



**HAL**  
open science

# Etude spatio-temporelle de la biodiversité des forêts de laminaires des côtes bretonnes par une approche intégrée de génétique des populations et d'écologie des communautés

Marine Robuchon

► **To cite this version:**

Marine Robuchon. Etude spatio-temporelle de la biodiversité des forêts de laminaires des côtes bretonnes par une approche intégrée de génétique des populations et d'écologie des communautés. Biodiversité et Ecologie. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2014. Français. NNT : . tel-00968426

**HAL Id: tel-00968426**

**<https://theses.hal.science/tel-00968426>**

Submitted on 10 Apr 2014

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

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

MUSEUM NATIONAL



D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2014

N° attribué par la bibliothèque

□□□□□□□□□□□□

## THESE

Pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE**

Spécialité : Ecologie et Evolution

Présentée et soutenue publiquement par

**Marine Robuchon**

**Le 10 mars 2014**

---

**Etude spatio-temporelle de la biodiversité des forêts de laminaires des  
côtes bretonnes par une approche intégrée de génétique des  
populations et d'écologie des communautés**

TOME 1 : TEXTE DE SYNTHÈSE

---

Sous la direction de : M<sup>me</sup> Line Le Gall et M<sup>me</sup> Myriam Valero

**JURY :**

M <sup>me</sup> Sophie Arnaud-Haond	Chargée de Recherche, IFREMER, Sète	Rapportrice
M <sup>me</sup> Inka Bartsch	Senior Research Scientist, Alfred-Wegener-Institute, Bremerhaven, Germany	Rapportrice
M. Eric Feunteun	Professeur, Muséum national d'Histoire naturelle, Dinard	Examineur
M. Nicolas Mouquet	Directeur de Recherche, CNRS, Montpellier	Examineur
M <sup>me</sup> Line Le Gall	Maître de Conférences, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris	Directrice de Thèse
M <sup>me</sup> Myriam Valero	Directrice de Recherche, CNRS, Roscoff	Directrice de Thèse



## Remerciements

Vous vous apprêtez à lire le compte-rendu scientifique de mes trois années de thèse. Mais faire une thèse, ce n'est pas que de la science, c'est aussi une incroyable aventure humaine. Je profite donc de ces quelques lignes pour remercier tous ceux qui, par leur soutien financier, scientifique ou affectif, ont contribué à rendre cette aventure possible et à en assurer son bon déroulement.

Tout d'abord, ce projet de thèse n'aurait pas pu se réaliser sans soutien financier. Je remercie donc l'école doctorale du Muséum national d'Histoire naturelle « Sciences de la Nature et de l'Homme » d'avoir cru en mon projet et de m'avoir financée pendant trois ans. Je remercie également le Parc Naturel Marin d'Iroise (convention CNRS-UPMC-PNMI N°LS64816), le projet « Bibliothèque du vivant » (INRA-MNHN-INEE-CNRS), le projet ECOKELP (ANR 06 BDIV 012 - 2007-2009) et le projet d'investissement d'avenir IDEALG qui ont permis de financer un bon nombre de campagnes d'échantillonnage et d'analyses de ce travail de thèse.

J'aimerais ensuite remercier les membres de mon jury de thèse : sans eux, il n'y aurait pas de soutenance, alors merci beaucoup à Sophie Arnaud-Haond, Inka Bartsch, Eric Feunteun et Nicolas Mouquet d'avoir libéré une case dans leur emploi du temps pour évaluer mon travail.

Je remercie chaleureusement mes deux directrices de thèse, Line et Myriam. Vous m'avez toutes les deux à la fois soutenue lorsque c'était nécessaire et laissé beaucoup de liberté dans mon travail, ce qui m'a permis d'explorer les problématiques scientifiques qui me tenaient à cœur : je vous en suis extrêmement reconnaissante ! J'ai eu plaisir à travailler avec vous, et vous m'avez beaucoup appris, chacune à votre manière.

Line, tu as cru en mon projet de thèse dès le départ, jusqu'à mettre de côté ton propre projet. Tu m'as accompagnée dans la plupart des terrains en plongée de ma thèse, que nous avons eu la bonne idée de programmer en plein hiver, et c'est grâce à toi (et tes poches de gel chauffant) que je ne suis pas morte de froid à St Malo ! Tu m'as aussi beaucoup accompagnée dans les phases de tri d'algues post-terrain lors desquelles tu as largement contribué à mon apprentissage de la taxonomie des macroalgues de Bretagne. C'est aussi toi qui m'as initiée à la systématique moléculaire, je me souviens encore de l'objet du mail que tu m'avais envoyé en réponse au premier lot de séquences « corrigées » que je t'avais transmis :

« screugneugneu » ! Je te dois également mon addiction au café Nespresso ;-) Plus sérieusement, ton optimisme et ton pragmatisme, à la fois sur les plans scientifiques et humains, m'ont permis de garder le bon cap du début jusqu'à la fin de ma thèse. J'espère que nous aurons l'occasion de travailler ensemble à nouveau !

Myriam, après avoir été pendant deux ans mon encadrante d'apprentissage, tu as eu le courage de rempiler pour trois ans supplémentaires avec moi ! Quand je suis arrivée à Roscoff pour la première fois en février 2009, je n'avais aucune idée du fonctionnement d'un laboratoire de recherche et mes connaissances en génétique des populations étaient assez limitées...Maintenant, ça va mieux, et tu es en grande partie responsable de cette amélioration ! Tu as rapidement fait en sorte que je participe aux différentes activités du laboratoire, du terrain aux manips de biologie moléculaire en passant par les congrès et les événements à destination du grand public, et cette diversité d'activités m'a permis de m'épanouir dans mon travail. Tu as également fait en sorte que j'explore les différentes thématiques développées au labo, ce qui m'a permis de choisir ensuite celles que je voulais approfondir. Tu es toujours pleine d'idées, ce qui m'a poussée à examiner les questions scientifiques sous beaucoup d'angles différents et, au final, à rendre mon travail meilleur. Merci pour tout ça !

Je tiens également à remercier toutes les personnes des deux équipes dans lesquelles j'ai fait ma thèse, l'équipe BEDIM à Roscoff et l'équipe des phycologues du Muséum à Paris. En premier lieu je remercie de tout mon cœur ma petite Lucía, qui est à la fois une collègue et une amie formidable, toujours prête à aider et m'ayant beaucoup appris. Je voudrais aussi remercier chaleureusement Stéphane pour m'avoir appris toutes les techniques de biologie moléculaire quand j'ai débarqué à la station et avoir ensuite continué à m'aider avec le génotypage durant ma thèse. Je remercie toutes les personnes qui ont, à un moment ou un autre, fait partie de l'équipe BEDIM et ont fait en sorte qu'il y était toujours agréable d'y travailler (ou pas !) : Mathieu, Alex, Stacy, Valeria, Sarah, Margaux, Fiona, Claire, Christophe, Denis, Camille, le tout jeune docteur Aliou, Jérôme, Alejandro... Côté Muséum, je remercie Bruno pour avoir rendu cette thèse possible et pour ses conseils; je remercie aussi Florence avec qui c'est un plaisir de partager le bureau et qui m'a beaucoup encouragée dans la dernière ligne droite de cette thèse, et Viviana, que j'ai toujours plaisir à voir lors de ses séjours à Paris ou à Roscoff.

Au-delà de mes deux équipes, j'ai interagi et tissé des liens avec beaucoup d'autres personnes à la Station, au Muséum et au-delà durant cette thèse. Pour commencer, je n'aurais jamais mis les pieds à Roscoff si Bernard Kloareg n'avait pas répondu positivement à ma demande de faire un apprentissage à la Station biologique de Roscoff ; alors merci Bernard ! Ensuite, j'ai fait ma deuxième année d'apprentissage sous la tutelle de Susana Coelho avec qui j'ai beaucoup appris sur l'évolution des chromosomes sexuels et pris beaucoup de plaisir à travailler : merci Susana ! Les deux premières années de ma thèse ont été ponctuées par un gros travail de terrain, à la fois sous l'eau et sur l'estran, qui a mobilisé de nombreuses personnes. Côté subaquatique, je remercie chaleureusement les plongeurs du Service Mer et Observation de la Station, qui doivent maintenant connaître mes manip par cœur ;- ) Merci Laurent, Mathieu, Wil et Yann d'avoir toujours répondu présent, et merci pour avoir contribué à l'amélioration de mes recettes de cookies ! Je tiens également à remercier les plongeurs du CRESCO et ceux qui se sont greffés à l'équipe lors de mes manip, Julien, Régis, Thibaut, Thomas, Lou et Alain ; et je remercie également chaleureusement l'équipe de plongeurs du PNMI, Yannis, Antoine et Sébastien. Côté estran, un grand merci aux nombreuses personnes qui nous ont aidées Lucía et moi sur notre terrain au Loup ; parmi celles que je n'ai pas déjà citées (eh oui, il y en a qui rentrent dans plusieurs cases !), je voudrais remercier Akira Peters, Philippe Potin, Catherine Leblanc, Daphné, Iván et Yoann. Je voudrais également remercier toutes les personnes du SSM au Muséum, qui m'ont toujours aidée et conseillée quand j'en avais besoin : merci à Delphine, Céline, Josie, José et Marie-Catherine. Merci aussi aux personnes de l'école doctorale qui m'ont toujours reçue avec sourire et gentillesse !

Cette thèse a été l'occasion d'explorer de nouvelles thématiques et de découvrir de nouvelles méthodes, et cela n'aurait pas été possible sans l'aide de nombreux collègues scientifiques. Je voudrais remercier et féliciter les deux ex-étudiants qui ont commencé leur thèse à peu près en même temps que moi sur des thématiques à la fois proches et complémentaires : merci beaucoup docteur R.K. Gallon de m'avoir aidée à vaincre ma phobie de R, participé à mes échantillonnages en plongée et passé nos données à la moulinette pour en tirer la substantifique mœlle sans jamais perdre ton sens de l'humour ! Et merci beaucoup docteur J.-C. Leclerc, alias Juan Carlito, pour toutes les discussions intéressantes sur les forêts de laminaires que l'on a eues ! Mes remerciements vont également aux membres de mon comité de thèse pour leurs conseils avisés : Denis Couvet, Dominique Davoult, Bruno de Reviers et Eric Feunteun. Je remercie également toutes les personnes avec qui j'ai établi des

collaborations, en particulier, parmi celles que je n'ai pas encore citées, Amaury Lambert, Boris Leroy et Alba Vergés. Enfin, je remercie mes trois petits stagiaires, Amélie, Svetlana et Benjamin, pour leur contribution à ce travail, pour m'avoir fait réfléchir d'une autre manière sur les thématiques abordées dans la thèse et pour m'avoir fait découvrir les joies de l'encadrement !

Au-delà de la sphère scientifique, beaucoup de personnes m'ont permis de mener cette thèse avec sérénité. Je remercie tous les amis avec qui j'ai partagé des moments inoubliables. Merci à mes compagnons de baignade en eaux fraîches Pauline, Nathalie, Mahdi et Johanna ; merci aux amis des soirées tricot, Valeria, Daniella, Stacy, Lucía et Iván, Fiona et Yoann, Daphné ; merci à mes amis du club de plongée de Carantec, à ceux du club de hockey subaquatique du pays de Morlaix qui m'ont initiée aux joies de ce sport de dingo et à ceux du club de hockey subaquatique de Paris V qui m'ont accueillie chaleureusement lorsque je suis arrivée à Paris ; merci à mes biches Hélène et Audrey, et merci à mes amis bisounours de l'école d'Agros, en particulier à ma famille d'accueil du boulevard Saint Germain Alice, Audrey et Carine.

Enfin, je remercie infiniment ma famille d'avoir cru en moi et de m'avoir toujours soutenue. Merci à mes parents, Jean-Michel et Catherine, et merci à mes deux petites sœurs, Chacha et Zizou, d'avoir encouragé le petit bichon jusqu'à la fin de ses longues études. Merci également à mamie Odile, mamie Jeannot, papy Pierre et à mes nombreux oncles, tantes cousins et cousines. Merci Alex et Tim pour votre relecture de l'abstract! Je finirai ces remerciements par un immense merci à Jonathan, pour son soutien, son amour et son humour de tous les jours qui font que tout est plus facile.

« Il n'y a pas de problème, il n'y a que des solutions »

André Gide, *Journal*

« To fly as fast as thought, to anywhere that is, [...] you must begin by knowing that you have already arrived ... »

Chiang via Richard Bach, *Jonathan Livingston Seagull – a story*



## **Avant-propos**

Cette thèse s'organise en deux tomes. Ce document, le tome 1, constitue un texte de synthèse dans lequel sont présentés et discutés les travaux réalisés au cours de la thèse. Les résultats de ce travail de thèse ont par ailleurs été rédigés sous la forme, d'une part, de six articles scientifiques publiés ou soumis et, d'autre part, de trois annexes destinées à être valorisées sous forme d'articles scientifiques prochainement. Ces articles et annexes sont mentionnés tout au long du texte de synthèse et se trouvent dans leur intégralité dans le tome 2 de cette thèse.



# TABLE DES MATIERES

<b>Introduction .....</b>	<b>1</b>
<b>1. Présentation du contexte général : comprendre les patrons d'organisation de la biodiversité aux deux niveaux intra et inter spécifiques.....</b>	<b>5</b>
<i>Approche historique de la génétique des populations : partir de modèles nuls pour inférer les processus .....</i>	<i>5</i>
<i>Approche historique de l'écologie des communautés : expliquer les patrons observés avec des processus déterministes .....</i>	<i>6</i>
<i>Diversité spécifique et diversité génétique : processus similaires et patrons corrélés ?.....</i>	<i>8</i>
<b>2. Présentation du modèle d'étude : les forêts de laminaires des côtes bretonnes .....</b>	<b>13</b>
<i>Les forêts de laminaires : un écosystème riche, exploité et vulnérable .....</i>	<i>13</i>
<i>Caractéristiques de la zone d'étude.....</i>	<i>17</i>
<i>Les laminaires sur le littoral breton.....</i>	<i>19</i>
<i>Caractéristiques des deux espèces étudiées.....</i>	<i>23</i>
<b>3. Problématiques spécifiques abordées dans la thèse .....</b>	<b>28</b>
<b>I. Evolution temporelle des communautés de macroalgues : variabilité saisonnière, réponse au changement global et standardisation des suivis.....</b>	<b>35</b>
<b>1. Variations saisonnières dans les communautés de macroalgues .....</b>	<b>36</b>
<b>2. Réponses des communautés d'algues rouges au changement global des vingt dernières années .....</b>	<b>39</b>
<b>3. Optimiser et standardiser la caractérisation de la diversité spécifique : apports du barcode .....</b>	<b>41</b>
<b>II. Diversité, résilience et stabilité des populations et des communautés : rôle des phases macroscopiques et microscopiques des laminaires.....</b>	<b>49</b>
<b>1. Rôle de la phase macroscopique de <i>L. digitata</i> sur les communautés .....</b>	<b>49</b>
<b>2. Rôle de la phase microscopique de <i>L. digitata</i> sur les populations .....</b>	<b>53</b>
<b>III. Organisation spatiale de la diversité génétique, de la diversité spécifique et de la corrélation entre ces deux niveaux de biodiversité : des patrons aux processus.....</b>	<b>59</b>

<b>1. Comparaison des patrons d'organisation spatiale entre différents niveaux de biodiversité : quels processus révèlent-ils ? .....</b>	<b>60</b>
<i>Organisation spatiale de la diversité génétique .....</i>	<i>61</i>
<i>Organisation spatiale de la diversité spécifique.....</i>	<i>63</i>
<i>Variabilité des patrons de biodiversité et des processus qui la façonnent selon le milieu, le niveau de diversité et l'échelle spatiale considérée.....</i>	<i>66</i>
<b>2. Comprendre les patrons de corrélation entre diversité génétique et diversité spécifique : apports des données empiriques et des modèles.....</b>	<b>70</b>
<i>Inférer les processus qui sous-tendent les patrons de corrélation entre diversité génétique et diversité spécifiques à différentes échelles spatiales : attendus théoriques et études empiriques .....</i>	<i>71</i>
<i>Utilisation de modèles pour inférer l'importance relative des différents processus à l'origine d'une corrélation entre diversité génétique et spécifique.....</i>	<i>77</i>
<b>Conclusions et perspectives .....</b>	<b>85</b>
<b>1. Apports de l'étude à la connaissance de la biodiversité des forêts de laminaires bretonnes .....</b>	<b>85</b>
<b>2. Apports de l'étude à la compréhension des processus qui façonnent la biodiversité .....</b>	<b>91</b>
<b>Références bibliographiques .....</b>	<b>97</b>
<b>Résumé.....</b>	<b>117</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>118</b>

## INTRODUCTION



Forêt de *Laminaria digitata* à marée basse. Image Marine Robuchon



## Introduction

Cette thèse a pour objet l'étude des patrons de biodiversité et des processus qui la sous-tendent au sein de l'écosystème marin remarquable que constituent les forêts de laminaires. La biodiversité se définit au sens littéral comme la diversité du vivant ; or le vivant est un objet complexe qui peut s'appréhender à une multitude d'échelles hiérarchiques depuis la molécule jusqu'à la biosphère. Les écologues s'intéressent principalement à trois niveaux hiérarchiques de la biodiversité imbriqués les uns dans les autres (Krebs 2001, encadré 1), qui sont également ceux reconnus par la Convention sur la Diversité Biologique (CDB, 1992). Le niveau le plus évident à appréhender, peut-être parce qu'il est généralement visible à l'œil nu par toute personne qui observe un milieu naturel, est celui de la diversité des espèces (diversité spécifique). La variabilité au sein de ces espèces représente le plus petit niveau de biodiversité : la diversité génétique. Enfin, les espèces se répartissent dans différents écosystèmes qui constituent le dernier et plus grand niveau de biodiversité (diversité écosystémique).

D'autre part, la biodiversité est une entité dynamique : les gènes, les espèces et les écosystèmes évoluent dans le temps. Sur de larges échelles de temps, des gènes disparaissent tandis que de nouveaux apparaissent par mutation, des espèces s'éteignent tandis que de nouvelles apparaissent par spéciation et les milieux de vie ces espèces (et par conséquent les écosystèmes) changent au gré des conditions climatiques et géologiques. Cette dynamique peut s'observer sur des échelles de temps plus courtes : par exemple, au cours du siècle dernier, de nombreuses espèces ont migré (le plus souvent vers les pôles) en réponse au changement climatique (Thomas 2010). Même à l'échelle d'une année, les assemblages d'espèces à un endroit donné changent en fonction des saisons et des éventuelles perturbations. Par ailleurs, la biodiversité se structure à plusieurs échelles spatiales, depuis l'échelle locale jusqu'à celle des régions biogéographiques (encadré 2).

Expliquer l'origine des patrons de biodiversité est une question au cœur de la recherche scientifique, et, alors que l'étude de la diversité des écosystèmes est une problématique relativement récente, l'étude de la biodiversité aux niveaux intra et inter spécifiques a traditionnellement fait l'objet de deux disciplines bien séparées (Urban et al. 2008). D'un côté, la génétique des populations s'intéresse à la structure et à la dynamique de la diversité génétique au sein des populations tandis que de l'autre côté, l'écologie des communautés s'intéresse à la structure et à la dynamique des espèces au sein des

communautés. Pourtant, de nombreux parallèles existent et ont été remarqués à plusieurs reprises entre la théorie de la génétique des populations et celle de l'écologie des communautés (*e.g.* Antonovics 1976, 1992, 2003 ; Harper 1977; Huston 1994 ; Hairston et al. 1996 ; Amarasekare 2000 ; Kassen 2002 ; Chave 2004). Aujourd'hui, un des enjeux majeurs de la recherche en écologie et en évolution est d'intégrer ces deux disciplines (Johnson & Stinchcombe 2007) afin d'aboutir à une théorie unifiée de la biodiversité, qui, en plus de faire avancer fondamentalement la recherche scientifique, constituerait un atout majeur pour une préservation efficace de la biodiversité. Mon travail de thèse s'inscrit dans le cadre de cet enjeu majeur et a pour but d'étudier les patrons de biodiversité et l'importance relative des processus qui les façonnent aux deux niveaux intra et inter spécifiques à différentes échelles de temps et d'espace. Ces questions sont abordées à partir de l'exemple des communautés de macroalgues des forêts de laminaires des côtes bretonnes, forêts qui constituent un écosystème marin emblématique des habitats rocheux subtidiaux. Dans l'Atlantique nord-est, les forêts de laminaires ont été beaucoup étudiées à partir de la deuxième moitié du 20<sup>ème</sup> siècle (*e.g.* le travail de revue de Kain 1979) ; cependant, au cours des dernières décennies, la recherche en écologie sur ces forêts de laminaires a pris du retard, par rapport aux recherches menées sur les forêts des laminaires des côtes australiennes et américaines d'une part et par rapport aux écosystèmes côtiers des habitats meubles et/ou intertidaux d'autre part (Smale et al. 2013).

**Encadré 1:** Principaux niveaux d'organisation hiérarchique de la biodiversité : schéma et définitions (modifiés d'après Couvet & Teyssède-Couvet 2010)



Un **allèle** est une variante d'un gène résultant d'une mutation de ce gène chez un organisme ancestral.

Un **gène** est une séquence d'ADN transcrite en ARN et éventuellement traduite en protéine par la machinerie cellulaire ; c'est l'unité de l'hérédité génétique ; chaque gène est présent sous une ou plusieurs versions (les allèles) dans une population.

Une **population** est l'ensemble des individus d'une même espèce présents dans un même lieu géographique ; c'est l'unité évolutive du vivant.

Une **espèce** est un ensemble d'individus apparentés, présentant souvent des caractères morpho-anatomiques similaires, susceptibles de se croiser entre eux mais reproductivement isolé d'autres ensembles comparables ; c'est l'unité de classification des êtres-vivants.

Une **communauté** est un ensemble d'organismes écologiquement et/ou évolutivement proches en interaction dans un même habitat.

Un **écosystème** est l'ensemble formé par les organismes en interaction dans un milieu et ce milieu lui-même.

La **biosphère** regroupe l'ensemble des écosystèmes de la planète ; elle constitue le niveau d'organisation du vivant le plus intégratif.

*NB* : les concepts sont définis ici de manière relativement simple dans le but d'illustrer les relations hiérarchiques entre les différents niveaux d'organisation du vivant ; ces définitions n'ont pas pour but de refléter les débats scientifiques dont ces concepts font par ailleurs encore l'objet aujourd'hui.

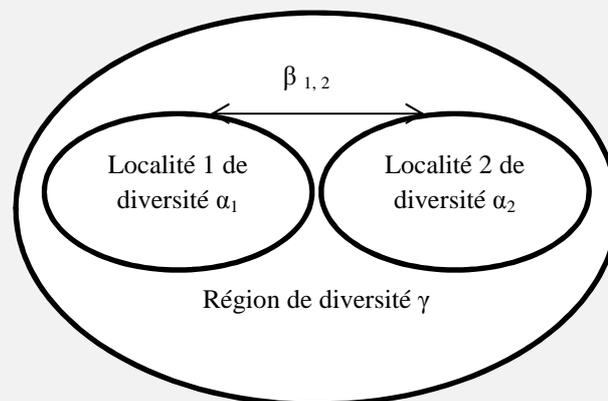
**Encadré 2:** Mesures de la biodiversité à différentes échelles spatiales

La biodiversité peut se mesurer à différentes échelles spatiales, allant de quelques  $\text{mm}^2$  (par exemple : un échantillon de sol) à plusieurs milliers de  $\text{km}^2$  (par exemple : une région biogéographique).

Afin de comprendre le lien entre ces mesures effectuées à différentes échelles spatiales, Whittaker (1960, 1972) a défini les trois concepts suivants :

- la **diversité  $\alpha$**  est la diversité **locale**
- la **diversité  $\gamma$**  est la diversité **régionale**
- la **diversité  $\beta$** , définie comme le ratio entre la diversité locale et la diversité régionale ( $\beta = \alpha / \gamma$ ), représente la **variation dans la composition de la diversité entre localités**.

Dans le schéma ci-dessous, la variation dans la composition de la diversité entre la localité 1 et la localité 2  $\beta_{1,2}$  est égale à la moyenne des diversités locales  $\alpha_1$  et  $\alpha_2$  divisée par la diversité régionale  $\gamma$ . Cette relation se généralise à n'importe quel nombre de localités.



**NB1** : les termes « localité » et « région » ne correspondent pas à une échelle spatiale définie, et du moment que les localités soient incluses dans la région, ces concepts peuvent aussi bien s'appliquer pour lier la diversité de quadrats de quelques  $\text{cm}^2$  à celle d'une surface de quelques  $\text{m}^2$  que pour lier la diversité mesurée dans différents pays à celle de la région biogéographique à laquelle ils appartiennent.

**NB2** : initialement développés pour mesurer la diversité spécifique, ces concepts sont aussi applicables à la diversité génétique (voir encadré 4) et pour lier des mesures de diversité à différentes échelles de temps.

**NB3** : comparer la diversité  $\beta$  entre différentes localités est une approche parfois utilisée pour inférer la nature des processus responsables de l'assemblage des communautés; cependant, par construction, la diversité  $\beta$  peut varier simplement parce que la diversité  $\alpha$  et/ou  $\gamma$  varie et cela ne renseigne pas sur les processus d'assemblage des communautés ; de telles informations peuvent être obtenues en utilisant une métrique de dissimilarité «  $\beta$ -like » permettant de partitionner la dissimilarité mesurée entre ce qui est dû aux différences de diversité  $\alpha$  seulement et ce qui résulte des processus en jeu dans l'assemblage des communautés (e.g. Chase et al. 2011).

## **1. Présentation du contexte général : comprendre les patrons d'organisation de la biodiversité aux deux niveaux intra et inter spécifiques**

Diversité génétique et diversité spécifique constituent deux niveaux fondamentaux de la biodiversité qui diffèrent par l'unité du vivant à l'origine de leur variation : l'unité de la diversité génétique est l'allèle/le gène tandis que l'unité de la diversité spécifique est l'espèce (encadré 1). Bien que partageant le même objectif d'expliquer les variations dans le temps et dans l'espace de deux unités du vivant (Vellend & Orrock 2009), l'étude de la dynamique des allèles au sein des populations et l'étude de la dynamique des espèces au sein des communautés ont longtemps fait l'objet de deux disciplines séparées : la génétique des populations d'une part et l'écologie des communautés d'autre part. Ces deux disciplines ont évolué de manière indépendante au cours de leur histoire, chacune s'intéressant à la structure et la dynamique de la diversité par des approches différentes (revu par Lamy 2011).

### ***Approche historique de la génétique des populations : partir de modèles nuls pour inférer les processus***

La génétique des populations s'est principalement basée sur des modèles théoriques pour expliquer la distribution des fréquences alléliques au sein des populations. Au début du 20<sup>ème</sup> siècle, les allèles sont des entités abstraites et le polymorphisme est largement sous-estimé, aussi les premiers modèles de génétique de populations se sont d'abord intéressés à l'évolution des fréquences alléliques dans le temps plutôt qu'au maintien du polymorphisme. Le premier modèle de l'évolution des fréquences alléliques d'une génération à une autre au sein d'une population isolée fût proposé de manière indépendante par le mathématicien anglais Hardy (1908) et le physiologiste allemand Weinberg (1908). Le modèle de Hardy-Weinberg décrit la structure génotypique au sein d'une population idéale en fonction des fréquences alléliques de la population. Derrière le terme « idéale » se cachent des hypothèses fortes : une population idéale est de taille infinie (pas de dérive), isolée (pas de migration), non soumise à la sélection, au sein de laquelle il n'y a pas de mutation et les individus se reproduisent au hasard (panmixie). Le modèle d'Hardy-Weinberg constitue donc une hypothèse nulle, les alternatives étant que la population soit soumise à une ou plusieurs des quatre forces évolutives précitées. La génétique des populations est donc une discipline qui s'appuie sur un ou plusieurs modèles théoriques pour inférer ou tester des processus évolutifs. Rapidement, deux écoles s'affrontent au sein de la discipline selon l'importance donnée à la

sélection ou à la dérive. Ainsi, Fisher et Haldane ont consacré une importante partie de leurs travaux à étudier la dynamique d'installation de mutations faiblement favorables dans différents contextes sélectifs (Fisher 1922, 1930 ; Haldane 1927 ; 1932) tandis que Wright s'intéresse principalement aux effets du hasard dans les populations de petites tailles et en considérant non plus des populations isolées mais des populations interconnectées, dont la diversité et la structure génétique dépend d'un équilibre entre migration et dérive (Wright 1931, 1940). Kimura & Weiss (1964) affinent ce modèle en intégrant le fait que la dispersion est limitée et n'est possible qu'entre des populations proches (« stepping stone model »). Les premières études sur le polymorphisme enzymatique publiées dans les années soixante montrent que contrairement aux attendus le polymorphisme est important (Lewontin & Hubby 1966 ; Harris 1966). Ces résultats alimentent le débat sur le rôle relatif de la sélection et des processus stochastiques dans le maintien du polymorphisme. Dans ce contexte, Kimura émet l'hypothèse que la majorité du polymorphisme découle de l'évolution par dérive d'allèles mutants neutres (Kimura 1968) : c'est la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire. A la même période, Levins (1968) formalise l'étude des populations dans un contexte spatialisé avec l'émergence du concept de métapopulation, définissant chaque espèce comme « une population de populations qui sont fondées par des colonisateurs, survivent pour un temps, produisent des migrants et finalement disparaissent » et soulignant le fait que « la persistance d'une espèce dans une région dépend de l'efficacité avec laquelle le taux de colonisation contrebalance le taux d'extinction locale ». Par la suite, de nombreux tests de neutralité testant la conformité des données de diversité génétique observées à celles attendues sous un modèle nul où la sélection ne joue aucun rôle vont être développés, permettant de détecter les signatures de la sélection et des variations démographiques au sein des populations.

***Approche historique de l'écologie des communautés : expliquer les patrons observés avec des processus déterministes***

Dès son origine, l'écologie des communautés a cherché à expliquer comment les espèces pouvaient coexister. Les premières réponses théoriques à cette question furent apportées par Lotka et Volterra qui modélisèrent la dynamique de deux populations d'espèces compétitrices (Lotka 1925 ; Volterra 1926). Dans leur modèle, le devenir des populations est influencée d'une part par la compétition entre individus d'une même espèce et d'autre part par la compétition entre individus d'espèces différentes. Les deux espèces ne peuvent coexister

que dans un cas particulier : quand la compétition intra spécifique est plus forte que la compétition inter-spécifique. Cette situation étant rare, il a été suggéré que deux espèces en compétition pouvaient difficilement coexister de manière stable, l'une finissant par exclure l'autre : c'est le principe d'exclusion compétitive testé dans les expériences de Gause en 1938 (Hardin 1960). La coexistence des espèces observée de manière durable dans les communautés naturelles implique donc que les espèces diffèrent par leurs besoins au moins en partie. Ce constat est à l'origine du concept de niche écologique proposé par Hutchinson en 1957 et qui dominera l'écologie des communautés jusqu'à la fin du 20<sup>ème</sup> siècle : chaque espèce peut se définir par sa niche, c'est-à-dire l'ensemble des conditions biotiques et abiotiques qui permettent sa croissance et sa persistance. Dans une communauté locale, les espèces peuvent coexister de manière durable si et seulement si leurs niches diffèrent un minimum, des espèces ayant des niches trop similaires ne pouvant coexister (Mac Arthur & Levins 1967). Ainsi, dans cette vision déterministe des communautés, le mécanisme principal à l'origine des patrons de diversité spécifique est la compétition inter-spécifique.

Tout comme Wright développa la génétique des populations dans un cadre spatial plus large que la seule population isolée, Mac Arthur et Wilson développèrent en 1967 la théorie de la biogéographie insulaire dans laquelle il est proposé que le nombre d'espèces observé à un moment sur une île s'explique par un équilibre entre le taux de colonisation par de nouvelles espèces à partir du continent le plus proche et le taux d'extinction des espèces. Cette théorie reconnaît pour la première fois (bien que ce soit de manière implicite) l'importance des facteurs neutres (colonisation et extinction) en écologie des communautés. Cependant, alors que la génétique des populations pose clairement l'hypothèse nulle de neutralité dans ses différents modèles, il faut attendre 2001 et la « théorie neutraliste unifiée de la biodiversité et de la biogéographie » d'Hubbell pour avoir une référence neutre en écologie des communautés. Dans sa théorie, Hubbell pose l'hypothèse que toutes les espèces sont équivalentes en termes de niche écologique (pas de sélection) et que la structure des communautés est simplement le fruit de processus stochastiques (dérive). Malgré son apparente simplicité, la théorie neutraliste permet d'expliquer de nombreux patrons de diversité spécifique classiquement observés (Hubbell 2001 ; Chave 2004). Au cours des années qui ont suivi la publication de la théorie neutraliste de la biodiversité, sa validité par rapport à la théorie (sélectionniste) des niches écologiques a suscité de vifs débats. Cependant, il est depuis quelques années communément admis que les deux théories ne sont pas forcément incompatibles (Leibold & McPeck 2006), la diversité spécifique étant façonnée

dans le temps et dans l'espace à la fois par des processus stochastiques et déterministes. Des théories permettant de discuter l'importance relative des processus dans un cadre spatialisé se sont développées, comme celles des métacommunautés (*i.e.* un ensemble de communautés locales qui sont connectées entre elles par la dispersion d'espèces potentiellement en interaction) (Leibold et al. 2004 ; revu par Logue et al. 2011, voir encadré 3). Ces auteurs distinguent quatre paradigmes de la théorie des métacommunautés, en fonction de l'importance relative qu'elles attribuent à la dispersion, aux évènements stochastiques, aux filtres environnementaux abiotiques et aux interactions biologiques. Récemment, et dans le but d'unifier le cadre conceptuel en écologie des communautés, Vellend (2010) a proposé qu'à l'instar de la génétique des populations, les processus façonnant la diversité spécifique pouvaient être regroupés en seulement quatre classes : la dérive, la dispersion, la sélection et la spéciation ; ces quatre classes couvrent les quatre processus décrits dans la théorie des métacommunautés (Vellend 2010 ; Tableau 1). La justification et les implications de ce parallèle entre génétique des populations et écologie des communautés sont discutées dans le paragraphe suivant.

### ***Diversité spécifique et diversité génétique : processus similaires et patrons corrélés ?***

Malgré le fait qu'elles aient eu historiquement des approches différentes, la génétique des populations et l'écologie des communautés partagent de nombreux points communs. En 1976, Antonovics constatait que « the forces maintaining species & genetic diversity are similar », et ce constat a été repris par de nombreux auteurs depuis. En effet, les changements liés au hasard dans la composition des communautés mènent à la dérive des communautés de la même façon que les changements liés au hasard dans les populations mènent à la dérivé génétique, la migration est à l'origine du mouvement aussi bien d'espèces que d'allèles entre différentes localités, la sélection favorise des individus les uns par rapport aux autres qui représentent soit des espèces différentes soit des génotypes différents au sein d'une même espèce et la mutation est à l'origine de nouveaux allèles comme la spéciation est à l'origine de nouvelles espèces (Tableau 1).

**Encadré 3:** Les quatre paradigmes de la théorie des métacommunautés, d'après la revue de Logue et al. (2011)

**Box 1. The four conceptual paradigms of metacommunity theory**

Four conceptual paradigms have been presented to describe metacommunities. Each paradigm evokes different mechanisms of community assembly to explain local species coexistence within a metacommunity and predicts changes in local community composition based on the rate of dispersal and habitat and species characteristics [5,6].

