



## Structure génétique et conservation des populations de grands dauphins en Europe



Août 2013

Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin  
Place des Justes – 50 130 Cherbourg-Octeville

Etude financée par :



## SOMMAIRE

|  |      |
|--|------|
| 1) Contexte  | p.4  |
| 2) Matériel & Méthodes   | p.5  |
| a) Echantillonnage   | p.5  |
| b) Génotypage des microsatellites et séquençage                            | p.8  |
| c) Analyses statistiques   | p.8  |
| 3) Résultats   | p.10 |
| a) Structure de population   | p.10 |
| b) Caractérisation des populations   | p.12 |
| 4) Discussion  | p.15 |
| a) Structure génétique du grand dauphin dans l'Atlantique Nord-Est         | p.15 |
| b) Les grands dauphins du golfe normand-breton dans un contexte plus large | p.17 |
| 5) Conclusion  | p.17 |
| 6) Valorisation scientifique de l'étude                                    | p.17 |
| 7) Remerciements   | p.18 |
| 8) Glossaire   | p.18 |
| 9) Bibliographie   | p.19 |

## Listes de figures

- Fig. 1. Localisation de la zone d'étude p.6
- Fig. 2. Localisation des échantillons utilisés dans l'étude dont les individus d'origine connue (« Known origin ») incluant biopsies et individus échoués précédemment photo-identifiés et individus échoués avec la position de l'échouage (« Stranding ») ou la position de mort la plus probable (« Area of death »). p.8
- Fig. 3. Nombre de populations le plus vraisemblable selon la DAPC (A) et Structure (B). (A) Les populations 1 et 2 de la DAPC correspondent respectivement aux Pélagiques Méditerranée et aux Pélagiques Atlantique et les populations 3 et 4 aux Côtiers Sud et Côtiers Nord respectivement. (B) Barplots issus de Structure séparant les individus pélagiques des individus côtiers puis séparant les pélagiques de Méditerranée (1) et ceux de l'Atlantique (2) et les Côtiers Sud (3) et Nord (4). Chaque barre représente un individu et la couleur la probabilité de faire partie de la population (cette dernière varie de 0 à 1). Le trait vertical noir sépare les populations. p.10
- Fig. 4. Cartes des populations identifiées par le programme TESS et des probabilités d'assignation des individus (représentés par des cercles blancs). Plus la probabilité est forte, plus la couleur tend vers le rouge. TESS identifie 4 populations : (a) Côtiers Sud, (b) Côtiers Nord, (c) Pélagiques Atlantique et (d) Pélagiques Méditerranée. p.11
- Fig. 5. Réseau d'haplotypes de la région de contrôle de l'ADN mitochondrial des grands dauphins dans l'Atlantique Nord-Est. Chaque cercle représente un haplotype dont la taille est proportionnelle au nombre d'individus qui le partagent. La couleur renseigne sur la proportion d'individus de chaque population partageant l'haplotype. Les carrés noirs représentent des haplotypes éteints ou non échantillonnés et les traits noirs des mutations intermédiaires (1 paire de base). p.12
- Fig. 6. Boxplot de la richesse allélique (A) et de l'hétérozygotie observée (B) pour chaque population. p.13

## Liste des tableaux

- Tableau 1. Echantillons reçus des populations de grands dauphins de l'Atlantique Nord-Est. Type : échantillons d'animaux biopsiés (B) et d'animaux échoués (E). p.7
- Table 2.  $F_{ST}$  par paire de populations pour les microsatellites (au-dessus de la diagonale) et  $\Phi_{ST}$  par paire de populations pour l'ADN mitochondrial\* (en-dessous de la diagonale). p.13
- Table 3. Diversités mitochondriales et nucléaires pour chaque population identifiée par TESS (N = nombre d'individus, Nb hapl. = nombre d'haplotypes, S = nombre de site polymorphes,  $h$  = diversité haplotypique,  $\pi$  = diversité nucléotidique,  $F_{IS}$  = coefficient de consanguinité,  $P = F_{IS}$  P-value,  $H_o$  = Hétérozygotie observée,  $H_e$  = Hétérozygotie attendue, NA = nombre moyen d'allèles, RA = richesse allélique moyenne, PA = nombre total d'allèles privés). p.14
- Table 4. Taux de migration moyens (et 95 % IC) estimés par BayesAss. Le taux de migration (m) constitue la proportion d'individus d'une population qui a immigré d'une population source par génération. Les valeurs de la diagonale représentent la proportion de non-immigrants dans une population. p.14

## 1) Contexte

Le grand dauphin figure en Annexe II de la Directive européenne 92/43/CEE « Habitats, faune et flore » (Mai 1992). Il est considéré comme une espèce d'intérêt communautaire nécessitant la création de Zones Spéciales de Conservation (ZPS). L'espèce est présente en zone côtière et en zone pélagique. De nombreuses populations côtières sont suivies par photo-identification grâce aux marques naturelles présentes sur l'aile des individus. Ces études indiquent que ces populations côtières sont de petite taille allant d'une dizaine à quelques centaines d'individus (Liret *et al.* 1995; Berrow *et al.* 2012 ; Cheney *et al.* 2012). Elles sont pour la plupart très sédentaires, cependant des groupes et des individus plus mobiles sont également retrouvés notamment autour de l'Irlande (O'Brien *et al.* 2009). Des milliers d'individus fréquentent la zone pélagique, en particulier la zone du talus (Hammond *et al.* 2013) ainsi que les archipels comme les Açores et Madère (Querouil *et al.* 2007). En mer Méditerranée, des populations sédentaires et des individus plus mobiles sont observés (Gnone *et al.* 2011). L'espèce est aussi retrouvée dans les eaux profondes du détroit de Gibraltar (de Stephanis *et al.* 2008).

L'étude de la structure génétique des populations animales est essentielle pour leur conservation afin de définir des unités de gestion. Il est également important d'estimer la connectivité entre ces unités, et donc leur isolement pour évaluer leur vulnérabilité. Même si le milieu marin ne présente pas de barrières physiques au déplacement des individus, les populations marines peuvent présenter une forte structure génétique, en particulier chez les mammifères marins notamment le grand dauphin (Natoli *et al.* 2005; Rosel *et al.* 2009).

En conséquence, le GECC (Groupe d'Etude des Cétacés du Cotentin) a débuté en 2011 un projet d'étude d'envergure pour mieux comprendre la structure génétique des grands dauphins du golfe normand-breton, et pour replacer cette population dans un contexte plus large en évaluant ses éventuels liens génétiques avec les populations voisines.

Notons que des études sur le sujet ont déjà été réalisées. Voici, brièvement exposé, l'état des connaissances sur la question.

Dans l'Atlantique Nord-Ouest, les grands dauphins côtiers et pélagiques sont fortement différenciés par la génétique, l'écologie et la morphologie (Hersh & Duffield 1990; Mead & Potter 1995; Hoelzel *et al.* 1998b). Dans l'Atlantique Nord-Est, les études de distribution mentionnées plus haut indiquent que certains individus fréquentent des habitats côtiers et d'autres des zones pélagiques. Cependant, les connaissances sur la structure de population du grand dauphin dans l'Atlantique Nord-Est sont très fragmentées. Une seule étude a été menée à large échelle et a mis en évidence une structure de population liée aux habitats et aux caractéristiques océanographiques de l'Ecosse à la mer Noire (Natoli *et al.* 2005). Toutefois, le groupe d'individus provenant de l'Atlantique Nord-Est n'est représenté que par 35 individus échantillonnés du sud de l'Angleterre jusqu'au golfe de Cadix, ce qui est très peu pour une zone aussi grande. De plus, aucun échantillon des côtes françaises ou

irlandaises n'a été intégré. D'autre part, des études, qui ont été menées à des échelles locales en Irlande et dans la péninsule ibérique, mettent en évidence l'existence de plusieurs populations et suggèrent une éventuelle distinction génétique entre les dauphins « côtiers » et « pélagiques » qui nécessiteraient de plus amples analyses. Malgré une importante distance géographique, aucune distinction génétique n'a pu être mise en évidence entre des individus échantillonnés dans l'archipel des Açores et ceux échantillonnés autour de Madère (Querouil *et al.* 2007).

