

Projet CEPHASTOCHE

Connectivité, histoires de vie et écologie des céphalopodes :
cas de la seiche commune *Sepia officinalis* dans le Golfe de Gascogne

- Rapport final - 2024

Portage et réalisation scientifique



Financement



Collaborations



CEPHASTOCHE

Connectivité, histoires de vie et écologie des céphalopodes : cas de la seiche commune *Sepia officinalis* dans le Golfe de Gascogne

Portage* et réalisation scientifique

Élodie RÉVEILLAC¹, Thomas LACOUÉ-LABARTHE², Amélia VIRICEL³, Tamas MALKOCS³, Mickaël HEUDIER², Morgan PERENNOU³

Partenaires financiers

Yoann WEILLER⁴, Kévin LELEU⁵

Collaborateurs de sites

Émilie ROCHE⁶, Éric BLANC⁶, David LAMOUREUX⁷, Céline D'HARDIVILLÉ⁸, Guillaume ORTEGA⁹, Catherine SIONIAC¹⁰, Pascal BOUILLAUD¹⁰, Yves HERSZFELD¹¹, Laure LAMOUR¹², Gaëlle RENARD¹³

Source des données de pêche professionnelle

DPMA – Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture

Création graphique du logo du projet

©Thierry GUYOT¹

Affiliations

¹ La Rochelle Université – UMR 7266 LIENSs Littoral, Environnement et Sociétés

² CNRS – UMR 7266 LIENSs Littoral, Environnement et Sociétés

³ Université Bretagne Occidentale – UMR 6539 LEMAR Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin

⁴ OFB Parc Naturel Marin de l'Estuaire de Gironde et des Mers des Pertuis

⁵ OFB Parc Naturel Marin du Bassin d'Arcachon

⁶ CDPMEM 17 - Comité Départemental des Pêches Maritimes et des Élevages Marins de Charente-Maritime

⁷ CDPMEM 33 - Comité Départemental des Pêches Maritimes et des Élevages Marins de Gironde

⁸ CDPMEM 56 - Comité Départemental des Pêches Maritimes et des Élevages Marins du Morbihan

⁹ CAPENA – Centre pour l'Aquaculture, la Pêche et l'Environnement de Nouvelle-Aquitaine

¹⁰ Port de Chef de Baie La Rochelle

¹¹ Port d'Arcachon

¹² Organisation de Producteurs Pêcheurs d'Aquitaine

¹³ Organisation de Producteurs FROM SUD OUEST

Citation du document : Réveillac E, Lacoue-Labarthe T, Viricel A, Malkocs T, Heudier M, Perennou M, Leleu K, Weiller Y (2024) Projet CEPHASTOCHE : Connectivité, histoires de vie et écologie des céphalopodes : cas du stock de seiche commune *Sepia officinalis* dans le Golfe de Gascogne. La Rochelle Université/OFB PNMEGMP, 65p.

PRÉAMBULE

ENJEUX DU PROJET

Le projet permet de poursuivre spécifiquement les finalités 10 « maintenir des nourriceries et des frayères fonctionnelles » et 15 « préserver les ressources halieutiques locales » du plan de gestion du Parc Naturel Marin de l'Estuaire de la Gironde et de la Mer des Pertuis. Le Projet consiste en la réalisation de travaux de recherche fondamentale et de recherche appliquée (en lien avec la définition de l'article L. 2512-5 du Code de la commande publique) car il vise à améliorer les connaissances sur les traits de vie de la seiche (*Sepia officinalis*) dans le Golfe de Gascogne.

CONTEXTE PARTENARIAL

Ce projet s'inscrit dans programme de recherche collaboratif entre scientifiques, acteurs du territoire et professionnels du secteur de la pêche qui vise à améliorer les connaissances sur l'écologie de la seiche commune dans le Golfe de Gascogne. Il a été financé par l'OFB au travers des Parcs naturels marins de l'Estuaire de Gironde et des Mers des Pertuis et du Bassin d'Arcachon et supervisé et mis en œuvre scientifiquement par l'UMR 7266 LIENSs CNRS-La Rochelle Université en collaboration avec l'UMR LEMAR UBO-CNRS-IRD-IFREMER de Brest et les acteurs de la filière de pêche professionnelle CDPMEM, Organisations de producteurs, Ports de pêche, CAPENA.

L'OFB est un établissement public de l'État à caractère administratif, créé par la loi n° 2019-773 du 24 juillet 2019 placé sous la double tutelle des ministères de l'environnement et de l'agriculture qui a été créé pour protéger et restaurer la biodiversité. L'OFB exerce des missions de connaissance et d'expertise sur l'ensemble des composantes de la nature. Il contribue à l'exercice des polices administrative et judiciaire relatives à l'eau aux espaces naturels, à la flore et la faune sauvage, à la chasse et à la pêche. Il accompagne et apporte son appui aux acteurs publics pour la conception, la mise en œuvre et l'évaluation de leurs politiques et les acteurs socio-économiques pour l'exercice de leurs activités en faveur de la biodiversité. Il gère et restaure également les espaces protégés, aires marines et espaces protégés terrestres.

L'OFB gère en direct les parcs naturels marins et s'appuie sur des instances de gouvernance locales auxquelles elle apporte des moyens humains et techniques ainsi que son expertise. Le parc naturel marin de l'estuaire de la Gironde et de la mer des Pertuis (PNM EGMP) et le parc naturel marin du Bassin d'Arcachon (PNM BA), gérés par l'OFB, sont des territoires dans lesquels s'est déroulé le Projet.

L'unité mixte interdisciplinaire de Recherche LIENSs UMR 7266 CNRS-La Rochelle Université intègre les expertises de plusieurs domaines scientifiques disciplinaires (biologie, écologie, écophysiologie, écotoxicologie, sciences de la Terre, géophysique, géographie, histoire, chimie et biotechnologie. La plus-value de l'interdisciplinarité lui permet d'aborder les grandes problématiques du développement durable sur son territoire de recherche privilégié : la zone littorale d'interface continent-océan. Son activité est nationalement et

internationalement reconnue par la communauté scientifique et les acteurs du territoire avec lesquels le LIENSs a tissé un réseau d'échanges et de partenariat soutenu par des financements locaux, nationaux et internationaux.

COLLABORATION scientifique

Université de Bretagne Occidentale, UMR 6539 LEMAR Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin

COLLABORATIONS de SITES

CDPMEM 17 - Comité Départemental des Pêches Maritimes et des Élevages Marins de Charente-Maritime

CDPMEM 33 - Comité Départemental des Pêches Maritimes et des Élevages Marins de Gironde

CDPMEM 56 - Comité Départemental des Pêches Maritimes et des Élevages Marins du Morbihan

Port de Chef de Baie La Rochelle

Port d'Arcachon

CAPENA – Centre pour l'Aquaculture, la Pêche et l'Environnement de Nouvelle-Aquitaine

Organisation de Producteurs Pêcheurs d'Aquitaine

Organisation de Producteurs FROM SUD OUEST

REMERCIEMENTS

Au-delà des collaborateurs institutionnels, nous remercions sincèrement les nombreux pêcheurs professionnels, personnels techniques et logistiques des criées, les stagiaires des structures professionnelles et Christelle Joset-Aves (ETHOS Caen), Antoine Minet (La Rochelle Université) et Rui Rosa et Vanessa Madeira Lopes (MARE, Portugal) pour leur participation à la collecte des seiches et des données.

TABLE DES MATIÈRES

1. Introduction générale	7
Objectifs du projet	10
2. Structuration génétique de la population de seiche commune sur l'arc Atlantique Manche-Ibérie	11
2.1. Introduction	11
2.2. Méthodologie	11
Échantillonnage	11
Analyses génomiques	12
Analyses statistiques	13
2.3. Résultats et Discussion	13
3. Caractéristiques des captures réalisées par la pêche professionnelle française dans le Golfe de Gascogne sur la période 2010-2022	17
3.1. Introduction	17
3.2. Méthodologie	17
3.3. Résultats et Discussion	18
Évolution temporelle des captures de seiches sur la période 2010-2022	18
Spatialisation de l'exploitation et de la ressource	21
Spatialisation de la pêche dans le Golfe de Gascogne	21
Spatialisation de la seiche commune dans le Golfe de Gascogne au cours de l'année	22
Phénologie des captures au cours de l'année	26
4. Caractéristiques des géniteurs et phénologies des stratégies de reproduction dans les Pertuis Charentais et le Bassin d'Arcachon	31
4.1. Introduction	31
4.2. Méthodologie	32
Suivis biométriques en criée	32
Analyses biométriques approfondies en laboratoire	33
Analyses statistiques	35
4.3. Résultats et Discussion	35
Rapports de croissance en taille et en poids	35
Détection des stratégies de reproduction et analyses comparées entre les sites	37
Sexe-ratio et son évolution au cours de la saison de pêche côtière	39
Fécondité des femelles	41
5. Conclusion générale et perspectives	45
6. Références bibliographiques	48
7. ANNEXES	53

GLOSSAIRE

Biométrie : mesures effectuées sur un organisme pour le caractériser (e.g. longueur, masse)

Bras hectocotyle : signe distinctif des mâles de céphalopodes, c'est un bras modifié en son extrémité pour des fonctions de reproduction.

Catégorie commerciale : catégorie de masse des individus de seiche commune débarqués en criée. $T1 \geq 500 \text{ g} \geq T2 \geq 350 \text{ g} \geq T31 \geq 100 \text{ g} > T32$ (ou T4 sur Arcachon).

CPUE : Capture Par Unité d'Effort ($\text{kg} \cdot \text{bateau}^{-1} \cdot \text{jour}^{-1}$)

CIEM (ICES en anglais) : Conseil International pour l'Exploration de la Mer.

GIB : group-1 breeders, reproducteurs « précoces » du groupe 1. Se reproduisent à l'âge d'environ 1 an (9 à 12 mois) après avoir effectué un seul hiver en mer (Gauvrit et al. 1997).

GIIB : group-2 breeders, reproducteurs « tardifs » du groupe 2. Se reproduisent à plus d'1 an (18 à 22 mois) après avoir passé deux hivers en mer (Gauvrit et al. 1997).

GG : Golfe de Gascogne

Phénologie : étude de la périodicité des phases du cycle de vie des organismes.

Population panmictique : groupe d'individus où chacun a une probabilité égale de se reproduire avec n'importe quel autre congénère de sexe opposé.

Sémelpare : organisme qui meurt après une unique reproduction terminale.

Stratégie de reproduction : comportements et traits physiologiques adoptés par l'espèce pour la reproduction. Une espèce peut présenter une variété de stratégies en fonction de leur environnement, de leurs caractéristiques biologiques et écologiques et de la phénologie de leur cycle de vie.

1. Introduction générale

Exploiter durablement les ressources est un défi majeur de notre temps (Gascuel, 2023). Il est néanmoins contraint par le manque de connaissances et la synergie des pressions anthropiques et des changements globaux qui s'opèrent rapidement à de multiples échelles spatiales (Garza-Ocañas, 2023). Les lacunes de connaissances sont particulièrement critiques lorsque l'on considère des espèces marines à reproduction unique (sémelpare) et à cycle de vie court pour lesquelles des fluctuations d'abondances impactent le potentiel de résilience et la durabilité d'exploitation (Royer et al., 2006 ; Pierce et al., 2008 ; Robin et al., 2014). C'est le cas d'un des céphalopodes les plus exploités en Europe, la seiche commune *Sepia officinalis*, pour laquelle les données scientifiques sont limitantes et qui est de ce fait non évaluée sur son aire de répartition centrale, le Golfe de Gascogne (Alemany et al., 2017 ; ICES, 2024).