(i) The species-sorting paradigm acts on the assumption that habitat patches differ with regard to environmental conditions. Where dispersal is not limited (i.e. species arrive at all habitat patches), differences in the ability to cope with these environmental conditions enable species to coexist regionally by means of niche diversification and differences in resource exploitation [77,78]. (ii) The mass-effects paradigm assumes that environmentally heterogeneous habitat patches are tightly interconnected via frequent

dispersal in such a way that reproduction in a source habitat allows for persistence within a sink habitat [79,80]. (iii) The patch-dynamic paradigm assumes environmentally homogeneous patches to be inhabited by species that exhibit a trade-off between dispersal and local dominance, such as a colonisation-competition trade-off in which successful competitors are poor colonisers and vice versa [53,81-83]. Finally, (iv) the neutral paradigm implies that species do not differ in their fitness and niche [34]. Community assembly depends entirely on demographic stochasticity, and immigration and speciation is assumed to counteract local extinction processes [34].

Table I gives an overview of the criteria used to identify and differentiate between the four metacommunity paradigms in experimental and observational studies.

**Table I. Framework to disentangle metacommunity paradigms in experimental and observational studies<sup>a</sup>**

Paradigm	Criteria used in experimental studies	Criteria used in observational studies
Species-sorting (SS)	Habitat patches are environmentally heterogeneous. Dispersal is high enough to enable species to fill niches within habitat patches because of niche diversification. Studies lacking information on dispersal rates or frequencies cannot distinguish between SS or ME.	
Mass-effects (ME)	Habitat patches are environmentally heterogeneous. Dispersal is high enough to override local dynamics (i.e. spatial dynamics are considered explicitly). Studies lacking information on dispersal rates or frequencies cannot distinguish between SS or ME.	
Patch-dynamic (PD)	Habitat patches are environmentally homogeneous. Species differ in their ability to disperse. Along a colonisation-competition trade-off, successful colonisers outcompete poor competitors and vice versa. Experimentally, this requires active mobility or diffusive dispersal based on differing passive mobility rates. Testing PD is counteracted by researcher-mediated bulk dispersal (e.g. via pipetting).	Observationally, differing dispersal abilities among species are considered relevant a priori (although few observational studies have measured dispersal rates). The main criterion here is that habitat patches are environmentally homogeneous. Moreover, dispersal has to be low enough to restrict mobility of the most competitive species.
Neutral-model (NM)	Species do not differ in their fitness or niche (i.e. species composition within habitat patches is not driven by differences in competitiveness or mobility).	

<sup>a</sup>Criteria are listed based on the distinctions given in [5].

Cependant, ce n'est qu'au début des années 2000 que la question de savoir si ces processus similaires entraînaient l'établissement de patrons de diversité génétique et diversité spécifique corrélés (species-genetic diversity correlation : SGDC) a commencé à être explorée de façon rigoureuse. Vellend (2003) montre qu'il existe une corrélation positive entre diversité génétique et diversité spécifique dans 13 des 14 jeux de données provenant d'îles qu'il a compilés de la littérature. Ces jeux de données consistent en une combinaison, au sein d'un même groupe taxonomique (*i.e.* plantes, mammifères, reptiles, oiseaux) et entre plusieurs îles d'un même archipel, de données de diversité génétique sur une espèce et de données de diversité spécifique des guildes d'espèces du même groupe taxonomique. Il montre que cette corrélation est majoritairement expliquée par un effet parallèle de la taille de l'île sur les deux niveaux de diversité.

*Tableau 1: Description des quatre processus fondamentaux qui façonnent la diversité des allèles au sein des populations et la diversité des espèces au sein des communautés, adapté de Vellend & Geber (2005) et Vellend (2010)*

	<b>Processus</b>	<b>Description</b>	<b>Equivalence avec la théorie des métacommunautés</b>	<b>Nature</b>
<b>Origine d'un nouveau variant par</b>	Mutation/Spéciation	Apparition de nouveaux allèles dans les populations par mutation/ de nouvelles espèces dans les communautés par spéciation	Non considéré	Neutre ou déterministe selon les cas
	Dispersion*	Mouvement des allèles entre les populations/ des espèces entre les communautés	Dispersion*	Neutre ou déterministe selon les visions <sup>§</sup>
<b>Abondances relatives des variants façonnées par</b>	Dérive	Fluctuations aléatoires de la fréquence relative des allèles dans les populations/ des espèces dans les communautés selon la taille des populations ou communautés	Evènements stochastiques	Neutre
	Sélection	Favorisation de certains allèles par rapport à d'autres/ certaines espèces par rapport à d'autres selon l'environnement	Filtres abiotiques et interactions biologiques	Déterministe

\* Comme la mutation et la spéciation, la dispersion peut être à l'origine d'un nouveau variant dans les communautés mais elle influence également en continu l'abondance relative des variants dans les communautés, en plus des processus de dérive et de sélection.

<sup>§</sup> Considérer la dispersion comme un processus neutre ou déterministe fait l'objet de débats (e.g. Adler 2007 ; Clark 2009) : bien que la dispersion limitée soit une des forces considérées dans le modèle d'Hubbell (2001), la dispersion varie selon les espèces (et viole donc l'hypothèse d'équivalence écologique des espèces du modèle d'Hubbell) et peut interagir avec la sélection.

Depuis, d'autres études empiriques ont mis en évidence une corrélation positive entre les deux niveaux de diversité (Vellend 2004; Cleary et al. 2006; He et al. 2008; Robinson et al. 2010 ; Lamy et al. 2013) ou observé une variation parallèle des deux niveaux de diversité (Evanno et al. 2009; Struebig et al. 2011). Cependant, un petit nombre d'études ont montré qu'il existait une corrélation négative entre les deux niveaux de diversité (Johnson 1973; Karlin et al. 1984) ou une absence de corrélation (Taberlet et al. 2012). Enfin, Wei & Jiang (2012) ont observé une SGDC positive dans des systèmes « naturels » (*i.e.* peu affectés par les perturbations anthropiques du fait de leur difficulté d'accès) mais pas dans des systèmes perturbés. A ces études empiriques s'ajoutent quelques études théoriques s'intéressant à modéliser les relations entre diversités génétique et spécifique. Vellend (2005) a utilisé des modèles de simulations pour prédire l'effet parallèle de l'aire, de l'immigration et de l'hétérogénéité environnementale sur la diversité génétique et la diversité spécifique. Le patron le plus observé est une corrélation positive entre diversités génétique et spécifique mais certaines particularités se dessinent : en particulier, la corrélation est plus importante quand on considère la diversité génétique d'une espèce commune par rapport à une espèce rare, et alors que l'aire et l'immigration sont toute les deux corrélées positivement aux deux niveaux de diversité, l'effet de l'hétérogénéité de l'environnement est beaucoup plus variable selon que l'espèce pour laquelle on étudie la diversité génétique répond de la même façon (SGDC positive) ou pas (pas de SGDC voire SGDC négative si réponse opposée) que les autres espèces de la communauté.

Ainsi, même si la plupart des études examinant la relation entre diversités spécifique et génétique montrent une corrélation positive entre les deux niveaux de diversité, des exceptions existent. D'autre part, les explications évoquées pour expliquer les patrons de SGDC observés sont diverses : influence parallèle sur les deux niveaux de diversité de la taille des patchs d'habitat échantillonnés (Vellend 2004, 2005), de l'histoire d'utilisation des habitats échantillonnés (Vellend 2004), des perturbations (qui génèrent ou effacent la SGDC selon les études : Evanno et al. 2009 ; Wei & Jiang 2012), des facteurs environnementaux (He et al. 2008), de la connectivité entre les patchs d'habitats (Lamy et al. 2013) et de l'immigration (Vellend 2005). Enfin, la plupart de ces études mesurent la diversité sur des localités (patchs d'habitats, quadrats avec différents traitements expérimentaux...) au sein d'une même région, et à notre connaissance, cela n'a jamais été testé à différentes échelles spatiales, malgré la recommandation faite dans la revue de Vellend & Geber (2005). En effet, les études faites à petite échelle spatiale ne captent pas forcément l'importance de processus

qui varient selon la latitude, comme par exemple le taux de spéciation et/ ou de mutations (Davies et al. 2004), ou encore les empreintes laissées par l’alternance des périodes de glaciations (Hewitt 2000). Ainsi, les patrons de SGDC et les processus qui la génèrent ne font pas consensus au sein de la communauté scientifique et méritent donc d’être clarifiés. Cette clarification passe par une étude conjointe des processus qui façonnent la diversité génétique et la diversité spécifique afin de mieux comprendre dans quelles conditions une SGDC peut émerger. Est-ce que ce sont des processus stochastiques ou déterministes? Est-ce que l’importance relative des processus varie selon l’échelle de temps ou d’espace considérée? Si les mêmes processus agissent de la même façon aux mêmes échelles sur la diversité génétique et la diversité spécifique, alors une SGDC positive doit se dessiner. Mon travail de thèse s’inscrit dans cet objectif de clarification, en étudiant à la fois les patrons de diversité génétique et de diversité spécifique à différentes échelles de temps et d’espace (à l’aide des indices définis dans l’encadré 4) puis en inférant les processus qui les génèrent et enfin en testant la SGDC, sur l’exemple des forêts de laminaires des côtes bretonnes.

**Encadré 4:** Indices de biodiversité génétique et spécifique: définitions et équivalence

	diversité spécifique	diversité génétique
<b>diversité <math>\alpha</math>, richesse</b> - nom - abréviation - définition	richesse spécifique SR nombre d’espèces	richesse allélique AR nombre d’allèles
<b>diversité <math>\alpha</math>, fréquence</b> - nom - abréviation - définition	indice de Simpson <sup>1</sup> $1-\lambda$ $1-\sum p_i^2$ où $p_i$ est la fréquence de l’espèce $i$ dans la communauté	hétérozygotie attendue <sup>2</sup> He $1-\sum f_i^2$ où $f_i$ est la fréquence de l’allèle $i$ dans la population
<b>diversité <math>\beta</math></b> - nom - abréviation - définition	différenciation/structure des communautés <sup>4</sup> $F_{STC}$ $\sigma_a^2/(\sigma_a^2 + \sigma_b^2)$ où $\sigma_a$ et $\sigma_b$ sont les composantes de la variance génétique entre les populations et entre les individus	différenciation/structure génétique <sup>3</sup> $F_{ST}$ $\sigma_a^2/(\sigma_a^2 + \sigma_b^2 + \sigma_w^2)$ où $\sigma_a$ , $\sigma_b$ and $\sigma_w$ sont les composantes de la variance génétique entre les populations, entre les individus et au sein des individus

<sup>1</sup> Simpson (1949), <sup>2</sup> Nei (1978), <sup>3</sup> Weir & Cockerham (1984), <sup>4</sup> Evanno et al. (2009)

## 2. Présentation du modèle d'étude : les forêts de laminaires des côtes bretonnes

### *Les forêts de laminaires : un écosystème riche, exploité et vulnérable*

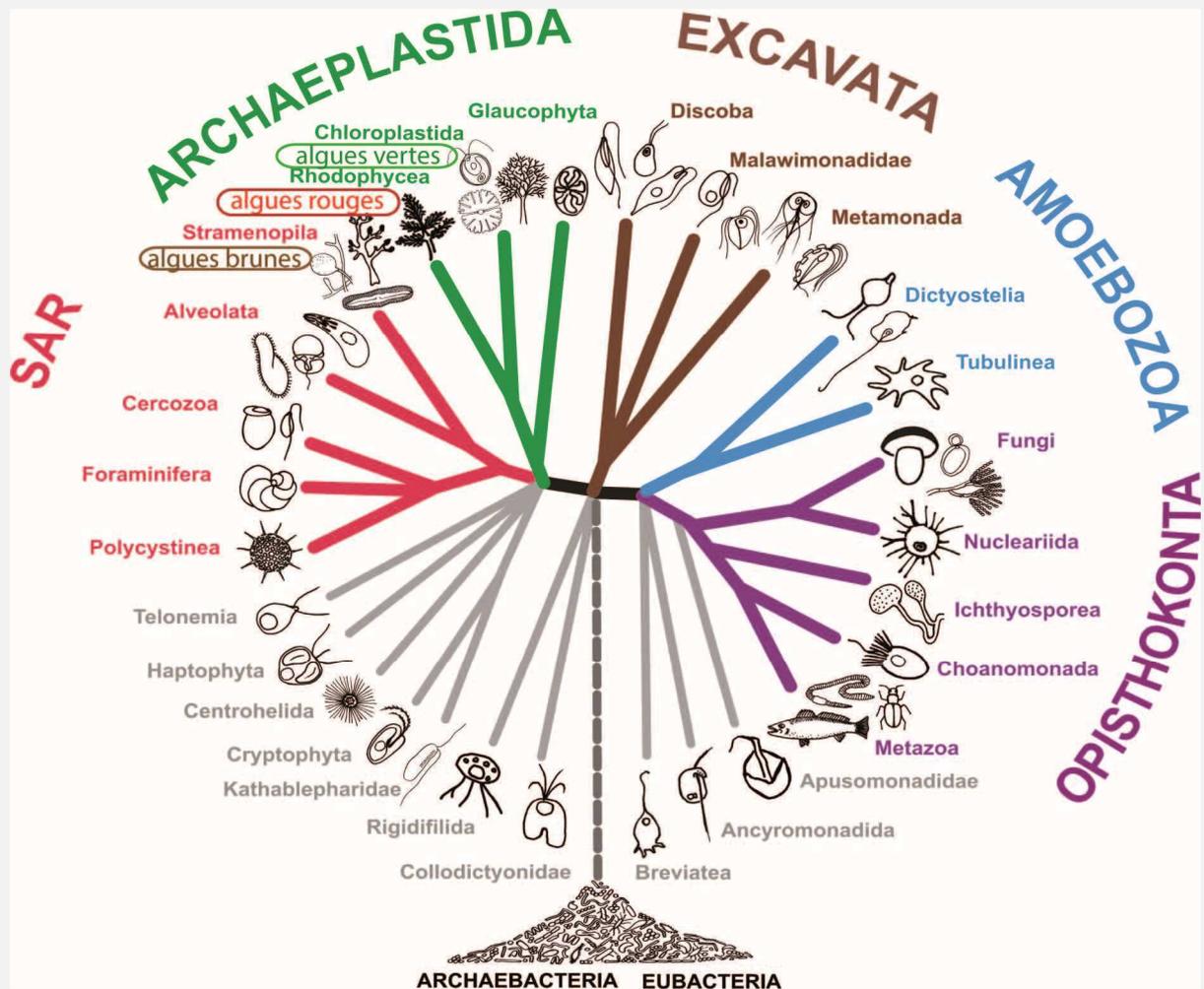
Le terme « laminaires » (« kelps » en anglais) fait référence à des grandes algues brunes, mais il est employé avec deux sens différents dans la littérature. *Sensu stricto*, le terme « laminaires » revêt une signification taxonomique puisqu'il fait référence aux algues brunes (*i.e.* classe des Phaeophyceae, phylum des Heterokontophyta/Stramenopila, voir encadré 5) appartenant à l'ordre des Laminariales. *Sensu lato*, le terme « laminaires » revêt un sens fonctionnel puisqu'il fait référence aux grandes algues brunes formant des canopées sous-marines. Ainsi, toutes les laminaires *sensu stricto* sont des laminaires *sensu lato* mais toutes les laminaires *sensu lato* ne sont pas des laminaires *sensu stricto* (*i.e.* certaines algues brunes forment des canopées mais ne sont pas des Laminariales, voir Figure 1). Dans la suite de ce manuscrit, le terme « laminaires » sera utilisé dans son *sensu lato*.

Les laminaires forment des forêts sous-marines qui dominent les milieux côtiers rocheux des zones froides à tempérées à travers le monde et jouent un rôle écologique majeur (Steneck 2002). En effet, les laminaires sont les plus grandes structures biogéniques des écosystèmes marins benthiques et forment ainsi un habitat en trois dimensions (Figure 2), fournissant protection et nourriture à une myriade d'autres organismes marins tels que d'autres macroalgues, des mollusques, des crustacés, des poissons et des mammifères (Dayton 1985 ; Smale et al. 2013). De ce fait, les forêts de laminaires constituent l'un des écosystèmes les plus divers et productifs au monde (Mann 1973) et peuvent ainsi se comparer aux forêts terrestres tropicales, comparaison d'ailleurs formulée par Darwin dès 1834 quand il découvre les forêts de laminaires des côtes chiliennes (Darwin 1909). Comme elles influencent leur environnement et les organismes vivant à proximité, les laminaires sont des espèces ingénieuses (*sensu* Jones et al. 1994 ; Estes et al. 1989 ; Coleman & Williams 2002). Les laminaires constituent avec les Fucales les principales macroalgues structurantes des côtes du nord-ouest de l'Europe (Airoldi & Beck 2007). D'ailleurs, les forêts de laminaires sont référencées au niveau européen comme un habitat « Récifs » à fort enjeu de conservation dans le cadre du réseau européen de sites naturels protégés Natura 2000.

**Encadré 5:** Place des trois groupes de macroalgues marines parmi les Eucaryotes

Le terme « macroalgues », qui regroupe les algues brunes, les algues rouges et les algues vertes, n'a aucun sens d'un point de vue taxonomique : les algues brunes, rouges et vertes ne forment pas un groupe monophylétique.

En effet, alors que les algues brunes appartiennent au phylum des Stramenopiles (ou Heterokonta) au sein du clade des SAR (Stramenopiles, Alveolata, et Rhizaria), les deux autres groupes appartiennent au clade des Archaeplastida, et, plus particulièrement, les algues rouges appartiennent au phylum des Rhodophyta tandis que les algues vertes appartiennent au phylum des Chlorophyta.



Place des trois groupes de macroalgues dans la phylogénie des Eucaryotes. Schéma modifié d'après Adl et al. 2012.

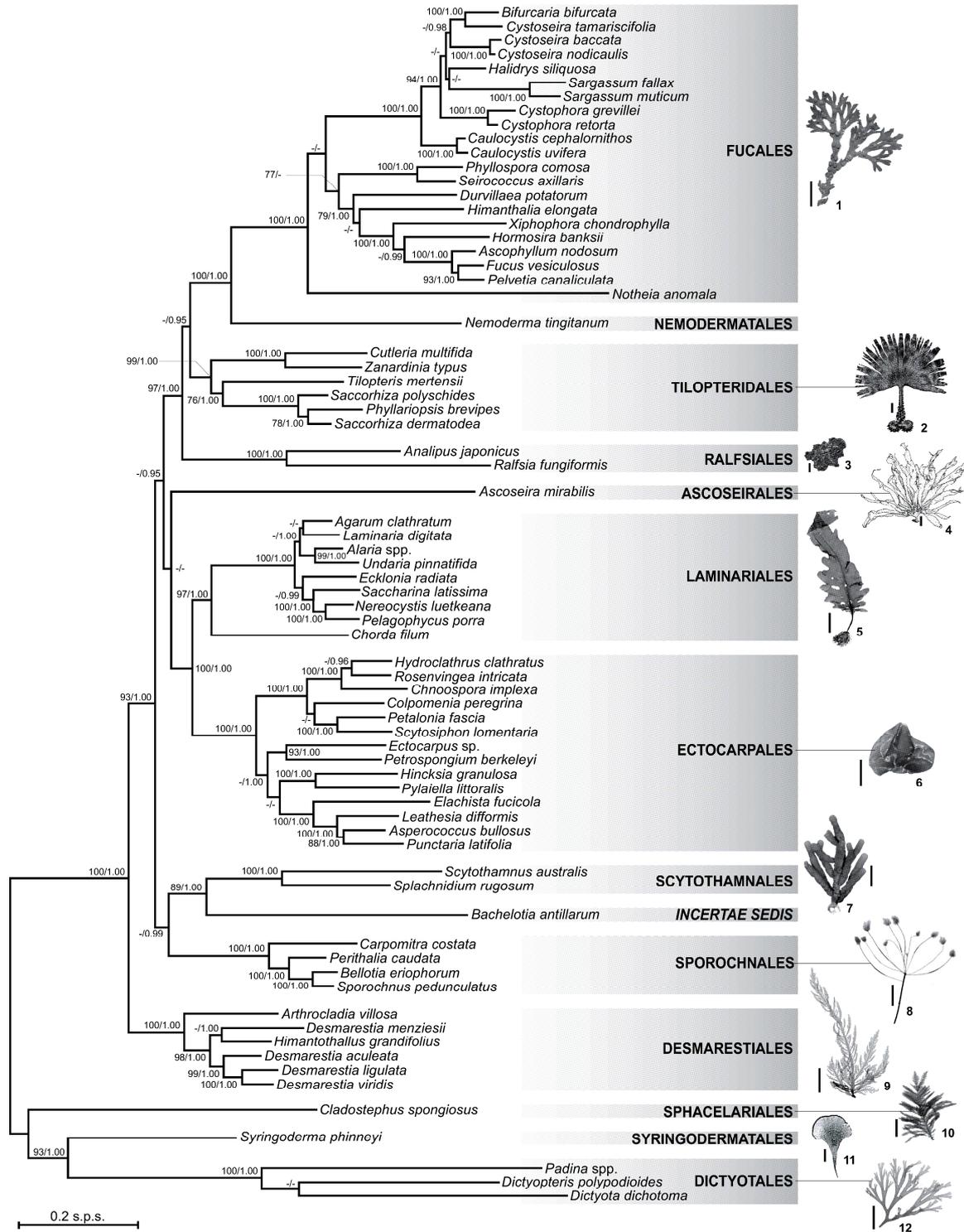


Figure 1: Phylogénie des algues brunes, d'après Silberfeld et al. 2010. Sur cette phylogénie, il est possible de distinguer les laminaires appartenant à l'ordre des Laminariales (i.e. laminaires sensu stricto) des laminaires formant des canopées mais n'appartenant pas à l'ordre des Laminariales, comme *Saccorhiza polyschides* qui appartient à l'ordre des Tilopteridales.



*Figure 2: Forêt de laminaires vue de haut (à gauche, image Wilfried Thomas, Station biologique de Roscoff) et au niveau du substrat (à droite, image Yann Fontana, Station biologique de Roscoff)*

Les forêts de laminaires constituent un écosystème exploité et modifié par l'action humaine de multiples façons. Comme de nombreux écosystèmes à travers le globe, les forêts de laminaires sont touchées par le réchauffement climatique induit par les activités humaines. Les laminaires étant des espèces d'eaux froides stressées par les températures élevées (van den Hoek 1982 ; Breeman 1988), le réchauffement des eaux a des conséquences sur la distribution, la structure, la productivité et la résilience des forêts de laminaires (Dayton et al. 1992 ; Müller et al. 2009 ; Wernberg et al. 2010 ; Merzouk & Johnson 2011 ; Harley et al. 2012 ; Delebecq et al. 2013). Ensuite, comme les autres écosystèmes marins côtiers, les forêts de laminaires sont situées dans la zone littorale qui concentre une grande partie de la population et des activités humaines. De ce fait, la zone littorale subit de plein fouet les conséquences des aménagements (modification, fragmentation et destruction d'habitats) et des rejets urbains et agricoles (pollution des eaux qui va dégrader la qualité du milieu). Cette urbanisation du milieu littoral est à l'origine de nombreuses perturbations sur les forêts de laminaires (revu par Airoidi & Beck, 2007). Enfin, depuis la deuxième moitié du 20<sup>ème</sup> siècle, les laminaires sont exploitées à travers le monde pour l'extraction des alginates qu'elles contiennent, et qui sont utilisées notamment dans les industries cosmétiques et agroalimentaires (Cosson 1978 ; Lobban & Harrison 1994 ; Birkett et al. 1998 ; Bartsch et al. 2008 ; Bixler & Porse 2011). Le prélèvement des laminaires de leur milieu naturel a des conséquences directes sur la structure des populations mais également sur la dynamique des communautés associées et sur le fonctionnement de l'écosystème (Christie et al. 1998 ; Vásquez 2009 ; Krumhansl & Scheibling 2012). Puisque les laminaires et leurs communautés associées ont un taux de renouvellement relativement rapide (moins de 3 ans à l'Ile de Man, Hawkins & Harkin 1985; 7 à 10 ans en Norvège, Christie et al. 1998), il a été suggéré que la récolte mécanisée pouvait se faire de façon durable à condition de respecter des périodes de

jachère (Smale et al. 2013) ; cependant, certaines pratiques de récolte récentes ont également un impact direct sur le milieu et des travaux récents (Leclerc et al. soumis) ont conclu que la connaissance actuelle sur le sujet était trop lacunaire pour prédire l'impact des récoltes sur la pérennité des populations.

L'ensemble des pressions anthropiques directes (*e.g.* l'exploitation) et indirectes (*e.g.* la pollution et le réchauffement climatique) que subissent les forêts de laminaires les rend vulnérables, au même titre que d'autres écosystèmes marins dominés par les coraux ou les poissons (Hughes et al. 2005). A travers le globe, l'urbanisation du littoral est à l'origine de la disparition massive de forêts de laminaires le long des côtes (*e.g.* en Suède : Eriksson et al. 2002 ; en Australie : Connell et al. 2008) tandis que la distribution et l'abondance de plusieurs espèces de laminaires ont changé en réponse au réchauffement des eaux (*e.g.* *Laminaria ochroleuca* s'est étendue vers le Nord le long des côtes britannique mais décroît en abondance au niveau de la péninsule ibérique, Blight & Thompson 2008 ; Diez et al. 2012; *Saccorhiza polyschides* disparaît du sud de la péninsule ibérique, Assis et al. 2013) et continueront vraisemblablement à le faire (Hiscock et al. 2004; Müller et al. 2009; Raybaud et al. 2013).

Au cours des deux dernières décennies, la recherche en écologie sur les forêts de laminaires a été très prolifique en Australie et aux Etats-Unis mais a connu un ralentissement en Europe (Smale et al. 2013) alors que l'Atlantique Nord-Est est à la fois une zone où le réchauffement des eaux est plus prononcé qu'ailleurs (Hughes et al. 2000; Lima & Wethey 2012) et constitue la principale zone d'exploitation des laminaires (Arzel 1998 ; Bixler & Porse 2011). Ce manque d'information nous empêche de mettre en place une bonne gestion et conservation de ces écosystèmes remarquables (Smale et al. 2013), et par conséquent, la recherche expérimentale sur les forêts de laminaires européennes doit être une priorité pour combler ces lacunes. En étudiant les forêts de laminaires des côtes bretonnes, mon travail de thèse répond en partie à cette priorité.

### ***Caractéristiques de la zone d'étude***

La zone géographique étudiée dans cette thèse englobe la majeure partie du littoral breton, depuis la pointe du Grouin en Ile et Vilaine à l'île d'Hoedic dans le sud du Morbihan (Figure 3). La Bretagne est une zone de transition biogéographique majeure de l'Atlantique nord-est (Spalding et al. 2007), à l'intersection entre la province boréale (au nord) et

lusitanienne (au sud). Elle constitue une zone d'étude privilégiée pour les forêts de laminaires, à la fois car ces forêts ont été relativement peu étudiées au cours des deux dernières décennies par rapport à leurs cousines australiennes et nord-américaines (Smale et al. 2013), mais aussi car on y trouve une flore algale parmi les plus diversifiées au monde (Kerswell 2006 ; Keith et al. sous presse). Les études menées au cours de cette thèse se sont concentrées sur quatre régions du littoral breton : la baie de St Malo, la baie de Morlaix, la mer d'Iroise et la Bretagne sud. Ces quatre régions présentent des caractéristiques différentes, à la fois en termes de substrat, de température et de turbidité. En particulier, alors qu'en Bretagne sud, en mer d'Iroise et en baie de Morlaix, le substrat rocheux forme un continuum, il est beaucoup plus fragmenté et entrecoupé de zones sableuses en baie de St Malo (Cabioch et al. 1968; Retière 1979; Raffin 2003 ; Méléder et al. 2010). D'autre part, au sein de la mer d'Iroise se trouve le premier parc naturel marin français, créé en 2007 suite à une mission d'études ayant mis en évidence la diversité des espèces et des habitats marins de la zone et leur fonction support du tourisme et de la pêche (« Richesses de l'Iroise », mission pour un parc marin, 2005): le parc naturel marin d'Iroise.

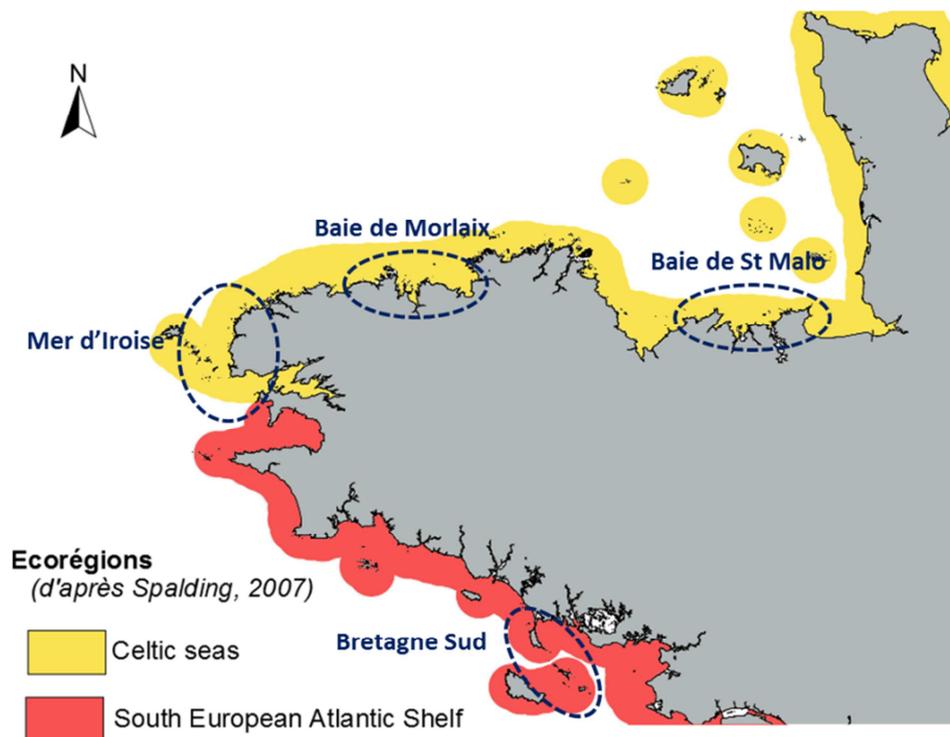


Figure 3 : Carte de la Bretagne, indiquant les quatre régions étudiées dans cette thèse (pointillés bleus) ainsi que la limite entre les deux écorégions « Celtic Seas » et « South European Atlantic Shelf », qui est également la limite entre les deux provinces « Northern European Seas » au Nord et « Lusitanian » au sud, telles que définies par Spalding et al. (2007). Image Régis Gallon, Centre de recherche sur les écosystèmes côtiers de Dinard.

### *Les laminaires sur le littoral breton*

Le long du littoral breton, les laminaires occupent le substrat rocheux depuis le bas de la zone intertidale jusqu'à des profondeurs de 30-35 m ; le facteur limitant la distribution des laminaires en profondeur (et des macroalgues en général) étant la lumière, cette limite de distribution bathymétrique varie selon la turbidité des eaux le long du littoral breton (Derrien-Courtel et al. 2013). Les forêts de laminaires y sont majoritairement formées par *Laminaria digitata* (Hudson) J. V. Lamouroux dans le bas de la zone intertidale/ haut de la zone subtidale et par *Laminaria hyperborea* (Gunnerus) Foslie plus bas dans la zone subtidale. Ces deux espèces sont des laminaires dressées (*sensu* Dayton 1985) qui possèdent un stipe rigide et une lame divisée (la structure en trois parties des laminaires est illustrée dans la Figure 6), leurs principales différences morphologiques étant la flexibilité et la rugosité du stipe : *L. digitata* a un stipe flexible et lisse par rapport à celui de *L. hyperborea* qui est plus rigide et rugueux, servant d'habitat à de nombreux épiphytes (Figure 4).



Figure 4 : Photo de *Laminaria digitata* illustrant son stipe souple et lisse (à gauche, image Marine Robuchon) et de *Laminaria hyperborea* illustrant son stipe rigide et rude (à droite, image Wilfried Thomas, Station biologique de Roscoff).

D'autres espèces de laminaires colonisent également les zones rocheuses du littoral breton. Ainsi, *Laminaria ochroleuca* Bachelot de la Pylaie, qui est également une laminaire dressée, peut se trouver dans les mêmes zones que *L. hyperborea* et se distingue de cette dernière par une couleur jaune dorée caractéristique à la base de la lame. *Saccharina latissima* (Linnaeus) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders et *Alaria esculenta* (Linnaeus) Greville, qui ont toutes les deux un stipe court et une lame non divisée, peuvent également se rencontrer dans les mêmes zones que *L. hyperborea*, dans des endroits plutôt abrités pour la première et battus pour la seconde. Toutes les laminaires citées jusqu'ici sont des algues

pérennes, mais la flore algale bretonne comporte aussi des laminaires annuelles<sup>1</sup>. C'est le cas de *Saccorhiza polyschides* (Lightfoot) Batters et *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar ; la première est une espèce opportuniste qui peut supporter une grande gamme de conditions depuis des endroits très abrités à des endroits très battus (Norton & Burrows 1969) et la seconde est une espèce exogène originaire d'Asie, introduite volontairement en Bretagne à des fins d'aquaculture dans les années 1980 (Pérez et al. 1971) qui est maintenant commune dans les ports et les estuaires (revu dans Grulois 2010).

Parmi ces sept laminaires du littoral breton (qui se retrouvent aussi le long des côtes du Royaume-Uni et de l'Irlande, voir pour revue Smale et al. 2013), six appartiennent à l'ordre des Laminariales (*i.e.* sont des laminaires *sensu stricto*) tandis que *S. polyschides* appartient à l'ordre des Tilopteridales. Au sein des Laminariales (voir Figure 5), les laminaires bretonnes se répartissent en deux familles : les Laminariaceae, représentées par *L. digitata*, *L. hyperborea*, *L. ochroleuca* et *S. latissima*, et les Alariaceae, représentées par *A. esculenta* et *U. pinnatifida*.

Le cycle de vie des laminaires consiste en l'alternance d'une phase microscopique haploïde, le gamétophyte, avec une phase macroscopique diploïde, le sporophyte (décrit par Sauvageau 1918, résumé dans la Figure 6). Les gamétophytes produisent des gamètes soit mâles soit femelles (les laminaires sont des espèces dioïques); les gamètes femelles immobiles produisent une phéromone qui attire les gamètes mâles nageurs, et la rencontre d'un gamète mâle et d'un gamète femelle mène à une fécondation; le zygote résultant de cette fécondation se développe en un sporophyte qui produit des spores par méiose; ces spores sont ensuite relâchés, sédimentent et se fixent sur le substrat et germent en gamétophytes. Bien que toutes les laminaires suivent cette alternance de phase, des différences existent en termes de période de fertilité, de localisation des structures reproductrices et de durée de vie. Par exemple, la période de fertilité maximale de *S. polyschides* est à la fin de l'été (Norton & Burrows 1969) tandis que celle de *S. latissima* couvre l'automne et l'hiver (Parke 1948); les structures de reproduction sont situées sur la lame pour les espèces du genre *Laminaria* tandis qu'elles sont basales pour les autres ; enfin, la durée de vie va d'un an pour *S. polyschides* et *U. pinnatifida* à 18 ans pour certaines *L. hyperborea* (revu par Smale et al. 2013).

