ADNmt.....	158
Figure 3.11 – Dendrogramme basé sur la matrice de <i>Fst</i> pour les 8 populations mondiales de <i>B. splendens</i> échantillonnées.	160
Figure 3.12 - Premier (A) et second (B) plans issus de l'ACP réalisée pour les populations de <i>B. splendens</i> basée sur les séquences du gène du cytochrome b, avec labels des populations.	162
Figure 3.13 – Distribution globale observée et attendue/simulée des différences nucléotidiques par paires de séquences CB chez <i>B. splendens</i> des populations d'Indo-Pacifique (tous les échantillons excepté AT ; n=179) sous un modèle d'expansion de la population.....	164
Figure 3.14 – Distributions « mismatch » observées et simulées des différences entre paires de séquences CB chez <i>B. splendens</i> au sein des 14 populations géographiques.....	164
Figure 3.15 – Taille effective de la population (θ) et taux de migration (en rouge) entre les populations.	166
Figure 3.16 – Proposition de modèle de migration transocéanique chez <i>B. splendens</i> , combiné aux dérives et courants marins.	166

PARTIE 4

Figure 4.1 – Sites mondiaux d'échantillonnage de <i>B. splendens</i> , <i>B. mollis</i> et <i>B. decadactylus</i>	187
Figure 4.2 – Sites d'échantillonnage de <i>B. splendens</i> et <i>B. mollis</i> en Nouvelle-Calédonie.	188
Figure 4.3 – Arbre UPGMA construit à partir de la matrice des distances génétiques selon Nei (1978) entre 11 populations mondiales de <i>Beryx</i> spp.	206
Figure 4.4 – Analyse factorielle des correspondances sur les profils génétiques.....	209
Figure 4.5 – Analyse factorielle des correspondances sur les profils génétiques, montrant les individus des 8 populations de <i>B. splendens</i> (+ <i>B. mollis</i>) de la Nouvelle-Calédonie.	210

PARTIE 1

Tableau 1.A – ZEE françaises dans le monde : surfaces et % représentatifs.....	39
Tableau 1.B – Liste des espèces du genre <i>Beryx</i> avec correspondances vernaculaires françaises et anglaises.	68
Tableau 1.C – Longueur à la fourche (en cm) pour des âges compris entre 3 et 10 ans ; comparaisons des résultats trouvés dans la littérature avec ceux obtenus par Lehodey (1994) pour les spécimens néo-calédoniens.	72
Tableau 1.D – Captures totales de <i>Beryx spp.</i> par zones de pêche concernées entre 2002 et 2008.	81
Tableau 1.E – Liste synthétique des campagnes d’exploitation commerciale de <i>B. splendens</i> au sein de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie.	84
Tableau 1.F – Liste synthétique des campagnes BERYX (1991-1992) au sein de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie.....	85

PARTIE 2

Tableau 2.A – Profil et organisation du génome mitochondrial de <i>B. mollis</i> (16 537 pb).....	115
Tableau 2.B – Taux de variabilité génétique, marqueur par marqueur, entre deux spécimens de <i>B. splendens</i> issus de localités géographiques distinctes et éloignées (Japon <i>versus</i> Atlantique).	120
Tableau 2.C – Descriptif détaillé des emplacements et des longueurs de fragments pour l’ensemble des marqueurs considérés (données de cette étude (en bleu) corrélées aux séquences GenBank (en noir), pour les quatre spécimens de <i>Beryx</i> considérés.....	122
Tableau 2.D – Pourcentage de variabilité génétique, marqueur par marqueur, entre l’ensemble des espèces de <i>Beryx</i>	123
Tableau 2.E – Pourcentage de variabilité génétique, pour l’ensemble des gènes codant les protéines, les deux ARNr et la région de contrôle, entre l’ensemble des espèces de <i>Beryx</i>	124
Tableau 2.F – Hiérarchisation des marqueurs mitochondriaux chez <i>Beryx</i> , en fonction de leurs variabilités nucléotidiques observées.	125
Tableau 2.G – Genres, espèces et numéros d’accession GenBank utilisés pour l’analyse comparative de variabilité des marqueurs mitochondriaux chez les Téléostéens.	127

PARTIE 3

Tableau 3.A – Liste des échantillons mondiaux de <i>B. splendens</i> par localité géographique et acronymes associés.	138
Tableau 3.B – Liste des amorces utilisées pour amplifier et séquencer les fragments mitochondriaux CB, et leurs caractéristiques.	140
Tableau 3.C – Distances entre monts sous-marins de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, exprimées en milles nautiques.....	154

Tableau 3.D – Localités des populations analysées, effectifs et diversités génétiques inférées à partir des séquences des gènes du cytochrome b.	156
Tableau 3.E – Calculs des F_{st} par paires de populations (diagonale basse), et significativité des valeurs de p (diagonale haute).	159
Tableau 3.F – Calculs des F_{st} par paires de populations néo-calédoniennes (diagonale basse), et significativité des valeurs de p (diagonale haute).	160
Tableau 3.G – Analyse hiérarchique de variance moléculaire des 8 populations de <i>B. splendens</i> basée sur les séquences d'ADNmt du gène du cytochrome b.	161
Tableau 3.H – Analyse de variance moléculaire des 7 populations de <i>B. splendens</i> de Nouvelle-Calédonie, basée sur les séquences d'ADNmt du gène du cytochrome b.	161
Tableau 3.I – Valeurs du D de Tajima et du F_s de Fu pour les différentes populations de <i>Beryx splendens</i>	163

PARTIE 4

Tableau 4.A – Applications des marqueurs ADN en génétique aquacole.....	183
Tableau 4.B – Répartition du nombre de populations et (entre parenthèses) effectifs par localité géographique et par espèce du genre <i>Beryx</i>	187
Tableau 4.C – Caractéristiques des loci microsatellites considérés dans la présente étude.	189
Tableau 4.D – Valeurs des hétérozygoties attendues (H_E ; Nei 1978) et observées (H_O) et des indices de fixation F_{is} pour 8 microsatellites polymorphes testés chez les espèces du genre <i>Beryx</i>	199
Tableau 4.E – Valeurs des hétérozygoties attendues (H_E) et observées (H_O) et des indices de fixation F_{is} moyennés pour les 8 loci microsatellites testés chez les espèces du genre <i>Beryx</i>	200
Tableau 4.F – Nombres d'allèles par locus et par population et valeurs moyennes (A_n) pour les 8 microsatellites polymorphes chez les espèces de <i>Beryx</i> des 3 océans mondiaux et au sein de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie.	201
Tableau 4.G – Matrice des estimations des F_{ST} (Weir & Cockerham 1984) entre les 11 populations mondiales de <i>Beryx</i>	204
Tableau 4.H – Matrice des estimations des F_{ST} (Weir & Cockerham 1984) entre les 8 populations néo-calédoniennes de <i>Beryx</i>	205
Tableau 4.I – Résultats de l'AMOVA réalisée pour la population totale de <i>B. splendens</i> (sans partitionnement hiérarchique).	206
Tableau 4.J – Résultats de l'AMOVA réalisée sur les 11 populations mondiales de <i>Beryx</i> avec partitionnement hiérarchique selon les groupes obtenus avec le dendrogramme.....	207
Tableau 4.K – Estimations des flux géniques N_m entre paires de populations mondiales, calculées à partir du θ proposé par Weir & Cockerham (1984).....	211
Tableau 4.L – Estimations des flux géniques N_m entre paires de populations néo-calédoniennes, calculées à partir du θ proposé par Weir & Cockerham (1984).	212

RÉSUMÉ GÉNÉRAL

Le béryx long *Beryx splendens* est une espèce d'intérêt commercial à distribution circumglobale mais n'est pas encore exploitée en Nouvelle-Calédonie. Les connaissances sur la biologie et la génétique de l'espèce sont susceptibles d'influencer le développement et la gestion de sa pêche. Cependant la structuration et la diversité des populations de béryx sont encore insuffisamment connues. Afin d'étudier ces paramètres de façon approfondie, des marqueurs mitochondriaux et nucléaires ont été utilisés dans le cadre d'une approche comparative. Dans un premier temps et afin de cibler au mieux le marqueur mitochondrial le plus approprié dans cette étude, les séquençages des génomes mitochondriaux complets de l'espèce et de *B. mollis* ont permis l'estimations du niveau de variabilité génétique intraspécifique, marqueur par marqueur. Des fragments de 815 pb du gène du cytochrome b ont ensuite été séquencés et utilisés pour tenter d'interpréter au mieux l'histoire de l'espèce. Au total, 204 individus issus de 14 populations géographiques naturelles réparties à travers le monde ont été analysés. Les populations de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie ont par ailleurs fait l'objet d'une étude particulière. Enfin, les résultats sur l'intensité et la distribution spatiale de la diversité génétique des populations de *B. splendens* ont été approfondis à l'aide de marqueurs nucléaires. Ainsi, 193 individus, issus des trois océans et incluant une et deux populations de *B. decadactylus* et *B. mollis*, respectivement, ont été caractérisés à huit loci microsatellites. Bien que moins contrastés, les résultats obtenus avec ces derniers vont dans le sens de ceux obtenus par l'analyse avec le marqueur mitochondrial. Ainsi, les résultats indiquent une forte diversité génétique chez l'espèce et suggèrent une population globalement en expansion. Une scission de la population de béryx entre l'Atlantique et l'Indo-Pacifique a été mise en évidence. A plus petite échelle, les analyses statistiques n'ont pas mis en évidence de structuration particulière. Nos analyses montrent que l'espèce tendrait à suivre les courants océaniques, suggérant qu'au moins une partie des individus migrent probablement sur de longues distances. Cette étude a permis de détecter un brassage génétique à large échelle océanique, assurant le maintien de la diversité au sein de la population globale de *B. splendens*.

MOTS-CLÉS

Téléostéens, Beryciformes, Berycidae, *Beryx splendens*, *B. mollis*, *B. decadactylus*, marqueur moléculaire, ADN mitochondrial, ADN nucléaire, population, zone économique exclusive, Nouvelle-Calédonie, cytochrome b, microsatellites, structure génétique, variabilité génétique, diversité génétique

GENERAL ABSTRACT

Beryx splendens (splendid alfonsino) is a benthopelagic fish with a circumglobal distribution but is not currently exploited in New Caledonia. The knowledge of the species' biology and genetics may condition the development and management of fisheries, but the genetic structuring and diversity of beryx populations remain largely unclear. To better study these parameters, we used mitochondrial and nuclear markers as part of a comparative approach. Initially, and in order to better target the most appropriate mitochondrial marker for this study, the sequencing of complete mitochondrial genomes of the species and of *B. mollis* gave us the level of genetic variability within species, marker by marker. Fragments of 815 bp of cytochrome b gene were then sequenced and used in attempt to interpret the species history. A total of 204 individuals from 14 natural geographic populations throughout the world were analyzed. The populations of the EEZ of New Caledonia have also been the subject of special study. Finally, the results on the intensity and the spatial distribution of genetic diversity of *B. splendens* populations were further investigated using nuclear markers. Thus, 193 individuals from the three oceans, including one and two populations of *B. decadactylus* and *B. mollis*, respectively, were characterized at eight microsatellite loci. Although less contrasting, the latest results are consistent with those obtained by analyzing the mitochondrial marker. Thus, the results indicate a high intraspecific genetic diversity and suggest a population in expansion. A population subdivision between the Atlantic and Indo-Pacific Oceans was highlighted. On a smaller scale, statistical analysis did not reveal sub-structuring among samples. Our analysis shows that the species tends to follow the ocean currents, suggesting that at least some individuals probably migrate over long distances. This study has detected a large-scale genetic admixture, maintaining the high diversity within the overall population of *B. splendens*.

KEY WORDS

Teleosts, Beryciformes, Berycidae, *Beryx splendens*, *B. mollis*, *B. decadactylus*, molecular marker, mitochondrial DNA, nuclear DNA, population, economic exclusive zone, New Caledonia, cytochrome b, microsatellites, genetic structure, genetic variability, genetic diversity

I NTRODUCTION GÉNÉRALE

Avec le déclin continu de nombreuses pêcheries en eaux peu profondes combiné à une demande toujours croissante, l'effort de pêche s'est, depuis les années 1970, étendu en mer et dans des eaux de plus en plus profondes, pourtant considérées comme hostiles jusqu'aux années 1800 (Morato *et al.* 2006b, Norse *et al.* 2012). Ceci a été permis par des améliorations technologiques comme par exemple une puissance accrue des treuils et des câbles plus résistants (Roberts 2002).

En 1999, il a été signalé que 40% des zones chalutées dans le monde étaient dans les eaux plus profondes que le plateau continental (Roberts 2002, McAllister 1999). Morato *et al.* (2006b) montrent une nette évolution globale des prises d'espèces d'eau peu profonde vers des espèces d'eau plus profonde depuis les cinquante dernières années. Or on sait maintenant que de nombreuses espèces de haute mer présentent des modèles évolutifs K^1 , ce qui les rend très vulnérables à la surpêche (Clark 1995, Large *et al.* 2003, Morato *et al.* 2006a, Morato *et al.* 2006b).

La pêche sur les monts sous-marins suit également cette tendance. Ces structures étant riches en biodiversité (Richer de Forges 2000, Morato *et al.* 2010), la pêche s'y intensifie et épuise rapidement les ressources. Cheung *et al.* (2007) ont rapporté que les agrégations ichthyques sur les monts sous-marins étaient les plus vulnérables à la surexploitation parmi tous les groupes de poissons marins.

En Nouvelle-Calédonie, la pêche est développée de façon artisanale dans le lagon, mais une diversification a étendu la pêche dans les eaux du large, en ciblant les grands pélagiques (thons, espadons, voiliers, marlins) (Virly 1996). La pêche cible donc aujourd'hui principalement le thon au-delà du talus continental. Les espèces profondes des monts sous-marins (Auzende *et al.* 1999) constituent une ressource qui n'est pas exploitée à ce jour.

¹ Le modèle évolutif r/K est une théorie qui explique que l'évolution de la stratégie de reproduction des espèces est reliée aux fluctuations de l'environnement. La *stratégie K* est basée sur un temps de génération très long et une reproduction rare et tardive. L'instabilité de l'environnement a un impact sur la stratégie K dans le sens où il y a peu d'avantages à être parfaitement adapté à une situation donnée (puisque'elle va changer).

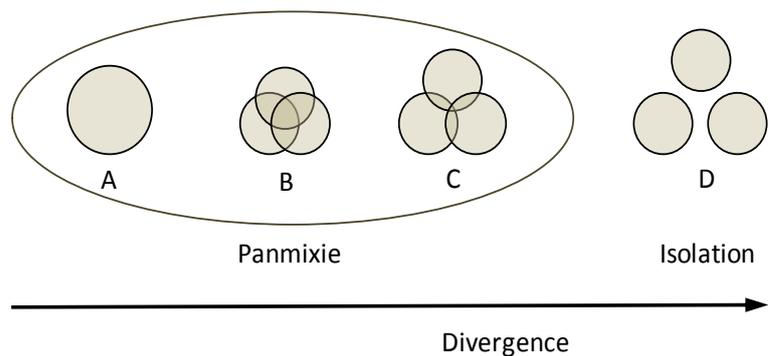
Le développement possible de la pêche profonde dans les eaux calédoniennes nécessite une évaluation détaillée de cette ressource. Afin d'éviter tout problème de surexploitation, il est nécessaire de diversifier les pêcheries et d'évaluer les stocks existants par zones géographiques, ces dernières étant souvent définies de façon arbitraire faute de données réalistes sur les caractéristiques de populations. En effet, il est nécessaire de préciser les limites des populations pour ensuite définir, en tenant par ailleurs compte des traits biologiques spécifiques, les stratégies de pêche dans le cadre d'une gestion raisonnée.

Plusieurs campagnes d'exploration dans les années 1990 ont permis de recenser les ressources ichthyques de la Zone Economique de la Nouvelle-Calédonie (ZEE), notamment les espèces profondes (Grandperrin et *al.* 1997) au niveau des monts sous-marins locaux. Cependant, dans ce milieu très diversifié, il est nécessaire de mieux connaître la distribution des populations dans leur sens génétique², ainsi que leurs limites si l'on souhaite développer une pêche raisonnée et raisonnable, adaptée aux conditions locales.

L'aire de distribution des espèces se présente généralement selon deux modèles :

- *Hypothèse 1* : une aire continue sur une vaste zone géographique
- *Hypothèse 2* : plusieurs aires discontinues, isolées les unes des autres

Dans le premier cas, il convient de déterminer s'il existe une seule population ou plusieurs populations distinctes juxtaposées. Si au contraire les adultes ont une répartition discontinue, il convient de déterminer si ces agrégations correspondent à des unités de stocks complètement indépendantes ou si des larves/juvéniles voire des adultes peuvent provenir d'aire voisine et ainsi participer à un brassage génétique. A ce titre, l'étude de la divergence génétique est nécessaire.



² Dans une définition simple, la population étudiée par la génétique des populations correspond à un ensemble d'individus qui montrent une unité de reproduction : les individus d'une population peuvent se croiser entre eux, ils se reproduisent moins avec les individus des populations voisines, desquelles ils sont géographiquement isolés. Une population est donc déterminée par des critères d'ordres spatiaux, temporels et par un patrimoine génétique spécifique.

Si des populations génétiquement distinctes sont mises en évidence, les stratégies de pêche doivent être adaptées en conséquence. Une population très largement répandue et génétiquement homogène ne subira pas de la même façon l'impact d'une pêche qu'une petite population isolée géographiquement et génétiquement.

Beryx splendens constitue une des principales ressources halieutiques recensée sur les monts sous-marins de la Nouvelle-Calédonie. Les connaissances actuelles sur la structure génétique de ses populations sont insuffisantes pour envisager une gestion rationnelle de cette ressource dans une perspective d'exploitation. Le principe de développement durable imposant une logique de pêche, il est indispensable d'étayer les connaissances scientifiques dans ce domaine.

L'identification génétique de spécimens, récoltés dans les différents secteurs de la zone économique de la Nouvelle-Calédonie ainsi qu'au niveau de localités étrangères mondiales peut apporter des arguments en faveur de l'une ou de l'autre des hypothèses.

• PROBLÉMATIQUE D'ÉTUDE

Le béryx long (splendid alfonsino en anglais), *Beryx splendens* Lowe, 1834 est un poisson de profondeur, vivant souvent en bancs (Quéro *et al.* 1990). L'espèce présente un potentiel économique relativement fort à l'échelle mondiale (Maul 1981, 1990). Le béryx est distribué en océans Atlantique, Indien et Pacifique (Paxton 1999) et vit sur les parties sommitales des monts sous-marins, notamment au sein de la zone économique exclusive de la Nouvelle-Calédonie où l'espèce n'est à ce jour pas exploitée.

Bien que l'écologie des béryx longs soit relativement bien connue (Masuzawa *et al.* 1975, Uchida & Tagami 1984, Pshenichny *et al.* 1986, Dubochkin & Kotlyar 1989, Lehoday 1994, Gomes *et al.* 1998, Dürr & González 2002, Kakora 2003, 2005, Muto *et al.* 2005, Vinogradov *et al.* 2005,...), les connaissances sur sa génétique et donc sur sa structure populationnelle restent approximatives, ou du moins spatialement assez restreintes, ce qui empêche une gestion maîtrisée et raisonnée de la ressource. Les monts sous-marins, bien que très répandus (Hillier & Watts 2007), constituent un milieu fragmenté (Richer de Forges 1998), ce qui pousserait à penser que la différenciation génétique pourrait être élevée du fait de l'isolement géographique des stocks.

Cette étude a pour objectifs de :

- Déterminer et utiliser des outils moléculaires permettant de démontrer ou d'infirmer l'existence d'une ou de plusieurs populations de *B. splendens* génétiquement différenciées au sein de la Zone Economique de Nouvelle-Calédonie.
- Etendre cette analyse à l'échelle transocéanique en la comparant à des populations 'étrangères'.
- Connaître et établir les cartes de distribution des éventuels différents stocks.
- Mieux comprendre les mécanismes de dispersion et/ou sédentarisation liés à ces populations ichtyques des monts sous-marins ainsi que leur rythme d'évolution génétique en abordant des questions telles que :
 - Le flux génique est-il proportionnel à la distance géographique ?
 - L'évolution génétique est-elle perceptible à l'échelle inter-monts sous-marins et/ou inter océans ?
 - A quel stade la dispersion spécifique a-t-elle lieu, si dispersion il y a ?
 - Les courants océaniques influencent-ils la répartition génétique des espèces ? Si oui, à quelle échelle ?

I.1 • LA NOUVELLE-CALÉDONIE

▫ Situation géographique

La Nouvelle-Calédonie est un pays d'outre-mer français situé dans le sud-ouest de l'océan Pacifique, à 18 000 km de la France métropolitaine, 1 500 km des côtes ouest australiennes et à 1 700 km du nord de la Nouvelle-Zélande (Figure 1.1).

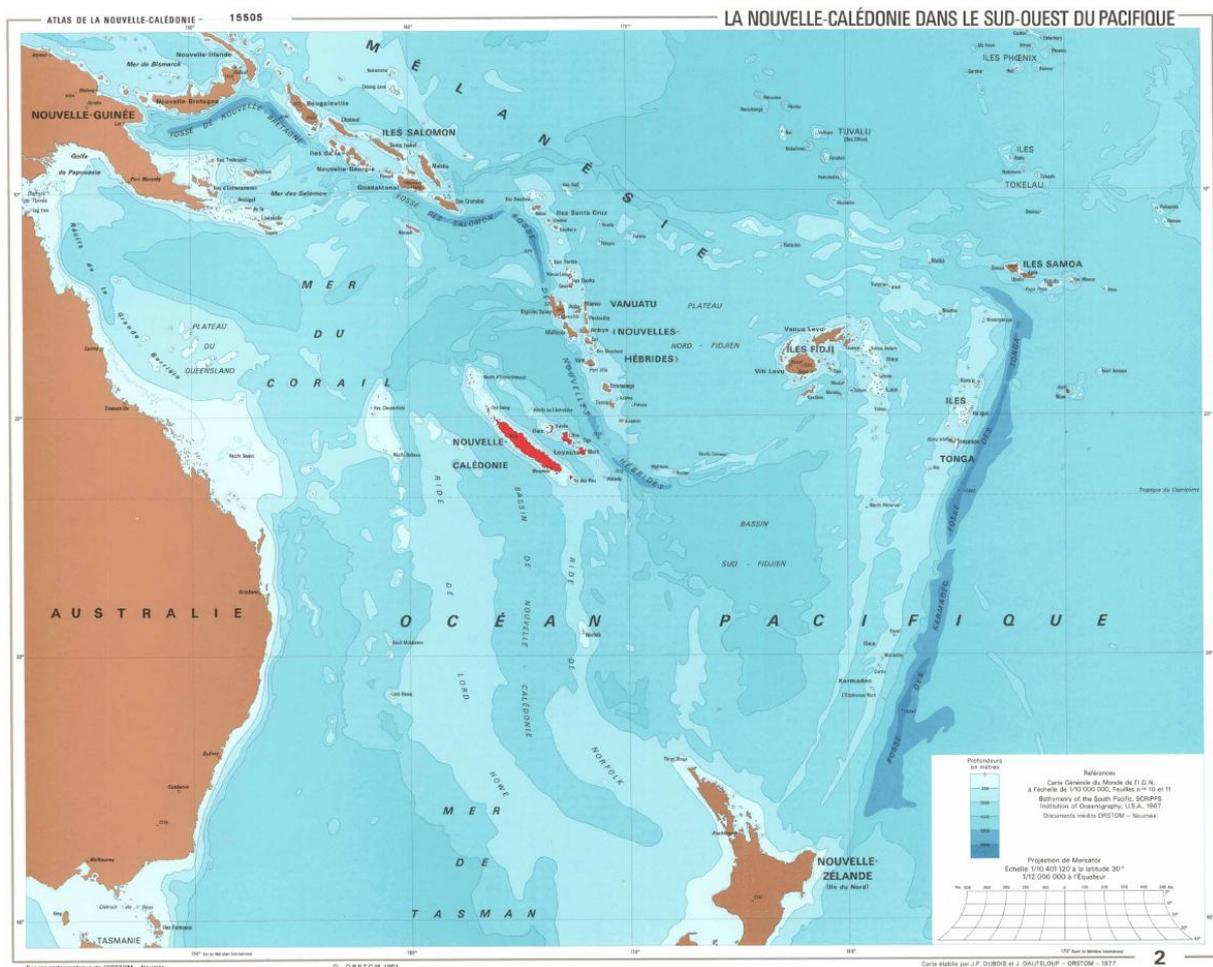


Figure 1.1 – La Nouvelle-Calédonie dans le sud-ouest du Pacifique, Atlas de la Nouvelle-Calédonie. Carte établie par J.P. Dubois et J. Dauteloup, service cartographique de l'ORSTOM – Paris, 1981.

Elle est constituée d'une part de la Grande Terre, île principale de 16 890 km², longue de 450 km et large de 50 km, étirée selon un axe NO-SE entre les latitudes 20 et 23°S, et d'autre part de plusieurs groupes d'îles isolées plus petites telles que les îles Loyauté (2 200 km²) à une centaine de kilomètres à l'est de la Grande Terre, l'archipel des Bélep (220 km²)

au Nord ou encore l'île des Pins au Sud (Figure 1.2). A cela s'ajoutent également de nombreux îlots inhabités, comme les îles Chesterfield, Beautemps-Beaupré, Surprise, Walpole, Matthew et Hunter,... Au total, la Grande Terre et ses dépendances s'étendent ainsi sur 18 585 km², faisant de la Nouvelle-Calédonie la 3^{ème} plus importante île du Pacifique Sud en termes de superficie, après la Papouasie-Nouvelle-Guinée et la Nouvelle-Zélande.

La Grande Terre, surnommée le "Caillou", présente une structure montagneuse et des sols souvent riches en minerais, comme le nickel, dont l'exploitation minière constitue un revenu économique important.

La Nouvelle-Calédonie est ceinturée d'une barrière récifale (Figure 1.2) située entre 10 et 50 km des terres, d'une longueur de 1 600 km, incluant des segments noyés (Chevalier 1971, Guilcher 1988), classée comme la première plus longue barrière continue et la deuxième plus grande barrière au monde, après l'Australie (Flamand *et al.* 2008). Le lagon et les récifs calédoniens (surface récifale = 7284 km², Andréfouët & Torres-Pulliza 2004, Andréfouët *et al.* 2006) présentent une surface totale de 23 400 km² autour de la Grande Terre (Testau & Conand 1983, Ouillon *et al.* 2005), s'étendant jusqu'à 40 000 km² pour la totalité des lagons (lagon de la Grande Terre s'étirant sur près de 800 km de long du Nord au Sud, lagon des Iles Loyauté et dépendances, lagon des Chesterfield) (Clavier *et al.* 1995).

▫ **Caractéristiques climatiques**

La Nouvelle-Calédonie est située dans la zone intertropicale, juste au-dessus du tropique du Capricorne. Isolée géographiquement, l'île est soumise aux vents des alizés qui tempèrent son climat qualifié de tropical océanique.

Les basses pressions intertropicales ainsi que la variation annuelle de la position de la ceinture anticyclonique subtropicale déterminent deux principales saisons :

- l'été austral, chaud et humide, de mi-novembre à mi-avril, caractérisé par des vents dominants de sud-est et des périodes de cyclones,
- et la saison fraîche plus sèche, de mi-mai à mi-septembre, avec des vents d'ouest générés par des masses d'air polaire.

Ces deux saisons principales sont entrecoupées de deux intersaisons (saison de transition de mi-avril à mi-mai et saison sèche de mi-septembre à mi-novembre).

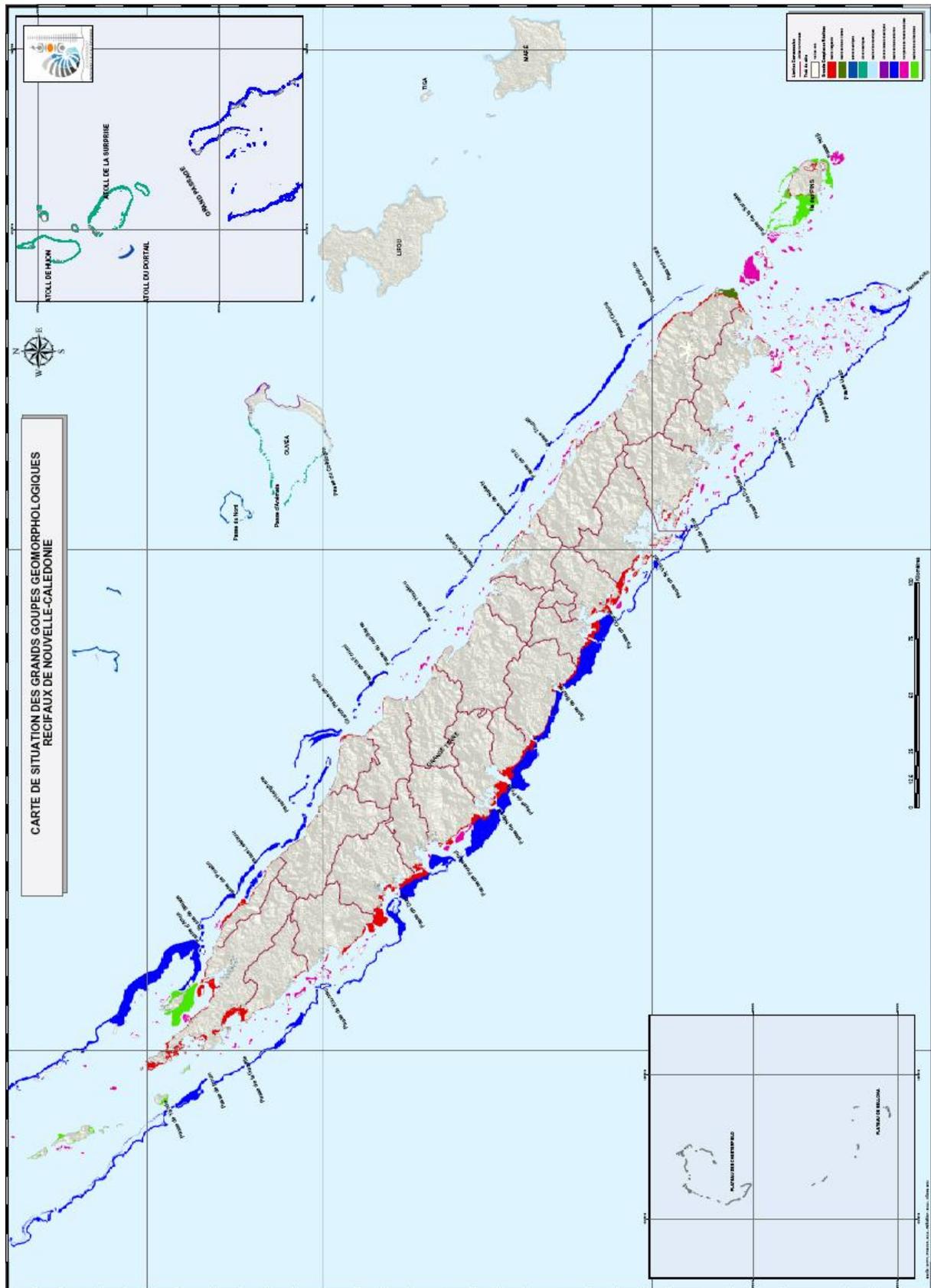


Figure 1.2 – Atlas des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie (source : DITTT, IFRECOR, SMAI - 2004. Accessible en ligne à http://www.ifrecor.nc/plugins/fckeditor/userfiles/file/AtlasCorallien_carte.pdf).
 Note : l'ensemble des 9 couleurs représente les grands complexes récifaux de Nouvelle-Calédonie.

▫ Caractéristiques géologiques et géodynamiques

◦ Structure géologique

Jusqu'au Crétacé (145 à 70 Ma), la Nouvelle-Calédonie faisait partie de la marge orientale du supercontinent « Gondwana ». Il y a 70-80 millions d'années, une partie du Gondwana s'est fragmentée pour donner l'Australie mais aussi à la Nouvelle-Calédonie. Les formations les plus anciennes (du Permien au Jurassique (de 299 à 151 Ma) et de l'anté-Permien) proviennent de ce vieux continent et de la formation de bassins intra-océaniques accrétés à sa marge (Bard & Gonord 1971, Paris 1981, Cluzel & Meffre 2002, Cluzel *et al.* 1998). La Grande Terre et ses îles d'axe NO-SE sont le fruit de l'émergence d'un arc de formations géologiques plissées (Avias & Gonord 1973), le dernier plissement s'étant produit aux âges éocène et oligocène (entre ~ 55 et 28 Ma). Plus à l'Est, les îles Loyauté trônent sur un arc volcanique. Ces deux structures émergées sont établies sur la plaque australienne qui dérive par subduction sous la plaque pacifique (Figure 1.3).

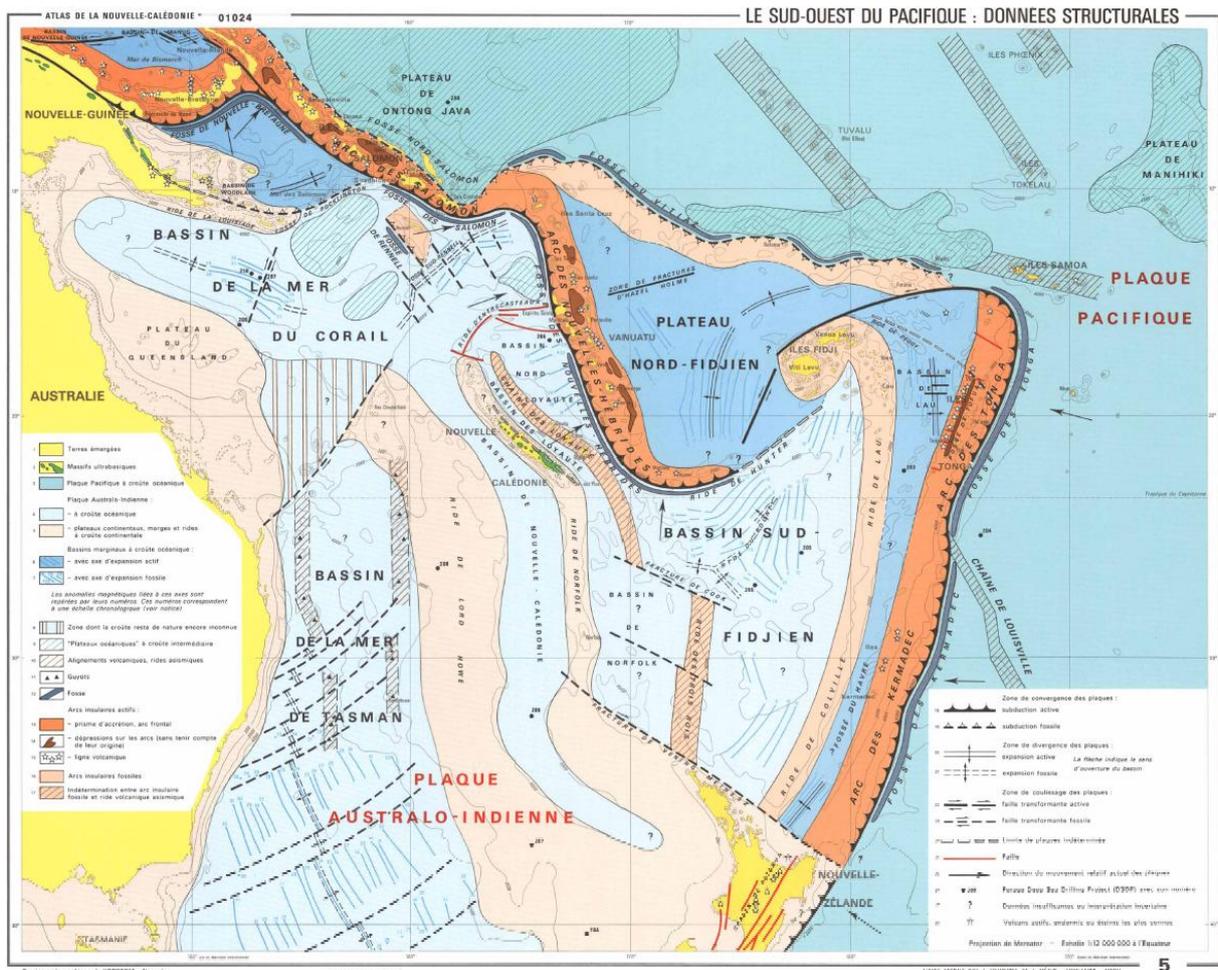


Figure 1.3 – Le Sud-ouest du Pacifique : données structurales. Source : Atlas de la Nouvelle-Calédonie. Carte établie par J. Dupont et J. Récy, service cartographique de l'ORSTOM - Paris, 1981.

La Grande Terre est majoritairement constituée de formations sédimentaires et volcaniques datant du Permien (299-254 Ma) au Tertiaire (65-3,6 Ma). Des ensembles de roches magmatiques ultrabasiques (péridotites) provenant du feuillet du manteau ont été mis en place au Tertiaire par obduction (Cluzel *et al.* 1997). De vastes étendues de basaltes volcaniques témoignent d'un ancien plancher océanique (Cluzel *et al.* 1997, 1998).

◦ *Reliefs de la Grande Terre et paysages*

Au niveau des hauts reliefs, la « Chaîne » centrale – ancien arc montagneux plissé et relativement peu élevé (le point culminant au nord est le mont Panié avec 1 628 m (Pillon & Nootboom 2009), et au sud le mont Humboldt avec 1 618 m) – sépare l'île principale en deux sur pratiquement toute sa longueur.

Son axe est légèrement excentré et la côte est se retrouve limitée à une bande littorale plus étroite qu'à l'ouest, les pentes montagneuses tombant souvent de manière abrupte directement dans la mer, tandis que le relief de la côte ouest offre des paliers d'altitudes décroissantes avec de nombreux plateaux, collines et de vastes plaines.

L'existence de la Chaîne provoque une différence climatique entre les deux côtes (Lefèvre *et al.* 2010), protégeant la moitié ouest des vents dominants (est-sud-est, les alizés). Les précipitations se concentrent donc avant tout à l'est, rendant la moitié ouest plus sèche et recouverte de forêt sclérophylle et de savanes de niaoulis, tandis que la partie est plus humide, est tapissée d'une végétation tropicale plus dense et humide.

Le littoral est localement bordé par l'écosystème de mangrove (35 100 Ha ; Virly 2008) située à 88% sur la côte ouest, et le maquis minier (caractérisé par une végétation buissonnante) s'est développé sur le sol ferreux des plaines et collines de l'extrémité sud de la Grande Terre (Jaffré *et al.* 1998).

◦ *Courantologie*

La circulation océanique mondiale (ou tapis roulant ou WOCE en anglais) est qualifiée de circulation thermohaline car elle dépend de la densité de l'eau, elle-même contrôlée par les facteurs température (thermo) et salinité (haline). Il s'agit d'un système où interviennent successivement courants superficiels, courants profonds, upwellings (remontées d'eau profonde vers la surface) et downwellings (plongées d'eau de surface en profondeur). Ces courants forment un circuit fermé autour du globe (Figure 1.4). L'eau chaude et salée, plus

légère, reste en surface et part de l'équateur en direction des pôles où, refroidie, l'eau devient plus dense et plonge au fond de l'océan avant de redescendre vers l'équateur. Les eaux océaniques sont donc affectées par deux types de circulation. A leur surface, elles obéissent à une mise en mouvement guidée par les vents, tandis qu'en profondeur, les courants sont provoqués par les différences de densité entre les masses d'eau.

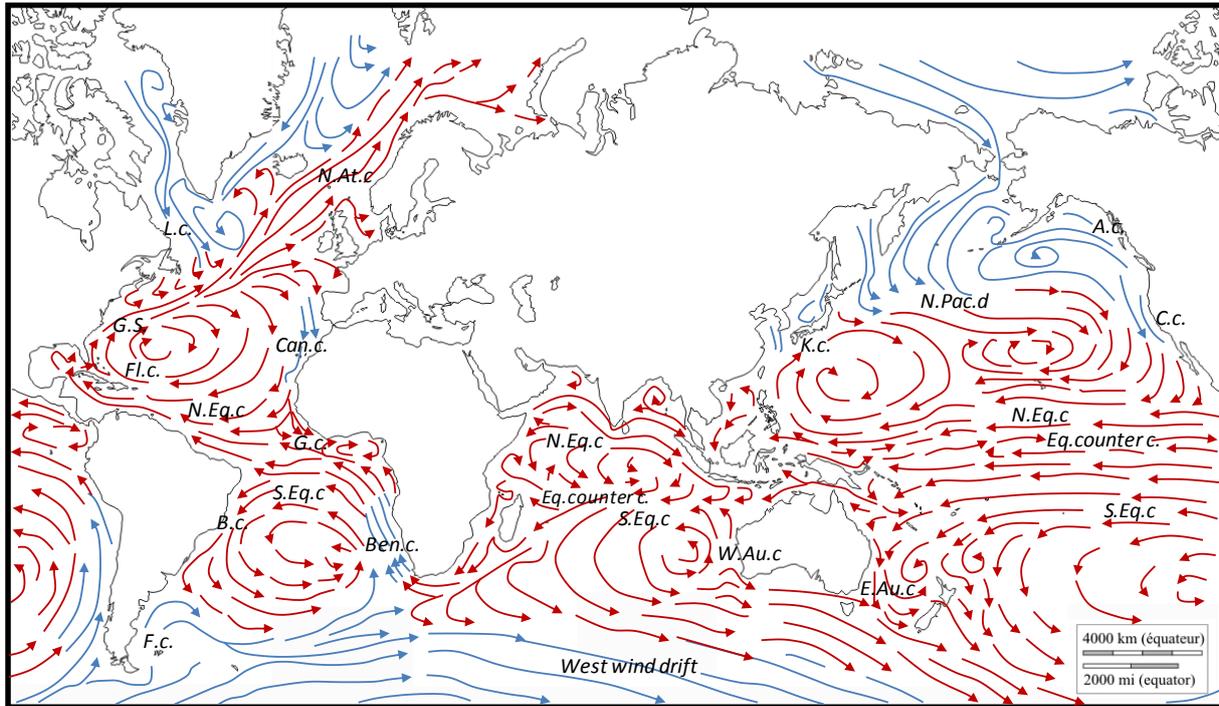


Figure 1.4 – Courants et dérives océaniques mondiaux. *Note* : Les flèches rouges correspondent aux courants chaud de surface, tandis que les bleues indiquent les courants profonds froids. La zone haute de la carte est concernée par la banquise. *Note* : A.c : courant d'Alaska, B.c : courant du Brésil, Ben.c : courant du Benguela, C.c : courant de Californie, Can.c : courant des Canaries, Eq.counter.c. : contre-courant équatorial, E.Au.c : courant est australien, F.c : courant des Falkland, Fl.c : courant de Floride, G.c : courant de Guinée, G.S : Gulf Stream, K.c : courant Kuroshio, L.c : courant du Labrador, N.At.c : courant nord atlantique, N.Eq.c : courant nord équatorial, N.Pac.d : dérive nord pacifique, S.Eq.c : courant sud équatorial, S.Pac.c : courant sud pacifique, W.Au.c : courant ouest australien. (Réalisation : L. Lévy-Hartmann).

Au niveau de l'océan Pacifique intertropical, les alizés réguliers de SE et de NE engendrent des courants chauds équatoriaux de direction est-ouest, ce qui entraîne, sous la force de Coriolis, des remontées d'eau froide profonde dans la partie orientale équatoriale du Pacifique. Les courants nord et sud équatoriaux qui transportent de l'eau chaude et salée sont déviés vers les pôles par l'Asie et l'Australie, amenant ces masses d'eau chaude vers des latitudes plus hautes (Donguy & Henin 1981).

Concernant la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, deux grands systèmes de courants distincts dominent la circulation à grande échelle des eaux superficielles (Figure 1.5) : au nord

le courant sud équatorial (SEC) qui se dirige vers l'ouest, amenant de l'eau d'origine équatoriale chaude et peu salée, et au sud une branche du courant est australien (EAC) ramenant de l'eau froide salée qui coule vers l'est. Les variabilités saisonnières de ces deux systèmes conditionnent ainsi les caractéristiques océanographiques des couches d'eaux superficielles de la ZEE (Hénin *et al.* 1984). D'une façon générale, en saison fraîche (juin à octobre), les courants de surface auront tendance à s'intensifier, alors qu'ils se verront plus homogènes et faibles en saison sèche (janvier à mai) (Vega *et al.* 2005).

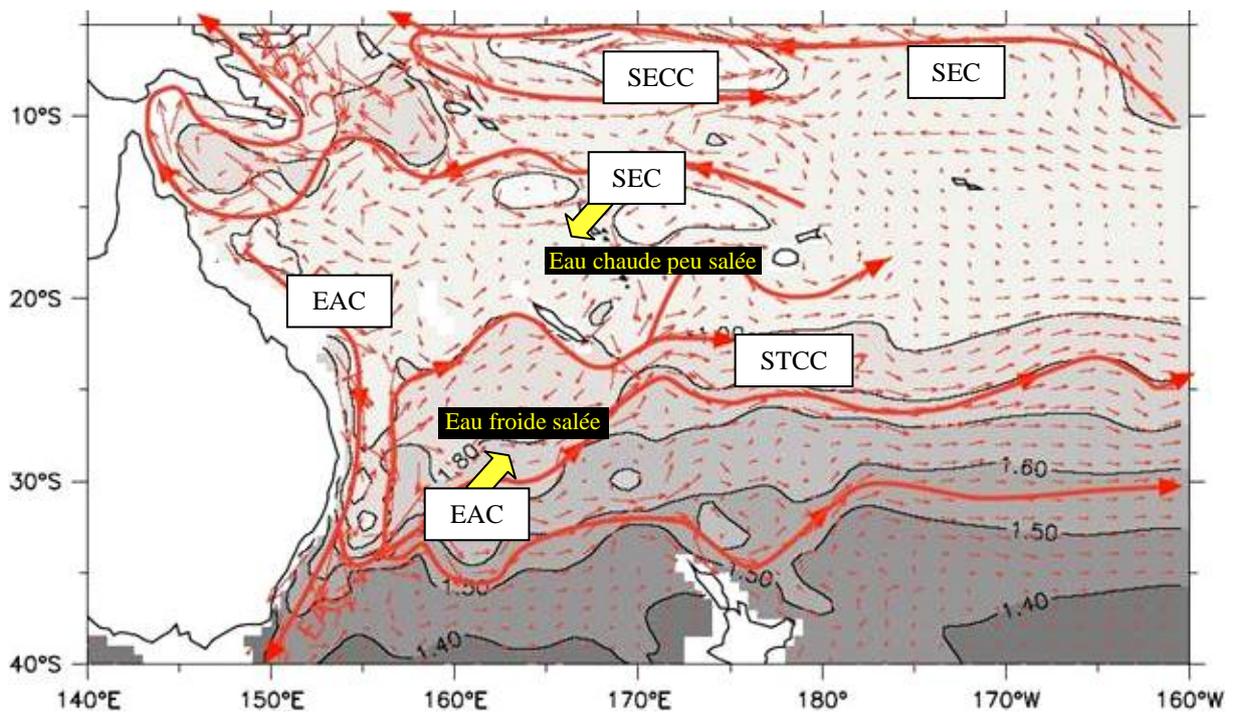


Figure 1.5 – Circulation moyenne de surface (estimée à partir des données climatologiques CARS, CSIRO Atlas of Regional Seas. Avec : SEC = courant sud équatorial, EAC = courant est australien, SECC = contre-courant sud équatorial, STCC = contre-courant sub-tropical. D'après Kessler (www.pmel.noaa.gov/~kessler).

En Nouvelle-Calédonie, les bathymétrie et météorologie régionales rendent la circulation superficielle relativement complexe autour de la Grande Terre, même si celle-ci reste à ce jour encore mal définie. Îles, bancs et récifs émergés alentours constituent des obstacles modifiant les trajectoires des masses d'eau en surface. Les monts sous-marins influencent quant à eux la circulation profonde. Il a été montré que la circulation superficielle est permanente autour de la Nouvelle-Calédonie, avec un courant de pente, dirigée vers l'Est/Sud-Est et une dérive due au vent en général, dirigée vers l'Ouest/Nord-Ouest (Donguy *et al.* 1976, Hénin *et al.* 1984) (Figure 1.6).

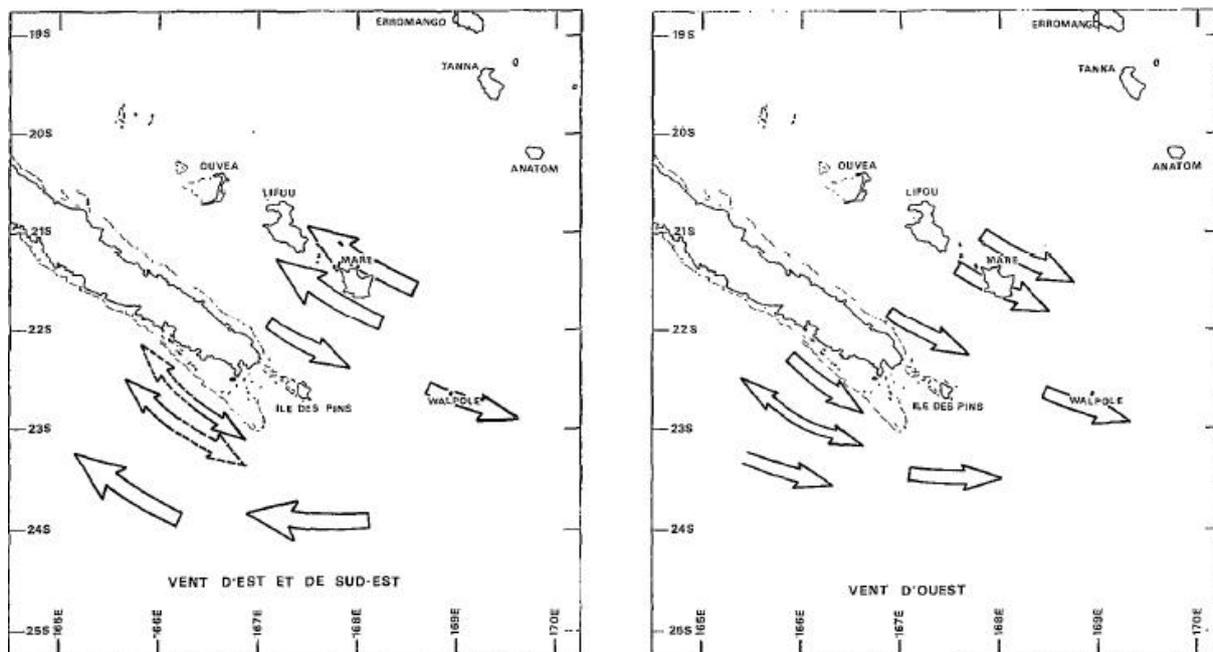


Figure 1.6 – Circulation par alizé (à gauche) et par vent d'Ouest (à droite). D'après Hénin *et al.* 1984.

◦ *Facteurs hydrologiques*

> *Température et salinité*

Les températures de l'eau océanique dans le Pacifique peuvent être très fraîches autour du pôle et chaudes (29°C) près de l'équateur. On observe une variation saisonnière de la température : les eaux pourront être chaudes jusqu'à des latitudes avoisinant les 20°S pendant l'été austral, tandis qu'elles seront limitées aux 10°S en hiver (Figure 1.7).

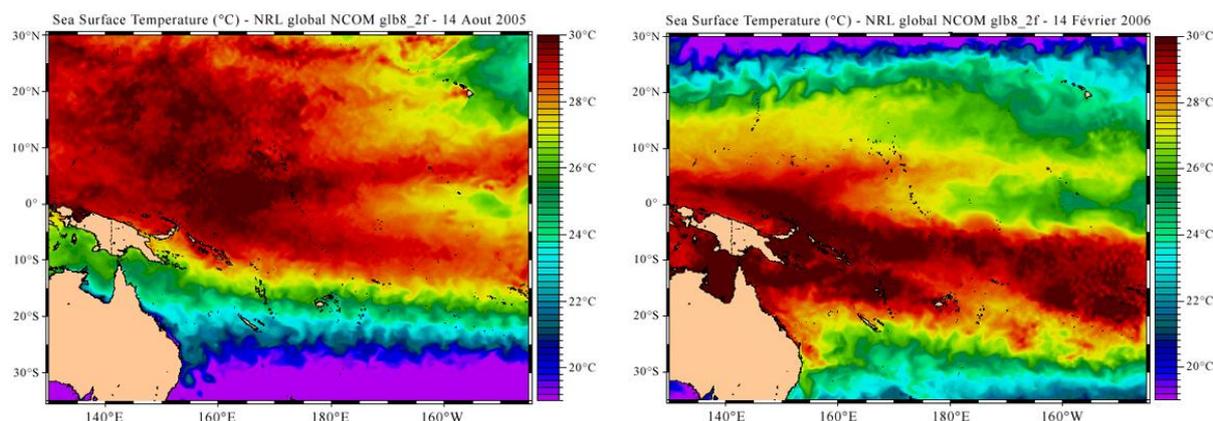


Figure 1.7 – Températures des eaux de surface dans le Pacifique Sud-ouest, en hiver (gauche) et été (droite) austral. Source : Naval Research Laboratory Navy Coastal Ocean Model (NCOM)

Plus localement, la Nouvelle-Calédonie est soumise au même gradient saisonnier, auquel s'ajoute une différence de température entre le Sud et le Nord de la Grande Terre d'environ 2°C. Au Nord de la zone, les températures dépassent les 27°C tandis qu'au Sud elles restent inférieures à 23°C. La côte sud-ouest semble être sensiblement plus froide que la côte sud-est, cette observation étant due à l'occurrence de forts événements d'upwelling côtier durant la période estivale, avec baisse subséquente de la température de 5°C maximum (Hénin & Cresswell 2005, Alory *et al.* 2006). L'upwelling se traduit par une remontée d'eau profonde froide le long de la pente externe de la barrière causée par les vents alizés.

D'une façon générale, les températures de surface moyennes seront comprises entre 26 et 28°C en saison chaude (avec >29°C au Nord et ~25°C au Sud), contre 22 à 24°C en saison fraîche (gradient Nord/Sud moins prononcé, >25°C au Nord et ~20°C au Sud) (Rougerie 1986) (Figures 1.8a et b). La variabilité saisonnière correspond à la différence observée entre les saisons chaude et fraîche, avec la plus forte variabilité dans la région Sud-est de la ZEE (valeurs de l'ordre de 5°C) et une moindre variabilité en général au Nord (inférieure à 3,5°C). La région d'upwelling (côte Sud-ouest) offre des valeurs de variabilité saisonnière plus faibles, inférieures à 3°C, ceci étant dû aux brusques refroidissements qu'ils causent en été.

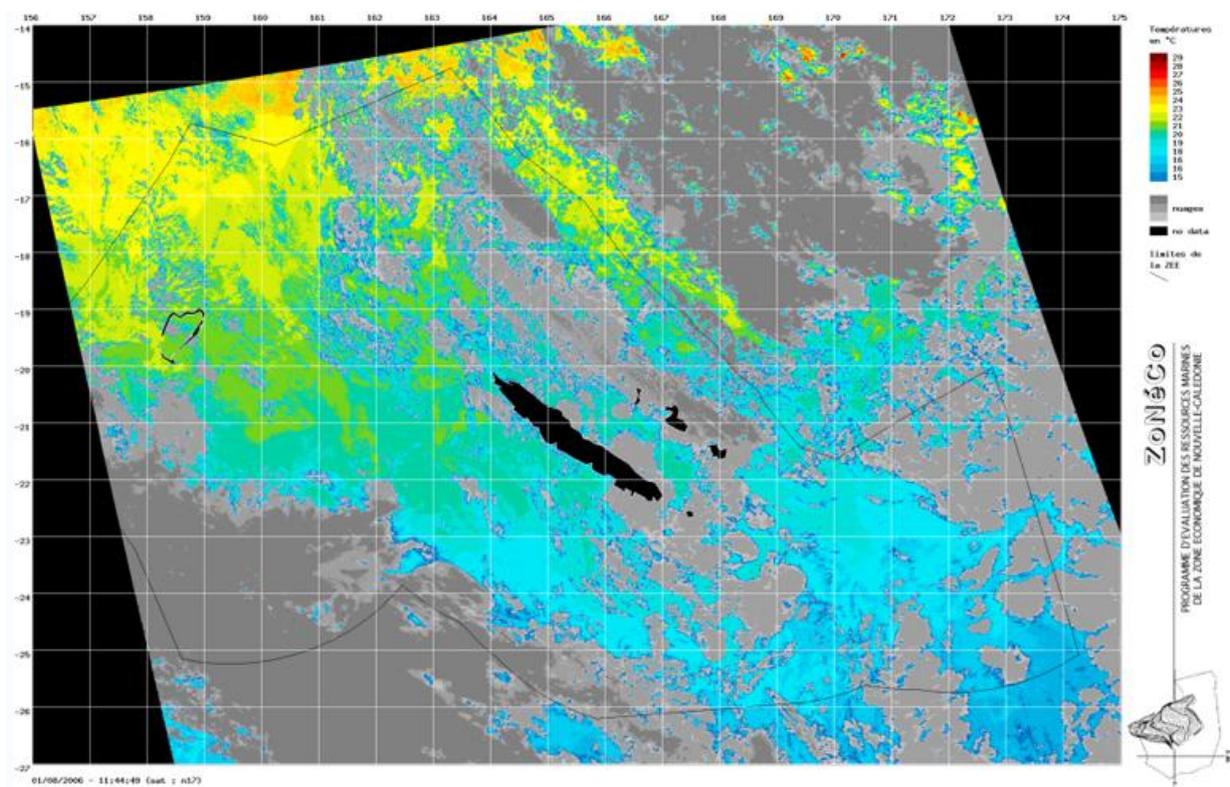


Figure 1.8a –Températures des eaux de surface autour de la Nouvelle-Calédonie, en hiver austral (capture au 1^{er} août 2006) (source ZoNéCo). Légende : bleu foncé 15°C, vert 21-22°C, rouge foncé 29°C, nuages en gris, données manquantes en noir. *N.B. : Certaines zones référencées dans les faibles températures (bleu clair, vert pâle) peuvent correspondre à des nuages peu denses.*

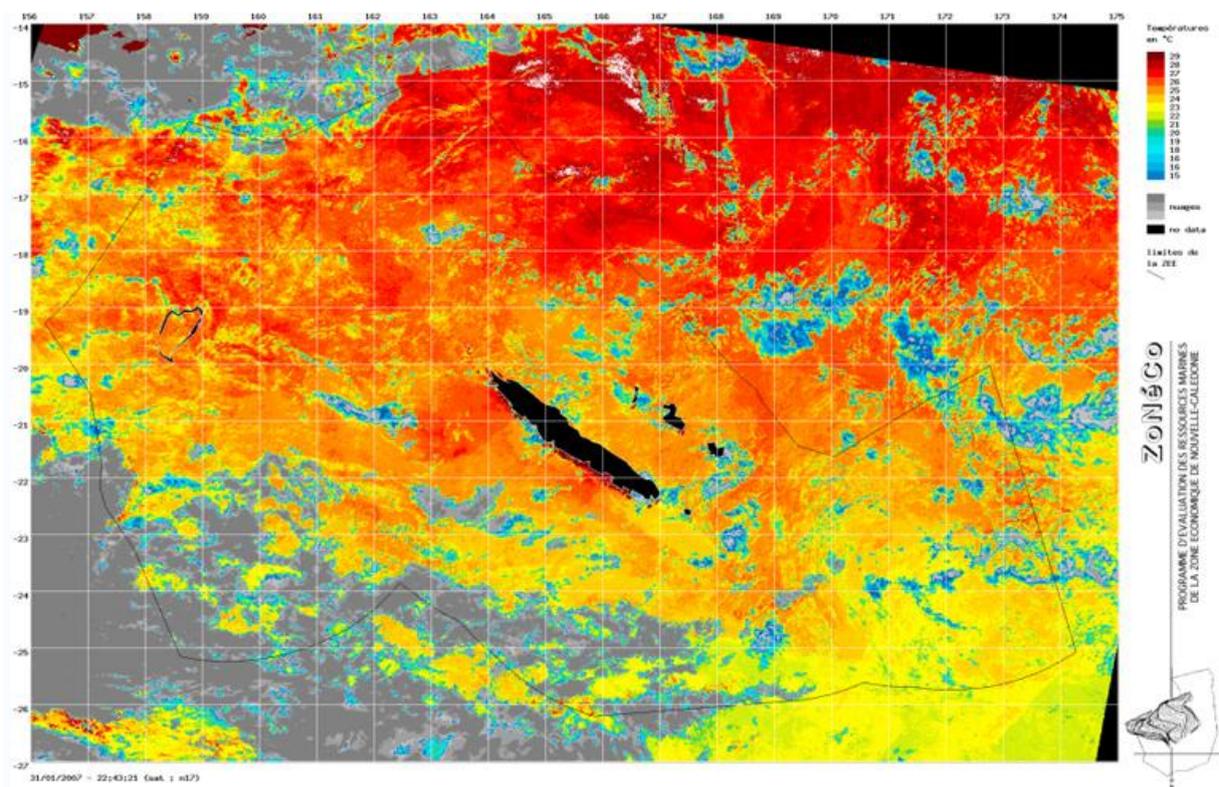


Figure 1.8b –Températures des eaux de surface autour de la Nouvelle-Calédonie, en été austral (capture au 31 janvier 2007) (source ZoNéCo). Légende : voir Figure 1.8a.

La salinité de surface varie essentiellement en fonction de la latitude. Elle sera moins importante près de l'équateur que celle des latitudes moyennes, ceci notamment à cause des précipitations équatoriales abondantes tout au long de l'année (Figure 1.9).

Plus localement, la Nouvelle-Calédonie présente là encore un gradient nord-sud reflétant le bilan entre le régime des précipitations et l'évaporation, celui-ci étant positif plus au Nord et négatif au Sud, d'où une salinité plus élevée au Sud qu'au Nord. Cependant, bien que le gradient Nord-sud soit dominant, on observe aussi un gradient Est-ouest important. Les plus fortes salinités, supérieures à 35,6, sont présentes au Sud de la ZEE tandis que le nord de la ZEE est dominé par des salinités inférieures à 35,1, elles sont par ailleurs plus élevées le long de la côte Ouest que celui de la côte Est (Figure 1.10).

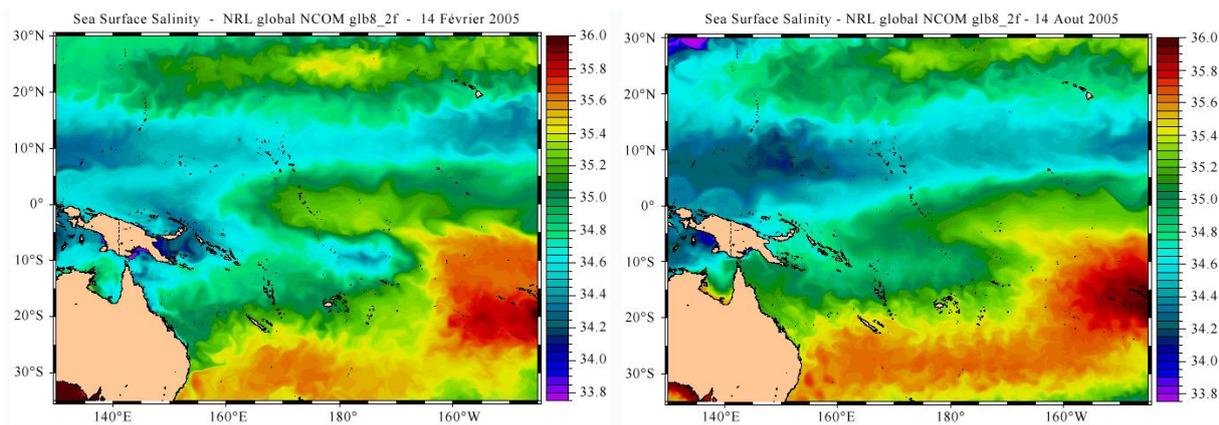


Figure 1.9 – Salinité des eaux de surface dans le Pacifique sud-ouest, en été (capture en février 2005, à gauche) et en hiver (août 2005, à droite) austral. Source : Naval Research Laboratory Navy Coastal Ocean Model (NCOM).

Le phénomène ENSO (El Niño Southern Oscillation) amplifie les variations de la salinité des eaux océaniques entrant dans le lagon calédonien plus que le cycle saisonnier, avec une salinité plus faible en période La Niña (Ouillon *et al.* 2005).

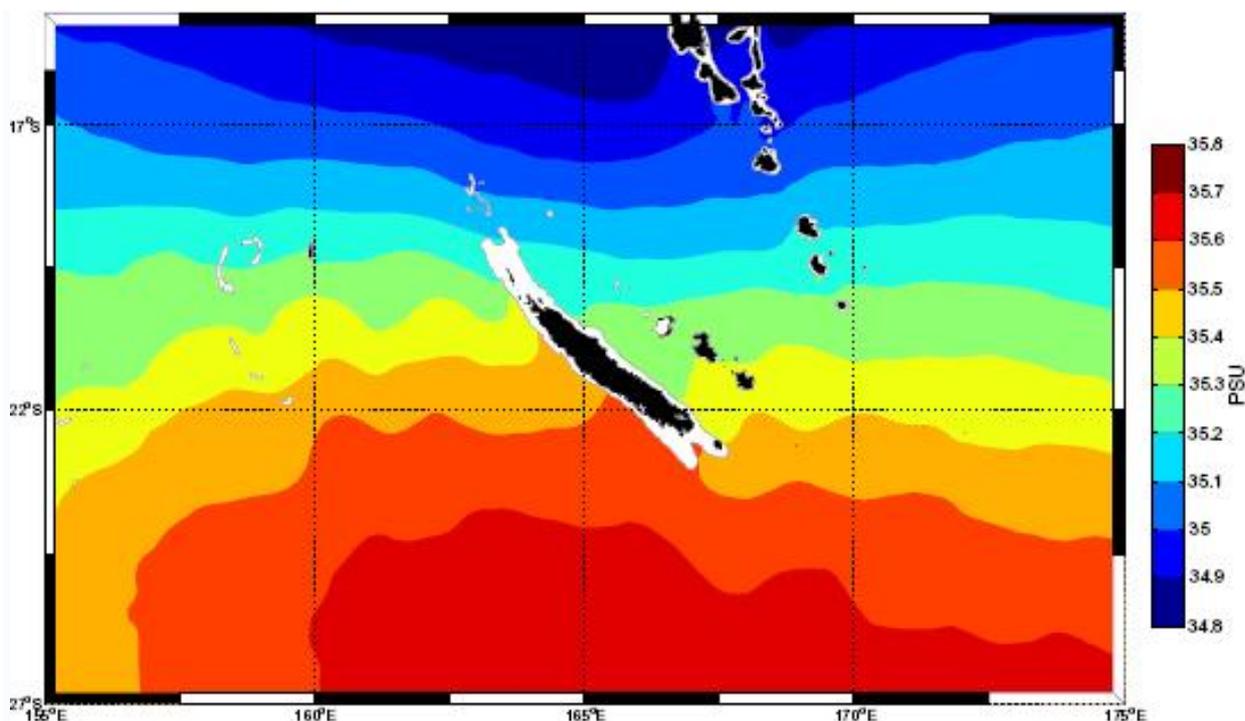


Figure 1.10 – Salinité moyenne des eaux de surface dans la ZEE de la Nouvelle-Calédonie. Source : Atlas hydrodynamique de la zone économique exclusive de la Nouvelle-Calédonie, Vega *et al.* 2006. *N.B.* : Les gradients N-S et O-E peuvent être observés ici de façon évidente.

Les variations saisonnières de salinité sont moins marquées que pour la température de surface, mais elles demeurent tout de même maximales en août-septembre et minimales en

mars, et toujours très faibles au Sud des 24°S (Hénin 1982). Au cours de la saison chaude, le contraste entre côte Est et Ouest est plus prononcé (35,4 et 35,2 respectivement) qu'en saison fraîche (35,5 et 35,4 respectivement).

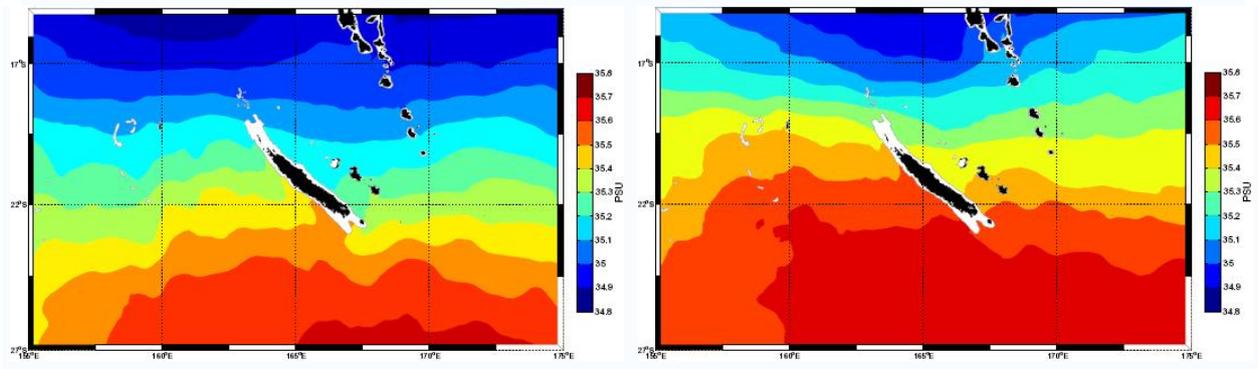


Figure 1.11 – Salinité des eaux de surface dans la ZEE de la Nouvelle-Calédonie en saisons chaude (à gauche) et fraîche (à droite). Source : Atlas hydrodynamique de la zone économique exclusive de la Nouvelle-Calédonie, Vega *et al.* 2006.

La plus forte variabilité saisonnière de salinité de surface est observée à l'Ouest de la ZEE, dans la zone des îles Chesterfield, avec des écarts de près de 0,4. A l'inverse, les plus faibles variations s'observent au Nord et au Sud de la ZEE, avec des différences de 0,1.

> Sels minéraux

La distribution des sels nutritifs, fortement gouvernée par la circulation des masses d'eau, influence la productivité des océans du fait de leur intervention dans la photosynthèse du phytoplancton, premier maillon du réseau trophique océanique. Les eaux du Pacifique tropical étant chaudes, 80 à 90% de l'océan est oligotrophe (conditions *a priori* défavorables au développement du phytoplancton), avec une couche de surface épuisée en sels nutritifs sur plusieurs dizaine de mètres d'épaisseur. Cependant, la richesse nutritive des eaux peut varier en fonction des perturbations hydroclimatiques de type ENSO (El Niño Southern Oscillation).

I.2 • LA ZONE ÉCONOMIQUE EXCLUSIVE

▫ Définition (FAO – Food and Agriculture Organization)

Zone économique exclusive (ZEE) :

- 1) Zone placée sous juridiction nationale (jusqu'à 200 miles nautiques de largeur) déclarée conformément aux dispositions de la Convention des Nations Unies sur le droit de la mer (1982), dans laquelle l'État côtier a le droit d'explorer et d'exploiter les ressources vivantes et non vivantes, et la responsabilité de les conserver et de les gérer.
- 2) Zone adjacente à un État côtier qui comprend toutes les eaux situées entre :
 - a) la frontière littorale dudit État,
 - b) une ligne dont chaque point est à 200 miles nautiques (370,4 km) de la ligne de base à partir de laquelle est mesurée la mer territoriale de l'État côtier (sauf quand il faut prendre en compte d'autres frontières internationales),
 - c) et les frontières maritimes convenues entre ledit État et les États voisins.

Le concept des Zones Economiques Exclusives (ZEE) a été adopté lors de la 3^{ème} convention de l'Organisation des Nations Unies sur le Droit de la Mer, le 10 décembre 1982 (convention de Montego Bay).

▫ Superficie et limites

◦ *ZEE françaises*

Dès 1976, la France s'est délimitée (loi n°76-655 du 16 juillet 1976) une zone économique large de 188 milles nautiques s'étendant à partir de la mer territoriale large de 12 milles, soit 200 milles totaux. Ceci lui amenant des droits de souveraineté pour les fins d'exploitation, conservation et administration des ressources naturelles vivantes et non vivantes, des eaux surjacentes, du lit marin et du sous-sol et dans le respect des autres activités à fins économiques. Tous les pays ayant une façade maritime se sont vus attribuer, revendiquent ou négocient un domaine plus ou moins complexe (Figure 1.12).

Grâce à la longueur de ses littoraux (6 200 km), à la règle des 200 milles marins et de ses départements et territoires d'Outre-Mer, la France exerce son autorité sur 11 millions de

km² de surface océanique, soit 18 fois et demie la surface du territoire national métropolitain, dont ~47% pour la Polynésie française. La France est ainsi la troisième puissance maritime au monde, derrière les États-Unis et la Grande-Bretagne. Le Tableau 1.A référence l'ensemble des ZEE françaises ainsi que leurs surfaces.

Tableau 1.A – ZEE françaises dans le monde : surfaces et % représentatifs (Ifremer 2006).

Z O N E	Surface (km²)	Représente *
ZEE Atlantique (Métropole) – Golfe de Gascogne, Manche	265 000	2,6 %
Eaux Territoriales – Méditerranée Occidentale	85 000	Mer terr. et extension au large
DOM Atlantique – Martinique, Guadeloupe, St Martin, St Barthelemy	138 000	1,35 %
DOM Atlantique – Guyane	126 000	1,24 %
TOM Atlantique – St Pierre et Miquelon	10 000	0,10 %
TOM Pacifique – Nouvelle-Calédonie	1 740 000	14,52 %
TOM Pacifique – Wallis et Futuna (Autorité du Ht-ssaire en NC)	266 000	2,61 %
TOM Pacifique – Polynésie française	4 804 000	47,14 %
Territoire du Pacifique – Clipperton (Autorité du Ht-ssaire en Poly. frçse)	435 000	4,26 %
DOM Océan Indien – La Réunion	322 600	3,17 %
TOM Océan Indien – Tromelin (Autorité du Préfet de La Réunion)	285 300	2,80 %
DOM/TOM Océan Indien – Mayotte et Îlots du Canal de Mozambique (Autorité du Préfet de La Réunion)	450 000	4,26 %
Terres Australes et Antarctiques Frçses – Crozet, Kerguelen, St Paul et Amsterdam	1 615 000	15,87 %
Terre Adélie	112 000	1,10 %

* % de la surface minimale totale des ZEE françaises (10 327 900 km²)

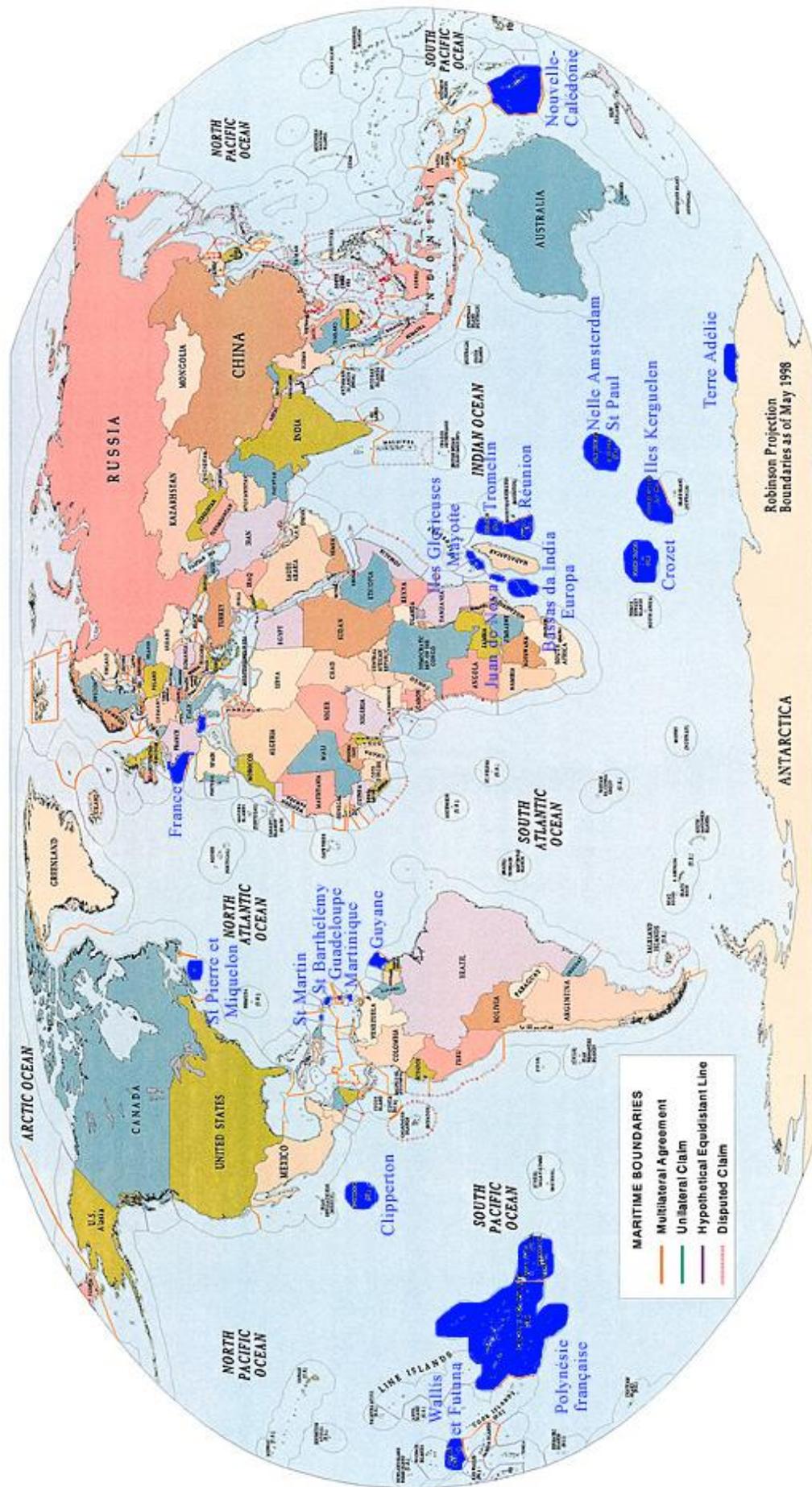


Figure 1.12 – Zones économiques exclusives nationales (contours) et françaises (bleu) dans le monde.

Plusieurs zones économiques bordent la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, la zone australienne, salomonaise, papoue, fidjienne et vanuataise, mais aussi les eaux internationales sur sa partie sud (Figure 1.13).

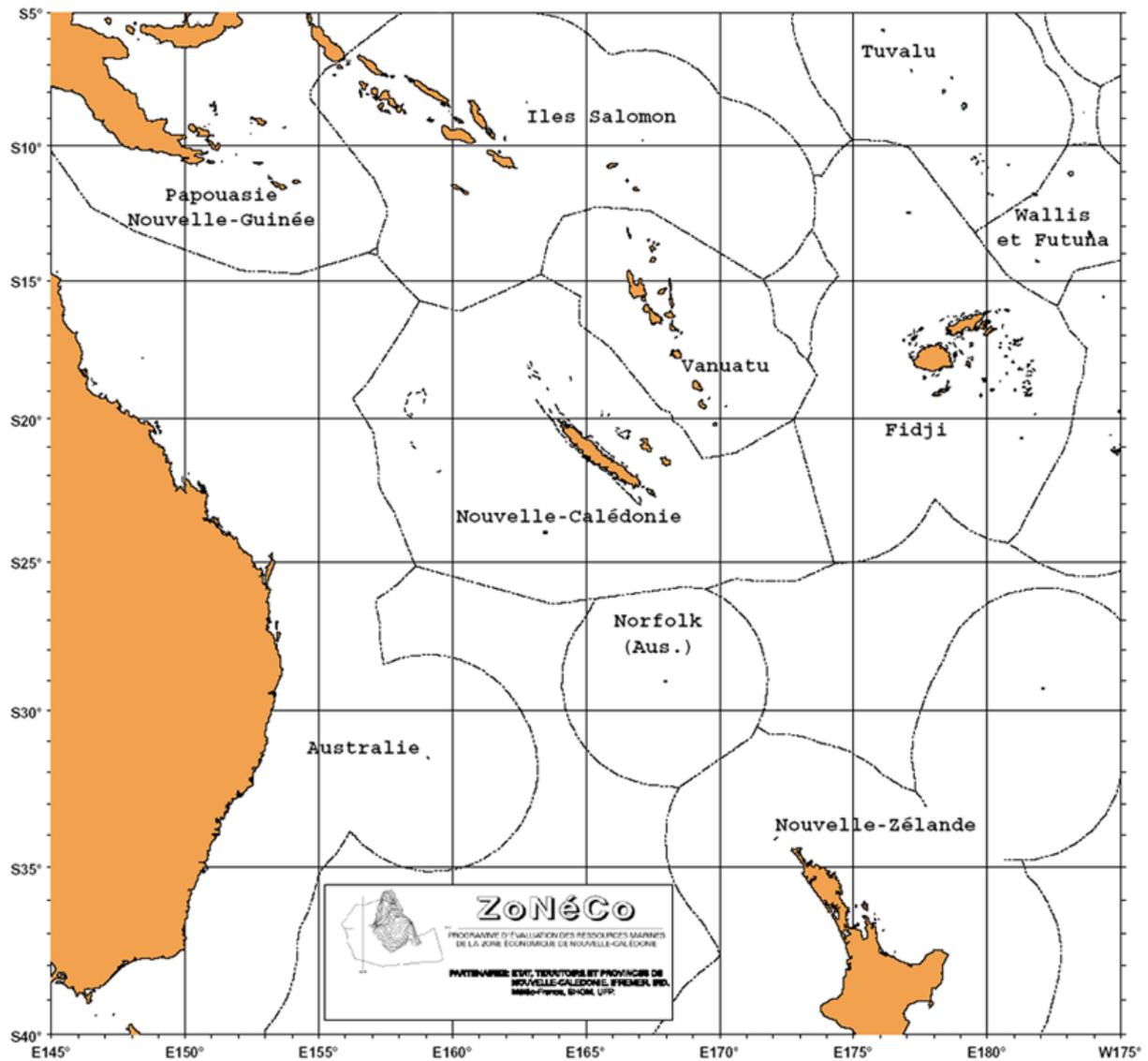


Figure 1.13 – Limites des ZEE dans le Pacifique sud ouest. Source : ZoNéCo.

Depuis 1991, le programme ZoNéCo se penche sur l'exploration et la valorisation de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie. Le programme a pour objectif principal de rassembler et de rendre accessibles les informations nécessaires à l'identification, l'inventaire et la gestion des ressources minérales et vivantes de la ZEE.

La zone économique de la Nouvelle-Calédonie, instituée par le décret n°78-142 du 3 février 1978 (promulgué par arrêté n°433 du 1^{er} mars 1978), s'étend sur une superficie d'environ 1 740 000 km² allant approximativement des latitudes 15° à 25° sud et des longitudes 158° à 174° ouest, et représente ~ 14% de la totalité des eaux françaises. La zone a fait l'objet de délimitations conventionnelles entre la République Française et des états voisins, notamment : convention franco-australienne signée le 4 janvier 1982, convention franco-fidjienne du 19 janvier 1983, convention franco-salomonaise du 12 novembre 1990. Dans cette ZEE, la République Française exerce des droits souverains sur les ressources. La loi n°88-1028 du 9 novembre 1988 relative au statut du territoire de la Nouvelle-Calédonie confirme la compétence de l'Etat en matière d'exploration, d'exploitation, de gestion et conservation des ressources naturelles, biologiques ou non biologiques, de la zone économique. Cette compétence a été transférée au Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie par la loi organique de décembre 1998.

Plusieurs structures géomorphologiques sont regroupées au sein de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, allant de hauts fonds sous-marins jusqu'aux bancs émergés : fosse des Nouvelles-Hébrides (profondeur 10 000 m) à l'Est, rides ou arcs de la Grande Terre et des Loyauté dans le centre-Est, ride de Fairway plus au centre, plateaux des Chesterfield à l'Ouest ; tous séparés entre eux par des bassins de profondeurs comprises entre 2 000 et 4 000 mètres.

▫ **Définitions des principales zones de la ZEE de Nouvelle-Calédonie**

Plusieurs zones, définies en fonction des points cardinaux, peuvent être distinguées au sein de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, comportant chacune des structures géomorphologiques bien définies : les zones ouest, sud et est (Figure 1.14).

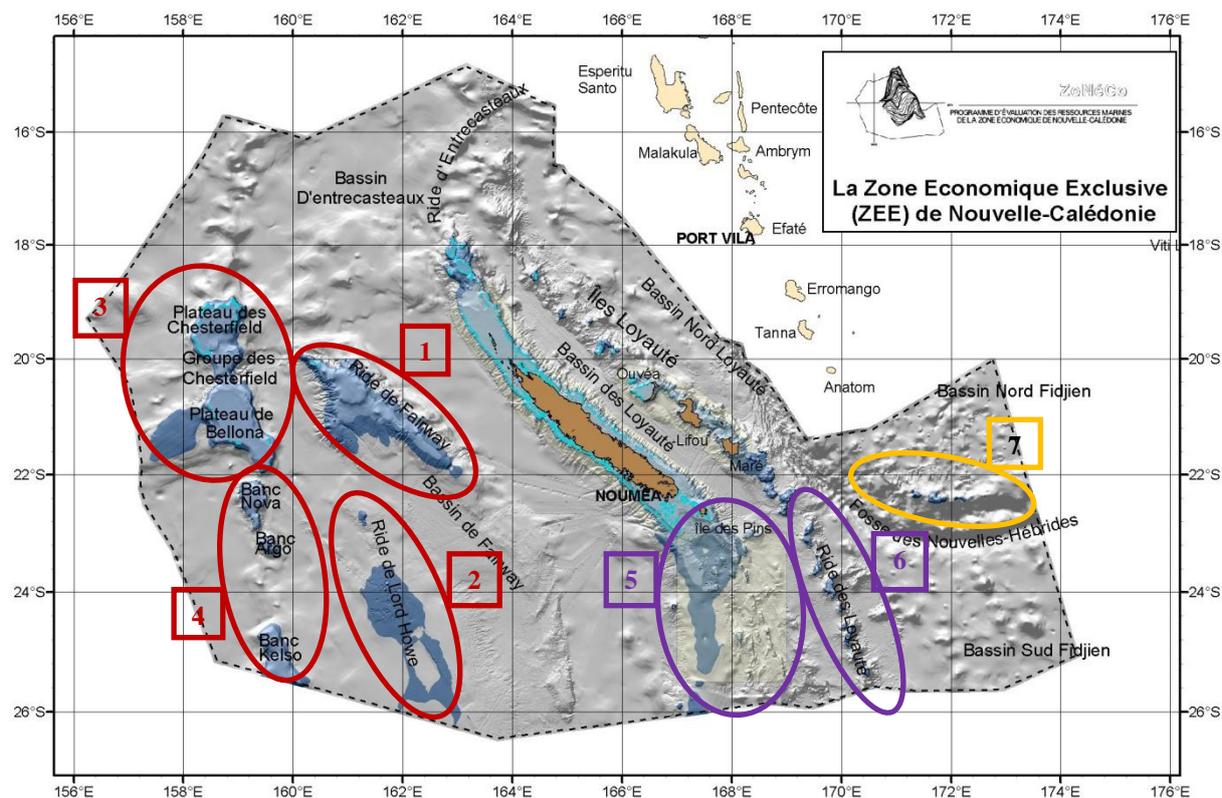


Figure 1.14 – Localisation des principaux secteurs de la ZEE. En rouge, la zone ouest avec : 1- Banc de Lansdowne et la Ride de Fairway ; 2- Rive de Lord Howe, 3- Plateau des Chesterfield, Bellona et Coriolis ; 4- Bancs Sud Chesterfield : Nova, Argo, Kelso et Capel. En violet, la zone sud avec : 5- Rive de Norfolk ; 6- Sud de la Rive des Loyauté. En orangé, la zone est avec 7- Matthew et Hunter. (carte ZoNéCo)

Zone OUEST

Ainsi, la zone Ouest de la ZEE comprend 4 principaux secteurs de hauts fonds (Figure 14) :

- le Banc Lansdowne, le Bassin et la Rive de Fairway
- le Bassin et la Rive de Lord Howe
- le Plateau des Chesterfield, Bellona et Coriolis
- les Bancs Sud Chesterfield : Nova, Argo, Kelso et Capel

Banc de Lansdowne – Bassin et Rive de Fairway

Le banc de Lansdowne s'étend entre 20° et 20°50' S, de forme oblongue, orienté NO-SE, situé au Nord de la ride de Fairway, qui prolonge le banc vers le Sud-Est (Figure 1.15). La ride de Fairway, étroite, s'étend sur 600 km de long parallèlement à la Grande Terre de la Nouvelle-Calédonie, approximativement jusqu'à 22° S, et couvre une superficie comprise

entre 0 et 1000 m de profondeur avoisinant les 50 000 km² (Launey *et al.* 1979). Dans son prolongement sud, se situe le bassin de Fairway, pouvant atteindre 3 000 m de profondeur.

Bassin et Ride de Lord Howe

La longue ride de Lord Howe (2 000 km) est située plus à l'Ouest de la ride de Fairway, entre les bassins de Fairway et de Lord Howe. Sa superficie, pour une profondeur de 0 à 1000 m est de 53 000 km² (Launey *et al.* 1979) (Figure 1.16). La moitié Sud de la Ride de Lord Howe est à ce jour encore très mal cartographiée. Cependant, une fauchée effectuée au sondeur multifaisceaux (N/O Atalante) a permis de mettre en évidence la présence d'un certain nombre de monts sous-marins dans cette zone, encore non baptisés. Le bassin de Lord Howe est en grande partie inclus dans la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, excepté sa pointe Sud, située dans les eaux internationales. Il est relativement peu profond (~ 2 000 m en moyenne) et de taille modeste (~ 800 x 100 km).

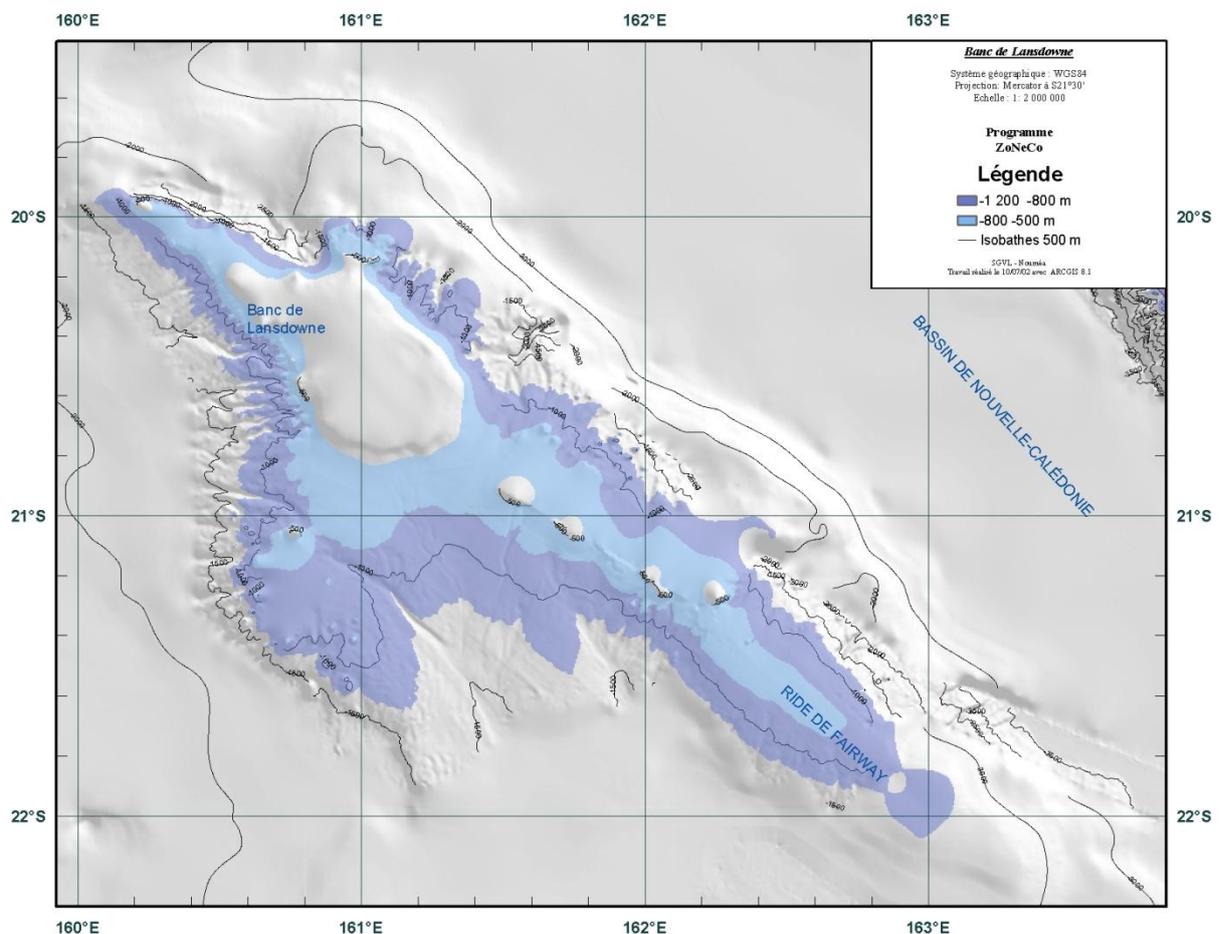


Figure 1.15 – Le Banc de Lansdowne, la Ride de Fairway (données ZoNéCo).

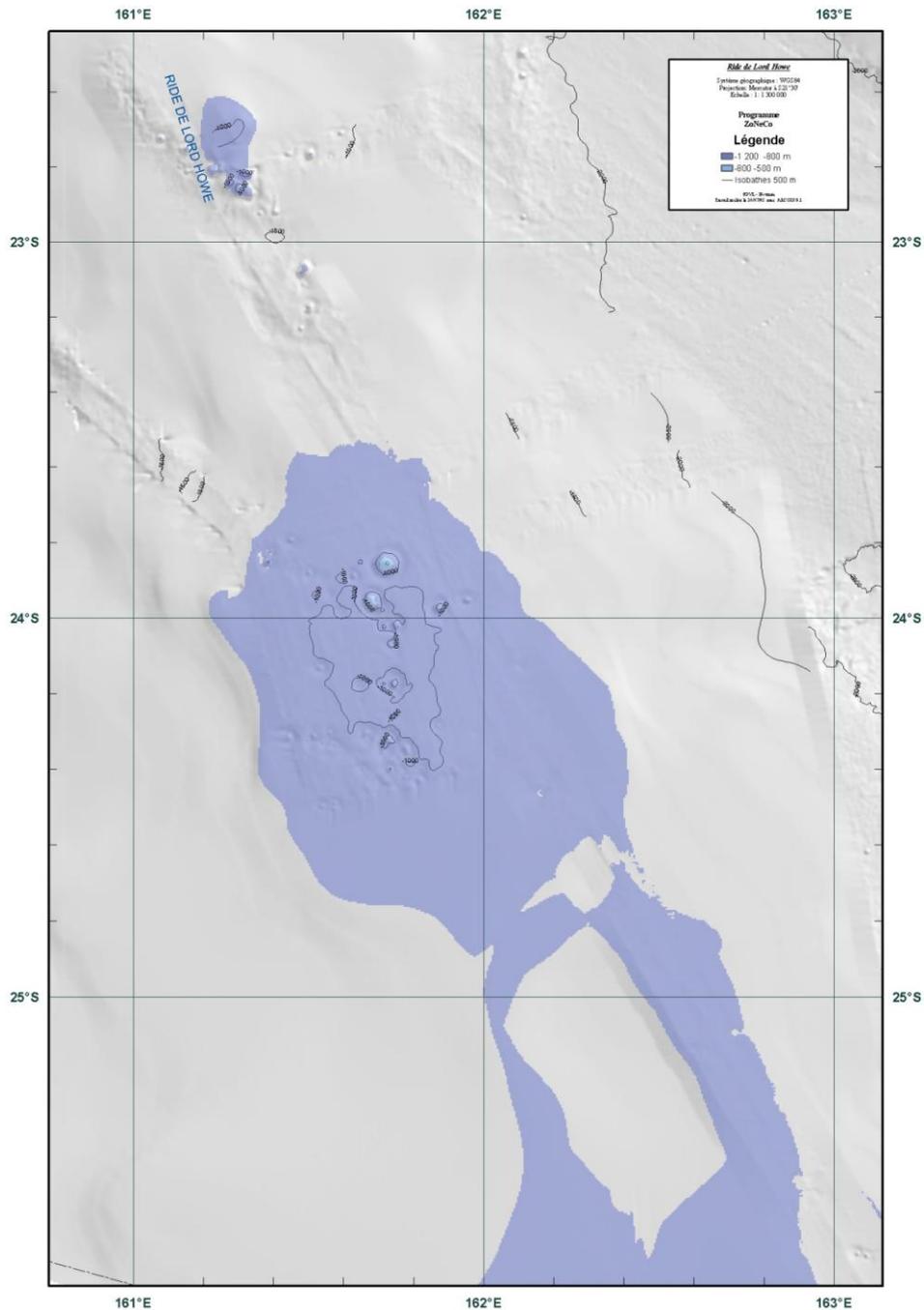


Figure 1.16 –La Ride de Lord Howe et ses monts sans nom (données ZoNéCo).

Plateau des Chesterfield – Plateau de Bellona – Banc du Coriolis

Le plateau des Chesterfield s'étend entre 19° et 20°20'S (Figure 1.17). Il est délimité par une couronne récifale d'atoll sur laquelle émergent quelques cayes de sable. Dans son prolongement sud, on retrouve le plateau Bellona, orienté NO-SE, entre 20°20'S et 22°S, jouxtant le banc du Coriolis à l'Ouest. Celui-ci encore mal connu d'un point de vue

cartographique, est situé entre 21° et 21°30'S. Sa surface apparaît extrêmement plate et régulière, avec des fonds très favorables au chalutage. Le tout s'étend sur une surface totale de 33 800 km² pour une profondeur comprise entre 0 et 1000 m (Launey *et al.* 1979).