La structure de population du grand dauphin est donc très morcelée dans l'Atlantique Nord-Est. Pour finir, une étude sur des spécimens fossiles d'une population éteinte dans un estuaire au sud de l'Angleterre a montré que cette population était isolée des populations voisines. L'estuaire n'a pas été recolonisé depuis la disparition de la population, ce qui soulève des inquiétudes quant à la viabilité des petites populations côtières (Nichols *et al.* 2007). Ces dernières pourraient être vulnérables face à des modifications de l'environnement notamment liées à l'augmentation des activités anthropiques. Cette vulnérabilité pourrait être accentuée si ces populations sont génétiquement isolées.

Ce travail d'étude génétique du grand dauphin à l'échelle européenne, dont nous présentons les résultats ici, a pour objectif d'évaluer la structure de l'espèce dans l'Atlantique Nord-Est. Il a été réalisé à partir d'un large échantillonnage et avec une forte précision (25 marqueurs microsatellites et une longue portion de la région contrôle de l'ADN mitochondrial). Le nombre de populations et l'appartenance des individus à ces dernières ont été déterminés. Les populations identifiées ont été caractérisées en termes de diversité génétique, différenciation et connectivité.

Ajoutons enfin que les termes marqués d'un astérisque sont définis dans un glossaire qui figure à la fin de ce rapport.

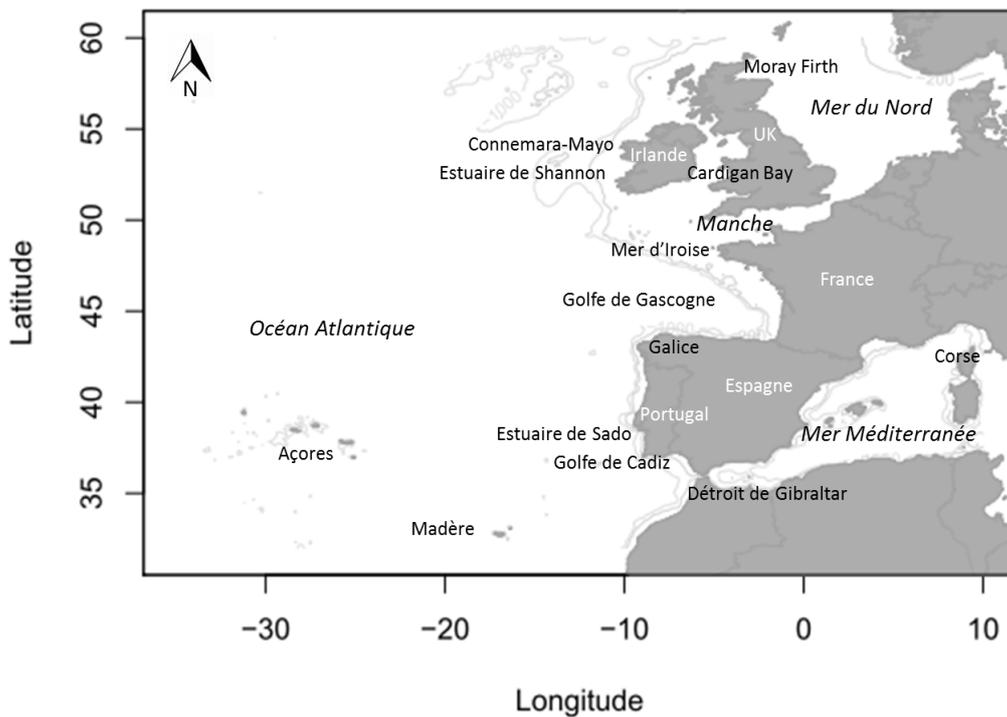
## 2) Matériel & Méthodes

### 2) a) Echantillonnage

Des échantillons ont été collectés dans les habitats principalement fréquentés par l'espèce en zones côtière et pélagique (Fig. 1 pour la localisation de l'étude). De nombreuses structures ont rendu ce travail possible en fournissant des échantillons (Tableau 1). A l'échelle de l'Europe, le GECC a collaboré avec, en Angleterre : l'Institut Zoologique de Londres et l'organisme Marine Environmental Monitoring, en Irlande : l'association Irish Whale and Dolphin Group, le Galway Mayo Institute of Technology et le Muséum d'Histoire Naturelle, en Espagne : l'association CIRCE (Conservation, Information et Recherche sur les Cétacés) et le CEMMA (Coordinadora para o Estudio dos Mamíferos Mariños), en Ecosse : l'Université d'Aberdeen et le SAC (Scottish Agriculture College) et aux Açores : l'Université

des Açores. En France, Océanopolis et l'observatoire Pelagis (anciennement Centre de Recherche sur les Mammifères Marins) nous ont fait parvenir des échantillons. Les biopsies collectées par le GECC dans le golfe normand-breton ont également été utilisées pour ce projet.