La seiche commune est une espèce à durée de vie courte (1 à 2 ans), à reproduction sémelpare (unique et terminale) et à croissance rapide (Guerra, 2006 ; Jereb et al., 2015). Elle effectue des migrations saisonnières entre la côte et le large pour accomplir son cycle de vie (Boucaud-Camou et Boismery, 1991). Sa distribution géographique s'étend dans l'Atlantique Nord-Est du sud de la Norvège jusqu'aux côtes mauritaniennes (Reid et al., 2005). Sur l'étendue de son aire de distribution (Fig. 1), le gradient de température sur l'axe nord-sud régule les traits clefs de son histoire de vie comme le taux de croissance et l'âge à maturité et ainsi la durée de son cycle de vie (Dunn, 1999 ; Royer et al., 2006).

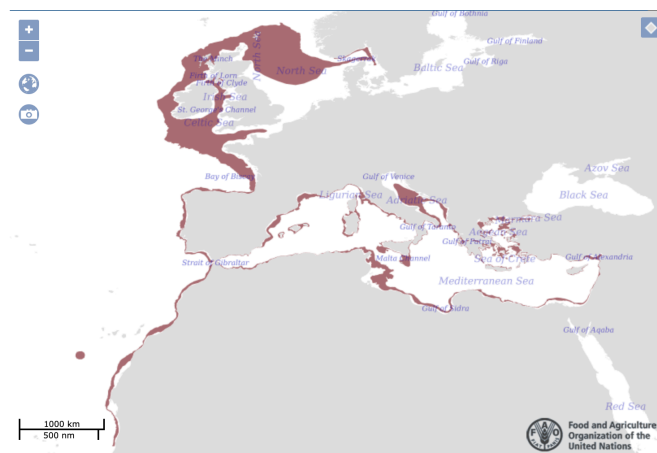


Figure 1. Distribution de *Sepia officinalis* (FAO, 2018)

Dans les régions les plus méridionales, le cycle de vie est achevé en 1 année (Mangold, 1966 ; Guerra et Castro, 1988). Les œufs se développent au printemps dans les eaux côtières peu profondes et donnent naissance à des juvéniles qui émergent au cours du printemps et de l'été suivant sur les nourriceries côtières (Fig. 2). A l'automne, les juvéniles migrent au large sur les sites d'hivernage plus profonds et y entament leur maturation sexuelle. Celle-ci est complétée lors de la migration côtière du printemps suivant, suivie de la reproduction et de la mort des géniteurs (Boucaud-Camou et Boismery, 1991). Dans les régions les plus

septentrionales, dans la Manche Est notamment, ce cycle de vie s'étale majoritairement sur 2 ans (Le Goff et Daguzan, 1991), ponctué par deux hivernages au large (Boucaud-Camou et Boismery, 1991 ; Dunn, 1999 ; Wang et al. 2003). Aux latitudes intermédiaires, dans le Golfe de Gascogne (GG), les deux durées de cycle de vie ont été observées, faisant de cette zone une aire mixte accueillant à la fois des reproducteurs « précoces » (Group-1 Breeders, ci-après dénommés GIB qui se reproduisent et meurent à $< \sim 18$ mois) et d'autres plus « tardifs » (Group-2 Breeders, ci-après dénommés GIIB qui se reproduisent et meurent $> \sim 18$ mois) (Gi Jeon, 1982 ; Le Goff et Daguzan, 1991 ; Gauvrit et al., 1997 ; Le Goff et al., 1998).

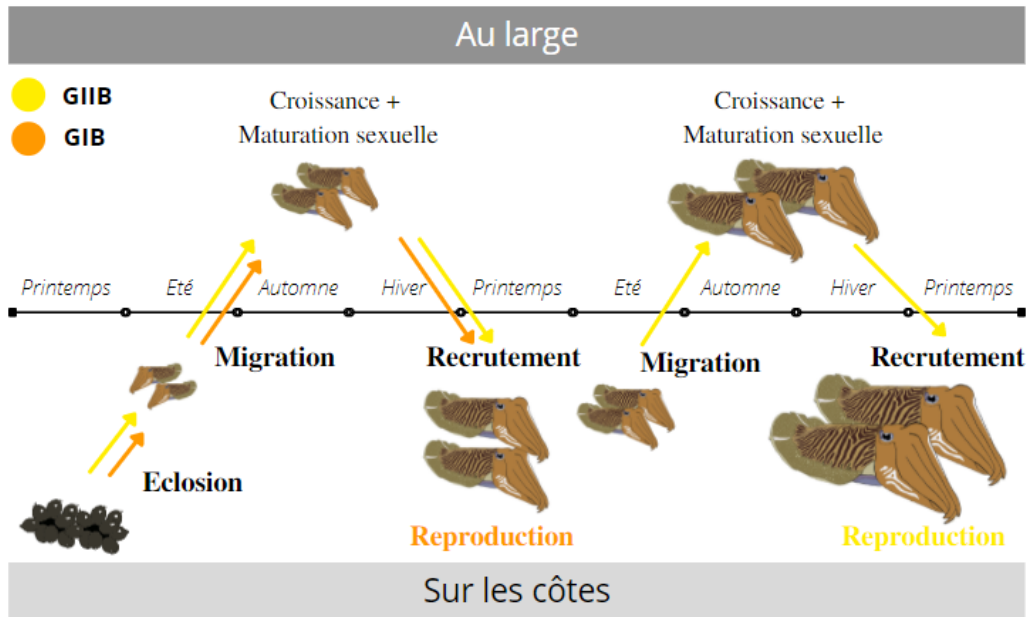


Figure 2 : Schéma des cycles biologiques de la seiche commune *Sepia officinalis*, en environ un an pour les reproducteurs précoces (10 à 14 mois, groupe reproducteur I, GIB) et en environ deux ans pour les reproducteurs tardifs (18 à 22 mois, groupe reproducteur II, GIIB). Adapté de Gauvrit et al. (1997).

Comparé au cycle de vie bisannuel, un cycle annuel induit un renouvellement intégral de la population chaque année. Malgré une meilleure croissance et un taux de mortalité supposément inférieur jusqu'à la reproduction, celle-ci est théoriquement assurée par des individus plus petits et donc moins féconds (Boletzky, 1983 ; Le Goff et Daguzan, 1991 ; Laptikhovsky et al., 2003). Ce compromis physiologique augmente ainsi le risque pesant sur le renouvellement de la population qui ne tient qu'à une génération (Pecl et Jackson, 2008, Frisk et al., 2014). De ce fait, la balance entre les deux durées de cycle de vie qui co-existent dans le GG régit de manière cruciale la dynamique de la population (Boyle et Boletzky, 1996) et son potentiel de résilience, de même que la connectivité entre les sites côtiers qui abritent ces reproducteurs et leurs stratégies.

Au niveau mondial, la production de céphalopodes a connu un essor significatif au cours du dernier siècle passant de 0,5 Mt dans les années 1950 à 3,7 Mt en 2017 (FAO, 2019). En Atlantique Nord-Est, la seiche commune est une ressource très importante comptant en moyenne pour 37% des captures de céphalopodes sur la période 2019-2021 (ICES, 2022 ; Barrett et al., 2022).



Figure 3. Zones de pêche CIEM de l'Atlantique Nord-Est. ©Ethic Ocean

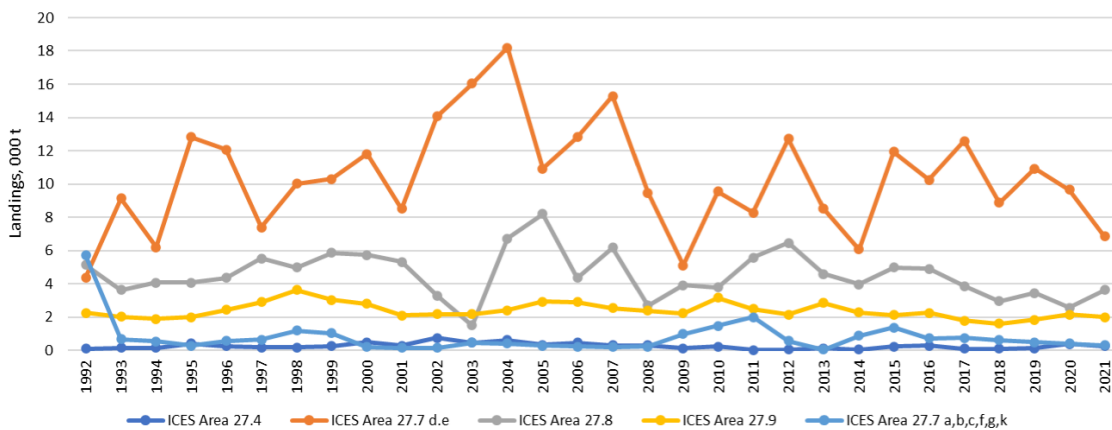


Figure 4. Tonnages (en milliers de t) de seiche commune *Sepia officinalis* débarqués dans l'Atlantique Nord-Est par zone CIEM entre 1992 et 2021 (27.8 : Golfe de Gascogne) (ICES, 2022)

Si la Mer Manche est la principale zone d'exploitation de cette espèce en Atlantique Nord-Est (57% des tonnages), le GG (Zone ICES 27.8, Fig. 3) se place en second (Fig. 4) avec une exploitation presque exclusivement (>95%) réalisée par la flottille française (ICES, 2024). Ce sont ainsi 30 à 45% des tonnages nationaux qui y sont prélevés chaque année (FranceAgriMer, 2022). Paradoxalement, la population et le(s) stock(s) de ce céphalopode n'y sont que très peu étudiés (ICES, 2022). De ce fait, les connaissances sur ses traits d'histoire de vie (croissance, fécondité, âge à la reproduction), sa phénologie (saisonnalité du cycle) ainsi que sa structuration à l'échelle du GG et avec les aires adjacentes (Péninsule ibérique atlantique, Manche) sont encore lacunaires. Dans un contexte où les débarquements de seiche en Atlantique Nord-Est

et dans le GG montrent une tendance générale au déclin sur la dernière décennie (ICES, 2024), ces connaissances sont pourtant essentielles en vue d'analyser et de comprendre la dynamique de la population.

Objectifs du projet

Ce projet visait donc à améliorer les connaissances sur l'espèce et la ressource seiche commune *Sepia officinalis* dans le Golfe de Gascogne (Fig. 5) au travers de 3 actions. (1) Décrire la structure génétique de la seiche commune dans le GG et interroger son isolement génétique avec les aires de distribution adjacentes (Mer Manche et Péninsule ibérique atlantique). (2) Explorer la structure et la phénologie de la part de la population exploitée dans le GG et l'évolution de ces variables au cours de la dernière décennie. (3) Caractériser les traits et les stratégies de vie des géniteurs exploités sur deux zones côtières d'importance majeure pour la reproduction dans le GG que sont les Pertuis Charentais et le Bassin d'Arcachon, et les comparer avec des études antérieures en Bretagne sud.