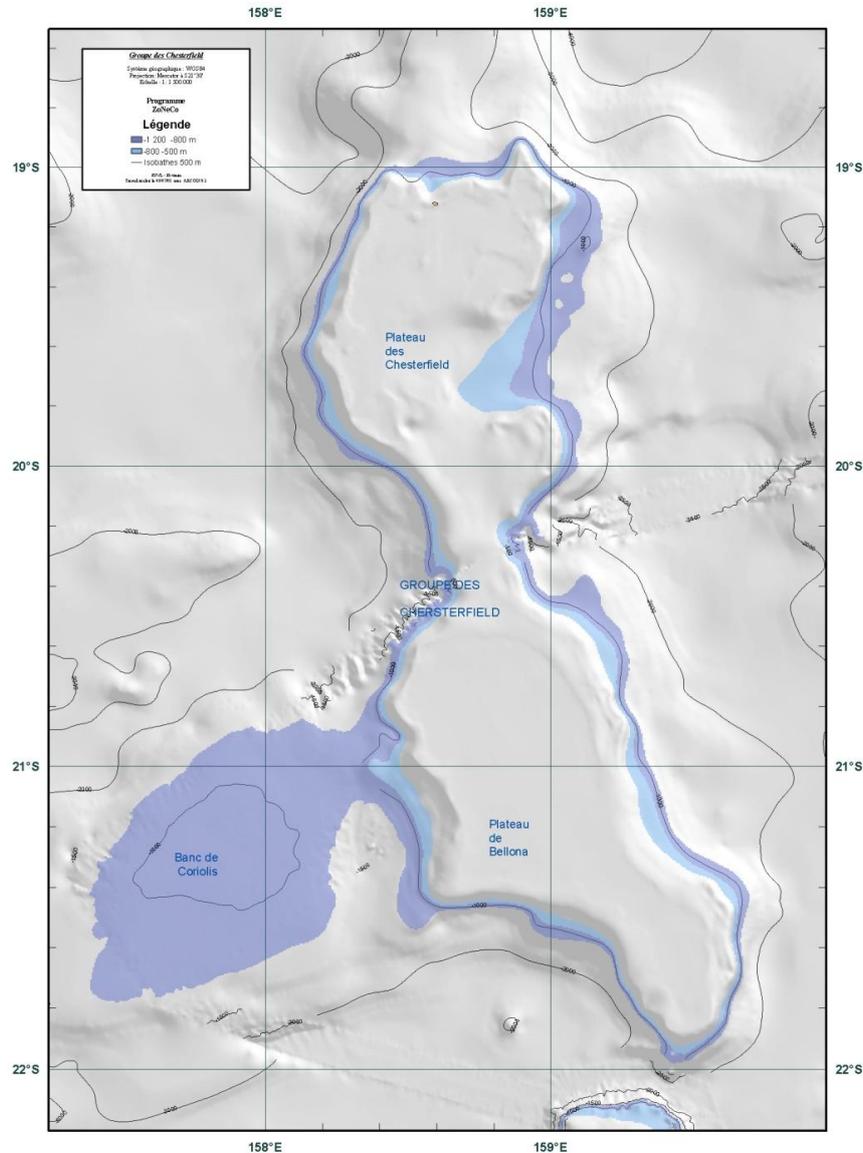


Figure 1.17 – Le Plateau des Chesterfield, le Banc de Bellona et le Banc du Coriolis (données ZoNéCo).

Bancs Sud Chesterfield – NOVA, ARGO, KELSO, CAPEL

Les 4 bancs alignés au Sud des Chesterfield sont compris entre 159° et 160° E. On retrouve : Le banc NOVA, par 22°05'S (limite nord) et 22°58' (limite sud), guyot de forme ovale, orienté N-S, culminant à -200 mètres de profondeur, présente une surface particulièrement plate et dure (Figure 1.18). Le banc ARGO, par 23°00'S (limite nord) et

23°25'S (limite sud), de forme générale circulaire, petite superficie. Le banc KELSO, par 23°45'S (limite nord) et 23°55'S (limite sud), petit banc très mal cartographié. Le banc CAPEL, par 24°30'S (limite nord) et + 25°25'S (se poursuit à l'extérieur des limites calédoniennes de la ZEE), structure sableuse et corallienne. L'ensemble de ces bancs couvre une superficie de 8 600 km² (entre 0 et 1000m de profondeur ; Launey *et al.* 1979).

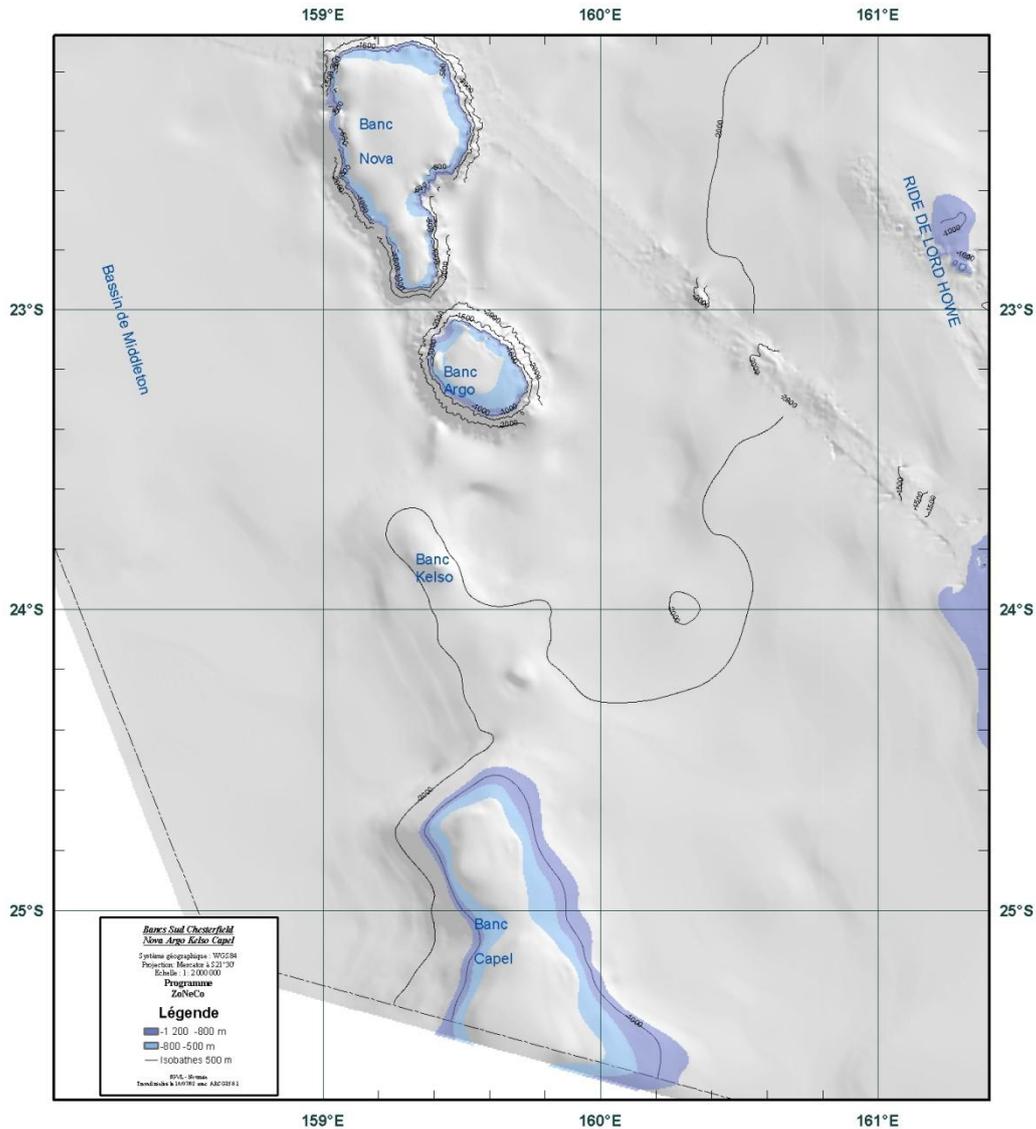


Figure 1.18 – Les Bancs Sud Chesterfield : Nova, Argo, Kelso, Capel (données ZoNéCo).

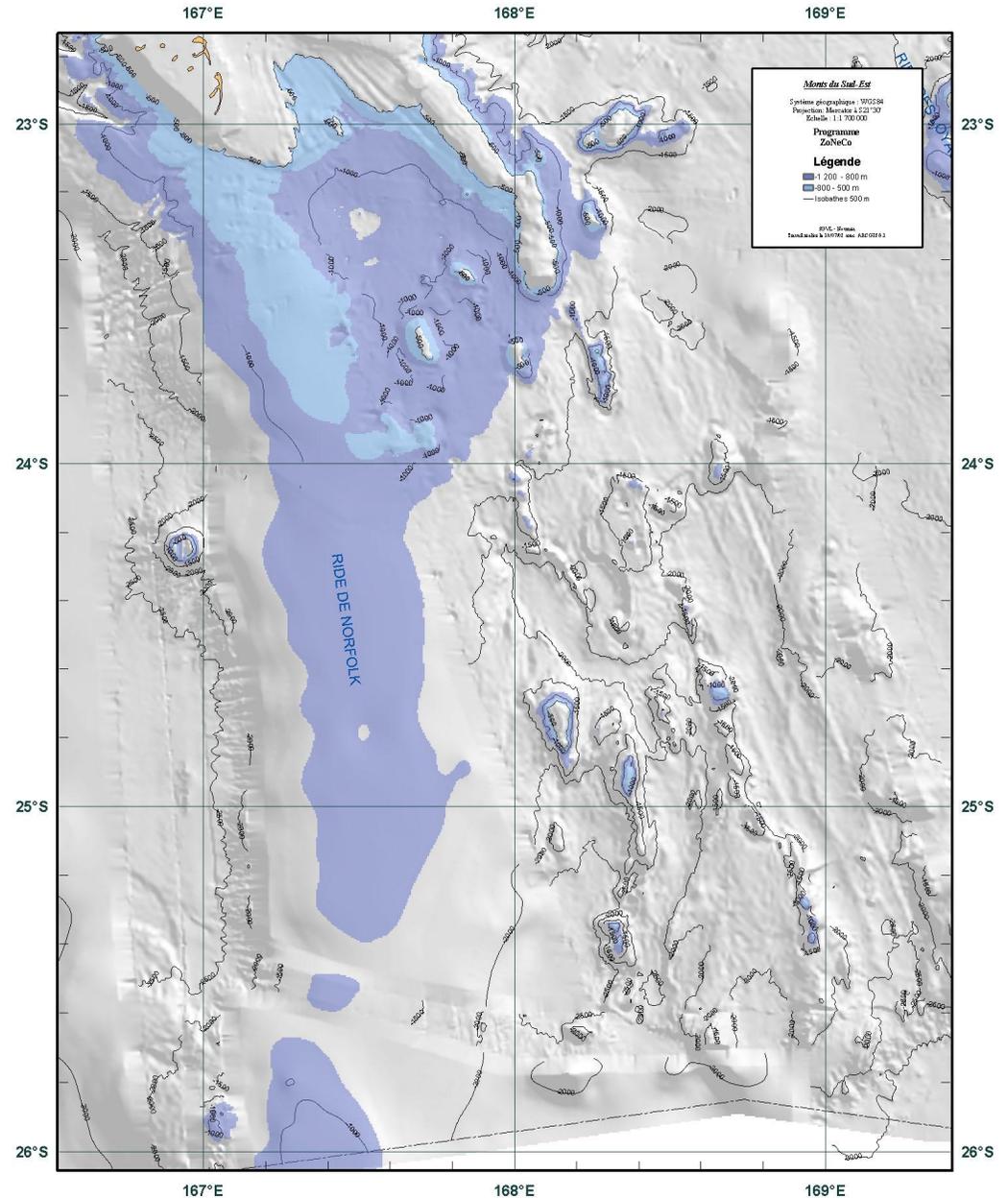
Zone SUD

La zone Sud correspond plus précisément au Sud-Est de la ZEE, qui comprend deux secteurs principaux : la Ride de Norfolk et le segment Sud de la Ride des Loyauté (Figure 1.14).

Ride de Norfolk

La ride de Norfolk, relativement étroite (100 km de large), s'allonge entre la Nouvelle-Zélande et la Nouvelle-Calédonie. Elle émerge dans sa partie Nord pour former la Grande Terre de la Nouvelle-Calédonie (axe NO-SE), et s'étend entre la partie Nord de cette dernière et la Nouvelle-Zélande sur 2000 km, avec un changement d'axe à mi-distance pour devenir Nord-Sud (Figure 1.19). Elle est constituée d'un chapelet de monts sous-marins, aux pentes généralement accidentées et abruptes. A l'Ouest de la Ride de Norfolk se situe le Bassin de Nouvelle-Calédonie, limité au Nord par la remontée des fonds au parallèle 19°S et au Sud par la Nouvelle-Zélande. Ce bassin est très allongé et à fond plat.

Figure 1.19 – La Ride de Norfolk et ses multiples monts sous-marins (carte ZoNéCo).



Bassin Sud et Ride des Loyauté

Le Bassin Sud de la Ride des Loyauté comporte des fonds plats, de profondeur variant de 2 000 à 3 500 mètres, excepté au 26°S (1 500 m) (Figure 1.20). Il sépare la Grande Terre à l'Ouest de la Ride des Loyauté à l'Est. La ride des Loyauté se situe donc entre ce premier bassin à l'Ouest et le bassin sud-fidjien à l'Est. Elle présente une géomorphologie complexe, avec fractures et alternance relativement régulière de terres émergées, dont les Iles Loyauté, et immergées.

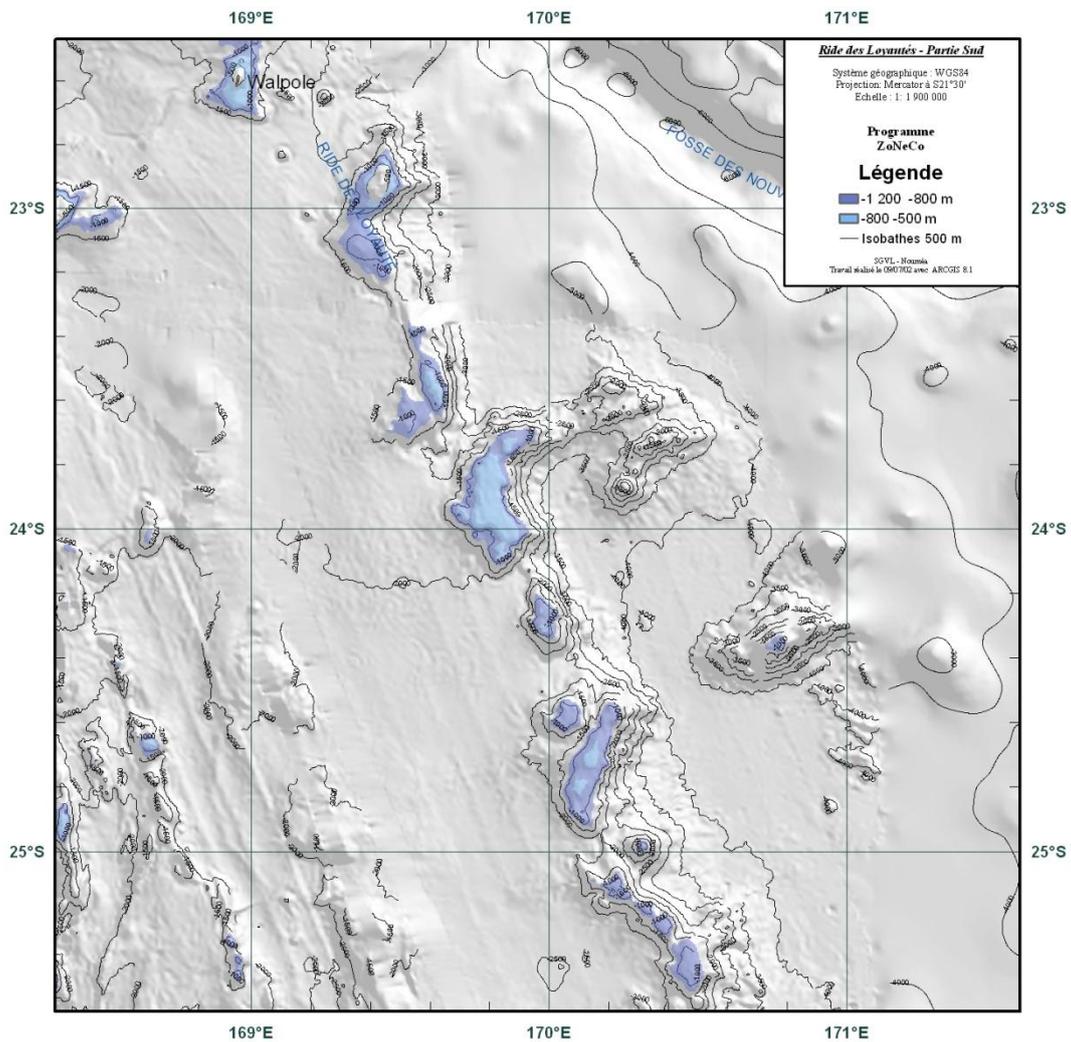


Figure 1.20 – La Ride des Loyauté : segment sud immergé (carte ZoNéCo).

Zone EST

La zone Est de la ZEE (Figure 1.14) comprend 1 secteur principal : Matthew et Hunter, noyés dans la Fosse des Nouvelles-Hébrides (Figure 1.21). Cette fosse arquée correspond à une zone de subduction entre la plaque Indo-Australienne sous-jacente à la plaque Pacifique (Daniel 1982). Elle présente une profondeur maximale déterminée à - 9 174 m (~ 12°30'S) (Faleyev *et al.* 1977).

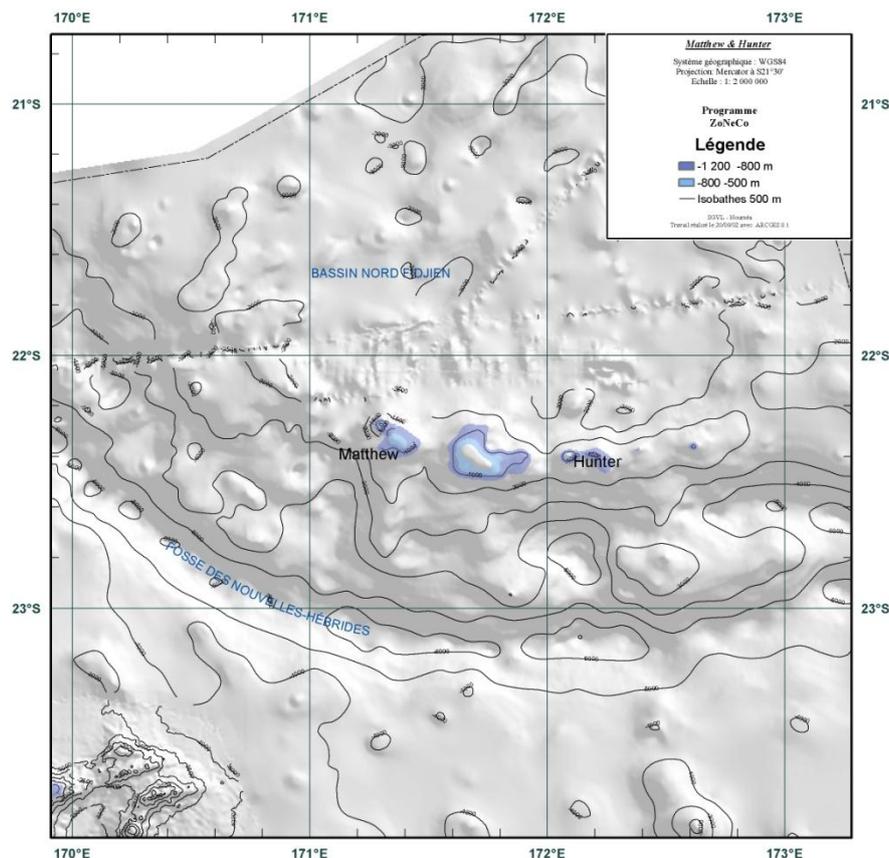


Figure 1.21 – Matthew et Hunter (carte ZoNéCo).

I.3 ■ LES MONTS SOUS-MARINS.....

▫ Définition générale et structure

Menard (1964) définissait les monts sous-marins comme étant « des élévations isolées d'au moins 1 000 m au-dessus du fond marin environnant, présentant une forme circulaire ou elliptique, à plate-forme sommitale de surface limitée et à pentes relativement abruptes ».

Aujourd'hui, la recherche moderne admet des monts sous-marins de 50-100 m de haut (Smith & Cann 1990). Ils peuvent avoir des formes diverses quoiqu'ils soient généralement coniques, avec une base circulaire, elliptique ou plus allongée, présentant souvent typiquement une forme de volcan et une composition géologique basaltique, confirmant dans la plupart des cas une origine volcanique (Craig & Sandwell 1988). Plusieurs facteurs (caractéristiques du conduit magmatique, type d'éruption, viscosité du magma, environnement tectonique...) peuvent influencer la morphologie externe du mont (forme plus ou moins conique et pente douce ou plus abrupte). Ceux isolés ou sans origine volcanique claire semblent être moins communs. Ces dernières années, les géologues ont confirmé qu'un certain nombre de monts sous-marins sont des volcans sous-marins actifs (dans les îles d'Hawaii et aux Samoa, ou encore en Polynésie française). Si le mont sous-marin est tronconique, à sommet plat, alors on parle de guyot.

▫ Répartition mondiale

Contrairement à ce que déclara H. N. Moseley quand il retraça les trouvailles de l'expédition Challenger à l'Académie Royale, en 1880, prétendant qu' "*il n'existe pas de montagnes et de vallées au fond des océans*", on sait aujourd'hui que parmi les environnements de haute mer, les monts sous-marins constituent l'un des reliefs les plus répandus à la surface de la Terre (Hillier & Watts 2007) (Figure 1.22) mais n'ont pour autant été étudiés que depuis quelques dizaines d'années.

Le moyen le plus direct de détecter et caractériser les monts sous-marins est la cartographie bathymétrique précise (notamment par l'utilisation de sondeurs multifaisceaux à bord des navires) mais relativement longue et onéreuse. A titre indicatif, la cartographie bathymétrique complète des océans prendrait 200 ans de navigation pour un coût estimé à plusieurs milliards de dollars (Carron *et al.* 2001). L'altimétrie satellitaire constitue une solution alternative, au rendement plus efficace en termes de couverture spatiale mais avec une résolution moindre. La meilleure procédure est certainement de combiner ces deux méthodes, finalement complémentaires. La bathymétrie venant peaufiner la cartographie de fonds détectés comme étant potentiellement plus intéressants que d'autres par l'altimétrie (Wessel *et al.* 2010).

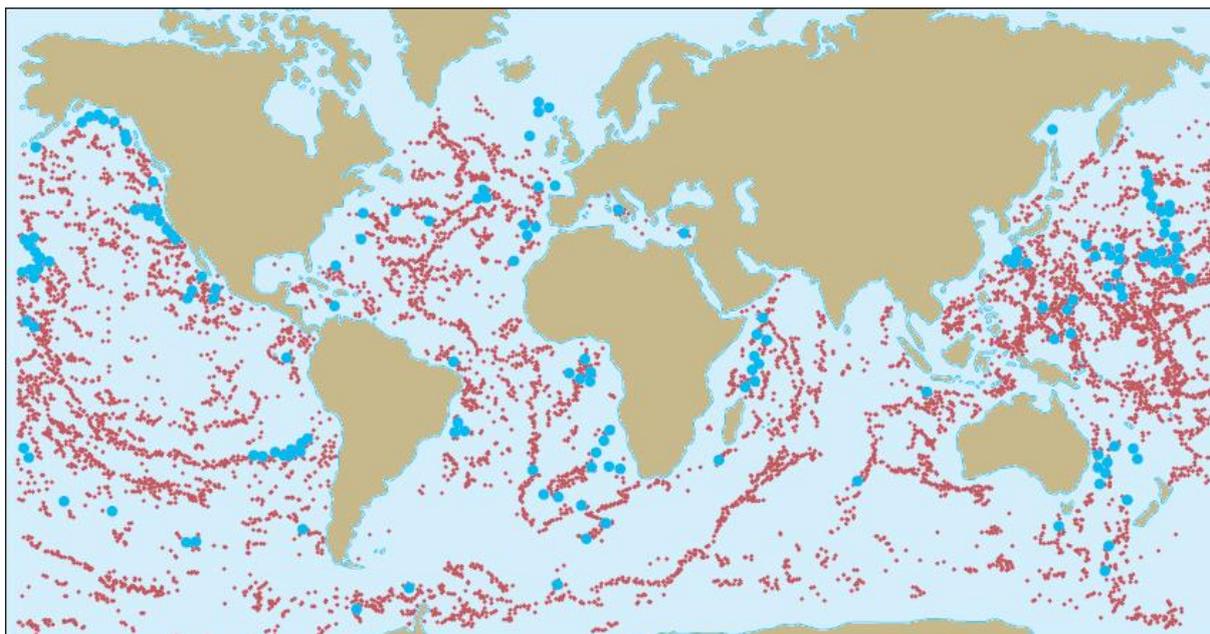


Figure 1.22 – Distribution spatiale des monts sous-marins mondiaux. Note : les points rouges localisent les monts sous-marins et les cercles bleus indiquent les monts sous-marins sur lesquels il y a des données scientifiques. Source : Kitchingman *et al.* 2007a, “Seamount Abundances and Numbers”.

Le nombre de monts sous-marins dispersés sur les fonds océaniques n’est pas connu et reste à ce jour très difficile à évaluer étant donné qu’un grand nombre d’entre eux restent certainement à découvrir au vu de l’importance du plancher océanique n’ayant pas encore été cartographié. Les valeurs proposées varient considérablement d’une étude à une autre et peuvent être discutées largement étant donné la définition et la limite de taille que l’on admet dans ces différentes études (le nombre de monts sous-marins dépend de la hauteur utilisée pour les définir). Par exemple, alors que Wessel (2001) mentionne l’existence de près de 12 000 monts sous-marins, Kitchingman & Lai (2004b) parlent de 8 500 à 142 000 monts (en fonction des paramètres considérés). Wessel *et al.* (2010) font un recensement global réactualisé des monts sous-marins. Pour plus de cohérence et d’homogénéisation des résultats, ils ont admis comme Pitcher *et al.* (2007) une limite à 1 500 mètres de hauteur pour séparer les petits monts des grands, ce qui correspond par ailleurs au seuil actuel détectable par altimétrie satellitaire. Leurs estimations chiffrées atteignent environ 125 000 monts sous-marins > 1 km de hauteur dans le monde, mais cette valeur pourrait être comprise entre 45 000 et 350 000. D’après Wessel *et al.* (2010), on compterait plus de 100 000 monts de plus de 1 000 m pour l’océan mondial. Pour les monts > 100 m, les incertitudes sont beaucoup plus importantes, le modèle de Wessel *et al.* (2010) prédisant 25 millions d’unités (avec un écart-type allant de 8 à 80 millions).

Dans l'océan Pacifique, Batiza (1982) estimait qu'il y avait probablement 22 000 à 55000 monts sous-marins dans la zone, dont 1 500 à 2 000 étaient d'anciens guyots actifs. Hillier & Watts (2007) parlaient de 5 681 monts sous-marins au niveau mondial détectés à partir de sondages bathymétriques sur navire, et peut-être 40 076 monts sous-marins au total. Plus récemment, Costello *et al.* (2010) ont annoncé une prévision de 68 669 monts sous-marins > 1 000 m de haut. Il est toutefois à prendre en compte qu'il ne s'agit là que d'estimations. Même si quantité d'études ont été menées sur certains monts sous-marins, leur recensement est loin d'être achevé et les données cartographiques encore incomplètes poussent certainement à sous-estimer leur nombre réel. D'après Costello *et al.* (2010), pour la seule zone Pacifique, la fourchette des valeurs relatives au nombre de monts sous-marins s'étend de 1900 à 130 000.

Ces estimations sont faites d'après l'altimétrie satellitaire qui examine les anomalies gravitationnelles de la surface de l'océan, lesquelles peuvent être liées aux ondulations du plancher océanique. Quoiqu'il en soit, le plus petit et profond mont sous-marin ne peut ainsi pas être détecté, ce qui peut fausser le recensement. La base de données en ligne Seamountsonline estime que moins de 400 monts sous-marins ont été échantillonnés, et parmi eux, moins de 100 l'ont été de façon détaillée. Les monts sous-marins parsèment chacun des bassins océaniques du monde, avec des distributions variables en fonction de l'espace et du temps. La majeure partie du volcanisme de la planète se réalise au niveau du plancher océanique, avec une activité importante au niveau du bassin océanique Pacifique, ce qui explique que près de la moitié des monts sous-marins du globe se situent dans l'océan Pacifique (Wessel 2001), les autres parsemant les océans Atlantique et Indien, avec une prépondérance moindre pour l'hémisphère sud.

▫ Répartition SO Pacifique et Nouvelle-Calédonie

La plaque indo-australienne portant la Nouvelle-Calédonie se déplace vers le Nord-Est, glissant sous la plaque pacifique (Figure 1.23). La plaque Australienne est subductée sous l'arc des Nouvelles-Hébrides à une vitesse de 12 cm/an, selon un mouvement de convergence de direction OSO-ENE (Dubois *et al.* 1977). Cette subduction s'accompagne, vers 22°8S-169°8^E, de la collision entre la ride des Loyauté et l'arc des Nouvelles-Hébrides (Monzier 1993). La Nouvelle-Calédonie est située à environ 250 à 300 km au Sud-Ouest de la zone principale de subduction qui s'étend parallèlement à la chaîne d'îles du Vanuatu.

Le cadre structural du Sud-Ouest du Pacifique

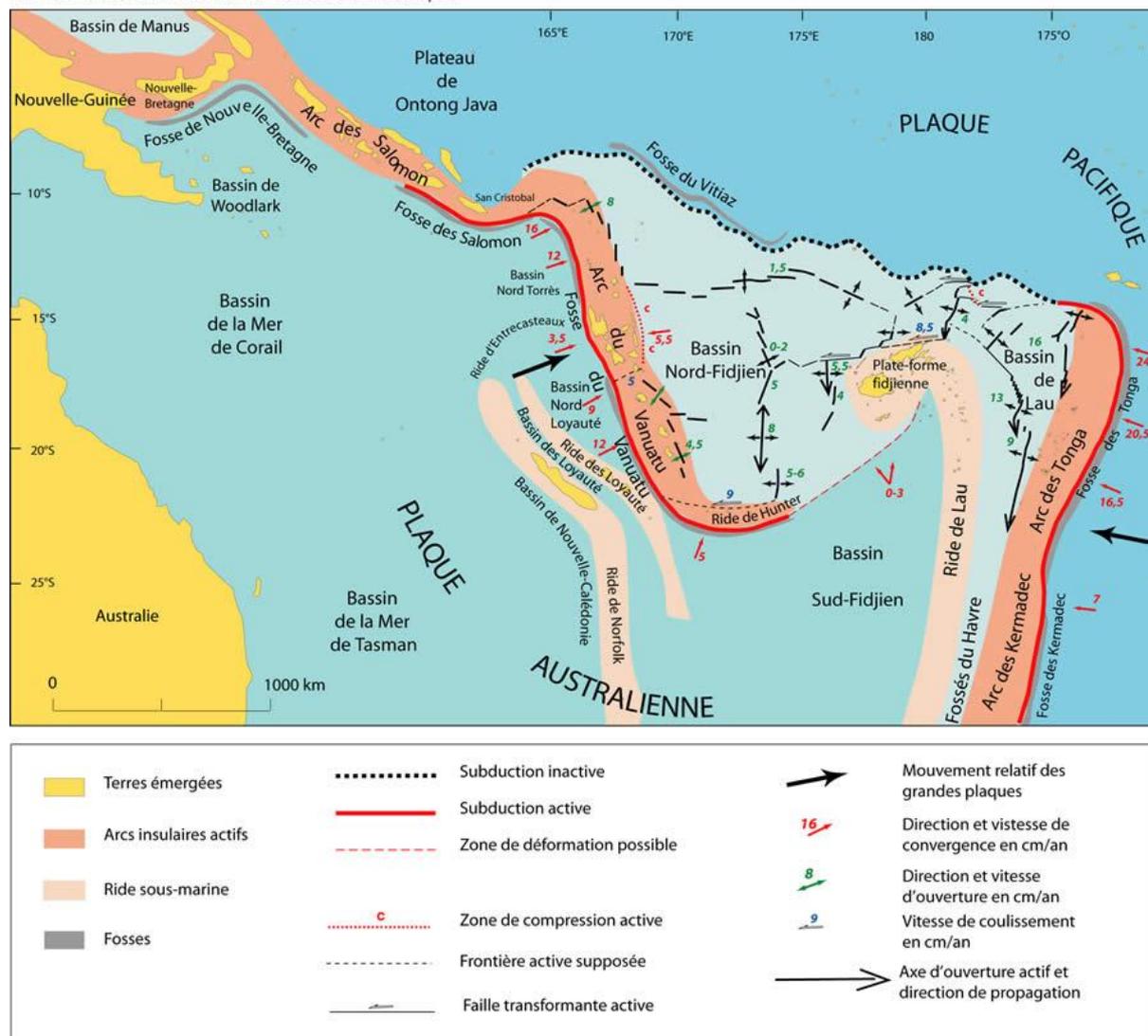


Figure 1.23 – Cadre structural du Sud-ouest du Pacifique. La Nouvelle-Calédonie, posée sur la plaque australienne, jouxte sa limite côté Est. Source: <http://acces.inrp.fr/santo/pedagogie/syntheses/cadre-structural>

En raison de cette intense activité volcanique et tectonique régnant dans le Pacifique, une part significative des monts sous-marins connus dans le monde y sont situés, souvent isolés, parfois groupés (Figure 1.22).

Au sein de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, au niveau des quatre principales rides recensées, la ride de Lord Howe et celle de Fairway à l'Ouest, entre l'Australie et la Grande Terre, sont relativement peu marquées et 'pauvres' en monts. En revanche, les rides des Loyauté (parallèle à la Grande Terre) et la partie nord de la ride de Norfolk, à l'Ouest et Sud-ouest respectivement présentent des reliefs beaucoup plus tourmentés et souvent issus d'un volcanisme de points chauds. Les monts sous-marins présents dans la ZEE sont donc essentiellement situés dans la partie sud à sud-est de la zone, sur ces deux dernières rides,

Norfolk et sur la moitié sud de la ride des Loyauté (Figure 1.19 et 1.20). On y trouve une quantité assez importante de monts ayant été cartographiés lors de campagnes exploratoires et baptisés pour la plupart. Certaines de ces formations ont évolué en guyots de grandes dimensions. Les caractéristiques (noms, coordonnées géographiques, cartes) de l'ensemble des monts sous-marins de Nouvelle-Calédonie sont fournies en Annexe 1.

▫ Des systèmes "isolés"

Des recherches *in situ* sont depuis quelques dizaines d'années consacrées aux monts sous-marins et plus précisément à l'étude de l'hydrologie, de la diversité biologique et de la géologie qui leur sont associées. On sait aujourd'hui que les monts sous-marins abritent d'importantes communautés écologiques et divers processus liés à la productivité des océans. Ils fournissent des habitats particuliers pour les poissons, et agissent comme des obstacles aux courants, ce qui augmente la dissipation de l'énergie marémotrice et le mélange océanique (Wessel *et al.* 2010).

◦ Conséquences abiotiques

De par leur relief particulier, avec des flancs pouvant atteindre 60° de pente, les monts sous-marins peuvent créer de véritables contrastes avec la plaine abyssale voisine plutôt plate. Un tel relief influe sur la circulation océanique environnante, créant vagues, jets, tourbillons et autres courants en circuit fermé (colonnes de Taylor ; Taylor 1917 *in* Rogers 1994). Devenant des obstacles sous-marins, les courants profonds sont forcés de part et d'autre vers la surface et les eaux remontent le long des pentes, créant des upwellings.

La hauteur, la structure, le regroupement des monts sous-marins entre eux ou non modifie leur influence sur l'environnement hydrologique (Staudigal & Clague 2010). De même, leurs hauteurs variables font que leurs sommets atteignent des couches d'eau plus ou moins profondes, où les paramètres de température et salinité peuvent être différents, tant en zonation verticale qu'horizontale (Kenyon 1978) créant dans la colonne d'eau différents habitats.

D'un point de vue pédologie, sur de nombreux monts sous-marins se forment des encroûtements polymétalliques (Wang *et al.* 2009), souvent cobaltifères (Hein 2002, Wang *et al.* 2011 ; apparaissant alors sur le bord extérieur de la région apicale des monts sous-marins,

sur les terrasses et sur de vastes ensembles, à des profondeurs de 800 à 2 500 mètres) ou riches en platine (Halbach *et al.* 1989), l'ensemble de ces dépôts minéraux ayant suscité beaucoup d'intérêt des prospecteurs miniers (Hein *et al.* 2010) dans le cadre d'une éventuelle exploitation industrielle. Bien que cette extraction n'ait pas encore débuté dans un cadre commercial, sa mise en place effective serait susceptible de causer certains impacts à terme (Hein *et al.* 2010).

◦ *Conséquences biotiques*

Les monts sous-marins, structure fragmentée, sont plus ou moins isolés les uns des autres, créant un véritable intérêt biogéographique. Leurs sommets, situés dans le système bathyal et abritant une faune encore très peu connue, sont isolés par les profondeurs abyssales environnantes (Richer de Forges 1998).

Leur structure géologique de nature volcanique constitue un substrat basaltique beaucoup plus dur que le plancher océanique environnant souvent formé de sédiments. Leurs colonisations faunistiques sont différentes de celles touchant le plancher océanique voisin. Elles présentent souvent un fort degré d'endémisme voire même du micro-endémisme (Castelin *et al.* 2010) sur une zone de couverture se limitant à quelques monts proches, fonctionnant alors comme des 'groupes d'îles' ou des 'chaînes' (Richer de Forges *et al.* 2000).

Les monts sous-marins sont donc de véritables foyers de biodiversité, abritant de très nombreuses espèces, pour lesquelles les taux d'endémisme y ont été estimés comme allant de 10 jusqu'à 50% pour des études à moyennes et grandes échelles (Stocks & Hart 2007, Würtz 2011). Une compilation des données réalisée en 1987 et relatives aux monts sous-marins mondiaux annonçait que 12 à 15% des espèces de poissons et d'invertébrés respectivement, signalées sur les monts marins leur étaient endémiques (Wilson & Kaufmann 1987) citant cependant des études mentionnant des taux compris entre 22 et 36% localement. Ces valeurs étant congruentes avec les résultats de Richer de Forges *et al.* (2000) annonçant la découverte de plus de 850 espèces appartenant aux macro- et mégafaunes sur les monts sous-marins de la mer de Tasmanie et au sud est de la mer de Corail, parmi lesquelles 29 à 34% étaient nouvelles pour la Science et potentiellement endémiques aux monts. Plus localement, sur les rides de Norfolk et de Lord Howe situées au sud de la Nouvelle-Calédonie, 31 à 36% des

espèces sont considérées comme endémiques (Richer de Forges *et al.* 2000). Plus à l'ouest, sur les monts sous-marins de Tasmanie, des taux proches de 35% d'endémisme ont été trouvés (Koslow *et al.* 2001). Plusieurs autres études ont révélé des taux encore plus élevés comme par exemple dans le Pacifique au large du Chili, où les taux s'élèvent à 44% pour les poissons et 52% pour les invertébrés vivant sur le fond (Parin *et al.* 1997). Il a été supposé que ce caractère distinctif est la conséquence d'un isolement géographique d'abord (Stocks & Hart 2007) et de façon induite génétique (Shank 2010). En effet, le caractère fragmenté de l'habitat, synonyme de discontinuité écologique, crée un isolement plus ou moins marqué des peuplements (Richer de Forges *et al.* 2000).

Cependant, ces forts taux d'endémisme ne sont pas universels. En effet, sur le guyot Great Meteor en Atlantique nord par exemple, un des plus explorés de la zone et le premier où la macro et méiofaune ont été étudiées (Hempel 1968), 9% des poissons étaient endémiques (Fock *et al.* 2002), et seulement environ 5 % sur les monts sous-marins hawaïens (Stocks 2004). De façon plus contrastée, Lundsten *et al.* (2009) annonçaient qu'aucune preuve d'endémisme n'avait été mise en évidence dans leurs travaux relatifs à l'étude de la mégafaune de trois monts sous-marins au large de la Californie. McClain *et al.* (2009) précisait que malgré la similitude des compositions des communautés faunistiques trouvées sur ces mêmes trois monts, et ailleurs que sur ces monts, leurs résultats constituaient les preuves préliminaires que ces communautés peuvent être tout de même structurées différemment. Selon McClain *et al.* (2009), la faune des monts sous-marins pourrait potentiellement être une source de larves pour des habitats différents des monts sous-marins, où les conditions de vie ne seraient pas obligatoirement optimales.

Certaines études (Samadi *et al.* 2006, McClain 2007, O'Hara 2007) précisent que les explorations en eaux profondes faisant défaut, l'appréciation la plus juste de l'endémisme reste difficile à réaliser. L'apparente endémicité observée ou du moins son estimation forte pourrait être biaisée car uniquement due aux lacunes d'échantillonnage des sites environnants. On peut par ailleurs considérer que les monts sous-marins encore vierges à ce jour de toute exploration scientifique sont susceptibles de permettre davantage de découvertes spécifiques. De plus, il existerait des variations, plus ou moins marquées en termes de richesse spécifique en fonction des localités (jusqu'à plus de 250 espèces nouvelles trouvées sur cinq monts de la seule ride de Norfolk en Nouvelle-Calédonie, Richer de Forges *et al.* 2000) ceci conduisant alors à une perpétuelle révision des taux.

Le relief érigé des monts sous-marins perturbe la circulation océanique et dévie certains courants marins profonds, provoquant des upwellings. Ces phénomènes permettent un brassage et un enrichissement en nutriments du milieu, créant une zone isolée de production primaire riche et active au milieu de l'océan oligotrophe. Les courants renforcés autour des monts créent des conditions optimales pour les organismes qui se nourrissent de matière organique en suspension et qui constituent la communauté la plus abondante sur ces substrats durs (Richer de Forges *et al.* 2000). Les monts sous-marins sont donc des biotopes uniques dans les grandes profondeurs, abritant une faune essentiellement benthique (Rogers 1994) dominée par des organismes filtreurs (Koslow *et al.* 2001). Les coraux gorgonaires, sclératiniaires et antipathaires sont parfois particulièrement abondants (Rogers *et al.* 2007, Mortensen *et al.* 2008), et d'autres organismes, tels que des éponges, des hydroïdes et des ascidies sont également présents (Koslow *et al.* 2001). Des sédiments se déposent sur les monts, autorisant leur colonisation par des polychètes, oligochètes ou encore par des gastropodes (mollusques).

Grâce à ces systèmes d'upwelling, les monts correspondent donc à des régions océaniques de grande productivité biologique – laquelle a une incidence sur les ressources halieutiques (Froese & Sampang 2004) – au milieu de zones autrement plus pauvres de l'océan. On constate alors également souvent, grâce à l'eutrophie localisée et à la présence de plancton, de fortes concentrations d'espèces de poissons d'intérêt commercial, tels que les thons, l'hoplostète orange *Hoplostethus atlanticus* ou les béryx *Beryx spp.*, qui se rassemblent en bancs autour des monts sous-marins et vivent en association étroite avec les communautés benthiques (Gubbay 2002, Morato *et al.* 2010a).

De nombreuses études ont décrit la richesse spécifique et la diversité de la faune ichtyque associée aux monts sous-marins (Stocks & Hart 2007), ces espèces se regroupant régulièrement là en bancs pour des raisons trophiques ou de reproduction. En 1987, Wilson & Kaufmann ont référencé 450 espèces de poissons répertoriées sur plus de 60 monts. Rogers (1994) a quant à lui fourni un inventaire de 77 espèces commerciales pêchées sur les monts sous-marins. Selon Froese & Sampang, une liste préliminaire des poissons associés aux monts sous-marins comptait 535 espèces en 2004, suggérant alors que cette revue, considérée comme la plus exhaustive à l'époque, restait très incomplète, estimant le nombre d'espèces de poissons associés aux monts sous-marins proche du millier. Dans ce même article, Froese & Sampang proposaient en annexes, un recensement préliminaire des espèces ichtyques par

localité, par mont sous-marin ainsi qu'une liste des poissons importants d'un point de vue commercial. Parmi les poissons actuellement reconnus comme associés aux monts sous-marins, 365 espèces démersales ou benthopélagiques vivent et se nourrissent sur ou près du fond, tandis que 170 espèces pélagiques vivent et se nourrissent dans la colonne d'eau au-dessus et autour des monts sous-marins (Froese & Sampang 2004). Les résultats de Morato *et al.* (2004) sont venus compléter cette précédente liste en élevant à 798 le nombre d'espèces de poissons signalés sur et autour des monts sous-marins, soit 2,8% des espèces connues (Morato & Clark 2007), en notant cependant que ces espèces ne sont pas toutes exclusives aux monts sous-marins mais peuvent par ailleurs être largement présentes sur les pentes et plateaux continentaux.

Les parties sommitales des monts sous-marins peuvent par ailleurs abriter d'autres espèces animales telles que les thons et marlins (Fonteneau 1991, Holland 1999, Holland & Grubbs 2007, Morato *et al.* 2010b), espadons (Campbell & Hobday 2003), requins (Litvinov 2007), mammifères marins (Yen *et al.* 2004, Kaschner 2007), tortues marines (Santos *et al.* 2007) ou même oiseaux marins (Haney *et al.* 1995, Monteiro *et al.* 1996, Yen *et al.* 2004, 2005, Thompson 2007), où ils se nourrissent de zooplancton, de petits poissons et céphalopodes. Certaines études ont cherché à déterminer s'il s'agissait d'animaux résidents ou davantage de 'visiteurs' de passage, se servant alors des monts sous-marins comme des points d'arrêt essentiels, notamment en tant que stations de nutrition, pour certains animaux migrateurs par exemple (Morato *et al.* 2008). La littérature sur l'association monts sous-marins et communautés faunistiques reste rare (Waring *et al.* 2001) mais il semble néanmoins que ces associations ne soient pas systématiques pour tous les monts, seuls ceux dont les sommets sont à moins de 400 m de profondeur se voient surmontés de telles agrégations.

L'inventaire biologique réalisé sur un seul mont permet de dénombrer plusieurs centaines d'espèces, certaines étant régulièrement nouvelles pour la Science. Les connaissances faunistique et floristique des monts sous-marins sont à ce jour encore partielles et il demeure indubitable que beaucoup reste à faire et à comprendre les concernant, d'autant que chacun a sa particularité géographique et/ou biologique. Ces écosystèmes restent fragiles et des investigations supplémentaires, notamment en génétique approfondie, sont nécessaires pour comprendre leur rôle d'oasis de la biodiversité pélagique profonde.

▫ Spéciation, dispersion et connectivité

De nombreux organismes marins, y compris la majorité des poissons démersaux, présentent une phase pélagique au début de leur cycle de vie, sous formes de gamètes et/ou de larves, généralement favorable à la dispersion. Cette dernière est *a priori* facilitée sur de grandes distances par la continuité tridimensionnelle des masses d'eau (Lutz *et al.* 1979, 1980, Won *et al.* 2003), et possiblement aidée par les courants (Adams & Mullineaux 2008).

Le mode de vie des poissons adultes est en revanche généralement plus sédentaire, qu'il s'agisse de poissons récifaux (Leis & Carson-Ewart 2000) ou bien profonds (Masuzawa *et al.* 1975, Fourmanoir 1976, Ivanin 1987, Mundy 1990, Boehlert & Mundy 1992). Les auteurs indiquant que les larves et les juvéniles sont pélagiques avant de s'installer sur le fond. Ceci entraîne généralement la formation de peuplements structurés spatialement (Leis & Carson-Ewart 2000, Carlsson *et al.* 2011).

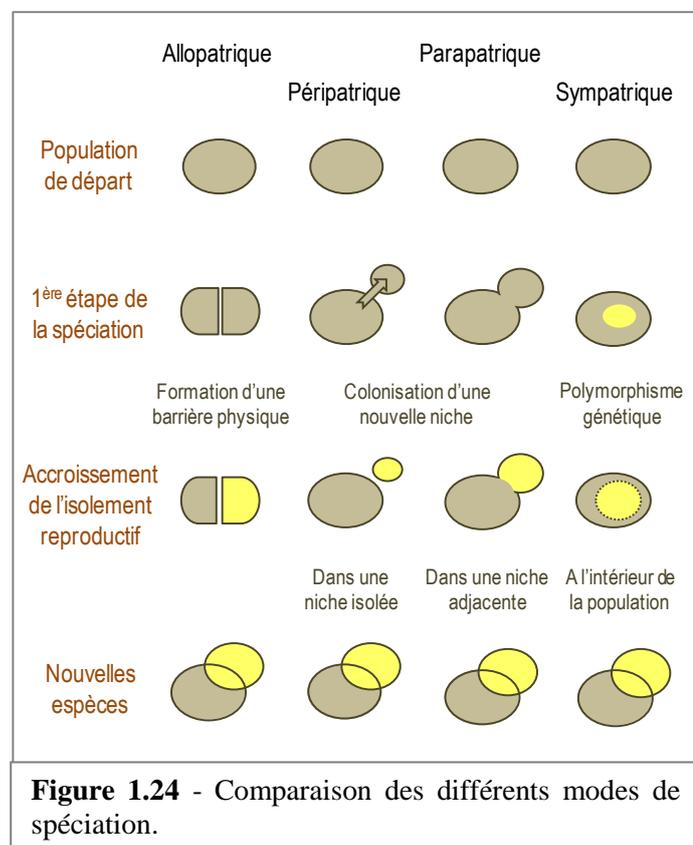
Bayer *et al.* (2011) ont mis en évidence un mécanisme de colonisation opportuniste, ou plus précisément de recolonisation, par certaines espèces pionnières, d'une source hydrothermale après une éruption volcanique, alors stérilisée de ses anciennes communautés faunistiques. Les auteurs expliquent cette réoccupation spatiale par l'arrivée de larves depuis des populations sources lointaines, grâce au transport océanique. Mullineaux *et al.* (2010) présentent eux aussi des résultats allant en ce sens, en mettant en évidence une recolonisation du site par des espèces dont les populations connues sont éloignées, jusqu'à 350 km plus au Nord de la source hydrothermale pour le gastropode *Ctenopelta porifera*. Cependant, l'espèce est connue pour avoir une phase larvaire relativement courte, *a priori* insuffisante pour parcourir une telle distance en une trentaine de jours. L'équipe émet l'hypothèse que les larves pourraient emprunter des courants qui parcourent le fond des océans à de grandes vitesses (jusqu'à 10 m/s), telles de super-autoroutes sous-marines, ce qui expliquerait en partie cette capacité de dispersion à grande échelle.

De nombreuses études de génétique des populations ont mis en évidence un lien entre la durée de la phase larvaire et la structuration génétique des populations. Les organismes à longue phase larvaire – et donc *a priori* à capacité dispersive plus élevée – présentant une structuration moindre de leurs populations (Hedgecock 1986, Grosberg & Cunningham 2001, Hellberg *et al.* 2002); la majeure partie des données étant toutefois principalement

disponibles pour les espèces peu profondes. C'est en partie ce qui explique que la capacité de dispersion des organismes marins a longtemps été considérée comme un élément déterminant dans les processus de divergence (Shuto 1974, Palumbi 1994, Lester & Ruttenberg 2005).

Cependant, l'environnement marin présente une certaine dualité antagoniste. Il peut faciliter les échanges pour les raisons invoquées plus haut, mais aussi créer des obstacles à ces échanges (Bailey *et al.* 1997, Shaw *et al.* 2004, Knutsen *et al.* 2007). La dispersion larvaire peut donc être ralentie, limitée voire interrompue par des barrières topographiques ou des phénomènes hydrologiques tels que courants croisés (Won *et al.* 2003), colonnes de Taylor (Rodén 1987), induites par l'interaction entre la topographie du milieu et la circulation de l'eau, ou des gyres isolés. Des études théoriques, des expériences de laboratoire et des études

sur le terrain, toutes relatives aux flux des masses d'eau autour des îles et/ou des monts sous-marins, ont montré l'effet de leurs perturbations, produisant des mouvements tourbillonnaires capables de remonter des nutriments par upwelling au-dessus de la thermocline (Hogg 1972, Emery 1972, Hogg *et al.* 1978, Pingree & Maddock 1980, Gordon & Hughes 1981, Simpson *et al.* 1982, Genin & Boehlert 1985, Rodén 1987). Cette résultante favoriserait la rétention larvaire et leur agrégation subséquente (Boehlert & Mundy



1993, Rogers 1994, Mullineaux & Mills 1997), autrement dit, réduirait la dispersion. Par ailleurs, bien que certaines larves d'organismes marins aient une capacité de dispersion sur de longues distances, des études montrent que la rétention larvaire officie souvent à proximité des sites de pontes, les populations s'auto-entretenant. Dans cette optique, les monts sous-marins induiraient une répartition très localisée des espèces et feraient alors office de centres régionaux de spéciation apparente (Figure 1.24), voire de sites refuges pour des populations en décroissance ou même vestiges (Wilson & Kaufman 1987). De même, si l'habitat est

fragmenté à une échelle supérieure à celle des distances de dispersion, l'isolement géographique devient le premier stade de divergence avant la spéciation (Paulay & Meyer 2002). Pour expliquer cette spéciation apparente, il est supposé que les espèces initiales se seraient adaptées aux conditions environnementales particulières de ces micro-écosystèmes dispersés et isolés dans l'océan. Cette adaptation aurait alors été à l'origine d'espèces nouvelles qui seraient restées cantonnées aux monts sous-marins du fait des grandes distances et des immensités abyssales qui séparent ces écosystèmes (Boehlert & Genin 1987). Les sommets des monts étant physiquement séparés par ces zones profondes aux caractéristiques environnementales différentes, les faunes qu'ils abritent ne sont pas censées être adaptées à l'ensemble de ces variantes. Cette discontinuité de paramètres est supposée réduire la dispersion des espèces inféodées à un biotope donné. Le degré d'endémisme observé au niveau de ces monts en est une preuve, d'autant qu'il a été montré qu'un nombre limité d'espèces pouvait être partagé entre monts adjacents, séparés de seulement quelques kilomètres, comme par exemple en Nouvelle-Calédonie avec 21% d'espèces partagées (Richer de Forges *et al.* 2000).

D'un autre côté, il a été proposé paradoxalement que les monts sous-marins pourraient être des sortes de tremplins favorables à la dispersion transocéanique des organismes et donc à la biodiversité océanique (Hubbs 1959, Rogers 1994). En effet, en étant l'un des uniques habitats au substrat dur dispersés à travers les océans mondiaux, ils constituent des sortes de cordons, de liens entre les différentes provinces biogéographiques. Il s'agirait alors de clés de passages faunistiques, les chapelets de monts constituant alors des corridors de dispersion, comme il l'a été suggéré lorsque plusieurs espèces de poissons que l'on pensait présentes uniquement en Atlantique Est ont été découvertes sur le guyot Bear, à l'extrême ouest de l'Atlantique Nord (Moore *et al.* 2003), ces espèces étant qualifiées alors « d'envahisseuses naturelles » (Moore *et al.* 2004).

La connectivité génétique (Figure 1.25), inverse de l'isolement, est définie comme la présence de contact, comme l'échange d'individus entre des sous-populations, ceci contribuant à maintenir un pool génétique local (Hedgecock *et al.* 2007). On peut admettre que les corridors de dispersion participent au maintien de la connectivité génétique des espèces concernées. Cette opération permettant une certaine conservation des communautés (Palumbi 2003).

La **connectivité génétique**, à l'inverse de l'isolement, est définie comme la présence de contact, comme l'échange d'individus entre des sous-populations, ceci contribuant à maintenir un pool génétique local (Hedgcock et al. 2007).

La connectivité génétique en milieu marin dépend en grande partie de la connectivité physique du milieu lui-même et de ce que ses caractéristiques environnementales (topographie, hydrographie, bathymétrie,...) autorisent. De nombreuses définitions ont été proposées pour la connectivité, mais la plus précise dépend en fait du modèle conceptuel de l'habitat qu'on lui associe.

Le modèle binaire :

Dans ce modèle, de type **habitat adapté (patches favorables) contre habitat hostile (barrières)**, la connectivité repose uniquement sur la définition de l'habitat hostile. Dans ce cas uniquement, elle n'est pas associée à la notion de **corridors**, mais à la fragmentation d'une matrice favorable par une matrice défavorable.

Dans ce modèle, on considère que la mesure de connectivité est une mesure de la **fragmentation** (par exemple la division d'une tache d'habitat favorable en deux taches séparées par une matrice défavorable, correspond à une **diminution de connectivité**).

Le modèle patch-matrice-corridor (Forman 1995) :

Plus largement utilisé. Ici, **la connectivité n'est pas équivalente à la fragmentation** mais en est un **facteur modulateur** :

- la fragmentation reflète la séparation des patches en plusieurs patches plus petits,
- la connectivité reflète la **présence de corridors** entre les patches.

Il existe une différenciation entre les **habitats favorables à la vie permanente**, et les **corridors (éléments de connexion)** qui sont eux aussi des habitats favorables mais transitoires. Un **corridor** est de nature différente de celle d'un patch d'habitat favorable. En général, cette distinction se base sur des critères de dimension et d'autres caractéristiques intrinsèques au corridor et qui rendent certains habitats favorables aux déplacements mais pas à la vie permanente. En milieu marin, on peut penser ici aux couloirs de déplacement offerts par la courantomie marine.

On considère dans ce cas, bien qu'on en ait peu de mesures empiriques, que **la connectivité peut soit aggraver l'effet de la fragmentation** (si elle est faible = fort isolement des patches), **soit atténuer ses effets** (malgré la fragmentation, une forte connectivité des patches par des corridors permettant les déplacements peut limiter ses effets).

Matrice : environnement entourant le(s) patch(es), le plus étendu et connecté, qui joue le rôle dominant dans le fonctionnement environnemental.

Patch : aire qui diffère de son environnement alentour. Les patches connectés entre eux assurent un moindre isolement des espèces, à la condition que la connectivité soit optimale.

Corridor : étroit cordon environnemental qui diffère de la matrice et qui connecte les patches entre eux.

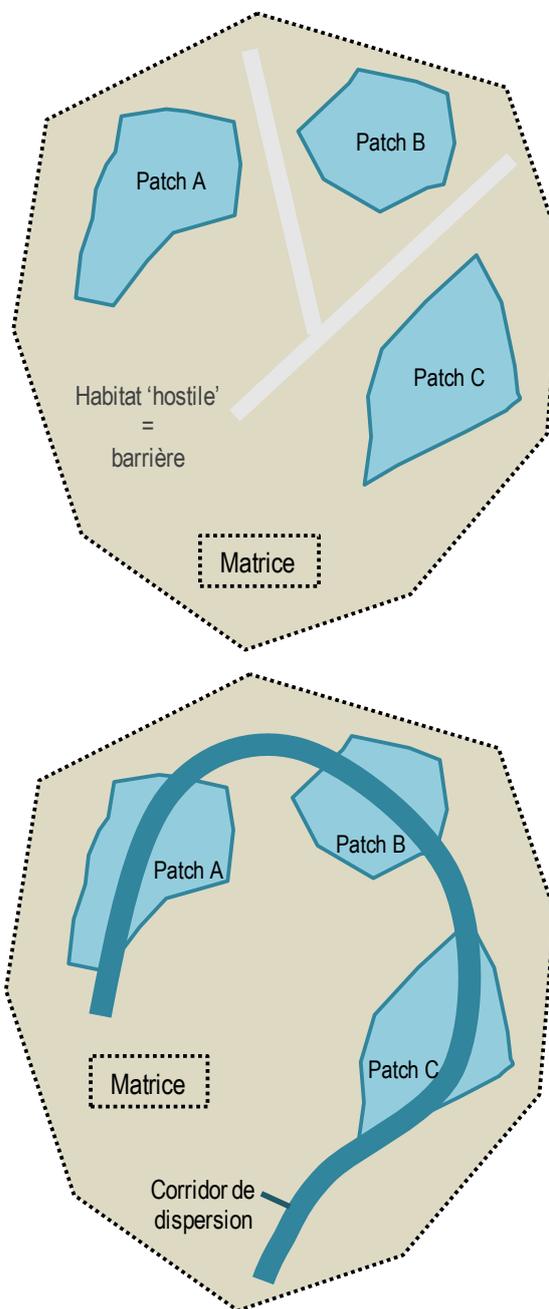


Figure 1.25 – La connectivité génétique est induite par la connectivité physique du milieu. D'après Kindlmann & Burel (2008). Illustrations : L. Lévy-Hartmann.

Les tremplins (*i.e.* les monts) contribueraient au maintien de cette connectivité entre populations marines distantes (Parsons 1996, Williams & Benzie 1998, Shulman & Bermingham 1995, Shulman 1998). Dans la même logique, Barber *et al.* (2002) ont montré que l'absence de monts empêchait la dispersion à grande échelle océanique des larves de *Haptosquilla pulchella* (Stomatopoda). En Indo-Pacifique, où de tels habitats sont nombreux, il ne semble pas y avoir de structure génétique des populations. De là, la forte similarité génétique entre ces populations éparpillées en Indo-Pacifique souligne à quel point les monts sous-marins sont importants dans le maintien de la connectivité entre populations.

La connectivité en milieu marin est donc une composante et un moteur du fonctionnement des écosystèmes puisqu'elle est directement liée au transport larvaire, sur des distances plus ou moins variables. De fait, la dissémination des larves à cycle benthopélagique est une des sources possibles de fluctuations du recrutement et de la structuration des communautés benthiques. La dispersion est donc un processus fondamental au cœur de l'évolution des populations. Sur le long terme, la dispersion contribue à façonner les patrons biogéographiques et sur un plus court terme, elle affecte la dynamique démographique et la résilience³ des populations et des communautés. Les caractéristiques environnementales et les facteurs hydrodynamiques tels que circulation océanique, marée, vent, mais aussi biologiques ('comportement' larvaire, durée de la phase larvaire, composition de la communauté,...) influencent cette dispersion. Bien que les caractéristiques intrinsèques aux monts sous-marins puissent constituer des obstacles à la dispersion des organismes entre sites très éloignés, de nombreuses espèces montrent peu de différenciation génétique de leurs populations à des échelles de quelques dizaines voire même centaines de kilomètres. A ce niveau relativement restreint, l'absence de différenciation génétique évidente et significative en lien avec la distance géographique a été interprétée comme la conséquence d'un large brassage au sein d'une sorte de bassin larvaire (Vrijenhoek 1997, Mullineaux *et al.* 2010). Le paradigme qui a longtemps prévalu voulait que le milieu océanique ouvert étant *a priori* un milieu dispersif, les populations s'en trouvaient très sujettes à la migration et donc fortement interconnectées par des échanges, conduisant alors à une unité panmictique. Pourtant, même en milieu marin, la migration peut être limitée, les échanges entre populations ne sont donc pas illimités, les populations peuvent alors être structurées dans l'espace en raison de flux de gènes moins conséquents. De là, des implications en termes de gestion et conservation des écosystèmes

³ La résilience est la capacité d'un écosystème ou d'une espèce à récupérer un fonctionnement ou un développement normal après avoir subi un traumatisme.

sont à prendre en considération, notamment pour ce qui concerne les ressources génétiques et les ressources exploitées. Il faut alors définir quels sont les ‘hot spots’ de la diversité génétique et essayer d’identifier les populations sources.

▫ Des zones de pêche trop convoitées

Bien que les connaissances scientifiques relatives à l’écologie et à la biologie des monts sous-marins soit encore assez limitée (voir la revue de Clark *et al.* 2010), il est évident qu’en étant à la fois des habitats permanents pour les organismes sédentaires et des stations relais pour les espèces migrantes, les monts sous-marins constituent des sites privilégiés où la concentration de poissons autour des monts est souvent importante. Ces regroupements ichthyques sont favorisés par la circulation d’eau particulière que l’on y observe ainsi que par la plus forte concentration de phytoplancton qui y est souvent associée. Il a par ailleurs été suggéré que les monts sous-marins pourraient jouer un rôle aux différents stades biologiques de certaines espèces, devenant alternativement zone de reproduction, de nurseries, de croissance et/ou d’alimentation. Cette hypothèse a d’ailleurs été émise pour *Beryx splendens* par Lehodey (1994) qui a proposé un cycle biologique, en détaillant le lien entre les différents stades de développement et les monts sous-marins néo-calédoniens (cf. Figure 1.33 p.78). De fait, les poissons se concentrant et évoluant en bancs autour des monts sous-marins deviennent plus vulnérables aux activités de pêche (Morato *et al.* 2006a), parfois pratiquées en excès, causant l’appauvrissement de leurs populations (Niklitschek *et al.* 2010). Les grands rassemblements de poissons accueillis par les monts sont capturés par plusieurs types de pêche (Clark & Koslow 2007), y compris par les chaluts qui raclent le fond, altérant significativement la mégafaune benthique capturée accessoirement (Anderson & Clark 2003, Mortensen *et al.* 2008). L’exploitation commerciale des ressources ichthyques des monts s’est rapidement développée dans les années 1990, touchant les eaux territoriales et internationales. Ces pêcheries ont d’abord ciblé les espèces à forte valeur commerciale telles que l’empereur *Hoplostethus atlanticus*, les béryx *Beryx spp.*, les Oreosomatidae et les sébastes *Sebastes spp.* (Clark & Koslow 2007). Pour l’empereur par exemple, les captures au niveau des monts sont passées de 30 à 80% des captures totales entre 1985 et 1995, puis se sont stabilisées à 60-70% (Clark & O’Driscoll 2003). Clark & Koslow (2007) considèrent que pour se faire, environ 80% des monts sous-marins connus dans la zone ont été exploités par les pêcheries.

La richesse biologique des monts sous-marins et leurs faibles superficies en font des milieux d’autant plus vulnérables que les organismes qui y sont associés ont généralement une

grande longévité et une croissance lente, comme chez l'empereur *Hoplostethus atlanticus* (Mace *et al.* 1990, Smith *et al.* 1995, Tracey & Horn 1999). Or les monts sous-marins sont de plus en plus menacés par une pêche qui va en s'intensifiant. Sans surprise, les conséquences écologiques de la pêche touchant le fond sont localement importantes, avec de nombreux animaux benthiques soustraits (Koslow *et al.* 2001, Clark & O'Driscoll 2003). Cette ponction perturbe l'écosystème et entraîne une modification radicale de la distribution, densité, diversité et composition des assemblages benthiques des monts. La surexploitation de ces espèces, par le prélèvement exagéré et perturbant l'équilibre de l'écosystème, a parfois engendré un véritable déclin faunistique au niveau de ces habitats, ajouté au dommage physique causé par le passage des chaluts. Pour Clark *et al.* (2000), la biomasse néo-zélandaise d'*Hoplostethus atlanticus* associée aux monts sous-marins a été estimée en 1997 à 20% de son niveau d'origine. Stone *et al.* (2003) déclaraient qu'un mont sous-marin vierge de toute pêche abritait le double de la biomasse relative aux monts exploités et qu'il n'existe pas de loi internationale portant spécifiquement sur la conservation des monts sous-marins situés pour la majeure partie dans les eaux internationales.

Les *Beryx spp.* sont rassemblés sur le sommet des monts sous-marins de dimensions réduites. Deux techniques de pêche sont utilisées pour les capturer : le chalutage benthique, le plus courant, ou la palangre de fond. Une pêche par chalutage, plutôt destructrice pour le benthos, a un impact certain sur l'habitat (Clark & O'Driscoll 2003, Koslow *et al.* 2001) et ne pourrait *a priori* se maintenir sans détruire la ressource et les biotopes, bien que l'impact précis sur les populations de *Beryx* ou des autres espèces des monts sous-marins soit inconnue. La pêche à la palangre de fond affecte moins directement le benthos mais la ponction réalisée sur des communautés biologiques aussi restreintes géographiquement a un impact mal évalué.

Des mesures de conservation et de gestion de l'accès à ces biotopes exceptionnels sont généralement recommandées et doivent être prises en compte dans l'établissement des pêcheries locales. Par exemple en mai 2001 en Nouvelle-Zélande, 19 monts sous-marins ont bénéficié d'une protection avec l'instauration d'une interdiction au chalutage sur le fond (Anon 2001, Clark & O'Driscoll 2003). Les monts sous-marins doivent être gérés de façon raisonnée avec toute la connaissance scientifique que cela implique, afin de préserver au mieux ces écosystèmes fragiles et les communautés biologiques qui y sont associées.

I.4 • SYSTÉMATIQUE DES BERYCIDAE.....

▫ **Définition actuelle de la famille**

◦ *Systématique*

L'ordre des Beryciformes comprend sept familles dont celle des Berycidae qui elle-même compte deux genres, les *Beryx* et les *Centroberyx* avec respectivement trois et sept espèces (voir classification simplifiée ci-dessous).

Classe des Actinopterygii

Ordre des Beryciformes

7 familles : Anomalopidae, Anoplogastridae, **Berycidae**, Diretmoidae,
Holocentridae, Monocentridae, Trachichthyidae

2 genres : Centroberyx, **Beryx**

10 espèces :

Beryx decadactylus Cuvier, 1829

Beryx mollis Abe, 1959

Beryx splendens Lowe, 1834

Centroberyx affinis (Günther, 1859)

Centroberyx australis Shimizu & Hutchins, 1987

Centroberyx druzhinini (Busakhin, 1981)

Centroberyx gerrardi (Günther, 1887)

Centroberyx lineatus (Cuvier, 1829)

Centroberyx rubricaudus Liu & Shen, 1985

Centroberyx spinosus (Gilchrist, 1903)

Tableau 1.B – Liste des espèces du genre *Beryx* avec correspondances vernaculaires françaises et anglaises (d'après Fishbase).

Nom scientifique	Auteur	Nom valide	Nom vernaculaire français	Nom anglais
<i>Beryx delphini</i>	Valenciennes, 1833	<i>Beryx decadactylus</i>	dorade rose / béryx commun (FAO)	Alfonsino
<i>Beryx longipinnis</i>	Barnard, 1925	<i>Beryx decadactylus</i>	dorade rose / béryx commun (FAO)	Alfonsino
<i>Beryx dodecadactylus</i>	Cuvier, 1829	<i>Beryx decadactylus</i>	dorade rose / béryx commun (FAO)	Alfonsino
<i>Beryx borealis</i>	Düben & Koren, 1844	<i>Beryx decadactylus</i>	dorade rose / béryx commun (FAO)	Alfonsino
<i>Beryx decadactylus</i>	Cuvier, 1829	<i>Beryx decadactylus</i>	dorade rose / béryx commun (FAO)	Red bream/ Alfonsino (FAO)
<i>Beryx mollis</i>	Abe, 1959	<i>Beryx mollis</i>	-	Baloon alfonsin
<i>Beryx splendens</i>	Lowe, 1834	<i>Beryx splendens</i>	béryx splendide / béryx long (FAO)	Splendid alfonsino
<i>Beryx affinis</i>	Günther, 1859	<i>Centroberyx affinis</i>	béryx australien (FAO)	Redfish
<i>Beryx gerrardi</i>	Günther, 1887	<i>Centroberyx gerrardi</i>	-	Bight redfish (FAO)
<i>Beryx lineatus</i>	Cuvier, 1829	<i>Centroberyx lineatus</i>	-	Swallow-tail (FAO)

◦ *Généralités taxinomiques*

Distribution : Océans Atlantique, Indien et Pacifique ouest et centre.

Les Berycidae présentent une large distribution à travers le monde (excepté dans le Pacifique Est), à des latitudes tropicales et tempérées et des profondeurs de 200-800 m pour *B. decadactylus* et 25-1300 m pour *B. splendens* (Paxton 1999). A l'exception de *B. mollis*, qui se trouve uniquement dans la mer de Chine, dans la partie ouest de l'océan Indien et au Nord-est de la Nouvelle-Calédonie (Yoshino & Kotlyar 2001, Akimoto *et al.* 2006), ces espèces sont distribuées dans tous les océans et habitent les eaux profondes le long de la pente continentale et près de monts sous-marins (Busakhin 1982).

Diagnose : 1 épine unique dans la nageoire pelvienne, 7 à 13 rayons mous. Pas de crénelure dans la nageoire dorsale, mais 4-7 épines dorsales de taille progressivement croissante de la première à la dernière, 12-20 rayons mous. 4 épines à la nageoire anale, 12-17 rayons mous chez *Centroberyx* ou 25-29 chez *Beryx*. 39-51 écailles sur la ligne latérale chez *Centroberyx* et 66-82 chez *Beryx*. 24 vertèbres. La majorité des espèces sont présentes dans les 200-600m. (Nelson 1994).

Berycidae, d'après Maul 1986

Corps ovale, comprimé, pédoncule caudal court. Angle entre préopercule et post-tempé dentelé mais sans épine. Grande bouche oblique. Deux supramaxillaires. Petites dents, en lignes, présentes le long des mâchoires inférieure et supérieure. Présence de dents palatines. IV-VIII épines dorsales. IV épines anales. 12-30 rayons anaux mous. 18-19 rayons principaux sur la caudale. Pas d'écailles ventrales. Ecailles de la ligne latérale non élargies. Distribués

dans tous les océans du monde, sauf en océan Arctique. Vivant près du fond, entre 200 et 300 m voire beaucoup plus. Très estimé comme poisson de consommation.

▫ **Le genre *Beryx***

◦ *Systématique*

Le genre *Beryx* comprend trois espèces (voir Tableau 1.B) : la daurade rose *B. decadactylus* Cuvier, 1829, appelée aussi le béryx commun ou béryx rond par certains pêcheurs de France (notamment en Bretagne), le Fūsen-kinme (nom japonais) ou *B. mollis* Abe, 1959, et enfin le béryx splendide ou béryx long, le *B. splendens*.

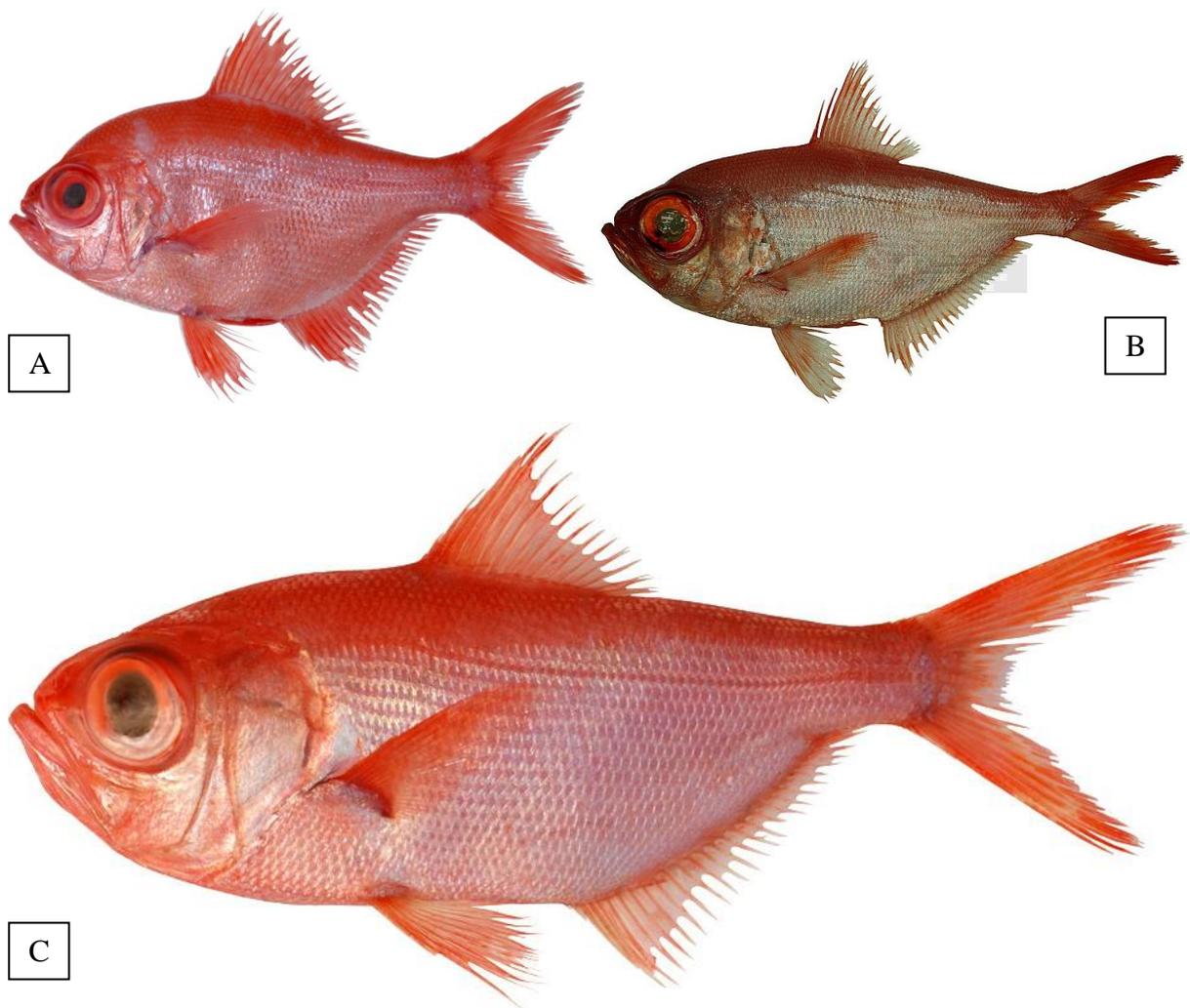


Figure 1.29 – **A:** *Beryx decadactylus* (39,4 cm LT ; Photographie : S. Iglésias – MNHN Concarneau). **B:** *Beryx mollis* (~25 cm LT ; Photographie : The Fish Database of Taiwan – Academia Sinica). **C:** *Beryx splendens* (27,2 cm LT ; Photographie : S. Iglésias – MNHN Concarneau). Les proportions ne sont pas respectées.

Confusion taxinomique et synonymie :

Il a longtemps été difficile de distinguer *B. mollis* de *B. splendens*. En effet, ces deux espèces sont morphologiquement si proches l'une de l'autre (Figure 1.29) que *B. mollis* a longtemps été considéré comme un synonyme junior de *B. splendens* (Woods & Sonoda 1973, Heemstra 1986). De plus, *B. mollis* étant de fait moins répandu que *B. splendens*, les données lui étant relatives sont moins nombreuses. Même au Japon où les deux espèces sont présentes, Shimizu (1984) et Yamakawa (1985) ne reconnaissent pas l'existence de cette troisième espèce dans le genre *Beryx*. C'est à partir d'une comparaison morphologique de spécimens de *Beryx spp.* échantillonnés au Japon que Yoshino *et al.* (1999) ont été en mesure de distinguer *B. mollis* de *B. splendens*, déclarant alors *B. mollis* comme une espèce biologique valide avérée. La confusion va plus loin puisque Hoarau & Borsa (2000) parlent de deux espèces jumelles sympatriques identifiées chez le poisson de profondeur *Beryx splendens*, révélés par deux clades distincts, séparés par environ 4-6 % de divergence nucléotidique mitochondriale, au sein des échantillons de Nouvelle-Calédonie. Plus tard, ce polymorphisme mitochondrial a été reconsidéré, et les auteurs (Akimoto *et al.* 2006), enrichis de nouveaux échantillons et d'une systématique du genre *Beryx* plus claire, ont parlé non plus d'espèces jumelles cryptiques mais d'espèces *B. splendens* et *B. mollis*, étendant alors la distribution de *B. mollis* aux eaux calédoniennes. Les différences morpho-anatomiques majeures entre les deux espèces sont présentées en Annexe 2.

I.5 ▪ *Beryx splendens* LOWE, 1834

▫ Définition de l'espèce

◦ Diagnose

***Beryx splendens* d'après Maul 1986**

La plus grande largeur de corps est égale aux 33-40% de la LS. La taille de l'orbite est environ égale aux 45% de la longueur de la tête. La profondeur du pédoncule caudal est égale à environ 30% de la longueur de la tête. Nageoire dorsale IV + (13) 14 (15). 25-27 branchiospines. 23-30 caecums pyloriques. Couleur : bord supérieur de la tête, iris, dos, nageoires et mâchoires internes d'un rouge vif. Flancs et parties inférieures du corps : rose clair argenté. Taille : 25-35 cm en général, jusqu'à 40 cm exceptionnellement. Les petits spécimens peuvent avoir des rayons mous dorsaux antérieurs très prolongés (typique pour le 2^{ème} rayon dorsal).

▫ **Biologie générale**

◦ *Croissance*

La détermination des paramètres de croissance d'une espèce est indispensable à la connaissance de la dynamique de sa population. Ainsi, la sclérochronologie (étude des pièces calcifiées pour estimation de l'âge des individus) a été réalisée dans les années 1990 sur des individus néo-calédoniens. L'existence d'*annuli* n'ayant pu être mise en évidence sur les écailles de *Beryx splendens*, seule la lecture des otolithes (*sagittae*) a fait l'objet d'une étude et a permis le calcul des paramètres de croissance de l'espèce (Massey & Horn 1990, Lehodey & Grandperrin 1996a, Anibal *et al.* 1998, Adachi *et al.* 2000). Il a été montré que ces microconcrétions calcaires sont de grande taille chez l'espèce et présentent des *annuli* nets. La réalisation de coupes fines pour examen au microscope a permis d'estimer la durée de formation du nucléus. Lehodey (1994) a ainsi déterminé que : (i) les femelles croissent plus rapidement que les mâles, (ii) les *B. splendens* âgés de 3 ans ont une taille (longueur à la fourche) de 24,9 cm pour les femelles et de 24,5 cm pour les mâles (déterminée à partir de la courbe de croissance de *B. splendens*, Figure 1.30 et Tableau 1.C), (iii) la différence entre les deux sexes s'accroît avec l'âge (Figure 1.30), (iv) à 10 ans, les mâles atteignent une longueur de 37,7 cm et les femelles 40,7 cm (Tableau 1.C), (v) l'âge maximum se situerait aux environs de 20 ans, certains individus étant toutefois susceptibles de dépasser cet âge avec des tailles supérieures à 50 cm.

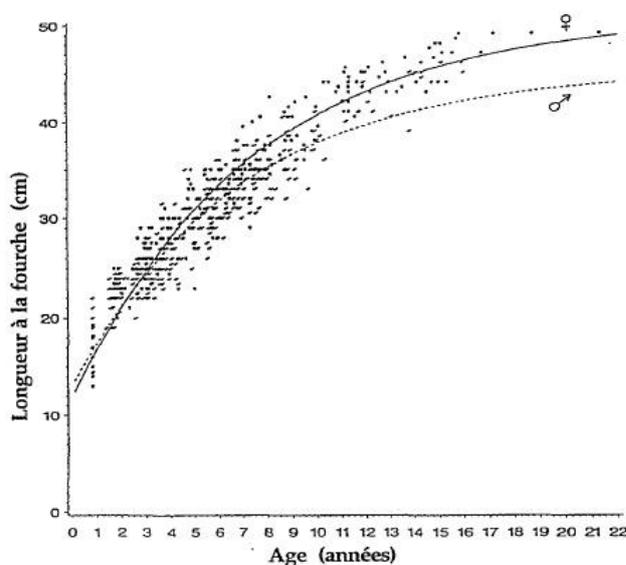


Figure 1.30 – Courbe de croissance de *Beryx splendens*, spécimens néo-calédoniens (d'après Lehodey 1994).

Globalement, en comparant ces conclusions avec celles des études réalisées dans d'autres localités, il n'apparaît aucune différence significative de la croissance des mâles ou femelles entre les spécimens de Nouvelle-Calédonie et ceux du sud-ouest de l'océan Indien (Santamaria *et al.* 2006). Il apparaît également que la croissance des mâles est similaire entre les bœufs des îles Izu (Japon) et ceux du sud-ouest de l'océan Indien (Santamaria *et al.* 2006). En revanche, il semble que la croissance de ces derniers diffère considérablement de celle des individus de Nouvelle-Zélande (Massey & Horn 1990).

Des différences de croissance des bœufs peuvent donc vraisemblablement être observées entre régions (Santamaria *et al.* 2006) (Tableau 1.C). Celles-ci pourraient être liées à des conditions hydrographiques variables (Rico *et al.* 2001, Lehodey & Grandperrin 1996b) ou à la disponibilité des aliments (Lehodey & Grandperrin 1996a) et au comportement alimentaire (Kakora 2005). Il a par ailleurs été mis en évidence que la taille moyenne des individus augmente avec la profondeur (Lehodey & Grandperrin 1996a).

Tableau 1.C – Longueur à la fourche (en cm) pour des âges compris entre 3 et 10 ans ; comparaisons des résultats trouvés dans la littérature avec ceux obtenus par Lehodey (1994) pour les spécimens néo-calédoniens (d'après Lehodey 1994). Note : les barres colorées sont proportionnelles à la grandeur de la valeur numérique.

	Région géographique	Origine l'échantillon	Réf	Âge (années)									
				3	4	5	6	7	8	9	10		
Mâles	Nelle-Calédonie	Rides Norfolk - Loyauté	1	24,5	27,3	29,7	31,8	33,6	35,2	36,6	37,7		
	Nelle-Zélande	Paoanui ridge	2	24,5	27,8	30,7	33,1	35,3	37,1	38,7	40,1		
	Nelle-Zélande	Palliser bank	2	26,3	28,9	31,2	33,2	35,1	36,8	38,3	39,6		
	Nelle-Zélande	Tuaheni high	2	27,1	29,5	31,8	33,8	35,7	37,4	38,9	40,4		
Femelles	Nelle-Calédonie	Rides Norfolk - Loyauté	1	24,9	28,2	31,0	33,5	35,7	37,6	39,3	40,7		
	Nelle-Zélande	Palliser bank	2	26,7	29,3	31,7	33,9	35,9	37,7	39,3	40,9		
	Nelle-Zélande	Tuaheni high	2	28,7	30,7	32,6	34,3	36,1	37,7	39,3	40,8		
Mâles et Femelles	Nelle-Calédonie	Rides Norfolk - Loyauté	1	24,7	27,7	30,3	32,7	34,8	36,6	38,3	39,7		
	Atlantique	New Year rise	3	25,0	28,8	31,8	34,3	36,3	37,9	39,2	40,4		
	Atlantique	Angular rise	3	29,9	32,8	35,2	37,3	39,1	40,5	41,8	42,8		
	Japon	Sagami bight (Masu)	4	29,6	34,1	37,3	39,7	41,4	42,6	43,5	44,1		
	Japon	Zunan sea	4	23,2	28,4	32,7	36,3	39,3	41,8	43,9	45,6		
	Japon	Kanto District	9	26,3	29,8	32,9	-	-	-	-	43,2		
	Japon	Sagami bay (Ike)	5	25,7	30,0	32,8	34,6	35,7	36,5	36,9	37,2		
	Océan Indien	Mont sous-marin Error	7	20,3	-	28,0	-	-	-	-	-		
	Océan Indien	Sud de Madagascar	8	25,5	26,6	29,2	31,6	34,3	34,8	36,2	37,3		
	Archipel macaronésien	îles Canaries	6	27,4	30,1	31,6	33,6	35,3	36,5	36,3	-		
	Madeire	6	24,3	26,5	27,9	29,6	31,3	33,5	34,5	33,5			
	Açores	6	27	30,6	32,4	32,8	35,2	36,9	35,2	37,5			

1 Lehodey 1994, 2 Massey & Horn 1990, 3 Leon & Malkov 1979, 4 Masuzawa *et al.* 1975, 5 Ikenouye 1969, 6 Rico *et al.* 2001, 7 Kotlyar 1987, 8 Santamaria *et al.* 2006, 9 Taniuchi *et al.* 2004. Note : D'après Adachi *et al.* (2000), l'âge peut être sous-estimé en analysant les otolithes par rapport à l'analyse des écailles.

D'après Sommer *et al.* (1996) dans le guide d'identification des ressources vivantes marines de Somalie, la taille maximale annoncée pour *B. splendens* est d'environ 70 cm (non sexé), en précisant que la longueur pour le béryx long est d'ordinaire de 40 cm. Golani *et al.* (2002) annoncent quant à eux une taille habituelle à 25-35 cm et une taille maximale de 55 cm pour 4 kg. Pour les spécimens capturés en Nouvelle-Calédonie dans le cadre de l'étude des ressources halieutiques de leurs monts sous-marins, Lehodey (1994) indique que la gamme de tailles des poissons concernés s'étalait de 13 (sexe indéterminé) à 52 cm (femelle). Ainsi, Massey & Horn (1990) et Lehodey & Grandperrin (1996a) ont signalé des spécimens de plus de 16 et 15 ans (pour des longueurs à la fourche de 57 et 52 cm) en Nouvelle-Zélande et Nouvelle-Calédonie respectivement. Selon Lehodey (1994), l'âge maximum se situerait aux environs de 20 ans pour une taille de l'ordre de 50 cm, et selon Adachi *et al.* (2000) l'âge maximal reporté est estimé à 23 ans pour une LT de 48 cm (mâle) pour un spécimen japonais.

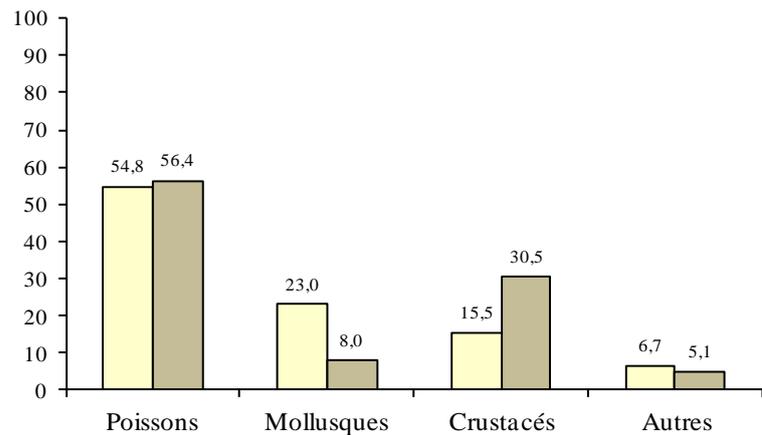
Caractère spécifique des post-larves et juvéniles : chez les très jeunes *Beryx splendens*, certains rayons de nageoires tel que le deuxième rayon dorsal (Masuda *et al.* 1984) sont particulièrement allongés. Keene & Tighe (1984) puis Mundy (1990) font mention de cette particularité morphologique dans son étude détaillée du développement larvaire de *Beryx spp.* et signale que des éléments allongés dans les nageoires dorsales et pelviennes sont caractéristiques des larves et très jeunes *Beryx*, pour les espèces *splendens* et *decadactylus*. Un spécimen *B. decadactylus* portant ce type de rayons allongés a été signalé par Swinney *et al.* (1999) en Atlantique Nord-est, le spécimen étant conservé dans les collections du Muséum national d'Ecosse (sous la référence NMSZ 1997.56). Concernant l'espèce *B. splendens*, aucune référence scientifique ne fait mention d'un spécimen avec ces caractéristiques et qui aurait été mis en collection.

◦ *Nutrition*

Les premières études sur l'alimentation des *B. splendens* réalisées par Dubochkin & Kotlyar (1989) abordaient essentiellement un aspect quantitatif. D'autres études du régime alimentaire ont été entreprises, à des échelles plus ou moins locales (Masuzawa *et al.* 1975, Uchida & Tagami 1984, Pshenichny *et al.* 1986, Gomes *et al.* 1998, Dürr & González 2002, Kakora 2003, 2005, Muto *et al.* 2005, Vinogradov *et al.* 2005). Certains tels que Lehodey (1994), Dürr & González (2002) ou Vinogradov *et al.* (2005) ont examiné les effets potentiels de la taille des *Beryx* ou des effets environnementaux sur les habitudes alimentaires ou sur les

relations prédateurs-proies (Horn *et al.* 2010). Globalement, il apparaît que le béryx présente un spectre alimentaire très large. L'étude des contenus stomacaux a montré que l'espèce se nourrit de la faune migrante (Lehodey 1994), essentiellement de poissons, céphalopodes et crustacés (Dubochkin & Kotlyar 1989, Lehodey *et al.* 1994, Horn *et al.* 2010) (Figure 1.31). Pour les poissons, la famille des Myctophidae est la plus représentée. Concernant les mollusques, il s'agit en majeure partie de céphalopodes. Les crustacés les plus souvent ingérés sont quant à eux des décapodes Natantia, principalement des crevettes Pénéides et Carides.

Figure 1.31 – Régime alimentaire de *Beryx splendens*, d'après l'analyse de spécimens néo-calédoniens (d'après Lehodey *et al.* 1994). *Note* : en abscisses, le type de proie ; en ordonnées, le % sur total des contenus stomacaux. En jaune pâle, N% : pourcentage du nombre N d'individus d'une catégorie de proies par rapport au nombre total de proies ; en grisé, P% : pourcentage du poids P d'une catégorie de proies par rapport au poids total des proies.



Globalement, le régime alimentaire de l'espèce est similaire, quelque soit la zone d'échantillonnage, parfois avec des variations dans les proportions. Par exemple en 2010, Horn *et al.* ont publié les résultats des analyses de 287 contenus stomacaux de *B. splendens* pêchés sur la Chatham Rise au nord-est de la Nouvelle-Zélande. Il est apparu que le régime alimentaire des béryx néo-zélandais était similaire à celui des béryx d'autres zones géographiques (essentiellement des crustacés et des poissons mésopélagiques) mais que celui-ci différait légèrement en fonction de la taille des prédateurs, les petits béryx semblant se nourrir de plus petits crustacés que les plus grands spécimens qui se nourrissent davantage de plus grandes crevettes et de poissons. Il a également été mis en évidence que *B. splendens* est un prédateur peu sélectif qui se nourrit dans les couches mésopélagiques. Alors que Lehodey (1994) signalait que le nombre et l'occurrence des céphalopodes augmentaient dans les estomacs de béryx avec la taille et que le pourcentage en nombre de Myctophidae diminuait, Horn *et al.* (2010) mentionnent une transition des petits crustacés aux poissons corrélée à une augmentation de la taille des prédateurs.

Le régime alimentaire de *B. splendens* varie donc non seulement en fonction de la taille et de la profondeur mais aussi de l'heure et des saisons. En effet, les proies des béryx sont souvent des espèces bathypélagiques appartenant à la faune migrante qui, durant la nuit, viennent puiser l'énergie du système superficiel pour le véhiculer de jour en profondeur. Les béryx effectuent alors des migrations verticales nycthémerales qui peuvent être de grande amplitude. Au fur et à mesure qu'ils grandissent, les béryx fréquentent des couches d'eau de plus en plus profondes et réduisent leur migration, restant davantage vers le fond (Lehodey 1994), ceci leur permettant de se nourrir de proies de taille, tout comme eux, plus importante. Par ailleurs, la saison a une influence sur l'alimentation des *Beryx*. C'est ainsi qu'en hiver les estomacs sont plus fréquemment vides qu'en été et que l'importance des Myctophidae dans l'alimentation des *Beryx* diminue (Lehodey 1994).

En résumé, les jeunes *Beryx* semblent chasser dans une couche d'eau plus superficielle que les adultes. Une relation entre la taille des proies et celle des prédateurs semble exister : les *Beryx* devenant plus profonds, plus rapides et plus sélectifs en grandissant, ils auraient alors accès à des proies plus grosses et plus profondes (en particulier les céphalopodes).

◦ *Reproduction*

La reproduction des *Beryx* a fait l'objet de peu d'études. D'une façon générale, il a été suggéré que les *Beryx* au sens large sont des espèces ovipares, gonochoriques, sans dimorphisme sexuel apparent et qui fraient en bancs (Isidro 1996, Lehodey *et al.* 1997). Les œufs et larves sont épipélagiques (Lehodey *et al.* 1997) et les juvéniles sont pélagiques (Annala 1994) pendant plusieurs mois (Mundy 1990). En Atlantique, plus précisément en ce qui concerne des spécimens échantillonnés à Madère, aux îles Canaries et aux Açores, les *B. splendens* femelles atteignent une maturité sexuelle à une LF de 30, 32 ou 23 cm respectivement (González *et al.* 2003), contre une taille de maturité sexuelle des femelles estimée à 33,2 cm (soit à 5,9 ans) ou 34,5 cm pour les mâles (7,5 ans) en Nouvelle-Calédonie (Lehodey 1994, Lehodey *et al.* 1997). Concernant les spécimens néo-calédoniens, l'étude de la reproduction de *B. splendens* sur les monts sous-marins locaux (Lehodey *et al.* 1997) a mis en évidence une période de ponte en saison chaude, principalement en décembre-janvier (été austral). La saison de frai semble être un paramètre variable. Ainsi, dans l'archipel Macaronésien, où il existe une dominance du sexe femelle, une variation nord-sud a été observée pour la période de reproduction : septembre-mars aux Açores, mars-juin à Madère et

juillet-septembre aux Canaries (González *et al.* 2003). Selon Alekseev *et al.* (1986), la ponte a lieu environ 10 à 12 fois à des intervalles d'environ quatre jours. L'aire de ponte est confondue avec l'habitat des adultes (Lehodey 1994). Les larves éclosent dans la couche de surface, les juvéniles ne gagnant le fond qu'après plusieurs mois de vie pélagique. Au fur et à mesure qu'ils grandissent, les *Beryx* fréquentent des couches d'eau de plus en plus profondes. L'existence d'une circulation dynamique reliant les aires de croissance des juvéniles à celles des adultes pourrait conditionner la structuration spatiale de l'espèce.

