

THESE

En vue de l'obtention du : **DOCTORAT**

Centre de Recherche : Biotechnologies Végétale et Microbienne, Biodiversité et Environnement

Structure de Recherche : Biodiversité, Ecologie et Génome

Discipline : Biologie

Spécialité : Génétique

AMANE ZINEB

Le : 25/10/2021

Description de la variabilité génétique et morphométrique des populations de la palourde européenne, *Ruditapes decussatus*, le long de la côte marocaine dans un contexte de conservation et d'aquaculture

JURY

Abdelaziz BENHOUSSA	PES, Université Mohammed V, Faculté des Sciences - Rabat	Président
Hocein BAZAIRI	PES, Université Mohammed V, Faculté des Sciences - Rabat	Rapporteur/ Examineur
Bouabid BADAOU	PH, Université Mohammed V, Faculté des Sciences - Rabat	Rapporteur/ Examineur
Abdelaziz SOUKRI	PES, Université Hassan II, Faculté des Sciences A.C- Casablanca	Rapporteur/ Examineur
Malika CHLAIDA	Dr., Institut National de Recherche Halieutique - Casablanca	Co-Directrice de Thèse
Lina TAZI	PES, Université Mohammed V, Faculté des Sciences - Rabat	Directrice de Thèse

Année Universitaire : 2021/2022



A la mémoire de ma mère

A mes tantes en reconnaissance de leurs sacrifices

Remerciement :

*Mes premiers remerciements s'adressent à Monsieur le Doyen de la Faculté des Sciences de Rabat, Professeur **REGRAGUI Mohammed**, pour l'intérêt qu'il porte pour la recherche scientifique au sein de notre établissement qu'il trouve ici, l'expression de mes sentiments les plus respectueux.*

*Je tiens à remercier vivement Monsieur **ABDELMALEK Faraj** Directeur de l'Institut National de Recherche Halieutique, de m'avoir donné l'opportunité d'intégrer l'institut pour réaliser mon projet de recherche, qu'il trouve ici l'expression de profonde ma gratitude.*

*Je remercie énormément ma directrice de thèse, Madame **TAZI Lina**, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, pour l'intérêt qu'elle a porté à mon travail, pour ses encouragements, son soutien et le fait d'être toujours montré à l'écoute ainsi que d'avoir accepté de m'inscrire sous sa direction ; qu'elle trouve ici l'expression de mes sincères remerciements.*

*Je remercie profondément Madame **CHLAIDA Malika**, Chef de l'Unité de Recherche et Développement en Biologie Marine à l'Institut National de Recherche Halieutique Casablanca, à qui je dois une reconnaissance très particulière, pour son engagement, son suivi et ses orientations et très particulièrement pour la confiance qu'elle m'a accordée tout au long de ces années, « Je ne saurais vous remercier pour tout ce que vous avez fait pour moi ».*

*Toute ma reconnaissance pour Monsieur **BENHOUSSA Abdelaziz**, Professeur à la Faculté des Sciences qui a accepté de présider ce jury, qu'il accepte pour cela mes plus sincères remerciements.*

*Je remercie Monsieur **BAZAIRI Hocein** Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, qui a accepté d'être un rapporteur de cette thèse, je le remercie vivement, de même que pour sa participation au jury.*

*Je remercie également Monsieur **BADAoui Bouabid**, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, a accepté d'être un rapporteur de cette thèse, pour sa disponibilité et ses échanges scientifiques enrichissants, qu'il trouve ici l'expression de mes sentiments les plus respectueux.*

*Je remercie Monsieur **SOUKRI Abdelaziz**, Professeur à la Faculté des Sciences de AinChok Casablanca, pour avoir bien voulu participer à mon jury et juger ce travail, je lui exprime aussi ma profonde reconnaissance pour son accueil au sein de son laboratoire pour finaliser mes travaux de recherches.*

*Je suis également très reconnaissante à Monsieur **IDHALLA Mohammed** Chef de Département d'Aquaculture à l'Institut National de Recherche Halieutique Casablanca, pour son implication dans cette thèse, qui sans son appui précieux n'aurait pu être réalisée, qu'il trouve ici l'expression de mes plus vifs remerciements.*

*Je remercie Monsieur **BONHOMME François** Directeur de Recherche à l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, Université de Montpellier, France ; pour son grande aide dans l'interprétation des analyses génétiques.*

*Je remercie Monsieur **NABICH Ahmed** du Laboratoire des Analyses Génétiques Vétérinaires, pour son aide précieuse et d'avoir bénéficié de sa grande compétence en matière de génotypage, qu'il trouve ici la preuve de toute ma reconnaissance.*

*Je remercie Monsieur **ABDESAMAD Amine** Professeur à la Faculté des Sciences et Techniques de Mohammadia pour son accueil dans son laboratoire pour la réalisation des mises au point.*

*Je remercie vivement Monsieur **CHAHDI EL OUAZZANI Khalil** et Monsieur **BAALI Ayoub** pour leur grande aide dans l'analyse des données.*

*Je suis extrêmement très reconnaissante à toutes les personnes de l'Institut National de Recherche Halieutique de Casablanca pour leur accueil, leur aide, et leur gentillesse tout au long de mon stage de recherche et qui ont fait de ces années de travail un moment plaisant et inoubliable, particulièrement Monsieur **MENCHIH Khalid**, Madame **BOUHALAOUI Amina** et Madame **BELHECEN Oum Keltoum**.*

*Un grand merci à ma famille et très particulièrement mes deux tantes, **Aicha** et **Fatima** pour leur soutien et encouragement durant ces années, il me serait trop difficile de décrire tout ce qu'elles m'ont apporté avec seulement quelques mots.*

*Je remercie tous mes ami(e)s qui ont su me soutenir et m'encourager pour accomplir ce travail, avec une pensée particulière pour **Aicha**, **Ibtissam**, **Abdelmouhssine**, **Salaheddine**, **Hassan** et **Chaimaa**.*

Je remercie toutes les personnes, qui de près ou de loin, ont participé à l'accomplissement de ce travail.

Enfin, je dédie ce travail et cette réussite à toutes les personnes qui m'aime et qui ont su me faire confiance.



Palourde européenne *Ruditapes decussatus* distribuées en bourriches.
(seefoodmag, 2019)

Résumé :

Le Maroc dispose d'un écosystème marin très riche et diversifié en espèces animales et végétales, plus de 10 % de la faune marine possède un grand potentiel socio-économique. Les ressources halieutiques les plus exploitées au Maroc sont les espèces pélagiques (sardine, anchois, maquereaux, ...), les espèces démersales (sparidés, pageot, mérour, ...) ainsi que les mollusques (céphalopodes et bivalves). L'exploitation durable de ces ressources marines passe par la mise en œuvre de plans de gestion efficace à travers la compilation d'informations solides issues de différents volets de recherche. De ce fait, la présente étude s'apprête à fournir des éléments essentiels sur les populations de palourde européenne *Ruditapes decussatus*, bivalve très exploité au Maroc, qui pourraient constituer une base scientifique fondamentale pour une meilleure gestion de cette ressource au Maroc, pour les opérations de repeuplement des sites ainsi que pour l'aquaculture. Dans ce travail, une analyse morphométrique a été réalisée sur six échantillons de palourde issus de six localités distribuées le long de la côte marocaine (lagune de Nador, lagune de Moulay Bouselham, estuaire de Bouregreg, lagune de Sidi Moussa, lagune de Oualidia et Baie de Dakhla). L'approche morphométrique a été affinée par une analyse génétique des populations par l'exploration de dix marqueurs microsatellites. L'analyse morphométrique a révélé une hétérogénéité entre les six populations étudiées sur la base des quatre indices morphométriques (indice de convexité, indice d'élongation, indice de compacité et indice de densité). L'analyse a également démontré une corrélation significative entre les paramètres environnementaux (chlorophylle a et température de la surface de la mer) et les indices morphométriques.

L'analyse de la diversité génétique a montré une déviation par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg chez cinq populations de palourde avec un F_{is} globale = 0,080 p-val = 0,000, une grande diversité génétique a été observée au niveau de la lagune de Nador. L'analyse a également démontré une différenciation génétique assez considérable entre les populations avec un F_{st} globale = 0,03125, p-val = 1,021e-26, marquée par une structuration génétique des populations de *R. decussatus* des côtes marocaines en deux principaux groupes séparés par une barrière au flux génique située au niveau du 25^{ème} parallèle. Le groupe nord qui comprend la population de Nador/Moulay Bouselham/Oualidia/Sidi Moussa/Bouregreg, présente une légère hétérogénéité due certainement à la différenciation significative entre la population de Bouregreg et Oualidia. L'analyse génétique indique que cinq populations de *R. decussatus* portent des signes de goulots d'étranglement récents indiquant une diminution de la taille efficace de la population.

Finalement, ce travail a permis de mettre en évidence l'importance de l'outil moléculaire et l'approche morphométrique dans la caractérisation des populations halieutiques et la nécessité de mieux prendre en compte l'identité des stocks et la connectivité entre les populations dans les stratégies de gestion et de conservation ; l'étude a démontré aussi que la zone de Nador pourrait être considéré dans des programmes de repeuplement des stocks d'espèces effondré ainsi que dans les programmes de reproduction pour des fins d'aquaculture.

Mots clés : *Ruditapes decussatus*, morphométrie, diversité génétique, structuration génétique, microsatellites, côte Marocaine.

Abstract:

Morocco has a very rich marine ecosystem and a great diversity of plant and animal, more than 10% of marine fauna has a great socio-economic potential. The highly exploited fish resources in Morocco are pelagic resources (sardines, anchovies, mackerel, etc.) and demersal resources (sparids, pageot, groupers, etc.) as well as molluscs (cephalopods and bivalves). The sustainable exploitation of these marine resources requires the implementation of effective management plans through the compilation of solid information from different research streams. As a result, the present study is about to provide essential elements on the European clam populations *Ruditapes decussatus*, a bivalve very exploited in Morocco, that could constitute a fundamental scientific basis for a better management of this resource in Morocco. In this work, a morphometric analysis was carried out on six samples of clams from six localities distributed along the Moroccan coast (Nador lagoon, Moulay Bouselham lagoon, Bouregreg estuary, Sidi Moussa lagoon, Oualidia lagoon and Dakhla Bay). This morphometric approach was supported by a genetic analysis of populations using ten microsatellite markers.

Morphometric analysis revealed morphometric heterogeneity between the six populations studied on the basis of the four morphometric indices (convexity index, elongation index, compactness index and density index). The analysis also demonstrated a significant correlation between environmental parameters (chlorophyll a and sea surface temperature) and morphometric indices. The analysis of genetic diversity showed a deviation of the Hardy-Weinberg equilibrium in five clam populations with $F_{is} \text{ global} = 0.080$ $p\text{-val} = 0.000$, a great genetic diversity was revealed in Nador population. The analysis showed a significant genetic differentiation between populations with $F_{st} \text{ global} = 0.03125$, $p\text{-val} = 1.021e-26$, marked by a genetic structuring of the *R. decussatus* populations into two main groups separated at the 25° parallel level. The northern group, which includes the population of Nador/Moulay Bouselham/Oualidia/Sidi Moussa/Bouregreg, presents a slight heterogeneity due certainly to the significant differentiation between the population of Bouregreg and Oualidia. Genetic analysis indicates that five populations of *R. decussatus* show signs of recent bottlenecks that indicate a reducing of the effective population size

Finally, this work has allowed to highlight the importance of the molecular tool and the morphometric approach in the characterization of fish populations and the need to better consider the connectivity of the species in management plan; the study has also demonstrated that the Nador area could be considered in programs of restocking of collapsed species as well as in breeding programs.

Keywords: *Ruditapes decussatus*, morphometry, genetic diversity, genetic structuration, microsatellites, Moroccan coast

Sommaire

Liste des Tableaux.....	1
Liste des Figures.....	2
Liste des abréviations.....	3
Introduction générale	4
Chapitre I : Synthèse bibliographique	10
A. Présentation du modèle biologique : la palourde européenne (<i>Ruditapes decussatus</i>)	11
1. Position systématique	11
2. Habitat et répartition géographique	11
3. Description morphologique	12
4. Alimentation.....	13
5. Reproduction	14
6. Croissance	15
7. Prédation et pathologie.....	15
8. Vénériculture	16
9. Rôle des bivalves dans l'écosystème.....	17
B. Présentation de l'environnement marin et océanographie.....	18
1. Atlantique Marocain et Méditerranée.....	18
2. Description générale des zones de prélèvement.....	21
C. Notions génétiques	22
A. Notion de stock et population.....	22
B. La génétique au service de la biodiversité marine et la gestion des ressources halieutiques	23
C. La diversité génétique, un outil d'adaptation	25
D. La génétique, un énorme potentiel pour l'aquaculture.....	30
Chapitre II : Analyse morphométrique de six populations de palourde européenne (<i>Ruditapes decussatus</i>) au Maroc	32
A. Introduction	33
B. Matériel et méthodes	35

1. Echantillonnage	35
2. Caractéristiques morphométriques et allométrie	36
3. Analyse statistique.....	38
C. Résultats	40
D. Discussion	47
Chapitre III : Etude de la variabilité génétique de la palourde européenne « <i>Ruditapes decussatus</i> » au long de la côte marocaine	51
A. Introduction	52
B. Matériels et méthodes.....	55
1. Echantillonnage	55
2. Extraction ADN.....	55
3. Amplification de l'ADN et géotypage	57
4. Analyse génétique	58
C. Résultats	60
D. Discussion	67
Conclusion générale et perspectives :.....	75
Références bibliographiques :.....	79
Annexe 1 : Paramètres de variabilité génétique pour chaque locus pour chaque population ...	104
Annexe 2 : Protocole d'extraction ADN	106
Annexe 3 : Figures supplémentaires de l'analyse génétique	109
Annexe 4 : Logiciels utilisés dans l'analyse génétique	111
Annexe 5 : Publications scientifiques	113

Liste des Tableaux

TABLEAU 1 : Composantes de la faune marine marocaine.....	20
TABLEAU 2 : Concentration moyenne de la chlorophylle a (mg/m^3) et la température moyenne de surface de la mer ($^{\circ}\text{C}$) pour les six zones d'étude.	39
TABLEAU 3 : Equations allométriques liant les différents paramètres métriques et pondéraux chez la palourde <i>R. decussatus</i> au Maroc	41
TABLEAU 4 : Analyse de la variance des quatre indices morphométriques pour les six populations de <i>R. decussatus</i> au Maroc	42
TABLEAU 5 : Coefficient de corrélation de Pearson pour les quatre indices morphométriques.....	43
TABLEAU 6 : Vecteurs propres de l'ACP sur les quatre indices morphométriques.	44
TABLEAU 7 : Matrice de corrélation présentant les relations entre les quatre indices morphométriques et les conditions environnementales.....	46
TABLEAU 8 : Les caractéristiques des dix loci microsatellites utilisés pour l'analyse génétique...	57
TABLEAU 9 : L'échelle de preuve de Jeffrey	59
TABLEAU 10 : Mesures de la diversité génétique pour les sept populations de <i>R. decussatus</i> au Maroc	60
TABLEAU 11 : Résultat du test Bottlenecks chez les sept populations de <i>R. decussatus</i> au Maroc	61
TABLEAU 12 : Résultat de l'analyse des loci sous sélection à partir du programme Bayscan	62
TABLEAU 13 : Valeur de Fst par paire pour les sept populations de <i>R. decussatus</i> au Maroc	63
TABLEAU 14 : Estimation du nombre de migrant Nm ou flux génique entre paire de population pour les sept populations de <i>R. decussatus</i> au Maroc en utilisant le theta de Weir et Cockerham.	63
TABLEAU 15 : Mesures de diversité génétique par locus pour chaque population de palourde .	104
TABLEAU 16 : Logiciels utilisés dans l'analyse génétique	111

Liste des Figures

FIGURE 1 : Principales causes de perte de biodiversité marine	6
FIGURE 2 : Aire de distribution de la palourde européenne <i>Ruditapes decussatus</i>	12
FIGURE 3 : Schéma de l'anatomie de la palourde	13
FIGURE 4 : Schéma simplifié du cycle de croissance de la palourde.....	15
FIGURE 5 : Carte d'échantillonnage (1)	35
FIGURE 6 : Représentation schématique des trois paramètres métriques.	36
FIGURE 7 : Boîte à moustaches affichant la distribution des quatre paramètres morphométriques.....	40
FIGURE 8 : Projection des quatre indices morphométriques sur les deux axes de l'ACP	44
FIGURE 9 : Projection des individus sur les axes de l'ACP.....	45
FIGURE 10 : Regroupement en dendrogramme des 6 populations de <i>R. decussatus</i>	45
FIGURE 11 : Tracé des résidus partiels pour chaque prédicteur pour chaque variable	47
FIGURE 12 : Carte d'échantillonnage (2)	55
FIGURE 13 : Résultat de l'analyse bayésienne issue du logiciel STRUCTURE.....	65
FIGURE 14 : Résultat de l'analyse discriminante de composantes principales sur les sept populations de <i>R. decussatus</i>	66
FIGURE 15 : Neighbor joining tracé à partir des distances de Reynolds.....	66
FIGURE 16 : Schéma représentatif des liens entre les contaminants chimiques de l'environnement (mutagène et non-mutagène) et la diminution de la diversité génétique des populations	70
FIGURE 17 : Valeurs de ΔK chez sept populations de <i>R. decusatus</i> au maroc	109
FIGURE 18 : Graphe présentant les loci sous sélection	110

Liste des abréviations

°C : Degré Celsius

µl : Microlitre

ANOVA : Analysis Of Variance

DAPC : Analyse Discriminante des Composantes Principales

EDTA : Ethylène Diamine Tétra Acétate

IAM : Infinite allele model

ml : Millilitre

mg : Milligramme

SDS : Sodium dodecyl sulfate

SMM: Stepwise mutation model

TPM: Two-phase mutation model

Tris : 2-amino-2-(hydroxyméthyl) propane-1,3-diol

Introduction Générale

Introduction générale

Le secteur de la pêche et de l'aquaculture joue un rôle capital pour subvenir aux besoins de la population en alimentation, comme il joue aussi un rôle important dans l'économie mondiale et nationale ; ce secteur occupe des dizaines de millions d'emplois et assure des moyens d'existence à des centaines de millions de personnes (FAO., 2020). Le secteur de la pêche repose sur une activité de collecte et de pêche des ressources halieutiques, cette activité est présente dans toutes les mers du globe. L'aquaculture désigne toute activité de production animale ou végétale en milieu aquatique, elle se pratique essentiellement dans les mers, rades, baies, estuaires et lagunes, etc.

La pêche et l'aquaculture fournissent une part de plus en plus importante de l'alimentation humaine, la proportion de produits de la pêche destinés à la consommation humaine directe a augmenté, passant de 71 % dans les années 1980 à plus de 88 % (179 millions de tonnes) en 2018, le reste (12 %) est utilisé à des fins alimentaires indirectes (comme la fabrication d'huile de poisson et de farine de poissons qu'est utilisée comme ingrédient dans les aliments destinés à l'élevage d'autres animaux ou aux poissons) (FAO., 2020).

L'exploitation des ressources marines ne cessera d'augmenter pour couvrir les besoins de la population mondiale qui est en croissance permanente. Cette pression de pêche ne sera pas sans conséquence surtout si elle est associée à d'autres phénomènes, notamment la pollution chimique, la dégradation des habitats et les changements climatiques. Ces changements peuvent à eux seuls être à l'origine de graves dégâts sur les populations halieutiques, à travers la modification des paramètres physiques ou chimiques de l'habitat des espèces conduisant à une perte de la diversité ou à des déplacements des populations. La jonction de tous ces facteurs peut provoquer l'effondrement total des stocks.

C'est le cas, par exemple, des requins, puissants prédateurs des océans, qui sont sujet à un risque important d'extinction, l'année 2010 a compté une capture de plus de 97 millions de requins (Worm et al., 2013). L'UICN compte dans sa liste rouge, 39 espèces d'élastomobranches en voie de disparition, vulnérables ou en danger critique d'extinction. Une récente étude révèle un déclin du nombre de certaines populations de requin de 71 % depuis 1970 (Pacoureau et al., 2021). Les coraux comptent aussi parmi les espèces les plus menacées, cet écosystème qui participe à la protection du littoral fait face à de nombreuses menaces tels que le changement climatique, l'acidification des océans et la surexploitation, entraînant une extinction de masse dans différents pays (Eakin et al., 2010 ; Hughes et al., 2018 ; Jacquet, 2019).

En effet, la pêche constitue une très grande menace pour la biodiversité des espèces marines, une centaine d'espèces de poissons sont répertoriées chez l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) comme étant des espèces menacées ou éteintes. Les études montrent que la surpêche pourrait entraîner une diminution de la taille et l'âge des poissons, modifie le flux d'énergie et les interactions entre les espèces. La pollution marine due aux activités anthropiques peut avoir aussi des effets drastiques sur le fonctionnement des écosystèmes en entraînant des perturbations physiologiques chez les organismes marins (Amar 2010 ; Wang et al. 2020).

Comme la pêche, les dragues et les chaluts de fond peuvent entraîner une destruction des habitats tels que les mangroves, les estuaires et les zones humides qui jouent un rôle important dans le cycle de vie des espèces (nourriceries, zone trophique, zone de migration). La dégradation partielle ou totale de ces habitats peut causer une diminution de l'effectif de la population et entraîner directement une perte de la diversité génétique, cette dernière constitue un moyen fort d'adaptation. La perte de la diversité aura des conséquences graves sur l'équilibre écosystémique.

Face à ces menaces, la communauté scientifique s'alarme et s'unit sur les dangers qui pèsent sur l'écosystème en conséquence de la perte de cette biodiversité, les données scientifiques confirment que la dégradation de la biodiversité conduit à des milieux très vulnérables et moins résistants aux aléas, l'augmentation des risques sanitaires et la dégradation de la qualité de l'air et de l'eau (Amar 2010 ; Bureau, Bureau, et Schubert 2020).

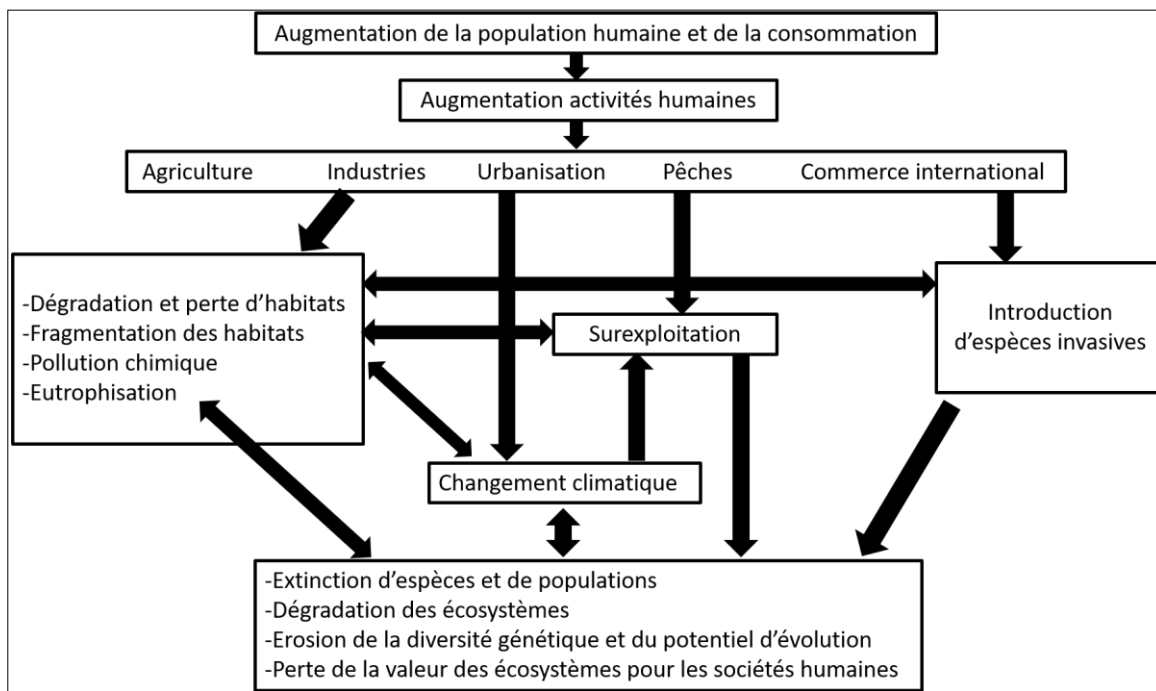


FIGURE 1 : Principales causes de perte de biodiversité marine (d'après Groom 2006 In Amara 2010)

Pour contrer ce problème de perte de diversité génétique ou biologique, un ensemble de mesures adéquates doivent être prises à travers le développement de plans d'aménagement efficaces pour une conservation et une utilisation durable des espèces. Pour ce faire, l'intégration des études scientifiques basées sur des approches biologiques, écologiques et génétiques s'avère indispensable pour établir des plans de gestion durable.

Dans ce contexte, le Maroc doté de deux façades maritimes d'environ 3500 km de côtes et possédant une position géographique des plus favorables, qui fait de lui l'un des pays à grand potentiel halieutique de par l'existence des zones d'upwelling le long de ces côtes. Le Maroc, par sa richesse halieutique est le plus gros producteur de poisson dans le continent africain, avec une production annuelle estimée à 1,5 million de tonnes de poissons (Doukkali and Kamili, 2018). Les caractéristiques physico-chimiques et biogéographiques des écosystèmes côtiers et marins du Maroc font des côtes marocaines des réservoirs de ressource halieutique diversifiée comptant, des espèces pélagiques comme la sardine et le maquereau, des crustacés, des céphalopodes ainsi qu'un nombre d'espèces de coquillages (Doukkali and Kamili, 2018). L'écosystème côtier et marin marocain est considéré aussi comme une voie de migration pour certaines espèces marines d'intérêt économique tel que le thon rouge.

Et comme tous les pays, la biodiversité marine au Maroc fait face à différents défis, par le développement en croissance des activités humaines directes ou indirectes. Les rejets domestiques, industrielles et agricoles, la surexploitation, l'urbanisation et les changements climatiques constituent de graves menaces pour le milieu et les espèces. Prenons l'exemple du phoque moine méditerranéen (*Monachus monachus*), cette espèce était répartie au niveau de la mer Noire, le bassin méditerranéen, les îles des Canaries ainsi que la côte atlantique marocaine sud, malheureusement la forte pression des activités humaines a conduit à la disparition de l'espèce de ces zones (Aulagnier et al., 2015). Le phoque moine compte aujourd'hui quelques centaines d'individus vivants au niveau de la côte méditerranéenne marocaine, la Libye, la Tunisie, l'Algérie et l'Italie. L'aloise, une espèce de poisson de la famille des Clupeidae compte aussi parmi les espèces gravement menacées au Maroc. Cette espèce migratrice a vu ses populations disparaître pour des raisons de pollution, de pêche intensive et d'aménagement (Azeroual et al., 2000 ; García et al., 2010).

Comme cité précédemment, l'élaboration de programmes de gestion et d'exploitation afin de soutenir les différentes composantes de la biodiversité au moyen de données scientifiques est une pratique indispensable. De son côté, le Maroc à l'instar de tous les pays concernés par la protection de la biodiversité qui constitue le support d'une exploitation durable, ne cesse de mettre en place

des plans stratégiques à travers le lancement des projets et des programmes de recherche et de valorisation pour une meilleure préservation et gestion durable des ressources halieutiques au niveau national. Le Département des Pêches Maritimes actionne à travers ses institutions, particulièrement l'Institut National de Recherche Halieutique (INRH) sur d'importants volets tels que, les stocks des ressources halieutiques, l'aquaculture, la salubrité, l'environnement marin et la valorisation. Une des espèces concernées par ces mesures est la palourde européenne « *Ruditapes decussatus* » qui a vu au fil des décennies ses stocks diminuer de façon drastique suite à des perturbations anthropiques, notamment, la pollution et la surexploitation associées à des changements climatiques.

A partir de ce contexte émane notre travail de recherche, qui s'inscrit dans le cadre des études scientifiques établies par l'INRH afin de fournir des bases scientifiques solides pouvant aider pour une meilleure gestion des ressources halieutiques au Maroc.

Notre travail de recherche est basé sur une approche conventionnelle d'analyse morphométrique pour la caractérisation des populations de palourde européenne « *Ruditapes decussatus* » au Maroc, et comme l'outil moléculaire joue un rôle prépondérant dans le processus de management des stocks des espèces à travers l'intégration des données de délimitation des stocks, la connectivité des espèces, et leur diversité génétique dans les programmes de gestion et de conservation, une analyse génétique à travers l'évaluation de la diversité génétique et la structure de populations de sept populations de palourde *Ruditapes decussatus* a été réalisée.

La palourde *Ruditapes decussatus* est un mollusque bivalve qui vit enfouis dans le sédiment, la profondeur de son enfouissement est généralement proportionnelle à sa taille. La palourde préfère les substrat meubles et les zones abrités, au Maroc, elle est retrouvée au niveau des zones estuariennes et lagunaires. La palourde possède une grande capacité à tolérer les variations de température et de salinité. De par sa capacité de filtration, la palourde est considérée comme un organisme bioindicateur de pollution (Esposito et al., 2018). L'espèce est très recherchée pour sa valeur nutritionnelle et marchande. Malheureusement, il n'y a pas de données exactes sur la capture de l'espèce au Maroc.

Il existe dans la littérature différents études s'intéressants à l'étude du cycle de reproduction de l'espèce sans pour autant aborder l'aspect morphométrique et génétique (Shafee et Daoudi 1991 ; Rharbi et al., 2002 ; Kamara et al., 2005, 2008 ; Ouagajjou et al., 2020). Ce travail de thèse permettra d'une part de contribuer à la caractérisation morphologique et génétique de la palourde européenne *Ruditapes decussatus* le long de la côte marocaine et d'autre part ; de fournir des

informations scientifiques nécessaires pour l'instauration des programmes de gestion adéquats pour soutenir les actions de repeuplement basées sur l'aquaculture ainsi que pour diversifier cette dernière. Il fournit alors une contribution pour appréhender le devenir des populations et peut avoir une utilité dans les programmes de conservation afin de préserver le maximum de diversité du milieu naturel.

- **Le premier objectif** de ma thèse vise à étudier les variations morphométriques chez la palourde européenne « *Ruditapes decussatus* » provenant de six sites différents distribués le long de la côte marocaine, cette évaluation se base sur l'utilisation de quatre indices morphométriques (indice de convexité, indice de compacité, indice d'élongation et indice de densité) calculés à partir des paramètres métriques et pondérales relever pour chaque individu.
- **Le deuxième objectif** consiste à déterminer la variabilité génétique et la structure de population de sept populations de la palourde à travers l'utilisation de dix loci microsatellites.

Chapitre I : Synthèse bibliographique

A. Présentation du modèle biologique : la palourde européenne

(*Ruditapes decussatus*) :

1. Position systématique :

Nom scientifique : *Ruditapes decussatus* (Linné 1758)

Synonyme : *Venerupis decussata*

La palourde est un mollusque bivalve filtreur qui relève de la position systématique relatée ci-dessous (source : World Register of Marine Species, <http://www.marinespecies.org/>):

Embranchement	Mollusque
Classe	Bivalvia
Sous-classe	Heterodonta
Ordre	Veneroida
Super-famille	Veneroidea
Famille	Veneridae
Genre	Venerupis
Espèce	Venerupis decussata (<i>Ruditapes decussatus</i>)



2. Habitat et répartition géographique :

La palourde européenne *Ruditapes decussatus* a une répartition géographique assez vaste, elle se trouve en mer du Nord, en Manche, dans l'Atlantique-Est de la Norvège au golfe de Guinée, en Méditerranée et depuis l'ouverture du canal de Suez au nord de la Mer Rouge (Conti, Müller, et Lamare *in* : Doris 2008 ; Gharbi, Said, et Wormhoudt 2015 ; Mezghani-Chaari 2017) (Figure 2). La palourde européenne est un bivalve de fond, elle vit le plus souvent enfouie dans l'épaisseur du sédiment à des profondeurs variables, notamment en fonction de la saison et de la taille des individus. la profondeur d'enfouissement s'élève en moyenne à 7 cm et peut atteindre 10-12 cm lors de très faibles températures hivernales (Gervasoni 2009 ; François et al. 2017). L'habitat de la palourde est constitué par des baies abritées (lagunes, estuaires, baies) présentant des substrats très variables: vaseux, sablo-vaseux, et sableux (Paul-pont 2010), la palourde possède de fortes facultés d'enfouissement dans ces différents types de sédiments, grâce à son pied très développé.

Les gisements naturels de palourde *R. Decussatus* au Maroc, répertoriées jusqu'à présent sont rencontrés au niveau de la lagune de Moulay Bouselham, Sidi Moussa, Oualidia et Nador ; la baie de Dakhla et l'embouchure de Bouregreg (Lloris et al., 1998 ; Shafee 1999 ; Rharbi et al., 2002 ; Ouagajjou et al. 2020).

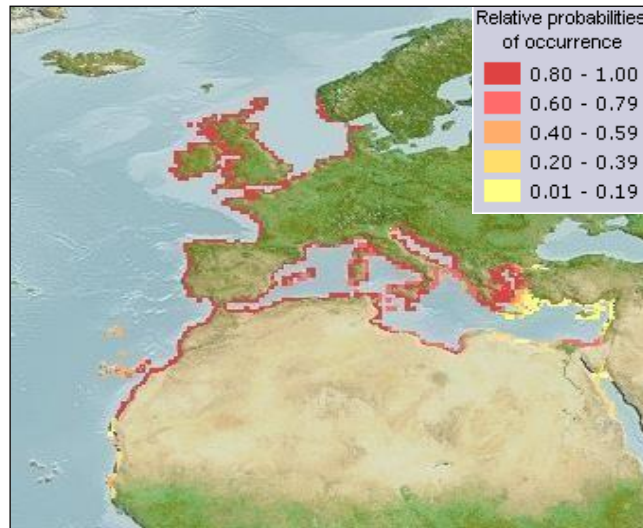


FIGURE 2 : Aire de distribution de la palourde européenne *Ruditapes decussatus* (www.aquamaps.org)

3. Description morphologique :

La palourde *Ruditapes decussatus* possède deux valves équivalentes qui forment un ensemble ovale légèrement allongé et aplati sur la région postérieure. On remarque sur les valves des stries rayonnantes très serrées ainsi que des stries concentriques assez prononcées qui donnent un aspect quadrillé (Lloris et al., 1998). La couleur externe de la coquille peut varier de blanchâtre à grisâtre avec des nuances de brun ; la coloration interne de la coquille passe du blanc crémeux au jaune pâle et parfois au bleu très pâle ou à l'orange.

La charnière de la palourde *R. decussatus* (zone dorsale de la coquille destinée à l'articulation des valves) est composée de trois dents cardinales ; les dents antérieures et postérieures sont symétriquement divergentes par rapport à la médiane. Le sinus palléal est profond et atteint le plus souvent le milieu de la coquille ou le dépasse parfois (His et Cantin 1995; Nouaili 2013). Contrairement à la palourde *R. philippinarum*, qui présente 2 siphons soudés sur les deux tiers de leur longueur et portent 3 couronnes de cils, la palourde européenne possède deux siphons totalement séparés qui ne portent que 2 franges ciliaires. On peut repérer la présence de *R. decussatus* dans le sédiment grâce aux trous que laissent les deux siphons, ceux-ci sont espacés

d'environ la longueur de la coquille (Conti, Müller, et Lamare *in* : Doris 2008). La palourde *R. decussatus* possède un manteau formé de deux lobes (lobe droit et lobe gauche) qui sont libres dans la région antérieure pour laisser passer le pied lorsque celui-ci se dilate ; ce dernier est très musculueux ; son volume et sa puissance sont en rapport avec le mode de vie fouisseur. La palourde possède une paire de branchies symétriques de chaque côté du corps, ces branchies ont deux rôles importants dans le fonctionnement des mollusques puisqu'elles permettent d'assurer la capture et le transport de la nourriture, ainsi que la fonction respiratoire. Ces fonctions sont réalisées par les cellules ciliaires et à mucus qui attirent, sélectionnent, capturent et conduisent les particules vers les palpes et la bouche (Maalouf 2010) (Figure 3).