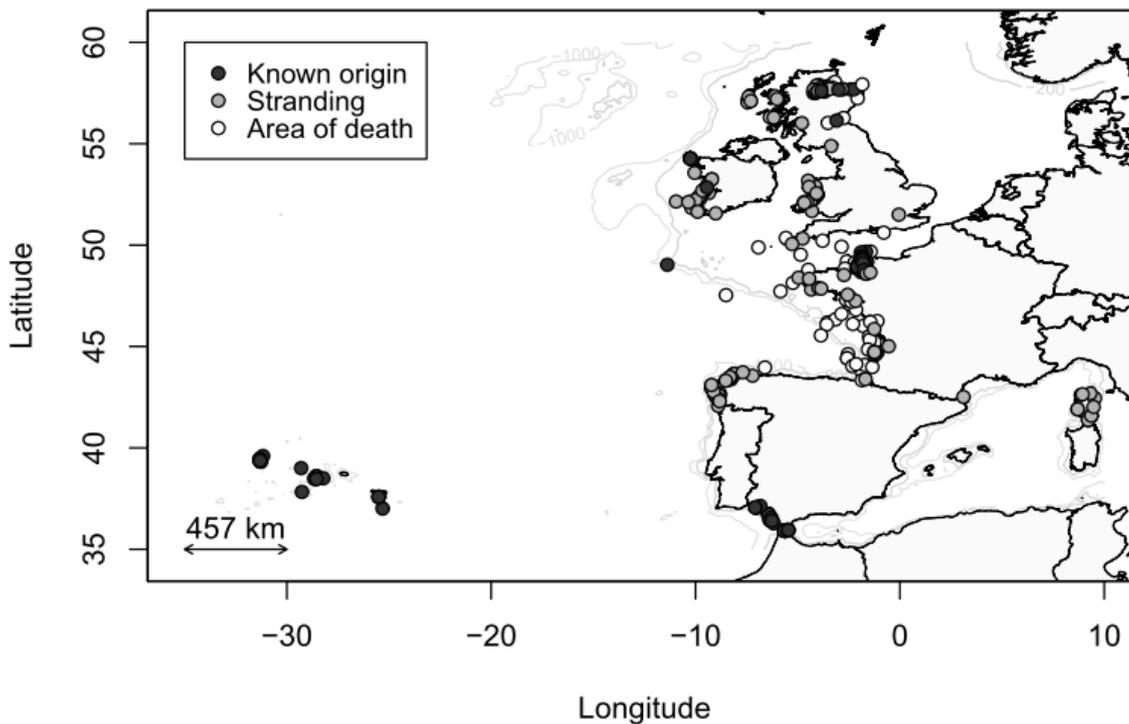
L'échantillonnage inclut des biopsies et des échantillons d'individus échoués (Tableau 1). Pour les individus échoués en Mer du Nord, Manche, et dans le golfe de Gascogne, nous avons estimé la zone de mort la plus probable grâce à un modèle de dérive qui tient compte des conditions océanographiques et de l'état de fraîcheur des carcasses (Peltier *et al.* 2012). L'échantillonnage total est représenté dans la Figure 2. L'ensemble des cartes a été réalisé avec le package marmap (Pante & Simon-Bouhet 2013) dans R 3.0.0. (Team 2013). Nous avons analysé 405 échantillons dont 381 ont été conservés pour les analyses (les doublons et les individus pour lesquels l'ADN n'était pas de bonne qualité ont été retirés). 355 individus ont été utilisés pour les analyses microsatellites et 369 individus ont été séquencés pour l'ADN mitochondrial. L'origine précise de 173 échantillons est connue (158 biopsies et 15 individus échoués précédemment photo-identifiés). 208 échantillons proviennent d'individus échoués, nous avons estimé la zone de mort la plus probable pour 65 d'entre eux.



**Fig. 1.** Localisation de la zone d'étude

**Tableau 1.** Echantillons reçus des populations de grands dauphins de l'Atlantique Nord-Est. Type : échantillons d'animaux biopsiés (B) et d'animaux échoués (E).

| Zones géographiques                              | Nb         | Type  | Collaborations   |
|--|------------|-------|--|
| France – Manche (dont golfe normand-breton)      | 124        | B + E | GECC + Pelagis + Océanopolis   |
| France – Atlantique                              | 54         | E     | Pelagis + Océanopolis  |
| France – Méditerranée                            | 20         | E     | Pelagis  |
| Angleterre                                       | 33         | E     | Zoological Society of London + Marine Environmental Monitoring                                   |
| Irlande  | 37         | B + E | Irish Whale and Dolphin Group + National Museum of Ireland + Galway-Mayo Institute of Technology |
| Détroit de Gibraltar et golfe de Cadiz – Espagne | 42         | B     | CIRCE - Conservation, Information et Recherche sur les Cétacés                                   |
| Ecosse   | 35         | E     | University of Aberdeen + SAC (Scottish Agriculture College) Inverness                            |
| Açores   | 20         | B     | University of the Azores   |
| Péninsule ibérique - Espagne                     | 40         | E     | CEMMA (Coordinadora para o Estudio dos Mamíferos Mariños)  |
| <b>Total</b>                                     | <b>405</b> |       |  |



**Fig. 2.** Localisation des échantillons utilisés dans l'étude dont les individus d'origine connue (« Known origin ») incluant biopsies et individus échoués précédemment photo-identifiés et individus échoués avec la position de l'échouage (« Stranding ») ou la position de mort la plus probable (« Area of death »).

## 2) b) Génotypage des microsatellites et séquençage

Le vocabulaire utilisé en génétique des populations est défini dans un glossaire, un renvoi est effectué par \* (partie 8). Les échantillons ont été génotypés\* pour 27 marqueurs microsatellites\*, dont 21 marqueurs provenant de la littérature (Valsecchi & Amos 1996; Hoelzel *et al.* 1998a; Rooney *et al.* 1999; Krutzen *et al.* 2001; Rosel *et al.* 2005; Nater *et al.* 2009) et 6 marqueurs qui ont été spécifiquement développés au cours de cette étude. Après vérification des hypothèses nécessaires à l'application des analyses de génétique des populations, 25 marqueurs microsatellites\* ont été conservés pour l'ensemble des analyses. De plus, les individus ont également été séquencés pour une portion de 682 pb de l'ADN mitochondrial\* avec les amorces D1p1.5 et D1p8G (Baker *et al.* 1998; Dalebout *et al.* 2005). Enfin, les individus ont également été sexés selon le protocole de Rosel (2003).

## 2) c) Analyses statistiques

Les hypothèses nécessaires à l'application des modèles de génétique des populations ont été vérifiées (respect de l'équilibre d'Hardy-Weinberg et absence de déséquilibre de

liaison). La structure de population a été évaluée à l'aide de 3 méthodes : une méthode multivariée, la DAPC (Discriminant Analyses of Principal Component, Jombart *et al.* 2010) et deux méthodes bayésiennes. La première méthode bayésienne, disponible dans le programme Structure, n'inclut que les données génétiques (Pritchard *et al.* 2000), tandis que la deuxième intègre l'origine géographique des individus en plus des données génétiques et peut être appliquée grâce au programme TESS (Durand *et al.* 2009). Ces 3 méthodes ont été employées afin de s'assurer qu'elles produisent des résultats similaires, ce qui indique que le signal génétique est fort et non biaisé par l'échantillonnage ou les modèles (Guillot *et al.* 2009). Ces méthodes présentent deux étapes. Dans un premier temps, le nombre de populations le plus vraisemblable est estimé. Ensuite, chaque individu est assigné, avec une certaine probabilité, à chacune des populations.

Pour la suite des analyses, les individus ont été assignés aux populations identifiées par le programme TESS étant donné que les résultats entre les 3 méthodes sont quasiment identiques. De plus, ce programme présente l'avantage d'intégrer l'information géographique.

Ensuite, un réseau d'haplotypes\* a été reconstruit à l'aide du programme Network (Bandelt *et al.* 1999). Ce réseau représente les relations phylogénétiques entre les haplotypes.

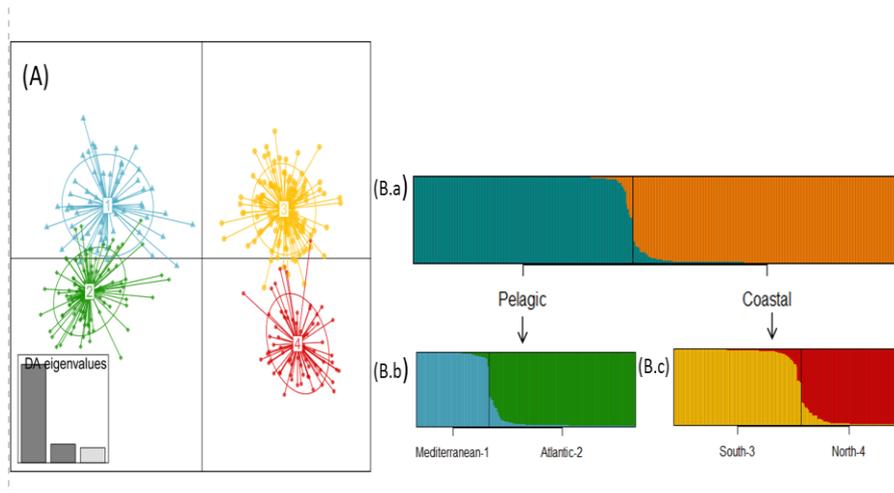
Pour chaque population identifiée par TESS, les niveaux de diversité génétique nucléaire pour les microsatellites\* (nombre d'allèles\*, richesse allélique\*, hétérozygotie\* observée et théorique) et l'ADN mitochondrial\* (diversité nucléotique\* et haplotypique, nombre d'haplotypes) ont été estimés dans les logiciels Arlequin et FSTAT (Michalakis & Excoffier 1996; Goudet *et al.* 2002).