▫ **Ecologie générale**

◦ *Répartition mondiale*

Le béryx splendide est une espèce benthopélagique, vivant souvent en groupes à proximité du fond (5 à 20 m au-dessus) (Quéro *et al.* 1990, Maul 1981, 1990), généralement le long de la pente continentale, entre 200 à 800 m voire 1200 m de profondeur. L'espèce est circumglobale (Figure 1.32).

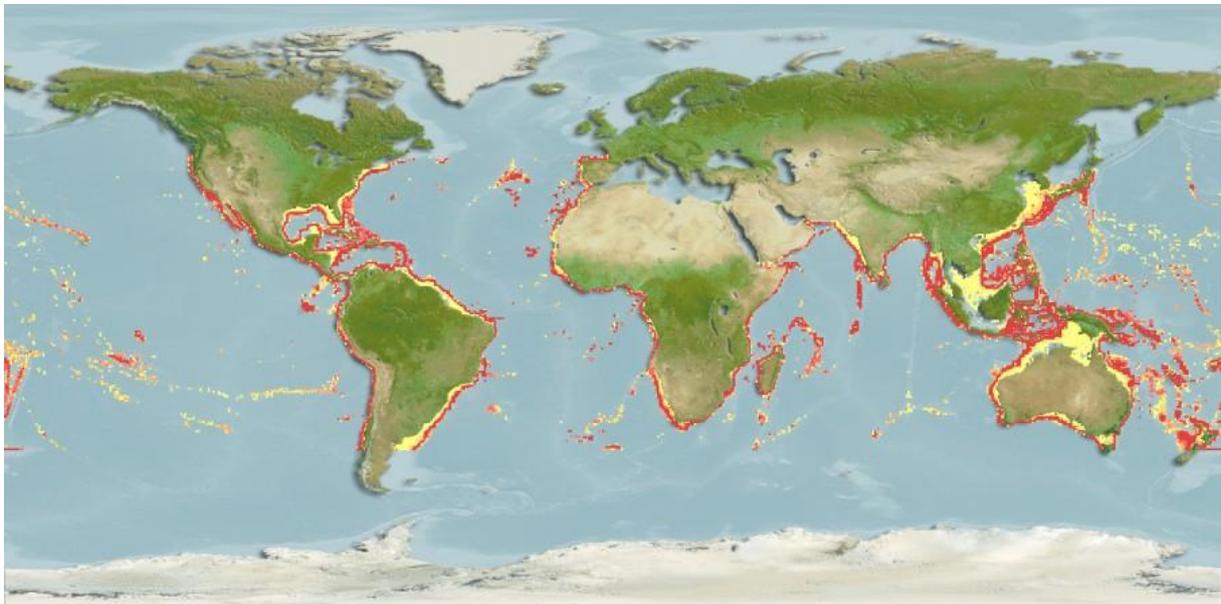


Figure 1.32 – Carte de répartition de *Beryx splendens*. (Source : www.fishbase.org)

L'espèce est distribuée en océans Atlantique, Indien et Pacifique mais est absente en Méditerranée et dans le Pacifique Nord-est (Paxton 1999). En Atlantique Est, le béryx splendide est distribuée le long des côtes européennes et africaines, de l'Islande et la Norvège à l'Afrique du Sud. En Atlantique Ouest, dans le golfe du Maine et dans le golfe du Mexique

(Maul 1986). En Atlantique Est, au large de l'Europe sud-ouest et dans les îles Canaries (Maul 1990) jusqu'en Afrique du Sud (Heemstra 1986). Dans les océans Indo-Pacifique, de l'Afrique de l'Est (Fricke 1999) au Japon, Hawaï, Australie et la Nouvelle-Zélande (Paulin *et al.* 1989). Enfin dans le Pacifique Est, au Chili (Nakamura *et al.* 1986).

Concernant la Méditerranée, quelques signalements ont toutefois été faits. En effet, parfois de 'nouvelles' espèces de poissons entrent périodiquement en Méditerranée, depuis l'Atlantique ou depuis la mer Rouge respectivement soit par le détroit de Gibraltar soit par le canal de Suez (Golani 1996, Relini & Orsi Relini 1997, Corsini & Economidis 1999, Corsini *et al.* 2002, Corsini Foka *et al.* 2004, Follesa *et al.* 2011). Ainsi, très peu de *B. splendens* ont été capturés en Méditerranée. Le premier spécimen signalé dans cette mer date de 1995 (Orsi Relini *et al.* 1995). Jusqu'à présent, il n'y a eu que quatre signalements de l'espèce dans la zone : les deux premiers en mer Ligure (Gavagnin *et al.* 1992, Orsi Relini *et al.* 1995), le troisième capturé en 2001, au large des côtes italiennes d'Anzio (Psomadakis *et al.* 2006). Le plus récent date de 2009 et concerne le large du cap Carbonara (SE Sardaigne) (Follesa *et al.* 2011).

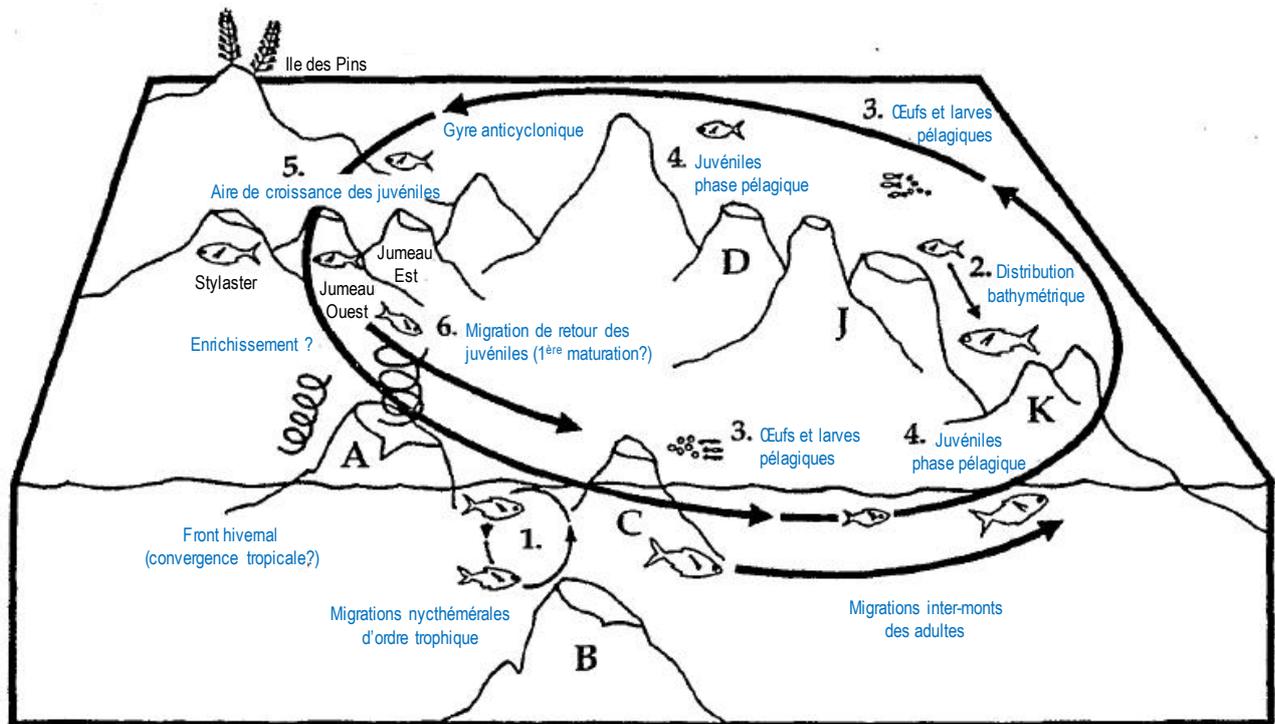
D'après les travaux de Grandperrin & Lehodey (1993), l'espèce est décrite comme étant euritherme⁴. Ainsi en Nouvelle-Calédonie, le *Beryx* fréquente des eaux entre 6-11°C pour les adultes (profonds, entre 840 et 500m respectivement) et de 16-17°C pour les juvéniles de 13-17 cm de longueur à la fourche (LF) (collectés entre 390 et 420 m de fond).

◦ *Modèle de dispersion : deux types de migration*

Beryx splendens est une espèce benthopélagique. *B. splendens* se déplace dans la colonne d'eau au cours de la journée (Natheer *et al.* 2011), instaurant alors un cycle nyctéméral de migrations verticales de grande amplitude, se distribuant entre 400 et 800 m de profondeur durant la journée pour remonter la nuit jusqu'à 200 m, voire même en surface (Roper *et al.* 1984). Durant la nuit, les individus recherchent de la nourriture en pleine eau, avant de regagner le fond en fin de nuit. Ces migrations nyctémérales verticales seraient à prendre en compte dans la planification des pêcheries, l'espèce étant plus accessible à la palangre de fond et au chalut benthique en fin de nuit et en journée, et au chalut pélagique durant la nuit (Grandperrin & Lehodey 1993).

⁴ Se dit des organismes dont la température change avec la température du milieu et qui s'adaptent par conséquent aux importantes variations de celle-ci.

D'autre part, à plus vaste échelle, selon les travaux de Lehodey (1994) sur la dynamique de la population de *B. splendens* au sein de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, l'analyse des distributions de fréquences de taille suggère que les béryx effectuent des migrations entre les monts sous-marins (Figure 1.33).



1. Les *Beryx* se regroupent en bancs denses au crépuscule et montent dans la couche d'eau où ils chassent des organismes de la faune migrante ; à l'aube, ils redescendent sur le fond.
2. Au fur et à mesure qu'ils grandissent, les *Beryx* fréquentent des couches d'eau de plus en plus profondes.
3. L'aire de ponte est confondue avec l'aire d'habitat des adultes. Les œufs et les larves se développent dans la couche de surface.
4. Les juvéniles passent par une phase de développement pélagique de plusieurs mois durant laquelle leur croissance est rapide.
5. L'aire de croissance des juvéniles est différente de celles des adultes ; elle est également moins profonde.
6. Le recrutement sur les aires de pêche s'effectuerait à un âge d'environ 1 an et demi.

Figure 1.33 – Cycle biologique de *Beryx splendens* (d'après Lehodey 1994).

Par ailleurs, des observations satellitaires concernant l'environnement de la zone (concentrations en chlorophylle notamment ; résultats de la campagne ZoNéCo 1) ont montré la présence d'un grand gyre océanique, centré entre les deux rides de Norfolk et des Loyauté, par 24°00 S et 169°00 E. Cette structure tourbillonnaire conduit à une circulation générale des masses d'eau dans le sens antihoraire et intéresse l'ensemble de la colonne d'eau jusqu'à 700 m

de profondeur, avec des vitesses dépassant un nœud dans les 200 premiers mètres (Grandeperrin & Lehodey 1993). Sauf s'il est limité dans le temps, ce schéma de circulation pourrait favoriser une dérive des œufs, larves ou juvéniles ou des migrations au stade adulte d'un mont vers un autre (Grandeperrin & Lehodey 1993). Ce gyre pourrait jouer un rôle primordial dans le cycle de *B. splendens* mais aussi dans la structuration *in fine* de ses populations à l'échelle locale (répartition, dispersion, colonisation).

▫ Intérêt économique et potentiel d'exploitation

La pêche des Berycidae touche de façon prépondérante *B. splendens* et *B. decadactylus*. Ces espèces peuvent faire l'objet de captures les visant spécifiquement ou bien être prises de façon accessoire. Les spécimens sont pêchés au chalut, à la ligne à main et à la palangre de fond à environ 500-800 m de profondeur (Rico *et al.* 2001).

Les béryx sont commercialisés surgelés et cuits à la vapeur ou mangés frits, grillés, bouillis, au four,... Au Japon, où l'espèce *B. splendens* est très consommée, aussi bien cuite qu'en sashimi ou sushi, on l'appelle kinmedai 金目鯛 et est très présente sur les étales du marché de Tsukiji (Tokyo) (Figures 1.34 et 1.35).



Figure 1.34 – *Beryx splendens* fait partie intégrante de la culture nippone. L'espèce est mentionnée dans les livres de cuisine japonaise, avec détails sur la découpe et peut être dégustée en sushis dans les restaurants au Japon. (Photographies : L. Lévy-Hartmann)



Figure 1.35 – *Beryx splendens* frais en vente sur des étales à Tokyo. (Photographies : L. Lévy-Hartmann)

A ce jour, il existe peu de données précises et surtout exhaustives sur les statistiques de pêche relative à ces espèces. Cependant, un annuaire des pêches a été publié par l'Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) en 2008, fournissant des estimations et statistiques de pêches par espèces et par zones de pêche. Ces résultats sont le reflet compilé des données sur les captures, lorsque ces données sont disponibles. L'ensemble des données FAO qui suivent sont accessibles à ftp://ftp.fao.org/FI/CDrom/CD_yearbook_2008/root/capture/yearbook_capture.pdf

En raison de sa valeur économique importante, *B. splendens* est une cible commerciale pour la pêche (Maul 1981, 1990), en dépit de sa croissance lente, d'une maturité sexuelle atteinte à 2-8 ans conduisant ainsi à une faible résilience (temps minimum de doublement de population compris entre 4,5 et 14 ans ; Lehodey *et al.* 1997). Les captures de béryx long, ont lieu en Atlantique (Large *et al.* 2003), en océan Indien et dans le Pacifique (Massey & Horn, 1990, Lehodey *et al.* 1997, Adachi *et al.* 2000) depuis la fin des années 1970.

Les captures mondiales de béryx se sont accrues de façon *quasi* continue entre 1975 et 2003, en restant inférieures à 4 000 tonnes jusqu'en 1995. Elles ont atteint les niveaux les plus élevés en 2003, approchant les 15 000 tonnes, avant de diminuer et se stabiliser depuis 2004 entre 6000 et 7500 tonnes annuelles (Tableau 1.D).

Tableau 1.D – Captures totales de *Beryx spp.* par zones de pêche concernées entre 2002 et 2008 (d'après FAO Yearbook 2008).

	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008
<i>Océan Atlantique et mers limitrophes</i>	1721	1274	1707	2549	1721	1303	794
<i>Océan Indien</i>	10	0	6	12	13	1	0
<i>Océan Pacifique</i>	11219	13278	5492	7763	4932	6213	6839
TOTAL	12950	14552	7205	10324	6666	7517	7633

N.B. : sur la base des captures débarquées en tonnes, lorsque les données sont disponibles.

Plus en détails, c'est dans l'océan Indien que les prises de béryx semblent les moins importantes, puisque les quantités reportées s'échelonnent entre 1 à 13 tonnes débarquées pour la zone entière (Tableau 1.D).

Dans l'océan Pacifique, les captures ont suivi la tendance globale et fortement augmenté de 1999 à 2003. D'une façon générale, les captures dans le Pacifique représentent

systématiquement au moins les $\frac{3}{4}$ des captures mondiales (74,0% en 2006 et jusqu'à 91,2% en 2003) et influencent donc logiquement fortement ces statistiques. C'est en 2003 que les prises ont été les plus importantes dans la zone, avec 13 278 tonnes annoncées (Tableau 1.D et Annexe 3). C'est systématiquement au niveau du Pacifique Sud-est et/ou le Pacifique Sud-ouest que les captures sont les plus importantes (Annexe 4), du fait des prises réalisées par le Chili et la Nouvelle-Zélande respectivement (Annexe 3). En effet, d'après ces statistiques, la Nouvelle-Zélande semble être le pays capturant les tonnages les plus importants (entre 2 555 tonnes en 2006 et jusqu'à 3 858 tonnes en 2005), alternativement avec le Chili (jusqu'à 9 951 tonnes déclarées en 2003).

Ces valeurs sont fournies à titre indicatif, sur la base des déclarations de captures faites pour chaque zone et sont donc *a priori* sous-estimées par rapport aux captures réelles. Elles sont donc à considérer avec précaution. En effet, il est à noter que par exemple le Japon, qui est un pays pêcheur connu et consommateur de béryx (le Japon fait de *B. splendens* une espèce cible principale de la pêche à petite échelle (Akimoto *et al.* 2002), n'est pas intégré dans les zones de pêche des statistiques de la FAO. Pourtant, Yamamoto (1986) écrit que pour l'espèce, les prises annuelles antérieures à 1960 étaient comprises entre 300 et 500 tonnes, évoluant vers 3 000 tonnes au début des années 1970 et jusqu'à 6 600 tonnes en 1982. Par ailleurs, un rapport rédigé en 2008 mentionne des captures de Berycidae au chalut de plus de 2 000 tonnes annuelles, voire près de 4 000 tonnes, pour le Japon en 2005 et 2006 (Annexe 5).

Enfin, concernant l'océan Atlantique et les mers limitrophes, les béryx sont capturés en quantités moindres mais toujours relativement importantes par les pêcheries dans les parages de plusieurs monts sous-marins et des pentes continentales, normalement en tant que prises accessoires dans les captures d'espèces mélangées (Rogers & Gianni 2010). Les captures ont été les plus abondantes en 2005, avec 2 549 tonnes, contre 794 tonnes en 2008 (FAO 2008). Cette pêche semble en déclin régulier depuis 2005 (Tableau 1.D et Annexe 4).

C'est en Atlantique Nord-est que les captures apparaissent les plus importantes. Notons que dans certaines régions telles que les îles Canaries, *B. splendens* est une espèce cible principale de la pêche à petite échelle (Anon 1995). Pour la zone Atlantique nord, le Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM ou ICES) produit des bases de données sur les ressources halieutiques et l'environnement marin, particulièrement intéressantes en raison du pas de temps couvert par les données. D'après le CIEM, les deux espèces *B. splendens* et

decadactylus sont pêchées en Atlantique Nord-est mais dans des proportions respectives indéterminées, les données étant combinées pour la zone entière. Quelques autres données ont également été reportées pour les Açores avec cette fois, une distinction entre les deux espèces de béryx (Figure 1.36).

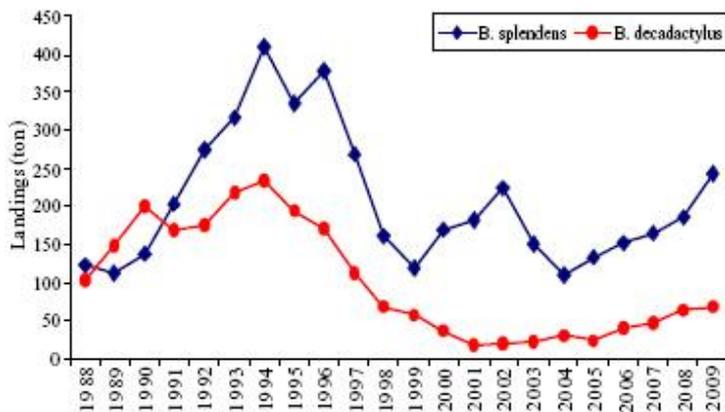


Figure 1.36 – Capture de béryx en Atlantique Nord-est. Débarquements (en tonnes) aux Açores, en pêche à la palangre horizontale, et par espèce, données de 1988 à 2009. Source : <http://www.ices.dk/committe/acom/comwork/report/2010/2010/Alfonsinos.pdf>

◦ *Exploitation régionale*

Bien que les pêches lagonaire, côtière et hauturière (plus particulièrement pélagique) soient bien développées en Nouvelle-Calédonie, la pêche profonde n'est actuellement pas pratiquée. Pourtant, au début des années 1980 puis de 1988 à 1991, plusieurs monts sous-marins ont fait l'objet d'une exploitation commerciale, essentiellement à la palangre de fond.

Chronologiquement, c'est au cours de la campagne réalisée en 1980 par le navire « Kaimon Maru » (bateau de pêche japonais) que la présence d'importants stocks de poissons de profondeur fut mise en évidence sur le sommet des monts sous-marins de la ride de Norfolk. La campagne d'exploration scientifique CHALCAL 2 a confirmé par la suite l'abondance de certaines espèces d'intérêt commercial, dont *B. splendens* mais pas seulement (*Pseudopentaceros richardsoni* et *Hyperoglyphe antarctica* notamment), sur le mont Antigonina (ex Aztèque sur certaines cartes marines), le mont B (ex Éponge) et le mont Kaimon Maru (ex A ; cf. Annexe 1). Les résultats furent spectaculaires et tout à fait inhabituels pour une zone tropicale. En effet, 94 tonnes par jour furent remontées du mont Introuvable (ex C) et 34,7 tonnes / jour sur le mont B.

Ces espèces firent l'objet d'une pêcherie commerciale de 1988 à 1991 par un armement franco-japonais, à échelle relativement restreinte (4 monts), à raison de 8 000 hameçons / jour. *B. splendens* était ensuite exporté vers le Japon. Trois bateaux japonais ont ainsi exploité les ressources néo-calédoniennes dans la ZEE (Tableau 1.E).

Tableau 1.E – Liste synthétique des campagnes d'exploitation commerciale de *B. splendens* au sein de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie. Source : Grandperrin & Lehodey 1993.

<i>Navire</i>	<i>Début de l'activité</i>	<i>Arrêt de l'activité</i>	<i>Nb jrs de pêche</i>	<i>Activité</i>
Kaimon Maru	26 novembre 1980	10 décembre 1980	15	Chalut
Hokko Maru	7 février 1988	5 mai 1988	88	Palangre de fond et à la lumière (calamars)
Fukuju Maru *	27 septembre 1988	29 avril 1989	215	Palangre
Humboldt	12 mai 1989	12 juillet 1991	2 ans 2 mois	Palangre

* Le palangrier Fukuju Maru a été francisé sous le nom « Humboldt » à partir de 1989.

Le navire « Humboldt » opéra en activité commerciale du 12 mai 1989 au 12 juillet 1991, soit un peu plus de deux ans, pour le compte de la SOCALPI (Société Calédonienne de Pêche Industrielle). Le navire a été sabordé à proximité de la passe de Dumbéa, à l'intérieur du récif Hannibal, pour en faire une épave de fond, en septembre 1993, après que la SOCALPI eu elle-même disparu.

Une étude halieutique (« Etude de la pêcherie de poissons profonds dans la zone économique de Nouvelle-Calédonie ») réalisée entre 1991 à 1993, avec analyse de nombreux prélèvements et statistiques de pêche, a permis de préciser les grandes caractéristiques biologiques de *B. splendens* et de définir les premiers paramètres d'exploitation des stocks à l'échelle néo-calédonienne (Lehodey 1994). A ce moment là, une série de campagnes océanographiques du nom de l'espèce (BERYX 1 à BERYX 11, Tableau 1.F) a été réalisée, les résultats confirmant alors la présence de la ressource, le potentiel exploitable de l'espèce restant à déterminer à l'échelle locale afin d'abolir tout risque de surexploitation, si une exploitation était effectivement mise en place concrètement.

L'ensemble des ces campagnes commerciales et scientifiques a pu confirmer, au cours des années 1980 et 1990, la présence de *Beryx splendens*, principalement au sud-est de la Nouvelle-Calédonie (sur les monts des rides de Norfolk et Sud Loyauté). Cependant, la pêche des espèces de profondeur n'est pas vraiment effective aujourd'hui dans la zone et concernerait, si elle venait à se développer, des stocks quasi vierges.

Tableau 1.F – Liste synthétique des campagnes BERYX (1991-1992) au sein de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie. Source : IRD.

<i>Année</i>	<i>Dates</i>	<i>Campagne</i>	<i>Zone</i>	<i>Nb de monts</i>	<i>Monts prospectés</i>	<i>Engin</i>
1991	08-18 octobre	BERYX 1	S-E de la NC	2	B et D	Palangre
1991	22-31 octobre	BERYX 2	S-E de la NC	3	B, D et K	Chalut
1991	26 nov-06 déc	BERYX 3	S-E de la NC	2	D et K	Palangre
1992	20-23 janvier	BERYX 4	S-E de la NC	-	-	Palangre
1992	28 janv-06 fév	BERYX 5	S-E de la NC	2	B et K	Palangre
1992	12-18 février	BERYX 6	S-E de la NC	2	D et K	Palangre
1992	25 mars-03 avril	BERYX 7	S-E de la NC	3	B, D et K	Palangre
1992	07-16 avril	BERYX 8	S-E de la NC	4	B, D, J et K	Palangre et chalut
1992	04-13 août	BERYX 9	S-E de la NC	3	B, D et K	Palangre
1992	18-27 août	BERYX 10	S-E de la NC	3	B, D et K	Palangre
1992	13-23 octobre	BERYX 11	S-E de la NC	6	B, A, Stylaster, Jumeau Est, Jumeau Ouest, Aztèque	Chalut

Dès les années 1990, plusieurs hypothèses de stocks ont alors été envisagées pour l'espèce :

- *Hypothèse 1* : à un mont sous-marin correspond un stock. Cependant, l'analyse des distributions des fréquences de taille effectuée dans le travail de Lehodey (1994) et le modèle de dispersion proposé par l'auteur (Figure 1.33 p.78) suggère que les béryx effectuent des migrations entre monts, ce qui réfute cette idée.

- *Hypothèse 2a* : la zone exploitée abriterait un seul stock. Dans cette optique, la biomasse vierge exploitable a été estimée à 1 793 - 2 254 tonnes (Lehodey 1994). Pendant les années d'exploitation, l'effort de pêche déployé a approché la prise maximale soutenue (PMS) comprise entre 395 et 468 T / an et aucune baisse importante des rendements, signe de surpêche, n'a été alors observée.

- *Hypothèse 2b* : la zone exploitée abriterait deux stocks correspondants à chacune des deux rides abritant la ressource exploitable (à savoir ride de Norfolk et ride sud des Loyauté). Dans ce cas, la biomasse vierge exploitable a cette fois été estimée à environ 2 119 - 3 909 tonnes (Lehodey 1994).

Ces tonnages étant estimés à l'époque en l'absence d'information sur l'isolement des stocks et devant donc être considérés avec précaution.

Des informations plus approfondies et tranchées sur la présence ou non d'isolement des stocks sont nécessaires avant l'établissement éventuel d'une nouvelle pêcherie de l'espèce. Dans cette attente, ne pouvant ignorer la présence de la ressource ichthyque au sein de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, une réglementation locale, fixant un total admissible de capture (TAC) annuel, a été rédigée à partir en Juin 2004 (voir encadré).

<p style="text-align: center;">Réglementation locale – SSMPM – Juin 2004</p> <p style="text-align: center;">NOUVELLE-CALEDONIE</p> <p style="text-align: center;">-----</p> <p style="text-align: center;">SERVICE DE LA MARINE MARCHANDE ET DES PECHES MARITIMES</p> <p style="text-align: center;">-----</p> <p style="text-align: center;">MEMENTO SUR LA REGLEMENTATION DES PECHES MARITIMES</p> <p>[...]</p> <p>4) Beryx (Arrêté n° 2004-811/GNC du 15-04-2004 - JONC du 20-04-2004):</p> <p>La pêche des poissons du genre <i>Beryx</i> est soumise à un total admissible de capture (TAC) annuel de 600 tonnes (équivalent en poids vif).</p> <p>Nul navire ne peut pratiquer la pêche de ces espèces s'il n'est titulaire d'un permis de pêche spécial qui fixe, en pourcentage du TAC annuel, le quota de capture qui lui est attribué et la période de validité de ce quota. Ce quota est plafonné en tonnage.</p> <p>[...]</p>

A plus large échelle, en l'absence de données plus précises sur la structures des populations et sans évaluation fiable des stocks, certaines recommandations ont été formulées en 2008 par l'ICES et reconduites pour 2011 dans le 'ICES Advice 2010, Book 9'. Il a ainsi été annoncé pour *B. splendens* que : *“Due to their spatial distribution associated with seamounts, their life history and their aggregation behavior, alfonosinos are easily overexploited by trawl fishing; they can only sustain low rates of exploitation. Fisheries on such species should not be allowed to expand above current levels unless it can be shown that such expansion is sustainable. In the light of the vulnerability of deep sea species a reduction should be considered until such time there is sufficient scientific information to prove the fishery is sustainable.”*

▪ RÉSUMÉ de la P.II.....

Les séquences nucléotidiques complètes des génomes mitochondriaux de *Beryx mollis* Abe, 1959 et d'un individu d'Atlantique de *Beryx splendens* Lowe, 1834 ont été déterminées par long-PCR et séquençage. Ces molécules de respectivement 16 537 pb et 16 529 pb présentent une organisation conforme d'un point de vue composition et structure à celle trouvée chez les autres Vertébrés, mais plus particulièrement à ce que l'on sait du mitogénome de *B. splendens* provenant des eaux japonaises, avec des nombres similaires de gènes codant les ARNr, ARNt et les protéines. Sont rapportées ici les caractéristiques basiques des mitogénomes de *B. mollis* et *B. splendens*, y compris le contenu, l'organisation et la composition nucléotidique des gènes codant les ARNr, ARNt et les protéines. De plus, une analyse phylogénétique a été réalisée en utilisant les méthodes de maximum de vraisemblance et bayésienne, basées sur les séquences tronquées et réarrangées d'ADN mitochondrial de *B. mollis* et de ses espèces consœurs *B. splendens* et *B. decadactylus*. L'alignement et la comparaison de ces séquences avec celles déjà disponibles pour le genre *Beryx* ont permis l'analyse de la variabilité nucléotidique au sein du genre, étendue ensuite à différents groupes de Téléostéens. De là, le cytochrome b a été défini en meilleure connaissance de cause comme le marqueur moléculaire le plus adapté à la réalisation d'une étude de génétique des populations chez l'espèce.

▪ MOTS-CLÉS

Séquence mitochondriale complète, mitogénome, Téléostéen, *Beryx mollis*, *Beryx splendens*, Berycidae, long-PCR, séquençage, phylogénie, variabilité nucléotidique

▪ ABRÉVIATIONS

ARNr et ARNt, acide ribonucléique ribosomique et acide ribonucléique de transfert ; ATP6 et 8, sous-unités ATPase 6 et 8 ; brin-H et -L, brins heavy et light (lourd et léger) ; CB, cytochrome b ; COI-III, cytochrome c oxydase I à III ; CR, région de contrôle ; DL, d-loop ; dNTP, déoxyribonucléotide triphosphate ; kb, kilobase ; ML, maximum likelihood (maximum de vraisemblance) ; mt, mitochondrial ; ND1-6 et 4L, sous-unités NADH déshydrogénase 1-6 et 4L ; NJ, neighbour joining (plus proche voisin) ; pb, paire(s) de bases ; PCR, réaction de polymérisation en chaîne.

II.1 – INTRODUCTION

▫ Marqueurs standards utilisés en génétique des populations

Historiquement, la recherche de variations génétiques dans les populations naturelles utilisait des caractères directement accessibles à l'observateur. Ainsi, certains définissaient arbitrairement des populations distinctes selon d'uniques critères morphologiques (par exemple, de couleurs), que les scientifiques ont démontré plus tard être l'expression de certains caractères génétiques mais aussi parfois le reflet d'un simple dimorphisme sexuel. Encore plus chez les espèces de poissons, une approche analytique au travers de caractères méristiques ne peut véritablement constituer un outil fiable dans l'étude des populations. Grâce au développement des techniques de biochimie, cytogénétique et biologie moléculaire, les études de la variabilité génétique à des échelles plus fines ont été possibles.

◦ *Le polymorphisme enzymatique*

Dès les années 1970s, les marqueurs enzymatiques ont apporté des informations sur la structure génétique des populations (Avisé & Smith 1974, Allendorf *et al.* 1976). Leur facilité d'accès et leur universalité en ont fait très tôt des outils largement utilisés en génétique des populations, notamment dans l'étude d'espèces nouvelles. La technique a été dominante jusqu'au début des années 1990s (Okumuş & Çiftci 2003).

Chaque individu diploïde possède deux séquences d'ADN (une sur chaque chromosome homologue) dédiées à la même enzyme, qui à la traduction, peuvent donner deux formes enzymatiques différentes (ou allozymes⁵) si les séquences d'acides aminés composant l'enzyme sont différentes. Dans ce cas, la mise en évidence de ces différences d'enchaînement peut se faire par électrophorèse. Cependant, du fait de la redondance du code génétique (défini sur 4 bases), une mutation dans la séquence d'ADN peut rester silencieuse, autrement dit ne pas obligatoirement être traduite par un acide aminé changé. Les variations observées entre individus à partir des marqueurs enzymatiques peuvent donc être plus faibles que les différences existant sur une séquence nucléotidique. Aujourd'hui, de faible coût et de technique facile, les allozymes restent très utilisés en génétique des populations (Castilho & McAndrew 1998, Osinov & Lebedev 2000, Rios *et al.* 2002, Exadactylos *et al.* 2003). Cependant, les allozymes mesurent souvent une petite portion de la variation génomique car

⁵ Enzymes codées par différents allèles d'un même gène.

le nombre de loci⁶ considérés est limité (Utter *et al.* 1987). Pour ne pas perdre d'informations dans la structure génétique – leurs polymorphismes étant parfois faibles (Agnèse *et al.* 1997) – le recours à d'autres marqueurs est donc souvent indispensable. En ce sens, il est maintenant fréquent d'étudier directement les séquences d'ADN, seules ou en complément des allozymes. De plus, l'inconvénient majeur des allozymes est qu'ils nécessitent une grande quantité d'échantillons de tissus frais ou congelés sans conservation alcoolique (Liu 2007).

◦ *Le polymorphisme génétique : générateur de marqueurs*

*“N'importe quelle séquence polymorphe d'ADN peut servir de marqueur génétique.” D. Botstein *et al.* (1980)*

Avec l'émergence de la PCR et d'un certain nombre de techniques différentes et depuis l'introduction dans les années 1980s de la notion de marqueur génétique, la majorité des études de diversité et de fonctionnement des populations est faite aujourd'hui à partir de données moléculaires. Ces techniques utilisent le polymorphisme de l'ADN, en recherchant des variations spécifiquement repérables dans les séquences nucléotidiques. En fonction de leur localisation dans le génome, du nombre de nucléotides touchés et de l'environnement des individus concernés, les mutations vont avoir des effets variables, exprimés ou silencieux, sur les caractéristiques individuelles.

Cette variabilité peut toucher des régions codantes ou non codantes (97% de l'ADN), ces dernières constituant une grande partie des génomes. Alors que, dans sa définition historique (Ford 1940, 1965), le polymorphisme visible était relatif aux caractéristiques phénotypiques accessibles aux observations de cette époque (couleur, forme, etc, voir encadré ci-contre), l'étude plus poussée de la variabilité non exprimée (portion non codante de l'ADN) a poussé à nuancer et à élargir la définition du polymorphisme (cf. encadré ci-contre).

Définition historique :

Il y a polymorphisme si dans une même population coexistent pour un caractère donné plusieurs formes phénotypiques discontinues, déterminées génétiquement, et dont la plus fréquente ne représente pas plus d'une certaine fraction de la population totale, fixée à 95 ou 99%. La population est alors qualifiée de polymorphe.

Définition actuelle :

Il y a polymorphisme si dans une même population une portion codante ou non codante d'ADN présente une variation de séquence correspondant à plusieurs formes alléliques dont la plus fréquente ne représente pas plus d'une certaine fraction de la population totale, fixée à 95 ou 99%.

⁶ (Pluriel de locus) Emplacement précis d'un gène sur un chromosome.

Les variations génotypiques, qui ne sont pas forcément exprimées au niveau phénotypique, servent à définir des marqueurs moléculaires permettant des caractérisations à différents niveaux (caractérisation individuelle par empreinte génétique (fingerprint), ou populationnelle ou encore cartographie de gènes ou liens de parentés). Pour les marqueurs moléculaires, chacun possède des caractéristiques propres. Selon Bretting & Widrlechner (1995), le marqueur génétique idéal doit rassembler un maximum des caractéristiques suivantes :

- ces marqueurs doivent être polymorphes, afin de pouvoir différencier les individus ;
- être relativement neutres, tant au niveau de la valeur du caractère étudié que de la valeur sélective ;
- être des caractères mendéliens à hérédité simple ;
- avoir plusieurs allèles ;
- être codominants, afin de pouvoir distinguer les hétérozygotes des homozygotes ;
- ne pas avoir d'effet épistatique⁷ ou pléiotropique⁸ ;
- être dispersés le long du génome ;
- ne pas être liés à un autre marqueur ;
- être insensibles au milieu ;
- être stables à tous les stades du développement ;
- ne pas avoir d'effet sur la croissance ou la reproduction sexuée ;
- être facilement observables, sans ambiguïté possible.

D'une façon très globale, la définition des marqueurs moléculaires utilisés en génétique des populations se base sur les deux grands types de polymorphisme existants : le polymorphisme de séquence (mutation ponctuelle par substitution, délétion,...) et le polymorphisme de longueur de fragment (portion de gène ajoutée ou soustraite). Leurs utilisations permettent différentes analyses en fonction du degré de la variabilité génétique qu'ils révèlent. Sans exhaustivité, les principaux marqueurs sont les suivants :

- Le polymorphisme RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism pour polymorphisme de longueur des fragments de restriction) et PCR-RFPL (application de la technique RFLP au produit PCR), approche la plus populaire pour l'analyse de la variabilité génétique dans les années 1980s (revue dans Liu 2007). Ce sont des marqueurs

⁷ Dominance d'un gène sur un autre.

⁸ Faculté d'un gène à déterminer plusieurs caractères.

codominants si le nombre d'enzymes utilisées est faible et s'il y a peu de sites d'hybridation de la sonde dans le génome. Ils sont révélés individuellement et peuvent produire des marqueurs issus de toutes les zones du génome. Leur principal avantage est de permettre le calcul de distances génétiques assez fiables entre individus. Ces marqueurs présentent donc toutes les qualités d'un très bon marqueur génétique. Cependant, le RFLP ne détecte que les variations importantes dans la taille des fragments ADN, sans détecter les mutations ponctuelles (les taux de polymorphisme par locus sont en conséquence assez faibles) (Liu 2007) et l'héritabilité est monoparentale (histoire d'un seul sexe). De plus, les difficultés techniques de mise en œuvre (notamment le besoin d'informations génétiques telles que la disponibilité de sondes pour l'espèce), la faible polymorphie mise en évidence, le risque d'introgession⁹ et l'impossibilité d'automatisation sont des points négatifs à ne pas négliger (Santoni *et al.* 2000).

- Les séquences répétées en tandem ou VNTR (pour Variable Number of Tandem Repeat, Tautz & Renz 1984, 1989), présentes en abondance dans tout le génome (Liu 2007). Il s'agit des mini- ou microsatellites, séquences comportant des répétitions n fois de motifs ayant respectivement 10-50 ou 1-6 paires de bases (pb). Le nombre de répétitions (généralement di- ou tri-nucléotidiques ; chez la majorité des poissons, les répétitions du dinucléotide (AC) _{n} est la forme la plus courante (Liu 2007)) est extrêmement variable entre individus (fort polymorphisme individuel), ce qui est à l'origine d'un important polymorphisme dans les populations naturelles. Les mini- et microsatellites (*simple sequence repeats* ou SSR), hérités de façon Mendélienne, sont des marqueurs codominants. Grâce à leur pouvoir de différenciation, ils sont très largement utilisés dans l'analyse de la diversité génétique ou la génétique des populations (Chistiakov 2006). Leur avantage principal réside dans leur capacité à révéler un grand polymorphisme et donc de permettre de distinguer des sous-populations génétiquement proches.
- Les puces à ADN (qui correspondent davantage à un outil technologique, la technologie Microarray), produisant un polymorphisme très fiable, mais ayant un coût assez élevé (technologie encore récente) et donc encore assez difficiles à utiliser.
- Les marqueurs SNP, causés par mutagenèse chimique ou erreurs de réplication. Ils produisent eux aussi un polymorphisme assez élevé, mais la technique de mise en

⁹ L'introgession est la dispersion naturelle des gènes d'une espèce à l'intérieur d'une autre espèce, par hybridation interspécifique suivie de plusieurs rétrocroisements avec le parent local.

évidence est relativement coûteuse et nécessite une technicité importante doublée d'un équipement spécialisé (Liu 2007).

- Les RAPD (Random Amplified Polymorphism DNA), marqueurs dominants révélés en masse (polymorphisme important), hérités de façon Mendélienne. Leur large utilisation résulte de leur facilité d'utilisation (important criblage des loci et des individus), de leur rapidité de mise en place et de la possibilité d'automatisation. De plus, il n'est pas nécessaire de connaître la séquence amplifiée. Ils peuvent néanmoins présenter des problèmes de reproductibilité et de transférabilité d'un laboratoire à un autre, d'autant que les conditions de PCR sont très sensibles (faibles températures d'hybridation) (Liu 2007).
- Les AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism pour polymorphisme de longueur de fragments amplifiés), combinaison des RFLP et des RAPD. Ce sont des marqueurs dominants également. Ils permettent de révéler un polymorphisme important de type présence/absence et peuvent produire des marqueurs issus de toutes les zones du génome. Ils permettent de marquer rapidement un grand nombre de loci génomiques. Cette technique permet donc de réaliser des empreintes génétiques hautement informatives afin de comparer des génotypes génétiquement très proches, de réaliser des cartes génétiques ou de saturer une région particulière d'un génome. La méthode nécessite plus de technicité que la RAPD mais génère plus de marqueurs, plus polymorphes et plus fiables. Malgré ses avantages, la littérature faisant référence à la méthode pour l'analyse des populations de poissons est encore limitée, en raison de difficultés techniques et de la nécessité d'un équipement spécial (Seki *et al.* 1999, Jorde *et al.* 1999, Dim *et al.* 1999, Chong *et al.* 2000, Kai *et al.* 2002, Mickett *et al.* 2003, Whitehead *et al.* 2003, Mock *et al.* 2004, Campbell & Bernatchez 2004, Simmons *et al.* 2006).
- Et enfin le séquençage direct de gènes nucléaires ou mitochondriaux.

Cette dernière technique est de loin la plus performante dans la mesure où elle peut fournir le maximum de renseignements sur des fractions limitées et précises du génome, mais elle était parfois jusqu'il y a peu, pour des raisons de budget et de temps, peu compatible avec l'analyse d'un grand nombre d'individus. L'automatisation du séquençage permet dorénavant de s'affranchir de ces limites et d'accumuler rapidement un grand nombre de séquences d'ADN (plusieurs milliers de bases par heure). De plus, les autres techniques moléculaires

s'accompagnent d'un certain nombre d'inconvénients. En effet, une étude sur la reproductibilité des marqueurs a été effectuée par Jones (1997) et montre que les RAPD sont les moins reproductibles, que les AFLP le sont davantage, mais que les difficultés de mise en place peuvent apporter quelques problèmes. Notre choix de technique s'est donc naturellement porté sur le séquençage direct de gène.

▫ **Considérations préalables sur le choix du marqueur**

Avec les allozymes, l'ADN nucléaire et l'ADN mitochondrial sont les trois principales catégories de marqueurs génétiques couramment utilisés en génétique des populations. Ceux-ci ont été soumis de façon récurrente à des révisions (Avisé 1994, O'Reilly & Wright 1994, O'Connell & Wright 1997, Parker *et al.* 1998, Sunnucks 2000, Hallerman 2003).

Le choix du marqueur moléculaire et de la longueur du fragment ciblé est une étape primordiale et essentielle qui a une influence importante sur la qualité des résultats. Ce choix va principalement se faire en fonction du taux de divergence génétique du marqueur considéré et du niveau de l'échelle taxinomique où l'on se place. Dans le cas d'études intraspécifiques, il est nécessaire de travailler à partir de séquences portant un taux mutationnel théoriquement élevé comparativement aux autres gènes. Cependant, l'estimation du taux de mutations d'un gène donné pour le groupe étudié est le plus souvent évaluée *a priori*. C'est généralement l'expérience accumulée et l'examen des séquences moléculaires obtenues qui permettent de valider l'efficacité d'un tel gène porteur d'un taux de mutations, adapté au groupe étudié.

Travaillant *a priori* au niveau intraspécifique, la mise en évidence de l'homologie des caractères moléculaires repose sur deux impératifs : les séquences doivent être suffisamment variables pour être informatives à un tel niveau de spécificité, mais suffisamment conservées pour permettre alignements et comparaisons entre elles. Les critères de choix appliqués aux marqueurs de l'étude présente ont donc été :

1/ séquences en simples copies dans le génome et ne faisant pas partie d'une famille multigénique, afin de ne pas risquer de fonder l'étude sur des gènes paralogues ;

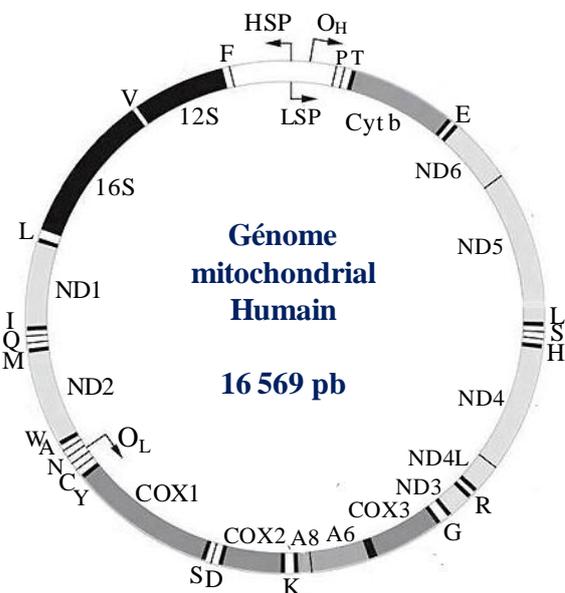
2/ efficacité de résolution des problématiques touchant aux structures populationnelles, sous-entendant la présence de taux de mutation adaptés au taxon étudié.

Tenant compte de ces deux critères, le choix d'un marqueur moléculaire au sein du génome mitochondrial nous est paru approprié. En effet, le génome mitochondrial évoluant plus rapidement que le génome nucléaire, son polymorphisme peut être bien marqué chez une espèce donnée.

▫ **L'ADN mitochondrial comme outil d'analyse, un bon témoin de l'Histoire des Populations**

Le génome mitochondrial (mitogénome ou ADNmt) des vertébrés, qui représente moins d'1% de l'ADN génomique des cellules eucaryotes¹⁰, est constitué d'une molécule d'ADN circulaire double brin allant de 16 à 18 kb (environ 16500 pb chez les Téléostéens), de structure simple (Figure 2.1) et contenu dans les mitochondries considérées comme des clones de par leur reproduction de type bactérien. L'ADNmt est haploïde (N), non recombinant (Hayashi *et al.* 1985) bien que des événements de recombinaison aient déjà été mentionnés (Eyre-Walker *et al.* 1999 ; Hagelberg *et al.* 1999 ; générant un débat actuel non consensuel). Il est transmis presque exclusivement par la mère, à l'exception de quelques cas particuliers, tels que les moules (Zouros *et al.* 1992), la mésange charbonnière *Parus major* (Kvist *et al.* 2003), la souris (Gyllesten *et al.* 1991) ou encore les Hominidés (en l'occurrence humain et chimpanzé ; Awadalla *et al.* 1999) où il est question d'hérédité biparentale ou bien d'influence paternelle avec fuites paternelles lors de la fécondation (Birky *et al.* 1989). Ce dernier exemple va à l'encontre de la théorie de l'Ève mitochondriale qui vise à dire que du fait qu'un individu n'hérite les mitochondries que de sa mère, tous les humains vivants possèdent un génome mitochondrial qui descend en lignée féminine. Cann *et al.* (1987) attribuent ainsi l'origine de l'Homme actuel à une hypothétique 'femme-ancêtre commun', baptisée Ève, qui aurait vécu il y a environ 200 000 ans en Afrique (Lewin 1987), datation et localisation suggérées par la phylogénie et le concept d'horloge moléculaire.

Figure 2.1 – Le génome mitochondrial humain. Incluant : 7 sous-unités ND1-6 et 4L du complexe I (NADH-Coenzyme Q oxydoréductase), 1 sous-unité cytochrome b du complexe III (CoQ-cytochrome c oxydoréductase), 3 sous-unités CO I-III du complexe IV (cytochrome c oxydase) et 2 sous-unités ATPase 6 et 8 du complexe V (ATP synthétase). Les acides aminés portés par les ARNt sont représentés par leur nomenclature à une lettre. Source : d'après Anderson *et al.* 1981 et Andreu *et al.* 2002.



¹⁰ L'ADNmt est petit par rapport aux 3.10^9 pb de l'ADN nucléaire, mais non négligeable. Chez l'Homme, une cellule possède des centaines de milliers de copies d'ADNmt (Pakendorf & Stoneking 2005), contenues dans plusieurs centaines de mitochondries contenant ~2-4 molécules chacune. Mais il se pourrait que les mammifères à sang chaud aient un ADNmt plus abondant que les poissons (Hartmann *et al.* 2011).

Les gènes mitochondriaux n'étant pas génétiquement indépendants les uns des autres, le génome mitochondrial est considéré comme une seule unité génétique de liaison et plusieurs milliers de copies peuvent être présents par cellule. L'ADNmt est extrêmement condensé et, d'une façon générale chez les vertébrés, le matériel génétique contenu dans le mitogénome est codant (Pakendorf & Stoneking 2005), soit pour des protéines soit pour des ARN, ceci faisant subir aux gènes une forte pression assurant le maintien des séquences.

L'organisation structurale des gènes (nombre et ordre) est généralement hautement conservée au sein du mitogénome chez les vertébrés, bien qu'un certain nombre de réarrangements aient été décrits chez les oiseaux, reptiles, amphibiens et poissons (Boore 1999). Le génome mitochondrial comprend généralement un jeu de 37 gènes à fonctionnalités comme suit : 13 codent des protéines (NADH déshydrogénase 1-6 et 4L, cytochrome oxydase 1-3, ATP6 et 8 et cytochrome b) et ce, qu'il s'agisse de la souris ou de l'humain (Anderson *et al.* 1981, Bibb *et al.* 1981), 2 codent les ARN ribosomiaux (ARNr) 12S et 16S, et 22 codent des ARN de transfert (ARNt). Le fragment résiduel, d'environ 1 kb, correspond à la région de contrôle qui est le seul fragment nucléique non-codant, mais qui reste tout de même impliqué dans la régulation et l'initiation de l'autoréplication et la transcription des gènes mitochondriaux.

Le rendement des amplifications pour des marqueurs mitochondriaux, représentés par un très grand nombre de copies cellulaires identiques, reste supérieur à celui des marqueurs nucléaires. Parallèlement, étant donné que cette étude se situe pour partie au niveau intraspécifique, où le taux d'évolution peut être relativement lent, il est alors intéressant de bénéficier de marqueurs à évolution rapide et affranchis des problèmes de recombinaison intragénique.

Résumé des principales caractéristiques de l'ADNmt :

- a) en général hérité de la mère à partir d'une molécule haploïde unique (N)
- b) l'ensemble du génome est transcrit comme une unité
- c) non soumis à la recombinaison et fournit des marqueurs homologues
- d) en grande partie de sélection neutre et présent en multiples copies dans chaque cellule
- e) la réplication est continue, unidirectionnelle et symétrique sans aucune édition apparente ou mécanisme de réparation
- f) la taille est optimale, sans introns présents

(Billington 2003)

L'ADNmt semble être plus approprié à la mise en évidence de variabilité spécifique que l'ADN nucléaire, dont le nombre global de mutations nucléotidiques est 5 à 10 fois inférieur. Selon Martin & Palumbi (1993), ceci pourrait être la conséquence de dommages oxydatifs

produits par des radicaux libres générés au cours du transport des électrons à l'oxygène par la chaîne respiratoire qui a lieu dans la membrane interne de la mitochondrie. Une autre hypothèse est celle d'un système de correction de l'ADN par les polymérase lors de la réplication moins efficace que pour le génome nucléaire (Britten 1986). Il existe par ailleurs un biais important dans les types de substitutions. En effet, les transitions (A-G et C-T) sont plus fréquentes que les transversions (A-T, G-C, G-T et A-C).

Avec une fréquence de mutation plus élevée, l'ADNmt permet de calculer des distances génétiques entre espèces ou entre populations, même si ces dernières sont d'âges assez proches. Logiquement, l'accumulation de mutations est d'autant plus importante que la divergence entre deux espèces ou deux populations distinctes est ancienne.

Les différentes régions nucléotidiques évoluent à des taux variables au sein même du génome mitochondrial (Saccone *et al.* 1991), les régions non-codantes évoluant beaucoup plus rapidement que les codantes (Avisé 1994), ce qui permet à certaines zones d'être choisies préférentiellement pour un certain type d'étude.

Les gènes mitochondriaux sont des marqueurs largement utilisés en biologie moléculaire, qu'il s'agisse de phylogénie moléculaire ou de génétique des populations. C'est à la fin des années 1970s que les premières études de génétique des populations basées sur l'ADN mitochondrial ont été publiées (Avisé *et al.* 1979).

Dans ce type d'études populationnelles, il est à noter que l'ADNmt est moins sensible à l'effet d'homogénéisation du flux génique entre populations ou à l'inverse, plus sensible à la dérive génique, d'où l'accentuation de son pouvoir de discrimination. La mise en évidence d'un grand nombre de séquences d'ADNmt par phylum a encouragé l'identification d'une série de marqueurs dits universels pour ce génome (Kocher *et al.* 1989), avec des amorces généralement définies dans les parties codantes donc conservées entre les genres et les taxons. De plus, une des conséquences de sa transmission maternelle est que la taille effective¹¹ de la population pour l'ADNmt est plus petite que celle de l'ADN nucléaire, faisant de la variabilité de l'ADNmt un indicateur plus sensible aux événements touchant les populations, tels que les goulots d'étranglement ou les croisements (Okumuş & Çiftçi 2003). Grâce aux marqueurs supposés neutres (généralement pas affectés par la sélection naturelle) que sont les marqueurs mitochondriaux (Avisé 2000), les événements majeurs de l'Histoire des populations, laissant des signatures dans les structures génétiques actuelles, peuvent être retracés.

¹¹ La taille effective de la population est le nombre d'individus qui transmettent des gènes à la prochaine génération. Elle peut être beaucoup plus petite que la population totale à cause d'un sex-ratio inégal, du comportement reproducteur ou autres facteurs empêchant certains adultes de se reproduire.

En phylogénie moléculaire, le choix des marqueurs s'oriente généralement vers les gènes codant le cytochrome b (phylogénie mitochondriale portant sur 16 espèces de picots du genre *Siganus* (Siganidae), Lemer *et al.* 2006 ; raies pastenagues, Sezaki *et al.* 1999) ; les ARNr 12S et 16S (Dunn & Morrisey 1995, Dunn *et al.* 2003, Douady *et al.* 2003, Tinti *et al.* 2003) ou des gènes codant NADH1 et NADH2 (Naylor *et al.* 1997, Dunn *et al.* 2003).

D'un point de vue technique, le séquençage de gènes mitochondriaux présente certains avantages par rapport au séquençage de gènes nucléaires. L'ADNmt, contenu dans n'importe quel type de tissu, est physiquement séparé du reste de l'ADN de la cellule et est relativement facile à isoler (Okumuş & Çiftci 2003). De plus, le génome mitochondrial, haploïde (N), présente une forme génique unique par locus, alors que le génome nucléaire, diploïde (2N) présente potentiellement deux formes alléliques par locus (d'origines paternelle et maternelle), et donc potentiellement deux séquences nucléotidiques différentes par gène. Les séquences mitochondriales ne peuvent donc pas présenter de variabilité intra-individuelle alors qu'il est possible d'observer, au moment de l'analyse, un certain nombre de sites polymorphes (superposition de pics ambigus) quand il s'agit de séquences nucléaires. Par ailleurs, l'absence d'introns dans les gènes mitochondriaux ainsi que le grand nombre de copies par cellule assurent d'autant plus l'étape d'amplification directe par PCR.

◦ *Applications en génétique des populations*

Globalement, en biologie moléculaire, les régions de l'ADN les plus utilisées sont la séquence codante du gène du cytochrome b, celle de l'ARNr 16S ou 12S et la séquence non codante de la région contrôle (ou d-loop pour displacement loop). La séquence du cytochrome b est généralement bien conservée entre les taxons (une séquence codant une protéine s'aligne facilement) et permet de faire de la phylogénie. C'est le cas par exemple dans les travaux d'Orrell & Carpenter (2002) chez les Sparidae, ou encore chez les anguilles Synbranchidae (Perdices *et al.* 2005). La séquence de la région contrôle apporte généralement davantage d'informations lorsqu'il s'agit d'études sur la structure des populations (Aurelle & Berrebi 2001, Kochzius & Blohm 2005). De ce fait, suivant les informations que l'on veut obtenir, on utilisera des marqueurs réputés conservés comme la séquence du cytochrome b pour travailler entre espèces différentes ou des marqueurs plus variables comme la séquence de la région contrôle si l'on veut obtenir des informations au niveau populationnel. Certaines études combinent parfois conjointement ces deux aspects (conservation de certains marqueurs et variabilité plus marquée d'autres marqueurs) dans une même étude. Par exemple Heras &

Roldan (2011) ont utilisé quatre marqueurs moléculaires combinés (gènes de l'ARNr 12S, du CB, de la COI et la région de contrôle) pour étudier la phylogénie des *Odontesthes* (famille des Atherinopsidae, Téléostéens). Autre exemple en génétique des populations, Mamuris *et al.* (2005) ont utilisé le polymorphisme de longueur de cinq fragments mitochondriaux (codant ND 5 et 6, COI et ARNr 12S et 16S) pour analyser la variabilité génétique de neuf populations grecques du poisson d'eau douce *Ladigesocypris ghigii*.

Alors que la région de contrôle est réputée comme étant un bon marqueur de populations, puisque hypervariable comme par exemple chez les mammifères, il a été montré que pour certaines espèces de poissons, ce marqueur peut présenter peu de polymorphisme. Par exemple, des études chez la truite *Salmo trutta* (Hall & Nawrocki 1995) ou *S. salar* (McConnell *et al.* 1995) ou encore chez l'anguille *Anguilla anguilla* (Daemen *et al.* 1996) ont permis de mettre en évidence une variabilité moindre dans la d-loop non-codante que dans les autres régions mitochondriales. Ces derniers constats poussent donc à considérer d'autres marqueurs, tels que gène du cytochrome b et gènes des cytochromes oxydases I-III ou des déshydrogénases (domaines ND 1 à 6), comme pouvant être plus efficaces (Carr & Marshall 1991) chez certaines espèces dans la résolution de problématiques populationnelles. Ainsi, Bradman *et al.* (2011) n'ont pas mis en évidence de structuration particulière entre quatre populations d'espadons *Xiphias gladius* de l'océan Indien et une du Pacifique en utilisant la région de contrôle, alors que l'inverse a été possible grâce au marqueur ND2. Les auteurs indiquent donc que l'utilisation de la région de contrôle en première approche a vraisemblablement entraîné une sous-estimation de la différenciation génétique entre les populations, et que les marqueurs génétiques devraient être choisis en fonction de l'espèce et de l'échelle de la zone d'étude. Jamaluddin *et al.* (2011) ont utilisé quant à eux une portion du gène COI pour révéler à l'échelle régionale, en Malaisie, la structuration de la population du poisson d'eau douce *Channa striata*.

▫ Objectifs du travail préliminaire de séquençage

C'est en considérant ces derniers aspects que notre étude s'est tout d'abord axée sur la définition appliquée des marqueurs génétiques appropriés pour une étude de population chez *Beryx splendens*. Ici, nous souhaitons en premier objectif connaître la structure génétique des populations de béryx à deux niveaux spatiaux, d'une part, sur l'aire géographique interocéanique et, d'autre part, à l'échelle plus restreinte qu'est la ZEE de la Nouvelle-

Calédonie. Pour cela, l'étude d'un grand nombre d'individus est nécessaire et le choix de marqueurs mitochondriaux permet par la suite l'obtention d'informations plus précises sur la structure génétique et sur l'histoire évolutive des populations sur leur aire de répartition.

Pour permettre de réaliser ce travail, le séquençage complet du génome mitochondrial d'un spécimen de *Beryx mollis* (non connu avant cette étude) a été réalisé, ainsi que celui d'un spécimen de *B. splendens* collecté en Atlantique (la séquence alors connue dans GenBank étant relative à un spécimen japonais, comm. pers. de Masaki MIYA, auteur de la séquence), permettant une comparaison inter- et intraspécifique de tous les marqueurs mitochondriaux. Ainsi, il était attendu que les taux de variabilités définis entre séquences alignées deux à deux permettraient de déterminer le 'marqueur idéal', le plus approprié dans le cadre de cette étude.

Tzeng *et al.* (1992) ont décrit le mitogénome de la carpe d'eau douce *Crossostoma lacustre*, endémique de Taiwan, et validé ainsi la première séquence d'ADNmt complète de poisson. A ce jour, 890 génomes mitochondriaux de Téléostéens (contre ~270 en 2006) ont été séquencés entièrement. Ces données sont accessibles en ligne depuis les sites GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/) ou MitoFish (base de données mitogénomiques réservée aux poissons ; www.mitofish.ori.u-tokyo.ac.jp). Le développement de la long-PCR, permettant l'amplification de séquences partielles de gènes ou de mitogénomes complets (Hwang *et al.* 2001, Yamauchi *et al.* 2004), a considérablement participé à ce succès.

▫ **Exploitation annexe des mitogénomes à des fins phylogénétiques**

La famille des Berycidae compte 3 espèces nominales dans le genre *Beryx* : *B. decadactylus* Cuvier, 1829 ; *B. mollis* Abe, 1959 et *B. splendens* Lowe, 1834. Avant cette étude, deux séquences de génomes mitochondriaux complets étaient connues et enregistrées dans GenBank pour les Berycidae :

Espèce	Référence bibliographique	N° accession GenBank
<i>B. splendens</i>	Miya <i>et al.</i> 2001	AP002939
<i>B. decadactylus</i>	Miya <i>et al.</i> 2003	AP004430

B. decadactylus et *B. splendens* sont répartis dans les océans Atlantique, Indien et Pacifique. *B. decadactylus* présente une distribution mondiale dans les eaux tempérées et dans des eaux profondes aux latitudes tropicales, excepté dans le Pacifique est. *B. splendens* présente quant à lui une répartition circumglobale, sauf dans le Pacifique Nord et en Méditerranée. Ces deux espèces sont les cibles d'une pêcherie commerciale bien qu'elles présentent des résiliences faibles, avec une maturité sexuelle atteinte entre 2 et 8 ans (Lehodey

et al. 1997). Depuis quelques années, plusieurs études ont permis de mieux connaître les caractéristiques biologiques générales de ces espèces, comme le régime alimentaire ou le mode de reproduction (Lehodey & Grandperrin 1996, Adachi *et al.* 2000, Dürr & González 2002, González *et al.* 2003, Schönhuth *et al.* 2005, Horn *et al.* 2010). Cependant, il reste beaucoup à apprendre avant de pouvoir prétendre à une gestion contrôlée des pêcheries.

B. mollis est quant à lui principalement distribué dans les eaux japonaises et taiwanaises du Pacifique nord-ouest, mais est aussi signalé dans les eaux de l’océan Indien ouest et depuis peu au nord-est de la Nouvelle-Calédonie (Akimoto *et al.* 2006). Cependant, l’espèce et ses traits biologiques restent peu connus d’autant que les rares données disponibles sur l’espèce sont anciennes et ont souvent fait l’objet de confusion avec *B. splendens*. La forte ressemblance morphologique entre les deux espèces a souvent conduit à des interprétations biaisées, qu’il faut aujourd’hui considérer avec précaution (voir PI - § Le genre *Beryx*).

◦ *Etat des connaissances sur la position phylogénétique des Berycidae*

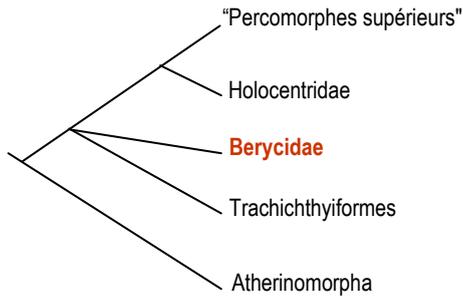
La position taxinomique des Berycidae et/ou Beryciformes a souvent fait l’objet de remaniements au cours du temps. Stiassny & Moore (1992) et Moore (1993) se basent sur des caractères¹² morpho-anatomiques et proposent une topologie d’arbre avec trichotomie, ne résolvant pas la position taxinomique des Berycidae (Figure 2.2 - arbre a). Johnson & Patterson (1993), après révision des caractères utilisés par les précédents auteurs, optent quant à eux pour une monophylie¹³ des Beryciformes qui, associés aux Atherinomorphes et aux Percomorphes supérieurs, deviennent groupe frère¹⁴ des Stephanoberyciformes (Figure 2.2 - arbre b). Colgan *et al.* (2000) et Chen (2001) se servent tous deux de données moléculaires (ADNr 12S et 16S, plus ADNr 28S et rétrogène de la rhodopsine pour Chen 2001) et soutiennent également une monophylie des Berycidae, mais groupe frère des Melamphaidae selon Colgan *et al.* (2000) et groupe frère des Trachichthyoidei d’après Chen (2001).

Un premier conséquent travail de phylogénie moléculaire a été entrepris par Miya *et al.* (2001) à partir de 48 mitogénomes complets de Téléostéens (dont 38 nouveaux alors), avec un spécimen de *B. splendens* pour représenter l’ordre des Beryciformes (Figure 2.3).

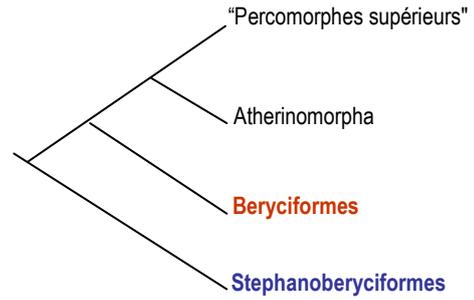
¹² Attribut d’un membre d’une population ou d’un taxon par lequel il diffère d’un autre membre d’un autre groupe. Plus généralement, un caractère peut être tout attribut utilisé pour reconnaître, décrire ou différencier les taxons.

¹³ Fait de mettre dans un même groupe taxinomique une espèce ancestrale et tous ses descendants.

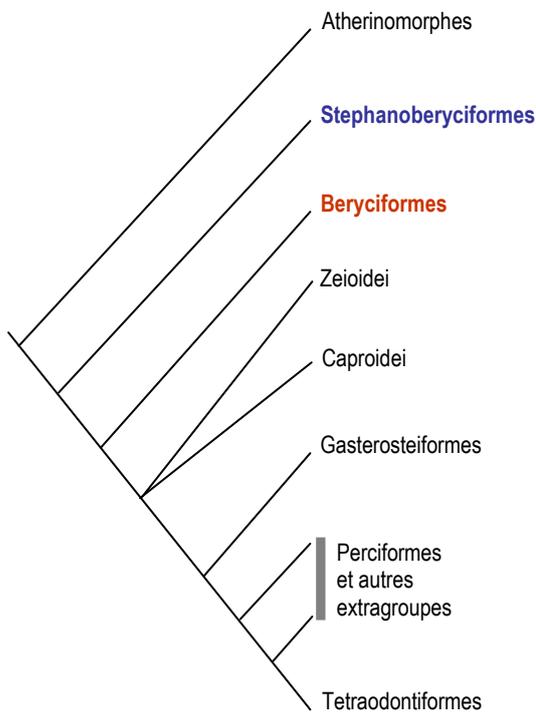
¹⁴ Des groupes frères sont des groupes monophylétiques (ou clades) qui ont en commun une espèce ancestrale immédiate qui leur est propre, et forment avec elle un groupe monophylétique de rang supérieur.



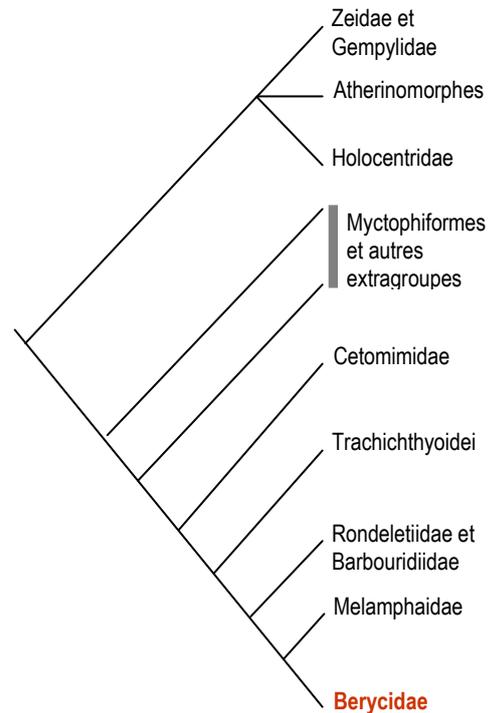
a - Stiassny & Moore 1992 ; Moore 1993 ; caractères morpho-anatomiques.



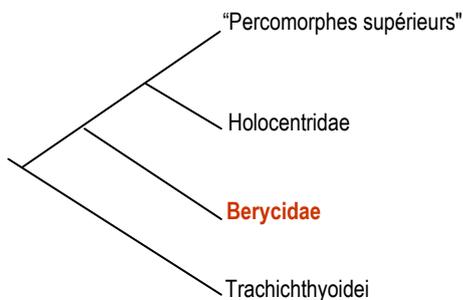
b - Johnson & Patterson 1993 ; caractères morpho-anatomiques.



c - Nelson 1994 ; caractères morpho-anatomiques.



d - Colgan *et al.* 2000 ; caractères moléculaires (ADNr 12S et 16S).



e - Chen 2001 ; caractères moléculaires (ADNr 12S, 16S, 28S et rétrogène de la rhodopsine).

Figure 2.2 - Arbres illustrant les différentes hypothèses relatives à la composition et aux relations des Beryciformes et Stephanoberyciformes.

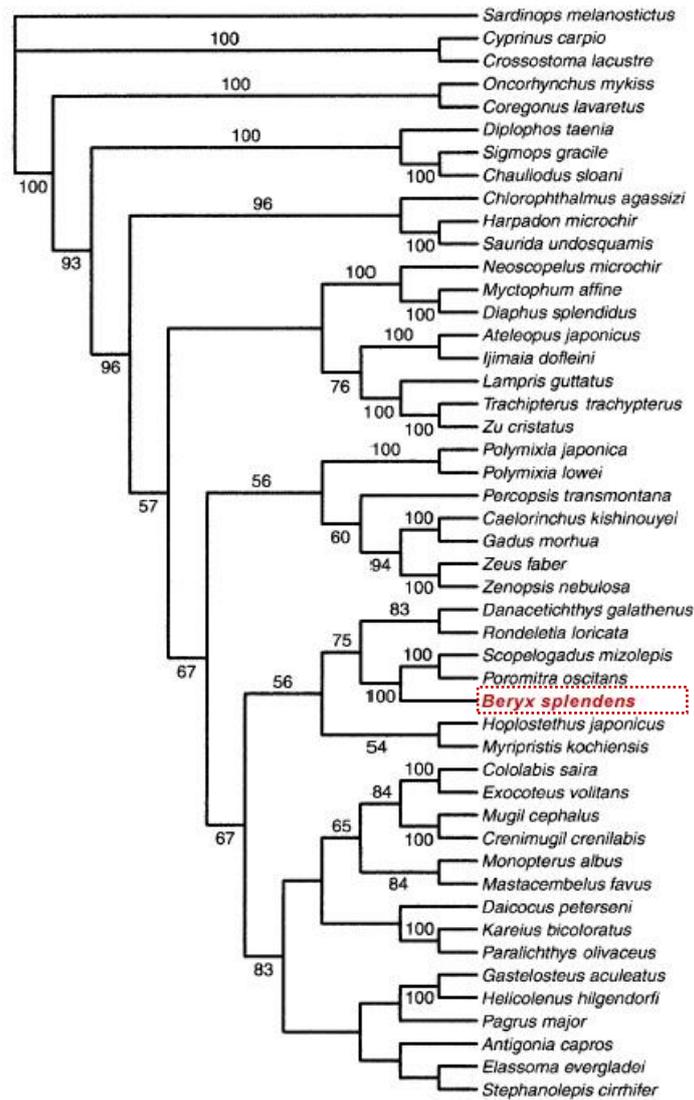


Figure 2.3 - Arbre obtenu en MP¹⁵ (most-parcimonious, « le plus parcimonieux ») calculé à partir du jeu de données de l'ADNmt réduit aux séquences nucléotidiques concaténées (12 gènes codant des protéines (sauf ND6 et positions 3^{ème} codon) et 22 gènes ARNt, pour 48 spécimens de Téléostéens. Longueur de l'arbre = 22,932 pas ; CI index de consistance = 0,245, RI index de rétention = 0,345. Les nombres à côté des branches indiquent les valeurs de bootstrap (uniquement si supérieures à 50%) obtenues pour 500 réplicats avec l'option de recherche heuristique sous PAUP 4.0b4A (Swofford 1998).

Plus tard, Miya *et al.* (2003) ont poursuivi leur travail de phylogénie moléculaire des Téléostéens se basant sur le mitogénome complet de 102 espèces (Figure 2.4). Ceci permettant d'affiner les relations phylogénétiques des Beryciformes, en amenant dans l'arbre final *B. decadactylus*, deuxième espèce du genre sur trois alors séquencée de façon complète

¹⁵ La méthode de parcimonie est une méthode de construction de phylogénies qui, parmi tous les arbres possibles, retient celui qui fait appel au plus petit nombre nécessaire d'évènements évolutifs. Elle s'appuie sur deux hypothèses principales : tous les sites évoluent indépendamment les uns des autres et la vitesse d'évolution est lente et constante à travers les lignées évolutives.

en ce qui concerne le génome mitochondrial et choisis alors comme représentants de la famille des Berycidae.

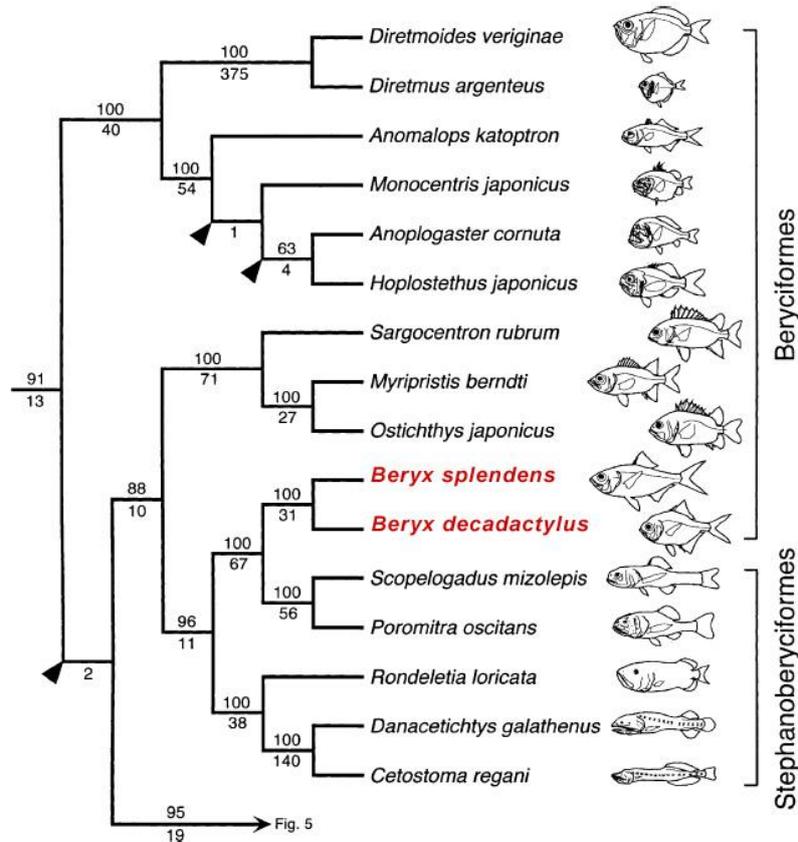


Figure 2.4 - Relations basales entre Acanthoptérygiens, avec classification ordinaire de Nelson (1994) à droite. N'est présentée ici que la partie de l'arbre relative aux Beryciformes et Stephanoberyciformes. Arbre obtenu en MP (most-parsimonious) calculé à partir du jeu de données de l'ADNmt réduit aux séquences nucléotidiques concaténées (12 gènes codant des protéines (sauf ND6 et positions 3^e codons) et 21 gènes ARNt (sauf ARNt^{Ser(AGY)} et régions non appairées), pour 100 spécimens de Téléostéens (ici, détails données pour ordres des Beryciformes et Stephanoberyciformes). Longueur de l'arbre = 44,177 pas ; CI index de consistance = 0,164, RI index de rétention = 0,376. Les nombres à côté des branches indiquent les valeurs de bootstrap (uniquement si supérieures à 50%) obtenues pour 500 répliquats avec l'option de recherche heuristique sous PAUP 4.0b8a (Swofford 2001).

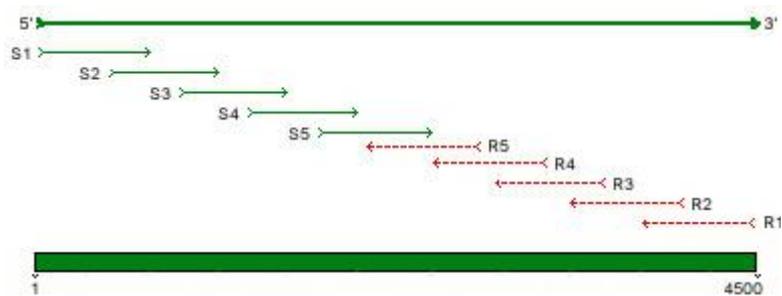
D'après ces résultats, Miya *et al.* (2003) propose un arbre proche de celui de Colgan *et al.* (2000), plaçant les Melamphaidae groupe frère des Berycidae et le reste des Stephanoberyciformes groupe frère de cet ensemble (cf. arbre d sur Figure 2.2 et Figure 2.4), mais leurs arbres diffèrent dans la position des Holocentridae. Qu'il s'agisse des résultats de Colgan *et al.* (2000) ou de Miya *et al.* (2001, 2003, 2005), l'hypothèse d'une paraphylie¹⁶ des Stephanoberyciformes est présentée.

¹⁶ Fait de mettre dans un même groupe taxinomique une espèce ancestrale et une partie seulement de ses descendants.

Dans cette partie, les séquences nucléotidiques complètes des génomes mitochondriaux de *B. mollis* et *B. splendens* d'Atlantique, déterminées par la technique de long-PCR (Miya & Nishida, 1999) et par séquençage par primer walking (voir ⓘ) (Okano & Kambara 1996) sont présentées. Les séquences obtenues ont été comparées avec celles des autres mitogénomes disponibles dans GenBank (*B. splendens* du Japon et *B. decadactylus*) et leurs relations phylogénétiques ont été réexaminées.

ⓘ Principe du « Primer Walking »

Littéralement, l'expression peut être traduite en français par « la marche sur d'ADN ». Cette méthode consiste à définir de nouvelles amorces au fur et à mesure de la détermination des fragments d'une séquence nucléotidique de grande taille. Par exemple, une séquence amplifiée de 4 kb ne pourra pas être lue en une fois. Il faudra donc séquencer successivement plusieurs fragments nucléotidiques qui se superposeront au fur et à mesure et qui, mis bout à bout, nous permettront la lecture de la séquence complète. Il est fréquent de réaliser cette "marche" à la fois dans les deux directions (sens et reverse) depuis les deux extrémités du fragment amplifié en long-PCR, ceci permettant une détermination plus rapide que s'il s'agissait de la faire qu'en sens par exemple.



Ici, le fragment de 4,5 kb a été séquencé en sens et en reverse, en 10 fragments nucléotidiques recouvrants. Le séquençage a débuté par les amorces S1 et R1 (pour sens n°1 et reverse n°1). Ces deux fragments lus, la définition de 2 nouvelles amorces S2 et R2 a pu être réalisée d'après ces premiers fragments nucléotidiques, permettant le séquençage de deux nouveaux fragments allant plus loin dans la séquence, et ainsi de suite jusqu'à rejoindre tous les fragments.

▫ Double intérêts du séquençage complet des deux espèces

- Intérêt phylogénétique du séquençage du génome mitochondrial complet de *Beryx mollis*

Grâce à la détermination du génome mitochondrial complet de *B. mollis* (données personnelles, n° d'accèsion DQ993168), les mitogénomes des trois espèces nominales de *Beryx* sont connus. Les mitogénomes de *B. splendens* et de *B. decadactylus* étant accessibles librement sur le site de GenBank (respectivement n° d'accèsion AP002939 par Miya *et al.* 2001 et AP004430 par Miya *et al.* 2003). Avant cette étude, la position phylogénétique de *B. mollis* établie en considérant la totalité de son génome mitochondrial n'avait pas été définie.

◦ *Intérêt génétique populationnel du séquençage du génome mitochondrial complet de Beryx splendens d'Atlantique*

Le fait que le mitogénome de *B. splendens* décrit plus loin soit déjà connu pour l'espèce est assumé. Le but de ce travail initial n'est pas de purement et limitativement connaître l'organisation ou l'évolution de ce mitogénome ou des relations phylogénétiques des espèces du genre *Beryx*, mais davantage d'avoir une vision globale plus critique sur la qualité des « mito-marqueurs » en fonction de leur variabilité et donc de mieux restreindre le choix et cibler les marqueurs en fonction du type d'étude envisagée et de l'échelle où l'on se place dans le complexe *Beryx* (intra- ou interspécifique).

Ici, la séquence complète de l'ADNmt d'un spécimen de *B. splendens* provenant de l'océan Atlantique a été déterminée. Cette séquence est comparée à celle de *B. splendens* déjà disponible et relative à un individu japonais. Cette comparaison, réalisée à partir de spécimens d'origines géographiques éloignées, et étendue aux autres espèces du genre, permet une estimation de la variabilité génétique à différents niveaux spécifiques. Ce travail est développé en fin de cette Partie II (§II.4 et II.5-Analyses comparatives), suite aux données concernant les mitogénomes des *Beryx* séquencés au cours de cette étude.

II.2 – MATÉRIEL ET MÉTHODES

II.2.1 ▪ Echantillonnage

Un fragment de tissu musculaire a été excisé sur un spécimen frais de *B. mollis*, directement récupéré au marché aux poissons de Tashi, dans le canton d'Ilan, au nord-est de Taiwan. Le spécimen entier a été conservé puis fixé au formol et l'échantillon tissulaire a immédiatement été placé dans un tube d'alcool à 80%.

Un fragment de muscle a été prélevé sur un spécimen frais de *B. splendens* pêché par un chalutier breton en Atlantique nord-est et récupéré sous la criée de Concarneau, France. L'échantillon tissulaire (BsAT17), après excision, a immédiatement été introduit dans un tube contenant de l'alcool à 80% et préservé selon le protocole d'usage.

II.2.2 ▪ Extraction d'ADN

Les ADN génomiques totaux des spécimens de *B. mollis* et *B. splendens* ont été extraits à partir des échantillons de tissu musculaire et selon une méthode dérivée au CTAB (cetyltriméthylammonium bromide) d'après Jones (1953), suivie d'une précipitation à l'éthanol. Les échantillons d'ADN extraits ont été remis en suspension dans de l'eau pure.

II.2.3 ▪ PCR et séquençage

L'ADN total isolé a été ensuite utilisé pour amplification par PCR. Le génome complet de *B. mollis* a ainsi été amplifié dans sa totalité grâce à la technique de long-PCR. D'après les séquences de mitogénomes de *B. splendens* et *B. decadactylus* (GenBank AP002939 et AP004430), huit amorces spécifiques du genre (Vert-Mito-S100, R101, Bery-Mito-S102, R103, S104, R105, S106, R107; Tableau 2.A) ont été nouvellement définies en vue d'une amplification par long-PCR du mitogénome complet en 4 fragments contigus et chevauchants. L'amplification par PCR a été réalisée en utilisant le système Triple Master[®] PCR d'Eppendorf[®], dans un volume de 20 µL de réaction contenant du tampon Tuning[®] 1x, 2,5 mM de MgCl₂, 200 µM de chacun des dNTP, 1 µM de chaque amorce, l'extrait d'ADN (100-500 ng), et de la Taq ADN polymérase (1,5 unité, Promega[®]), et conduite dans un thermocycleur à gradient T_{GRADIENT} (Biometra[®]). Le programme utilisé comprenait : une étape initiale de dénaturation en un cycle de 2 min à 94°C, suivie de 35 cycles de dénaturation de 30 s à 94°C avec une étape d'hybridation des amorces de 30 s à 60°C et une étape finale de polymérisation (extension) de 4 min à 72°C. Les produits de PCR issus de cette amplification ont été contrôlés par électrophorèse sur gel d'agarose à 1% et marqué au bromure d'éthidium afin de permettre la caractérisation des bandes lors de la révélation par transillumination aux ultraviolets. Les bandes contenant les fragments d'ADN amplifiés ont été découpées sur le gel puis purifiées avec le kit QIAquick[®] Gel Extraction (QIAGEN[®]), en suivant les instructions du fabricant. Les réactions de séquences ont été réalisées avec le kit de séquençage BigDye Terminator v3.1 Cycle (Applied Biosystems), en suivant le protocole standard et en utilisant un thermocycleur T_{GRADIENT} (Biometra[®]), programmé comme suit : une étape initiale de dénaturation de 2 min à 96°C, suivie par 40 cycles de 30 s de dénaturation à 96°C, d'hybridation 30 s à 50°C et de polymérisation 4 min à 60°C. Les amorces utilisées, définies au fur et à mesure des besoins par primer walking (voir ⓘ p.106), sont présentées en Annexe

6. L'ADN a été séquencé par un séquenceur automatique ABI Prism 310[®] (Applied Biosystems[®]).

Les méthodes ainsi que les protocoles utilisés pour l'amplification et le séquençage du mitogénome complet de *B. splendens* ont été strictement similaires à ceux décrits ci-dessus pour *B. mollis*. Les amorces utilisées sont également proposées en Annexe 6.

II.2.4 ▪ Analyse des séquences

Dans les deux cas, les séquences d'ADN ont été éditées et alignées¹⁷ avec le logiciel SEQUENCHER[®] (v.4.6 – GENE CODES, USA) qui a également permis d'obtenir l'alignement final. La comparaison des séquences avec celles connues des autres espèces de *Beryx* a permis d'identifier et de localiser les gènes codant pour les protéines, les ARNr et ARNt.

Selon Miya *et al.* (2001), les Beryciformes sont paraphylétiques, incluant les Stephanoberyciformes (voir Figure 2.3). Afin de compléter les relations phylogénétiques entre toutes les espèces valides de béryx, *B. mollis* a été ajouté à *B. splendens* (GenBank AP002939, Miya *et al.* 2001) et *B. decadactylus* (GenBank AP004430, Miya *et al.* 2003). Deux autres mitogénomes complets – relatifs aux espèces *Poromitra oscitans* et *Scopelogadus mizolepis* (Melamphaidae ; GenBank AP002935 et AP002934 ; Miya *et al.* 2001) – définies comme groupe frère du genre *Beryx* par Miya *et al.* (2001), ont servi de groupe externe dans cette étude. Le jeu de données utilisé dans notre analyse phylogénétique correspond à l'alignement des séquences nucléotidiques concaténées des 13 gènes codant pour des protéines, 22 ARNt et 2 ARNr. Ces séquences ont été alignées avec le logiciel BioEdit v.7.0.5.3 (Hall 1999).

II.2.5 ▪ Analyse phylogénétique

La matrice alignée a été analysée par des méthodes probabilistes (Maximum de vraisemblance¹⁸ ou ML pour Maximum Likelihood, et bayésienne¹⁹) d'inférence

¹⁷ L'alignement est l'opération qui consiste à disposer les unes en dessous des autres des portions de séquences similaires en minimisant leurs différences.

¹⁸ La méthode du maximum de vraisemblance est une méthode statistique qui cherche à trouver l'arbre dont la vraisemblance est maximale pour les séquences observées et le modèle d'évolution choisi.

phylogénétique. Nous avons préliminairement utilisé le programme ModelGenerator v.0.83 (Keane *et al.* 2004, Keane *et al.* 2006) afin de définir le modèle d'évolution le plus approprié dans le cadre de cette étude. Les analyses en ML ont été réalisées avec le programme PHYML v.2.4.4 (Guindon & Gascuel 2003, Guindon *et al.* 2005) en utilisant le modèle de substitution GTR²⁰ (pour generalised time reversible). L'approche bayésienne a été effectuée avec le programme MrBayes v.3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist 2001, Ronquist & Huelsenbeck 2003), pour laquelle le modèle de substitution d'ADN approprié a été spécifié en utilisant les paramètres réglés comme suit : lset nst = 6 ; rates = invgamma (I+ Γ) ; mcmc ngen = 2000000; samplefreq = 100 ; mchains = 4 en autorisant le programme à converger vers la meilleure estimation des paramètres de ce modèle. La robustesse de l'arbre inféré a été testée par 'bootstrapping'²¹ (1000 répliquats) non paramétré et analyse de la probabilité bayésienne postérieure telle qu'elle est indiquée dans le programme MrBayes. Chacune des 4 chaînes de Markov, lancées simultanément selon la technique de Monte Carlo, a été générée à partir d'un arbre aléatoire et sur 2.10⁶ générations avec échantillonnage des chaînes tous les 100 cycles afin d'assurer l'indépendance des échantillons. Tous les points de l'échantillon précédents le plateau de la courbe ont été écartés (rejet des *n* premières itérations du calcul, procédure dite de "burn in" ou d'allumage).

II.3 – RÉSULTATS

II.3.1 ▪ Caractéristiques générales des génomes complets

Pour les deux espèces, à l'issue de la long-PCR, quatre fragments double-brins amplifiés, longs d'environ 4,5 kb et recouvrant le génome mitochondrial dans sa totalité, ont été produits. Les séquences obtenues après réactions de séquençage comptaient en moyenne 500 à 600 pb et se superposaient entre elles sur un peu plus de 50 pb.

¹⁹ La méthode bayésienne est proche de celle au maximum de vraisemblance (mais plus rapides et permettant de traiter plus de taxons) mais elle en diffère par l'utilisation d'une distribution *a priori* de la quantité qui est en train d'être inférée.

²⁰ GTR est le modèle général le plus neutre, indépendant et réversible dans le temps. Il a d'abord été décrit dans une forme générale comme correspondant à une matrice dont l'ensemble des paramètres, taux relatifs d'échange et probabilités stationnaires, sont considérés comme des inconnues, et sont donc inférés à partir des données.

²¹ Le bootstrap est une technique d'inférence statistique basée sur une succession de rééchantillonnages (ce qui permet entre autres une très fine analyse de sensibilité).

La séquence nucléotidique complète du mitogénome de *B. mollis* annoncée dans ce chapitre a été enregistrée dans DDBJ/EMBL/GenBank sous le numéro d'accèsion DQ993168. Ce génome compte 16537 pb. L'organisation des gènes mitochondriaux et autres régions non-codantes (Figure 2.5) est semblable à celle observée chez les autres Téléostéens ou Vertébrés supérieurs, à savoir : 2 ARNr, 22 ARNt, 13 gènes codant pour des protéines et une région de contrôle putative. Cela nous indiquant que les béryx partagent, avec les autres Vertébrés, une organisation génomique mitochondriale considérée comme ancestrale.

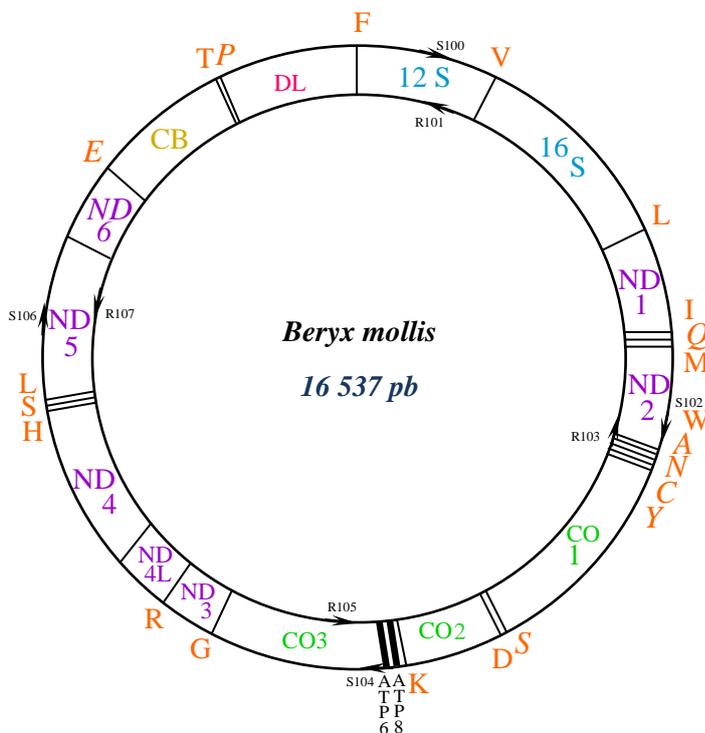


Figure 2.5 - Représentation schématique de la molécule circulaire du génome mitochondrial de *Beryx mollis*. Les gènes sont transcrits sur le brin H, excepté pour ceux mentionnés avec une police italique qui sont eux transcrits sur le brin L. Les gènes codant pour des protéines sont représentées comme suit : ND1-6 pour les sous-unités 1 à 6 de la NADH réductase ; CO1-3 pour les sous-unités I, II et III du cytochrome oxydase ; CB pour le cytochrome b. De la même façon, 12S et 16S désignent respectivement les gènes des ARNr 12S et 16S. Les gènes des ARNt sont quant à eux représentés par leur lettre relative à l'acide aminé correspondant. Les flèches indiquent les points d'ancrage des amorces utilisées pour la long-PCR.

La majeure partie des gènes mitochondriaux de *B. mollis* sont codés sur le brin-H, excepté pour le gène ND6 et les huit gènes codant les ARNt (ARNt^{Gln}, Ala, Asn, Cys, Tyr, Ser, Glu, Pro), qui sont pour leur part codés sur le brin-L. Aucune portion de séquence ne comprend de motif répété remarquable. La région de contrôle du mitogénome de *B. mollis* est située entre les gènes des ARNt^{Pro} et ARNt^{Phe} et compte 870 pb, ce qui correspond à la taille moyenne normale trouvée chez les autres poissons.

La séquence nucléotidique complète du mitogénome de *B. splendens* présentée ici a été enregistrée dans DDBJ/EMBL/GenBank sous le numéro d'accèsion DQ996312. Ce génome compte 16529 pb. L'organisation des gènes mitochondriaux et autres régions non-codantes (Figure 2.6) est totalement similaire à celle observée chez *B. mollis* et plus largement à celle des autres Téléostéens ou Vertébrés supérieurs (2 ARNr, 22 ARNt, 13 gènes codant pour des protéines, une région de contrôle).

L'encodage des gènes (notamment choix du brin, ordre des gènes) est strictement similaire à celui déterminé précédemment chez *B. mollis* (voir paragraphe précédent pour détails).

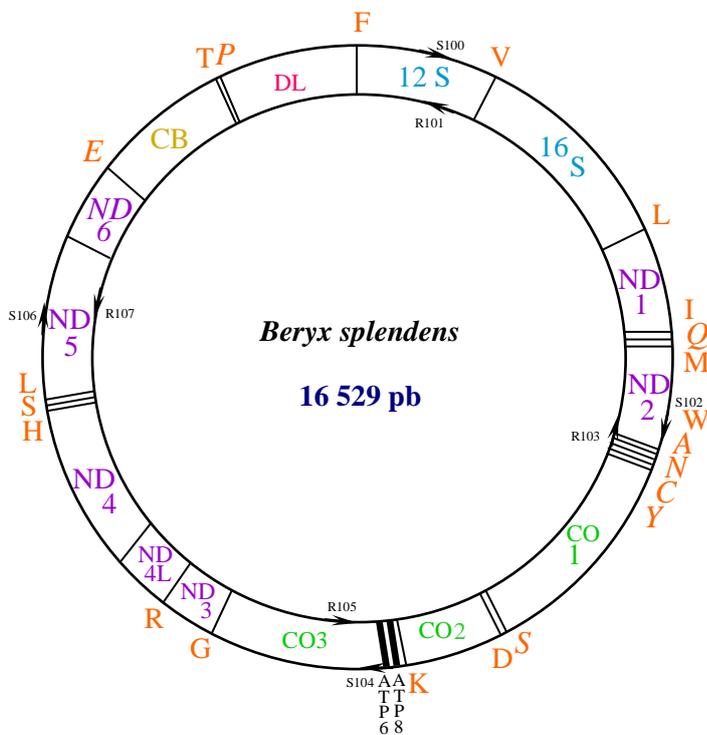


Figure 2.6 - Représentation schématique de la molécule circulaire du génome mitochondrial de *Beryx splendens*. Les gènes sont transcrits sur le brin H, excepté pour ceux mentionnés avec une police italique qui sont eux transcrits sur le brin L. Les gènes codant pour des protéines sont représentés comme suit : ND1-6 pour les sous-unités 1 à 6 de la NADH réductase ; CO1-3 pour les sous-unités I, II et III du cytochrome oxydase ; CB pour le cytochrome b. De la même façon, 12S et 16S désignent respectivement les gènes des ARNr 12S et 16S. Les gènes des ARNt sont quant à eux représentés par leur lettre relative à l'acide aminé correspondant. Les flèches indiquent les points d'ancrage des amorces utilisées pour la long-PCR.

La région de contrôle du mitogénome de *B. splendens* est normalement située entre les gènes des ARNt^{Pro} et ARNt^{Phe} et compte 865 pb, soit 5 nucléotides de moins que pour *B. mollis*, ce qui reste cependant tout à fait normal et similaire à ce qui peut être observé chez les autres poissons.

◦ *Comparaison des génomes mitochondriaux complets de Beryx mollis et B. splendens par alignement de séquences*

Sur un alignement de 16 540 pb, 645 positions nucléotidiques sont variables entre les génomes mitochondriaux complets de *B. mollis* et *B. splendens* (Figure 2.7), soit 3,90% de la séquence. Le taux le plus variable trouvé entre ces deux espèces concerne le gène ND2, avec 7,75% de variabilité, suivi par la région de contrôle avec 7,59% et enfin le gène ND6 avec 6,32% de sites variables. Une comparaison plus détaillée, marqueur par marqueur et la présentation des différents taux de variabilité obtenus entre marqueurs et entre espèces du genre *Beryx* sont proposées plus loin (voir §-II.4-Analyse comparative).