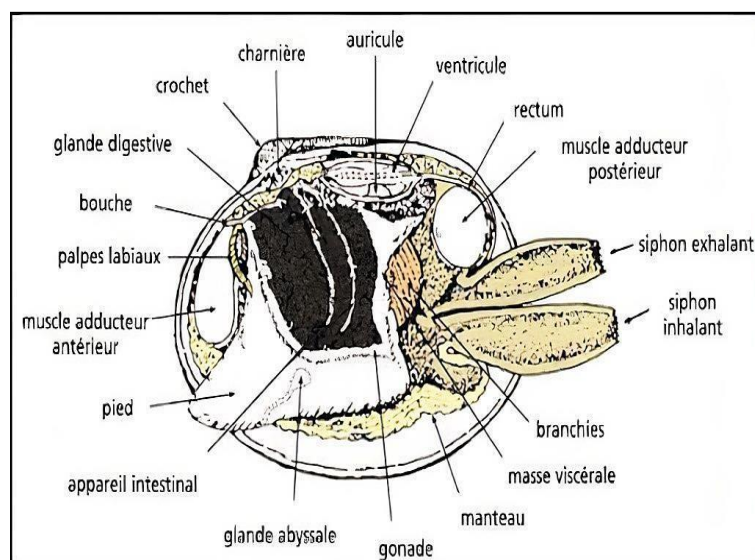


FIGURE 3 : Schéma de l'anatomie de la palourde (d'après FAO *In* Cesari, P. et Pellizzato, M 1990)

4. Alimentation

Les bivalves pourvus de siphon longs et mobiles comme le cas de la palourde *R. decussatus* adoptent un régime dépositivore, au cours duquel ils se nourrissent de matière organique déposée sur le sédiment. La palourde est un organisme filtreur, qui se nourrit principalement de : phytoplancton, bactéries, protistes, œufs, spores et larves (Mezghani-Chaari, 2017). Ces éléments vitaux sont amenés par le courant d'eau créé par le siphon inhalant de la palourde à la surface du sédiment. L'eau ainsi filtrée passe à travers les branchies qui retiennent à la fois l'oxygène dissous dans l'eau et les substances nutritives. Le siphon exhalant assure la fonction d'excrétion (Vivantes et al. 2003 ; Rahmani 2019).

5. Reproduction :

R.decussatus est un bivalve gonochorique, sa reproduction est étroitement liée aux conditions trophiques et à la température du site (Goulletquer 1989; Kamara et al. 2008 ; Dang et al. 2010 ; Uddin et al. 2012 ; Ouagajjou et al. 2020). Le taux du développement gonadal est lié directement à l'élévation de température ; Dans son travail sur des populations de palourde *R.decussatus* et *R.philipinarium* issues de la côte de Galice en Espagne, Delgado rapporte qu'à une température de 14°C les espèces prennent plus que deux mois pour arriver à maturité ; tandis qu'à une température 18°C l'espèce *R.philipinarium* présente un développement gonadique plus élevé que celui de *R.decussatus* (Delgado et Pérez-Camacho, 2007). Au Maroc, Rharbi et al. (2002) décrivent dans leur travail que la palourde devient mature après avoir atteint une taille de 20 mm.

L'abondance de nourriture joue aussi un rôle important dans la reproduction. D'après (Kamara et al., 2008), au Maroc, l'activité gamétogénétique est active depuis Mars à Novembre, période coïncidant avec deux phénomènes importants, à savoir d'une part le bloom phytoplanctonique printanier et estival et d'autre part le développement picophytoplanctonique automnal. En général , les réserves accumulées avant la gamétogenèse sous forme de glycogène, lipide et protéine sont ensuite utilisés dans la production des gamètes (Delgado et Pérez-Camacho 2002 ; Matias et al. 2016).

Au niveau de la côte marocaine, le développement des gonades chez *Ruditapes decussatus* peut commencer plus tôt en Janvier dans certaines régions ou entre Mars – Avril dans les régions tempérées. La période principale de ponte est généralement entre Juillet et Août et peut-être plus tôt en Mai dans certaines régions due à une température d'eau élevée. La période de ponte s'étale jusqu'à la fin de septembre ; c'est le cas de la région d'Oualidia, où l'émission gamétique débute en été et se termine en automne (Kamara et al. 2008). La palourde dans la baie de Dakhla possède un cycle sexuel continu, du aux caractéristiques hydrobiologiques du site (abondance trophique et température élevée) (Shafee et Daoudi 1991 ; Rharbi et al. 2002 ; Kamara et al. 2008).

A leur maturité, les deux sexes libèrent leurs gamètes directement dans le milieu extérieur où se fait la fécondation, le sperme est émis sous forme de filet continu, tandis que les ovules se produisent sous forme de cordonnet. La fécondation se produit dans les premières minutes après la rencontre de l'ovocyte et le spermatozoïde (His and Cantin, 1995).

L'espèce passe de différents stades larvaires constituant sa vie pélagique : la trochophore est le premier stade larvaire, suivie de la véligère ou la jeune larve prend la forme d'un 'D'. Lorsque l'umbo ou crochet commence à se développer, la larve est dite véligère à umbo. L'espèce passe aussi par le stade véligère à ocellées et pédivéligère avant d'entamer la phase benthique (His and Cantin, 1995) (Figure 4).

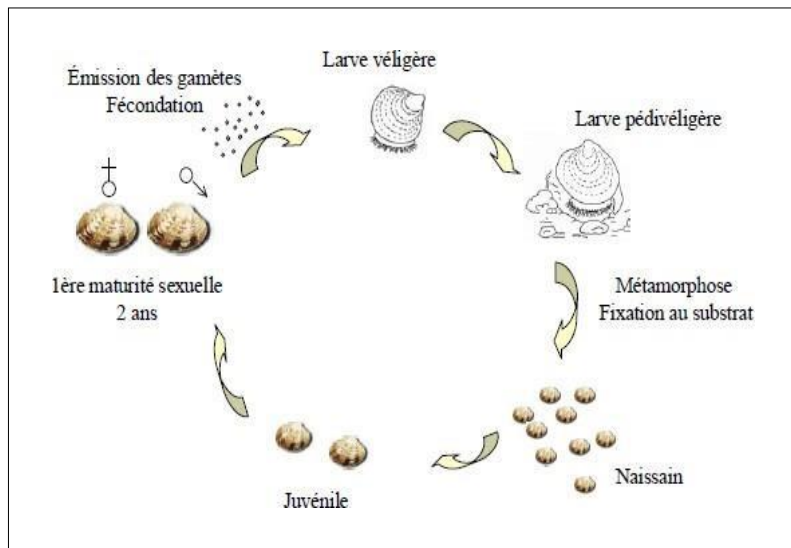


FIGURE 4 : Schéma simplifié du cycle de croissance de la palourde (d'après Vivantes et al. 2003).

6. Croissance :

La croissance de la palourde dépend particulièrement de certains facteurs environnementaux : la température, la disponibilité alimentaire et l'oxygène (François et al., 2017). Les températures optimales de croissance de la palourde varient entre 23 et 26°C tandis que les taux de salinités optimales sont compris entre 32 et 40 mg/l (Rharbi et al., 2002). La palourde présente de grandes facultés de résistance aux facteurs physico-chimiques extrêmes du milieu (température, salinité, oxygénation, exondation) dans la mesure où leur variation n'est pas trop brusque ou durable. Toutefois, la palourde est quasi nulle en dessous de 10°C et lorsque la salinité dépasse la fourchette de 20 - 40‰ ; sa croissance est plus rapide entre les mois d'avril et octobre, période durant laquelle la présence phytoplanctonique est plus importante (Rharbi et al., 2002).

7. Prédation et pathologie :

Le principal prédateur pour la palourde est le crabe vert *Carcinus maenas*, considéré comme particulièrement dangereux, ce dernier s'attaque aux palourdes de petite taille surtout entre Mai et Juillet pendant laquelle son activité est maximale (Cigarría and Fernández, 2000). Il existe aussi d'autres prédateurs sévères, tels que les poissons de la famille des pleuronectidés et des balistidés. Robert et Parra (1991) rapportent dans leur étude expérimentale que les balistes d'une taille supérieur à 30 cm peuvent ingérer plus de 400 palourdes de petite taille (9 – 17 mm) en 24 h. Certains oiseaux peuvent constituer aussi un risque de prédation, comme les mouettes et les goélands (François et al., 2017).

La maladie de l'anneau brun causé par *Vibrio tapetis* affecte la palourde *R. decussatus* et *R. philipinarum*. Cette pathologie est caractérisée par une perturbation de la production de périostracum (couche protectrice externe entourant la face externe des valves) et induit un dépôt conchyoline, matière organique qui entre dans la composition de la couche interne des coquilles, en périphérie de la face interne des valves (François et al., 2017). Les symptômes de la maladie ont été rapportés chez d'autres mollusques, comme : *Donax trunculus*, *Cerastoderma glaucum*, *Pecten glaber*, et *Venus verrucosa* (El Bour et al. 2008 ; 2012). Des souches semblables à celle de *V. tapetis* ont été retrouvées chez certains poissons d'élevage (Jensen et al., 2003). La maladie de l'anneau brun a été détectée pour la première fois en Bretagne en 1987, associée à une mortalité de masse dans certains parcs d'élevage de palourde, et depuis, la maladie s'est propagée sur toute la façade atlantique européenne (Paillard, 2004). La maladie de l'anneau brun a été beaucoup plus rapportée et étudiée chez le genre *R. philipinarium*, (Trinkler et al. 2011 ; Allam et al. 2014 ; Smits et al. 2020), elle est considérée comme l'espèce la plus sensible à l'agent pathogène *V. tapetis*, car c'est la seule espèce où l'infection entraîne une mortalité.

La Perkinsiose est une maladie causée par un parasite du genre *Perkinsus* qui touche les palourdes et plusieurs autres espèces de mollusques (Ramilo et al. 2012 ; Waki et al. 2018 ; Box et al. 2020). Cette infection parasitaire provoque chez la plupart des espèces de palourdes, la formation de kystes et nodules au niveau des différents organes (branchies, pied, manteau, gonades, etc). L'infection peut même conduire à des lésions graves pouvant perturber les processus physiologiques de l'espèce, comme : la reproduction, la croissance et la survie (Bowen et al., 2013). Il a été signalé que la gravité de la maladie est liée à certains facteurs de l'environnement comme la température et la salinité (Villalba et al. 2004, 2005).

8. Vénériculture :

La vénériculture est une des principales productions conchylicoles. C'est une activité qui repose sur l'élevage des palourdes. Un rapport sur l'état de l'aquaculture au Maroc en 2010, mentionne que cette pratique est très peu développée malgré la présence de sites propices à l'élevage de palourde comme la baie de Dakhla (FENIP/COFREPECHE 2010). L'Agence Nationale pour le Développement de l'Aquaculture explique que le secteur de l'aquaculture au Maroc, ne dispose pas d'assez de capacités pour en faire un secteur compétitif au niveau régional (ANDA., 2018). L'ANDA annonce seulement 2 sociétés œuvrant dans l'aquaculture de la palourde (AZURA et OSTREICULTURE DE DAKHLA) dans son répertoire de fermes aquacoles 2019 (ANDA, 2019). Le choix d'un site potentiel pour l'élevage d'une espèce, nécessite une évaluation complexe rassemblant différents aspects : environnemental, socio-économique, technologique, stratégique et

financier. Malgré qu'il n'y ait pas assez de ferme aquacole de palourde au Maroc, cela ne signifie pas un manque de site potentiel, car le Maroc dispose d'atouts naturels considérables pouvant abriter les activités aquacoles comme les baies, les lagunes et les estuaires.

9. Rôle des bivalves dans l'écosystème :

Les bivalves sont des animaux aquatiques relevant de l'embranchement des mollusques, ils sont retrouvés dans toutes les mers et les eaux douces et possède un mode de vie épifaunique¹ ou infaunique². Ils suscitent un grand intérêt pour les scientifiques pour leur rôle écologique et économique. Abondants dans les écosystèmes marins et l'eau douce, les bivalves remplissent d'importantes fonctions écologiques. Ils peuvent créer et modifier l'habitat de certains organismes, puisqu'ils constituent une niche de microbes et de protistes. La surface de leur coquille pourrait être colonisée par des algues, des biofilms ou des invertébrés. Les bivalves constituent aussi un habitat pour les symbiotes dans leurs cavités corporelles et tissus. Le biofilm disponible à la surface des coquilles de bivalves contribue dans la transformation de carbone et de l'azote au niveau de l'écosystème (Turek and Hoellein, 2015 ; Vaughn and Hoellein, 2018). L'étude de la croissance et la géochimie des coquilles à travers les bandes de dépôts de l'aragonite pourraient refléter les conditions environnementales passées comme la température, l'hydrologie et l'abondance trophique (Fritts et al., 2017). Les bivalves sont considérés aussi comme des témoins des changements environnementaux. Les tissus mous des bivalves, accumulent rapidement toutes sortes d'éléments, tels que les nutriments, les métaux, les produits pharmaceutiques ainsi que les microplastiques. L'accumulation des éléments toxiques au niveau des tissus mous de l'espèce peut indiquer la présence d'éventuelle contamination, de ce fait ils sont considérés comme des modèles de surveillance de la pollution (Zuykov et al. 2013 ; Rocha et al. 2015). Toutes ces fonctions citées ne constituent qu'une part de l'ensemble des fonctions assurées par les bivalves dans l'écosystème aquatiques. Vue l'importance de ces rôles, les scientifiques ne cessent de développer de nouvelles méthodes de diagnostic et d'analyse dans le but de mieux comprendre le processus écologique médié par les bivalves. Certes, ce domaine de recherche est très vaste et nécessite la collaboration de scientifiques d'une variété de disciplines.

Plusieurs travaux ont été réalisés sur la biologie des bivalves, particulièrement des études sur leur cycle de reproduction, comme c'est le cas chez *Donax trunculus* (Boussoufa et al., 2015 ; Delgado and Silva, 2018 ; Hamdani et al., 2020), l'huitre creuse *Crassostrea gigas* (Mondol et al., 2016

¹ Epifaunique : animaux benthiques qui vivent à la surface d'un substrat comme les rochers.

² Infaunique : animaux benthiques qui vivent enfoui dans le substrat d'un plan d'eau, les palourdes et les crabes fousseurs sont des animaux infauniques.

Ubertini et al., 2017 ; Balić et al., 2020), l’huitre plate *Ostrea edulis* (Acarli et al., 2015 ; Eagling et al., 2018) et la moule *Mytilus galloprovincialis* (Fearman and Moltschaniwskyj, 2010 ; Benali et al., 2015). La bonne connaissance des cycles de reproduction des bivalves et des mollusques en général, est une première étape importante pour la gestion des écloséries. L’objectif principal de ces travaux est de rapporter des données nécessaires à la bonne gestion des espèces et aider dans les programmes d’aquaculture. L’élevage de ces espèces peut contribuer à la régénération des stocks effondrés et surexploités à travers un repeuplement basé sur l’aquaculture qui consiste en la production des alevins et des naissains dans des écloséries et les transférer ensuite en milieu naturel.

B. Présentation de l’environnement marin et océanographie :

1. Atlantique Marocain et Méditerranée :

La côte atlantique marocaine s’étend sur presque 3000 km du Cap Spartel au Cap blanc. La côte atlantique marocaine est caractérisée par l’existence des zones d’upwelling, ces dernières sont conditionnées par la présence de vents Nord-Est – Sud-Ouest appelés les Alizés. Ces vents qui mettent en mouvement les couches d’eau superficielles combinées à l’effet de Coriolis, permettent le transport des masses d’eau côtières vers le large, les eaux sont ensuite remplacées par des masses d’eau froides et riche en éléments nutritifs. Les fortes concentrations d’éléments nutritifs apportés par l’upwelling assurent un enrichissement de la zone côtière et favorise une grande production biologique (Roy, 1991 ; Agoumi and Orbi, 1992), ceci a été confirmé par des études sur des populations de poissons, et particulièrement sur la sardine (Cury et Roy 1989 ; Orbi et al. 1991 ; Bakun et al. 2010). La zone atlantique marocaine est caractérisée par la présence d’upwellings permanent avec une intensité maximale en été (Hilmi et al., 2020), ce qui fait d’elle une zone à fort potentiel productif (Makaoui et al., 2017) et un upwelling saisonnier dans sa zone Nord (entre Cap Juby et Larache) très actif en été (Hilmi et al., 2020). Le courant des canaries est le courant le plus dominant au Maroc, ce courant à une direction Sud-Ouest et une vitesse variante de 1 à 1,8 nœud. Les variations saisonnières influencent ce courant qui à son tour modifie la circulation le long de la côte atlantique marocaine. L’environnement climatique de l’atlantique marocain est en grande partie conditionné par l’anticyclone atlantique appelé l’anti-cyclone des Açores, ce qui permet de distinguer deux types de conditions météorologiques : une saison estivale et une saison hivernale (Orbi and Nemmaoui, 1992).

La mer Méditerranée constitue 2,5 millions de km² correspondants à 0,8 % de la superficie totale des mers et océans de la planète (Assemboni-Ogunjimi, 2002). Elle forme le plus grand et profond

bassin sur Terre (Dalongeville, 2017). La géométrie du bassin fait que la circulation générale de surface est un peu complexe. En mer Méditerranée, on peut distinguer deux principaux bassins (bassin occidental et bassin oriental) (Millot and Taupier-Letage, 2005), c'est le canal sicile qui est à l'origine de cette division physique. Ces bassins sont à leur tour divisés à des sous-ensembles appelés écorégions, la mer méditerranéenne est subdivisée en sept écorégions : la mer Levantine, la mer Egée, la mer Ionienne, la mer Adriatique, la Méditerranée occidentale et la mer d'Alboran (Dalongeville, 2017). La circulation de surface en Méditerranée suit une boucle anticyclonique. L'échange entre la Méditerranée et l'océan Atlantique se fait par le détroit de Gibraltar, les courants d'eaux atlantiques se dirige vers l'Est en suivant la côte Nord-Africaine, la majeure partie de ce courant passe vers le Nord par la mer Tyrrhénienne et une petite partie se dirige vers le bassin oriental à travers le canal sicile. L'eau moins salée qui pénètre devient plus dense dans le bassin. Le temps de renouvellement de cette eau peut varier de 50 à 100 ans. Le climat méditerranéen est généralement caractérisé par des hivers humides et des étés chauds et secs. L'effet du vent et du climat aride sont à l'origine d'une grande évaporation au niveau du bassin méditerranéen principalement dans le bassin oriental, ce qui crée une augmentation de la salinité et un déficit d'eau d'Ouest en Est que même les pluies et les fleuves ne peuvent compenser, ce déficit est comblé par les apports de l'atlantique et de la mer Noire (Courteau, 2011).

Les côtes marocaines sont considérées parmi les zones les plus productives du monde par leur très grande biodiversité, elles sont caractérisées par des eaux fertiles car elles sont situées dans des zones d'upwelling (Hilmi et al. 2020 ; Lourenço et al. 2020). Ces côtes sont considérées comme des chemins de migration pour plusieurs espèces d'intérêt économique comme le Thon et certains mammifères marins (Carruthers et al., 2018), ce qui impose au Maroc la préservation de la faune marine nationale qu'internationale. Les côtes marocaines sont caractérisées par la présence de différents domaines paraliques présentant de très grand intérêts écologiques et socio-économiques, comme c'est le cas de la lagune de Oualidia et Moulay Bouselham, l'estuaire de Tahaddart, Sebou, Moulouya, etc (Tamadouni et al. 2017 ; Rifai et al. 2018 ; Touhami et al. 2019). Ces zones intègrent la liste des zones humides d'importances internationales, ils constituent de véritables frayères pour plusieurs espèces marines et abritent un nombre important d'espèces végétales et animales. La faune marine marocaine compte 7100 espèces avec la prédominance des Arthropodes (Crustacés), des Mollusques (Lamellibranches et gastéropodes) et des vertébrés (Poissons) qui constituent un pourcentage de 65,85 % de la totalité de la faune marine des deux côtes atlantique et méditerranéenne (Etude nationale sur la biodiversité 1988) (Tableau 1).

TABLEAU 1 : Composantes de la faune marine marocaine

Embranchement	Nombres d'espèces
Arthropodes	1925
Mollusques	1596
Vertébrés	1145
Protozoaires	551
Coelentérés (= Cnidaires + Cténares)	438
Lophophoriens (= Bryozoaires + Brachiopodes + Phoronidiens	399
Annélides (= Polychètes + Achètes + Oligochètes)	351
Spongiaires	303
Echinodermes	167
Urochordés (= Tuniciers)	115
Siponculides	35
Chaetognathes	29
Plathelminthes	29
Germes (Bactéries, Vibrio)	19
Némathelminthes	12
Nemertiens	10
Echiuriens	9
Céphalocordés	2
Radiolaires	1
Total	7136

Selon l'étude nationale sur la biodiversité réalisée par la Direction de l'Observation des Etudes et de la Coopération (1998).

2. Description générale des zones de prélèvement :

Le domaine paralytique est un terme créé par Naukman pour désigner un milieu qui a une certaine relation avec la mer, comme les lagunes. Ces domaines représentent des zones d'échange entre l'écosystème marin et continental.

Les lagunes sont des systèmes d'eau de faible profondeur, parallèles au littoral et isolées de la mer par des galets et du sable. La position stratégique du Maroc marquée par ses côtes qui s'étendent jusqu'à 3500 km, lui confèrent une grande richesse en zones côtières dont les plus importantes sont les lagunes situées au long du littoral atlantique comme la lagune de Moulay Bouselham, Oualidia et Sidi Moussa ainsi que la lagune de Nador au niveau de la Méditerranée.

La lagune de Sidi Moussa est située sur la côte atlantique marocaine, est caractérisée par une longueur de 5,5 km et une largeur de 0,5 km avec une surface de 4,2 km². La lagune communique avec la mer à travers deux passes, une principale et permanente et une deuxième secondaire, située un peu vers le nord de la passe principale, temporaire. La région de la lagune de Sidi Moussa est classée dans l'étage semi-aride (Maanan et al. 2004).

La lagune de Moulay Bouselham est située au niveau du littoral marocain, s'étend sur une superficie de plus de 30 km². La lagune prend une forme elliptique, avec une largeur de 5 km et une longueur de 9 km. La lagune communique avec la mer à travers un goulet par intermittence car l'accumulation de sédiments après de fortes tempêtes ferme l'embouchure (Alaoui et al., 2010). Le système lagunaire est principalement alimenté par le fleuve Drader à l'Est et le canal de Nador au Sud (Maanan et al. 2013).

La lagune de Oualidia est située sur le littoral atlantique entre la ville de Safi et El Jadida, elle s'étend sur une superficie de 3 km², sa longueur est de 7 km et sa largeur de 0,4 à 0,5 km. Le climat de la région est de type méditerranéen semi-aride. La lagune de Oualidia est alimentée par les eaux de mer et les eaux phréatiques, ce qui génère une diversité de mécanisme géochimique (Khalid et al., 2011). Les échanges avec la mer se font à travers deux passes, une principale et active toute l'année et une autre secondaire (Damsiri et al., 2017).

La lagune de Nador aussi appelée « Mar Chica » est située sur la côte méditerranéenne du Nord-Est du Maroc, entre le cap des trois fourches et le cap de l'eau. Elle est la plus grande lagune du littoral marocain avec une superficie de 115 km². La lagune prend la forme d'un bassin ovale séparé de la mer par un cordon sableux de 25 km (Mohamed et al., 2016). La communication par intermittence avec la mer et la diminution des échanges entre les deux milieux, associées aux nombreuses activités anthropiques (urbanisation, agriculture, pêche et rejets d'eaux usées) ont

contribué à mettre en place une nouvelle passe afin d'améliorer l'environnement lagunaire (Najih et al. 2015 ; Idrissi et al. 2020). La lagune de Nador est alimentée à la fois par les eaux marines, la nappe phréatique et de nombreux émissaires. Cette région méditerranéenne a un rythme microtidal et semi-diurne ; la vase constitue le principal faciès dominant des fonds marins. La lagune possède une profondeur moyenne de 5 m (Ruiz et al. 2006 ; Mohamed et al. 2017).

L'estuaire de Bouregreg est situé sur la côte atlantique marocaine entre les villes de Rabat et de Salé, il est l'un des principaux estuaires au Maroc. Il s'étend sur 23 km depuis l'embouchure, et sa largeur est de 150 m (Cherkaoui et al., 2003). L'estuaire est caractérisé par un rythme mesotidal semi-diurne d'amplitude moyenne, le climat de la région est du type méditerranéen. L'Oued Akrech est un des sources d'alimentation en eau douce pour l'estuaire (Moguedet et al. 1994 ; Kourradi 2007). Les activités industrielles et urbaines associées aux rejets des eaux usées non traitées constituent une source potentielle de contamination par les métaux lourds au niveau de l'estuaire.

Baie de Dakhla est l'un des écosystèmes paraliques les plus importants au Maroc, elle est située au niveau du littoral atlantique sud marocain. Elle s'étend sur une longueur de 37 km et une largeur de 13 km (Zidane et al., 2008), la baie est orientée dans l'axe NNE–SSW et communique avec l'océan avec une passe de 13 km de large. La baie présente une bathymétrie faible qui varie entre 0 et 20 mètres. La région est caractérisée par un climat désertique ; elle reçoit une influence océanique par l'interaction entre le courant froid des Canaries et l'anticyclone subtropical (Orbi et al. 1995 ; El Asri et al. 2018).

C. Notions génétiques :

A. Notion de stock et population :

Il est inévitable de rapporter ici quelques définitions des notions de stock et population. En biologie, **la population** est un ensemble d'individus vivants simultanément dans une zone géographique donnée et qui ont la capacité de se reproduire entre eux ; d'autres définitions existent dans la littérature comme celle de Templeman et *al.* (Templeman, 1979), qui décrit **une population** comme un groupe d'individus occupant une zone géographique à un moment donné.

A son tour, la notion de **stock** a pendant longtemps fait l'objet de débat récurrent au sein de la communauté scientifique afin d'y trouver une interprétation plus simplifiée et pratique, mais le sujet reste encore à débattre vu l'interaction de facteurs économiques, sociaux et politiques. La définition d'un stock diffère selon le contexte de son utilisation et ceux qui le définissent. Généralement, les gestionnaires le définissent comme un groupe de poissons exploités dans une zone bien spécifique.

Cette définition va pouvoir faciliter la collecte de données de capture et d'effort de pêche mais ne prend pas en compte la vraie structuration de l'espèce selon Carvalho et Hauser (1994).

Parmi les diverses autres définitions proposées, on trouve celle d'Ihssen et al. (1981) qui définit le **stock** comme un groupe intraspécifique d'individus qui s'accouplent de manière aléatoire et qui présente une intégrité spatiale et temporelle. Selon Carvalho et Hauser (1994), cette interprétation recouvre plusieurs autres définitions données par d'autres auteurs ou seul le degré d'intégrité spatiale et temporelle varie. Pour Laurec A. (1983) un **stock** est tout simplement défini par la fraction exploitée d'une population.

B. La génétique au service de la biodiversité marine et la gestion des ressources halieutiques :

Le maintien des activités de pêche est d'une nécessité vitale pour chaque pays, principalement pour ceux où la capture des produits de la mer constitue une part considérable dans leur économie. Les ressources marines constituent une partie assez importante dans l'alimentation humaine suite à leur source d'éléments nutritifs. La production halieutique doit toujours tenir le rythme de la croissance démographique pour couvrir les besoins de la population, tout en assurant une exploitation durable des ressources marines (FAO., 2018) Le développement d'un plan de pêche pour chaque pays afin d'accroître sa productivité, doit passer avant tout par la bonne connaissance des populations d'espèces exploitées. La surexploitation ou la surpêche, la destruction de l'habitat et la pollution des eaux sont à l'origine de la diminution de la diversité génétique, ce qui rend l'aménagement des pêcheries parfois difficile à mettre en place, surtout quand il manque d'objectif clair concernant la conservation de la diversité génétique. La connaissance des populations à travers l'identification et l'évaluation des stocks ainsi que l'étude biologique des espèces, sont un outil d'aide majeur permettant la mise au point d'une stratégie de gestion de la ressource pour assurer une exploitation rationnelle et durable et pour protéger les populations à risque d'effondrement (Çiftci and Okumuş, 2002). Les traits comportementaux et physiologiques, la morphométrie, le méristique, le marquage, l'immunogénétique et la cytogénétique sont parmi les différentes méthodes utilisées dans l'identification et la discrimination des stocks halieutiques (Ihssen et al., 1981), mais ces dernières années elles ont été de plus en plus remplacées par les marqueurs génétiques.

A ce jour, les méthodes génétiques et moléculaires ne cessent de se développer pour leur rôle important dans la mesure et l'évaluation de la biodiversité et la diversité génétique, et aussi dans la compréhension et le management des populations halieutiques. La connaissance de l'ampleur de la

connectivité entre les sites et l'identification des sous populations sont pertinentes pour une gestion de pêche et une conservation marine efficace, plus particulièrement quand les modèles biophysiques sont associés aux études génétiques (Mertens, Trembl, et von der Heyden 2018 ; Jahnke et al. 2020). L'intégration de l'outil moléculaire dans l'évaluation et la surveillance de la biodiversité marine semble avoir un impact positif pour plusieurs raisons. Les données génétiques peuvent fournir des informations sur les niveaux et la répartition de la variabilité génétique en relation avec les modes d'accouplement, l'histoire de vie de l'espèce, la taille de la population, la migration et l'environnement (Carvalho and Pitcher, 2012). Les techniques moléculaires permettent aussi d'évaluer l'impact d'une pollution génétique pouvant se produire de manière accidentelle à travers le passage d'espèces adultes ou juvéniles cultivées à grande échelle dans le milieu naturel (Féral, 2002).

L'intérêt de l'application des méthodes génétiques dans l'identification des stocks halieutiques a été mis en évidence par plusieurs auteurs (Utter, 1991 ; Carvalho and Hauser, 1994 ; Féral, 2002 ; Carvalho and Pitcher, 2012), et différents exemples de caractérisations des stocks d'espèces marines sont retrouvés dans la littérature, nous citons ici quelques exemples d'études de structuration génétique réalisées sur certains bivalves :

Chez les bivalves, des travaux génétiques ont été réalisés sur la palourde japonaise *Ruditapes philipinarium* qui est le deuxième mollusque bivalve le plus exploité commercialement dans le monde. An et al. (2012) se sont intéressés à l'exploration de la structure du stock exploité de *R. philipinarium* à travers sept marqueurs microsatellites depuis cinq zones de la côte ouest et sud de la Corée du sud. L'étude révèle la présence de trois groupes de populations qui pourraient être considérés comme des unités de gestion indépendantes. Une structuration génétique a été révélée aussi chez sept populations de *R. philipinarium* de l'Est de l'Asie par l'utilisation du gène mitochondrial du cytochrome oxydase I et de 20 séquences microsatellites (Tan et al., 2020). Pour gérer efficacement les espèces exploitées et menacées, Silliman (2019) réalise une étude pour comprendre la connectivité génétique de l'huître plate du Pacifique *Ostrea lurida* depuis la côte ouest de l'Amérique du Nord, du sud de la Californie à l'île de Vancouver, avec 13424 SNP, observant la présence d'une structuration génétique dans l'ensemble de l'aire de répartition étudiée. Dans les eaux adjacentes portugaises, une étude de variabilité génétique a été réalisée sur l'espèce *Donax vittatus* par l'utilisation de quatre marqueurs mitochondriaux (COI, Cytb, 16S types F et M) et trois gènes nucléaires (H3, 18S and 28S) à partir de six localités de la côte atlantique portugaise, l'analyse a révélé une grande diversité d'haplotype avec une faible diversité nucléotidique avec la prédominance d'un haplotype qui indique une expansion récente de la population pour les sites étudiés de *D.vittatus*. Aucune structuration

génétique n'a été rapportée indiquant une très grande similarité génétique entre les six populations étudiées. L'étude propose que l'espèce *D.vittatus* pourrait être une ressource exploitable alternative à l'espèce *D.trunculus* qui voit ses stocks naturels diminuer de façon drastique dans certaines zones de la péninsule ibérique (Fernández-Pérez et al., 2017). Pour interpréter et évaluer les effets génétiques potentiels de la contamination sur les organismes, Breitwieser et al. (2018) se sont lancés dans l'évaluation de la structure génétique de la coquille Saint-Jacques *Mimachlamys varia* au long de la côte atlantique française à travers l'analyse d'une portion du gène COX-1. L'étude n'a révélé aucune structuration génétique et la diversité génétique observée n'avait aucun lien avec la qualité du milieu en termes de contamination inorganique. L'identification des sous-populations, la délimitation des stocks, et l'évaluation du taux de connectivité entre les populations sont importantes pour la réglementation de la récolte, en raison des effets drastiques à long terme qu'elles peuvent avoir sur la population si cette dernière est soumise à une forte pression de pêche.

C. La diversité génétique, un outil d'adaptation :

D'une manière générale, les individus d'une population diffèrent génétiquement les uns des autres. Ces variations ne sont pas toujours visibles à l'œil nu, car elles peuvent affecter des segments d'ADN sans avoir un effet direct sur le phénotype. Ces segments présentant plusieurs formes dites allèles, fournissent plusieurs mesures de la variabilité génétiques des populations à travers le nombre de gènes ou loci polymorphes ainsi que la fréquence et le nombre des différents allèles. Les variations au niveau des segments d'ADN peuvent être à l'origine de dissemblances biochimiques ou morphologiques fonctionnelles qui provoquent des différences dans le taux de reproduction, la survie ou le comportement des individus (Frankham et al., 2002).

Les espèces font face à différents changements environnementaux dus soit au réchauffement climatique, aux maladies, aux prédateurs, à la compétition ou à la pollution. Face à ces changements, les espèces doivent évoluer ou s'éteindre. C'est la diversité génétique qui permet aux espèces de répondre à ces variations environnementales et d'améliorer ainsi leur potentiel évolutif. Elle permet d'influencer certaines différences phénotypiques entre les individus qui leur permettront de faire face aux variations du milieu. Une faible diversité génétique se révèle liée chez plusieurs espèces à une réduction d'aptitude de reproduction et de survie (Frankham et al., 2002).

Différents marqueurs moléculaires sont disponibles pour l'étude des populations naturelles ou en culture. Chaque méthode requiert un matériel et une application spécifique et peut avoir à la fois des avantages et des inconvénients. La diversité génétique peut être mesurée à travers différents

marqueurs soit protéiques ou marqueurs ADN. La mesure de la diversité enzymatique semble ne pas être suffisante pour évaluer la diversité au niveau du génome. Les méthodes de la biologie moléculaire sont de plus en plus utilisées, car elles permettent d'explorer la variabilité génétique dans un niveau encore plus fin. Elles sont basées sur l'étude de la variation au niveau des séquences nucléotidiques de l'ADN permettant ainsi de bien caractériser les individus et les populations. Un bon marqueur doit être : polymorphe, codominant, discriminant, neutre, non influencé par le milieu, et réparti régulièrement le long du génome (Vicente and Fulton, 2004).

Parmi les marqueurs moléculaires les plus utilisés, on peut distinguer :

- **Les allozymes** : constituent différentes formes d'une enzyme correspondantes à différents allèles d'un locus commun, ces produits protéiques migrent à des taux différents en raison de leur charge et leur taille. Les différences d'acides aminés dans la chaîne polypeptidique des différentes formes alléliques sont la conséquence de changement au niveau de la séquence ADN. Les allozymes sont les premiers marqueurs à être utilisés dans les études de la structure des populations d'espèce marine par Hubby et Lewontin (1966), cette approche est facile à mettre en place et ne coûte pas cher. L'électrophorèse enzymatique présente certains inconvénients comme les mutations silencieuses qui ne se traduisent pas par des modifications de la structure des protéines ou le faible nombre d'allèles par locus qui ne permet pas une bonne caractérisation.
- **Les Microsatellites** : Ce sont les marqueurs les plus utilisés dans les études de caractérisation génétique des espèces, ils sont répartis sur tout le génome et représentent un taux de variation élevé, cette variation repose sur le nombre d'unités de répétition (1 à 4 nucléotides souvent) constituant le microsatellite. Ils sont considérés comme de bons marqueurs moléculaires pour leur pouvoir discriminatoire élevé.
- **Les RFLP** : les polymorphismes de longueur des fragments de restriction sont identifiés à l'aide d'enzyme de restriction qui coupe uniquement sur des sites de restriction bien déterminés, qui peuvent apparaître ou disparaître suite à un polymorphisme. La distance entre les sites de restriction d'une enzyme diffère d'un individu à l'autre, et par conséquent la longueur des fragments produits par la digestion enzymatique différera en travers des deux individus.