L'existence de patrons de dispersion différents entre les mâles et les femelles a été testée avec le programme FSTAT (Goudet *et al.* 2002). Les taux de migration récents entre les différentes populations ont été estimés à l'aide du programme BayesAss avec les données microsatellites (Wilson & Rannala 2003).

### 3) Résultats

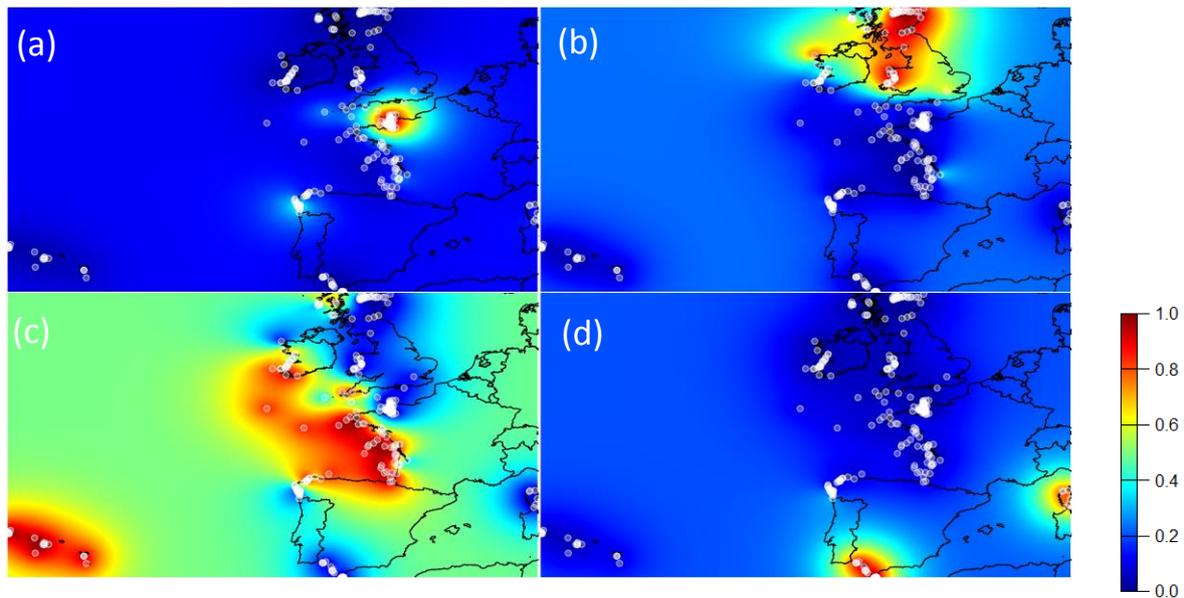
#### 3) a) Structure de population

Les trois méthodes indiquent que le nombre de populations le plus vraisemblable est de quatre (Fig. 3). La DAPC identifie directement 4 populations (Fig. 3.A). Structure identifie d'abord un premier niveau de différenciation séparant les individus échantillonnés en zone côtière et ceux échantillonnés en zone pélagique (Fig. 3.B.a). Après avoir mené l'analyse pour chacun de ces groupes, un deuxième niveau de différenciation est retrouvé entre les côtiers du Nord et du Sud et entre les pélagiques de l'Atlantique et de la Méditerranée (Fig. 3.B.b et 3.B.c).



**Fig. 3.** Nombre de populations le plus vraisemblable selon la DAPC (A) et Structure (B). (A) Les populations 1 et 2 de la DAPC correspondent respectivement aux Pélagiques Méditerranée et aux Pélagiques Atlantique et les populations 3 et 4 aux Côtiers Sud et Côtiers Nord respectivement. (B) Barplots issus de Structure séparant les individus pélagiques des individus côtiers puis séparant les pélagiques de Méditerranée (1) et ceux de l'Atlantique (2) et les Côtiers Sud (3) et Nord (4). Chaque barre représente un individu et la couleur la probabilité de faire partie de la population (cette dernière varie de 0 à 1). Le trait vertical noir sépare les populations.

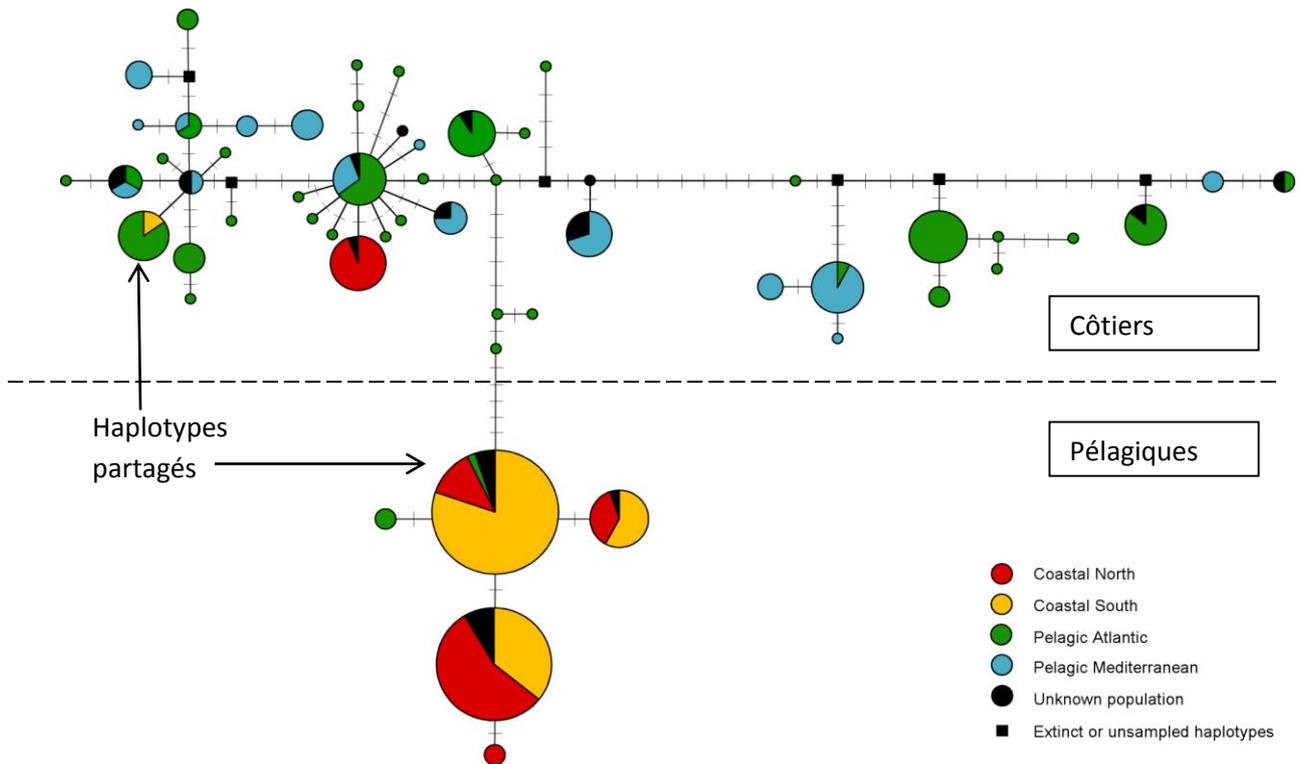
TESS estime le nombre de populations le plus vraisemblable à quatre (Fig. 4). Chaque individu est assigné à une population en considérant la probabilité d'appartenance la plus forte. Le nombre de populations estimé par les trois méthodes est le même, et 94 % des individus appartiennent aux mêmes populations pour les trois méthodes. Nous pouvons donc en conclure que le signal génétique est fort et non biaisé.