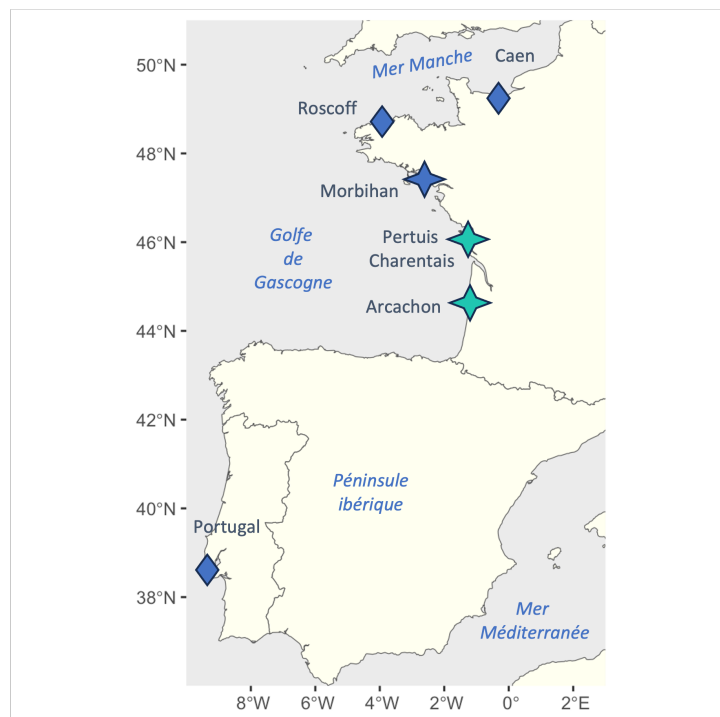


Figure 5. Sites échantillonnés dans le cadre du projet : Structuration génétique (tous) ; Caractéristiques des captures (étoiles) ; Caractéristiques des géniteurs à la côte (étoiles vertes).

2. Structuration génétique de la population de seiche commune sur l'arc Atlantique Manche-Ibérie

2.1. Introduction

La variabilité génétique adossée à la structure des populations est cruciale pour la gestion des stocks, car elle influence la résilience des populations face aux pressions de la pêche et aux changements environnementaux (Gandra et al., 2021). Une bonne connaissance de cette structure permet de mieux circonscrire les études des dynamiques de populations et d'éclairer les orientations d'exploitation et de conservation (Palsbøll et al., 2007 ; Allendorf et al., 2010).

Plusieurs études visant à comprendre la structure génétique de la seiche commune ont été menées en Atlantique Nord-Est sur les dernières décennies. Ces recherches révèlent une variabilité génétique entre différentes populations et régions, notamment entre la Méditerranée et l'Atlantique, suggérant une fragmentation géographique et des différences régionales dans les flux de gènes (Pérez-Losada et al., 2002, 2007 ; Wolfram et al. 2006 ; Drabkova et al., 2019).

2.2. Méthodologie

Échantillonnage

115 individus ont été échantillonnés en 2021 et 2022 sur 7 localités (Fig. 6) pour l'analyse génomique. En plus des quatre sites étudiés du Golfe de Gascogne (i.e. Morbihan, Pertuis, Arcachon intra- et extra-Bassin), trois sites hébergeant deux populations supposément différentes ou reconnues comme tel ont été ciblés (i.e. Manche - Roscoff et Caen, et Portugal, respectivement). Les individus ont été collectés en criée ou directement auprès des pêcheurs puis congelés à -20°C. En sortie de congélation, un morceau de muscle du manteau de chaque spécimen a été prélevé puis placé dans l'éthanol absolu à 10 volumes. Après vérification de la qualité de la conservation de l'ADN, 100 individus sexuellement matures dont 52 femelles et 48 mâles, ont été retenus pour l'analyse génomique (Tableau 1).

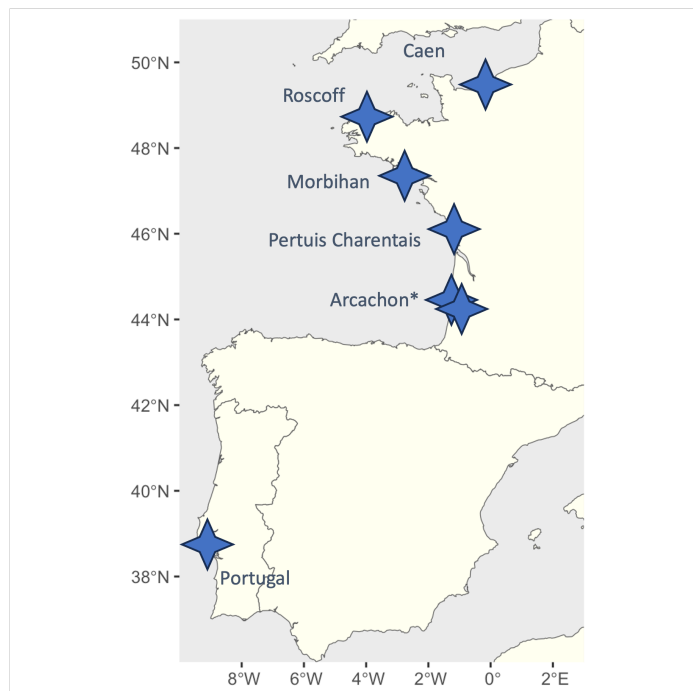


Figure 6. Localités échantillonnées pour l’analyse de structure de population. Arcachon* présente 2 localités (océan et intra-bassin).

Tableau 1. Nombre d’individus de seiches communes échantillonnés par localité en 2021 et 2022 pour l’analyse de structure génétique de population.

Localité	2021	2022	Nombre total
Manche Est (Caen)		14	14
Manche Ouest (Roscoff)		12	12
Nord-Golfe G. (Morbihan)		10	10
Centre-Golfe G. (Pertuis Charentais)	11	15	26
Sud-Golfe G. (Arcachon Océan)		8	8
Sud-Golfe G. (Arcachon Bassin)	6	12	18
Péninsule Ibérique (Portugal)		12	12
Total	17	83	100

Analyses génomiques

Une méthode de séquençage des fragments ADN associés à des sites de restriction (RAD-seq) (Baird et al. 2008, Funk et al. 2012, Reitzel et al. 2013) a été utilisée afin d’obtenir des polymorphismes nucléotidiques (SNP). L’ADN a été extrait à l’aide du kit Nucleospin Tissue de Macherey-Nagel à partir d’environ 20 mg de tissu (manteau). La concentration d’ADN post-extraction a été mesurée par microfluorimétrie (Qubit) et la qualité de l’ADN a été évaluée par électrophorèse sur gel d’agarose 1%.

Pour les 100 individus sélectionnés pour les analyses génomiques, les librairies ont été préparées par méthode single-digest RAD (Baird et al. 2008) à l'aide de l'enzyme Sbf1. Après digestion enzymatique, les fragments ont été coupés par sonication afin d'obtenir une taille adaptée au séquençage Illumina. A chaque échantillon est attribuée une combinaison de barcodes et index uniques hybridés avec les séquences ADN afin de les identifier. Les librairies ont ensuite été séquencées sur trois lignes de séquenceur Illumina Novaseq X Plus en 2x150 pb sur la plateforme de séquençage Genoscreen à Lille (France). Le séquençage Illumina a été réalisé en deux lots comprenant 20-21 librairies par ligne de séquençage. Deux échantillons ont été inclus dans tous les lots afin de vérifier la qualité du séquençage à partir de ces répliquats. Ces répliquats ont ensuite été retirés après les contrôles de qualité.

Les données de séquençage obtenues ont été traitées par le programme Stacks v.2.64 (Catchen et al., 2013) à l'aide du supercalculateur Datarmor (Ifremer). Ce programme permet la détection de polymorphisme nucléotidique (SNP). Les séquences ont été assemblées selon la méthode *de novo*. Différents filtres de qualité ont été appliqués sur les données brutes pour ne conserver que les SNPs dont les génotypes étaient fiables.

Analyses statistiques

Une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée afin d'évaluer la présence de différents clusters génétiques au sein des 100 échantillons analysés. Une seconde ACP a également été effectuée en retirant les échantillons du Portugal pour tester la présence potentielle d'une structure génétique plus fine au sein du Golfe de Gascogne et de la Manche dont le signal aurait pu être masqué par la différenciation significative entre le Portugal et les autres sites.

La possibilité d'un patron d'isolement par la distance a été investiguée par un test de Mantel. Pour ce test, les distances géographiques entre sites (Minimum Marine Distance) ont été estimées sous R grâce au paquet Marmap (Pante et Simon-Bouhet, 2013) et les distances génétiques ont été calculées entre les individus suivant Nei (1972).

2.3. Résultats et Discussion

Le jeu de données génomiques final après application des filtres de qualité était composé de 14 721 loci contenant 9 271 SNPs permettant une profondeur d'analyse suffisante pour des espèces classiquement peu différenciées génétiquement (Zhang et al., 2019). D'après les résultats des ACP (Fig. 7 et 8a), aucune structure n'a été détectée au sein de l'ensemble Mer Manche – Golfe de Gascogne (MM-GG), celui-ci s'isolant par ailleurs du sud de la péninsule ibérique. De plus, le test de Mantel n'a pas mis en avant de patron d'isolement par la distance à cette échelle géographique en excluant les échantillons du Portugal (Fig. 8b).

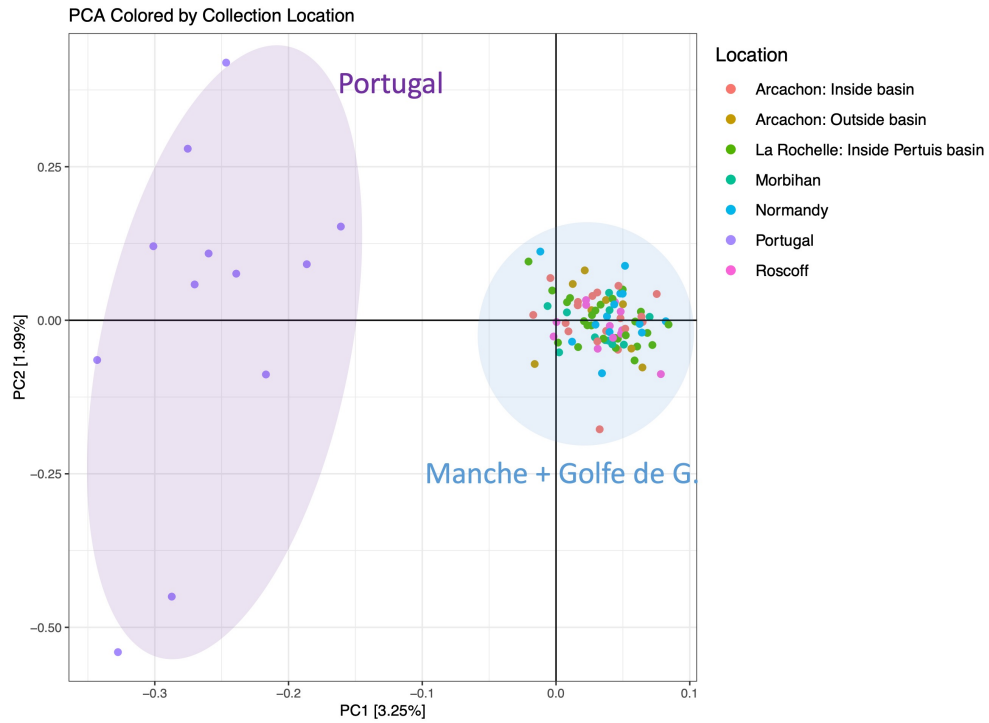


Figure 7. Analyse en composantes principales des distances génétiques entre individus collectés sur 7 localités à partir de l'analyse des SNP en RAD-seq.