- **L'ADN mitochondrial** : constitue une petite portion d'ADN localisé au niveau de la mitochondrie, il est beaucoup étudié et considéré comme un bon indicateur des phénomènes de populations comme les goulots d'étranglement. Les segments de l'ADN mt très bien conservés entre les espèces ont permis de développer un set d'amorces universelles capables d'analyser les mêmes segments de l'ADN mt chez une variété d'espèces. L'analyse des variations mitochondriales peut se faire à l'aide de l'analyse RFLP ou à partir du séquençage d'un segment de l'ADN mt.
- **Les SNP** (Single Nucleotide Polymorphism) : constituent la majorité des variations de séquence d'ADN, ce sont des variations qui affectent une seule paire de base au niveau du génome, les SNP sont répartis sur tout le génome et sont relativement stables d'une génération à une autre. Ils sont retrouvés dans les régions codantes, non-codantes ou intergéniques.

Différents facteurs peuvent agir sur les marqueurs génétiques et influencer le niveau de la diversité génétique :

- **La consanguinité** : correspond à la reproduction entre des individus apparentés. Sur le plan génétique, la consanguinité a tendance de diminuer l'hétérozygotie en augmentant l'homozygotie. L'appariement et l'expression d'allèles récessifs délétères présents chez les deux individus apparentés provoquent une dépression consanguine. Cette dernière entraîne une chute de la valeur sélective des animaux par la baisse de la fécondité, elle diminue le taux de viabilité par l'apparition de malformations. Les effets néfastes de la consanguinité ne surviennent qu'après un certain nombre de générations. Il existe une relation liant le taux de consanguinité et la taille efficace :

$$F = 1/2N_e$$

Où **F** : représente le taux de consanguinité

Et **N_e** : représente la taille efficace (nombre d'individus ayant participé réellement à la reproduction).

A partir de cette relation, on peut déduire que le taux de consanguinité augmente si le nombre de reproductions effectuées est réduit. L'apport de nouveaux gènes peut limiter les effets de la consanguinité et maintenir la diversité génétique.

- **La dérive génétique** : correspond à une fluctuation des fréquences alléliques au cours des générations dans une population de façon aléatoire qui peut être d'origine naturelle ou humaine dans le cas de l'aquaculture. Ce changement des fréquences alléliques est non négligeable et est plus visible si la population est petite. Comme pour la consanguinité, la dérive est inversement liée à la taille efficace (N_e), plus le N_e est minime plus la dérive aura tendance à réduire la fréquence des gènes. La dérive génétique peut conduire à une réduction de la diversité génétique par la perte de certains allèles et la fixation d'un seul allèle. Plus l'allèle est fréquent dans une population plus il a des chances à être fixé. Cette perte ou réduction de diversité génétique rend les espèces incapables de s'adapter aux changements environnementaux et plus vulnérables à l'effondrement du stock.

Relation entre la dérive génétique et N_e :

$$\sigma^2_{\Delta q} = pq/2N_e$$

Où $\sigma^2_{\Delta q}$: représente la variance du changement dans la fréquence des gènes.

p et q : sont les fréquences des allèles p et q pour un gène donné.

N_e : est la taille efficace de la population

- **Les mutations** : correspondent à des modifications qui se font de manière aléatoire au niveau de l'information génétique, comme elles peuvent être la conséquence d'agents mutagènes physiques ou chimiques. Les mutations constituent une force évolutive importante, elles sont la source fondamentale de la variation génétique par la création de nouveaux allèles. Il existe trois grandes classes de mutation générant de nouveaux allèles : les mutations ponctuelles, les mutations par insertion et les mutations chromosomiques.
- **La sélection naturelle** : correspond au concept de base de la théorie Darwinienne. La sélection naturelle peut affecter la diversité génétique, elle favorise la fréquence des allèles favorables à la survie et à la reproduction ce qui permet aux organismes une meilleure adaptation, par contre les phénotypes moins adaptés tendront à disparaître. La sélection naturelle peut agir sous différentes formes : balancée (équilibrante), purificatrice (négative) ou positive (directionnelle) (Vasseur and Quintana-Murci, 2013).

La sélection négative : appelée aussi sélection purificatrice, cette forme de sélection joue un rôle important dans la stabilité des structures biologiques par la diminution des fréquences des mutations délétères. Ces mutations sont éliminées avec une vitesse proportionnelle à leur intensité délétère. La pollution, le changement climatique et d'autres phénomènes de dégradation des habitats, soumettent les espèces à une grande sélection négative à travers l'augmentation de la fréquence des mutations délétères.

La sélection positive : ce processus de sélection entraîne l'apparition de nouvelles variantes génétiques chez l'espèce dans un environnement donné pour accroître son aptitude d'adaptation. Cette sélection peut agir en entraînant une réduction de la diversité des sites liés génétiquement à l'allèle avantageux fixé, ce processus est appelé « hitchhiking » ou « auto-stop » (Stephan, 2010).

La sélection balancée : ce type de sélection permet de maintenir la diversité génétique d'une région soumise à cette sélection dans une population, cette sélection agit selon deux mécanismes : avantage hétérozygote et sélection fréquence-dépendante. L'avantage hétérozygote permet de maintenir le caractère polymorphe d'un trait héréditaire chez l'espèce.

- **La migration** : correspond à un échange ou passage de gènes entre les populations d'une même espèce appelé aussi flux génique. Ce flux est plus important si les populations sont très proches géographiquement. La migration modifie la fréquence allélique dans la population qui reçoit les migrants. Ce phénomène migratoire a pour conséquence la limite de la divergence génétique et donc une homogénéisation des fréquences alléliques entre les populations, par le passage de migrants.

L'effectif efficace d'une population augmente avec l'expansion démographique entraînant ainsi une augmentation de la variabilité génétique, sauf que la présence d'un goulot d'étranglement ou réduction de la taille de la population provoque un grand déficit de diversité génétique par la perte de différents variants génétiques.

Encadré : Equilibre de Hardy-Weinberg et les F-statistiques

La loi de **Hardy-Weinberg** est la théorie de base de la génétique des populations, elle a été proposée en 1908 indépendamment par le mathématicien anglais Hardy et le médecin allemand Weinberg, les hypothèses de cette loi sont définies comme suit :

- Taille de population infinie
- Pas de mutation ;

- Pas de migration ;
- Pas de sélection (neutralité) ;
- Reproduction sexuée avec rencontre au hasard des gamètes (panmixie) ;
- Pas de chevauchement de générations.

La structure génotypique d'une population attendue sous l'hypothèse de HW peut être altérée par certaines forme de sélection ou de reproduction.

Le **FIS** mesure les écarts à l'équilibre de Hardy-Weinberg à l'intérieur de chaque population, il représente le ratio d'hétérozygotie en plus ou en moins observé (H_o) par rapport à l'hétérozygotie attendue (H_e) sous les hypothèses de Hardy-Weinberg. Ce paramètre est appelé **indice de fixation** (F) des individus dans les sous-populations ou déficit en hétérozygotes. Il varie entre -1 et $+1$. Les valeurs négatives correspondant donc à un excès d'hétérozygotes, les valeurs positives à un déficit en hétérozygotes et une valeur nulle correspondant donc l'équilibre de Hardy-Weinberg.

Le **FST** mesure la **différenciation génétique** entre sous-populations. Le **FST** varie entre $FST = 0$, quand il y a absence de différenciation génétique entre sous-populations, et $FST = 1$, quand tous les individus résidant dans la même sous-population ne sont pas identiques à ceux résidant dans d'autres sous-populations.

D. La génétique, un énorme potentiel pour l'aquaculture :

A côté des études de structuration génétique et d'évaluation du flux génique, les études génétiques commencent petit à petit à intégrer les programmes d'aquaculture pour la sélection de géniteurs et de semence stable et résistante aux maladies. L'aquaculture est une activité fondée sur l'élevage qui vient combler la demande croissante de la population mondiale aux produits de la mer, elle assure la moitié du besoin en poisson destiné à la consommation humaine. Cette activité contribue à la subsistance de millions de personnes à travers le monde puisqu'elle constitue une source de revenus assez considérable surtout aux personnes qui en font leur seul moyen de subsistance (Cahu, 2019). L'aquaculture, comme tous les secteurs, fait face à certains défis. Les changements climatiques semblent être le plus grand défi pour cette activité, le réchauffement des eaux pourrait entraîner une diminution d'oxygène et aider dans la propagation des maladies, et un risque accru de prolifération d'algues toxiques pourrait avoir lieu et conduire à une destruction de la production aquacole (Amar,

2010). Relever ce défi n'est pas chose facile, mais les chercheurs semblent avoir trouvé un moyen à travers l'intégration de techniques génétiques pour améliorer la productivité aquacole.

Les chercheurs de l'industrie aquacole identifient les espèces ayant des caractères souhaitables et à grand intérêt économique tels que la croissance rapide, le potentiel reproducteur et la résistance aux maladies à travers l'analyse de l'ADN. L'utilisation de l'outil génétique dans les programmes de sélection permet d'estimer l'héritabilité d'un caractère, d'étudier sa liaison avec d'autres caractères, d'évaluer la variabilité génétique et ainsi de mettre en place des plans de sélection en prenant en compte la consanguinité et intégrant des données généalogiques (Petit, 2006). Des efforts énormes sont déployés et plusieurs projets sont lancés dans différents domaines de recherche (physiologie, génétique, reproduction, pathologie, etc.) afin de fournir les éléments nécessaires au bon développement des programmes d'aquaculture (Cahu, 2019).

Les programmes d'aquacultures ont vu le jour dans les années 70 par le lancement de programmes d'élevage sélectif du saumon norvégien, depuis plusieurs programmes sont mis en œuvre à travers le monde (FAO., 2009). Le développement, la compréhension et la bonne maîtrise des méthodes génétiques ont permis de révéler le rôle potentiel de la génétique dans l'aquaculture. Il est aujourd'hui possible de maîtriser la variabilité génétique afin d'éviter toute détérioration des stocks. Il existe plusieurs approches d'amélioration génétique s'intégrant dans les programmes d'aquaculture, tels que l'hybridation et le croisement, l'élevage sélectif, la manipulation du lot chromosomique, le contrôle des sexes, la transgénèse, les marqueurs génétiques et la sélection assistée par marqueurs (FAO., 2009).

Chapitre II : Analyse morphométrique de
six populations de palourde européenne
(*Ruditapes decussatus*) au Maroc

A. Introduction :

Plusieurs auteurs se sont intéressés à l'étude de croissance des bivalves et la forme de leur coquille (Sousa et al., 2007 ; Caill-Milly et al., 2012 ; Rufino et al., 2013 ; Inoue et al., 2014 ; Morán et al., 2018) et reconnaissent que divers facteurs environnementaux sont responsables des variations de la morphologie des coquilles (Cassis et al., 2011) ; parmi ces facteurs, nous retrouvons : la nature de sédiment, la profondeur, la latitude, l'exposition aux vagues, etc. Les variations morphologiques de la coquille ne sont autre qu'une plasticité phénotypique qui permet d'assurer à l'espèce une adaptation aux conditions environnementales par plus d'une forme alternative (West-Eberhard, 1989 ; Swain and Foote, 1999 ; Modestin, 2017 ; Jeratthitikul et al., 2019). Les coquilles assurent aussi une protection aux bivalves contre les prédateurs comme les poissons, les oiseaux et les gastéropodes, en leur offrant une protection structurelle leur permettant des comportements de fuite ou d'évitement (Stanley, 2015). Cette adaptation, acquise par l'espèce, peut se présenter à travers des coquilles plus larges et plus épaisses permettant de minimiser le stress hydrodynamique et protéger contre l'action forte des vagues ; c'est le cas chez la moule *Mytilus trossulus* étudiée dans six localités, avec un niveau d'exposition aux vagues différent. La coquille et le ligament de la charnière de la moule semblent être plus épais dans les milieux très exposés aux vagues lui offrant ainsi une meilleure stabilité (Akester and Martel, 2000). KandrataVICIUS et Brazeiro, (2014) rapportent une différence morphologique entre les moules *Mytilus edulis platensis* issus de trois zones intertidales rocheuses le long de la côte atlantique de l'Uruguay, de sorte que les moules issues des zones protégées des vagues possèdent une taille et poids plus grands, tandis que les moules très exposées aux vagues semblent avoir une taille et un poids plus petits car les individus plus grands sont plus vulnérables au délogement en raison d'une augmentation de la surface exposée aux vagues. Comme l'influence des vagues, la prédation est aussi un facteur agissant sur la morphologie des bivalves, car ces derniers très vulnérables à la prédation, surtout ceux qui n'ont pas la capacité de se cacher en s'enfouissant, ont tendance à développer des coquilles plus épaisses et plus lourdes (Stanley, 2015). Comme il a été mentionné précédemment, le type de sédiment peut aussi jouer un rôle dans la forme de la coquille ; l'étude de quatre populations de coquilles de l'espèce *Lucina pectinata* en Martinique, révèle une différenciation de forme significative entre les différentes populations. Modestin (2017) explique que ce polymorphisme de forme est fortement lié à la nature du sédiment, les coquilles plus allongées se retrouvent dans un sédiment vaseux meuble par rapport aux coquilles moins allongées qui sont présentes dans un sédiment vaseux dure. Les facteurs environnementaux agissent de manière très restrictive sur la forme des bivalves, car même si différents bivalves vivant dans un même environnement peuvent présenter une hétérogénéité de trait morphologique. Comme tous les bivalves, la palourde *Ruditapes decussatus* présente des variations

morphologiques dépendant des conditions environnementales qu'elle subit dans son habitat. Dans la littérature, il n'y a pas assez d'études de variations morphologiques qui s'intéressent au genre *R.decussatus*, sauf quelques études de comparaison avec le genre *R.philipinarium*. L'étude de neuf populations de *R.decussatus* et quatre populations de *R.philipinarium* de la côte atlantique et méditerranéenne, à travers l'analyse de forme par la méthode de « Fourier elliptique », rapporte une différence de forme entre les populations particulièrement chez *R.decussatus*. Se basant sur cette variation morphométrique, le dendrogramme de classification a permis de distinguer deux groupes de populations de *R.decussatus*, expliqué par l'adaptation de la forme de la coquille aux conditions environnementales locales vu qu'aucune correspondance entre les données génétiques et morphologiques n'a été établie (Costa et al., 2008).

L'étude de ces variations morphologiques semble jouer un rôle aussi dans la détection du niveau de contamination chimique du milieu naturel (Scalici et al., 2017). Les agressions anthropiques sur l'écosystème peuvent être à l'origine de perturbations d'organismes vivants, affectant ainsi leur capacité à s'approprier un habitat électif. Pour réduire ce risque, les organismes ont l'aptitude de développer des phénotypes appropriés à leurs conditions environnementales (Møller, 1997 ; West-Eberhard, 2008 ; Xue and Leibler, 2018). Comme la pollution de l'écosystème marin semble être la cause d'une grande part des variations morphologiques, de difformités et d'asymétrie, ces dernières sont considérées comme un bio-indicateur de la contamination du milieu (Le Cadre and Debenay, 2006). Ce principe a été appliqué chez le gastéropode *Buccinanops globulosus*, afin d'évaluer les risques potentiels de contamination par certains polluants à travers l'analyse de la forme de la coquille. Par l'utilisation d'une analyse morphométrique géométrique, Primost et al. (2015) rapportent que les différences de formes, enregistrées entre les six échantillons du gastéropode *B.globulosus* étudiés, sont associées à l'incidence de l'imposex (masculinisation des femelles) dans les zones contaminées au tributylétain (TBT). Les gastéropodes de petites formes sont présents dans les zones présentant un niveau élevé de contamination dû à un fort trafic maritime, tandis que les gastéropodes de grandes tailles et à spire allongée sont retrouvés dans les zones à faible trafic maritime considérées moins polluées. Les auteurs suggèrent que les différences de formes de la coquille pourraient être considérée dans la détection de la pollution au TBT.

L'identification de variation morphologique a été considérée comme un outil de discrimination des stocks chez différentes espèces marines comme : la palourde japonaise *Ruditapes philipinarium* (Caill-Milly et al., 2014), le couteau *Ensis siliqua* (Rufino et al., 2013), l'huître perlière *Pinctada imbricata radiata* (Rajaei et al., 2014), la palourde *Ameghinomya antiqua* (Morán et al., 2018) et le couteau *Ensis macha* (Márquez and Van Der Molen, 2011).

Dans ce chapitre, nous nous sommes concentrés sur l'exploration des variations morphométriques de six populations de *R. decussatus* le long de la côte marocaine, à travers une approche conventionnelle utilisant quatre indices morphométriques impliquant des mesures métriques et pondérales, et un modèle additif généralisé afin d'évaluer l'influence de la température et la chlorophylle a sur la morphologie de la coquille.

B. Matériel et méthodes :

1. Echantillonnage :

L'échantillonnage a été réalisé à partir des gisements naturels de l'espèce distribués le long de la côte marocaine, à savoir : lagune de Nador (Na), lagune de Sidi Moussa (SM), lagune de Oualidia (Ou), et la lagune de Moulay Bouselham (MB), l'estuaire de Bouregreg (Bu), et Botalha (Bo) (baie de Dakhela) (Figure 5). Quarante individus par site ont été collectés à la main à marée basse à une profondeur ne dépassant pas 1 m ; les palourdes ont été stockées dans des sachets en plastique, mises dans des boîtes en polyester avec des accumulateurs de froid et transférées immédiatement au Laboratoire de Génétique des Populations Halieutique de l'INRH à Casablanca où les mensurations et les dissections ont été réalisées.

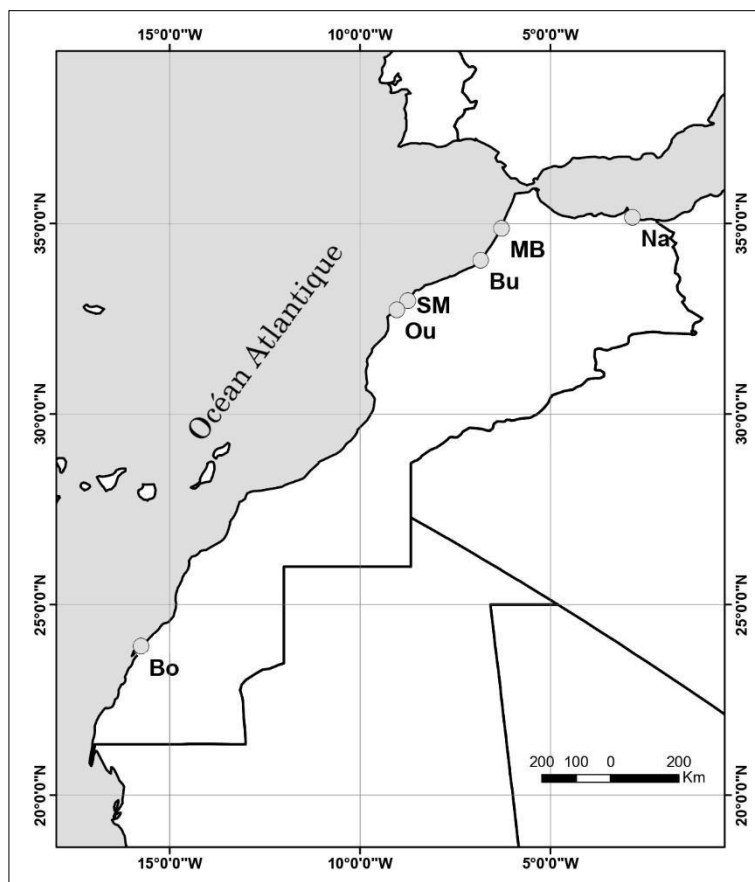


FIGURE 5 : Carte d'échantillonnage (1), Na : Nador, MB : Moulay Bouselham, Bu : Bouregreg, SM : Sidi Moussa, Ou : Oualidia, Bo : Botalha.

2. Caractéristiques morphométriques et allométrie :

Au laboratoire, tous les individus ont été nettoyés à l'eau claire pour éliminer les débris de sédiments. La longueur, la hauteur et la largeur de chaque individu ont été mesurées à l'aide d'un pied à coulisse électronique (Figure 6). Le poids total de la coquille a été mesuré à l'aide d'une balance de précision.

- La longueur (Lo) : correspond à la plus grande distance séparant le bord antérieur du bord postérieur de la coquille (en mm).
- La hauteur (Ha) : correspond à la distance entre le bord ventral et la charnière dorsale (en mm).
- Largeur (La) : correspond à la distance maximale de la convexité des deux valves unies (en mm).
- Le poids (P) : correspond au poids total de la coquille (en g).

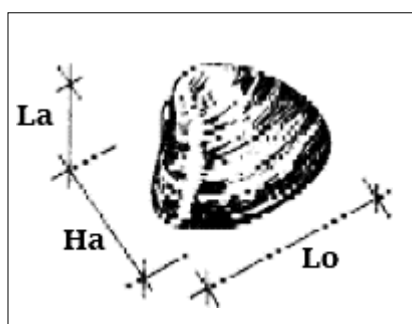


FIGURE 6 : Représentation schématique des trois paramètres métriques. La : Largeur, Lo : longueur, Ha : Hauteur.

En plus de la mesure pondérale, les trois paramètres métriques (longueur, largeur, hauteur) ont été utilisés afin de déterminer la nature de l'allométrie, cette dernière permet d'étudier les différents liens entre les paramètres morphométriques. Les relations allométriques retenues dans ce travail concernent les relations allométriques ponctuelles exprimées par une fonction exponentielle de la forme $y = a x^b$ où y est la variable dépendante soit hauteur, largeur ou poids, x est la variable indépendante représentant la longueur de référence, a est une constante et b est le coefficient d'allométrie. Après la transformation logarithmique, l'équation de la loi d'allométrie s'écrit :

$$\text{Log } y = \text{Log } a + b \text{ Log } x$$

Cette transformation logarithmique permet de linéariser la relation, de stabiliser les variances et de normaliser les variables (Myers, 1986). La nature de l'allométrie a été définie à partir de la comparaison de la valeur observée de la pente (b) avec la valeur théorique 1 dans le cas de deux paramètres linéaires, ou 3 dans le cas d'une mesure pondérale et linéaire. Afin de confirmer si les valeurs de b obtenues dans les régressions linéaires sont significativement différentes de la valeur théorique 1 ou 3, un test t ($\alpha = 0.05$) a été appliqué avec :

$$t = \frac{|b-1|}{s(b)} \quad \text{Ou} \quad t = \frac{|b-3|}{s(b)}$$

$$s(b) = \sqrt{\frac{sy^2(1-r^2)}{sx^2(n-2)}}$$

Avec s : l'écart-type

sy^2 et sx^2 : la variance de y et x après transformation logarithmique

r : le coefficient de corrélation

n-2 : degré de liberté

Trois cas se présentent quand on utilise deux mesures linéaires : si $b < 1$: la croissance est minorante, si $b > 1$: la croissance est majorante, si $b = 1$: la croissance est isométrique. Pour la relation pondérale, trois cas peuvent se présenter aussi : si $b < 3$: la croissance est minorante, si $b > 3$: la croissance est majorante, si $b = 3$: la croissance est isométrique. Dans le cas de l'isométrie, les 2 proportions du corps croissent de la même façon, par contre dans les deux autres cas la croissance d'un paramètre se fait supérieur ou inférieur au paramètre de référence (longueur).

Afin de parcourir le plus grand nombre de détails morphologiques possible, quatre autres variables ont été utilisées pour décrire et comparer la morphométrie des individus de chaque site, notamment quatre indices de forme définis comme : l'indice de convexité (Largeur / Hauteur), l'indice de compacité (Largeur / Longueur), l'indice d'élongation (Hauteur / Longueur) et l'indice de densité (Poids / Longueur).

3. Analyse statistique :

▪ Analyse univariée :

Nous avons utilisé une ANOVA à 1 facteur pour vérifier l'homogénéité de distribution des quatre paramètres morphométriques (longueur, largeur, poids et hauteur) et des quatre indices morphométriques entre les sites. L'analyse de la variance (ANOVA) est adoptée afin de déterminer si les moyennes des groupes sont différentes.

▪ Analyse en composante principale et classification hiérarchique :

L'analyse multivariée fait référence à toute technique statistique utilisée pour analyser des données provenant de plusieurs variables. L'analyse en composante principale considérée comme une analyse multivariée, permet de projeter des informations issues d'un espace à n dimension à un espace à k dimensions plus petites pour qu'un maximum d'informations soit conservé. Afin de déterminer les affinités entre les différents sites étudiés et définir les paramètres qui les caractérisent au mieux, évaluer le degré de corrélation et d'influence des indices morphométriques, nous avons réalisé une analyse en composantes principales (ACP). Pour identifier les groupes de sites homogènes sur la base des quatre indices morphométriques, une classification hiérarchique a été réalisée selon la méthode de Ward en distance euclidienne (Ward, 1963). La normalisation en z simple a été utilisée pour redimensionner les quatre variables.

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel SPSS version 22. (Armonk, NY: IBM Corp.).

▪ Paramètres environnementaux :

Deux paramètres, la température et la chlorophylle a, ont été utilisées pour évaluer l'influence des conditions environnementales sur les quatre indices morphométriques de la coquille. Les données de la température de surface de la mer (SST) en degré °C et la concentration de la chlorophylle a (Chl-a) en mg/m³ pour chaque site (Tableau 2) ont été importées (données journalières) à partir du site web NASA's OceanColor par le Spectroradiomètre d'Imagerie à Résolution Moyenne (MODIS) du Satellite Aqua (à résolution de 4 km) (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>) et extraites par le logiciel SeaDAS version 7.4.(Baith et al., 2001). La corrélation entre les quatre indices morphométriques et les deux paramètres environnementaux a été testée en calculant le coefficient de corrélation de Pearson avec le logiciel SPSS version 22. Le Modèle Additif Généralisé (GAM) (Hastie and Tibshirani, 1987) a été utilisé pour étudier le comportement des deux facteurs environnementaux, SST et Chl-a, sur les quatre indices morphométriques à l'aide du logiciel RStudio Version 1.1.463 en utilisant le package 'mgcv'. L'avantage de l'utilisation du GAM est qu'il permet une modélisation malgré l'absence d'une relation linéaire entre les variables explicatives et la variable à prévoir et sans aucune forme

d'indépendance. L'effet additif du modèle permet de mettre en évidence l'influence précise de chaque variable explicative au moyen d'une somme de fonction non linéaire. Les variables explicatives dans notre cas sont la température de la surface de la mer et la chlorophylle a tandis que les variables à prévoir ou indépendantes sont les indices morphométriques.

TABLEAU 2: Concentration moyenne de la chlorophylle a (mg/m^3) et la température moyenne de surface de la mer ($^{\circ}\text{C}$) pour les six zones d'étude.

Site	Botalha	Nador	Moulay Bouselham	Oualidia	Bouregreg	Sidi Moussa
Moyenne de la Chlorophylle a (mg/m^3)	7,73	0,25	1,69	1,73	0,45	2,27
Moyenne de la température de surface de la mer ($^{\circ}\text{C}$)	23,83	18,34	18,83	17,95	21,90	18,01

C. Résultats :

▪ Caractéristiques morphométriques et allométrie :

Pour les 240 individus, les moyennes de la longueur, la hauteur, la largeur et le poids étaient respectivement, de (25,86 - 49,36) (min-max), (20,29 - 33,94), (14,18 - 24,23) et (5,30 – 22,01). Les boîtes à moustaches (Figure 7) montrent la distribution des quatre paramètres entre les six sites. Les coquilles du site Bouregreg présentent une longueur, hauteur, largeur et poids plus grands par rapport aux autres sites, par contre les coquilles de Moulay Bouselham possèdent les valeurs les plus faibles. La médiane des quatre paramètres semble être différente entre les sites.

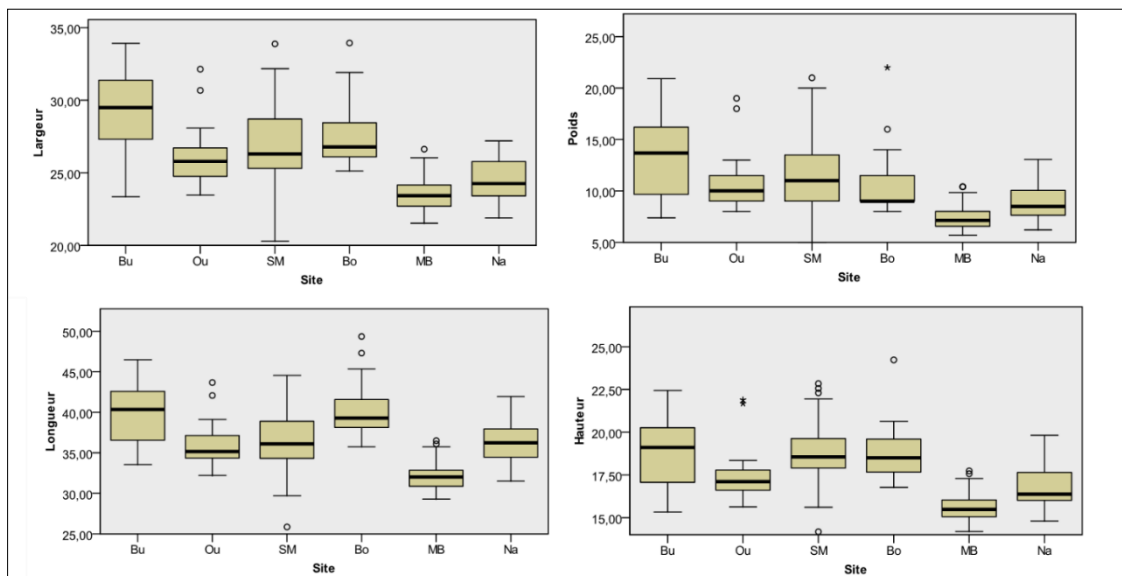


FIGURE 7 : Boîtes à moustaches affichant la distribution des quatre paramètres morphométriques (longueur, poids, hauteur et largeur) dans chaque sites (Na : Nador, MB : Moulay Bouselham, SM : Sidi Moussa, Bu : Bouregreg, Bo : Botalha, Ou : Oualidia).

Les équations décrivant la relation entre les variables linéaires et pondérales de chaque groupe, le coefficient de corrélation, la significativité ainsi que la nature de l'allométrie sont consignées dans le tableau 3. Les valeurs du coefficient de détermination R^2 qui relient toutes les variables linéaires et pondérales sont comprises entre 0,945 et 0,671, ce qui témoigne d'une forte corrélation entre les différents paramètres métriques et pondérales (la longueur et la hauteur, la longueur et la largeur et entre la longueur et le poids) de la coquille. Les différentes relations allométriques se sont révélées significatives au seuil de 5 % à l'exception de la relation entre le poids et la longueur des coquilles du site de Botalha. Ces relations mettent en évidence une allométrie minorante, sauf à Bouregreg où la croissance en poids est plus rapide qu'en longueur (allométrie majorante).

TABLEAU 3 : Equations allométriques liant les différents paramètres métriques et pondéraux chez la palourde *Ruditapes decussatus* au Maroc

Sites	Equation	R ²	Nature de l'allométrie	Significativité
Botalha	$P = 0,0352 e^{1,1325 Lo}$	0,812	Minorante	NS
	$La = 4,18 + 0,57 Lo$	0,829	Minorante	S
	$Ha = 2,33 + 0,40 Lo$	0,703	Minorante	S
Oualidia	$P = 0,9702 e^{0,0667 Lo}$	0,823	Minorante	S
	$La = 0,24 + 0,65 Lo$	0,850	Minorante	S
	$Ha = 1,51 + 0,44 Lo$	0,671	Minorante	S
Moulay Bouselham	$P = 0,029 e^{1,2176 Lo}$	0,841	Minorante	S
	$La = 5,26 + 0,56 Lo$	0,807	Minorante	S
	$Ha = 3,48 + 0,37 Lo$	0,682	Minorante	S
Sidi Moussa	$P = 0,0512 e^{1,0697 Lo}$	0,797	Minorante	S
	$La = 1,71 + 0,69 Lo$	0,895	Minorante	S
	$Ha = 2,43 + 0,44 Lo$	0,779	Minorante	S
Bouregreg	$P = -9,66 + 3,31 Lo$	0,928	Majorante	S
	$La = 0,0352 e^{1,1325 Lo}$	0,945	Minorante	S
	$Ha = -1,94 + 0,51 Lo$	0,858	Minorante	S
Nador	$P = 0,0292 e^{1,199 Lo}$	0,931	Minorante	S
	$La = 4,05 + 0,56 Lo$	0,860	Minorante	S
	$Ha = 1,45 + 0,42 Lo$	0,733	Minorante	S

R² : coefficient de détermination, S : significatif, NS : non significatif.

▪ **Analyse univariée :**

Suite à la non-homogénéité des variances, le test de Kruskal-Wallis, alternative non-paramétrique de l'ANOVA, a été réalisé et a permis de montrer une différence significative indiquant une variabilité des quatre paramètres morphométriques (longueur, largeur, poids et hauteur) entre les sites. L'ANOVA a un seul facteur appliqué sur les quatre indices morphométriques (La/Ha), (La/Lo), (Ha/Lo) et (P/Lo), a montré des différences significatives entre les sites ($p < 0,05$) (Tableau 4). En particulier, les coquilles de Nador avaient un indice de convexité (La/Lo) moyen inférieur, ce qui montre que les valves sont moins convexes que ceux des coquilles de Sidi Moussa, qui avaient la plus grande valeur moyenne (La/Lo). Les individus de Sidi Moussa affichaient des indices moyens d'élongation (Ha/Lo) et de convexité (La/Ha) globalement supérieurs, ce qui suggère que les coquilles sont denses et plus convexes. Les coquilles de Nador possédaient la valeur moyenne inférieure de l'indice d'élongation (Ha/Lo), ce qui indique que ces coquilles sont les plus minces. Les coquilles de Moulay Bouselham avaient un indice de densité moyen inférieur (P/Lo), les coquilles sont plus légères que celles de Sidi Moussa, qui possèdent la valeur la plus élevée de l'indice de densité (P/Lo).

TABLEAU 4 : Analyse de la variance des quatre indices morphométriques pour les six populations de *Ruditapes decussatus* au Maroc. M : Moyenne, Var : Variance, F : test de Fisher, P : p-value

Paramètres	Sites	M	Var	F	P
Indice de compacité (La/Lo)	Na	0,462	2,70 10 ⁻⁴	36,79	> 0,05
	Bo	0,466	3,88 10 ⁻⁴		
	SM	0,514	6,96 10 ⁻⁴		
	MB	0,486	2,60 10 ⁻⁴		
	Ou	0,483	4,33 10 ⁻⁴		
	Bu	0,469	3,91 10 ⁻⁴		
Indice d'élongation (Ha/Lo)	Na	0,675	2,56 10 ⁻⁴	78,27	> 0,05
	Bo	0,682	4,47 10 ⁻⁴		
	SM	0,739	6,27 10 ⁻⁴		
	MB	0,733	3,28 10 ⁻⁴		
	Ou	0,725	3,61 10 ⁻⁴		
	Bu	0,726	2,79 10 ⁻⁴		
Indice de convexité (La/Ha)	Na	0,684	4,11 10 ⁻⁴	20,34	> 0,05
	Bo	0,683	6,29 10 ⁻⁴		
	SM	0,695	6,19 10 ⁻⁴		
	MB	0,663	4,15 10 ⁻⁴		
	Ou	0,667	7,21 10 ⁻⁴		
	Bu	0,647	8,73 10 ⁻⁴		
Indice de densité (P/Lo)	Na	0,242	7,46 10 ⁻⁴	29,79	> 0,05
	Bo	0,254	2,07 10 ⁻³		
	SM	0,312	4,53 10 ⁻³		
	MB	0,228	5,65 10 ⁻⁴		
	Ou	0,298	1,53 10 ⁻³		
	Bu	0,334	5,31 10 ⁻³		

* : valeur significative à 0,05.

▪ **Classification hiérarchique :**

Sur la base du dendrogramme de classification (Figure 10), nous avons identifié trois groupes, le premier groupe associant les coquilles de Botalha et de Nador, le deuxième groupe associe Moulay Bouselham, Oualidia et Bouregreg et la population de Sidi Moussa constitue elle seule le dernier groupe.

▪ **Analyse en composantes principales.**

La matrice de corrélation dérivée de l'analyse en composantes principales a révélé des corrélations significatives entre différents indices morphométriques, à l'exception de la corrélation entre l'indice de densité et l'indice de convexité qui se révèle non significative (Tableau 5). L'indice de convexité présente une corrélation négative avec l'indice de corrélation, mais cette corrélation reste faible malgré qu'elle soit significative.