---

<sup>1</sup> En fait chez ces deux espèces, les sporophytes sont effectivement annuels, cependant, comme on n'a pas accès à la phase microscopique sur le terrain, il est possible que celle-ci soit pérenne.

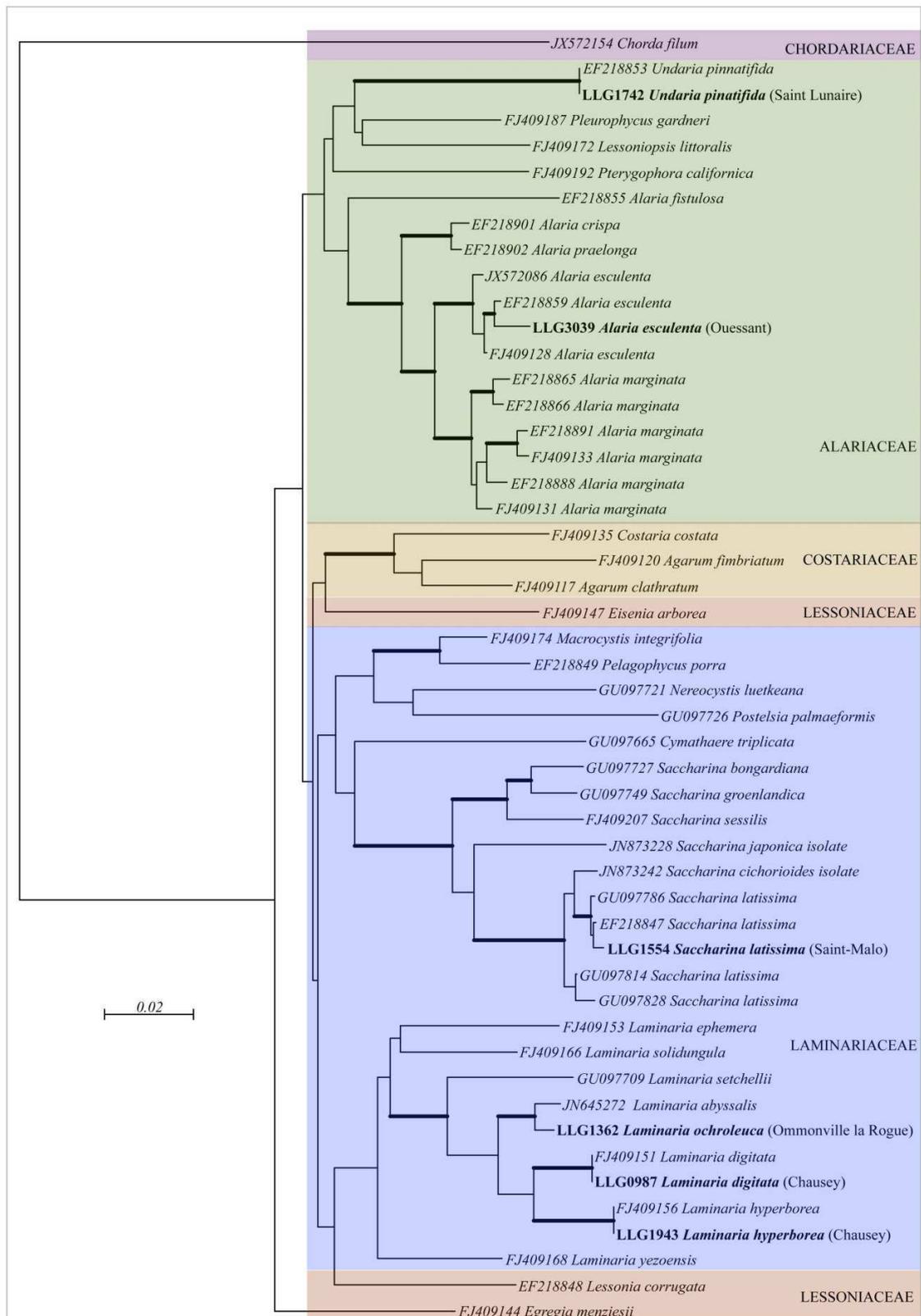


Figure 5 : Arbre phylogénétique de l'ordre des Laminariales inféré des données de séquences de COI disponibles sur GenBank (numéro d'accèsion indiqué sur l'arbre) et de données générées au laboratoire. Les taxons bretons sont indiqués en gras et le lieu de récolte du spécimen séquencé est mentionné entre parenthèses. Les branches indiquées en gras conduisent à des nœuds dont le soutien est supérieur à 85 % (selon la méthode du « Neighbour Joining »).

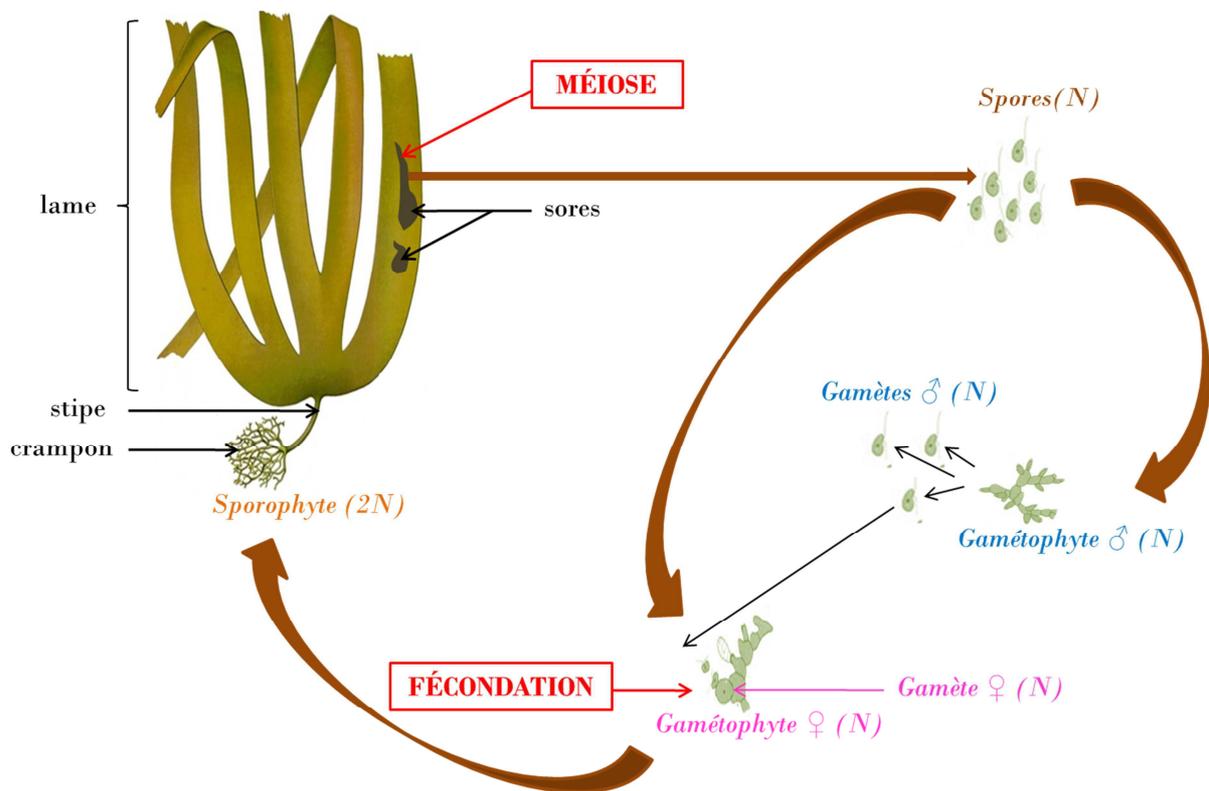


Figure 6: Cycle de vie des laminaires

Ces différences en termes de caractéristiques du cycle de vie pourraient être à l'origine de différences en termes de diversité et structure génétique entre les espèces de laminaires, comme cela a été observé chez les plantes où les populations d'espèces annuelles sont moins diverses et plus structurées que celles d'espèces pérennes (Nybom 2004). Bien que les laminaires montrent en effet une large gamme de patrons de diversité et structure génétique, ces patrons ne sont pas dépendants de la durée de vie des espèces mais plutôt de leurs capacités de dispersion et de leur habitat (Valero et al. 2011). Chez les macroalgues, les distances de dispersion sont généralement très limitées (Santelices 1990) : elles sont estimées entre moins d'un mètre à 4 km, ce qui est comparable aux distance de dispersion des plantes terrestres mais très inférieur à ce qui est observé chez d'autres organismes marins tels que les invertébrés et les poissons (Kinlan & Gaines 2003). Cependant, de rares évènements de dispersion longue distance peuvent avoir des conséquences importantes sur la connectivité des populations (Kinlan 2005). Au sein des laminaires, il a été montré que les espèces ayant des structures morphologiques favorisant la dispersion longue distance avaient un degré de connectivité génétique élevé par rapport aux autres espèces de laminaires (Valero et al. 2011). D'autre part, il a été montré à plusieurs reprises que chez les laminaires, la continuité du

substrat rocheux était un élément crucial dans le maintien de la connectivité entre les populations, aussi bien pour les espèces de laminaires de Bretagne (e.g. *L. digitata*, Billot et al. 2003 ; Valero et al. 2011) que celles du Chili (*Durvillaea antarctica*, Fraser et al. 2010), de Californie (*Macrocystis pyrifera*, Alberto et al. 2010) et d'Australie (*Hormosira banksii*, Coleman et al. 2011). Enfin, la position sur l'estran semble être un facteur déterminant de la structure génétique des populations de laminaires, les espèces intertidales montrant plus de structure génétique que les espèces subtidales, probablement car la dispersion des spores et des gamètes est limitée à marée basse (Valero et al. 2011).

En Bretagne, des études de génétique des populations permettant d'estimer la structure et la diversité génétique des espèces ont été menées sur deux espèces de laminaires : *L. digitata* et *U. pinnatifida*. Billot et al. (2003) ont montré que chez *L. digitata*, la diversité génétique estimée par l'hétérozygotie attendue ( $H_e$ ) variait entre 0.475 et 0.696, que la différenciation moyenne entre populations ( $F_{ST}$ ) était de 0.068 avec une distance minimum de différenciation entre populations de 10 km. Par contraste, les populations de l'espèce invasive *U. pinnatifida* sont à la fois moins diverses ( $0.204 < H_e < 0.434$ ) et plus différenciées ( $F_{ST} = 0.099$ ) avec une distance minimum de différenciation inférieure à 200 m (Grulois et al. 2011). Une étude de génétique des populations a également été menée sur *S. polyschides* mais sur des populations du Portugal (Assis et al. 2013) et révèle que la diversité génétique des populations portugaises de *S. polyschides* ( $0.490 < H_e < 0.653$ ) est comparable à celle des populations bretonnes de *L. digitata* bien qu'elles soient en moyenne plus différenciées que les deux espèces de Bretagne ( $F_{ST} = 0.126$ ). Étonnamment, bien que *L. hyperborea* soit dominante et éclipse les autres grandes macroalgues dans la plupart des cas (Hawkins & Harkin 1985), aucune étude de génétique des populations n'a encore été menée sur cette espèce, et par conséquent, son potentiel évolutif et le degré de connectivité de ses populations sont méconnus. Cette thèse constitue la première étude de génétique des populations menée sur *L. hyperborea* (chapitre III.1 et s 4).

### ***Caractéristiques des deux espèces étudiées***

Les études menées au cours de cette thèse portent sur les deux espèces de laminaires qui dominent le littoral breton, *L. digitata* et *L. hyperborea*, ainsi qu'aux communautés de macroalgues vivant sous leurs canopées. *Laminaria digitata* et *L. hyperborea* sont deux espèces sœurs (McDevit & Saunders 2010) qui co-occurrent le long du littoral breton. Bien

que proches d'un point de vue phylogénétique et morphologique (Figure 4), ces deux laminaires diffèrent sur plusieurs plans. Tout d'abord, *L. digitata* et *L. hyperborea* diffèrent par leur distribution : *L. digitata* se trouve à la fois en Atlantique nord-est et en Atlantique nord-ouest tandis que *L. hyperborea* se trouve seulement en Atlantique nord-est (Lüning 1990). En Atlantique nord-est, les deux espèces rencontrent leur limite de distribution nord en Arctique mais tandis que *L. hyperborea* se rencontre le long des côtes européennes jusqu'au Portugal, *L. digitata* a sa limite sud en Bretagne sud (revu par Smale 2013), c'est-à-dire une des quatre régions étudiées dans cette thèse. Or les patrons de diversité et de structure génétique varient le long de l'aire de distribution d'une espèce, avec un centre d'aire de répartition caractérisé par des populations diverses et connectées et des limites de distribution caractérisées par des populations peu diverses et peu connectées (« the central-marginal hypothesis », revu par Eckert et al. 2008) ; d'autre part, dans l'hémisphère nord, les limites sud de répartition correspondent pour beaucoup d'espèces à des refuges du dernier maximum glaciaire et arborent par conséquent une forte diversité génétique régionale en dépit d'une faible diversité génétique locale (revu par Hampe & Petit 2005). Selon ces théories, les populations de *L. digitata* en Bretagne sud devraient être peu diverses et peu connectées mais présenter une forte diversité génétique au niveau régional ; ces hypothèses sont testées dans cette thèse (chapitre III.1 et article 4).

De plus, *L. digitata* et *L. hyperborea* ne présentent pas la même répartition dans l'espace et en profondeur. En Bretagne, *L. digitata* est majoritairement répartie en une dimension, formant une bande de 5 à 50 m de largeur dans la zone bathymétrique allant de - 1 m à + 1 m (Birkett et al. 1998 ; obs. pers.). Par contraste, *L. hyperborea* forme des bandes plus larges, et même parfois des champs de plusieurs km<sup>2</sup> dans la zone bathymétrique allant de - 1 m à - 30 m (Birkett et al. 1998 ; obs. pers.). Ces différences de répartition dans l'espace et en profondeur permettent de formuler des hypothèses sur la structure et diversité génétique de ces deux espèces. En effet, la répartition des espèces dans l'espace a une forte influence sur la structure génétique de leurs populations : en théorie, les espèces étant distribuées en une dimension sont plus structurées que celles distribuées en deux dimensions (Wright, 1943). D'autre part, pour les organismes marins côtiers, la connectivité des populations semble croître avec la profondeur : cela a été observé chez des laminaires (Valero et al. 2011) mais aussi chez d'autres macroalgues (Krueger-Hadfield et al. 2013) et des invertébrés marins (Kelly & Palumbi 2010). Pour ces deux raisons, on s'attend à ce que les populations de *L. hyperborea* soient plus connectées entre elles que celles de *L. digitata*. Enfin, les

populations de *L. hyperborea* sont plus grandes que celles de *L. digitata* ; or, comme la diversité génétique d'une population croît avec sa taille (Crow & Kimura 1970), les populations de *L. hyperborea* devraient être plus diverses que celles de *L. digitata*.

*Laminaria digitata* et *L. hyperborea* diffèrent également par leur durée de vie. Le sporophyte de *L. digitata* peut vivre de 4 à 6 ans (Gayral & Cosson 1973 ; Bartsch et al. 2008) tandis que celui de *L. hyperborea* peut vivre de 5 à 18 ans (Kain 1979 ; Bartsch et al. 2008), bien que sa durée de vie en Bretagne ne soit pas bien connue. L'étude de Valero et al. (2011) montre que les patrons de diversité génétique chez les laminaires ne dépendent pas de la durée de vie du sporophyte ; cependant, l'étude n'inclut pas toutes les laminaires et en particulier n'inclut pas *L. hyperborea*. Au contraire, chez les plantes, il a été montré que les plantes pérennes à courte durée de vie étaient moins diverses génétiquement et plus structurées que celles à plus longue durée de vie (Hamrick & Godt 1996 ; Nybom 2004). Si ce patron ne dépend pas des taxons considérés et est transposable aux laminaires, alors on s'attend à ce que les populations de *L. digitata* soient moins diverses et plus structurées par rapport à celles de *L. hyperborea*, prédiction qui va dans le même sens que celles basées sur la répartition dans l'espace et en profondeur des deux espèces cibles. Ces prédictions sont testées et discutées dans cette thèse (chapitre III.1 et article 4).

Il est beaucoup plus ardu d'estimer la durée de vie des gamétophytes car étant donné leur taille microscopique, ils sont difficiles à détecter sur le terrain ; en revanche, ils ont beaucoup été étudié en culture (Bartsch et al. 2008). Les gamétophytes de laminaires peuvent survivre pendant des dizaines d'années en culture ; à titre d'exemple, les plus vieilles souches de gamétophyte de *L. digitata* disponible à la « Culture Collection of Algae and Protozoa » ont été isolées en 1974 ([www.ccap.ac.uk](http://www.ccap.ac.uk)). Les gamétophytes de *L. digitata* et de *L. hyperborea* sont aussi résistants à des conditions non favorables : ils peuvent survivre 16 mois (pour *L. hyperborea*) à 18 mois (pour *L. digitata*) dans le noir et peuvent ensuite se régénérer en un ou deux mois dans des conditions favorables de post-culture (tom Dieck 1993). Malgré notre connaissance limitée des conditions de survie des gamétophytes sur le terrain, ils pourraient avoir une importance écologique majeure. En effet, chez les macroalgues, plusieurs études ont suggéré que les phases microscopiques sont capables de survivre à des conditions environnementales trop stressantes pour les phases macroscopiques en retardant leur développement et de reprendre leur développement quand les conditions environnementales s'améliorent, (e.g. Chapman 1986; Hoffmann & Santelices 1991). Par conséquent, ces phases microscopiques ont été comparées aux banques de graines (Edwards

2000), et, comme elles, pourraient constituer un réservoir de diversité génétique et augmenteraient la taille efficace des populations (Hock et al. 2008 ; McCue & Holtsford 1998). Alors que des études suggèrent que les banques de formes microscopiques pourraient favoriser le retour des populations génétiquement diverses après des perturbations (chez la laminaire géante *Macrocystis pyrifera* en Californie, Carney 2009), d'autres études suggèrent que ce n'est pas toujours le cas (e.g. Valero et al. 2011 chez *Laminaria digitata* ; Martinez et al. 2003 chez *Lessonia nigrescens*); d'autre part, la nature de ces formes microscopiques (e.g. gamétophytes et/ou sporophytes microscopiques) n'a pas été déterminée. Dans cette thèse, une méthode pour étudier ces formes microscopiques sur le terrain au sein d'une forêt dominée par *L. digitata* est présentée (chapitre II.2, annexe 1).

En outre, *L. digitata* et *L. hyperborea* diffèrent probablement par les assemblages d'espèces qu'elles abritent. Bien que cette hypothèse n'ait pas été testée spécifiquement en Bretagne, Kain (1979) a montré qu'au Royaume-Uni, les assemblages d'espèces vivant sous la canopée de *L. digitata* sont distincts de ceux qui vivent sous *L. hyperborea*. Selon elle, cette distinction s'explique par la différence de rigidité du stipe entre les deux laminaires : *L. digitata* ayant un stipe plus souple que *L. hyperborea*, le substrat à proximité immédiate des sporophytes de *L. digitata* subit plus l'abrasion des lames limitant le nombre d'espèces pouvant vivre sous leur canopée par rapport à *L. hyperborea*. Depuis Kain (1979), à notre connaissance, aucune autre étude n'a comparé les assemblages d'espèces entre les canopées de *L. digitata* et de *L. hyperborea*. En revanche, les assemblages d'espèces abrités par les forêts de *L. hyperborea* ont été étudiés à plusieurs reprises, à la fois en Norvège (Christie et al. 2003) et très récemment en Bretagne (Leclerc 2013). La première étude a porté sur la diversité faunistique des individus de *L. hyperborea* eux-mêmes et a révélé qu'en moyenne, un sporophyte abritait 40 espèces différentes de macroinvertébrés. La seconde étude a porté sur la diversité faunistique et floristique, et a distingué la diversité portée par les sporophytes de celle vivant sur la roche. Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés aux assemblages de macroalgues vivant sur la roche sous les canopées, de *L. digitata* d'une part et de *L. hyperborea* d'autre part. Ainsi, d'une part nous pouvons comparer les données obtenues avec celles de Leclerc (2013), et d'autre part, nous pouvons examiner si comme au Royaume-Uni (Kain 1979), les assemblages de macroalgues vivant sur la roche diffèrent entre la canopée de *L. digitata* et la canopée de *L. hyperborea* (chapitre III.2, conclusions et perspectives et annexe 2).

Enfin, *L. digitata* et *L. hyperborea* diffèrent par rapport à leur exploitation en Bretagne, aussi bien au niveau de leur histoire d'exploitation que par les techniques employées (Arzel 1998 ; Leclerc 2013). Ainsi, *L. digitata* est récoltée mécaniquement à partir des années soixante avec la technique du « scoubidou », qui est un engin d'arrachage manuel ressemblant à un bras articulé dont les goémoniers équipent leurs bateaux (Figure 7). En ce qui concerne la récolte de *L. hyperborea*, des essais de récolte au peigne norvégien (*i.e.* l'outil utilisé pour récolter *L. hyperborea* en Norvège, Veà & Ask 2011) ont été menés à partir de 1996 (Arzel 1998), et elle est récoltée en routine par des professionnels de la pêche depuis 2006. Bien que cette thèse n'ait pas été conçue pour étudier les impacts de la récolte des laminaires sur la biodiversité (voir pour cela Leclerc 2013), la possible influence des méthodes d'exploitation sur la connectivité des populations de laminaires y est discutée (chapitre III.1, article 4).



Figure 7: Bateau d'un goémonier équipé d'un scoubidou. Image Marine Robuchon

### 3. Problématiques spécifiques abordées dans la thèse

Les recherches effectuées au cours de cette thèse ont pour objectif de caractériser et comprendre les patrons de biodiversité des forêts de laminaires des côtes bretonnes en intégrant la diversité génétique des populations des deux espèces de laminaires dominantes et la diversité spécifique des communautés de macroalgues qu'elles abritent et en prenant en compte leurs fluctuations spatio-temporelles (Figure 8). Afin de répondre à cet objectif général, les problématiques suivantes ont été étudiées grâce à une approche combinée de génétique des populations et d'écologie des communautés :

- Comment évoluent les communautés de macroalgues des forêts de laminaires dans le temps ? Comment les caractériser ? Comment varient-elles au cours des saisons ? Comment sont-elles impactées par les changements globaux ?
- Quel est le rôle écologique des laminaires ? Est-ce que les sporophytes influent sur la diversité et la résilience des communautés de macroalgues sous-jacentes ? Quel est le rôle des gamétophytes sur la diversité et la résilience des populations et comment l'étudier ?
- Comment varie la diversité génétique dans l'espace ? Et la diversité spécifique ? Quels processus façonnent ces deux niveaux de diversité ? Est-ce que ce sont les mêmes processus dans la zone dominée par *L. digitata* que dans celle dominée par *L. hyperborea* ? Est-ce que l'importance relative des processus varie selon la région, l'échelle spatiale ou le niveau de biodiversité considéré ?
- Existe-t-il une corrélation entre diversité génétique et diversité spécifique ? Comment expliquer la présence ou l'absence d'une telle corrélation ? Cette corrélation varie-t-elle selon l'échelle spatiale considérée ? Au cours du temps et au fil des perturbations ?

L'étude de ces problématiques et les principaux résultats qui en découlent sont présentés dans la suite de ce texte de synthèse qui s'articule en quatre chapitres, trois chapitres thématiques et un dernier chapitre de conclusions et perspectives.

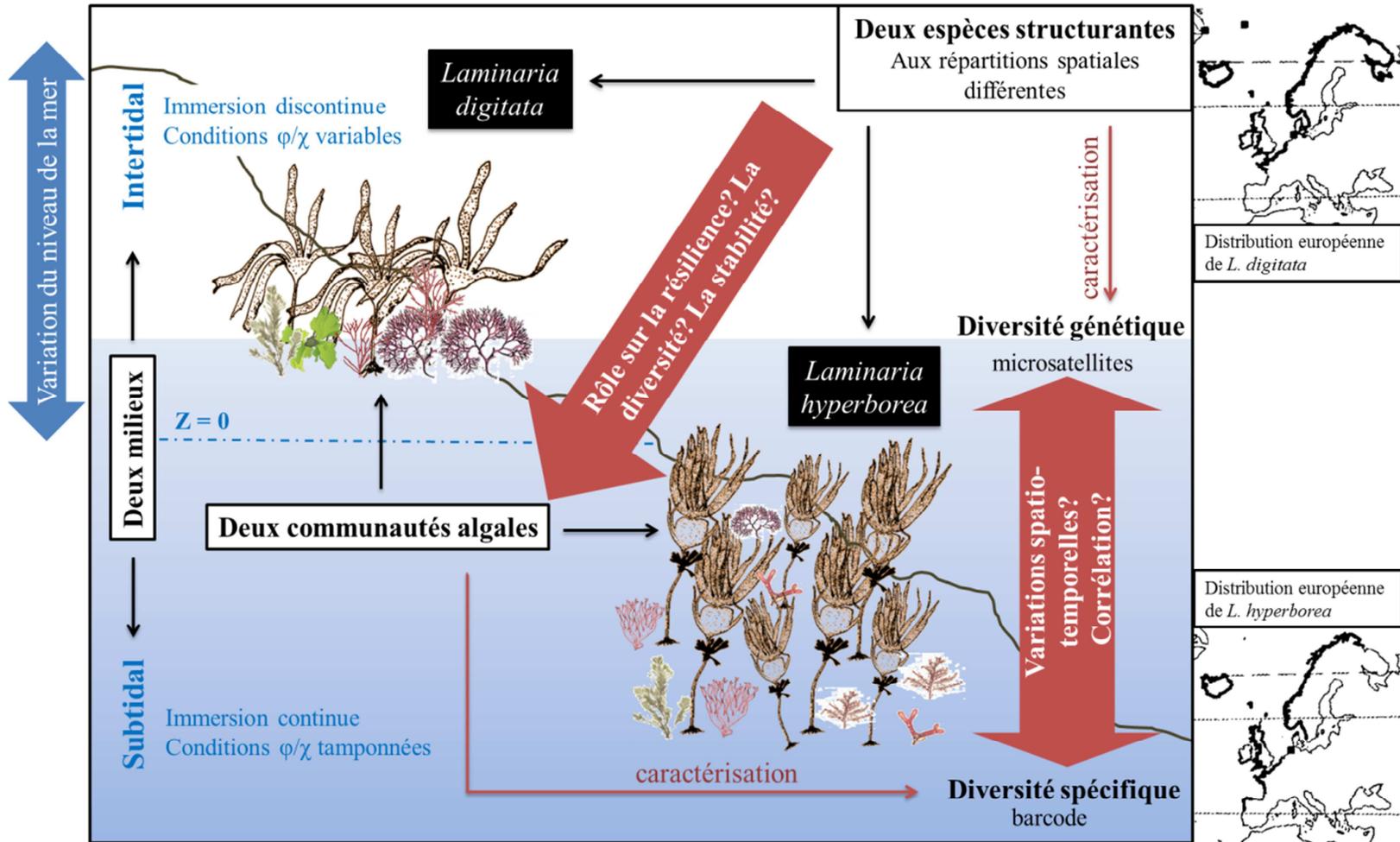


Figure 8: Schéma remplaçant les problématiques de la thèse par rapport au modèle d'étude.  $Z$  = niveau bathymétrique,  $\phi/\chi$  = physico-chimiques.

Le premier chapitre a pour objet l'étude des variations temporelles des communautés de macroalgues vivant en sous strate des laminaires. Ces variations sont étudiées à deux échelles de temps : l'échelle des saisons au cours d'une année (partie 1) et l'échelle des vingt dernières années (partie 2). Dans cette thèse, la détermination taxonomique des spécimens de macroalgues échantillonnés a été menée par une approche intégrant des critères morphologiques et des critères moléculaires ; ce que révèle cette double approche et sa possible utilisation pour standardiser les suivis de biodiversité fait l'objet de la partie 3.

Le deuxième chapitre porte sur le rôle écologique de *L. digitata*, et s'attache à mettre en évidence le rôle ingénieur que jouent les sporophytes macroscopiques de *L. digitata* sur les communautés de macroalgues vivant sous leur canopée (partie 1) et le rôle possible de banque de graines que jouent les gamétophytes microscopiques de *L. digitata* sur le maintien des populations (partie 2).

Le troisième chapitre porte sur l'organisation spatiale de la diversité génétique, de la diversité spécifique et des patrons de corrélation entre diversité génétique et spécifique. Elle est scindée en deux grandes parties. La première est axée sur l'organisation spatiale des patrons de biodiversité des forêts de laminaires, aussi bien sur la diversité génétique des deux espèces *L. digitata* et *L. hyperborea* que sur la diversité spécifique des macroalgues vivant sous leur canopée. Cette partie ne se veut pas seulement descriptive et cherche notamment à mettre en lumière comment les patrons d'organisation spatiale de la biodiversité renseignent sur les processus qui la façonnent, selon le milieu, l'échelle spatiale et le niveau de biodiversité considéré. La deuxième partie vise à comprendre dans quelles conditions une corrélation entre diversité génétique et diversité spécifique peut émerger. D'un point de vue empirique, la première sous-partie met à profit les résultats de la première partie du chapitre pour étudier les patrons de corrélation entre diversité génétique et diversité spécifique à plusieurs échelles spatiales sur l'exemple des forêts de laminaires. La deuxième sous-partie est axée quant à elle sur la modélisation de l'effet de perturbations sur les patrons de corrélation entre diversité génétique et spécifique, et contraste notamment une situation dans laquelle les communautés s'assemblent de façon stochastique à une situation où l'assemblage des communautés est sous l'influence de la sélection.

Enfin, le quatrième chapitre discute des principaux résultats de cette thèse dans un contexte scientifique plus global, par rapport à la connaissance de la biodiversité des forêts de laminaires d'une part, et par rapport à la compréhension des patrons d'organisation de la

biodiversité d'autre part ; elle se termine en abordant les perspectives scientifiques qu'ouvre ce travail de thèse.

Les résultats de ce travail de thèse ont par ailleurs été rédigés sous la forme, d'une part, de six articles scientifiques publiés ou soumis et, d'autre part, de trois annexes destinées à être valorisées sous forme d'articles scientifiques prochainement. Ces articles et annexes sont mentionnés tout au long du texte de synthèse et se trouvent dans leur intégralité dans le tome 2.



## CHAPITRE I



Prairie d'algues rouges subtidales, avec *Kallymenia crouanii* sp. nov. Image Line Le Gall



## **I. Evolution temporelle des communautés de macroalgues : variabilité saisonnière, réponse au changement global et standardisation des suivis**

L'environnement dans lequel évoluent les êtres-vivants varie constamment de manière naturelle, au cours d'une journée, au cours des saisons... A cette variation naturelle se rajoutent les variations induites par l'Homme, telles que la pollution et le changement climatique. La capacité des êtres-vivants à se développer et à se reproduire repose en premier lieu sur l'adéquation entre les conditions environnementales de leur milieu de vie et leurs exigences physiologiques, et, par conséquent, des modifications ponctuelles ou durables dans les paramètres environnementaux vont avoir des conséquences sur les communautés biologiques.

Chez les macroalgues, la lumière et la température sont deux paramètres environnementaux ayant une influence majeure sur le métabolisme, la reproduction et la survie. En effet, les macroalgues étant des organismes photosynthétiques, la lumière est indispensable à leur survie et, d'autre part, la photopériode influence leur reproduction (Dring 1984). La température est quant à elle le principal facteur abiotique qui contrôle la distribution géographique des macroalgues (van den Hoek 1982 ; revu par Eggert 2012), car elle influe fortement sur la survie, le développement et la reproduction des macroalgues (Breeman 1988). Or, ces deux facteurs sont fortement variables, à la fois sur de courtes échelles de temps (*e.g.* l'évolution de la température au rythme des saisons, une diminution de la lumière accessible par une augmentation de la turbidité de l'eau en lien avec la construction d'infrastructures sur le littoral) ou sur de plus longues échelles de temps (*e.g.* le changement global, avec un réchauffement des eaux de surface d'une part et une augmentation des précipitations qui va influencer la turbidité des eaux et donc la lumière accessible pour les macroalgues d'autre part, Harley et al. 2006). Notons également que l'évolution de ces facteurs dans le temps n'est pas indépendante de la zone géographique. Ainsi, l'effet de l'augmentation de la turbidité des eaux réduisant l'accès à la lumière des macroalgues semble être particulièrement important les zones fortement urbanisées (revu par Airoidi & Beck 2007). D'autre part, une étude récente a montré que l'augmentation de la température des eaux de surface des océans est supposée impacter les communautés de macroalgues plus drastiquement dans les zones de transition biogéographiques (Bartsch et al. 2012), comme par

exemple la zone de transition entre les eaux tempérées froides et tempérées chaudes le long des côtes européennes, *i.e.* la Bretagne, zone d'étude de cette thèse.

Dans ce chapitre, nous avons voulu caractériser les variations dans les communautés de macroalgues vivant en sous strate des laminaires le long des côtes bretonnes à deux échelles de temps. Dans un premier temps, nous avons étudié comment la diversité spécifique variait au cours des saisons afin d'estimer si la période d'échantillonnage induisait un biais important dans la comparaison d'échantillonnages faits à des saisons différentes. Dans un second temps, nous avons étudié comment les communautés de macroalgues avaient évolué en réponse aux changements environnementaux des vingt dernières années, en portant une attention particulière aux caractéristiques environnementales propres à chaque zone qui pourraient expliquer ces variations (voir Figure 7).

### **1. Variations saisonnières dans les communautés de macroalgues**

L'échantillonnage pour analyser les variations saisonnières a été mené sur les communautés de macroalgues vivant en sous strate de *Laminaria hyperborea*, à trois périodes de l'année (hiver, printemps et automne) dans trois sites différents (Nerput en baie de St Malo, Santec\_2 en baie de Morlaix et Les Linious en mer d'Iroise ; voir article 4 pour la localisation exacte des sites). Cet échantillonnage saisonnier a été répété sur deux années consécutives, une fois en 2011 et une autre en 2012. Les résultats présentés dans la suite de cette sous partie reposent principalement sur l'analyse des données de 2011 menée par Amélie Boisrobert, lors de son stage de master de l'école supérieure d'agriculture d'Angers (Boisrobert 2012). Les données de 2012 n'ont pas pu être analysées au cours de la thèse et le seront ultérieurement.

Nos résultats révèlent que les communautés de macroalgues diffèrent à la fois entre saisons et entre sites, que ce soit en termes de richesse spécifique ou en termes de structure des communautés ; cependant, la variabilité expliquée par le facteur « saison » est plus de deux fois moindre que la variabilité expliquée par le facteur « site » (Boisrobert 2012). Autrement dit, les communautés de macroalgues sont beaucoup plus variables dans l'espace que dans le temps. Ces résultats sont en accord avec une étude menée sur la flore algale des forêts de laminaires des côtes australiennes, montrant que la variabilité temporelle dans la

structure des communautés est minimale, à la fois entre saisons et entre années consécutives (Wernberg et al. 2003).