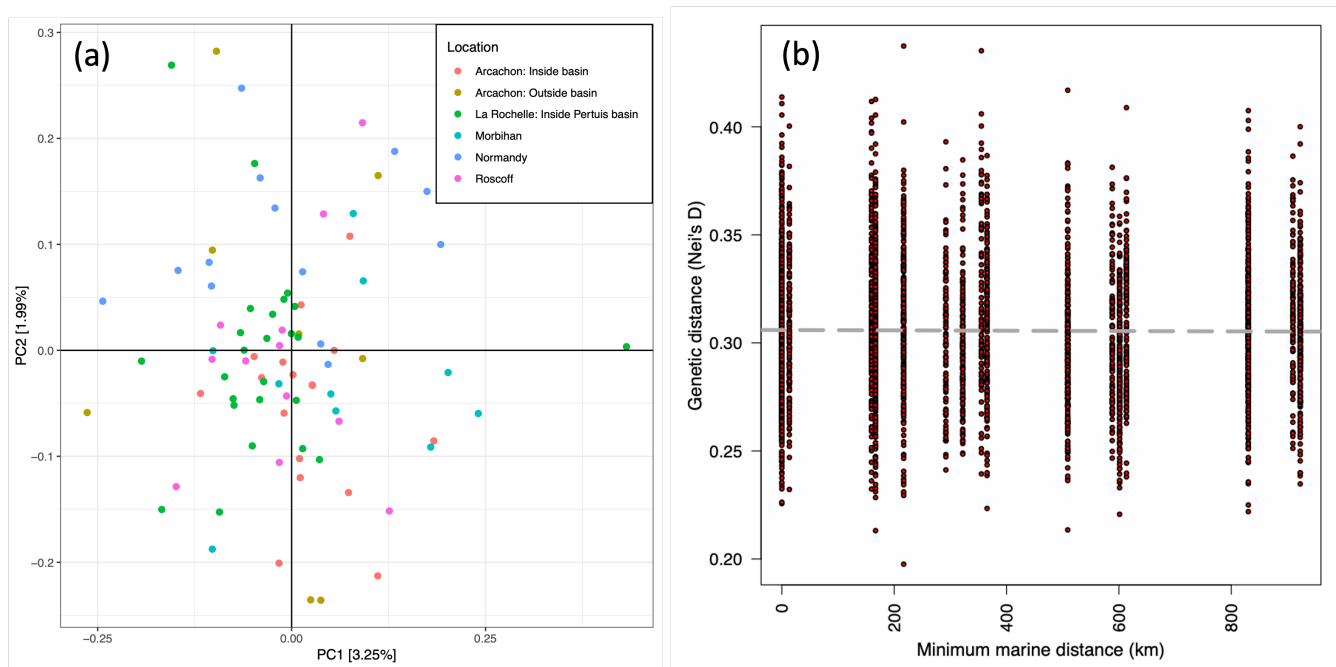


Figure 8. (a) Analyse en composantes principales des distances génétiques entre individus collectés sur 6 localités (toutes sauf Portugal) à partir de l'analyse des SNP en RAD-seq. (b) Distances génétiques (Nei's D) exprimées en fonction de la distance marine minimale (km) séparant le lieu de capture de ces individus.

Pour finir, les résultats de l'ACP n'indiquent pas de structuration génétique correspondant au sexe, à la taille des individus échantillonnés ou à l'année d'échantillonnage (Fig. 9).

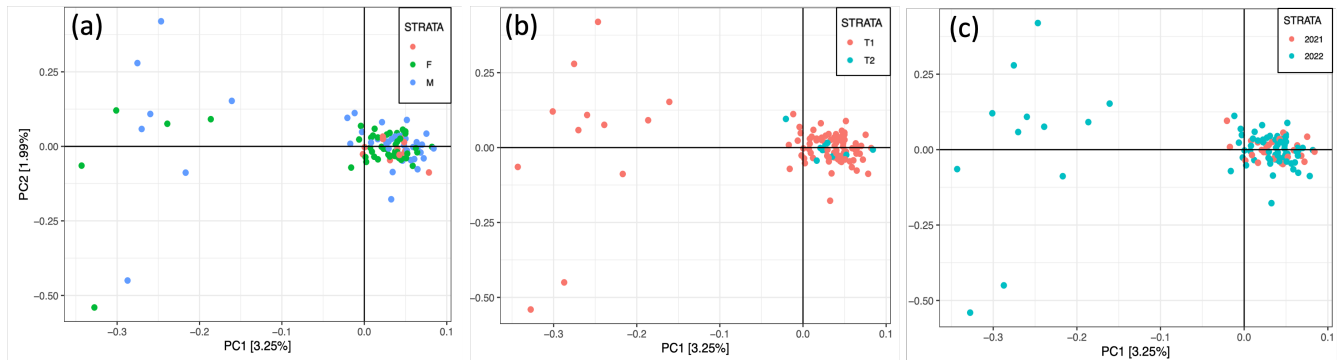


Figure 9. Analyse en composantes principales des distances génétiques entre individus collectés sur 7 localités à partir de l'analyse des SNP en RAD-seq. en fonction (a) de leur sexe, (b) de leur catégorie de poids, (c) de l'année de collecte.

Ces résultats indiquent soit qu'il existe un flux de gène suffisamment important pour homogénéiser les fréquences alléliques entre les localités échantillonnées sur cet ensemble MM-GG, soit que la différenciation est trop récente pour être mesurable étant donné la taille efficace de ces populations. Ceci concorde avec les études antérieures qui ont utilisé d'autres marqueurs moléculaires à d'autres échelles spatiales (Pérez-Losada et al., 2002, 2007 – gène COI mitochondrial ; Wolfram et al., 2006 - microsatellites ; Drabkova et al., 2019 – cytochrome oxidase I). L'hypothèse privilégiée pour expliquer cette absence de structure est un mélange des individus sur les zones d'hivernage au large ou lors des migrations automnales au large ou printanières à la côte. Cette hypothèse est appuyée par les distributions hivernales des captures professionnelles qui montrent que certaines années, une large zone de regroupement se forme à la pointe bretonne (Wang et al., 2003 ; présente étude ; Fig 10). La position de cette zone pourrait permettre à des individus du GG et de Manche de se réunir, se mélanger et de se redistribuer (aléatoirement ou en fonction de leurs trajectoires physiologiques) entre les deux zones lors de la migration printanière suivante. Cette hypothèse abonde aussi dans le sens de l'hypothèse de Gauvrit et al. (1997) à l'échelle du GG. Ces auteurs ont en effet suggéré qu'étant donné que les femelles du groupe GIB sont beaucoup moins nombreuses et moins fécondes que les plus grandes femelles du groupe GIIB dans le sud de la Bretagne, il est improbable qu'elles puissent à elles seules générer l'ensemble des futures GIIB de cette région. Ils ont ainsi émis l'hypothèse que les descendants du groupe GIB issus des nurseries du sud immigreraient en tant que reproducteurs GIIB dans les frayères septentrionales du GG, ce qui conduirait à des flux de gènes homogénéisant la population du GG.

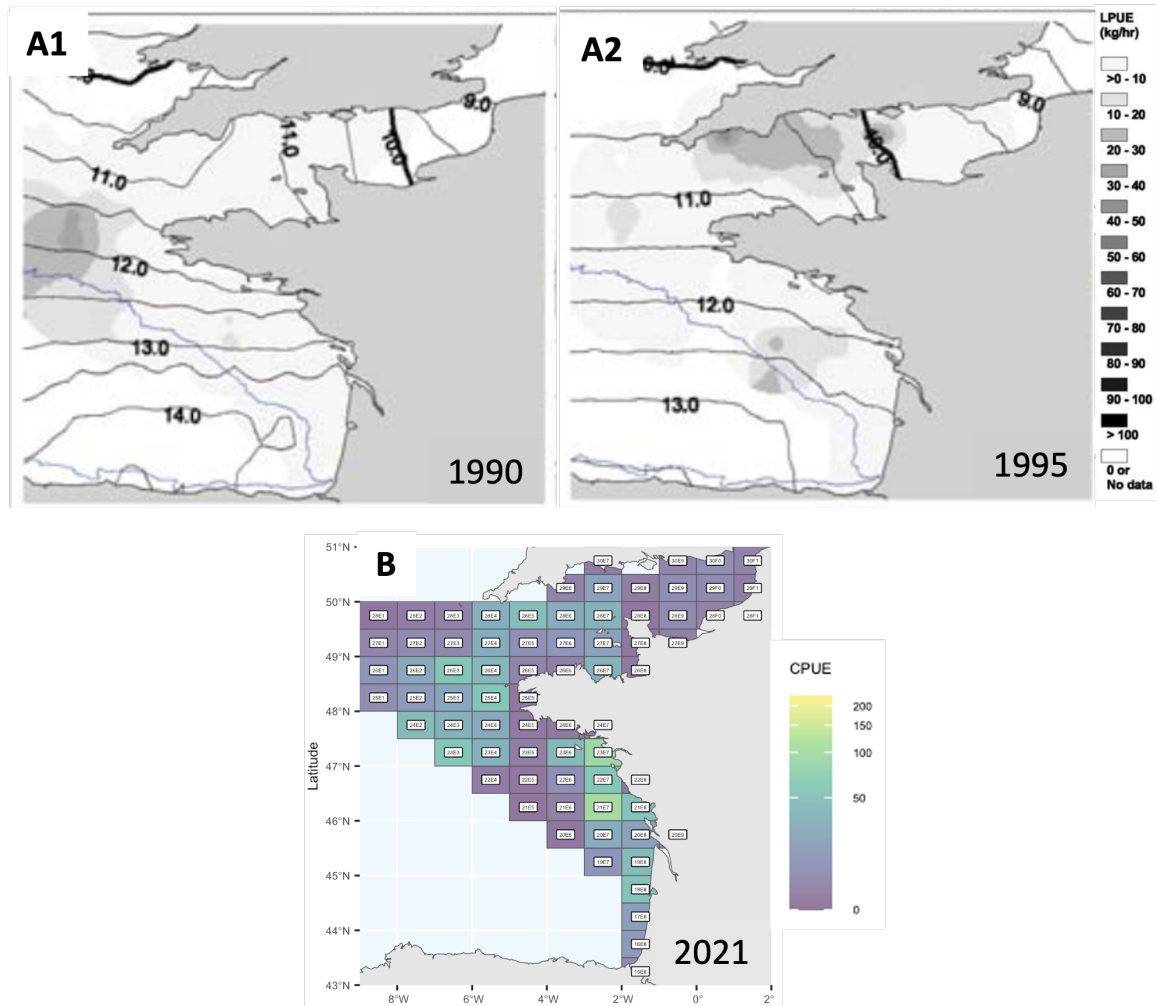


Figure 10. Cartographie des LPUE ($\text{kg}\cdot\text{h}^{-1}$) des chalutiers français et britanniques et isoclines de température en surface ($^{\circ}\text{T}$) en Janvier 1990 (A1) et 1995 (A2) (Wang et al., 2003), et des CPUE ($\text{kg}\cdot\text{bateau}\cdot\text{j}^{-1}$) des captures françaises tous engins en janvier 2021 (B) (présente étude, source des données DPMA)

Néanmoins, il est important de souligner, malgré le fait que la méthode RAD-Seq soit l'approche la plus résolutive, qu'un flux de gène même minime (>10 migrants par génération, Mills et Allendorf, 1996) peut suffire à homogénéiser les fréquences alléliques. Ainsi, ces résultats génomiques n'excluent pas la possibilité qu'il existe des populations démographiquement indépendantes dans le Golfe de Gascogne et la Manche et ne peuvent en l'état remettre totalement en cause la délimitation des stocks de seiche sur cette zone.