Pour les 13 gènes codant des protéines, cette comparaison intraspécifique montre des différences de séquences aussi bien aux niveaux des nucléotides (3,90%) que des acides aminés (0,16%) (Figure en Annexe 7).

II.3.2 ▪ Gènes des ARN ribosomiques et ARN de transfert

Chez *B. mollis*, les gènes des ARNr 12S et 16S mesurent respectivement 949 et 1694 pb. Ces tailles coïncident avec les tailles connues de ces gènes pour *B. splendens* et *B. decadactylus* (respectivement 949 et 1694 pb ; 949 et 1693 pb) et d'une façon plus générale à celles observées chez les autres Téléostéens. Comme pour les autres vertébrés, les gènes des ARNr sont placés entre ceux codant les ARNt^{Phe} et l'ARNt^{Leu(UUR)} et sont séparés par celui de l'ARNt^{Val}. Le mitogénome de *B. mollis* contient 22 gènes ARNt (Tableau 2.C) de 66-75 nucléotides, répartis sur le génome, et compte des doubles ARNt^{Leu} et ARNt^{Ser}. Les deux gènes ARNr sont riches en A+C (58% ; 32%A et 26%C) comme c'est le cas chez les autres Ostéichthyens (Zardoya & Meyer 1997). Les 22 gènes ARNt de *B. mollis* sont également relativement riches en A+C (56% ; 31%A et 25%C) comme pour l'ensemble des vertébrés.

Bien que plusieurs types de mécanismes soient proposés concernant les réarrangements de gènes mitochondriaux (Levinson & Gutman 1987, Moritz & Brown 1987, Macey *et al.* 1998), le plus largement admis reste la duplication en tandem de portions de gènes résultant d'un appariement raté, suivi d'une délétion de gènes (Yamauchi *et al.* 2003). Deux petites séquences non-codantes de 33 et 13 nucléotides demeurent ainsi entre les gènes codant les

ARNt^{Asn} / ARNt^{Cys} et ARNt^{Asp} / CO2 respectivement. Le motif de 30 nucléotides présente une similitude de 61% avec un fragment réverse du gène ARNr 12S, et s'étend des positions 667 à 697 pb. Ce fragment non-codant pourrait être susceptible de représenter une partie d'une réplication en tandem touchant la région de l'ARNr 12S, suivie des délétions de gènes redondants. Pareillement, le motif de 13 nucléotides, trouvé entre les positions 11423 et 11435 du gène ND4, présente 77% de similitude avec la séquence complète de ce même gène, ce qui pourrait être expliqué par le fait que ce petit motif nucléotidique provient de la réplication en tandem du fragment ND4 et de sa quasi subséquente délétion. Un cas similaire de réplication-délétion du gène ND5 a été mis en évidence au sein de l'ADNmt du crabe bleu japonais *Portunus trituberculatus* (Yamauchi *et al.* 2003). Seutin *et al.* (1994) ont montré que la région d'environ 30 nucléotides située entre les gènes mitochondriaux codant les ARNt de l'asparagine et la cystéine était largement partagée au sein des vertébrés. Chez les mammifères, cette séquence a été désignée comme étant le site d'initiation de la réplication du brin L, encore dénommé O_L (Clayton 1982). Concernant les gènes ARNr 12S et 16S, le taux de variabilité génétique entre espèces *B. splendens* et *B. mollis* est seulement de ~1% (Tableau 2.A).

Chez *B. splendens* d'Atlantique, les gènes des ARNr 12S et 16S mesurent respectivement 949 et 1694 pb. Ces tailles coïncident avec celles connues, d'après les accessions GenBank, de ces gènes pour *B. splendens*, *B. mollis* et *B. decadactylus* (respectivement 949 et 1694 pb ; 949 et 1694 ; 949 et 1693 pb) et d'une façon plus générale à celles observées chez les Téléostéens.

Les emplacements, l'ordre et le nombre des gènes des ARNr et ARNt de *B. splendens* d'Atlantique correspondent de façon identique à ce qui a été décrit pour *B. mollis* (cf. précédemment), de même que les proportions en A+C.

Tableau 2.A - Profil et organisation du génome mitochondrial de *B. mollis* (16 537 pb).

Gène / élément	Abréviation	Taille (bp)	Début	Fin	Brin ^a	Start	Stop	nt intergénique ^b	%var Bm/Bs
ARNt ^{Phe}	F	68	1	68	H			0	1,47
ARNr 12S	12S	949	69	1017	H			0	1,05
ARNt ^{Val}	V	73	1018	1090	H			0	2,74
ARNr 16S	16S	1694	1091	2784	H			0	1,00
ARNt ^{Leu}	L	74	2785	2858	H			0	-
NADH déhydrogénase sous-unité 1	ND1	975	2859	3833	H	ATG	TAA	6	5,85
ARNt ^{Ile}	I	71	3840	3910	H			-1	1,41
ARNt ^{Gln}	Q	71	3910	3980	L			-1	-
ARNt ^{Met}	M	69	3980	4048	H			0	-
NADH déhydrogénase sous-unité 2	ND2	1045	4049	5095	H	ATG	TAA	-1	7,75
ARNt ^{Trp}	W	73	5095	5167	H			1	-
ARNt ^{Ala}	A	69	5169	5237	L			1	-
ARNt ^{Asn}	N	73	5239	5311	L			31	1,37
ARNt ^{Cys}	C	66	5343	5408	L			0	1,51
ARNt ^{Tyr}	Y	68	5409	5476	L			1	-
Cytochrome c oxydase sous-unité I	CO1	1551	5478	7028	H	GTG	TAA	0	2,64
ARNt ^{Ser}	S	71	7029	7099	L			4	-
ARNt ^{Asp}	D	72	7104	7175	H			13	-
Cytochrome c oxydase sous-unité II	CO2	691	7189	7879	H	ATG	T—	0	2,60
ARNt ^{Lys}	K	75	7880	7954	H			1	-
ATP synthase F0 sous-unité 8	ATP8	168	7956	8123	H	ATG	TAA	-10	1,19
ATP synthase F0 sous-unité 6	ATP6	684	8114	8797	H	ATG	TAA	-1	5,12
Cytochrome c oxydase sous-unité III	CO3	786	8797	9582	H	ATG	TAA	-1	3,56
ARNt ^{Gly}	G	72	9582	9653	H			0	-
NADH déhydrogénase sous-unité 3	ND3	351	9654	10004	H	ATG	TAG	-2	2,85
ARNt ^{Arg}	R	70	10003	10072	H			0	1,42
NADH déhydrogénase sous-unité 4L	ND4L	297	10073	10369	H	ATG	TAA	-7	2,02
NADH déhydrogénase sous-unité 4	ND4	1381	10363	11743	H	ATG	T—	0	5,80
ARNt ^{His}	H	69	11744	11812	H			0	2,90
ARNt ^{Ser}	S	68	11813	11880	H			1	-
ARNt ^{Leu}	L	73	11882	11954	H			0	-
NADH déhydrogénase sous-unité 5	ND5	1839	11955	13793	H	ATG	TAA	-5	4,95
NADH déhydrogénase sous-unité 6	ND6	522	13790	14311	L	ATG	TAA	0	6,32
ARNt ^{Glu}	E	70	14312	14381	L			5	-
Cytochrome b	CB	1141	14386	15526	H	ATG	T—	0	5,00
ARNt ^{Thr}	T	72	15527	15598	H			-1	2,78
ARNt ^{Pro}	P	70	15598	15667	L			0	-
D-loop (région de contrôle)	DL	870	15668	16537	-			0	7,59

^a L et H font référence aux brins « light » et « heavy » respectivement.

^b Les chiffres correspondent au nombre de nucléotides séparant les différents gènes. Les chiffres négatifs indiquent des zones de superposition nucléotidique entre gènes adjacents.

T— Codon à terminaison incomplète, susceptible d'être complété avec adénylation post-transcriptionnelle.

Bm pour *Beryx mollis* ; Bs pour *B. splendens*

II.3.3 ▪ Gènes codant pour des protéines

Les codons²² start et stop relatifs aux 13 gènes codant les protéines sont listés dans le Tableau 2.C. La méthionine ATG correspond au codon start utilisé pour 12 de ces 13 gènes. Un seul gène, celui codant pour le CO1, utilise le codon start GTG-Valine bien moins commun. Un cas similaire a été signalé chez le gobie *Acanthogobius hasta* (Kim *et al.* 2004) ou bien pour d'autres gènes mitochondriaux ou d'autres espèces (Yamauchi *et al.* 2003, Peng *et al.* 2006). Comme chez d'autres vertébrés, l'ADNmt de *B. mollis* utilise de façon prévalente le codon stop TAA (9 fois) mais aussi TAG (une fois, pour le gène ND3). Trois des gènes codant des protéines présentent des codons stop incomplets T--. Cette terminaison immature de codon stop semble être une tendance assez fréquente au sein des génomes mitochondriaux des poissons (Miya & Nishida 1999) mais aussi d'une façon plus générale chez les métazoaires, pour lesquels des phénomènes post-transcriptionnels interviendraient pour créer des codons stop TAA (Ojala *et al.* 1981).

Trois parties majeures (ATP8/ATP6, ND4L/ND4, ND5/ND6) des 13 gènes codant des protéines sont partiellement recouvrantes à la fois dans le sens et dans le sens inverse des aiguilles d'une montre (voir Tableau 2.C pour détails). Il est à noter deux cas de cadre de lecture superposés sur le même brin. Les gènes ATP8 et ATP6 partagent 10 nucléotides communs, tout comme chez les oiseaux et les poissons ; et les gènes ND4L et ND4 se superposent sur 7 nucléotides, comme chez tous les Chordés (Peng *et al.* 2006). De plus, les gènes ND5 et ND6 du génome mitochondrial de *B. mollis*, localisés respectivement sur les brins H et L, présentent également une superposition de 5 nucléotides cette fois, comme chez la plupart des autres vertébrés (habituellement entre 4 et 17 bases). La longueur d'une telle superposition varie au sein des génomes mitochondriaux en fonction des espèces de poissons considérées, elle sera constante pour des superpositions touchant les gènes codant des protéines, et variable pour les zones non-codantes (Peng *et al.* 2006).

Comme pour *B. splendens* et *B. decadactylus* (source GenBank), 69% de l'ADNmt de *B. mollis* est codant pour des protéines. Le plus faible taux de variabilité génétique trouvé

²² Un codon est un triplet de nucléotides parmi les quatre possibles. Le code génétique compte donc 64 combinaisons différentes. Les codons TAG, TGA et TAA ne désignent en général aucun acide aminé ; ce sont les codons stop ou codons non-sens. Le codon start ou codon d'initiation ou de démarrage ATG (méthionine) signale le début de la phase ouverte de lecture.

entre *B. splendens* et *B. mollis* concerne les gènes codant des protéines et s'élève à 1,19% pour le gène de l'ATP8.

Certaines substitutions nucléotidiques conduisent à des changements d'acides aminés (Annexe 7). La plupart d'entre eux conservent les caractéristiques initiales de l'acide aminé, excepté pour dix d'entre eux. Dans les gènes ND2 et COIII, une double substitution est réalisée *via* le remplacement d'un acide aminé hydrophile par un acide aminé hydrophobe, et *vice versa*, ce qui contrebalance la substitution tout en permettant à la protéine de conserver le même caractère d'hydrophobicité. Quatre des dix substitutions touchant les acides aminés tendent à accroître l'hydrophobicité des protéines ND1, ATP6, ND4, ND6 de *B. splendens*, tandis que le même schéma ne se produit que deux fois pour les protéines ND5 et CB de *B. mollis*.

II.3.4 ▪ Composition en bases – Régions IQM - HSL - WANCY

Les valeurs de composition en bases du mitogénome de *B. mollis* sont les suivantes :

%A	%T	%G	%C	%A-T	%G-C
28	25	31	16	53	47

De telles valeurs de fréquences nucléotidiques pour chacun des codons se trouvent être vraiment similaires à celles trouvées antérieurement chez d'autres Téléostéens (Broughton *et al.* 2001 ; Elmerot *et al.* 2002). Le génome mitochondrial de *B. mollis* est plutôt riche en proportion de A-T et l'ordre des gènes qui le composent reste le même que celui trouvé chez d'autres Vertébrés (Pereira, 2000), sans structure particulière inhabituelle.

Les trois regroupements, désignés de façon plus courante de clusters, d'ARNt sont présents, placés et ordonnés normalement (si l'on se réfère aux autres mitogénomes connus) : IQM (I pour isoleucine, Q pour glutamate, M pour méthionine) ; WANCY (W pour tryptophane, A pour alanine, N pour acide aspartique, C pour cystéine, T pour tyrosine); HSL (H pour histidine, S pour sérine, L pour leucine). L'origine de réplication du brin L est également normalement localisée dans la région WANCY, tout comme pour d'autres Téléostéens (Seutin *et al.* 1994). Le motif 5'-GCCGG-3' conservé chez les Vertébrés (Hixson *et al.* 1986, Seutin *et al.* 1994) et impliqué dans l'initiation de la réplication du brin L a été repéré et situé à la base de la tige de l'ARNt^{Cys}.

Des résultats équivalents ont été trouvés pour le mitogénome de *B. splendens* d'Atlantique, confortant ceux initialement publiés dans Genbank pour le spécimen japonais (Miya *et al.* 2001).

II.3.4 ■ Analyse phylogénétique :

Le jeu de données combinées entre les séquences des gènes codant les 13 protéines, les 22 ARNt et les 2 ARNr nous permet d'obtenir un alignement de 15688 positions (11448 sites pour les gènes codant les protéines, 1569 pour les gènes ARNt et 2671 pour les gènes ARNr). Parmi elles, 11849 sont des sites conservés, 3789 sont variables et 1366 sont informatifs (parcimonie). Le modèle GTR a été désigné par le programme ModelGenerator v.0.83 comme étant le modèle de substitution nucléotidique le mieux adapté dans ce cas, avec une fraction des sites paramétrés pour être invariables et les taux des autres sites à être distribués selon une loi gamma (GTR+I+ Γ ; Yang 1994 ; Gu *et al.* 1995). Les résultats obtenus avec les méthodes probabilistes (ML et méthode bayésienne), utilisant une inférence avec un modèle GTR+I+ Γ , produisent des topologies similaires et congruentes²³ (Figure 2.8).

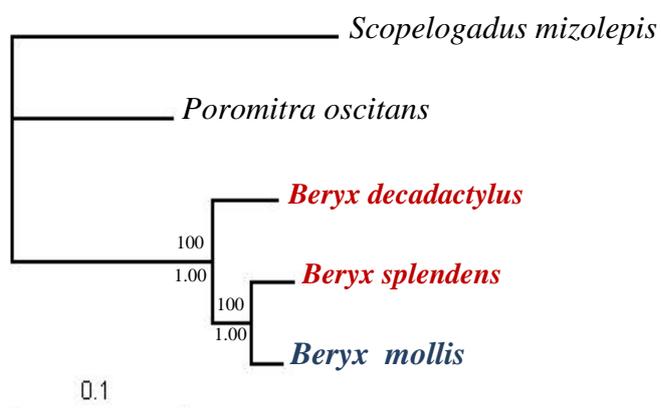


Figure 2.7 - Relations phylogénétiques entre espèces de *Beryx*, inférées à partir des jeux de séquences des génomes mitochondriaux complets, analysées par méthodes bayésienne et de maximum de vraisemblance.

S. mizolepis et *P. oscitans* sont utilisés comme groupes externes. Les nombres inscrits au-dessus ou en dessous des branches indiquent les valeurs de bootstrap avec 1000 répliquats (NJ) ou probabilité postérieure, sous le modèle d'évolution GTR+I+ Γ , respectivement. L'échelle correspond à 0,1 substitution par site.

Le genre apparaît monophylétique avec une structuration générale en un clade comprenant trois espèces distinctes. Les branchages sont robustes et les nœuds fortement soutenus que ce soit par le test de bootstrap (valeur de 100 pour 1000 répliquats) ou par la probabilité postérieure bayésienne (pp : 1,00), et sans polytomie (nœud non résolu).

Des topologies similaires ainsi que des valeurs de bootstrap identiques ont été obtenues avec des jeux de données réarrangés : Jeu n°1, séquences nucléotidiques des 13 gènes codant des protéines (11448 positions par séquence) uniquement ; Jeu n°2, séquences hybrides faites

²³ Egal, en accord. Plus particulièrement, se dit d'un arbre phylogénétique présentant les mêmes liens de parenté entre taxons qu'un autre arbre, autrement dit la même topologie.

à partir des fragments nucléotidiques des deux gènes ARNr (2671 positions). Les relations phylogénétiques mises en évidence dans cette étude sont en accord avec les résultats issus de la comparaison morphologique entre *Beryx*, plaçant l'espèce *B. mollis* plus proche de *B. splendens* que de *B. decadactylus*.

II.4 - ANALYSE COMPARATIVE DE GÉNOMES MITOCHONDRIAUX COMPLETS DU GENRE *BERYX* : CONSIDÉRATIONS INTRA- ET INTERSPÉCIFIQUES DES TAUX DE VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE

Dans cette sous-partie, les séquences mitogénomiques obtenues pour *B. splendens* 'atlantique' et *B. mollis* sont confrontées à celles publiées pour les espèces du genre, *B. splendens* 'pacifique' (Japon) et *B. decadactylus*. Cette analyse comparative, en partie réalisée avec des spécimens d'origines géographiques éloignées, permet de réaliser une approche relativement simple de la variabilité génétique à différents niveaux spécifiques, et par conséquent met en exergue les fragments de séquences plus ou moins variables chez *Beryx*. De là, les variabilités intra- et interspécifiques ont pu être estimées, que ce soit pour les mitogénomes complets ou pour des portions de séquences (gènes ou régions non-codantes).

Comme le taux de mutation est difficile à mesurer directement, le nombre de substitutions qui se sont accumulées au cours du temps dans une lignée évolutive est souvent pris comme un proxy pour le taux de mutation (Ellegren 2009). Ici, l'alignement basique des séquences deux à deux, dans le logiciel SEQUENCHER (version 4.6, GENE CODES, USA), utilisant l'algorithme Clustal, a été réalisé. L'ensemble des sites variables, comprenant tous les types de mutations visibles (qu'elles soient populationnelles ou individuelles) ont été comptés. Le nombre de ces mutations visibles sera considéré comme la valeur estimée de la variabilité nucléotidique intra- ou interspécifique. Cependant, il faut retenir que les pourcentages présentés dans la suite de cette partie sont estimés d'après la variabilité nucléotidique inhérente à deux individus en particulier. Ces taux pourraient être révisés dans le cadre d'une étude plus vaste, comprenant des effectifs plus conséquents.

II.4.1 ▪ *Beryx splendens* 'pacifique' versus *B. splendens* 'atlantique'

Concernant *B. splendens*, la comparaison des mitogénomes permet d'estimer la magnitude de la variabilité intraspécifique en fonction des origines géographiques. Par ailleurs, l'origine du spécimen de *B. splendens* dont la séquence est disponible sur GenBank nous a été confirmée par l'auteur de la séquence lui-même comme étant bien un spécimen

d'origine japonaise (sans pour autant avoir pu prendre connaissance des coordonnées géographiques précises). L'appartenance à une population différente de celle du Japon du spécimen de béryx capturé en Atlantique a été vérifiée par le séquençage du génome mitochondrial et par l'analyse comparative des gènes.

L'alignement des mitogénomes complets des deux spécimens de *B. splendens* (sur 16530 pb) a permis de mettre en évidence 172 sites variables au total, soit un taux de variabilité intraspécifique moyen de 1,04% (Tableau 2.B).

Plus en détails, et sans tenir compte de la variabilité affectant les séquences des ARNt («-» dans le Tableau 2.B), l'alignement comparatif, marqueur par marqueur, a montré des taux de variabilité plus ou moins fluctuants, allant de 0,00% de variabilité génétique pour le gène codant l'ATP synthase 8 à 2,39% pour le gène codant le domaine NADH 2.

Le gène codant le domaine NADH 1 correspond ici au deuxième marqueur le plus variable, avec 1,85% de variabilité, puis le gène codant le cytochrome b à 1,84%.

La d-loop, réputée comme étant hypervariable, au point d'être théoriquement le fragment nucléique d'évolution la plus rapide (Lee *et al.* 1995) présente ici un taux de variabilité intraspécifique moindre, égal à 1,15%.

Les différences significatives observées entre les séquences d'ADNmt indiquent qu'il pourrait exister suffisamment de variabilité entre les deux séquences pour envisager la présence de deux populations distinctes.

Tableau 2.B – Taux de variabilité génétique, marqueur par marqueur, entre deux spécimens de *B. splendens* issus de localités géographiques distinctes et éloignées (Japon (BsJ) versus Atlantique (BsAT)).

	Varia. intrasp.	
	BsJ / BsAT	
Taille de l'alignement (pb)	16 530	
Nb de sites constants (pb)	16 356	
Nb de sites variables (pb)	172	
Gène / élément	Nb Δ	% Δ
ARNt ^{Phe}	-	-
ARNr 12S	4	0,42
ARNt ^{Val}	-	-
ARNr 16S	4	0,24
ARNt ^{Leu}	-	-
NADH déhydrogénase ss-unité 1	18	1,85
ARNt ^{Ile}	-	-
ARNt ^{Gln}	-	-
ARNt ^{Met}	-	-
NADH déhydrogénase ss-unité 2	25	2,39
ARNt ^{Trp}	-	-
ARNt ^{Ala}	-	-
ARNt ^{Asn}	1	1,37
ARNt ^{Cys}	1	1,51
ARNt ^{Tyr}	-	-
Cytochrome c oxydase ss-unité I	12	0,77
ARNt ^{Ser}	-	-
ARNt ^{Asp}	-	-
Cytochrome c oxydase ss-unité II	3	0,43
ARNt ^{Lys}	-	-
ATP synthase F0 ss-unité 8	0	0,00
ATP synthase F0 ss-unité 6	8	1,17
Cytochrome c oxydase ss-unité III	4	0,51
ARNt ^{Gly}	-	-
NADH déhydrogénase ss-unité 3	3	0,85
ARNt ^{Arg}	1	1,43
NADH déhydrogénase ss-unité 4L	2	0,67
NADH déhydrogénase ss-unité 4	18	1,30
ARNt ^{His}	2	2,90
ARNt ^{Ser}	-	-
ARNt ^{Leu}	-	-
NADH déhydrogénase ss-unité 5	26	1,41
NADH déhydrogénase ss-unité 6	8	1,53
ARNt ^{Glu}	-	-
Cytochrome b	21	1,84
ARNt ^{Thr}	1	1,39
ARNt ^{Pro}	-	-
D-loop (région de contrôle)	10	1,15

Nb Δ : nombre de variations comptées dans l'alignement pour le marqueur considéré.

% Δ : pourcentage de variabilité génétique correspondant
En rouge, variabilité la plus forte, en vert la plus faible.

Cette hypothèse, testée dans la Partie III qui suit, appuyée par l'observation des types de modifications nucléiques (rapport transition-transversion, dominance des substitutions de bases silencieuses en troisième position de codon) et l'éloignement et l'isolement géographiques sont autant de paramètres permettant de suggérer l'idée de populations différenciées, du moins entre l'Atlantique et le Japon.

Les considérations et discussions relatives aux variabilités nucléotiques de ces marqueurs chez d'autres espèces ainsi que la notion de population et les limites de sa définition seront abordées en §-II.5.

II.4.2 ▪ Comparaisons interspécifiques : *B. splendens* versus *B. mollis* vs *B. decadactylus*

L'alignement des quatre séquences de mitogénomes complets disponibles a été réalisé (voir Annexe 8) suivant la même procédure que celle explicitée précédemment. Au total, 1468 sites variables ont été repérés dans la matrice nucléotidique, toutes relations interspécifiques confondues.

Le Tableau 2.C indique, pour les quatre spécimens considérés, la taille de chacun des marqueurs composant les mitogénomes, ainsi que les emplacements respectifs des codons start et stop pour chaque fragment.

Il apparaît donc que les gènes codant des protéines conservent une taille de fragment égale pour les espèces du genre *Beryx*, excepté le gène codant le domaine ND 2, plus court de trois chez *B. mollis*. Quelques modifications de taille touchent la d-loop, allant de 865 pb pour *B. splendens* (qu'il s'agisse du spécimen du Japon ou de celui d'Atlantique), à 869 pb pour *B. decadactylus* et 870 pb pour *B. mollis*. Les commentaires relatifs aux codons start et stop sont similaires à ceux détaillés dans la partie II.3.3.

Les valeurs de variabilité de chacun des différents marqueurs moléculaires ont été calculées et sont présentées dans le Tableau 2.D. L'ensemble des combinaisons possibles d'alignements entre espèce a été considéré.

Tableau 2.C – Descriptif détaillé des emplacements et des longueurs de fragments pour l'ensemble des marqueurs considérés (données de cette étude (en bleu) corrélées aux séquences GenBank (en noir), pour les quatre spécimens de *Beryx* considérés.

	<i>B. decadactylus</i>			<i>B. mollis</i>			<i>B. splendens J</i>			<i>B. splendens AT</i>		
N° accession GenBank	AP004430			DQ993168			AP002939			DQ996312		
Longueur ADNmt (pb)	16 535			16 537			16 529			16 529		
Contenu GC	47%			47%			47%			47%		
% codant	69%			69%			69%			69%		
Gènes : 13	tart	Stop	Lg (pb)	Start	Stop	Lg (pb)	Start	Stop	Lg (pb)	Start	Stop	Lg (pb)
NADH déhydrogénase sous-unité 1	2858	3832	975	2859	3833	975	2859	3833	975	2859	3833	975
NADH déhydrogénase sous-unité 2	4048	5094	1047	4049	5095	1045	4049	5095	1047	4049	5095	1047
Cytochrome c oxydase sous-unité I	5477	7027	1551	5478	7028	1551	5478	7028	1551	5478	7028	1551
Cytochrome c oxydase sous-unité II	7188	7878	691	7189	7879	691	7188	7878	691	7188	7878	691
ATP synthase F0 sous-unité 8	7955	8122	168	7956	8123	168	7955	8122	168	7955	8122	168
ATP synthase F0 sous-unité 6	8113	8796	684	8114	8797	684	8113	8796	684	8113	8796	684
Cytochrome c oxydase sous-unité III	8796	9581	786	8797	9582	786	8796	9581	786	8796	9581	786
NADH déhydrogénase sous-unité 3	9653	10003	351	9654	10004	351	9653	10003	351	9653	10003	351
NADH déhydrogénase sous-unité 4L	10072	10368	297	10073	10369	297	10072	10368	297	10072	10368	297
NADH déhydrogénase sous-unité 4	10362	11742	1381	10363	11743	1381	10362	11742	1381	10362	11742	1381
NADH déhydrogénase sous-unité 5	11955	13793	1839	11955	13793	1839	11954	13792	1839	11954	13792	1839
NADH déhydrogénase sous-unité 6	13789	14310	522	13790	14311	522	13788	14309	522	13788	14309	522
Cytochrome b	14385	15525	1141	14386	15526	1141	14383	15523	1141	14383	15523	1141
ARNt et ARNr : 22 + 2 = 24	Start	Stop	Lg (pb)	Start	Stop	Lg (pb)	Start	Stop	Lg (pb)	Start	Stop	Lg (pb)
ARNt ^{Phe}	1	68	68	1	68	68	1	68	68	1	68	68
ARNr 12S	69	1017	949	69	1017	949	69	1017	949	69	1017	949
ARNt ^{Val}	1018	1090	73	1018	1090	73	1018	1090	73	1018	1090	73
ARNr 16S	1091	2783	1693	1091	2784	1694	1091	2784	1694	1091	2784	1694
ARNt ^{Leu}	2784	2857	74	2785	2858	74	2785	2858	74	2785	2858	74
ARNt ^{Ile}	3839	3909	71	3840	3910	71	3840	3911	72	3840	3911	72
ARNt ^{Gln}	3909	3979	71	3910	3980	71	3910	3980	71	3910	3980	71
ARNt ^{Met}	3979	4047	69	3980	4048	69	3980	4048	69	3980	4048	69
ARNt ^{Trp}	5094	5166	73	5095	5167	73	5095	5167	73	5095	5167	73
ARNt ^{Ala}	5168	5236	69	5169	5237	69	5169	5237	69	5169	5237	69
ARNt ^{Asn}	5238	5310	73	5239	5311	73	5239	5311	73	5239	5311	73
ARNt ^{Cys}	5342	5407	66	5343	5408	66	5343	5408	66	5343	5408	66
ARNt ^{Tyr}	5408	5475	68	5409	5476	68	5409	5476	68	5409	5476	68
ARNt ^{Ser}	7028	7098	71	7029	7099	71	7029	7100	72	7029	7100	72
ARNt ^{Asp}	7103	7174	72	7104	7175	72	7103	7174	72	7103	7174	72
ARNt ^{Lys}	7879	7953	75	7880	7954	75	7879	7953	75	7879	7953	75
ARNt ^{Gly}	9581	9652	72	9582	9653	72	9581	9652	72	9581	9652	72
ARNt ^{Arg}	10002	10071	70	10003	10072	70	10002	10071	70	10002	10071	70
ARNt ^{His}	11743	11812	70	11744	11812	69	11743	11811	69	11743	11811	69
ARNt ^{Ser}	11813	11880	68	11813	11880	68	11812	11879	68	11812	11879	68
ARNt ^{Leu}	11882	11954	73	11882	11954	73	11881	11953	73	11881	11953	73
ARNt ^{Glu}	14311	14379	69	14312	14381	70	14310	14378	69	14310	14378	69
ARNt ^{Thr}	15526	15597	72	15527	15598	72	15524	15595	72	15524	15595	72
ARNt ^{Pro}	15597	15666	70	15598	15667	70	15595	15664	70	15595	15664	70
Région de contrôle - d-loop	15667	16535	869	15668	16537	870	15665	16529	865	15665	16529	865

Tableau 2.D – Pourcentage de variabilité génétique, marqueur par marqueur, entre l'ensemble des espèces de *Beryx* (avec rappel de l'alignement entre spécimens de la même espèce, Japon *versus* Atlantique).

	Intraspécifique		Interspécifique									
	BsJ / BsAT		BsJ / Bm		BsAT / Bm		BsJ / Bd		BsAT / Bd		Bm / Bd	
Taille de l'alignement	16 530		16 540		16 539		16 540		16 539		16 543	
Nb de sites constants	16 356		15 881		15 888		15 375		15 381		15 444	
Nb de sites variables	172		645		639		1 148		1 143		1 084	
Gène / élément	Nb Δ	% Δ	Nb Δ	% Δ	Nb Δ	% Δ	Nb Δ	% Δ	Nb Δ	% Δ	Nb Δ	% Δ
ARNt ^{Phe}	-	-	1	1,47	1	1,47	-	-	-	-	1	1,47
ARNr 12S	4	0,42	10	1,05	6	0,63	18	1,90	18	1,90	16	1,69
ARNt ^{Val}	-	-	2	2,74	2	2,74	4	5,48	4	5,48	4	5,48
ARNr 16S	4	0,24	17	1,00	13	0,77	42	2,48	40	2,36	43	2,54
ARNt ^{Leu}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
NADH déhydrogénase ss-unité 1	18	1,85	57	5,85	59	6,05	93	9,54	93	9,54	79	8,10
ARNt ^{Ile}	-	-	1	1,41	1	1,41	3	4,23	3	4,23	3	4,23
ARNt ^{Gln}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ARNt ^{Met}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
NADH déhydrogénase ss-unité 2	25	2,39	81	7,75	78	7,46	114	10,91	106	10,14	96	9,19
ARNt ^{Trp}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ARNt ^{Ala}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ARNt ^{Asn}	1	1,37	1	1,37	-	-	2	2,74	1	1,37	1	1,37
ARNt ^{Cys}	1	1,51	1	1,51	-	-	5	7,58	4	6,06	4	6,06
ARNt ^{Tyr}	-	-	-	-	-	-	3	4,41	3	4,41	3	4,41
Cytochrome c oxydase ss-unité I	12	0,77	41	2,64	43	2,77	94	6,06	96	6,19	104	6,71
ARNt ^{Ser}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ARNt ^{Asp}	-	-	-	-	-	-	3	4,17	3	4,17	3	4,17
Cytochrome c oxydase ss-unité II	3	0,43	18	2,60	19	2,75	39	5,64	40	5,79	31	4,49
ARNt ^{Lys}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ATP synthase F0 ss-unité 8	0	0,00	2	1,19	2	1,19	12	7,14	12	7,14	12	7,14
ATP synthase F0 ss-unité 6	8	1,17	35	5,12	36	5,26	45	6,58	45	6,58	52	7,60
Cytochrome c oxydase ss-unité III	4	0,51	28	3,56	27	3,44	58	7,38	59	7,51	55	7,00
ARNt ^{Gly}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
NADH déhydrogénase ss-unité 3	3	0,85	11	2,85	10	2,85	29	8,26	31	8,83	31	8,32
ARNt ^{Arg}	1	1,43	1	1,42	-	-	2	2,86	1	1,43	1	1,43
NADH déhydrogénase ss-unité 4L	2	0,67	6	2,02	9	3,03	21	7,07	22	7,41	19	6,40
NADH déhydrogénase ss-unité 4	18	1,30	80	5,79	80	5,79	137	9,92	140	10,14	124	8,98
ARNt ^{His}	2	2,90	2	2,90	2	2,90	1	1,45	1	1,45	1	1,45
ARNt ^{Ser}	-	-	-	-	-	-	1	1,47	1	1,47	1	1,47
ARNt ^{Leu}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
NADH déhydrogénase ss-unité 5	26	1,41	91	4,95	92	5,00	172	9,35	174	9,46	156	8,48
NADH déhydrogénase ss-unité 6	8	1,53	33	6,32	35	6,70	61	11,69	58	11,11	58	11,11
ARNt ^{Glu}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cytochrome b	21	1,84	57	5,00	57	5,00	82	7,19	85	7,45	90	7,89
ARNt ^{Thr}	1	1,39	2	2,78	1	1,40	2	2,77	1	1,39	-	-
ARNt ^{Pro}	-	-	-	-	-	-	1	1,43	1	1,43	1	1,43
D-loop (région de contrôle)	10	1,15	66	7,59	65	7,47	98	11,26	95	10,92	90	10,35

BsAT pour *Beryx splendens* individu d'Atlantique ; BsJ pour *B. splendens* individu du Japon ; Bm pour *B. mollis* ; Bd pour *B. decadactylus*

Nb Δ : nombre de variations comptées dans l'alignement pour le marqueur considéré

% Δ : pourcentage de variabilité correspondant

Pour l'ensemble des régions de l'ADNmt, et plus particulièrement pour les 13 gènes codant des protéines, ces comparaisons inter- et intraspécifiques ont permis de montrer des différences nucléotidiques non négligeables, en proportions variables en fonction du marqueur ciblé et de la relation spécifique considérée. Ces résultats sont partiellement repris dans le Tableau 2.E, où seuls les gènes codant des protéines ainsi que le fragment d-loop sont mentionnés afin de faciliter la lecture. On constate que la valeur relative intra-/interspécifique (facteur ~ 3 à 15) a son importance dans la définition des relations spécifiques.

Tableau 2.E - Pourcentage de variabilité génétique, pour l'ensemble des gènes codant les protéines, les deux ARNr et la région de contrôle, entre l'ensemble des espèces de *Beryx* (avec rappel de l'alignement entre spécimens de la même espèce, Japon *versus* Atlantique).

	Intraspécifique			Interspécifique		
	<i>BsJ</i> / <i>BsAT</i>	<i>BsJ</i> / <i>Bm</i>	<i>BsAT</i> / <i>Bm</i>	<i>BsJ</i> / <i>Bd</i>	<i>BsAT</i> / <i>Bd</i>	<i>Bm</i> / <i>Bd</i>
ARNr 12S	0,42	1,05	0,63	1,90	1,90	1,69
ARNr 16S	0,24	1,00	0,77	2,48	2,36	2,54
NADH déhydrogénase ss-unité 1	1,85	5,85	6,05	9,54	9,54	8,10
NADH déhydrogénase ss-unité 2	2,39	7,75	7,46	10,91	10,14	9,19
Cytochrome c oxydase ss-unité I	0,77	2,64	2,77	6,06	6,19	6,71
Cytochrome c oxydase ss-unité II	0,43	2,60	2,75	5,64	5,79	4,49
ATP synthase FO ss-unité 8	0,00	1,19	1,19	7,14	7,14	7,14
ATP synthase FO ss-unité 6	1,17	5,12	5,26	6,58	6,58	7,60
Cytochrome c oxydase ss-unité III	0,51	3,56	3,44	7,38	7,51	7,00
NADH déhydrogénase ss-unité 3	0,85	2,85	2,85	8,26	8,83	8,32
NADH déhydrogénase ss-unité 4L	0,67	2,02	3,03	7,07	7,41	6,40
NADH déhydrogénase ss-unité 4	1,30	5,79	5,79	9,92	10,14	8,98
NADH déhydrogénase ss-unité 5	1,41	4,95	5,00	9,35	9,46	8,48
NADH déhydrogénase ss-unité 6	1,53	6,32	6,70	11,69	11,11	11,11
Cytochrome b	1,84	5,00	5,00	7,19	7,45	7,89
D-loop (région de contrôle)	1,15	7,59	7,47	11,26	10,92	10,35

BsAT pour *Beryx splendens* individu d'Atlantique ; *BsJ* pour *B. splendens* individu du Japon ; *Bm* pour *B. mollis* ; *Bd* pour *B. decadactylus*. Nb Δ : nombre de variations comptées dans l'alignement pour le marqueur considéré. % Δ : pourcentage de variabilité correspondant. En rouge, variabilité la plus forte, en vert la plus faible, pour chaque couple d'espèces. Les barres de couleur sont proportionnelles à leurs valeurs numériques.

Au niveau interspécifique, pour toutes les associations avec *B. decadactylus*, les gènes codant les ARNr, et plus particulièrement l'ARNr 12S, sont les plus conservés, tandis qu'au contraire, la région de contrôle apparaît comme le fragment le plus variable.

Cependant, la région de contrôle, considérée comme étant la portion nucléique évoluant le plus rapidement au sein du génome mitochondrial (Lee *et al.* 1995) s'est avérée être en effet un fragment très variable, qu'il s'agisse d'une comparaison intra- ou interspécifique, mais sans pour autant être le plus variable pour tous.

En considérant des espèces génétiquement très proches, à savoir *B. splendens* et *B. mollis* (état confirmé par l'arbre phylogénétique obtenu précédemment), on peut observer que la nature des marqueurs les plus et les moins variables se rapprochent de ceux observés en intraspécifique et ce, avec une petite différence en fonction de l'origine géographique du

spécimen de *B. splendens*. Ainsi, le *B. splendens* du Japon, spécimen moins éloigné géographiquement de *B. mollis* (collecté à Taïwan) que le spécimen *B. splendens* d'Atlantique, présente des caractéristiques de variabilité (nature des marqueurs les plus et moins variables) plus proches de celles observées en intraspécifique qu'en interspécifique, bien que les valeurs restent moindres, et équivalentes à ce qui est observé pour *BsJ / Bm*.

En comparaison intraspécifique (Tableau 2.F), après le gène codant le domaine ND2, ce sont les gènes codant le domaine ND1 et celui du cytochrome b qui varient le plus (respectivement 1,85 et 1,84% de variabilité observée). Ces trois types de marqueurs peuvent donc être sélectionnés pour une éventuelle étude de population.

Tableau 2.F – Hiérarchisation des marqueurs mitochondriaux chez *Beryx*, en fonction de leurs variabilités nucléotidiques observées. A gauche, l'organisation respecte l'ordre des marqueurs dans le génome mitochondrial, à droite ils sont cités par ordre de variabilité décroissante.

	Intraspécifique <i>BsJ / BsAT</i>		Intraspécifique <i>BsJ / BsAT</i>
ARNr 12S	0,42	NADH déhydrogénase ss-unité 2	2,39
ARNr 16S	0,24	NADH déhydrogénase ss-unité 1	1,85
NADH déhydrogénase ss-unité 1	1,85	Cytochrome b	1,84
NADH déhydrogénase ss-unité 2	2,39	NADH déhydrogénase ss-unité 6	1,53
Cytochrome c oxydase ss-unité I	0,77	NADH déhydrogénase ss-unité 5	1,41
Cytochrome c oxydase ss-unité II	0,43	NADH déhydrogénase ss-unité 4	1,30
ATP synthase F0 ss-unité 8	0,00	ATP synthase F0 ss-unité 6	1,17
ATP synthase F0 ss-unité 6	1,17	D-loop (région de contrôle)	1,15
Cytochrome c oxydase ss-unité III	0,51	NADH déhydrogénase ss-unité 3	0,85
NADH déhydrogénase ss-unité 3	0,85	Cytochrome c oxydase ss-unité I	0,77
NADH déhydrogénase ss-unité 4L	0,67	NADH déhydrogénase ss-unité 4L	0,67
NADH déhydrogénase ss-unité 4	1,30	Cytochrome c oxydase ss-unité III	0,51
NADH déhydrogénase ss-unité 5	1,41	Cytochrome c oxydase ss-unité II	0,43
NADH déhydrogénase ss-unité 6	1,53	ARNr 12S	0,42
Cytochrome b	1,84	ARNr 16S	0,24
D-loop (région de contrôle)	1,15	ATP synthase F0 ss-unité 8	0,00

La Figure 2.8 a été tracée à partir des valeurs de variabilité calculées deux à deux en intra- et interspécifique, pour chacun des marqueurs moléculaires du génome mitochondrial. Il permet, pour chacun des marqueurs, d'avoir une vision d'ensemble des variations plus ou moins marquées. Ces tendances sont valables si elles sont considérées d'une façon générale, mais ne seront pas forcément et systématiquement applicables pour un couple d'espèces donné. Il y apparaît clairement que les caractéristiques de variabilité diffèrent entre marqueurs, et aussi en fonction de l'espèce. On observe aisément ici qu'au niveau interspécifique « éloigné », les polygones simulant les niveaux de variabilité par marqueur se superposent correctement, alors que ceux-ci modifient légèrement leurs contours pour des espèces plus proches.

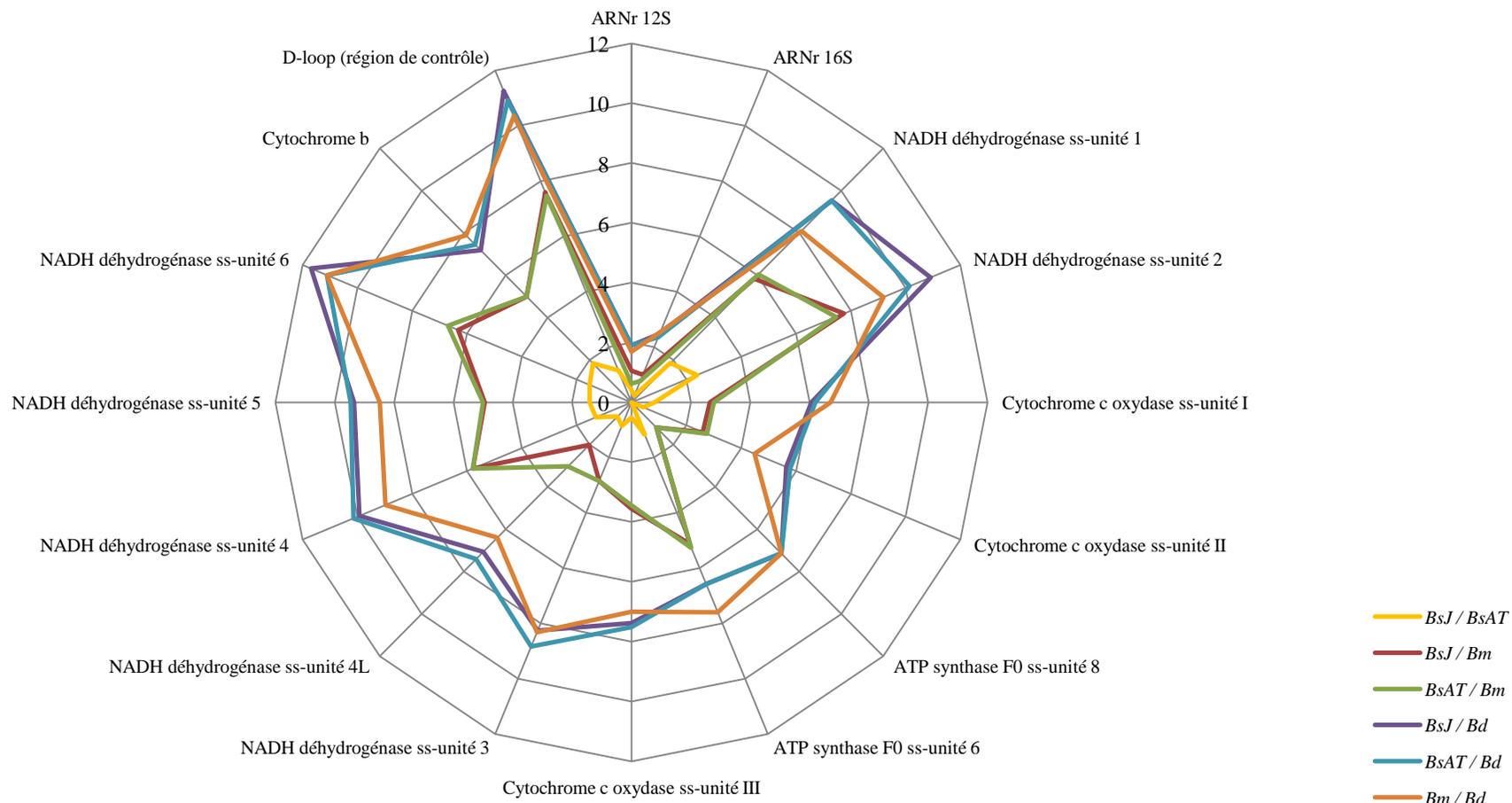


Figure 2.8 - Variabilité génétique entre les ADNmt des quatre espèces du genre *Beryx*, alignés deux à deux, marqueur par marqueur. Avec BsAT pour *Beryx splendens* individu d'Atlantique ; BsJ pour *B. splendens* individu du Japon ; Bm pour *B. mollis* ; Bd pour *B. decadactylus*. L'échelle s'étend ici de 0 à 12% de variabilité.

II.5 - **A** ANALYSE COMPARATIVE DE GÉNOMES MITOCHONDRIAUX COMPLETS DE TÉLÉOSTÉENS : CONSIDÉRATIONS INTRA- ET INTERSPÉCIFIQUES DES TAUX DE VARIABILITÉ NUCLÉOTIDIQUE

Après avoir considéré les variations nucléotidiques dans le complexe *Beryx*, il nous a paru intéressant d'étendre cette analyse préliminaire plus largement chez les Téléostéens. Ainsi, une vingtaine de comparaisons supplémentaires de mitogénomes complets a été réalisée, suivant la même méthodologie que celle citée précédemment. Les mitogénomes considérés ici ont été choisis de façon aléatoire parmi les séquences mitogénomiques accessibles depuis GenBank et/ou Mitofish, du moment qu'au moins deux séquences d'espèces différentes appartenant au même genre étaient disponibles. Le Tableau 2.G ci-dessous indique les genres et espèces qui ont été utilisées dans cette analyse complémentaire.

Tableau 2.G – Genres, espèces et numéros d'accèsion GenBank utilisés pour l'analyse comparative de variabilité des marqueurs mitochondriaux chez les Téléostéens.

Genre	Couple d'espèces alignées	n° d'accèsion GenBank
<i>Alosa</i>	<i>A.alosa</i> / <i>A.pseudoharengus</i>	AP009131 / AP009132
<i>Anguilla</i>	<i>A.japonica</i> / <i>A.obscura</i>	AB038556 / AP007247
	<i>A.japonica</i> / <i>A.rostrata</i>	AB038556 / AP007249
	<i>A.obscura</i> / <i>A.rostrata</i>	AP007247 / AP007249
<i>Chaunax</i>	<i>C.abeii</i> / <i>C.tosaensis</i>	AP004415 / AP004416
<i>Clupea</i>	<i>C.pallasii</i> / <i>C.harengus</i>	AP009134 / AP009133
<i>Cobitis</i>	<i>C.choii</i> / <i>C.striata</i>	EU656112 / AB054125
<i>Dorosoma</i>	<i>D.cepedianum</i> / <i>D.petenense</i>	DQ536426 / AP009136
<i>Engraulis</i>	<i>E.encrasilocus</i> / <i>E.japonicus</i>	AP009137 / AB040676
<i>Gadus</i>	<i>G.chalcogrammus</i> ind 1 / <i>G.c</i> ind 2	AB094061 / AM489718
<i>Hippoglossus</i>	<i>H.hippoglossus</i> / <i>H.stenolepis</i>	AM749122 / AM749126
<i>Hypophthalmichthys</i>	<i>H.molitrix</i> / <i>H.nobilis</i>	EU315941 / EU343733
<i>Ilisha</i>	<i>I.africana</i> / <i>I.elongata</i>	AP009140 / AP009141
<i>Labeo</i>	<i>L.batesii</i> / <i>L.senegalensis</i>	AB238967 / AB238968
<i>Latimeria</i>	<i>L.chalumnae</i> / <i>L.melanoensis</i>	U82228 / AP006858
<i>Lepisosteus</i>	<i>L.oculatus</i> / <i>L.osseus</i>	AB042861 / DQ536423
<i>Opsariichthys</i>	<i>O.bidens</i> / <i>O.uncirostris</i>	DQ367044 / AB218897
<i>Polymixia</i>	<i>P.loweii</i> / <i>P.japonica</i>	AP002927 / AB034826
<i>Polypterus</i>	<i>P.orinatipinnis</i> / <i>P.senegalus</i>	U62532 / AP004352
<i>Thunnus</i>	<i>T.orientalis</i> / <i>T.thynnus thynnus</i>	AB185022 / GU256522
<i>Trachurus</i>	<i>T.trachurus</i> / <i>T.japonicus</i>	AB108498 / AP003091

Dans un premier temps, une moyenne de la variabilité pour l'ensemble des séquences mitogénomiques, sans découpage par marqueur, a été effectuée par couple d'espèces. L'ensemble des valeurs obtenues est reporté sous la forme d'un histogramme (Figure 2.9).

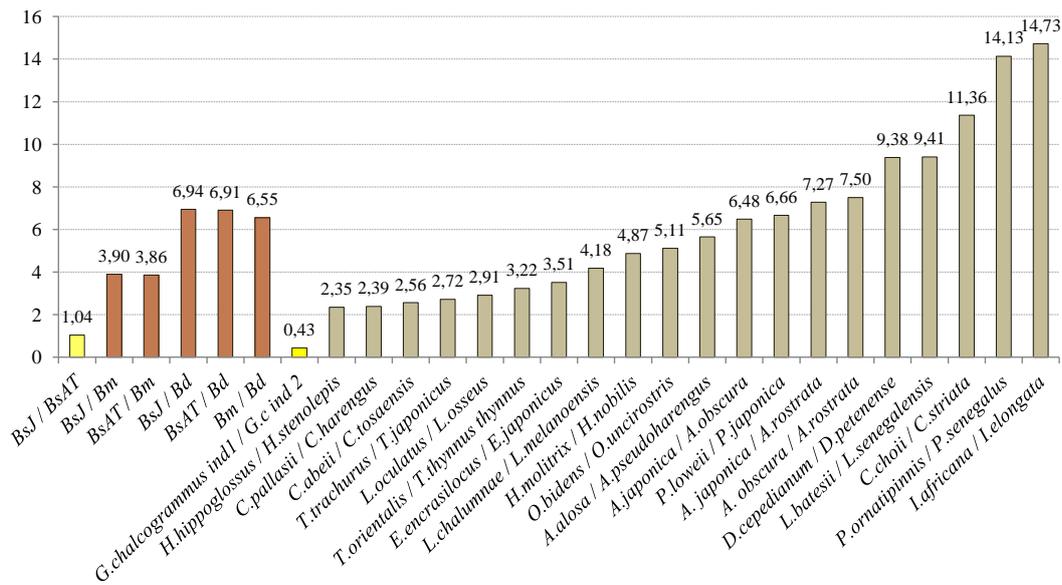


Figure 2.9 - Variabilité génétique entre les ADNmt de l'ensemble des Téléostéens considérés dans cette analyse, alignés deux à deux à l'intérieur d'un genre. Avec rappel en marron des données de variabilité interspécifique obtenues chez *Beryx*, BsAT pour *Beryx splendens* individu d'Atlantique ; BsJ pour *B. splendens* individu du Japon ; Bm pour *B. mollis* ; Bd pour *B. decadactylus*. En jaune clair, la variabilité intraspécifique déterminée chez *Beryx*, en jaune soutenu, la variabilité intraspécifique la plus faible observée.

D'après la figure ci-dessus, on constate que le taux de variabilité génétique intra-genre calculé pour les génomes mitochondriaux complets et par rapport aux séquences disponibles à ce jour pour des alignements entre espèces du même genre, peut aller *a priori* de 2,35 % à 14,73 %. L'alignement réalisé entre *Gadus chalcogrammus* individus 1 et 2 met en évidence un taux de variabilité intraspécifique de 0,43%, ce qui est inférieur au taux intraspécifique défini chez *Beryx* (1,04%).

Les intervalles définis ici pour les Téléostéens en termes de variabilité génétique considérant le génome mitochondrial complet sont donc :

- de 0,43 % à 1,04 % pour la variabilité intraspécifique,
- de 2,35 % à 14,73 % pour la variabilité interspécifique ou intra-genre.

Ces valeurs peuvent être considérées comme des bornes de référence pour la variabilité nucléotidique chez les Téléostéens. Sur cette base, nous proposons de considérer que :

- deux individus seront de la même espèce si le taux de variabilité génétique défini d'après la comparaison de leurs génomes mitochondriaux est $\leq \sim 1\%$,
- ou qu'il s'agira probablement d'individus d'espèces différentes s'il est $> 2\%$.

De plus en plus d'études phylogénétiques se basent sur des séquences de mitogénomes complets car il a été montré que celles-ci permettent de résoudre les hauts niveaux de parenté chez les Actinoptérygiens (Inoué *et al.* 2001, 2003, 2004, Ishiguro *et al.* 2003, 2005, Lavoué *et al.* 2005, Mabuchi *et al.* 2007, Miya & Nishida 2000, Miya *et al.* 2001, 2003, 2005, 2010).

Souhaitant considérer ensuite la variabilité des marqueurs de façon individuelle, la Figure 2.10 a été tracée à partir des valeurs de variabilité nucléotidique calculées deux à deux en intra- et interspécifique, pour chacun des marqueurs moléculaires du génome mitochondrial. Celui-ci permet d'avoir une vision d'ensemble des tendances pour chacun des marqueurs qui varient de façon plus ou moins marquée. Ces tendances sont valables si elles sont considérées d'une façon générale, mais ne seront pas systématiquement applicables à un couple d'espèces donné. Par exemple, le marqueur globalement le plus variable chez les Téléostéens est d'abord la d-loop, puis le domaine ND2. En revanche, si l'on considère le couple précis *Dorosoma cepedianum* / *D. petenense*, le marqueur qui varie le plus après la d-loop devient le domaine ND3. Il existe donc clairement des 'patrons de variabilité' ou encore 'courbes de tendance de variabilité' qui ne se superposent pas pour tous les Téléostéens, certains marqueurs variant plus que d'autres (Figure 2.10).

Bien que ce soit la variabilité d'un marqueur en particulier qui nous intéresse en priorité, une moyenne pour l'ensemble des mitogénomes considérés ci-dessus a toutefois été pondérée pour chacun de ces marqueurs. Ceci permettant de hiérarchiser d'une façon générale pour les Téléostéens les marqueurs en fonction de leur variabilité génétique. Le fragment d-loop reste en moyenne le plus variable au sein du génome mitochondrial, avec 11,60% de variabilité nucléotidique entre espèces. La variabilité nucléotidique fluctue de 11,60% à 2,41% pour la plus faible (Figure 2.11).

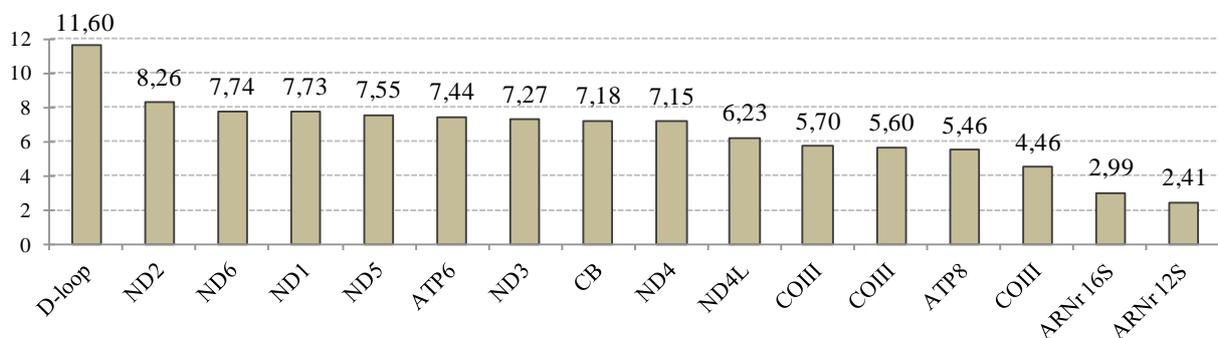


Figure 2.11 - Variabilité nucléotidique interspécifique moyenne chez les Téléostéens considérés dans cette analyse, par marqueur mitochondrial (en %) et hiérarchisée par ordre décroissant. *Note* : ARNr, acide ribonucléique ribosomique ; ATP6 et 8, sous-unités ATPase 6 et 8 ; CB, cytochrome b ; COI-III, cytochrome c oxydase I à III ; ND1-6 et 4L, sous-unités NADH déhydrogénase 1 à 6 et 4L.

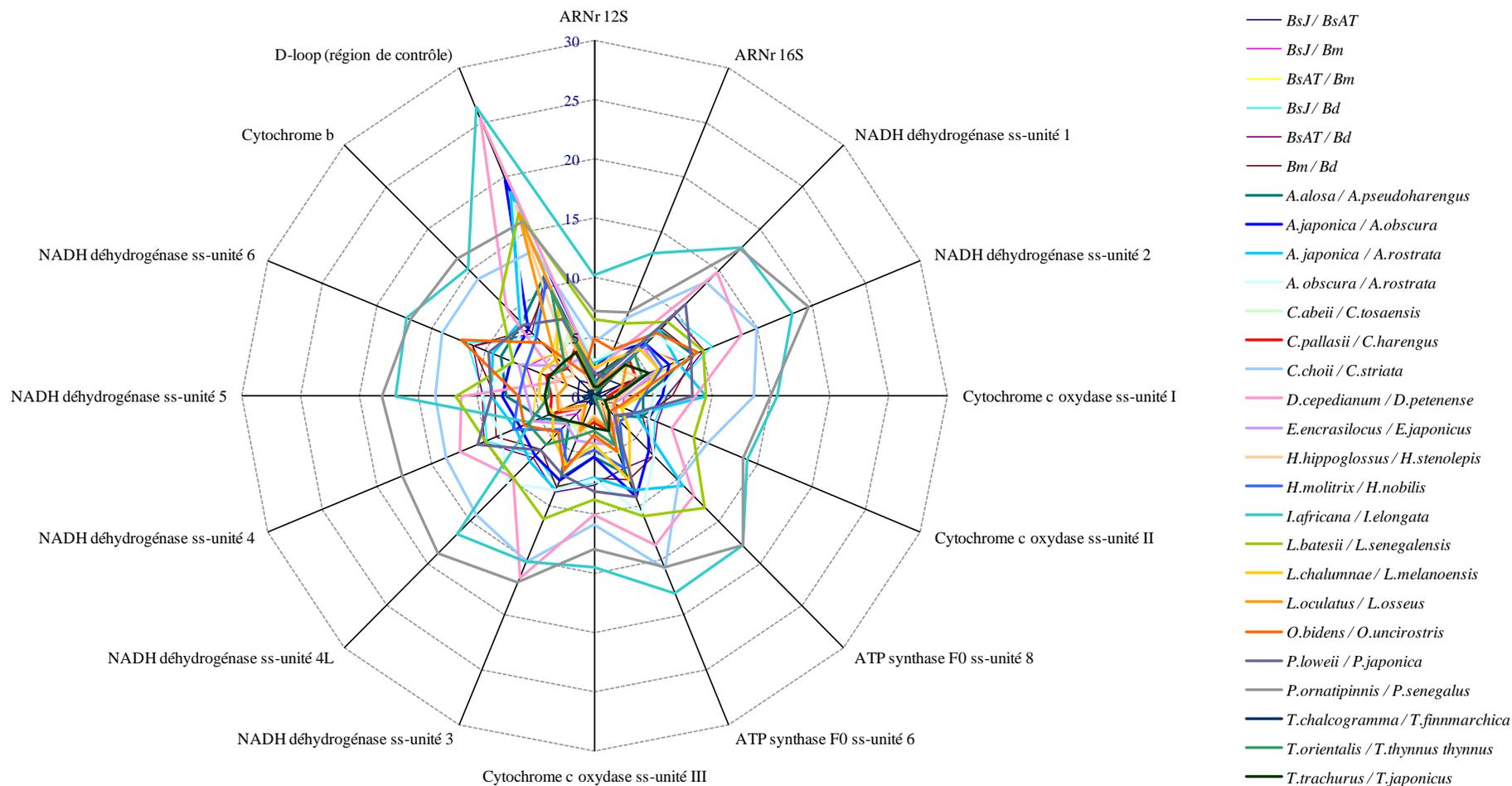


Figure 2.10 - Variabilité génétique (en %) entre les ADNmt des genres de Téléostéens considérés dans cette analyse, alignés deux à deux, marqueur par marqueur. *Note* : Avec rappel des résultats obtenus chez *Beryx* ; *BsAT* pour *Beryx splendens* individu d'Atlantique ; *BsJ* pour *B. splendens* individu du Japon ; *Bm* pour *B. mollis* ; *Bd* pour *B. decadactylus*. Cette figure illustre les fluctuations de variabilité pour chaque marqueur en fonction des espèces considérées, indiquant que le marqueur le plus variable pour un genre ne sera pas forcément le même pour un autre genre.

Le domaine ND2 (8,26%) puis les domaines ND6 et ND1 avec respectivement 7,74 et 7,73% sont les marqueurs les plus variables après la d-loop (Figure 2.11). Le cytochrome b, pourtant souvent qualifié de marqueur très variable, comme il a été montré notamment chez *Beryx* (nos résultats), ne se place ici qu'en 8^{ème} position en termes de variabilité génétique interspécifique, avec une moyenne de 7,18%.

Cette hiérarchisation ne sera pas forcément applicable pour un genre précis, la hiérarchisation des marqueurs en fonction de leur variabilité ne suivant pas forcément le même ordre pour toutes les relations interspécifiques, établi ici d'après des moyennes calculées pour l'ensemble des Téléostéens considérés.

IV.5 - CONCLUSION SUR LE CHOIX DU MARQUEUR MITOCHONDRIAL _____

Comme il a été énoncé en introduction de cette deuxième partie (§ - Considérations préalables sur le choix du marqueur, p.95), nous souhaitons travailler *a priori* au niveau intraspécifique, les séquences cibles doivent donc être suffisamment variables pour être informatives à ce niveau de spécificité, mais suffisamment conservées pour permettre les alignements et les comparaisons entre elles. Pour le genre *Beryx*, on observe une variabilité génétique intraspécifique caractérisée par ND2 > ND1 > CB. S'agissant d'une étude de populations et cherchant à mettre en évidence une structure de ces populations chez *Beryx splendens*, ce dernier marqueur a donc été logiquement choisi pour une analyse à plus grande échelle, tant géographique que quantitative.

▫ **Caractéristiques du cytochrome b chez *Beryx splendens***

Le gène codant le CB est largement utilisé en phylogénie moléculaire (Tang *et al.* 2010, Thangaraj & Lipton 2011) et aussi en génétique des populations (Thacker *et al.* 2008). Bien que sa séquence soit considérée comme étant à évolution relativement lente en termes de substitutions non synonymes²⁴, son taux d'évolution relatif aux positions silencieuses est quant à lui relativement rapide (Irwin *et al.* 1991). L'emploi courant du CB

²⁴ Une substitution non synonyme est une mutation du code génétique qui entraîne un changement de l'acide aminé. A l'inverse, une substitution synonyme ou silencieuse n'entraîne pas de modification sur l'acide aminé.

en a fait un outil universel, dans le sens où les études l'utilisant fournissent des résultats comparables entre eux. Le gène le codant est considéré comme étant suffisamment variable pour être utilisé au niveau d'une étude de populations, et assez conservé pour clarifier des relations phylogénétiques plus larges. Cependant, le CB est soumis à de fortes contraintes évolutives. En effet, certaines de ses régions internes sont plus ou moins conservées que d'autres de par leurs restrictions fonctionnelles (Meyer 1994). La majeure partie de ces sites variables semblent être situés au sein des régions codant les huit domaines transmembranaires ou les terminaisons amino ou carboxy (Irwin *et al.* 1991). Les séquences CB ont été utilisées avec succès pour résoudre des études portant sur l'identification de groupes taxinomiques au niveau même de la sous-espèce, comme pour les oiseaux gorges bleues *Luscinia svecica* (Muscicapidae ; Questiau *et al.* 1998) ou entre espèces du même genre comme les perches du Pacifique Nord-Ouest *Lateolabrax japonicus* et *L. maculatus* (Liu *et al.* 2006).

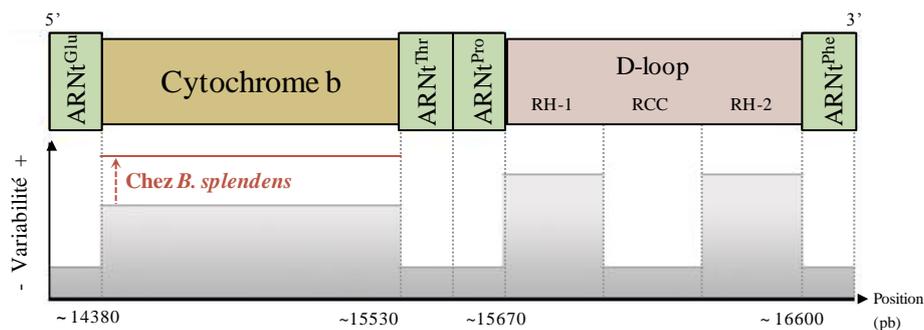


Figure 2.12 - Position du gène codant le cytochrome b dans le mitogénome, jouxtant la région de contrôle (d-loop, avec RH1-2 : régions hypervariables 1 et 2, RCC : région de contrôle conservée, Vigilant *et al.* 1989) et représentation schématique de sa variabilité génétique, plus élevée que celle de la d-loop (réputée comme étant hypervariable chez les Téléostéens, Lee 1995) chez *Beryx splendens*.

Les mitogénomes complets des quatre espèces de *Beryx* étant connus, l'alignement de leurs séquences dans la région du gène codant le cytochrome b a permis la définition d'amorces d'amplification, définies à l'extérieur des fragments cibles, dans des segments flanquants conservés. Le détail relatif à cette procédure est explicité dans la partie suivante (P.III.2 - § Matériel moléculaire). Le fragment cytochrome b mesure 1141 pb chez les 3 espèces de *Beryx* (entre les positions 14 383 et 15 523 chez *B. splendens*) et le taux de variabilité nucléotidique intraspécifique qui lui est associé a été évalué à 1,84%.

▪ **RÉSUMÉ de la P.III**

Afin d'étudier la structuration et la diversité des populations chez *Beryx splendens*, des séquences d'ADN mitochondrial ont été utilisées dans le cadre d'une approche comparative. Des fragments de 815 pb du gène du cytochrome b ont été séquencés et utilisés pour tenter d'interpréter au mieux l'histoire de l'espèce. Au total, 204 individus issus de 14 populations géographiques naturelles réparties à travers le monde ont été analysés. Les populations de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie ont par ailleurs fait l'objet d'une étude particulière. Les analyses de variabilité des séquences, basées sur les différenciations génétiques calculées à l'aide des *F*-statistics (*Fst*) et les AMOVA ont permis de révéler une scission de la population de béryx entre l'Atlantique et l'Indo-Pacifique ($Fst = 0,11-0,32$; $p < 0.05$). L'analyse du réseau de longueur minimale, globalement en forme d'étoile mais comportant deux lignées distinctes, suggère une population en expansion suite à un goulot d'étranglement ou un effet fondateur et/ou la colonisation des milieux par large dispersion sur d'importantes distances. Nos analyses montrent que l'espèce tendrait à suivre les courants océaniques. En ce qui concerne l'analyse des séquences nucléotidiques, 122 sites variables ont été déterminés, ceux-ci induisant un nombre conséquent d'haplotypes, dont certains sont associés à des zones géographiques données. Ces données mettent en évidence une diversité génétique intra-spécifique extrêmement élevée, même à petite échelle géographique. Concernant la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, les analyses statistiques n'ont pas permis de mettre en évidence de structuration particulière au sein de la zone, suggérant à nouveau qu'au moins une partie des individus migrent. L'isolation par la distance n'a pas non plus été mise en évidence chez cette espèce pour les populations des monts sous-marins de la ZEE ($R = -0,22$; $p = 0,79$).

▪ **MOTS-CLÉS**

Génétique des populations, poisson profond, ADNmt, cytochrome b, *Fst*, diversité génétique, structure génétique

▪ **ABRÉVIATIONS**

CB, cytochrome b ; kb, kilobase ; ML, maximum likelihood ; mt, mitochondrial ; NJ, neighbour joining ; pb, paire(s) de bases ; PCR, réaction de polymérisation en chaîne ; ZEE, zone économique exclusive

III.1 - INTRODUCTION

Beryx splendens Lowe, 1834 est un poisson profond démersal distribué de façon circumglobale au niveau des monts sous-marins et des talus continentaux (Busakhin 1982) en océans Atlantique, Indien et Pacifique, excepté en Méditerranée et dans le Pacifique nord-est. Bien que l'espèce ait pu être capturée à des profondeurs extrêmes allant de 25 à 1240 m (Busakhin 1982), sa distribution verticale ordinaire s'étend de 200 à 800 m de fond (Lehodey *et al.* 1997). Du fait de sa valeur économique importante, cette espèce est une cible commerciale pour la pêche (Maul 1981, 1990) et ce, en dépit d'une croissance lente et d'une maturité sexuelle atteinte à 2-8 ans, causant une faible résilience de l'espèce (Lehodey *et al.* 1997). Les captures de béryx sont effectives en océans Atlantique (Large *et al.* 2003), Indien et Pacifique (Massey & Horn 1990, Lehodey *et al.* 1997, Adachi *et al.* 2000) depuis la fin des années 1970. Les prises dans le Pacifique ont considérablement augmenté entre 1999 et 2003, grimant jusqu'à 13000 tonnes puis chutant à 5000-7000 tonnes entre 2004 et 2008. Dans l'ensemble, les captures mondiales sont restées inférieures à 4000 tonnes jusqu'en 1995, mais ont augmenté jusqu'à 15000 tonnes en 2003 avant de décroître jusqu'à 7000 tonnes en 2004. En Atlantique nord-est, les béryx sont pêchés en quantités importantes (entre 1000 et 2500 tonnes en moyenne, source FAO) au niveau de plusieurs pêcheries autour des monts sous-marins et sur les pentes continentales. Il s'agit alors d'ordinaire de prises accessoires au niveau des pêcheries d'espèces mélangées (Rogers & Gianni 2010), notamment avec l'empereur *Hoplostethus atlanticus* ou les « têtes casquées » *Pseudopentaceros spp.* Toutefois, dans certaines régions comme les Iles Canaries ou le Japon, *B. splendens* devient une espèce cible pour des pêcheries de petites envergures (Anon 1995, Akimoto *et al.* 2002).

Depuis quelques années, plusieurs études ont contribué à mieux connaître les caractéristiques biologiques générales de l'espèce, comme le mode de reproduction ou le régime alimentaire (Lehodey & Grandperrin 1996, Adachi *et al.* 2000, Dürr & González 2002, Gonzalez *et al.* 2003). Toutefois, une part importante des connaissances fait encore défaut, ce qui empêche une gestion maîtrisée de la pêche. Les béryx n'ont pas fait l'objet d'exploitation en Nouvelle-Calédonie ces dernières années. Cependant, le Gouvernement local s'interroge sur le possible développement de la pêche profonde en Nouvelle-Calédonie, avec le béryx pour espèce cible. Il semblait au préalable essentiel de déterminer la diversité génétique et la structure populationnelle de l'espèce, ces connaissances influençant la

stratégie de pêche, qui doit être adaptée si l'on veut éviter une perte de diversité génétique ainsi qu'un risque d'érosion génétique.

Par conséquent, notre approche a consisté à comprendre et décrire ces deux paramètres à l'échelle de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie puis à élargir le champ d'analyse à l'échelle mondiale. Etant donné l'étendue des océans et l'absence apparente de barrières physiques à leurs niveaux (France & Kocher 1996), il est difficile de concevoir que les espèces marines puissent présenter de franches structurations populationnelles à l'échelle régionale (Palumbi 1994, Ward *et al.* 1994). Néanmoins, il a déjà été démontré dans plusieurs études que les caractéristiques des traits de vie d'une espèce et les paramètres physiques des océans peuvent considérablement influencer la variabilité génétique des populations et causer des différenciations à petites et grandes échelles (Aboim 2005). Plusieurs espèces de poissons marins, pélagiques et démersaux, sont connus pour être différenciés en plus petits groupes dans les océans voire même dans des régions moins étendues, ceci étant en contradiction avec l'idée conçue de longue date d'une vaste panmixie²⁵ et de flux géniques importants au niveau des environnements marins (Baker *et al.* 1995, Aboim *et al.* 2005). Les monts sous-marins constituent des habitats fragmentés offrant des possibilités de dispersion réduites aux espèces qui leur sont inféodées et induisent une divergence allopatrique²⁶ potentielle. L'hypothèse d'une structure populationnelle intrarégionale peut donc être testée.

Nous présentons ici la première étude génétique des populations de *B. splendens* à l'échelle mondiale. Cette analyse expose des informations relatives à la variabilité génétique de l'ADNmt du cytochrome b (CB) chez l'espèce, ainsi que des données sur sa structure génétique géographique et son histoire démographique. Ce travail s'est articulé autour de trois questionnements :

- 1/ Une panmixie s'exerce-t-elle à l'échelle interocéanique ? Si oui, y a-t-il des migrations sur de longues distances entre les trois océans ?
- 2/ Y a-t-il de la structuration des populations au sein de l'Indo-Pacifique ?
- 3/ Y a-t-il de la structuration au sein de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie ?

²⁵ Caractère hasardeux des fécondations, sans sélection. Autrement dit, dans une population panmictique, les individus sont répartis de manière homogène et ont chacun autant de chances de se reproduire avec n'importe quel autre individu et donc de participer à la formation de la génération suivante.

²⁶ La divergence génétique correspond à l'évolution génétique différente de deux populations d'une même espèce. C'est donc la différence entre les pools génétiques de populations évoluant de façon indépendante. Une divergence allopatrique (ou spéciation allopatrique) touchent des populations initialement interfécondes et qui évoluent en espèces distinctes car elles sont isolées géographiquement.

L'analyse génétique de la structure géographique des populations d'une espèce exploitée ou potentiellement exploitable est primordiale. Elle peut en effet révéler certaines sous-populations ou stocks distincts dont l'existence est à prendre en compte dans une gestion des pêches raisonnée.

III.2 – MATÉRIEL

▫ Matériel biologique : origine des échantillons et mise en collection

Les populations de *Beryx splendens* ont été échantillonnées lors d'embarquements sur des navires et/ou grâce à l'aide de collaborateurs. Au total, 204 spécimens ont été analysés ici, provenant de 14 populations géographiques différentes, à savoir : océan Atlantique (1), océan Indien (1), Japon (1), Australie (2), Nouvelle-Zélande (2) et Nouvelle-Calédonie (7) (Tableau 3.A et Figure 3.1).

Tableau 3.A - Liste des échantillons mondiaux de *B. splendens* par localité géographique et acronymes associés. Avec : *n* = nombre de spécimens ; nc = non communiqué.

	Population	Localité	<i>n</i>	Campagne	Date de collecte
<i>Atlantique</i>	AT	Océan Atlantique	25	sous criée	2004
<i>Océan Indien</i>	IN	Océan Indien, côté ouest	9	collaboration	nc
	AU	IN Océan Indien, côté est (large de l'Australie)	10	commande	nc
<i>Pacifique nord</i>	JP	Au large des côtes japonaises	27	commande	2003
<i>Pacifique sud</i>	AU	TS Au large de la Tasmanie, sud Australie	5	commande	nc
	NZ	CR Plateau de Chatham (Chatham Rise)	13	commande	2000-2001
		EC Côte est	25	commande	2000
	NC	LI Lifou, nord Ride des Loyauté	10	HALICAL 1	1994
		RA Récif Astrolabe, nord Ride des Loyauté	12	HALICAL 1	1994
		MJ Mont J, sud Ride des Loyauté	21	OPÉRA	2002
		MK Mont K, sud Ride des Loyauté	13	OPÉRA	2002
		JO Mont Jumeau Ouest, Ride de Norfolk	10	OPÉRA	2002
		JE Mont Jumeau Est, Ride de Norfolk	14	OPÉRA	2002
		ST Mont Stylaster, Ride de Norfolk	10	HALIPRO 2	1996

L'étude étant proposée à deux échelles spatiales, l'effort de collecte n'a pas été homogène pour l'ensemble des populations. La ZEE de la Nouvelle-Calédonie a été échantillonnée plus finement que le reste du monde afin de permettre la réalisation d'une étude de populations restreinte à cette zone (Figure 3.2). L'échantillonnage a été rendu possible suite à l'autorisation du Service de la Marine Marchande et des Pêches Maritimes (SMMPM, Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie) d'embarquer sur le chalutier OPÉRA, pendant ses campagnes d'exploration de la ZEE, entre 2001 et 2002. D'autres échantillons en provenance du centre IRD ont également été inclus dans le jeu de données calédonien.

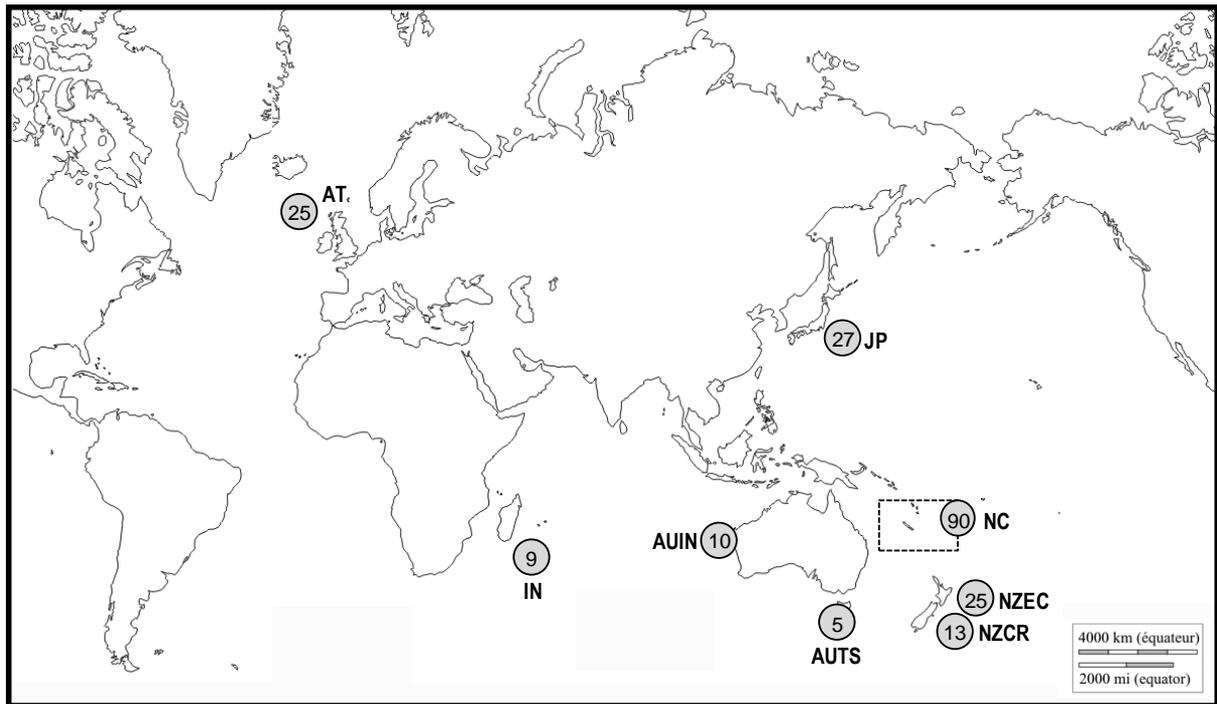


Figure 3.1 - Localisation des sites d'échantillonnage de *B. splendens*. Note : AT = océan Atlantique, IN = océan Indien, JP = Japon, AU = Australie, avec AUIN = côté océan Indien et AUTS = côté Tasmanie, NZ = Nouvelle-Zélande avec NZEC = côté est de l'île du nord et NZCR = plateau de Chatham, NC = Nouvelle-Calédonie (voir détails sur Figure 3.2). Les valeurs numériques indiquent les nombres d'individus analysés.

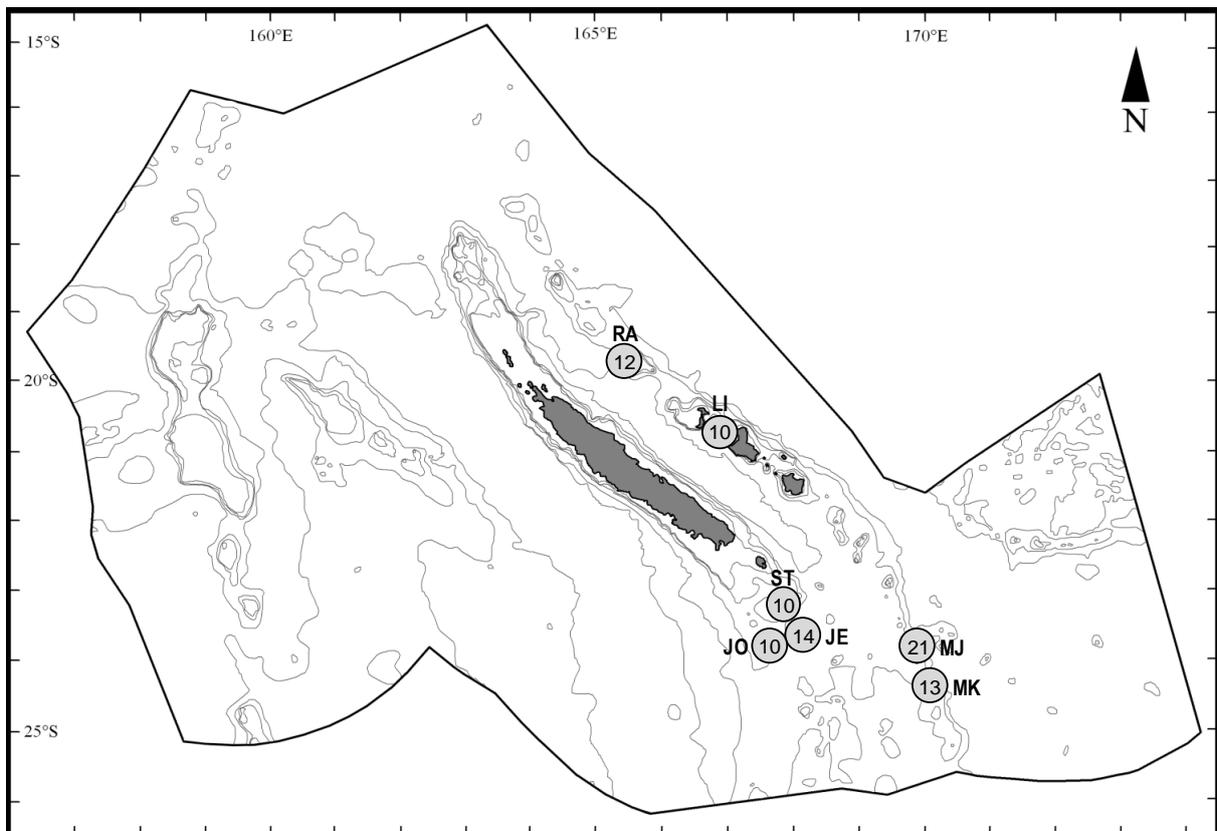


Figure 3.2 - Localisation des sites d'échantillonnage de *B. splendens* autour de la Nouvelle-Calédonie. Note : MJ = mont sous-marin J; MK = mont sous-marin K; ST = mont sous-marin Stylaster; JO = mont sous-marin Jumeau Ouest; JE = mont sous-marin Jumeau Est; RA = récif Astrolabe; LI = Lifou. Les valeurs numériques indiquent les nombres d'individus analysés. Le polygone intérieur délimite la ZEE de la Nouvelle-Calédonie.

Les échantillons de l'océan Indien (La Réunion), du Japon, d'Australie et de Nouvelle-Zélande ont été obtenus avec l'aimable collaboration de chercheurs locaux, tandis que les échantillons d'Atlantique ont été collectés sous criée à Concarneau, Bretagne, France (sans précisions sur les coordonnées géographiques de capture ; Figure 3.1). De ce fait, il est important pour la suite de cette étude de prendre en compte que ces derniers échantillons ont été regroupés pour ne constituer qu'une seule population AT, bien que ceux-ci pourraient provenir de différentes stations géographiques plus ou moins lointaines, mais toujours en Atlantique nord-est. Les prélèvements correspondent à de petites pièces de tissu musculaire, préservées individuellement dans des microtubes contenant de l'alcool à 80% et conservés à -18°C.

▫ Matériel moléculaire

Les analyses ont été réalisées sur une séquence mitochondriale comprenant le fragment du gène du CB, incluant une partie de ses régions flanquantes en 5' et 3' (Figure 3.3). Le choix de ce marqueur a été explicité en Partie II. Pour rappel, le gène codant le CB a été considéré ici comme présentant chez *Beryx splendens* une variabilité appropriée pour être utilisé en tant que marqueur dans une étude de population.

◦ Les amorces d'amplification par PCR

L'alignement des séquences mitogénomiques connues des espèces de *Beryx* dans la région du gène codant le CB a permis la définition de deux premiers couples d'amorces d'amplification, à savoir BECYTS1 et BECYTR4 (Tableau 3.B), définis à l'extérieur des fragments cibles, dans des segments flanquants conservés (dans le gène codant l'ARNt^{Glu} et dans le gène de l'ARNt^{Thr} respectivement). Ces couples d'oligonucléotides étaient valables pour l'ensemble des individus échantillonnés dans cette étude.

Tableau 3.B – Liste des amorces utilisées pour amplifier et séquencer les fragments mitochondriaux CB, et leurs caractéristiques.

Amorces	Séquence 5'-3'	Long. (pb)	Sens/ Réverse	PCR	Séquençage	Tm (°C) fabricant	Site de fixation ^a
BECYTS1	CGGACTCTAACCAGGACTAGCGAC	24	S	√		57	14320 - 14343
BECYTS2	CGGAGTA(AG)TCCTACTCCTACTAGT	24	S	√		-	14727 - 14750
BECYTS3	AACCTACTTGGAGACCCAGATAA	23	S	√	√	51	15125 - 15147
BECYTR4	CCTCCGGCGTCCGGTTTACAAGA	23	R	√	√	65	15554 - 15576
BECYTR5	TGGACTAGGGTGTTTCCTACGTA	23	R	√	√	52	14846 - 14868

^a La position des amorces fait référence à la localisation 5'-3' sur la séquence du génome mitochondrial complet de *Beryx splendens* (réf. GenBank AP002939).

La spécificité et l'efficacité de rendement d'amplification relatives au choix des amorces utilisées pour les PCR sont déterminants pour le bon déroulement de la suite des expériences. Plus la spécificité de l'amorce est réduite et plus cette dernière tend à donner de faibles rendements d'amplification. Toutefois, c'est surtout la position des nucléotides variables entre l'amorce et la séquence matrice (en queue d'oligonucléotide par exemple) qui va influencer l'efficacité d'amplification. S'agissant ici d'amorces de première génération, les couples sont spécifiques et non dégénérés, garantissant *a priori* une amplification de qualité. Ayant été définis dans les régions flanquantes conservées des fragments cibles, il est possible que ces couples d'amorces présentent un caractère universel, permettant leur emploi éventuel pour d'autres espèces.

◦ *Les amorces de séquençage*

Cette procédure conduit à obtenir une séquence légèrement tronquée aux extrémités 5' et 3' puisque la séquence obtenue sera lue à ~ 20-50 nucléotides après le site d'accrochage de l'amorce.

Le fragment CB étant de taille relativement importante (> 1200 pb), son séquençage s'est fait en plusieurs fragments découpés et chevauchants. Ainsi, trois autres amorces (2 sens et une reverse, BECYTS2, BECYTS3 et BECYTR5) ont été définies *a posteriori* durant l'étude pour séquencer le fragment mitochondrial (Tableau 3.B). Ne pas réutiliser les amorces d'amplification pour le séquençage permet d'éviter l'obtention de séquences légèrement tronquées aux extrémités 5' et 3' du fait que la lecture peut généralement se faire à partir de ~20-50 nucléotides après le site d'accrochage de l'amorce. En utilisant ici des amorces internes au fragment (Figure 3.3), l'obtention de la séquence complète du gène codant le CB est espérée.

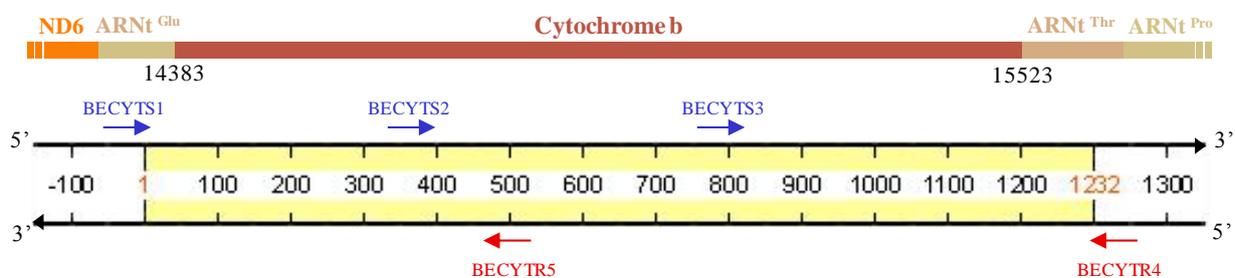


Figure 3.3 - Positionnement des amorces mitochondriales CB de PCR et/ou de séquençage. La taille attendue des fragments amplifiés est de 1232 pb, les amorces d'amplification étant définies à l'extérieur des fragments cibles.

III.3 – MÉTHODES

▫ Protocole d'échantillonnage et prélèvements tissulaires

◦ *Echantillonnage néo-calédonien : les campagnes d'exploration OPÉRA*

Une grande partie de ces échantillons ont été collectés lors d'embarquements à bord du chalutier de pêche OPÉRA (Armement Calédonien à la Pêche – ACP). Les campagnes OPÉRA avaient pour objectif l'exploration et l'étude des ressources halieutiques au sein de la ZEE calédonienne, souhaitées par l'ACP, pendant une année. Un important travail de prospection a été réalisé dans la zone et de nombreuses actions de pêche, benthiques et pélagiques confondues, ont été effectuées. Deux types d'engins ont été utilisés : le chalut benthique pour une exploration profonde et le chalut pélagique pour une prospection dans la colonne d'eau.

◦ *Calendrier des campagnes*

Les campagnes se sont déroulées du 3 décembre 2001 au 18 décembre 2002. L'exploration de la ZEE par le navire a débuté de façon réellement suivie début février 2002, avec la mission OPÉRA 5, première campagne d'exploration profonde avec mise à l'eau du chalut. Quatre autres missions avaient été entreprises antérieurement, n'utilisant que le sondeur (uniquement prospection, sans échantillonnage effectif). Le bateau a réalisé 21 campagnes d'exploration et/ou d'exploitation, réparties comme suit :

- OPÉRA 1 à OPÉRA 4 : du 03 Décembre 2001 au 15 Janvier 2002
Campagnes d'exploration stricte au sondeur (sans autorisation de mise à l'eau des chaluts).
- OPÉRA 5 à OPÉRA 12 : du 04 Février au 28 Juin 2002
Campagnes d'exploration profonde (mise à l'eau du chalut benthique).
- OPÉRA 13 à OPÉRA 18 : du 03 Juillet au 31 Octobre 2002
Campagnes d'exploration pélagique (travail au chalut pélagique + quelques traits au chalut benthique).
- OPÉRA 19 à OPÉRA 21 : du 23 Novembre au 18 Décembre 2002
Campagnes d'exploitation de *Beryx splendens* sur les monts du sud-est.

Les 21 campagnes du chalutier OPÉRA ont totalisé 221 jours de mer (jours de route inclus), 53 jours à terre (entre les différentes missions), 120 jours d'arrêt technique (attente de matériel, travaux divers, etc...).

Sur 221 jours de mer, 91 et 78 jours ont respectivement été consacrés aux travaux benthique et pélagique, soit 41% et 35,5% du temps, ce qui représente un total de 76,5% pour l'exploration (but de la mission), contre 10,5% pour l'exploitation.

◦ *Parcours général des campagnes*

L'exploration relative aux campagnes OPÉRA s'est faite au sein de la ZEE selon un rayonnement géographique depuis Nouméa. Une carte synoptique compilant les différents trajets du navire pendant son année de travail a été tracée (Figure 3.4).

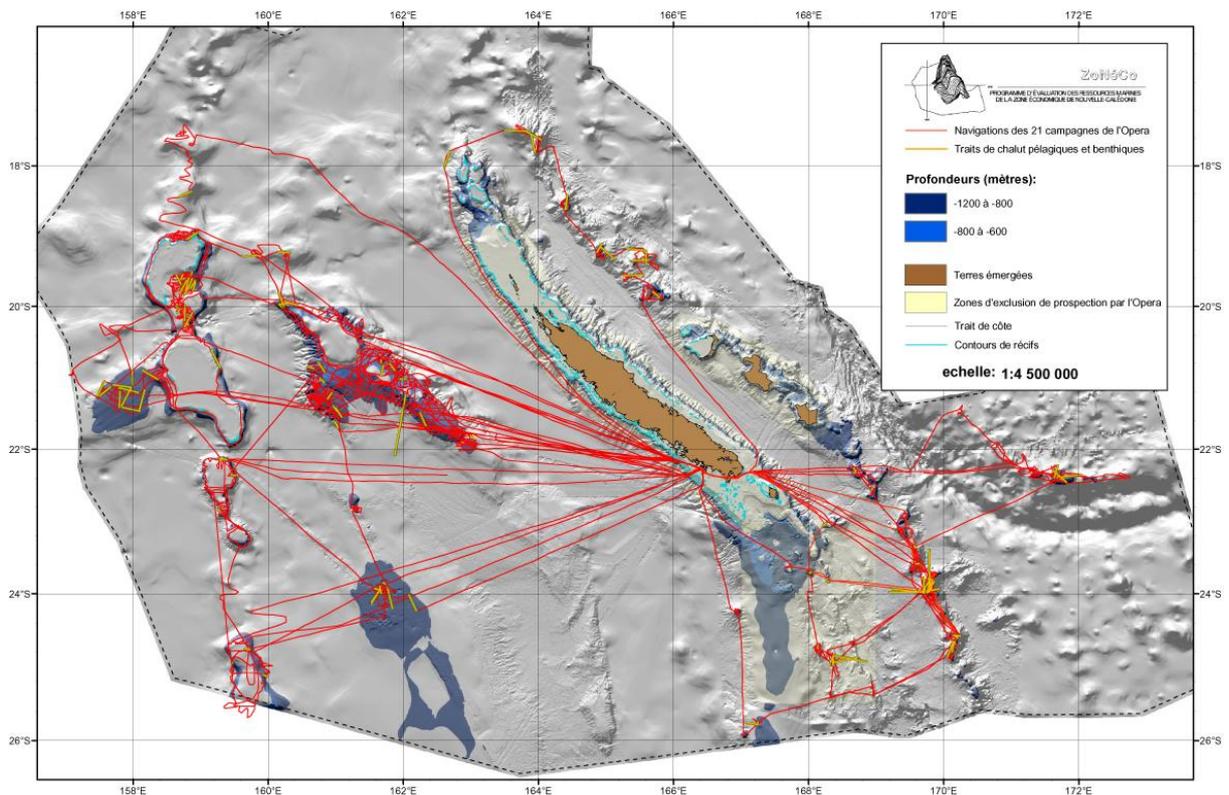


Figure 3.4 - Carte synoptique des 21 tracés relatant les navigations du chalutier OPÉRA au sein de la ZEE (Carte ZoNéCo). *Note* : en rouge, les navigations relatives aux 21 campagnes ; en jaune, les traits de chaluts, benthiques et pélagiques confondus.

La Figure 3.4 rend compte de l'importance de la couverture tracée par le navire au cours de son année de travail. Certaines zones ont été plus travaillées que d'autres, qu'il s'agisse de prospection et/ou de chalutage. En effet, il est relativement aisé de constater que la partie Nord-Ouest de la ZEE a été considérablement balayée, contrairement au Nord-est par exemple qui n'a fait l'objet que d'une seule mission. Le navire a accompli la majeure partie de son exploration, en considérant toutefois que certaines zones étaient exclues d'office et que d'autres s'avéraient être très probablement inaccessibles. Sur les 21 campagnes de l'OPÉRA, les mises à l'eau des chaluts ont été effectives à partir de la mission OPÉRA 5. Le navire a entrepris au total 172 actions de pêche : 123 chalutages de fond (soit 69%) et 49 chalutages pélagiques (soit 31%). Le détail des caractéristiques du navire et des opérations de pêche relatives à ces missions d'exploration est fourni en Annexe 9.