TABLEAU 5 : Coefficient de corrélation de Pearson entre les quatre indices morphométriques

	Indice de compacité	Indice de convexité	Indice de densité
Indice d'élongation	0,635*	-0,224*	0,323*
Sig.	0,00	0,00	0,00
Indice de compacité	-	0,610*	0,291*
Sig.	-	0,00	0,00
Indice de convexité	0,610*	-	0,036
Sig.	0,00	-	0,291
Indice de densité	0,291*	0,036	-
Sig.	0,00	0,291	-

Sig : Valeur de p, * : corrélation significative au seuil de 0.05.

D'après l'écoulement des valeurs propres, deux composantes ont été retenues qui représentent 80,82 % de la variance totale. Les vecteurs propres des deux composantes retenues ont montré que l'indice d'élongation et l'indice de densité sont chargés sur le facteur 1, l'indice de compacité et l'indice de convexité sont chargés sur le facteur 2 (Tableau 6 et Figure 8). Dans ce cas, la composante principale 1 est relative à la variation de la finesse et de la densité, au contraire de la composante principale 2 qui tient compte de la variation de la forme de la valve (compacité et convexité). Sur la base des données relatives aux indices morphométriques, l'ACP a permis de représenter les individus des six stations d'études dans trois groupes distincts (Figure 9). L'axe 1 représenté par l'indice d'élongation et de densité, révèle une nette répartition entre Botalha et Nador d'une part et Oualidia/Sidi Moussa/Moulay Bouselham/Bouregreg d'autre part. l'axe 2 représenté principalement par l'indice de compacité et de convexité montre une répartition entre Sidi Moussa d'une part et Bouregreg/Moulay Bouselham d'autre part, alors que les autres sites (Botalha, Nador, Oualidia)

semblent rester en intermédiaire. Cette répartition indique que chacun de ces groupes possède une morphométrie assez distincte d'un autre.

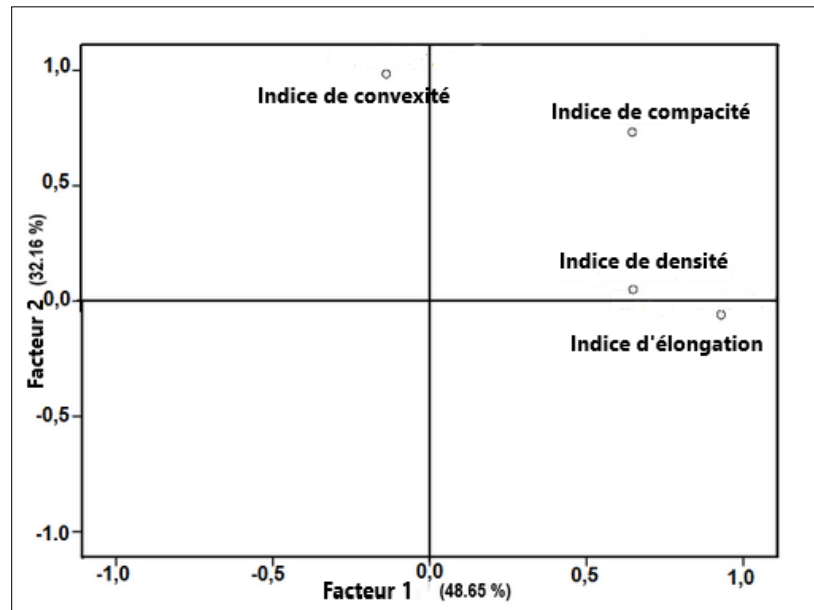


FIGURE 8 : Projection des quatre variables sur les deux axes de l'ACP

TABLEAU 6: Vecteurs propres de l'ACP sur les quatre indices morphométriques.

Indices	Composantes	
	1	2
Indice de densité	0,386	-0,047
Indice de compacité	0,298	0,422
Indice d'élongation	0,569	-0,157
Indice de convexité	-0,207	0,694

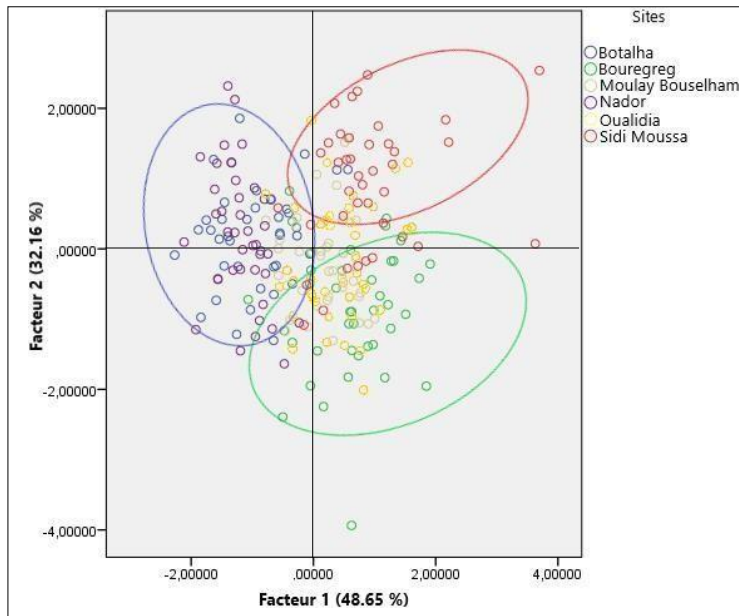


FIGURE 9 : Projection des individus sur les deux premiers axes de l'Analyse en Composantes Principales à partir des quatre indices morphométriques

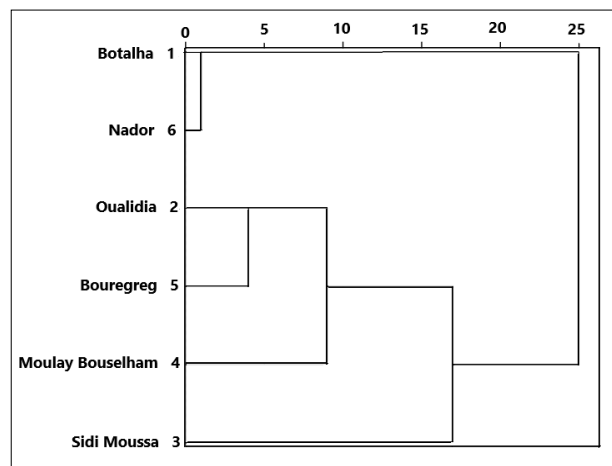


FIGURE 10 : Regroupement en dendrogramme des 6 populations de *R. decussatus* sur la base des quatre indices morphométriques

▪ **Paramètres environnementaux :**

Les indices morphométriques étaient significativement liés aux conditions environnementales (SST et Chl-a), $p < 0,05$, sauf pour l'indice de densité qui n'était pas significativement corrélé à la température et l'indice de compacité qui n'était pas significativement corrélé à la concentration en chlorophylle a (Tableau 7). Le modèle additif généralisé a permis de mettre en évidence la relation entre les variables dépendantes (indices morphométriques) et les variables explicatives (SST et Chl-a) à travers les équations suivantes (notez que tous les paramètres du modèle sont significatifs) :

$$I. \text{ densité} = 0,1657 - 0,0077 * \text{Chla} + 0,0066 * \text{SST} + \epsilon$$

$$I. \text{ élongation} = 0,7797 - 0,0014 * \text{Chla} - 0,0031 * \text{SST} + \epsilon$$

$$I. \text{ convexité} = 0,7819 - 0,7819 * \text{Chla} - 0,0061 * \text{SST} + \epsilon$$

$$I. \text{ compacité} = 0,6031 + 0,0032 * \text{Chla} - 0,0065 * \text{SST} + \epsilon$$

D'après le modèle additif généralisé, on peut déduire que la chlorophylle a possède un effet positif sur l'indice de convexité et de compacité et un effet négatif sur l'indice d'élongation et de densité. A son tour la température possède un effet négatif sur l'indice de convexité, compacité et élongation et un effet positif sur l'indice de densité. La forme de ces relations peut être visualiser graphiquement dans la figure 11. Le modèle présente des paramètres statistiquement faible pour être adopté dans ce travail.

TABLEAU 7 : Matrice de corrélation entre les quatre indices morphométriques et les conditions environnementales.

Paramètres environnementaux		Indice de convexité	Indice de compacité	Indice d'élongation	Indice de densité
Température de surface de la mer (SST)	R	-0,131*	-0,351**	-0,305**	0,027
	Sig.	0,043	0,000	0,000	0,673
	N	240	240	240	240
Chlorophylle (Chl-a)	R	0,198**	-0,066	-0,280**	-0,152*
	Sig.	0,002	0,306	0,000	0,019
	N	240	240	240	240

*significatif au seuil de 0,05, ** significatif au seuil 0,01

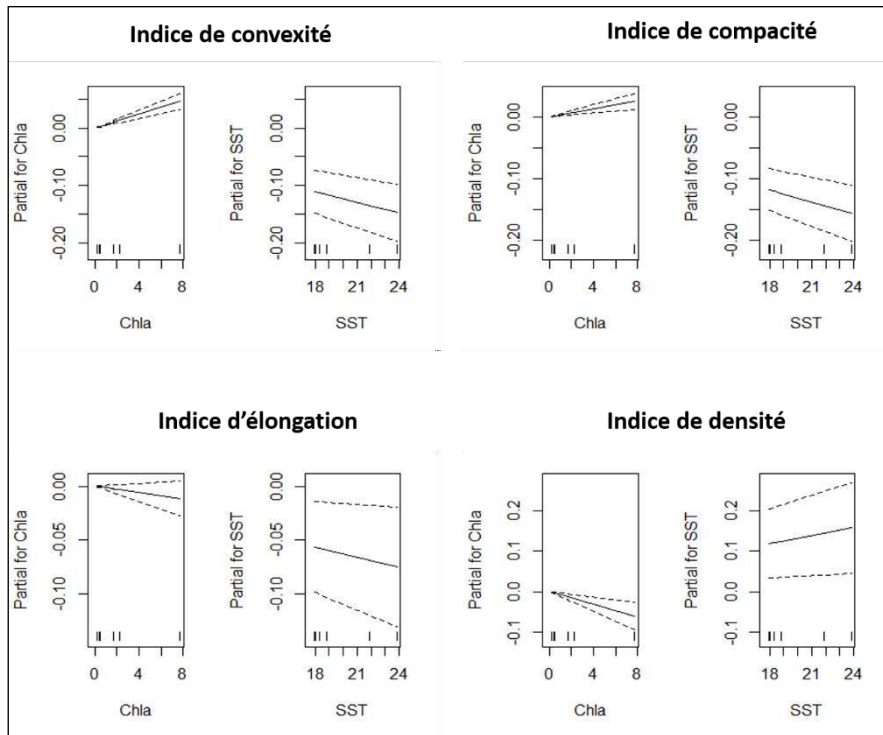


FIGURE 11 : Tracé des résidus partiels pour chaque prédicteurs (Chl-a et SST) pour chaque variable.

D. Discussion :

L'objectif principal de cette analyse était d'évaluer les variations morphométriques et l'influence de la température et de la chlorophylle a sur quatre indices morphométriques pour six populations de palourde *R. decussatus* relevant de six sites distribués le long des côtes marocaines. L'analyse nous a permis de caractériser la morphologie des coquilles de chaque population et de déterminer les similarités entre elles. La comparaison des variances des quatre indices morphométriques a montré une forte hétérogénéité significative entre toutes les populations. Derbali et al. (2012) qui ont travaillé sur l'huître perlière *Pinctada imbricata radiata* à Tunis ont trouvé le même résultat, la comparaison des moyennes et des variances des caractères biométriques en utilisant le test de Fisher "F" et le test de Student "t" ont révélé une importante variabilité morphologique inter-populationnelle. L'étude des relations entre les paramètres métriques et pondérales (longueurs-hauteur/longueur-largeur/longueur-poids) au niveau des six stations échantillonnées, révèle une allométrie minorante indiquant que les palourdes ont tendance à croître en longueur plus rapidement qu'en largeur, hauteur et poids. Ce résultat semble différent de celui obtenu dans l'étude du gastéropode *Patella caerulea* dans les côtes nord tunisiennes, qui rapporte que l'espèce à tendance de croître plus rapidement en hauteur et en largeur qu'en longueur (Belkhodja and Romdhane, 2012).

Une étude biométrique réalisée sur deux populations de palourde *R. decussatus* dans deux zones différentes du littoral Tunisien, révèle une allométrie majorante liant la longueur au poids total frais dans les deux zones d'études (EL-Menif Ni and Maamouri, 1995). La population de Sidi Moussa a une valeur d'indice d'élongation plus importante qui était similaire aux observations faites sur les palourdes japonaises *R. philipinarium* d'Arcachon et de Bellevue en France (Caill-Milly et al 2014). L'analyse en composantes principales (ACP), a permis de distinguer trois groupes de populations, suggérant que chaque groupe de populations présente des caractéristiques morphométriques bien définies. Un groupe rassemblant les populations de Botalha et de Nador caractérisées par des coquilles fines et légères. Un second groupe constitué par les populations de Oualidia, Moulay Bouselham et Bouregreg caractérisées par une coquille lourde et plus épaisse. Le dernier groupe constitué par la population de Sidi Moussa caractérisée par une coquille dense et plus épaisse de forme convexe. Sur la base des quatre indices morphométriques, le regroupement hiérarchique a également identifié trois groupes de populations, ce qui confirme le résultat obtenu par l'analyse en composante principale. Une étude comparative des caractères biométriques de l'huître perlière *P. imbricata radiata* du Golfe de Gabès à Tunis a révélé une grande divergence entre les populations de *P. imbricata radiata*, en utilisant à la fois des méthodes multidimensionnelles (méthode des composantes principales et analyse des facteurs discriminants) (Derbali et al 2012). Comme l'ont expliqué de nombreux auteurs, les différences constatées entre les formes des coquilles de palourdes pourraient s'expliquer par la plasticité phénotypique des populations soumises à différentes conditions environnementales (Watanabe and Katayama, 2010). La salinité, la température, l'oxygène dissous, l'exposition aux vagues, la nature du sédiment et la concentration de nourriture sont des facteurs qui influencent la croissance et la morphométrie de la coquille (Sousa et al 2007 ; Costa et al 2008). Sur les plages de sable d'Afrique australe, Laudien et al. (2003) a étudié la variation morphologique de quatre populations de la mactre de Stimpson *Donax serra*. Les comparaisons morphologiques entre la largeur et la hauteur, et la hauteur et la longueur ont révélé une différence significative dans la forme de la coquille. Les palourdes de la province froide étaient significativement plus rondes, plus plates et moins cunéiformes pour une stabilité accrue dans les habitats subtidaux et les palourdes de la province chaude étaient plus cunéiformes et allongées parce qu'elles creusent plus rapidement et se déplacent plus efficacement en vagues et sont donc moins exposées aux prédateurs. À partir de la mer de Paratethys centrale de la fin du Miocène moyen, une analyse morphométrique a été effectuée sur les espèces de *Polititapes tricuspis* de deux localités : la zone supérieure d'Ervilia et la zone de Sarmatimactra en utilisant une approche multiméthode ; les analyses ont montré une différenciation significative entre les spécimens des deux biozones. Neubauer et al. (2013) suggèrent que la différenciation phénotypique est la conséquence d'adaptations fonctionnelles. Les habitats de *P. tricuspis* sont plus exposés à l'action des vagues et à

l'activité des marées, donc l'espèce développe une coquille plus grande et plus épaisse avec des dents cardinales plus fortes pour offrir une plus grande stabilité mécanique. Dans le présent travail, parmi les six populations étudiées, les palourdes Nador et Botalha semblent être légères et développent une coquille fine et plate, elle reflète l'ontogénèse post-larvaire des bivalves et les conditions environnementales dans lesquelles ils vivent. Bien qu'elle soit connue comme un site potentiel pour le développement de l'aquaculture, la lagune de Nador (en mer Méditerranée) a subi des risques élevés de pollution agricole, urbaine et industrielle (Maanan et al., 2015) et le taux élevé de salinité pendant la période de fermeture de la lagune (Phillipe, 1982) qui peut être à l'origine du changement morphométrique et de croissance des coquilles. Le taux de salinité élevé et la bioaccumulation d'éléments métalliques peuvent influencer le processus métabolique des bivalves (Fuhrmann et al., 2016). La zone atlantique sud du Maroc est connue par un upwelling permanent (Makaoui et al., 2017). Malgré la richesse trophique de toute la zone, la population de Botalha possède une coquille plus fine et plus compacte. Nous pouvons suggérer que les palourdes n'ont pas besoin d'accumuler beaucoup de réserve nutritive, tant qu'il y a une abondance de nutriments. Watanabe et Katayama (2010) ont également rapporté que les individus ayant une meilleure condition nutritionnelle avaient une coquille relativement plus mince. En outre, la nature plus épaisse et plus dense de la coquille de Sidi Moussa, peut probablement aider les palourdes à retenir un maximum d'eau et à s'enfouir profondément en raison de la présence de prédateurs, en particulier le crabe vert qui est un prédateur redoutable à côté du gastéropode *Cymbium sp.* dans la lagune de Sidi Moussa (Maanan, 2003) . Des carapaces plus épaisses peuvent révéler le stockage de nutriments dans différents organes du corps par l'espèce dans la zone d'abondance trophique inférieure ou constituer un moyen d'évitement contre les prédateurs (Johnson, 2020).

Le modèle additif général a révélé des relations significatives entre l'indice quatre-morphométrique et les conditions environnementales (SST et Chl-a). En tant qu'indicateur de l'épaisseur et de la densité, l'indice d'élongation et l'indice de densité étaient liés négativement au Chl-a. Comme les conditions trophiques favorables stimulent généralement la croissance des bivalves (Steffani and Branch, 2003), nous émettons l'hypothèse que la forte abondance permanente d'éléments nutritifs ne nécessite pas l'accumulation de réserves par le bivalve. La même observation a été faite pour *Venerupis philippinarium* sur la côte atlantique française (Caill-Milly et al 2014) entre la concentration de chlorophylle a et l'indice d'élongation et le rapport poids-surface. La SST a été corrélée négativement à la convexité, la compacité et l'indice d'élongation.

Bien que l'espèce ait une tolérance aux variations de température élevées, il semble que cela ait un effet négatif sur la croissance des bivalves ; des températures élevées pourraient altérer la productivité et la physiologie de l'organisme (Talmage and Gobler, 2011).

Dans cette partie, nous avons révélé les caractéristiques morphométriques de six populations de *R. decussatus* le long de la côte marocaine. La présence de variation significative au niveau de la forme des coquilles semble être le résultat d'adaptation de l'espèce aux conditions environnementales du milieu, tel que l'abondance trophique, la température, la salinité, la pollution, etc. L'identification de cette variabilité morphologique peut constituer une condition préalable pour aider à établir des mesures de gestion adéquates et mettre en place des essais d'aquaculture le long de la côte marocaine, vu qu'elle reflète les conditions environnementales du milieu.

Chapitre III : Etude de la variabilité
génétique des populations de la palourde
européenne « *Ruditapes decussatus* » le
long de la côte marocaine

A. Introduction :

Le monde est témoin d'une perte croissante et très préoccupante de la biodiversité dans les milieux aquatiques (Smith 1995; IPBES, 2019), ce qui a incité la communauté internationale à agir de façon très urgente pour atténuer ce déclin. L'accent est mis particulièrement sur la mise en place de mesures de gestion adéquates intégrant des actions urgentes pour restaurer les stocks naturels épuisés. L'une des espèces concernées par ces mesures est la palourde européenne *Ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758) (Veneridae). C'est l'une des plus importantes espèces de coquillages en Europe et dans les mers adjacentes. Ses populations sauvages dans le monde entier ont souffert de niveaux d'exploitation élevés, la FAO faisant état d'une fourchette de production mondiale annuelle de captures allant d'environ de 17300 t en 1992 à 1948 t en 2016 (Fisheries Global Information System (FAO-FIGIS), 2021).

La FAO conclut que les populations de palourdes ont diminué en raison d'une pêche intensive, de la pollution accrue, de la dégradation de l'habitat due à l'extension des ports maritimes et des zones urbaines (Cultured Aquatic Species Information Programme *Ruditapes decussatus* (FAO), 2021) et du changement climatique (Cruz et al., 2020). Ce déclin serait également dû à l'apparition d'agents pathogènes en Europe au début des années 1970. Pour faire face à ce dernier problème et augmenter la production de palourdes, une espèce très performante, la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*, a été introduite. Néanmoins, dans plusieurs estuaires et lagunes d'Europe, l'espèce introduite a supplanté la palourde européenne *R. decussatus* en occupant la quasi-totalité de sa niche écologique, la reléguant ainsi dans des zones restreintes (Bidegain and Juanes, 2013). En outre, il existe des preuves d'hybridation, parfois associées à l'introgession des gènes de la palourde japonaise *R. philippinarum* dans la palourde européenne *R. decussatus* (Hurtado et al. 2011 ; Habtemariam et al. 2015). L'effet combiné de ces facteurs a conduit à l'épuisement des stocks naturels de *R. decussatus*. Le long de la côte marocaine, les populations de *R. decussatus* vivent dans des écosystèmes marins très variés (baies, lagunes et estuaires) de la mer d'Alboran (Méditerranée) aux côtes de l'Atlantique Sud (Shafee et Daoudi 1991 ; Kamara et al. 2005). L'augmentation constante de la demande des consommateurs a entraîné la surexploitation de l'espèce dans tous ses habitats le long des côtes marocaines (Shafee et Daoudi, 1991; Ouagajjou et al. 2020). Bien que *R. philippinarum* n'ait pas été introduite au Maroc, la surexploitation des palourdes jeunes et adultes a considérablement réduit les populations de cette espèce dans son habitat naturel. Pour éviter ce déclin, une stratégie de gestion visant la réhabilitation des stocks et une ligne directrice sur la pêche aux coquillages ont été imposées au Maroc (Ouagajjou et al., 2020).

En général, la conservation des ressources marines et la gestion durable des stocks nécessitent une connaissance préalable de la variabilité des populations d'espèces dans un contexte biogéographique. À cet égard, les approches génétiques sont un outil qui peut contribuer à éclairer les objectifs de conservation et de gestion propres à chaque système marin (von der Heyden et al., 2014). En outre, l'approche génétique des populations marines a plusieurs applications pratiques telles que la gestion des stocks, l'aquaculture marine, la création de réserves, la conservation des zones côtières, la taxonomie et la protection des espèces (Féral, 2002 ; Robledo et al., 2018 ; Sukumaran and Gopalakrishnan, 2019). Pour les espèces dont les stocks ont diminué, il est urgent de tirer parti des marqueurs moléculaires pour apporter les informations pertinentes nécessaires à la délimitation des unités de stock, information très utile pour leur suivi adéquat. Ceci est à son tour essentiel pour l'exploitation optimale et la durabilité de leurs stocks ainsi que pour la mise en place des interventions actives nécessaires à leur restauration. À ce jour, plusieurs études génétiques, explorant différents types de marqueurs génétiques, ont été menées dans les eaux voisines du Maroc afin d'évaluer la diversité génétique de *R. decussatus*. Le premier était l'évaluation de la variation des allozymes. Ainsi, en utilisant le système enzymatique, Moraga et al. (1983) ont montré une variabilité génétique relativement élevée entre trois populations de *R. decussatus* relevant de la Bretagne occidentale, et aucune distinction entre les populations n'a été trouvée. Une autre étude menée par Jarne et al. (1988) ont évalué la variabilité génétique de cinq populations péri-méditerranéennes de *R. decussatus*. En utilisant onze loci par électrophorèse enzymatique, ils ont constaté une grande variabilité génétique au sein des populations ainsi qu'une faible différenciation, malgré la distance entre certaines populations. Borsa et al. (1994) ont analysé dix loci enzymatiques dans cinq populations méditerranéennes et une population du sud du Portugal, le résultat a montré une divergence significative entre les régions à l'échelle de toute la Méditerranée, mais aucune preuve d'hétérogénéité n'a été observée au sein d'une région, ni dans les lagunes ou entre les échantillons temporels au sein des sites. En utilisant la technique RAPD, Pereira et al. (2011) ont rapporté un niveau très élevé de diversité génétique pour deux populations portugaises de *R. decussatus* et une faible variation génétique due au flux de gènes. En examinant 6 introns par la technique PCR-RFLP et en séquençant le locus mitochondrial COI, Cordero et al. (2014) ont analysé 11 populations réparties de la côte atlantique française à la Turquie. Ils ont trouvé une subdivision claire en trois groupes de populations : Les populations atlantiques, les populations méditerranéennes plus la Tunisie, et les populations de l'Adriatique et de la mer Égée. Ils ont également mis en évidence, par l'analyse des marqueurs d'ADNmt, une rupture phylogénétique située à la transition entre la Méditerranée occidentale et les mers Adriatique et Égée.

Cette forte variabilité a également été notée par Gharbi et al. (2015) qui, en testant des allozymes, la sous-unité I du cytochrome c oxydase, ITS1, et des marqueurs microsatellites sur la palourde *R. decussatus* du bassin occidental et oriental de la Méditerranée, ont mis en évidence une rupture phylogénétique. L'étude a révélé une forte variabilité inter et intra-population et une différenciation significative entre les échantillons de l'île de Kerkennah et presque toutes les autres populations. Une autre étude menée par Arias-Pérez et al. (2016) a analysé huit populations atlantiques et deux populations méditerranéennes des côtes espagnoles en explorant 14 microsatellites et six marqueurs introniques. Les microsatellites ont confirmé les races de l'Atlantique et de la Méditerranée occidentale détectées auparavant par les introns (Atlantique, Méditerranée occidentale et Adriatique-Égée) et ont montré que la variabilité génétique était plus élevée dans les populations de la Méditerranée que dans celles de l'Atlantique. Ils ont confirmé que les deux types de marqueurs montraient que la différenciation génétique des populations atlantiques était faible et ont recommandé que les populations pouvaient être gérées au niveau régional. Sanna et al. (2017) ont analysé la région de la sous-unité I du cytochrome C oxydase de l'ADNmt chez des populations de *R. decussatus*. Cette étude a révélé un manque global de structure génétique dans la Méditerranée occidentale et l'existence d'une sous-structuration entre les mers Égée et de Marmara et les populations restantes de l'ensemble du bassin méditerranéen et de la côte atlantique de l'Europe du Sud. Le dernier travail auquel nous nous référons est celui de Cruz et al. (2020) qui a utilisé 13 marqueurs microsatellites dans huit gisements naturels situés au Portugal et en Espagne, et a révélé cinq régions génétiquement différenciées : le nord-ouest de l'Espagne, la côte nord/centrale du Portugal, le golfe de Cadix et la mer Adriatique. Comme mentionné précédemment, le nombre d'études portant sur la variabilité génétique de *R. decussatus* a augmenté au cours des dernières décennies. Néanmoins, il n'y a pas de données génétiques disponibles sur *R. decussatus* au Maroc, et, compte tenu de cela, le présent travail se concentrera sur l'étude de la variation génétique des populations de *R. decussatus*, collectés au niveau des habitats naturels de l'espèce le long des côtes marocaines en utilisant 10 loci microsatellites. En effet, les microsatellites sont généralement considérés comme des marqueurs neutres très polymorphes. L'objectif principal de notre travail est de fournir des informations pertinentes sur la structure génétique des populations de *R. decussatus* vivante le long de la côte marocaine afin d'aider les décideurs à mettre en place des mesures de gestion durable des stocks sauvages de cette espèce, ainsi qu'à promouvoir des actions de repeuplement réussies basées sur la production aquacole.

B. Matériels et méthodes :

1. Echantillonnage :

Les individus qui ont fait l'objet de l'étude génétique sont les mêmes que ceux qui ont servi pour l'analyse morphométrique à l'exception d'un échantillon de 40 individus qui a été collecté au niveau du site Duna Blanca (baie de Dakhla) (Figure 12) et analysé dans la partie génétique uniquement. Après le prélèvement des paramètres morphométriques ; toute la partie du manteau de l'espèce a été prélevée, conservée dans de l'alcool à 95 % et stockée à -20 °C pour l'extraction de l'ADN.

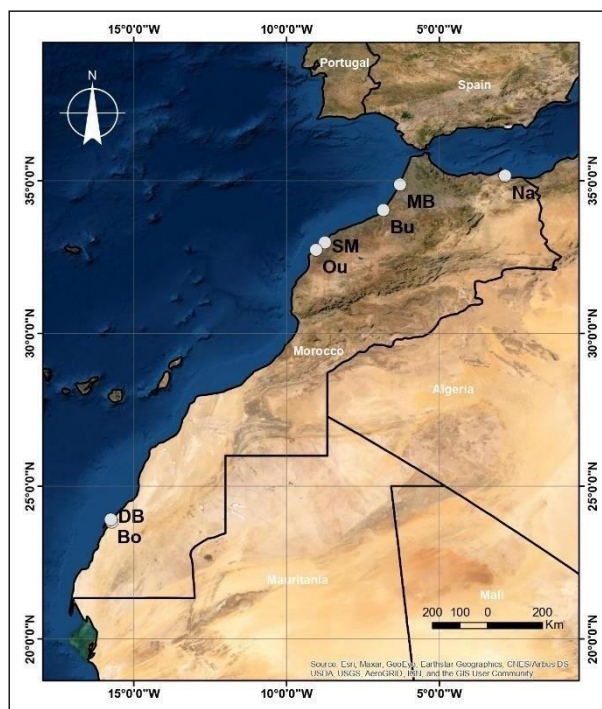


FIGURE 12 : Carte d'échantillonnage (2).
Na : Nador, MB : Moulay Bouselham, Bu :
Bouregreg, SM : Sidi Moussa, Ou : Oualidia,
DB : Duna Blanca, Bo : Botalha

2. Extraction ADN :

Dans ce travail, plusieurs méthodes d'extraction de l'ADN ont été testées dont le but est de trouver la technique compatible avec l'espèce, en termes de rendement et de qualité. L'extraction par précipitation aux sels, l'extraction au phénol-chloroforme, l'extraction par le kit Purlink Genomic de Invitrogen ont été essayées sans pour autant donner un rendement significatif d'ADN. Afin de garantir une extraction optimale, nous avons choisi une méthode plus adaptée au type de matrice choisie, qui est la méthode de Fernández-Tajes et Méndez (2007), modifiée. Le protocole adopté

est le suivant :

30 à 40 mg de tissu ont été mis dans un tube de 1,5 ml et broyés légèrement. 400 µl de tampon de lyse et 10 µl de protéinase K (2 mg/ ml) ont été ajoutés au tissu. Après avoir vortexer les tubes, ils ont été mis en incubation à 60 °C dans un bain marie pendant une nuit. Le lysat a été récupéré dans un nouveau tube stérile et 150 µl de solution d'acétate d'ammonium (acétate d'ammonium 3 M pH 6.8) a été ajouté à chaque tube. Les tubes ont été incubés dans de la glace pendant 15 min et ensuite centrifugés à 10000 g pendant 5 minutes. Le surnageant a été récupéré dans un nouveau tube et 600 µl d'isopropanol a été ajouté ; les tubes ont été mélangés par inversion et centrifugés à 17500 g pendant 5 min. Le culot est gardé au fond du tube (l'ADN se précipite au fond du tube -dépôt blanc-) et le surnageant a été éliminé. Pour éliminer le maximum de la solution de lyse, un volume de 400 µl d'éthanol 100 % froid a été ajouté et les tubes ont été centrifugés. Le surnageant a été éliminé et les tubes ont été laissés ouverts à l'air libre pour évaporation totale de l'éthanol. Après évaporation totale de l'éthanol, l'ADN a été mis en suspension par l'ajout de 200 µl d'eau ultrapure stérile. La concentration et la qualité de l'ADN ont été estimées par l'absorbance UV à 260 nm, en utilisant le spectrophotomètre Nanodrop Lite (Thermo Scientific).

3. Amplification de l'ADN et génotypage :

Les marqueurs microsatellites choisis (10 locus au total) sélectionnés pour cette étude découlent des travaux de Borrell et al. (2014). Il s'agit des locus : RdATC-199, RdATC-212b, RdATC-215, RdATC-223, RdATC-1.34, RdATC-263, RdATC-1.79, RdATC-022, RdATC-185, RdATC-125. Les mises au point de la PCR ont duré plus d'un mois, pour arriver à la fin à amplifier les amorces en deux PCR multiplexes : Multiplexe 1 (RdATC-199, RdATC-212b, RdATC-215, RdATC-223), Multiplexe 2 : (RdATC-1.34, RdATC-263, RdATC-1.79, RdATC-022, RdATC-185, RdATC-125) (Tableau 8). Les conditions d'amplification par PCR pour un volume final de 12,5 µl sont les suivantes : 20 ng/µl d'ADN, 1 X Tampon, 1,5 mM MgCl, 0,2 mM dNTPs, 0,2 µM de chacune des Amorces et 0.3 U de PlatinumTaq DNA polymerase (Invitrogen), le volume réactionnel a été complété par de l'eau désionisée ultrapure stérile.

Le programme PCR utilisé est le suivant : 95 °C pendant 15 min ; 29 cycles à trois températures de 94 °C pendant 15s (étape de dénaturation), 55 °C pendant 45s (étape d'hybridation) et 72 °C pendant 1 min (étape d'extension), suivi d'une deuxième étape finale d'extension à 72 °C pendant 30 min. Le génotypage a été effectué au CNRST sur un séquenceur 3130 Applied Biosystems. La lecture et l'attribution des allèles relatifs aux électrophorégrammes ont été réalisées en utilisant le logiciel GeneMapper version 5.

TABLEAU 8 : Les caractéristiques des dix loci microsatellites utilisés pour l'analyse génétique. (M : multiplexe).