Les études récentes ont montré l'efficacité de la combinaison des marqueurs moléculaires, des traceurs naturels et des marqueurs physiques pour mieux comprendre la structure des populations naturelles et la connectivité, souvent induites par les mouvements individuels (Feyrer et al. 2007, Perrier et al. 2011 ; Randon et al. 2021). Parmi les traceurs naturels, les signatures microchimiques dans les structures calcifiées internes et les isotopes stables dans les tissus mous ont démontré leur utilité pour décrire les mouvements individuels des organismes marins et la connectivité entre les habitats essentiels (Hobson, 1999 ; Martin et al., 2010, Chittaro et Hogan, 2013). Les études chimiques sur les statolithes des céphalopodes (Semmens et al., 2007) sont encore peu appliquées pour les seiches (Gillanders et al., 2013). Néanmoins, elles se développent

(Zumholz et al., 2007a ; Varrà et al., 2021), témoignant de l'utilité de cet outil. Le marquage physique est également un outil résolutif à l'échelle individuelle. Plusieurs études l'ont utilisé sur les seiches à des échelles spatiales variées (Boucaud-Camou et Boismery, 1991 ; Ezzedine-Najai, 1997 ; Bloor et al., 2013 ; Wearmouth et al., 2013). Alors que les marqueurs moléculaires détectent généralement des modèles intergénérationnels de structuration, ces traceurs et marqueurs se concentrent sur la durée de vie de l'animal. Ces approches complémentaires pourraient ainsi être utilisées afin d'étudier l'origine des individus présents au sein des zones de regroupement hivernaux couplée à l'évaluation de leur maturité sexuelle et de leurs trajectoires reproductives (stratégies).

3. Caractéristiques des captures réalisées par la pêche professionnelle française dans le Golfe de Gascogne sur la période 2010-2022

3.1. Introduction

Dans l'Atlantique Nord-Est, les principales zones de pêches sont, dans l'ordre décroissant, la Manche, le Golfe de Gascogne, l'Ouest de la Péninsule ibérique et le Golfe de Cadiz (ICES, 2024). Le GG fournit 30 à 45% des débarquements de seiche de la pêche française (FranceAgriMer, 2022). Le stock n'y est pas évalué (ICES, 2024) faute de données de suivis scientifiques (Alemany et al., 2017). Le groupe international d'experts sur les céphalopodes décrit néanmoins un stock soumis à de fortes fluctuations interannuelles et note en 2024 que les débarquements de seiche en Atlantique Nord-Est et dans le GG montrent une tendance générale au déclin sur la dernière décennie (ICES, 2024).

Dans le GG, la seiche est quasi exclusivement capturée par la flottille française et c'est une espèce ciblée toute l'année (Denis et Robin, 2001 ; ICES, 2024). De ce fait, les données de captures nationales représentent une source importante d'informations concernant la spatialisation et la temporalité de l'espèce dans les zones exploitées (Denis et Robin, 2001). Il s'est donc agi de les utiliser afin de confirmer les éléments d'écologie documentés dans les années 1990 (Le Goff et Daguzan, 1991 ; Gauvrit et al., 1997) et d'analyser les caractéristiques spatio-temporelles de la ressource à l'échelle du GG et aux échelles plus restreintes des trois principales zones côtières de reproduction et nurseries, *i.e.* Morbihan, Pertuis Charentais et Bassin d'Arcachon.

3.2. Méthodologie

Les données de captures débarquées par la pêche professionnelle française entre 2010 et 2022 sont issues de la base de données SACROIS de la DPMA¹. Une première sélection des données a été réalisée en

¹ DPMA : Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture

sélectionnant la catégorie FAO « CTC » (i.e. common cuttlefish). La donnée de capture (kg) dans tous les rectangles statistiques des zones CIEM GG (8A, 8B, 8C, 8D) et Manche (7E, 7D) a été compilée par semaine et par catégorie commerciale. 3 catégories commerciales basées sur le poids individuel des seiches sont bancarisées : $100\text{g} < \text{UE30} \leq 300\text{g}$; $300\text{g} < \text{UE20} \leq 500\text{g}$; $500\text{g} < \text{UE10}$. La catégorie UE90 ou les captures de catégorie non précisée ont été exclues de l'analyse.

L'exploitation des données brutes (kg/catégorie/rectangle statistique/semaine) a été réalisée pour exprimer la pression de prélèvement de la ressource par l'activité de pêche. L'exploitation des données brutes standardisées par le nombre de bateaux capturant des seiches sur la semaine considérée a été réalisée pour exprimer le rendement ramené à l'effort de pêche (CPUE = capture par unité d'effort). Au regard de la diversité des engins de pêche positifs à la capture de seiche et à la disparité des calculs d'effort que cela engendre, la précision des CPUE a été cantonnée au nombre de navires positifs à la capture déployés par jour.

Les cartes de spatialisation ont été réalisées en projetant les captures, les efforts de pêche ou les CPUE calculés dans chacun des carrés statistiques CIEM à l'aide du package « sf » (Pebesma, 2018). L'année 2021 a été choisie mais est représentative des variations spatiales annuelles observées sur la période 2010-2022. Les tendances d'évolution de l'effort de pêche (bateau.jour) et des captures hebdomadaires (kg) ont été déterminées en appliquant un modèle linéaire aux données amputées des quantiles 5% et 95% afin d'exclure les événements exceptionnelles ou les données aberrantes.

3.3. Résultats et Discussion

Évolution temporelle des captures de seiches sur la période 2010-2022

L'analyse de tendance temporelle des captures de seiches (Fig. 11, droite rouge), toutes catégories confondues, à l'échelle du GG, montre tout d'abord une baisse significative des captures sur la période. Malgré tout, il se distingue une rupture entre la période 2012-2017 où les captures fluctuent entre 3000 et plus de 4000 tonnes chaque année et la période 2018-2021 où les captures n'excèdent plus les 3000 tonnes. Il est à noter qu'en 2022, les captures maximales (de l'ordre de 200 tonnes hebdomadaires) retrouvent des valeurs similaires à celles observées entre 2012-2017.

L'effort de pêche suit la même tendance générale à la baisse sur la période étudiée. Ceci suggère que de moins en moins de bateaux s'orientent sur la seiche ou que cette tendance est logiquement induite par la baisse lente mais constante de la flotte de pêche française sur la façade Atlantique sur la série temporelle (Ifremer SIH, 2024).

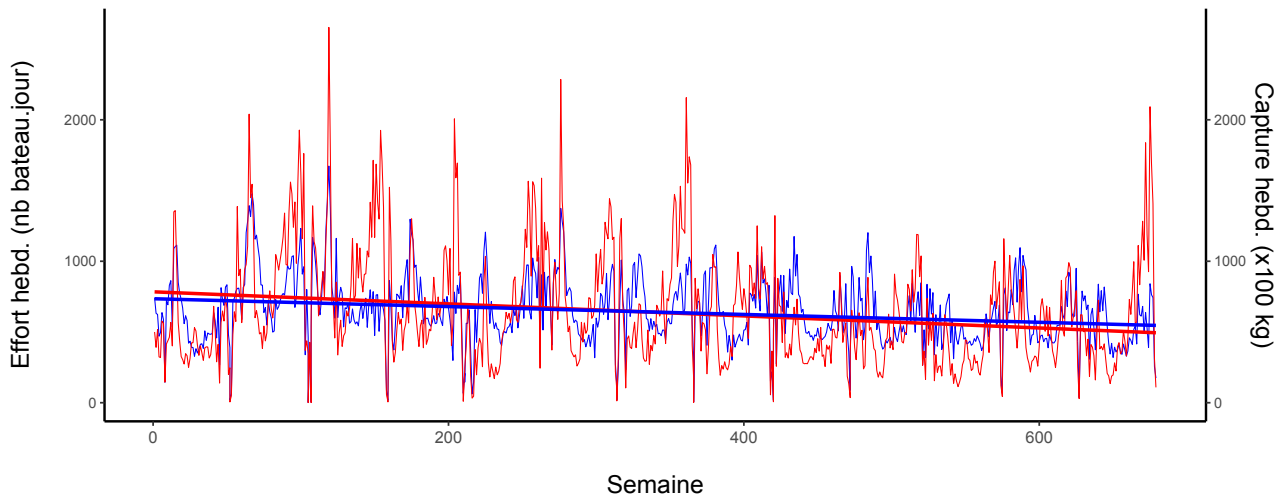


Figure 11. Évolution temporelle de l'effort de pêche (en nb de bateau.jour ; courbe bleue) et des captures hebdomadaires brutes (en kg ; courbe rouge) entre 2010 et 2022 dans le Golfe de Gascogne.

A l'échelle des trois catégories UE30, UE20, et UE10 (Fig. 12), il est intéressant de noter qu'au niveau du GG, les captures des UE10 et UE20 diminuent sur la période d'étude ($\rho = -0.49$; $p < 0.001$ et $(\rho=-0.35$; $p < 0.001$, respectivement) tandis que les captures des UE30 augmentent significativement ($\rho = 0.22$; $p < 0.001$). Logiquement, ces mêmes tendances sont retrouvées sur chacune des principales zones de reproduction du Morbihan (UE10 ; $\rho=-0.45$; $p < 0.001$; UE20 : $\rho=-0.36$; $p < 0.001$; UE30 : $\rho= 0.20$; $p < 0.001$) et des Pertuis (UE10 ; $\rho=-0.66$; $p < 0.001$; UE20 : $\rho=-0.20$; $p < 0.001$; UE30 : $\rho= 0.21$; $p < 0.001$). Arcachon se distingue néanmoins avec une baisse moins rapide des UE10 et UE20 (UE10 ; $\rho= - 0.13$; $p = 0.005$; UE20 : $\rho=-0.20$; $p = 0.003$) mais une très forte baisse des UE30 ($\rho= - 0.55$; $p < 0.001$) alors que les captures de cette catégorie augmentent dans le reste du GG.

Ces résultats montrent tout d'abord que les fluctuations interannuelles observées au niveau du GG se retrouvent à l'échelle des principales zones de reproduction et d'exploitation côtière de la ressource. Par ailleurs la baisse globale des captures peut être imputée à la baisse principalement des UE10 et des UE20, c'est à dire les individus d'un à deux ans, matures ou en cours de maturation sexuelle, ayant effectué au moins une migration hivernale. Cette observation soulève donc la question d'un potentiel effet environnement – biologie de la seiche (et survie) notamment lors des phases de migration et d'hivernage (Boucaud-Camou et Boismery, 1991 ; Wang et al., 2003). En revanche, les captures de jeunes seiches (UE30) augmentent ce qui suggère soit que les conditions de recrutement des juvéniles se sont améliorées sur les zones côtières, à l'exception du Bassin d'Arcachon, soit que les pêcheurs ont augmenté le ciblage de cette catégorie.