Globalement, les fonds les plus facilement chalutables ont été repérés dans la partie ouest de la ZEE, au niveau du banc Coriolis par exemple, large plateau à tendance sableuse et sans relief particulier. Le secteur Sud-est, regroupant les nombreux monts sous-marins des rides de Norfolk et des Loyauté, a été relativement difficile à travailler de part ses reliefs accidentés. Il s'agit pourtant là du secteur le plus intéressant des points de vue qualitatifs et quantitatifs. Au sein de cette zone, les meilleurs fonds, autrement dits ici les reliefs plus facilement accessibles au chalut, ont été principalement repérés au niveau du mont J, ce qui explique l'effort de pêche considérable qui y a été réalisé. Le pinacle ouest du mont J est signalé comme étant productif (Lehodey 1994). Les résultats de ces missions ont confirmé l'hétérogénéité spatiale relative aux quantité et qualité de la ressource ainsi que la présence prédominante sur certains monts sous-marins de *Beryx splendens*.

◦ *Mensurations et prélèvements*

Selon le type de récolte, la procédure de tri suivie différait s'il s'agissait d'une pêche qualifiée de non commerciale ou au contraire d'une pêche commerciale. Dans le premier cas (Figure 3.5), la récolte a été partiellement triée par espèces, en comptant le nombre d'individus et en pesant chaque lot, ce travail ayant été réalisé lorsque c'était possible, par les scientifiques embarqués et/ou l'observateur, permettant l'acquisition de données à la fois qualitative et quantitative. Certains échantillons ont été conservés au congélateur (poissons) ou directement en alcool (crustacés). Ces lots ont ensuite été identifiés de façon plus rigoureuse à terre, photographiés et formolés. Un panel des espèces récoltées a été

conditionné en fûts de façon à être envoyé au Service des Collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.



Figure 3.5 - Le tri des prises non commerciales. a – Ouverture du cul du chalut, la récolte est déversée directement sur le pont arrière ; b, c, d, e, f – Le tri grossier des espèces commence à même le sol, ici 4 exemples de récoltes ; g et h – Un tri plus affiné est réalisé par les Scientifiques embarqués à l’intérieur du navire, les espèces sont identifiées précisément et pesées, un échantillon par lot est conservé au congélateur.

Les prises d’intérêt commercial (Figure 3.6), par respect des normes d’hygiène, exigent un conditionnement au frais très rapide et n’ont ainsi fait l’objet que d’une estimation de poids (en fonction du nombre et du poids moyen d’un panier). En cas de pêche importante, les plus grosses pièces sont immédiatement placées dans les paniers et sur le tapis de tri qui achemine la récolte vers la cale froide, tandis que les prises jugées trop petites et donc moins prioritaires, sont mises de côté voire rejetées par-dessus bord. Les poissons ont été glacés en l’état, en bacs plastiques permettant le stockage d’environ 350 kg chacun et garantissant une meilleure qualité. A l’arrivée, le débarquement des conteneurs se fait à l’aide de la grue du navire située sur le pont avant. La chaîne du froid est respectée puisque les poissons sont déglacés et traités en usine (PESCANNA). Certains de ces spécimens ont parfois pu être réservés comme échantillons scientifiques, placés en poches plastiques avec étiquette de la station (référence de la mission et n° du trait) et mis au frais. Ils ont été traités de façon plus approfondie à terre, avec prélèvements de muscle et mesures complémentaires.

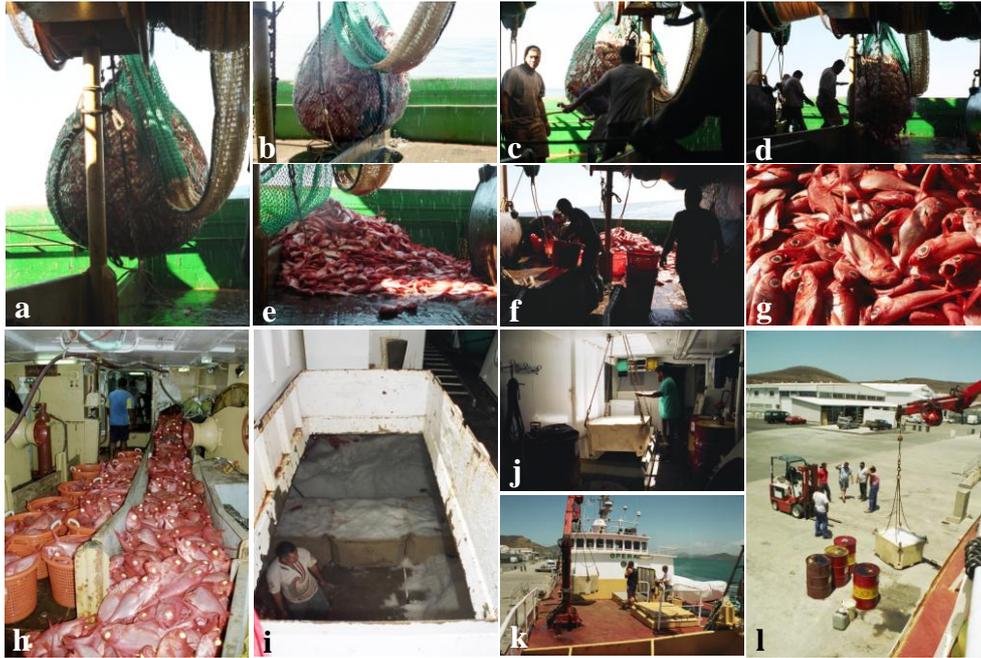


Figure 3.6 - Les prises d'intérêt commercial (*Beryx splendens*). a, b, c, d - Arrivée du cul de chalut sur le pont arrière (~2T) ; e, f, g - La récolte est déversée sur le pont ; h - Le poisson est placé dans les paniers et sur le tapis de tri ; i - Le poisson est entreposé dans la glace ; j, k, l - Les containers sont débarqués à terre (ici Quai des Pêcheurs, Nouville). Rq : Le chalutier est équipé d'une machine à glace pouvant produire 1,5 tonnes en 24 heures.

◦ *Les collectes des échantillons étrangers (hors Nouvelle-Calédonie)*

Un lot conséquent d'échantillons provenant du Japon a pu être obtenu grâce aux aimables collaborations du Pr. Kazuhiro NAKAYA de l'Université d'Hokkaido et du Pr. Hiroshi SENOU (Conservateur du Muséum d'Histoire Naturelle de Kanagawa). De petits spécimens de *B. splendens* ont été récupérés entiers sur place directement à l'arrivée d'un bateau de pêche. Les étudiants volontaires du Pr. NAKAYA ont réalisé les biopsies (Figure 3.7).



Figure 3.7 - Echantillonnage de *Beryx* au Japon, étudiants accomplissant les biopsies (Photographies : Pr. K. Nakaya)

Une demande d'échantillons a été formulée directement auprès des équipages de grands chalutiers, au départ des navires, débarquant à la criée de Concarneau. Des prises de *B. splendens* et *B. decadactylus* ont été réalisées en Atlantique Nord-est et des échantillons ont pu être récupérés auprès des pêcheurs ou par biopsie autorisée à la criée (Figure 3.8). Les coordonnées géographiques précises des captures n'ont pas été communiquées.



Figure 3.8 - Criée de Concarneau, Finistère sud. Préparation des caisses pour la vente, lot de *Beryx*. (Photographies : L. Lévy-Hartmann)

Une demande a été formulée auprès de Peter SMITH du National Institute of Water and Atmospheric Research Ltd (NIWA), Wellington, Nouvelle-Zélande. Un lot de plusieurs dizaines d'individus a été obtenu. Des échantillons australiens ont pu être acquis grâce à l'aimable collaboration d'Alastair GRAHAM, responsable des collections de poissons du CSIRO Marine Research, Hobart.

Enfin, une collecte de spécimens de *Beryx mollis* a pu être réalisée sur un marché aux poissons (Figure 3.9), ceci lors d'un déplacement à Taipei, Taïwan.



Figure 3.9 - Echantillonnage de *Beryx* au Tashi fishmarket, Taiwan. (Photographies : L. Lévy-Hartmann)

◦ *Prélèvements de tissus cellulaires et conservation*

Un échantillon de tissu musculaire d'environ 1 g a été prélevé sur chaque spécimen et placé dans un tube contenant de l'éthanol à 80% puis conservé au congélateur à -18°C. Etant donné la quantité de spécimens collectés, il n'a pas été envisageable de conserver tous les individus entiers en collection. Cependant, quelques spécimens (après avoir été pesés, fixés dans du formol à 4% pendant plusieurs semaines puis rincé à l'eau courante pendant une journée et enfin conservé dans de l'éthanol à 70%) ont toutefois été mis en collection, une banque de prélèvements tissulaires ayant été constituée, avec numéros de référence MNHN (et conservation des spécimens dans les collections ichtyologiques à Paris).

▫ **Protocole moléculaire**

◦ *Extraction d'ADN, amplification et séquençage*

L'ADN génomique total a été extrait à partir de tissu musculaire selon la méthode dérivée d'extraction au CTAB (bromure de cétyltriméthylammonium) de Jones (1953), suivie d'une précipitation à l'éthanol et une élution finale dans 80 µL d'eau pure. Afin de pouvoir

procéder à l'amplification par réaction en chaîne par polymérase (PCR), une amorce nucléotidique sens spécifique a été désignée BECYTS1 5'-GGACTCTAACCAGGACTAGCGAC-3', définie dans le gène codant l'ARNt^{Glu} flanquant la région du gène du CB. De même, un autre oligonucléotide réverse a été défini BECYTR4 5'-CCTCCGGCGTCCGGTTTACAAGA-3' localisé cette fois dans le gène de l'ARNt^{Thr} (Tableau 3.B).

Les PCR ont été réalisées en utilisant un thermocycleur T_{GRADIENT} (Biometra[®]), avec les conditions de cycles thermiques suivantes : 3 min à 94 °C, suivies de 40 cycles de dénaturation d'1 min à 94 °C, une hybridation d'1 min à 60°C, une phase d'élongation de 3 min à 72 °C, et une phase terminale de 5 min à 72°C.

Les produits de PCR ont été séparés sur gel d'agarose à 1.3% (m/V) avec coloration au bromure d'éthidium pour permettre la vérification de l'amplification puis purifiés grâce au kit d'extraction du gel QIAquick[®] (QIAGEN[®]) selon les instructions du fabricant. Les réactions de séquences ont été réalisées avec le kit BigDye Terminator v3.1 (Applied Biosystems) suivant le protocole standard et effectuées sur le thermocycleur T_{GRADIENT} (Biometra[®]). Celles-ci comportaient 40 cycles successifs de 30 s à 94°C (dénaturation), 30 s à 60°C (hybridation) et 4 min à 72°C (extension). L'ADN a directement été séquencé avec l'analyseur génétique ABI Prism 310[®] ou 3130[®] (Applied Biosystems[®]). Les amorces externe BECYTS1 et internes BECYTS2 et BECYTR5 ont été utilisées pour le séquençage (cf. détails relatifs aux caractéristiques des amorces dans §-Matériel moléculaire, pages 140-141).

▫ **Analyse des données**

◦ *Diversité génétique*

Les séquences d'ADN ont été éditées et alignées dans le logiciel SEQUENCHER (version 4.6, GENE CODES Corporation, USA) utilisant l'algorithme Clustal. Si nécessaire, l'alignement a pu être réajusté à l'œil. Les nombres de sites variables et sites informatifs²⁷

²⁷ Un site est dit informatif quand il y a au moins deux types de nucléotides sur le site, dont chacun est représenté dans au moins deux des séquences à l'étude.

(dans un modèle de parcimonie²⁸) ont été calculés avec le logiciel MEGA v.4.0 (Tamura *et al.* 2007).

Afin d'estimer la diversité génétique dans chaque population, la diversité haplotypique (Hd) et la diversité nucléotidique (π) (Nei & Tajima 1981, Nei 1987) (voir encadré ci-dessous) ont été calculées sous Arlequin 3.5.1.2 (version 2009) (Excoffier *et al.* 2005). Les diversités haplotypique et nucléotidique se calculent suivant les formules :

Diversité haplotypique : elle définit la probabilité que deux gènes tirés au hasard dans un échantillon soient différents (Nei 1987) et prend en compte le nombre d'individus ainsi que la fréquence des haplotypes.

$$Hd = n/(n-1) (1 - \sum f_i^2)$$

avec n , le nombre de gènes dans l'échantillon (égal au nombre d'individus quand le locus est haploïde) et f_i la fréquence de chaque haplotype i

Diversité nucléotidique : elle mesure la divergence nucléotidique moyenne entre toutes les paires de séquences d'un même échantillon (Tajima 1983) ; elle définit la probabilité que deux gènes tirés au hasard dans un échantillon soient différents au niveau d'un nucléotide donné.

$$\pi = \sum f_i f_j d_{ij}$$

avec f_i la fréquence de l'haplotype i , f_j la fréquence de l'haplotype j et d_{ij} le nombre de mutations (degré de divergence) entre les haplotypes i et j

Les tests de neutralité²⁹, à savoir ici les statistiques D de Tajima (Tajima 1989) et le F_s de Fu (Fu 1997), ont été calculés afin d'estimer la croissance démographique et tester la divergence par rapport à l'équilibre, également avec Arlequin 3.5.1.2. La statistique D est basée sur une comparaison de deux estimateurs de θ (mesure du polymorphisme attendu dans une séquence). Lorsque le polymorphisme génétique s'explique par un équilibre entre la mutation et la dérive, alors les deux paramètres sont égaux et le D de Tajima est nul. Si ce n'est pas le cas, alors la positivité ou négativité des valeurs de D s'interprètent selon le modèle suivant :

Valeur D négative Reflet d'un nombre excessif de variants (d'haplotypes), peu fréquents, peu divergents (une ou deux bases de divergence). Peut être dû à un balayage sélectif (apparition et propagation rapide d'un mutant avantageux dans la population) ou indique une expansion récente de la population (par exemple après un goulot d'étranglement³⁰) et/ou une sélection purificatrice³¹.

²⁸ Dans un modèle de parcimonie, on retient la construction qui, parmi toutes celles possibles, fait appel au plus petit nombre nécessaire d'évènements évolutifs, c'est-à-dire de changements d'états des caractères. Plus généralement, c'est un principe d'économie d'hypothèses.

²⁹ La neutralité vérifie la conformité à un modèle nul. Un test de neutralité sert ainsi à détecter des effets sélectifs (sélection positive, balancée...) ou démographiques (expansion démographique, goulots d'étranglements, structure...).

³⁰ Phénomène induisant une diminution importante du nombre effectif de reproducteurs et donc la réduction de la variabilité génétique du fait que le faible nombre de reproducteurs restants transmet seulement une fraction de la diversité génétique initiale aux générations ultérieures.

Valeur ***D* positive** Reflet d'un bas niveau de polymorphisme haplotypique de basse et haute fréquences (=excès de variants à fréquences intermédiaires) indiquant une sélection balancée (maintien d'allèles avantageux ancestraux) et/ou une diminution démographique (goulot d'étranglement génétique).

L'indice *F_s* de Fu (1997) utilise l'information venant de la distribution des haplotypes pour tester les croissances démographiques. Les valeurs de *F_s* s'interprètent telles que :

Valeur ***F_s* négative** Preuve d'un nombre excessif d'haplotypes, suite à expansion récente de la population ou à de l'auto-stop génétique³².

Valeur ***F_s* positive** Preuve d'une insuffisance d'haplotypes, suite à un goulot d'étranglement récent de la population.

Les simulations de Fu suggèrent que le *F_s* est un indicateur plus sensible à la croissance démographique et l'auto-stop génétique que le *D* de Tajima. Ces simulations suggèrent également que la valeur classique de *p* (p-value) de 0,05 correspond à une valeur issue de la simulation de coalescence à 0,02. En d'autres termes, la valeur de *F_s* doit être considérée comme significative si $p < 0,02$.

◦ Réseau haplotypique

Les réseaux haplotypiques représentent les liens de parenté entre différentes séquences d'ADN non recombinantes (haplotypes). La construction d'arbres présentant des multifurcations³³ résulte du fait que les haplotypes ancestraux sont encore présents et qu'ils coexistent avec de nombreux haplotypes dérivés (Posada & Crandall 2001). Au niveau intraspécifique, les variations génétiques étant *a priori* peu nombreuses (moins nombreuses qu'entre espèces), les méthodes traditionnelles ont alors un faible pouvoir de résolution. Il est alors judicieux de construire un 'arbre des haplotypes', c'est-à-dire un arbre généalogique reliant les haplotypes les plus proches entre eux, plutôt qu'un arbre phylogénétique (Crandall & Templeton, 1996). En ce qui concerne la structuration spatiale haplotypique, un réseau a ici été obtenu en utilisant la méthode de lien moyen (MJ, median-joining) (Bandelt *et al.*

³¹ Dans ce modèle de sélection, les mutations avantageuses se fixent rapidement et les allèles nuisibles à leur porteur sont éliminés.

³² L'interaction de position entre gènes détermine des effets "d'auto-stop génétique" (en anglais, *hitchhiking*), c'est-à-dire des changements de fréquence d'un allèle à un locus par suite d'un changement sélectif à un locus voisin.

³³ La multifurcation dans un réseau d'haplotypes correspond à une structure qui tend vers celle en étoile autour d'un haplotype, présentant plusieurs branches. Elle est due à la coexistence au sein du jeu de données d'un haplotype ancestral et de plusieurs haplotypes dérivés

1999) (voir encadré ci-dessous) et généré sous le programme Network 4.5.1.6 (disponible sur <http://www.fluxus-engineering.com>).

Les relations entre haplotypes peuvent être appréhendées par la construction de réseaux d'haplotypes. Les réseaux de lien moyen (Bandelt *et al.* 1999), choisis dans cette étude, intègrent l'information contenue dans plusieurs arbres d'envergure minimale. Les connexions ne se font pas que sur les haplotypes présents dans l'échantillonnage mais également sur des haplotypes manquants, augmentant ainsi la diversité du réseau. La construction de ces réseaux est basée sur la théorie de la coalescence (Kingman 2000). Cette théorie consiste en une approche rétrospective qui décrit mathématiquement le processus de fusion binaire de tous les lignages généalogiques d'un échantillon de gènes jusqu'à leur plus proche ancêtre commun.

◦ *Analyse de la structure génétique de la population et distance génétique*

Afin d'évaluer le degré relatif de différenciation génétique et décrire la divergence entre populations, le logiciel Arlequin 3.5.1.2 a été utilisé, avec les estimations des distances entre les populations deux à deux (valeurs de F_{st} et valeurs de π corrigé³⁴, avec tests sur 1000 permutations) (voir encadré suivant).

***Différenciation génétique par paires de populations* : $F_{st} = (\pi_t - \pi_s) / \pi_t$**

avec π_t la diversité nucléotidique estimée pour l'ensemble des populations et π_s la diversité nucléotidique moyenne de chaque population

La matrice de F_{st} obtenue entre les 8 populations mondiales (Tableau 3.A) a été utilisée pour effectuer une analyse de groupes implémentant l'algorithme « du plus proche voisin »³⁵ (Neighbor-Joining, NJ ; Saitou & Nei 1987). Un dendrogramme a été tracé avec PHYLIP 3.69 (Felsenstein 1989) et TREEVIEW (Page 1996).

La robustesse de l'arbre a été testée par une analyse hiérarchique de la différenciation populationnelle, analyse moléculaire de variance (AMOVA, Excoffier *et al.* 1992) avec le logiciel Arlequin. Cette procédure estime la proportion de variation génétique totale attribuable à différents niveaux hiérarchiques. Nous avons étudié la divergence génétique entre et au sein des populations, ainsi que testé les différentes hypothèses de structure génétique. Dans l'approche globale, le partitionnement des 8 populations s'est fait en fonction des résultats obtenus avec l'analyse de groupes. Pour les échantillons de Nouvelle-Calédonie,

³⁴ π correspond au % de nucléotides qui différencie deux séquences. Il est calculé en considérant toutes les paires d'individus d'une population et en évaluant le nombre moyen de différences entre eux.

³⁵ Cette méthode de construction d'arbres, utilisée généralement si les séquences ne sont pas trop divergentes, requiert une matrice de distances élaborée par ici entre populations deux à deux.

une autre AMOVA a été réalisée considérant les 7 populations locales. Travaillant avec des données ADN, nous avons utilisé la distance par comparaisons de paires entre haplotypes.

Remarque : Les groupements suivis ici n'ont pas été bâtis d'après des critères de groupements *a priori*, par exemple en fonction de la distribution géographique des haplotypes et les degrés de divergence génétique entre ces groupements. En milieu marin, où les barrières physiques sont toutes relatives, la constitution des groupes hiérarchiques en divisions biogéographiques par exemple peut potentiellement conduire à une perte d'informations ou à une interprétation incomplète voire erronée. L'AMOVA réalisée ici a pour vocation à davantage vérifier la significativité des résultats de groupements obtenus avec l'analyse en NJ et le dendrogramme. Ici, les 'régions' n'ont donc pas été divisées en groupes biogéographiques pour l'analyse hiérarchique de la variance moléculaire (pas de hiérarchie spatiale), mais le groupement des populations a été effectué d'après les résultats obtenus sur le dendrogramme.

Dans le comparatif à l'échelle mondiale, une analyse en composantes principales (ACP) a également été réalisée avec le logiciel Statistica 9 Trial (StatSoft Inc.). L'ACP est utilisée quand le tableau de données (correspondant à la synthèse de l'information) n'est pas de type contingent, donc traitant des données quantitatives (n individus décrits par p variables numériques) en utilisant les corrélations existant entre ces variables. Ici l'ACP a été utilisée pour traiter des données génétiques chez *B. splendens*, en fonction de leurs origines géographiques. Elle a été réalisée à partir de 10 populations au total (incluant 3 localités néo-calédoniennes [MK, RA et JE] issues chacune des trois différentes rides, au lieu de 7 afin de réduire le biais d'échantillonnage ; cf. Tableau 3.A).

Afin de déceler une éventuelle isolation génétique entre les monts sous-marins de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, un test de Mantel (Mantel 1967) a été effectué avec Arlequin 3.5.1.2 (sur 1000 permutations). Ce test permet de déterminer s'il y a corrélation entre le degré de différenciation génétique (données *Fst*) et la matrice de distances géographiques inter-monts (voir Tableau 3.C). La valeur d'un paramètre d'association, *Z*, entre les deux matrices (X et Y), est calculée à partir des données réelles, puis comparée à la série de valeurs obtenues par permutations aléatoires de l'ordre des populations dans l'une des deux matrices de distance.

Tableau 3.C - Distances entre monts sous-marins de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, exprimées en milles nautiques (1 mille nautique = 1852 mètres ; estimations faites d'après cartes marines).

	Lifou	Récif Astrolabe	Mont J	Mont K	Mont Stylaster	Mont Jumeau Ouest	Mont Jumeau Est
Lifou	0						
Récif Astrolabe	112	0					
Mont J	225	336	0				
Mont K	268	378	46	0			
Mont Stylaster	161	257	115	140	0		
Mont Jumeau Ouest	190	299	44	79	71	0	
Mont Jumeau Est	175	277	84	110	31	40	0

Les profils démographiques des populations de beryx ont été définis par l'analyse des distributions du nombre de différences par paires (distribution 'mismatch') afin de confirmer l'expansion de la population (Rogers & Harpending 1992) avec Arlequin. Compte tenu des précédents résultats mis en évidence, une estimation globale a été effectuée pour la zone Indo-Pacifique, incluant tous les échantillons (excepté donc la population AT). Puis des estimations au cas par cas ont été réalisées, considérant les localités géographiques individuellement. Dans un modèle d'expansion récente de la population, la courbe de distribution devrait être régulière et en cloche. Une population en croissance constante, c'est-à-dire à l'équilibre, aura pour profil un râteau irrégulier avec apparition de pics multiples suggérant une subdivision de la population (Kanginakudru *et al.* 2008).

Enfin, des estimations des taux de migration passée ont été simulées avec le logiciel MIGRATE 2.1.3 (Beerli & Felsenstein 2001) dont le principe repose sur la théorie de la coalescence, avec mesure de l'effet à long terme de la migration dans des conditions d'équilibre supposé des populations. Le logiciel exploite l'information généalogique contenue dans les séquences d'ADN et estime le nombre efficace de migrants (voir encadré ci-dessous). Une approche par maximum de vraisemblance a été utilisée avec un *modèle* à nombre *infini d'allèles* (Kimura & Crow 1964). En première étape, les valeurs de *Fst* ont été utilisées comme paramètres de démarrage pour les calculs de Q et M. Puis, dix chaînes courtes avec 15000 généalogies (itérations) ont été lancées pour le calcul du maximum de vraisemblance, avec un 'allumage' (burn-in) de 10000.

MIGRATE 2.1.3 a été utilisé pour estimer le paramètre Q de la taille de la population. Ce dernier est estimé, dans le cas d'un gène mitochondrial, par la formule $N_e\mu$ (avec N_e = taille de la population efficace et μ = taux de mutation par site nucléotidique par génération). De cette formule se déduit $N_e m$, le nombre de migrants moyen efficace par génération, par $N_e m = \theta.M$ (avec le taux de migration $M = m/\mu$, et m , le taux de migration par génération).

III.4 – RÉSULTATS

▫ Variabilité génétique

Des fragments du gène du cytochrome b, mesurant 1141 pb, ont été amplifiés et séquencés pour les 204 échantillons. Après correction et alignement, une matrice de 815 pb de séquences consensus a été obtenue, comprenant 122 sites variables, sans insertion ni délétion

(gap), représentant 15,0% des sites totaux de ce marqueur. Parmi ces sites, 65 étaient informatifs et 57 des singletons (singleton haplotypes).

La composition moyenne en bases dans les séquences du gène du CB était similaire à celles reportées précédemment chez les Actinoptérygiens (Cantatore *et al.* 1994, Lydeard & Roe 1997): 26,3 ; 33,2 ; 25,5% pour la thymine (T), cytosine (C), adénine (A) respectivement et seulement 15,0% pour la guanine (G).

Les béryx sont caractérisés par des diversités nucléotidiques (π) hétérogènes, de peu à très élevées, allant de 0,001963 à 0,007853 pour ce qui est de la zone Indo-Pacifique ou jusqu'à 0,009669 pour l'ensemble des populations. La plus forte diversité nucléotidique a été déterminée pour la population d'Atlantique (Tableau 3.D).

Tableau 3.D - Localités des populations analysées, effectifs et diversités génétiques inférées à partir des séquences des gènes du cytochrome b. *n*, nombre d'individus; *nh*, nombre d'haplotypes; *Hd*, diversité haplotypique; π , diversité nucléotidique.

	Pop	Localité	<i>n</i>	<i>nh</i>	<i>Hd</i>	π
Atlantique	AT	Océan Atlantique	25	21	0.9833 +/- 0.0171	0.009669 +/- 0.005186
Océan Indien	IN	Océan Indien, façade ouest	9	7	0.9167 +/- 0.0920	0.002590 +/- 0.001803
	AU IN	Océan Indien, façade est (au large de l'Australie)	10	9	0.9778 +/- 0.0540	0.005235 +/- 0.003204
Pacifique Nord	JP	Large du Japon	27	16	0.8860 +/- 0.0540	0.003489 +/- 0.002112
Pacifique Sud	AU TS	Large de la Tasmanie, Australie sud	5	5	1.0000 +/- 0.1265	0.007853 +/- 0.005237
	NZ CR	Ride de Chatham	13	11	0.9744 +/- 0.0389	0.003492 +/- 0.002209
		EC Côte Est	25	16	0.8800 +/- 0.0637	0.004266 +/- 0.002508
	NC LI	Lifou, nord de la ride des Loyauté	10	8	0.9333 +/- 0.0773	0.004908 +/- 0.003029
		ST Mt Stylaster, ride de Norfolk	10	8	0.9333 +/- 0.0773	0.002372 +/- 0.001660
		MJ Mt J, sud ride des Loyauté	21	17	0.9524 +/- 0.0399	0.003728 +/- 0.002257
		MK Mt K, sud ride des Loyauté	13	9	0.8718 +/- 0.0913	0.003146 +/- 0.002027
		JO Mt Jumeau Ouest, ride de Norfolk	10	6	0.7778 +/- 0.1374	0.001963 +/- 0.001434
		JE Mt Jumeau Est, ride de Norfolk	14	10	0.8901 +/- 0.0807	0.003182 +/- 0.002034
		RA Récif Astrolabe, nord de la ride des Loyauté	12	8	0.8485 +/- 0.1039	0.003458 +/- 0.002207
	POOL NC		90	54	0.8824 +/- 0.0334	0.003293 +/- 0.001960

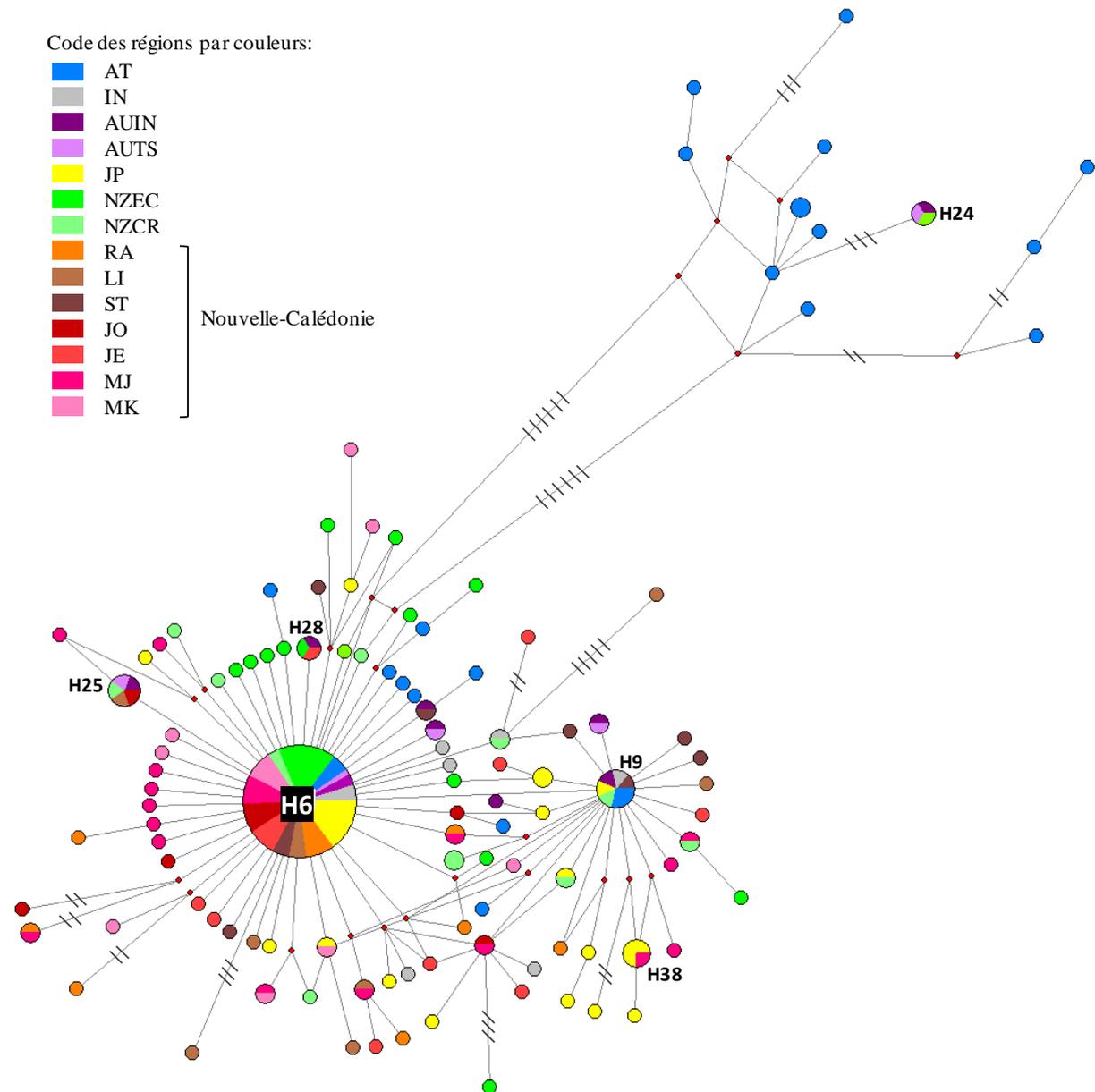
Rq : la valeur POOL NC correspond aux 7 valeurs de Nouvelle-Calédonie, poolées en une localité afin de pouvoir être comparée à la valeur d'Atlantique (pour laquelle une seule population a été proposée bien que les échantillons puissent provenir de localités géographiques différentes (voir détails en §-Matériel biologique).

▫ Occurrence des haplotypes au sein des populations et réseau haplotypique

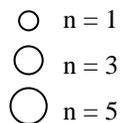
Au total, 112 haplotypes ont été définis dans cette analyse pour la région du CB, répartis dans les populations comme suit : 21 en Atlantique, 16 au Japon, 27 en Nouvelle-Zélande, 66 en Nouvelle-Calédonie, 14 en Australie et 7 dans l'océan Indien, certains haplotypes pouvant être partagés par plusieurs populations (Tableau 3.D).

L'haplotype H₆ était le plus commun, partagé par les 14 populations (à raison de 61 spécimens sur 204, soit 29,90% de nos spécimens échantillonnés, Figure 3.19). L'haplotype majoritaire suivant, H₉, est présent chez seulement 3,43% des individus (7/204). Dix-huit haplotypes (dont le H₆) étaient partagés par au moins deux populations de localités géographiques distinctes, parfois même distantes. Trois haplotypes partagés par au moins deux spécimens étaient spécifiques à leur propre population et les 91 haplotypes restants étaient individuels. Par conséquent, la diversité haplotypique (*Hd*) était élevée pour les 14 populations échantillonnées (l'indice *Hd* allant de 0,7778 à 1,0000, avec une valeur moyenne de 0,9161, Tableau 3.D).

Le réseau haplotypique obtenu est présenté ici en Figure 3.10. Il s'agit d'un réseau de 112 haplotypes, structuré en deux parties distinctes. La première, centrée sur le H₆ et composé de très nombreux haplotypes uniques rayonnants (en star-like pattern), concernant principalement la zone Indo-Pacifique, tandis que la deuxième est presque exclusivement attribuable à l'Atlantique. Chaque connexion entre les haplotypes représente un pas mutationnel. La principale conséquence de l'obtention d'un tel modèle, extrêmement riche en haplotypes uniques, est qu'il réduit la puissance statistique des tests de différenciation (Hauser *et al.* 2001). Le tracé du réseau a toutefois révélé une divergence génétique très claire entre la population d'Atlantique et les autres populations, la plupart des haplotypes atlantiques formant un clade distinct.



La taille des cercles est proportionnelle à la fréquence des haplotypes, comme indiqué avec les cercles ci-dessous (par exemple) :



n = 61 pour le plus important (H6)

Les petits points rouge foncé indiquent les haplotypes hypothétiques (données manquantes dans le jeu d'échantillons et simulées dans l'analyse).

Les barres verticales transversales aux lignes indiquent le nombre de substitutions séparant deux haplotypes. En l'absence de barre sur un trait liant deux haplotypes entre eux, une seule substitution séparant les variants est à considérer.

Figure 3.10 - Réseau d'haplotypes mitochondriaux obtenu pour les 14 populations de *B. splendens* échantillonnées, basé sur les séquences du gène du CB de l'ADNmt. Labels des sites : cf. Figure 3.A.

▫ Distance génétique et structure populationnelle

Les méthodes d'analyse des distances ont été considérées aux deux échelles géographiques définies précédemment. Pour la plus large (incluant toutes les populations de par le monde, avec les valeurs poolées pour la Nouvelle-Calédonie), les valeurs significatives de F_{st} allaient de 0,03539 à 0,3299 entre les populations (Tableau 3.E). La distance génétique entre la population atlantique et les autres a été plus significative que celles relatives autres populations entre elles. Ces dernières, y compris les plus distantes géographiquement, n'étaient pas différentes génétiquement (excepté pour deux valeurs, entre le Japon et NC/NZEC). Les populations des zones indienne et pacifique n'ont pas montré de différenciation significative particulière entre elles (valeurs de F_{st} négatives).

Tableau 3.E - Calculs des F_{st} par paires de populations (diagonale basse), et significativité des valeurs de p (diagonale haute). Niveau significatif = 0,05.

	AT	AUIN	AUTS	IN	NZCR	JP	NC	NZEC
AT	0,00000	+	-	+	+	+	+	+
AUIN	0,11297	0,00000	-	-	-	-	-	-
AUTS	0,0031	-0,12272	0,00000	-	-	-	-	-
IN	0,19189	-0,01787	0,04154	0,00000	-	-	-	-
NZCR	0,21836	0,00236	0,05061	0,01166	0,00000	-	-	+
JP	0,27241	0,02831	0,10317	0,0202	0,02989	0,00000	+	+
NC	0,32999	0,01805	0,09646	-0,01432	0,02442	0,04094	0,00000	-
NZEC	0,20091	-0,01829	-0,00215	-0,00918	0,03539	0,06146	0,00951	0,00000

Note : AT = océan Atlantique; IN = océan Indien; JP = Japon; AU = Australie, avec AUIN = côté indien et AUTS = côté Tasmanie ; NZ = Nouvelle-Zélande avec NZEC = côte est de l'île nord et NZCR = Chatham Rise; MK = mont sous-marin K; JE = mont sous-marin Jumeau Est; RA = récif Astrolabe. Les données grisées sont relatives aux sites néo-calédoniens. Les valeurs en gras sont significatives (et correspondent aux "+" de la matrice en diagonale haute).

Concernant la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, une autre matrice des distances a été générée afin de décrire l'éventuelle structure génétique entre les monts sous-marins de la zone. Aucune structure locale n'a été mise en évidence avec cette analyse (pas de valeurs significatives, Tableau 3.F).

Tableau 3.F – Calculs des *Fst* par paires de populations néo-calédoniennes (diagonale basse), et significativité des valeurs de p (diagonale haute). Niveau significatif = 0,05.

	LI	JE	JO	MJ	MK	RA	ST
LI	0,00000	-	-	-	-	-	-
JE	-0,00824	0,00000	-	-	-	-	-
JO	-0,01491	-0,01534	0,00000	-	-	-	-
MJ	-0,00353	-0,01376	-0,02505	0,00000	-	-	-
MK	-0,00582	0,01419	-0,00786	0,00187	0,00000	-	-
RA	-0,02264	-0,00957	-0,02021	-0,02035	-0,00391	0,00000	-
ST	0,01083	-0,01335	0,0294	-0,01503	0,02519	0,01362	0,00000

Note : LI = Lifou ; JE = mont Jumeau Est ; JO = mont Jumeau Ouest ; MJ = mont J ; MK = mont K ; RA = récif Astrolabe ; ST = mont Stylaster

Le dendrogramme obtenu à partir des données de la matrice *Fst* pour les 8 populations (Figure 3.11) montre que trois principaux groupes de populations peuvent être distingués. L'un concerne la population atlantique (AT). Un autre se compose de quatre populations issues de la région Indo-Pacifique (IN, AUI, AUTS, NZCR), et un dernier groupe, mélange des trois autres populations du Pacifique (JP, NC, NZEC).

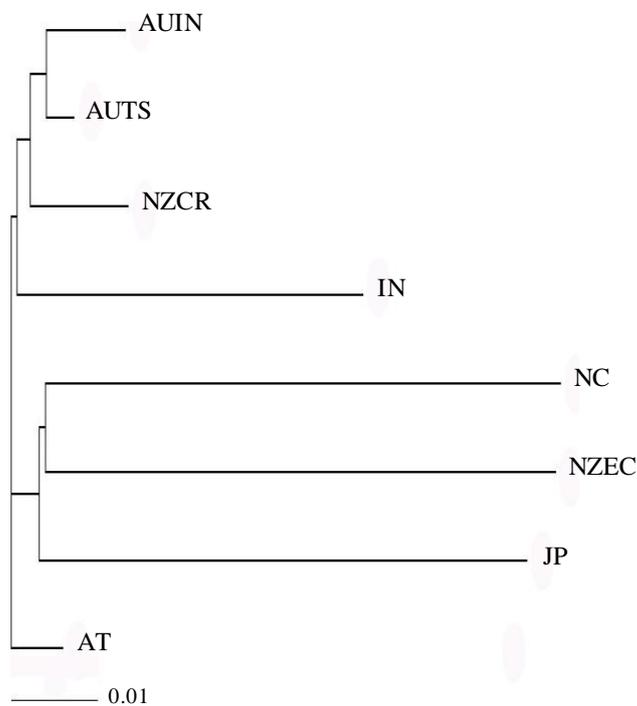


Figure 3.11 – Dendrogramme basé sur la matrice de *Fst* pour les 8 populations mondiales de *B. splendens* échantillonnées. Note : AT = océan Atlantique; IN = océan Indien; JP = Japon; AU = Australie, avec AUI = côté indien et AUTS = côté Tasmanie ; NC = Nouvelle-Calédonie, NZ = Nouvelle-Zélande avec NZEC = côte est de l'île nord et NZCR = Chatham Rise.

Les résultats de l'AMOVA sont présentés dans les Tableaux 3.G (échelle mondiale) et 3.H (échelle néo-calédonienne). L'analyse hiérarchique globale (Tableau 3.G) a été réalisée pour tester la robustesse de la précédente distinction. Bien que la majeure partie de la variance

génétique soit associée au niveau intra-population (81,00% du total de la variance: $F_{ST} = 0,19$; $p < 0,001$) et que la variance entre populations ne soit pas nulle (1,04%) et significative ($F_{SC} = 0,01$; $p < 0,05$), la part de la variance génétique associée à l'existence de ces différents groupes est conséquente (17,96%) et significative ($F_{CT} = 0,18$; $p < 0,05$).

Cette analyse a donc révélé des sous-structures génétiques significatives dans les réarrangements examinés, autrement dit entre la population AT *versus* IN, AUIN, AUTS, NZCR *vs* JP, NC, NZEC (17,96% de la variance totale, $p < 0,05$).

Tableau 3.G - Analyse hiérarchique de variance moléculaire des 8 populations de *B. splendens* basée sur les séquences d'ADNmt du gène du cytochrome b.

Source de variation	Degré de liberté	% Variance totale	Indices de fixation	Valeur de p
Entre les groupes	2	17,96	$F_{CT} = 0,17961$	**
Entre les populations, au sein des groupes	5	1,04	$F_{SC} = 0,01267$	**
Au sein des populations	196	81,00	$F_{ST} = 0,19001$	***

Les groupes représentent les tests de réarrangements dans l'analyse hiérarchique.

* signifie $p < 0,01$, ** $p < 0,05$, *** $p < 0,001$

Dans la seconde AMOVA (Tableau 3.H), relative aux populations échantillonnées dans la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, les résultats n'étaient pas significatifs et n'ont donc pas montré de sous-structure démographique significative entre les populations, indiquant l'absence de différenciation entre les populations locales à partir de l'analyse des séquences CB.

Tableau 3.H - Analyse de variance moléculaire des 7 populations de *B. splendens* de Nouvelle-Calédonie, basée sur les séquences d'ADNmt du gène du cytochrome b.

Source de variation	Degré de liberté	% Variance totale	Indices de fixation	Valeur de p
Entre populations	6	-0,70		NS
Au sein des populations	83	100,70	$F_{ST} = -0,00696$	

* signifie $p < 0,01$, ** $p < 0,05$, *** $p < 0,001$, NS = non significatif

L'ACP réalisée sépare nettement sur l'axe 1 deux sous-ensembles distincts, soulignant la différence génétique marquée qui existe entre la population d'Atlantique et les autres populations (Figure 3.21) et ce, quelque soit le plan de projection. Les autres populations sont toutes regroupées dans la partie négative de ce premier axe. Cette distinction corrobore les

observations précédentes faites à partir du réseau haplotypique en ce sens que deux groupes majeurs se distinguent. Ainsi, les résultats obtenus ne mettent pas en évidence de différences génétiques entre les spécimens des divers échantillons, exceptés pour l'Atlantique *versus* l'Indo-Pacifique dans son ensemble.

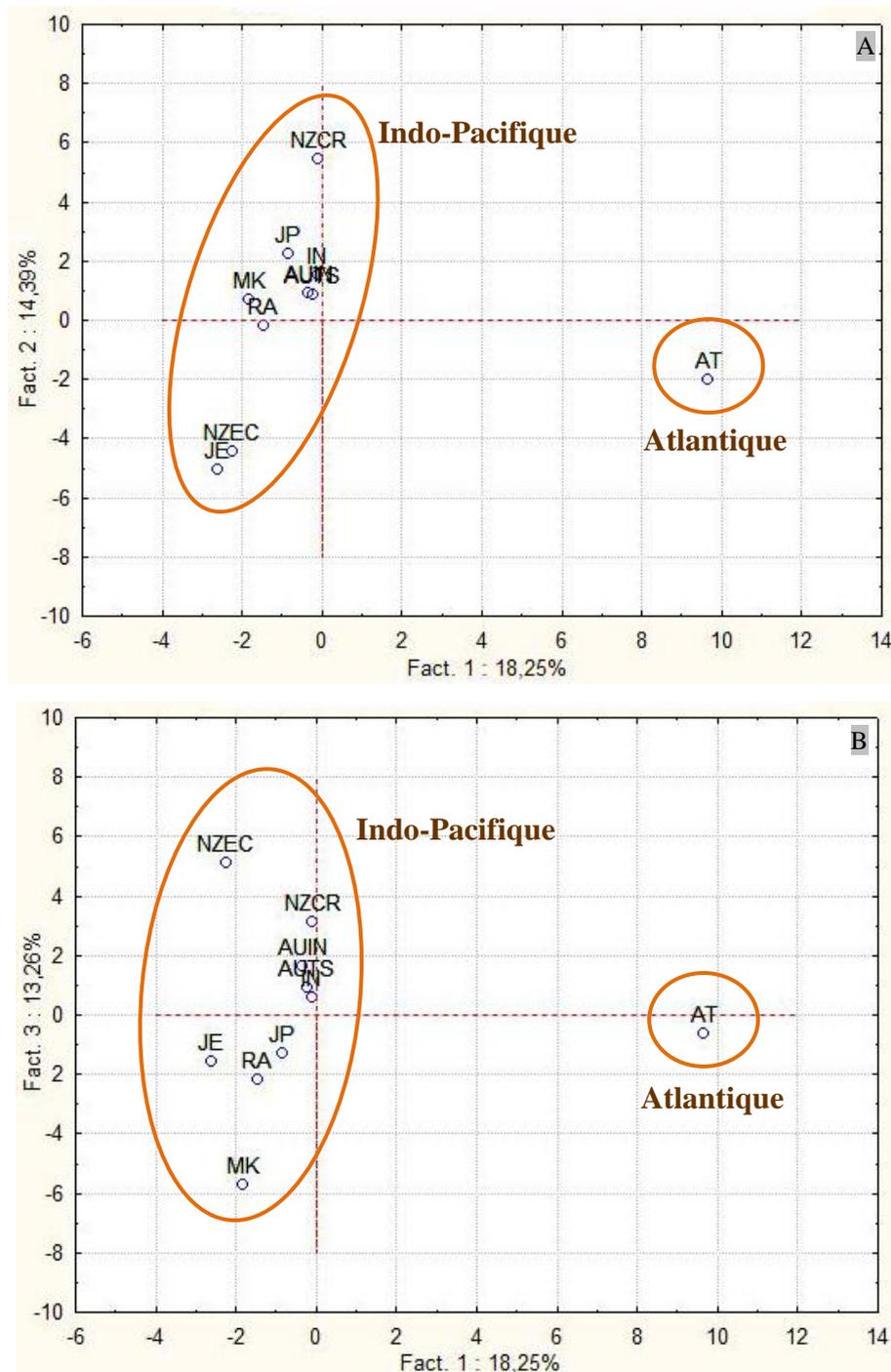


Figure 3.12 - Premier (A) et second (B) plans issus de l'ACP réalisée pour les populations de *B. splendens* basée sur les séquences du gène du cytochrome b, avec labels des populations (cf. Figure 3.A.). L'axe 1 synthétise 18,25% de la variance et ce, de façon significative ($p < 0,05$).

▫ **Tests de neutralité et estimations de l'expansion de la (des) population(s)**

Les résultats des analyses statistiques du D de Tajima et du F_s de Fu ont donné des valeurs négatives pour toutes les populations (Tableau 3.I).

Tableau 3.I - Valeurs du D de Tajima et du F_s de Fu pour les différentes populations de *B. splendens*.
* signifie $p < 0.01$, ** $p < 0.05$, *** $p < 0.001$

	Pop	Localité	n	nh	D de Tajima	F_s de Fu
Atlantique	AT	Océan Atlantique	25	21	-0,97523	-21,22489***
Océan Indien	IN	Océan Indien, façade ouest	9	7	-1,28352	-8,59032**
	AU IN	Océan Indien, façade est (au large de l'Australie)	10	9	-1,86382**	-6,60263**
Pacifique Nord	JP	Large du Japon	27	16	-1,80212**	-26,40219***
Pacifique Sud	AU TS	Large de la Tasmanie, Australie sud	5	5	-1,22187**	-0,96395
	NZ CR	Ride de Chatham	13	11	-1,32031	-13,32480***
	EC	Côte Est	25	16	-2,47667***	-26,10180***
	NC LI	Lifou, nord de la ride des Loyauté	10	8	-2,04113**	-6,89645**
	ST	Mt Stylaster, ride de Norfolk	10	8	-2,02104**	-11,74095**
	MJ	Mt J, sud ride des Loyauté	21	17	-2,35292***	-26,13857***
	MK ^a	Mt K, sud ride des Loyauté	13	9	-1,96119**	-14,13899***
	JO	Mt Jumeau Ouest, ride de Norfolk	10	6	-1,87333**	-11,94483**
	JE ^a	Mt Jumeau Est, ride de Norfolk	14	10	-1,83571**	-15,84292**
	RA ^a	Récif Astrolabe, nord de la ride des Loyauté	12	8	-1,36478	-10,77391**
		POOL NC	90	54	-2,67134***	-26,71596***

En outre, l'analyse du D de Tajima a indiqué un écart significatif ($p < 0,01$ et/ou $p < 0,05$) de la neutralité pour 10 populations (AUIN, AUTS, JP, NZEC, LI, MJ, MK, JO, JE, ST), et 13 des 14 valeurs du F_s de Fu étaient hautement significative ($p < 0,01$), indiquant un déplacement de l'équilibre dû à un excès d'allèles rares.

Dans la présente étude, la distribution globale 'mismatch' (au sein de l'Indo-Pacifique, Figure 3.13) et celles détaillées population par population (Figure 3.14) ne sont pas significativement différentes de celles attendues dans un modèle d'expansion spatiale, sauf pour la population d'Atlantique pour laquelle la courbe obtenue présente un profil en râteau irrégulier avec des pics décalés par rapport à ceux simulés.

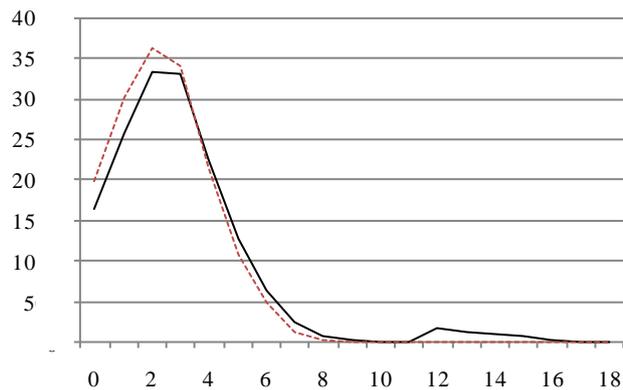


Figure 3.13 – Distribution globale observée (trait plein) et attendue/simulée (pointillés) des différences nucléotidiques par paires de séquences CB chez *B. splendens* des populations d’Indo-Pacifique (tous les échantillons excepté AT ; n=179) sous un modèle d’expansion de la population. Sur l’axe des abscisses est reporté le nombre de différences nucléotidiques par paires, l’axe des ordonnées correspond aux paires d’individus.

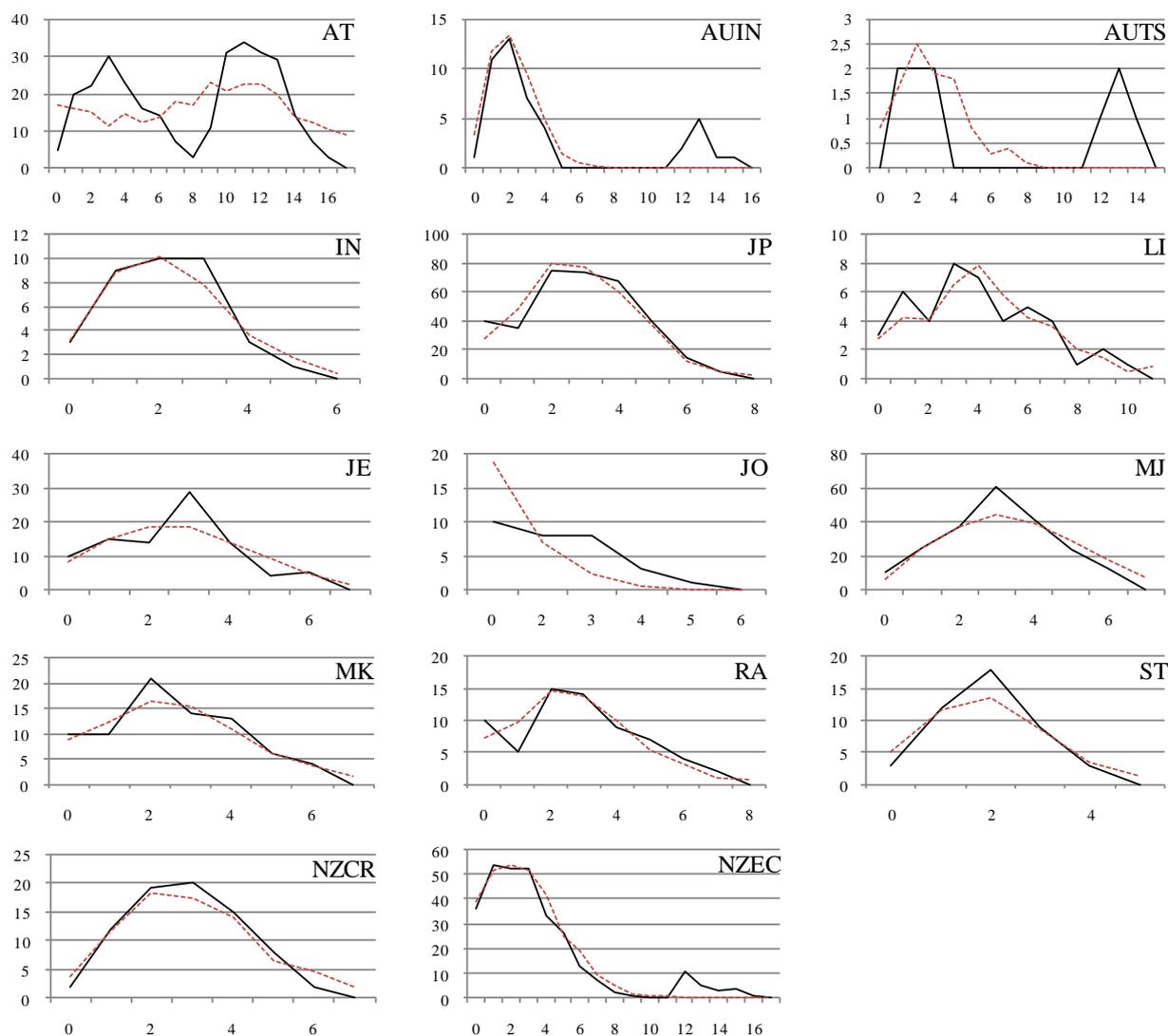


Figure 3.14 – Distributions ‘mismatch’ observées (trait plein) et simulées (pointillés) des différences entre paires de séquences CB chez *B. splendens* au sein des 14 populations géographiques.

Note : AT = océan Atlantique, IN = océan Indien, JP = Japon, AU = Australie, avec AUIIN = côté indien et AUTS = côté Tasmanie, NZ = Nouvelle-Zélande avec NZEC = côte est de l’île nord et NZCR = Chatham Rise, MK = mont sous-marin K, JE = mont sous-marin Jumeau Est, RA = récif Astrolabe.

La distribution de *B. splendens* au sein de l'Indo-Pacifique est unimodale, ce profil indique une population globalement en expansion (Figure 3.13). Dans l'analyse au cas par cas, population par population (Figure 3.14), la plupart des profils obtenus présentent un seul mode suivi d'une courbe en pente plus ou moins douce, traduisant là encore une expansion simple et régulière pour 64,3 % (soit 9/14) des populations (même pour la population de Lifou (LI) qui présente un profil particulièrement irrégulier mais suivant cependant la même tendance). 4/14 (28,6 %) des populations échantillonnées (AT, AUIN, AUTS, NZEC) présentent quant à elles une distribution bimodale. Le premier mode est situé à 2-3 différences par paires et est présent pour chacun des échantillons. Le second mode, si présent, est localisé entre 12 et 14 différences par paires. Seul le premier des deux modes observés est indiqué dans les courbes simulées sous le modèle d'une expansion spatiale.

▫ **Tests de Mantel**

Les résultats du test de Mantel n'ont pas été significatifs ($R = -0,22$ et $p = 0,79$). Aucune corrélation n'a donc pu être mise en évidence pour les monts sous-marins de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie entre les estimations de *Fst* et les données géographiques. Les résultats obtenus ne permettent donc pas de valider un modèle d'isolement par la distance entre ces monts au sein de la ZEE.

▫ **Analyse de migration**

Enfin, les résultats de l'analyse de migration sont présentés dans la Figure 3.15. Le premier constat est qu'il existe des couloirs de migration évidents.

Ces migrations impliquent un nombre relativement important d'individus et sont effectuées sur des distances transocéaniques. Les flux sont plus conséquents entre les océans Pacifique et Indien qu'entre l'Indo-Pacifique et l'Atlantique. Concernant l'océan Atlantique, les échanges se produisent dans les deux sens (de et vers) avec l'océan Indien, mais ils sont moins importants que dans le reste du monde. Le plus important taux de migration part de la population est-australienne (AUIN) vers la population sud-australienne (AUTS) (1390), alors que le plus faible va dans le sens de AUTS vers la population néo-zélandaise NZCR. Dans notre série de données, la Nouvelle-Zélande semble être la seule localité qui reçoit des migrants (de NC et AUTS) sans en voir partir.

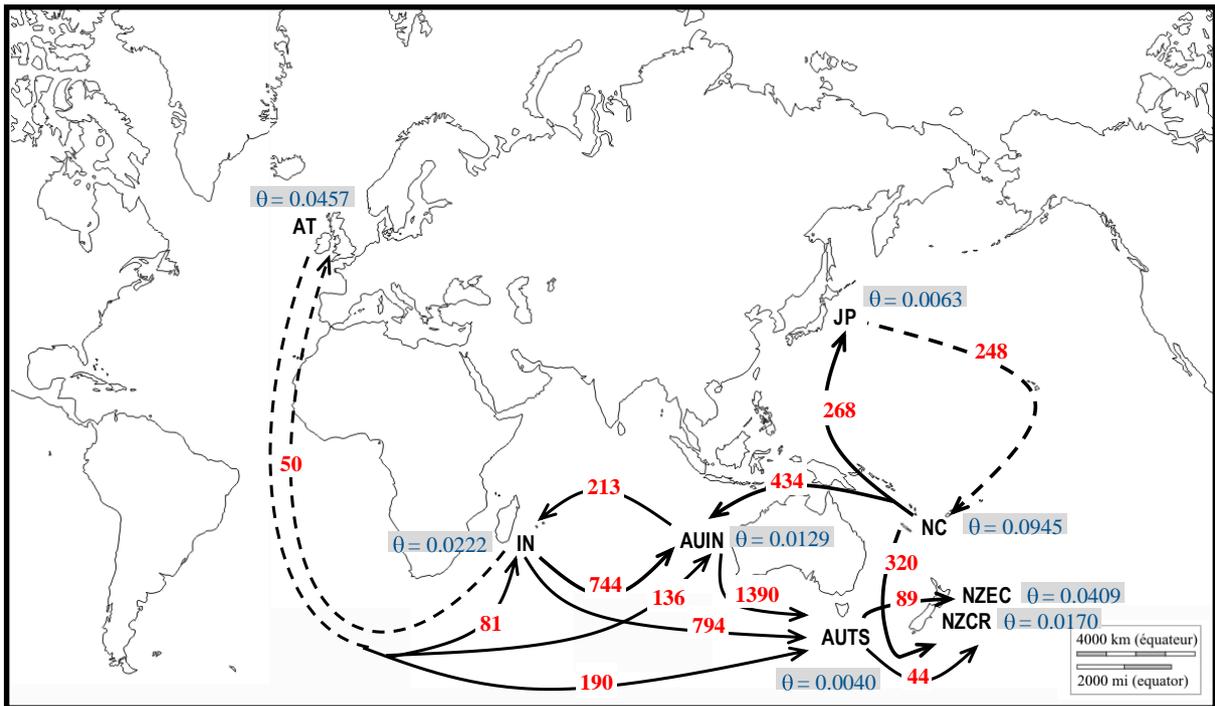


Figure 3.15 – Taille effective de la population (θ) et taux de migration (en rouge) entre les populations. *Note* : Les traits pleins indiquent les couloirs de migration putatifs combinés aux courants océaniques (Figure 3.16), ceux en pointillés proposent les corridors de migration qui sont *a priori* non reliés aux courants de surface. Labels des populations : cf. Tableau 3.A.

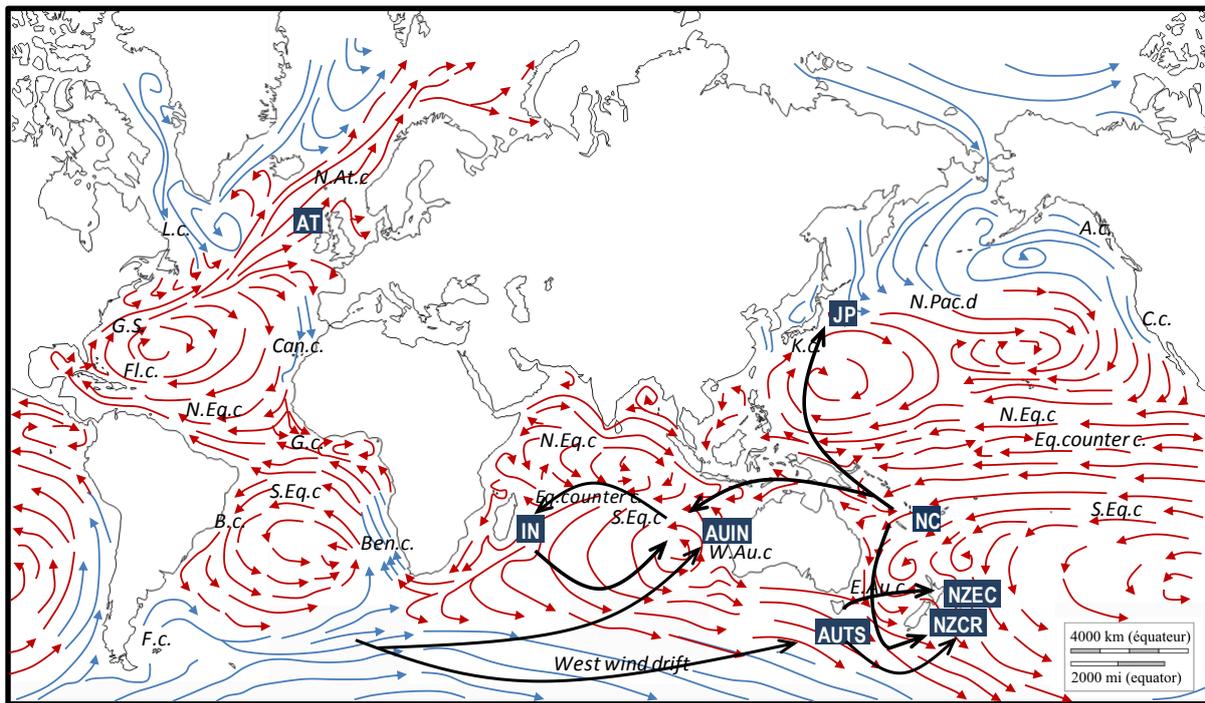


Figure 3.16 – Proposition de modèle de migration transocéanique chez *B. splendens*, combiné aux dérives et courants marins. *Note* : Les flèches rouges correspondent aux courants chaud de surface, tandis que les bleues indiquent les courants profonds froids. La zone haute de la carte est concernée par la banquise. *Note* : A.c : courant d'Alaska, B.c : courant du Brésil, Ben.c : courant du Benguela, C.c : courant de Californie, Can.c : courant des Canaries, Eq.counter.c. : contre-courant équatorial, E.Au.c : courant est australien, F.c : courant des Falkland, Fl.c : courant de Floride, G.c : courant de Guinée, G.S : Gulf Stream, K.c : courant Kuroshio, L.c : courant du Labrador, N.At.c : courant nord atlantique, N.Eq.c : courant nord équatorial, N.Pac.d : dérive nord pacifique, S.Eq.c : courant sud équatorial, S.Pac.c : courant sud pacifique, W.Au.c : courant ouest australien. (Réalisation : L. Lévy-Hartmann). Labels des populations : cf. Tableau 3.A.

III.5 – DISCUSSION

Cette étude avait pour objectif de mieux comprendre les structures génétique et géographique ainsi que l'histoire démographique de l'espèce *B. splendens* à différentes échelles géographiques.

Jusqu'à présent, seules des approches génétiques ou des études locales avaient été réalisées sur des échelles relativement restreintes pour cette espèce (e.g. au Japon, Akimoto *et al.* 2006; dans l'archipel Macaronésien, Schönhuth *et al.* 2005; et pour *B. decadactylus* en Atlantique nord, Friess & Sedberry 2011b). Ici, des béryx de Nouvelle-Calédonie ont été étudiés et comparés avec des populations plus distantes provenant de différents océans. Dorénavant, une comparaison génétique mondiale est disponible pour l'espèce.

▫ Niveaux de diversité génétique et structure populationnelle

Le nombre de sites variables identifié chez cette espèce peut être considéré comme étant assez élevé comparé à ceux trouvés dans d'autres études utilisant des séquences d'ADNmt (Myers *et al.* 1995, Palma *et al.* 2005). Ceci pouvant être dû au taux d'évolution relativement rapide du marqueur CB et/ou du fait d'une variabilité individuelle particulièrement marquée chez cette espèce.

La présence d'haplotypes dominants et de nombreux autres haplotypes uniques dans le réseau peut indiquer une sélection (potentiels de survie différents entre individus, probablement au cours des tout premiers stades de vie) (Awise *et al.* 1984), ou des événements stochastiques dans l'histoire de la population, comme un effet fondateur ou un goulot d'étranglement suivi d'une expansion (D'Amato & Carvalho 2005). L'allure générale du réseau ainsi que les résultats obtenus au cours des différentes analyses statistiques (tests de neutralité) aident à la détermination des distances par rapport à l'équilibre mutation-dérive génétique. Ainsi, une population qui n'est pas à l'équilibre mais plutôt en expansion présentera un réseau régulier en étoile, ce qui a antérieurement été reporté pour d'autres espèces de poissons telles que le Clupeidae *Sprattus sprattus* (Debes *et al.* 2008) ou le Malacanthidae *Branchiostegus japonicus* (Nohara *et al.* 2010). Dans cette étude, le réseau obtenu dévoile une topologie en étoile asymétrique, centrée sur les spécimens d'Indo-Pacifique. Les connexions alternatives observées entre H_6 et H_9 suggèrent des homoplasies

convergentes³⁶. Une branche singulière se distingue à part, les haplotypes la constituant étant presque tous spécifiques à l'Atlantique. Cette structure particulière peut être le reflet d'un goulot d'étranglement causé par une diversité génétique décroissante tout comme une sorte d'évolution indépendante de l'espèce en Atlantique (sans pour autant avoir observé de différenciation morphologique), encore possiblement effective aujourd'hui. Cette hypothèse doit être considérée avec précaution étant donné le possible biais d'échantillonnage induit par les origines peut-être multiples des individus d'Atlantique (mentionné précédemment). De plus, l'homogénéité des populations d'Indo-Pacifique suggère l'existence d'un flux génique à l'échelle interocéanique dans la région, ce qui est appuyé par la migration mise en évidence.

Le rapport entre diversité haplotypique (Hd) et diversité nucléotidique (π) renseigne sur l'histoire démographique d'une population. Ici les Hd sont élevées pour tous les échantillons. A l'inverse, les diversités nucléotidiques π sont relativement faibles. Les indices Hd et π chez *B. splendens* sont concordants avec ceux déterminés chez d'autres espèces de poissons marins (Elliott *et al.* 1994, Nesbo *et al.* 2000, Zardoya *et al.* 2004). Selon Grant & Bowen (1998), qui considèrent les niveaux de diversité détectée au travers de ces deux indices dans des conditions d'expansion rapide, la Hd croît plus rapidement que π , ce qui conduit à l'obtention d'un grand nombre d'haplotypes uniques. Cette observation actuelle pourrait être le reflet d'un goulot d'étranglement passé, suivi d'une expansion rapide de la population et d'une accumulation de mutations. Ce qui indiquerait que la population n'est pas à l'état d'équilibre mutation-dérive, autrement dit la taille effective de la population n'est pas restée constante au cours du temps.

Lorsque l'on observe le profil démographique de la population indo-pacifique, on observe que la population a connu une expansion. Au cas par cas en revanche, les profils sont variables. Concernant la population atlantique, le profil est plurimodal, avec une séparation distincte entre les deux modes, ce qui suggère une population de taille constante (Harpending *et al.* 1993). Une interprétation alternative serait que la population aurait subi deux phases d'expansion. Cette répartition bimodale serait alors la représentation de deux populations d'une espèce séparées par une barrière géographique (Miller *et al.* 2006, Mora *et al.* 2007). Seule la population JO, relative à un des monts sous-marins de la ZEE de la Nouvelle-

³⁶ Ici, l'homoplasie correspond à une similarité de séquences d'ADN, en présumant que cette correspondance ne provient pas de l'héritage d'un ancêtre commun et donc apparue indépendamment au niveau de différents haplotypes. Chez des individus d'une même espèce, on peut encore parler de parallélisme.

Calédonie, semble présenter le profil typique théorique d'une population de taille constante depuis son état initial.

Les deux tests de neutralité sont basés sur le modèle de mutation dit des sites infinis (ISM), sans recombinaison. Des études de simulation suggèrent fortement que le test du D de Tajima (Tajima 1989) présente un plus fort pouvoir de résolution que d'autres tests similaires lorsque les hypothèses alternatives sont des balayages sélectifs³⁷ ou un goulot d'étranglement (Simonsen *et al.* 1995). Le test F_s de Fu (Fu 1997) détecte un excès d'allèles rares récents et est particulièrement sensible dans le cas des populations en expansion et si le gène subit un effet d'entraînement génétique (auto-stop génétique) (Fu 1997).

Une valeur D de Tajima négative correspond à un nombre excessif d'allèles (polymorphisme de basse fréquence), ce qui indiquerait une récente expansion de la population ou un gène subissant un effet d'entraînement génétique (goulot d'entraînement ou balayage génétique) et/ou une sélection purificatrice (Holsinger 2010). Ces simulations suggèrent par ailleurs que la valeur de p conventionnelle de 0,05 correspond à une valeur de 0,02 dans une simulation de coalescence. Les résultats statistiques (valeurs négatives) issus des deux tests sont en accord avec le scénario admettant que les individus de l'ensemble des localités considérées ont été soumis à une sélection ou une expansion.

L'AMOVA hiérarchique réalisée à partir des séquences du gène du CB montre que les variations moléculaires observées chez *B. splendens* sont davantage présentes au sein des populations elles-mêmes qu'entre populations. L'analyse révèle des variations significatives au sein des populations des différents groupes. Ces résultats suggèrent que les populations de *B. splendens*, en particulier des groupes plus distants géographiquement tels que les échantillons provenant de l'Atlantique et de l'Indo-Pacifique, se sont génétiquement structurés de façon significative.

Concernant la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, les résultats de l'AMOVA appuient également l'hypothèse d'un 'stock homogène' ce qui pourrait résulter d'un flux génique élevé entre populations de la zone.

³⁷ Le balayage sélectif est une perte de polymorphisme pour des marqueurs neutres voisins d'un site soumis à une sélection directionnelle (qui favorise un génotype ou un caractère en particulier) et ayant subi un événement de fixation d'un allèle favorable.

▫ **Evidence d'une dispersion marine à large échelle:
modèle migratoire chez *B. splendens***

L'océan mondial pouvant être considéré comme un environnement continu et ouvert, sans barrières physiques réelles (Norris 2000, Thornhill *et al.* 2008), notre première hypothèse consistait à suggérer de possibles migrations sur de longues distances, entre les trois océans.

En effet, la continuité tridimensionnelle des masses d'eau contribuerait à la dispersion des larves portées par les courants océaniques (Won *et al.* 2003). D'après nos résultats, les béryx, poissons eurythermes (Lehodey 1994) semblent être des poissons océanodromes³⁸. En effet, l'espèce est capable de se disperser sur de longues distances à travers les océans. Nos observations ont démontré que dans la plupart des cas, les voies migratoires peuvent être corrélées aux courants océaniques mondiaux, l'espèce les subissant probablement, les suivant peut-être pour assurer sa dispersion (Figure 3.16 p.166). Ainsi, nous voyons par exemple que le flux entre la population indienne et celle d'Australie-ouest suit le courant sud équatorial combiné avec le courant ouest australien amenant des individus à l'intérieur du gyre. De façon similaire, le flux migratoire entre la population néo-calédonienne et celle d'Australie ouest suivrait le contre-courant équatorial au nord de l'Australie. La population de Nouvelle-Calédonie semble rejoindre le sud de la Nouvelle-Zélande *via* le courant est australien venant s'éteindre dans cette zone, sans autre échange de migrants. Le flux existant entre l'Indo-Pacifique et l'Atlantique est visiblement faible, et n'affecte en rien le maintien de la claire structuration génétique observée entre ces deux aires géographiques. Ces longues migrations pourraient commencer dès le début de la vie des jeunes béryx. En effet, *B. splendens*, comme beaucoup d'autres espèces de poissons d'eau profonde, présentent des œufs et des larves épipélagiques, puis des juvéniles pélagiques pendant plusieurs mois (Mundy 1990, Boehlert & Mundy 1993) avant de rejoindre des eaux plus profondes et y entamer leurs vies d'adultes benthopélagiques (Busakhin 1982, Lehodey *et al.* 1994). Les larves épipélagiques peuvent être largement dispersées par les courants de surface jusqu'à ce qu'elles adoptent une existence démersale, probablement lorsque les béryx atteignent environ 10-12 mois (Chikuni 1971, Lehodey 1994). Ainsi, une dispersion passive des larves de l'espèce sur de longues distances peut être concomitante avec la circulation océanique. En outre, si une migration active se produit non plus à l'état larvaire mais plus tardivement, pour les juvéniles ou les poissons adultes, ces déplacements peuvent être facilités en suivant les courants.

³⁸ Effectuant des migrations mais en restant en mer.

Le manque de structuration génétique de la population de *B. splendens* à l'échelle locale ou régionale est sensiblement similaire à ce qui a été reporté chez d'autres espèces marines concernées par la dispersion des larves pélagiques (Planes 1993, Palumbi *et al.* 1997, Williams & Benzie 1998, Rocha-Olivares *et al.* 1999, Aubert & Lightner 2000, Nelson *et al.* 2000, Weber *et al.* 2000).

Cependant, nos données suggèrent une distinction de groupes entre l'Atlantique et l'Indo-Pacifique, avec un flux génique limité voire inexistant entre ces deux parties du monde, en tous cas pour cette espèce. Grâce au modèle de migration présenté ici, nous pouvons néanmoins voir que des flux migratoires existent entre l'Atlantique et l'Indo-Pacifique. Cependant, le taux de migration reste plus faible que ceux existant au sein même de la région Indo-Pacifique. Ceci ne contredit pas l'idée que le groupe atlantique semble évoluer presque complètement indépendamment du sous-ensemble Indo-Pacifique (avec un flux de gènes très réduit et un mélange génétique faible), puisque certains haplotypes apparaissent vraiment comme étant spécifiques à cet océan, conduisant à l'apparition d'une sorte de «race biogéographique». L'observation d'une rupture génétique de 6 pas, mise en évidence entre le secteur atlantique et la zone Indo-Pacifique (Figure 3.10) concorde avec le fait que la rétroflexion du courant sud équatorial en Atlantique, suivi par le croisement vers l'est du courant nord équatorial au milieu de l'océan, pourrait limiter la dispersion des larves depuis l'Indo-Pacifique vers l'Atlantique, entraînant une rupture ou une restriction génétique. Le chemin inverse est également affecté par ce genre de contre-courants. Cette hypothèse devrait être testée de façon plus approfondie grâce à des études complémentaires, qui prendraient en considération d'autres populations géographiques, provenant notamment des côtes est et sud-américaines. Le fait que l'haplotype dominant H_6 soit partagé par l'ensemble des populations (avec un effectif atlantique toutefois plus limité), suggère qu'il s'agit de l'haplotype ancestral, tout du moins en Indo-Pacifique. En effet, bien que nos résultats puissent laisser penser que l'espèce serait apparue en Atlantique (diversité nucléotidique plus importante, distribution 'mismatch' multimodale, réseau 'stable' pour le clade atlantique), identifiant alors la population atlantique comme la plus ancienne, il semble difficile de l'affirmer étant donné le possible biais d'échantillonnage relatif à cette population (multiples origines probables). Il est donc délicat en l'état actuel des données de déterminer avec certitude laquelle des populations a été la pionnière et laquelle a été fondée par l'autre. Par ailleurs, en raison de la grande diversité haplotypique mise en évidence dans toutes les

populations (de 0,7778 à 1,0000) et sachant que le modèle migratoire peut occulter en partie certains événements du passé, aucun effet fondateur n'a été mis en évidence ici.

**▫ Le paradoxe des monts sous-marins :
à la fois habitats fragmentés et stations relais ?**

Comme d'autres espèces de poissons profonds tels que l'empereur *Hoplostethus atlanticus* (White *et al.* 2009), les béryx se rassemblent habituellement près du talus continental ou sur les parties sommitales des monts sous-marins (Busakhin 1982), ces derniers étant des reliefs omniprésents sur la Terre (Hillier & Watts 2007). En raison de leur structure unique en chaînons de haut relief séparés les uns des autres, les monts sous-marins sont fréquemment décrits comme des habitats fragmentés. Ainsi, si des espèces, plus souvent benthiques, sont inféodées à un mont pour des raisons principalement trophiques, l'idée d'un confinement spatial en résulte nécessairement et il devient difficile d'envisager un éloignement voire une migration sur de longues distances géographiques. De prime abord, ces structures deviennent alors des barrières physiques défavorables à la dispersion des espèces.

Pourtant, nos résultats mettent en évidence que les bancs de béryx se dispersent sur de longues distances à travers les océans, induisant un brassage transocéanique plus ou moins important. Du fait que les *B. splendens* ne soient généralement pas présents au-dessus de 200 m et nécessitent la proximité des monts sous-marins (Quéro *et al.* 1990, Maul 1981, 1990), leur colonisation mondiale nécessiterait une dispersion pélagique à travers les océans ouverts. Dans cette perspective, il se pourrait que les monts sous-marins, répartis en chapelets sur les fonds océaniques, puissent contribuer à l'accomplissement de la migration de l'espèce, la distribution de ces tremplins pouvant profondément influencer son modèle de dispersion.

Nos résultats nous amènent à penser qu'il est probable que les bancs de béryx se dispersent de mont en mont, plus ou moins localement. Il a d'ailleurs été montré précédemment que *B. splendens* alterne ses zones de frai, de nurseries pour les juvéniles et ses zones de reproduction (Lehodey 1994, voir figure 1.33 p.78). Afin de poursuivre leur migration et quitter leurs 'zones d'apprentissage' proches des monts sous-marins, les béryx pourraient utiliser ces derniers comme des points d'arrêts vitaux, ce qui contribuerait au maintien de la connectivité entre populations marines éloignées (Shulman & Bermingham 1995, Parsons 1996, Shulman 1998, Williams & Benzie 1998).

Dans la même idée, Barber *et al.* (2002) ont montré que le manque de tremplins peut entraîner l'échec de la dispersion des larves de *Haptosquilla pulchella* (Stomatopoda) à travers les océans. En Indo-Pacifique, où de tels habitats sont nombreux, la structuration génétique des populations semble inexistante (Barber *et al.* 2002). L'importante ressemblance génétique des populations de l'Indo-Pacifique souligne l'importance des monts sous-marins en tant que tremplins dans le maintien d'une connectivité forte des populations marines. Concernant la cassure génétique entre les populations d'Atlantique et de l'Indo-Pacifique, l'utilisation de tels tremplins, intermédiaires aux deux grands secteurs géographiques, pourrait être entravée par des courants océaniques défavorables à la migration dans les deux directions.

Les monts sous-marins pourraient donc représenter des sortes de stations relais pour les animaux lors de leurs déplacements ontogénétiques, ce qui augmenterait la capacité de dispersion de ces espèces et suggérerait une migration à grande échelle. Ainsi, l'idée de la migration très étendue des béryx est envisageable si l'on conçoit que des arrêts puissent être effectués à travers les océans, le long du parcours. Les distributions connues de l'espèce dans ces zones (Figure 1.32 p.76) couplées à la distribution mondiale des monts sous-marins renforcent cette idée.

▫ **Structure populationnelle au sein de la région Indo-Pacifique**

Nos hypothèses étaient d'imaginer qu'il puisse y avoir une structuration populationnelle à moindre(s) échelle(s), au sein de l'Indo-Pacifique et/ou dans la ZEE de la Nouvelle-Calédonie. A ces niveaux spatiaux et malgré des diversités nucléotidique (π) et haplotypique (*Hd*) élevées, les résultats obtenus n'ont pas permis de révéler de subdivisions génétiques particulières entre les échantillons, ceci suggérant un large brassage génétique. Par ailleurs, il a été montré qu'une dispersion limitée est souvent accompagnée d'un modèle d'isolement par la distance (Hellberg 1994, Chenoweth *et al.* 1998, Todd *et al.* 1998, Wilke & Davis 2000, Palumbi 2003). Ce n'est pas notre cas ici puisque les résultats de l'analyse de l'isolement local par la distance géographique n'étaient pas significatifs. Ceci suggère que la dispersion entre les monts sous-marins de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie n'est pas limitée.

Des études génétiques sur des espèces associées à d'autres monts sous-marins ou îles océaniques ont démontré le manque de structure génétique à l'échelle régionale voire même océanique, comme par exemple chez le Serranidae *Polyprion americanus* (Martin *et al.* 1992)

ou le Pentacerotidae *Pseudopentaceros wheeleri* (Sedberry *et al.* 1996), ou même une autre espèce de *Beryx* : *B. decadactylus* en Atlantique nord (Friess & Sedberry 2011b). A l'inverse, d'autres études sur des poissons profonds ont montré d'évidentes structures génétiques pour les populations océaniques, par exemple chez le grenadier de roche *Coryphaenoides rupestris* (White *et al.* 2010), la morue du Pacifique *Gadus macrocephalus* (Liu *et al.* 2010), ou à plus fine échelle le sébaste chèvre *Helicolenus dactylopterus* (Aboim *et al.* 2005).

Dans la présente étude, toutes les variations génétiques apparaissent comme étant présentes au sein des échantillons. Une telle homogénéité populationnelle est en accord avec les résultats d'une précédente étude sur *B. splendens* qui utilisait de courtes séquences (307 pb) de CB et qui concluait sur l'effet de flux géniques présents entre le Pacifique nord et le sud (Akimoto *et al.* 2006). *A contrario*, nos résultats divergent de ceux d'une autre étude, à nouveau basée sur des séquences du gène du CB (Schonhuth *et al.* 2005) qui tend à discriminer des stocks indépendants de béryx dans l'archipel Macaronésien (Canaries, Madère et Açores) et ce, malgré la relative étroitesse de la zone considérée.

Cependant, ce dernier point est à considérer avec précaution. Compte-tenu de l'échantillonnage, il n'est pas possible pour nous de valider ou non de façon catégorique la présence de stocks séparés plutôt qu'une métapopulation atlantique. De plus, ce qui est inhérent à un océan n'est pas obligatoirement transposable à un autre. En d'autres termes, bien qu'aucune structuration génétique ne soit mise en évidence chez les béryx au niveau de l'Indo-Pacifique, et *a fortiori* au sein de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, la caractérisation génétique de la (des) population(s) d'Atlantique devrait faire l'objet d'une étude particulière.

III.6 – **C**ONCLUSION ET PERSPECTIVES

En résumé, les espèces occupant les océans ouverts sont généralement largement distribuées. Cependant ici, deux lignées allopatriques de *B. splendens* sont distinguées de façon évidente à l'échelle mondiale. Le réseau haplotypique et la mise en évidence d'une expansion démographique passée à travers les valeurs de F_s et D des tests de Fu et Tajima suggèrent un scénario particulier chez *B. splendens*, avec au moins deux sous-groupes d'haplotypes et des migrations sur de longues distances.

D'éventuels travaux à venir sur la génétique des populations de *B. splendens* devraient inclure des échantillons supplémentaires provenant d'autres régions géographiques, comme l'Atlantique nord et/ou sud et le Pacifique est, ceci dans le but de déterminer une structure populationnelle encore plus fine. Ce pourrait être un moyen intéressant de peaufiner le plus exhaustivement possible la description génétique de l'espèce à l'échelle mondiale. En Atlantique nord-ouest, les béryx constituent des prises accessoires à celles du Serranidae *Polyprion americanus*, au large de la côte sud-est américaine (Friess & Sedberry 2011a). L'analyse de tels spécimens pourrait étayer nos résultats. Combiné à des populations échantillonnées au sud ouest de l'Amérique du sud, ce jeu supplémentaire de données permettrait d'affiner le modèle de dispersion de l'espèce.

Cette étude a donc permis d'établir à macro échelle la structure populationnelle d'une espèce de poisson profond à haute capacité dispersive. Malgré le fait que les marqueurs d'ADNmt, hérités maternellement, peuvent être particulièrement informatifs sur les changements historiques chez l'espèce (Avisé 2000) par reconstruction des généalogies intraspécifiques et par estimation des déplacements par rapport à l'équilibre (Avisé *et al.* 1984, Rand 1996), il serait intéressant de voir si l'analyse de données nucléaires réfuterait, supporterait ou compléterait ces données mitochondriales, avec l'interprétation possible d'un passé plus récent (Hewitt 2004). En effet, alors que des études basées sur l'ADNmt n'ont pas permis de détecter de structuration populationnelle chez certaines espèces marines comme la morue *Gadus morrhua* (Smith *et al.* 1989, Carr & Marshall 1991) ou le merlu *Merluccius merluccius* (Lundy *et al.* 2000), d'autres études exploitant des marqueurs microsatellites y ont abouti (Ruzzante *et al.* 1996 et 1998, Hutchinson *et al.* 2001, Lundy *et al.* 1999). Cette approche complémentaire est exposée dans la Partie IV suivante.

▪ RÉSUMÉ de la P.IV

Dans cette partie, nous avons approfondi la mise en évidence de l'intensité et de la distribution spatiale de la diversité génétique des populations de *Beryx splendens* à l'aide de marqueurs nucléaires. Ainsi, 193 individus, issus des trois océans et incluant une et deux populations de *B. decadactylus* et *B. mollis*, respectivement, ont été caractérisés à huit loci microsatellites, tous polymorphes. Une forte diversité génétique a été révélée. Au total, 271 allèles ont été détectés dans l'ensemble de nos populations. Leur nombre par locus varie de 1 à 38, avec une moyenne de 9,25 allèles par locus à l'échelle mondiale, et 5,49 à l'échelle néo-calédonienne. Pour chaque population mondiale, la moyenne d'allèles multilocus est variable, allant de 5,29 à 20,75, cette dernière forte valeur étant probablement le reflet d'un mélange de plusieurs populations en une seule. Le taux de l'hétérozygotie multilocus observée varie chez *B. splendens* de 0,548 à 0,838 à l'échelle mondiale ; et de 0,263 à 0,767 pour les populations de Nouvelle-Calédonie ; la valeur moyenne toutes populations confondues étant égale à 0,685. Ces valeurs sont toutes inférieures à celles de l'hétérozygotie attendue. Les coefficients significatifs de consanguinité s'étendent de 10,4 % à 32,3 % pour les populations mondiales, contre 11,1 à 31,4 % en local. Le phénogramme établi à l'aide des distances de Nei a permis d'écarter la population atlantique du reste de l'Indo-Pacifique, résultat appuyé par l'analyse factorielle des correspondances. L'analyse hiérarchique de la variance génétique a révélé que l'intensité de la différenciation entre les populations géographiques telles qu'elles ont été définies *a priori* était toutefois faible par rapport à la différenciation au sein des populations. En résumé, bien que moins contrastés que les résultats précédemment obtenus à travers l'analyse du marqueur mitochondrial, nos nouveaux résultats vont dans le sens de ceux-ci. Cette étude a permis de confirmer un brassage génétique à large échelle océanique, assurant le maintien de la diversité au sein de la population globale de *B. splendens*.

▪ MOTS-CLÉS

Génétique des populations, diversité génétique, structure génétique, microsatellites, *Beryx*

▪ ABRÉVIATIONS

AFC, analyse factorielle des correspondances ; AMOVA, analyse moléculaire de variance ; EHW, équilibre d'Hardy-Weinberg ; pb, paire(s) de bases ; PCR, réaction de polymérisation en chaîne ; ZEE, zone économique exclusive.

IV.1 - INTRODUCTION

Dans la partie précédente, l'ADN mitochondrial a été utilisé et a apporté son éclairage propre sur la structuration et sur les flux migratoires passés (Avisé 2000) relatifs aux populations de *Beryx splendens*. Cependant, l'utilisation de l'ADNmt comporte certaines limites dans le sens où sa transmission étant monoparentale et son hérédité non-mendélienne, nous n'avons pu nous intéresser qu'à la lignée maternelle de l'espèce. En outre, la variation mitochondriale prise en compte précédemment ne reflète peut-être pas forcément la variation génomique totale.

La question s'est donc posée de travailler avec un autre marqueur génétique, nucléaire cette fois. De plus, la théorie non-recombinaison de l'ADN mitochondrial ainsi que le polymorphisme neutre de ses gènes sont actuellement remis en cause. En effet, des phénomènes de recombinaison ont par exemple été avancés pour expliquer les taux de mutation rencontrés chez les Hominidés (Awadalla *et al.* 1999) et plus généralement chez les animaux (Smith & Smith 2002), même si d'autres études tendent à minimiser cette hypothèse de recombinaison (Innan & Nordborg 2002). Il en va de même pour l'évolution neutre du gène mitochondrial. Les travaux de Bazin *et al.* (2006) et d'Eyre-Walker (2006) semblent par exemple montrer que la diversité du gène mitochondrial serait davantage sous l'influence d'une évolution adaptative récente que sous celle de la variation de la taille des populations (ce qui en fait son principal attrait d'un point de vue démogénétique). Si ces découvertes tendent à nuancer les attraits du gène mitochondrial, le débat demeure cependant encore ouvert aujourd'hui (Berry 2006, Wares 2010). L'utilité de chaque région génique de l'ADN mitochondrial a d'ailleurs été discutée par Simon *et al.* (1994). Au vu de ces problèmes de neutralité, l'utilisation conjointe de marqueurs d'origines génomiques différentes semble être un moyen pertinent pour valider certaines interprétations. Ces deux types de marqueurs pourraient permettre de différencier, de façon plus ou moins sensible, les processus qui agissent ou ont agi à différentes échelles spatio-temporelles.

Le précédent chapitre, basé sur une analyse mitochondriale exclusive, n'ayant pas mis en évidence de structuration à l'échelle locale ni même régionale, il a paru judicieux de travailler avec des microsatellites, réputés comme présentant un très fort polymorphisme (jusqu'à 50 allèles par locus, Jarnes & Lagoda 1996). D'ailleurs l'examen de la littérature

montre que, compte-tenu de l'aspect pratique d'un travail sur le génome mitochondrial de taille effective plus petite (Moore 1995), les premières études basées sur les séquences nucléotidiques utilisaient surtout les marqueurs mitochondriaux, évalués alors comme suffisamment puissants pour répondre à la plupart des problématiques posées (Barrowclough & Zink 2009). Pourtant, les inférences parfois jugées confondantes, déduites de l'analyse de l'ADNmt, ont conduit certains auteurs à suggérer que ce matériel génétique « était le pire des marqueurs » en génétique des populations et à la recommandation sans doute excessive qu'il ne devrait en aucun cas être utilisé (Galtier *et al.* 2009).

Ces dernières années, s'est en fait ajoutée à ce type d'analyse celle des gènes nucléaires. Les études récentes en génétique des populations ou en biologie évolutive associent en effet les deux types de marqueurs dans le but de compléter ou de combiner les informations que pourrait apporter individuellement l'un ou l'autre génome (Chaturvedi *et al.* 2011, Chiang *et al.* 2011, Feijoo *et al.* 2011). Par exemple, Eytan & Hellberg (2010) indiquent dans leurs travaux sur des poissons du genre *Acanthemblemaria* que ce n'est qu'en combinant des données à la fois nucléaires et mitochondriales que l'histoire démographique complexe de ces poissons récifaux pourra être révélée. De plus, en raison de leurs modes d'hérédité distincts (biparentale pour le génome nucléaire et uniparentale pour le génome mitochondrial), la comparaison des résultats obtenus sur les deux types de marqueurs peut permettre de révéler des processus non détectés par l'étude d'un seul de ces marqueurs (Asmussen & Basten 1994). Au travers de l'analyse mitochondriale, on ne pourra observer que l'histoire maternelle (Skibinski 1994, Magoulas 1998) qui peut différer de façon importante par rapport à l'histoire globale des populations ou des espèces. L'analyse combinée de données de séquences mitochondriales et nucléaires devraient permettre de détecter des événements démographiques passés à différentes échelles temporelles, primitivement du fait de la différence de taille effective des deux génomes et de leurs tacites taux de substitution subséquentement différents. Autre exemple appuyant ce débat, Quéroutil (2002) indique que ses analyses phylogéographiques réalisées pour la super-espèce³⁹ de Primates *Cercopithecus cephus* mettent en garde contre les limites de l'utilisation de l'ADN mitochondrial pour reconstruire des phylogénies. Ses résultats confirment que l'histoire des gènes n'est pas forcément celle des

³⁹ Le terme super-espèce (ou espèce jumelle) est parfois utilisé pour indiquer que ses membres sont encore très proches et sont issus récemment d'un ancêtre commun. Il s'agit d'au moins deux espèces plus ou moins distinctes, avec des distributions approximativement parapatriques (pas totalement isolées géographiquement mais possèdent une zone de contact étroite).

taxons (*e.g.* Moore 1995) et qu'il est important de prendre en compte plusieurs sources d'information indépendantes. La confrontation des profils obtenus avec des marqueurs d'origines génomiques différentes peut par exemple mettre en évidence des processus d'hybridation et d'introgession. Cela multiplie, en outre, les chances d'observer dans l'aire naturelle des espèces, des signatures génétiques distinctes en fonction des régions ou des populations étudiées.

Du fait de sa transmission biparentale, l'ADN nucléaire est susceptible de subir des événements de recombinaison lors de la méiose, conduisant à la genèse de nouvelles combinaisons génétiques induisant un brassage des gènes plus important et donc au moins le maintien voire même une possible augmentation de la variabilité génétique dans la population. Avec cette possibilité accrue pour une espèce de s'adapter à une modification de l'environnement, les événements de recombinaison sont par conséquent l'un des mécanismes à l'origine de la diversité d'une population et sont donc un processus essentiel de l'évolution des espèces.

Au départ, l'un de nos critères de choix de marqueurs pour réaliser ce travail était que ceux-ci devaient être neutres (voir P.III), c'est-à-dire généralement pas affectés par la sélection naturelle. En effet, les mutations neutres, non éliminées par la sélection naturelle (Kimura 1983) mais soumises aux lois du hasard, permettent à une espèce d'élargir sa diversité génétique, et ainsi de mieux résister ou de mieux s'adapter aux changements parfois imprévisibles de son environnement. Il faut se souvenir qu'un allèle n'est neutre que sous un contexte donné. Au niveau du génome nucléaire, on se servira souvent de séquences microsatellites (Goldstein & Schlötterer 1999), décrites dans la plupart des organismes étudiés (Hancock 1999). Les microsatellites sont présents dans tout le génome des Eucaryotes (Schlötterer & Wiehe 1999, Toth *et al.* 2000), distribuées de façon aléatoire, mais rares dans les régions codantes (Hancock 1999) et donc plus abondants dans les régions non-codantes des génomes où ils sont très dispersés et très nombreux (Kashi *et al.* 1997). Du fait de leur abondance et de leur haut niveau de variabilité⁴⁰, les microsatellites sont des outils puissants pour révéler la structure des populations contemporaines à une échelle fine ainsi que pour retracer l'histoire démographique récente des populations (Hewitt 2004). En effet, ces régions

⁴⁰ Leur taux de mutation est élevé, de l'ordre de 10^{-3} à 10^{-4} mutations/allèle/génération (Goldstein *et al.* 1995) voire même 10^{-2} (Weber & Wong 1993, Crawford & Cuthbertson 1996), bien que ces taux soient variables et dépendants du nombre et du type de répétitions ainsi que de leurs compositions en bases (Chakraborty *et al.* 1997, Estoup & Cornuet 1999).

évoluent plus vite que les régions codantes et sont donc plus utiles lorsque l'on souhaite détecter de la diversité à un niveau intraspécifique plus étroit (Bentzen *et al.* 1996). De plus, leur analyse relativement simple basée sur le système de PCR a fait de ces marqueurs l'un des plus populaires en génétique des populations (Wright & Bentzen 1994).