**Fig. 4.** Cartes des populations identifiées par le programme TESS et des probabilités d'assignation des individus (représentés par des cercles blancs). Plus la probabilité est forte, plus la couleur tend vers le rouge. TESS identifie 4 populations : (a) Côtiers Sud, (b) Côtiers Nord, (c) Pélagiques Atlantique et (d) Pélagiques Méditerranée.

La première population identifiée par TESS « Côtiers Sud » (Fig. 4.a) est composée d'individus sédentaires biopsiés dans le golfe normand-breton, d'individus échoués en Manche, de 3 individus sédentaires échoués dans le bassin d'Arcachon et de dauphins échoués en Galice. La deuxième population « Côtiers Nord » (Fig. 4b) est composée d'individus biopsiés ou échoués en Irlande et d'individus échoués en Angleterre et en Ecosse. Les individus de ces populations ont été biopsiés en zone côtière et les individus pour lesquels le modèle de dérive a pu être appliqué proviennent de zones proches de la côte. Par ailleurs, les individus biopsiés dans les eaux pélagiques de l'Atlantique Nord-Est (notamment autour de l'archipel des Açores) et échoués le long des côtes ouest de l'Europe forment une troisième population dite « Pélagiques Atlantique » (Fig. 4c). Les individus échoués dans le golfe de Gascogne proviennent, d'après le modèle de dérive, du plateau et du talus. La dernière population « Pélagiques Méditerranée » (Fig. 4d) est composée d'individus biopsiés dans le golfe de Cadix, le détroit de Gibraltar et d'individus échoués en Corse.

55 haplotypes (ADN mitochondrial\*) ont été identifiés dans le jeu de données total (dont 53 haplotypes pour lesquels les individus ont également été analysés pour les microsatellites\*). Le réseau d'haplotypes (Fig. 5) indique que les individus côtiers et les individus pélagiques forment deux lignées matriarcales distinctes séparées de 12 paires de base. Des haplotypes sont cependant partagés entre les côtiers et les pélagiques, la séparation des lignées n'est pas complète.



**Fig. 5.** Réseau d’haplotypes de la région de contrôle de l’ADN mitochondrial des grands dauphins dans l’Atlantique Nord-Est. Chaque cercle représente un haplotype dont la taille est proportionnelle au nombre d’individus qui le partagent. La couleur renseigne sur la proportion d’individus de chaque population partageant l’haplotype. Les carrés noirs représentent des haplotypes éteints ou non échantillonnés et les traits noirs des mutations intermédiaires (1 paire de base).

### 3) b) Caractérisation des populations

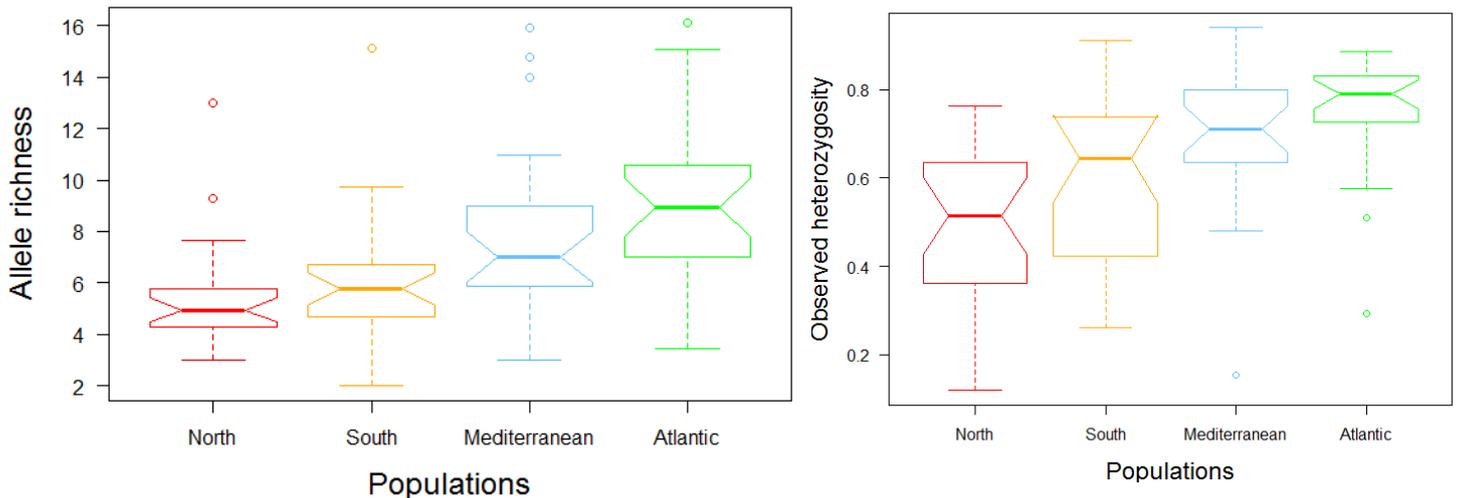
La différenciation génétique est plus forte lorsqu’une population pélagique et une population côtière sont comparées que lorsque les deux populations côtières ou les deux populations pélagiques sont comparées pour les microsatellites ( $F_{ST}$ ) et l’ADN mitochondrial ( $\Phi_{ST}$ ) (Table 2).

**Table 2.**  $F_{ST}$  par paire de populations pour les microsatellites (au-dessus de la diagonale) et  $\Phi_{ST}$  par paire de populations pour l'ADN mitochondrial\* (en-dessous de la diagonale).

\*\*  $P < 0.01$  après correction séquentielle de Bonferroni.

| Population                     | Côtiers Sud | Côtiers Nord | Pélagiques Atlantique | Pélagiques Méditerranée |
|--------------------------------|-------------|--------------|-----------------------|-------------------------|
| <b>Côtiers Sud</b>             | -           | 0.057**      | 0.133**               | 0.118**                 |
| <b>Côtiers Nord</b>            | 0.233**     | -            | 0.149**               | 0.157**                 |
| <b>Pélagiques Atlantique</b>   | 0.541**     | 0.349**      | -                     | 0.043**                 |
| <b>Pélagiques Méditerranée</b> | 0.671**     | 0.445**      | 0.056**               | -                       |

Les diversités génétiques nucléaires et mitochondriales sont plus fortes pour les populations pélagiques que pour les populations côtières (Table 3). La richesse allélique (RA) et l'hétérozygotie observée ( $H_o$ ) sont par exemple plus élevées pour les populations pélagiques que pour les populations côtières (Fig. 6A et B).