Nos analyses montrent également que la diversité spécifique est plus faible en hiver (pour les trois sites) et plus forte au printemps ou à l'automne (variable selon les sites), avec une diversité maximale pour le site de la baie de Morlaix et une diversité comparable et relativement faible pour le site de la mer d'Iroise et de la baie de St Malo (Boisrobert 2012). La plus faible diversité trouvée en hiver s'explique bien par le fait que seules les algues pérennes persistent l'hiver. En revanche, les résultats des comparaisons entre sites peuvent sembler à première vue étonnants, étant donné que comme les conditions environnementales sont comparables entre le site de la baie de Morlaix et celui de la mer d'Iroise (températures relativement faibles et stables, eaux peu turbides ; voir Figure 7) alors qu'elles diffèrent pour le site de la baie de St Malo (températures en moyenne plus élevées et forte amplitude thermique, eaux plus turbides), nous nous attendions à trouver aux Linious, le site de la mer d'Iroise, une diversité spécifique importante et comparable à celle de Santec\_2, le site de la baie de Morlaix. Une explication possible est que la structure des communautés aux Linious (mer d'Iroise) ne s'explique pas seulement par des filtres environnementaux, mais qu'elle est également le résultat d'interactions biotiques limitant le nombre d'espèces pouvant s'installer malgré les conditions environnementales favorables. Cette hypothèse est d'autant plus plausible que le site des Linious (mer d'Iroise) est caractérisé par une très forte densité en laminaires (voir annexe 2) qui pourrait réduire l'accès à la lumière des macroalgues en sous strate et ainsi limiter le nombre d'espèces pouvant s'installer, de la même façon que la turbidité, couplée à l'action compétitrice des laminaires, limite probablement le nombre d'espèces pouvant s'installer à Nerput (baie de St Malo).

Les analyses des données de 2012 devraient pouvoir renforcer ou infirmer cette hypothèse. Quoiqu'il en soit, ces résultats préliminaires suggèrent d'ores et déjà que la structure des communautés de macroalgues varie plus dans l'espace qu'entre les saisons. Ainsi, bien que les communautés de macroalgues varient entre les saisons, cette variabilité est minimale en comparaison de la variabilité spatiale, et donc, comme Smale et al. (2011), nous suggérons que comparer des échantillonnages issus de différentes saisons ne va pas confondre les patrons spatiaux à plus large échelle temporelle.

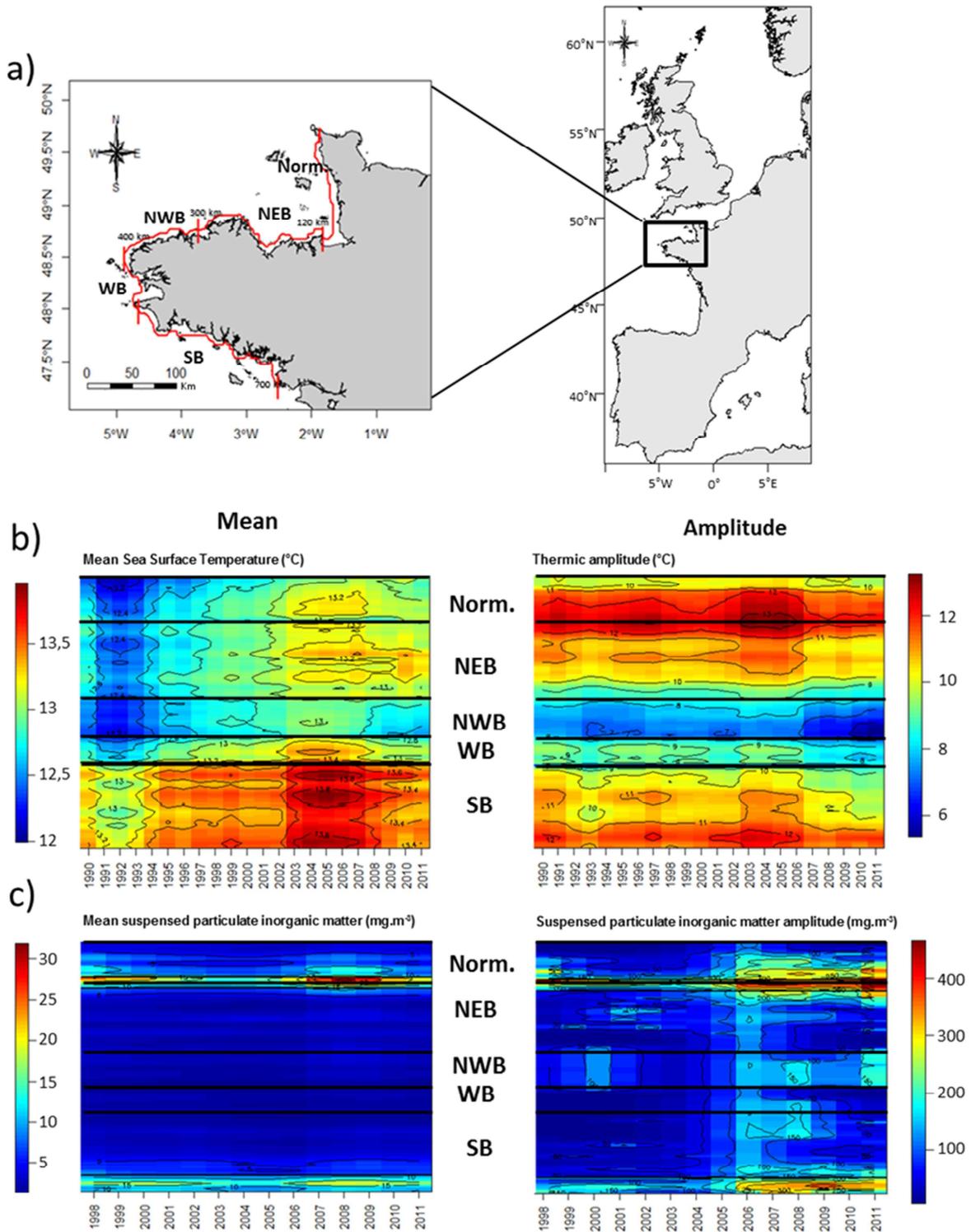


Figure 7 : Evolution des paramètres de température de surface de la mer et de turbidité (mesurée par la concentration des particules de matière inorganique en suspension) le long d'une partie de la Normandie et du littoral breton au cours des vingt dernières années. a) carte des zones étudiées, Norm. = Normandie, NEB = Bretagne nord-est, NWB = Bretagne nord-ouest, WB = Bretagne ouest et SB = Bretagne sud. b) évolution de la température moyenne (à gauche) et de l'amplitude thermique (à droite) mesurées sur une année. c) évolution de la turbidité moyenne (à gauche) et de l'amplitude de turbidité (à droite) mesurées sur une année. Figure reproduite de l'article 1.

Le fait que la diversité spécifique soit la plus faible en hiver pour tous les sites suggère par ailleurs que si l'on veut s'affranchir absolument de l'effet saison en comparant des échantillonnages de différents endroits, il est préférable de comparer des échantillonnages tous faits pendant l'hiver. En revanche, si l'objectif de l'étude est d'échantillonner la biodiversité de façon la plus complète, il est préférable d'échantillonner au printemps ou en début d'été, comme c'est le cas dans le cadre du réseau de suivi benthique REBENT (Derrien-Courtel et al. 2013). Enfin, ces résultats suggèrent que l'analyse de l'évolution des communautés de macroalgues à plus large échelle temporelle a tout intérêt à se faire dans un cadre qui tient compte, dans la mesure du possible, des caractéristiques propres à chaque zone géographique étudiée.

## **2. Réponses des communautés d'algues rouges au changement global des vingt dernières années**

L'analyse de la variabilité temporelle des communautés de macroalgues à l'échelle des vingt dernières années a été réalisée sur des données de distribution d'algues rouges, qui constituent la majorité des espèces de macroalgues vivant en sous strate des laminaires, en comparant des données issues de campagne d'échantillonnages réalisée entre 1992 et 1998 par l'Association pour la Découverte du Monde Sous-marin (ADMS, Castric-Fey 2001) aux données issues des campagnes d'échantillonnage réalisées entre 2010 et 2012, au cours de la thèse de Régis Gallon et du présent travail de thèse. En complément de cette comparaison, nous avons modélisé la distribution de 10 espèces par une approche de modélisation combinant plusieurs modèles (Araújo & New 2007; Thuiller et al. 2009) basés sur les niches abiotiques des espèces. Ces analyses sont présentées en détail dans l'article 1.

Nos résultats révèlent qu'au cours des vingt dernières années, dans la zone de transition biogéographique marine entre les eaux tempérées chaudes et les eaux tempérées froides que constitue la Bretagne (Spalding 2007), les conditions environnementales et les communautés d'algues rouges ont changé. Cependant, ces changements ont été plus ou moins drastiques selon les régions (Figure 7). Ainsi, les régions du nord-ouest (incluant la baie de Morlaix) et de l'ouest (incluant la mer d'Iroise) de la Bretagne sont toujours restées plus froides et ont été moins impactées par les changements de température que les régions du sud et du nord-est (incluant la baie de St Malo) de la Bretagne ; parallèlement, les communautés

d'algues rouges sont restée relativement stable en Bretagne Ouest alors qu'elles ont beaucoup changé en Bretagne Sud. Les changements observés au cours des vingt dernières années sur les communautés d'algues rouges sont corrélés avec l'augmentation de la température moyenne ; cependant, nos résultats indiquent que l'amplitude de température est le meilleur prédicteur de la distribution des espèces. Le modèle de distribution des espèces développé dans notre étude prédit des rétractions d'aire de distribution entre la période 1992-1998 et la période 2010-2012 pour la plupart des espèces, prédictions toutes corroborées par les observations réalisées entre 2010 et 2012. Un des résultats particulièrement intéressant de nos analyses révèle que les régions de l'ouest et du nord-ouest de la Bretagne sont restées relativement froides par rapport aux deux régions voisines (situées au Nord-est et au Sud de cette zone d'eaux froides, voir Figure 7). Nos résultats suggèrent donc que cette zone d'eaux froides pourrait servir de refuge face au changement climatique à venir pour certaines espèces d'algues rouges. De manière intéressante, la forte diversité génétique de certaines espèces d'algues rouges dans cette zone suggère que cette zone a également servi de refuge lors des dernières glaciations (Provan et al. 2005 ; Maggs et al. 2008).

La modélisation de distribution des espèces d'algues rouges développée dans notre étude et basée sur des paramètres liés à la température, la turbidité et la concentration en nutriments présente un score de prédiction supérieur à 80%, ce qui indique que les paramètres environnementaux, et en premier lieu l'amplitude de température des eaux de surface, sont des bons prédicteurs de la distribution des espèces d'algues rouges, en accord avec le fait que la température est un bon prédicteur de la distribution des macroalgues en général (voir pour revue Bartsch et al. 2012) mais également d'autres taxons, à la fois marins (*e.g.* Pinsky et al. 2013) et terrestres (*e.g.* Devictor et al. 2012). Toutefois, ces prédictions pourraient encore être améliorées en intégrant les interactions biotiques et/ou en mesurant les réponses par espèce de manière plus précise. En effet, dans notre étude, les réponses n'ont pas toujours été mesurées au niveau des espèces mais parfois au niveau du genre, étant donné que certaines espèces d'un même genre ne peuvent pas toujours être différenciées sur la base de critères morphologiques seulement. Une telle amélioration passe par un effort de standardisation des suivis reposant sur une détermination des espèces sur des critères objectifs et universels.

### **3. Optimiser et standardiser la caractérisation de la diversité spécifique : apports du barcode**

L'étude de la diversité des algues a été initiée puis largement menée par des scientifiques anglais et français ; la flore de la Manche et de l'Atlantique nord-est a par conséquent été étudiée à maintes reprises et elle est considérée comme celle la mieux caractérisée à l'échelle de la planète (Dixon & Irvine 1977, Bunker et al. 2010). Cependant, dans la plupart des cas, l'identification des algues ne peut être conduite sur la seule base de caractères morphologiques et il faut alors recourir à des caractères anatomiques, une pratique qui nécessite un savoir-faire et dont les résultats sont souvent emprunts de la subjectivité de l'observateur. En effet, l'identification des algues est une tâche notoirement difficile (e.g. De Clerck et al. 2012, Saunders, 2005) en raison des phénomènes de convergence évolutive (*i.e.* deux espèces différentes peuvent présenter des morphologies très similaires en réponse aux mêmes contraintes environnementales) ou de plasticité (*i.e.* au sein d'une même espèce, les caractères morphologiques peuvent différer selon les conditions biotiques et abiotiques du milieu de vie des individus). De plus, l'observation des structures reproductrices est requise pour une identification certaine, or ces structures sont bien souvent saisonnières. Etant donné l'aspect aléatoire de l'identification des algues, elles sont souvent exclues des travaux d'études d'impacts et des initiatives d'inventaires (Le Gall, communication personnelle). De plus, les algues subtidales n'ont été que peu étudiées en comparaison aux algues intertidales puisque leur récolte nécessite soit des dragages, une technique difficile à mettre en œuvre en milieu rocheux, soit de la plongée sous-marine, une activité récente et contrôlée dans le cadre scientifique. J'ai ainsi été amenée, pour réaliser les échantillonnages de ma thèse, à obtenir le Certificat d'Aptitude à l'Hyperbarie qui me permet d'exercer la plongée subaquatique dans un contexte scientifique jusqu'à 30m.

Ainsi, le recours à des caractères moléculaires, caractères objectifs et indépendants de l'observateur, revêt un intérêt majeur pour l'identification de ces groupes. Cette démarche initiée dans le milieu des années 1990 (Freshwater et al. 1994 ; Ragan et al. 1994) est de plus en plus fréquente. Elle a permis de mettre en évidence que notre connaissance des algues était lacunaire en révélant de nombreux cas d'espèces cryptiques (e.g. Le Gall & Saunders 2010 ; Tellier et al. 2009 ; Payo et al. 2013) ou la présence d'espèces exogènes et invasives (e.g. Geoffroy et al. 2012). Par ailleurs, des projets tels que le « barcode of Life », qui prônent une standardisation des caractères moléculaires et de la chaîne en amont depuis la récolte du

spécimen, ont permis de comparer des données obtenues dans des laboratoires différents s'intéressant à des régions diverses (Maggs et al. 2013). Cette pratique a révélé que notre connaissance de la distribution des espèces était très parcellaire même en Europe (Saunders & Lekomuhl 2005). L'établissement d'une base de données moléculaire, de type DNA Barcode, permet d'une part d'établir un inventaire exhaustif en révélant probablement des cas de biodiversité cryptique et d'autre part de mettre en place un outil d'identification fiable et facilement utilisable par les non experts (*e.g.* Saunders & McDevitt 2013). Cependant, cette démarche a suscité de nombreuses critiques principalement en raison de l'utilisation d'un seul marqueur moléculaire (*e.g.* Moritz & Cicero 2004). Toutefois, les approches multilocus se généralisent ; elles sont dorénavant la règle pour les plantes (Hollingsworth et al. 2009) et tendent à s'imposer chez les algues (Hu et al. 2010 ; Sherwood et al 2010 ; Hind & Saunders 2013).

Dans le cadre de cette thèse, l'utilisation d'un protocole standardisé couplant taxinomie moléculaire et observations anato-morphologiques a permis de clarifier la taxinomie des complexes spécifiques, de mettre au jour de la diversité cryptique et de préciser les limites biogéographiques de certains taxons. Parmi les résultats les plus notoires obtenus via cette stratégie, notons ceux obtenus pour les algues rouges, qui constituent la majorité des espèces vivant en sous strate des *L. digitata* et *L. hyperborea*, en réalisant une analyse de clustering (par la méthode du « Neighbor Joining ») des séquences codant le gène mitochondrial de la cytochrome oxydase 1 (CO1, Figure 8). Parmi les 1990 spécimens extraits, nous avons obtenu 836 séquences de qualité correspondant à 155 haplotypes que nous avons regroupés en 77 groupes présentant au moins 1% de divergence entre eux et pouvant présenter jusqu'à 13 haplotypes au sein d'un même groupe. Le lien entre le nom d'espèce et la séquence de barcode et a été effectuée en comparant les séquences obtenues avec celles de la base de données réalisée au sein du « groupe phyco » du Muséum. Tout d'abord, nous avons confirmé la présence de *Neurocaulon foliosum* (Meneghini) Zanardini (Furcellariaceae, Gigartinales, Rhodophyta) dans l'Atlantique nord. Cette espèce méditerranéenne avait été répertoriée par L'Hardy-Halos et al. (1973) aux Glénans mais depuis, cette occurrence n'avait jamais été confirmée. Nous avons trouvé cette espèce aux Linious, un site de la mer d'Iroise (les coordonnées GPS sont disponibles dans l'article 4), durant l'hiver 2012. Par ailleurs, nos données révèlent la présence d'au moins 3 entités divergeant de 4,1 à 6,1 % au sein du genre *Rhodophyllis* alors que seule *Rhodophyllis divaricata* (Stackhouse) Papenfuss n'est citée dans la flore (Dixon & Irvine 1977). Cependant,

historiquement, des taxons infra spécifiques ont été proposés ; il conviendra donc de réaliser une étude du matériel d'herbier pour déterminer si nos entités correspondent à l'un ou plusieurs de ces taxons aujourd'hui tombés en synonymie. De plus, dans un guide des algues d'Angleterre et d'Irlande, la présence d'une seconde identité au sein du genre *Rhodophyllis* est illustrée sans toutefois qu'une description des caractères distinctifs soit avancée. Enfin, nos travaux ont permis de mettre en exergue une forte variation infra spécifique au sein de taxons tels que *Chondrus crispus* Stackhouse (13 haplotypes), *Corallina officinalis* Linnaeus (9 haplotypes), *Palmaria palmata* (Linnaeus) Weber & Mohr (8 haplotypes).

Etant donné le faible rendement de séquences obtenues pour le gène codant la CO1, un marqueur alternatif codant la grande sous unité de l'opéron ribosomal (LSU) a été amplifié pour tous les spécimens dont nous ne disposions pas de la séquence du gène codant la CO1. Cette stratégie nous a permis de mettre en évidence la présence d'une espèce cryptique au sein de *Kallymenia reniformis* (Turner) J. Agardh. La description et le traitement taxinomique de cette nouvelle espèce est en cours de finalisation dans un article qui sera soumis à la revue *European Journal of Phycology* (article 2).

BioNJ 620 sites J-C

0.02



Figure 8 : Arbre représentant les relations entre les 155 haplotypes du gène mitochondrial codant la cytochrome oxydase 1 des spécimens d'algues rouges récoltés dans cette thèse.





## CHAPITRE II



Mise en place de l'expérience au Loup, mars 2011. Image Christophe Destombe



## **II. Diversité, résilience et stabilité des populations et des communautés : rôle des phases macroscopiques et microscopiques des laminaires**

Les laminaires présentent un cycle de vie haploïde-diploïde hétéromorphe alternant entre une phase macroscopique diploïde et une phase microscopique haploïde (Figure 6). Historiquement, la recherche en écologie portant sur les laminaires s'est surtout intéressée à la phase visible (Edwards 1999). En effet, cette phase visible constitue une véritable canopée et joue un rôle écologique majeur sur les communautés d'espèces qu'elle abrite (Estes et al. 1989 ; Coleman & Williams 2002). Cependant, d'un point de vue évolutif, la persistance même d'un cycle complexe haploïde-diploïde suggère que les deux phases ont une importance dans le maintien des populations (Valero et al. 1992 ; Coelho et al. 2007). Une explication possible est que les deux phases occupent une niche écologique différente, l'alternance entre ces deux phases permettant ainsi aux populations de se maintenir dans une large gamme d'environnements (Willson 1981 ; Hughes & Otto 1999 ; voir Oppliger et al. 2012 pour le cas d'une étude empirique chez deux espèces cryptiques de laminaires). Dans ce contexte, cette partie s'attache à discuter les rôles potentiels des deux phases macro et microscopiques du cycle de *Laminaria digitata* dans la résilience de ses populations et des communautés de macroalgues vivant sous sa canopée.

Les résultats présentés dans cette partie reposent majoritairement sur une expérience conçue pour étudier à la fois le rôle possible de la phase macroscopique de *L. digitata* sur la résilience des communautés et le rôle potentiel de la phase microscopique de *L. digitata* sur la résilience des populations. Le plan d'échantillonnage est présenté en détail dans l'annexe 1. Alors que mon projet de thèse est centré sur le rôle de la phase macroscopique (sporophytes) de *L. digitata* sur la résilience des communautés, l'étude de la phase microscopique (gamétophytes) est abordée parallèlement dans l'équipe BEDIM à la Station biologique de Roscoff, par Lucía Couceiro dans le cadre de son post-doctorat. C'est pourquoi je détaillerai essentiellement ci-dessous les résultats obtenus sur la phase macroscopique.

### **1. Rôle de la phase macroscopique de *L. digitata* sur les communautés**

Alors que le Terre traverse actuellement sa sixième grande crise d'extinction (Chapin et al. 2000), la conservation de la biodiversité est un enjeu majeur à l'échelle de la planète (e.g. Convention sur la diversité biologique 1992, Millenium Ecosystem Assessment 2005)

auquel les Etats s'efforcent de répondre par la mise en place de mesures de protections. Cependant, les moyens dévolus à ces mesures de protections étant limités, des choix s'imposent et des priorités émergent en termes de protection. Une solution est d'axer les mesures de protection sur des espèces qui ont un rôle plus prépondérant que les autres dans le maintien des fonctionnalités des écosystèmes. C'est le cas des espèces ingénieuses, définies par Jones (1994, 1997) comme «des organismes dont la présence ou l'activité altère l'environnement physique ou change le flux des ressources, créant ou modifiant ainsi les habitats et influençant toutes les espèces associées ». Les laminaires ont été décrites comme des espèces ingénieuses, (Estes et al. 1989; Jones 1997 ; Coleman & Williams 2002) et plus particulièrement, comme des espèces ingénieuses structurantes car c'est leur propre structure physique qui modifie leur environnement (par opposition aux espèces ingénieuses allogéniques qui modifient leur environnement par leur action, comme par exemple les vers de terre qui creusent des tunnels dans la terre).

Dans cette thèse, nous avons voulu étudier le rôle ingénieur de *L. digitata* sur la communauté de macroalgues vivant sous sa canopée (annexe 1). En particulier, nous avons voulu tester si *L. digitata* jouaient trois rôles qui sont communément attribués aux espèces ingénieuses, *i.e.* augmenter la richesse spécifique des communautés, améliorer la résilience des communautés via des processus de facilitation du recrutement d'autres espèces et stabiliser la composition des communautés au cours du temps (Wright & Jones 2006 ; Badano et al. 2006). Pour cela, nous avons mis en place une expérience permettant de comparer le recrutement des communautés de macroalgues après une perturbation (consistant à mettre à nu le substrat) entre des zones où des sporophytes macroscopiques de *L. digitata* ont été transplantés post-perturbation et des zones sans transplant (annexe 1).

Nos résultats montrent que la présence de *L. digitata* n'entraîne pas une augmentation de la richesse spécifique des communautés de macroalgues vivant sous sa canopée (annexe 1), ce qui est *a priori* contraire aux attendus par rapport à son rôle supposé d'espèce ingénieur. Cependant, ce résultat est en accord avec les observations de Kain (1979) indiquant que la richesse spécifique sous la canopée de *L. digitata* est réduite ce qu'elle met sur le compte de l'action abrasive des lames sur la roche : seules les espèces suffisamment résistantes à cette action abrasive pourraient s'installer. De plus, si *L. digitata* n'entraîne pas une augmentation de la richesse spécifique de la communauté de macroalgues vivant sous sa canopée, cela ne signifie pas nécessairement que la présence de *L. digitata* ne permet pas d'augmenter la richesse spécifique à une échelle spatiale plus grande. En effet, il est possible que les espèces

de macroalgues vivant en sous strate de *L. digitata* soient spécialistes de cet habitat, c'est-à-dire, qu'elles ne se développeraient que dans l'habitat particulier que constitue le substrat sous la canopée de *L. digitata*. Dans cette situation, si la richesse spécifique de la communauté est étudiée à une plus large échelle spatiale couvrant à la fois des zones où *L. digitata* est présente et des zones où *L. digitata* est absente, la communauté devrait contenir à la fois des espèces spécialistes de l'habitat constitué par le substrat sous la canopée de *L. digitata* et d'autres espèces, différentes, ne pouvant pas se développer sous la canopée de *L. digitata*. Ainsi, *L. digitata* pourrait contribuer à l'augmentation de la richesse spécifique à l'échelle du paysage. De tels patrons ont déjà été observés pour d'autres espèces ingénieures, comme par exemple chez *Azorella monantha*, une plante terrestre de la famille des Apiaceae formant des coussins sur les flancs des Andes (Badano et al. 2006). L'expérience mise en place au cours de cette thèse permet de tester cette prédiction, mais les analyses n'ont pas encore été faites et seront réalisées prochainement.

D'autre part, nos résultats (voir annexe 1) suggèrent que *L. digitata*, comme attendu, favorise la résilience des communautés. Cependant, au vu de la dynamique temporelle de la recolonisation, cette influence est plutôt à mettre sur le compte de processus de facilitation du développement d'espèces installées que du recrutement de nouvelles espèces. Nos résultats suggèrent également que *L. digitata* stabilise la communauté de macroalgues. Cependant, ces deux rôles d'espèce ingénieure ne sont pas détectés dès les premières étapes de recolonisation, mais entre six mois et douze mois après l'établissement de la perturbation ; de plus, leur degré diffère selon que l'on regarde la réponse des communautés de macroalgues dans leur ensemble ou seulement les cinq espèces dominantes.

Ainsi, nos résultats ne sont pas toujours faciles à interpréter, en particulier car ils reposent sur une comparaison des communautés de macroalgues situées en milieu naturel et soumises à des facteurs de variation non contrôlés autres que la simple présence/absence de *L. digitata*. Cependant, les différentes analyses menées constituent un faisceau d'indices qui semblent indiquer que le rôle de *L. digitata* dans la résilience des communautés change au cours du temps. *Laminaria digitata* agirait dans un premier temps comme compétitrice, réduisant le nombre d'espèces pouvant s'installer sous sa canopée, et dans un deuxième temps comme facilitatrice, offrant aux espèces qui ont réussi à s'installer des conditions de développement propices et stabilisant la composition de la communauté au cours du temps.

Ces résultats préliminaires nécessitent d'être confirmés par des analyses complémentaires. En particulier, nous disposons depuis peu des données sur la position bathymétrique de chacune des communautés de macroalgues échantillonnées et il est prévu de refaire les analyses en intégrant ce facteur, ce qui devrait nous permettre de distinguer la part de variabilité qui est liée à la profondeur de celle qui est liée à la présence de *L. digitata*. D'autre part, les données ont jusqu'ici été analysées en mode multivarié (matrices de présence/absence des espèces ou de biomasse des cinq espèces les plus abondantes) mais d'autres réponses plus simples peuvent être testées comme la biomasse totale ou l'abondance relative d'espèces opportunistes. Ces analyses seront réalisées prochainement.

De manière intéressante, d'autres analyses menées par Timothée Virgoulay lors de son stage de master de l'Université de Bretagne Occidentale (sous la direction de Lucía Couceiro et Myriam Valero, équipe BEDIM, station biologique de Roscoff) dans le cadre de l'expérience présentée dans l'annexe 1 suggèrent que les sporophytes adultes de *L. digitata* pourraient protéger les jeunes sporophytes de *L. digitata* durant leur développement, c'est-à-dire un rôle de facilitation intra-spécifique (Virgoulay 2013). En effet, la comparaison de l'évolution des classes de tailles des recrues de *L. digitata* au cours du temps, entre les zones avec transplants de sporophytes de *L. digitata* et celles n'en contenant pas montrent qu'il y a de plus en plus de recrues de grandes tailles au cours du temps dans les zones avec transplants tandis que les recrues récoltées dans les zones sans transplant sont toujours de petites tailles (Figure 9). Ces résultats suggèrent que les recrues de petites tailles ne survivent pas dans les zones où il n'y a pas de sporophyte adulte de *L. digitata* tandis qu'elles survivent et grandissent dans les zones où il y a des sporophytes adultes de *L. digitata*. Ainsi, la présence de sporophytes adultes de *L. digitata* permettrait de protéger les jeunes sporophytes durant les premiers stades de leur développement. Des analyses complémentaires sont nécessaires pour confirmer cette hypothèse et révéler le ou les mécanismes responsables de cette protection, qui pourraient être physiques (la présence d'une canopée permet une protection des courants et d'une trop forte lumière et maintient une température plus élevée) ou chimiques, à l'instar du système connu chez les laminaires de reconnaissance chimique des gamétophytes femelles par les gamétophytes mâles (Sauvageau 1918, Figure 6) ou des signaux chimiques de défense émis par les sporophytes attaqués par des brouteurs permettant d'activer les défenses des sporophytes voisins (Cosse et al. 2009 ; Leblanc et al. 2011).

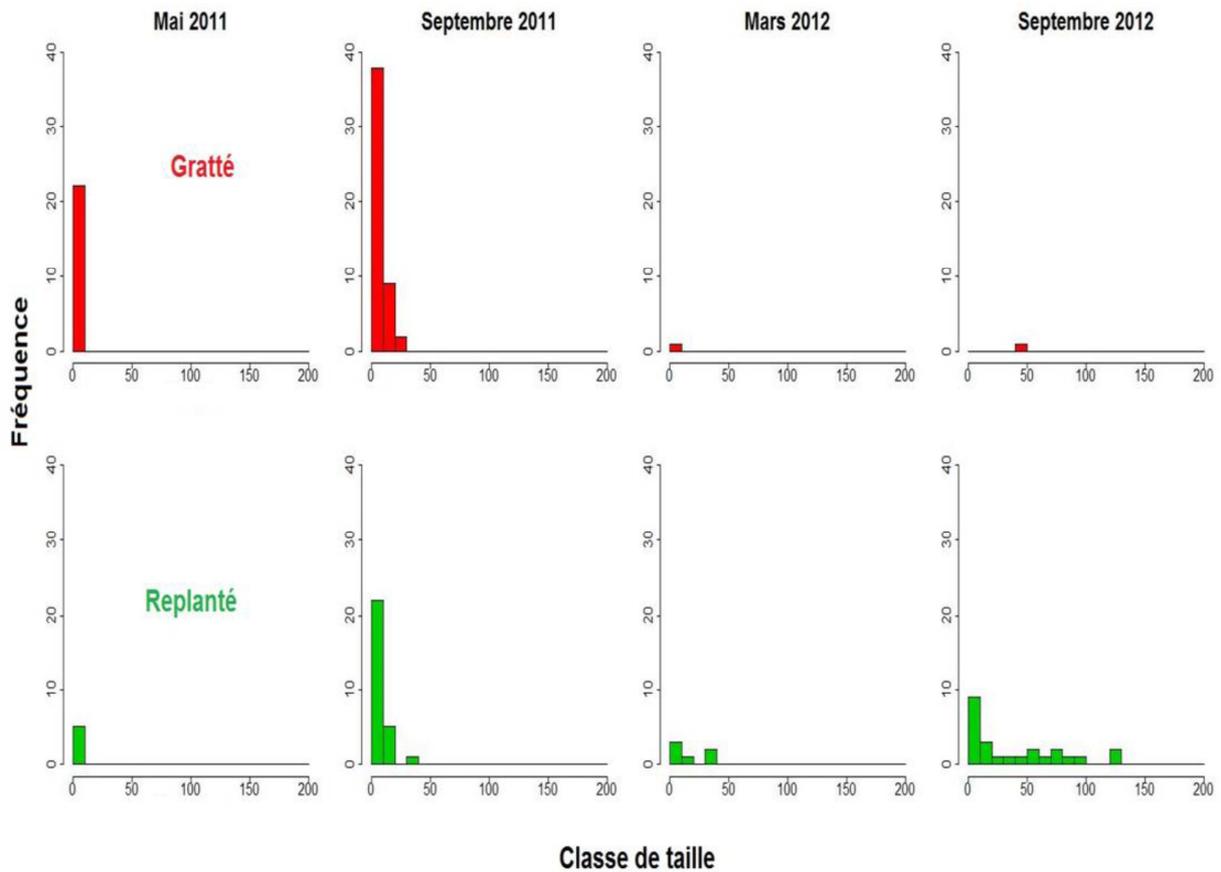


Figure 9 : Comparaison de l'évolution des fréquences de classes de taille (en cm) des recrues de *L. digitata* au cours du temps entre des zones avec des transplants de sporophytes de *L. digitata* adultes (en vert, « replanté ») et sans sporophytes de *L. digitata* adultes (en rouge, « gratté »). D'après Virgoulay (2013).

## 2. Rôle de la phase microscopique de *L. digitata* sur les populations

Chez les macroalgues, et chez les laminaires en particulier, plusieurs études en laboratoire ont montré que les phases microscopiques haploïdes étaient capables de survivre à des conditions environnementales trop stressantes pour les sporophytes adultes en entrant en dormance puis de reprendre leur développement quand les conditions environnementales s'améliorent (*e.g.* Lüning 1980 ; Hoffmann & Santelices 1991 ; Carney 2011). De ce fait, elles ont été comparées aux banques de graines des plantes terrestres (Chapman 1986; Hoffmann & Santelices 1991) et plusieurs études suggèrent que ces banques de formes microscopiques jouent un rôle essentiel dans la résilience des populations face à des perturbations (*e.g.* Ladah et al. 1999 ; Edwards 2000 ; Barradas et al. 2011 ; Destombe et al. 2011 ; Pereira et al. 2011). L'exemple le plus évident est peut-être l'étude de Ladah et al. (1999), qui ont étudié la disparition et le recrutement des sporophytes de la laminaire géante *Macrocystis pyrifera* près de sa limite sud de distribution après la perturbation induite par El

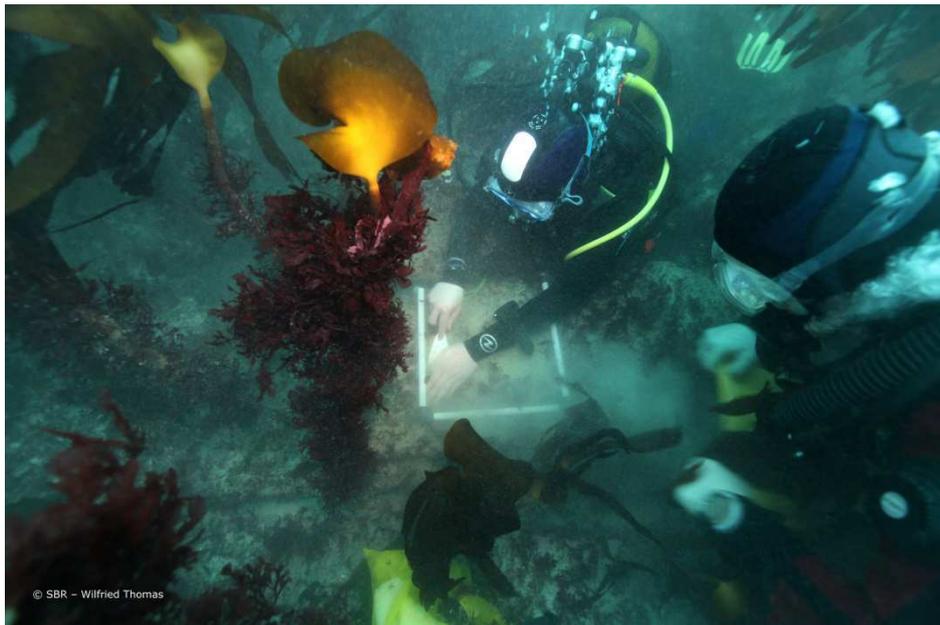
Niño Southern Oscillation (ENSO) de 1997/1998 : les sporophytes adultes ont disparu et sont restés absents pendant sept mois dans la zone, et, moins d'un an après, de nouveaux sporophytes sont apparus alors qu'il n'y avait aucune source de spores à moins de 100 km à la ronde. Par conséquent, la seule explication possible est que des formes microscopiques aient survécu à la perturbation et permis le recrutement. Cependant, du fait de leur taille microscopique, les phases microscopiques des laminaires sont difficiles à étudier en conditions naturelles (Dayton 1985), aussi, la nature et le fonctionnement de ces banques de formes microscopiques demeurent mal connus. Sont-elles constituées de gamétophytes ou de sporophytes microscopiques ? Combien de temps survivent-elles en conditions naturelles ? Agissent-elles, de la même façon que certaines banques de graines des végétaux terrestres, comme un réservoir de diversité génétique en augmentant la taille efficace des populations et permettant des croisements intergénérationnels (McCue & Holtsford 1998; Hock et al. 2008) ? A notre connaissance, seulement une étude, portant sur la linaire géante *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Agardh, suggère que les banques de formes microscopiques pourraient jouer ce rôle de réservoir de diversité génétique (Carney 2009). Au contraire, une autre étude se basant sur l'évolution temporelle de la structure génétique de *L. digitata* dans des populations isolées suggère que les banques de formes microscopiques ne jouent pas systématiquement le rôle de réservoir de diversité génétique (Valero et al. 2011).