Les marqueurs microsatellites nucléaires, appelés aussi répétitions simples de séquences (SSR), sont donc des répétitions en tandem de motifs nucléotidiques, longues de 2 à 6-8 paires de base (Kashi *et al.* 1997, Toth *et al.* 2000), apparaissant approximativement tous les 10 kpb chez les Poissons (Wright 1993) et pouvant être répétés plus de 100 fois sur un locus (Okumuş & Çiftci 2003). Ce sont donc des marqueurs considérés comme étant codominants, très polymorphes, neutres et à hérédité Mendélienne (Strassmann *et al.* 1996). Du fait de cet ensemble de caractéristiques, ils ont été et sont encore aujourd'hui très utilisés dans les cartographies génétiques, les études de parenté, d'hybridation entre espèces, de dynamique des populations, de phylogéographie (Moritz & Hillis 1996, O'Connell & Wright 1997, Chakraborty & Kimmel 1999) mais aussi dans l'analyse fine de la diversité intraspécifique dans et entre les populations (Tautz *et al.* 1989) ainsi que pour détecter et résoudre des problèmes écologiques liés à la fragmentation d'habitat et les flux de gènes (Rodriguez *et al.* 2000). Liu & Cordes (2004) ont proposé une revue des différentes technologies utilisant des marqueurs ADN en considérant leurs applications génétiques en aquaculture. Dans leur publication, les auteurs font part d'une liste de marqueurs recommandés qu'ils jugent appropriés en fonction des objectifs de travail posés, spécifiques à chaque étude (Tableau 4.A). Ainsi, pour une étude portant, comme dans notre cas, sur les ressources génétiques et l'analyse de la diversité, l'emploi de microsatellites est suggéré.

Tableau 4.A - Applications des marqueurs ADN en génétique aquacole (Liu & Cordes 2004).

Tâches	Système de marqueurs recommandés	Autres marqueurs utiles
Identification d'espèce	RAPD	AFLP, microsatellites, isozymes
Identification de lignée	AFLP, microsatellites	RAPD
Identification d'hybride	RAPD	AFLP, microsatellites, mitochondrie
Détermination de paternité	Microsatellites	
Analyse de diversités génétiques	AFLP, microsatellites	RAPD
Cartographie génétique	Marqueurs type I, Microsatellites SNP	AFLP, RFLP
Cartographie comparative	Marqueurs type I	ESTs, microsatellites conservés

Afin d'étudier la structuration génétique des populations de *Beryx splendens* dans l'espace et dans le temps, de façon complémentaire à ce qui a été réalisé auparavant (voir P.III), nos besoins étaient donc :

- des marqueurs en nombre suffisant pour être susceptibles de représenter l'ensemble du génome et donc l'histoire de l'organisme, le tout couplé à une sensibilité élevée (hypervariabilité) afin de détecter de faibles variations génétiques (flux de gènes, effets fondateurs, goulots d'étranglement), potentiellement présentes notamment à l'échelle spatiale restreinte qu'est la ZEE de la Nouvelle-Calédonie ;

- une transmission génétique biparentale et une neutralité des marqueurs, ainsi que leur codominance (accès aux homozygotes et hétérozygotes) et unilocus afin d'avoir accès directement aux différentes fréquences alléliques et génotypiques (car ils donnent accès à tous les allèles présents dans l'échantillon étudié, contrairement aux multilocus) ;

- et enfin des résultats facilement interprétables, fiables et reproductibles, ce qui est le cas avec les microsatellites (Jarne & Lagoda 1996, Sunnucks 2000), qui se sont donc imposés vu leur adéquation avec nos besoins déterminés en amont.

L'un des inconvénients de ce type de marqueurs est qu'ils sont souvent spécifiques et nécessitent donc un développement souvent unique pour chaque espèce étudiée. Dans notre cas, la disponibilité sous GenBank de séquences relatives à *B. splendens* a facilité la démarche en assurant notamment un gain de temps (voir détails dans § 4.2 – Matériel & Méthodes), les ajustements de protocole ayant davantage concernés la mise en routine de la méthode.

L'histoire des populations et des espèces laisse des signatures génétiques dans leur structure actuelle. L'analyse de la composition génétique des populations permet ainsi d'en retracer les événements majeurs, notamment les variations démographiques (expansion ou déclin des populations) couplées parfois à des événements de dispersion. En outre, la combinaison de marqueurs mitochondriaux et nucléaires permet de différencier, de façon plus ou moins sensible, les processus qui agissent ou ont agi à différentes échelles spatio-temporelles au niveau de la population. Dans de nombreux travaux, l'utilisation des microsatellites a permis de mettre en évidence des expansions ou des goulots d'étranglement dans diverses populations animales (Estoup *et al.* 2001, Randi *et al.* 2003, Bonhomme *et al.* 2008). La présente étude pourrait par exemple être révélatrice du mélange de lignées évolutives divergentes au sein d'une même population ou encore de phénomènes de dérive génétique marquée (Avisé *et al.* 1990, Fu & Arnold 1992). L'utilisation complémentaire de ce

type de marqueurs ADN est donc une stratégie pertinente pour tenter de valider certaines interprétations relatives à l'histoire de la population considérée.

La définition de cette dernière est souvent très complexe. Généralement, elle correspond à un ensemble d'individus de la même espèce, de même niveau de ploïdie, de même mode de reproduction et occupant le même habitat. Une population très étendue géographiquement peut être subdivisée naturellement ou par l'échantillonnage en sous-populations. C'est alors l'expérimentateur qui définit, *a priori*, le nombre et les limites des « populations géographiques » considérées. L'estimation de la plupart des paramètres génétiques s'appuie d'ailleurs sur la définition préalable de groupes naturels d'individus appartenant à la même population génétique. La délimitation de ces populations n'est pas forcément reflétée dans la proximité géographique des individus puisque des individus proches géographiquement peuvent correspondre à des populations génétiques différentes et une même population génétique être représentée par des individus à répartition géographique très large.

Quoiqu'il en soit, la réserve de variabilité nécessaire à la population pour se maintenir et/ou s'adapter à de nouvelles conditions du milieu est en fait reflétée par le polymorphisme génétique. La préservation de celui-ci est donc nécessaire pour garantir le maintien de l'état de la population naturelle. Considérant cela, les marqueurs génétiques sont très utiles car leurs transmissions suivent une hérédité hiérarchique : des parents aux enfants, des populations âgées aux populations nouvelles, des espèces parentales aux espèces sœurs. Cette transmission peut être influencée dans l'espace et le temps par des événements tels que la reproduction, la migration, la sélection et la taille de la population. Ainsi, en mesurant la variabilité génétique, on peut inférer la biologie des organismes et leur dynamique (Sunnucks 2000). Les données moléculaires permettent de décrire le génotype d'individus et d'estimer les relations de la génétique des populations par des distances génétiques (Loxdale & Lushai 1998). L'évaluation de ces distances génétiques entre les populations nécessite d'abord l'étude de leurs polymorphismes. Ainsi, l'étude de la variabilité intrapopulationnelle précède généralement l'étude de la variation interpopulationnelle.

L'utilisation de marqueurs microsatellites nous permettrait de répondre au moins en partie aux questions suivantes :

- Quel est l'état de santé de la population de *B. splendens* à l'échelle mondiale ?

- L'utilisation de marqueurs nucléaires permet-elle une structuration populationnelle plus fine que celle mise en évidence avec des marqueurs mitochondriaux chez *B. splendens*, notamment au niveau de la ZEE néo-calédonienne ?
- Les espèces *B. splendens* et *B. mollis* étant très proches morphologiquement et génétiquement, une introgression pourrait-elle être envisagée à petite échelle comme au niveau du récif Astrolabe en Nouvelle-Calédonie ?

Cette partie IV est volontairement articulée de façon un peu différente dans le sens où plusieurs résultats sont discutés d'emblée, dans la partie *Résultats et Eléments de discussion* qui sont donc ici associés. La partie *Discussion de synthèse* qui suit reconsidère certains aspects abordés précédemment et compare la pertinence et le recoupement des résultats obtenus avec les marqueurs mitochondriaux et nucléaires.

IV.2 – MATÉRIEL & MÉTHODES

▫ Matériel biologique : origine des échantillons

Comme pour l'analyse présentée en P.III, l'étude est proposée ici à deux échelles spatiales : la ZEE de la Nouvelle-Calédonie et le reste du monde (Figures 4.1 et 4.2 et Tableau 4.B).

La majeure partie de l'échantillonnage est commune à celui présenté en P.III. Toutefois, quelques spécimens supplémentaires ont été ajoutés, notamment en ce qui concerne *B. mollis* et *B. decadactylus*. Ainsi, sur 193 individus étudiés, 163 *B. splendens*, 20 *B. mollis* et 10 *B. decadactylus* ont été analysés (Tableau 4.B), l'ensemble de ces spécimens provenant de 17 populations géographiques : océan Atlantique (2), océan Indien (1), Japon (1), Australie (2), Nouvelle-Zélande (2), Nouvelle-Calédonie (8), Taïwan (1). Les prélèvements correspondent à de petites pièces de tissu musculaire, préservées individuellement dans des microtubes avec alcool à 80% et conservés à -18°C.

Tableau 4.B - Répartition du nombre de populations et (entre parenthèses) effectifs par localité géographique et par espèce du genre *Beryx*.

ANALYSE À L'ÉCHELLE MONDIALE					
	Nb de pop	Label	<i>B. splendens</i>	<i>B. mollis</i>	<i>B. decadactylus</i>
Océan Atlantique					
	2	AT	1 (26)	-	1 (10)
Océan Indien					
Façade ouest	1	IN	1 (9)	-	-
Façade est, ouest de l'Australie	1	AUIN	1 (10)	-	-
Océan Pacifique					
Sud de la Tasmanie	1	AUTS	1 (5)	-	-
Japon	1	JP	1 (12)	-	-
Taïwan	1	TW	-	1 (10)	-
Nouvelle-Zélande, côte est	1	NZEC	1 (9)	-	-
Nouvelle-Zélande, ride de Chatham	1	NZCR	1 (13)	-	-
Nouvelle-Calédonie	2	NC	1 (79) *	1 (10)	-
TOTAL	11		(8) 163	(2) 20	(1) 10

* Dans l'analyse globale, les populations néo-calédoniennes ont été poolées en une seule "NC".

ANALYSE À L'ÉCHELLE NÉO-CALÉDONIENNE					
	Nb de pop	Label	<i>B. splendens</i>	<i>B. mollis</i>	<i>B. decadactylus</i>
Mont J, ride des Loyauté sud	1	MJ	8	-	-
Mont K, ride des Loyauté sud	1	MK	16	-	-
Mont Stylaster, ride de Norfolk	1	ST	10	-	-
Mont Jumeau ouest, ride de Norfolk	1	JO	10	-	-
Mont Jumeau est, ride de Norfolk	1	JE	14	-	-
Récif Astrolabe, ride des Loyauté nord	2	RA	11	10	-
Lifou, ride des Loyauté nord	1	LI	10	-	-
TOTAL	8		79	10	-



Figure 4.1 - Sites mondiaux d'échantillonnage de *B. splendens* (en noir), *B. mollis* (en vert, trait triple) et *B. decadactylus* (en bleu, trait double). Note sur labels utilisés : AT = océan Atlantique, IN = océan Indien, JP = Japon, AU = Australie, avec AUIN = côté océan Indien et AUTS = côté Tasmanie, NZ = Nouvelle-Zélande avec NZEC = côte est de l'île du nord et NZCR = plateau de Chatham, NC = Nouvelle-Calédonie (voir détails sur carte 4.2). Les valeurs numériques indiquent les nombres d'individus analysés.

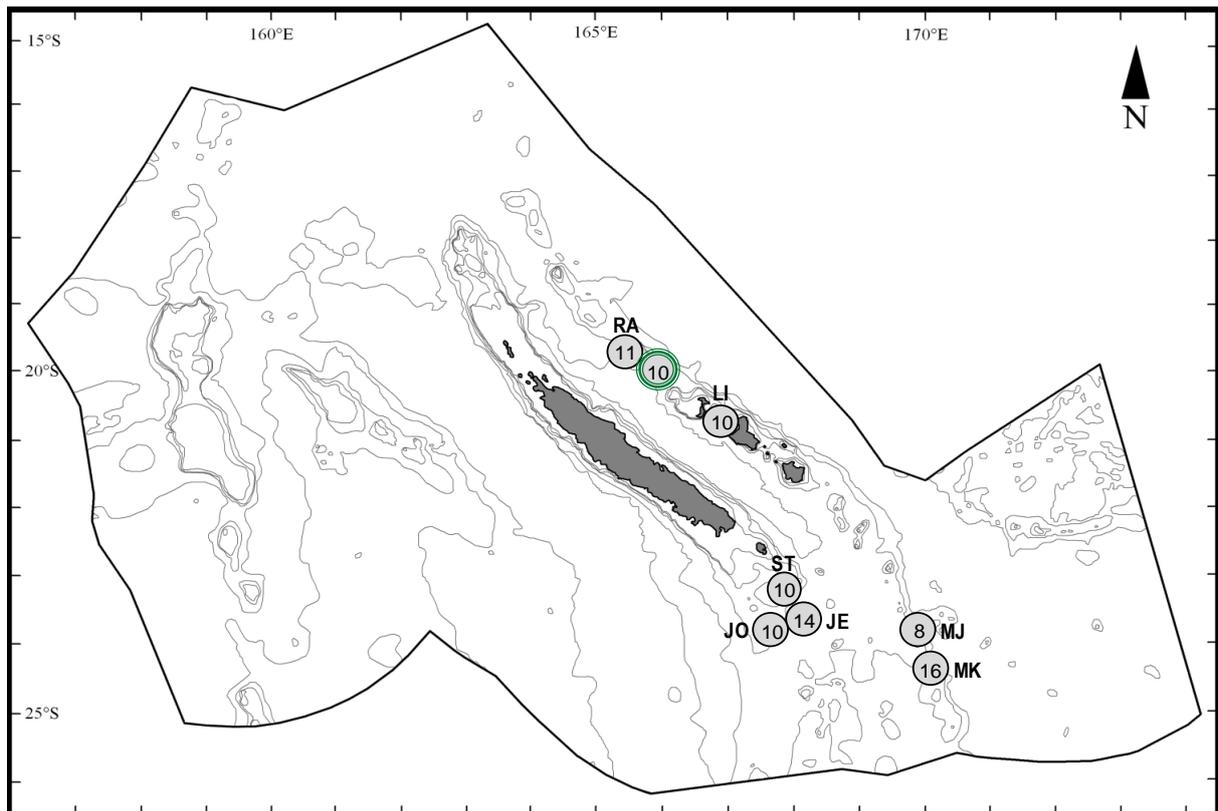


Figure 4.2 - Sites d'échantillonnage de *B. splendens* (en noir) et *B. mollis* (en vert, trait triple) en Nouvelle-Calédonie. *Note sur labels utilisés* : MJ = mont sous-marin J, MK = mont sous-marin K, ST = mont sous-marin Stylaster, JO = mont sous-marin Jumeau Ouest, JE = mont sous-marin Jumeau Est, RA = récif Astrolabe, LI = Lifou. Les valeurs numériques indiquent les nombres d'individus analysés. Le polygone intérieur délimite la ZEE de la Nouvelle-Calédonie.

▫ Amplification des loci microsatellites et détection du polymorphisme (genotypage)

L'ADN génomique total a été extrait à partir de tissu musculaire selon la méthode dérivée d'extraction au CTAB (bromure de cétyltriméthylammonium) de Jones (1953), suivie d'une précipitation à l'éthanol et une élution finale dans 80 μ L d'eau pure. La variabilité de l'ADN nucléaire a été très peu étudiée chez les béryx. Après un travail bibliographique et de recherche de marqueurs nucléaires disponibles pour le genre, 8 marqueurs d'intérêt ont pu être déterminés, permettant des tests d'amplification. Ainsi, les échantillons ont été génotypés pour 8 loci exploitables, dont 7 définis d'après les travaux d'Ohkawa *et al.* (non publiés mais séquences disponibles sur GenBank, numéros d'accèsion AB434538, AB434539, AB434540, AB434541, AB434542, AB434543, AB434544). A partir de ces séquences, nous avons déterminé 8 marqueurs microsatellites (7 qui amplifient 1 locus + 1 en amplifiant 2 (marqués par *)) : BS0443, BS0503, BS504, BS0510, BS0511-1b*, BS0511-1a*, BS0511-2, BS0518. Les réactions d'amplification (par réaction de polymérisation en chaîne ou PCR) ont été réalisées dans les mêmes conditions pour tous les loci, avec un kit PCR QUIAGEN

multiplex, dans un volume total de 10 μ L par réaction. Ce volume comprenait 5 μ L de PCR multiplex master mix, 5 μ L de master mix avec amorce (avec chaque couple d'amorces à une concentration de 0,5 μ M) et 2 μ L d'ADN. Les PCR ont été conduites dans un thermocycleur T_{GRADIENT} (Biometra[®]), avec les conditions de cycles thermiques suivantes : dénaturation initiale à 95°C pendant 15 min, 35 cycles de 30 s de dénaturation à 94°C, 90 s d'hybridation des amorces à 56°C (température d'hybridation identique pour tous les loci), 60 s d'élongation à 72°C et enfin une élongation finale à 72°C pendant 30 min.

Les marqueurs ont été multiplexés en deux lots (Multiplex 1 et 2). Les amorces sens ont été marquées par fluorescence à l'extrémité 5', en utilisant l'un des fluorochromes suivants : 6-FAM (bleu), PET (rouge), VIC (vert) ou NED (jaune/noir) (Applied Biosystems) afin de détecter les allèles sur un séquenceur ABI Prism 3130[®] (Applied Biosystems[®]) (Tableau 4.C pour correspondance locus / fluorochrome) et ainsi permettre la lecture des génotypes.

L'ensemble des génotypes a été analysé grâce au logiciel GeneMapper version 4.0 (Applied Biosystems) en utilisant le Liz 500 comme marqueur interne de taille standard. Le logiciel permet d'effectuer le génotypage des SSR (détermination pour chaque individu du ou des allèles présents pour un locus microsatellite donné et présentation des résultats sous forme de tableau). Le programme Micro-Checker version 2.2.3 (Van Oosterhout *et al.* 2004) a été utilisé pour détecter les erreurs de génotypage au niveau des allèles.

Tableau 4.C – Caractéristiques des loci microsatellites considérés dans la présente étude.

Locus	Amorce (5'-3')	Lg	Motif répété	Tailles min/max	N° d'access. Genbank	Fluo.
BS0443	CCAGCCAGTTGAACAGCTTA AGTGTGTGACGTGTGCCTTG	20	(CA)18	162 - 218	AB434542	VIC
BS0503	GATGAAAGCCAGCTTAGCAGTT CAAACCATCTGCCAGGTTTC	22	(CA)12	139 - 193	AB434543	PET
BS0504	CGAGGAGGAGGGGCTTATC CTCACACAGTTCGCCAAA	19	(GA)24	093 - 126	AB434538	6-FAM
BS0510	ATGTTTGTTTATAGGCCTACATGTCT CCTACTATGCCATACAAGGTGA	27	(CA)41 / (GA)13	147 - 277	AB434544	NED
BS0511-1a	ACGTAAACACAGCAGGGGAGT CAGCCAGTAGTAAGGAGGTCAA	21	(GT)15	105 - 281	AB434539	VIC
BS0511-1b	ACGTAAACACAGCAGGGGAGT CAGCCAGTAGTAAGGAGGTCAA	?	?	334 - 415	AB434539	VIC
BS0511-2	TGCAGGTCCTCTGGATAAG GCTTTTACAGCCACCAGGAG	20	(GT)16	062 - 125	AB434540	6-FAM
BS0518	CCATGTGCTAATCCCACCA AAAGTCATTGTCCCAGTTCCTT	19	(AATG)8	124 - 226	AB434541	PET

Note : Avec la détection du locus BS0511-1a, un second pic (locus appelé BS0511-1b) était visible lors de la lecture dans Gene Mapper et a donc été considéré dans cette étude. Il s'agit visiblement de microsatellites interrompus et peut-être composés. En effet, le motif répété du microsatellite n'est pas déterminé, le séquençage de la bande de gel n'ayant pas été réalisé.

▫ Analyse de l'organisation spatiale de la diversité

Le terme d'organisation spatiale de la diversité sous-entend deux notions complémentaires : celle de différenciation et celle de structuration spatiale. La première ne rend compte que du niveau de l'hétérogénéité entre les différentes unités spatiales – ici, nos différentes populations – alors que la seconde traduit l'organisation de cette hétérogénéité entre les différentes unités. Plus précisément, par l'analyse de la structuration, on se fixe pour objectif de comparer la similarité génétique entre unités et leur distance physique. Dans la présente étude, plusieurs paramètres standards estimant la diversité génétique ont été utilisés comme mesure de la différenciation avant d'estimer la possible structuration entre les populations plus ou moins distantes.

La diversité génétique chez *Beryx* a été analysée à deux niveaux : la variabilité intrapopulationnelle et la variabilité interpopulationnelle. Le but de cette approche est d'estimer, à l'aide d'un ensemble de descripteurs, la variabilité de la population globale de béryx de même que la proximité génétique des populations géographiques. Ainsi, différents paramètres statistiques ont été calculés afin de mieux cerner la diversité génétique qui caractérise les populations de nos trois espèces et plus particulièrement celle de *B. splendens*.

◦ Diversité génétique intrapopulationnelle

Afin de décrire la diversité génétique à l'intérieur de la population de béryx, trois principaux descripteurs ont été estimés pour chaque locus et une valeur moyenne globale a généralement également été calculée pour l'ensemble des loci.

Ainsi, le nombre moyen d'allèles par locus (A_n) a été estimé grâce au logiciel Genepop 3.3 (Raymond & Rousset 1995). Le taux de polymorphisme P, qui représente le pourcentage de loci polymorphes dans l'échantillon étudié, a été estimé dans POPGENE 1.32 (Yeh *et al.* 2000). La probabilité d'observer au moins deux allèles à un même locus dépend des fréquences de ces allèles et de la taille de l'échantillon. Dans cette étude, un locus a été considéré polymorphe à partir du moment où l'allèle le plus fréquent voit sa fréquence

inférieure ou égale à 0,95⁴¹. La diversité génétique au sein des populations a été également estimée par l'hétérozygotie observée (H_O) et sa comparaison avec l'hétérozygotie attendue corrigée (H_E , Nei 1987 ; valeur théorique prévue sous un modèle démographique et mutationnel particulier (voir encadré p.193). Ces valeurs ont été évaluées avec le logiciel Arlequin 3.5.1.2 (version 2009) (Schneider *et al.* 2000, Excoffier *et al.* 2005). De même, le nombre d'allèles rares a été déterminé. Les allèles ont été définis comme « rares » lorsque leur fréquence était inférieure à 0,05.

Ces premiers paramètres ainsi définis peuvent décrire, au moins en partie, la diversité génétique des populations ainsi que celle des individus qui les composent. L'estimation de ces deux paramètres permet de renseigner sur la structure des populations et leur viabilité en observant les différences entre les hétérozygoties observées et attendues sous l'équilibre de Hardy-Weinberg (ou EHW, voir encadré suivant) ainsi que la présence d'allèles rares. Cependant, la constitution génétique des populations peut varier dans le temps. En effet, les populations subissent des forces qui déterminent, maintiennent et/ou modifient leur constitution génétique. La conséquence de ces forces évolutives est de faire varier le taux d'hétérozygotie de la population par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg. Les proportions d'Hardy-Weinberg (structure attendue dans une population panmictique) relatives aux fréquences en hétérozygotes et homozygotes, renseignent donc sur « l'état génétique » de la population. Dans le cas de population où la consanguinité est importante, le nombre de reproducteurs efficaces est faible et la population présente alors une forte proportion d'individus homozygotes. Dans le cas où plusieurs populations sont identifiées, le nombre de migrants représente, par génération, le nombre de reproducteurs efficaces passant d'une sous-population à une autre. Il devient alors intéressant de pouvoir quantifier les écarts entre l'hétérozygotie observée et celle attendue à l'équilibre. De plus, deux populations d'une même espèce, par exemple isolées géographiquement l'une de l'autre, peuvent être soumises à des mécanismes évolutifs différents et voir leur composition génétique se différencier l'une de l'autre, ce qui peut produire un effet à la fois sur les fréquences alléliques et sur la relation entre l'hétérozygotie observée et celle attendue.

⁴¹ D'une façon générale, on admet qu'un locus est polymorphe dans une population si la fréquence de l'allèle le plus commun est $< 0,95$ (ou $0,99$), dans le cas contraire on parle de locus monomorphe.

Les déviations par rapport à l'EHW (Rousset & Raymond 1995) pour chaque site et le déséquilibre de liaison génotypique entre chaque paire de loci ont été évalués sous GENEPOP version 3.1 (Raymond & Rousset 1995, <http://genepop.curtin.edu.au/>).

Les déviations ont été examinées par une approximation de test exact basé sur une itération des chaînes de Markov telle qu'elle est exécutée dans GENEPOP, avec la correction de Bonferroni.

L'équilibre de Hardy-Weinberg (EHW), encore appelé équilibre panmictique, a été mis en évidence au début du XXème siècle par plusieurs chercheurs, en particulier Hardy, mathématicien et Weinberg, médecin. L'EHW est le modèle théorique central de la génétique des populations. La notion d'équilibre dans le modèle de Hardy-Weinberg est soumise aux hypothèses/conditions suivantes :

1. La population est panmictique (les couples se forment au hasard (panmixie), et leurs gamètes se rencontrent au hasard (pangamie)).
2. La population est "infinie" (très grande: pour minimiser les variations d'échantillonnage).
3. Il ne doit y avoir ni sélection, ni mutation, ni migration (pas de perte/gain d'allèle).
4. Les générations successives sont discrètes (pas de croisement entre générations différentes).

Dans ces conditions, la diversité génétique de la population se maintient et doit tendre vers un équilibre stable de la distribution génotypique.

Le niveau de déviation par rapport aux proportions de l'EHW a été quantifié pour chaque locus et chaque population avec l'indice de fixation F_{is} de Wright (1969), d'après les formules de Weir & Cockerham (1984), calculé sous GENETIX version 4.2 (Belkhir *et al.*, 2001), de même que leur significativité, évaluée par la méthode des permutations aléatoires. Cet indice, appelé aussi l'écart à la panmixie (voir grand encadré ci-après), mesure l'écart entre la population d'individus trouvés à l'état hétérozygote H_O et le taux d'hétérozygotes attendu H_E . Les valeurs de diversité génétique permettent donc d'estimer le coefficient de parenté, appelé aussi coefficient de consanguinité. Parce que la reproduction entre individus fortement apparentés entraîne l'accumulation d'allèles délétères et l'apparition de maladies ou de malformations phénotypiques, estimer la parenté entre individus permet d'avoir une idée sur l'état de santé de la population voire même de l'espèce. Cette valeur, ainsi estimée, correspond également à la probabilité que 2 allèles observés à un locus soient identiques « par descendance ».

Par ailleurs, la présence d'allèles nuls (allèles non amplifiés à cause d'une mutation au niveau du site de fixation de l'amorce) a été détectée dans chaque population avec Micro-Checker version 2.2.3 (Van Oosterhout *et al.* 2004).

Nombre moyen d'allèles par locus A_n : Le nombre moyen d'allèles par locus (A_n), appelé également taux d'allélisme ou richesse allélique, est défini pour n allèles au locus i et pour L loci comme suit :

$$A_n = \frac{1}{L} \sum_{i=1}^L n_i$$

Ex : pour 3 loci numérotés 1, 2 et 3 ayant respectivement 2, 3 et 2 allèles, alors : $A_n = (2 + 3 + 2) / 3 = 2,33$

Si les paramètres de diversité génétique intra- et interpopulations (diversité de Nei, distance génétique et paramètres de différenciation génétique) sont estimées sur la base des différences entre les fréquences alléliques, le taux d'allélisme tient compte du nombre d'allèles par locus.

Taux d'hétérozygotie H_E et H_O : Le taux d'hétérozygotie observé H_O est la moyenne des fréquences des hétérozygotes observées à chacun des loci étudiés. Ainsi : $H_O = 1/L \sum H_i$

L étant le nombre total de loci étudiés (monomorphes ou polymorphes) ; H_i l'hétérozygotie au locus i

Le taux d'hétérozygotie fournit une bonne estimation de la variabilité génétique de la population, à condition toutefois que les individus de cette population se reproduisent au hasard. Des modes de reproduction différents (homogamie, consanguinité, autogamie), conduisent à des situations où H_O ne donne plus une bonne estimation de la variabilité génétique.

Les modes de reproduction n'étant pas toujours connus, on calcule également un autre paramètre qui est l'hétérozygotie théorique attendue (H_E). Ce taux peut-être calculé sous l'hypothèse d'EHW, à partir des fréquences alléliques déterminées pour chaque locus. Ainsi, pour un locus A à k allèles A_1, A_2, \dots, A_k de fréquences f_1, f_2, \dots, f_n , l'hétérozygotie attendue H_E est la suivante :

$$H_E = 1 - (f_1^2 + f_2^2 + f_3^2 + \dots + f_n^2) = 1 - \sum_{n=1}^n f_n^2$$

C'est est une estimation de la fréquence des hétérozygotes si les allèles sont associés au hasard pour former les génotypes.

Le taux moyen d'hétérozygotie est l'indice le plus satisfaisant de la diversité génétique. Sa valeur numérique dépend du nombre de loci polymorphes et de la structure génotypique de chacun d'eux. Nei (1978) propose d'utiliser un estimateur non biaisé (H_{nb} ; ou H_E (Nei)) ou la diversité génique lorsque le nombre d'animaux testés est faible. Celle-ci est définie comme étant la probabilité de tirer, au hasard, deux allèles différents à un même locus. L'estimation non biaisée est calculée selon la formule :

$$H_{nb} = H_E \text{ (Nei)} = [2n (1 - \sum f_n^2) / (2n - 1)] \quad \text{avec } n \text{ le nombre d'individus étudiés}$$

Indice de fixation F_{is} : Le paramètre F_{is} de Wright, nommé aussi indice de fixation, était appelé auparavant coefficient de consanguinité (Wright 1969). Il représente l'écart à la structure de Hardy-Weinberg. Il varie de -1 à +1 et permet de connaître le déficit local moyen en hétérozygotes par population, par locus et pour l'ensemble des loci, par rapport à la structure de Hardy-Weinberg. Il est calculé selon la formule :

$$F_{is} = (H_E - H_O) / H_E = 1 - (H_O / H_E)$$

avec H_O , l'hétérozygotie observée et H_E l'hétérozygotie attendue, calculée à partir des fréquences alléliques dans l'hypothèse d'Hardy-Weinberg. Il reflète la différenciation des individus à l'intérieur des populations.

Si $F_{is} = 1$: fixation complète (aucune diversité)

F_{is} positif, entre 0 et 1 : déficit en hétérozygotes par rapport à l'équilibre panmixtique

$F_{is} = 0$: population en équilibre d'Hardy-Weinberg

$F_{is} < 0$: si valeur négative, alors hétérozygotie excédentaire

Un certain nombre de facteurs contribuent à cet écart comme par exemple la consanguinité, la dérive, la sélection, la différenciation génétique.

Afin de décrire la diversité génétique entre populations cette fois, cinq niveaux d'analyses ont été abordés : estimations des F statistiques, de la distance génétique, analyses de variance, analyse factorielle des correspondances et estimations du nombre de migrants.

Dans un premier temps, l'évaluation de la divergence entre populations a été réalisée par le logiciel Arlequin 3.5.1.2 (v. 2009 ; Schneider *et al.* 2000, Excoffier *et al.* 2005), par les estimations des F statistiques de Wright (F_{ST} ; voir encadré) entre les populations deux à deux, selon la formule du θ de Weir & Cockerham (1984), classiquement utilisée pour décrire le niveau de différenciation génétique entre populations. La significativité des valeurs observées a été testée par un test exact de Fisher (1000 répétitions ; $p < 0,05$).

F statistiques de Wright (1950) : F_{ST} (variance standardisée). Le F_{ST} de Wright décrit le degré de différenciation des populations dans le processus de fixation des fréquences alléliques sous l'effet de la dérive génétique. Dans une population subdivisée, il existe trois niveaux de complexité : les individus (I), les sous-populations (S) et la population totale (T). Dans ce travail, les populations relatives aux localités géographiques représentent globalement les sous-populations et l'ensemble des échantillons représente la population globale. Pour mesurer l'organisation de la diversité génétique dans une population, Wright (1978) a défini l'hétérozygotie de chacun de ces trois niveaux respectivement par les paramètres suivants : H_I , H_S et H_T . Le premier paramètre H_I correspond à l'hétérozygotie moyenne des individus sur l'ensemble des sous-populations ; le second H_S à l'hétérozygotie attendue par individu pour chaque sous-population en la supposant à l'EHW ; le dernier H_T à l'hétérozygotie attendue par individu, en supposant la population globale à l'EHW. De là, trois indices sont générés à partir de ces hétérozygoties : F_{IS} , F_{ST} et F_{IT} . Ces derniers mesurent l'écart de l'hétérozygotie par rapport à l'EHW à différents niveaux (respectivement entre individus à l'intérieur de leurs populations, entre sous-populations et la population totale, et enfin l'individu et la population globale théorique). Ici, celui qui nous intéresse est le F_{ST} entre sous-populations et population totale. L'effet de la subdivision est alors exprimé par : $F_{ST} = (H_T - H_S^*) / H_T$

Cet indice renseigne sur la différenciation et l'effet de subdivision des populations, autrement dit il permet de quantifier le degré de diversification génétique entre les populations (ici nos populations géographiques). Il prend la valeur zéro lorsque toutes les sous-populations ont les mêmes fréquences alléliques et sont à l'EHW. Dans le cas contraire, l'effet Wahlund implique que H_T soit plus grand que H_S^* et donc F_{ST} sera positif ($0 \leq F_{ST} \leq 1$ (Nei, 1973)).

D'après Wright (1978) :

$0 < F_{ST} < 0,05$: différenciation faible $0,05 < F_{ST} < 0,15$: différenciation modérée
 $0,15 < F_{ST} < 0,25$: différenciation importante $0,25 < F_{ST}$: différenciation très importante

Ainsi, plus le F_{ST} se rapproche de la valeur « 1 », plus les populations concernées sont génétiquement structurées entre elles.

Ici le F_{ST} est calculé selon le θ de Weir & Cockerham (1984). Ces derniers analysent les composantes intra- et interpopulationnelles de la variance des fréquences alléliques, telles que, si nous décomposons la variance totale V en :

- A, composante de la variance des fréquences alléliques due à la différenciation en sous-populations,
- B, composante de la variance des fréquences alléliques due à l'existence de différences entre les individus à l'intérieur de chaque sous-population,
- C, composante due aux corrélations existant entre gamètes au niveau des individus,

Alors : F_{ST} selon Weir & Cockerham = $\theta = \Sigma A / \Sigma (A+B+C)$

Etant donné nos échantillons relativement hétérogènes, nous avons préféré cet estimateur au G_{ST} de Nei (1973, 1977 ; estimateur analogue au F_{ST} de Wright ; indice de mesure de la différenciation génétique qui s'écrit en fonction des fréquences alléliques à plusieurs loci multialléliques), ce dernier étant très influencé par la variation du nombre de populations échantillonnées et d'individus dans chaque échantillon (Cockerham & Weir 1987, 1993).

Puis, la distance génétique entre paires de populations a été estimée. Les distances génétiques, qui quantifient le degré de divergence génétique entre unités taxonomiques (ici, nos populations géographiques), ont été calculées selon l'approche classique basée sur les fréquences alléliques relatives à chaque population. Ce calcul a été effectué d'après la distance de Nei (1978), qui calcule la distance en introduisant une correction pour le biais d'échantillonnage d'individus. Cette distance génétique est très utilisée et permet de transformer les fréquences génétiques en distances entre populations. Cette distance suppose que les différences génétiques surviennent en raison de mutations et de la dérive génétique (Nei 1973) ; elle mesure donc le nombre moyen de différences de nucléotides entre populations après leur divergence. De façon complémentaire, la matrice obtenue d'après les distances de Nei entre populations deux à deux a été utilisée pour effectuer une analyse de différenciation des populations implémentant l'algorithme UPGMA. Pour une lecture plus simple du tableau de données, un dendrogramme proposant une classification hiérarchique, construit sur la base des distances génétiques, a été tracé avec PHYLIP 3.69 (Felsenstein 1989) et TREEVIEW (Page 1996).

La structure génétique et le niveau de différenciation de ces populations à l'échelle mondiale a été appréhendée par une analyse de variance hiérarchique basée sur des données moléculaires (AMOVA, Excoffier *et al.* 1992) en utilisant le logiciel Arlequin. Il s'agit d'une analyse permettant de tester des hypothèses de structuration à l'aide de tests de permutation. Cette analyse estime la proportion de variation génétique totale attribuable à différents niveaux hiérarchiques (populations et groupes de populations) et requiert donc de spécifier des groupes d'individus. Différents niveaux de structuration ont donc été définis, basés ici sur des critères de groupements proposés par le dendrogramme obtenu précédemment. L'AMOVA décompose la variance totale en quatre composantes, attribuées aux différences entre les groupes définis (F_{CT}), entre les populations à l'intérieur des groupes définis (F_{SC}), entre les individus au sein des populations (F_{IS}) et entre les individus sur l'ensemble des

populations (F_{IT}). L'hypothèse nulle du test spécifie que les individus appartiennent à une même population génétique (donc non structurée) et la significativité des hypothèses alternatives a été testée pour toutes les valeurs par 1000 permutations (logiciel ARLEQUIN) (valeur de $p < 0,05$). Une analyse similaire a été faite à l'échelle de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, considérant les populations locales.

Le logiciel Genetix 4.02 (Belkhir *et al.* 2001) a permis d'effectuer une analyse factorielle des correspondances (AFC), permettant de représenter sur un même plan un nombre important de variables (ici nos différents allèles). Sur les plans de projections, ont été placés le centre de gravité issu des individus de chacune des populations ou bien les individus eux-mêmes. Cette analyse, qui consiste à projeter les distances génétiques entre individus sur un jeu d'axes qui maximisent les différences entre populations, permet d'évaluer le niveau de différenciation entre populations. Comme toutes les méthodes d'ordination, sa finalité est de trouver la meilleure représentation possible dans un espace de dimensions réduites. Elle va estimer les axes qui maximisent l'inertie projetée pour obtenir une représentation simultanée des lignes et des colonnes dans l'espace de dimensions réduites cherché.

La différenciation génétique entre populations est favorisée par la dérive et limitée par les flux géniques entre les populations, autrement dit par la migration conduisant à un échange de reproducteurs. Dans le « modèle en îles » de Wright (1931), les populations ont un effectif limité, elles évoluent sans sélection et les migrants sont supposés provenir au hasard des autres populations avec un taux de migration égal à m . La migration s'oppose alors à l'effet de la dérive résultant de l'effectif limité. Dans ce cas, il a été montré que le F_{ST} ne tend plus vers « 1 » (ce qui équivaldrait à une fixation totale des gènes) mais vers une limite égale approximativement à : $F_{ST} = 1 / (4N_m + 1)$. De là, le nombre approximatif de migrants effectifs par génération (N_m), et donc l'estimation du flux génique, sont reliés à la différenciation génétique F_{ST} par la relation : $N_m = (1 - F_{ST}) / 4F_{ST}$

Cette limite, lorsque les migrations s'opposent à la dérive, peut s'appliquer pour le cas des mutations. Cependant les mutations s'opposent moins efficacement que les migrations ce qui fait que plus les effectifs sont conséquents et plus les mutations empêchent les F_{ST} de tendre vers « 1 ». Par contre, un taux de migration très supérieur à $1/4N$ fait que les populations se comportent génétiquement comme une seule population panmictique infinie ($F_{ST} = 0$) (Ollivier 2002). Ici, le flux de gènes a été quantifié entre paires de populations, dans le logiciel GENETIX, par calculs à partir du θ proposé par Weir & Cockerham (1984).

IV.3 – RÉSULTATS & ÉLÉMENTS DE DISCUSSION

▫ Caractéristiques des microsatellites et diversités génétiques intrapopulationnelles

La variabilité des 8 marqueurs microsatellites a été évaluée chez 193 individus. Les comparaisons des diversités génétiques sont disponibles pour quasiment l'ensemble des 8 loci, une petite partie d'entre eux n'ayant pas été révélés pour certaines populations. Ainsi, sur les 8 loci considérés, un locus (BS0443) n'a pas été amplifié pour les deux populations néo-zélandaises, ainsi que le locus BS0511-1b, celui-ci n'étant pas amplifié non plus chez les populations de *Beryx splendens* du Japon et de *B. decadactylus* d'Atlantique. Cette dernière population n'ayant pas amplifié le locus BS0510 également (voir synthèse dans le Tableau 4.D). L'absence d'amplification chez certaines populations de la même espèce pourrait être le reflet d'une dégradation de l'ADN (par exemple pour les populations de Nouvelle-Zélande, échantillonnées en 2000-2001). Ces données ont donc été considérées comme manquantes dans la suite des analyses. Aucun déséquilibre de liaison significatif n'a été détecté entre les différents loci sur l'ensemble des échantillons ($p > 0,05$) témoignant de l'indépendance de l'information apportée par chacun.

◦ Taux de loci polymorphes

Tous les loci sont révélés polymorphes à 100 % au seuil de 95 % dans toutes les populations considérées (plus précisément, si deux formes alléliques – dont une « rare » – existent pour un locus donné, il n'a pas été considéré de polymorphisme pour le locus). Ce résultat indique l'efficacité des loci microsatellites utilisés pour l'analyse de la diversité génétique des populations étudiées.

◦ Hétérozygoties

Les taux d'hétérozygotie observée et attendue ont été calculés pour chaque locus et population sous l'hypothèse d'EHW. Les marqueurs présentent différents niveaux de diversité (Tableau 4.D). En effet, dans l'analyse globale (échelle mondiale) et considérant les 8 loci, l'hétérozygotie de Nei attendue (H_E) varie entre 0,284 (pour *B. mollis* du récif Astrolabe en Nouvelle-Calédonie au locus BS0504) et 1,000 (plusieurs populations et pour plusieurs loci,

Tableau 4.D) entre les échantillons, toutes espèces confondues. A l'échelle néo-calédonienne, cette H_E varie entre 0,284 (pour l'espèce *B. mollis* du récif Astrolabe en Nouvelle-Calédonie) et 1,000 (JO, locus BS0510 ; LI, locus BS0504 ; LI et ST, locus BS0518) entre les échantillons. Ne considérant que *B. splendens* en Nouvelle-Calédonie, les valeurs H_E extrêmes vont de 0,200 (MJ ; locus BS0511-2) à 1,000 (voir ci-dessus). Aucun hétérozygote n'a été détecté pour la population japonaise au locus BS0443 ($H_O = 0,000$) (Tableau 4.D).

A l'échelle mondiale, l'hétérozygotie moyenne par population la plus importante a été observée pour la population sud-australienne (Tasmanie) (0,838) et la moins importante pour la population de *B. decadactylus* d'Atlantique (0,473), ou pour celle de la ride de Chatham en Nouvelle-Zélande (0,548) si l'on ne considère que l'espèce *B. splendens* (Tableau 4.E). A l'échelle mondiale, par population, le déficit en hétérozygotes est significatif partout sauf pour la population sud-australienne. Pour la population totale sur la base de multilocus, l'hétérozygotie attendue non biaisée (0,779) est supérieure à celle observée (0,640) dans tout le complexe *Beryx* considéré. Il en est de même si l'on ne considère que *B. splendens* (0,803 et 0,685 respectivement), ceci traduisant un écart positif suggérant un déficit en hétérozygotie dans la population globale.

Au niveau néo-calédonien, l' H_O la plus faible est retrouvée pour le mont J (0,263) et la plus forte pour le mont Stylaster (0,767), sachant que localement, l'hétérozygotie moyenne H_O chez *B. splendens* est de 0,563. Pour la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, ce déficit est également significatif partout sauf pour la population de Lifou et celle du mont J. Globalement pour les échantillons néo-calédoniens, sur la base de multilocus, l'hétérozygotie attendue non biaisée (0,734) est supérieure à celle observée (0,566), traduisant là aussi un écart positif suggérant un déficit en hétérozygotie dans la population locale.

D'après ces deux tableaux, *B. mollis*, montre une H_O un peu plus élevée au niveau de la population du récif Astrolabe de Nouvelle-Calédonie (RAm) que celle présente à Taïwan (TWm). Une autre comparaison est possible, entre espèces cette fois, présentes au même site géographique. En effet, au récif Astrolabe, les espèces *B. splendens* (RA) et *B. mollis* (RAm) cohabitent et la première espèce présente une H_O plus élevée que son espèce sœur.

Tableau 4.D – Valeurs des hétérozygoties attendues (H_E ; Nei 1978) et observées (H_O) et des indices de fixation F_{is} pour 8 microsatellites polymorphes testés chez les espèces du genre *Beryx*. Comparaison entre populations mondiales géographiquement distantes (en haut) et populations néo-calédoniennes (en bas). F_{is} en gras si significatif à p-valeur <0,001. Labels des sites et des espèces : cf. Figures 4.1 et 4.2 p. 187-188.

Loci																								
BS0443			BS0503			BS0510			BS0511-2			BS0504			BS0511-1a			BS0511-1b			BS0518			
Pop	H_E	H_O	F_{is}	H_E	H_O	F_{is}	H_E	H_O	F_{is}	H_E	H_O	F_{is}	H_E	H_O	F_{is}	H_E	H_O	F_{is}	H_E	H_O	F_{is}	H_E	H_O	F_{is}
<i>Atlantique</i>																								
AT	0,942	0,800	0,158	0,759	0,923	-0,221	0,967	0,762	0,217	0,937	0,385	0,595	0,829	0,920	-0,113	0,944	0,625	0,343	0,956	0,800	0,180	0,965	0,870	0,101
AT-DEC	0,689	0,600	0,143	0,911	0,200	0,800	-	-	-	0,437	0,100	0,781	0,942	0,750	0,215	0,813	0,286	0,667	-	-	-	0,853	0,900	-0,059
<i>Pacifique</i>																								
JP	0,667	0,000	1,000	0,833	1,000	-0,225	1,000	1,000	-1,000	0,933	0,500	0,482	0,692	0,625	0,103	0,929	0,500	0,500	-	-	-	0,964	1,000	-0,044
AUTS	0,964	1,000	-0,044	0,889	1,000	-0,143	1,000	1,000	0,000	0,933	0,800	0,158	0,889	1,000	-0,143	0,786	0,500	0,400	0,933	0,600	0,385	0,956	0,800	0,180
NC	0,744	0,426	0,431	0,729	0,700	0,040	0,942	0,644	0,318	0,935	0,359	0,617	0,801	0,853	-0,065	0,867	0,463	0,468	0,929	0,750	0,198	0,962	0,903	0,061
RAm	0,600	0,800	-0,359	0,954	0,667	0,314	0,942	0,800	0,158	0,875	0,125	0,865	0,284	0,200	0,308	0,911	0,800	0,127	0,895	0,700	0,227	0,947	0,600	0,379
NZEC	-	-	-	0,711	0,600	0,172	0,786	0,750	0,053	0,848	0,000	1,000	0,843	0,889	-0,058	0,818	0,333	0,615	-	-	-	0,978	1,000	-0,026
NZCR	-	-	-	0,600	0,462	0,238	0,913	0,500	0,463	0,870	0,091	0,900	0,757	0,769	-0,017	0,804	0,667	0,178	-	-	-	0,889	0,800	0,106
TWm	0,574	0,800	-0,426	0,941	0,556	0,425	0,817	0,625	0,247	0,800	0,000	1,000	0,395	0,500	-0,286	0,826	0,700	0,160	0,846	0,429	0,514	0,925	0,375	0,611
<i>Océan Indien</i>																								
IN	0,889	0,400	0,579	0,719	1,000	-0,426	0,922	0,778	0,164	0,961	0,667	0,319	0,771	0,889	-0,164	0,900	0,750	0,177	0,857	0,500	0,455	0,961	1,000	-0,044
AUIN	0,889	0,889	0,000	0,705	0,600	0,156	0,947	0,900	0,053	0,932	0,500	0,477	0,811	1,000	-0,250	0,843	0,111	0,875	0,939	0,667	0,310	0,942	0,900	0,047
			0,066			0,571			0,238			0,632			-0,060			0,400			0,279			0,106
BS0443			BS0503			BS0510			BS0511-2			BS0504			BS0511-1a			BS0511-1b			BS0518			
Pop	H_E	H_O	F_{is}	H_E	H_O	F_{is}	H_E	H_O	F_{is}	H_E	H_O	F_{is}	H_E	H_O	F_{is}	H_E	H_O	F_{is}	H_E	H_O	F_{is}	H_E	H_O	F_{is}
<i>Ride de Norfolk</i>																								
JE	-	-	-	0,721	0,583	0,198	0,867	0,333	0,667	0,913	0,214	0,772	0,807	0,857	-0,065	0,824	0,429	0,500	-	-	-	0,964	0,917	0,051
JO	-	-	-	0,375	0,650	0,440	1,000	0,933	-0,091	0,222	0,797	0,733	0,800	0,784	-0,021	0,556	0,915	0,407	-	-	-	0,778	0,974	0,211
ST	0,750	0,908	0,185	0,750	0,642	-0,183	0,889	0,974	0,092	0,500	0,942	0,486	0,900	0,879	-0,025	0,750	0,817	0,087	0,600	0,889	0,351	1,000	0,953	-0,053
<i>Ride Loyauté Nord</i>																								
LI	0,800	0,889	0,111	0,875	0,800	-0,101	0,700	0,911	0,241	0,667	0,970	0,333	1,000	0,837	-0,208	0,444	0,869	0,504	-	-	-	1,000	0,979	-0,023
RA	0,909	0,944	0,039	0,818	0,805	-0,017	0,545	0,944	0,434	0,455	0,948	0,533	0,818	0,853	0,043	0,444	0,856	0,496	0,900	0,942	0,047	0,909	0,957	0,052
Ram	0,600	0,800	-0,359	0,954	0,667	0,314	0,942	0,800	0,158	0,875	0,125	0,865	0,284	0,200	0,308	0,911	0,800	0,127	0,895	0,700	0,227	0,947	0,600	0,379
<i>Ride Loyauté Sud</i>																								
MJ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,200	0,778	0,765	0,875	0,700	-0,273	0,500	0,500	0,000	-	-	-	-	-	-
MK	-	-	-	0,833	0,768	-0,089	0,500	0,883	0,451	0,364	0,896	0,606	0,750	0,779	0,039	0,200	0,784	0,755	-	-	-	0,800	0,968	0,182

Tableau 4.E – Valeurs des hétérozygoties attendues (H_E) et observées (H_O) et des indices de fixation F_{is} moyennés pour les 8 loci microsatellites polymorphes testés chez les espèces du genre *Beryx*. Comparaison entre populations mondiales géographiquement distantes (à gauche) et populations néo-calédoniennes (à droite). F_{is} en gras si significatif à $p < 0,001$. *Note* : *Ttes pop* : pour la valeur moyenne de toutes les populations mentionnées, toutes espèces confondues ; *Pop. B.s* : pour les populations de *B. splendens* uniquement. Labels des sites et des espèces : cf. Figures 4.1 et 4.2 p. 187-188.

	H_E non biaisé	H_O	F_{is}		H_E non biaisé	H_O	F_{is}
AT	0,912	0,760	0,172	JE	0,728	0,476	0,312
AUIN	0,876	0,696	0,205	JO	0,722	0,533	0,313
AUTS	0,919	0,838	0,097	LI	0,782	0,686	0,119
NZEC	0,623	0,595	0,301	MJ	0,330	0,263	0,163
DEC	0,581	0,473	0,375	MK	0,726	0,492	0,314
IN	0,872	0,748	0,104	RA	0,906	0,725	0,204
JP	0,752	0,661	0,251	RAm	0,801	0,587	0,262
NC	0,864	0,637	0,254	ST	0,875	0,767	0,111
NZCR	0,604	0,548	0,323	<i>Ttes pop</i>	0,734	0,566	0,225
Ram	0,801	0,586	0,262	<i>Pop. B.s</i>	0,724	0,563	0,219
TWm	0,765	0,498	0,332				
<i>Ttes pop</i>	0,779	0,640	0,243				
<i>Pop. B.s</i>	0,803	0,685	0,213				

◦ *Nombre d'allèles*

Au total, 271 allèles ont été dénombrés à l'échelle mondiale, dont 207 allèles rares. Du fait de ces valeurs très élevées, il a été difficile de représenter de façon synoptique les fréquences alléliques. Celles-ci sont néanmoins détaillées en Annexe 10.

Les nombres d'allèles ont été calculés par locus et par population, ainsi que la valeur moyenne (A_n) par population, tous loci confondus (Tableau 4.F). D'une façon générale, on constate qu'à l'échelle mondiale, le nombre d'allèles va de 2 (pour plusieurs populations à plusieurs loci) à 30 (pour le locus BS0511-2, population néo-calédonienne). On observe que le nombre moyen d'allèles est plus important pour la population NC (regroupant 79 individus / 7 populations) avec $A_n = 20,75$ et pour la population atlantique avec $A_n = 15,63$. Rappelons que les échantillons d'Atlantique ont été collectés sous criée à Concarneau. Ces observations sont en accord avec les travaux de Nei (1987) stipulant qu'un nombre élevé d'allèles est détecté lorsque le nombre d'individus analysés est élevé. De ce fait, il est important pour la suite de cette étude de prendre en compte que ces derniers échantillons ont été regroupés pour ne constituer qu'une seule population AT, bien que ceux-ci pourraient provenir de différentes stations géographiques plus ou moins lointaines, mais toujours en Atlantique nord-est. Ces possibles origines multiples pourraient expliquer au moins en partie l'importante valeur A_n , tout comme celle de l'ensemble de la Nouvelle-Calédonie. La plus faible valeur moyenne A_n est observée pour la population du Japon avec seulement 5,29 allèles.

Tableau 4.F – Nombres d’allèles par locus et par population et valeurs moyennes (A_n) pour les 8 microsatellites polymorphes chez les espèces de *Beryx* des 3 océans mondiaux (en haut) et au sein de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie (en bas). Les valeurs typées en gras indiquent la présence d’allèles nuls pour le locus et la population considérée (si valeur en gras accompagnée d’un astérisque, alors fréquence des allèles nuls très faible). Note : l’ A_n moyen par locus est estimé en ne considérant que l’espèce *B. splendens* (sans les populations DEC, RAm et TWm). Labels des sites et des espèces : cf. Figures 4.1 et 4.2 p.187-188.

ANALYSE À L’ÉCHELLE MONDIALE

Loci									
Population	BS0443	BS0503	BS0510	BS0511-2	BS0504	BS0511-1a	BS0511-1b	BS0518	A_n par pop
<i>Atlantique</i>									
AT	12	9	22	16	10	20	8	28	15,63
DEC	3	6	-	4	10	6	-	9	6,33
<i>Pacifique</i>									
JP	2	5	2	11	4*	6	-	7	5,29
AUTS	7	6	10	7	6	5	7	8	7,00
NC	19	10	23	30	10	21	15	38	20,75
RAm	4	12	12	7	4*	10	9	12	8,75
NZEC	-	4	5	5	7	5	-	9	5,83
NZCR	-	5	11	8	5	7	-	10	7,67
TWm	4	11	9*	5	2	8	7	9	6,88
<i>Océan Indien</i>									
IN	6	6	12	13	5	10	5	13	8,75
AUN	8	6	13	11	6	7	8	12	8,88
A_n par locus	6,75	6,38	12,25	12,63	6,63	10,13	5,38	15,63	

ANALYSE À L’ÉCHELLE NÉO-CALÉDONIENNE

Loci									
Population	BS0443	BS0503	BS0510	BS0511-2	BS0504	BS0511-1a	BS0511-1b	BS0518	A_n par pop
<i>Ride de Norfolk</i>									
JE	1	4	4	11	9	6	-	16	7,29
JO	1	4	5	6	6	9	-	14	6,43
ST	8	4	14	10	9	9	6	14	9,25
<i>Ride Loyauté Nord</i>									
LI	6	6	13	10	7	8	1	16	8,38
RA	13	7	12	12	9	8	13	16	11,25
<i>Ride Loyauté Sud</i>									
MJ	1	1	1	4	3	2	-	-	2,00
MK	1	5	7	9*	7	5	-	15	7,00
A_n par locus	4,43	4,43	8,00	8,86	7,14	6,71	2,86	13,00	

A l’échelle de la Nouvelle-Calédonie, les valeurs moyennes A_n par populations s’étendent de 2,00 (mont J) à 11,25 (pour le récif Astrolabe). Alors que le A_n NC poolée = 20,75, on peut constater à travers l’analyse détaillée mont par mont que les populations considérées une à une présentent des valeurs relativement « moyennes », se rapprochant de ce qui a été estimé pour les autres populations mondiales.

Pour les 8 loci utilisés pour l’étude des populations mondiales et de Nouvelle-Calédonie, il n’apparaît pas particulièrement de diversité plus forte en une zone géographique - excepté peut-être pour la population RA de Nouvelle-Calédonie - l’importance des valeurs A_n et les valeurs d’hétérozygotie étant disparates d’une zone à l’autre et d’un marqueur à un autre.

Dans l'analyse détaillée, on peut observer pour certains loci et pour certaines populations, des valeurs négatives significatives. Ainsi, par exemple, les F_{is} associés au locus BS0504 en particulier révèle pour ce locus un excès d'hétérozygotes. Cependant, considérés de façon plus globale, autrement dit en multilocus (Tableau 4.E), on constate que l'ensemble des populations présentent des F_{is} positifs plus ou moins élevés, compris entre 0,104 (océan Indien) et 0,323 (ride de Chatham en Nouvelle-Zélande) pour les populations de *B. splendens* à l'échelle mondiale. Notons que pour *B. decadactylus* et *B. mollis* ces valeurs sont respectivement de 0,375 et 0,332. Les indices moyens obtenus, tous positifs et pour la plupart significatifs, traduisent donc un déficit en hétérozygotes pour toutes les populations, dont le locus BS0511-1a est en partie responsable, car ledit locus présente des F_{is} souvent supérieurs à 0,400 dans plusieurs des populations analysées.

Les populations mondiales considérées présentent des coefficients de consanguinité allant pour *B. splendens* de 10,4 % (IN) à 32,3 % (NZCR) ; et de 11,1 % (ST) à 31,4 % (MK) pour les populations néo-calédoniennes. En plus du hasard, trois principaux facteurs génétiques pourraient expliquer le déséquilibre observé : une possible consanguinité⁴², l'existence d'allèles nuls et enfin une structuration génétique au sein de l'échantillon ou « effet Wahlund »⁴³ (Zarraonaindia *et al.* 2009). En ce qui concerne la consanguinité, celle-ci modifie les fréquences génotypiques ce qui entraîne la perte de variabilité génétique au cours des générations. Le second facteur, l'effet Walhund, se fait ressentir lorsque la population globale est divisée en sous-populations. Enfin, le déficit en hétérozygotes observé pourrait être inhérent à l'existence d'allèles nuls, allèles ne donnant lieu par PCR à aucune amplification. Une délétion au niveau des amorces ou une mutation dans les séquences flanquantes du microsatellite pourraient entraîner la présence de ces allèles. Compte-tenu des résultats obtenus, il semble possible que ce déficit en hétérozygotes soit en partie lié à la présence d'allèles nuls à différents loci (Tableau 4.E), peut-être couplé avec d'autres phénomènes, notamment de consanguinité. À l'échelle de la population totale, 7 loci sur 8

⁴² La consanguinité est provoquée par un régime de reproduction très fermé, engendrant des accouplements entre un individu et ses ascendants, ses collatéraux et/ou ses descendants.

⁴³ En biologie des populations, l'« effet Wahlund » est un excès d'homozygotes (ou un déficit relatif en hétérozygotes) par rapport à l'EHW, autrement dit par rapport aux valeurs théoriques attendues sous l'EHW. Ceci traduit alors en réalité une subdivision de la population étudiée/observée en plusieurs populations (sous-populations) qui n'échangent pas ou peu de gamètes et donc entre lesquelles existe une divergence des fréquences alléliques.

affichent un excès d'homozygotes, dont 5 relativement importants (supérieur à 0,200), avec F_{is} compris entre 0,238 (BS0510) et 0,632 (BS0511-2).

Les excès en homozygotie ou hétérozygotie observés par rapport aux proportions attendues sous l'hypothèse de l'EHW ont été testés par locus et par population. Le Tableau 4.C a montré la significativité des résultats des tests d'équilibre. Ainsi, il apparaît que certaines populations présentent vis-à-vis de certains loci des déficits en hétérozygotes significatifs par rapport aux proportions de l'EHW, alors que d'autres sont en excès d'hétérozygotes significativement différents de ces proportions. Enfin, quelques populations ont montré l'équilibre panmictique pour certains loci.

L'espèce *B. mollis*, présente à Taïwan (TWm) et au niveau du récif Astrolabe de Nouvelle-Calédonie (RAm), montre un déficit en hétérozygotes plus marqué à Taïwan ($F_{is} = 0,332$ contre 0,262 au récif Astrolabe ; Tableau 4.E). D'autre part, la comparaison entre espèces cette fois mais cohabitant sur le même site (récif Astrolabe) permet de constater que malgré des valeurs d'hétérozygoties plus élevées chez *B. splendens* que chez *B. mollis*, les valeurs de F_{is} restent assez proches ($F_{is\ RA} = 0,204$ et $F_{is\ RAm} = 0,262$; Tableau 4.E).

De façon globale, il apparaît que les valeurs multilocus moyennes de F_{is} sont toutes positives, que ce soit à l'échelle mondiale ou à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie, ceci suggérant un déficit en hétérozygotes chez toutes les populations de beryx considérées dans cette étude. Notons que l'indice moyen pour l'ensemble de nos populations chez *B. splendens* est de 0,213, traduisant une hétérozygotie déficitaire relativement importante. L'utilisation des marqueurs microsatellites montre ainsi que peu de populations sont panmictiques.

▫ **Diversités interpopulationnelles et structure génétique des populations**

◦ *Indice de fixation F_{ST} (F statistiques de Wright)*

Les valeurs détaillées de F_{ST} ont été calculées entre les différentes populations géographiques, telles qu'elles ont été définies *a priori* en fonction de leur lieu de collecte et ont permis de déterminer quelles étaient les populations génétiquement significativement différentes (Tableau 4.G).

Tableau 4.G – Matrice des estimations des F_{ST} (Weir & Cockerham 1984) entre les 11 populations mondiales de *Beryx*. Valeurs de F_{ST} (diagonales basse), valeurs de p-value (diagonale haute). En gras si significatif au seuil de 0,05. Labels des sites et des espèces : cf. Figures 4.1 et 4.2 p. 187-188.

	AT	AUIN	AUTS	NZEC	DEC	IN	JP	NC	NZCR	RAm	TWm
AT	-	0,6306	0,5405	0,9009	0,0000	0,4685	0,9910	0,7117	0,6216	0,0000	0,0000
AUIN	-0,0135	-	0,8108	0,7838	0,0000	0,5315	0,9640	0,8108	0,6306	0,0000	0,0000
AUTS	-0,0187	-0,0407	-	0,9369	0,0180	0,3153	0,5135	0,5405	0,2973	0,0000	0,0000
NZEC	-0,0272	-0,0371	-0,0596	-	0,0000	0,6126	0,9460	0,7207	0,7838	0,0000	0,0000
DEC	0,1063	0,1190	0,0811	0,0967	-	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
IN	-0,0071	-0,0134	0,0005	-0,0216	0,1417	-	0,9730	0,4414	0,8288	0,0000	0,0000
JP	-0,0615	-0,1167	-0,0420	-0,0976	0,1668	-0,1196	-	0,9910	0,9730	0,0000	0,0000
NC	-0,0072	-0,0164	-0,0115	-0,0206	0,1188	-0,0053	-0,0605	-	0,5946	0,0000	0,0000
NZCR	-0,0130	-0,0211	0,0055	-0,0251	0,1521	-0,0334	-0,1106	-0,0089	-	0,0000	0,0000
RAm	0,3710	0,4415	0,4578	0,4297	0,4507	0,4350	0,5493	0,3652	0,4486	-	0,0721
TWm	0,3428	0,3974	0,4013	0,3867	0,3816	0,3967	0,4820	0,3440	0,4127	0,0635	-

Note : Concernant les valeurs significatives, les valeurs de F_{ST} dans les cellules noires indiquent une différenciation très importante ($0,25 < F_{ST}$) ; dans des cellules grisées (gris soutenu) une différenciation importante ($0,15 < F_{ST} < 0,25$) ; dans des cellules grisées (gris taupe clair) une différenciation modérée ($0,05 < F_{ST} < 0,15$) ; dans les cellules blanches une faible différenciation ($F_{ST} < 0,05$).

D'une manière générale, il apparaît que les populations de *B. mollis* sont significativement très différenciées de toutes les autres populations (*B. splendens* et *B. decadactylus*) puisque les valeurs de F_{ST} sont toutes supérieures à 0,25. Toutefois, la population néo-calédonienne de cette espèce (RAm) ne se différencie pas génétiquement de la population taïwanaise de la même espèce (TWm) (valeur de F_{ST} non significative).

Concernant la population de *B. decadactylus*, celle-ci présente une différenciation de modérée à forte avec les autres populations, pourtant relatives à deux espèces différentes. Ainsi, les populations atlantique, indienne, néo-zélandaise de la côte est, les deux australiennes et les populations néo-calédoniennes regroupées apparaissent modérément différenciées de la population de *B. decadactylus*. En revanche, les populations japonaise et néo-zélandaise (ride de Chatham) en sont bien différenciées ($F_{ST} = 0,1668$ et $0,1521$, respectivement). Il peut sembler assez surprenant d'ailleurs que les populations de *B. decadactylus* se différencient des populations de *B. splendens* de façon moins prononcée qu'avec celles de *B. mollis*, cette dernière espèce étant morphologiquement (Yoshino *et al.* 1999) et génétiquement (nos résultats, PII) très proche de *B. splendens*.

S'agissant de *B. splendens* exclusivement, aucune population n'apparaît ici comme étant significativement différenciée d'une autre. Le paramètre de différenciation génétique F_{ST} entre nos différentes populations mondiales de *B. splendens* traduit l'absence de structuration géographique et génétique entre ces différentes populations qui apparaissent homogènes. Ce

rapprochement suppose des échanges d’animaux entre ces localités géographiques pourtant parfois très distantes, l’isolement de certaines régions n’étant visiblement pas un frein à ces échanges.

Un travail similaire a été réalisé pour les 8 populations de béryx néo-calédoniennes (Tableau 4.H). Les valeurs de F_{ST} obtenues ne sont jamais significatives entre les échantillons de *B. splendens*. D’après ces résultats, la seule discrimination significative est celle de la population de *B. mollis* vis-à-vis des populations de *B. splendens*, avec des F_{ST} tous supérieurs à 0,35 (Tableau 4.H).

Tableau 4.H – Matrice des estimations des F_{ST} (Weir & Cockerham 1984) entre les 8 populations néo-calédoniennes de *Beryx*. Valeurs de F_{ST} (diagonales basse), valeurs de p-value (diagonale haute). En gras si significatif au seuil de 0,05. Labels des sites et des espèces : cf. Figures 4.1 et 4.2 p. 187-188.

	LI	RA	MJ	MK	JO	JE	ST	RAm
LI	-	0,9375	0,2451	0,9258	0,7022	0,2139	0,8262	0,0000
RA	-0,0355	-	0,4971	0,9834	0,9453	0,3945	0,9844	0,0000
MJ	-0,0007	-0,0138	-	0,8106	0,6318	0,4150	0,1699	0,0000
MK	-0,0623	-0,0889	-0,0471	-	0,9775	0,7695	0,9658	0,0000
JO	-0,0195	-0,0350	-0,0242	-0,0821	-	0,1856	0,6885	0,0000
JE	0,0105	-0,0001	-0,0064	-0,0243	0,0185	-	0,1133	0,0000
ST	-0,0244	-0,0381	0,0266	-0,0730	-0,0172	0,0255	-	0,0000
RAm	0,3772	0,3891	0,5062	0,4961	0,4535	0,3986	0,3829	-

Note : Concernant les valeurs significatives, les valeurs de F_{ST} dans les cellules noires indiquent une différenciation très importante ($0,25 < F_{ST}$)

Aucune structuration n’a donc été mise en évidence par ces descripteurs à l’échelle de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie chez *B. splendens*.

◦ *Distance génétique et arrangement des populations*

La matrice des distances de Nei (1978) estimées entre populations deux à deux a servi à la construction d’un dendrogramme non raciné (Figure 4.3).

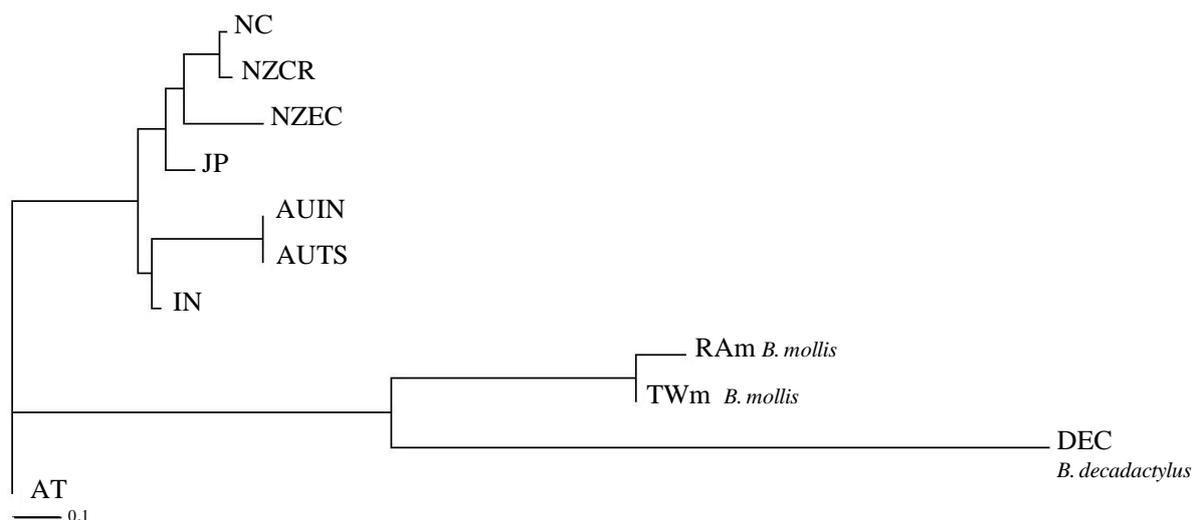


Figure 4.3 – Arbre UPGMA construit à partir de la matrice des distances génétiques selon Nei (1978) entre 11 populations mondiales de *Beryx* spp. Les espèces *B. mollis* et *B. decadactylus* sont mentionnées à côté des branches correspondantes, les autres faisant toutes références à *B. splendens*. Labels des sites : cf. Figures 4.1 et 4.2 p. 187-188.

Dans cette étude, quatre principaux groupes génétiques peuvent *a priori* être distingués : l'ensemble Japon / Nouvelle-Calédonie / Nouvelle-Zélande (*B. splendens*), l'ensemble Australie / Océan Indien (*B. splendens*), puis le groupe des 2 populations de *B. mollis* (Taïwan et celle du récif Astrolabe en Nouvelle-Calédonie) avec la population de *B. decadactylus*, et enfin la population de *B. splendens* d'Atlantique.

Des AMOVAs ont été utilisées pour notamment tester la robustesse de ce découpage en quatre groupes génétiques. Cependant dans un premier temps, une AMOVA a été réalisée sur l'ensemble des populations géographiques de *Beryx* spp., sans distinction de groupe hiérarchique (Tableau 4.I).

Tableau 4.I – Résultats de l'AMOVA réalisée pour la population totale de *Beryx* spp. (sans partitionnement hiérarchique).

Source de variation	Degré de liberté	Variation %	Indice de fixation	Valeur de p
Inter populations	10	11,65	$F_{ST} = 0,11651$	***
Intra populations	375	88,35		

*** signifie $p < 0,001$

La diversité génétique totale étant le reflet de la somme des diversités génétiques intra- et interpopulationnelle, on peut dire qu'une part conséquente (88,35 %) de la variabilité

génétique totale est en fait expliquée par la variabilité au sein des populations, alors que les 11,65 % reflètent une variabilité attribuée aux différences génétiques entre les populations. Cette différenciation moyenne de 11,65 %, peut être considérée d'après Wright (1950) comme une valeur globale relativement modérée. Cependant, il faut prendre en compte que cette valeur indique l'origine de la variation génétique totale pour le genre. En effet, ce résultat est obtenu en considérant ici les trois espèces du genre.

Si l'on ne s'attache cette fois qu'aux seules populations géographiques de *B. splendens*, considérés dans un groupe unique ou dans un groupe atlantique opposé à l'Indo-Pacifique, la valeur de F_{ST} est négative et non significative (résultats en Annexe 11 a et b). Selon Arnason & Palsson (1996), une valeur F_{ST} négative indique de grandes différences entre deux individus choisis au hasard dans la même population, plutôt qu'entre deux individus choisis au hasard dans différentes populations.

Afin de tester la robustesse de notre hypothèse sur la structure génétique et la différenciation de nos populations, une seconde AMOVA, hiérarchique cette fois (Tableau 4.J), a été réalisée en suivant les groupements proposés par le dendrogramme précédent.

Tableau 4.J – Résultats de l'AMOVA réalisée sur les 11 populations mondiales de *Beryx* avec partitionnement hiérarchique selon les groupes obtenus avec le dendrogramme.

Source de variation	Degré de liberté	Variation %	Indice de fixation	Valeur de p
Inter groupes	3	9,25	$F_{CT} = 0,09251$	**
Intra groupes, inter populations	7	4,37	$F_{SC} = 0,04819$	***
Intra populations	375	86,38	$F_{ST} = 0,13624$	***

Les groupes correspondent aux tests de réarrangements dans l'analyse hiérarchique.

** signifie $p < 0,05$; *** $p < 0,001$

Les quatre ensembles montrent une structuration faible mais statistiquement significative. Bien que la majeure partie de la variance génétique soit associée au niveau intrapopulationnel (86,38 % du total de la variance) et que la variance entre populations soit faible (4,37 %) mais significative, la part de la variance génétique associée à l'existence de ces quatre groupes est non négligeable (9,25 %) et significative (Tableau 4.J). Ce faible niveau de structuration est ici en grande partie imputable au complexe *Beryx* regroupant des populations de 3 espèces différentes.

La variance associée aux fréquences génotypiques des différentes populations a également été synthétisée par une AFC (Figures 4.4 et 4.5).

Sur les 1^{er} et 2^{ème} graphes sont représentées sur le 1^{er} plan de projection, les centres de gravité de chaque population (A) et les individus de chaque population (B).

Sur ces deux graphes, trois groupes clairement distincts ressortent de l'analyse et correspondent aux trois espèces (Figure 4.4-A). La discrimination des ces trois groupes est en accord avec les résultats précédemment mis en évidence avec la distance de Nei.

Si on observe la projection de tous les individus (Figure 4.4-B), on constate que les individus *B. decadactylus* constituent un groupe plus éclaté que les autres et donc relativement diversifié au niveau allélique. Par ailleurs, une telle projection permet de mettre en évidence que les individus *B. mollis* des populations néo-calédonienne et taïwanaise sont proches au niveau génétique. Cet ensemble mixte n'étant pas pour autant recoupé avec d'autres populations des deux autres espèces, excepté pour un individu de Nouvelle-Calédonie qui se rapproche du groupe d'individus *B. mollis*, et inversement un individu *B. mollis* néo-calédonien se rapprochant de l'ensemble des populations de *B. splendens*.

Concernant *B. splendens* uniquement (Figure 4.4-C), il n'apparaît pas de structuration particulière, les individus semblent très regroupés, exceptés pour les populations d'Atlantique et de Nouvelle-Calédonie qui présentent des individus relativement dispersés, ce qui n'est pas surprenant compte-tenu de l'échantillonnage. Ces deux populations correspondent en effet à celles qui ont les effectifs les plus importants et des origines géographiques certainement multiples. Ces observations sont là aussi en accord avec les résultats obtenus lors de l'étude de la diversité.

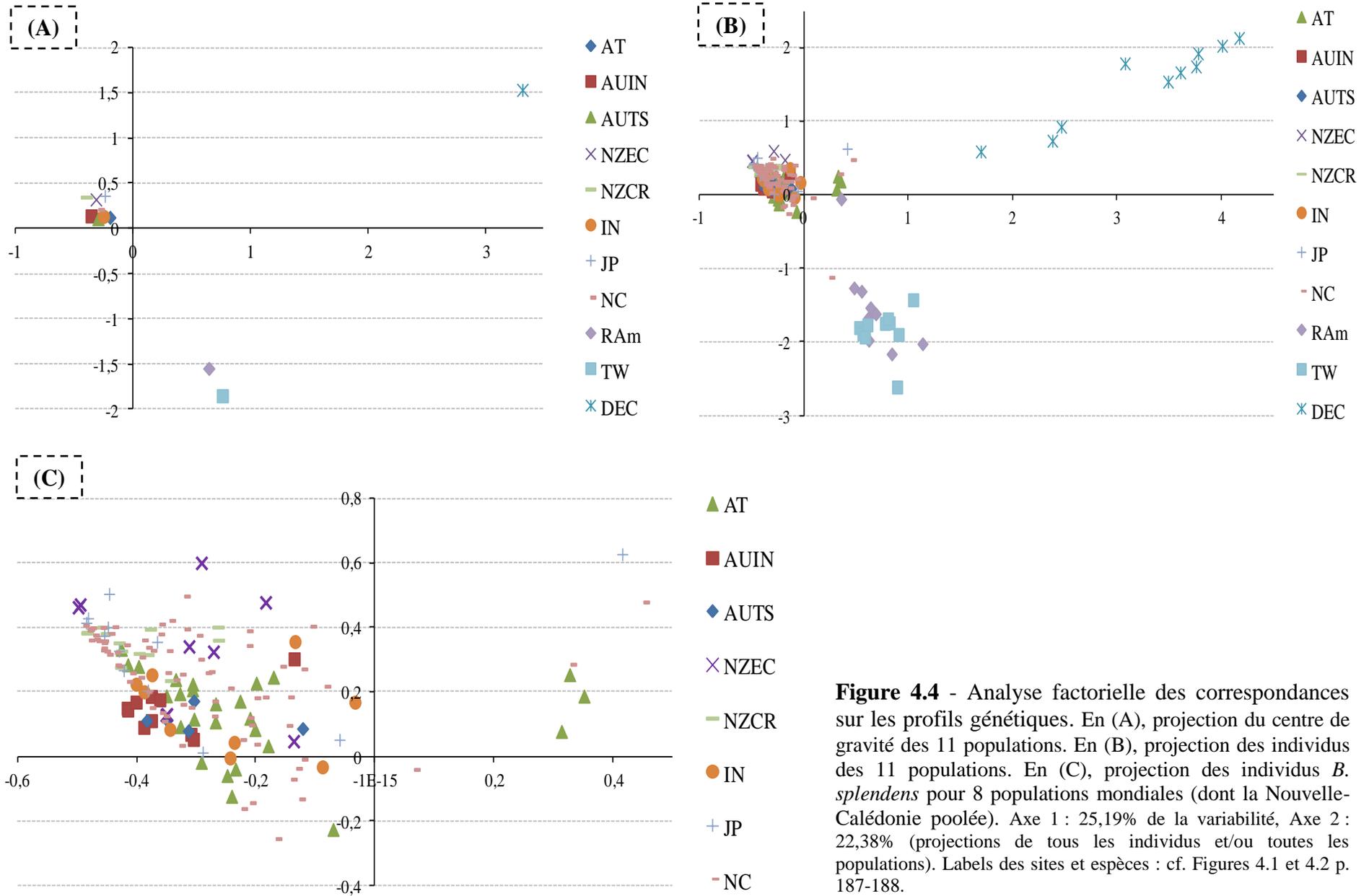


Figure 4.4 - Analyse factorielle des correspondances sur les profils génétiques. En (A), projection du centre de gravité des 11 populations. En (B), projection des individus des 11 populations. En (C), projection des individus *B. splendens* pour 8 populations mondiales (dont la Nouvelle-Calédonie poolée). Axe 1 : 25,19% de la variabilité, Axe 2 : 22,38% (projections de tous les individus et/ou toutes les populations). Labels des sites et espèces : cf. Figures 4.1 et 4.2 p. 187-188.

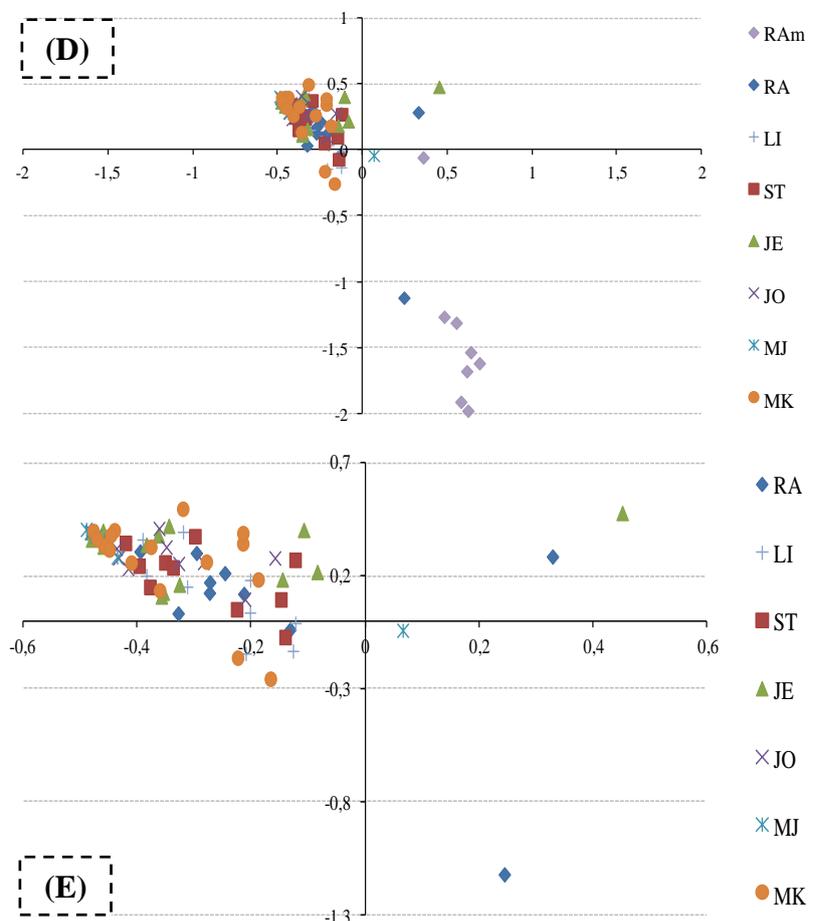
Ces patrons de différenciation (bien qu'à prendre avec précaution du fait du nombre modeste de loci et d'individus) sont intéressants à plusieurs degrés :

- Au niveau des relations interspécifiques, ils confirment clairement la séparation des trois espèces entre elles (A).
- Au niveau intraspécifique, et donc considérant cette fois les individus (Figure 4.4-C), ils témoignent d'un certain isolement de la population atlantique. En effet, trois individus d'Atlantique se distinguent ici de l'ensemble principal ce qui correspond à 11,5% de la population échantillonnée, décalant le centroïde de la population par rapport à l'agrégat principal. Les autres populations semblent plus connectées (Figure 4.4-A), bien qu'elles présentent néanmoins des différences (Figure 4.4-C). Ces constats nous amènent à nous demander si des échanges pourraient exister entre les populations en présentant des gradients d'intensité, pourquoi pas en fonction de la distance géographique et/ou des courants marins.

Sur les deux graphes suivants (Figure 4.5 D et E) sont représentées les projections focalisées sur la Nouvelle-Calédonie, c'est-à-dire détaillées pour les individus des différentes populations néo-calédoniennes de *B. splendens* et *B. mollis*.

La Figure 4.5-D montre la projection des individus sur le 1^{er} plan factoriel. Comme précédemment, les *B. mollis* sont clairement séparés des *B. splendens* des différentes populations.

Figure 4.5 (D) et (E) - Analyse factorielle des correspondances sur les profils génétiques, montrant les individus des 8 populations de *B. splendens* (+ *B. mollis* en (D)) de la Nouvelle-Calédonie. Labels des sites et espèces : cf. Figures 4.1 et 4.2 p. 187-188.



La Figure 4.5-E représente quant à elle la projection des individus des populations locales de *B. splendens* uniquement. On observe que certains des individus du récif Astrolabe sont à l'écart des autres individus au niveau génétique ainsi qu'un individu du mont Jumeau Est. Aucune structuration entre les différentes populations de *B. splendens* n'est mise en évidence. En considérant simultanément les individus de la population *B. mollis* du récif Astrolabe, un rapprochement allélique de ces individus apparaît avec un spécimen *B. splendens* du même site. Ces individus, bien qu'appartenant à des espèces différentes, ont été échantillonnés dans la même zone géographique (récif Astrolabe). Il serait intéressant de faire des analyses complémentaires pour déterminer si de tels individus pourraient se croiser, le récif Astrolabe devenant alors une possible zone hybride. La vérification de cette hypothèse pourrait se faire au travers d'analyses complémentaires, comprenant un échantillonnage beaucoup plus conséquent dans la dite zone. Une étude cytogénétique préliminaire permettrait par ailleurs de s'assurer de la compatibilité chromosomique, du moins numéraire, entre les espèces *B. splendens* et *B. mollis*.

Globalement, les analyses factorielles des correspondances montrent là encore l'absence de structuration des populations de *B. splendens* à l'échelle spatiale néo-calédonienne, tandis qu'un faible isolement de la population atlantique peut être suggéré à l'échelle transocéanique. Ces résultats étant en accord avec ceux mis en évidence précédemment.

◦ Flux de gènes

Les flux géniques ont été calculés par paires de populations mondiales (Tableau 4.K).

Tableau 4.K – Estimations des flux géniques N_m entre paires de populations mondiales, calculées à partir du θ proposé par Weir & Cockerham (1984). Labels des sites et espèces : cf. Figures 4.1 et 4.2 p. 187-188.

	AUIN	AUTS	NZEC	DEC	IN	NC	JP	NZCR	RAm	TWm
AT	-	-	10,74	1,65	132,76	9,57	9,45	10,00	2,36	2,01
AUIN		-	6,94	1,31	133,85	9,91	10,59	12,18	1,76	1,68
AUTS			11,50	1,59	133,34	15,56	7,63	6,21	2,16	1,86
NZEC				1,49	11,21	23,48	14,67	46,44	1,75	1,57
DEC					1,32	1,21	1,10	1,09	1,05	1,01
IN						10,02	11,98	20,05	1,96	1,68
NC							4,27	-	1,71	1,50
JP								24,64	1,25	1,15
NZCR									1,33	1,27
RAm										61,36

(-) si valeur de $\theta < 0$ ou = 0

Plus le nombre de migrants est élevé et plus l'échange de gènes est important. On constate donc ici que ces valeurs ne sont jamais égales à zéro, ceci traduisant un échange de gènes plus ou moins marqué entre toutes les populations considérées et ce, même de façon interspécifique. En effet, la population de *B. decadactylus* semble échanger des allèles avec toutes les populations, mais de façon assez faible puisque les valeurs N_m sont toutes comprises entre 1,01 (DEC/TWm) et 1,65 (DEC/AT). Pour les deux populations de *B. mollis* (RAm, TWm), les flux géniques restent relativement faibles avec les populations de *B. splendens*, quoique tout de même plus élevés qu'avec *B. decadactylus*. En revanche, pour ces deux populations entre elles, le flux génique intraspécifique s'élève à 61,36, indiquant un fort échange, d'ailleurs plus marqué que pour toutes les autres combinaisons de populations *B. splendens* entre elles, excepté pour la population indienne (Tableau 4.K). Cette dernière apparaît ici comme très active dans l'échange de gènes avec les populations atlantique ($N_m_{AT/IN} = 132,16$) et australiennes (AUIN, AUTS avec $N_m_{AUIN/IN} = 133,85$ et $N_m_{AUTS/IN} = 133,34$) qui s'articulent autour d'elle géographiquement parlant. Globalement, les valeurs traduisent donc un échange de gènes graduel entre les populations mondiales de *B. splendens* (valeur N_m minimale de 4,27 entre le Japon et la Nouvelle-Calédonie, ce qui reste non négligeable).

En se focalisant davantage sur les flux géniques occurrence entre les monts sous-marins de la Nouvelle-Calédonie, on constate qu'ils touchent toutes les populations (Tableau 4.L).

Tableau 4.L – Estimations des flux géniques N_m entre paires de populations néo-calédoniennes, calculées à partir du θ proposé par Weir & Cockerham (1984). Labels des sites et espèces : cf. Figures 4.1 et 4.2 p. 187-188. (-) si valeur de $\theta < 0$ ou = 0

	JO	LI	MJ	MK	RA	RAm	ST
JE	-	3,10	3,43	-	3,44	0,97	2,46
JO		3,34	11,18	-	3,91	0,97	3,65
LI			1,65	2,29	11,01	1,80	-
MJ				3,58	1,69	0,76	1,66
MK					3,26	0,92	2,35
RA						2,47	-
RAm							1,77

La valeur de flux génique la plus importante concerne les populations de *B. splendens* du récif Astrolabe et de Lifou (à raison ici de 11 migrants par génération), toutes deux très proches géographiquement puisque situées sur la partie nord de la ride des Loyauté. Les flux géniques les plus faibles concernent *B. mollis*, sauf pour ses échanges avec *B. splendens* de Lifou et du récif Astrolabe ; les trois populations occupant la même aire géographique.

L'ensemble des résultats relatifs aux flux géniques appuient ceux des distances et différenciations génétiques dans le sens où ils suggèrent une absence de structuration fine causé par des échanges de gènes entre toutes les populations, voire même entre espèces. Cependant, comme les calculs de N_m dépendent de la différenciation, ils peuvent être en partie biaisés suivant l'histoire des populations si celle-ci ne correspond pas au « modèle en îles » (Wright 1931), dans lequel toutes les populations sont équivalentes et représentent une réalisation particulière de l'équilibre migration/dérive, ce qui est finalement rarement observé dans la nature. Dans le cas de populations divergentes suite à une séparation récente à partir d'un ancêtre commun (ou si le taux de mutation est faible chez l'espèce), il sera possible d'observer une faible différenciation génétique et ce, même sans aucun échange migratoire réellement effectif entre ces populations. Ce paramètre est donc à considérer avec précaution pour éviter toute interprétation erronée. De plus, Slatkin et Barton (1989) ont constaté à partir de simulations que lorsque les populations sont peu isolées, l'estimateur θ a tendance à surestimer les échanges migratoires.

IV.4 – **C**OMPARAISON DES MARQUEURS ET **D**ISCUSSION DE SYNTHÈSE

La structuration géographique des populations naturelles marines de *Beryx splendens* a été étudiée à partir de l'analyse de loci microsatellites. Ces derniers sont souvent caractérisés par un très fort polymorphisme (jusqu'à 50 allèles par locus, Jarnes & Lagoda 1996), un excès de polymorphisme devenant alors vite limitant dans l'interprétation des signaux génétiques. Dans ce travail, les loci ciblés étaient tous polymorphes et pouvaient présenter jusqu'à 38 allèles pour un locus donné, la moyenne étant cependant toujours comprise entre environ 5 et 15 allèles par locus, les plus fortes valeurs étant retrouvées dans les populations les plus importantes en terme d'effectif. Ces observations sont en accord avec les travaux de Nei (1987) stipulant qu'un nombre élevé d'allèles est détecté lorsque le nombre d'individus analysés est élevé. Au niveau populationnel, le polymorphisme élevé des microsatellites est considéré comme une résultante de nouvelles mutations, une dérive génétique et la sélection de gènes liés aux séquences répétées (Schlotterer & Wiehe 1999).

Les échantillons considérés dans cette partie ont fait l'objet, dans le chapitre précédent, d'une étude de structuration des populations, par l'analyse du marqueur cytochrome b. L'utilisation conjointe de ces deux marqueurs permet une comparaison des structurations

observées sur marqueurs mitochondrial et nucléaire. L'un des objectifs de ce travail était de savoir si le cytochrome b, du fait de ses caractéristiques discutées auparavant (transmission par la voie maternelle et sans recombinaison), montrerait une structuration différente de celle révélée par les loci microsatellites. De plus en plus d'études utilisent conjointement des marqueurs d'origines génomiques différentes. Certaines présentent des résultats très congruents entre eux (Tessier *et al.* 1997, Simonsen *et al.* 1998), alors que d'autres donnent des différences quantitatives (valeurs de F_{ST}), sans pour autant qu'elles soient qualitatives (représentation des arbres par exemple). Par exemple, Diaz-Almela *et al.* (2004) ont démontré, aussi bien par l'analyse du gène codant l'ARNr 12S que par les microsatellites, une isolation par la distance chez l'huître plate *Ostrea edulis* et ce, malgré des valeurs de descripteurs de structuration bien différents. Les auteurs expliquent alors ces fluctuations par un possible déséquilibre du sex-ratio et/ou un succès de reproduction sexuée biaisé entre mâles et femelles.

◦ *Congruence des F_{ST} haplotypiques et alléliques*

Les différences d'ordre quantitatif s'expriment par exemple au niveau de la structuration révélée sur l'ensemble de l'aire d'échantillonnage. A titre d'exemple, Bérubé *et al.* (1998) ont étudié des populations de baleines *Balaenoptera physalus* et ont mis en évidence des F_{ST} mitochondriaux 1,8 fois plus forts que ceux obtenus avec les marqueurs microsatellites (F_{ST} moyen de 0,42 contre 0,25 respectivement). Hansen *et al.* (1999) observent chez le Salmonidae *Coregonus lavaretus* des F_{ST} mitochondriaux plus de 3 fois supérieurs aux F_{ST} calculés avec des marqueurs microsatellites (0,358 contre 1,106, respectivement), et ses résultats ne sont pas qualitativement congruents. En ce qui concerne notre étude, le F_{ST} global moyen estimé par l'analyse mitochondriale est de 0,190 contre une valeur non significative en nucléaire, la différence de résultat étant donc davantage qualitative que quantitative. D'après Foster *et al.* (2006), une valeur de F_{ST} négative devrait être interprétée comme un manque de différenciation génétique entre les populations et reflète probablement l'imprécision de l'algorithme utilisé par le logiciel d'estimation de cette valeur. Ici, le F_{ST} obtenu ne permet donc pas de déceler une structuration de l'espèce à l'échelle mondiale.

Bérubé *et al.* (1998) expliquent ces variations dans la puissance de différenciation par des différences de comportement dispersif entre mâles et femelles. Taris *et al.* (2009) ont mis en évidence une différenciation entre cohortes d'huîtres plates *Ostrea edulis* par des

marqueurs mitochondriaux mais pas avec des nucléaires. Selon les auteurs, cette différence de résultats tient probablement à la petite taille effective de l'ADNmt et donc à sa sensibilité accrue à la dérive génétique par rapport au génome nucléaire. Si l'on observe plus en détails les estimations de F_{ST} entre paires de populations de *B. splendens*, on constate qu'avec le marqueur mitochondrial, plusieurs valeurs significatives ont permis de détecter une structuration entre la population atlantique et les autres populations, tandis qu'aucune valeur nucléaire n'a été significative pour les mêmes populations. Avec les F_{ST} estimés à partir des microsatellites, la différenciation des populations entre les deux grands groupes Atlantique vs Indo-Pacifique n'est pas observée et *a fortiori* pas non plus à l'échelle de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie.

Parmi les forces qui peuvent causer ces différences dans les F_{ST} mitochondriaux et nucléaires, le taux de migration plus faible par la voie femelle peut jouer un rôle, provoquant une homogénéisation moins forte au locus à transmission maternelle qu'avec un locus nucléaire. On observe cette situation chez les baleines à bosses *Megaptera novaeangliae* (Palumbi & Baker 1994) ou les baleines *Balaenoptera physalus* (Bérubé *et al.* 1998). Dans le cas des béryx, cette hypothèse peut sembler peu vraisemblable pendant la phase de dispersion passive, au stade larvaire. En revanche, elle aurait pu intervenir à l'état adulte. Lehodey *et al.* (1997) ont montré chez les béryx qu'autant de mâles et de femelles étaient observés pendant la saison de reproduction sur les mêmes monts sous-marins. Cette double présence prouve selon les auteurs que les béryx n'effectuent pas de grandes migrations et que les individus se reproduisent là où ils vivent (Masuzawa *et al.* 1975, Alekseev *et al.* 1986). Ce concept est en partie révisé dans le sens où il a été confirmé que les béryx adultes effectuent des migrations sur de longues distances. En effet, des béryx marqués, relâchés au large de la péninsule de Boso (au sud-est de Tokyo, Japon), ont été recapturés sur des sites de pêche à 1300-1400 km du point de départ, en amont du courant Kuroshio (cf. Figure 1.4 p.31 ; Kobata *et al.* 1992, Ikegami 2004, Alabsi *et al.* 2011). Ces migrations existent chez d'autres espèces de poissons. Chez le Latridae *Latris lineata*, un spécimen a été recapturé à près de 5 800 km de son lieu de remise à l'eau (Tracey *et al.* 2006). Des migrations transéquatoriales d'au moins 10 000 km ont été mises en évidence chez la légine australe *Dissostichus eleginoides* (Nototheniidae) (Møller *et al.* 2003). Puisque *B. splendens* est une espèce gonochorique (Isidro 1996, Lehodey *et al.* 1997), elle peut être alors concernée par une forme de philopatrie des femelles ('retour au gîte', ou moins de départs que les mâles (Feijoo *et al.* 2011). Existerait-il alors un lien avec une différence de comportement agrégatif de reproduction entre mâles et femelles ? Des

études sur des individus marquées chez la morue *Gadus morhua* (Wright *et al.* 2006, Skjæraasen *et al.* 2011) au niveau des côtes écossaises, sur le requin blanc du Pacifique *Carcharodon carcharias* (Jorgensen *et al.* 2010) ou encore chez le requin citron *Negaprion spp.* (Schultz *et al.* 2008) ont signalé des mécanismes de philopatris prononcées, retrouvant des individus en fraie sur les mêmes zones géographiques, plusieurs années consécutives. Jorgensen *et al.* 2010 indiquent que ce comportement philopatris, avec un cycle de migration hautement prédictible, contribue à maintenir une différenciation génétique de la population de requins blancs du Pacifique Nord-est. Wright *et al.* (2006) ont mis en évidence que la morue présente un haut degré d'attachement au site dans certaines régions. Il existe par ailleurs des contre-exemples sur cette notion de fidélité, avec des individus capables de s'écarter des sites examinés. Ainsi, certains adultes errent entre plusieurs frayères distinctes, contribuant à une structure en métapopulation (Wright *et al.* 2006). Le caractère philopatris des femelles n'a jusqu'à présent pas fait l'objet d'étude particulière chez *B. splendens*.