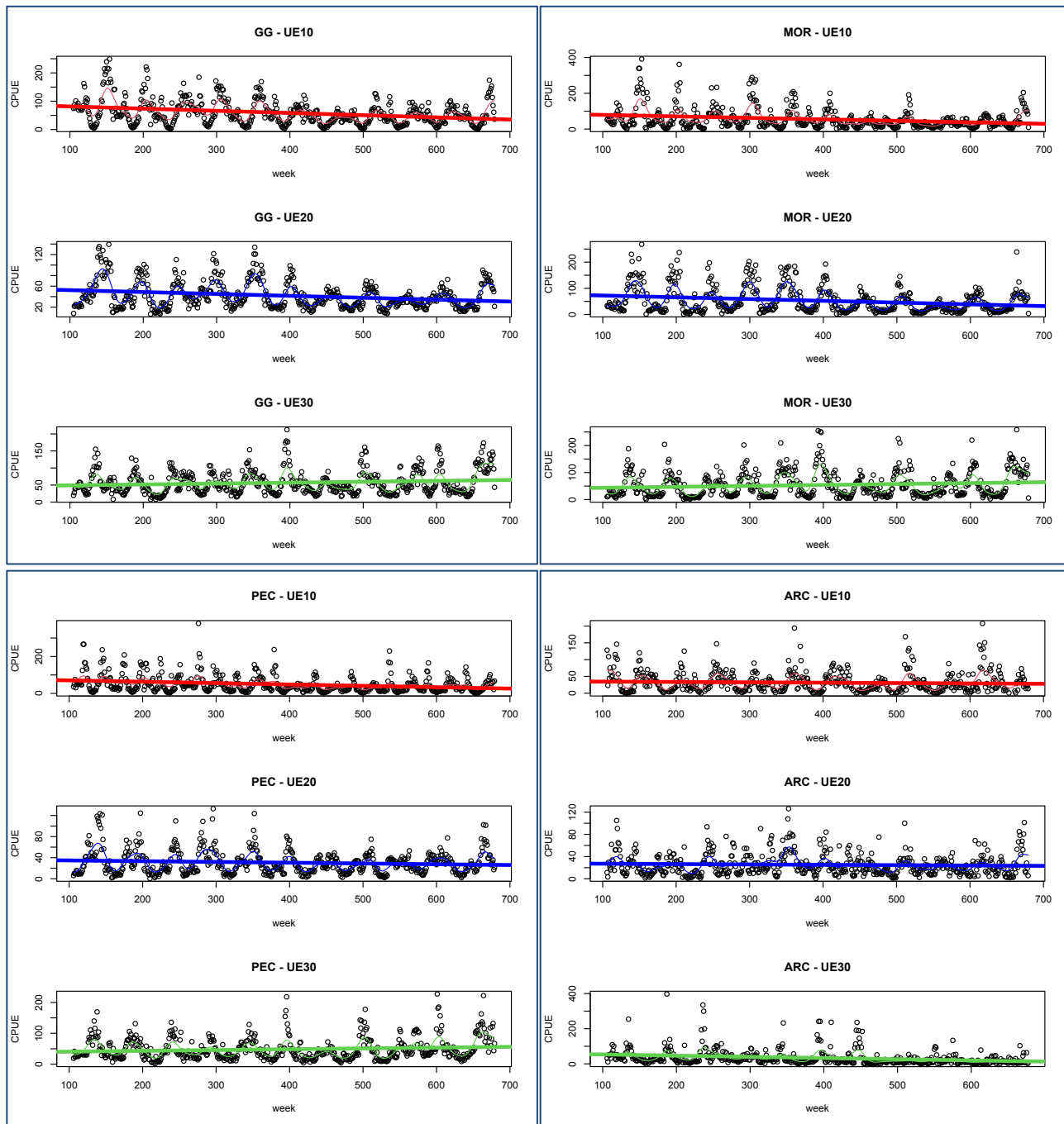


Figure 12. Évolution temporelle de 2010 à 2022 des CPUE (kg.bateau.jour) des trois catégories UE10 (rouge), UE20 (bleu), et UE30 (vert) à l'échelle du Golfe de Gascogne (GG), du Morbihan (MOR ; 24^{E6}, 24^{E7}, 23^{E7}), des Pertuis Charentais (PER ; 20^{E8}, 21^{E8}) et d'Arcachon (ARC ; 18^{E8}).

Spatialisation de l'exploitation et de la ressource

Spatialisation de la pêche dans le Golfe de Gascogne

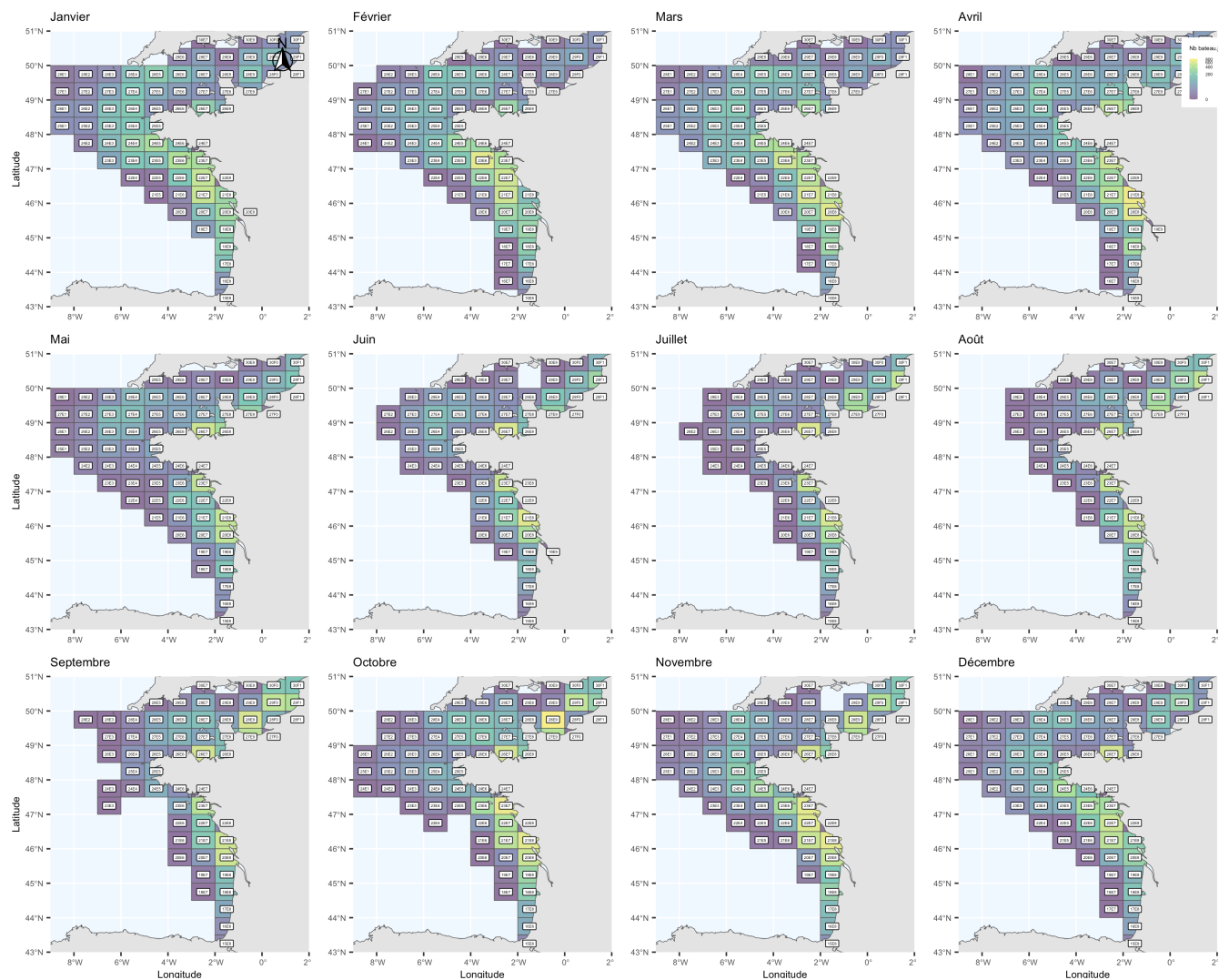


Figure 13. Carte des efforts de pêche mensuels (somme des bateau.jour sur le mois) pour l'année 2021 dans chaque rectangle statistique des zones CIEM de la Manche (27.7.d, 27.7.e) et du Golfe de Gascogne (27.8.a, 27.8.b, 27.8.c et 27.8.d.)

La spatialisation de l'effort de pêche, c'est à dire ici le nombre de bateau.jour positif à la seiche sommé pour chaque mois de l'année 2021 montre trois grandes périodes (Fig. 13) : une période hivernale de décembre à février où la flotte se répartit à la côte mais aussi au large sur l'ensemble du plateau du GG, une période estivale (juillet, août, septembre) où l'effort de pêche diminue en intensité et se focalise essentiellement sur les zones côtières, et une période automnale (octobre, novembre) où les efforts de pêche sont maximum dans les rectangles statistiques côtiers et adjacents. Cette spatialisation montre que l'effort de pêche suit le cycle de la seiche et ses migrations et démontre que des captures ont bien lieu en période hivernale sur les zones présumées d'hivernage. Il est intéressant de noter, qu'en hiver, les captures de seiches se font très essentiellement au niveau du plateau du GG (profondeur < 200 m) et très peu au niveau du talus conformément aux observations de Wang et al. (2003). Également, le nombre de bateau.jour est plus important à la côte qu'au large, ce qui doit être mis en regard avec le fait que le regroupement des seiches à la côte, au printemps et à l'été, mobilise d'avantage une flotte artisanale. L'analyse de l'effort de pêche en fonction des engins et de la taille des navires permettrait de confirmer le contraste entre une petite pêche côtière sur les zones de reproduction et une pêche principalement hauturière sur les zones d'hivernage.

Spatialisation de la seiche commune dans le Golfe de Gascogne au cours de l'année

Le cycle de vie de la seiche intègre des migrations entre les zones de reproduction à la côte au printemps-été et les zones de refuge et de grossissement au large en automne-hiver. En accord, les figures 14, 15 et 16 mettent bien en évidence un changement spatial des captures au cours des mois en fonction des catégories et donc des phases du cycle de vie des seiches. Les plus grosses seiches (UE10) sont en effet pêchées au large lors des mois d'automne et d'hiver et sont pêchées de plus en plus proche de la côte entre la fin d'hiver et la fin du printemps (Figure 14). Les mois de mars à mai montrent des concentrations d'individus UE10 à la côte pendant la période de reproduction. Puis les captures de cette catégorie s'atténuent dans les mois qui suivent, en lien avec la mort de ces géniteurs une fois la reproduction achevée. La catégorie des UE20 arrive à la côte avec un léger décalage temporel par rapport aux UE10 (voir section suivante). Il faut noter que les captures de UE20 sont très faibles au large (Figure 15). Leur concentration sur les zones côtières est maximale au mois d'août et septembre. La catégorie UE30 (Figure 16) émerge plus tardivement dans les débarquements, au début de l'été (juin) et atteint des CPUE importantes dès le mois de juillet, en opposition totale aux UE10. La catégorie UE10 est de nouveau bien représentée dans les captures côtières au début de l'automne, probablement en lien avec le passage (croissance pondérale) de la cohorte des UE20 dans la cohorte des UE10, avant d'être capturées de plus en plus au large à mesure que l'automne et l'hiver avancent.