**Fig. 6.** Boxplot de la richesse allélique (A) et de l'hétérozygotie observée (B) pour chaque population.

**Table 3.** Diversités mitochondriales et nucléaires pour chaque population identifiée par TESS (N = nombre d'individus, Nb hapl. = nombre d'haplotypes, S = nombre de site polymorphes,  $h$  = diversité haplotypique,  $\pi$  = diversité nucléotidique,  $F_{IS}$  = coefficient de consanguinité,  $P = F_{IS}$   $P$ -value,  $Ho$  = Hétérozygotie observée,  $He$  = Hétérozygotie attendue, NA = nombre moyen d'allèles, RA = richesse allélique moyenne, PA = nombre total d'allèles privés).

| Population                         | Mitochondrial* |             |    |                  |                   | Microsatellites* |          |       |                  |                  |                  |                  |    |
|------------------------------------|----------------|-------------|----|------------------|-------------------|------------------|----------|-------|------------------|------------------|------------------|------------------|----|
|                                    | N              | Nb<br>hapl. | S  | $h$              | $\pi$             | N                | $F_{IS}$ | $P$   | $Ho$             | $He$             | NA               | RA               | PA |
| <b>Côtiers Sud</b>                 | 115            | 4           | 12 | 0.499<br>(0.044) | 0.001<br>(0.001)  | 119              | 0.0116   | 0.240 | 0.582<br>(0.180) | 0.596<br>(0.172) | 6.320<br>(2.795) | 5.759<br>(2.601) | 2  |
| <b>Côtiers Nord</b>                | 76             | 5           | 13 | 0.667<br>(0.042) | 0.006<br>(0.003)  | 77               | 0.062    | 0.002 | 0.486<br>(0.180) | 0.541<br>(0.191) | 5.760<br>(2.385) | 5.346<br>(2.176) | 2  |
| <b>Pelagiques<br/>Atlantique</b>   | 101            | 38          | 41 | 0.929<br>(0.013) | 0.014<br>(0.007)  | 107              | 0.008    | 0.236 | 0.734<br>(0.131) | 0.770<br>(0.131) | 9.840<br>(3.934) | 8.969<br>(3.351) | 48 |
| <b>Pelagiques<br/>Méditerranée</b> | 51             | 15          | 28 | 0.902<br>(0.022) | 0.0128<br>(0.007) | 52               | 0.018    | 0.154 | 0.700<br>(0.158) | 0.726<br>(0.140) | 7.840<br>(3.424) | 7.792<br>(3.397) | 8  |
| <b>Total *</b>                     | 369            | 55          | 46 | 0.884<br>(0.011) | 0.012<br>(0.006)  | 355              | 0.103    | 0.000 | 0.631<br>(0.139) | 0.715<br>(0.142) | 10.84<br>(5.202) | 8.677<br>(3.751) | -  |

\* 26 individus qui n'ont pas été génotypés pour les microsatellites (à cause de problèmes d'amplification) et donc n'ont pas été assignés à une population sont inclus dans les valeurs totales pour les diversités mitochondriales. 12 individus ont pu être analysés pour les microsatellites mais l'amplification de l'ADN mitochondrial n'a pas été possible.

Aucune différence de dispersion n'a été mise en évidence entre les mâles et les femelles.

Les taux de migration entre les populations sont très faibles, moins de 1% par génération (Table 4).

**Table 4.** Taux de migration moyens (et 95 % IC) estimés par BayesAss. Le taux de migration (m) constitue la proportion d'individus d'une population qui a immigré d'une population source par génération. Les valeurs de la diagonale représentent la proportion de non-immigrants dans une population.

| Vers<br>De                 | Côtiers Sud         | Côtiers Nord         | Pélagiques<br>Atlantique | Pélagiques<br>Méditerranée |
|----------------------------|---------------------|----------------------|--------------------------|----------------------------|
| Côtiers Sud                | 0.990 (0.979-1.000) | 0.004 (0.000-0.012)  | 0.003 (0.000-0.008)      | 0.003 (0.000-0.009)        |
| Côtiers Nord               | 0.008 (0.000-0.021) | 0.9837 (0.967-1.000) | 0.004 (0.000-0.012)      | 0.004 (0.000-0.012)        |
| Pélagiques<br>Atlantique   | 0.004 (0.000-0.010) | 0.003 (0.000-0.009)  | 0.983 (0.956-1.000)      | 0.011 (0.000-0.026)        |
| Pélagiques<br>Méditerranée | 0.010 (0.000-0.026) | 0.009 (0.000-0.024)  | 0.009 (0.000-0.024)      | 0.973 (0.947-0.999)        |

#### 4) Discussion

##### 4) a) Structure génétique du grand dauphin dans l'Atlantique Nord-Est

Ces résultats indiquent que la structure de population du grand dauphin dans l'Atlantique Nord-Est est hiérarchique. Une forte différenciation est d'abord mise en évidence entre les populations côtières et les populations pélagiques avec l'ADN nucléaire (microsatellites) et l'ADN mitochondrial. Ensuite, au sein des côtiers, la population Côtiers Nord est différenciée des Côtiers Sud et pour les pélagiques, la population de l'Atlantique est différenciée de celle de la Méditerranée. L'ensemble des méthodes utilisées, reposant sur différentes hypothèses et modèles produisent des résultats très cohérents, le signal génétique est donc fort et les résultats fiables.

Les diversités génétiques sont plus fortes pour les populations pélagiques que pour les populations côtières. Des résultats similaires concernant la diversité génétique ont été obtenus entre les populations pélagiques et côtières de l'Atlantique Nord-Ouest (Hoelzel *et*

*al.* 1998b; Natoli *et al.* 2004). Ces niveaux de diversité contrastés pourraient s'expliquer par des tailles de population beaucoup plus importantes en zone pélagique qu'en zone côtière. Cette différence de diversité génétique ainsi que la topologie du réseau d'haplotypes suggèrent que les populations côtières sont issues de la population pélagique et proviennent d'un seul effet fondateur\*. En effet, seuls quelques individus sont à l'origine de ce phénomène qui est généralement accompagné d'une perte de diversité génétique à cause du phénomène de dérive génétique (variation aléatoire des caractéristiques génétiques au cours du temps).

Les taux de migration entre les populations sont faibles, à la fois pour les mâles et pour les femelles. En l'absence de barrières physiques au mouvement des individus, la structure génétique observée pourrait être provoquée et maintenue par des différences d'écologie, notamment alimentaire, en particulier entre les populations pélagiques et les populations côtières. Des techniques de chasse très variées sont observées dans les populations de grands dauphins et peuvent parfois être spécifiques à un groupe d'individus (Gazda *et al.* 2005; Krutzen *et al.* 2005). Ces techniques peuvent être apprises de la mère au petit lors de la vie juvénile (Sargeant & Mann 2009) et être spécifiques aux habitats fréquentés (Torres & Read 2009; Tyne *et al.* 2012). L'apprentissage des techniques de chasse pourrait donc favoriser, à travers la familiarité avec l'habitat et les proies, la philopatrie (c'est-à-dire la tendance des individus à rester ou à revenir à l'endroit où ils sont nés) des mâles et des femelles. De plus, même si la structure sociale des grands dauphins est de type « fission fusion » où les associations sont en majorité de courte durée, des associations stables et durables sont retrouvées. Ces dernières peuvent être influencées par les liens de parenté et pourraient procurer des bénéfices indirects aux individus apparentés associés (Wiszniewski *et al.* 2010; Lewis *et al.* 2013). La cohésion sociale influence donc probablement aussi la faible dispersion des individus.