Des différences de F_{ST} mitochondriaux et nucléaires peuvent autrement être expliquées par une différence de taille efficace entre le génome nucléaire et le mitochondrial. En effet, du fait de la transmission par voie femelle du génome mitochondrial, Birky *et al.* (1988) ont montré par des simulations, qu'il faudrait des sex-ratios très déséquilibrés (plus d'un mâle pour 15 femelles) pour obtenir des structurations supérieures avec le génome nucléaire qu'avec le mitochondrial. Compte-tenu que le sex-ratio pour la population échantillonnée à l'échelle de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie est proche de 1:1 (Lehodey *et al.* 1997), le fait que la structuration mise en évidence par les microsatellites ne soit pas supérieure à celle mise en évidence avec le CB est donc cohérent.

◦ Niveaux de diversités génétiques

La diversité haplotypique au sein des populations a été estimée par la diversité génique H_d de Nei (1987), qui correspond aussi, dans le cas des génomes diploïdes, à l'hétérozygotie attendue sous l'hypothèse de panmixie. La diversité génétique intrapopulation révélée avec le cytochrome b est globalement plus élevée que celle révélée par les microsatellites avec les mêmes échantillons. La diversité génique de Nei (H_{nb}) moyenne « nucléaire » est de 0,803 (valeur multilocus), ce qui est différent mais néanmoins relativement proche de la diversité haplotypique (l'indice H_d allant de 0,778 à 1,000 avec une valeur moyenne de 0,916 pour le seul locus mitochondrial). Ces légères fluctuations pourraient être expliquées par des

phénomènes de dérive génétique affectant préférentiellement le génome nucléaire et induisant éventuellement une légère érosion de sa diversité (Lande 1988, Frankham 2005). Il est par ailleurs intéressant de noter que les valeurs de diversités alléliques les plus faibles concernent les deux populations de Nouvelle-Zélande, où la pêcherie de *B. splendens* est l'une des plus marquées avec près de 3000 tonnes/an exploitées dans la zone (voir P.I - § Intérêts économiques et exploitation).

◦ *Similarités / différences des phénogrammes*

L'arbre obtenu à partir des données nucléaires présente de fortes similarités avec l'arbre obtenu antérieurement grâce au marqueur cytochrome b (Lévy-Hartmann *et al.* sous presse), accompagnées cependant de certaines différences, notamment en ce qui concerne les populations de Nouvelle-Zélande. Il est délicat d'identifier l'arbre montrant le plus de cohérence dans la mesure où l'arbre 'nucléaire' et la distance géographique des échantillons entre eux sont corrélatifs ; tandis que le 'mitochondrial' s'accorde volontiers avec l'interaction des courants océaniques (voir P.III - III.4. Résultats - § Analyse de migration). En effet dans l'arbre 'nucléaire' (Figure 4.3 p. 206, les échantillons de Nouvelle-Zélande se regroupent et se rapprochent de la Nouvelle-Calédonie, permettant à la population indienne de se rapprocher à son tour du complexe australien. En revanche, l'échantillon d'Atlantique se sépare toujours du reste de l'Indo-Pacifique. Ceci est probablement dû à la fréquence relative des haplotypes spécifiques à l'Atlantique combinée à l'existence d'allèles diagnostiques dans cette même zone.

Cette dernière idée est d'ailleurs appuyée par l'analyse factorielle des correspondances qui montre un chevauchement des individus des différentes populations, mais un décalage clair du centroïde de la population atlantique.

Par ailleurs, grâce à nos comparaisons entre marqueurs (Partie II), nous avons établi que la variabilité nucléotidique *a priori* intraspécifique, entre l'individu atlantique et le pacifique (Japon) s'élevait à 1,84 % pour le cytochrome b, contre 5 à 7,9 % en interspécifique. Ceci nous confortant dans l'idée que les haplogroupes atlantique et indo-pacifique correspondent à des lignées allopatriques et non à des espèces différenciées.

◦ *Comparaison des flux géniques et de migration*

Le nombre de migrants estimés à partir de l'analyse des microsatellites a été comparé aux taux de migration obtenus avec le marqueur mitochondrial, dans le but de voir si le patron de migration qui a été proposé suite à cette première analyse pourrait concorder avec les résultats de cette approche complémentaire. Il avait été suggéré plus haut que des couloirs de migrations pourraient exister entre certaines populations mondiales, aidées dans leur dispersion essentiellement larvaire par les courants océaniques. Ceci induirait un large brassage génétique et donc un manque de différenciation au moins à l'échelle locale et/ou régionale. Le manque de structuration génétique de la population de *B. splendens* à ces échelles est d'ailleurs sensiblement similaire à ce qui a été reporté chez d'autres espèces marines concernées par la dispersion des larves pélagiques (Planes 1993, Palumbi *et al.* 1997, Williams & Benzie 1998, Rocha-Olivares *et al.* 1999, Aubert & Lightner 2000, Nelson *et al.* 2000, Weber *et al.* 2000). A l'échelle de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, le modèle de dispersion proposé par Lehodey (1994) (voir PI - § Ecologie générale de l'espèce) suggère une migration des individus entre les monts sous-marins, bien qu'il se limite à une échelle spatiale relativement restreinte et qu'il pourrait en fait, d'après nos résultats, être étendu à une zone bien plus vaste.

Kimura (1953) a introduit le modèle de migration entre unités populationnelles dit de 'stepping-stones' (par sauts ou encore en treillis), plus réaliste que le modèle 'en île' de Wright (1931). Il a tenu compte du fait que les populations, lorsqu'elles occupent de très larges territoires, échangeraient des migrants plutôt avec des populations géographiquement proches, et pas ou rarement avec celles plus éloignées. Dans ce cas, les migrations se font selon un axe principal et impliquent que les populations soient subdivisées, ce modèle étant spatialement structuré. Compte-tenu de nos résultats, ce modèle ne peut pas être appliqué tel quel.

En réalité, le patron de dispersion chez *Beryx splendens* est peut-être plus complexe dans le sens où il est envisageable que plusieurs mécanismes de dispersion puissent intervenir et ce, à différents stades de développement. Dans un premier temps, une dispersion pélagique a lieu au stade larvaire. Cette phase dure plusieurs mois chez *B. splendens* (Mundy 1990, Boehlert & Mundy 1993); les béryx adoptent une existence démersale probablement lorsqu'ils atteignent environ 10-12 mois (Chikuni 1971, Lehodey 1994). Dans ce cas, on

observerait théoriquement un isolement par la distance entre certaines populations très éloignées. C'est en partie ce qui a été observé chez *B. splendens* pour la population atlantique face à celle de l'Indo-Pacifique. Ceci serait sans compter une possible migration active à l'état adulte, où les monts sous-marins joueraient, malgré et en raison de leur caractère fragmenté, et pour des motivations essentiellement trophiques, un rôle de stations-relais. Dans un second temps donc, l'effet d'isolement par la distance serait en partie « gommé » par un brassage génétique, avec des flux migratoires complètement arbitraires et pas forcément symétriques entre les unités populationnelles telles que nous les avons définies *a priori*.

De là, on peut alors se demander si la séparation observée entre les clades atlantique vs indo-pacifique ne serait pas éventuellement la conséquence d'un échantillonnage omettant des populations intermédiaires ?

D'autant que selon Friess & Sedberry (2011a), les résultats de leurs travaux, combinés à ceux d'Aboim (2005) sur la génétique des populations de *Beryx decadactylus* en Atlantique, tendent à mettre en évidence une scission nord-sud de la population plutôt qu'une différenciation est-ouest. Selon les auteurs, cela indique qu'il existe davantage de facteurs contribuant à la structure génétique des populations que le simple isolement par la distance.

Pour autant, ceci n'explique pas le contraste observé au sujet de la puissance de différenciation par les deux types de marqueurs. D'autres travaux ont fait part de *scenarii* dissemblables ou du moins contrastés (Lemaire *et al.* 2005, Peijnenburg *et al.* 2006, Gonzalez & Zardoya 2007) suite à l'utilisation de marqueurs nucléaires et mitochondriaux. Selon Salazar-Bozano *et al.* (2009), ce genre de contrastes peut potentiellement compliquer la reconstruction de la dynamique de connectivité dans le paysage marin. Mais selon les auteurs, il est possible, en adaptant l'interprétation correcte à chacun des descripteurs utilisés, de parvenir à une compréhension plus profonde du processus micro-évolutif et par conséquent à résoudre la structure de la population et son histoire. Les caractéristiques intrinsèques aux marqueurs jouent probablement un rôle. Le marqueur mitochondrial, d'hérédité maternelle, reflète *a priori* l'histoire ancienne de la population (Avice 2000), tandis que le nucléaire, à transmission biparentale, reflète davantage des événements démographiques plus récents (Hewitt 2004). Il est donc possible de définir la séparation des haplogroupes atlantique et indo-pacifique comme un événement ancien, ayant conduit ces deux grands groupes à évoluer en allopatrie au moins pendant un temps.

Selon Durand *et al.* (2005), une explication possible à cette différenciation mitochondrial plus marquée est qu'elle pourrait être le reflet d'un contact secondaire et du croisement entre les populations subséquentes à l'isolement géographique passé de longue durée. La coexistence de lignées mitochondriales divergentes au sein de populations d'autres poissons océanodromes, tels que le makaire bleu *Makaira nigricans* et le voilier *Istiophorus platypterus*, est interprétée comme étant le résultat de ce genre isolement, suivi d'un contact secondaire récent (Graves & McDowell 2003 et références citées, Durand *et al.* 2005).

De là, en tenant compte du type d'hérédité de nos marqueurs, il est possible d'envisager que la différenciation des populations atlantique / indo-pacifique moins franche en nucléaire est le reflet d'une remise en contact secondaire récente entre les individus de ces deux grandes régions géographiques.

En effet, les changements eustatiques du début du Pléistocène au niveau des côtes sud-africaines actuelles ont souvent été invoqués pour expliquer la divergence observée chez des espèces marines de la région (Teske *et al.* 2006). Une explication physique de cette division évolutive résiderait dans l'existence d'une tranchée océanique profonde entre les côtes sud-est africaines et la crête de Madagascar, soupçonnée d'avoir causé la divergence de lignée chez d'autres espèces (Gopal *et al.* 2006). Nos données, cependant, montrent clairement que ces deux lignées sont entrées en contact secondaire. Ce constat fait écho à la récente découverte, chez le poulpe commun *Octopus vulgaris*, dans la même région de Durban, de lignées sympatriques très divergentes (Teske *et al.* 2007). Pour l'expliquer, les auteurs ont émis l'hypothèse que ce constat était le résultat d'une récente et accidentelle introduction d'une population éloignée par de l'eau de ballast. Selon Sala-Bozano (2009), même si cette idée peu sembler imaginable pour des œufs ou des juvéniles de poulpes, cela semble peu réaliste pour une espèce ichtyque benthopélagique, et donc peu réaliste non plus chez *B. splendens*.

Durand *et al.* (2005), qui ont mis en évidence ce genre de contact secondaire chez le thon obèse *Thunnus obesus* entre l'Atlantique et l'Indo-Pacifique, précisent que la zone de contact est aujourd'hui au large de l'Afrique du sud et que le flux génique entre les populations est en majeure partie unidirectionnel (de la population indienne vers la population atlantique). Le courant des Aiguilles s'écoulant de la côte Est sud-africaine vers le sud-ouest tend à faciliter la migration des thons de l'océan Indien vers l'Atlantique Sud-est (Alvarado Bremer *et al.* 1998).

D'après les estimations de flux géniques obtenus avec les données nucléaires chez *B. splendens* (Tableau 4.K p. 211), on constate que la population indienne, située dans cette zone géographique 'charnière' entre Atlantique et Indo-Pacifique, échange un grand nombre de migrants, aussi bien à l'ouest qu'à l'est, respectivement avec la population d'Atlantique nord-est et avec les deux populations australiennes. Les valeurs N_m observées sont proches (~130 migrants par génération), pour des distances géographiques *quasi* équivalentes (~ 11 000 km entre la population indienne et celle d'Atlantique Nord-est, et ~ 8 000 - 10 000 km entre la population indienne et celles d'Australie). En revanche, il est difficile de se prononcer sur la qualité des flux géniques intervenant. S'agirait-il de flux géniques unidirectionnels ou du moins asymétriques entre ces deux grandes zones géographiques ? Pourraient-ils être dépendants des éléments environnementaux que sont les courants et/ou la présence/absence de monts sous-marins ? Concernants ces derniers, selon Parsons (1996), Williams & Benzie (1998), Shulman & Bermingham (1995), Shulman (1998), les tremplins que sont les monts sous-marins contribuent au maintien de la connectivité entre populations marines distantes. D'après la répartition mondiale des monts sous-marins (cf. Figure 1.22 p. 52), de tels reliefs sont présents au niveau de cette zone charnière, la structure géologique du site ne constituant *a priori* donc pas un frein à la dispersion. Le patron d'échange génique mis en évidence est par ailleurs cohérent avec la circulation océanique dans la zone (cf. Figure 1.4 p. 31).

Les travaux présentés ici méritent d'être approfondis. Il semble ainsi nécessaire d'élargir non seulement la zone d'échantillonnage avec davantage de stations au sein des trois océans, mais aussi le nombre d'individus par population. Intégrer davantage de populations échantillonnées, notamment au niveau de l'Atlantique (NE, SE, NO et SO) est nécessaire pour élucider la scission observée entre l'Atlantique et l'Indo-Pacifique. Il serait par ailleurs intéressant d'estimer la date de la divergence observée entre les deux haplogroupes majeurs.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Après un travail préliminaire sur la définition des marqueurs moléculaires *a priori* les plus appropriés pour une étude de population chez *Beryx splendens*, les diversité et structure génétiques populationnelles ont été étudiées à deux échelles géographiques, dont l'échelle mondiale pour la première fois. La pertinence et le pouvoir de résolution de chacun des deux types de marqueurs mitochondriaux (cytochrome b) et nucléaires (microsatellites) ont été comparés compte-tenu de la problématique de départ. Des *scenarii* quasi similaires ont été observés pour les deux marqueurs dans le sens où l'espèce n'apparaît pas comme étant clairement structurée, ni à l'échelle locale de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie, ni à l'échelle régionale de l'Indo-Pacifique, les populations géographiques considérées n'étant pas différenciées. Ce constat est expliqué par l'ouverture des océans, couplée à une taille populationnelle très importante ainsi que par de fortes capacités dispersives dues à une phase larvaire planctonique et des migrations à l'état adulte.

Toutefois, une nuance est à apporter. Globalement, les résultats obtenus grâce aux deux marqueurs génétiques suggèrent conjointement l'existence de deux groupes divergents chez le béryx long *Beryx splendens*, avec une inféodation de chacun des groupes à un espace géographique, océan Atlantique vs océan Indo-Pacifique, la population indo-pacifique étant clairement en expansion. En effet, les séquences mitochondriales se ségréguent en deux lignées clairement divergentes. L'observation des résultats microsatellites sont congruents mais la séparation des populations est moins franche. D'une part, la divergence observée entre ces deux lignées peut être le fait d'un événement de spéciation ancien, suivi dans un second temps d'une remise en contact récent, plutôt que le résultat de pressions locales de sélection. D'autre part, si l'on conçoit un modèle particulier de migration par stepping-stones chez l'espèce, avec taux de migration arbitraires et pas forcément symétriques, le biais d'échantillonnage au niveau des populations atlantique (nord et sud) peut probablement se traduire par la différenciation observée entre la population d'Atlantique Nord-est et celle de l'Indo-Pacifique.

La perspective serait donc de pouvoir poursuivre le projet en augmentant la couverture spatiale, si possible en complétant l'échantillonnage tant d'un point de vue quantitatif que

qualitatif (il serait notamment intéressant d'obtenir des individus provenant de l'est et de l'ouest de l'Amérique, ainsi que d'Atlantique). En effet, augmenter le nombre de sites étudiés permettrait d'accroître la robustesse des interprétations, et faciliterait le tracé d'une carte de connectivité sur l'ensemble des zones océaniques majeures.

Enfin, l'apport complémentaire d'un modèle hydrodynamique permettrait d'effectuer des simulations de dispersion larvaire et d'émettre des hypothèses quant à l'influence des courants et éventuellement des conditions physiques du milieu sur les flux entre populations. Ce genre de modèle est de plus en plus utilisé et une approche couplée ainsi permettrait de répondre encore plus précisément aux attentes des gestionnaires.

Une délimitation correcte des stocks est une condition indispensable à la gestion durable des pêches, la connaissance des traits de vie de l'espèce cible est donc essentielle à l'établissement de points de références, nécessaires pour éviter une mauvaise gestion. En dépit de l'apparente dispersion des béryx à large échelle, augmentant les diversités génétiques locale et régionale, la gestion des pêches ne devrait pas se contenter de construire ses stratégies sur le fait que la dispersion pourrait suffisamment compenser les prises locales, ou assurer un recrutement suffisant pour assurer le maintien de la population. Les caractéristiques biologiques de *Beryx splendens* sont à prendre en compte de façon indispensable.

A

- Abe T (1959) New, rare or uncommon fishes from Japanese waters. VII. Description of a new species of *Beryx*. Japanese Journal of Ichthyology 157-163
- Aboim MA (2005) Population genetics and evolutionary history of some deep-sea demersal fishes from the Azores - North Atlantic. PhD thesis University of Southampton, Faculty of Engineering Science and Mathematics, School of Ocean and Earth Science, 167 p.
- Aboim MA, Menezes GM, Schlitt T, Rogers AD (2005) Genetic structure and history of populations of the deep-sea fish *Helicolenus dactylopterus* (Delaroche 1809) inferred from mtDNA sequence analysis. Molecular Ecology 14:1343-1354
- Adachi K, Takagi K, Tanaka E, Yamada S, Kitakado T (2000) Age and growth of alfoncino *Beryx splendens* in the waters around the Izu Islands. Fisheries Science 66:232-240
- Adams DK, Mullineaux LS (2008) Supply of gastropod larvae to hydrothermal vents reflects transport from local larval sources. Limnology and Oceanography 53:1945-1955
- Akimoto S, Itoi S, Sezaki K, Borsa P, Watabe S (2006) Identification of alfoncino, *Beryx mollis* and *B. splendens* collected in Japan, based on the mitochondrial cytochrome *b* gene, and their comparison with those collected in New Caledonia. Fisheries Science 72(1):202-207
- Akimoto S, Kinoshita S, Sezaki K, Mitani I, Watabe S (2002) Identification of alfoncino and related fish species belonging to the genus *Beryx* with mitochondrial 16S rRNA gene and its application on their pelagic eggs. Fisheries Science 68:1242-1249
- Alabsi NM, Tanoue H, Komatsu T, Charef A, Mitani I, Kato M, Horii T, Aoki I, Miyazaki N (2011) Measurement of the Swimming Behavior of a Deep-water Fish, the Splendid Alfonso (*Beryx splendens*), in Captivity using Micro Data Loggers. Journal of Fisheries and Aquatic Science 6: 309-321
- Alekseev FE, Alekseeva EI, Trunov IA, Shlibanov VI (1986) Macroscale water circulation, ontogenic geographical differentiation and population structure of alfoncino, *Beryx splendens* Lowe, in the Atlantic Ocean. Int. Council. Explor. Sea Comm. Meet. (Hydrogr. Comm.: Pelagic Fish Comm.) C:10:1-16.
- Alory G, Vega A, Ganachaud A, Despinoy M (2006) Influence of upwelling, subsurface stratification, and heat fluxes on coastal sea surface temperature off southwestern New Caledonia. Journal of Geophysical Research 111:C07023
- Alvarado Bremer JR, Zhang L, Bulak JS, Ely B (1998) A polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism (PCR-RFLP) assay for discrimination of mitochondrial DNA from Florida and Northern subspecies of largemouth bass. Transactions of American Fisheries Society 127:507-511
- Anderson S, Bankier AT, Barrell BG, de Bruijn MHL, Coulson AR, Drouin J, Eperon IC, Nierlich DP, Roe BA, Sanger F, Schreier PH, Smith AJH, Staden R, Young IG (1981) Sequence and organization of the human mitochondrial genome. Nature 290:457-465
- Anderson OF, Clark MR (2003) Analysis of bycatch in the fishery for orange roughy, *Hoplostethus atlanticus*, on the South Tasman Rise. Journal of Marine and Freshwater Research 54:1-10
- Andréfouët S, Muller-Karger FE, Robinson JA, Kranenburg CJ, Torres-Pulliza D, Spraggins SA, Murch B (2006). Global assessment of modern coral reef extent and diversity for regional science and management applications: a view from space. Proc. 10th int. Coral Reef Symp. 1732-1745
- Andréfouët S, Torres-Pulliza D (2004) Atlas des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie, IFRECOR Nouvelle-Calédonie, IRD, Nouméa, 26 p + 22 planches
- Andreu AL, Martí R, Hirabo M (2002) Analysis of human mitochondrial DNA mutations. Methods in Molecular Biology 217:185-197
- Anibal J, Esteves E, Krug H, Da Silva HM (1998) Age and growth in the Alfonso, *Beryx splendens* (Berycidae) from the Azores (central eastern Atlantic). Italian Journal of Zoology 65(S):215-218
- Annala JH (1994) Report from the Fishery Assessment Plenary, May 1994: stock assessments and yield estimates. Unpublished report held in MAF Fisheries Greta Point library, Wellington, 242p.

- Anon (1995) Report of the on the biology and assessment of deep-sea fisheries resources. ICES CM 1995/Assess: 4, 91 pp.
- Anon (2001) Seamount closures. Seafood New Zealand, 21 p.
- Aoyama J, Nishida M, Tsukamoto K (2001) Molecular phylogeny and evolution of the freshwater eel, genus *Anguilla*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20:450-459
- Arnason U, Adegoké JA, Bodin K, Born EW, Esa YB, Gullberg A, Nilsson M, Short RV, Xu X, Janke A (2002) Mammalian mitogenomic relationships and the root of the eutherian tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99(12):8151-8156
- Arnason E, Pálsson S (1996) Mitochondrial cytochrome b DNA sequence variation of Atlantic cod, *Gadus morhua*, from Norway. *Molecular Ecology* 5:715-724
- Asmussen MA, Basten CJ (1994) Sampling theory for cytonuclear disequilibria. *Genetics* 138:1351-1363
- Aubert H, Lightner DV (2000) Identification of genetic populations of the Pacific blue shrimp *Penaeus stylirostris* of the Gulf of California, Mexico. *Marine Biology* 137:875-885
- Auzende JM, Grandperrin R, Bouniot E, Henin C, Lafoy Y, Richer de Forges B, Van De Beuque S, Virly S (1999) Marine resources of the economic zone of New Caledonia. *Oceanologica Acta* 22(6):557-566
- Avias J, Gonord H (1973) Existence dans la chaîne centrale de la Nouvelle-Calédonie (bassin de la Boghen et région du col d'Amieu) de horst de formations plissées à métamorphisme principal d'âge anté-Permien et très probablement Hercynien. *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D* 276 1, pp. 17-18
- Avise JC (1994) *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman and Hall, New York.
- Avise JC (2000) *Phylogeography – The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Avise JC, Neigel JE, Arnold J (1984) Demographic influences on mitochondrial DNA lineage survivorship in animal populations. *Journal of Molecular Evolution* 20:99-105
- Avise JC, Nelson W, Arnold J, Koehn R, Williams G (1990) The evolutionary genetic status of Icelandic eels. *Evolution* 44:1254-1262
- Awadalla P, Eyre-Walker A, Smith JM (1999) Linkage disequilibrium and recombination in hominid mitochondrial DNA. *Science* 286: 2524-2525

B

- Bailey KM, Stabeno PJ, Powers DA (1997) The role of larval retention and transport features in mortality and potential gene flow of walleye Pollock. *Journal of Fish Biology* 51:135-154
- Baker AJ, Daugherty CH, Colbourne R, McLennan JL (1995) Flightless brown kiwis of New Zealand possess extremely subdivided population structure and cryptic species like small mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 92:8254-8258
- Ball AO, Sedberry GR, Zatzoff MS, Chapman RW, Carlin JL (2000) Population structure of the wreckfish *Polyprion americanus* determined with microsatellite genetic markers. *Marine Biology* 137:1077-1090
- Bandelt H-J, Forster P, Röhl A (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16:37-48
- Barber PH, Palumbi SR, Erdmann MV, Moosa MK (2002) Sharp genetic breaks among populations of *Haptosquilla pulchella* (Stomatopoda) indicate limits to larval transport: patterns, causes, and consequences. *Molecular Ecology* 11(4):659-674
- Bard JP, Gonord H (1971) Découverte d'associations ante-sénoniennes à lawsonite, pumpellyite et glaucophane dans les "masses cristallophylliennes" paléozoïques du centre de la Nouvelle-Calédonie. *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser D* 273 3, pp. 280-283
- Barrowclough GF, Zink RM (2009) Funds enough, and time: mtDNA, nuDNA and the discovery of divergence. *Mol. Ecol.* 18:2934-2936

- Batiza R (1982) Abundances, distribution and sizes of volcanoes in the Pacific Ocean and implications for the origin of non-hotspot volcanoes. *Earth Planet. Sci. Lett.* 60:195-206
- Bayer SR, Mullineaux LS, Waller RG, Solow AR (2011) Reproductive traits of pioneer gastropod species colonizing deep-sea hydrothermal vents after an eruption. *Marine Biology* 158:181-192
- Bazin E, Glemin S, Galtier N (2006) Populations size does not influence mitochondrial genetic diversity in animals, *Science* 312: 570-572
- Becker JJ, Sandwell DT (2008) Global estimates of seafloor slope from single-beam ship soundings. *Journal of Geophysical Research* 113:C05028
- Berli 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 USA* 98:4563-4568
- Belkhir K, Borsa P, Raufaste N, Bonhomme F (1996-2001) GENETIX 4.02, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5171, Université de Montpellier II, Montpellier (France)
- Bentzen P, Taggart CT, Ruzzante DE, Cook D (1996) Microsatellite polymorphism and the population structure of cod (*Gadus morhua*) in the North West Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 2706-2721
- Berg LS (1958) System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. VEB Verlag der Wissenschaften, Berlin
- Berry OF (2006) Mitochondrial DNA and population size. *Lettres in Science Magazine* 314(5804):1388-1390
- Bérubé M, Aguilar A, Dendanto D, Larsen F, Notarbartolo-di-Sciara G, Sears R, Sigurjónsson J, Urban-Ramirez J, Palsbøll PJ (1998) Population genetic structure of North Atlantic, Mediterranean Sea and Sea of Cortez fin whales, *Balaenoptera physalus* (Linnaeus, 1758): analysis of mitochondrial and nuclear loci. *Molecular Ecology* 7:585-600
- Bibb MJ, Van Etten RA, Wright CT, Walberg MW, Clayton DA (1981) Sequence and gene organization of mouse mitochondrial DNA. *Cell* 26:167-180
- Billington N (2003) Mitochondrial DNA. Pages 59-100, in E. M. Hallerman, editor. *Population genetics: principles and applications for fisheries scientists*, American Fisheries Society, Bethesda, Maryland. (Book Chapter - invited)
- Biogeographic Information System for Seamounts. Poster. *Frontiers in Biogeography, the Inaugural Meeting of the International Biogeography Society*, Mesquite, Nevada.
- Birky CW (1988) Evolution and variation in plant chloroplast and mitochondrial genomes, pp. 23-53 in *Plant Evolutionary Biology* Chapman & Hall, London
- Boehlert GW, Genin A (1987) A review of the effects of seamounts on biological processes. In: Keating B, Fryer P, Batiza R, Boehlert G, eds. *Seamounts, islands and atolls, geophysical monograph 43*. Washington, DC: American Geophysical Union 319-334
- Boehlert GW, Mundy BC (1992) Distribution of ichthyoplankton around southeast hancock seamount, central North Pacific, summer 1984, winter 1985: data report. NOAA Technical Memorandum NMFS.SWFSC-176. 109p
- Boehlert GW, Mundy BC (1993) Ichthyoplankton Assemblages at Seamounts and Oceanic Islands. *Bulletin of Marine Science* 53(2):336-361
- Bonhomme M, Blancher A, Cuartero S, Chikhi L, Crouau-Roy B (2008) Origin and number of founders in an introduced insular primate: estimation from nuclear genetic data. *Molecular Ecology* 17:1009-1019
- Bradman H, Grewe P, Appleton B (2011) Direct comparison of mitochondrial markers for the analysis of swordfish population structure. *Fisheries Research* 109(1):95-99
- Broughton RE, Milam JE, Roe BA (2001) The complete sequence of zebrafish (*Danio rerio*) mitochondrial genome and evolutionary patterns in vertebrate mitochondrial DNA. *Genome Research* 11:1958-1967
- Busakhin SV (1982) Systematics and distribution of the family Berycidae (Osteichthyes) in the World Ocean. *Journal Ichthyol* 22(6):1-21

Byrkjedal I, Rees DJ, Christiansen JS, Fevolden SE (2008) The taxonomic status of *Theragra finnmarchica* Koefoed, 1956 (Teleostei: Gadidae): perspectives from morphological and molecular data. *Journal of Fish Biology* 73:1183-1200

C

- Campbell R, Hobday AJ (2003) Swordfish - Environment - Seamount - Fishery interactions off eastern Australia. Report to the Australian Fisheries Management Authority. CSIRO Marine Research, Hobart, Australia, 97 pp.
- Cann RL, Stoneking M, Wilson AC (1987) Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325:31-36
- Cantatore P, Roberti M, Pesole G, Ludovico A, Milella F, Gadaleta MN, Saccone C (1994) Evolutionary analysis of cytochrome b sequences in some perciformes: evidence for a slower rate of evolution than in Mammals. *Journal of Molecular Evolution* 39:589-597
- Carlsson J, Shephard S, Coughlan J, Trueman C, Rogan E, Cross T (2011) Fine-scale population structure in a deep-sea teleost (orange roughy, *Hoplostethus atlanticus*). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 58(6): 627-636
- Carr SM, Marshall HD (1991) Detection of intraspecific DNA sequence variation in the mitochondrial cyt b gene of Atlantic cod *Gadus morhua* by the polymerase chain reaction. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48:48-52
- Carron MJ, Vogt PR, Jung WY (2001) A proposed international long-term project to systematically map the world's ocean floors from beach to trench: GOMaP (Global Ocean Mapping Program), *Inter. Hydr. Rev.* 2(3):49-55
- Castelin M, Lambourdière J, Boisselier MC, Lozouet P, Couloux A, Cruaud C, Samadi S (2010) Hidden diversity and endemism on seamounts : focus on poorly dispersive neogastropods. *Biological Journal of the Linnean Society* 100(2):420-438
- Chakraborty R, Kimmel M (1999) Statistics of microsatellite loci: Estimation of mutation rate and pattern of population expansion, p.139-150. In D.B. Goldstein & C. Schlötterer (eds.), *Microsatellites: Evolution and applications*. Oxford University Press, New York, 368 p.
- Chaturvedi A, Mohindra V, Singh RK, Lal KK, Punia P, Bhaskar R, Mandal A, Narain L, Lakra WS (2010) Population genetic structure and phylogeography of cyprinid fish, *Labeo dero* (Hamilton, 1822) inferred from allozyme and microsatellite DNA marker analysis. *Molecular Biology Reports* 38(5):3513-29
- Chen WJ (2001) La répétitivité des clades comme critère de fiabilité : application à la phylogénie des Acanthomorpha (Teleostei) et des Notothenioidei (acantomorphes antarctiques). Thèse de doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie, 344 p.
- Chenoweth SF, Hughes JM, Keenan CP, Lavery S (1998) Concordance between dispersal and mitochondrial gene flow: isolation by distance in a tropical teleost, *Lates calcarifer* (Australian barramundi). *Heredity* 80:187-197
- Cheung WWL, Watson R, Morato T, Pitcher TJ, Pauly D (2007) Intrinsic vulnerability in the global fish catch. *Marine Ecology Progress Series* 333:1-12
- Chevalier JP (1971) Les scléractiniaires de la Mélanésie française (Nouvelle-Calédonie, îles Chesterfield, îles Loyauté, Nouvelles-Hébrides), Première Partie. In: Fondation Singer-Polignac (Ed.), *Expédition française sur les récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie*. Paris, 307 pp.
- Chiang TY, Lee TW, Hsu KC, Kuo CH, Lin DY, Lin HD (2011) Population Structure in the Endangered Cyprinid Fish *Pararashbora moltrechti* in Taiwan, Based on Mitochondrial and Microsatellite DNAs. *Zoological Science* 28(9):642-51
- Chikuni S (1971) Groundfish on the seamounts in the North Pacific. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography* 19:1-14 (In Japanese, English translation held by the Fisheries Research Board of Canada)
- Chistiakov DA, Hellemans B, Volckaert FAM (2006) Microsatellites and their genomic distribution, evolution, function and applications. A review with special reference to fish genetics. *Aquaculture* 255:1-29
- Clark M (1995) Experience with the management of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) in New Zealand, and the effects of commercial fishing on stocks

- over the period 1980-1993. In Deep-water fisheries of the North Atlantic Slope (Hopper, A. G., ed.), p. 421. Boston: Kluwer Academic Publishers.
- Clark M, Anderson O, Francis RIC, Tracey D (2000) The effects of commercial exploitation on orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) from the continental slope of the Chatham Rise, New Zealand, from 1979 to 1997. *Fisheries Research* 45:217-238
- Clark MR, Koslow JA (2007) Impacts of Fisheries on Seamounts. In: Pitcher TJ, Clark MR, Haggan N, Santos RS (Eds), *Seamounts: Ecology, Conservation and Management*. Blackwell, Oxford, 413-441 pp.
- Clark MR, O'Driscoll RL (2003) Deepwater fisheries and aspects of their impact on seamount habitat in New Zealand. *J Northwest Atl Fish Sci* 31:441-458
- Clark MR, Rowden AA, Schlacher T, Williams A, Consalvey M, Stocks KI, Rogers AD, O'Hara TD, White M, Shank TM, Hall-Spencer JM (2010) The ecology of seamounts: structure, function, and human impacts. *Annual Review of Marine Science* 2:253-278
- Clavier J, Bour W, Chevillon C, Douillet P, Garrigue C, Kulbicki M, Richer de Forges B (1995) Programme LAGON « Connaissances et mise en valeur du lagon de Nouvelle-Calédonie » : le bilan. ORSTOM Éditions, Nouméa, 70 p.
- Clayton DA (1982) Replication of animal mitochondrial DNA. *Cell* 28:693-705
- Cluzel D, Chiron D, Courme MD (1998) Discordance de l'Eocène supérieur et événements pré-obduction en Nouvelle-Calédonie. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série II. Sciences de la Terre et des Planètes* 327(7):485-491
- Cluzel D, Meffre S (2002) L'unité de la Boghen (Nouvelle-Calédonie, Pacifique sud-ouest) : un complexe d'accrétion jurassique. Données radiochronologiques préliminaires U-Pb sur les zircons détritiques. *C. R. Géoscience* 334(11):867-874
- Cluzel D, Picard C, Aitchison JC, Laporte C, Meffre S, Parat F (1997) La Nappe de Poya (ex-Formation des basaltes) de Nouvelle-Calédonie (Pacifique sud-ouest), un plateau océanique Campanien-Paléocène supérieur obducté à l'Eocène supérieur, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA* 324:443-451
- Corsini M, Economidis PS (1999) Distribution extension of two Lessepsian migrants found in the marine area of the island of Rhodes (Aegean Sea, Greece). *Cybium* 23(2):195-199
- Corsini M, Kondylatos G, Economidis PS (2002) Lessepsian migrant *Fistularia commersonii* from the Rhodes marine area. *Journal of Fish Biology* 61:1061-1062
- Corsini Foka M, Kondylatos G, Economidis PS (2004) Occurrence of the lessepsian species *Portunus pelagicus* (Crustacea) and *Apogon pharaonis* (Pisces) in the marine area of Rhodes Island. *Mediterranean Marine Science* 5(1):83-89
- Costello MJ, Cheung A, De Hauwere N (2010) Surface area and the seabed area, volume, depth, slope, and topographic variation for the World's seas, oceans, and countries *Environ. Sci. Technol.* 44(23):8821-8828
- Craig CH, Sandwell DT (1988) Global distribution of Seamounts from Seasat Profiles. *Journal of Geophysical Research* 93:10408-10420
- Crawford AM, Cuthbertson RP (1996) Mutations in sheep microsatellites. *Genome Research* 6:876-879
- Cuvier G, Valenciennes A (1829) *Histoire naturelle des poissons*. Tome troisième. Suite du Livre troisième. Des percoïdes à dorsale unique à sept rayons branchiaux et à dents en velours ou en cardes. *Hist. Nat. Poiss. I-XXVIII* + 2 pp. + 1-500.
-
- D
- D'Amato ME, Carvalho GR (2005) Population genetic structure and history of the long-tailed hake, *Macruronus magellanicus*, in the SW Atlantic as revealed by mtDNA RFLP analysis. *ICES Journal of Marine Science* 62:247-255
- Daniel J (1982) Présentation générale de l'arc des Nouvelles-Hébrides. In : *Contribution à l'étude géodynamique du Sud-Ouest Pacifique*. Travaux et documents de l'ORSTOM 147:31-37

- Debes PV, Zachos FE, Hanel R (2008) Mitochondrial phylogeography of the European sprat (*Sprattus sprattus* L., Clupeidae) reveals isolated climatically vulnerable populations in the Mediterranean Sea and range expansion in the northeast Atlantic. *Molecular Ecology* 17(17):3873-3888
- Diaz-Almela E, Boudry P, Launey S, Bonhomme F, Lapègue S (2004) Reduced female gene flow in the European flat oyster *Ostrea edulis*. *Journal of Heredity* 95(6):510-516
- Donguy JR, Hénin C (1981) An expendable bathythermograph and sea surface temperature experiment in the eastern and western Pacific. In : Meeting on Time Ser. Of Ocean Measurements, Tokyo 11-15 mai 1971
- Donguy J-R, Hénin C, Rougerie F (1976) Les contre-courants dans le Pacifique tropical sud-ouest. *Cahiers ORSTOM. Série Océanographie* 14(1):15-26
- Dubochkin AS, Kotlyar AN (1989) On the feeding of alfoncino (*Beryx splendens*). *J. Ichthyol.* 29(5):1-8
- Dubois J, Launay J, Récy J, Marshall J (1977) New Hebrides Trench: Subduction rate from associated lithospheric bulge. *Canadian Journal of Earth Sciences* 14:250-255
- Durand JD, Collet A, Chow S, Guinand B, Borsa P (2005) Nuclear and mitochondrial DNA markers indicate unidirectional gene flow of Indo-Pacific to Atlantic bigeye tuna (*Thunnus obesus*) populations, and their admixture off southern Africa. *Marine Biology* 147:313-322
- Dürr J, González JA (2002) Feeding habits of *Beryx splendens* and *Beryx decadactylus* (Berycidae) off the Canary Islands, *Fish Res* 54(3):363-374

E

- Elliot NG, Smolenski AJ, Ward RD (1994) Allozyme and mitochondrial DNA variation in orange roughy, *Hoplostethus atlanticus* (Teleostei, Trachichthyidae) - little differentiation between Australian and North Atlantic populations. *Marine Biology* 119:621-627

- Elmerot C, Arnason U, Gojobori T, Janke A (2002) The mitochondrial genome of the pufferfish, *Fugu rubripes*, and ordinal teleostean relationships. *Gene* 295:163-172
- Emery AR (1972) Eddy formation from an oceanic island: ecological effects. *Caribbean Journal of Science* 12:121-128
- Estoup A, Wilson IJ, Sullivan C, Cornuet JM, Moritz C (2001) Inferring population history from microsatellite and enzyme data in serially introduced cane toads, *Bufo marinus*. *Genetics* 159:1671-1687
- Excoffier LG, Laval, Schneider S (2005) Arlequin 3.01: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47-50
- Excoffier LG, Smouse PE, Quattro JM (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131:479-491
- Eyre-Walker A (2006) Evolution. Size does not matter for mitochondrial DNA, *Science* 312: 537-538
- Eyre-Walker A, Smith NH, Maynard Smith J (1999) How clonal are human mitochondria? *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266:477-483
- Eytan RI, Hellberg ME (2010) Nuclear and mitochondrial sequence data reveal and conceal different demographic histories and population genetic processes in Caribbean reef fishes. *Evolution* 64: 3380-3397

F

- Faleyev VI, Udintsev GB, Agapova GV, Domanitskiy YEA, Marova NA (1977) Data on the maximum depths of trenches in the world ocean. *Oceanology* 17(3):311-313
- Feijoo M, Lessa EP, Loizaga de Castro R, Crespo EA (2011) Mitochondrial and microsatellite assessment of population structure of South American sea lion (*Otaria flavescens*) in the Southwestern Atlantic Ocean. *Marine Biology* 158(8):1857-1867

- Felsenstein J (1989) PHYLIP - phylogeny inference package (version 3.69). *Cladistics* 5:164-166
- Flamand B, Cabioch G, Payri CE, Pelletier B (2008) Nature and biological composition of the New Caledonian outer barrier reef slopes. *Marine Geology* 250:157-179
- Fock H, Uiblein F, Köster F, Westernhagen H (2002) Biodiversity and species-environment relationships of the demersal fish assemblage at the Great Meteor Seamount (subtropical NE Atlantic), sampled by different trawls. *Marine Biology* 141:185-199
- Follesa MC, Mulas A, Porcu C, Cau A (2011) On the record of alfoncino *Beryx splendens* (Berycidae) in Sardinian seas (central-western Mediterranean). *Cybium* 35(1):77-78
- Fonteneau A (1991) Monts sous-marins et thons dans l'Atlantique tropical est. *Aquat. Living Resour* 4(1):13-25
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (2010) *FAO Yearbook. Fishery and Aquaculture Statistics, 2008*. Rome, FAO. 590 p.
- Ford EB (1940) Polymorphism and taxonomy. In *The new systematics*, ed. Huxley J, pp 493-513. Oxford: Clarendon Press.
- Ford EB (1965) *Genetic polymorphism*. Cambridge, MA: The MIT Press.
- Forman RTT (1983) Corridors in a landscape: their ecological structure and function. *Ekol CSSR* 2:375-387.
- Forman RTT (1995) *Landscape mosaics. The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge, 632 p.
- Foster CB, Aswath K, Chanock SJ, McKay HF, Peters U (2006) Polymorphism analysis of six selenoprotein genes: support for a selective sweep at the glutathione peroxidase 1 locus (3p21) in Asian populations. *BMC Genetics* 7:56
- Fourmanoir P (1976) Formes post-larvaires et juvéniles des poissons côtiers pris au chalut pélagique dans le Sud-ouest Pacifique. *Cah. Pac.* 19:47-88
- Frankham R (2005) Genetics and extinction. *Biological conservation* 126:131-140
- Fricke R (1999) *Fishes of the Mascarene Islands (Réunion, Mauritius, Rodriguez): an annotated checklist, with descriptions of new species.*, Koeltz Scientific Books, Koenigstein, *Theses Zoologicae*, Vol. 31:759 p.
- Friess C, Sedberry GR (2011a) Genetic evidence for a single stock of the deep-sea teleost *Beryx decadactylus* in the North Atlantic Ocean as inferred from mtDNA control region analysis. *Journal of Fish Biology* 78:466-478
- Friess C, Sedberry GR (2011b) Age, growth, and spawning season of red bream (*Beryx decadactylus*) off the southeastern United States. *Fishery Bulletin* 109(1):20-33
- Froese R, Sampang A (2004) Taxonomy and biology of seamount fishes. In: T. Morato and D. Pauly (eds.), *Seamounts: Biodiversity and Fisheries*, Fisheries Centre Research Reports 12(5):25-31
- Fu YX (1997) Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147:915-925
- Fu YX, Arnold J (1992) Dynamics of cytonuclear disequilibria in finite populations and comparison with a two-locus nuclear system. *Theoretical Population Biology* 41:1-25

G

- Galtier N, Nabholz B, Glemin S, Hurst G (2009) Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: a reappraisal. *Molecular Ecology* 18:4541-4550
- Gavagnin P, Garibaldi F, Oris Relini L, Palandri G (1992) Cattura di un raro pesce bericiforme nelle acque profonde del Mar Ligure. *Oebalia* 17(suppl.):57-60
- Genin A, Boehlert GW (1985) Dynamics of temperature and chlorophyll structures above a seamount: an oceanic experiment. *Journal of Marine Research* 43:907-924
- Golani D (1996) The marine ichthyofauna of the Eastern Levant - History, inventory, and characterization. *Israel Journal of Zoology* 42:15-55

- Golani D, Orsi-Relini DL, Massuti E, Quignard JP (2002) CIESM Atlas of exotic species in the Mediterranean. Vol. 1 Fishes (Briand F, ed.) Monaco CIESM Publishers 256 p.
- Goldstein DB, Linares AR, Cavalli-Sforza LL, Feldman MW (1995) An evaluation of genetic distances for use with microsatellite loci. *Genetics* 139:463-471
- Goldstein DB, Schlötterer C (1999) *Microsatellites: Evolution and Applications*. Oxford University Press, New York, 368p.
- Gomes TM, Sola E, Grós MP, Menezes G, Pinho MR (1998) Trophic relationships and feeding habits of demersal fishes from the Azores: importance to multispecies assessment. ICES C.M. 1998/O:7 <http://www.horta.uac.pt/ppl/tmorato/pdf/Morato%20et%20al%201998%20ICES.PDF>
- González JA, Rico V, Lorenzo JM, Reis S, Pajuelo JG, Afonso-Dias M, Mendonça A, Krug HM, Pinho MR (2003) Sex and reproduction of the alfoncino *Beryx splendens* (Pisces Berycidae) from the Macaronesian archipelagos, *Journal of Applied Ichthyology* 19(2):104-108
- Gonzalez E, Zardoya R (2007) Relative role of life-history traits and historical factors in shaping genetic population structure of sardines (*Sardina pilchardus*). *BMC Evolutionary Biology* 7:197
- Gopal K, Tolley KA, Groeneveld JC, Matthee CA (2006) Mitochondrial DNA variation in spiny lobster *Palinurus delagoae* suggests genetically structured populations in the south-western Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 319:191-198
- Gorden HB, Hughes RL (1981) A study of rotating baroclinic nonlinear flow around an island. *Journal of Physical Oceanography* 11:1011-1014
- Grandperrin R, Farman R, Lorance P, Jomessy T, Hamel P, Laboute P, Labrosse P, Richer de Forges B, Séret B, Virly S (1997) Campagne HALIPRO 2 de chalutages exploratoires profonds dans le sud de la zone économique de Nouvelle-Calédonie (R.V. Tangaroa, 4-28 novembre 1996). ZoNéCo, Rapport de mission, 150 p.
- Grandperrin R, Lehodey P (1993) Etude de la pêche de poissons profonds dans la zone économique de Nouvelle-Calédonie. Rapport final. Nouméa: ORSTOM. *Conv. Sci. Mer, Biol. mar.* 6, 321 p.
- Grant WS, Bowen BW (1998) Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from the sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity* 89:415-426
- Graves JE, McDowell JR (2003) Population structure of the world's billfishes: a genetic perspective. *Marine and Freshwater Research* 54:287-298
- Grosberg RK, Cunningham CW (2001) Genetic structure in the sea: from populations to communities. In: Bertness MD, Gaines S, Hay ME, eds. *Marine community ecology*. Sunderland, MA: Sinauer Associates 61-84
- Gu X, Fu YX, Li WH, (1995) Maximum likelihood estimation of the heterogeneity of substitution rate among nucleotide sites. *Molecular Biology and Evolution* 12:546-557
- Gubbay S (2002) *Offshore Directory: Review of a selection of habitats, communities and species of the North-East Atlantic*. WWF-UK: North-East Atlantic Programme
- Guilcher A (1988) *Coral Reef Geomorphology*. J. Wiley & Sons Chichester, New York. ed., 228 pp.
- Guindon S, Gascuel O (2003) A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology* 52(5):696-704
- Guindon S, Lethiec F, Duroux P, Gascuel O (2005) PHYML Online – a web server for fast maximum likelihood-based phylogenetic inference. *Nucleic Acids Research* 33(2), Web Server issue W557-W559.
- Gyllesten UB, Wharton D, Josefsson A, Wilson AC (1991) Paternal inheritance of mitochondrial DNA in mice. *Nature* 352:255-257

H

- Hagelberg E, Goldman N, Lió P, Whelan S, Sciefenhövel W, Clegg JB, Bowden DK (1999) Evidence for mitochondrial recombination in a human population of island Melanesia. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266:485-492
- Halbach P, Kriete C, Prause B, Puteanus D (1989) Mechanisms to explain the platinum concentration in ferromanganese seamount crusts = Mécanismes expliquant la concentration du platine dans les croûtes des guyots à ferromanganèse. *Chemical geology* 76(1-2):95-106
- Hall TA (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41:95-98
- Hallerman EM (2003) Population genetics: principles and applications for fisheries scientists. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, 458 pp.
- Hancock JM (1999) Microsatellites and other simple sequences : genomic context and mutational mechanisms in: Goldstein DB & Schlötterer C (eds.). 1999. *Microsatellites Evolution and Applications* Oxford University Press, New York, USA. pp. 1-9
- Haney JC, Haury LR, Mullineaux LS, Fey CL (1995) Sea-bird aggregation at a deep North Pacific seamount. *Marine Biology* 123:1-9
- Hansen MM, Mensberg K-LD, Berg S (1999) Postglacial recolonization patterns and genetic relationships among whitefish (*Coregonus sp.*) populations in Denmark, inferred from mitochondrial DNA and microsatellite markers. *Molecular Ecology* 8:239-252
- Harpending HC, Sherry ST, Rogers AR, Stoneking M (1993) The genetic structure of ancient human populations. *Current Anthropology* 34:483-496
- Hauser L, Carvalho G (2008) Paradigm shifts in marine fisheries genetics: ugly hypotheses slain by beautiful facts. *Fish and Fisheries* 9:333-362
- Hauser L, Turan C, Carvalho GR (2001) Haplotype frequency distribution and discriminatory power of two mtDNA fragments in a marine pelagic teleost (Atlantic herring, *Clupea harengus*). *Heredity* 87:621-630
- Hayashi JI, Tagashira Y, Yoshida MC (1985) Absence of extensive recombination between inter- and intraspecies mitochondrial DNA in mammalian cells. *Exp. Cell Res.* 160:387-395
- 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
- Hedgecock DP, Barber PH, Edmands S (2007) Genetic approaches to measuring connectivity. *Oceanography* 20:70-79
- Heemstra PC (1986) Family Berycidae. In M.M. Smith and P.C. Heemstra, eds. *Smiths' sea fishes*. Springer-Verlag, Berlin 409-410
- Hein J (2002) Cobalt-rich ferromanganese crusts: global distribution, composition, origin and research activities. Presentation at a workshop on polymetallic massive sulphides and cobalt-rich ferromanganese crusts: status and prospects. ISA technical study (International Seabed Authority, Jamaica) 2:36-89
- Hein JR, Conrad TA, Staudigel H (2010) Seamount mineral deposits: a source of rare metals for high-technology industries. *Oceanography* 23:184-189
- Hellberg ME (1994) Relationships between inferred levels of gene flow and geographic distance in a philopatric coral, *Balanophyllia elegans*. *Evolution* 48:1829-1854
- Hellberg ME, Burton RS, Neigel JE, Palumbi SR (2002) Genetic assessment of connectivity among marine populations. *Bull. of Marine Science* 70:273-290
- Hempel G (1968) Biologische Arbeiten auf den Atlantischen Kuppenfahrten von FS "Meteor". *Naturwiss Rundschau* 21/3:108-113
- Hénin C (1982) Caractéristiques des températures et salinités de surface et leurs variabilités dans le Pacifique Sud-ouest. ORSTOM, Nouméa, Rapp. Scient. Tech. 28, 18 p.
- Hénin C, Cresswell GR (2005) Upwelling along the western barrier reef of New Caledonia. *Marine Freshwater Research* 56:1005-1010

- Hénin C, Guillerm JM, Chabert L (1984) Circulation superficielle autour de la Nouvelle-Calédonie (Surface currents around the New Caledonia). *Océanographie tropicale* 19(2):113-126
- Hewitt GM (2004) The structure of biodiversity - insights from molecular phylogeography. *Frontiers in Zoology* 1:4
- Hillier JK, Watts AB (2007) Global distribution of seamounts from ship-track bathymetry data. *Geophysical Research Letters* 34:L13304.1-L13304.5
- Hixson JE, Wong TN, Clayton DA (1986) Both the conserved stem-loop and divergent 5'-flanking sequences are required for initiation at the human mitochondrial origin of light-strand DNA replication. *Journal of Biological Chemistry* 261:2384-2390
- Hoarau G, Borsa P (2000) Extensive gene flow within sibling species in the deep-sea fish *Beryx splendens*. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sc. de la Vie* 323 :315-325
- Hogg NG (1972) Steady flow past an island with application to Bermuda. *Geophysical Fluid Dynamics* 4:55-81
- Hogg NG, Katz EJ, Sanford TB (1978) Eddies, Islands, and Mixing, *Journal of Geophysical Research* 83(C6): 2921-2938
- Holland KN, Grubbs RD (2007) Fish Visitors to Seamounts: Tunas and Bill Fish at Seamounts, in *Seamounts: Ecology, Fisheries & Conservation* (eds Pitcher TJ, Morato T, Hart PJB, Clark MR, Haggan N, Santos RS), Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK
- Holland KN, Kleiber P, Kajiura SM (1999) Different residence times of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, and bigeye tuna, *T. obesus*, found in mixed aggregations over a seamount. *Fish Bull* 97:392-395
- Holsinger KE (2010) Tajima's D, Fu's FS, Fay and Wu's H, and Zeng *et al.*'s E. <http://darwin.eeb.uconn.edu/eeb348/lecturenotes/molevol-tajima.pdf>
- Horn P, Forman J, Dunn M (2010) Feeding habits of alfoncino *Beryx splendens*. *Journal of Fish Biology* 76(10):2382-2400
- Hubbs CL (1959) Initial discoveries of fish faunas on seamounts and offshore banks in the Eastern Pacific. *Pacific Science* 13:311-316
- Huelsenbeck JP, Ronquist F (2001) MrBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17 :754-755
- Hutchinson WF, Carvalho GR, Rogers SI (2001) Marked genetic structuring in localised spawning populations of cod *Gadus morhua* in the North Sea and adjoining waters, as revealed by microsatellites. *Marine Ecol. Progress Series* 223:251-260
- Hwang UW, Park CJ, Yong TS, Kim W (2001) One-step PCR amplification of complete arthropod mitochondrial genomes. *Mol. Phylog. and Evol.* 19(3):345-352
-
- Ikegami N (2004) Estimation of migration of alfoncino *Beryx splendens* Lowe based on the result of tag-and-release experiment. *Fish. Biol. Oceanogr. Kuroshio* 5:65-70
- Ikenouye H (1969) Age determination by otolith of a japanese alfoncino, *Beryx splendens*, with special reference to growth. 1. *Tokyo Univ. Fish.* 55(2):91-98
- Innan H, Nordborg M (2002) Recombination or mutational hot spots in human mtDNA? *Molecular Biological Evolution* 19:1122-1127
- Inoue JG, Miya M, Tsukamoto K, Nishida M (2001) Complete mitochondrial DNA sequence of Conger myriaster (Teleostei: Anguilliformes): Novel gene order for vertebrate mitochondrial genomes and the phylogenetic implications for anguilliform families. *Journ. of Mol. Evol.* 51:311-320
- Inoue JG, Miya M, Tsukamoto K, Nishida M (2003) Basal actinopterygian relationships: a mitogenomic perspective on the phylogeny of the "ancient fish". *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26:110-120
- Inoue JG, Miya M, Tsukamoto K, Nishida M (2004) Mitogenomic evidence for the monophyly of elopomorph fishes (Teleostei) and the evolutionary origin of the leptocephalus larva. *Mol. Phylogenetics and Evol.* 32:274-286
- Irwin DM, Kocher TD, Wilson AC (1991) Evolution of the cytochrome b gene in mammals. *Journal of Molecular Evolution* 32:128-144

Ishiguro NB, Miya M, Inoue JG, Nishida M (2005) Sundasalanx (Sundasalangidae) is a progenetic clupeiform, not a closely-related group of salangids (Osmeriformes): mitogenomic evidence. *Journal of Fish Biology* 67:561-569

Ishiguro NB, Miya M, Nishida M (2003) Basal euteleostean relationships: a mitogenomic perspective on the phylogenetic reality of the "Protacanthopterygii". *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27:476-488

Isidro E (1996) Biology and population dynamics of selected demersal fish species of the Azores Archipelago. PhD Thesis, University of Liverpool, U.K.

Ivanin NA (1987) On the discovery of a juvenile *Beryx-alfonsino*. *Beryx splendens*, in the region of the north Australian trough of the Indian ocean. *Journal of Ichthyology* 27(3):171-172

J

Jaffré T, Bouchet P, Veillon JM (1998) Threatened plants of New Caledonia : Is the system of protected areas adequate? *Biodiversity and Conservation* 7(1):109-135

Jarne P, Lagoda PJJ (1996) Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in Ecology & Evolution* 11:424-429

Jones AS (1953) The isolation of bacteria nucleic acids using cetyltrimethylammonium bromide (Cetavlon). *Biochimica et Biophysica Acta* 10:607-612

Jones CJ, Edwards KJ, Castaglione S, Winfield MO, Sala F, van de Wiel C, Bredemeijer G, Vosman B, Matthes M, Daly A, Brettschneider R, Bettini P, Buiatti M, Maestri E, Malcevski A, Marmioli N, Aert R, Volckaert G, Rueda J, Linacero R, Vazquez A, Karp A (1997) Reproducibility testing of RAPD, AFLP and SSR markers in plants by a network of European laboratories. *Molecular Breeding* 3:381-390

K

Kakora AF (2003) Certain biological features of the slender beryx *Beryx splendens* (Berycidae) on an isolated seamount in the southwest Atlantic. *Journal of Ichthyology* 43:667-670

Kakora AF (2005) Alfoncino *Beryx splendens* (Berycidae) of the southwestern Atlantic. *Journal of Ichthyology* 45:55-61

Kanginakudru S, Metta M, Jakati RD, Nagaraju J (2008) Genetic evidence from Indian red jungle fowl corroborates multiple domestication of modern day chicken. *BMC Evolutionary Biology* 8:174

Kaschner K (2007) Air-breathing visitors to seamounts: Marine Mammals. Chapter 12 Section A. Pp 230-238 in Pitcher, T.J., Morato, T., Hart, P.J.B., Clark, M.R., Haggan, N. and Santos, R.S. (eds) *Seamounts: Ecology, Conservation and Management*. Fish and Aquatic Resources Series, Blackwell, Oxford, UK.

Kashi Y, King D, Soller M (1997). Simple sequence repeats as a source of quantitative genetic variation. *TIG* 13:74-78

Keane TM, Naughton TJ, McInerney JO (2004) ModelGenerator: amino acid and nucleotide substitution model selection, National University of Ireland, Maynooth, Ireland. <http://bioinf.nuim.ie/software/modelgenerator>

Keane TM, Creevey CJ, Pentony MM, Naughton TJ, McInerney JO (2006) Assessment of methods for amino acid matrix selection and their use on empirical data shows that ad hoc assumptions for choice of matrix are not justified. *BMC Evolutionary Biology* 6:29

Keene MJ, Tighe KA (1984) Beryciformes: development and relationships. Pages 383-398 in Moser HG, Richards WJ, Cohen DM, Fahay MP, Kendall AW, Richardson Jr and SL, eds. *Ontogeny and systematics of fishes*. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. No. 1.

Kenyon KE (1978) Indirect evidence of deep flow east of a North Pacific seamount. *Journal of the Oceanographical Society of Japan* 34:288-294

- Kim IC, Kweon HS, Kim YJ, Kim CB, Gye MC, Lee WO, Lee YS, Lee JS (2004) The complete mitochondrial genome of the javeline goby *Acanthogobius hasta* (Perciformes, Gobiidae) and phylogenetic considerations. *Gene* 336:147-153
- Kimura M (1953) "Stepping stone" model of population. *Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. Japan* 3 62-63
- Kimura M (1983) *Théorie neutraliste de l'évolution*. Ed Flammarion, 471 p.
- Kimura M, Weiss GH (1964) The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics* 49:561-576
- Kindlmann P, Burel F (2008) Connectivity measures: a review. *Landscape Ecol* 23:879-890
- Kitchingman A, Lai S, Morato T, Pauly D (2007a) How many seamounts are there and where are they located? In *Seamounts: ecology, fisheries, and conservation*; Blackwell Fisheries and Aquatic Resources Series 12; Pitcher TJ, Morato T, Hart PJB, Clark MR, Haggan N, Santos RS, Eds. Blackwell Publishing: Oxford, pp 26-40, 527pp.
- Kitchingman A, Lai S, Morato T, Pauly D (2007b) Seamount Abundances and Numbers, in Morato T., Pitcher T.J., Santos R., Hart P.J.B et Clark M. (dir.), *Seamounts: Ecology, Fisheries and Conservation*, Oxford, Blackwell Publishing, Fish and Aquatic Resources Series (FAR).
- Knutsen H, Jorde PE, Albert OT, Hoelzel AR, Stenseth NC (2007) Population genetic structure in the North Atlantic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*): influenced by oceanic current systems? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64:857-866.
- Kobata T, Imai M, Sugiura A, Toida S, Kuboshima Y, Tajima Y. (1992) Distribution of alfoncino, *Beryx splendens* Lowe, by marking method, age composition and fishing experiment. *Bull. Kanagawa Pref. Fish. Exp. Stn.* 13:41-51
- Kocher TD, Thomas WK, Meyer A, Edwards SV, Paabo S, Villablanca FX, Wilson AC (1989) Proceedings of the National Academy of Sciences USA 86(16):196-200
- Koslow JA, Gowlett-Holmes K, Lowry JK, O'Hara T, Poore GCB, Williams A (2001) Seamount benthic macrofauna off southern Tasmania: community structure and impacts of trawling. *Marine Ecology, Progress series* 213:111-125
- Kotlyar AN (1987) Age and growth of alfoncino, *Beryx splendens*. *J. Ichthyol.* 27(2):104-111
- Kvist L, Martens J, Nazarenko AA, Orell M (2003) Paternal Leakage of Mitochondrial DNA in the Great Tit (*Parus major*). *Molecular Biology and Evolution* 20(2):243-247
-
- L**
- Lande R (1988) Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241:1455-60
- Large P, Hammer C, Bergstad OA, Gordon JDM, Lorange P (2003) Deep-water fisheries of the Northeast Atlantic: II Assessment and management approaches. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 31:151-163
- Launay J, Dupont J, Monzier M, Poutchkovshi A, Bitoun G (1979) Esquisse géologique des rides et bassins sédimentaires dans la zone économique des 200 milles autour de la Nouvelle-Calédonie. *In : Les problèmes de la mer*. Nouméa, ORSTOM, 24 p.
- Lavoué S, Miya M, Inoue JG, Saitoh K, Ishiguro NB, Nishida M (2005) Molecular systematics of the gonorynchiform fishes (Teleostei) based on whole mitogenome sequences: Implications for higherlevel relationships within the Otocephala. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37:165-177
- Lee WJ, Conroy J, Huntting Howell W, Kocher TD (1995) Structure and evolution of teleost mitochondrial control regions. *Journal of Molecular Evolution* 41:54-66
- Lefèvre J, Marchesiello P, Jourdain NC, Menkes C, Leroy A (2010) Weather regimes and orographic circulation around New Caledonia. *Mar Pollut Bull.* 61(7-12):413-31

- Lehodey P (1994) Les monts sous-marins de Nouvelle-Calédonie et leurs ressources halieutiques. Thèse de doctorat, Université Française du Pacifique, Papeete, 401 p.
- Lehodey P, Di Matteo A, Grandperrin R, Hoffschir C, Nunges C, Rivaton J. (1993) Etude du régime alimentaire de *Beryx splendens* sur les monts sous-marins de Nouvelle-Calédonie. In : Grandperrin R, Lehodey P. Etude de la pêche de poissons profonds dans la zone économique de Nouvelle-Calédonie : rapport final. Nouméa, ORSTOM (9):251-272. (Sciences de la Mer. Biologie Marine. Conventions 9)
- Lehodey P, Grandperrin R (1994) A study of the fishery and biology of *Beryx splendens* (alfonsin) in New Caledonia. Fisheries Newsletter 7:30-36
- Lehodey P, Grandperrin R (1996a) Age and growth of the alfonsino *Beryx splendens* over the seamounts off New Caledonia. Marine Biology 125:249-258
- Lehodey P, Grandperrin R (1996b) Influence of temperature and ENSO events on the growth of the deep demersal fish alfonsino, *Beryx splendens*, off New Caledonia in the western tropical South Pacific Ocean. Deep-Sea Research I 43:49-57
- Lehodey P, Grandperrin R, Marchal P (1997) Reproductive biology and ecology of a deep-demersal fish, alfonsino *Beryx splendens*, over the seamounts off New Caledonia. Marine Biology 128:17-27
- Lehodey P, Marchal P, Grandperrin R (1994) Modeling the distribution of alfonsino, *Beryx splendens*, over the seamounts of New Caledonia. Fish Bull 92:748-759
- Leis JM, Carson-Ewart BM (2000) Behaviour of pelagic larvae of four coral-reef fish species in the ocean and an atoll lagoon. Coral Reefs 19:247-257
- Lemaire C, Versini JJ, Bonhomme F (2005) Maintenance of genetic differentiation across a transition zone in the sea: discordance between nuclear and cytoplasmic markers. Journal of Evolutionary Biology 18:70-80
- Léon MEDE, Malkov A (1979) Estudio preliminar de la edad y acimiento del *Beryx splendens* Lowe del Atlantico Centro-Occidental. Rev. Cub.Inv. Pesq. 4(4):62-73
- Lester SE, Ruttenberg BI (2005) The relationship between pelagic larval duration and range size in tropical reef fishes : a synthetic analysis. Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B 272:585-591
- Levinson G, Gutman GA (1987) Slipped-strand mispairing: a major mechanism for DNA sequence evolution. Molecular Biology and Evolution 4:203-221
- Lewin R (1987) The unmasking of mitochondrial Eve. Science 238:24-26
- Litvinov F (2007) Fish Visitors to Seamounts: Aggregations of large pelagic sharks above Seamounts. Chapter 10 Section B. Pp 202-206 in Pitcher TJ, Morato T, Hart PJB, Clark MR, Haggan N, Santos RS (eds) Seamounts: Ecology, Conservation and Management. Fish and Aquatic Resources Series, Blackwell, Oxford, UK.
- Liu ZJ (2007) Fish genomics and genetic analytical technologies, with examples of their potential applications in management of fish genetic resources. Policy paper for FAO's Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture. In: Workshop on Status and Trends in Aquatic Genetic Resources---A basis for international policy, FAO Fisheries Proceedings 5 (eds. Devin Bartley, Brian Harvey, Roger Pullin), FAO, Rome, 145-179 pp.
- Liu ZJ, Cordes JF (2004) DNA marker technologies and their applications in aquaculture genetics. Aquaculture 238:1-37
- Liu JX, Gao TX, Yokogawa K, Zhang YP (2006) Differential population structuring and demographic history of two closely related fish species, Japanese sea bass (*Lateolabrax japonicus*) and spotted sea bass (*Lateolabrax maculatus*) in Northwestern Pacific. Molecular Phylogenetics and Evolution 39(3):799-811
- Liu M, Lu ZC, Gao TX, Yanagimoto T, Sakurai Y (2010) Remarkably low mtDNA control-region diversity and shallow population structure in Pacific cod *Gadus macrocephalus*. Journal of Fish Biology 77(5):1071-1082
- Lowe, R.T., 1834. Character of a new genus *Leirus*, and of several new species of fishes from Madeira. Proc. Zool. Soc. Lond. 142-144 pp.
- Loxdale HD, Lushai G (1998) Molecular markers in entomology. Bull Entomol Res 88:577-600

- Lundsten L, Barry JP, Cailliet GM, Clague DA, DeVogelaere AP, Geller JB (2009) Benthic Invertebrate Communities on Three Seamounts off Southern and Central California, USA. *Marine Ecology Progress Series* 374:23-32
- Lundy CJ, Moran P, Rico C, Milner RS, Hewitt GM (1999) Macrogeographical population differentiation in oceanic environments: a case study of European hake (*Merluccius merluccius*), a commercially important fish. *Molecular Ecology* 8:1889-1898
- Lundy CJ, Rico C, Hewitt GM (2000) Temporal and spatial genetic variation in spawning grounds of European hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay. *Molecular Ecology* 9:2067-2079
- Lutz RA, Jablonski D, Rhoads DC, Turner RD (1980) Larval dispersal of a deep-sea hydrothermal vent bivalve from the Galapagos Rift. *Marine Biology* 57:127-133
- Lutz RA, Rhoads DC, Jablonski D, Turner RD (1979) High larval dispersal capability of a deep-sea hydrothermal vent bivalve from the Galapagos Rift. *American Zoologist* 19:927
- Lydeard C, Roe KJ (1997) The phylogenetic utility of the mitochondrial cytochrome b gene for inferring relationships among Actinopterygian fishes. In: Kocher, T.D. and Stepien, C.A., Editors, 1997. *Molecular Systematics of Fishes*, Academic Press, San Diego 285–303 pp.

M

- Mabuchi K, Miya M, Azuma Y, Nishida M (2007) Independent evolution of the specialized pharyngeal jaw apparatus in cichlid and labrid fishes. *BMC Evolution Biology* 7:10
- Mace PM, Fenaughty JM, Coburn RP, Doonan IJ (1990) Growth and productivity of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) on the North Chatham Rise. *N.Z. J. Mar. Freshwater Res.* 24:105-119
- Macey JR, Schulte JA, Larson A, Papenfuss TJ (1998) Tandem duplication via light-strand synthesis may provide a precursor for mitochondrial genomic rearrangement. *Molecular Biology and Evolution* 15:71-75
- Magoulas A (1998) Application of molecular markers to aquaculture and broodstock management with special emphasis on microsatellite DNA. *Cahiers Options Mediterrannes* 34:153-168
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27(2):209-220
- Martin AP, Humphreys R, Palumbi SR (1992) Population genetic structure of the armourhead, *Pseudopentaceros wheeleri*, in the North Pacific Ocean: application of the polymerase chain reaction to fisheries populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49:2368-2391
- Massey BR, PL Horn (1990) Growth and age structure of alfonsino (*Beryx splendens*) from the lower east coast, North Island, New Zealand. *N. Z. J. Mar Freshw Res* 24:121-136
- Masuda H, Amaoka K, Araga C, Uyeno T, Yoshino T (1984) The fishes of the Japanese Archipelago. Vol. 1. Tokai University Press, Tokyo, Japan. 437 p.
- Masuzawa T, Kurata Y, Onishi K (1975) Results of group study on a population of demersal fishes in waters from Sagami Bay to southern Izu Islands: population ecology of Japanese alfonsino and other demersal fishes. *Japan Aquatic Resources Conservation Association, Fishery Research Report* 28, 1–105 (in Japanese; English translation held by the NIWA library, Wellington, New Zealand)
- Maul GE (1981) Berycidae. In: Fischer W, Bianchi G, Scott WB. (Eds.), *Fiches FAO d'Identification des espèces pour les besoins de la pêche Atlantique centre-est. Zones de pêche* 34, 47 (en partie), Vol. I. FAO, Ottawa, pag. var.
- Maul GE (1986) Berycidae. Pp. 740-742 In: Whitehead, P.J.P., M.L. Bauchot, J.C. Hureau, J. Nielsen & E. Tortonese (Eds). *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean, Volume II*. Paris: UNESCO. 1473 pp.
- Maul GE (1990) Berycidae. In: Quérou JC, Hureau JC, Karrer C, Post A, Saldanha L (Eds.), *Check-list of the Fishes of the Eastern Tropical Atlantic, vol. II*. UNESCO, Paris, 626 pp.
- McAllister DE, Baquero J, Spiller G, Campbell RA (1999) Global trawling ground survey. *Ocean Voice International: Marine Conservation Biology Institute, World Resources Institute*.

- McClain CR (2007) Seamounts: identity crisis or split personality? *Journal of Biogeography* 34:2001-2008
- McClain CR, Lundsten L, Ream M, Barry JP, DeVogelaere AP (2009) Endemism, Biogeography, Composition, and Community Structure On a Northeast Pacific Seamount. *PLoS ONE* 4(1):e4141. Open Access Article
- Menard HW (1964) *Marine Geology of the Pacific*. McGraw-Hill, NY, 271 pp.
- Meyer A (1994) Shortcomings of the cytochrome b gene as a molecular marker. *Tree* 9:278-280
- Miller MP, Bellinger RM, Forsman ED, Haig SM (2006) Effects of historical climate change, habitat connectivity and vicariance on the genetic structure and diversity across the range of the red tree vole (*Phenacomys longicaudus*). *Molecular Ecology* 15:145-159
- Miya M, Nishida M (1999) Organization of the mitochondrial genome of a deep-sea fish, *Gonostoma gracile* (Teleostei: Stomiiformes): first example of transfer RNA gene rearrangements in bony fishes. *Marine Biotechnology* 1:416-426
- Miya M, Nishida M (2000) Use of mitogenomic information in teleostean molecular phylogenetics: a tree-based exploration under the maximum-parsimony optimality criterion. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17:437-455
- Miya M, Kawaguchi A, Nishida M (2001) Mitogenomic exploration of higher teleostean phylogenies: a case study for moderate-scale evolutionary genomics with 38 newly determined complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Biology and Evolution* 18(11):1993-2009
- Miya M, Pietsch TW, Orr JW, Arnold RJ, Satoh TP, Shedlock AM, Ho HC, Shimazaki M, Yabe M, Nishida M (2010) Evolutionary history of anglerfishes (Teleostei: Lophiiformes): a mitogenomic perspective. *BMC Evolutionary Biology* 23:10-58
- Miya M, Satoh TP, Nishida M (2005) The phylogenetic position of toadfishes (order Batrachoidiformes) in the higher ray-finned fish as inferred from partitioned Bayesian analysis of 102 whole mitochondrial genome sequences. *Biol. J. Linn. Soc.* 85:289-306
- Miya M, Takeshima H, Endo H, Ishiguro NB, Inoue JG, Mukai T, Satoh TP, Yamaguchi M, Kawaguchi A, Mabuchi K, Shirai SM, Nishida M (2003) Major patterns of higher teleostean phylogenies: a new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26(1):121-138
- Moller PR, Nielsen JG, Fossen I (2003) Fish migration: Patagonian toothfish found off Greenland - This catch is evidence of transequatorial migration by a cold-water Antarctic fish. *Nature* 421(6923):599-599
- Monteiro LR, Ramos JR, Furness RW, del Nevo AJ (1996) Movements, morphology, breeding, molt diet and feeding of seabirds in the Azores. *Colon Waterbirds* 19:82-97
- Monzier M (1993) Un modèle de collision arc insulaire-ride océanique. Evolution sismo-tectonique et pétrologique des volcanites de la zone d'affrontement arc des Nouvelles-Hébrides - ride des Loyauté. *Thèse Université Française du Pacifique*, Nouméa, 2 vol., 322 p., 1 carte annexe
- Moore W (1995) Inferring phylogenies from mtDNA variation: mitochondrial gene trees versus nuclear-gene trees. *Evolution* 49:718-726
- Moore JA (2002) Berycidae. Alfosinos. p. 1189-1191. In K.E. Carpenter (ed.) *FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Atlantic. Vol. 2: Bony fishes part 1 (Acipenseridae to Grammatidae)*.
- Moore JA, Vecchione M, Collette BB, Gibbons R, Hartel KE (2004) Selected fauna of Bear Seamount (New England Seamount Chain), and the presence of "natural invader" species. *Arch. Fish. Mar. Res.* 51(1-3):241-250
- Moore JA, Vecchione M, Collette BB, Gibbons R, Hartel KE, Galbraith JK, Turnipseed M, Southworth M, Watkins E (2003) Biodiversity of Bear Seamount, New England Seamount Chain: Results of exploratory trawling. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 31:363-372
- Mora MS, Lessa EP, Cutrera AP, Kittlein MJ, Vasallo AI (2007) Phylogeographical structure in the subterranean tuco-tuco *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae): contrasting the demographic consequences of regional and habitat specific histories. *Molecular Ecology* 16:3453-3465

- Morato T, Clark M (2007) Seamount fishes : ecology and life histories (Chapitre #9) 170-188. In: Pitcher TJ, Morato T, Hart PJB, Clark M, Haggan N, Santos R (eds). Seamounts: Ecology, Fisheries and Conservation. Fish and Aquatic Resources Series, Blackwell, Oxford, UK.
- Morato T, Cheung WWL, Pitcher TJ (2004) Additions to Froese and Sampang's checklist of seamount fishes. In : Seamounts: Biodiversity and Fisheries (eds. Morato T & Pauly D). Fisheries Centre Research Reports 12(5) Appendix 1:1-6. Fisheries Center, University of British Columbia, Canada.
- Morato T, Cheung WWL, Pitcher TJ (2006a) Vulnerability of seamount fish to fishing: fuzzy analysis of lifehistory attributes. Journal of Fish Biology 68(1):209-221
- Morato T, Watson R, Pitcher TJ, Pauly D (2006b) Fishing down the deep. Fish and Fisheries 7:24-34
- Morato T, Hoyle SD, Allain V, Nicol SJ (2010a) Seamounts are hotspots of pelagic biodiversity in the open ocean. Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America 107(21):9707-9711
- Morato T, Hoyle SD, Allain V, Nicol SJ (2010b) Tuna Longline Fishing around West and Central Pacific Seamounts. PLoS ONE 5(12): e14453. doi:10.1371/journal.pone.0014453
- Morato T, Varkey DA, Damaso C, Machete M, Santos M, Prieto R, Santos RS, Pitcher TJ (2008) Evidence of a seamount effect on aggregating visitors. Mar. Ecol. Prog. Ser. 357:23-32
- Moritz C, Brown WM (1987) Tandem duplications in animal mitochondrial DNAs: variation in incidence and gene content among lizards. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 84:7183-7187
- Moritz C, Hillis DM (1996) Molecular systematics: Context and controversies, p.1-13. In D.M. Hillis, C. Moritz & B.K. Mable (eds.), Molecular systematics, 2nd edition. Sinauer Associates, Massachusetts, 655 p.
- Mortensen PB, Buhl-Mortensen L, Gebruk AV, Krylova EM (2008) Occurrence of deep-water corals on the Mid-Atlantic Ridge based on MAR-ECO data. Deep-sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography 55(1-2):142-152
- Moseley H (1880) Deep-sea dredging and life in the deep sea. Nature 21: 543-547, 569-572, 591-593
- Mullineaux LS, Adams DK, Mills SW, Beaulieu SE (2010) Larvae from afar colonize deep-sea hydrothermal vents after a catastrophic eruption. Proc Natl Acad Sci 107:7829-7834
- Mullineaux LS, Mills SW (1997) A test of the larval retention hypothesis in seamount generated flows. Deep-Sea Research 44:745-770
- Mundy BC (1990) Development of larvae and juveniles of the alfonosinos, *Beryx splendens* and *B. decadactylus* (Berycidae, Beryciformes). Bulletin of Marine Science 46:257-273
- Muto EY, da Silva MHC, Vera GR, Leite SSM, Navarro DG, Rossi-Wongtschowski CLDB (2005) Alimenta,ção e rela,ções tr'oficas de peixes demersais da plataforma continental externa e talude superior da Região Sudeste-Sul do Brasil. São Paulo: Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo.
- Myers P, Lundrigan B, Tucker PK (1995) Molecular phylogenetics of oryzomyine rodents: The genus *Oligoryzomys*. Molecular Phylogenetics and Evolution 4:372-38

N

- Nakamura I, Inada T, Takeda M, Hatanaka H (1986) Important fishes trawled off Patagonia. Japan Marine Fishery Resource Research Center, Tokyo. 369 p.
- Nei M (1973) Analysis of gene diversity in subdivided populations. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 70: 3321-3323
- Nei M (1977) F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. Ann. Hum. Genet. 41: 225-233
- Nei M (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics 89:583-590
- Nei M (1987) Molecular Evolutionary Genetics. Columbia University Press, New York.

- Nei M, Tajima F (1981) DNA polymorphism detectable by restriction endonucleases. *Genetics* 97:145-163
- Nelson JS (1994) *Fishes of the world*. 3rd edition. John Wiley & Sons, Inc., New York. 600 p.
- Nelson JS, Hoddell RJ, Chou LM, Chan WK, Phang VPE (2000) Phylogeographic structure of false clownfish, *Amphiprion ocellaris*, explained by sea level changes on the Sunda shelf. *Marine Biology* 137:727-736
- Nesbo CL, Rueness EK, Iversen SA, Skagen DW, Jakobsen KS (2000) Phylogeography and population history of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.): A genealogical approach reveals genetic structuring among the eastern Atlantic stocks. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267:281-292
- Niklitschek EJ, Cornejo-Donoso J, Oyarzún C, Hernández E, Toledo P (2010), Developing seamount fishery produces localized reductions in abundance and changes in species composition of bycatch. *Marine Ecology* 31:168-182
- Nohara K, Takeuchi H, Tsuzaki T, Suzuki N, Tominaga O, Seikai T (2010) Genetic variability and stock structure of red tilefish *Branchiostegus japonicus* inferred from mtDNA sequence analysis. *Fisheries Science* 76(1):75-81
- Norris RD (2000) Pelagic species diversity, biogeography, and evolution. *Paleobiology* 26:236-258
- Norse EA, Brooke S, Cheug WWL, Clark MR, Ekeland I, Froese R, Gjerde K, Haedrich RL, Heppel SS, Morato T, Morgan LE, Pauly D, Sumaila R, Watson R (2012) Sustainability of deep-sea fisheries. *Marine Policy* 36:307-320.

O

- O'Connell M, Wright JM (1997) Microsatellite DNA in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7:331-363
- O'Hara TD (2007) Seamounts: centres of endemism or species richness for ophiuroids? *Global Ecology and Biogeography* 16: 720-732
- Ojala D, Montoya J, Attardi G (1981) tRNA punctuation model of RNA processing in human mitochondria. *Nature* 290:470-474

- Okano K, Kambara H (1996) Fragment walking for long DNA sequencing by using a library as small as 16 primers. *Gene* 176:231-235
- Okumuş I, Çiftci Y (2003) Fish Population Genetics and Molecular Markers: II Molecular Markers and Their Applications in Fisheries and Aquaculture. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 3: 51-79
- Ollivier L (2002) *Eléments de génétique quantitative*, 2ème édition revue et augmentée, INRA, Mieux Comprendre, Masson.
- O'Reilly P, Wright JM (1995) The evolving technology of DNA fingerprinting and its application to fisheries and aquaculture. *Journal of Fish Biology* 47:29-55
- Orrell TM, Carpenter KE, Musik JA, Graves JE (2002) A Phylogenetic and Biogeographic Analysis of the Sparidae (Perciformes: Percoidae) Based on Cytochrome b Sequences. *Copeia* 3:618-631
- Orsi Relini L, Palandri G, Garibaldi F, Gavagnin PF (1995) First record of *Beryx splendens* (Osteichthyes, Berycidae) in the Mediterranean. *Histoire naturelle des poissons. Cybium* 19(3):317-319
- Orti G, Bell MA, Reimchen TE, Meyer A (1994) Global survey of mitochondrial DNA sequence in the threespine stick leback: Evidence for recent migrations. *Evolution* 48 608-622
- Ouillon S, Douillet P, Fichez R, Panche JY (2005) Enhancement of regional variations in salinity and temperature in a lagoon, New Caledonia. *CR Geoscience* 337:1509-1517

P

- Page RD (1996) TreeView: an application to display phylogenetic trees on personal computers. *Comput Appl Biosci* 12:357-58
- Pakendorf B, Stoneking M (2005) Mitochondrial DNA and human evolution. *Annu. Rev. Genomics Hum. Genet.* 6:165-83
- Palma RE, Rivera-Milla E, Salazar-Bravo J, Torres-Perez F, Pardiñas UFJ, Marquet PA, Spotorno AE, Meynard AP and Yates TL (2005) Phylogeography

- of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia, Sigmodontinae) in temperate South America. *J Mammal* 86:191-200
- Palumbi SR (1994) Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *A Rev Ecol Syst* 25:547-572
- Palumbi SR (2003) Population genetics, demographic connectivity and the design of marine reserves. *Ecological Applications* 13(1) Supplement S146-S158
- Palumbi SR, Baker CS (1994) Contrasting Population Structure from Nuclear Intron Sequences and mtDNA of Humpback Whales. *Molecular Biology and Evolution* 11:426-435
- Palumbi SR, Grabowsky G, Duda T, Geyer L, Tachino N (1997) Speciation and population genetic structure in tropical Pacific sea urchins. *Evolution* 51:1506-1517
- Parin NV, Mironov AN, Nesis KN (1997) Biology of the Nazca and Sala Y Gómez submarine ridges, an outpost of the Indo-West Pacific Fauna in the eastern Pacific Ocean: Composition, and distribution of the fauna, its communities and history. *Advances in Marine Biology* 32:145-242
- Paris JP (1981) Géologie de la Nouvelle-Calédonie. Un essai de synthèse. Mem. BRGM 113, 278 p.
- Parker PG, Allison A, Snow AA, Schug MD, Gregory C, Booton GC, Fuerst PA (1998) What molecules can tell us about populations: choosing and using a molecular marker. *Ecology* 79:361-382
- Parsons KE (1996) The genetic effects of larval dispersal depend on spatial scale and habitat characteristics. *Marine Biology* 126:403-414
- Paulay G, Meyer C (2002) Diversification in the tropical Pacific: comparisons between marine and terrestrial systems and the importance of founder speciation. *Integrative and Comparative Biology* 42:922-934
- Paulin C, Stewart A, Roberts C, McMillan P (1989) New Zealand fish: a complete guide. National Museum of New Zealand Miscellaneous Series No. 19. xiv+279 p.
- Paxton JR (1999) Berycidae. Alfonsinos. p. 2218-2220. In K.E. Carpenter and V.H. Niem (eds.) FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the WCP. Vol. 4. Bony fishes part 2 (Mugilidae to Carangidae). FAO, Rome
- Peijnenburg KTCA, Fauvelot C, Breeuwer JAJ, Menken SBJ (2006) Spatial and temporal genetic structure of the planktonic *Sagitta setosa* (Chaetognatha) in European seas as revealed by mitochondrial and nuclear DNA markers. *Molecular Ecology* 15:3319-3338
- Peng Z, Wang J, He S (2006) The complete mitochondrial genome of the helmet catfish *Cranoglanis boudierius* (Siluriformes: Cranoglanididae) and the phylogeny of otophysan fishes. *Gene* 376:290-297
- Perdices A, Doadrio I, Bermingham E (2005) Evolutionary history of the synbranchid eels (Teleostei : Synbranchidae) in Central America and the Caribbean islands inferred from their molecular phylogeny. *Source: molecular phylogenetics and evolution* 37(2):460-473
- Pereira SL (2000) Mitochondrial genome organization and vertebrate phylogenetics. *Gen. and Mol. Bio.* 23(4):745-752
- Pillon Y, Nooteboom HP (2009) A new species of *Symplocos* (Symplocaceae) from Mont Panié (New Caledonia). *Adansonia, sér. 3*, 31(1):191-196
- Pingree RD, Maddock L (1980) The Effects of Bottom Friction and Earth's Rotation on an Island's Wake. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 60, pp 499-508
- Pitcher TJ, Morato T, Hart PJB, Clark MR, Haggan N, Santos RS (2007) The depths of ignorance: An ecosystem evaluation framework for seamount ecology, fisheries and conservation. Pp. 476-488 in *Seamounts: Ecology, Conservation and Management*. T.J. Pitcher, T. Morato, P.J.B. Hart, M.R. Clark, N. Haggan, & R.S. Santos, eds, Fish and Aquatic Resources Series, Blackwell, Oxford, UK.
- Planes S (1993) Genetic differentiation in relation to restricted larval dispersal of the convict surgeonfish *Acanthurus triostegus* in French Polynesia. *Marine Ecology Progress Series* 98:237-246

Pshenichny AI, Kotlyar AN, Glukhov AA (1986) The fish resources of the thalassobathyl Atlantic Ocean. In *Biologicheskie resursy Atlanticheskogo okeana* [Biological Resources of the Atlantic Ocean] (Gershanovich, D. E., Sauskan, V. I. & Skarlato, O. A., eds), pp. 230–252. Moscow: Nauka Press (in Russian).

Psomadakis PN, Scacco U, Vacchi M (2006) Recent findings of some uncommon fishes from the central Tyrrhenian Sea. *Cybium* 2006, 30(4): 297-304

Q

Quéro JC, Dubuit MH, Fonteneau J, Morandau G, Vayne JJ (1990) Observations ichtyologiques effectuées en 1989. *Ann. Soc. Sci. nat. Cha. Mar.* 7(8):961-967

Querouil S (2002) Intérêts et limites de l'approche moléculaire pour aborder la biogéographie et la spéciation : l'exemple de quelques Mammifères d'Afrique tropicale. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 127(4):359-370

Questiau S, Eybert MC, Gaginskaya AR, Gielly L, Taberlet P (1998) Recent divergence between two morphologically different subspecies of bluethroat (Aves: Muscicapidae: *Luscinia svecica*) inferred from mitochondrial DNA sequence variation. *Molecular Ecology* 7:239-245

R

Rand DM (1996) Neutrality tests of molecular markers and the connection between DNA polymorphism, demography, and conservation biology. *Conservation Biology* 10:665-671

Randi E, Tabarroni C, Rimondi S, Lucchini V, Sfougaris A (2003) Phylogeography of the rock partridge (*Alectoris graeca*). *Molecular Ecology* 12:2201-2214

Raymond M, Rousset F (1995) Genepop (version 1.2), population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86:248-249

Relini M, Orsi Relini L (1997) The two species of Barracuda (Sphyraenidae) in the western Mediterranean. *Cybium* 21(2):216-222

Richer de Forges B (2000) La diversité du benthos marin de Nouvelle-Calédonie : de l'espèce à la notion de patrimoine. Thèse de doctorat du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 327 p.

Richer de Forges B (1998) La biodiversité du benthos de l'Indo-Pacifique : de l'espèce à la notion de patrimoine. Thèse du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 326p.

Richer de Forges B, Koslow JA, Poore GCB (2000) Diversity and endemism of the benthic seamount fauna in the southwest Pacific. *Nature* 405:944-947

Rico V, Lorenzo JM, González JA, Krug HM, Mendonça A, Gouveia E, Afonso Dias M (2001) Age and growth of the alfonsino *Beryx splendens* Lowe, 1834 from the Macronesian archipelagos. *Fisheries Research* 49: 233-240

Roberts C (2002) Deep impact: the rising toll of fishing in the deep sea. *Trends in Ecology and Evolution* 17(5):242-5

Rocha-Olivares A, Rosenblatt RH, Vetter RD (1999) Cryptic species of rockfishes (*Sebastes*: Scorpaenidae) in the Southern Hemisphere inferred from mitochondrial lineages. *Journal of Heredity* 90:404-411

Roden GI (1987) Effects of seamounts and seamount chains on ocean circulation and thermohaline structure. *Geophys Monogr.* 43:335-354

Rodriguez H, Geistlinger J, Berlyn G, Kahl G, Weising K (2000) Characterization of novel microsatellite loci isolated from the tropical dioecious tree *Simarouba amara*. *Primer Notes. Molecular Ecology* 9:489-504

Rogers AD (1994) The biology of seamounts. *Advances in marine biology* 30:305-350

Rogers AD, Baco A, Griffiths H, Hart T, Hall-Spencer JM (2007) Corals on Seamounts. Chapter 8. Pp 141-169 in Pitcher, T.J., Morato, T., Hart, P.J.B., Clark, M.R., Haggan, N. and Santos, R.S. (eds) *Seamounts: Ecology, Conservation and Management*. Fish and Aquatic Resources Series, Blackwell, Oxford, UK

Rogers AD, Gianni M (2010) The Implementation of UNGA Resolution 61/105 and 64/72 in the Management of Deep-Sea Fisheries on the High Seas. A report from the International Programme on the State of the Ocean.

<http://www.savethehighseas.org/publicdocs/61105-Implementation-finalreport.pdf>

- Rogers AR, Harpending (1992) H: Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Mol Biol Evol* 9(3):552-569
- Ronquist F, Huelsenbeck JP (2003) MrBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19 :1572-1574
- Roper CFE, Sweeney MJ, Nauen CE (1984) FAO species catalogue. VoU. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. FAO Fish: Synop., (125) Vol. 3 : 277 p.
- Rougerie F (1986) Le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie : spécificité hydrologique, dynamique et productivité. Etudes et Thèses, ORSTOM, Paris, 233p.
- Ruzzante DE, Taggart CT, Cook D (1998) A nuclear basis for shelf- and bank-scale population structure in northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*): Labrador to Georges Bank. *Mol Ecol* 7:1663-1680
- Ruzzante DE, Taggart CT, Cook D, Goddard S (1996) Genetic differentiation between inshore and offshore Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Newfoundland: microsatellite variation and antifreeze level. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53:634-645

S

-
- Saccone C, Giorgi CD, Gissi C, Pesole G, Reyes A (1999) Evolutionary genomics in Metazoa: the mitochondrial DNA as a model system. *Gene* 238:195-209
- Saitou N, Nei M (1987) Neighbor-joining Method. *Mol. Biol. Evol.* 4:406-425
- Sala-Bozano M, Ketmaier V, Mariani S (2009) Contrasting signals from multiple markers illuminate population connectivity in a marine fish. *Molecular Ecology* 18:4811-4826
- Samadi S, Botton L, Macpherson E, Richer de Forges B, Boisselier MC (2006) Seamount endemism questioned by the geographic distribution and population genetic structure of marine invertebrates. *Marine Biology* 149:1463-1475

- Santamaria MTG, Abellan LJJ, Gonzalez JF (2006) Growth of alfonosinos *Beryx splendens* Lowe 1834 in the South-West Indian Ocean. *African Journal of Marine Science* 28(1):33-40
- Santos MA, Bolten AB, Martins HR, Riewald B, Bjorndal KA (2007) Air-breathing visitors to seamounts: sea turtles. In Pitcher T.J., Morato T., Hart P.J.B., Clark M.R., Haggan A. and Santos R. (Eds): *Seamounts: Ecology Fisheries and Conservation (Fish & Aquatic Resources)*. University of Azores: Blackwell publishing, 239-243 pp.
- Schlötterer C, Wiehe T (1999) Microsatellites, a neutral marker to infer selective sweeps, p.238-248. In D.B. Goldstein & C. Schlötterer (eds.), *Microsatellites: Evolution and applications*. Oxford University Press, New York, 368 p.
- Schneider S, Roessli D, Excoffier L (2000) Arlequin version 2.000: A software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Lab, Dept. of Anthropology, University of Geneva. <http://anthropologie.unige.ch/arlequin/>
- Schönhuth S, Alvarez Y, Rico V, Gonzalez JA, Santana JI, Gouveia E, Lorenzo JM, Bautista JM (2005) Molecular identification and biometric analysis of Macaronesian archipelago stocks of *Beryx splendens*. *Fisheries Research* 73(3):299-309
- Schultz JK, Feldheim KA, Gruber SH, Ashley MV, McGovern TM, Bowen BW (2008) Global phylogeography and seascape genetics of the lemon sharks (genus *Negaprion*). *Mol. Ecol.* 17(24):5336-5348
- Sedberry GR, Carlin JL, Chapman RW, Eleby B (1996) Population structure in the pan-oceanic wreckfish *Polyprion americanus* (Teleostei: Polyprionidae), as indicated by mtDNA variation. *Journal of Fish Biology* 49(Suppl.A):318-329
- Selkoe KA, Henzler CM, Gaines SD (2008) Seascape genetics and the spatial ecology of marine populations. *Fish and Fisheries* 9:363-377
- Seutin G, Lang FL, Mindell DP, Morais R (1994) Evolution of the WANCY Region in Amniote Mitochondrial DNA. *Molecular Biology and Evolution* 11(3):329-340
- Sezaki K, Begum RA, Wongrat P, Srivastava MP, Srikantha S, Kikuchi K, Ishihara H, Tanaka S, Taniuchi T, Watabe S (1999) Molecular phylogeny of Asian freshwater and marine Stingrays based on the DNA nucleotide and

- deduced amino acid sequences of the cytochrome b gene. *Fisheries Science* 65:563-570
- Shank TM (2010) Seamounts Deep-Ocean Laboratories of Faunal Connectivity, Evolution, and Endemism. *Oceanography* 23(1) Special issue S1:108-122
- Shaw PW, Arkhipkin AI, Al-Khairulla H (2004) Genetic structuring of Patagonian toothfish populations in the Southwest Atlantic Ocean: the effect of the Antarctic Polar Front and deep-water troughs as barriers to genetic exchange. *Molecular Ecology*, 13:3293–3303
- Shimizu T (1984) Berycidae. In W. Fischer and G. Bianchi, eds. *FAO species identification sheets for fisheries purposes - western Indian Ocean*. Fishing area 51. Vol. 1, FAO, Rome, pp. UBER" to UBER Ber 2".
- Shulman MJ (1998) What can population genetics tell us about dispersal and biogeographic history of coral-reef fishes? *Australian Journal of Ecology* 23:216-225
- Shulman MJ, Bermingham E (1995) Early life histories, ocean currents, and the population genetics of Caribbean reef fishes. *Evolution* 49:897-910
- Shuto T (1974) Larval ecology of prosobranch gastropods and its bearing on biogeography and paleontology. *Lethaia* 7:239-256
- Simonsen BT, Siegismund HR, Arctander P (1998) Population structure of African buffalo inferred from mtDNA sequences and microsatellite loci: high variation but low differentiation. *Mol. Ecol.* 7: 225-237
- Simonsen KL, Churchill GA, Aquadro CF (1995) Properties of statistical tests of neutrality for DNA polymorphism data. *Genetics* 141:413-429
- Simpson JH, Tett PB, Argote-Espinoza ML, Edwards A, Jones KJ, Savidge G (1982) Mixing and phytoplankton growth around an island in a stratified sea. *Continental Shelf Research* 1:15-31
- Skibinski DOF (1994) The potential of DNA techniques in the population and evolutionary genetics of aquatic invertebrates. In: *Proceedings of the Conference on Genetics and Evolution of Aquatic Organisms*, 10-16 Sept 1992, Bangor, UK. (Beaumont, A., ed.). Chapman and Hall, London: 177-199
- Skjæraasen JE, Meager JJ, Karlsen Ø, Hutchings JA, Fernö A (2011) Extreme spawning site fidelity in Atlantic cod. *ICES Journal of Marine Science* 68:1472-1477
- Smith DK, Cann JR (1990) Hundred of small volcanoes on the median floor of the Mid-Atlantic Rige. *Nature* 348:152-155
- Smith PJ, Birley AJ, Janieson A, Bishop CA (1989) Mitochondrial DNA in the Atlantic cod, *Gadus morhua*: lack of genetic divergence between eastern and western populations. *Journal of Fish Biology* 34:369-373
- Smith DC, Fenton GE, Robertson SG, Short SA (1995) Age determination and growth of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*): a comparison of annulus counts with radiometric ageing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52:391±401
- Smith JM, Smith NH (2002) Recombination in animal mitochondrial DNA, *Molecular Biological Evolution* 19:2330-2333
- Sommer C, Schneider W, Poutiers JM (1996) *FAO species identification field guide for fishery purposes. The living marine resources of Somalia*. FAO, Rome. 376 p.
- Staudigal H, Clague DA (2010) The geological history of deep-sea volcanoes: biosphere, hydrosphere, and lithosphere interactions. *Oceanography* 23(1):58-71
- Stocks K (2004) SeamountsOnline, an online information system for seamount biology. Pp. 77-89 in E. Vanden Berghe, M. Brown, M. Costello, C. Heip, Sydney Levitus, and P. Pissierssens (eds). *Proceedings of The Colour of Ocean Data, an International symposium on oceanographic data and information management with special attention to biological data*, Brussels, Belgium, November 25-27, 2002. IOC Workshop Report No. 188, VLIZ Special Publication No. 16.
- Stocks KI, Hart PJB (2007) Biogeography and diversity of seamounts (Chapitre #13) 255-281. In: Pitcher TJ, Morato T, Hart PJB, Clark M, Haggan N, Santos R (eds). *Seamounts: Ecology, Fisheries and Conservation*. Fish and Aquatic Resources Series, Blackwell, Oxford, UK.
- Stone G, Madin L, Stocks K, Hovermale G, Hoagland P, Schumacher M, Steve C, Tausig H (2003) Seamount biodiversity, exploitation and conservation: case

study paper. Defying Ocean's End Conference, Cabo San Lucas, Mexico, 29 May–3 June 2003, <http://www.defyingoceansend.org>.