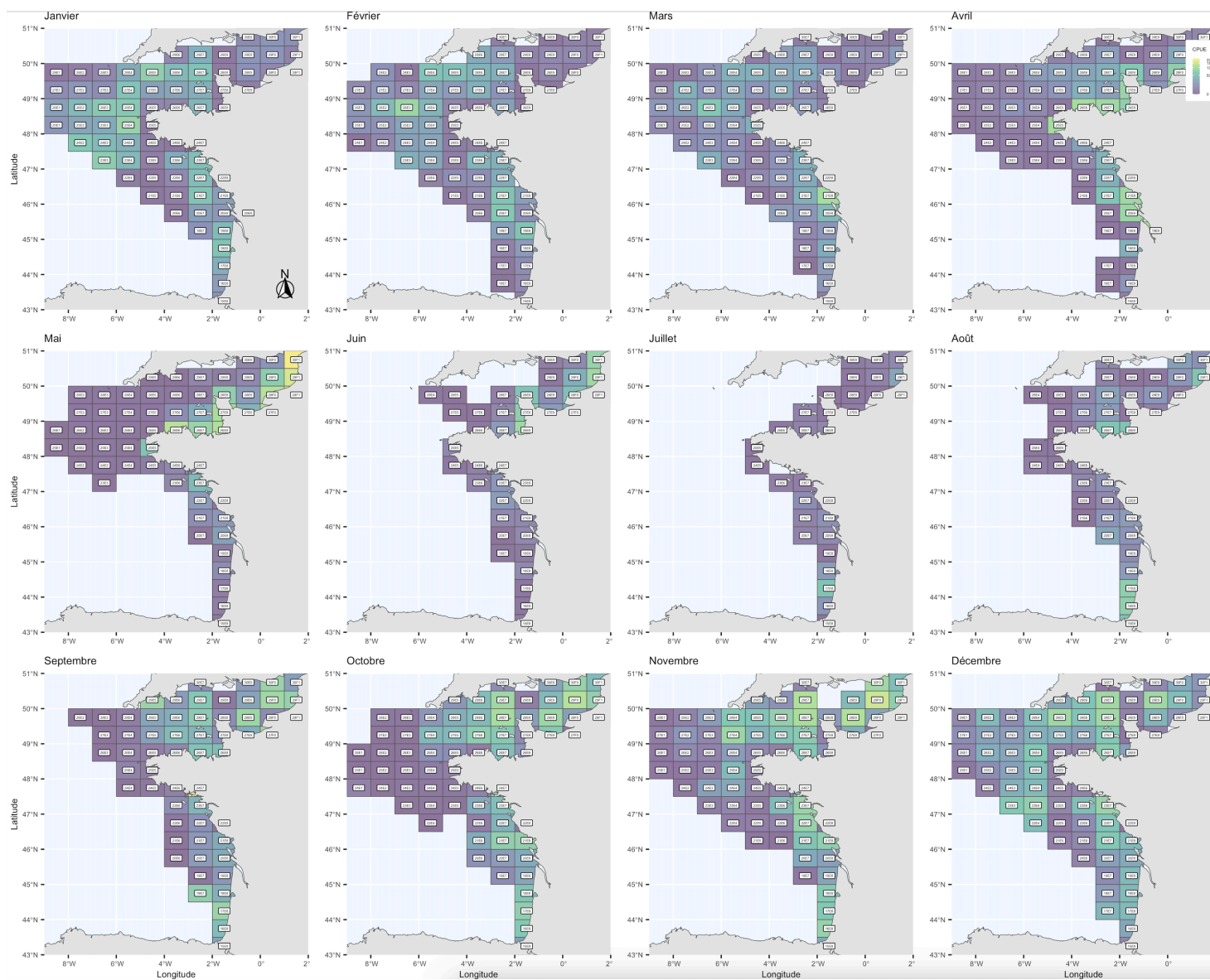


Figure 14. Carte des CPUE des UE10 mensuels (kg / bateau.jour) pour l'année 2021 dans chaque rectangle statistique des zones CIEM de la Manche (27.7.d, 27.7.e) et du Golfe de Gascogne (27.8.a, 27.8.b, 27.8.c et 27.8.d)

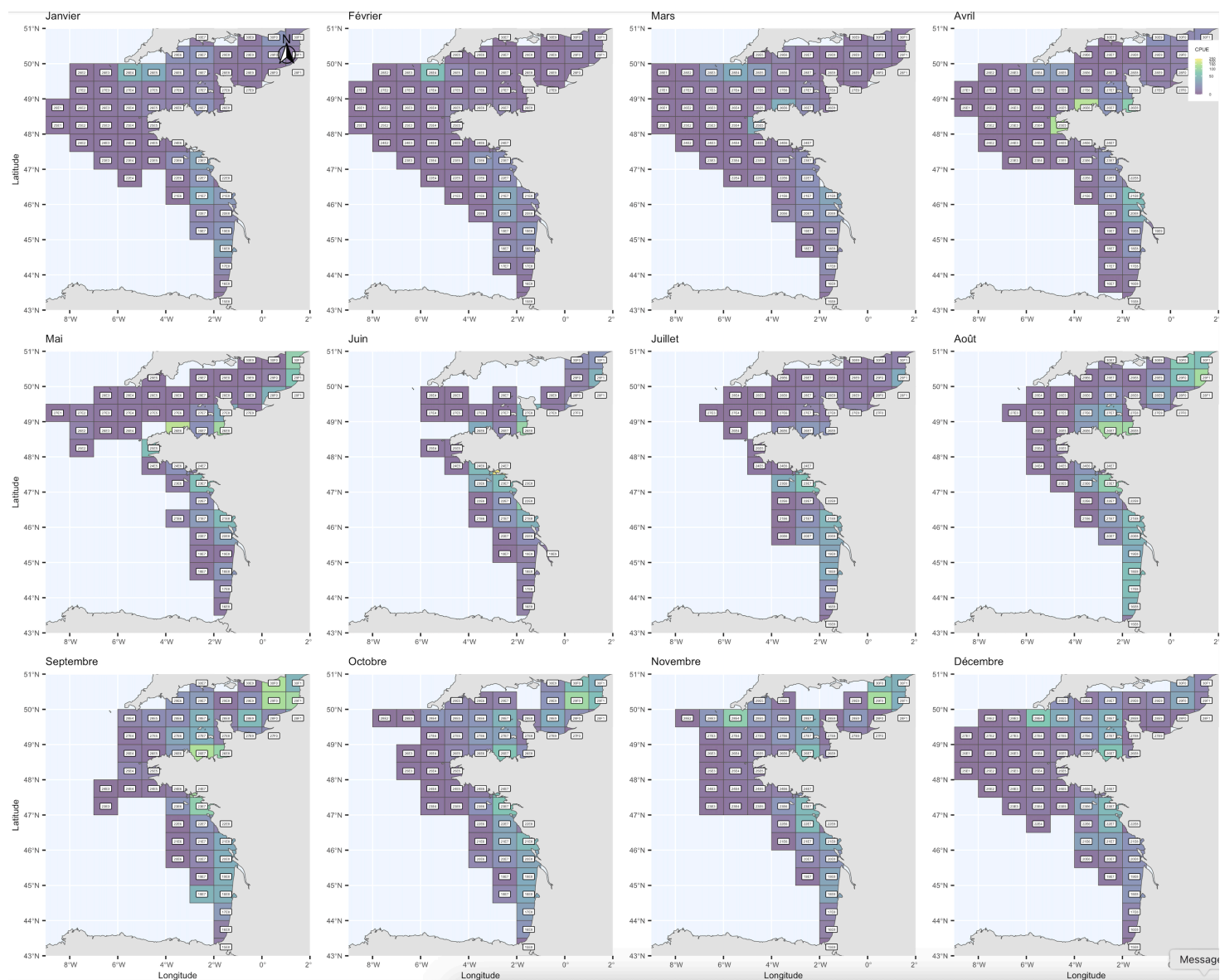


Figure 15. Carte des CPUE des UE20 mensuels (kg / bateau.jour) pour l'année 2021 dans chaque rectangle statistique des zones CIEM de la Manche (27.7.d, 27.7.e) et du Golfe de Gascogne (27.8.a, 27.8.b, 27.8.c. et 27.8.d)