M	Locus	Motifs	Séquence d'amorces	Taille	Marqueur
1	Rd-ATC 212b	(ATG)4...(ATG)11	F : ATCGCGTTTCTGCTCGTAAT R : CGACCGTAAAGTCACACCTG	231-256	NED
	Rd-ATC 223	(ATG)7	F : AGCATGCTGAGAGAATGTTG R : CTCCAAGAGCTTTGCAGTCA	89-113	6-FAM
	Rd-ATC 199	(AAAG)3...(ATG)13	F : AAAAGTCCGGAATACGCAGA R : CGGTACCTTTCCTCTCTTGG	171-184	VIC
	Rd-ATC 215	(TGT)5TAT(TGT)2(TGA)3AGATGG (TGA)3TGGCGG(TGG)2(TGA)9	F : ATGCAACGGCTAAATCTTGG R : CCGGCTAGGGAAACAATGTA	134-161	PET
2	Rd-ATC 185	(TGA)2(TGT)3(TGA)7	F : TATGGTCATTGCGGACTTGA R : CGCGTTAGCATCATCTGAAA	145-163	PET
	Rd-ATC 263	(TGA)3TCA(TGA)6T(TGA)2TAA(TGA)4ATA(AGA)3(TGA)3AGAGGG(GGA)4(CGA)3	F : GATGCTGTTGTCGCAGTTGT R : AGCTAGGTTTCGTGCCTTATGA	177-204	NED

Rd-ATC 022	(ATG)4ACG(ATG)8	F : AAAGAAAGTCCGGTATGTCCA R : ACCTTTCCTCTCTTGGTCAGT	136-154	6-FAM
Rd-ATC 125	(ATC)9	F : ACTTTTTACGGCAGCCACAC R : AATCGGGATTTTGATGATGG	146-173	VIC
Rd-ATC 1.34	(ATG)5G(ATG)2G(ATG)10(ATT)7	F : CTCAGCAGAATTATCAAGTTCCG R : AGTATCAGTCTTGTC AAGGATGACG	230-254	VIC
Rd-ATC 1.79	(GAT)14	F : TTAAAGTTGTTGCACTAAGCAGAAC R : CGCAAATTCCTCGCCTTTAT	300-324	NED

4. Analyse génétique :

- **Diversité génétique :**

Les individus qui n'ont pas amplifié, même après une deuxième PCR, dans plus de trois loci ont été éliminés de l'analyse. La présence d'allèles nuls et leurs fréquences ainsi que les problèmes potentiels de lecture chez les marqueurs microsatellites liés à la perte d'allèles de grande taille, aux pics surnuméraires ont été évaluées à l'aide du logiciel MICRO-CHECKER version. 2.2.3 (Van Oosterhout et al., 2004). Ce programme considère un écart à l'équilibre de Hardy Weinberg (HW) comme étant dû à la présence d'allèles nuls. La fréquence d'allèles nuls a été estimée selon la méthode de Brookfield 1 (Brookfield, 1996). L'équilibre de liaison entre chaque paire de locus a été testé grâce à l'estimateur du coefficient de corrélation R_{ij} de Weir calculé selon la méthode de (Black and Krafur, 1985) implémentée dans le logiciel GENETIX version.4.05 (Belkhir K et al., 2004). La significativité du test de déséquilibre de liaison a été ajustée selon la correction de Bonferroni (1936) et sur 10 000 permutations. Le logiciel a permis également d'estimer les paramètres de diversité génétique de chaque population : Taux d'hétérozygotie observée (H_o) et attendue (H_e), ainsi que la fréquence allélique, le nombre moyen d'allèle (N_a) par population et par locus. Le test de Wilcoxon (Luikart and Cornuet, 1998) pour l'excès d'hétérozygotie a été appliqué pour détecter les goulots d'étranglement récents, selon les trois modèles, à savoir le modèle d'allèle infini (IAM), le modèle à deux phases (TPM) et le modèle de mutation par étapes (SMM), en utilisant le programme BOTTLENECK (Piry et al., 2004). Le programme Bayescan, basé sur le modèle de multidistribution de Dirichlet (Foll and Gaggiotti, 2008) utilisant les différences des fréquences alléliques entre les populations, a été utilisé afin de déterminer les loci soumis à une sélection. Une valeur positive de alpha indique une sélection positive tandis qu'une valeur négative de alpha indique une sélection négative. Les niveaux de détection de la sélection sont évalués par l'échelle de preuve de Jeffrey énoncée dans le tableau suivant :

TABLEAU 9 : L'échelle de preuve de Jeffrey

P($\alpha \neq 0$)	Bayes Factor (BF)	Log10(BF)	Interprétation de Jeffrey
0.50 → 0.76	1 → 3	0 → 0.5	A peine peut être mentionné
0.76 → 0.91	3 → 10	0.5 → 1	Considérable
0.91 → 0.97	10 → 32	1 → 1.5	Forte
0.97 → 0.99	32 → 100	1.5 → 2	Très forte
0.99 → 1.00	100 → ∞	2 → ∞	Affirmative

▪ **Structure de population :**

L'écart à la panmixie à travers l'analyse du Fis (Weir and Cockerham, 1984) au sein de chaque station pour tous les loci combinés et pour chaque locus a été calculé avec le logiciel GENEPOP version.4.0 (Rousset, 2008), en utilisant les paramètres par défaut. Le logiciel GENEPOP a permis aussi, de calculer les différenciations génétiques F_{st} par paire de population par l'estimateur θ de Weir & Cockerham (1984) et de les comparer avec les F_{st} estimés par la méthode d'exclusion des allèles nuls (ENA) implémentée dans le logiciel FREENA (Chapuis and Estoup, 2007). La significativité de la différenciation génétique par paire de population a été déterminée par le logiciel GENEPOP et ajustée par la correction de Bonferroni (1936). Les calculs de N_m ont été faits à partir du θ proposé par Weir et Cockerham (1984) par le logiciel GENETIX. Le logiciel GENECLASS2 v2 (Piry et al., 2004) a été utilisé pour la détermination de la probabilité individuelle d'assignation à chaque cluster défini (Paetkau et al., 2004).

Une approche bayésienne d'assignation non supervisée a été exécutée par le logiciel STRUCTURE version.2.2 (Pritchard et al. 2000), la méthode maximise l'équilibre de HW et l'équilibre de liaison entre toutes les paires de locus à l'intérieur d'un nombre prédéfini K de groupes. Plusieurs scenarios ont été testés sur la totalité des données afin de rechercher le nombre de groupes distincts (K= 1 à 9, où K est le nombre de clusters ou groupes génétique). Ce dernier a été estimé en procédant avec la méthode d'Evanno et al. (2005), après un run de 20 répétitions indépendantes pour chaque K avec 500 000 itérations de « MCMC » (Markov Chain Monte Carlo) et une période de burn-in de 10 000. Le nombre de groupes génétiques (K) expliquant le mieux la distribution observée des polymorphismes aux marqueurs microsatellites a été également estimé par une autre approche multivariée, fondée sur une analyse discriminante en composantes principales (DAPC) et mise en œuvre avec le package R Adegenet (Jombart, 2008). Une analyse AMOVA (analyse de variance moléculaire) pour tester la structuration obtenue a également été réalisée via le logiciel Arlequin v 3.5 (Excoffier and Lischer, 2010).

Un dendrogramme a été tracé selon l’algorithme Neighbour-Joining (NJ) (Saitou and Nei, 1987) à l’aide du logiciel MEGA X (Kumar et al., 2018) à partir des distances génétiques de Reynolds (Reynolds et al. 1983) calculée pour toutes les paires de populations.

C. Résultats :

▪ Diversité génétique :

Dix microsatellites ont été explorés par le génotypage de 280 individus de *R. decussatus*. Aucune perte d'allèle et aucune marque de pic de bégaiement n'ont été détectées. Des allèles nuls ont été mis en évidence chez sept loci compris entre 0, 0331 (Rd ATC-263) et 0,0898 (Rd ATC-1.34). Une différence significative a été mise en évidence entre la valeur Fst par paire avec et sans le locus Rd ATC-1.34, en raison de la fréquence élevée d'allèles nuls. Le locus Rd-ATC 1.34 a été exclu de l'analyse afin de garantir que les résultats génétiques ne soient pas biaisés. Tous les loci analysés étaient polymorphes dans toutes les populations, avec un nombre d'allèles allant de 7 (Rd-ATC 263, Rd-ATC 185 et Rd-ATC 022) à 17 (Rd-ATC 1.79 et Rd-ATC 215). Le nombre moyen d'allèles par population était compris entre 6,66 à Duna Blanca et 7,77 à Nador. Dans les différentes populations, l'hétérozygotie attendue variait entre 0,575 (Botalha) et 0,685 (Nador), l'hétérozygotie observée était comprise entre 0,530 (Botalha) et 0,634 (Nador). Le test t a montré des différences significatives dans l'hétérozygotie observée ($t = 45,99$, $df = 6$, $p\text{-value} = 0,000$) entre les populations. La richesse allélique pour chaque population variait de 6,52 à Duna Blanca et 7,37 à Nador.

TABLEAU 10 : Mesures de la diversité génétique pour les sept populations de *R. decussatus* au Maroc. Na : nombre moyen d'allèles, Rs : Richesse allélique, Ho : hétérozygotie observée, He : hétérozygotie attendue, Fis : coefficient de consanguinité

Sampling site	N	Na	Rs	Ho	He	Fis
Duna Blanca	33	6.66	6.52	0.5567	0.6176	0.1151*
Botalha	38	7.22	6.78	0.5303	0.5755	0.09216*
Oualidia	38	7.44	6.59	0.6321	0.6555	0.04907*
Sidi Moussa	39	7.66	6.71	0.6301	0.6429	0.03305
Moulay Bouselham	39	7.44	6.94	0.6205	0.6535	0.06346*
Bouregreg	40	7.55	7.08	0.5957	0.6769	0.13270*

Nador	40	7.77	7,37	0.6347	0.6853	0.08672*
--------------	----	------	------	--------	--------	----------

*Valeur significative à 0,05

Toutes les populations s'écartent significativement de l'équilibre de Hardy-Weinberg (sauf Sidi Moussa) indiquant l'existence d'un déficit d'hétérozygote, la valeur de l'indice de fixation se situe entre 0,0330 à Sidi Moussa et 0,1327 à Bouregreg (Tableau 10) (voir annexe). Le Fis global a montré un écart très significatif par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg (Fis = 0,080 ; p-val = 0,000). Aucun loci n'était en déséquilibre de liaison dans la population globale. Le test de Wilcoxon ($p < 0,05$) a mis en évidence des signes de goulots d'étranglement récents dans cinq populations de *R. decussatus* sous le modèle TPM (Botalha, Oualidia, Sidi Moussa, Moulay Bouselham et Bouregreg), Nador a également montré un signe de goulot d'étranglement significatif sous le modèle IAM ($p < 0.05$) (Tableau 11).

TABLEAU 11 : Résultat du test Bottlenecks chez les sept populations de *R. decussatus* au Maroc

Populations	IAM	SMM	TPM
Duna Blanca	0.250	0.734	0.496
Botalha	0.910	0.164	0.003*
Oualidia	0.164	1	0.041*
Sidi Moussa	0.359	0.359	0.019*
Moulay Bouselham	0.359	1	0.019*
Bouregreg	0.128	0.570	0.003*
Nador	0.009*	0.250	0.425

*Valeur significative à 0,05

L'analyse des loci sous sélection par le programme Bayscan a révélé que 5 loci pourraient être sous sélection négative. Les loci Rd-ATC215, Rd-ATC125 et Rd-ATC 1.79 possèdent une valeur de $\log_{10}(\text{BF})$ supérieure à 2, cette valeur est pourrait être une preuve décisive de sélection selon l'échelle de Jeffrey, tandis que le locus Rd-ATC223 possède une valeur comprise entre 0,5 et 1 qui pourrait être une preuve non-négligeable de sélection. Le locus Rd-ATC212b possède une valeur de $\log_{10}(\text{BF})$ comprise entre 1 et 1,5, cette valeur pourrait être comme une forte preuve de sélection. Les loci considérés sous sélection sont surlignés dans le tableau 12.

TABLEAU 12 : Résultat de l'analyse des loci sous sélection à partir du programme Bayscan

Locus	Probabilité	Log10(PO)	qval	Alpha	Fst
Rd ATC215	1	1000	0	-1.7295	0.011502
Rd ATC199	0.039608	-1.3847	0.39772	-0.0082744	0.056212
Rd ATC223	0.87197	0.83321	0.033727	-1.2470	0.021616
Rd ATC 212b	0.95939	1.3734	0.010152	-1.0344	0.022801
Rd ATC185	0.45269	-0.082432	0.11932	-0.54761	0.039335
Rd ATC022	0.048610	-1.2916	0.23819	-0.016457	0.055871
Rd ATC125	1	1000.0	0.0000	-1.7436	0.011521
Rd ATC263	0.048210	-1.2954	0.32739	-0.015173	0.055964
Rd ATC1.79	1	1000.0	0.0000	-2.5040	0.0056542

▪ **Structure de population :**

L'estimation de la valeur globale de F_{st} était significative ($F_{st} = 0,03125$, $p\text{-val} = 1,021e-26$), indiquant l'existence d'une différenciation génétique entre les populations. L'estimation de F_{st} par locus était comprise entre $-0,0025$ (Rd-ATC1,79) et $0,0824$ (Rd-ATC 263), et la valeur de F_{st} par paire de population était comprise entre $0,07106$ entre Sidi Moussa et Duna Blanca et $-0,00018$ entre Oualidia et Moulay Bouselham. Les populations du Nord et celle de la Méditerranée ont montré des valeurs de F_{st} plus élevées avec les populations du Sud (Tableau 13). Le résultat le plus important de l'estimation du flux génique (N_m) indique une très grande dépendance entre les lagunes de l'atlantique en particulier entre Oualidia – Sidi Moussa – Moulay Bouselham. Les résultats montrent que les populations du sud sont indépendantes des populations de l'Atlantique Nord/Méditerranée révélées par des valeurs du flux génique très faibles (Tableau 14).

TABLEAU 13 : Valeur de F_{st} par paire pour les sept populations de *R. decussatus* au Maroc.

Sampling sites	Botalha	Oualidia	Sidi Moussa	Moulay Bouselham	Bouregreg	Nador
Duna Blanca	0.00974	0.07089*	0.07106*	0.06605*	0.05866*	0.05939*
Botalha	---	0.06147*	0.06295*	0.06434*	0.05556*	0.06071*
Oualidia	---	---	-0.00308	-0.00103	0.00898*	0.00130
Sidi Moussa	---	---	---	-0.00018	0.00461	0.01027
Moulay Bouselham	---	---	---	---	0.00771	0.00313
Bouregreg	---	---	---	---	---	0.00514

*Valeur significative après correction de Bonferroni ($p < 0,0023$).

TABLEAU 14 : Estimation du nombre de migrant N_m ou flux génique entre paire de population pour les sept populations de *R. decussatus* au Maroc en utilisant le Θ de Weir et Cockerham.

Sampling sites	Botalha	Oualidia	Sidi Moussa	Moulay Bouselham	Bouregreg	Nador
Duna Blanca	25,43	3,28	3,27	3,54	4,01	3,98
Botalha	---	3,82	3,72	3,64	4,25	3,87
Oualidia	---	---	999999.00	999999.00	27,58	192,78
Sidi Moussa	---	---	---	999999.00	53,95	24,10

Moulay	---	---	---	---	32,19	79,64
Bouselham	---	---	---	---		
Bouregreg	---	---	---	---	---	48,36

Le test d'assignation réalisé par GENECLASS2 montre que 85,91% d'individus des populations de Duna Blanca et Botalha sont bien assignés au Cluster 1 (Atlantique Sud), tandis que 72,44 % des individus issus des autres populations sont bien assignés au Cluster 2 (Atlantique Nord/Méditerranée). La figure 13 montre le résultat de l'analyse bayésienne des regroupements pour cinq nombres différents de regroupements (K= 2 - 6). La valeur de K (Evanno et al., 2005) était la plus élevée pour K= 6, mais une valeur non-négligeable a été indiquée pour K = 2, 3 et 4. Ainsi, quel que soit le K choisi, les individus de Botalha et de Duna Blanca demeurent affectés aux mêmes clusters. De plus, les individus de Nador sont assignés à des clusters similaires à ceux de Moulay Bouselham, Bouregreg, Sidi Moussa et Oualidia, ce qui suggère la séparation de Duna Blanca et Botalha des autres populations. L'absence d'un pic clair de Delta K résulte d'une faible résolution parmi les cinq sites restants causée par une légère différenciation, démontrée par l'analyse DAPC (Figure 14) et un Fst significatif, entre Bouregreg et Oualidia (Fst = 0,00898). La division des populations du sud (Duna Blanca et Botalha) par rapport aux autres populations a été confirmée par l'analyse de la DAPC et Fst par paire. Le NJ sépare clairement les populations du Sud et ceux restants en deux groupes (Figure 15). L'analyse de la variance moléculaire (AMOVA), basée sur deux groupes génétiques, a indiqué que la majorité de la variance génétique provenait de la variation au sein des populations (plus de 90% de la variance totale : Fst = 0.062 ; p=0.000). Cette importante variation pourrait être due à la coexistence d'au moins deux groupes génétiquement différents, ce qui est cohérent avec le fait que la variation entre les groupes est de 5,63 % et qu'elle est significative (Fct = 0,056 ; p=0,000) alors que la variation entre les individus au sein des populations est très faible à 0,57 % même si elle est significative (Fsc = 0,006 ; p=0,0019).

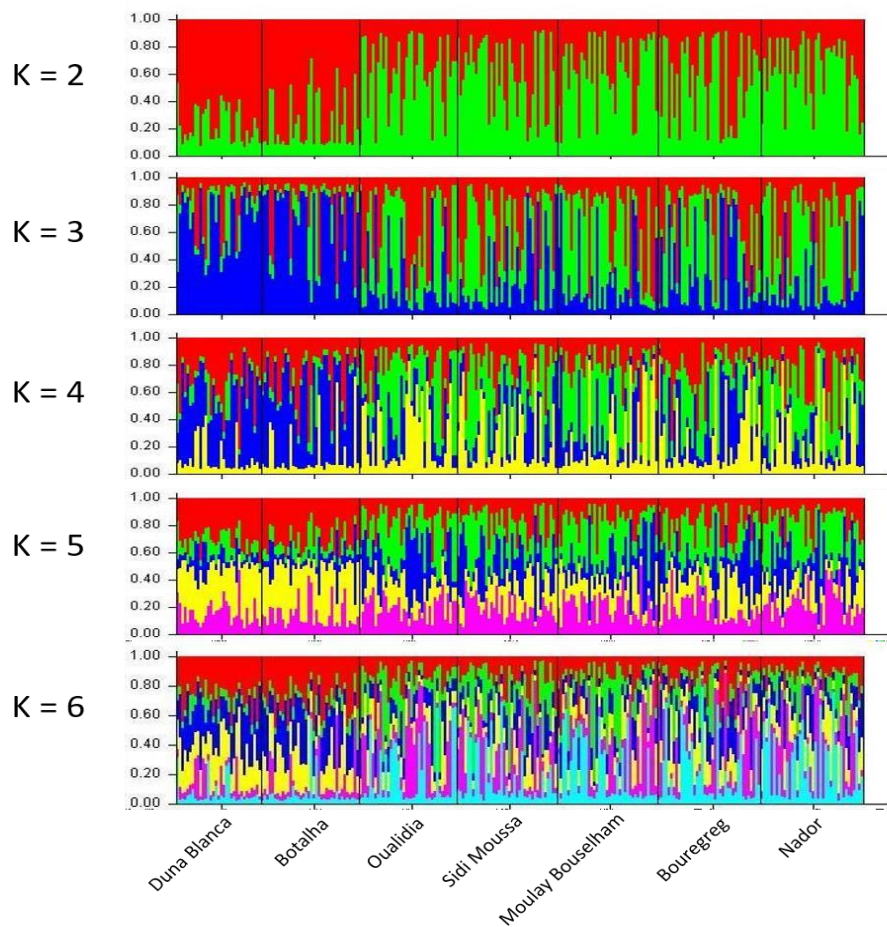


FIGURE 13 : Résultat de l'analyse bayésienne issue du logiciel STRUCTURE montrant les probabilités d'assignation pour $K = 2 - 6$. Chaque barre verticale représente un individu.

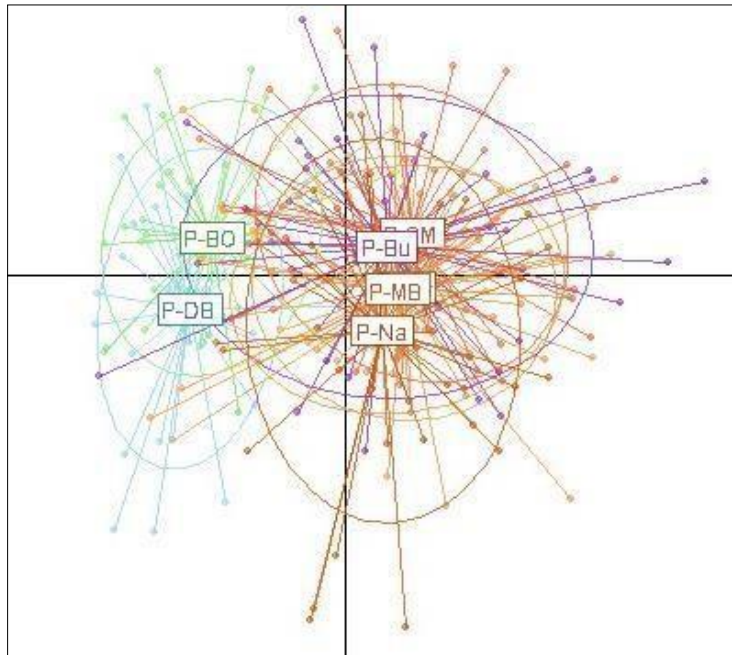


FIGURE 14 : Résultat de l'analyse discriminante de composantes principales sur les sept populations de *R. decussatus*

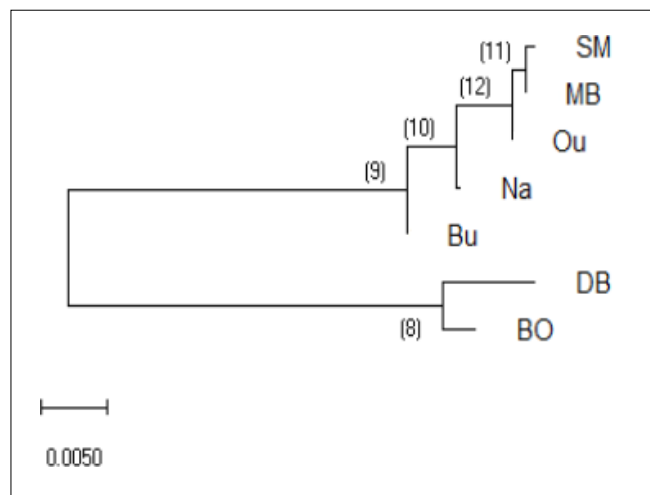


FIGURE 15 : Neighbor joining tracé à partir des distances de Reynolds

D. Discussion :

Dans cette étude, la diversité génétique de *Ruditapes decussatus* le long des côtes marocaines a été étudiée pour la première fois. En effet, toutes les études génétiques de *R. decussatus* menées auparavant se concentraient principalement sur la côte méditerranéenne (Cruz et al., 2020) ou sur certaines parties de l'océan Atlantique européen (en particulier en Espagne et au Portugal). En analysant 10 loci microsatellites dans sept échantillons, le résultat le plus important de notre étude est que les populations de *R. decussatus* le long des côtes marocaines sont structurées en deux principaux groupes, avec une hétérogénéité significative au sein du groupe nord. Les deux groupes sont situés de part et d'autre du 25^{ème} parallèle nord. Le premier groupe comprend les populations de Botalha (Bo) et de Duna Blanca (DB) et est situé dans le sud du Maroc ; le second groupe s'étend de la lagune de Nador (Na) à la lagune de Oualidia (Ou) montrant une hétérogénéité significative en raison des particularités différentielles entre la population de Bouregreg et Oualidia. Ces deux groupes sont séparés par une rupture génétique nette située autour du 25^{ème} parallèle Nord (Voir carte pour la localisation du parallèle).

Variabilité génétique

Les populations analysées présentaient une diversité génétique élevée, estimée par des mesures de richesse allélique (R_s) et d'hétérozygotie (H). La première estimation de la diversité génétique (R_s), considérée comme un indicateur mesurable du potentiel d'adaptabilité et de persistance à long terme d'une population (Caballero and García-Dorado, 2013; Greenbaum et al., 2014), se situait entre 6,52 et 7,32. Par rapport aux études précédentes utilisant principalement les mêmes microsatellites, les valeurs de R_s obtenus ici étaient légèrement supérieurs à celles obtenues par Borrell et al. (2014) (5,80 - 6,83) pour la mer du Nord de l'Espagne. Nos résultats sont similaires à ceux rapportés par Cruz et al. (2020) (6,786 - 7,763) pour les côtes ibériques et italiennes, et légèrement inférieurs à ceux mentionnés par Arias-Pérez et al. (2016) (6,877 - 8,240) pour plusieurs sites espagnols. Cependant, nos mesures de H_o (0,5303 - 0,6347) et H_e (0,5755 - 0,6853) étaient légèrement inférieures aux mesures des présentes études : ((Cruz et al, 2020 (H_o (0,622 - 0,682) et H_e (0,643 - 0,740)), (Arias-Pérez et al., 2016 (H_o (0,613-0,693) et H_e (0,633 - 0,736); (Borrell et al.,2014 (H_o (0,608 - 0,675) et H_e (0,619 - 0,734)). (Launey et al., 2002)

Une valeur plus élevée de la richesse allélique et de l'hétérozygotie est observée dans la population de Nador (R_s : 7,37, H_e : 0,685 et H_o : 0,6347), ces résultats correspondent à ceux observés par Arias-Pérez et al. (2016) qui ont signalé une variabilité génétique élevée chez les palourdes des populations de la Méditerranée occidentale. Cela semble être une caractéristique des bivalves en Méditerranée car le même résultat a été trouvé par Launey et al. (2002) et Cruz et al. (2020). Dans

notre cas, il est possible que la population de Nador ne soit pas exposée à une exploitation intensive, ce qui lui a permis de maintenir sa grande variabilité génétique. Cela suggère que *R. decussatus* pourrait être mieux adapté en Méditerranée qu'en Atlantique, car une forte diversité génétique est bénéfique à la population pour sa survie, son adaptabilité et son évolution (Nonić and Šijačić-Nikolić, 2019).

Toutes les populations (à l'exception de Sidi Moussa) ont présenté une déviation de l'équilibre de Hardy-Weinberg significative, indiquant un déficit en hétérozygotie. Ce déficit pourrait être due à l'existence d'allèles nuls ou à des facteurs biologiques (c'est-à-dire la consanguinité, la sélection, la dérive génétique...) (Nei, 1987). En accord avec les présents résultats, plusieurs études ont rapporté un déficit en hétérozygotes chez les bivalves ; comme Phillippe et al., (1988) qui ont trouvé une certaine déviation de l'équilibre HW en étudiant cinq populations de palourdes européennes par l'analyse des loci enzymatiques. Pour certains auteurs, la déficience en hétérozygotes semble être une caractéristique générale des bivalves marins (Zouros and Foltz, 1984; Gaffney et al., 1990; Borsa et al., 1991; Borrell et al., 2014). A l'exception de Duna Blanca et de Nador, cinq populations de *R. decussatus* (Botalha, Oualidia, Sidi Moussa, Moulay Bouselham et Bouregreg) ont présenté des signes de goulots d'étranglement récents sous le modèle TPM (Tableau 1). Les goulots d'étranglement sont des effondrements démographiques qui réduisent une population à un petit nombre d'individus pendant une courte ou longue période, cela pourrait réduire la taille de la population et ainsi augmenter l'effet de la dérive génétique et augmenter la consanguinité, ces deux phénomènes connus pour rompre l'équilibre de Hardy-Weinberg (De Meeûs, 2017), les goulots d'étranglement peuvent être causés par la surexploitation, la dégradation de l'habitat de l'espèce par le développement urbain ou la pollution (Pelletier and Coltman, 2018; Todd et al., 2019). Nous suggérons que les signes des goulots d'étranglement révélés dans ces populations peuvent être la cause de la déviation de l'équilibre de Hardy-Weinberg. Les populations présentant un goulot d'étranglement sont donc plus susceptibles de s'éteindre, non seulement en raison de leur nombre réduit, mais aussi de leur potentiel évolutif réduit en raison de la perte de diversité génétique (Frankham et al., 1999). Dans notre cas on ne peut pas nier que la cause probable de ces signes de goulots d'étranglements constatés peut être la pollution et la surexploitation, car beaucoup d'études récentes révèlent la dégradation de la qualité de ces zones lagunaires par l'analyse des traces de métaux lourds dans l'eau et le sédiments (Lagliti et al., 2019 ; Meissara et al., 2020 ; Mejjad et al., 2020 ; Lakhalki et al., 2020, 2017).

La surexploitation compte aussi parmi les actions anthropiques les plus destructrices des stocks marins, l'espèce *R. decussatus* a depuis longtemps été déclarée menacée par la forte pression de ramassage dans certains rapports nationaux (*Etude Nationale sur la Biodiversité* 1998) et études scientifiques (Shafee et Daoudi 1991 ; Kamara et al., 2008; Ouagajjou et al., 2020). La sélection naturelle peut être aussi une des causes de la déviation de l'équilibre de Hardy-Weinberg dans notre cas, vu que l'analyse génétique a détecté quelques loci sous sélection négative. Ce type de sélection est très répandue car il joue un rôle important dans le maintien des structures biologiques par élimination des mutations délétères (Loewe, 2008). La présence de substances polluantes tels que les métaux lourds issus de rejets industriels, peuvent altérés la diversité génétique de la population par la diminution de la fréquence de certains allèles et l'augmentation de la fréquence d'autres allèles (Moraga et al. 2002 ; Hubert-Vincent, 2007) (Figure 16). Breitwieser et al., (2016) rapportent une faible diversité génétique chez le pétoncle noir *Mimachlamys varia* dans les sites étudiés les plus pollués.

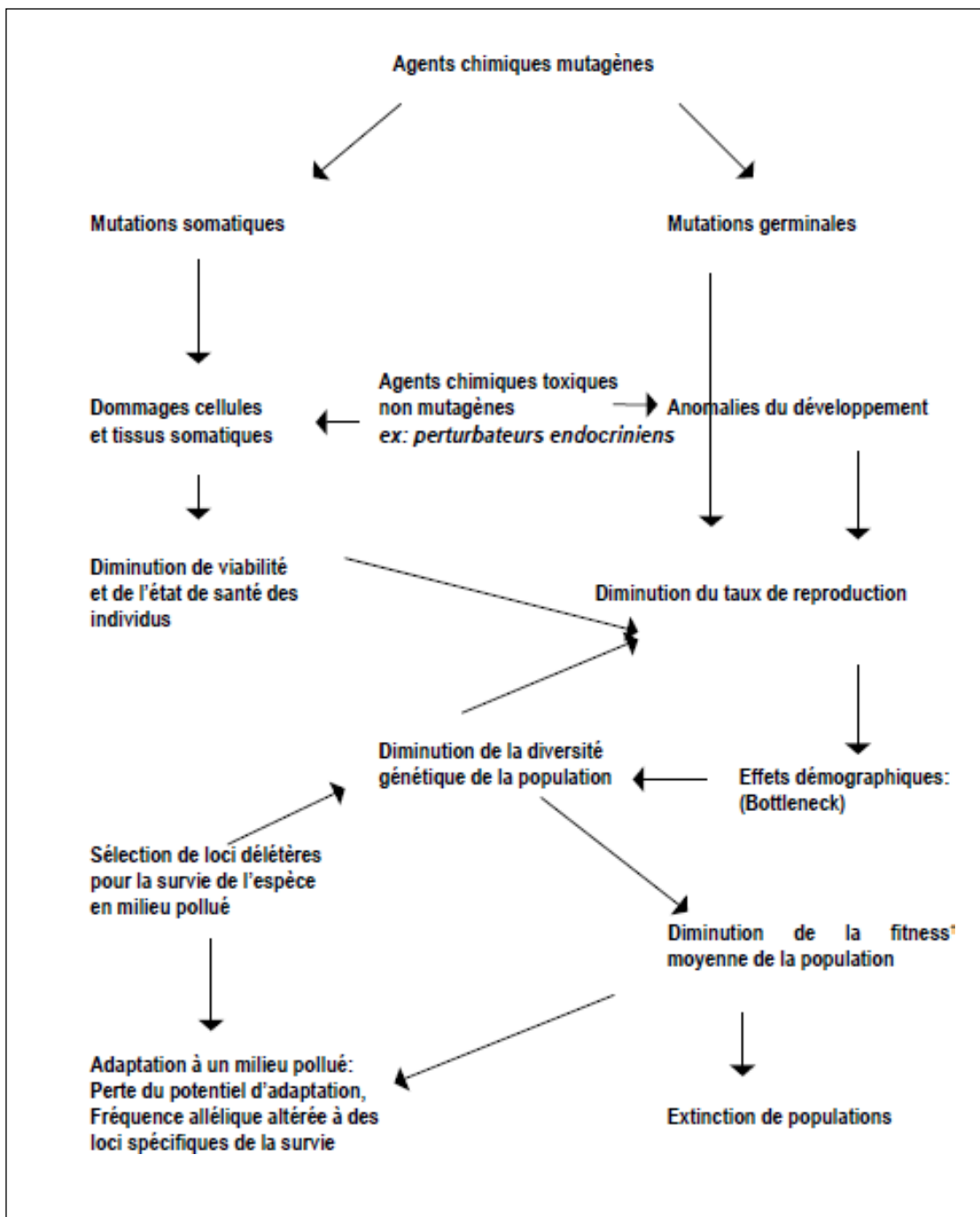


FIGURE 16 : Schéma représentatif des liens entre les contaminants chimiques de l'environnement (mutagène et non-mutagène) et la diminution de la diversité génétique des populations. (D'après Bickham et al., 2000 In Hubert-Vincent 2007)

Différentiation génétique des populations

L'analyse de la structure des populations avec et sans les loci présentant un niveau élevé d'allèles nuls a montré que seul le locus Rd-ATC1.34 a un impact sur le Fst (indice de différenciation génétique), et a donc été éliminé de l'analyse. La différenciation génétique des populations révélée par l'exploration des microsatellites (Fst par paire, analyse bayésienne de la structure génétique, Neighbour joining, DACP) a détecté une différenciation génétique hautement significative entre les

populations ($F_{st} = 0,03125$, $p\text{-val} = 1,021e-26$) divisant les populations de *R. decussatus* au Maroc en deux principaux groupes séparés par une rupture génétique située aux alentours du 25^{ème} parallèle Nord. Aucune différenciation significative entre les populations atlantiques et méditerranéennes (ici la partie de la mer d'Alboran) n'a été trouvée. Il est important de souligner que dans la zone entre les deux groupes (d'Oualidia à Duna Blanca) (Figure 1) il n'y a pas de gisements naturels de *R. decussatus*. Les valeurs F_{st} obtenues ici correspondent presque aux valeurs rapportées chez la même espèce par microsatellites, dans les eaux voisines, par Borrell et al.(2014) ; Arias-Pérez et al.(2016) ; Cruz et al.(2020). De plus, les résultats de l'AMOVA, basés sur deux groupes génétiques, ont montré qu'il existe une différenciation génétique significative entre les deux groupes de populations.

Notre étude met en évidence une hétérogénéité significative entre le groupe nord et le groupe sud. En effet, malgré le comportement associé à la grande durée du stade larvaire de l'espèce pour assurer sa mobilité sur de longues distances, certains mécanismes peuvent ralentir ou influencer la dispersion larvaire comme la circulation océanique ou l'hydrodynamique des régions côtières (Ayata et al., 2010). Ces mécanismes peuvent générer des barrières à la connectivité et par conséquent créer des régions hydrodynamiques où le flux génétique est rare voire absent. Chez les espèces marines, ces barrières océanographiques ont été citées comme étant un facteur important affectant la dispersion des larves et, par conséquent, la structure de la population (Bowen et al., 2013, 2016; Torquato et al., 2019), ainsi que pour expliquer que la richesse démographique d'une espèce (nombre de populations autonomes) dépend du nombre de structures physiques présentes dans son aire de distribution (Sinclair, 1989; Sinclair and Iles, 1989). D'autres, en évoquant le concept d'isolement par l'environnement (IBE), Wang and Bradburd, (2014) ont suggéré que la différenciation génétique augmente avec les différences environnementales.

Le long de la côte atlantique marocaine, l'existence de barrières génétiques au nord du 25^{ème} parallèle a été mise en évidence chez plusieurs espèces telles que l'anchois (Chahdi et al., 2017), la sardine (Atarhouch et al., 2007; Chlaida et al., 2009, 2006) et les moules (Jaziri and Benazzou, 2002). Le long de la Méditerranée, des barrières génétiques évidentes ont également été mises en évidence ; elles sont délimitées par le Front Almeria-Oran à l'ouest (Patarnello et al., 2007) et le détroit siculo-tunisien à l'est (Borsa et al., 1997 ; Bahri-Sfar et al., 2000 ; Steffani et Branch, 2003 ; Zardoya et al., 2004 ; Mejri et al., 2009) (Borsa et al., 1997; Bahri-Sfar et al., 2000; Steffani and Branch, 2003; Zardoya et al., 2004; Mejri et al., 2009). Les barrières au flux génétique sont parfois partagées entre différentes espèces qui sont alors censées réagir aux mêmes facteurs, par exemple parce qu'elles partagent une histoire commune (par exemple, des zones privilégiées de contact secondaire parfois appelées zones de suture) (Hewitt, 2000; Tahani, 2015) .