Strassmann JE, Solis CR, Peters JM, Queller DC (1996) Strategies for finding and using highly polymorphic DNA microsatellite loci for studies of genetic relatedness and pedigrees. In: *Molecular Methods in Zoology and Evolution* (eds Ferraris J, Palumbi S), pp.163-180, pp.528-549. Wiley-Liss, New York, NY.

Sunnucks P (2000) Efficient genetic markers of population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 199-203

Swinney GN, Holmes M, Blackadder JS, Pye SE (1999) A long-finned specimen of *Beryx decadactylus* caught in the North-eastern Atlantic off Rockall. *Journal of Fish Biology* 54: 208-212

T

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

Tamura K, Dudley J, Nei M, Kumar S (2007) MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 24:1596-1599

Tang KL, Agnew MK, Hirt MV, Sado T, Schneider LM, Freyhof J, Sulaiman Z, Swartz E, Vidthayanon C, Miya M, Saitoh K, Simons AM, Wood RM, Mayden RL (2010) Systematics of the subfamily Danioninae (Teleostei: Cypriniformes: Cyprinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57:189-214

Taniuchi T, Kanaya T, Uwabe S, Kojima T, Akimoto S, Mitani I (2004) Age and growth of alfoncino *Beryx splendens* from the Kanto District, central Japan, based on growth increments on otoliths. *Fish. Sci.* 70(5):845-851

Taris N, Boudry P, Bonhomme F, Camara MD, Lapegue S (2009) Mitochondrial and Nuclear DNA Analysis of Genetic Heterogeneity Among Recruitment Cohorts of the European Flat Oyster *Ostrea edulis*. *Biological Bulletin* 217(3):233-241

Tautz D (1989) Hypervariability of simple sequences as a general source of polymorphic DNA markers. *Nucleic Acids Research* 17:6463-6471

Teske PR, McQuaid CD, Froneman PW, Barker NP (2006) Impacts of marine biogeographic provinces on phylogeographic patterns of three South African estuarine crustaceans. *Marine Ecology Progress Series* 314:283-293

Tessier N, Bernatchez L, Wright JM (1997) Population structure and impact of supportive breeding inferred from mitochondrial and microsatellite DNA analyses in land-locked Atlantic salmon *Salmo salar*. *Mol. Eco.* 6:735-750

Testau JL, Conand F (1983). Estimation des surfaces des différentes zones des lagons de Nouvelle-Calédonie. ORSTOM Éditions, Nouméa, 5 p. +4 planches.

Thacker CE, Unmack PJ, Matsui L, Duong P, Huang E (2008), Phylogeography of *Philypnodon* species (Teleostei: Eleotridae) across south-eastern Australia: testing patterns of connectivity across drainage divides and among coastal rivers. *Biological Journal of the Linnean Society* 95:175-192

Thangaraj M, Lipton AP (2011) Assessment of genetic variation in closely related seahorse species (Genus: Hippocampus) using mtDNA marker. *Indian Journal of Biotechnology* 10(1):140-142

Thompson DR (2007). Air-breathing Visitors to Seamounts: Importance of Seamounts to Seabirds. Chapter 12 Section C. 244-251 in Pitcher, T.J., Morato, T., Hart, P.J.B., Clark, M.R., Haggan, N. and Santos, R.S. (eds) *Seamounts: Ecology, Conservation and Management*. Fish and Aquatic Resources Series, Blackwell, Oxford, UK.

Thornhill DJ, Mahon AR, Norenburg JL, Halanych KM (2008) *Open-ocean* barriers to dispersal: a test case with the Antarctic Polar Front and *Parborlasia corrugatus* (Lineidae: Nemertea). *Molecular Ecology* 17:5104-5118

Thuillet AC, Bru D, David J, Roumet P, Santoni S, Sourdille P, Bataillon T (2002) Direct Estimation of Mutation Rate for 10 Microsatellite Loci in Durum Wheat, *Triticum turgidum* (L.) Thell. ssp durum desf. *Molecular Biology and Evolution* 19(1):122-125

Todd CD, Lambert WJ, Thorpe JP (1998) The genetic structure of intertidal populations of two species of nudibranch mollusks with planktotrophic and

pelagic lecithotrophic larval stages: are pelagic larvae 'for' dispersal? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 228:1-28

Toth G, Gaspari Z, Jurka J (2000) Microsatellites in different eukaryotic genomes: survey and analysis. *Genome Research* 10:967-981

Tracey DM, Horn PL (1999). Background and review of ageing orange roughy (*Hoplostethus atlanticus* Trachichthyidae) from New Zealand and elsewhere. *N.Z.J. Mar. Freshwater Res.* 33:67±86

Tzeng CS, Hui CF, Shen SC, Huang PC (1992) The complete nucleotide sequence of the *Crossostoma lacustre* mitochondrial genome: conservation and variations among vertebrates. *Nucleic Acids Research* 20(18):4853-4858

U

Uchida RN, Tagami DT (1984) Groundfish fisheries and research in the vicinity of seamounts in the North Pacific Ocean. *Marine Fisheries Review* 46:1-17

Ursvik A, Breines R, Christiansen JS, Fevolden SE, Coucheron DH, Steinar J (2007) A mitogenomic approach to the taxonomy of pollocks: *Theragra chalcogramma* and *T. finnmarkica* represent one single species. *BMC Evol Biol.* 7: 86

V

Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P (2004) Micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* 4:535-538

Vega A, Ganachaud A, Bosson J (2005) Atlas Climatologique Satellite des Courants, Vent, Elévation et Température en surface dans la Zone Economique Exclusive de Nouvelle-Calédonie. Annexe au rapport du programme ZoNéCo : Etude et prévisions de la circulation océanique dans la ZEE de Nouvelle-Calédonie : courants, upwelling le long de la pente externe de Nouvelle-Calédonie et conséquences sur les ressources naturelles. <http://www.ird.nc/UR65/ROMS/Biblio/atlas.pdf>

Vigilant L, Pennington R, Harpending H, Kocher TD, Wilson AC (1989) Mitochondrial DNA sequences in single hairs from a southern African population. *Proc Natl Acad Sci USA* 86:9350-9354

Vinogradov VI, Kozlov DA, Kukuev EI (2005) On the feeding of the beryx alfonso *Beryx splendens* Lowe (Berycidae) over submarine rises in the Azores Region. *Oceanology* 45:567-573

Virly S (1996) Synthèse halieutique des données thonières de la zone économique exclusive de Nouvelle-Calédonie (1956-1994). ZoNéCo. Document d'information 6. Vingt-sixième conférence technique régionale sur les pêches. Commission du Pacifique Sud, Nouméa (Nouvelle-Calédonie). 19 pages.

Virly S (2008) Atlas des mangroves de Nouvelle-Calédonie. Programme ZoNéCo, 208 p.

Vrijenhoek RC (1997) Gene flow and genetic diversity in naturally fragmented metapopulations of deep-sea hydrothermal vent animals. *The Journal of heredity* 88(4):285-293

W

Wagner DB, Dong J, Carlson MR, Yanchuk AD (1991) Paternal leakage of mitochondrial DNA in *Pinus*. *TAG Theoretical and Applied Genetics* 82(4):510-514

Wang XH, Gan L, Werner EG, Müller WEG (2009) Contribution of biomineralization during growth of polymetallic nodules and ferromanganese crusts from the Pacific Ocean. *Frontiers of Materials Science in China* 3(2):109-123

Wang Y, Wang X, Qu W, Gao Y, Gu T, Fan X, Andreev S, Shi X (2011) Platinum-Group Element Results for Two Cobalt-Rich Seamount Crust Ultra-Fine Reference Materials: MCPT-1 and MCPT-2. *Geostandards and Geoanalytical Research*. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1751-908X.2010.00052.x/pdf>.

Wantiez L (2008) Coral reefs of New Caledonia in 2006: status report and monitoring network. *Revue d'écologie – La Terre et la Vie* 63(1-2):117-132

- Ward RD, Woodwark M, Skiniski DOF (1994) A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous Fishes. *Journal of Fish Biology* 44:213-222
- Wares JP (2010) Natural distributions of mitochondrial sequence diversity support new null hypotheses. *Evolution* 64(4):1136-1142
- Waring GT, Hamazaki T, Sheehan D, Wood G, Baker S (2001) Characterization of beaked whale (*Ziphiidae*) and sperm whale (*Physeter macrocephalus*) summer habitat in shelfedge and deeper waters off the northeast U.S. *Mar Mamm Sci* 17(4):703-717
- Weber LI, Hartnoll RG, Thorpe JP (2000) Genetic divergence and larval dispersal in two spider crabs (Crustacea: Decapoda). *Hydrobiologia* 420:211-219
- Weber JL, Wong C (1993) Mutation of human short tandem repeats. *Hum. Mol. Genet.* 2:1123-1128
- Weir BS (1996) Genetic data analysis II. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland Massachusetts, USA.
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating *F*-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358-1370
- Wessel P (2001) Global distribution of seamounts inferred from gridded Geosat/ERS-1 altimetry. *Journal of geophysical research-solid Earth* 106(B9):19431-19441
- Wessel P, Sandwell DT, Kim SS (2010) The Global Seamount Census. *Oceanography* 23(1): 24-33
- White TA, Stamford J, Hoelzel AR (2010) Local selection and population structure in a deep-sea fish, the roundnose grenadier (*Coryphaenoides rupestris*). *Molecular Ecology* 19(2):216-226
- White TA, Steffanni S, Stamford J, Hoelzel AR (2009) Unexpected panmixia in a long-lived, deep-sea fish with well-defined spawning habitat and relatively low fecundity. *Molecular Ecology* 18(12):2563-2573
- Wilke T, Davis GM (2000) Intraspecific mitochondrial sequence diversity in *Hydrobia ulvae* and *Hydrobia ventrosa* (Hydrobiidae: Rissooidea: Gastropoda): do their different life histories affect biogeographic patterns and gene flow? *Biological Journal of the Linnean Society* 70:89-105
- Williams ST, Benzie JAH (1998) Evidence of a biogeographic break between populations of a high dispersal starfish: Congruent regions within the Indo-West Pacific defined by color morphs, mtDNA, and allozyme data. *Evolution* 52:87-99
- Wilson RR, Kaufmann RS (1987) Seamount biota and biogeography. *Geophys. Monographs* 43:355-377
- Won Y, Young CR, Lutz RA, Vrijenhoek RC (2003) Dispersal barriers and isolation among deep-sea mussel populations (Mytilidae: *Bathymodiolus*) from eastern Pacific hydrothermal vents. *Molecular Ecology* 12:169-184
- Woods LP, Sonoda PM (1973) Family Berycidae. *In* D.M. Cohen, ed. *Fishes of the western North Atlantic. Part 6. Mem. Sears Found. Yale Univ., New Haven. Marine Research* 1: 281-293.
- Wright S (1931) Evolution in Mendelian populations, *Genetics* 16:97-159
- Wright S (1950) The genetical structure of populations. *Annals of Eugenetics* 15:323-354
- Wright S (1969) Evolution and the genetics of populations, vol. II. Chicago: The University of Chicago Press
- Wright S (1978) Evolution and the genetics of populations, Vol. 4. Variability within and among natural populations. Univ. Chicago Press, Chicago
- Wright JM (1993) DNA fingerprinting of fishes. P.W. Hochachka and T. Mommsen (Ed.), *Biochemistry and molecular biology of fishes. Vol. 2.* Elsevier Press, New York 57-91
- Wright JM, Bentzen P (1994) Microsatellites: genetic markers for the future. G.R. Carvalho and T.J. Pitcher (Ed.), *Reviews in fish biology and fisheries. Vol. 4.* Chapman and Hall, London 384-388
- Wright PJ, Galley E, Gibb IM, Neat FC (2006) Fidelity of adult cod to spawning grounds in Scottish waters. *Fisheries Research* 77:148-158

Würtz M (2011) Les monts sous-marins : des oasis de biodiversité. In : Jacquet P, Pachauri RK, Tubiana L, Regards sur la Terre 2011, Océans : la nouvelle frontière, Armand Colin 2011.

Y

Yamakawa T (1985) Kinmedai, *Beryx splendens* Lowe. In O. Okamura, ed. Fishes of the Okinawa Trough and the adjacent waters. II. Japan Fish. Res. Conserv. Assoc., Tokyo, 426 & 649

Yamamoto K (1986) A review of the fishery and catch per cruise for alfonsin stocks in the vicinity of Izu Islands. In: Uchida R. N., Hayasi S., Boehlert G. W. (ed.), Environment and resources of seamounts in the North Pacific, NOAA Tech. Rep. NMFS 43:87-91

Yamauchi MM, Miya MU, Nishida M (2003) Complete mitochondrial DNA sequence of the swimming crab, *Portunus trituberculatus* (Crustacea: Decapoda: Brachyura). Gene 311: 129-135

Yamauchi MM, Miya MU, Nishida M (2004) Use of a PCR-based approach for sequencing whole mitochondrial genomes of insects: two examples (cockroach and dragonfly) based on the method developed for decapod crustaceans. Insect Molecular Biology 13: 435-442

Yang ZB (1994) Estimating the pattern of nucleotide substitution. Journal of Molecular Evolution 39:105-111

Yeh F, Rongcai Y, Boyle T (2000) POPGENE-1.32: A free program for the analysis of genetic variation among and within populations using co-dominant and dominant markers. Department of Renewable Resources at the University of Alberta, Canada. <http://www.ualberta.ca/~fyeh/index.htm>

Yen PPW, Sydeman WJ, Hyrenbach KD (2004) Marine bird and cetacean associations with bathymetric habitats and shallow-water topographies: implications for trophic transfer and conservation. Journal of Marine Systems 50(1-2):79-99

Yen PPW, Sydeman WJ, Morgan KH, Whitney FA (2005) Top predator distribution and abundance across the eastern Gulf of Alaska: temporal variability and ocean habitat associations. Deep-Sea Res II 52:799-822

Yoshino T, Kon T, Miura A (1999) Morphological differences between *Beryx splendens* Lowe and *B. mollis* Abe (Teleostei: Beryciformes: Berycidae). Bull. Fac. Sci. Univ. Ryukyus 67:77-86

Yoshino T, Kotlyar AN (2001) World distribution of the balloon alfoncin, *Beryx mollis* (Pisces: Beryciformes: Berycidae). Bull. Fac. Sci. Univ. Ryukyus 72:119-123

Z

Zardoya R, Castilho R, Grande C, Favre-Krey L, Caetano S, Marcato S, Krey G, Paternello T (2004) Differential population structuring of two closely related fish species, the mackerel (*Scomber scombrus*) and the chub mackerel (*Scomber japonicus*), in the Mediterranean Sea. Molecular Ecology 13:1785-1798

Zardoya R, Meyer A (1997) The complete DNA sequence of the mitochondrial genome of a 'living fossil', the coelacanth (*Latimeria chalumnae*). Genetics 146:995-1010

Zarraonaindia I, Pardo MA, Iriondo M, Manzano C, Estonba A (2009) Microsatellite variability in European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) calls for further investigation of its genetic structure and biogeography. - ICES Journal of Marine Science 66(10):2176-2182

Zouros E, Freeman KR, Ball AO, Pogson GH (1992) Direct evidence for extensive paternal mitochondrial DNA inheritance in the marine mussel *Mytilus*. Nature 359:412-414

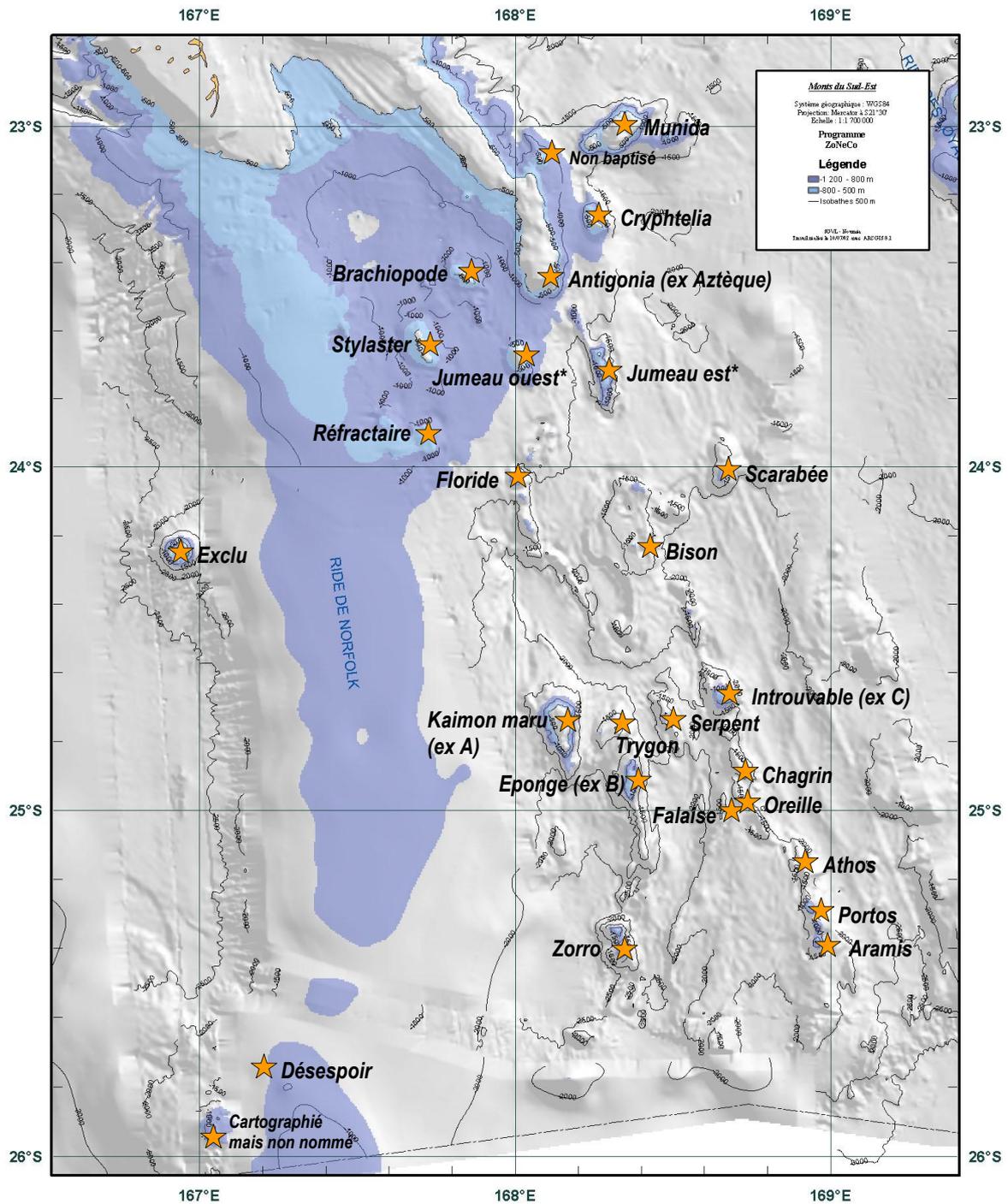
A n n e x e 1

Caractéristiques détaillées des monts sous-marins de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie

☒ Sur la *Ride de Norfolk*, les principaux monts répertoriés sont :

- le **mont B**, par 24°54' S et 168° 21' E, qui présente des fonds relativement bien chalutables,
- le **mont Jumeau Ouest**, par 23°40' S et 168°00' E, de structure régulière avec plateau au sommet,
- le **mont Jumeau Est**, très long mont orienté NNO-SSE, entre 23°37' S et 23°51' S et autour du 168°13' E, de forme générale rectangulaire,
- un **mont « non baptisé »**, par 23°10' S et 168°17' E, vaste mont orienté NNE-SO,
- le **mont Désespoir**, non cartographié, par 25°24'4 S et 167°12'2 E,
- le **mont A**, par 24°44' S et 168°08' E, surface allongée et relativement large, notamment plus dans la partie nord que sud,
- le **mont C**, par 24°40' S et 168°39' E, fonds durs,
- le **mont Floride**, par 24°03' S et 167°59' E, au sud du Mont Jumeau Ouest, de surface moyenne, orienté N-S,
- le **mont Antigonía**, par 23°24' S et 168°05' E, de forme générale oblongue, mont relativement étendu à relativement grande superficie, pínacle apparemment très accidenté,
- le **mont Stylaster**, par 23°38' S et 167°43' E, petit mont composé de 2 pínacles dont le plus petit se situe dans la moitié sud du mont,
- un **mont** cartographié mais pas nommé, plus au sud-ouest du mont Désespoir,
- le **mont Zorro**, par 25°24'8 S et 168°19'2 E, avec un pic principal à 630 m et plusieurs pics secondaires,
- le **mont Aramis**, par 25°22'9 S et 168°57'0 E, le plus au sud des 3 monts Mousquetaires et culminant à 650 m,
- le 1^{er} mont sous-marin au nord-ouest de la boîte d'exclusion, sans nom officiel et baptisé pour l'heure comme le « **mont Exclu** », situé par 24°15'2 S et 166°56'0 E.

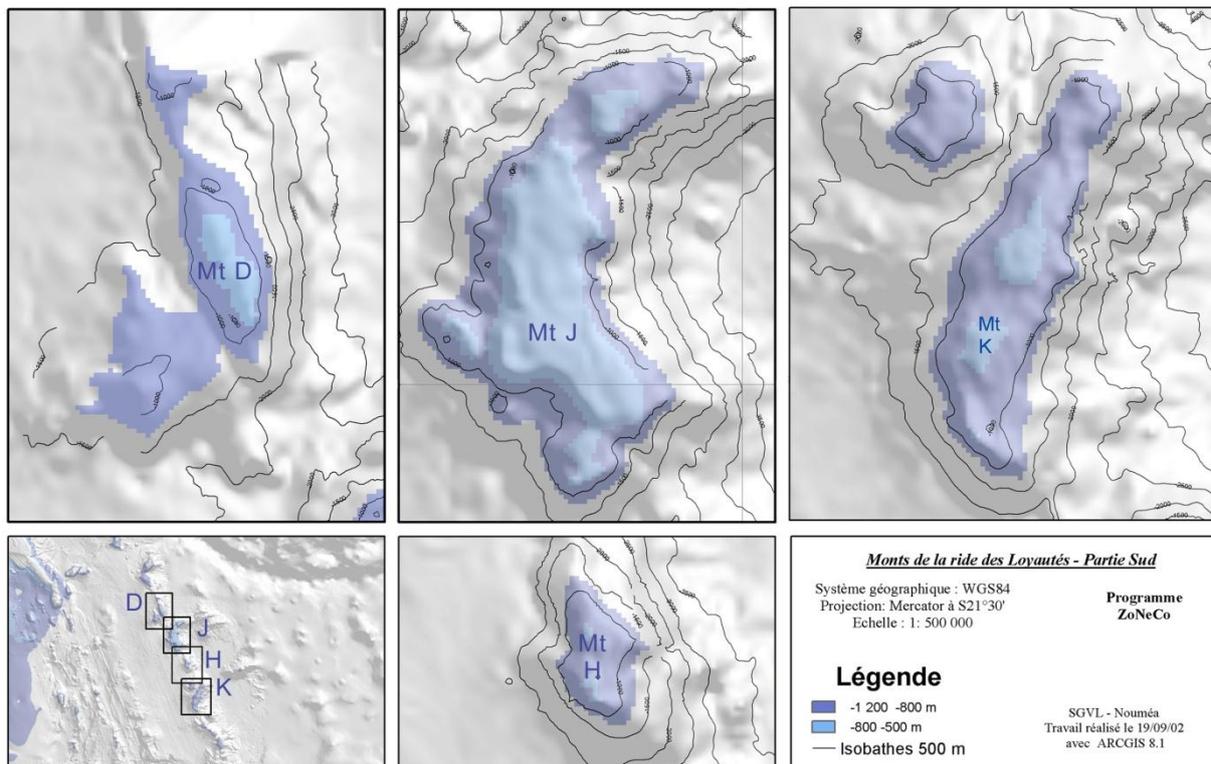
(voir figure page suivante)



Localisation et dénomination des monts sous-marins de la ride de Norfolk, au sud de la Nouvelle-Calédonie. Remarque : * Jumeau est + Jumeau ouest = ex « Les 3 bancs »

↘ La *Ride des Loyauté* comprend 3 principaux monts localisés dans sa partie sud, à savoir :

- le **mont D**, par 23°32'S et 169°35,5'E, orienté NNW-SSE, constitué de 3 pics principaux,
- le **mont J**, par 23°51'S et 169°47'E, de forme générale incurvée,
- le **mont K**, composé de deux structures adjacentes, une principale de forme allongée orientée NNE-SSW à double partie sommitale (24°34' S – 170°12' E pic nord et 24°42' S - 170°09' E pic sud) et une annexe de forme circulaire plus au NW (24°35' S - 170°03' E),
- un petit mont annexe, de surface bien moindre s'interpose entre les monts J et K, le **mont H** ou **mont Espoir**, par 24°18,3'S et 169°58,6'E, petit mont à double partie sommitale, orienté N-S.



Représentation cartographique des monts D, J, K et H localisés sur la partie sud de la Ride des Loyauté (carte ZoNéCo).

Annexe 2

Différences morpho-anatomiques majeures entre les deux espèces :

Yoshino et al. (1999) ont comparé les critères morpho-anatomiques de 25 spécimens de *B. splendens* et 21 *B. mollis*, tous échantillonnés au Japon, la plupart sur des marchés aux poissons. Différentes mesures (18 au total : LS, longueur de la tête, du museau, diamètre de l'œil, nageoires...) ont été considérées et pondérées pour chacune des deux espèces, ainsi que certains comptages (7: nombre de rayons mous sur la nageoire dorsale, sur la nageoire anale, nombre de pores sur les écailles de la ligne latérale, nombre de branchiospines sur la branche inférieure, nombre de cæca pyloriques,...

Aperçu des principaux critères de distinction *B.mollis* vs *B. splendens* (d'après Yoshino et al. 1999). Note : les critères de différenciation ont été regroupés ici en un tableau synoptique, avec intégration d'un code couleur précisant la pertinence du critère. En vert, le critère considéré est *a priori* sans ambiguïté et permet une distinction sûre. En jaune, le critère présente une zone de chevauchement entre les espèces et paraît donc moins fiable. Les flèches indiquent pour quelle espèce la valeur est la plus ou la moins importante.

	<i>Beryx mollis</i>		<i>Beryx splendens</i>
■ Comptages des caractères (x6)			
Rayons de la nageoire dorsale	12 - 13	↘ ↗	13 - 15
Rayons de la nageoire pectorale	16 - 18	↘ ↗	17 - 20
Rayons mous de la nageoire anale	27 - 32	↗ ↘	25 - 30
Rayons mous de la nageoire pelvienne	9 - 10	↘ ↗	10 - 12
Nb de branchiospine sur l'arc branchial inférieur	14 - 17	↘ ↗	17 - 19
Cæca pyloriques	15 - 19	↘ ↗	27 - 36
■ Caractères morphologiques (x5)			
Élévation du corps*	39,0 - 43,2	↗ ↘	33,9 - 41,0
Diamètre des yeux	13,8 - 15,9	↗ ↘	10,6 - 14,1
Largeur interorbitale (en % de LS)	6,8 - 8,4	↗ ↘	3,2 - 7,0
Longueur de l'épine de la nageoire pelvienne (% de LS)	14,3 - 24,4	↗ ↘	11,9 - 20,4
Longueur des nageoires pelviennes (% de LS)	24,1 - 33,2	↗ ↘	19,8 - 27,8
■ Morphologie de la tête			
Forme de la narine postérieure	ovale		en fente
Dentelure sur face ventrale de la mâchoire inférieure	marquée		peu marquée/absente
Membrane postérieure de l'os de l'œil	forte dentelure		faible dentelure
Chair infraorbitale (entre œil et joue)	mince		épaisse
Epine simple sur l'os lacrymal	large		fine
■ Écailles			
Écailles cténoïdes	fortement marquées		marquées
Contour	crénelé		lisse
Spinules	+ nbses, jusqu'au bord		- nbses, pas jusqu'au bord

* rapport longueur standard/hauteur du corps (% de la LS)

Certains de ces critères se sont avérés non discriminants car de valeurs communes aux deux espèces (intervalle de valeurs chevauchant), alors que d'autres permettent une distinction plus ou moins franche des deux espèces (Table DD). D'après Yoshino et al. (1999), parmi les critères de comptages – en plus du critère de distribution (plus restreinte pour *B. mollis*) – c'est le nombre de cæca pyloriques qui constitue le meilleur critère de distinction entre les deux espèces. Notons que ce critère est anatomique et ne permet alors pas une détermination simple *de visu* sans examen des organes intérieurs.

Retenant un certain nombre de ces critères, l'étude a alors permis de concevoir une clé d'identification dichotomique, plus complète que les précédentes puisque considérant les trois espèces biologiques avérées (voir encadré ci-dessous).

Clé d'identification des espèces du genre *Beryx*, définie d'après l'observation de spécimens japonais (d'après Yoshino et al. 1999)

- 1a. Nageoire dorsale III-IV, 16-20; cæcums pyloriques + de 70 ----- *B. decadactylus*
- 1b. Nageoire dorsale III-IV, 12-15; cæcums pyloriques - de 40 ----- 2
- 2a. Nageoire dorsale III-IV, 13-15; cæcums pyloriques + de 27; narine postérieure en forme de fente ----- *B. splendens*
- 2b. Nageoire dorsale IV, 12-13; cæcums pyloriques 15-20; narine postérieure de forme ovale ----- *B. mollis*

Dans cette clé, deux à trois critères distinctifs seulement sont considérés pour identifier les trois espèces de *Beryx*, incluant un critère anatomique. Aucun critère de mesure ou de comptage simple ne semble suffisamment discriminant pour être utilisé comme critère d'identification ferme.

Annexe 3

Captures totales de *Beryx spp.* par zones de pêche concernées entre 1999 et 2008 (d'après FAO Yearbook 2008).

B-34 Miscellaneous demersal fishes Poissons démersaux divers Peces demersales diversos		Capture production by species, fishing areas and countries or areas Captures par espèces, zones de pêche et pays ou zones Capturas por especies, áreas de pesca y países o áreas									
Species, Fishing area Espèce, Zone de pêche Especie, Área de pesca	1999 t	2000 t	2001 t	2002 t	2003 t	2004 t	2005 t	2006 t	2007 t	2008 t	
Alfonsino	Béryx commun		Alfonsino palometón		Beryx decadactylus		1,61(02)003,01			BXD	
27 Portugal	13	29	361	50	56	41	
Spain	61	112	187	180	227	102	
<i>27 Fishing area total</i>	74	141	548	230	283	143	
<i>Species total</i>	74	141	548	230	283	143	
Splendid alfonsino	Béryx long		Alfonsino besugo		Beryx splendens		1,61(02)003,02			BYS	
27 Portugal	74	8	15	28	10	15	146	161	163	166	
Spain	122	267	353	378	258	187	93	
<i>27 Fishing area total</i>	74	8	15	150	277	368	524	419	350	259	
<i>Species total</i>	74	8	15	150	277	368	524	419	350	259	
Alfonsinos nei	Béryx nca		Alfonsinos nep		Beryx spp		1,61(02)003,XX			ALF	
21 Spain	-	-	-	-	-	-	576	69	-	-	
<i>21 Fishing area total</i>	-	-	-	-	-	-	576	69	-	-	
27 Faroe Is	-	-	2	0	-	-	7	-	-	0	
France	75	40	52	42	22	33	25	36	27	23	
Ireland	-	-	-	-	242	258	66	2	54	3	
Portugal	87	79	44	52	45	44	32	8	6	3	
Russian Fed	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	
Spain	-	-	-	-	284	271	80	82	81	75	
UK	-	7	16	29	6	4	0	5	1	1	
<i>27 Fishing area total</i>	162	131	114	123	599	610	210	133	169	105	
34 Lithuania	-	-	-	98	18	40	11	2	38	3	
Norway	-	71	-	-	-	-	-	-	-	-	
Portugal	42	1	-	1	-	0	-	3	37	66	
Russian Fed	21	12	6	52	7	70	2	21	-	10	
Spain	-	-	243	310	69	150	96	64	44	85	
<i>34 Fishing area total</i>	63	84	249	461	94	260	109	90	119	164	
37 France	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>37 Fishing area total</i>	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-	
41 Korea Rep	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	
Russian Fed	-	-	-	749	-	-	-	-	-	-	
<i>41 Fishing area total</i>	-	4	-	749	-	-	-	-	-	-	
47 Namibia	123	59	300	232	196	258	316	644	357	...	
Norway	-	242	-	-	-	-	-	-	-	-	
Portugal	3	1	7	1	5	-	4	2	6	4	
Russian Fed	-	-	1	3	-	-	-	-	-	-	
South Africa	-	-	10	-	26	66	190	134	19	119	
Spain	-	-	2	2	3	4	72	-	-	-	
<i>47 Fishing area total</i>	126	302	320	238	230	328	582	780	382	123	
51 China	-	-	-	7	-	-	-	-	-	-	
Norway	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	
Russian Fed	-	-	210	-	-	-	-	-	-	-	
Spain	-	79	4	3	-	6	12	13	1	-	
Ukraine	1 964	1 578	371	-	-	-	-	-	-	-	
<i>51 Fishing area total</i>	1 964	1 668	585	10	-	6	12	13	1	-	
61 Russian Fed	38	18	14	12	44	1	296	-	-	-	
<i>61 Fishing area total</i>	38	18	14	12	44	1	296	-	-	-	
71 Korea Rep	-	-	-	-	-	-	464	-	237	105	
NewCaledonia	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	
<i>71 Fishing area total</i>	0	0	0	0	-	-	464	-	237	105	
81 China	-	-	-	152	-	-	-	-	-	-	
Korea Rep	-	-	-	1	-	-	194	-	-	-	
New Zealand	2 579	2 880	3 044	2 888	3 272	2 631	3 858	2 555	2 881	2 615	
Ukraine	-	-	9	-	11	-	-	-	-	-	
<i>81 Fishing area total</i>	2 579	2 880	3 053	3 041	3 283	2 631	4 052	2 555	2 881	2 615	
87 Chile	706	4 366	5 182	8 166	9 951	2 860	2 951	2 377	2 648	2 622	
Lithuania	-	-	-	-	-	-	-	-	447	1 497	
<i>87 Fishing area total</i>	706	4 366	5 182	8 166	9 951	2 860	2 951	2 377	3 095	4 119	
<i>Species total</i>	5 638	9 461	9 517	12 800	14 201	6 696	9 252	6 017	6 884	7 231	

Annexe 4

Captures totales de *Beryx spp.* par zones de pêche détaillées entre 1999 et 2008 (d'après FAO Yearbook 2008). Note : *B. spp.* = quand il s'agit d'espèces du genre *Beryx* sans que celle-ci ait été déterminée plus précisément.

Principales zones de pêche	km ²	%	Captures de <i>Beryx</i> par zones de pêche (en tonnes)											
			1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008		
Zones maritimes	360 900 000	100,0												
Océan Atlantique et mers limitrophes														
Mer Arctique	9 300 000	2,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Atlantique, nord-ouest	6 300 000	1,7	<i>B. spp.</i>	-	-	-	-	-	-	576	69	-	-	-
Atlantique, nord-est	14 400 000	4,0	<i>B. decadactylus</i>	-	-	-	-	74	141	548	230	283	143	-
			<i>B. splendens</i>	-	-	-	150	277	368	524	419	350	259	-
			<i>B. spp.</i>	-	-	-	123	599	610	210	133	169	105	-
Atlantique, centre-ouest	14 500 000	4,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Atlantique, centre-est	14 100 000	3,9	<i>B. spp.</i>	-	-	-	461	94	260	109	90	119	164	-
Méditerranée et mer noire	3 000 000	0,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Atlantique, sud-ouest	17 500 000	4,8	<i>B. spp.</i>	-	-	-	749	-	-	-	-	-	-	-
Atlantique, sud-est	18 300 000	5,1	<i>B. spp.</i>	-	-	-	238	230	328	582	780	382	123	-
Total pour la zone de pêche							1721	1274	1707	2549	1721	1303	794	
Océan Indien														
Océan Indien, ouest	29 300 000	8,1	<i>B. spp.</i>	-	-	-	10	-	6	12	13	1	-	-
Océan Indien, est	31 100 000	8,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total pour la zone de pêche							10		6	12	13	1		
Océan Pacifique														
Pacifique, nord-ouest	21 500 000	6,0	<i>B.spp.</i>	-	-	-	12	44	1	296	-	-	-	-
Pacifique, nord-est	7 600 000	2,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pacifique, centre-ouest	33 300 000	9,2	<i>B.spp.</i>	-	-	-	0	-	-	464	-	237	105	-
Pacifique, centre-est	48 100 000	13,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pacifique, sud-ouest	27 700 000	7,7	<i>B.spp.</i>	-	-	-	3041	3283	2631	4052	2555	2881	2615	-
Pacifique, sud-est	30 800 000	8,5	<i>B.spp.</i>	-	-	-	8166	9951	2860	2951	2377	3095	4119	-
Total pour la zone de pêche							11219	13278	5492	7763	4932	6213	6839	
Océan Austral														
Atlantique, Antarctique	11 800 000	3,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Océan Indien, Antarctique	12 700 000	3,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pacifique, Antarctique	9 600 000	2,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Annexe 5

Captures en tonnes de béryx, par pays et système de pêche, entre 2002-2006 (résumées d'après le « footprint data » soumis par le Japon, la Corée et la Russie).

Titre original du tableau : Catch in ton of alfonsin in recent years by country and fishery during 2002-2006 (summarized from the "footprint data" submitted by Japan, Korea and Russia). Source : Information describing splendid alfonsin (*Beryx splendens*) fisheries relating to the North Western Pacific Regional Fishery Management Organisation (Workdraft 2008). Accessible à : http://www.jfa.maff.go.jp/j/study/pdf/appendix_d.pdf

Country Fisheries	Japan Trawl	Japan Gillnet	Korea Trawl	Korea Longline	Russia Trawl	Russia Longline
2002	2,543	20	0	0	272	0
2003	2,005	0	0	0	0	0
2004	2,445	152	16	0.06	0	0
2005	3,877	242	513	0	297	0
2006	3,656	375	289	0	na	na

Annexe 6

Amorces de PCR et de séquençage utilisées dans l'analyse du mitogénome de *B. mollis*

Désignation	Emplacement	Région ADNmt	Séquence 5' → 3'	Sens / Réverse	T (pb)	PCR	Séq.
Vert-Mito-S100	576-598	ARNr 12S	AAACCCAAAGGACTTGGCGGTGC	S	23	✓	✓
Vert-Mito-R101	895-919	ARNr 12S	GAGAGTGACGGGCGGTGTGTGCGCG	R	25	✓	✓
Bery-Mito-S102	4709-4732	ND2	AACAACCTCAACCAACATCAACACC	S	24	✓	✓
Bery-Mito-R103	5104-5128	ARNt ^{Trp}	AGGCCCTTGGTCTGAAGTGCTATCC	R	25	✓	✓
Bery-Mito-S104	8758-8781	ATP6	GTACTATTACTAAGCCTCTACCTA	S	24	✓	✓
Bery-Mito-R105	9230-9252	CO III	CTATGATGCTGTGGTGGGCTCAT	R	23	✓	✓
Bery-Mito-S106	12828-12851	ND5	TATTTAC (AT) GCCACCTGCCCTTA	S	24	✓	✓
Bery-Mito-R107	13307-13329	ND5	GGGTAAATTACTGTTGGGTTGTT	R	23	✓	✓
Bery-Mito-S108	1190-1211	ARNr 16S	GGAGACAGAAAAGAGAATTAGG	S	22		✓
Bery-Mito-R109	230-251	ARNr 12S	AATGTTTATCACTGCTGAGTTC	R	22		✓
Bery-Mito-S110	5375-5397	ARNt ^{Cys}	GATTTGCAATCTGATATGATAAC	S	23		✓
Bery-Mito-R111	4660-4681	ND2	TGTCATGATGAAGTATGTAAGG	R	22		✓
Bery-Mito-S112	13468-13489	ND5	TATCGCACTAGAAGCTCGCCTCC	S	22		✓
Bery-Mito-R113	12792-12813	ND5	CCGAGGCATAAGCAAGTTGTTA	R	22		✓
Bery-Mito-S114	1464-1486	ARNr 16S	CTAGTTATAGCTGTTGCCTAAG	S	23		✓
Bery-Mito-S116	6032-6054	CO I	CTGAGCGGTGCTCATTACAGCAG	S	23		✓
Bery-Mito-S118	9437-9459	CO III	CCTAGCCGTATGTCTTCTCCGTC	S	23		✓
Bery-Mito-R123	12044-12066	ND5	AGGGCCCAGGTGTTTTCTTGTGG	R	23		✓
Bery-Mito-S124	13673-13694	ND5	ATCACCGCCAATCTCCCCCTAA	S	22		✓
Bery-Mito-R125	15401-15424	CB	TAAAGGGGATTCTACAGGTATTG	R	24		✓
Bery-Mito-S126	2328-2349	ARNr 16S	AATGTCTTTGGTTGGGGCGACC	S	22		✓
Bery-Mito-S128	6867-6890	CO I	GCAGTAATCATGTTCCTATTTATT	S	24		✓
Bery-Mito-S130	10301-10323	ND4L	TACTAGTTGCAACTGCACGAACC	S	23		✓
Bery-Mito-R131	11349-11372	ND4	TCGTTCATAGTTAGTATTGGCAAG	R	24		✓
Bery-Mito-S132	14324-14347	ARNt ^{Glu}	CTCTAACCAGGACTAGCGACTTGA	S	24		✓
Bery-Mito-S133	15251-15274	CB	GAGTCCCTAGCCCTTAGCCTCTA	S	24		✓
Bery-Mito-S134	3168-3190	ND1	CTCAACCTAGGAATC (CT) TATTTAT	S	23		✓
Bery-Mito-S135	2154-2177	ARNr 16S	TGGCATAACGAGGGCTTAGCTGTC	S	24		✓
Bery-Mito-S136	7647-7671	CO II	GTCTCAGC (CT) GAAGA (CT) GTCCTTCACT	S	25		✓
Bery-Mito-S137	115-137	ARNr 12S	CATGCAAGTATCCGCACCCCTGT	S	23		✓
Bery-Mito-S139	3001-3023	ND1	CTTACGGACTACTCCAACCAATC	S	23		✓
Bery-Mito-S142	6645-6667	CO I	GTAGCCGCCTTTGTACACTGATT	S	23		✓
Bery-Mito-S143	15816-15839	CR	CAAATACAAAGGTGTACATAAAGC	S	24		✓

T (pb) pour Taille en paires de base

PCR et Séq. pour amorces utilisées en amplification par PCR et/ou pour les réactions de séquences

Amorces de PCR et de séquençage utilisées dans l'analyse du mitogénome de *B. splendens* d'Atlantique.

Désignation	Emplacement	Région ADNmt	Séquence 5'-3'	Sens / Réverse	T (pb)	PCR	Séq.
Vert-Mito-S100	576-598	ARNr 12S	AAACCCAAAGGACTTGGCGGTGC	F	23	✓	✓
Vert-Mito-R101	895-919	ARNr 12S	GAGAGTGACGGGCGGTGTGTGCGCG	R	25	✓	✓
Bery-Mito-S102	4709-4732	ND2	AACAACCAACCAACATCAACACC	F	24	✓	✓
Bery-Mito-R103	5104-5128	ARNt Trp	AGGCCCTTGGTCTGAAGTGCTATCC	R	25	✓	✓
Bery-Mito-S104	8758-8781	CO III	GTAATACTACTAAGCCTCTACCTA	F	24	✓	✓
Bery-Mito-R105	9230-9252	CO III	CTATGATGCTGTGGTGGGCTCAT	R	23	✓	✓
Bery-Mito-S106	12828-12851	ND5	TATTTAC (AT) GCCACCTGCGCCCTTA	F	24	✓	✓
Bery-Mito-R107	13307-13329	ND5	GGGTTAATTACTGTTGGGTTGTT	R	23	✓	✓
Bery-Mito-S108	1190-1211	ARNr 16S	GGAGACAGAAAAGAGAATTAGG	F	22		✓
Bery-Mito-R109	230-251	ARNr 12S	AATGTTTATCACTGCTGAGTTC	R	22		✓
Bery-Mito-S110	5375-5397	ARNt Cys	GATTTGCAATCTGATATGATAAC	F	23		✓
Bery-Mito-R111	4660-4681	ND2	TGTCATGATGAAGTATGTAAGG	R	22		✓
Bery-Mito-S112	13468-13489	ND5	TATCGCACTAGAACTCGCCTCC	F	22		✓
Bery-Mito-R113	12792-12813	ND5	CCGAGGCATAAGCAAGTTGTTA	R	22		✓
Bery-Mito-S114	1464-1486	ARNr 16S	CTAGTTATAGCTGGTTGCCTAAG	F	23		✓
Bery-Mito-R115			GCCCTTTAGTTTTAACGCGATGT	R	23		✓
Bery-Mito-S116	6032-6054	CO I	CTGAGCGGTGCTCATTACAGCAG	F	23		✓
Bery-Mito-S118	9437-9459	CO III	CCTAGCCGTATGCTTCTCCGTC	F	23		✓
Bery-Mito-R119			GT (AG) TT (AG) CTTGT (CT) GT (AG) GTGATTAG	R	23		✓
Bery-Mito-S121			GCAAGTCCGGATGTTATTAGGAG	F	23		✓
Bery-Mito-R123	12044-12066	ND5	AGGGCCCAGGTGTTTCTTGTGG	R	23		✓
Bery-Mito-S124	13673-13694	ND5	ATCACCGCCAATCTCCCCCTAA	F	22		✓
Bery-Mito-R125	15401-15424	Cyt B	TAAAGGGGGATTCTACAGGTATTG	R	24		✓
Bery-Mito-S126	2328-2349	ARNr 16S	AATGTCTTTGGTTGGGGCGACC	F	22		✓
Bery-Mito-R127			TCTCTTAAGGACGGGTTTCGAGTCC	R	24		✓
Bery-Mito-S128	6867-6890	CO I	GCAGTAATCATGTTCCATTTTATT	F	24		✓
Bery-Mito-R129			AGGCCTGCGAATGCGATGGGAAG	R	23		✓
Bery-Mito-S130	10301-10323	ND4L	TACTAGTTGCAACTGCACGAACC	F	23		✓
Bery-Mito-R131	11349-11372	ND4	TCGTTTCATAGTTAGTATGGCAAG	R	24		✓
Bery-Mito-S132	14324-14347	ARNt Glu	CTCTAACCAGGACTAGCGACTTGA	F	24		✓
Bery-Mito-S134	3168-3190	ND1	CTCAACCTAGGAATC (CT) TATTTAT	F	23		✓
Bery-Mito-S136	7647-7671	CO II	GTCTCAGC (CT) GAAGA (CT) GTCCTTCACT	F	25		✓
Bery-Mito-R141	13742-13763	ND5	TTAGAGTGAGCAGGAATAGGGT	R	22		✓

T (pb) pour Taille en paires de base

PCR et Séq. pour amorces utilisées en amplification par PCR et/ou pour les réactions de séquences

Annexe 8

L'alignement des quatre séquences de mitogénomes complets disponibles pour les espèces du genre *Beryx* a été réalisé (voir ci-dessous). Au total, 1468 sites variables ont été repérés dans la matrice nucléotidique, toutes relations interspécifiques confondues.

	111111111	111111111	111111111	111111111	111111111	222222222	222222222	222222222	222222222	222222222
	111222333	345557889	990000001	111222333	445556666	677778899	002223334	446677777	888888899	999999999
	889355777	903441024	551233474	678678348	695554445	501578813	453789268	125800045	777899912	344556678
	368022615	725021689	457158977	968269734	360491290	861845506	400603148	799767853	018567940	547069250
BsJ	FGATAGTGGC	CACFCCCTCG	CCTGTCACCT	TTCCATTGCA	TATTTCTCTC	CACCAAGTAG	ATCCAACGGC	CTAGCGAGGC	ACCACACTAC	TACGAGGGGA
BsAT	.G...C.T	.T.....T...T.A...A..	GT.....	...A.A.A.
Bm	C.GC..C.AT	.T.TC.TC..G.T..	...TG..TAT	...C..T.T	TG...T..A..	...TT...A..	...C...AAT	.T.G.....	...T...A.A.
Bd	.TGCGACAA.	TG..T.CCTT	TTACAGC.TA	CCT..CCTA.	CGCCCTTA.A	.GTTGCACGA	GA.TGGTATT	TCGA.ATA.-	.TTGCTCTC	CC.AAG.CAG
	222333333	333333333	333333333	333333333	333333333	333333333	333333333	333333333	333333333	333333333
	999000001	111111111	112222222	222222222	333333333	334444444	444445555	555556666	666667777	777778888
	899366790	022344456	680002224	556667899	011223567	890012456	678880112	355678012	557990022	368899123
	658117015	917025847	952580691	032587658	709591247	840351247	951478179	869573565	233170694	601436702
BsJ	GTCFCGCTGT	ACATGGTCCA	CTATTCCGGG	TCTAACCCCT	GAATTAACGT	ACACAAAAG	CTCACCCAAA	CTGTCTCTCG	CCCGAGGCC	GTATAACGGT
BsAT	A.....	T.....G.....	AG.....G.G...	T.....G...A	...A...T.T
BmT.AC	.G.AACTT.	T.GA..TAAA	.A.C...T..	A.G.CGGA.	GT.T...G.A	.CT.A.T.G.	..ACT.T.AA	..AGAA.TT	.C...TAA.
Bd	ACTCACTACG	GT.CCAC..G	.C.ACT.A.A	CAACGTT.TC	A.GCC.GTAC	.TTT.G.GT.	TC.GATT..T	TAAC.C.CAA	TTTATAA.T	ACGCGG.A.C
	333444444	444444444	444444444	444444444	444444444	444444444	444444444	444444444	444444444	444444444
	899000011	122222222	233333333	333333333	333333333	344444444	444445555	555556666	666667777	777778888
	460688914	712357789	901223344	455567889	901233346	777788002	234455667	899002233	555668903	455556677
	157869590	057015813	924095814	803621069	543812497	047958698	762817695	439253428	136259801	625671736
BsJ	AGGCCATTGC	CTTCTCTCCA	AGAGACCTCG	CGCGTCGCAG	CGCGCGGTT	CCATCTCAGT	AGGAGTTAAC	GCTCCAAAAT	CCGCTCGTGT	ATAAGGGTGA
BsATA...A.....A.....A...C.	T.....GA.	...GA.....C.	.A.....	.A...C...G
Bm	G..T..A.AT	TAC...TT.	GAGA.TTCTA	.ATAC..AT.A	ATA.ATAA.C	.A.G.A..C.C	G....CG.T	.AC.TG..CG	TAA..AA.AC	.G...CAC..
Bd	TAATTTACAT	.ACTCTCT.G	.AGAG..C.A	A..A.TC.GA	.A.A..AACC	.AT.C.T.CC	GTA..C..G.	AA.A..GGC	TAAGCAACAC	CAGGCCACAG
	444444444	444444444	444444444	444444444	445555555	555555555	555555555	555555555	555555555	555555555
	777778888	888888888	888888899	999999999	990000000	000022333	333333444	556666777	777778888	888888889
	888890011	112334456	667778801	234556888	990123455	678946123	345566224	892459234	677990134	556678890
	256810325	891690858	392584851	934395036	583931323	266408870	537957476	793462840	406470809	143951409
BsJ	TTGCAAGCAA	AACGGCCCGT	AGCTCTCTCG	ACCTGCTAGC	CCTGCAAGTA	CTCCAGTCTA	CAAGTTACCT	GGGTACACAC	TGCTCTAGAG	CAGACACAGT
BsATC.....CG...C.	...C.T...C.GA.C.AAAGA.
Bm	..ATG.....	..AA...A.	.A.C...TCA	GTTC.T.CAT	..A..A.G	T...A.G..	..A.....	A.A...G.G	..TC...G.	..AG...AC
Bd	CA..GGCA.T	GTTAATTTAC	G.TC..CC.CA	G.TCATC..T	GTCAAT.AC	.CTGTACGGG	GGGACCGTTC	.A.CTGT.TA	CACT.CGA.A	AGA.TGT.A.
	555556666	666666666	666666666	666666666	666666666	666666666	666666666	666666666	666666666	777777777
	999999000	000001111	111222222	222223333	334444444	444555555	556666667	777778888	888999999	011122333
	123358334	555789023	689012234	458891344	560035567	799022888	033477893	367790234	568122567	122685723
	492800146	258087078	019810958	460920109	870901869	509836036	117639510	602535428	809958870	535320728
BsJ	AATGTTCCCG	AATCGCATAG	CATCTCGAAT	ACCTGGGACG	TTAGGCTCAA	TAAGTCTCCT	AGGTCCAAGT	GCTCACCTCA	AGTGTAGCTT	AGTCCATATC
BsATC.....T...A..	...C.....AC.T.....A..
Bm	..C..C.....	..TATG..A	..T.A...AG..	..T.A..T..	..CG...TGC	..G.A...A.	..A.G...A.	A.C.GT....	..C...ATG.	..GAC.
Bd	TTCAACTTAG	GTCT..GCCA	TGC.TC..GC	CT..AAACTA	CACAATC.GC	CG.CC.TCCT	T..C..GT.C	.ACT..TCTG	GA.ACGA.AC	GACGTA.ACT
	777777777	777777777	777777777	777777777	777777788	888888888	888888888	888888888	888888888	888888888
	333444444	445555555	556666666	677777778	899999900	000111111	222222222	333333333	334444444	555555555
	799022346	881223678	999012567	912246689	666778892	346046679	012244578	011223344	889023667	001233457
	314314623	177068545	568702846	751726949	339251734	575226958	271317349	106581403	284946065	284925736
BsJ	CAAGCCGTCA	TGGCTTCTGA	ATATTTTAA	TCTATCCACC	TCCCCCCCCT	CCGGCCGCC	CTACAGTAGG	GATTTTTC	GTTAAACGTT	CAAATACGGA
BsATG.....
Bm	.T.....CT.	CA.....G	GGCG.C....	.GC.....T	C.....T..	.A..TCTT.	.CG.GA.GCT	.G.CCC.CTT	AC..GG....	.GG..C..AG
Bd	TTCAATACAG	CAATCCCTCA.	GCG.CCCC.C	A.C.CTTGT.	CTTTTAT.TC	ATATTTA..T	TCGT.AA.TA	A.CGC.CCA.	A.C.G.TACC	T..CCTTAA.
	888888888	888888888	888888888	888888899	999999999	999999999	999999999	999999999	999999999	999999999
	556666666	666666778	888899999	999999900	000011111	111111111	222222222	333333334	444444444	666677777
	790112245	677789114	779903455	566788901	455901123	335666778	011123689	012334670	344555678	688900012
	754692807	803624052	094790012	703814982	703883658	478348365	002810051	571231874	413256465	526003754
BsJ	TACGCTCCCT	TGCGAAATCGA	TATTCAGATA	TGCTCCCCCT	GCATTGCTCTA	ACGTTCCTCGA	GTACTTCCCG	ATTTTACCGA	ACATATCGAA	GACCTCCCT
BsAT	.G.....A.CG.....
Bm	C..A..TT..	TA.T...A.	..G...G....	.A.CTTT.CC	A...T.C..	..A.C..ATGT..A.	G..CC.T.A.	.T..CC.C..	..T.....
Bd	..T.TCT.TC	..A.GGATAG	C.CCTGAGCG	GATC.T.TCC	ATCCTC.GCG	GTCC.CTA.G	ACGAC.ATTA	.CCC.C.TAG	G.GCC..CCG	CTGTCTTTTC
	999999999	999999999	999999999	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000
	777778888	888888888	999999999	111111222	222222222	233344444	444444444	445555555	555556666	666666666
	334461113	555678899	015689369	245689901	235566899	923701223	334458899	991223446	788899012	344556789
	695891578	036870362	108787365	368754765	464746147	908672120	693812470	136928405	409261368	
BsJ	GGGCCCCGTC	TTCTTTTAG	ACCTAAGATA	GCTTATCCGT	AACTAGTGGC	CAGTAAAGAC	ATAGCACGGC	CGCACCTCCC	CCGCTCGAA	ATACTCAATA
BsAT	A.....A.G.A.A.A.G.G.G.T.T...
Bm	A.....TA.	.C..C..CG.	GT.C.A..T.A.	G..G..A.	AC..GC.GGT..A.GTTAT..TAC.A.A.G...
Bd	.AATTT.CCT	C.CTCCCC.A	.TT..GAGCG	ATCCGAT..C	.GCGTACA.T	A.TCGGCA..	GCGC..TAAT	TAT...A.TA	.TT.ACTACG	GCGT..GGCG

Annexe 9 : Caractéristiques du navire

Le navire OPÉRA est un chalutier par l'arrière de 34 mètres de long, équipé d'un portique fixe, de deux enrouleurs de chaluts, deux treuils de pêche électriques (BOPP France). Chaque bobine porte 2500 mètres de fûnes (câbles métalliques de 22 mm de diamètre dont la charge de rupture s'élève à ~25 tonnes), permettant des chalutages profonds à des sondes maximales de 1200 mètres. Au delà, les caractéristiques du bateau ne permettent pas de chaluter (longueur des câbles, flotteurs et capteurs non adaptés).

Synthèse des caractéristiques du navire de pêche au chalut OPÉRA (en l'état en 2001-2002) :

Longueur hors tout	34 m
Longueur à la flottaison	31 m
Largeur	7,9 m
Jauge brute	222,35 tonneaux*
Jauge nette	79,78 tonneaux*
Tirant d'eau avant	2,97 m
Tirant d'eau arrière	4,17 m
Puissance du moteur principal	800 CV
Puissance du treuil de pêche	176 kW
Vitesse moyenne de route	11 nœuds
Vitesse moyenne de prospection	4-6 nœuds
Vitesse moyenne en pêche	3-4 nœuds

* 1 tonneau correspondant à 1,83 m³



Le chalutier OPÉRA au Quai des Scientifiques, Baie de la Moselle, Nouméa. (Photographie : L. Lévy-Hartmann – 2002)

La partie interne du navire inclut, depuis le pont arrière, un tapis de tri qui achemine le poisson vers la cale froide lors des grosses prises. Jouxant ce tapis, deux treuils hydrauliques permettent de dérouler et enrouler les fûnes au moment des manœuvres de pêche.



Le chalutier OPÉRA : Vue intérieure. a – tapis de tri s'étirant jusqu'à la cale froide (arrière plan) ; b – treuil hydraulique tribord ; c – fûnes enroulées sur le treuil bâbord.

La salle des machines est située au niveau le plus inférieur du bateau. Deux hommes, un chef-mécanicien et un 2nd mécanicien, y travaillent par alternance de quarts, jour et nuit.

Synthèse des caractéristiques de la salle des machines du chalutier OPÉRA (en l'état en 2001-2002) :

Moteur principal (régime semi-rapide, allure c ^{ste} 800t/min)	Duvant – 6VJ 3MS – 800 CV
Groupe électrogène	Daf : DT 615 M – 102 CV
Réducteur Pont à Mousson	ESD – 800 ^t / 271 ^t
Alternateur principal	TA 2262 VL 11 : 90 KVA – 1500 ^{v/m}
Diesel alternateur	Leroy-Sommer 70 KVA 106 A
Génératrice	CB 355 VL12 – Puissance : 196 KW
Moteur treuil de pêche	CB 355 VL12 – Puissance : 176 KW
Treuils de pêche	Type JEB – 4000 EL
Treuils auxiliaires	JED type 1006 BE
Compresseur d'air	ERVOR type G5
Centrifugeuse Gasoil	Westfalia type OTB 00.066
Bouilleur	F.100.M. Aquamar
Bouteille d'air	Sermie 60 Bars
Centrale hydraulique	Type DEA 80.2000.530.CP
Appareil à gouverner	Kerdranvat
Machine à glace	Matal - F 100 M
Pompes incendie	x 2
Pompes assèchement	x 2
Groupe Frigo	Comef - CB 500
Groupe hydrophore eau douce	



Le chalutier OPÉRA : aperçu de la salle des machines du navire.

◦ *Description et mise en œuvre du chalut*

Le chalut de fond (chalut benthique) utilisé sur l'OPÉRA mesure 40 m de long pour une distance entre pointes d'ailes de 11 m et une surface d'ouverture estimée à 33 m². La partie supérieure du chalut comporte une corde de dos sur laquelle sont montés des flotteurs, maintenant l'ouverture du filet au fond de l'eau. Le bourrelet constituant la limite inférieure du chalut est quant à lui équipé de diabolos (ou rockhoppers), grosses rondelles en caoutchouc permettant de travailler sur des fonds durs et accidentés.

Synthèse des caractéristiques du chalut de fond du chalutier OPÉRA (en l'état en 2001-2002) :

Longueur du chalut	40 m
Longueur de la corde de dos	21,2 m
Longueur du bourrelet	26 m (8m milieu + 2x9m ailes)
Longueur des bras	50 m
Nombre de flotteurs (sur corde de dos)	33 boules de 4 L type "Titanium"
Nombre de rockhoppers (sur bourrelet)	26 sur milieu ; 19 sur chaque aile (x2)
Diamètre des rockhoppers milieu	350x50mm
Diamètre des rockhoppers ailes	300x50mm
Mailles étirées au cul	80 mm
Mailles étirées aux ailes	120 mm
Mailles étirées dans le dos	80 mm
Mailles étirées dans le ventre	120 mm (haut ventre) 80 mm (bas ventre)
Poids des Panneaux	600 kg + 100 kg de lest (2 plaques de métal)
Dimensions des Panneaux	2,20 m x 1,38 m (=3m ² surface projetée)
Ecartement entre panneaux	65-70 m
Ecartement entre pointes d'ailes	10-11 m
Ouverture verticale du chalut	2,70 à 3 m (théoriques)
Surface d'ouverture	33 m ²

Rq : Les panneaux du chalut benthique sont de type MORGERE polyfoils, à fort pouvoir d'écartement (grâce aux 5 volets verticaux), montés avec 3 pattes en chaînes et stables sur le fond. Ils permettent un filage des câbles très rapide et donc une mise en pêche également rapide.

Les filages et virages du chalut ont été effectués par 4 ou 5 hommes sur le pont arrière (bosco, 2nd capitaine et matelots), le chef-mécanicien aux commandes du treuil et le capitaine à la passerelle. Les procédures suivies ont été similaires à celles classiquement utilisées à bord des chalutiers travaillant par l'arrière. Lors de la mise à l'eau, le cul du chalut est relevé à l'aide d'un treuil alors que le filet n'est que partiellement déroulé, puis il est dirigé vers le tableau arrière du bateau. Le filet se déploie alors dans l'eau par simple frottement. La mise à l'eau étant réalisée, le filage des fûnes peut commencer, dirigé depuis la passerelle. Le capitaine indique au chef de pont, en fonction de la profondeur – variable selon la zone de pêche – la longueur de fûnes à dérouler, le bosco surveillant les bobines et comptant ses marques de distance. Au moment du virage, les fûnes sont rembobinées et les panneaux remontés à bord. La récolte est alors déversée directement sur le pont arrière, avant que le filet ne soit complètement replacé sur son enrouleur.



a – Portique arrière du bateau ; **b** – Chalut benthique sur son enrouleur ; **c** et **d** – Mise à l'eau du chalut ; **e** – Filage des fûnes ; **f** – Capitaine aux commandes du chalut (passerelle) ; **g** – Virage du chalut ; **h** et **i** – Début de remontée du chalut à bord et accrochage sur l'enrouleur ; **j** – Remontée à bord du cul du chalut ; **k** et **l** – Ouverture du cul du chalut et largage de la récolte sur le pont arrière.

Le chalutier OPÉRA : filages et virages du chalut benthique.

Le chalut pélagique utilisé sur l'OPÉRA mesure quant à lui 150 m de long pour une distance théorique entre pointes d'ailes d'une quarantaine de mètres et une surface d'ouverture (ou surface pêchante) maximale estimée à 1000 m².

Longueur du chalut	150 m
Longueur des bras supérieurs (en dynema de 16 mm)	80 m
Longueur des bras inférieurs (en dynema de 16 mm)	80 m
Nombre de flotteurs/boules (corde de dos) *	Ø
Nombre de diabolos (bourrelet)	Ø
Diamètre des flotteurs	Ø
Diamètre des diabolos	Ø
Panneaux verticaux Suberkrup	3,5 m ² ; 2 lests en chaîne de 450 kg
Ecartement entre panneaux	~ 70 à 80 m
Ouverture verticale du chalut **	25 m
Ouverture horizontale du chalut **	40 m
Surface d'ouverture (ou surface pêchante)	1000 m ²

* Pas de boules sur la corde de dos, seulement trois séries servant à la flottaison des capteurs Scanmar.

** Dans des conditions de travail optimum.

Le chalut pélagique est un filet de plus grande taille que le chalut de fond. Cet agrandissement a été permis par l'adjonction de très grandes mailles sur l'avant du chalut. Le cul du chalut pélagique de l'OPÉRA est en mailles de 40 mm, puis la toile s'agrandit en maillage pour passer en 60 mm, 100 mm, 200 mm, 400 mm, ... pour terminer à la gueule avec des mailles de 6 mètres de côté. Ce type de chalut est fait pour travailler entre deux eaux, aussi bien juste en dessous de la surface de l'eau que très près du fond. Pouvoir tracter de si grands filets exige une traînée dans l'eau la moins difficile possible. C'est pourquoi la toile s'impose très fine et les diamètres des cordelettes relativement étroits (10 mm de Ø pour les grandes mailles de 6 m de côtés). Le chalut s'en retrouve inévitablement très fragile et les déchirures conséquentes si le filet vient à toucher le fond par inadvertance.

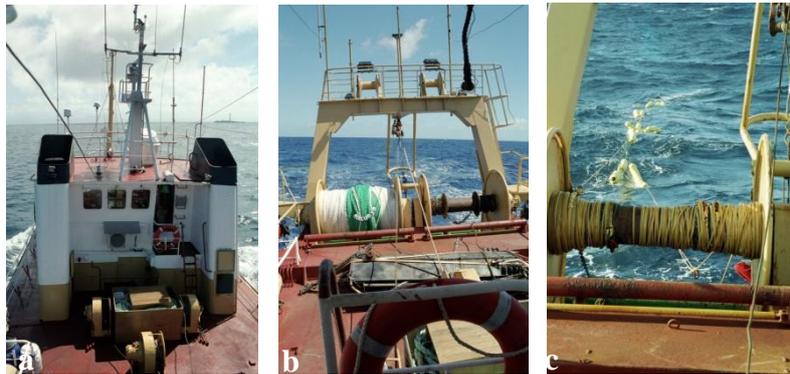
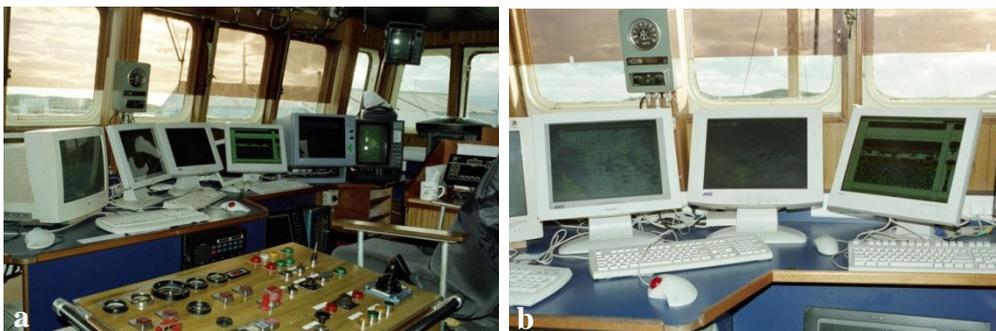


Figure 3.11 - Le chalutier OPÉRA : aperçu du chalut pélagique du navire. a – Passerelle (commandes) ; b – Chalut pélagique sur son enrouleur à l'arrière du bateau ; c – Chalut pélagique à l'eau (filage).

◦ *Équipement électronique du bord*

Le chalutier OPÉRA a spécialement complété son équipement de base pour sa mission d'exploration halieutique dans la ZEE de la Nouvelle-Calédonie. Le bord comprend :

- 1 sondeur Simrad ES60 de 38 khz Split Beam (avec graveur de CD et connexion imprimante)
- 1 sondeur Simrad EQ50 de 38 khz en secours
- 1 sonar Furuno
- 1 table traçante MaxSea avec module d'intégration 2D/3D (meilleure visualisation du profil du fond ; avec graveur de CD et connexion imprimante)
- 1 pilote automatique Robertson
- 1 pilote automatique Cetrek de secours
- 2 radars
- 1 standard C
- 2 GPS MLR
- 1 mini M (réception des données météorologiques et service e-mail, fax et téléphone)
- 1 équipement radio complet certifié SMDSM
- 1 équipement Bouyer (communication à bord)
- 1 appareillage Scanmar





Aperçu des différents postes de commandes à la passerelle. a - Commandes de navigation ; b - Moniteurs de contrôle ; c - Table de pilotage ; d - Manettes de commandes des chaluts.

◦ *Données à bord*

Le profil du fond suivi par le chalut est indiqué grâce aux capteurs reliés au sondeur du bord, aussi bien en la prospection qu'en pêche. Lorsque le chalut est à l'eau, les éléments du Scanmar, montés sur les panneaux et la corde de dos, permettent de suivre en temps réel l'immersion du chalut depuis la passerelle. Sont ainsi visibles les données suivantes :

- profondeur d'immersion du chalut
- ouverture verticale et variation de l'ouverture
- vitesse de descente ou de remontée du chalut
- écartement entre panneaux
- vitesse de rapprochement ou d'écartement entre panneaux
- position du chalut par rapport au fond
- température au fond
- présence de poisson dans le chalut et indice quantitatif

Plusieurs types de données ont été enregistrés par le capitaine, directement sur les ordinateurs du bord. Données de route, de prospection et caractéristiques des stations de chalutages ont été regroupées sous forme de tableaux Excel. Les feuilles de route (servant essentiellement à visualiser les conditions météorologiques dans le temps), commencées dès la sortie du port du bateau, indiquent :

- date, heure, position du bateau (latitude et longitude), cap, vitesse,
- pas d'hélice, régime moteur, consommation par heure,
- météorologie (direction et force du vent, pression atmosphérique, état de la mer),
- sondeur en fonction,
- profondeur,
- mode de prospection (pélagique ou benthique),
- référence d'enregistrement
- et commentaires.

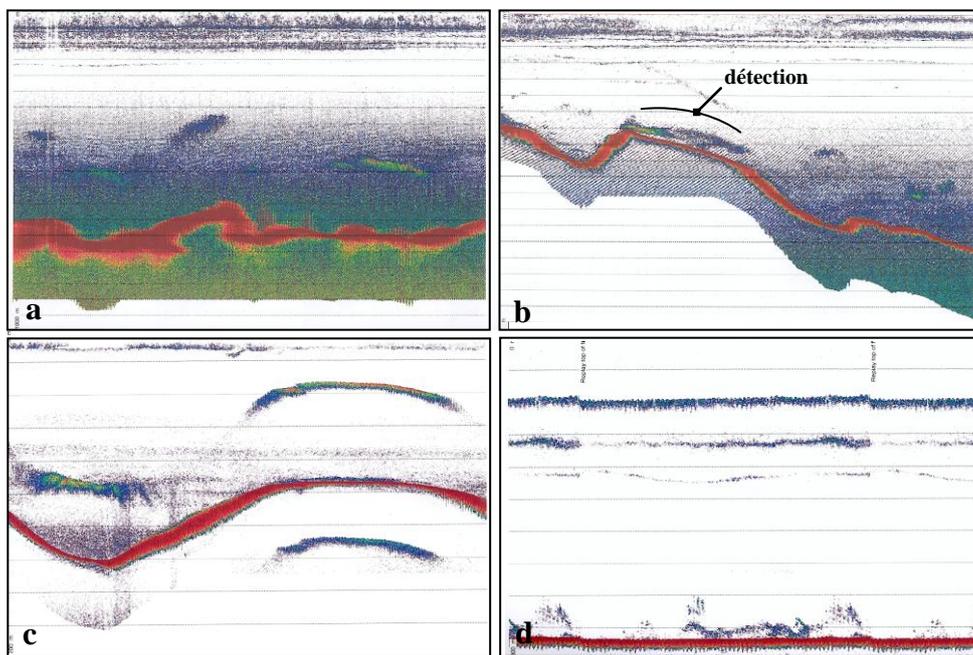
Les feuilles de prospection sont quant à elles généralement commencées lorsque le bateau est arrivé sur la zone de pêche et que la prospection débute. On y retrouve :

- date, heure, position du bateau (latitude et longitude), cap, vitesse,
- pas d'hélice,
- sonde, nature et morphologie du fond,
- mode de prospection (pélagique ou benthique),
- présence ou non de détection,
- référence de l'enregistrement (si enregistrement),
- commentaires,
- échelle du sondeur, décalage de l'échelle ou tranche d'eau prospectée,
- impressions de l'homme de quart.

Ce type de données renseigne sur la nature et la morphologie du fond et la présence ou non de détection. Enfin, sur les feuilles de chalutage ont été notées :

- numéro du trait,
- heures de début et fin de filage et/ou virage,
- position du bateau (latitude et longitude), cap
- sonde, profondeur du chalut,
- longueur de câbles filée,
- écartement et ouverture verticale,
- pas en pêche, consommation par heure,
- allure, tractions,
- résultats.

Parallèlement, les trajets du bateau sont d'une part suivis par balisage ARGOS (données directement retransmises vers les Aff. Maritimes) et d'autre part enregistrés au fur et à mesure sur la table traçante vidéo (logiciel MaxSea). Un certain nombre de données bathymétriques sont par ailleurs enregistrées, ces informations étant régulièrement récupérées à bord par un agent du service géomatique et imagerie (SMAI). Des enregistrements référencés des profils des fonds chalutés sont également effectués grâce au logiciel du sondeur SIMRAD ES60.



Exemples d'enregistrements de profils de prospection et/ou chalutage – Logiciel SIMRAD ES60.
a – Enregistrement LO54 2/2 (Ride de Fairway ; OPÉRA 6) ; b – Enregistrement LO64 1/2 (Ride de Fairway ; OPÉRA 7) ; c – Enregistrement LO130 4/4 (Pinacle Est Mont J ; OPÉRA 11) ; d – Enregistrement LO117 1/1 (Ouest Banc Nova ; OPÉRA 10).

Le cahier des charges du navire prévoyant l'embarquement systématique d'un observateur des Affaires Maritimes pour chaque nouvelle campagne, c'est à ce dernier qu'incombait le relevé régulier des données relatives à la mise en pêche. L'observateur était chargé de noter les caractéristiques géographiques et météorologiques à raison d'un point toute(s) les 1h ou 2h, parfois ponctué de commentaires personnels. Toutes ces informations ont été consignées à la main sur le cahier de bord confié par le service des Affaires Maritimes. Ainsi, il était demandé que l'heure et les caractéristiques géographiques soient notées au moment de la mise à l'eau des panneaux. Le filage des câbles (variable selon la longueur déroulée) achevé, le chalut prend quelques minutes pour s'ouvrir complètement. La pêche est considérée comme effective dès que les panneaux touchent le fond (visible sur l'écran du Scanmar) pour le chalut benthique, et si l'écartement des panneaux est au moins égal à 70 mètres pour le pélagique, jusqu'au virage (fin du temps pêchant).

Annexe 10

Fréquences alléliques – 8 loci microsattellites – 11 populations

Note : dans la dernière colonne, si valeur = 1 alors allèle qu'on ne retrouve que dans 1 pop = diagnostic ou privé

	AT	AUIN	AUTS	NZEC	DEC	IN	JP	NC	NZCR	RAm	TWm	Nb d'all. Rares
Locus_1												
(N)	10,00	9,00	4,00	0,00	5,00	5,00	2,00	47,00	0,00	10,00	10,00	
2,00	0,15	0,22	0,13	-----	0,00	0,20	0,00	0,11	-----	0,00	0,00	7
3,00	0,05	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,50	0,02	-----	0,00	0,00	5
4,00	0,10	0,22	0,13	-----	0,00	0,00	0,00	0,03	-----	0,00	0,00	6
5,00	0,05	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,01	-----	0,00	0,00	4
6,00	0,05	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	3
7,00	0,15	0,00	0,00	-----	0,00	0,10	0,00	0,04	-----	0,55	0,60	7
8,00	0,05	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,02	-----	0,00	0,00	4
9,00	0,15	0,17	0,00	-----	0,00	0,30	0,50	0,04	-----	0,00	0,00	7
10,00	0,10	0,00	0,13	-----	0,00	0,00	0,00	0,01	-----	0,00	0,05	6
11,00	0,05	0,06	0,13	-----	0,00	0,20	0,00	0,06	-----	0,05	0,00	8
12,00	0,05	0,11	0,25	-----	0,00	0,00	0,00	0,03	-----	0,05	0,00	7
13,00	0,05	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,03	-----	0,00	0,00	4
14,00	0,00	0,06	0,13	-----	0,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	4
15,00	0,00	0,06	0,00	-----	0,00	0,10	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	4
16,00	0,00	0,11	0,13	-----	0,00	0,10	0,00	0,02	-----	0,00	0,00	6
17,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,50	0,00	0,00	0,01	-----	0,00	0,00	4
18,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,30	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	3
19,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,20	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	3
20,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,02	-----	0,00	0,00	3
21,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,01	-----	0,00	0,00	3
22,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,01	-----	0,00	0,00	3
23,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,01	-----	0,35	0,30	5
24,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,01	-----	0,00	0,00	3
25,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,49	-----	0,00	0,00	3
26,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,05	3
Locus_2												
(N)	26,00	10,00	5,00	5,00	5,00	9,00	6,00	60,00	13,00	9,00	9,00	
1,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
2,00	0,12	0,05	0,20	0,30	0,00	0,06	0,17	0,18	0,12	0,00	0,06	9
3,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,04	0,00	0,06	4
4,00	0,38	0,25	0,30	0,50	0,00	0,33	0,33	0,29	0,15	0,06	0,06	10
5,00	0,29	0,50	0,20	0,10	0,00	0,44	0,25	0,39	0,62	0,00	0,00	8
6,00	0,06	0,05	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,08	0,00	0,00	5
7,00	0,02	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,06	0,00	4
8,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
9,00	0,02	0,10	0,10	0,00	0,00	0,06	0,17	0,01	0,00	0,00	0,00	6
10,00	0,00	0,05	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	3
12,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
13,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,00	2
14,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	0,11	3
15,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
16,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
17,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,06	0,08	0,07	0,00	0,00	0,00	4
18,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,06	2
19,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,11	0,00	2
20,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,00	1
21,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,00	1
22,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	1
23,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	1
24,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	1
25,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,17	2
26,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,17	2
27,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	1
28,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	1
29,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	1
30,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	1
Locus_3												
(N)	21,00	10,00	5,00	4,00	0,00	9,00	1,00	45,00	12,00	10,00	8,00	
2,00	0,05	0,10	0,10	0,00	-----	0,06	0,50	0,11	0,04	0,00	0,13	9

3,00	0,10	0,00	0,00	0,00	-----	0,28	0,00	0,04	0,13	0,15	0,06	7
4,00	0,05	0,00	0,00	0,00	-----	0,06	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	4
5,00	0,05	0,10	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,06	5
6,00	0,07	0,05	0,10	0,13	-----	0,06	0,00	0,11	0,17	0,00	0,06	9
7,00	0,07	0,05	0,10	0,00	-----	0,11	0,00	0,04	0,08	0,05	0,06	9
8,00	0,05	0,00	0,00	0,00	-----	0,06	0,00	0,08	0,04	0,10	0,00	6
9,00	0,02	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2
10,00	0,07	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,03	0,00	0,15	0,00	4
11,00	0,07	0,00	0,00	0,13	-----	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3
12,00	0,02	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2
13,00	0,02	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,01	0,00	0,05	0,06	5
14,00	0,02	0,00	0,00	0,00	-----	0,06	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	4
15,00	0,02	0,00	0,00	0,00	-----	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3
16,00	0,05	0,05	0,10	0,00	-----	0,00	0,00	0,09	0,13	0,00	0,00	6
17,00	0,05	0,20	0,10	0,00	-----	0,06	0,00	0,02	0,00	0,10	0,44	8
18,00	0,05	0,05	0,10	0,00	-----	0,00	0,00	0,02	0,00	0,05	0,00	6
19,00	0,07	0,00	0,10	0,00	-----	0,11	0,00	0,11	0,21	0,00	0,00	6
20,00	0,02	0,00	0,00	0,00	-----	0,06	0,00	0,03	0,00	0,05	0,00	5
21,00	0,02	0,05	0,00	0,00	-----	0,06	0,00	0,02	0,08	0,00	0,06	7
22,00	0,02	0,10	0,00	0,00	-----	0,00	0,50	0,02	0,00	0,00	0,06	6
23,00	0,02	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2
24,00	0,00	0,05	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2
25,00	0,00	0,10	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,02	0,00	0,05	0,00	4
26,00	0,00	0,05	0,10	0,00	-----	0,00	0,00	0,02	0,00	0,05	0,00	5
27,00	0,00	0,05	0,10	0,00	-----	0,00	0,00	0,01	0,00	0,15	0,00	5
28,00	0,00	0,00	0,10	0,00	-----	0,00	0,00	0,04	0,00	0,05	0,00	4
29,00	0,00	0,00	0,00	0,50	-----	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2
30,00	0,00	0,00	0,00	0,13	-----	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2
31,00	0,00	0,00	0,00	0,13	-----	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2
32,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	2
33,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,02	0,04	0,00	0,00	3
34,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	2
35,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-----	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	2

Locus_4
(N)

1,00	0,08	0,10	0,20	0,00	0,00	0,11	0,06	0,03	0,00	0,00	0,00	6
2,00	0,06	0,05	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,01	0,05	0,00	0,00	5
3,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,06	0,03	0,00	0,06	0,00	5
4,00	0,12	0,00	0,00	0,00	0,75	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,13	4
5,00	0,13	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25	0,08	0,00	0,25	0,13	6
6,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	2
7,00	0,08	0,05	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16	0,09	0,00	0,00	5
8,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	2
9,00	0,08	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,18	0,00	0,00	4
10,00	0,04	0,15	0,10	0,33	0,00	0,17	0,13	0,11	0,27	0,00	0,13	9
11,00	0,10	0,15	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,18	0,00	0,00	5
12,00	0,08	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,06	0,03	0,09	0,00	0,00	5
13,00	0,02	0,00	0,10	0,00	0,00	0,06	0,00	0,01	0,00	0,06	0,00	5
14,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	3
15,00	0,02	0,15	0,00	0,17	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	4
16,00	0,04	0,00	0,00	0,17	0,10	0,00	0,00	0,06	0,05	0,00	0,38	6
17,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
18,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	2
19,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
20,00	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,11	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	3
22,00	0,00	0,00	0,00	0,17	0,00	0,00	0,06	0,05	0,00	0,00	0,00	3
23,00	0,00	0,00	0,00	0,17	0,00	0,11	0,00	0,03	0,00	0,13	0,00	4
24,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,06	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	3
25,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,06	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	3
26,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
27,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	2
28,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
29,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,03	0,09	0,00	0,00	3
30,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	1
31,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,01	0,00	0,00	0,00	2
32,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,13	0,25	3
33,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	1
34,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	1
35,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	1
36,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	1
37,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	1
38,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	1
39,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	1
40,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25	0,00	1

Locus_5												
(N)	25,00	10,00	5,00	9,00	8,00	9,00	8,00	75,00	13,00	10,00	10,00	
1,00	0,12	0,05	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,06	0,08	0,00	0,00	5
2,00	0,18	0,20	0,10	0,17	0,00	0,33	0,38	0,18	0,27	0,05	0,00	9
3,00	0,26	0,35	0,20	0,28	0,00	0,28	0,44	0,32	0,35	0,00	0,00	8
4,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,05	0,00	0,00	0,00	3
5,00	0,26	0,20	0,30	0,28	0,00	0,28	0,13	0,24	0,27	0,05	0,00	9
7,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,03	0,00	0,85	0,75	5
8,00	0,04	0,15	0,20	0,06	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	5
9,00	0,02	0,00	0,10	0,06	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,05	0,00	5
10,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	2
11,00	0,02	0,05	0,10	0,11	0,06	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	6
12,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,06	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	3
13,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
14,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
15,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
16,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,19	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
17,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
18,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
19,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
20,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
21,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25	1

Locus_6												
(N)	24,00	9,00	4,00	6,00	7,00	8,00	4,00	54,00	12,00	10,00	10,00	
1,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
2,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
3,00	0,04	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	3
4,00	0,15	0,11	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,04	0,00	0,00	5
5,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	2
6,00	0,04	0,00	0,00	0,08	0,00	0,13	0,00	0,03	0,04	0,05	0,00	6
8,00	0,06	0,33	0,50	0,00	0,00	0,06	0,00	0,06	0,04	0,00	0,00	6
9,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
10,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
11,00	0,02	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2
12,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2
13,00	0,02	0,11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2
14,00	0,10	0,00	0,00	0,25	0,00	0,13	0,00	0,16	0,21	0,00	0,00	5
15,00	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,20	0,35	4
16,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	2
17,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	3
18,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
19,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	2
20,00	0,02	0,00	0,00	0,33	0,00	0,06	0,25	0,24	0,33	0,00	0,00	6
21,00	0,06	0,11	0,13	0,00	0,00	0,31	0,00	0,04	0,00	0,05	0,00	6
22,00	0,00	0,22	0,00	0,00	0,00	0,06	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	3
23,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
24,00	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,06	0,00	0,01	0,00	0,00	0,05	4
25,00	0,00	0,00	0,00	0,25	0,00	0,00	0,13	0,21	0,25	0,05	0,00	5
26,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	2
27,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00	0,13	0,00	0,00	0,10	0,20	4
28,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,36	0,00	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	2
29,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,01	0,00	0,05	0,05	4
30,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
31,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
32,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	2
33,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	2
34,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	1
35,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,05	0,00	2
36,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	1
37,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	1
38,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	1
39,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,15	0,05	3
40,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	1
41,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,20	2
42,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1

Locus_7												
(N)	5,00	6,00	5,00	0,00	0,00	4,00	0,00	16,00	0,00	10,00	7,00	
1,00	0,20	0,00	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,00	-----	0,00	0,00	5
2,00	0,10	0,00	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,06	-----	0,00	0,00	6
4,00	0,10	0,08	0,20	-----	-----	0,00	-----	0,03	-----	0,00	0,00	8
5,00	0,10	0,00	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,00	-----	0,00	0,00	5
6,00	0,20	0,00	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,06	-----	0,00	0,00	6

7,00	0,10	0,00	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,03	-----	0,15	0,07	8
8,00	0,10	0,17	0,10	-----	-----	0,00	-----	0,03	-----	0,00	0,00	8
9,00	0,10	0,00	0,00	-----	-----	0,13	-----	0,06	-----	0,00	0,00	7
10,00	0,00	0,17	0,20	-----	-----	0,13	-----	0,16	-----	0,25	0,36	10
11,00	0,00	0,08	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,00	-----	0,00	0,00	5
12,00	0,00	0,17	0,00	-----	-----	0,13	-----	0,00	-----	0,05	0,00	7
13,00	0,00	0,17	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,00	-----	0,00	0,00	5
14,00	0,00	0,08	0,10	-----	-----	0,00	-----	0,00	-----	0,00	0,00	6
15,00	0,00	0,08	0,10	-----	-----	0,00	-----	0,19	-----	0,05	0,00	8
16,00	0,00	0,00	0,20	-----	-----	0,00	-----	0,03	-----	0,00	0,00	6
17,00	0,00	0,00	0,10	-----	-----	0,38	-----	0,09	-----	0,15	0,14	9
18,00	0,00	0,00	0,00	-----	-----	0,25	-----	0,06	-----	0,00	0,07	7
19,00	0,00	0,00	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,09	-----	0,05	0,00	6
20,00	0,00	0,00	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,03	-----	0,00	0,00	5
21,00	0,00	0,00	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,03	-----	0,00	0,00	5
22,00	0,00	0,00	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,03	-----	0,00	0,00	5
23,00	0,00	0,00	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,00	-----	0,15	0,21	6
24,00	0,00	0,00	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,00	-----	0,10	0,00	5
25,00	0,00	0,00	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,00	-----	0,05	0,00	5
26,00	0,00	0,00	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,00	-----	0,00	0,07	5
27,00	0,00	0,00	0,00	-----	-----	0,00	-----	0,00	-----	0,00	0,07	5

Locus_8

(N)	23,00	10,00	5,00	5,00	10,00	9,00	4,00	62,00	10,00	10,00	8,00	
1,00	0,11	0,00	0,20	0,10	0,05	0,00	0,00	0,03	0,00	0,10	0,00	6
2,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,05	0,00	3
3,00	0,04	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	3
4,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,01	0,00	0,00	0,00	3
5,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,01	0,00	0,10	0,13	5
6,00	0,13	0,00	0,00	0,20	0,15	0,11	0,00	0,06	0,05	0,05	0,00	7
7,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,05	0,06	0,00	0,10	0,30	0,00	0,00	5
8,00	0,02	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,05	0,00	0,00	4
9,00	0,07	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,06	4
10,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	2
11,00	0,02	0,05	0,10	0,00	0,15	0,06	0,00	0,06	0,00	0,05	0,00	7
12,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
13,00	0,04	0,05	0,10	0,10	0,35	0,00	0,00	0,05	0,10	0,00	0,06	8
15,00	0,02	0,05	0,00	0,00	0,00	0,06	0,25	0,05	0,15	0,00	0,00	6
16,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
17,00	0,07	0,10	0,00	0,10	0,05	0,11	0,13	0,02	0,10	0,00	0,19	9
18,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
19,00	0,02	0,15	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,10	0,00	5
20,00	0,02	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	3
21,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,13	0,02	0,00	0,00	0,00	4
22,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
23,00	0,02	0,10	0,10	0,00	0,00	0,00	0,13	0,02	0,00	0,00	0,00	5
24,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	3
25,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,02	0,00	0,15	0,00	4
26,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	2
27,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2
28,00	0,04	0,15	0,10	0,00	0,05	0,06	0,00	0,04	0,10	0,00	0,13	8
29,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
30,00	0,00	0,05	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2
31,00	0,00	0,05	0,20	0,00	0,00	0,00	0,13	0,05	0,00	0,00	0,00	4
32,00	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,06	3
33,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,06	0,00	0,02	0,05	0,05	0,00	5
34,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,01	0,05	0,00	0,00	3
35,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,15	0,00	3
36,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	2
37,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,13	0,02	0,00	0,00	0,00	3
38,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1
39,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,05	0,19	3
40,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	1
41,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	1
42,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	1
43,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,06	2
44,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	1
45,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	1
46,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	1
47,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	1
48,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	1
49,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
50,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,13	2

A n n e x e 11 a

AMOVA pour que *B. splendens* avec toutes populations mondiales mais sans groupes (annoncés comme résultats non montrés)

Source de variation	Degré de liberté	Variation %	Indice de fixation	Valeur de p
Inter populations	7	2,19	$F_{ST} = -0,02195$	NS
Intra populations	318	102,19		***

A n n e x e 11 b

AMOVA pour que *B. splendens* avec toutes populations mondiales mais avec 2 groupes géographiques : Atlantique vs Indo-Pacifique (NC, NZEC, NZCR, JP, AUIN, AUTS, IN)

Source de variation	Degré de liberté	Variation %	Indice de fixation	Valeur de p
Inter groupes	1	1,31	$F_{CT} = 0,01315$	NS
Intra groupes, inter populations	6	-2,67	$F_{SC} = -0,02704$	NS
Intra populations	318	101,35	$F_{ST} = -0,01354$	NS

Lauriana

LEVY-HARTMANN

laurianalevy@hotmail.com

Identification génétique des populations ichthyques marines de *Beryx splendens* de la zone économique exclusive de la Nouvelle-Calédonie et comparatif à l'échelle interocéanique

RÉSUMÉ GÉNÉRAL

Le béryx long *Beryx splendens* est une espèce d'intérêt commercial à distribution circumglobale mais n'est pas encore exploitée en Nouvelle-Calédonie. Les connaissances sur la biologie et la génétique de l'espèce sont susceptibles d'influencer le développement et la gestion de sa pêche. Cependant la structuration et la diversité des populations de béryx sont encore insuffisamment connues. Afin d'étudier ces paramètres de façon approfondie, des marqueurs mitochondriaux et nucléaires ont été utilisés dans le cadre d'une approche comparative. Dans un premier temps et afin de cibler au mieux le marqueur mitochondrial le plus approprié dans cette étude, les séquençages des génomes mitochondriaux complets de l'espèce et de *B. mollis* ont permis l'estimations du niveau de variabilité génétique intraspécifique, marqueur par marqueur. Des fragments de 815 pb du gène du cytochrome b ont ensuite été séquencés et utilisés pour tenter d'interpréter au mieux l'histoire de l'espèce. Au total, 204 individus issus de 14 populations géographiques naturelles réparties à travers le monde ont été analysés. Les populations de la ZEE de la Nouvelle-Calédonie ont par ailleurs fait l'objet d'une étude particulière. Enfin, les résultats sur l'intensité et la distribution spatiale de la diversité génétique des populations de *B. splendens* ont été approfondis à l'aide de marqueurs nucléaires. Ainsi, 193 individus, issus des trois océans et incluant une et deux populations de *B. decadactylus* et *B. mollis*, respectivement, ont été caractérisés à huit loci microsatellites. Bien que moins contrastés, les résultats obtenus avec ces derniers vont dans le sens de ceux obtenus par l'analyse avec le marqueur mitochondrial. Ainsi, les résultats indiquent une forte diversité génétique chez l'espèce et suggèrent une population globalement en expansion. Une scission de la population de béryx entre l'Atlantique et l'Indo-Pacifique a été mise en évidence. A plus petite échelle, les analyses statistiques n'ont pas mis en évidence de structuration particulière. Nos analyses montrent que l'espèce tendrait à suivre les courants océaniques, suggérant qu'au moins une partie des individus migrent probablement sur de longues distances. Cette étude a permis de détecter un brassage génétique à large échelle océanique, assurant le maintien de la diversité au sein de la population globale de *B. splendens*.