Les populations côtières sont de petite taille d'après les suivis par photo-identification (Berrow *et al.* 2012; Cheney *et al.* 2012) et sont relativement isolées d'après nos résultats. De plus, certains groupes côtiers n'ont pas été échantillonnés dans notre étude comme ceux de la mer d'Iroise (Bretagne, France) (Liret *et al.* 1995) ou de l'estuaire de Sado (Portugal) (Augusto *et al.* 2011). Par ailleurs, en Irlande, la population de l'estuaire de Shannon pour laquelle nous n'avons pas d'échantillons est génétiquement différenciée des autres groupes en Irlande (Mirimin *et al.* 2011). Nous pouvons donc nous attendre à davantage de structure en zone côtière. L'isolement de ces populations et leur faible diversité génétique pourraient les rendre vulnérables face à de fortes modifications de leurs environnements. Les activités anthropiques augmentent fortement en zone côtière et peuvent impacter les mammifères marins comme la phase de construction d'éoliennes (Carstensen *et al.* 2006) ou le dragage (Pirotta *et al.* in press). Il est donc particulièrement important de préserver l'habitat des populations côtières. Le grand dauphin figure en Annexe II de la Directive européenne 92/43/CEE « Habitats, faune et flore » (Mai 1992) où il est considéré comme une espèce nécessitant la création de Zones Spéciales de Conservation.

#### 4) b) Les grands dauphins du golfe normand-breton dans un contexte plus large

Les grands dauphins du golfe normand-breton (Manche, France) sont isolés des populations les plus proches en Angleterre et en Ecosse. Ils font partie de la même population que les individus du groupe du bassin d'Arcachon (aujourd'hui disparus) et d'individus échoués en Galice. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer cette structure. Tout d'abord, il pourrait y avoir des migrations d'individus entre la Manche et l'Espagne. Il pourrait également ne plus y avoir d'échanges mais la séparation d'éventuelles populations pourrait être trop récente pour être détectée avec la résolution des marqueurs utilisés. Pour finir, le nombre d'échantillons relativement faible en Galice et provenant uniquement d'individus échoués pourraient masquer des différences entre le golfe normand-breton et la Galice. Il serait donc nécessaire d'intégrer plus d'échantillons de Galice et des échantillons de groupes fréquentant des zones géographiques intermédiaires comme ceux de l'Iroise pour voir si les individus de la Manche et de Galice forment une seule population ou si davantage de structures peuvent être mise en évidence.

#### 5) Conclusion

Cette étude met pour la première fois en évidence, avec un fort échantillonnage à la fois en termes d'individus et de marqueurs génétiques, une séparation entre les populations côtières et les populations pélagiques de grands dauphins dans l'Atlantique Nord-Est. De plus, une structure plus fine est détectée à l'intérieur de ces deux groupes. Etant donné la petite taille, l'isolement et les faibles niveaux de diversité des populations côtières, il est essentiel de préserver l'habitat de l'espèce et de consolider les mesures de conservation existantes.

#### 6) Valorisation scientifique de l'étude

Ces résultats ont fait l'objet d'une présentation orale lors de la conférence de l'European Cetacean Society à Lisbonne en avril 2013 pour laquelle le prix de la meilleure présentation étudiante a été obtenu par Marie Louis (doctorante au GECC, LIENSs et CEBC) : Louis M., Guinet C., Lucas T., Viricel A., Peltier H., Alfonsi E., Berrow S., Brownlow A., Covelo P., Dabin W., Deaville R., Gally F., Gauffier P., Penrose R., Silva M. A. and Simon-Bouhet B. 2013. Population genetics of bottlenose dolphins in the North-East Atlantic: a pelagic versus coastal segregation.

Une présentation orale sur ces travaux a été également faite en octobre 2012 lors du Réseau National Echouages. Cette rencontre est l'occasion de présenter les analyses menées

sur les échantillons collectés par ce réseau et rassemble la plupart des structures travaillant sur les populations de mammifères marins des côtes françaises.

Un article sera soumis mi-septembre dans *Molecular Ecology* :  
Louis M., Guinet C., Viricel A., Lucas T., Peltier H., Alfonsi E., Berrow S., Brownlow A., Covelo P., Dabin W., Deaville R., Gally F., Gauffier P., Penrose R., Silva M. A. and Simon-Bouhet B.  
Habitat-driven population structure of bottlenose dolphins in the North-East Atlantic.  
Cet article fera l'objet d'un chapitre de la thèse de Marie Louis.

Les résultats génétiques des individus échoués sur les côtes françaises seront également réutilisés dans un article sur la ségrégation écologique et la morphométrie des grands dauphins côtiers et pélagiques.

## 7) Remerciements

Nous remercions la Fondation Total et l'Agence de l'Eau Seine Normandie pour le financement de ce projet ainsi que l'ensemble de nos financeurs nous aidant pour le suivi de la population de grands dauphins sans qui cette étude n'aurait pu être possible. Il s'agit : du Fonds de Dotation pour la Biodiversité, de l'Agence des Aires Marines Protégées, de la Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement, du Ministère de l'Environnement ainsi que de la société AREVA.

## 8) Glossaire

ADN mitochondrial : ADN haploïde, circulaire et présent en plusieurs copies dans les cellules. Il est transmis par la mère.

Allèle : une forme particulière d'un gène donné.

Diploïde : comporte deux exemplaires de chaque chromosome.

Diversité haplotypique : probabilité que deux haplotypes tirés d'une population soient semblables.

Diversité nucléotidique : nombre moyen de différences entre deux séquences choisies aléatoirement dans la population.

Effet fondateur : forte fluctuation des fréquences alléliques dans une nouvelle population créée par la migration d'un petit nombre d'individus à partir d'une population mère.

Génotype : ensemble des allèles (paternel et maternel) de tous les gènes d'un individu. Dans notre étude, il se réfère aux allèles des loci microsatellites. Le génotypage des microsatellites consiste à déterminer la taille des allèles pour chaque locus\*.

Haploïde: ne comporte qu'un seul exemplaire de chaque chromosome.

Haplotype : combinaison donnée de nucléotides\* le long d'une séquence.

Hétérozygote : un individu diploïde\* possédant deux copies différentes du même gène.

Locus: emplacement physique précis sur un chromosome.

Microsatellites : marqueurs nucléaires à hérédité biparentale et hypervariables, ce qui les rend très adaptés aux études de génétique des populations.

Nucléotide: constituant élémentaire des acides nucléiques (ADN ou ARN).

Richesse allélique : indicateur du nombre d'allèles qui s'affranchit du biais dû aux différences de taille entre les échantillons à comparer.

## 9) Bibliographie

- Augusto JF, Rachinas-Lopes P, dos Santos ME (2011) Social structure of the declining resident community of common bottlenose dolphins in the Sado Estuary, Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*.
- Baker CS, Florez-Gonzalez L, Abernethy B, et al. (1998) Mitochondrial DNA variation and maternal gene flow among humpback whales of the southern hemisphere. *Marine Mammal Science* **14**, 721-737.
- Bandelt HJ, Forster P, Rohl A (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* **16**, 37-48.
- Berrow S, O'Brien J, Groth L, Foley A, Voigh K (2012) Abundance estimate of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Lower River Shannon candidate Special Area of Conservation, Ireland. *Aquatic Mammals* **38**, 136-144.
- Carstensen J, Henriksen OD, Teilmann J (2006) Impacts of offshore wind farm construction on harbour porpoises: acoustic monitoring of echolocation activity using porpoise detectors (T-PODs). *Marine Ecology-Progress Series* **321**, 295-308.
- Cheney B, Culloch RM, Durban JW, et al. (2012) Integrating multiple data sources to assess the distribution and abundance of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in Scottish waters. *Mammal Review* **42**, 71-88.
- Dalebout ML, Robertson KM, Frantzis A, et al. (2005) Worldwide structure of mtDNA diversity among Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*): implications for threatened populations. *Molecular Ecology* **14**, 3353-3371.
- de Stephanis R, Cornulier T, Verborgh P, et al. (2008) Summer spatial distribution of cetaceans in the Strait of Gibraltar in relation to the oceanographic context. *Marine Ecology Progress Series* **353**, 275-288.
- Durand E, Jay F, Gaggiotti OE, Francois O (2009) Spatial inference of admixture proportions and secondary contact zones. *Molecular Biology and Evolution* **26**, 1963-1973.