Les ruptures génétiques observées sur la côte atlantique marocaine ont été principalement expliquées par des facteurs physiques, suggérant que la dispersion planctonique peut être modifiée ou arrêtée par des barrières invisibles telles que les fronts océaniques, les gyres, les upwellings, les tourbillons, les filaments et les gradients environnementaux, comme déjà indiqué par (Palumbi, 1994; Patarnello et al., 2007; Chlaida et al., 2009; Rocha-Olivares and Vetter, 2011). En effet, la côte atlantique marocaine est connue pour être influencée par une activité hydrologique intense résultant du courant des Canaries et de la structure mésoéchelle (filament et gyre) associée aux zones d'upwelling (Barton et al., 2004 ; Arístegui et al., 2009). Une partie de l'explication de la structure génétique de *R. decussatus* obtenue ici est liée à un hydrodynamisme compliqué dans la zone, qui pourrait générer une barrière. Le mécanisme de genèse de cette barrière hydrologique, responsable de la rétention des œufs et des larves et créant ainsi un isolement reproductif, a été largement expliquée dans les travaux précédents sur certaines espèces pélagiques (Chlaida et al., 2009, 2006; Chahdi et al., 2017) . Même si la palourde est une espèce sédentaire, l'influence de cet environnement hydrologique ne peut être ignorée, considérant que *R. decussatus* a une dispersion larvaire pélagique. Néanmoins, l'équation flux génétique = flux larvaire est une simplification de la complexité des barrières au flux génétique. En fait, elles sont souvent le résultat d'une combinaison de facteurs historiques, écologiques, physiques et génétiques (Bierne et al., 2011; Cordero et al., 2014; Lemaire et al., 2005; Tahani, 2015; Arias-Pérez et al., 2016). Cette hypothèse est probablement valable dans le cas de nos résultats. La rupture génétique que nous avons mise en évidence entre les populations de *R. decussatus* le long de la côte marocaine, plus précisément autour du 25^{ème} parallèle Nord, est probablement le résultat de l'existence d'une barrière endogène au flux génétique, qu'est due à des incompatibilités génétiques entre individus issus de populations anciennement isolées, couplée à une barrière de type hydrologique. En effet, dans les eaux adjacentes, il a été rapporté par plusieurs auteurs qu'une barrière physique, telle que les conditions hydrographiques actuelles, devait être couplée à une barrière génétique endogène pour être suffisamment forte afin de restreindre le flux génétique et maintenir la différenciation génétique (Borsa et al., 1997 ; Bierne et al., 2011 ; Gosset and Bierne, 2013; Cordero et al., 2014 ; Cruz et al., 2020). Cette hypothèse ouvre de nombreux champs d'investigation futurs qui seront particulièrement axés sur l'identification de la nature de barrières à l'isolement reproductif chez *R. decussatus* le long des côtes atlantiques marocaines. Sur la base de cette structuration génétique révélée dans cette étude, nous suggérons que les mesures de gestion soient réalisées au niveau régional et que chaque groupe de population soit considéré comme une seule unité à part.

Au sein des groupes, nous considérons que la source de différenciation génétique entre les populations révélées par l'AMOVA pour le groupe nord (Nador à Oualidia) provient de la

différenciation de la population de Bouregreg (Bu) qui a présenté un Fst faible mais significatif avec la population de Oualidia (Ou). Cependant, parmi les autres populations de ce groupe (y compris la population méditerranéenne), les valeurs de Fst étaient faibles et non significatives. Le même résultat a été obtenu pour le groupe sud (DB - Bo) (Fst très faible et non significatif entre les deux populations) (Tableau 2). Sur les sept populations analysées, la population de Bouregreg est la seule à ne pas vivre dans une lagune et à habiter dans un écosystème différent, à savoir un estuaire. Comme mentionné par Cruz et al. (2020), cela semble constituer une condition environnementale différente (barrière exogène) qui serait associée à une barrière endogène (par exemple, la sélection) qui pourrait causer les restrictions limitées observées dans le flux de gènes entre Bouregreg et Oualidia. Cette hypothèse est en accord avec les résultats de Cordero et al. (2014) et Arias-Pérez et al. (2016) concernant les populations de la côte atlantique de la péninsule ibérique. Cependant, cette hypothèse nécessite des recherches supplémentaires et des investigations très poussées. En dehors de la population de Bouregreg, l'absence de différenciation significative entre les populations au sein de chaque groupe pris à part pourrait être considérée comme un résultat attendu. En effet, de nombreux auteurs ont rapporté qu'un grand nombre d'espèces marines ont une structure de population relativement faible qui serait maintenue par des niveaux élevés de flux génétique (Palumbi, 1992; Waples, 1998; Ward et al., 1994). En outre, la plupart des espèces marines sont caractérisées par des populations de grande taille, une fécondité élevée et des larves pélagiques qui contribuent à maintenir l'homogénéité génétique sur de longues distances (Palumbi, 1994; Norris, 2000; Nielsen and Kenchington, 2001; Kenchington et al., 2006).

Dans notre cas, il est probable que l'homogénéité observée au sein des populations de chaque groupe soit le résultat de l'échange larvaire effectué par les courants d'eau. Cela compte même pour les espèces vivantes dans les lagunes car le retrait de l'eau de la lagune facilite la propagation des larves en dehors de leur lieu d'origine. Avec un cycle larvaire d'environ 20 jours pour les palourdes et les conditions environnementales favorables telles que la température optimale, l'abondance trophique, l'échange larvaire peut certainement être maintenu. En outre, les mollusques bivalves marins, qui comprennent les coquilles Saint-Jacques, les huîtres, les moules et les palourdes, sont tous sessiles ou sédentaires à l'âge adulte, mais ont au même temps une fécondité élevée et des larves pélagiques. Par conséquent, on s'attend à ce que le transport des larves joue un rôle prépondérant dans la facilitation du flux génétique et la détermination de la structure de la population (Kenchington et al., 2006). Dans les zones isolées, ces hypothèses sont cohérentes avec celles de Gharbi et al. (2010) qui ont analysé des échantillons provenant d'une petite zone de la côte tunisienne et ont expliqué la faible différenciation chez *R. decussatus* par l'existence des deux stades planctonique, larvaire et sessile, ce qui rend difficile de prévoir la structure génétique et le niveau de

flux génétique. En utilisant différents marqueurs génétiques, plusieurs régions génétiquement différenciées composées chacune d'un ensemble de populations homogènes ont été détectées dans les eaux voisines (Cordero et al., 2014 ; Arias-Pérez et al., 2016 ; Sanna et al., 2017 ; Cruz et al., 2020).

En outre, dans cette étude, aucune transition Atlanto-Méditerranéenne n'a été détectée, en effet, aucune différenciation génétique n'a été observée entre la population méditerranéenne du groupe nord (Nador) et les populations atlantiques du groupe nord (Moulay Bouselham, Bouregreg, Sidi Moussa, Oualidia). Par conséquent, nos résultats sont en désaccord avec ceux de Borsa et al. (1994) ; Cordero et al. (2014) ; Arias-Pérez et al. (2016) (auteurs qu'ont montré l'existence de cette transition) mais en accord avec résultats obtenus par Cordero et al. (2014) qui ont signalé une absence de différenciation, à travers l'utilisation du cytochrome oxydase I, entre l'Atlantique et l'Ouest de la Méditerranée plus la Tunisie. Dans la littérature, la différenciation des deux bassins marins a été largement expliquée par les changements du niveau de la mer causés par les glaciations du Pléistocène (Patarnello et al., 2007 ; Cordero et al., 2014). D'autre part, les données océanographiques et génétiques montrent que la transition entre la mer Méditerranée et l'océan Atlantique a bien lieu au niveau du front Almeria-Oran (Patarnello et al., 2007). Dans notre étude, l'échantillon méditerranéen (Nador) est situé à plus de 200 km d'Oran, par conséquent, il ne serait pas affecté par ce front, expliquant ainsi, l'absence de différenciation entre la Méditerranée (ici la mer d'Alboran) et l'océan Atlantique. D'un autre côté, Galarza et al. (2009) ont rapporté que le Front Almeria-Oran forme une frontière semi-permanente, instable et pas très forte entre les eaux atlantiques et méditerranéennes. Cependant, Cordero et al. (2014) ont conclu que la fragmentation de la population causée par les changements du niveau de la mer au Pléistocène et les modèles actuels de circulation marine ne suffisent à elles seules à expliquer les modèles phylogéographiques. En effet, un rôle supplémentaire a été attribué aux barrières endogènes au flux de gènes ou à la sélection naturelle dans les coupures observées (Borsa et al., 1994 ; Arias-Pérez et al., 2016). Nous estimons qu'il est très important de vérifier cette hypothèse dans nos futures recherches et ce en explorant davantage de marqueurs nucléaires très informatifs. Nous suggérons suite à l'absence de différenciation entre les populations de l'Atlantique Nord et de la Méditerranée que ces populations peuvent être gérées comme une seule unité.

Conclusion générale et perspectives

Cette étude est le fruit de quelques années de travail de recherche au sein du laboratoire de génétique des populations halieutiques de l'INRH de Casablanca. Son objectif principal est la description de la variabilité génétique et morphométrique des populations de la palourde européenne, *Ruditapes decussatus*, à partir de ses gisements naturels répartis le long de la côte marocaine dans un contexte de préservation de l'espèce et pour des fins d'aquaculture.

L'approche morphométrique basée sur l'analyse multivariée à partir de quatre indices morphométriques (indice de compacité, indice d'élongation, indice de convexité et indice de densité) a permis de définir trois groupes de populations ((groupe 1 : Nador/Botalha) (groupe 2 : Oualidia/ Bouregreg/ Moulay Bouselham) (groupe 3 : Sidi Moussa)). Le modèle additif généralisé a montré qu'il existe une influence positive entre le Chl-a et l'indice de convexité et de compacité mais influence négativement l'indice de densité et d'élongation. La température de la surface de la mer influence négativement la compacité, la convexité et l'indice d'élongation.

La morphométrie compte parmi les méthodes utilisées pour la discrimination des stocks comme ça été le cas chez plusieurs espèces marines, tels que le Poulpe *Octopus vulgaris* (Fall and Ndiaye, 2000), la Crevette de rivière *Macrobrachium amazonicum* (Freire et al., 2017), la Sardine (Mounir et al., 2019), le Grondin morrude *Chelidonichthys obscurus* (Boudaya et al., 2020), le poisson *Priacanthus hamrur* (Mallik et al., 2020), la Moule commune *Mytilus edulis* (Illesca et al., 2018), le gastéropode (Marzouk et al., 2016), ainsi que beaucoup d'autres espèces. L'influence de l'environnement sur la croissance, le développement et la maturation peut créer une variété de formes corporelles chez la même espèce. La discrimination par morphométrie peut être employée pour définir des « stocks phénotypiques » composés par des groupes de population possédant un taux de croissance, de reproduction et de mortalité similaires (Cadrin, 2000). Jusqu'ici les outils d'analyse morphométrique ne cessent de se développer par l'intégration des méthodes multivariées, des techniques de traitement d'images efficaces ainsi que d'autres nouveaux outils analytiques. L'analyse morphométrique constitue une approche complémentaire puissante aux études environnementales et génétiques (Cadrin, 2000). Dans notre cas, l'allométrie, l'analyse en composante principale ainsi que la classification hiérarchique ont permis de relever des différences de formes entre les sept populations de palourde *R. decussatus* et de définir des groupes de populations indiquant que chaque groupe possède des caractéristiques morphométriques bien définis en conséquence aux conditions environnementales qu'elles subissent.

L'étude de la diversité génétique et la structure des populations de palourdes européenne « *Ruditapes decussatus* » par l'exploration des microsatellites est la première du genre à être réalisée le long des côtes marocaines. La génétique des populations offre un grand nombre

d'informations qui aident les décideurs des pêches à établir des plans de gestion durable et de conservation efficace à travers l'intégration des données de délimitation géographique des stocks, la connectivité des espèces, et leur diversité génétique. Cette discipline possède aussi d'autres applications, tels que l'identification des espèces, mise en place et suivi du processus de repeuplement, et les programmes d'aquacultures. En somme, l'approche génétique offre un grand potentiel pour la gestion des pêches à travers le développement des méthodes de plus en plus rapide, puissante et accessible tant sur le plan financier que technique (Bernatchez, 1994).

L'utilisation des marqueurs microsatellites dans l'étude de population est très encourageante, puisque le taux de changement rapide au niveau des séquences microsatellites génère un taux élevé d'allèle permettant une identification génétique individuelle très élevée. L'analyse des populations marocaines de *R. decussatus* par dix marqueurs microsatellites révèle une structuration en deux grands groupes distincts situés de part et d'autre du 25^{ème} parallèle nord : un groupe nord (Ou, SM, Bu, MB, et Na) et un groupe sud (DB et Bo).

Implication dans la gestion de la ressource *Ruditapes decussatus* au Maroc :

La connaissance des caractéristiques génétiques est essentielle pour gérer efficacement les populations de palourde *Ruditapes decussatus*. Nous recommandons suite à ces résultats et afin d'assurer une exploitation durable, de gérer séparément les deux groupes de palourde situés de part et d'autre du 25^{ème} parallèle. Cela représente un avantage surtout pour le groupe nord, car des populations de base plus importante facilite la conservation de niveaux plus élevés de variabilité génétique et l'obtention d'un niveau faible de consanguinité. Cette étude souligne également que la population méditerranéenne présente la plus grande variabilité génétique, cette variabilité permettra de sauvegarder l'adaptabilité de l'espèce si elle est transférée dans un environnement non indigène. Par conséquent, les actions de repeuplement basées sur l'aquaculture et la production de semences devraient se baser sur des géniteurs provenant de la lagune de Nador pour être couronnées de succès.

Cependant, des recherches supplémentaires sont encore nécessaires pour clarifier le statut de la population de l'estuaire de Bouregreg (Bu) et le rôle que les barrières endogènes et exogènes jouent dans la coupure génétique observée. L'utilisation de plusieurs marqueurs, combinée à un échantillonnage plus serré dans le temps et dans l'espace, sera nécessaire pour fournir des informations supplémentaires.

Comme suite à ce travail, une analyse génétique par l'exploration du gène du cytochrome oxydase I est déjà amorcée pour l'étude de la variabilité et la structuration génétique des populations de palourde « *Ruditapes decussatus* » au Maroc. En effet, l'ADN mitochondrial est très adapté aux

études de structuration, il est très sensible aux phénomènes de dérive et diminution de la taille efficace de la population que l'ADN nucléaire. Ces marqueurs sont également importants pour retracer l'histoire et la phylogénie de cette espèce au Maroc.

Références bibliographiques

- Acarli, S., Lök, A., Kirtik, A., Acarli, D., Serdar, S., Kucukdermenci, A., Yigitkurt, S., Yildiz, H., Saltan, A.N., 2015. Seasonal variation in reproductive activity and biochemical composition of flat oyster (*Ostrea edulis*) in the Homa Lagoon, Izmir Bay, Turkey. *scimar* 79, 487–495. <https://doi.org/10.3989/scimar.04202.16A>
- Agoumi, A., Orbi, A., 1992. Evolution météorologique et upwelling le long de la côte atlantique marocaine. *Hydroécologie Appliquée* 4, 149–158. <https://doi.org/10.1051/hydro:1992212>
- Akester, R.J., Martel, A.L., 2000. Shell shape, dysodont tooth morphology, and hinge-ligament thickness in the bay mussel *Mytilus trossulus* correlate with wave exposure. *Canadian Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1139/z99-215>
- Alaoui, A.M., Choura, M., Maanan, M., Zourarah, B., Robin, M., Conceição, M.F., Andrade, C., Khalid, M., Carruesco, C., 2010. Metal fluxes to the sediments of the Moulay Bousselham lagoon, Morocco. *Environmental Earth Sciences* 61, 275–286. <https://doi.org/10.1007/s12665-009-0341-9>
- Allam, B., Pales Espinosa, E., Tanguy, A., Jeffroy, F., Le Bris, C., Paillard, C., 2014. Transcriptional changes in Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) in response to Brown Ring Disease. *Fish & Shellfish Immunology, Special Issue: ISFSI 2013 review* 41, 2–11. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2014.05.022>
- Amar, R., 2010. Impact de l’anthropisation sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes marins. Exemple de la Manche-mer du nord. *Vertigo*. <https://doi.org/10.4000/vertigo.10129>
- An, H.S., Park, K.J., Cho, K.C., Han, H.S., Myeong, J.-I., 2012. Genetic structure of Korean populations of the clam *Ruditapes philippinarum* inferred from microsatellite marker analysis. *Biochemical Systematics and Ecology* 44, 186–195. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2012.05.007>
- ANDA, 2019. Répertoire aquacole 2019. https://www.anda.gov.ma/sites/default/files/repertoire_aquacole-2019.pdf
- ANDA 2018. Aquaculture marine marocaine : Potentiel et nécessités de développement. <https://www.anda.gov.ma/fr/documents?page=1>
- Arias-Pérez, A., Cordero, D., Borrell, Y., Sánchez, J.A., Blanco, G., Freire, R., Insua, A., Saavedra, C., 2016. Assessing the geographic scale of genetic population management with microsatellites and introns in the clam *Ruditapes decussatus*. *Ecology and Evolution* 6, 3380–3404. <https://doi.org/10.1002/ece3.2052>
- Arístegui, J., Barton, E.D., Álvarez-Salgado, X.A., Santos, A.M.P., Figueiras, F.G., Kifani, S., Hernández-León, S., Mason, E., Machú, E., Demarcq, H., 2009. Sub-regional ecosystem variability in the Canary Current upwelling. *Progress in Oceanography, Eastern Boundary Upwelling Ecosystems: Integrative and Comparative Approaches* 83, 33–48. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.031>
- Asseboni-Ogunjimi, A.N., 2002. Le plan d’action pour la Méditerranée et la protection de l’environnement marin. *Revue Européenne de Droit de l’Environnement* 6, 384–389. <https://doi.org/10.3406/reden.2002.1531>

- Atarhouch, T., Rami, M., Naciri, M., Dakkak, A., 2007. Genetic population structure of sardine (*Sardina pilchardus*) off Morocco detected with intron polymorphism (EPIC-PCR). *Marine Biology* 150, 521–528. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0371-8>
- Aulagnier, S., Bayed, A., Cuzin, F., Thevenot, M., 2015. Mammifères du Maroc : extinctions et régressions au cours du XXème siècle. *Travaux de l'Institut Scientifique* 53–67.
- Ayata, S.-D., Lazure, P., Thiébaud, É., 2010. How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study of larval dispersal between the Bay of Biscay and the English Channel (North-East Atlantic). *Progress in Oceanography*, 3rd GLOBEC OSM: From ecosystem function to ecosystem prediction 87, 18–36. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.09.022>
- Azeroual, A., Crivelli, A.J., Yahyaoui, A., Dakki, M., 2000. L'ichtyofaune des eaux continentales du Maroc. *Cybium* 23, 17–22.
- Bahri-Sfar, L., Lemaire, C., Hassine, O.K.B., Bonhomme, F., 2000. Fragmentation of sea bass populations in the western and eastern Mediterranean as revealed by microsatellite polymorphism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267, 929–935. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1092>
- Baith, K., R. Lindsay, G. Fu, C.R. McClain, 2001. SeaDAS, a data analysis system for ocean-color satellite sensors.
- Bakun, A., Field, D.B., Redondo-Rodriguez, A., Weeks, S.J., 2010. Greenhouse gas, upwelling-favorable winds, and the future of coastal ocean upwelling ecosystems. *Global Change Biology* 16, 1213–1228. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02094.x>
- Balić, D.E., Radonić, I., Varezić, D.B., Zorica, B., Arapov, J., Stagličić, N., Jozić, S., Peharda, M., Briski, E., Lin, Y., Šegvić-Bubić, T., 2020. Reproductive cycle of a non-native oyster, *Crassostrea gigas*, in the Adriatic Sea. *Mediterranean Marine Science* 21, 146–156. <https://doi.org/10.12681/mms.21304>
- Barton, E.D., Arístegui, J., Tett, P., Navarro-Pérez, E., 2004. Variability in the Canary Islands area of filament-eddy exchanges. *Progress in Oceanography, The Canary Islands Coastal Transition Zone - Upwelling, Eddies and Filaments* 62, 71–94. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2004.07.003>
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L., Raufaste N., Bonhomme F, 2004. 1996-2004 GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5171, Université de Montpellier II, Montpellier France.
- Belkhodja, H., Romdhane, M.S., 2012. Etude morphométrique du mollusque gastéropode " *Patella caerulea* Linnaeus", 1758 des côtes nord de la Tunisie. *Bulletin Institut National Scientifique et Technique Mer de Salammbô*, Vol. 39.
- Benali, I., Boutiba, Z., Merabet, A., Chèvre, N., 2015. Integrated use of biomarkers and condition indices in mussels (*Mytilus galloprovincialis*) for monitoring pollution and development of biomarker index to assess the potential toxic of coastal sites. *Marine Pollution Bulletin* 95, 385–394. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.03.041>

- Bernatchez, L., 1994. Techniques de biologie moléculaire comme outils de gestion des pêches : bilan et perspectives. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 1–9.
- Bidegain, G., Juanes, J.A., 2013. Does expansion of the introduced Manila clam *Ruditapes philippinarum* cause competitive displacement of the European native clam *Ruditapes decussatus*? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 445, 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.04.005>
- Bierne, N., Welch, J., Loire, E., Bonhomme, F., David, P., 2011. The coupling hypothesis: why genome scans may fail to map local adaptation genes. *Molecular Ecology* 20, 2044–2072. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05080.x>
- Black, W.C., Krafur, E.S., 1985. A FORTRAN program for the calculation and analysis of two-locus linkage disequilibrium coefficients. *Theoretical and Applied Genetics* 70, 491–496. <https://doi.org/10.1007/BF00305981>
- Bonferroni, C., 1936. Teoria statistica delle classi e calcolo delle probabilita. *Publicazioni del R Istituto Superiore di Scienze Economiche e Commerciali di Firenze* 8, 3–62.
- Borrell, Y.J., Arias-Pérez, A., Freire, R., Valdés, A., Sánchez, J.A., Méndez, J., Martínez, D., López, J., Carleos, C., Blanco, G., Insua, A.M., 2014. Microsatellites and multiplex PCRs for assessing aquaculture practices of the grooved carpet shell *Ruditapes decussatus* in Spain. *Aquaculture* 426–427, 49–59. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.01.010>
- Borsa, P., Jarne, P., Belkhir, K., Bonhomme, F., 1994. Genetic structure of the palourde *Ruditapes decussatus* L. in the Mediterranean, in: Beaumont, A.R. (Ed.), *Genetics and Evolution of Aquatic Organisms*. Chapman and Hall, Londres, pp. 103–113.
- Borsa, P., Naciri, M., Bahri, L., Chikhi, L., Garcia De Leon, F.J., Koutoulas, G., Bonhomme, F., 1997. Zoogéographie infra-spécifique de la mer Méditerranée : Analyse des données génétiques populationnelles sur seize espèces atlanto-méditerranéennes (Poissons et Invertébrés). *Vie et milieu* 47, 295–305.
- Borsa, P., Zainuri, M., Delay, B., 1991. Heterozygote deficiency and population structure in the bivalve *Ruditapes decussatus*. *Heredity* 66, 1–8. <https://doi.org/10.1038/hdy.1991.1>
- Boudaya, L., Feki, M., Mosbahi, N., Neifar, L., 2020. Stock discrimination of *Chelidonichthys obscurus* (Triglidae) in the central Mediterranean Sea using morphometric analysis and parasite markers. *Journal of Helminthology* 94. <https://doi.org/10.1017/S0022149X19000695>
- Boussoufa, D., Ghazali, N., Rabeh, I., Soudani, N., Navarro, J.C., El Cafsi, M., 2015. Reproductive cycle and gonad development of the commercial clam *Donax trunculus* from the Bay of Tunis (Northern Tunisia, South Mediterranean coast): Effects of environmental variability. <https://doi.org/10.21411/CBM.I.47A90328>
- Bowen, B.W., Gaither, M.R., DiBattista, J.D., Iacchei, M., Andrews, K.R., Grant, W.S., Toonen, R.J., Briggs, J.C., 2016. Comparative phylogeography of the ocean planet. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 7962–7969. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602404113>

- Bowen, B.W., Rocha, L.A., Toonen, R.J., Karl, S.A., 2013. The origins of tropical marine biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 359–366. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.01.018>
- Box, A., Capó, X., Tejada, S., Sureda, A., Mejías, L., Valencia, J.M., 2020. Perkinsus mediterraneus infection induces oxidative stress in the mollusc *Mimachlamys varia*. *Journal of Fish Diseases* 43, 1–7. <https://doi.org/10.1111/jfd.13085>
- Breitwieser, M., Becquet, V., Thomas-Guyon, H., Pillet, V., Sauriau, P.-G., Graber, M., Viricel, A., 2018. Population structure and genetic diversity in the variegated scallop, *Mimachlamys varia* (Linnaeus, 1758), a novel bioindicator of chemical pollution on the French coastline. *Journal Molluscan Studies* 84, 417–425. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyy035>
- Breitwieser, M., Viricel, A., Graber, M., Murillo, L., Becquet, V., Churlaud, C., Fruitier-Arnaudin, I., Huet, V., Lacroix, C., Pante, E., Floch, S.L., Thomas-Guyon, H., 2016. Short-Term and Long-Term Biological Effects of Chronic Chemical Contamination on Natural Populations of a Marine Bivalve. *PLOS ONE* 11, e0150184. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150184>
- Brookfield, J.F.Y., 1996. A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency. *Molecular Ecology* 5, 453–455. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1996.00098.x>
- Bureau, D., Bureau, J.-C., Schubert, K., 2020. Biodiversité en danger : quelle réponse économique ? *Notes du conseil d'analyse économique* n° 59, 1–12.
- Caballero, A., García-Dorado, A., 2013. Allelic Diversity and Its Implications for the Rate of Adaptation. *Genetics* 195, 1373–1384. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.158410>
- Cadrin, S.X., 2000. Advances in morphometric identification of fishery stocks. *Reviews in Fish biology and Fisheries* 10, 91–112.
- Cahu, C., 2019. L'aquaculture : quelle réponse à la demande croissante de nourriture dans le monde ? *Etudes Marines*. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00487/59893/63073.pdf>
- Caill-Milly, N., Bru, N., Barranger, M., Gallon, L., D'amico, F., 2014. Morphological Trends of Four Manila Clam Populations (*Venerupis philippinarum*) on the French Atlantic Coast: Identified Spatial Patterns and Their Relationship to Environmental Variability. *Journal of Shellfish Research* 33, 355–372. <https://doi.org/10.2983/035.033.0205>
- Caill-Milly, N., Bru, N., Mahé, K., Borie, C., D'Amico, F., 2012. Shell Shape Analysis and Spatial Allometry Patterns of Manila Clam (*Ruditapes philippinarum*) in a Mesotidal Coastal Lagoon. *Journal of Marine Biology*, 1–11. <https://doi.org/10.1155/2012/281206>
- Carruthers, T., Natale, A.D., Lauretta, M., Pagá García, A., Tensek, S., 2018. Migratory behaviour of Atlantic bluefin tuna entering the mediterranean. *Collective Volumes of Scientific Papers ICCAT* 74, 3082–3099.
- Carvalho, G.R., Hauser, L., 1994. Molecular genetics and the stock concept in fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 326–350.
- Carvalho, G.R., Pitcher, T.J., 2012. *Molecular Genetics in Fisheries*. Springer Science & Business Media. ISBN: 978-94-011-1218-5

- Cassis, D., Pearce, C., Maldonado, M., 2011. Effects of the environment and culture depth on growth and mortality in juvenile Pacific oysters in the Strait of Georgia, British Columbia. *Aquaculture Environment Interactions* 1, 259–274. <https://doi.org/10.3354/aei00025>
- Chahdi, O.K., Benazzou, T., Charouki, N., Bonhomme, F., Chlaida, M., 2017. Genetic differentiation of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) along the Moroccan coast reveals a phylogeographic break around the 25th parallel North. *Marine Biology Research* 13, 342–350. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1257811>
- Chapuis, M.-P., Estoup, A., 2007. Microsatellite Null Alleles and Estimation of Population Differentiation. *Molecular Biology and Evolution* 24, 621–631. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl191>
- Cherkaoui, E., Bayed, A., Hily, C., 2003. Organisation spatiale des peuplements macrozoobenthiques subtidiaux d'un estuaire de la côte atlantique marocaine : l'estuaire du Bou Regreg. *Cahiers de Biologie Marine* 44, 339–352.
- Chlaida, M., Kifani, S., Lenfant, P., Ouragh, L., 2006. First approach for the identification of sardine populations *Sardina pilchardus* (Walbaum 1792) in the Moroccan Atlantic by allozymes. *Marine Biology* 149, 169–175. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0185-0>
- Chlaida, M., Laurent, V., Kifani, S., Benazzou, T., Jaziri, H., Planes, S., 2009. Evidence of a genetic cline for *Sardina pilchardus* along the Northwest African coast. *ICES J Mar Sci* 66, 264–271. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn206>
- Çiftci, Y., Okumuş, İ., 2002. Fish Population Genetics and Applications of Molecular Markers to Fisheries and Aquaculture: I- Basic Principles of Fish Population Genetics. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 2, 145–155.
- Cigarria, J., Fernández, J.M., 2000. Management of Manila clam beds: I. Influence of seed size, type of substratum and protection on initial mortality. *Aquaculture* 182, 173–182. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00257-4](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00257-4)
- Conti Cédric, Müller Yves, Lamare Véronique in : DORIS, 18/10/2008: *Ruditapes decussatus* / *philippinarum* (Linnaeus, 1758) / (Adams & Reeve, 1850), <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/1379>
- Cordero, D., Peña, J.B., Saavedra, C., 2014. Phylogeographic analysis of introns and mitochondrial DNA in the clam *Ruditapes decussatus* uncovers the effects of Pleistocene glaciations and endogenous barriers to gene flow. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 71, 274–287. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.11.003>
- Costa, C., Aguzzi, J., Menesatti, P., Antonucci, F., Rimatori, V., Mattoccia, M., 2008. Shape analysis of different populations of clams in relation to their geographical structure. *Journal of Zoology* 276, 71–80. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00469.x>
- Courteau, R., 2011. La pollution de la Méditerranée : état et perspectives à l'horizon 2030 (No. 652). Office parlementaire d'évaluation des choix scientifiques et technologiques, Paris.
- Cultured Aquatic Species Information Programme *Ruditapes decussatus*. Cultured Aquatic Species Fact Sheets. Text by Figueras, A. In: FAO Fisheries Division [online]. Rome. http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Ruditapes_decussatus_fr/en

- Cruz, A., da Costa, F., Fernández-Pérez, J., Nantón, A., Fernández-Boo, S., Insua, A., Méndez, J., 2020. Genetic variability in *Ruditapes decussatus* clam combined with Perkinsus infection level to support founder population selection for a breeding program. PeerJ 8. <https://doi.org/10.7717/peerj.9728>
- Cury, P., Roy, C., 1989. Optimal Environmental Window and Pelagic Fish Recruitment Success in Upwelling Areas. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 46. <https://doi.org/10.1139/f89-086>
- Dalongeville, A., 2017. Variation génétique et persistance des populations en milieu marin : implications pour la conservation (Sciences agricoles). Thèse. Université Montpellier.
- Damsiri, Z., Natij, L., Khalil, K., Loudiki, M., Richir, J., El Himer, H., Elkalay, K., 2017. Seasonal characterization of the nutrients state in Oualidia Lagoon (Moroccan Atlantic coast). Journal of Materials and Environmental Science 8, 67–77. <http://hdl.handle.net/2268/205413>
- Dang, C., de Montaudouin, X., Gam, M., Paroissin, C., Bru, N., Caill-Milly, N., 2010. The Manila clam population in Arcachon Bay (SW France): Can it be kept sustainable? Journal of Sea Research 63, 108–118. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.11.003>
- De Meeûs, T., 2017. 2. Concepts de base en génétique des populations, in: Initiation à La Génétique Des Populations Naturelles : Applications Aux Parasites et à Leurs Vecteurs, Didactiques. IRD Éditions, Marseille, pp. 29–66.
- Delgado, M., Pérez Camacho, A., 2002. Efectos de la ración de alimento en el desarrollo gonadal de la almeja *Ruditapes decussatus* (L., 1758). Boletín. Instituto Español de Oceanografía 18, 293–300.
- Delgado, M., Pérez-Camacho, A., 2007. Comparative study of gonadal development of *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve) and *Ruditapes decussatus* (L.)(Mollusca: Bivalvia): Influence of temperature. Scientia Marina 71, 471–484.
- Delgado, M., Silva, L., 2018. Timing variations and effects of size on the reproductive output of the wedge clam *Donax trunculus* (L. 1758) in the littoral of Huelva (SW Spain). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 98, 341–350. <https://doi.org/10.1017/S0025315416001429>
- Derbali, A., Ghorbel, M., Jarboui, O., 2012. Etude comparative des caractères biométriques chez l'huitre perlière "*Pinctada radiata*" des îles de Kerkennah (sud tunisien). Bulletin Institut National Scientifique Technique. Mer de Salammbô, Vol. 39, 2012
- Doukkali, M.R., Kamili, A., 2018. Système marocain de production halieutique et sa dépendance du reste du monde (No. RP-18/07).
- Eagling, L.E., Ashton, E.C., Jensen, A.C., Sigwart, J.D., Murray, D., Roberts, D., 2018. Spatial and temporal differences in gonad development, sex ratios and reproductive output, influence the sustainability of exploited populations of the European oyster, *Ostrea edulis*. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 28, 270–281. <https://doi.org/10.1002/aqc.2855>
- Eakin, C.M., Morgan, J.A., Heron, S.F., Smith, T.B., Liu, G., Alvarez-Filip, L., Baca, B., Bartels, E., Bastidas, C., Bouchon, C., Brandt, M., Bruckner, A.W., Bunkley-Williams, L., Cameron,

- A., Causey, B.D., Chiappone, M., Christensen, T.R.L., Crabbe, M.J.C., Day, O., Guardia, E. de la, Díaz-Pulido, G., DiResta, D., Gil-Agudelo, D.L., Gilliam, D.S., Ginsburg, R.N., Gore, S., Guzmán, H.M., Hendee, J.C., Hernández-Delgado, E.A., Husain, E., Jeffrey, C.F.G., Jones, R.J., Jordán-Dahlgren, E., Kaufman, L.S., Kline, D.I., Kramer, P.A., Lang, J.C., Lirman, D., Mallela, J., Manfrino, C., Maréchal, J.-P., Marks, K., Mihaly, J., Miller, W.J., Mueller, E.M., Muller, E.M., Toro, C.A.O., Oxenford, H.A., Ponce-Taylor, D., Quinn, N., Ritchie, K.B., Rodríguez, S., Ramírez, A.R., Romano, S., Samhoury, J.F., Sánchez, J.A., Schmahl, G.P., Shank, B.V., Skirving, W.J., Steiner, S.C.C., Villamizar, E., Walsh, S.M., Walter, C., Weil, E., Williams, E.H., Roberson, K.W., Yusuf, Y., 2010. Caribbean Corals in Crisis: Record Thermal Stress, Bleaching, and Mortality in 2005. *PLOS ONE* 5, e13969. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013969>
- El Asri, F., Martin, D., Tamsouri, M.-N., Errhif, A., Maanan, M., Malouli Idrissi, M., Zidane, H., 2018. Spatial and temporal variability in distribution, diversity, and structure of the polychaete assemblages from Dakhla Bay (Atlantic coast of South Morocco). *Marine Biodiversity* 49, 1271–1281. <https://doi.org/10.1007/s12526-018-0910-9>
- El Bour, M., Dellali, M., Boukef, I., Lakhel, F., Mraouna, R., El Hili, H.A., Paillard, C., Klena, J., 2012. First assessment of Perkinsosis and brown ring disease co-infection in *Ruditapes decussatus* in the North Lake of Tunis (southern Mediterranean Sea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 92, 1579–1584. <https://doi.org/10.1017/S0025315411001846>
- El Bour, M., Jaafar-Kefi, F., Hamrouni, M., Mahmoudi, N., Dellali, M., Menif, N.T.E., 2008. Dépistage de la maladie de l'anneau brun chez des espèces de bivalves des côtes tunisiennes. *Bulletin de la Société zoologique de France*, 10.
- EL-Menif Ni, L.-P.M., Maamouri, F., 1995. Etudes biométriques de la palourde *Ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758) du littoral Tunisien, in : Rapport Commun International. Mer Méditerranée.
- Esposito, G., Domenico M., Maria Cesarina A., Giorgio C., Martino M., Paolo P., Marino P., Antonio P., Elisabetta A., et Stefania S., 2018. « The Bivalve *Ruditapes Decussatus*: A Biomonitor of Trace Elements Pollution in Sardinian Coastal Lagoons (Italy) ». *Environmental Pollution* 242 (novembre): 1720-28. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.07.098>.
- Etude Nationale sur la Biodiversité, Faune Marine, 1998. Observatoire National de l'Environnement du Maroc (ONEM).
- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J., 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology* 14, 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Excoffier, L., Lischer, H.E.L., 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10, 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Fall, M., Ndiaye, S., 2000. Discrimination et description morphométriques du poulpe commun (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) des côtes sénégalaises, pp. 71-86. In: Caverivière, A., M. Thiam & D. Jouffre (eds.). Le poulpe *Octopus vulgaris*. Sénégal et côtes nord-ouest africaines. Actes du colloque Centre de recherches océanographiques de Dakar-Thiaroye 14-18 février 2000. IRD Editions, Paris