Au cours de cette thèse, une méthode permettant d'étudier la diversité inter et intra spécifique des recrues de laminaires issues des banques de formes microscopiques a été développée (article 3). Cette méthode consiste dans un premier temps à mettre en culture des petits échantillons de substrat rocheux prélevés en conditions naturelles (environ 0,5 cm<sup>2</sup>) dans des conditions permettant la gaméto-génèse. Pour les échantillons sur lesquels des sporophytes se sont développés, il s'agit dans un deuxième temps d'isoler ces sporophytes et de continuer à les cultiver jusqu'à ce qu'ils atteignent une taille suffisante pour qu'on puisse en extraire l'ADN. Enfin, dans un troisième temps, l'ADN des sporophytes issus des cultures est extrait et le gène mitochondrial *rpl31/rns* est amplifié. La comparaison des séquences du gène *rpl31/rns* obtenues aux bases de données de séquences permet de déterminer les différentes espèces et également la diversité haplotypique intra spécifique des recrues de laminaires issues de la banque de formes microscopiques. Ainsi, cette méthode permet à la fois de détecter la présence d'une banque de formes microscopiques sur le terrain, et, si elle est présente, de déterminer la diversité intra et interspécifique de cette banque. Cette méthode présente donc des perspectives intéressantes pour l'étude de la phase gamétophytique en

population naturelles, en particulier sur leur rôle écologique. L'expérience présentée dans l'annexe 1, en comparant le recrutement et la diversité génétique des recrues de *L. digitata* après une perturbation au cours du temps entre des zones où la banque de formes microscopiques est présente et des zones où cette banque a été initialement éliminée, permet également d'inférer le rôle écologique de ces banques. En particulier, si la banque de formes microscopiques permet le recrutement après une perturbation, alors le recrutement devrait être plus important dans les zones où cette banque est présente que dans les zones où cette banque a été éliminée. D'autre part, si la banque est constituée de formes microscopiques en dormance depuis plusieurs générations, l'activation de leur germination offre la possibilité de croisements intergénérationnels entre des générations aux pools alléliques distincts (voir par exemple McCue & Holtsford 1998 ; Hock et al. 2008), et donc la diversité et la structure génétique des recrues devrait être plus forte dans les zones où cette banque est présente que dans les zones où cette banque a été éliminée. Les analyses permettant de tester ces hypothèses, menées par Lucía Couceiro (post-doc dans l'équipe BEDIM, station biologique de Roscoff), sont en cours. Des résultats préliminaires montrent que les recrues de *L. digitata* ont tendance à être plus nombreuses, plus diverses et plus différenciées entre elles dans les zones où la banque de formes microscopiques est présente, conformément aux hypothèses sur le rôle important que pourraient jouer les banques de phases microscopiques dans le recrutement et sur leur rôle de réservoir de diversité génétique.



## CHAPITRE III



Echantillonnage des macroalgues en sous strate des laminaires. Image Wilfried Thomas



### **III. Organisation spatiale de la diversité génétique, de la diversité spécifique et de la corrélation entre ces deux niveaux de biodiversité : des patrons aux processus**

Des similitudes entre les processus et les concepts qui sous-tendent les théories de la génétique des populations et de l'écologie des communautés ont été soulignées depuis longtemps et à plusieurs reprises (*e.g.* Antonovics 1976, 1992, 2003 ; Harper 1977 ; Huston 1994 ; Hairston et al. 1996 ; Amarasekare 2000 ; Kassen 2002 ; Chave 2004). En effet, les changements liés au hasard dans la composition des communautés entraînent une dérive des communautés de la même manière que les changements liés au hasard dans la composition génétique des populations entraînent une dérive des populations; la migration est à l'origine du mouvement d'espèces et d'allèles entre localités; la sélection favorise des individus les uns par rapport aux autres qui peuvent représenter soit différentes espèces soit différents génotypes de la même espèce. Ces similitudes entre les processus qui façonnent la biodiversité à ses deux niveaux intra et inter spécifiques ont mené plusieurs auteurs à proposer que diversité génétique et diversité spécifique pouvaient présenter des patrons de corrélation dans l'espace (voir les travaux pionniers de Vellend : Vellend 2003, 2004, 2005 ; Vellend & Geber 2005). Cependant, les processus qui façonnent la biodiversité varient le long d'un continuum d'échelles spatiales, depuis la communauté locale jusqu'aux régions biogéographiques, et peuvent également varier entre des régions où les communautés sont connectées. C'est pourquoi comprendre les conditions d'émergence d'une corrélation entre diversité génétique et diversité spécifique passe d'abord par une compréhension des processus qui façonnent la biodiversité à ses deux niveaux, à la fois sur une échelle spatiale globale tenant compte des processus historiques et biogéographiques et entre différentes régions aux caractéristiques contrastées. L'échantillonnage mené dans cette thèse porte sur la biodiversité à ses deux niveaux intra et inter spécifique et a été réalisé dans quatre régions aux caractéristiques environnementales contrastées, le long du littoral breton qui est une zone de transition biogéographique. Il constitue donc un jeu de données unique pour répondre à ces différentes problématiques.

### **1. Comparaison des patrons d'organisation spatiale entre différents niveaux de biodiversité : quels processus révèlent-ils ?**

Comprendre comment s'organise la diversité biologique dans l'espace constitue un véritable challenge, aussi bien d'un point de vue théorique que pour la conservation de la biodiversité. Les théories de la génétique des populations comme celles de l'écologie des communautés proposent des modèles pour expliquer comment s'organise la biodiversité le long d'un continuum d'espace le long duquel l'importance relative des processus neutres et déterministes varie (Chase & Myers 2011 ; Logue et al. 2011). Les travaux de MacArthur illustrent bien ce propos. A un extrême, la coexistence d'individus au sein d'une population ou d'espèces au sein d'une communauté à l'échelle locale est perçue comme le fruit de l'adéquation des traits de l'individu avec son environnement et avec les autres individus de la localité, et donc basé sur le concept de niche écologique (MacArthur & Levins 1967). A l'autre extrême, les travaux de MacArthur sur la théorie de la biogéographie des îles ignorent la différence entre les espèces (*i.e.* équivalence écologique des espèces) en prédisant que la diversité spécifique sur les îles varie selon le taux de colonisation, le taux d'extinction, eux-mêmes dépendant de la taille de l'île et de son isolation par rapport au continent, c'est-à-dire une dynamique neutre (MacArthur & Wilson 1967). Entre ces deux extrêmes se sont développées les théories des métapopulations et des métacommunautés (voir encadré 3) qui considèrent un ensemble de populations (ou de communautés) liées entre elles par la dispersion. Le degré de connectivité entre ces populations (ou ces communautés) va déterminer les possibilités d'adaptation locale des individus (de la même espèce ou non). En effet, si les flux génétiques ou la dispersion des espèces est limitée, les localités reçoivent suffisamment de migrants pour ne pas être soumises à la dérive mais le flux limité n'empêche pas les individus déjà sur place de s'adapter aux conditions locales (paradigme du « species-sorting » pour les métacommunautés, voir encadré 3); au contraire, si les flux de migrants sont trop forts, l'arrivée continue de migrants va empêcher l'adaptation locale (paradigme du « mass-effect » pour les métacommunautés, voir encadré 3 ; pour une revue sur les conditions d'adaptation locale dans la cadre des métapopulations, voir Kawecki & Ebert 2004). Plus l'échelle spatiale considérée est grande et plus la dispersion va être limitée, permettant d'augmenter l'adaptation locale ; cependant, à partir d'un certain seuil, les localités vont être complètement déconnectées, et les communautés d'espèces ou les populations sont complètement divergentes : ce n'est plus la bonne échelle spatiale pour étudier la connectivité des populations ou des communautés, et il faut alors tenir compte des processus historiques et

biogéographiques (Chase & Myers 2011 ; Logue et al. 2011). Comprendre comment l'importance relative des processus neutres et déterministes varie le long de ce continuum d'échelle spatiale est un défi majeur de la recherche en écologie et en évolution (Leibold & McPeck 2006). C'est également un fort enjeu pour la biologie de la conservation : pour protéger une espèce ou un ensemble d'espèces, la mise en place d'un réseau cohérent d'aires protégées nécessite de savoir comment varie la diversité et la connectivité des populations ou des communautés ciblées le long de leur zone de distribution (*e.g.* Clinchy 1997 ; Palumbi 2004 ; article 6). Cette diversité et cette connectivité, ainsi que les processus qui la façonnent, peuvent être très variables d'une région à une autre, c'est pourquoi étudier les patrons de biodiversité dans plusieurs régions est nécessaire pour appréhender au mieux cette variabilité. En particulier, plusieurs études suggèrent que dans les milieux aux conditions relativement « bénignes », les communautés tendent à être structurées par des processus stochastiques tandis que dans les milieux aux conditions environnementales plus rudes, l'assemblage des communautés résulte principalement de filtres déterministes (Chase 2007 ; Chase et al. 2009 ; Chase 2010).

Dans cette thèse, l'échantillonnage hiérarchique de la diversité spécifique des communautés de macroalgues et de la diversité génétique des populations de laminaires dans quatre régions aux conditions environnementales contrastées et dans des communautés situées à des profondeurs (et donc des conditions environnementales) différentes constitue un jeu de données unique pour répondre de façon empirique à ces problématiques.

### ***Organisation spatiale de la diversité génétique***

Dans l'article 4, nous montrons que l'organisation spatiale de la diversité génétique diffère à la fois entre les quatre régions étudiées et entre les deux espèces de laminaires. Pour *Laminaria digitata* comme pour *L. hyperborea*, les populations des régions de la baie de Morlaix et de la mer d'Iroise, régions qui constituent une poche d'eau froide avec une faible amplitude thermique annuelle par rapport aux autres régions (voir article 1) et où le substrat rocheux forme un continuum sont caractérisées par une forte diversité génétique et une forte connectivité ; à l'inverse, les populations de la baie de St Malo, région où l'amplitude thermique annuelle est forte (voir article 1) et où le substrat rocheux est interrompu par des bancs de sable, les populations de laminaires sont moins diverses et plus structurées. Ces résultats sont en accord avec d'autres études sur la génétique des populations de laminaires

qui montrent que la continuité du substrat rocheux joue un rôle important dans la dispersion (e.g. Billot et al. 2003 ; Fraser et al. 2010 ; Alberto et al. 2010 ; Coleman et al. 2011). Et en Bretagne Sud, limite sud d'aire de distribution de *L. digitata*, les patrons de diversité et structure génétique diffèrent selon les espèces : alors que les populations de *L. hyperborea* restent aussi diverses et connectées qu'en baie de Morlaix et mer d'Iroise, celles de *L. digitata* sont peu diverses et peu connectées, ce qui est en accord avec les attendus concernant les populations situées à leur limite d'aire de distribution stipulant que ces populations de limite d'aire sont soumises à une forte dérive (revu par Eckert et al. 2008). De plus, les populations de *L. digitata* dans cette région montrent des signes d'altération de leur reproduction : une partie des sporophytes ne peuvent plus faire la méiose (article 5). Ce résultat est à mettre en relation avec les fortes températures de la fin d'été en Bretagne Sud, qui seraient délétères pour la reproduction de cette espèce qui se fait majoritairement à cette période (Bartsch et al. 2013 ; article 5). Bien que les gamétophytes des laminaires soient généralement moins sensibles que les sporophytes à la température, cette différence de sensibilité n'est que de 1 à 2° C et les paramètres optimaux de croissance et de reproduction ainsi que les limites de ces paramètres pour la reproduction et la survie suivent un gradient latitudinal de distribution des espèces de laminaires, aussi bien pour les sporophytes que pour les gamétophytes (tom Dieck 1993; Wiencke et al. 1994 ; Bartsch et al. 2008). Ainsi, même si les gamétophytes ont la capacité de résister à des conditions peu favorables en stoppant leur développement et reprendre leur croissance quand les conditions environnementales s'améliorent (voir chapitre II), il est peu probable qu'ils puissent maintenir la persistance des populations face à un réchauffement des eaux important. Pris dans leur ensemble, ces résultats suggèrent que la persistance des populations de laminaires, et en particulier pour les espèces des zones tempérées froides comme *L. digitata*, est menacée face au réchauffement des températures de surface de la mer, en accord avec les prédictions faites dans différents modèles de distribution (Bartsch et al. 2012 ; Raybaud et al. 2013).

Les populations de *L. hyperborea* sont à la fois plus diverses et plus connectées que les populations de *L. digitata*, et la dispersion est plus limitée chez *L. digitata* que chez *L. hyperborea*. Ces différences de patrons d'organisation entre les deux espèces sœurs peuvent s'expliquer par plusieurs facteurs non exclusifs: leur localisation bathymétrique et leur organisation dans l'espace. La localisation bathymétrique peut influencer les patrons de structure génétique de plusieurs manières, là encore, non exclusives. D'une part, comme les populations de *L. digitata* sont situées à la limite de la zone intertidale et de la zone subtidale,

elles sont soumises au balancement des marées et passent donc moins de temps immergées que les populations de *L. hyperborea* qui sont quant à elles tout le temps immergées ; par conséquent, les sporophytes de *L. digitata* ont moins l'occasion de disperser leurs spores dans la colonne d'eau que ceux de *L. hyperborea*. D'autre part, le milieu intertidal est un milieu où l'environnement change continuellement au rythme du balancement des marées et donc où les espèces subissent des stress environnementaux beaucoup plus importants qu'en milieu subtidal (Helmuth & Hofmann 2001). Certaines combinaisons de température avec la marée basse en saison de reproduction chez *L. digitata* pourraient donc être délétères ; c'est sans doute moins le cas chez *L. hyperborea* car elle est en milieu subtidal et plus résistante à température (revu dans Bartsch et al. 2008). L'influence de l'organisation dans l'espace des populations sur leur structure génétique a été démontrée théoriquement par Wright dans son modèle d'isolement par la distance (1943) : les espèces dont les populations s'organisent majoritairement en une dimension montrent plus de structure que celles dont les populations s'organisent en deux dimensions. Dans le contexte de la présente étude, les populations de *L. digitata* forment une bande plus étroite que celles de *L. hyperborea*, et cette simple différence pourrait expliquer pourquoi la connectivité est plus importante dans les populations de *L. hyperborea* que dans celles de *L. digitata*.

L'hétérogénéité des patrons de diversité génétique entre régions et entre espèces sœurs révélée par cette étude suggère que la diversité génétique des laminaires varie selon la température. De manière intéressante, la température est également un bon prédicteur des patrons latitudinaux de diversité spécifique des organismes marins en général (Tittensor et al. 2010) et des macroalgues en particulier (Keith et al. sous presse).

### ***Organisation spatiale de la diversité spécifique***

Les communautés de macroalgues en sous strate des forêts de laminaires diffèrent en fonction des régions, aussi bien en termes d'assemblages caractéristiques (Boisrobert 2013) qu'en termes de diversité, structure et d'importance relative des processus qui les structurent (annexe 2). De la même manière que les populations de laminaires sont moins diverses et plus structurées en baie de St Malo, la diversité spécifique par site est moins forte et les communautés plus structurées en baie de St Malo que dans les autres régions. Contrairement aux données génétiques obtenues sur *L. digitata* en particulier, la Bretagne Sud arbore la plus forte diversité spécifique des quatre régions étudiées aussi bien pour les communautés en sous

strate de *L. digitata* que pour celles en sous strate de *L. hyperborea*. Dans ces deux régions, la structure des communautés en sous strate des laminaires est plus éloignée de la structure attendue sous un modèle nul de complète stochasticité (tirage aléatoire dans le pool d'espèces régional avec dispersion illimitée), ce qui suggère soit une dispersion limitée des espèces de la communauté soit une action de filtres déterministes favorisant des assemblages d'espèces dissimilaires. La Bretagne Sud et la baie de St Malo étant les deux régions montrant la plus grande amplitude thermique annuelle de leurs eaux de surface (voir article 1), ce résultat est en accord l'hypothèse développée notamment par Chase et al. (2007 ; 2009) selon laquelle les processus stochastiques dominant dans les milieux où les conditions environnementales sont relativement « bénignes » (ici, les régions de la baie de Morlaix et de la mer d'Iroise) par rapport aux milieux où les conditions environnementales sont plus stressantes (ici, la baie de St Malo et la Bretagne Sud).

Les communautés de macroalgues diffèrent également selon qu'elles soient en sous strate de *L. digitata* ou en sous strate de *L. hyperborea* (annexe 2). La diversité spécifique est en moyenne plus élevée en sous strate de *L. hyperborea* qu'en sous strate de *L. digitata* (bien que ce ne soit pas significatif car pas vrai en Bretagne Sud). Ce résultat conforte l'hypothèse de Kain (1979) selon laquelle moins d'espèces peuvent vivre sous la canopée de *L. digitata* que sous celle de *L. hyperborea* en raison de l'action abrasive de *L. digitata* sur le substrat (voir Introduction, 2, Caractéristiques des deux espèces étudiées). De plus, la structure est plus forte et la dispersion plus limitée dans les communautés en sous strate de *L. digitata* que dans celles en sous strate de *L. hyperborea*, de la même manière que la structure génétique est plus forte et la dispersion plus limitée dans les populations de *L. digitata* que dans les populations de *L. hyperborea* (article 4). Enfin, l'importance relative des processus déterministes est plus importante dans les communautés en sous strate de *L. digitata* que dans celles en sous strate de *L. hyperborea*. Ce résultat est cohérent avec le fait que la dispersion soit plus limitée dans les communautés en sous strate de *L. digitata* que dans celles en sous strate de *L. hyperborea*, mais il est aussi en accord avec l'hypothèse invoquée dans le paragraphe précédent selon laquelle les processus stochastiques dominant dans les milieux où les conditions environnementales sont relativement plus stables (ici, le milieu subtidal) par rapport aux milieux où les conditions environnementales sont plus variables (ici, le milieu intertidal).

La comparaison des indices de diversité spécifique  $\alpha$  et  $\beta$  entre les trois résolutions spatiales site, localité et région montre que plus la résolution spatiale considérée est grande,

plus les communautés sont diverses et moins elles sont différenciées (Figure 10). Augmenter la résolution spatiale permet donc de capter un plus grand nombre d'espèces. Ce résultat intuitif peut résulter de manière non exclusive de la relation positive entre aire échantillonnée et nombre d'espèces décrite par la loi d'Arrhenius (Arrhenius, 1921) et de la relation positive entre nombre d'espèces et hétérogénéité de l'habitat (Tilman 1982), augmenter la résolution spatiale permettant aussi de capter une plus large gamme d'environnements différents. Le fait que les différences entre communautés s'estompent avec l'augmentation de la résolution spatiale est en accord avec les résultats de Smale et al. (2011) montrant que les communautés de macroalgues des côtes australiennes varient plus à petite échelle qu'à grande échelle en raison des interactions biotiques macroalgues de la canopée-macroalgues de la sous strate et de la forte hétérogénéité spatiale qui s'observent à petite échelle. De façon intéressante, nos résultats suggèrent également une compétition entre les laminaires formant la canopée et les macroalgues de la sous strate (annexe 2; Boisrobert 2013).

Pris dans leur ensemble, nos résultats suggèrent que l'importance relative de la dispersion, des filtres environnementaux et des interactions biotiques (*i.e.* tous les processus qui ne sont pas complètement stochastiques) dans l'assemblage des communautés de macroalgues varie entre milieux présentant des conditions environnementales contrastées. La stochasticité est plus importante dans les milieux aux conditions environnementales relativement « bénignes », que ce soit en comparant les régions (plus de stochasticité en baie de Morlaix et mer d'Iroise qu'en baie de St Malo et Bretagne Sud) ou les niveaux bathymétriques (plus de stochasticité dans les communautés subtidales que dans les communautés situées à la limite intertidal/subtidal). Une des limites de notre approche est que la métrique utilisée pour distinguer l'importance relative des processus déterministes par rapport aux processus purement stochastiques (le  $\beta_{RC}$  calculé selon Chase et al. 2011) ne permet pas de distinguer les effets de la dispersion de celui des filtres déterministes, bien que nos résultats suggèrent que ces différents effets agissent probablement conjointement. Une seconde limite de cette approche est que l'assemblage des communautés sous l'hypothèse nulle de complète stochasticité se fait par rapport à la définition d'un pool régional d'espèces ; or, si le  $\beta_{RC}$  est comparé entre des habitats qui diffèrent par les espèces qui peuvent y vivre pour des raisons déterministes, le choix d'inclure toutes les espèces ou seulement celles qui vivent dans un certain type d'habitat peut fortement influencer le résultat (Chase et al. 2011). Pour ces différentes raisons, il serait souhaitable de compléter cette approche par l'utilisation d'une méthode de partition de la variance permettant de distinguer les effets de la dispersion

de ceux des filtres environnementaux biotiques et abiotiques (voir discussion de Meynard et al. 2013 sur ce sujet). Comme la partition de la variance ne permet pas de distinguer dans quel sens agissent ces filtres, la combinaison avec la méthode du  $\beta_{RC}$  permettrait de distinguer si les filtres environnementaux favorisent des communautés plus similaires ou plus différentes entre elles.

***Variabilité des patrons de biodiversité et des processus qui la façonnent selon le milieu, le niveau de diversité et l'échelle spatiale considérée***

Les deux sous-parties précédentes permettent de souligner un certain nombre de parallèles flagrants en ce qui concerne l'organisation de la biodiversité, parallèles entre milieux aux conditions environnementales contrastées (*i.e.* entre régions et entre communautés situées à des niveaux bathymétriques différents) et entre niveaux de diversité intra et inter spécifiques.

En premier lieu, la baie de St Malo apparaît comme la région où la biodiversité est la moins diversifiée et la plus structurée, que ce soit pour les populations des deux espèces de laminaires ou pour les communautés de macroalgues vivant sous leur canopée. Une des explications possibles est que dans la région de la baie de St Malo, le substrat rocheux est entrecoupé de bancs de sable, ce qui va affecter de la même façon la dispersion des laminaires et la dispersion des macroalgues vivant sous leur canopée qui sont spécialistes du substrat rocheux.

En deuxième lieu, les évènements purement stochastiques semblent être plus importants dans les communautés dominées par *L. hyperborea* que dans celle dominées par *L. digitata*, aussi bien au niveau des populations qu'au niveau des communautés. En effet, la dispersion est plus importante entre les populations de *L. hyperborea* qu'entre celles de *L. digitata*, de la même manière que la dispersion est plus importante entre les communautés de macroalgues en sous strate de *L. hyperborea* qu'en sous strate que celles en sous strate de *L. digitata*. Ce résultat peut s'expliquer par le fait que les macroalgues de communautés dominées par *L. hyperborea* (*L. hyperborea* comprise) sont en permanence immergées et ont par conséquent plus l'occasion de propager leurs spores dans la colonne d'eau que les macroalgues de communautés dominées par *L. digitata* (*L. digitata* comprise). La différence de richesse spécifique entre les communautés de macroalgues en sous strate de *L. digitata* et

celles en sous strate de *L. hyperborea* pourrait également être le reflet d'une sélection plus importante : la compétition laminaire dominante/macroalgues de la sous strate serait plus importante dans les communautés dominées par *L. digitata* que dans celles dominées par *L. hyperborea*, la lame de *L. digitata* pouvant avoir une action abrasive sur le substrat à proximité du fait de son stipe souple, tandis que la lame de *L. hyperborea* n'atteint pas le substrat à proximité du fait de son stipe rugueux.

En troisième lieu, les communautés dominées par *L. digitata* sont systématiquement moins diverses et plus structurées que celles dominées par *L. hyperborea*, que ce soit en terme de diversité génétique des populations ou de diversité spécifique des communautés, et quel que soit la résolution spatiale considérée (excepté la différenciation génétique au niveau localité pour *L. hyperborea*, Figure 10). Cela suggère que les différences en termes de dispersion et/ou de sélection différentielle entre les deux communautés agissent à toutes les échelles spatiales depuis le site jusqu'à la région.

Enfin, pour les deux communautés, la variation des indices de diversité en fonction de la résolution spatiale diffère entre les indices de diversité des communautés et les indices de diversité des populations (Figure 10). D'une part, l'hétérozygotie moyenne reste stable entre les trois résolutions spatiales (Figure 10a) tandis que la diversité de Simpson augmente avec la résolution spatiale (Figure 10b). D'autre part, la différenciation entre populations augmente avec l'échelle spatiale (Figure 10c) tandis que la différenciation des communautés diminue avec l'échelle spatiale (Figure 10d). Ces résultats signifient que i) plus la résolution spatiale est grande plus le nombre d'espèces échantillonné est grand tandis qu'augmenter la résolution spatiale ne permet pas d'échantillonner plus d'allèles et ii) plus la résolution spatiale est grande plus les communautés ont de chance de partager les mêmes espèces tandis que plus les populations sont différentes entre elles. Le turnover dans la variabilité génétique s'observe donc à une échelle plus grande que le turnover de la variabilité spécifique. Cette différence peut s'expliquer par le fait que notre échantillonnage de la diversité génétique sur la base de 30 à 50 individus par site permet de bien capter l'ensemble de la diversité génétique tandis que notre échantillonnage de la diversité spécifique sur la base de trois quadrats d'un dixième de mètre carré ne permet pas de capter l'ensemble de la diversité spécifique par site.

L'analyse combinée des approches de génétique des populations et d'écologie des communautés, en liaison avec les caractéristiques environnementales abiotiques du littoral breton, contraste les deux régions situées dans la « poche » d'eaux froides des deux autres

régions étudiées. Les conditions de températures rencontrées en Baie de Morlaix et mer d'Iroise sont favorables à la croissance et à la reproduction des laminaires et de plus l'habitat rocheux continu y favorise la connectivité, ce qui se traduit par de très grandes populations (les plus grands champs de laminaires de la région et donc les zones d'exploitation). Pour les deux espèces *L. digitata* et *L. hyperborea*, l'effet combiné de variation de l'amplitude des températures et de la fragmentation de l'habitat en baie de St Malo est très clair et se traduit par i) une diminution de la diversité génétique et spécifique et ii) une augmentation de la différenciation génétique et spécifique entre sites dans la région. Ce sont les mêmes processus stochastiques qui dominent (diminution de la connectivité et dérive). En Bretagne Sud, en revanche, il y a une différence de réponse entre les deux espèces qui s'explique par le fait que ce ne sont sans doute pas les mêmes processus qui structurent la biodiversité pour les deux espèces. En effet, pour *L. digitata*, cette région correspond probablement à un environnement instable et temporairement défavorable à l'installation et au maintien des populations de cette espèce (Bartsch et al. 2012 et article 5). Nous pouvons donc supposer que les processus déterministes y jouent un rôle majeur dans la dynamique des populations. En revanche, les sporophytes de *L. hyperborea* se reproduisant en hiver, et occupant le milieu subtidal, nous ne prédisons pas une diminution de la reproduction en Bretagne Sud pour cette espèce, zone qui ne correspond d'ailleurs pas à la limite sud de sa distribution. Ainsi, nous observons un fort contraste dans les patrons de diversité intraspécifique entre les deux espèces alors que la Bretagne sud est la région qui montre la plus forte diversité spécifique pour les communautés associées aux deux espèces. Cette plus forte diversité spécifique est peut-être le résultat d'événements historiques puisque la Bretagne sud correspond à une autre région biogéographique. En conclusion notre étude montre comment les relations entre diversité spécifique et diversité génétique peuvent changer sous l'action des forces évolutives (corrélations positives quand les mêmes forces évolutives agissent aux deux niveaux mais absence de corrélation si ces deux niveaux sont soumis à différentes forces évolutives). C'est cette question que nous allons examiner plus en détail dans le chapitre suivant.

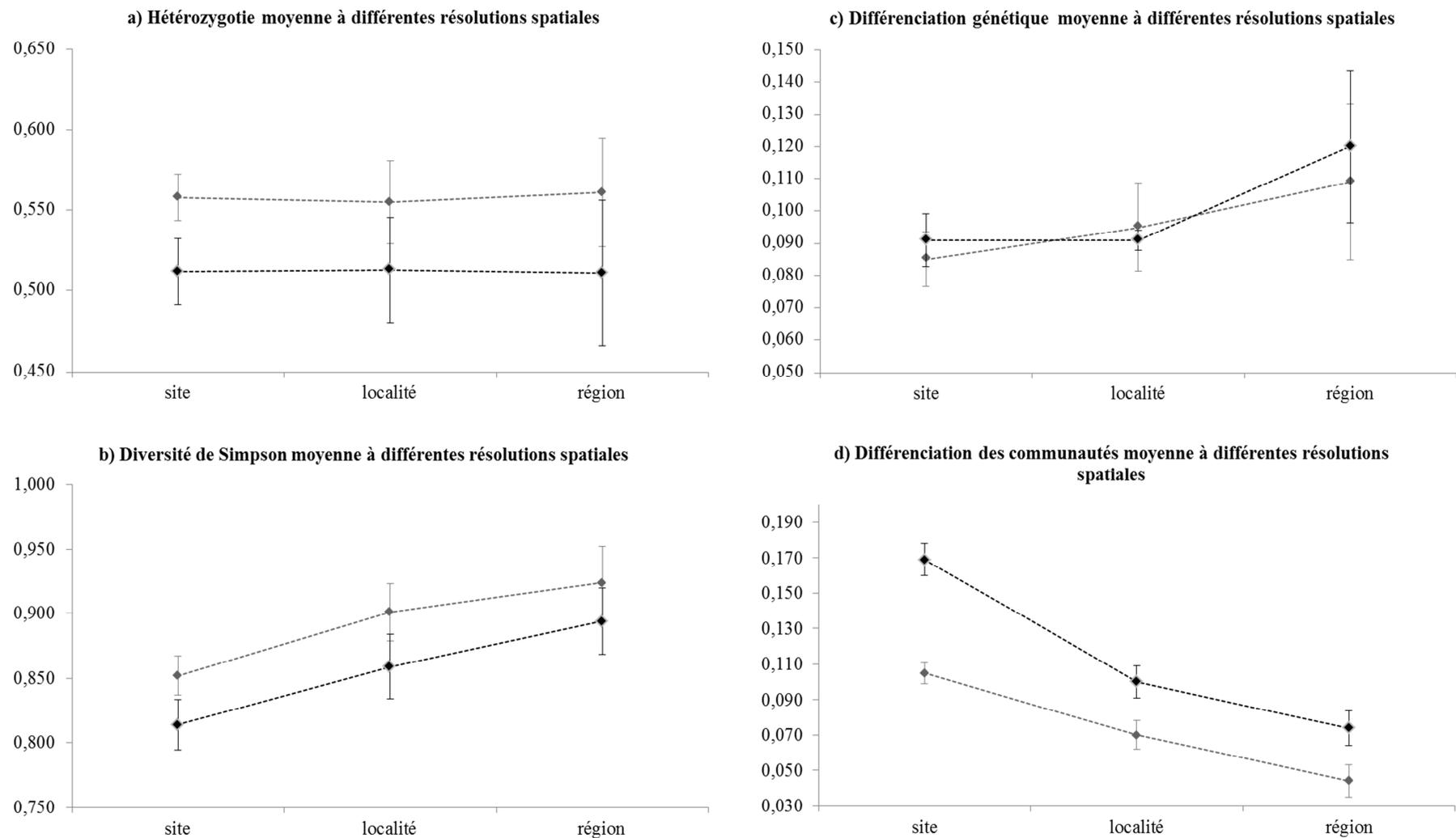


Figure 10: Variabilité des indices de diversité  $\alpha$  génétique (a) et spécifique (b) et des indices de diversité  $\beta$  génétique (c) et spécifique (d) à différentes résolutions spatiales. Les indices sont définis dans l'encadré 4. Les communautés dominées par *L. digitata* sont représentées en noir et celles dominées par *L. hyperborea* en gris. Les losanges représentent les valeurs moyennes par résolution spatiale et les barres représentent les erreurs standards.

## 2. Comprendre les patrons de corrélation entre diversité génétique et diversité spécifique : apports des données empiriques et des modèles

Depuis, une dizaine d'autres études ont testé empiriquement l'existence d'une SGDC (Vellend 2004; Cleary et al. 2006; He et al. 2008; Robinson et al. 2010 ; Evanno et al. 2009; Struebig et al. 2011 ; Taberlet et al. 2012 ; Wei & Jiang 2012 ; Lamy et al. 2013) et des modèles ont été développés (Vellend 2005 ; Gibson et al. 2012) pour tester l'influence parallèle de l'aire (surface occupée par la communauté échantillonnée), de l'immigration (connectivité des communautés à un pool régional) et de l'hétérogénéité environnementale (sélection par des filtres environnementaux) sur la diversité génétique et la diversité spécifique et par conséquent sur les patrons de SGDC. Les patrons révélés par l'ensemble des études empiriques et des modèles sont généralement des SGDC positives, cependant, un petit nombre d'études ont révélé une SGDC négative (Johnson, 1973; Karlin et al. 1984), pas de SGDC (Taberlet et al. 2012), ou une SGDC dépendante du degré de perturbation (Wei & Jiang 2012) ou de la variabilité de l'hétérogénéité de l'environnement entre les différentes localités où les communautés sont échantillonnées et /ou de l'abondance de l'espèce pour laquelle la diversité génétique est échantillonnée (Vellend 2005 ; Gibson et al. 2012). Cette diversité des patrons de SGDC souligne le fait qu'il n'existe pas encore de consensus sur les processus qui sous-tendent la SGDC, ni sur leur nature ni sur les échelles spatio-temporelles auxquelles ils agissent. Ce chapitre s'attache à clarifier les conditions sous lesquelles une SGDC peut émerger. Le premier sous-chapitre a pour objectif de révéler comment les patrons de co-variation de la diversité spécifique et de la diversité génétique examinés à plusieurs échelles spatiales (globalement sur l'ensemble des quatre régions étudiées versus au sein des régions) et entre régions aux conditions environnementales contrastées peuvent être informatifs quant aux processus qui sous-tendent la présence d'une SGDC. Pour répondre à cet objectif, des analyses de corrélation entre diversité génétique des laminaires et diversité spécifique des macroalgues ont été effectuées i) globalement sur l'ensemble des sites échantillonnés le long du littoral breton, ii) au sein des quatre régions de notre étude et iii) dans les deux communautés de macroalgues, celle dominée par *L. digitata* et celle dominée par *L. hyperborea* (annexe 3). Pour des raisons de clarté de lecture, certaines explications sont dupliquées entre cette première sous partie et l'annexe 3. Le deuxième sous-chapitre s'intéresse à caractériser l'influence relative des perturbations par rapport aux autres processus sur les patrons de co-variation de la diversité spécifique et de la diversité génétique. Pour aborder cette question, un travail de modélisation des communautés au cours du temps a

été développé par Benjamin Nguyen-Van-Yen lors de son stage de licence de l'Ecole Normale Supérieure d'Ulm (Nguyen-Van-Yen 2013) sous la direction d'Amaury Lambert (Collège de France / UPMC) et en collaboration avec Line Le Gall (MNHN) et moi-même.