- Gazda SK, Connor RC, Edgar RK, Cox F (2005) A division of labour with role specialization in group-hunting bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off Cedar Key, Florida. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **272**, 135-140.
- Gnone G, Bellingeri M, Dhermain F, *et al.* (2011) Distribution, abundance, and movements of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Pelagos Sanctuary MPA (north-west Mediterranean Sea). *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* **21**, 372-388.
- Goudet J, Perrin N, Waser P (2002) Tests for sex-biased dispersal using bi-parentally inherited genetic markers. *Molecular Ecology* **11**, 1103-1114.
- Guillot G, Leblois R, Coulon A, Frantz AC (2009) Statistical methods in spatial genetics. *Molecular Ecology* **18**, 4734-4756.
- Hammond PS, Macleod K, Berggren P, *et al.* (2013) Cetacean abundance and distribution in European Atlantic shelf waters to inform conservation and management. *Biological Conservation* **64**.
- Hersh SL, Duffield DA (1990) Distinction of Northwestern Atlantic offshore and coastal bottlenose dolphins based on hemoglobin profile and morphometry. In: *The Bottlenose Dolphin* (eds. Leatherwood S, Reeves RR), pp. 129-142. Academic Press, San Diego, California.
- Hoelzel AR, Dahlheim M, Stern SJ (1998a) Low genetic variation among killer whales (*Orcinus orca*) in the eastern North Pacific and genetic differentiation between foraging specialists. *Journal of Heredity* **89**, 121-128.
- Hoelzel AR, Potter CW, Best PB (1998b) Genetic differentiation between parapatric 'nearshore' and 'offshore' populations of the bottlenose dolphin. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **265**, 1177-1183.
- Jombart T, Devillard S, Balloux F (2010) Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *Bmc Genetics* **11**.
- Krutzen M, Mann J, Heithaus MR, *et al.* (2005) Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 8939-8943.
- Krutzen M, Valsecchi E, Connor RC, Sherwin WB (2001) Characterization of microsatellite loci in *Tursiops aduncus*. *Molecular Ecology Notes* **1**, 170-172.
- Lewis JS, Wartzok D, Heithaus M, Krutzen M (2013) Could relatedness help explain why individuals lead in bottlenose dolphin groups? *Plos One* **8**, 1-9.
- Liret C, Creton P, Ridoux V (1995) Seasonal variations in habitat use and activity budget by resident bottlenose dolphins at île de Sein, France. *European Research on Cetaceans* **9**, 146-149.
- Mead JC, Potter CW (1995) Recognizing two populations of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) of the Atlantic coast of North America - morphologic and ecologic considerations. *IBI Reports (International Marine Biological Research Institute, Kamogawa, Japan)* **5**, 31-44.
- Michalakis Y, Excoffier L (1996) A generic estimation of population subdivision using distances between alleles with special reference for microsatellite loci. *Genetics* **142**, 1061-1064.
- Mirimin L, Miller R, Dillane E, *et al.* (2011) Fine-scale population genetic structuring of bottlenose dolphins in Irish coastal waters. *Animal Conservation* **14**, 342-353.
- Nater A, Kopps AM, Krutzen M (2009) New polymorphic tetranucleotide microsatellites improve scoring accuracy in the bottlenose dolphin *Tursiops aduncus*. *Molecular Ecology Resources* **9**, 531-534.
- Natoli A, Birkun A, Aguilar A, Lopez A, Hoelzel AR (2005) Habitat structure and the dispersal of male and female bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **272**, 1217-1226.
- Natoli A, Peddemors VM, Hoelzel AR (2004) Population structure and speciation in the genus *Tursiops* based on microsatellite and mitochondrial DNA analyses. *Journal of Evolutionary Biology* **17**, 363-375.
- Nichols C, Herman J, Gaggiotti OE, *et al.* (2007) Genetic isolation of a now extinct population of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **274**, 1611-1616.

- O'Brien JM, Berrow SD, Ryan C, *et al.* (2009) A note on long-distance matches of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) around the Irish coast using photo-identification. *Journal of Cetacean Research and Management* **11**, 71-76.
- Pante E, Simon-Bouhet B (2013) marmap: Import, plot and analyze bathymetric and topographic data. R package version 0.5. <http://CRAN.R-project.org/package=marmap>.
- Peltier H, Dabin W, Daniel P, *et al.* (2012) The significance of stranding data as indicators of cetacean populations at sea: Modelling the drift of cetacean carcasses. *Ecological Indicators* **18**, 278–290.
- Pirotta E, Laesser EV, Hardaker A, *et al.* (in press) Dredging displaces bottlenose dolphins from an urbanised foraging patch. *Marine Pollution Bulletin*.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**, 945-959.
- Querouil S, Silva MA, Freitas L, *et al.* (2007) High gene flow in oceanic bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) of the North Atlantic. *Conservation Genetics* **8**, 1405-1419.
- Rooney AP, Merritt DB, Derr JN (1999) Microsatellite diversity in captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Journal of Heredity* **90**, 228-231.
- Rosel PE (2003) PCR-based sex determination in Odontocete cetaceans. *Conservation Genetics* **4**, 647-649.
- Rosel PE, Forgetta V, Dewar K (2005) Isolation and characterization of twelve polymorphic microsatellite markers in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Molecular Ecology Notes* **5**, 830-833.
- Rosel PE, Hansen L, Hohn AA (2009) Restricted dispersal in a continuously distributed marine species: common bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in coastal waters of the western North Atlantic. *Molecular Ecology* **18**, 5030-5045.
- Sargeant BL, Mann J (2009) Developmental evidence for foraging traditions in wild bottlenose dolphins. *Animal Behaviour* **78**, 715-721.
- Team RC (2013) R: A language and environment for statistical computing (ed. Computing RFFS), Vienna, Austria.
- Torres LG, Read AJ (2009) Where to catch a fish? The influence of foraging tactics on the ecology of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Florida Bay, Florida. *Marine Mammal Science* **25**, 797-815.
- Tyne JA, Loneragan NR, Kopps AM, *et al.* (2012) Ecological characteristics contribute to sponge distribution and tool use in bottlenose dolphins *Tursiops* sp. *Marine Ecology-Progress Series* **444**, 143-153.
- Valsecchi E, Amos W (1996) Microsatellite markers for the study of cetacean populations. *Molecular Ecology* **5**, 151-156.
- Wilson GA, Rannala B (2003) Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* **163**, 1177-1191.
- Wiszniewski J, Lusseau D, Moller LM (2010) Female bisexual kinship ties maintain social cohesion in a dolphin network. *Animal Behaviour* **80**, 895-904.