- FAO. 2009 Développement de l'aquaculture : gestion des ressources génétiques. Directives techniques pour une pêche responsable No. 5, Suppl. 3. Rome, FAO. 160p.
- FAO 2018. La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture 2018. <http://www.fao.org/3/i9540fr/i9540fr.pdf>
- FAO. 2020. La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture 2020. <https://doi.org/10.4060/ca9229fr>
- Fearman, J., Moltshaniwskyj, N.A., 2010. Warmer temperatures reduce rates of gametogenesis in temperate mussels, *Mytilus galloprovincialis*. *Aquaculture* 305, 20–25. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.04.003>
- FENIP/COFREPECHE. 2010. Etude aquaculture
- Féral, J.-P., 2002. How useful are the genetic markers in attempts to understand and manage marine biodiversity? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 268, 121–145. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00382-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00382-3)
- Fernández-Pérez, J., Froufe, E., Nantón, A., Gaspar, M.B., Méndez, J., 2017. Genetic diversity and population genetic analysis of *Donax vittatus* (Mollusca: Bivalvia) and phylogeny of the genus with mitochondrial and nuclear markers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 197, 126–135.
- Fernández-Tajes, J., Méndez, J., 2007. Identification of the Razor Clam Species *Ensis arcuatus*, *E. siliqua*, *E. directus*, *E. macha*, and *Solen marginatus* Using PCR-RFLP Analysis of the 5S rDNA Region. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 55, 7278–7282. <https://doi.org/10.1021/jf0709855>
- Fisheries Global Information System (FAO-FIGIS) - Web site. Fisheries Global Information System (FIGIS). FI Institutional Websites. In: FAO Fisheries Division [online]. Rome. <http://www.fao.org/fishery/species/3542/en>
- Foll, M., Gaggiotti, O., 2008. A Genome-Scan Method to Identify Selected Loci Appropriate for Both Dominant and Codominant Markers: A Bayesian Perspective. *Genetics* 180, 977–993. <https://doi.org/10.1534/genetics.108.092221>
- François, B., Stéphane, R., Olivier, L.M., Jean Pierre, L., 2017. Estimation des stocks de palourdes *Ruditapes decussatus*, *Ruditapes philippinarum* sur l'estran oléronais du bassin de Marennes-Oléron-Juin 2009.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A., McInnes, K.H., 2002. *Introduction to Conservation Genetics*, 1st ed. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511808999>
- Frankham, R., Lees, K., Montgomery, M.E., England, P.R., Lowe, E.H., Briscoe, D.A., 1999. Do population size bottlenecks reduce evolutionary potential? *Animal Conservation* 2, 255–260. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.1999.tb00071.x>
- Freire, J.L., Bentes, B., Fontes, V.B., da Silva, E.M., 2017. Morphometric discrimination among three stocks of *Macrobrachium amazonicum* in the Brazilian Amazon. *Limnologica* 64, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.01.007>

- Fritts, A.K., Fritts, M.W., Haag, W.R., DeBoer, J.A., Casper, A.F., 2017. Freshwater mussel shells (Unionidae) chronicle changes in a North American river over the past 1000 years. *Science of the Total Environment* 575, 199–206. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.225>
- Fuhrmann, M., Petton, B., Quillien, V., Faury, N., Morga, B., Pernet, F., 2016. Salinity influences disease-induced mortality of the oyster *Crassostrea gigas* and infectivity of the ostreid herpesvirus 1 (OsHV-1). *Aquaculture Environment Interactions* 8, 543–552. <https://doi.org/10.3354/aei00197>
- Gaffney, P.M., Scott, T.M., Koehn, R.K., Diehl, W.J., 1990. Interrelationships of heterozygosity, growth rate and heterozygote deficiencies in the coot clam, *Mulinia lateralis*. *Genetics* 124, 687–699.
- Galarza, J.A., Carreras-Carbonell, J., Macpherson, E., Pascual, M., Roques, S., Turner, G.F., Rico, C., 2009. The influence of oceanographic fronts and early-life-history traits on connectivity among littoral fish species. *PNAS* 106, 1473–1478. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806804106>
- García, N., Cuttelod, A., Malak, D.A., 2010. The status and distribution of freshwater biodiversity in Northern Africa. IUCN. <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/RL-61-002.pdf>
- Gervasoni, E., 2009. Etude de prospection pour la diversification des élevages sur filières conchylicoles en mer en Languedoc-Roussillon.
- Gharbi, A., Chatti, N., Said, K., Wormhoudt, A., 2010. Genetic variation and population structure of the carpet shell clam *Ruditapes decussatus* along the Tunisian coast inferred from mtDNA and ITS1 sequence analysis. *Biologia* 65. <https://doi.org/10.2478/s11756-010-0069-8>
- Gharbi, A., Said, K., Wormhoudt, A.V., 2015. Impact of Geographical Isolation on Genetic Differentiation In An Insular Population of the Carpet Shell *Ruditapes decussatus* in the Mediterranean Basin. *Journal of Shellfish Research* 34, 791–801. <https://doi.org/10.2983/035.034.0308>
- Gosset, C.C., Bierne, N., 2013. Differential introgression from a sister species explains high FST outlier loci within a mussel species. *Journal of Evolutionary Biology* 26, 14–26. <https://doi.org/10.1111/jeb.12046>
- Gouletquer, P., 1989. Etude des facteurs environnementaux intervenant sur la production de la palourde japonaise d'élevage *Ruditapes philippinarum*. Thèse. Université de Bretagne Occidentale. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00098/20926/>
- Greenbaum, G., Templeton, A.R., Zarmi, Y., Bar-David, S., 2014. Allelic Richness following Population Founding Events – A Stochastic Modeling Framework Incorporating Gene Flow and Genetic Drift. *PLOS ONE* 9, e115203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115203>
- Habtemariam, B., Arias, A., García-Vázquez, E., Borrell, Y., 2015. Impacts of supplementation aquaculture on the genetic diversity of wild *Ruditapes decussatus* from northern Spain.

- Hamdani, A., Soltani, N., Zaidi, N., 2020. Growth and reproduction of *Donax trunculus* from the Gulf of Annaba (Northeast Algeria) in relation to environmental conditions. *Environ Sci Pollut Res* 27, 41656–41667. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-10103-9>
- Hastie, T., Tibshirani, R., 1987. Generalized Additive Models: Some Applications. *Journal of the American Statistical Association* 82, 371–386. <https://doi.org/10.1080/01621459.1987.10478440>
- Hewitt, G., 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405, 907–913. <https://doi.org/10.1038/35016000>
- Hilmi, K., Bessa, I., Aouni, A.E., Makaoui, A., Ettahiri, O., 2020. Un Demi-Siècle d'évaluation de l'activité de l'upwelling de la côte Atlantique Marocaine. *European Scientific Journal ESJ* 16. <https://doi.org/10.19044/esj.2020.v16n21p89>
- His, E., Cantin, C., 1995. Biologie et physiologie des coquillages. R.INT.DEI/95.06/Arcachon, IFREMER
- Hubby, J.L., Lewontin, R.C., 1966. A Molecular Approach to the Study of Genic Heterozygosity in Natural Populations. I. the Number of Alleles at Different Loci in *Drosophila Pseudoobscura*. *Genetics* 54, 577–594.
- Hubert-Vincent, F., 2007. Diversité génétique et adaptation des espèces aquatiques en milieu anthropisé. Institut Français de Recherche pour l'exploitation de la Mer (IFREMER).
- Hughes, T.P., Kerry, J.T., Baird, A.H., Connolly, S.R., Dietzel, A., Eakin, C.M., Heron, S.F., Hoey, A.S., Hoogenboom, M.O., Liu, G., McWilliam, M.J., Pears, R.J., Pratchett, M.S., Skirving, W.J., Stella, J.S., Torda, G., 2018. Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature* 556, 492–496. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0041-2>
- Hurtado, N.S., Pérez-García, C., Morán, P., Pasantes, J.J., 2011. Genetic and cytological evidence of hybridization between native *Ruditapes decussatus* and introduced *Ruditapes philippinarum* (Mollusca, Bivalvia, Veneridae) in NW Spain. *Aquaculture* 311, 123–128. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.12.015>
- Idrissi, M., Ouhabi, Z.E., Jamila, L., Agouzouk, A., Bessa, I., Makaoui, A., Hilmi, K., Ettahiri, O., 2020. Caractérisation Hydrologique et Sédimentaire de la Lagune de Nador (Maroc). *European Scientific Journal ESJ* 16. <https://doi.org/10.19044/esj.2020.v16n27p277>
- Ihssen, P.E., Booke, H.E., Casselman, J.M., McGlade, J.M., Payne, N.R., Utter, F.M., 1981. Stock Identification: Materials and Methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 38, 1838–1855. <https://doi.org/10.1139/f81-230>
- Illesca, A., Oyarzún, P.A., Toro, J.E., Gardner, J.P.A., 2018. Morphometric variability of smooth-shelled blue mussels from the Pacific coast of South America. *Biological Journal of the Linnean Society* 125, 194–209. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly094>
- Inoue, K., McQueen, A.L., Harris, J.L., Berg, D.J., 2014. Molecular phylogenetics and morphological variation reveal recent speciation in freshwater mussels of the genera *Arcidens* and *Arkansia* (Bivalvia: Unionidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 112, 535–545. <https://doi.org/10.1111/bij.12282>

- IPBES 2019, Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Service. doi: 10.5281/ZENODO.3553579
- Jacquet, S., 2019. Protection, pollution, surexploitation, climat... ce que nous disent les chiffres. Subaqua. <https://hal.inrae.fr/hal-02916385>
- Jahnke, M., Moksnes, P.-O., Olsen, J.L., Serra, N.S., Jacobi, M.N., Kuusemäe, K., Corell, H., Jonsson, P.R., 2020. Integrating genetics, biophysical, and demographic insights identifies critical sites for seagrass conservation. *Ecological Applications* 30, e02121. <https://doi.org/10.1002/eap.2121>
- Jarne, P., Berrebi, P., Guelorget, O., 1988. Variabilité génétique et morphométrique de cinq populations de la palourde *Ruditapes decussatus* (mollusque, bivalve). *Oceanologica Acta* 11, 401–407.
- Jaziri, H., Benazzou, T., 2002. Différenciation allozymique multilocus des populations de moule *Mytilus galloprovincialis* Lmk. des côtes marocaines. *Comptes Rendus Biologies* 325, 1175–1183. [https://doi.org/10.1016/S1631-0691\(02\)01538-X](https://doi.org/10.1016/S1631-0691(02)01538-X)
- Jensen, S., Samuelsen, O.B., Andersen, K., Torkildsen, L., Lambert, C., Choquet, G., Paillard, C., Bergh, O., 2003. Characterization of strains of *Vibrio splendidus* and *V. tapetis* isolated from corkwing wrasse *Symphodus melops* suffering vibriosis. *Diseases of Aquatic Organisms* 53, 25–31. <https://doi.org/10.3354/dao053025>
- Jeratthitikul, E., Phuangphong, S., Sutcharit, C., Prasankok, P., Kongim, B., Panha, S., 2019. Integrative taxonomy reveals phenotypic plasticity in the freshwater mussel *Conradens conradens* (Bivalvia: Unionidae) in Thailand, with a description of a new species. *Systematics and Biodiversity* 17, 134–147. <https://doi.org/10.1080/14772000.2018.1554607>
- Johnson, E.H., 2020. Experimental tests of bivalve shell shape reveal potential tradeoffs between mechanical and behavioral defenses. *Scientific Reports* 10. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76358-x>
- Jombart, T., 2008. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24, 1403–1405. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129>
- Kamara, A., Rharbi, N., Berraho, A., Ramdani, M., 2005. Etude comparative du cycle sexuel de la palourde *Ruditapes decussatus* issue de trois milieux paraliques des côtes marocaines. *Marine life* 15, 43–50.
- Kamara, A., Rharbi, N., Ramdani, M., Berraho, A., 2008. Recherches préliminaires au développement de l'élevage de la palourde européenne (*Ruditapes decussatus* L.) sur les côtes marocaines et au repeuplement des sites surexploités. *Société zoologique de France* 133, 189–198.
- Kandratavicius, N., Brazeiro, A., 2014. Effects of wave exposure on morphological variation in *Mytilus edulis platensis* (Mollusca, Bivalvia) of the Atlantic Uruguayan coast. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 9, 31–38.

- Kenchington, E.L., Patwary, M.U., Zouros, E., Bird, C.J., 2006. Genetic differentiation in relation to marine landscape in a broadcast-spawning bivalve mollusc (*Placopecten magellanicus*). *Molecular Ecology* 15, 1781–1796. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02915.x>
- Khalid, E.K., Zourarah, B., Aajjane, A., 2011. Evolution récente de la morphologie de delta de flot et son effet sur la dynamique hydro-sédimentaire de la lagune de Oualidia (côte atlantique, Maroc): approche par photographie aérienne. *Estudos do Quaternario* 73–78.
- Kourradi, R., 2007. Evaluation du degré de la pollution anthropique de l'estuaire de Bou Regreg et impact sur la biologie et dynamique de *Scrobicularia plana* (Linné, 1758) et *Solen marginatus* (Linné, 1767). Thèse. Université Mohammed V, Faculté des Sciences, Rabat.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., Tamura, K., 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Mol Biol Evol* 35, 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Laglit, K., Farhat, A., Fekhaoui, M., Tahri, L., 2019. Impact of Agricultural Products on a Ramsar Ecological Site 'Merja Zerga': The Case of the Quality of the Two Water Emissaries Oued Drader and Canal Nador. *International Journal of Civil Engineering and Technology* 10, 73–89.
- Lakhlalki, H., Jayed, M., Benbrahim, S., Rharbi, N., Benhra, A., Moutaki, B., Maanan, M., 2020. Assessment of contamination by organochlorine pesticides and polychlorinated biphenyl's from Oualidia lagoon water (Morocco). *Arabian Journal of Geosciences* 13, 1–11. <https://link.springer.com/article/10.1007/s12517-020-05761-5>
- Lakhlalki, H., Jayed, M., Benbrahim, S., Rharbi, N., Bouthir, F., Benhra, A., Moutaki, B., 2017. Accumulation of organochlorine pesticides and polychlorinated biphenyls in the sediments of Oualidia lagoon (Morocco). *Bulletin Société zoologique de France* 142, 101–118.
- Laudien, J., Flint, N., van der Bank, F., Brey, T., 2003. Genetic and morphological variation in four populations of the surf clam *Donax serra* (Röding) from southern African sandy beaches. *Biochemical Systematics and Ecology* 31, 751–772. [https://doi.org/10.1016/S0305-1978\(02\)00252-1](https://doi.org/10.1016/S0305-1978(02)00252-1)
- Launey, S., Ledu, C., Boudry, P., Bonhomme, F., Naciri-Graven, Y., 2002. Geographic Structure in the European Flat Oyster (*Ostrea edulis* L.) as Revealed by Microsatellite Polymorphism. *J Hered* 93, 331–351. <https://doi.org/10.1093/jhered/93.5.331>
- Laurec A, Le Guen J-C, Frontier A (1983) Collecte de l'information pour une gestion rationnelle des stocks halieutiques. In:Frontier S (ed), Stratégies d'échantillonnage en Ecologie, Masson, Paris, and Presses de l'Université Laval, Québec: 385-415
- Le Cadre, V., Debenay, J.-P., 2006. Morphological and cytological responses of Ammonia (foraminifera) to copper contamination: Implication for the use of foraminifera as bioindicators of pollution. *Environmental Pollution* 143, 304–317. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.11.033>
- Lemaire, C., Versini, J.-J., Bonhomme, F., 2005. Maintenance of genetic differentiation across a transition zone in the sea: discordance between nuclear and cytoplasmic markers. *Journal of Evolutionary Biology* 18, 70–80. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00828.x>

- Lloris, D., Rucabado, J., FAO (Eds.), 1998. Guide d'identification des ressources marines vivantes du Maroc, Guide FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Rome.
- Loewe, L., 2008. Negative Selection. *Nature Education* 1, 59.
- Lourenço, C.R., Nicastro, K.R., McQuaid, C.D., Krug, L.A., Zardi, G.I., 2020. Strong upwelling conditions drive differences in species abundance and community composition along the Atlantic coasts of Morocco and Western Sahara. *Marine Biodiversity*. 50, 15. <https://doi.org/10.1007/s12526-019-01032-z>
- Luikart, G., Cornuet, J.-M., 1998. Empirical Evaluation of a Test for Identifying Recently Bottlenecked Populations from Allele Frequency Data. *Conservation Biology* 12, 228–237.
- Maalouf, H., 2010. Spécificité de la fixation des norovirus sur les tissus de coquillages et implications sanitaires. Thèse. Université de Nantes.
- Maanan, M., 2003. Étude sédimentologique du remplissage de la lagune de Sidi Moussa, MAROC. Thèse. Faculté des Sciences El Jadida.
- Maanan, M., Zourarah, B., Carruesco, C., Aajjane, A., Naud, J., 2004. The distribution of heavy metals in the Sidi Moussa lagoon sediments (Atlantic Moroccan Coast). *Journal of African Earth Sciences* 39, 473–483. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2004.07.017>
- Maanan, Mehdi, Landesman, C., Maanan, Mohamed, Zourarah, B., Fattal, P., Sahabi, M., 2013. Evaluation of the anthropogenic influx of metal and metalloid contaminants into the Moulay Bouselham lagoon, Morocco, using chemometric methods coupled to geographical information systems. *Environmental Science and Pollution Research* 20, 4729–4741. <https://doi.org/10.1007/s11356-012-1399-6>
- Maanan, Mohamed, Saddik, M., Maanan, Mehdi, Chaibi, M., Assobhei, O., Zourarah, B., 2015. Environmental and ecological risk assessment of heavy metals in sediments of Nador lagoon, Morocco. *Ecological Indicators* 48, 616–626. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.09.034>
- Makaoui, A., Agouzouk, A., Baibai, T., Idrissi, M., Bessa, I., Obad, S., Ettahiri, O., Ait Chattou, A., Hilmi, K., 2017. Caractéristiques hydro sédimentaires de la baie de Cintra (Sud - Maroc). *International Journal of Advanced Research* 5, 2055–2068. <https://doi.org/10.21474/IJAR01/4942>
- Mallik, A., Chakraborty, P., Vikas, Bhushan, S., Jaiswar, A.K., 2020. Stock identification of *Priacanthus hamrur* (Forsskal, 1775) (Order: Perciformes and Family: Priacanthidae) from Indian waters based on morphometric, meristic and otolith traits. *International Journal of Molecular Sciences* Vol.49(08).
- Márquez, F., Van Der Molen, S., 2011. Intraspecific shell-shape variation in the razor clam *Ensis macha* along the Patagonian coast. *Journal of Molluscan Studies* 77, 123–128. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyq044>
- Marzouk, Z., Chenuil, A., Blel, H., Saïd, K., 2016. Morphometric variation of fishery-exploited Muricidae (*Hexaplex trunculus*) in the Mediterranean Sea and the Northeastern Atlantic Ocean: Implications for stock identification. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 16, 327–338.

- Matias, D., Joaquim, S., Matias, A.M., Leitão, A., 2016. Reproductive effort of the European clam *Ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758): influence of different diets and temperatures. *Invertebrate Reproduction & Development* 60, 49–58. <https://doi.org/10.1080/07924259.2015.1126537>
- Meissara, A., Lagliti, K., Yahyaoui, A., Fekhaoui, M., 2020. Assessment of the vertical profile of sediment contamination by heavy metals from the Ramsar ecological site "Merja Zerga. *International Journal of Civil Engineering and Technology* 11, 41–50. <http://www.iaeme.com/ijciyet/issues.asp?JType=IJCIET&VType=11&IType=3>
- Mejjad, N., Laissaoui, A., Fekri, A., Benmhammed, A., El Hammoumi, O., Cherif, E.K., 2020. Does Human Activities Growth Lead to Biodiversity Loss in the Moroccan Coastal Lagoons? A Diagnostic Comparison Study, in: *Proceedings of the 4th Edition of International Conference on Geo-IT and Water Resources 2020, Geo-IT and Water Resources 2020, GEOIT4W-2020*. Association for Computing Machinery, New York, NY, USA, pp. 1–5. <https://doi.org/10.1145/3399205.3399231>
- Mejri, R., Lo Brutto, S., Hassine, O.K.B., Arculeo, M., 2009. A study on *Pomatoschistus tortonesei* Miller 1968 (Perciformes, Gobiidae) reveals the Siculo-Tunisian Strait (STS) as a breakpoint to gene flow in the Mediterranean basin. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53, 596–601. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.04.018>
- Mertens, L.E.A., Treml, E.A., Von der Heyden, S., 2018. Genetic and Biophysical Models Help Define Marine Conservation Focus Areas. *Frontiers in Marine Science* 5. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00268>
- Mezghani-Chaari, S., 2017. Effet de la pollution urbaine et industrielle sur le système endocrinien : évaluation des conséquences sur la reproduction de "*Ruditapes decussatus*" issue du golfe de Gabès (Tunisie). Thèse. Normandie Université ; Université de Sfax (Tunisie).
- Millot, C., Taupier-Letage, I., 2005. Circulation in the Mediterranean Sea, in: Saliot, A. (Ed.), *The Mediterranean Sea, Handbook of Environmental Chemistry*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 29–66. <https://doi.org/10.1007/b107143>
- Modestin, E., 2017. Morphological variations of the shell of the bivalve *Lucina pectinata* (Gmelin, 1791). *Journal of Advances in Biology* 10, 2092–2107. <https://doi.org/10.24297/jab.v10i2.6355>
- Moguedet, G., Texier, H., Mayif, M., Colleuil, B., 1994. Etude minéralogique des sédiments de l'estuaire de l'Oued Bou Regreg (côte atlantique marocaine). Les conséquences de la construction du barrage Sidi Mohamed Ben Abdallah. *Sciences Géologiques, bulletins et mémoires* 47, 15–25. <https://doi.org/10.3406/sgeol.1994.1913>
- Mohamed, N., Driss, N., Nadia, B., Roberto, P., Abdeljaouad, L., Nor-dine, R., 2017. Characterization of the New Status of Nador Lagoon (Morocco) after the Implementation of the Management Plan. *Journal of Marine Science and Engineering* 5, 7. <https://doi.org/10.3390/jmse5010007>
- Mohamed, N., Nadia, B., Nor-dine, R., Fouad, M., Abdeljaouad, L., Driss, N., 2016. Evolution Temporelle Et Spatiale De La Macroflore Benthique De L'écosystème Lagunaire De Nador. *European Scientific Journal* 12. <https://doi.org/10.19044/esj.2016.v12n36p355>
- Møller, A.P., 1997. Developmental stability and fitness: a review. *The American Naturalist* 149,

916–932. <https://doi.org/10.1086/286030>

- Mondol, M.R., Kim, C.-W., Kang, C.-K., Park, S.R., Noseworthy, R.G., Choi, K.-S., 2016. Growth and reproduction of early grow-out hardened juvenile Pacific oysters, *Crassostrea gigas* in Gamakman Bay, off the south coast of Korea. *Aquaculture* 463, 224–233. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.05.047>
- Moraga, D., 1983. Polymorphisme enzymatique de trois populations de palourdes (*Ruditapes decussatus* L.) de Bretagne. *Bases Biologique de l'aquaculture* 139–150.
- Moraga, D., Mdelgi-Lasram, E., Romdhane, M.S., Abed, A.E., Boutet, I., Tanguy, A., Auffret, M., 2002. Genetic responses to metal contamination in two clams: *Ruditapes decussatus* and *Ruditapes philippinarum*. *Marine Environmental Research* 54, 521–525. [https://doi.org/10.1016/S0141-1136\(02\)00125-3](https://doi.org/10.1016/S0141-1136(02)00125-3)
- Morán, G.A., Martínez, J.J., Boretto, G.M., Gordillo, S., Boidi, F.J., 2018. Shell morphometric variation of *Ameghinomya antiqua* (Mollusca, Bivalvia) during the Late Quaternary reflects environmental changes in North Patagonia, Argentina. *Quaternary International* 490, 43–49. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.05.027>
- Mounir, A., Ewague, A., Znari, M., Elmghazli, H., 2019. Discrimination of the phenotypic sardine *Sardina pilchardus* stocks off the Moroccan Atlantic coast using a morphometric analysis. *African Journal of Marine Science* 41, 137–144. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2019.1597765>
- Myers R. H., 1986. Classical and modern regression with applications. Duxbury Press. Boston-Massachusetts: 300- 323
- Najih, M., Berday, N., Lamrini, A., Nachite, D., Zahri, Y., 2015. Situation de la pêche aux petits métiers après l'ouverture du nouveau chenal dans la lagune de Nador 12.
- Nei, M., 1987. Molecular evolutionary genetics. Columbia University Press, New York.
- Neubauer, T.A., Harzhauser, M., Mandic, O., 2013. Phenotypic evolution in a venerid bivalve species lineage from the late Middle Miocene Central Paratethys Sea: a multi-approach morphometric analysis: Phenotypic Evolution in *Polititapes tricuspis*. *Biological Journal of the Linnean Society* 110, 320–334. <https://doi.org/10.1111/bj.12120>
- Nielsen, E.E., Kenchington, E., 2001. A new approach to prioritizing marine fish and shellfish populations for conservation: Prioritization of marine populations. *Fish and Fisheries* 2, 328–343. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2960.2001.00055.x>
- Nonić, M., Šijačić-Nikolić, M., 2019. Genetic Diversity: Sources, Threats, and Conservation, in: Leal Filho, W., Azul, A.M., Brandli, L., Özuyar, P.G., Wall, T. (Eds.), *Life on Land*. Springer International Publishing, Cham, pp. 1–15. https://doi.org/10.1007/978-3-319-71065-5_53-1
- Norris, R.D., 2000. Pelagic species diversity, biogeography, and evolution. *pbio* 26, 236–258. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2000\)26\[236:PSDBAE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2000)26[236:PSDBAE]2.0.CO;2)
- Nouaili, R., 2013. Etude sur la faisabilité de certification MSC de la pêche de la palourde en Tunisie. Thèse. Université de Alicante.

- Orbi, A., Agoumi, A., Jannet, G.B., Tazi, S., 1991. Approche modélisatrice des fluctuations d'abondance des sardines sur la côte nord-atlantique marocaine 15.
- Orbi, A., Dafir, J., Berraho, A., Sarf, F., 1995. Étude pluridisciplinaire de la baie de Dakhla (Rapport interne). Institut Scientifique des Pêches Maritimes, Royaume du Maroc, 86, 26 p.
- Orbi A., Nemmaoui M., 1992. Fluctuation des vents et variabilité de l'upwelling le long de la Côte Atlantique Marocaine. INRH, Casablanca, Maroc, Rapport. Trav. Doc n° 75, 50p
- Ouagajjou, Y., Aloua, T.E., Moussaoui, M.E., Chattou, E.M.A., Aghzar, A., Saoud, Y., 2020. First insight into nutrition effect on spawning and larvae rearing of the clam *Ruditapes decussatus* L. from Dakhla Bay 13, 10.
- Pacoureau, N., Rigby, C.L., Kyne, P.M., Sherley, R.B., Winker, H., Carlson, J.K., Fordham, S.V., Barreto, R., Fernando, D., Francis, M.P., Jabado, R.W., Herman, K.B., Liu, K.-M., Marshall, A.D., Pollom, R.A., Romanov, E.V., Simpfendorfer, C.A., Yin, J.S., Kindsvater, H.K., Dulvy, N.K., 2021. Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature* 589, 567–571. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-03173-9>
- Paetkau, D., Slade, R., Burden, M., Estoup, A., 2004. Genetic assignment methods for the direct, real-time estimation of migration rate: a simulation-based exploration of accuracy and power. *Molecular Ecology* 13, 55–65. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2004.02008.x>
- Paillard, C., 2004. A short-review of brown ring disease, a vibriosis affecting clams, *Ruditapes philippinarum* and *Ruditapes decussatus*. *Aquat. Living Resour.* 17, 467–475. <https://doi.org/10.1051/alr:2004053>
- Palumbi, S.R., 1994. Genetic Divergence, Reproductive Isolation, and Marine Speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25, 547–572. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.25.110194.002555>
- Patarnello, T., Volckaert, F. a. M.J., Castilho, R., 2007. Pillars of Hercules: is the Atlantic–Mediterranean transition a phylogeographical break? *Molecular Ecology* 16, 4426–4444. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03477.x>
- Paul-pont, M.I., 2010. Sensibilité et adaptation de populations de bivalves marins soumis à des stress multiples : infestation parasitaire, contamination microbienne et pollution métallique. Thèse. Université Bordeaux I.
- Pelletier, F., Coltman, D.W., 2018. Will human influences on evolutionary dynamics in the wild pervade the Anthropocene? *BMC Biol* 16. <https://doi.org/10.1186/s12915-017-0476-1>
- Pereira, J.C., Chaves, R., Leitão, A., Matias, D., Guedes-Pinto, H., 2011. Genetic analysis of two Portuguese populations of *Ruditapes decussatus* by RAPD profiling. *Helgoland Marine Research* 65, 361–367. <https://doi.org/10.1007/s10152-010-0229-9>

- Phillipe, J., Patrick, B., Olivier, G., 1988. Variabilité génétique et morphométrique de cinq populations de la palourde *Ruditapes decussatus* (mollusque, bivalve). *Oceanologica Acta* 11, 7.
- Phillipe, P.M.M., 1982. Visite au Maroc sur le projet d'aménagement de la lagune de Nador. <http://www.fao.org/docrep/field/007/af015f/AF015F05.HTM>.
- Piry, S., Alapetite, A., Cornuet, J.-M., Paetkau, D., Baudouin, L., Estoup, A., 2004. GENECLASS2: A Software for Genetic Assignment and First-Generation Migrant Detection. *Journal of Heredity* 95, 536–539. <https://doi.org/10.1093/jhered/esh074>
- Primost, M.A., Bigatti, G., Márquez, F., 2015. Shell shape as indicator of pollution in marine gastropods affected by imposex. *Mar. Freshwater Res.* 67, 1948–1954. <https://doi.org/10.1071/MF15233>
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P., 2000. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics* 155, 945–959.
- Rahmani, A., 2019. Identification des facteurs de pathogénicité de la bactérie *Vibrio tapetis*, responsable de la maladie de l'anneau brun chez la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* et de mortalités chez les poissons marins. Thèse. Université de Bretagne occidentale - Brest.
- Rajaei, M., Poorbagher, H., Farahmand, H., Mortazavi, M.S., Eagderi, S., 2014. Interpopulation differences in shell forms of the pearl oyster, *Pinctada imbricata radiata* (Bivalvia: Pterioidea), in the northern Persian Gulf inferred from principal component analysis and elliptic Fourier analysis. *Turk J Zool* 38, 42–48.
- Ramilo, A., Pintado, J., Ruiz, P., Darriba, S., Villalba, A., Abollo, E., 2012. Perkinsus spp. in clams *Ruditapes decussatus*, *Ruditapes philippinarum*, *Venerupis senegalensis* and *Tapes rhomboides* in Galicia (NW Spain). First detection of *Perkinsus chesapeakei* in Spain by DGGE. Presented at the Journal of Shellfish Research, p. 336.
- Reynolds, J., Weir, B.S., Cockerham, C.C., 1983. Estimation of the coancestry coefficient: basis for a short-term genetic distance. *Genetics* 105, 767–779.
- Rharbi, N., Ramdani, M., Berraho, A., 2002. Amélioration de l'exploitation de la palourde dans la lagune de Moulay bouselham (Maroc). https://ir.library.oregonstate.edu/concern/conference_proceedings_or_journals/v118rf97q
- Rifai, N., Khattabi, A., Moukrim, S., Arahou, M., Rhazi, L., 2018. Évaluation de la dynamique de l'occupation du sol dans la zone humide RAMSAR de Tahaddart (Nord-Ouest du Maroc). *Revue d'écologie* 73 (2). <http://hdl.handle.net/2042/66101>
- Robert, R., Parra, R., 1991. Étude expérimentale de la prédation de la palourde japonaise, *Ruditapes philippinarum*, par la dorade royale, *Sparus aurata*, et le baliste, *Balistes capriciscus*. *Aquatic Living Resources* 4, 181–189. <https://doi.org/10.1051/alr:1991020>
- Robledo, D., Palaiokostas, C., Bargelloni, L., Martínez, P., Houston, R., 2018. Applications of genotyping by sequencing in aquaculture breeding and genetics. *Reviews in Aquaculture* 10, 670–682. <https://doi.org/10.1111/raq.12193>

- Rocha, T.L., Gomes, T., Sousa, V.S., Mestre, N.C., Bebianno, M.J., 2015. Ecotoxicological impact of engineered nanomaterials in bivalve molluscs: An overview. *Marine Environmental Research, Particles in the Oceans: Implication for a safe marine environment* 111, 74–88. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2015.06.013>
- Rocha-Olivares, A., Vetter, R.D., 2011. Effects of oceanographic circulation on the gene flow, genetic structure, and phylogeography of the rosethorn rockfish (*Sebastes helvomaculatus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. <https://doi.org/10.1139/f99-004>
- Rousset, F., 2008. genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8, 103–106. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
- Roy, C., 1991. Les upwellings : le cadre physique des pêcheries côtières ouest-africaines. *Pêcheries ouest-africaines, Éditions Orstom* 38–66.
- Rufino, M.M., Vasconcelos, P., Pereira, F., Fernández-Tajés, J., Darriba, S., Méndez, J., Gaspar, M.B., 2013. Geographical variation in shell shape of the pod razor shell *Ensis siliqua* (Bivalvia: Pharidae). *Helgol Mar Res* 67, 49–58. <https://doi.org/10.1007/s10152-012-0303-6>
- Ruiz, F., Abad, M., Olías, M., Galán, E., González, I., Aguilá, E., Hamoumi, N., Pulido, I., Cantano, M., 2006. The present environmental scenario of the Nador Lagoon (Morocco). *Environmental Research* 102, 215–229. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2006.03.001>
- Saitou, N., Nei, M., 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4, 406–425. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454>
- Sanna, D., Lai, T., Cossu, P., Scarpa, F., Dedola, G.L., Cristo, B., Francalacci, P., Curini-Galletti, M., Mura, L., Fois, N., Maltagliati, F., Casu, M., 2017. Cytochrome c oxidase subunit I variability in *Ruditapes decussatus* (Veneridae) from the western Mediterranean. *The European Zoological Journal* 84, 554–565. <https://doi.org/10.1080/24750263.2017.1395914>
- Scalici, M., Traversetti, L., Spani, F., Malafoglia, V., Colamartino, M., Persichini, T., Cappello, S., Mancini, G., Guerriero, G., Colasanti, M., 2017. Shell fluctuating asymmetry in the sea-dwelling benthic bivalve *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) as morphological markers to detect environmental chemical contamination. *Ecotoxicology* 26, 396–404. <https://doi.org/10.1007/s10646-017-1772-9>
- Shafee, M.S., 1999. Pêche des Bivalves sur la côte méditerranéenne Marocaine. Catalogue d'espèces exploitées et d'engins utilisés. Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II. http://webco.faocopemed.org/old_copemed/reports/mollusc/catalog_dft.pdf
- Shafee, M.S., Daoudi, M., 1991a. Gametogenesis and spawning in the carpet-shell clam, *Ruditapes decussatus* (L.) (Mollusca : Bivalvia), from the Atlantic coast of Morocco. *Aquaculture Research* 22, 203–216.
- Shafee, M.S., Daoudi, M., 1991b. Gametogenesis and spawning in the carpet-shell clam, *Ruditapes decussatus* (L.) (Mollusca: Bivalvia), from the Atlantic coast of Morocco. *Aquaculture Research* 22, 203–216. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1991.tb00510.x>

- Silliman, K., 2019. Population structure, genetic connectivity, and adaptation in the Olympia oyster (*Ostrea lurida*) along the west coast of North America. *Evolutionary Applications* 12, 923–939. <https://doi.org/10.1111/eva.12766>
- Sinclair, M., 1989. *Marine Populations: an Essay on Population Regulation and Speciation*. x, 252 p. University of Washington Press, 1988. (Washington Sea Grant Program.) Price 15.00 (paperback). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 69, 247–247. <https://doi.org/10.1017/S0025315400049353>
- Sinclair, M., Iles, T.D., 1989. Population regulation and speciation in the oceans. *ICES Journal of Marine Science* 45, 165–175. <https://doi.org/10.1093/icesjms/45.2.165>
- Smith, P.J., 1995. Diversité génétique des ressources halieutiques marines : impacts possibles de la pêche.
- Smits, M., Artigaud, S., Bernay, B., Pichereau, V., Bargelloni, L., Paillard, C., 2020. A proteomic study of resistance to Brown Ring disease in the Manila clam, *Ruditapes philippinarum*. *Fish & Shellfish Immunology* 99, 641–653. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2020.02.002>
- Sousa, R., Freire, R., Rufino, M., Méndez, J., Gaspar, M., Antunes, C., Guilhermino, L., 2007. Genetic and shell morphological variability of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in two Portuguese estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74, 166–174. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.04.011>
- SPSS Version 22 IBM Corp. Released 2013. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 22.0. Armonk, NY: IBM Corp., n.d.
- Stanley, S.M., 2015. Treatise Online no. 71: Part N, Revised, Volume 1, Chapter 5: Functional Shell Morphology of Noncementing Bivalvia. TREON. <https://doi.org/10.17161/to.v0i0.5054>
- Steffani, C., Branch, G., 2003. Growth rate, condition, and shell shape of *Mytilus galloprovincialis*: responses to wave exposure. *Marine Ecology Progress Series* 246, 197–209. <https://doi.org/10.3354/meps246197>
- Stephan, W., 2010. Genetic hitchhiking versus background selection: the controversy and its implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 1245–1253. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0278>
- Sukumaran, S., Gopalakrishnan, A., 2019. Applications of Molecular Markers in Fisheries and Aquaculture. Presented at the Advances in Marine Fisheries in India, Kochi, pp. 190–200.
- Swain, D.P., Foote, C.J., 1999. Stocks and chameleons: the use of phenotypic variation in stock identification. *Fisheries Research* 43, 113–128. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00069-7](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00069-7)
- Tahani, E.A., 2015. Barriers to gene flow in the Western Mediterranean basin: Study of the genetic differentiation in two marine molluscs, *Mytilus galloprovincialis* & *Stramonita haemastoma*. Thèse. Université Montpellier; Faculté des sciences de Bizerte (Tunisie).