***Inférer les processus qui sous-tendent les patrons de corrélation entre diversité génétique et diversité spécifiques à différentes échelles spatiales : attendus théoriques et études empiriques***

Le paradigme selon lequel diversité génétique et diversité spécifique sont positivement corrélées entre différentes communautés repose sur l'hypothèse centrale que ces deux niveaux de diversité sont influencés par les mêmes processus et de la même façon en parallèle (Antonovics 1992; Huston 1994; Vellend 2003; Etienne & Olf 2004). Ces processus sont la dérive, l'immigration, et la sélection (qui peut-être variable selon l'environnement).

La dérive est un phénomène lié au fait que les communautés (et les populations des différentes espèces au sein des communautés) sont de taille finie, et par conséquent, subissent des variations aléatoires dans l'abondance relative des espèces au sein des communautés (et des allèles au sein des populations). Plus les communautés sont de petite taille, plus elles ont de chance de perdre des espèces (et leurs populations des allèles) par dérive. La dérive affecte donc la diversité génétique et la diversité spécifique de la même façon, et, ainsi, sous l'hypothèse où la dérive est le processus dominant dans la structuration de la diversité, une SGDC positive devrait s'observer entre communautés qui varient par leur taille.

L'arrivée de migrants dans une communauté peut contrebalancer les effets de la dérive : plus une communauté (et les populations au sein de cette communauté) reçoit de migrants, plus sa taille augmente et moins elle est soumise à la dérive. L'arrivée de migrants est conditionnée par le degré de connectivité de la communauté aux autres communautés d'une part et par les capacités de dispersion des espèces d'autre part. Sous l'hypothèse où les espèces ont les mêmes capacités de dispersion, c'est-à-dire que les migrants ne sont pas sélectionnés sur leur capacité de dispersion, l'identité des migrants (les individus et les allèles portés par les individus) qui arrivent dans les communautés est aléatoire et par conséquent, l'immigration affecte les deux niveaux de diversité de la même façon. Ainsi, sous l'hypothèse où l'immigration est le processus dominant dans la structuration de la diversité, une SGDC positive devrait s'observer entre communautés qui varient par leur degré de connectivité.

Toutefois, si les capacités de dispersion varient selon les espèces, c'est-à-dire que la sélection interagit avec l'immigration, alors l'identité des migrants qui arrivent dans les communautés est biaisée vers les espèces à fortes capacités de dispersion. Dans ce cas, la taille des populations et donc la diversité génétique de ces espèces à fortes capacités de dispersion augmente plus vite que celles des autres espèces, ce qui pourrait éroder une SGDC positive et voire même promouvoir une SGDC négative dans le cas où l'espace disponible est limité (*i.e.* compétition pour l'espace), c'est-à-dire que l'augmentation de la taille d'une population d'une espèce réduit automatiquement la taille de population des autres espèces (Vellend 2005 ; Wehenkel et al. 2006 ; Odat et al. 2010).

L'effet parallèle de la sélection sur les deux niveaux intra et interspécifique est plus complexe à expliquer (revu par Vellend & Geber 2005). Dans le cas de notre étude, et comme dans la plupart des études qui ont mis en évidence des patrons de SGDC, les marqueurs utilisés pour caractériser la diversité génétique sont de marqueurs neutres, de type microsatellites (*e.g.* He et al. 2008 ; Lamy et al. 2013) ou AFLPs (*e.g.* Evanno et al. 2009 ; Taberlet et al. 2012). La seule influence de la sélection qui peut être détectée sur la diversité génétique neutre est indirecte, *i.e.* dans le cas où la sélection influence la taille des populations (comme par exemple la compétition pour l'espace ou la réduction de la fertilité des sporophytes discutée dans le paragraphe précédent). Les espèces au sein des communautés peuvent être soumises à des degrés de sélection variables selon leurs réponses aux caractéristiques de leur habitat. Si les espèces de la communauté ont les mêmes réponses aux caractéristiques de leur habitat, alors la sélection est faible et la diversité spécifique est majoritairement façonnée par les mêmes processus neutres d'immigration et de dérive que la diversité génétique neutre, résultant en une SGDC positive (Vellend 2005 ; Lamy et al. 2013). Au contraire, si les espèces ont des réponses spécifiques aux caractéristiques de l'habitat (ce qui est généralement le cas, *e.g.* Rosenzweig 1995), la présence et le signe de la SGDC va dépendre de comment répond l'espèce pour laquelle la diversité génétique est étudiée par rapport aux autres espèces de la communauté : si l'espèce cible répond aux caractéristiques de l'habitat comme la plupart des espèces de la communauté, alors l'attendu est une SGDC positive, mais si l'espèce cible répond aux caractéristiques de son habitat de manière différente que la plupart des autres espèces de la communauté, alors l'attendu est une SGDC négative. Alternativement, si les réponses des espèces de la communauté sont contrastées, alors on ne s'attend pas à observer de SGDC.

Les points importants qui ressortent de cette revue des différentes forces pouvant être à l'origine d'une SGDC sont :

- une SGDC sur un ensemble de communautés a plus des chances d'émerger si les communautés étudiées varient par leur taille et/ou leur degré de connectivité et/ou les caractéristiques environnementales de leur habitat ;
- une SGDC positive a plus de chance d'émerger si les processus neutres de dérive et d'immigration dominent tandis que la sélection (en interaction avec l'immigration et/ou sous la forme d'une compétition pour l'espace et/ou via des filtres environnementaux spécifiques) peut éroder une SGDC voire entraîner une SGDC négative ;
- dans le cas où la sélection agit via des filtres environnementaux, une SGDC positive est attendue si l'espèce pour laquelle la diversité génétique est étudiée (l'espèce cible) répond de la même façon que les autres espèces de la communauté tandis qu'une SGDC négative est attendue si l'espèce cible répond de manière opposée au reste de la communauté (et pas de SGDC si les espèces de la communauté répondent de manière différentes aux filtres environnementaux).

Ces attendus théoriques sont valables pour une étude de communautés locales connectées au sein d'une région, ce qui constitue la plupart des études empiriques existantes. Parmi ces études, les auteurs expliquent les SGDCs positives observées par une influence parallèle sur les deux niveaux de biodiversité soit de la taille des patches d'habitat (et donc la dérive) et/ou de la connectivité entre les patches d'habitat (et donc de l'immigration ; *e.g.* Vellend 2004 ; Lamy et al. 2013) soit des filtres environnementaux qui agissent de la même façon pour toutes les espèces de la communauté étudiée (*e.g.* He et al. 2008). Les SGDCs négatives sont quant à elles justifiées soit par une action différentielle de la sélection sur l'espèce cible par rapport aux autres espèces de la communauté (*e.g.* Karlin et al. 1984), ou, dans le cas d'études à plus grande échelle spatiale, par l'importance de facteurs historiques qui vont laisser une empreinte différente sur la structure génétique des populations selon l'espèce considérée (*e.g.* Taberlet et al. 2012). Ainsi, bien que la dérive et l'immigration aient également une importance à plus large échelle spatiale et temporelle, d'autres processus peuvent apparaître quand ces plus grandes échelles sont considérées et la généralisation des patrons de SGDC à larges échelles ne doit pas se faire sans précaution (voir discussion sur ce point dans Taberlet et al. 2012 et Lamy et al. 2013). Par exemple, l'oscillation du climat à l'échelle des temps géologiques, en

particulier les épisodes successifs de glaciation, peuvent avoir laissé des empreintes dans la structure génétique des populations des espèces qui ont survécu à ces extrêmes climatiques (Hewitt 2000) ; de manière intéressante, ces signatures (une zone refuge) ont été détectées chez plusieurs espèces de macroalgues entre les côtes de Nord de la Bretagne et du Sud de l'Angleterre dans une zone appelée « Hurd Deep » située dans la Manche où les algues auraient pu survivre aux dernières glaciations sous la glace dans une poche d'eau (*i.e.* proche de notre zone d'étude ; voir pour revues Maggs et al. 2008 and Provan & Bennett 2008 ).

Notre étude conjointe de la diversité génétique de deux espèces de laminaires dominantes et de la diversité spécifique des macroalgues vivant sous leur canopée le long des côtes bretonnes permet de tester ces attendus théoriques (annexe 3). Les attendus théoriques permettent de faire plusieurs prédictions spécifiques à notre système d'étude :

- on s'attend à observer une SGDC globale positive car on compare des sites localisés dans des régions présentant d'une part des degrés de connectivité entre populations de laminaires et entre communautés de macroalgues différents et d'autre part des conditions abiotiques différentes. Etant donné que la connectivité des communautés de macroalgues (les deux espèces de laminaires cibles incluses) sont plus connectées (voir article 4 et annexe 2) et les variations de température plus tamponnées dans les régions de la baie de Morlaix et de la mer d'Iroise par rapport à la baie de St Malo (voir article 1), une corrélation positive est donc attendue entre tous les indices de diversité ou différenciation entre les niveaux de diversité intraspécifique et interspécifique sur l'ensemble des sites de la Bretagne. *A contrario*, la présence d'une SGDC intra région est moins probable étant donné que la connectivité et les conditions environnementales varient moins au sein qu'entre les régions.
- le degré de connectivité (entre populations et entre communautés) et les conditions abiotiques étant plus variables au sein de la baie de St Malo qu'en baie de Morlaix et qu'en mer d'Iroise, on s'attend plutôt à observer des patrons de SGDC intra région en baie de St Malo qu'en baie de Morlaix ou qu'en mer d'Iroise où la connectivité est grande et les conditions abiotiques tamponnées.
- le milieu de vie des communautés dominées par *L. digitata* étant plus perturbé que celui des communautés dominées par *L. hyperborea*, et, si l'on suit les hypothèses de Chase et al. (2007 ; 2009 ; 2011), les processus déterministes étant relativement

plus importants dans les milieux perturbés par rapport aux milieux non perturbés où les processus stochastiques dominant, l'importance relative des processus déterministes serait plus importante dans les communautés dominées par *L. digitata* que dans les communautés dominées par *L. hyperborea* (annexe 2), et donc les patrons de SGDC devraient émerger plus dans les communautés dominées par *L. hyperborea* que dans celles dominées par *L. digitata*. De plus, en Bretagne Sud et en baie de St Malo, les populations de *L. digitata* sont marginales (en limite d'aire de distribution méridionale en Bretagne Sud / marginales par rapport à la fragmentation du substrat rocheux en baie de St Malo, voir article 4) et sont probablement mal adaptées aux températures plus chaudes de ces régions (*e.g.* qui pourraient limiter leur reproduction, Bartsch et al. 2013 ; article 5), ce qui n'est pas forcément le cas des autres espèces de macroalgues. Dans ces régions, et quand la diversité génétique est mesurée chez *L. digitata*, on se place alors dans la situation où l'espèce cible répond différemment des autres espèces de la communauté, et donc on a observé soit une SGDC négative, soit pas de SGDC.

Nos résultats confirment presque toutes ces hypothèses (annexe 3). Globalement, les comparaisons entre sites montrent une SGDC positive et significative pour les communautés dominées par *L. hyperborea* et pour les communautés dominées par *L. digitata* (dans le cas où on exclut les sites de la région particulière de la Bretagne Sud pour *L. digitata*, qui correspond à la limite d'aire de distribution de cette espèce). Ces corrélations positives sont essentiellement dues aux plus faibles valeurs de diversité et plus fortes valeurs de différenciation des communautés et des populations des deux espèces laminaires de la région de St Malo par rapport aux autres régions. En effet, lorsque l'on retire les sites des St Malo de l'analyse, toutes les corrélations ne sont plus significatives. Ceci peut s'expliquer par le fait que le degré de connectivité et les variations de température sont plus contrastées en baie de St Malo que dans les autres régions (en particulier : baie de Morlaix et mer d'Iroise) formant un large continuum rocheux aux températures relativement froides et qui varient peu. De plus, les SGDC positives sont plus fréquentes dans les communautés dominées par *L. hyperborea* que dans celles dominées par *L. digitata*, en accord avec l'hypothèse selon laquelle les processus déterministes, vraisemblablement plus importants dans les communautés dominées par *L. digitata* (au moins en baie de St Malo et en Bretagne Sud comme en témoigne l'altération de leur reproduction, voir article 5 ; également en accord avec l'hypothèse selon laquelle l'importance relative de processus déterministes est plus grande dans les milieux

perturbés, ici le milieu intertidal), érodent les patrons de SGDC. D'autre part, bien que nous n'ayons pas pu tester la présence d'une SGDC au sein de la région Bretagne Sud pour *L. digitata*, nos résultats suggèrent que *L. digitata* ne répond pas de la même façon que les autres espèces de la communauté aux filtres environnementaux. Ceci est en accord avec les résultats obtenus, par ailleurs, sur les anomalies de la reproduction des sporophytes de *L. digitata*, à des températures supérieures à 25°C, qui peuvent être observées en été au moment de la reproduction des sporophytes dans cette région de Bretagne Sud (article 5). Un échantillonnage plus important devrait permettre de tester si l'on observe une SGDC négative (si les autres espèces de la communauté répondent de manière opposée à l'espèce cible aux filtres environnementaux) ou pas de SGDC (si les réponses sont contrastées entre espèces de la communauté) en Bretagne Sud en prenant *L. digitata* comme espèce cible.

Pris dans leur ensemble, nos résultats suggèrent que la présence d'une SGDC positive varie selon le système biologique et/ou l'importance relative des processus stochastiques et déterministes sur les deux niveaux de diversité, le comportement du système biologique et l'importance relative des processus stochastiques et déterministes pouvant eux-mêmes varier avec la latitude et la profondeur. Il est important de rappeler à ce stade que, bien que nos données suggèrent que la structure des communautés se rapproche plus d'une structure attendue sous hypothèse de complète stochasticité (avec dispersion illimitée à partir du pool régional d'espèces) dans les communautés en sous strate de *L. hyperborea* par rapport aux communautés en sous strate de *L. digitata* (annexe 2), nos données ne permettent pas d'attribuer cette différence à un phénomène de dispersion limitée ou à une action de filtres déterministes. En d'autres termes, nos données ne permettent pas de montrer qu'il y a plus de sélection dans les communautés en sous strate de *L. digitata* par rapport aux communautés en sous strate de *L. hyperborea*. Cependant, trois arguments laissent à penser que l'importance relative des processus déterministes serait plus grande dans les communautés dominées par *L. digitata* que dans les communautés dominées par *L. hyperborea*. Tout d'abord, les études de Chase et al. (2007, 2009, 2011) suggèrent que l'importance relative des processus déterministes est plus grande dans les milieux perturbés par rapport aux milieux non perturbés, et le milieu intertidal peut être considéré comme plus perturbé que le milieu subtidal. De plus, nos résultats montrent que la richesse spécifique est localement réduite dans les communautés en sous strate de *L. digitata* par rapport à la sous strate de *L. hyperborea* en accord avec l'hypothèse de Kain (1979) selon laquelle l'action abrasive de la lame de *L. digitata* sur le substrat rocheux va réduire la possibilité d'installation d'espèces sous sa

canopée. Enfin, nos données montrant une faible diversité génétique combinée à l'altération de la reproduction dans les populations de *L. digitata* en Bretagne Sud et en baie de St Malo (article 5) suggèrent que la sélection agit sur les populations *L. digitata* au moins dans ces deux régions. Ces trois arguments constituent un faisceau d'indices qui suggère que l'influence relative des processus déterministes est plus importante dans les communautés dominées par *L. digitata* que dans les communautés dominées par *L. hyperborea*.

Ainsi, dans les systèmes biologiques où les processus stochastiques dominent, il y a de fortes chances d'observer une SGDC, en accord avec l'hypothèse émise par Etienne & Olf (2004) selon laquelle toute corrélation positive entre diversité génétique neutre et diversité spécifique peut être interprétée comme une preuve de la prévalence de processus neutres, et celle de Vellend & Geber (2005) selon laquelle l'action parallèle de processus neutres sur les deux niveaux de diversité génétique et spécifique constitue l'explication la plus parcimonieuse à une corrélation positive entre diversité génétique neutre et diversité spécifique. Cependant, nos résultats montrent également qu'étudier les patrons de SGDC dans une zone qui couvre une latitude suffisante pour observer l'effet du gradient latitudinal sur la diversité génétique des espèces peut expliquer pourquoi diversité génétique et diversité spécifique ne sont pas forcément corrélées. D'autres études empiriques et théoriques sur les patrons de co-variation entre diversité génétique et diversité spécifique à large échelle spatiale sont nécessaires afin de mieux intégrer l'étude de la biodiversité à ses deux niveaux intra et inter spécifiques dans un continuum d'échelles spatiales alliant dynamique des métacommunautés (et des métapopulations) et dynamique biogéographique.

#### ***Utilisation de modèles pour inférer l'importance relative des différents processus à l'origine d'une corrélation entre diversité génétique et spécifique***

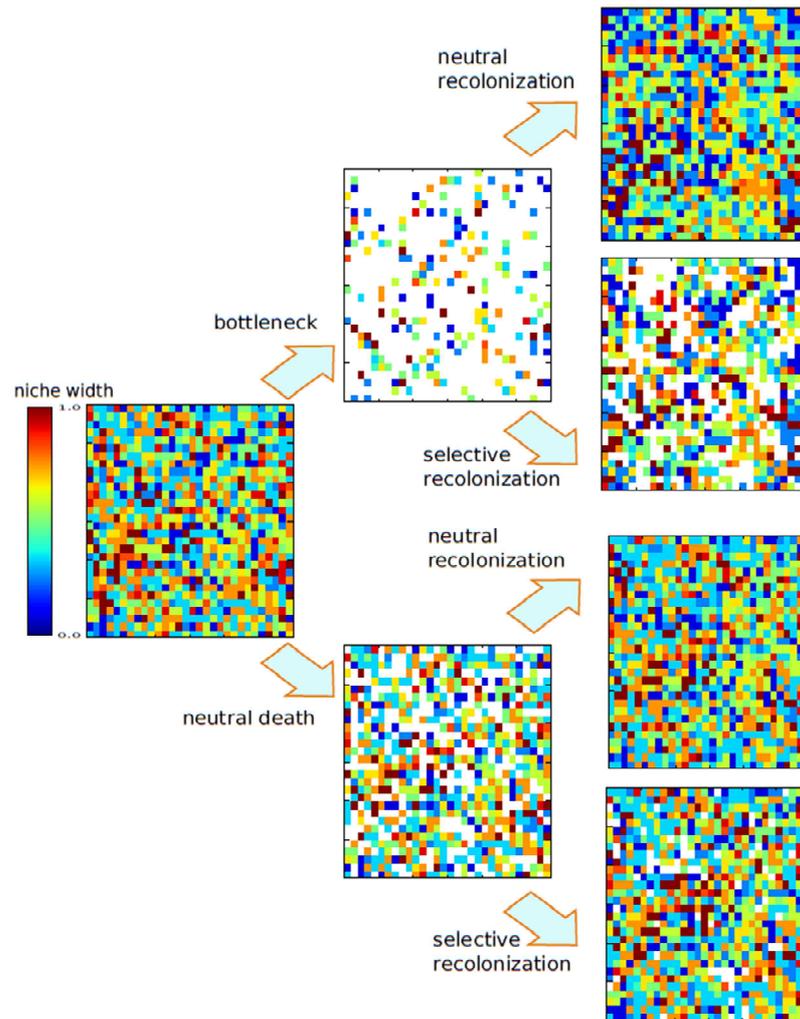
L'influence des perturbations sur les patrons de SGDC (ou au moins, de co-variation entre diversité génétique et diversité spécifique) fait débat au sein de la communauté scientifique. En effet, certaines études montrent que les perturbations font émerger des patrons de SGDC (Vellend 2004 ; Cleary et al. 2006 ; Evanno et al. 2009) alors que d'autres suggèrent que les perturbations érodent les patrons de SGDC qui sont toutefois révélés dans les systèmes non perturbés (Wei & Jiang 2012). Vellend (2004) montre que dans les communautés d'herbes, les parcelles ayant été exploitées par l'Homme exhibent des faibles niveaux de diversité génétique et de diversité spécifique tandis que celles non exploitées

montrent des forts niveaux de diversité génétique et spécifique, ce qui résulte en une SGDC positive qui s'explique par un effet combiné de l'histoire des usages des parcelles et de leur taille. Cleary et al. (2006) et Evanno et al. (2009) montrent que des perturbations naturelles (respectivement, El Niño et sécheresse) sont létales pour certains individus des communautés (respectivement, communautés de papillons et communautés de gastéropodes d'eau douce), résultant en des communautés à la fois moins riches en espèces et les populations des espèces restantes moins riches en allèles. Ces phénomènes résultent en des SGDCs positives dans l'espace entre des communautés différemment affectées par les perturbations et dans le temps sur une même communauté avant et à différents temps après la perturbation (Cleary et al. 2006), ou au moins en une co-variation temporelle de la diversité génétique et de la diversité spécifique avant *versus* après perturbation sur un ensemble de communautés toutes affectées par la même perturbation (Evanno et al. 2009). Enfin, Wei & Jiang (2012) montrent que dans des forêts naturelles (au sens non exploitées) la diversité génétique et la diversité spécifique sont positivement corrélées le long d'un gradient altitudinal tandis qu'il n'y a pas de corrélation dans les forêts exploitées ; les auteurs suggèrent que cette différence de réponse tient au fait que l'exploitation forestière va impacter de manière plus forte les espèces rares et ainsi diminuer fortement la richesse spécifique tandis que la diversité génétique de l'espèce cible (*i.e.* pour laquelle on mesure la diversité génétique), qui est relativement abondante, va être peu impactée.

La diversité de ces résultats suggère que l'effet des perturbations sur les patrons de SGDC pourrait varier i) selon que les processus dominants soient plutôt neutres (la perturbation réduirait la taille et la connectivité des communautés et des populations, qui seraient ainsi fortement soumises à la dérive) ou plutôt déterministes (diversité génétique et diversité spécifique façonnées par les mêmes filtres biotiques et/ou abiotiques) et ii) selon l'abondance de l'espèce cible dans la communauté. Cependant, il est difficile de réaliser un design expérimental permettant de tester ces différentes hypothèses, notamment pour capter l'information avant/après perturbation. De plus, les rares modèles développés (*i.e.* Vellend 2005 ; Gibson et al. 2012) ne modélisent pas l'effet de perturbations et utilisent comme unité de variation intra population les génotypes et non les allèles, alors que la plupart des études empiriques mesurent bien la diversité génétique (nombre d'allèles [AR] ou probabilité que deux allèles tirés au hasard dans la population soient différents [He]) et non la diversité génotypique (nombre de génotypes, *i.e.* nombre de lignées clonales différentes ou probabilité que deux individus tirés au hasard dans la population aient des génotypes différents). Ainsi,

les résultats de ces modèles utilisant comme variable la diversité génotypique ne sont pas forcément directement transposables aux études empiriques mesurant la diversité génétique, ces deux mesures n'étant pas liées aux fluctuations de taille des populations de la même façon (Massa et al. 2013; Becheler et al. soumis). C'est pourquoi nous avons voulu développer un modèle pour tester l'influence parallèle d'une perturbation sur la diversité génétique neutre (et non génotypique) et sur la diversité spécifique, entre des communautés qui varient par leur taille ou leur degré de connectivité au cours du temps.

Ce modèle, développé par Benjamin Nguyen-Van-Yen lors de son stage de licence de l'Ecole Normale Supérieure d'Ulm (Nguyen-Van-Yen 2013), consiste à simuler l'évolution de communautés biologiques au cours du temps, ponctuée par des événements de bottlenecks, et ce, à la fois dans un cadre où les processus de colonisation dépendent de la niche des espèces (recolonisation sélective) et dans un cadre où les processus de recolonisation ne dépendent pas des espèces (recolonisation neutre). La Figure 11 montre une vue d'ensemble du fonctionnement du modèle. Il s'inspire fortement du modèle de Vellend (2005) mais y apporte plusieurs modifications notables : i) il simule l'évolution des allèles à la place de celle des génotypes, ii) il introduit des bottlenecks et iii) la notion de sélection via des filtres environnementaux n'est pas intégrée sur la grille comme dans Vellend (2005) où les grilles varient par leur degré d'hétérogénéité environnementale mais dépend de la position et de la largeur de la niche de chaque espèce. Ce modèle est encore en cours de développement et les résultats ne sont pas définitifs. Cependant, d'ores et déjà quelques points intéressants peuvent être soulignés. Tout d'abord, sans bottleneck, le modèle reproduit les patrons révélés par Vellend (2005), c'est-à-dire des SGDC significatives et positives lorsque le taux de migration ou la taille de la grille varie, plus fortes avec les indices de richesse (richesse allélique et richesse spécifique) que les indices de fréquence (hétérozygotie attendue et diversité de Simpson), et plus fortes également quand la diversité génétique est mesurée dans une espèce abondante que dans une espèce rare.



*Figure 11 : Vue d'ensemble du modèle développé pour tester l'effet des perturbations sur les patrons de corrélation entre diversité génétique neutre et diversité spécifique, d'après Nguyen-Van-Yen (2013). Chaque espèce est caractérisée par la position et la largeur de sa niche dans  $[0; 1]$ . Chaque communauté est représentée par une matrice caractérisée par sa taille et son degré de connectivité à un pool régional (constitué de 60 espèces en fréquence inversement proportionnelle à leur largeur de niche, chacune étant caractérisée par 10 loci exhibant chacun 10 allèles... ces paramètres ont été choisis pour correspondre au jeu de données empiriques sur les forêts de laminaires acquis pendant la thèse). Initialement, les cases de la matrice sont remplies en tirant de manière aléatoire une espèce et une combinaison d'allèles. A chaque pas de temps, des individus meurent aléatoirement sauf aux pas de temps 1000, 2000 et 3000 où un bottleneck, niche-dépendant ou neutre, est imposé. Après une mort « normale » ou un événement de bottleneck, pour chaque case laissée vide, un remplaçant est choisi dans le pool régional avec une probabilité  $m$  et dans la communauté locale avec une probabilité  $1-m$  ; en recolonisation neutre, une fois choisi, le remplaçant remplit la case indépendamment de sa niche ; en recolonisation sélective, la probabilité que le remplaçant s'installe est telle que les espèces à niche étroite soient favorisées quand il y a peu de cases vides et les espèces à large niche favorisées quand il y a beaucoup de cases vides (score de recolonisation). Les simulations sont réalisées sur 200 communautés et pendant 4000 générations.*

Ensuite, dans les systèmes non perturbés, la SGDC est plus forte quand la recolonisation est neutre (coefficient de corrélation entre 0.7 et 0.8, Figure 12) que lorsque la recolonisation est sélective (coefficient de corrélation entre 0.2 et 0.3, Figure 12), ce qui confirme l'attendu selon lequel l'intervention de processus déterministes érode les patrons de SGDC. L'introduction de bottlenecks neutres, c'est-à-dire quand le bottleneck touche les

espèces indépendamment de leur niche, ne modifie pas la SGDC : la corrélation reste au même niveau qu'avant l'évènement de bottleneck. En revanche, l'introduction de bottlenecks sélectifs va avoir un effet différent selon que la recolonisation soit neutre ou sélective (Figure 12) : lorsque la recolonisation est neutre, l'introduction d'un bottleneck ciblé fait baisser le coefficient de corrélation tandis que lorsque la recolonisation est sélective, le coefficient de corrélation augmente après un bottleneck.

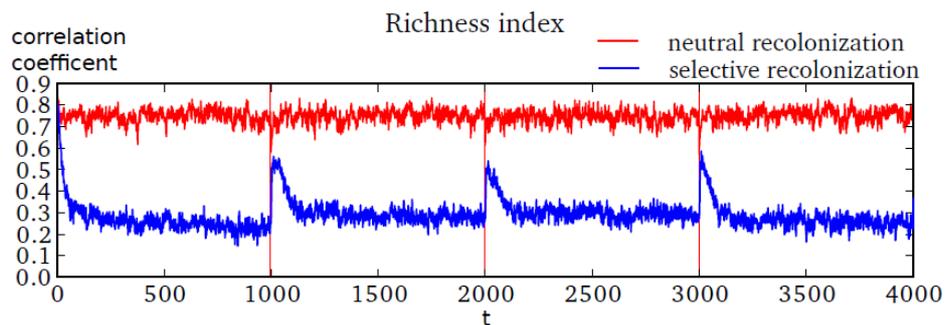


Figure 12 : Evolution de la corrélation entre la richesse allélique d'une espèce abondante et la richesse spécifique calculée sur 200 communautés au cours du temps ( $t$ ) en générations, dans le cas où la recolonisation est niche dépendante (en bleu) ou neutre (en rouge) ; dans cette simulation, les bottlenecks (signalés par une fine ligne verticale rouge) sont niche dépendants ; figure reproduite d'après Nguyen-Van-Yen (2013).

Ces résultats, bien que préliminaires, suggèrent que l'effet d'un bottleneck pourrait changer i) selon que le bottleneck cible certaines espèces ou pas et ii) selon que les processus qui façonnent la biodiversité soient neutres ou déterministes. Cette diversité de réponses au bottleneck pourrait expliquer la diversité des patrons de réponses aux perturbations observées en conditions naturelles.



## **CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES**



**Pointe de Perharidy à marée montante. Image Marine Robuchon**



## Conclusions et perspectives

Ce travail de thèse avait comme objectif de révéler les patrons de biodiversité et les processus qui sous-tendent cette diversité aux deux niveaux intra et inter spécifiques au sein de l'écosystème emblématique des forêts de laminaires de côtes bretonnes. D'une part, les analyses menées au cours de cette thèse apportent des connaissances à la fois nouvelles et cruciales sur la biodiversité des forêts de laminaires, avec des implications importantes pour la conservation de cet écosystème exploité. D'autre part, la réflexion menée sur l'importance relative des processus qui façonnent la biodiversité à ses différents niveaux d'organisation, à différentes échelles spatio-temporelles, et dans des environnements contrastés s'inscrit dans l'un des axes considérés comme un défi majeurs de la recherche en écologie et en évolution : l'élaboration d'une théorie unifiée de la biodiversité. Cette conclusion s'attache à mettre en évidence les apports de cette thèse, et les replace dans un contexte scientifique plus large, en présentant les perspectives de recherche qu'ils suscitent.

### 1. Apports de l'étude à la connaissance de la biodiversité des forêts de laminaires bretonnes

Les études sur la biodiversité des forêts de laminaires menées au cours de cette thèse a permis d'étudier d'une part la structure et la diversité génétique des deux espèces de laminaires exploitées en Bretagne, *Laminaria digitata* et *Laminaria hyperborea*, et d'autre part, la structure et la diversité des communautés de macroalgues vivant sur le substrat rocheux en sous strate de leurs canopées respectives.

Malgré le fait que *L. hyperborea* soit la laminaire qui domine les habitats subtidaux rocheux de l'Atlantique Nord-Est (Hawkins & Harkin 1985) et qu'elle soit exploitée de manière importante en Norvège (e.g. Veia & Ask 2011) et récente en Bretagne (revu par Leclerc 2013), les travaux menés dans cette thèse constituent la première étude de génétique des populations de cette espèce. Nos travaux révèlent (chapitre III et article 4), qu'avec une distance de différenciation minimum comprise entre 10 et 15 km, un  $F_{ST}$  moyen de 0.101 et des valeurs d'hétérozygotie moyenne comprises entre 0.429 et 0.622, *L. hyperborea* arbore des niveaux de diversité comparables aux autres laminaires et fait partie des laminaires qui montrent une des plus fortes dispersion efficace (voir pour revue Valero et al. 2011 et Durrant et al. sous presse). En effet, dans la méta-analyse publiée récemment par Durrant et al. (sous

presse), les auteurs montrent que la majorité des études chez les macroalgues révèlent des  $F_{ST} > 0.2$  à des échelles spatiales inférieures à 50 km (Figure 13) construite à partir de 101 valeurs publiées dans 49 articles. Les valeurs de  $F_{ST}$  calculées entre régions séparées de 60 à 180 km sont deux fois plus faibles pour les deux espèces de laminaires étudiées ici (0.101 pour *L. hyperborea* et 0.094 pour *L. digitata*, article 4, Tableau 4b). De plus, bien que des travaux de génétique des populations aient déjà été menés par le passé sur l'espèce *L. digitata* (Billot et al. 2003 ; Valero et al. 2011), les travaux menés au cours de cette thèse révèlent plusieurs nouveaux patrons. D'une part, nous montrons que les populations de *L. digitata* peuvent se structurer à une échelle spatiale inférieure à 1km soit une distance encore plus petite que la distance minimum de différenciation de 10 km révélée par Billot et al. (2003). D'autre part, nous montrons qu'en Bretagne Sud (où les populations de *L. digitata* sont marginales car *L. digitata* y est à sa limite de distribution méridionale) et en baie de St Malo (où les populations de *L. digitata* sont marginales par rapport à la fragmentation du substrat rocheux), les populations de *L. digitata* présentent un niveau de diversité génétique réduit et une altération de leur sporogénèse (chapitre III et articles 4, 5 et 6). Ces résultats sont en accord avec une étude récente montrant que la sporogénèse chez cette espèce est optimale entre 5 et 10 °C (Bartsch et al. 2013), c'est-à-dire à des températures bien plus froides que celles observées en Bretagne Sud et en baie de St Malo lors de la période de reproduction de cette espèce, qui se reproduit à la fin de l'été au moment où l'eau de mer est la plus chaude (contrairement à la plupart des autres laminaires européennes qui se reproduisent en hiver ou au début du printemps).

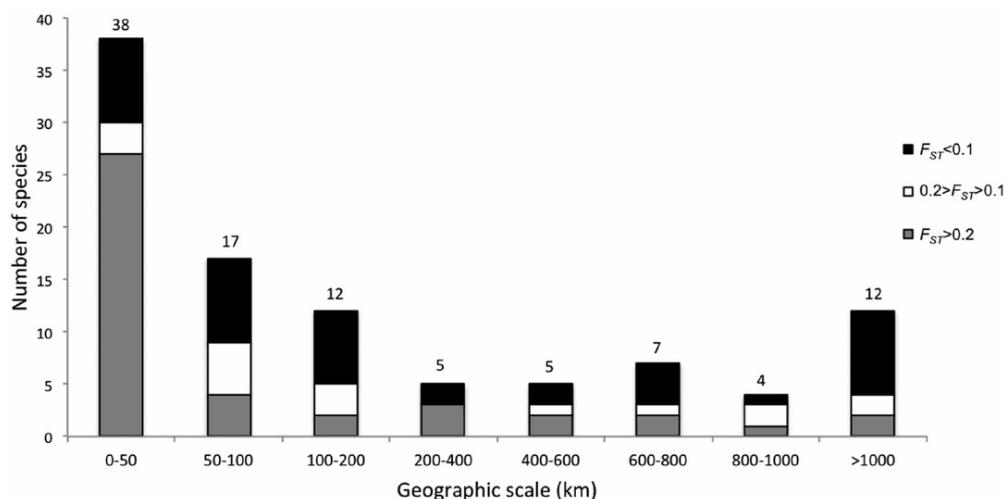


Figure 13 : Nombre total d'espèces de macroalgues issues des études de la méta analyse réparties en trois catégories ( $F_{ST} < 0.1$ ,  $0.1 < F_{ST} < 0.2$ ,  $F_{ST} > 0.2$ ) et leur correspondance avec la catégorie de distance géographique pour déterminer le nombre d'études qui révèlent un flux génique suffisant ( $0.1 < F_{ST} < 0.2$ ). D'après Durrant et al. (sous presse).