- Talmage, S.C., Gobler, C.J., 2011. Effects of Elevated Temperature and Carbon Dioxide on the Growth and Survival of Larvae and Juveniles of Three Species of Northwest Atlantic Bivalves. *PLoS ONE* 6, e26941. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026941>
- Tamadouni, I., Arahou, M., Mouhajir, K., Mataam, A., 2017. Biodiversity of riparian beetles of Sidi Moussa-Oualidia, wetland of Atlantic Morocco. *Revue d'Ecologie, Société nationale de protection de la nature et d'acclimatation de France*.
- Tan, Y., Fang, L., Qiu, M., Huo, Z., Yan, X., 2020. Population genetics of the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) in East Asia. *Scientific Reports* 10, 21890. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-78923-w>
- Templeman, W., 1979. Migration and intermingling of stocks of Atlantic cod, *Gadus morhua*, of the Newfoundland and adjacent areas from tagging in 1962–66. *ICNAF Research Bulletin* 14, 5–50.
- Todd, P.A., Heery, E.C., Loke, L.H.L., Thurstan, R.H., Kotze, D.J., Swan, C., 2019. Towards an urban marine ecology: characterizing the drivers, patterns and processes of marine ecosystems in coastal cities. *Oikos* 128, 1215–1242. <https://doi.org/10.1111/oik.05946>
- Torquato, F., Range, P., Ben-Hamadou, R., Sigsgaard, E.E., Thomsen, P.F., Riera, R., Berumen, M.L., Burt, J.A., Feary, D.A., Marshall, A., D'Agostino, D., DiBattista, J.D., Møller, P.R., 2019. Consequences of marine barriers for genetic diversity of the coral-specialist yellowbar angelfish from the Northwestern Indian Ocean. *Ecology and Evolution* 9, 11215–11226. <https://doi.org/10.1002/ece3.5622>
- Touhami, F., Bazairi, H., Badaoui, B., Morabbi, A., Benhoussa, A., 2019. Structure and spatial organization of macrobenthic fauna of intertidal habitats frequented by wintering shorebirds at Merja Zerga lagoon (Moroccan Ramsar Site). *Cahiers de Biologie Marine* 60, 41–50.
- Trinkler, N., Guichard, N., Labonne, M., Plasseraud, L., Paillard, C., Marin, F., 2011. Variability of shell repair in the Manila clam *Ruditapes philippinarum* affected by the Brown Ring Disease: A microstructural and biochemical study. *Journal of Invertebrate Pathology* 106, 407–417. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2010.12.011>
- Turek, K.A., Hoellein, T.J., 2015. The invasive Asian clam (*Corbicula fluminea*) increases sediment denitrification and ammonium flux in 2 streams in the midwestern USA. *Freshwater Science* 34, 472–484. <https://doi.org/10.1086/680400>
- Ubertini, M., Lagarde, F., Mortreux, S., Le Gall, P., Chiantella, C., Fiandrino, A., Bernard, I., Pouvreau, S., Roque d'Orbcastel, E., 2017. Gametogenesis, spawning behavior and larval abundance of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the Thau lagoon: Evidence of an environment-dependent strategy. *Aquaculture* 473, 51–61. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.01.025>
- Turek, K.A., Hoellein, T.J., 2015. The invasive Asian clam (*Corbicula fluminea*) increases sediment denitrification and ammonium flux in 2 streams in the midwestern USA. *Freshwater Science* 34, 472–484. <https://doi.org/10.1086/680400>

- Ubertini, M., Lagarde, F., Mortreux, S., Le Gall, P., Chiantella, C., Fiandrino, A., Bernard, I., Pouvreau, S., Roque d'Orbcastel, E., 2017. Gametogenesis, spawning behavior and larval abundance of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the Thau lagoon: Evidence of an environment-dependent strategy. *Aquaculture* 473, 51–61. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.01.025>
- Uddin, M.J., Yang, H.-S., Park, K.-J., Kang, C.-K., Kang, H.-S., Choi, K.-S., 2012. Annual reproductive cycle and reproductive efforts of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Incheon Bay off the west coast of Korea using a histology-ELISA combined assay. *Aquaculture* 364–365, 25–32. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.07.006>
- Utter, F.M., 1991. Biochemical genetics and fishery management: an historical perspective. *Journal of Fish Biology* 39, 1–20. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb05063.x>
- Van Oosterhout, C., F. D. Hutchinson, W., Wills, D., Shipley, P., 2004. MICRO-CHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* 4, 535–538. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- Vasseur, E., Quintana-Murci, L., 2013. The impact of natural selection on health and disease: uses of the population genetics approach in humans. *Evolutionary Applications* 6, 596–607. <https://doi.org/10.1111/eva.12045>
- Vaughn, C.C., Hoellein, T.J., 2018. Bivalve Impacts in Freshwater and Marine Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49, 183–208. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062703>
- Vicente, M.C. de, Lopez, C., Fulton, T., International, B., 2004. Molecular marker learning modules: Vols 1 and 2. ISBN: 978-92-9043-627-0, <https://cgspace.cgiar.org/handle/10568/104359>
- Villalba, A., Casas, S.M., López, C., Carballal, M.J., 2005. Study of perkinsosis in the carpet shell clam *Tapes decussatus* in Galicia (NW Spain). II. Temporal pattern of disease dynamics and association with clam mortality. *Diseases of Aquatic Organisms* 65, 257–267. <https://doi.org/10.3354/dao065257>
- Villalba, A., Reece, K.S., Ordás, M.C., Casas, S.M., Figueras, A., 2004. Perkinsosis in molluscs: A review. *Aquatic Living Resources* 17, 411–432. <https://doi.org/10.1051/alr:2004050>
- Vivantes, D.R., Caill-Milly, N., de Casamajor, M.-N., Lissardy, M., Sanchez, F., Morandau, G., 2003. Évaluation du stock de palourdes du bassin d'Arcachon–Campagne 2003.
- von der Heyden, S., Beger, M., Toonen, R.J., van Herwerden, L., Juinio-Meñez, M.A., Ravago-Gotanco, R., Fauvelot, C., Bernardi, G., 2014. The application of genetics to marine management and conservation: examples from the Indo-Pacific. *Bulletin of Marine Science* 90, 123–158. <https://doi.org/10.5343/bms.2012.1079>
- Waki, T., Takahashi, M., Eki, T., Hiasa, M., Umeda, K., Karakawa, N., Yoshinaga, T., 2018. Impact of Perkinsus olseni infection on a wild population of Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Ariake Bay, Japan. *Journal of Invertebrate Pathology* 153, 134–144. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2018.03.001>

- Wang, I.J., Bradburd, G.S., 2014. Isolation by environment. *Molecular Ecology* 23, 5649–5662. <https://doi.org/10.1111/mec.12938>
- Wang, S., Liu, M., Wang, Jinman, Huang, J., Wang, Jun, 2020. Polystyrene nanoplastics cause growth inhibition, morphological damage and physiological disturbance in the marine microalga *Platymonas helgolandica*. *Marine Pollution Bulletin* 158, 111403. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111403>
- Waples, R.S., 1998. Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *J Hered* 89, 438–450. <https://doi.org/10.1093/jhered/89.5.438>
- Ward, J.H., 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *SIAM Review* 5, 236–244. <https://doi.org/10.1080/01621459.1963.10500845>
- Ward, R.D., Woodwark, M., Skibinski, D.O.F., 1994. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous fishes. *Journal of Fish Biology* 44, 213–232. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1994.tb01200.x>
- Watanabe, S., Katayama, S., 2010. Relationships Among Shell Shape, Shell Growth Rate, and Nutritional Condition in the Manila Clam (*Ruditapes philippinarum*) in Japan. *Journal of Shellfish Research* 29, 353–359. <https://doi.org/10.2983/035.029.0210>
- Weir, B.S., Cockerham, C.C., 1984. Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution* 38, 1358–1370. <https://doi.org/10.2307/2408641>
- West-Eberhard, M.J., 2008. Phenotypic Plasticity, in: Jørgensen, S.E., Fath, B.D. (Eds.), *Encyclopedia of Ecology*. Academic Press, Oxford, pp. 2701–2707. <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00837-5>
- West-Eberhard, M.J., 1989. Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, 249–278. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001341>
- Worm, B., Davis, B., Kettner, L., Ward-Paige, C.A., Chapman, D., Heithaus, M.R., Kessel, S.T., Gruber, S.H., 2013. Global catches, exploitation rates, and rebuilding options for sharks. *Marine Policy* 40, 194–204.
- Xue, B., Leibler, S., 2018. Benefits of phenotypic plasticity for population growth in varying environments. *PNAS* 115, 12745–12750.
- Zardoya, R., Castilho, R., Grande, C., Favre-Krey, L., Caetano, S., Marcato, S., Krey, G., Patarnello, T., 2004. Differential population structuring of two closely related fish species, the mackerel (*Scomber scombrus*) and the chub mackerel (*Scomber japonicus*), in the Mediterranean Sea. *Molecular Ecology* 13, 1785–1798. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02198.x>
- Zidane, H., Orbi, A., Mouradi, A., Zidane, F., Blais, J. -F., 2008. Structure hydrologique et édaphique d'un site ostréicole : Duna blanca (la baie de dakhla sud du Maroc). *Environmental Technology* 29, 1031–1042. <https://doi.org/10.1080/09593330802180328>

- Zouros, E., Foltz, D.W., 1984. Possible explanations of heterozygote deficiency in bivalve molluscs. *Malacologia* 25, 583–591.
- Zuykov, M., Pelletier, E., Harper, D.A.T., 2013. Bivalve mollusks in metal pollution studies: From bioaccumulation to biomonitoring. *Chemosphere* 93, 201–208. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2013.05.001>

Annexes

Annexe 1 :

TABLEAU 15 : Mesures de diversité génétique par locus pour chaque population de palourde européenne *Ruditapes decussatus* au Maroc. n : effectif, N : nombres d'allèles, Na : nombre moyens d'allèles, He : Hétérozygotie attendue, Ho : hétérozygotie observée, Fis : indice de fixation, Frq null : fréquence d'allèles nuls.

Locus / Paramètres		Populations						
		Duna Blanca (n=33)	Botalha (n=38)	Oualidia (n=38)	Sidi Moussa (n=39)	Moulay Bouselham (n=39)	Bouregreg (n=40)	Nador (n=40)
RdATC-223	N	3	4	6	5	5	5	4
	Na	2.844	3.426	5.259	4.358	4.077	4.318	4.022
	He	0.4263	0.2916	0.3026	0.3629	0.3557	0.4519	0.2822
	Ho	0.4375	0.2895	0.2895	0.3590	0.3077	0.4750	0.2750
	Fis	-0.0105	0.0205	0.0568	0.0239	0.1477	-0.0385	0.0381
	Frq Null	-0.0079	0.0016	0.0101	0.0029	0.0354	-0.0159	0.0056
RdATC-199	N	5	5	11	10	6	8	7
	Na	4.631	3.629	6.548	5.705	5.666	6.501	6.762
	He	0.2479	0.3972	0.8054	0.7639	0.7265	0.6910	0.7497
	Ho	0.2727	0.2632	0.7895	0.7105	0.7359	0.5897	0.7000
	Fis	-0.0847	0.3492*	0.0331*	0.0831*	0.1304*	0.1592	0.0789
	Frq Null	-0.0199	0.0959	0.005	0.0302	0.0495	0.0599	0.0284
RdATC-212b	N	8	6	7	7	7	7	7
	Na	6.606	7.467	5.608	6.334	6.591	6.501	6.569
	He	0.7576	0.7445	0.6988	0.6946	0.7515	0.7537	0.7813
	Ho	0.6667	0.7544	0.6579	0.7895	0.8718	0.7250	0.8250
	Fis	0.1351*	0.1646*	0.0718	-0.1235	-0.1474	0.0508	-0.0434
	Frq Null	0.0517	0.0647	0.0241	-0.056	-0.0687	0.0164	-0.0246
RdATC-215	N	12	14	11	13	13	12	15
	Na	11.927	13.312	10.674	12.437	12.376	11.497	13.521
	He	0.8763	0.8776	0.8785	0.8868	0.8748	0.8584	0.8903
	Ho	0.7143	0.7059	0.8421	0.8158	0.8205	0.7105	0.7750
	Fis	0.2024*	0.2100*	0.0547*	0.0933*	0.0749*	0.1852*	0.1419*
	Frq Null	0.0863	0.0915	0.0194	0.0376	0.0289	0.0796	0.061
RdATC-185	N	4	4	4	5	6	6	4
	Na	3.900	3.705	3.726	4.293	5.506	5.763	3.685
	Ho	0.4789	0.4006	0.4087	0.3596	0.3748	0.6269	0.4698
	He	0.3667	0.3947	0.4865	0.3077	0.2821	0.3750	0.4759
	Fis	0.2503*	0.0280	-0.1771	0.1571	0.2595*	0.4124*	0.4104*
	Frq Null	0.0759	0.0042	-0.0552	0.0382	0.0674	0.1548	0.1277
RdATC-125	N	9	8	7	8	7	8	8
	Na	8.636	7.814	6.527	6.983	6.285	7.041	7.206
	He	0.8269	0.6697	0.6783	0.6660	0.6634	0.6037	0.7319
	Ho	0.7879	0.6579	0.7105	0.6667	0.5385	0.6500	0.8000
	Fis	0.0625*	0.0309	-0.0342	0.0120	0.2008	-0.0640	-0.0805
	Frq Null	0.0214	0.0071	-0.0192	-0.0004	0.0751	-0.0288	-0.0393
RdATC-263	N	5	6	4	4	5	5	4
	Na	4.969	5.548	3.711	3.908	4.385	4.643	3.968
	He	0.7149	0.6794	0.5370	0.4875	0.5444	0.5659	0.6416
	Ho	0.6970	0.7632	0.4474	0.5897	0.6410	0.5000	0.5250
	Fis	0.0404	-0.1102	0.1799	-0.1973	-0.1649	0.1290	0.1939*
	Frq Null	0.0104	-0.0499	0.0583	-0.0687	-0.0626	0.0421	0.071
RdATC-022	N	4	5	7	6	6	6	6
	Na	3.817	4.340	6.340	5.600	5.692	5.563	5.664
	He	0.3567	0.2590	0.7171	0.7005	0.7436	0.6813	0.7124
	Ho	0.3636	0.2895	0.7632	0.5897	0.6923	0.4750	0.6410
	Fis	-0.0039	-0.1045	-0.0509	0.1708	0.0819*	0.3142*	0.1130
	Frq Null	-0.0051	-0.0242	-0.0268	0.0651	0.0294	0.1227	0.0417

RdATC-1.34	N	8	7	8	8	9	9	9
	Na	7.891	7.925	6.982	7.381	7.836	8.703	8.509
	He	0.8094	0.8371	0.8349	0.7870	0.7829	0.8577	0.8091
	Ho	0.6333	0.7838	0.7568	0.7436	0.5526	0.6842	0.5000
	Fis	0.2337*	0.0773*	0.1072*	0.0681	0.3062*	0.2150*	0.3928*
	Frq Null	0.0973	0.029	0.0426	0.0243	0.1292	0.0934	0.1708
RdATC-1.79	N	11	11	11	11	12	11	15
	Na	10	10.705	10.623	10.124	11.047	10.223	14.300
	He	0.8731	0.8603	0.8733	0.8639	0.8466	0.8592	0.9086
	Ho	0.7037	0.7778	0.7027	0.8421	0.7895	0.8611	0.8889
	Fis	0.2121	0.1099	0.2085*	0.0386	0.0807	0.0118	0.0357
	Frq Null	0.0904	0.0444	0.0911	0.0117	0.0309	-0.001	0.0103

Annexe 2 :

Protocole d'extraction ADN d'après Fernández-Tajes et Méndez (2007) (modifié) :

- **Matériels et solutions nécessaires à l'extraction :**
 - Tampon de lyse : (1 M Tris, 0.2 M EDTA, et SDS 1%)
 - Proteinase K (2 mg/mL)
 - Solution de précipitation : acétate d'ammonium 3 M pH 6.0
 - Isopropanol
 - Ethanol 100% froid (-20°C)
 - Eau distillée ultrapure
 - Tube Eppendorf

- **Préparation des solutions :**

Matériels nécessaires :

- Bouteille en verre
- Agitateur magnétique
- PH-mètre
- Barreau aimanté
- Balance
- Spatule
- Papier aluminium
- Bain marie

Produits nécessaires :

- Tris
- EDTA
- SDS
- Eau distillée
- NaOH
- HCl
- Acétate d'ammonium

▪ **Préparation Tampon de lyse** (1 M Tris, 0.2 M EDTA, et SDS 1%) :

- ⇒ Pesez 12,114 g de Tris et mettre dans une bouteille en verre (pour un volume de 100 ml de tampon de lyse)
- ⇒ Préparez un montage pour PH-métrie avec système d'agitation magnétique à barreau aimanté et agitateur chauffant
- ⇒ Ajouter eau distillée petit à petit et mettre à agiter jusqu'à dissolution complète du Tris
- ⇒ Ajouter g d'EDTA avec agitation et dosage du pH
- ⇒ Ajuster le pH acide en ajoutant NaOH jusqu'à pH = 8 pour dissolution complète de L'EDTA
- ⇒ Ajouter 2 tablettes de SDS à la solution avec un léger chauffage et agitation jusqu'à obtention d'une solution homogène transparente.

• **Préparation de la solution de précipitation** (acétate d'ammonium 3 M pH 6.8) :

- ⇒ Pour un volume de 10 ml, pesez 2,31 g d'acétate d'ammonium
- ⇒ Mettre dans une bouteille en verre et ajouter petit à petit de l'eau distillé en agitant
- ⇒ Ajuster le ph à 6.0 avec solution acide comme l'HCl.

• **Extraction ADN :**

- ⇒ Préparer 30 – 40 mg de tissu (manteau) dans des tubes 1,5 ml avec léger broyage
- ⇒ Ajouter 400 µl de tampon de lyse (1 M Tris, 0.2 M EDTA, et SDS 1%) et 10 µl de protéinase K (2 mg/ ml), vortexer bien les tubes et mettre à incuber à 60 °C pendant une nuit
- ⇒ Récupérer le lysat dans un nouveau tube stérile
- ⇒ Ajouter 150 µl de la solution de précipitation (acétate d'ammonium 3 M pH 6.8) pour chaque échantillon, vortexer les tubes et mettre à incuber dans la glace pendant 15 min
- ⇒ Centrifuger les tubes à 10000 g pendant 5 minutes, récupérer le surnageant et ajouter 600 µl d'isopropanol, mélanger les tubes par inversion et centrifuger à 17500 g pendant 5 minutes
- ⇒ Eliminer le surnageant et garder le culot (l'ADN se précipite au fond du tube -dépôt blanc-)
- ⇒ Pour éliminer le maximum de la solution de lyse, ajouter un volume de 400 µl d'éthanol 100 % froid et centrifuger

- ⇒ Eliminer le surnageant et laisser les tubes ouverts à l'air libre pour évaporation totale de l'éthanol.
- ⇒ Après évaporation totale de l'éthanol, mettre en suspension avec l'ajout de 200 μ l d'eau ultrapure stérile

Annexe 3 :

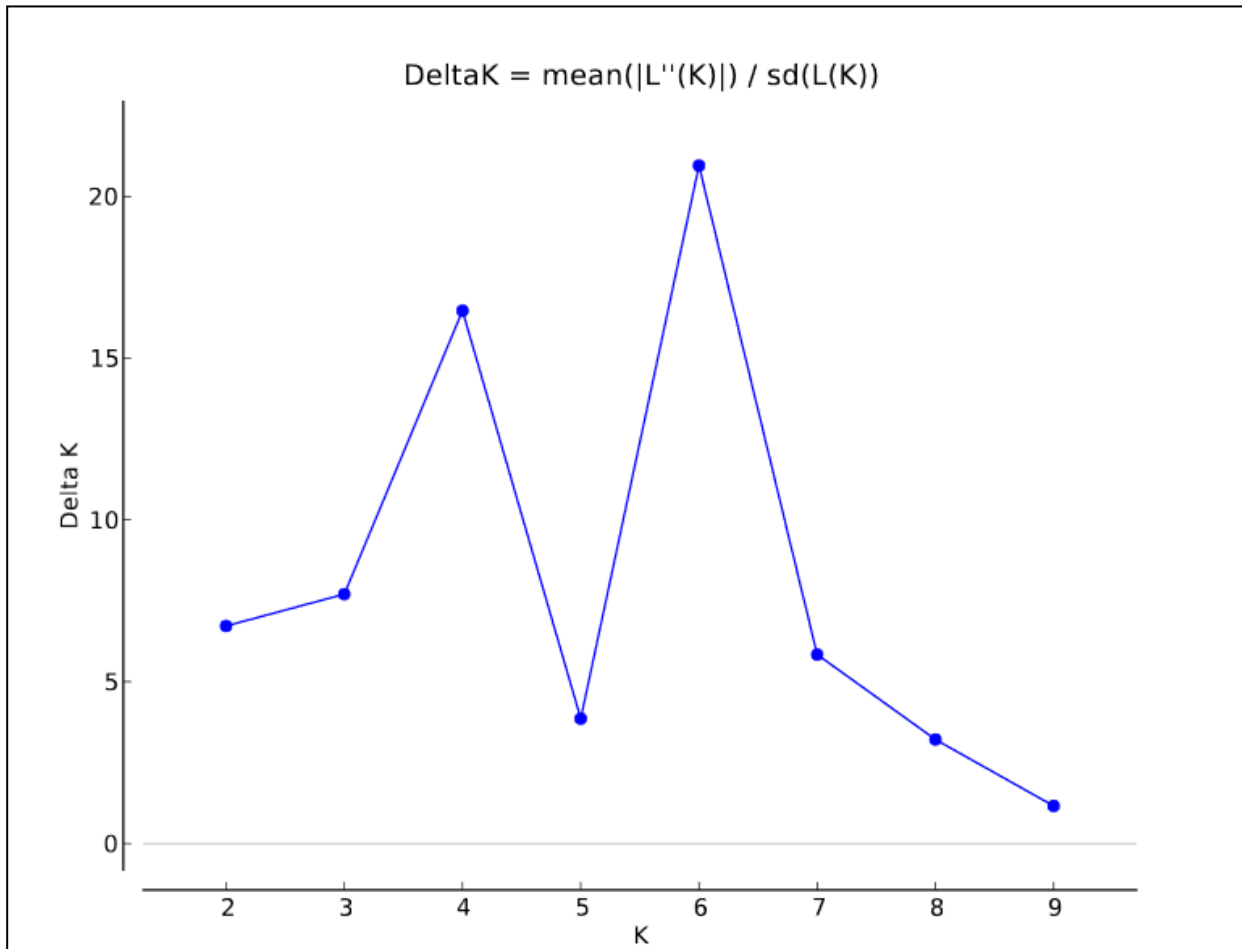


Figure 17 : Graphe de Delta K issu de l'analyse bayésienne de sept populations de *Ruditapes decussatus* au Maroc par le logiciel STRUCTURE.

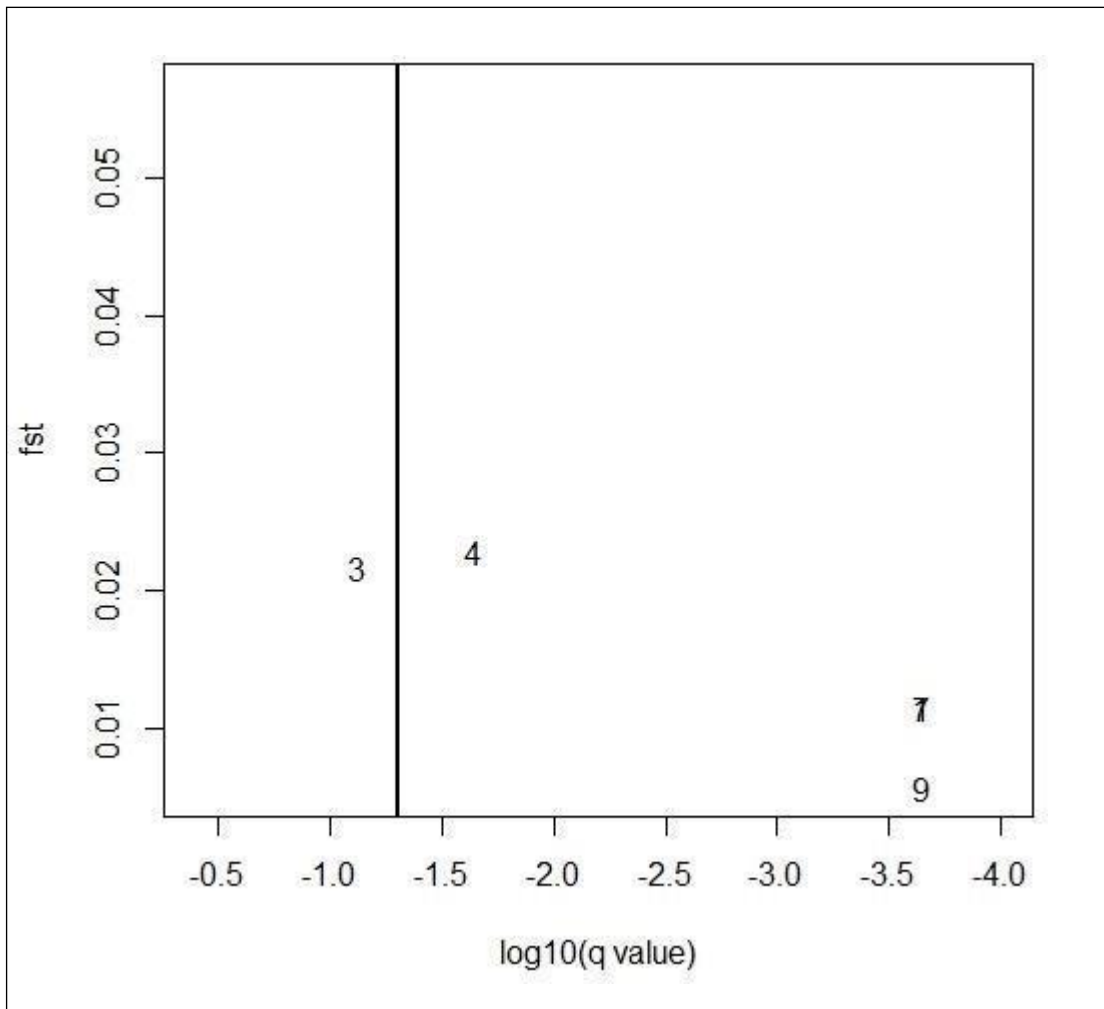


Figure 18 : Graphe présentant les loci sous sélection issu du programme Bayscan. Les numéros représentent les loci qui sont potentiellement affecté par la sélection négative.

Annexe 4 :

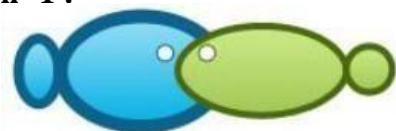
TABLEAU 16 : Logiciels utilisés dans l'analyse génétique et leur description.

Logiciel	Description
GeneMapper	Logiciel de génotypage qui permet de déterminer le génotype d'un échantillon étudié basé sur un système d'électrophorèse
MicroCheker	Logiciel qui détecte la présence d'allèles nuls et estime leur fréquence, il vérifie aussi les erreurs d'attribution de génotype due au bégaiement et à la perte d'allèle de grande taille.
GenePop	Programme qui estime plusieurs mesures basées sur la variable (Thêta de Weir et Cockerham) : RST de Goodman, richesse allélique, teste l'équilibre de Hardy-Weinberg, et d'autres paramètres encore.
Genetix	Logiciel qui permet d'estimer les statistiques de F, réaliser des tests de permutation pour l'équilibre de Hardy-Weinberg, des tests de Mantel.
PGDspider	Programme automatique puissant utilisé dans la conversion de données pour les programmes de génétique des populations. Il peut être utilisé pour une vaste gamme de données de type : microsatellite, SNP, RFLP, AFLP, etc.
Bayscan 2.1	Programme qui permet d'identifier les loci soumis à une sélection naturelle en utilisant la fréquence allélique en se basant sur le modèle multinomial de Dirichlet.
Arlequin	Logiciel qui effectue de nombreux types d'analyses pour de nombreux types de données moléculaires (RFLP, AFLP, minisatellites, séquences, microsatellites, allozymes). Il permet le calcul d'indices de diversité génétique standard, l'estimation de fréquences d'allèles et d'haplotypes, des tests de déviation de l'équilibre de liaison, de déviation de la neutralité sélective et de l'équilibre démographique, l'estimation de paramètres à partir d'expansions passées de populations, et des analyses approfondies de subdivisions de populations dans le cadre de l'AMOVA.

MEGA X	Logiciel qui permet l'analyse de l'évolution moléculaire à travers l'alignement des séquences, la construction d'arbre phylogénique, test de sélection, méthodes d'estimation de distances et beaucoup d'autres applications
FSTAT	Logiciel qui permet d'évaluer plusieurs mesures de diversité génétique en se basant sur la variance (Thêta de Weir et Cockerham), RST de Goodman, richesse allélique. Tests pour HWE et diverses autres paramètres
STRUCTURE	Logiciel utilisé pour prédire la structure génétique des populations étudiées basée sur la méthode bayésienne
FreeNA	Programme qui permet d'estimer la fréquence d'allèles nuls en suivant un algorithme spécifique d'expectation maximisation
Bottleneck	Programme qui permet la détection des réductions récentes de la taille effective des populations à partir des fréquences des données alléliques
GeneClass2	Programme d'assignation et d'exclusion utilisant des marqueurs moléculaires

Annexe 5 :

Publication n° 1 :



Morphometric analysis of European clam *Ruditapes decussatus* in Morocco

^{1,2}Zineb Amane, ¹Lina Tazi, ³Mohamed Idhalla, ²Malika Chlaida

¹ Department of Biology, Faculty of Sciences, Rabat, Morocco; ² Fish Population Genetics Laboratory, Department of Fisheries, National Institute of Fisheries Researches, Casablanca, Morocco; ³ Department of Aquaculture, National Institute of Fisheries Researches, Casablanca, Morocco. Corresponding author: M. Chlaida, ma_chlaida@hotmail.com

Abstract. A morphometric analysis was performed in the European clam *Ruditapes decussatus* from six localities on the Moroccan coast. 240 individuals (40 individuals per site) were collected from Nador (2°86'W 35°17'N), Sidi Moussa (8°74'W 32°98'N), Moulay Bouselham (6°27'W 34°85'N) and Oualidia (9°03'W 32°73'N) lagoon, Bouregreg (6°50'W 34°N) estuarine and Boutalha (15°48'W 23°50'N) (Dakhela bay). The comparison of variance of four morphometric index (elongation index (height/length), compactness index (width/length), convexity index (width/height) and weight linear ratio (weight/length) using Fisher test revealed a significant morphometric difference between the six populations of *R. decussatus* ($p < 0.05$). The principal component analysis and the hierarchical clustering revealed three population groups, suggesting that each group has a defined morphometric characteristic. The generalized additive models (GAMs) showed a significant influence of SST (sea surface temperature) and Chl-a (Chlorophyll a) on the four-morphometric index. The observed morphological variations are likely the consequences of the environmental and ecological conditions.

Key Words: shellfish, bivalve, morphometry, multivariate analysis, Moroccan coast.

Introduction. European clam *Ruditapes decussatus* is one of the most important bivalve in Morocco; it is widely distributed in Mediterranean and along the Atlantic coast from the North Sea to the coast of Senegal (Gharbi et al 2015). For their high filtration capacity, *R. decussatus* is considered as a potential bio indicator species for environmental pollution and contamination (Bebianno et al 2004; Ghazzi et al 2017; Esposito et al 2018). In addition to its ecological importance, *R. decussatus* plays a major socio-economic role in all regions where this species is among the principal target for commercial fisheries. This species constitutes a significant income for local communities in Morocco, especially for women, which are interested in their harvest. Furthermore, for their nutritional and organoleptic values, the European clam is on demand in the European market. For their economic potential, the species is overexploited in Morocco (Kamara et al 2008); intensive fishing pressure can reduce the density of the population and lead to destruction of natural stock.

To ensure suitable exploitation of the species, adequate management measures are required. Identification of morphological variations can be considered in stock discrimination, it can be a useful tool to help identify adequate management measures and strategies to ensure the conservation of species (Caill-Milly et al 2014).

Several authors (Green 1957; Lammens 1967; Innes & Bates 1999; Sousa et al 2007; Caill-Milly et al 2012) have attempted to investigate the morphological variation of bivalves; they recognized that various ecological factors are responsible of bivalve shell morphometry (Cassis et al 2011). This phenotypic plasticity allow bivalves to withstand against environmental condition, it is defined as the ability of a genotype to produce a response according to environmental conditions by more than one alternative form (West-Eberhard 1989; Swain & Foote 1999).



Genetic structuring in the grooved carpet shell clam *Ruditapes decussatus* along the Moroccan coasts revealed by microsatellites



Zineb Amane^{a,b}, Lina Tazi^a, Yassine Ouagajjou^c, Khalil Chahdi Ouazzani^a,
Ahmed Nabich^d, Malika Chlaida^{b,*}

^a Department of Biology, Faculty of Science, Mohammed V University, Rabat, Morocco

^b Department of fisheries Resources, National Institute of Fisheries Research Casablanca, Morocco

^c Department of Aquaculture, National Institute of Fisheries Research, Amsa site M'diq, Morocco

^d Laboratory of Veterinary Genetic Analysis, IAV Hassan II, Rabat, Morocco

ARTICLE INFO

Article history:

Received 11 December 2020

Received in revised form 14 May 2021

Accepted 10 June 2021

Available online 12 June 2021

Keywords:

Genetic diversity

Microsatellites

Population structure

Bivalve

Ruditapes decussatus

Morocco

ABSTRACT

The grooved carpet shell clam *Ruditapes decussatus* is an economically important bivalve species in Morocco. Assessment of genetic diversity and genetic structure is essential for sustainable exploitation and effective management of this bivalve. Ten microsatellite loci were examined at seven localities along the Moroccan coast to determine the genetic diversity and population structure of the natural population of *R. decussatus*. A total of 280 clams were analyzed. The highest value of heterozygosity and mean number of alleles were found in the Mediterranean population (H_e : 0.685 and N_a : 7.77), this can be considered in breeding and restocking programs. Five out of seven populations of *R. decussatus* showed signals of recent bottlenecks. Additionally, significant genetic differentiation among populations was detected ($F_{st} = 0.03125$, $p\text{-val} = 1.021e-26$). Bayesian analysis, neighbor-joining, and DAPC revealed the existence of two main groups spread on both sides of the 25th parallel. The AMOVA highlighted a genetic heterogeneity with the Southern and North group. These findings provide valuable information for efficient management and restocking based on aquaculture production for the *Ruditapes decussatus* inhabiting the Moroccan coasts.

© 2021 Elsevier B.V. All rights reserved.