Nos analyses renforcent également la connaissance de la diversité spécifique des communautés de macroalgues se développant sur le substrat en sous strate des laminaires. L'ensemble des campagnes d'échantillonnage menées au cours de cette thèse a conduit à l'identification de 194 taxa de macroalgues par une approche intégrée combinant critères morphologiques et moléculaires (données complètes disponibles dans l'annexe 4) ; parmi ces macroalgues, les algues rouges dominent largement (151 taxa) par rapport aux algues brunes (29 taxa) et aux algues vertes (14 taxa). Cette forte diversité des algues rouges par rapport aux autres macroalgues reflète la plus forte diversité des algues rouges de manière générale qui s'observe tant à l'échelle du globe (Keith et al. sous presse ; Guiry & Guiry 2014) que de la Bretagne (Feldmann 1954). Il est important de souligner ici que la présente thèse a été concomitante à deux autres thèses portant en partie sur la diversité spécifique des communautés de macroalgues des forêts de laminaires, et que certains échantillonnages ont été conçus en concertation de manière à être au moins en partie comparables. Il s'agit des thèses de Jean-Charles Leclerc (Station biologique de Roscoff) et de Régis Gallon (Centre de recherche sur les écosystèmes côtiers de Dinard) qui ont toutes les deux été soutenues en décembre 2013 (Leclerc 2013 ; Gallon 2013), la première étant focalisée sur la biodiversité associée à *L. hyperborea* et la seconde sur la biodiversité des algues rouges. Une analyse comparative des données issues des trois thèses est prévue prochainement. En effet, ces relevés floristiques constituent un jeu de données important sur la distribution actuelle des macroalgues des forêts de laminaires le long du littoral breton qui pourrait servir de référence dans l'optique d'un suivi de la biodiversité des communautés associées aux deux laminaires exploitées.

Dans ce contexte, nous avons déjà commencé à mettre en commun nos données de distribution de macroalgues rouges le long du littoral breton (données acquises entre 2010 et 2012, dans le cadre de la thèse de Régis Gallon et de celles acquises dans le cadre de la présente thèse). La comparaison de ce pool de données à des données de distribution collectées entre 1992-1998 par l'Association de découverte du monde sous-marin (Castric-Fey 2001) a d'ores et déjà permis de révéler d'importants changements dans ces communautés d'algues rouges au cours des vingt dernières années (chapitre III.2 et article 1). Parallèlement, nous avons montré que les conditions environnementales le long du littoral breton avaient évolué en vingt ans, et en particulier, que la température moyenne de l'eau de mer de surface avait augmenté de 0.7 °C. Il est important de souligner que ces changements biotiques et abiotiques ont affecté les différentes régions du littoral breton de manière

contrastée, la zone littorale de l'Ouest de la Bretagne (incluant la mer d'Iroise), et, dans une moindre mesure, la zone littorale du Nord-Ouest de la Bretagne (incluant la baie de Morlaix) ayant été moins impactées que le sud de la Bretagne et le Nord-Est de la Bretagne (incluant la baie de St Malo). Nos résultats suggèrent que les changements dans la structure des communautés de macroalgues rouges au cours des vingt dernières années ont été majoritairement induits par l'augmentation de la température moyenne de l'eau de mer de surface. Le modèle de distribution de niches développé dans cet article (article 1) laisse à penser que ces changements au niveau de la structure des communautés résultent probablement d'une contraction et/ou d'un déplacement vers des zones d'eaux plus froides des aires de distribution des espèces, eux-mêmes induits par une augmentation de l'amplitude thermique (*i.e.* différence entre la température minimale et maximale annuelle) des eaux de surface. Nos travaux montrent que la température, et plus particulièrement l'amplitude thermique, c'est-à-dire la différence entre le minimum et le maximum de température sur une année, est un bon prédicteur de la distribution des macroalgues rouges subtidales. Ces résultats sont en accord avec les travaux expérimentaux montrant que la température impacte la survie, la croissance et la reproduction des macroalgues (*e.g.* van den Hoek 1982 ; Breeman 1988 ; Bartsch et al. 2013 ; article 5). Ils sont également en accord avec les travaux ayant documenté ou prédit des changements dans la distribution des macroalgues le long des côtes européennes en réponse au changement climatique (*e.g.* Hiscok et al. 2004 ; Lima et al. 2007 ; Husa et al. 2008 ; Bartsch et al. 2012 ; Diez et al. 2012, Raybault et al. 2013). D'ailleurs, les réponses des populations et des communautés de macroalgues au changement climatique à une échelle spatiale couvrant les côtes européennes est envisagée en collaboration avec la plupart des auteurs cités ci-dessus. D'autre part, nos travaux laissent à penser que certaines zones moins impactées par les changements de température, telles que la mer d'Iroise et la baie de Morlaix, pourraient constituer des zones refuges pour certaines macroalgues rouges face au changement climatique, à l'instar du rôle de zone refuge que cette masse d'eau a constitué lors du dernier maximum glaciaire pour plusieurs espèces de macroalgues (Provan et al. 2005; Maggs et al. 2008). Plusieurs études ont suggéré que l'impact du changement climatique sur les macroalgues, aussi bien en termes de diversité spécifique des communautés (Bartsch et al. 2012) et de diversité génétique des populations (Provan & Maggs 2012), serait plus important dans les zones de transition biogéographiques des régions tempérées. En effet, d'une part, ces zones de transition sont des zones où beaucoup d'espèces rencontrent leur limite d'aire de distribution et où leurs populations sont donc moins adaptées à leur

environnement (Eckert et al. 2008), ce qui les rend particulièrement sensibles au changement climatique ; cependant, en dépit d'être situées à des latitudes où les paramètres abiotiques sont loins des paramètres abiotiques optimaux de l'espèce, les populations situées à leur limite méridionale de distribution présentent généralement une diversité génétique unique, signature de leur persistance lors du dernier maximum glaciaire (Hampe & Petit 2005). Ainsi, la biodiversité dans ces zones est à la fois singulière et menacée. L'étude que nous prévoyons de mener à l'échelle européenne permettrait ainsi de détecter si les autres zones de transition biogéographiques que constituent le sud de la péninsule ibérique et le nord des îles britanniques (Spalding et al. 2007 ; Maggs et al. 2008) contiennent, comme suggéré le long des côtes bretonnes dans notre étude, des zones refuge face au réchauffement climatique.

Cependant, les études comparatives sont sujettes à de nombreux biais. En effet, plus les données sont éloignées dans le temps, plus la probabilité qu'elles aient été acquises selon des protocoles différents, à des saisons et par des personnes différentes augmente. De plus, l'acquisition de ces données de distribution repose sur une identification des spécimens, identification pour laquelle des critères objectifs ne sont pas toujours disponibles. C'est particulièrement vrai dans le cas des macroalgues qui sont aussi bien sujettes à des phénomènes de convergence de formes que de plasticité phénotypique (De Clerck et al. 2013). Dans notre étude comparative (article 1), nous avons ainsi dû dégrader notre échantillonnage. En effet, d'une part les données de distribution n'étaient pas toujours basées sur l'espèce mais sur un niveau taxonomique plus élevé (*i.e.* plusieurs espèces identifiées au niveau du genre), et, d'autre part, les connaissances sur la taxinomie des algues rouges ont largement évolué entre le début des années 90 et aujourd'hui (*e.g.* Saunders & Lekomul 2005 ; Walker et al. 2009; Le Gall & Saunders 2010), ce qui rend certaines déterminations d'espèces faites il y a 20 ans caduques. Une des possibilités pour pallier à cette limite serait d'utiliser une méthode de détermination standardisée et objective dans les suivis de la biodiversité. C'est ce que nous avons voulu faire dans cette thèse, où la détermination d'un spécimen sur des critères morpho-anatomiques a été systématiquement vérifié par une détermination sur des critères moléculaires. Initialement pensée comme un moyen de déterminer les espèces de façon objective, cette stratégie nous a permis de découvrir une diversité intra et inter spécifique insoupçonnée.

En effet, l'étude de la diversité spécifique des communautés de macroalgues par une cette approche intégrée combinant critères morpho-anatomiques et moléculaires, nous a

permis de révéler une diversité cryptique importante de la flore algale du littoral breton, en dépit du fait que cette flore fait partie de celles qui ont été le plus étudiées au monde (*e.g.* Turner 1802 ; Greville 1830 ; Kützinger 1843 ; Feldmann 1954 ; Dixon & Irvine 1977). En particulier, nous avons mis en évidence l'existence d'une nouvelle espèce du genre *Kallymenia* (Kallymeniaceae, Gigartinales, Rhodophyta), qui, malgré sa relative abondance, n'avait sans doute pas été décrite du fait de sa ressemblance avec l'espèce connue *Kallymenia reniformis* sujette à une forte plasticité phénotypique (voir chapitre I.3 et article 2). D'autre part, nous mettons en évidence une diversité intra-genre (*e.g.* pour le genre *Rhodophyllis*) et intra espèce (*e.g.* 13 haplotypes pour *Chondrus crispus*) importante. L'approche de taxinomie moléculaire dans cette thèse constitue donc une base de données permettant d'identifier les taxons, qui présentent une diversité intra-genre ou intra-espèce. La région étudiée correspondant à une zone de transition géographique, il n'est donc pas surprenant de trouver une forte diversité pour ce type de marqueur. Ces résultats mériteraient donc d'être approfondis par une étude plus détaillée de la localisation géographique des différents haplotypes et, dans un second temps, par une approche combinant des marqueurs moléculaires mitochondriaux, nucléaires et chloroplastiques afin d'inférer leur affinités phylogénétiques et rechercher s'il existe des signaux d'introgession entre les espèces du même genre.

Enfin, notre étude conjointe de la diversité génétique des deux espèces de laminaires et de la diversité spécifique des macroalgues vivant sous leurs canopées révèle que les deux niveaux de diversités sont corrélés positivement. Les populations de *L. digitata* qui sont moins diverses et plus structurées que celles de *L. hyperborea* le sont aussi pour les communautés associées à *L. digitata*. Bien que ce patron s'observe dans les quatre régions étudiées, nous avons également mis en évidence que la diversité et la structure aussi bien des populations que des communautés variaient selon les régions. La baie de Morlaix et la mer d'Iroise constituent une poche d'eau froide relativement peu impactée par le changement global où les niveaux de diversité et de connectivité sont forts aussi bien pour les deux niveaux de biodiversité considérés que pour les deux espèces cibles. La baie de St Malo, où l'amplitude de la température et le réchauffement des eaux de surface sont élevés, montre les niveaux de diversité et de connectivités génétique et spécifique faibles aussi bien pour *L. digitata* que pour *L. hyperborea*. Les patrons de diversité en Bretagne Sud, où les eaux sont les plus chaudes, diffèrent selon l'espèce cible et selon le niveau de diversité considéré. Alors que la diversité spécifique y est plus forte que dans toutes les autres régions, les populations

de *L. digitata* y sont moins diverses qu'en mer d'Iroise et qu'en baie de Morlaix tandis que les populations de *L. hyperborea* y arborent une diversité comparable à celle observée en mer d'Iroise et en baie de Morlaix. Cette différence de patrons de biodiversité entre communautés et entre régions permet d'inférer un certain nombre de processus qui sous-tendent la diversité génétique des populations de laminaires et la diversité spécifique des communautés de macroalgues vivant sous leur canopée.

## **2. Apports de l'étude à la compréhension des processus qui façonnent la biodiversité**

Nos résultats sur la plus faible diversité et la plus forte différenciation des populations et des communautés associées à *L. hyperborea* par rapport à *L. digitata* s'explique au moins en partie par une dispersion plus importante en zone subtidale qu'en zone intertidale, aussi bien pour les laminaires que pour les macroalgues vivant sous leur canopée. Ce patron de plus forte structure dans les espèces de macroalgues intertidales par rapport aux espèces subtidales ne se retrouve pas dans la récente méta analyse de Durrant et al. (sous presse), ce qui suggère que d'autres facteurs propres à la zone et au système biologique de notre étude pourraient expliquer cette différence. Par exemple, ce résultat pourrait s'expliquer par une différence dans l'importance relative des processus stochastiques dans l'assemblage des communautés entre celles dominées par *L. digitata* et celle dominée par *L. hyperborea*. En effet, les communautés de macroalgues en sous strate de *L. hyperborea* se révèlent être plus proches de la structure attendue sous un modèle neutre (où seule la dérive expliquerait la structure des communautés) que celles en sous strate de *L. digitata*. Cependant, la méthode utilisée pour inférer l'importance relative des processus dans l'assemblage des communautés (*i.e.* le calcul de la métrique du  $\beta_{RC}$  selon Chase et al. 2011) ne permet pas de distinguer l'effet d'une dispersion limitée de ceux de filtres déterministes sur la structure des communautés. Afin de distinguer l'importance relative de ces deux facteurs et de tester si la différence dans la structuration des communautés en sous strate de *L. digitata* et en sous strate de *L. hyperborea* est liée à une différence de dispersion seulement ou si cette dispersion limitée agit de concert avec des filtres déterministes, une analyse de la partition de la variance pourrait être envisagée. En effet, il est souvent difficile de distinguer de manière empirique les effets liés à la dispersion des effets liés aux filtres environnementaux car ces deux effets peuvent produire des patrons d'autocorrélation spatiale dans la diversité et la composition des communautés

(Cottenie 2005). La méthode de partition de la variance permet de distinguer l'effet des filtres environnementaux de celui de la structure spatiale dans la structure des communautés (Cottenie 2005), et permet donc de parer à cette difficulté. Dans notre étude, nous suspectons que des filtres environnementaux liés à la présence même de l'espèce dominante pourraient intervenir. En effet Kain (1979), a suggéré que l'action abrasive de la lame de *L. digitata* sur la roche en raison de la souplesse de son stipe pourrait réduire le nombre d'espèces capables de s'installer sous sa canopée et nous observons une nette différence dans ce sens de diversité spécifique entre les communautés en sous strate de *L. digitata* et celles en sous strate de *L. hyperborea*.

Au cours de cette thèse, nous avons montré que la diversité et la structure des communautés de macroalgues et des populations de laminaires (chapitre III.1) ainsi que les voies de reproduction empruntées par *L. digitata* variaient entre régions, suggérant que l'importance relative des processus qui façonnent la biodiversité varie entre les régions. Ainsi, en baie de St Malo, la connectivité entre populations et entre communautés est à la fois plus réduite et plus variable par rapport aux autres régions, et ce aussi bien pour les communautés dominées par *L. digitata* que celles dominées par *L. hyperborea*. Ces résultats sont à mettre en relation avec la discontinuité du substrat rocheux dans cette région : la dispersion des laminaires comme celles des macroalgues vivant sous leur canopée semble limitée par la présence d'étendues sableuses qui interrompent le continuum rocheux, empêchant une dispersion de proche en proche, limitant la connectivité entre habitats favorables et augmentant ainsi la propension des populations et des communautés à la dérive. En accord avec de précédentes études (*e.g.* Billot et al. 2003 ; Alberto et al. 2010 ; Fraser et al. 2010 ; Valero et al. 2011), ce résultat confirme le rôle essentiel de la continuité du substrat rocheux dans la connectivité des populations de laminaires et indique que ce facteur est essentiel pour maintenir la connectivité des communautés de macroalgues vivant sous leur canopée. En Bretagne Sud, les communautés de macroalgues sont très diverses ; cette plus forte diversité spécifique est peut-être le résultat d'événements historiques puisque la Bretagne Sud correspond à une autre région biogéographique que les trois autres régions étudiées (Figure 3). Les patrons de faible diversité génétique des populations de *L. digitata* en Bretagne Sud associés à l'altération de leur capacité à produire des spores haploïdes (chapitre III et articles 4, 5 et 6) suggèrent que l'importance relative des phénomènes de sélection sur la structure des populations serait également plus importante en Bretagne Sud que dans les autres régions, pour l'espèce *L. digitata*. Enfin, en baie de Morlaix et en mer d'Iroise, la continuité du

substrat rocheux assure la bonne connectivité des populations de laminaires comme des communautés de macroalgues vivant en sous strate de leur canopée.

Les différences en terme d'importance relative des processus entre les régions et donc en termes de patron de diversité et de connectivité ont des implications pour la conservation des forêts de laminaires. En effet, nous montrons que la baie de Morlaix et la mer d'Iroise forment une « poche d'eau froide » le long du littoral breton qui abrite une forte diversité génétique pour les laminaires et une forte diversité spécifique des communautés de macroalgues vivant sous leur canopée. Cette poche d'eau froide arborant une importante biodiversité est entourée au Nord-Est et au Sud par des masses d'eaux plus chaudes qui ont été relativement plus impactées par le réchauffement climatique ; ainsi, cette zone pourrait constituer un refuge pour certaines espèces de macroalgues, mais un refuge isolé des autres habitats favorables par des barrières thermiques. Ainsi, à moyen terme, cette zone pourrait abriter des espèces ayant disparu des autres endroits du littoral breton, ce qui la rend d'autant plus importante à préserver. Or cette zone est également l'endroit où les deux espèces *L. digitata* et *L. hyperborea* sont récoltées. En particulier, *L. hyperborea* est récoltée avec le peigne norvégien, un outil qui fragmente le substrat rocheux sur lequel se développent *L. hyperborea* et les macroalgues en sous strate. Bien que cette thèse n'ait pas étudié spécifiquement les impacts de la récolte sur la biodiversité (voir pour cela Leclerc 2013), nos résultats soulignent l'importance de la continuité du substrat rocheux pour la connectivité des populations de *L. hyperborea* et des communautés de macroalgues vivant sous sa canopée. Par conséquent, nous croyons que l'utilisation d'un outil qui contribue à faire baisser la connectivité et donc augmenter la propension des populations et des communautés à la dérive n'est pas le choix le plus judicieux dans l'objectif d'une exploitation durable et respectueuse de la ressource en laminaires, en particulier dans une zone abritant une biodiversité unique. Il en est de même pour *L. digitata* qui est exploitée avec des scoubidous en Bretagne depuis plus de 30 ans. *Laminaria digitata* est la plus menacée des laminaires européennes car elle se reproduit en été et c'est une des seules espèces de laminaires dont la limite méridionale se situe en Bretagne à côté de cette poche d'eaux froides. Une érosion de la diversité génétique de cette espèce dans la zone exploitée, qui correspond en partie à la localisation d'une aire marine protégée (le parc naturel marin d'Iroise) entrainerait une perte irréversible (voir article 6).

Nos résultats sur les patrons de corrélation entre diversité génétique et diversité spécifique (SGDC) ont également des implications par rapport à la mise en place de stratégie de conservation de la biodiversité. En effet, comprendre sous quelles conditions une corrélation entre diversité génétique et diversité spécifique émerge permettrait de pouvoir prédire un niveau de diversité par l'autre, et donc de rationaliser les stratégies de conservation et de mise en place de suivi de la biodiversité (He et al. 2008 ; Taberlet et al. 2012). Dans cette thèse, et en accord avec Vellend & Geber (2005) et Lamy et al. (2013), nos résultats (chapitre III.2) suggèrent que les corrélations positives entre diversité génétique et diversité spécifique émergent plus facilement quand les communautés comparées diffèrent par leur degré de connectivité et que l'espèce pour laquelle la diversité génétique est mesurée répond de la même façon aux facteurs environnementaux que les autres espèces de la communauté. D'autre part, nos résultats montrant que les patrons de SGDC positives s'observent plus souvent dans les communautés dominées par *L. hyperborea* que celles dominées par *L. digitata* suggèrent que les SGDCs positives ont plus de chance d'émerger dans des milieux peu perturbés (dans notre cas, le milieu subtidal, peu perturbé par rapport au milieu intertidal). Nos résultats de modélisation montrent que les processus neutres (dérive, migration indépendante de l'espèce considérée) sont en accord avec le modèle de Vellend (2005). Cependant, ils révèlent aussi que l'introduction d'une perturbation va avoir un effet différent selon que la recolonisation se fasse de façon sélective (*i.e.* dépendante de l'espèce colonisatrice) ou neutre (indépendante de l'espèce colonisatrice). Prises dans leur ensemble, les analyses menées sur les conditions d'émergence d'une SGDC au cours de cette thèse suggèrent que les patrons de SGDC sont susceptibles d'émerger fréquemment mais qu'ils peuvent être érodés par un nombre important de facteurs incluant l'influence de la sélection et le degré de perturbation. C'est pourquoi, en accord avec Taberlet et al. (2012), nous pensons que la prédiction d'un niveau de diversité par l'autre dans le cadre d'une stratégie de conservation de la biodiversité n'est pas souhaitable, en tous cas, pas avant que l'ensemble des conditions qui permettent de prédire l'émergence d'une SGDC positive soient mieux comprises.

L'importance relative des processus qui façonnent la biodiversité diffère entre les deux communautés étudiées. En effet, dans les communautés dominées par *L. hyperborea*, nous montrons que la dispersion est moins limitée que dans celles dominées par *L. digitata*, aussi bien pour la diversité intra qu'inter spécifique. De plus, la structure des communautés de macroalgues en sous strate de *L. hyperborea* est plus proche de la structure attendue sous

l'hypothèse de processus purement stochastiques (dérive, migration indépendante de l'espèce considérée) que la structure des communautés de *L. digitata* qui semble résulter plutôt d'une dispersion limitée et/ou de l'action de filtres environnementaux. Enfin, l'émergence d'une SGDC positive est quasi systématique dans les communautés dominées par *L. hyperborea* et beaucoup plus variable dans les communautés dominées par *L. digitata*, ce qui suggère également que les processus qui façonnent la biodiversité dans les communautés dominées par *L. hyperborea* seraient plus stochastiques que ceux qui façonnent la biodiversité dans les communautés dominées par *L. digitata*. Ainsi, l'organisation de la biodiversité dans les communautés dominées par *L. hyperborea* se rapprocherait plus de la structure attendue sous un modèle neutre tandis que dans les communautés dominées par *L. digitata* elle semblerait s'expliquer plutôt par une dispersion limitée et/ou des filtres environnementaux. De manière intéressante, les études menées dans l'objectif de distinguer l'importance relative des processus qui façonnent la biodiversité semblent indiquer que dans les zones tempérées, l'assemblage des communautés résultent de l'action de filtres environnementaux et/ou d'une dispersion limitée (Gilbert & Lechowicz, 2004; Cottenie 2005; Meynard & Quinn 2008) tandis que la biodiversité dans les systèmes tropicaux semble plutôt s'expliquer par des processus neutres (e.g. Tuomisto et al. 2003; Cottenie 2005; Keppel et al. 2010). En accord avec la tendance qui se dégage de ces études, comme la plupart des communautés des milieux tempérés, la biodiversité des communautés dominées par *L. digitata* semble façonnée par une dispersion limitée et/ou des filtres environnementaux. En revanche, l'organisation de la biodiversité dans les communautés dominées par *L. hyperborea* se rapproche plus de la structure attendue sous un modèle neutre, comme dans la plupart des systèmes tropicaux. Ce résultat n'est peut-être pas si étonnant étant donné que contrairement à la plupart des taxons qui arborent leur maximum de diversité dans les tropiques (revu, entre autres, par Gaston 2000), la diversité des macroalgues exhibe un gradient latitudinal original avec un maximum de diversité le long des côtes européennes (Kerswell 2006 ; Keith et al. sous presse).



## Références bibliographiques

- Adl, S.M., Simpson, A.G.B., Lane, C.E., Lukeš, J., Bass, D., Bowser, S.S., Brown, M.W., Burki, F., Dunthorn, M., Hampl, V., Heiss, A., Hoppenrath, M., Lara, E., Le Gall, L., Lynn, D.H., McManus, H., Mitchell, E.A.D., Mozley-Stanridge, S.E., Parfrey, L.W., Pawlowski, J., Rueckert, S., Shadwick, L., Schoch, C.L., Smirnov, A. & Spiegel, F.W. (2012) The revised classification of Eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **59**, 429-514.
- Adler, P.B., HilleRisLambers, J. & Levine, J.M. (2007) A niche for neutrality. *Ecology Letters*, **10**, 95-104.
- Airoidi, L. & Beck, M.W. (2007) Loss, status and trends for coastal marine habitats of Europe. *Oceanography and Marine Biology: an annual review*, **45**, 345-405.
- Alberto, F., Raimondi, P.T., Reed, D.C., Coelho, N.C., Leblois, R., Whitmer, A. & Serrão, E.A. (2010) Habitat continuity and geographic distance predict population genetic differentiation in giant kelp. *Ecology*, **91**, 49-56.
- Amarasekare, P. (2000) The geometry of coexistence. *Biological Journal of the Linnean Society*, **71**, 1-31.
- Antonovics, J. (1976) The input from population genetics: "the new ecological genetics". *Systematic Botany*, **1**, 233-245.
- Antonovics, J. (1992) Toward community genetics. *Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution, and genetics* (ed. by R.S. Fritz and E.L. Simms), pp. 426-449. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Antonovics, J. (2003) Toward community genomics? *Ecology*, **84**, 598-601.
- Araújo, M.B. & New, M. (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 42-47.
- Arrhenius, O. (1921) Species and area. *Journal of Ecology*, **9**, 95-99.
- Arzel, P. (1998) *Les laminaires sur les côtes bretonnes: évolution de l'exploitation et de la flottille de pêche, état actuel et perspectives*. IFREMER, Plouzané, France.
- Assis, J., Coelho, N.C., Alberto, F., Valero, M., Raimondi, P., Reed, D. & Serrão, E.A. (2013) High and distinct range-edge genetic diversity despite local bottlenecks. *PLoS ONE*, **8**, e68646.
- Badano, E.I., Jones, C.G., Cavieres, L.A. & Wright, J.P. (2006) Assessing impacts of ecosystem engineers on community organization: a general approach illustrated by effects of a high-Andean cushion plant. *Oikos*, **115**, 369-385.

- Barradas, A., Alberto, F., Engelen, A.H. & Serrão, E.A. (2011) Fast sporophyte replacement after removal suggests banks of latent microscopic stages of *Laminaria ochroleuca* (Phaeophyceae) in tide pools in northern Portugal. *Cahiers de Biologie Marine*, **52**, 435-439.
- Bartsch, I., Wiencke, C. & Laepple, T. (2012) Global seaweed biogeography under a changing climate: the prospected effects of temperature. *Seaweed Biology* (ed. by C. Wiencke and K. Bischof), pp. 383-406. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Bartsch, I., Vogt, J., Pehlke, C. & Hanelt, D. (2013) Prevailing sea surface temperatures inhibit summer reproduction of the kelp *Laminaria digitata* at Helgoland (North Sea). *Journal of Phycology*, **49**, 1061-1073.
- Bartsch, I., Wiencke, C., Bischof, K., Buchholz, C.M., Buck, B.H., Eggert, A., Feuerpfeil, P., Hanelt, D., Jacobsen, S. & Karez, R. (2008) The genus *Laminaria* sensu lato: recent insights and developments. *European Journal of Phycology*, **43**, 1-86.
- Becheler, R., Hily, C., Grall, J., Maguer, M. & Arnaud-Haond, S. (soumis à *Evolutionary Applications*) Genetic, not genotypic, diversity promotes demographic stability in a key ecosystem.
- Billot, C., Engel, C.R., Rousvoal, S., Kloareg, B. & Valero, M. (2003) Current patterns, habitat discontinuities and population genetic structure: the case of the kelp *Laminaria digitata* in the English Channel. *Marine Ecology Progress Series*, **253**, 1-121.
- Birkett, D.A., Maggs, C.A., Dring, M.J., Boaden, P.J.S. & Seed, R. (1998) Infralittoral reef biotopes with kelp species (volume VII). An overview of dynamic and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. Scottish Association of Marine Sciences (UK Marine SACs Project), 174 pages.
- Bixler, H.J. & Porse, H. (2011) A decade of change in the seaweed hydrocolloids industry. *Journal of Applied Phycology*, **23**, 321-335.
- Blight, A. & Thompson, R. (2008) Epibiont species richness varies between holdfasts of a northern and a southerly distributed kelp species. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, **88**, 469-475.
- Boisrobert, A. (2012) *Etude des variations saisonnières et spatiales des communautés de macroalgues associées à Laminaria hyperborea*. Rapport de stage de master, Ecole supérieure d'Agriculture d'Angers.
- Breeman, A. (1988) Relative importance of temperature and other factors in determining geographic boundaries of seaweeds: experimental and phenological evidence. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, **42**, 199-241.

- Bunker, F.S.D., Brodie, J.A., Maggs, C.A. & Bunker, A.R. (2010) *Seasearch guide to seaweeds of Britain and Ireland*. Marine Conservation Society, Ross-on-Wye, UK.
- Cabioch, L. (1968) Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cahiers de Biologie Marine*, **9**, 493-720.
- Carney, L.T. (2009) *The biology of kelp gametophyte banks in a southern California kelp forest*. San Diego State University, San Diego, CA.
- Carney, L.T. (2011) A multispecies laboratory assessment of rapid sporophyte recruitment from delayed kelp gametophytes. *Journal of Phycology*, **47**, 1-8.
- Castric-Fey, A. (2001) *La vie sous-marine en Bretagne: découverte des fonds rocheux*. Biotope, Mèze, France.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E. & Hobbie, S.E. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**, 234-242.
- Chapman, A.R.O. (1986) Population and community ecology of seaweeds. *Advances in Marine Biology* (ed. by Elsevier), pp. 1-161. Academic Press Inc, London, Great Britain.
- Chase, J.M. (2007) Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 17430-17434.
- Chase, J.M. (2010) Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*, **328**, 1388-1391.
- Chase, J.M. & Myers, J.A. (2011) Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological sciences*, **366**, 2351-2363.
- Chase, J.M., Biro, E.G., Ryberg, W.A. & Smith, K.G. (2009) Predators temper the relative importance of stochastic processes in the assembly of prey metacommunities. *Ecology Letters*, **12**, 1210-1218.
- Chase, J.M., Kraft, N.J., Smith, K.G., Vellend, M. & Inouye, B.D. (2011) Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in  $\alpha$ -diversity. *Ecosphere*, **2**, 1-11.
- Chave, J. (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 241-253.
- Christie, H., Fredriksen, S. & Rinde, E. (1998) Regrowth of kelp and colonization of epiphyte and fauna community after kelp trawling at the coast of Norway. *Hydrobiologia*, **375**, 49-58.

- Christie, H., Jorgensen, N.M., Norderhaug, K.M. & Waage-Nielsen, E. (2003) Species distribution and habitat exploitation of fauna associated with kelp (*Laminaria hyperborea*) along the Norwegian coast. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, **83**, 687-699.
- Clark, J.S. (2009) Beyond neutral science. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 8-15.
- Cleary, D.F.R., Fauvelot, C., Genner, M.J., Menken, S.B.J. & Mooers, A.Ø. (2006) Parallel responses of species and genetic diversity to El Niño Southern Oscillation-induced environmental destruction. *Ecology Letters*, **9**, 304-310.
- Clinchy, M. (1997) Does immigration "rescue" populations from extinction? Implications regarding movement corridors and the conservation of mammals. *Oikos*, **80**, 618-622.
- Coelho, S.M., Peters, A.F., Charrier, B., Roze, D., Destombe, C., Valero, M. & Cock, J.M. (2007) Complex life cycles of multicellular eukaryotes: new approaches based on the use of model organisms. *Gene*, **406**, 152-170.
- Coleman, F.C. & Williams, S.L. (2002) Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 40-44.
- Coleman, M.A., Roughan, M., Macdonald, H.S., Connell, S.D., Gillanders, B.M., Kelaher, B.P. & Steinberg, P.D. (2011) Variation in the strength of continental boundary currents determines continent-wide connectivity in kelp. *Journal of Ecology*, **99**, 1026-1032.
- Convention sur la diversité biologique (1992). [Http://Www.Cbd.Int/Doc/Legal/Cbd-Fr.Pdf](http://www.Cbd.Int/Doc/Legal/Cbd-Fr.Pdf)
- Connell, S.D., Russell, B.D., Turner, D.J., Shepherd, S.A., Kildea, T., Miller, D., Airoidi, L. & Cheshire, A. (2008) Recovering a lost baseline: missing kelp forests from a metropolitan coast. *Marine Ecology Progress Series*, **360**, 63-72.
- Cosse, A., Potin, P. & Leblanc, C. (2009) Patterns of gene expression induced by oligoguluronates reveal conserved and environment-specific molecular defense responses in the brown alga *Laminaria digitata*. *New Phytologist*, **182**, 239-250.
- Cosson, J. (1978) *Recherches morphogénétiques et écophysiological sur la Phéophycée Laminaria digitata (L) Lamouroux*. Université de Caen, France.
- Cottenie, K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, **8**, 1175-1182.
- Couvet, D. & Teyssède-Couvet, A. (2010) *Ecologie et biodiversité, des populations aux socioécosystèmes*. Belin, Paris, France.
- Crow, J.F. & Kimura, M. (1970) *An introduction to population genetics theory*. Harper & Row, New York, USA.

- Darwin, C. (1909) *The voyage of the Beagle*. P.F. Collier & Son Company, New York, USA.
- Davies, T.J., Barraclough, T.G., Savolainen, V. & Chase, M.W. (2004) Environmental causes for plant biodiversity gradients. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **359**, 1645-1656.
- Dayton, P.K. (1985) Ecology of kelp communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**, 215-245.
- Dayton, P.K., Tegner, M.J., Parnell, P.E. & Edwards, P.B. (1992) Temporal and spatial patterns of disturbance and recovery in a kelp forest community. *Ecological Monographs*, **62**, 421-445.
- De Clerck, O., Guiry, M., Leliaert, F., Samyn, Y. & Verbruggen, H. (2013) Algal taxonomy: a road to nowhere? *Journal of Phycology*, **49**, 215-225.
- Delebecq, G., Davoult, D., Menu, D., Janquin, M.-A., Dauvin, J.-C. & Gevaert, F. (2013) Influence of local environmental conditions on the seasonal acclimation process and the daily integrated production rates of *Laminaria digitata* (Phaeophyta) in the English Channel. *Marine Biology*, **160**, 503-517.
- Derrien-Courtel, S., Le Gal, A. & Grall, J. (2013) Regional-scale analysis of subtidal rocky shore community. *Helgoland Marine Research*, **67**, 697-712.
- Destombe, C. & Oppliger, L.V. (2011) Male gametophyte fragmentation in *Laminaria digitata*: a life history strategy to enhance reproductive success. *Cahiers de Biologie Marine*, **52**, 385-394.
- Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, Å. & Roy, D.B. (2012) Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change*, **2**, 121-124.
- Dieck, I. tom, (1993) Temperature tolerance and survival in darkness of kelp gametophytes (Laminariales, Phaeophyta): ecological and biogeographical implications. *Marine Ecology Progress Series*, **100**, 253-253.
- Díez, I., Mugerza, N., Santolaria, A., Ganzedo, U. & Gorostiaga, J.M. (2012) Seaweed assemblage changes in the eastern Cantabrian Sea and their potential relationship to climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **99**, 108-120.
- Dixon, P.S. & Irvine, L.M. (1977) *Seaweeds of the British Isles, vol. 1, Rhodophyta, pt. 1., Introduction, Nemaliales, Gigartinales*. British Museum (Natural History), London, UK.
- Dring, M. (1984) Photoperiodism and phycology. *Progress in Phycological Research*, **3**, 159-192.

- Durrant, H., Burrige, C.P., Kelaher, B.P., Barrett, N.S., Edgar, G.J. & Coleman, M.A. (sous presse dans *Conservation Biology*) Implications of macroalgal isolation by distance for networks of marine protected areas.
- Eckert, C.G., Samis, K.E. & Loughheed, S.C. (2008) Genetic variation across species' geographical ranges: the central–marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*, **17**, 1170-1188.
- Edwards, M.S. (1999) Using *in situ* substratum sterilization and fluorescence microscopy in studies of microscopic stages of marine macroalgae. *Hydrobiologia*, **398**, 253-259.
- Edwards, M.S. (2000) The role of alternate life-history stages of a marine macroalga: a seed bank analogue? *Ecology*, **81**, 2404-2415.
- Eggert, A. (2012) Seaweed responses to temperature. *Seaweed Biology* (ed. by C. Wiencke and K. Bischof), pp. 47-66. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Eriksson, B.K., Johansson, G. & Snoeijs, P. (2002) Long-term changes in the macroalgal vegetation of the inner Gullma fjord, Sweddish Skagerrak coast. *Journal of Phycology*, **38**, 284-296.
- Estes, J.A., Duggins, D.O. & Rathbun, G.B. (1989) The ecology of extinctions in kelp forest communities. *Conservation Biology*, **3**, 252-264.
- Etienne, R.S. & Olf, H. (2004) A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory. *Ecology Letters*, **7**, 170-175.
- Evanno, G., Castella, E., Antoine, C., Paillat, G. & Goudet, J. (2009) Parallel changes in genetic diversity and species diversity following a natural disturbance. *Molecular Ecology*, **18**, 1137-1144.
- Feldmann, J. (1954) Inventaire de la flore marine de Roscoff: algues, champignons, lichens et spermatophytes. *Travaux de la station biologique de Roscoff, supplément 6*, 152 pages.
- Fisher, R.A. (1922) On the dominance ratio. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, **42**, 321-341.
- Fisher, R.A. (1930) *The genetical theory of natural selection*, Oxford, UK.
- Fraser, C., Thiel, M., Spencer, H. & Waters, J. (2010) Contemporary habitat discontinuity and historic glacial ice drive genetic divergence in Chilean kelp. *BMC Evolutionary Biology*, **10**, 203-215.
- Freshwater, D.W., Fredericq, S., Butler, B.S., Hommersand, M.H. & Chase, M.W. (1994) A gene phylogeny of the red algae (Rhodophyta) based on plastid rbcL. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **91**, 7281-7285.

- Gallon, R. (2013) *Diversité, structure et fonctions des communautés à Rhodophytes en Bretagne*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Gaston, K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220-227.
- Gayral, P. & Cosson, J. (1973) *Exposé synoptique des données biologiques sur la laminaire digitée Laminaria digitata*. Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture.
- Geoffroy, A., Le Gall, L. & Destombe, C. (2012) Cryptic introduction of the red alga *Polysiphonia morrowii* Harvey (Rhodomelaceae, Rhodophyta) in the North Atlantic Ocean highlighted by a DNA barcoding approach. *Aquatic Botany*, **100**, 67-71.
- Gibson, D.J., Allstadt, A.J., Baer, S.G. & Geisler, M. (2012) Effects of foundation species genotypic diversity on subordinate species richness in an assembling community. *Oikos*, **121**, 406-507.
- Gilbert, B. & Lechowicz, M.J. (2004) Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 7651-7656.
- Greville, R.K. (1830) *Algae britannicae, or descriptions of the marine and other inarticulated plants of the British islands, belonging to the order Algae: with plates illustrative of the genera*. MacLachlan & Stewart, UK.
- Grulois, D. (2010) *Etude de la dispersion et du recrutement à différentes échelles spatiales chez Undaria pinnatifida, une macro-algue introduite le long des côtes bretonnes*. Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Grulois, D., Lévêque, L., Viard, F., Frangouides, K. & Valero, M. (2011) Mosaic genetic structure and sustainable establishment of the invasive kelp *Undaria pinnatifida* within a bay (Bay of St-Malo, Brittany). *Cahiers de Biologie Marine*, **52**, 485-498.
- Guiry, M.D. & Guiry, G.M. (2014) AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>.
- Hairston, N.G.J., Ellner, S. & Kearns, C.M. (1996) Overlapping generations: the storage effect and the maintenance of biotic diversity. *Population dynamics in ecological space and time* (ed. by O.E.J. Rhodes, R.K. Chesser and M.H. Smith), pp. 109-145. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Haldane, J.B.S. (1927) A mathematical theory of natural and artificial selection, part V: selection and mutation. *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, **23**, 838-844.
- Haldane, J.B.S. (1932) *The causes of evolution*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

- Hampe, A. & Petit, R.J. (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, **8**, 461-467.
- Hamrick, J. & Godt, M. (1996) Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **351**, 1291-1298.
- Hardin, G. (1960) The competitive exclusion principle. *Science*, **131**, 1292-1297.
- Hardy, G.H. (1908) Mendelian proportions in a mixed population. *Science*, **28**, 49-50.
- Harley, C.D., Anderson, K.M., Demes, K.W., Jorve, J.P., Kordas, R.L., Coyle, T.A. & Graham, M.H. (2012) Effects of climate change on global seaweed communities. *Journal of Phycology*, **48**, 1064-1078.
- Harley, C.D., Randall Hughes, A., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L. & Williams, S.L. (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, **9**, 228-241.
- Harper, J.L. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, New York, NY.
- Harris, H. (1966) Enzyme polymorphisms in man. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **164**, 298-310.
- Hawkins, S. & Harkin, E. (1985) Preliminary canopy removal experiments in algal dominated communities low on the shore and in the shallow subtidal on the Isle of Man. *Botanica Marina*, **28**, 223-230.
- He, T., Lamont, B.B., Krauss, S.L., Enright, N.J. & Miller, B.P. (2008) Covariation between intraspecific genetic diversity and species diversity within a plant functional group. *Journal of Ecology*, **96**, 956-961.
- Helmuth, B.S. & Hofmann, G.E. (2001) Microhabitats, thermal heterogeneity, and patterns of physiological stress in the rocky intertidal zone. *The Biological Bulletin*, **201**, 374-384.
- Hewitt, G. (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, **405**, 907-913.
- Hind, K.R. & Saunders, G.W. (2013) A molecular phylogenetic study of the tribe Corallineae (Corallinales, Rhodophyta) with an assessment of genus-level taxonomic features and descriptions of novel genera. *Journal of Phycology*, **49**, 103-114.
- Hiscock, K., Southward, A., Tittley, I. & Hawkins, S. (2004) Effects of changing temperature on benthic marine life in Britain and Ireland. *Aquatic Conservation*, **14**, 333-362.
- Hock, Z., Szövényi, P., Schneller, J.J., Tóth, Z. & Urmi, E. (2008) Bryophyte diaspore bank: a genetic memory? Genetic structure and genetic diversity of surface populations and diaspore bank in the liverwort *Mannia fragrans* (Aytoniaceae). *American Journal of Botany*, **95**, 542-548.

- Hoek, C. van den (1982) The distribution of benthic marine algae in relation to the temperature regulation of their life histories. *Biological Journal of the Linnean Society*, **18**, 81-144.
- Hoffmann, A.J. & Santelices, B. (1991) Banks of algal microscopic forms: hypotheses on their functioning and comparisons with seed banks. *Marine Ecology Progress Series*, **79**, 185-194.
- Hollingsworth, P.M., Forrest, L.L., Spouge, J.L., Hajibabaei, M., Ratnasingham, S., van der Bank, M., Chase, M.W., Cowan, R.S., Erickson, D.L. & Fazekas, A.J. (2009) A DNA barcode for land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 12794-12797.
- Hu, Z., Guiry, M.D. & Duan, D. (2009) Using the ribosomal internal transcribed spacer (ITS) as a complement marker for species identification of red macroalgae. *Hydrobiologia*, **635**, 279-287.
- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hughes, J.S. & Otto, S.P. (1999) Ecology and the evolution of biphasic life cycles. *The American Naturalist*, **154**, 306-320.
- Hughes, L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 56-61.
- Hughes, T.P., Bellwood, D.R., Folke, C., Steneck, R.S. & Wilson, J. (2005) New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 380-386.
- Husa, V., Sjøtun, K., Brattenborg, N. & Lein, T.E. (2008) Changes of macroalgal biodiversity in sublittoral sites in southwest Norway: impact of an introduced species or higher temperature? *Marine Biology Research*, **4**, 414-428.
- Huston, M.A. (1994) *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, pp. 415-427.
- Johnson, G.B. (1973) Relationship of enzyme polymorphism to species diversity. *Nature*, **242**, 193-194.
- Johnson, M.T. & Stinchcombe, J.R. (2007) An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 250-257.

- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69**, 373-386.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, **78**, 1946-1957.
- Kain, J.M. (1979) A view of the genus *Laminaria*. *Oceanography and Marine Biology: an annual review*, **17**, 101-161.
- Karlin, A.A., Guttman, S.I. & Rathbun, S.L. (1984) Spatial autocorrelation analysis of heterozygosity and geographic distribution in populations of *Desmognathus fuscus* (Amphibia: Plethodontidae). *Copeia*, **2**, 343-356.
- Kassen, R. (2002) The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**, 173-190.
- Kawecki, T.J. & Ebert, D. (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, **7**, 1225-1241.
- Keith, S.A., Kerswell, A.P. & Connolly, S.R. (sous presse) Global diversity of marine macroalgae: environmental conditions explain less variation in the tropics. *Global Ecology and Biogeography*, DOI: 10.1111/geb.12132.
- Kelly, R.P. & Palumbi, S.R. (2010) Genetic structure among 50 species of the northeastern Pacific rocky intertidal community. *PLoS ONE*, **5**, e8594.
- Keppel, G., Buckley, Y.M. & Possingham, H.P. (2010) Drivers of lowland rain forest community assembly, species diversity and forest structure on islands in the tropical South Pacific. *Journal of Ecology*, **98**, 87-95.
- Kerswell, A.P. (2006) Global biodiversity patterns of benthic marine algae. *Ecology*, **87**, 2479-2488.
- Kimura, M. (1968) Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, **217**, 624-626.
- Kimura, M. & Weiss, G.H. (1964) The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics*, **49**, 561-576.
- Kinlan, B.P. & Gaines, S.D. (2003) Propagule dispersal in marine and terrestrial environments: a community perspective. *Ecology*, **84**, 2007-2020.
- Kinlan, B.P., Gaines, S.D. & Lester, S.E. (2005) Propagule dispersal and the scales of marine community process. *Diversity and Distributions*, **11**, 139-148.
- Krebs, C.J. (2001) *Ecology*. Benjamin Cummings, San Francisco, CA.
- Krueger-Hadfield, S., Roze, D., Mauger, S. & Valero, M. (2013) Intergametophytic selfing and microgeographic genetic structure shape populations of the intertidal red seaweed *Chondrus crispus*. *Molecular Ecology*, **22**, 3242-3260.

- Krumhansl, K.A. & Scheibling, R.E. (2012) Production and fate of kelp detritus. *Marine Ecology Progress Series*, **467**, 281-302.
- Kützing, F.T. (1843) *Phycologia Generalis: oder, Anatomie, physiologie und systemkunde der tange*. FA Brockhaus, Leipzig, Gemrany.
- L'Hardy-Halos, M., Castric-Fey, A., Girard-Descatoire, A. & Lafargue, F. (1973) Recherches en scaphandre autonome sur le peuplement végétal du substrat rocheux: L'Archipel de Glénan. *Bulletin de la Société. Scientifique de Bretagne*, **48**, 103-128.
- Ladah, L.B., Zertuche-González, J.A. & Hernández-Carmona, G. (1999) Giant kelp (*Macrocystis pyrifera*, Phaeophyceae) recruitment near its southern limit in Baja California after mass disappearance during ENSO 1997–1998. *Journal of Phycology*, **35**, 1106-1112.
- Lamy, T. (2011) *De la génétique des populations à l'écologie des communautés : le cas des mollusques d'eau douce aux Antilles françaises*. Université Montpellier 2, Montpellier, France.
- Lamy, T., Jarne, P., Laroche, F., Pointier, J.-P., Huth, G., Segard, A. & David, P. (2013) Variation in habitat connectivity generates positive correlations between species and genetic diversity in a metacommunity. *Molecular Ecology*, **22**, 4445-4456.
- Le Gall, L. & Saunders, G.W. (2010) DNA barcoding is a powerful tool to uncover algal diversity: a case study of the Phylloporaceae (Gigartinales, Rhodophyta) in the Canadian flora. *Journal of Phycology*, **46**, 374-389.
- Leblanc, C., Schaal, G., Cosse, A., Destombe, C., Valero, M., Riera, P. & Potin, P. (2011) Trophic and biotic interactions in *Laminaria digitata* beds: which factors could influence the persistence of marine kelp forests in northern Brittany? *Cahiers de Biologie Marine*, **52**, 415-427.
- Leclerc, J.-C. (2013) *Biodiversité, structure et fonctionnement trophique des communautés associées à Laminaria hyperborea, en conditions naturelles et exploitées, en Bretagne*. Université Pierre et Marie Curie,
- Leclerc, J.-C., Riera, P., Laurans, M., Leroux, C., Lévêque, L. & Davoult, D. (soumis à *Estuarine, Coastal and Shelf Science*) Community, trophic structure and functioning in two contrasting *Laminaria hyperborea* forests.
- Leibold, M.A. & McPeck, M.A. (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, **87**, 1399-1410.

- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J., Hoopes, M., Holt, R., Shurin, J., Law, R. & Tilman, D. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601-613.
- Levins, R. (1968) *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Lewontin, R.C. & Hubby, J.L. (1966) A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, **54**, 595-609.
- Lima, F.P. & Wetthey, D.S. (2012) Three decades of high-resolution coastal sea surface temperatures reveal more than warming. *Nature Communications*, **3**, 704.
- Lima, F.P., Ribeiro, P.A., Queiroz, N., Hawkins, S.J. & Santos, A.M. (2007) Do distributional shifts of northern and southern species of algae match the warming pattern? *Global Change Biology*, **13**, 2592-2604.
- Lobban, C.S. & Harrison, P.J. (1994) *Seaweed ecology and physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Logue, J.B., Mouquet, N., Peter, H. & Hillebrand, H. (2011) Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**, 482-491.
- Lotka, A.J. (1925) *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins, Baltimore, MD.
- Lüning, K. (1990) *Seaweeds: their environment, biogeography, and ecophysiology*. Wiley, New York.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, **101**, 377-385.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Maggs, C.A., Le Gall, L., Mineur, F., Provan, J. & Saunders, G.W. (2013) *Fredericqia deveauniensis*, gen. et sp. nov. (Phylloporaceae, Rhodophyta), a new cryptogenic species. *Cryptogamie Algologie*, **34**, 273-296.
- Maggs, C.A., Castilho, R., Foltz, D., Henzler, C., Jolly, M.T., Kelly, J., Olsen, J., Perez, K.E., Stam, W. & Väinölä, R. (2008) Evaluating signatures of glacial refugia for North Atlantic benthic marine taxa. *Ecology*, **89**, S108-S122.
- Mann, K.H. (1973) Seaweeds: their productivity and strategy for growth *Science*, **182**, 975-981.

- Martínez, E.A., Cárdenas, L. & Pinto, R. (2003) Recovery and genetic diversity of the intertidal kelp *Lessonia nigrescens* (Phaeophyceae) 20 years after El Niño 1982/83. *Journal of Phycology*, **39**, 504-508.
- Massa, S.I., Paulino, C.M., Serrão, E.A., Duarte, C.M. & Arnaud-Haond, S. (2013) Entangled effects of allelic and clonal (genotypic) richness in the resistance and resilience of experimental populations of the seagrass *Zostera noltii* to diatom invasion. *BMC Ecology*, **13**, 39.
- McCue, K. & Holtsford, T. (1998) Seed bank influences on genetic diversity in the rare annual *Clarkia springvillensis* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, **85**, 30-30.
- McDevit, D.C. & Saunders, G.W. (2010) A DNA barcode examination of the Laminariaceae (Phaeophyceae) in Canada reveals novel biogeographical and evolutionary insights. *Phycologia*, **49**, 235-248.
- Méléder, V., Populus, J., Guillaumont, B., Perrot, T. & Mouquet, P. (2010) Predictive modelling of seabed habitats: case study of subtidal kelp forests on the coast of Brittany, France. *Marine Biology*, **157**, 1525-1541.
- Merzouk, A. & Johnson, L.E. (2011) Kelp distribution in the northwest Atlantic Ocean under a changing climate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **400**, 90-98.
- Meynard, C.N. & Quinn, J. (2008) Bird metacommunities in temperate South American forest: vegetation structure, area, and climate effects. *Ecology*, **89**, 981-990.
- Meynard, C.N., Lavergne, S., Boulangéat, I., Garraud, L., Es, J., Mouquet, N. & Thuiller, W. (2013) Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. *Journal of Biogeography*, **40**, 1560-1571.
- Millenium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and human well-being*. Island Press Washington, DC.
- Moritz, C. & Cicero, C. (2004) DNA barcoding: promise and pitfalls. *PLoS Biology*, **2**, e354.
- Müller, R., Laepple, T., Bartsch, I. & Wiencke, C. (2009) Impact of oceanic warming on the distribution of seaweeds in polar and cold-temperate waters. *Botanica Marina*, **52**, 617-638.
- Nei, M. (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, **89**, 583-590.
- Nguyen-Van-Yen, B. (2013) *Study of the relations between species diversity and genetic diversity by modelling of a community subjected to bottlenecks*. Rapport de stage de licence, Ecole Normale Supérieure d'Ulm, Paris.

- Norton, T. & Burrows, E. (1969) Studies on marine algae of the British Isles. 7. *Saccorhiza polyschides* (Lightf.) Batt. *British Phycological Journal*, **4**, 19-53.
- Nybom, H. (2004) Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology*, **13**, 1143-1155.
- Odat, N., Hellwig, F.H., Jetschke, G. & Fischer, M. (2010) On the relationship between plant species diversity and genetic diversity of *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) within and between grassland communities. *Journal of Plant Ecology*, **3**, 41-48.
- Oppliger, L.V., Correa, J.A., Engelen, A.H., Tellier, F., Vieira, V., Faugeron, S., Valero, M., Gomez, G. & Destombe, C. (2012) Temperature effects on gametophyte life-history traits and geographic distribution of two cryptic kelp species. *PLoS ONE*, **7**, e39289.
- Palumbi, S.R. (2004) Marine reserves and ocean neighborhoods: the spatial scale of marine populations and their management. *Annual Review of Environment and Resources*, **29**, 31-68.
- Parke, M. (1948) Studies on British Laminariaceae. I. Growth in *Laminaria Saccharina* (L.) Lamour. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **27**, 651-709.
- Patrimoine Naturel de l'Iroise (2005). In: *Richesses de l'Iroise, Mission pour un parc marin*
- Payo, D.A., Leliaert, F., Verbruggen, H., D'hondt, S., Calumpong, H.P. & De Clerck, O. (2013) Extensive cryptic species diversity and fine-scale endemism in the marine red alga *Portieria* in the Philippines. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **280**, 20122660.
- Pereira, T.R., Engelen, A.H., Pearson, G.A., Serrão, E.A., Destombe, C. & Valero, M. (2011) Temperature effects on the microscopic haploid stage development of *Laminaria ochroleuca* and *Sacchoriza polyschides*, kelps with contrasting life histories. *Cahiers de Biologie Marine*, **52**, 395-403.
- Pérez, R. (1971) Ecologie, croissance et regeneration, teneurs an acide alginique de *Laminaria digitata* sur les cotes francaises de la Manche. In: *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, pp. 287-346.
- Pinsky, M.L., Worm, B., Fogarty, M.J., Sarmiento, J.L. & Levin, S.A. (2013) Marine taxa track local climate velocities. *Science*, **341**, 1239-1242.
- Provan, J. & Bennett, K. (2008) Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 564-571.

- Provan, J. & Maggs, C.A. (2012) Unique genetic variation at a species' rear edge is under threat from global climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 39-47.
- Provan, J., Wattier, R.A. & Maggs, C.A. (2005) Phylogeographic analysis of the red seaweed *Palmaria palmata* reveals a Pleistocene marine glacial refugium in the English Channel. *Molecular Ecology*, **14**, 793-803.
- Raffin, C. (2003) *Bases biologiques et écologiques de la conservation du milieu marin en mer d'Iroise*. Université de Bretagne occidentale, Brest.
- Ragan, M.A., Bird, C.J., Rice, E.L., Gutell, R.R., Murphy, C.A. & Singh, R.K. (1994) A molecular phylogeny of the marine red algae (Rhodophyta) based on the nuclear small-subunit rRNA gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **91**, 7276-7280.
- Raybaud, V., Beaugrand, G., Goberville, E., Delebecq, G., Destombe, C., Valero, M., Davoult, D., Morin, P. & Gevaert, F. (2013) Decline in kelp in west Europe and climate. *PLoS ONE*, **8**, e66044.
- Retière, C. (1979) *Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normanno-breton*. Université de Caen, France.
- Robinson, J.D., Diaz-Ferguson, E., Poelchau, M.F., Pennings, S., Bishop, T.D. & Wares, J. (2010) Multiscale diversity in the marshes of the Georgia Coastal Ecosystems LTER. *Estuaries and Coasts*, **33**, 865-877.
- Rosenzweig, M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Santelices, B. (1990) Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, **28**, 177-276.
- Saunders, G.W. (2005) Applying DNA barcoding to red macroalgae: a preliminary appraisal holds promise for future applications. *Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological sciences*, **360**, 1879-1888.
- Saunders, G.W. & Lehmkuhl, V.K. (2005) Molecular divergence and morphological diversity among four cryptic species of *Plocamium* (Plocamiales, Florideophyceae) in northern Europe. *European Journal of Phycology*, **40**, 293-312.
- Saunders, G.W. & McDevit, D.C. (2013) DNA barcoding unmasks overlooked diversity improving knowledge on the composition and origins of the Churchill algal flora. *BMC Ecology*, **13**.
- Sauvageau, C. (1918) *Recherches sur les Laminaires des côtes de France*, Paris.

- Sherwood, A.R., Sauvage, T., Kurihara, A., Conklin, K.Y. & Presting, G.G. (2010) A comparative analysis of COI, LSU and UPA marker data for the Hawaiian florideophyte Rhodophyta: implications for DNA barcoding of red algae. *Cryptogamie Algologie*, **31**, 451-465.
- Silberfeld, T., Leigh, J.W., Verbruggen, H., Cruaud, C., De Reviers, B. & Rousseau, F. (2010) A multi-locus time-calibrated phylogeny of the brown algae (Heterokonta, Ochrophyta, Phaeophyceae): investigating the evolutionary nature of the “brown algal crown radiation”. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **56**, 659-674.
- Simpson, E.H. (1949) Measurement of diversity. *Nature*, **163**, 688.
- Smale, D.A., Kendrick, G.A. & Wernberg, T. (2011) Subtidal macroalgal richness, diversity and turnover, at multiple spatial scales, along the southwestern Australian coastline. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **91**, 224-231.
- Smale, D.A., Burrows, M.T., Moore, P., O'Connor, N. & Hawkins, S.J. (2013) Threats and knowledge gaps for ecosystem services provided by kelp forests: a northeast Atlantic perspective. *Ecology and Evolution*, **3**, 4016-4038.
- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A.L. & Lourie, S.A. (2007) Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience*, **57**, 573-583.
- Steneck, R.S., Graham, M.H., Bourque, B.J., Corbett, D., Erlandson, J.M., Estes, J.A. & Tegner, M.J. (2002) Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environmental Conservation*, **29**, 436-459.
- Struebig, M.J., Kingston, T., Petit, E.J., Le Comber, S.C., Zubaid, A., Mohd-Adnan, A. & Rossiter, S.J. (2011) Parallel declines in species and genetic diversity in tropical forest fragments. *Ecology Letters*, **14**, 582-590.
- Taberlet, P., Zimmermann, N.E., Englisch, T., Tribsch, A., Holderegger, R., Alvarez, N., Niklfeld, H., Coldea, G., Mirek, Z., Moilanen, A., Ahlmer, W., Marsan, P.A., Bona, E., Bovio, M., Choler, P., Cieślak, E., Colli, L., Cristea, V., Dalmás, J.-P., Frajman, B., Garraud, L., Gaudeul, M., Gielly, L., Gutermann, W., Jogan, N., Kagalo, A.A., Korbecka, G., Küpfer, P., Lequette, B., Letz, D.R., Manel, S., Mansion, G., Marhold, K., Martini, F., Negrini, R., Niño, F., Paun, O., Pellicchia, M., Perico, G., Piękoś-Mirkowa, H., Prosser, F., Puşcaş, M., Ronikier, M., Scheuerer, M., Schneeweiss, G.M., Schönswetter, P., Schrott-Ehrendorfer, L., Schüpfer, F., Selvaggi, A., Steinmann, K., Thiel-Egenter, C., van Loo, M., Winkler, M., Wohlgemuth, T., Wraber, T., Gugerli, F. & IntraBioDiv, C. (2012) Genetic diversity in widespread

- species is not congruent with species richness in alpine plant communities. *Ecology Letters*, **15**, 1439-1448.
- Tellier, F., Meynard, A.P., Correa, J.A., Faugeron, S. & Valero, M. (2009) Phylogeographic analyses of the 30° S south-east Pacific biogeographic transition zone establish the occurrence of a sharp genetic discontinuity in the kelp *Lessonia nigrescens*: Vicariance or parapatry? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **53**, 679-693.
- Thomas, C.D. (2010) Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions*, **16**, 488-495.
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R. & Araújo, M.B. (2009) BIOMOD—a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, **32**, 369-373.
- Tilman, D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Tittensor, D.P., Mora, C., Jetz, W., Lotze, H.K., Ricard, D., Berghe, E.V. & Worm, B. (2010) Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*, **466**, 1098-1101.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, **299**, 241-244.
- Turner, D. (1802) *A synopsis of the British Fuci*. J. White, T. Longman, O. Rees, Yarmouth, UK.
- Urban, M.C., Leibold, M.A., Amarasekare, P., De Meester, L., Gomulkiewicz, R., Hochberg, M.E., Klausmeier, C.A., Loeuille, N., De Mazancourt, C. & Norberg, J. (2008) The evolutionary ecology of metacommunities. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 311-317.
- Valero, M., Richerd, S., Perrot, V. & Destombe, C. (1992) Evolution of alternation of haploid and diploid phases in life cycles. *Trends in Ecology & Evolution*, **7**, 25-29.
- Valero, M., Destombe, C., Mauger, S., Ribout, C., Engel, C.R., Daguin-Thiebaut, C. & Tellier, F. (2011) Using genetic tools for sustainable management of kelps: a literature review and the example of *Laminaria digitata*. *Cahiers de Biologie Marine*, **52**, 467-483.
- Vásquez, J.A. (2009) Production, use and fate of Chilean brown seaweeds: re-sources for a sustainable fishery. *Nineteenth International Seaweed Symposium*, pp. 7-17. Springer.
- Vea, J. & Ask, E. (2011) Creating a sustainable commercial harvest of *Laminaria hyperborea*, in Norway. *Journal of Applied Phycology*, **23**, 489-494.

- Vellend, M. (2003) Island biogeography of genes and species. *The American Naturalist*, **162**, 358-365.
- Vellend, M. (2004) Parallel effects of land-use history on species diversity and genetic diversity of forest herbs. *Ecology*, **85**, 3043-3055.
- Vellend, M. (2005) Species diversity and genetic diversity: parallel processes and correlated patterns. *The American Naturalist*, **166**, 199-215.
- Vellend, M. (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, **85**, 183-206.
- Vellend, M. & Geber, M.A. (2005) Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters*, **8**, 767-781.
- Vellend, M. & Orrock, J.L. (2009) Ecological and genetic models of diversity: lessons across disciplines. *The theory of island biogeography revisited* (ed. by J. Losos and R. Ricklefs), pp. 439-461. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Virgoulay, T. (2013) *Etude des banques de gamétophytes chez Laminaria digitata*. Rapport de stage de master, Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Volterra, V. (1926) Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. R. Accademia Nazionale dei Lincei*, **2**, 31-113.
- Walker, R.H., Brodie, J., Russell, S., Irvine, L.M. & Orfanidis, S. (2009) Biodiversity of coralline algae in the Northeastern Atlantic including *Corallina caespitosa* sp. nov. (Corallinoideae, Rhodophyta). *Journal of Phycology*, **45**, 287-297.
- Wehenkel, C., Bergmann, F. & Gregorius, H.-R. (2006) Is there a trade-off between species diversity and genetic diversity in forest tree communities? *Plant Ecology*, **185**, 151-161.
- Wei, X. & Jiang, M. (2012) Contrasting relationships between species diversity and genetic diversity in natural and disturbed forest tree communities. *New Phytologist*, **199**, 779-786.
- Weinberg, W. (1908) Über den nachweis der vererbung beim menschen. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, **64**, 368-382.
- Weir, B.S. & Cockerham, C.C. (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, **38**, 1358-1370.
- Wernberg, T., Kendrick, G.A. & Phillips, J.C. (2003) Regional differences in kelp-associated algal assemblages on temperate limestone reefs in south-western Australia. *Diversity and Distributions*, **9**, 427-441.

- Wernberg, T., Thomsen, M.S., Tuya, F., Kendrick, G.A., Staehr, P.A. & Toohy, B.D. (2010) Decreasing resilience of kelp beds along a latitudinal temperature gradient: potential implications for a warmer future. *Ecology Letters*, **13**, 685-694.
- Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 279-338.
- Whittaker, R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**, 213-251.
- Wiencke, C., Bartsch, I., Bischoff, B., Peters, A. & Breeman, A. (1994) Temperature requirements and biogeography of Antarctic, Arctic and amphiequatorial seaweeds. *Botanica Marina*, **37**, 247-260.
- Willson, M.F. (1981) On the evolution of complex life cycles in plants: a review and an ecological perspective. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **68**, 275-300.
- Wright, J.P. & Jones, C.G. (2006) The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations, and challenges. *Bioscience*, **56**, 203-209.
- Wright, S. (1931) Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, **16**, 97.
- Wright, S. (1940) Breeding structure of populations in relation to speciation. *The American Naturalist*, **74**, 232-248.
- Wright, S. (1943) Isolation by distance. *Genetics*, **28**, 114-138.



## Résumé

Cette thèse a pour objet l'étude des patrons de biodiversité et des processus qui la sous-tendent au sein d'un écosystème marin remarquable : les forêts de laminaires. L'originalité de ce travail a été de caractériser les variations spatio-temporelles de la biodiversité conjointement à deux niveaux de diversité intra et inter-spécifique. La diversité génétique des populations des deux espèces sœurs *Laminaria digitata* et *Laminaria hyperborea*, et la diversité spécifique des macroalgues vivant sous leur canopée ont été étudiées à l'échelle de la Bretagne, dans l'espace, à différents niveaux hiérarchiques (sur 500 km de côte), et dans le temps, à l'échelle des saisons et des deux dernières décennies. Les résultats obtenus révèlent que les populations de *L. digitata*, occupant la marge inférieure de l'intertidal, sont moins diverses et plus structurées que celles de l'espèce subtidale : *L. hyperborea*. De la même manière, les communautés algales en sous strate de *L. digitata* sont moins diverses et plus structurées que celles associées à *L. hyperborea*. Ces deux observations s'expliqueraient en partie par une dispersion plus importante en zone subtidale qu'en zone intertidale. Nos résultats démontrent qu'à l'échelle du littoral breton, il existe une mosaïque de conditions abiotiques avec des caractéristiques spatio-temporelles contrastées, et que cette variabilité permet d'expliquer certaines différences dans les patrons de diversité. Ainsi, les deux régions de la baie de Morlaix et de la mer d'Iroise forment « une poche d'eau froide » caractérisée par une faible amplitude des températures à la fois saisonnières et annuelles et apparaissent comme relativement peu impactées par le changement global par rapport aux autres régions étudiées. Les niveaux de diversité et de connectivité y sont forts aussi bien pour les mesures de diversités intra et inter-spécifiques et pour les deux espèces cibles. Inversement, la baie de St Malo, montre les niveaux de diversités et de connectivités génétique et spécifique les plus faibles aussi bien pour *L. digitata* que pour *L. hyperborea* alors que c'est la région étudiée qui révèle les plus fortes amplitudes saisonnières de températures des eaux de surface, cette variabilité s'accroissant nettement au cours des deux dernières décennies. Les patrons de diversités en Bretagne Sud, où les eaux sont les plus chaudes, diffèrent selon l'espèce cible (*L. digitata* s'y trouve en limite d'aire) et/ou le niveau de diversité considéré. En conclusion, nos résultats montrent qu'il existe une mosaïque d'environnements différents à une échelle spatiale (10 à 250 km) qui n'est souvent pas prise en compte dans les modèles de niches écologiques prédisant les changements de biodiversité. De plus, les corrélations entre les patrons spatiaux de diversité génétique et spécifique (SGDC) sont généralement positives, bien que leur force et leur significativité varient dans l'espace et/ou selon l'espèce cible considérée.

Mots clés : *Laminaria digitata*, *Laminaria hyperborea*, génétique des populations, communauté de macroalgues, changement global, patrons de biodiversité intra et inter spécifique, dispersion, dérive, SGDC (« species-genetic diversity correlation »)

## Abstract

The topic of this PhD thesis was the study of biodiversity patterns and the assessment of the underlying processes within the kelp forests. The focus of this work was to characterise the variability of biodiversity over space and time at both the intra and inter specific level. Population genetic diversity of the two sister species *Laminaria digitata* and *Laminaria hyperborea*, and the specific diversity of the understory macroalgae were studied in Brittany (France) at several hierarchical levels (along a coastline of 500 km) between seasons and across the last twenty years. Results revealed that populations of *L. digitata*, inhabiting the lower margin of the intertidal, were less diverse and more structured than the populations of *L. hyperborea*, a subtidal species. Similarly, algal communities associated to *L. digitata* were less diverse and more structured than those associated to *L. hyperborea*. These observations are likely related to the higher dispersal distance of spores and gametes in the subtidal than the intertidal. Our results demonstrated the presence of mosaic biotic conditions at the scales of the Brittany coast with contrasted spatio-temporal characteristics. This variability is most certainly the main explanation of the differences observed in biodiversity patterns. Cold waters occur along the two adjacent regions of Morlaix Bay and Iroise Sea which are characterised by moderate temperature variations between seasons and across years. These two regions were the less impacted by global warming compared with the other regions of Brittany studied. Here, high levels of diversity and connectivity were reported for both intra and inter specific biodiversity in the two targeted species of kelp. Conversely, St Malo Bay had the lowest level of diversity and connectivity at the genetic and specific levels for both species *L. digitata* and *L. hyperborea*. In this region, seasonal variations of temperature amplitude were the highest observed in Brittany and this trend intensified over the two decades. In South Brittany, where sea surface temperatures were the highest, biodiversity patterns varied according to the species considered (*L. digitata* being at its southernmost range) and the level of diversity considered. In conclusion, our results have shown the occurrence of a mosaic of environmental conditions at a scale from 10 to 250 km. This scale is often not taken into account in ecological niche models. Moreover, correlations between spatial patterns of diversity at both the genetic and specific levels (SGDC) were generally positive. Despite the strength of association, their significance varied depending on the space and the species considered.

Keywords: *Laminaria digitata*, *Laminaria hyperborea*, population genetics, macroalgal communities, global change, intra and inter specific biodiversity patterns, dispersion, drift, SGDC (« species-genetic diversity correlation »)