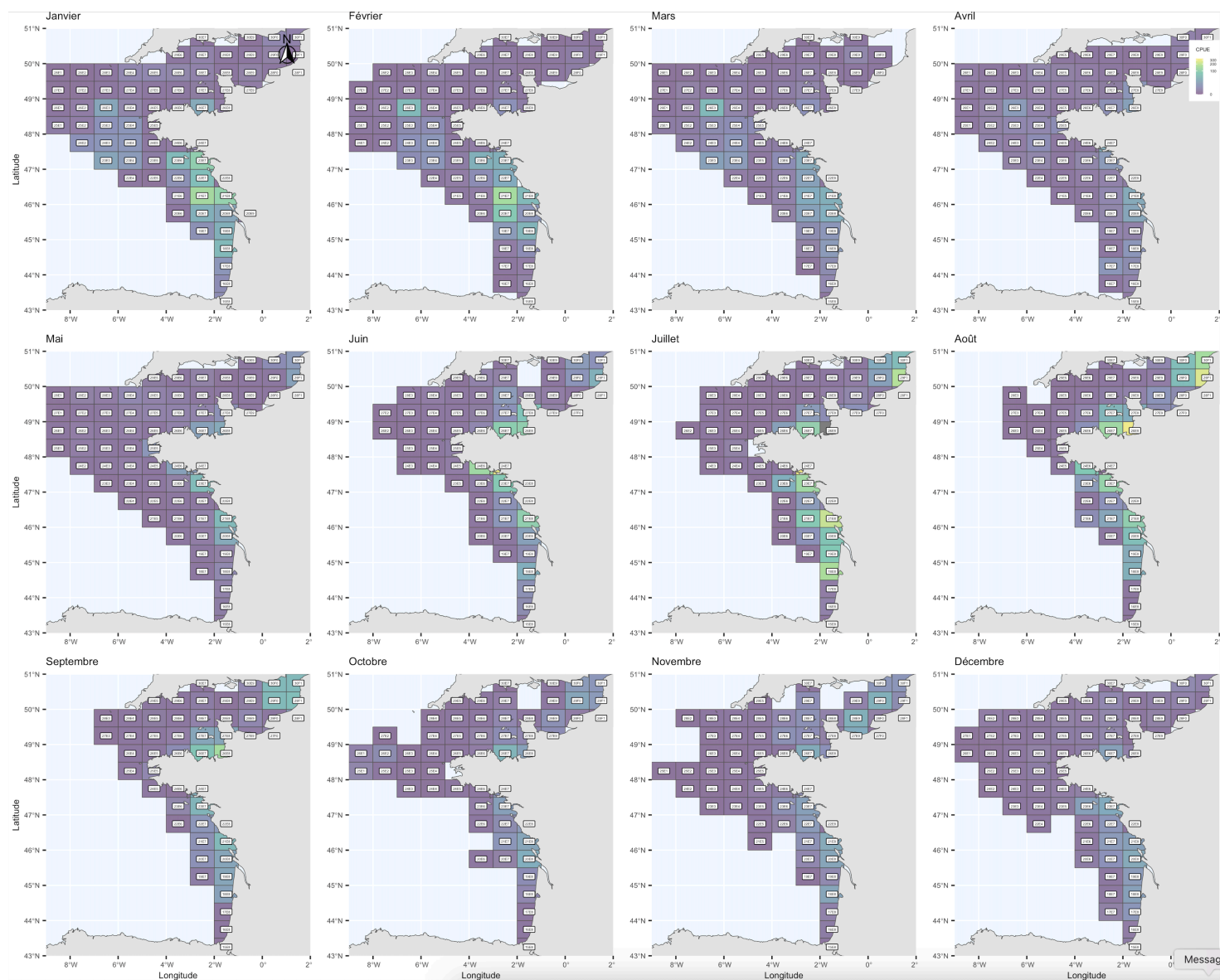
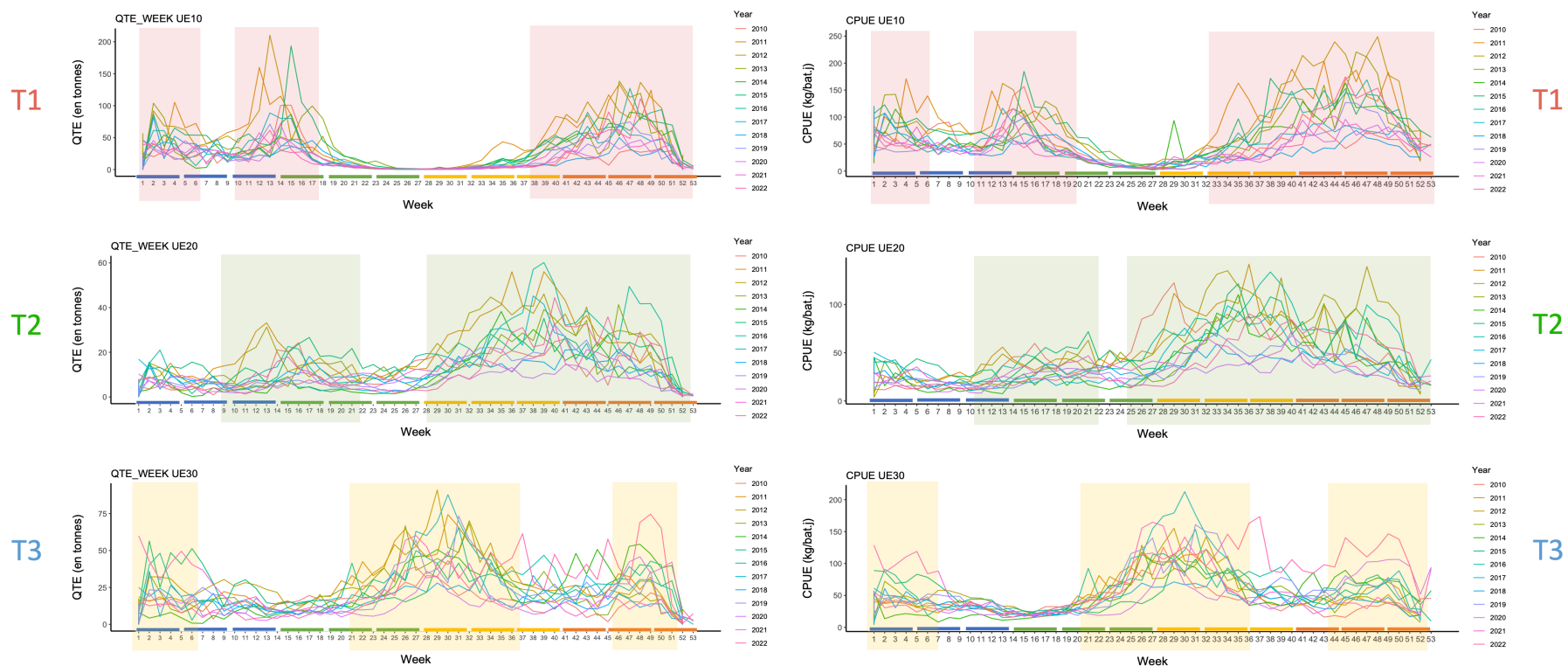


Figure 16. Carte des CPUE des UE30 mensuels (kg / bateau.jour) pour l'année 2021 dans chaque rectangle statistique des zones CIEM de la Manche (27.7.d, 27.7.e) et du Golfe de Gascogne (27.8.a, 27.8.b, 27.8.c et 27.8.d.)

Phénologie des captures au cours de l'année

Les analyses temporelles des captures (en kg) et des CPUE (kg/nb de bateau.jour) pour chaque catégorie permet de visualiser les phénologies de migrations reproductives, d'hivernage et de recrutement à l'échelle du GG et des principales zones de reproduction.

A l'échelle du GG, on retrouve à travers les captures et les CPUE hebdomadaires (Fig. 17) pour chaque année de 2010 à 2022 la phénologie observée à travers les cartes de spatialisation. Les T1 (ou UE10) sont caractérisées par trois pics d'exploitations : un premier au large (semaines 1-6), un second, intense, lors de l'arrivée des géniteurs à la côte (semaines 10-17) et enfin un troisième, plus étendu et progressif (semaines 38-50), correspondant probablement à l'intégration d'une partie des T2 (UE20) dans la cohorte T1, exploitée entre la cote et le large lors de la migration hivernale. Les T2 (UE20) quant à elles ne montrent que de pics de captures : au printemps et à la côte (semaines 10-21) et ensuite sur une période prolongée de l'été jusqu'à la fin de l'automne (semaines 28-51). Il est à noter la quasi-absence de cette cohorte dans les captures en hiver, suggérant comme les cartes précédentes une absence de cette cohorte au large sur les zones d'hivernage. Enfin, les T3 (ou UE30) présentent trois pics de débarquements : un premier en hiver (semaines 1-7) correspondant à des captures sur les zones présumées d'hivernage, un second (semaines 21-36) correspondant à 1) l'arrivée tardive des UE30 à la côte et 2) à l'apparition des recrues de l'année dans le stock exploitable, et un dernier pic (semaines 44-51) moins marqué mais qui correspondrait à une prise des recrues de l'année au moment de la migration vers le large.



Captures brutes (gauche) et des CPUE (droite) hebdomadaires des catégories T1, T2, T3 dans le Golfe de Gascogne sur les années 2010 à 2022

Figure 17. Captures brutes (t, à gauche) et CPUE (kg / bateau.jour ; à droite) hebdomadaires des catégories T1 , T2, et T3 sur les années 2010 à 2022.

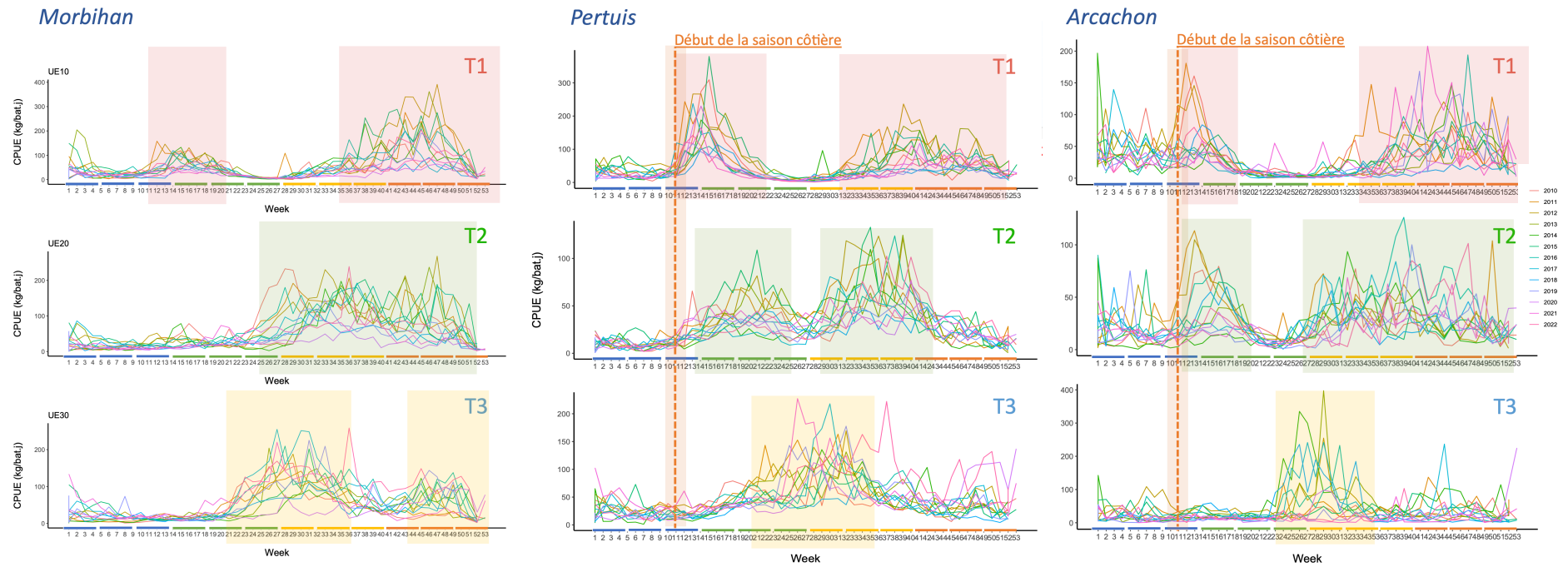


Figure 18. Phénologie des CPUE (kg/bateau.jour) hebdomadaires au cours de l'année, pour les UE10, UE20, et UE30 (i.e., T1, T2, et T3 respectivement), sur les zones de reproduction du Morbihan, des Pertuis et d'Arcachon, pour chaque année de 2010 à 2022.

Ces mêmes analyses à l'échelle des trois principales zones côtières de reproduction montrent des différences plus subtiles des phénologies (Fig. 18). Si les arrivées des T1 à la côte sont simultanées entre les semaines 10 et 11 dans les trois localités, les arrivées des T2 à la côte montrent un décalage selon un gradient sud-nord. En effet, à Arcachon, le pic (mode) de CPUE des T2 est concomitant avec celui des T1, alors qu'il est décalé d'un mois environ au niveau des Pertuis. Dans le Morbihan, les T2 n'apparaissent pas avant la semaine 25, soit environ 10 à 15 semaines plus tard, lorsque les modes sur les deux autres zones sont largement dépassés. Les modes des CPUE de T3 ne sont pas décalés entre les trois zones, et s'étendent de juin à août comme observé à l'échelle du GG.

La série temporelle de 2010 à 2022 est marquée globalement par une baisse des captures et des CPUE à l'échelle du GG, notamment en raison d'une diminution significative des captures de T1 et des T2 (Fig. 12). Cette tendance générale soulève donc la question d'une relation de cause à effet entre l'évolution des captures et un décalage temporel des phénologies en réponse à des forçages externes. En d'autres termes, une arrivée un peu plus tardive des T1 pourrait refléter un étalement des migrations côtières, en lien avec des maturités différentielles au sein du stock, peu compatible avec un effort de pêche qui s'arrête en début d'été. Ainsi nous avons testé l'hypothèse qu'au printemps, plus les arrivées des T1 étaient précoces, meilleures étaient les captures, estimées soit à travers la capture hebdomadaire maximale (Fig. 19) soit à travers la somme des captures l'ensemble de la période printanière.

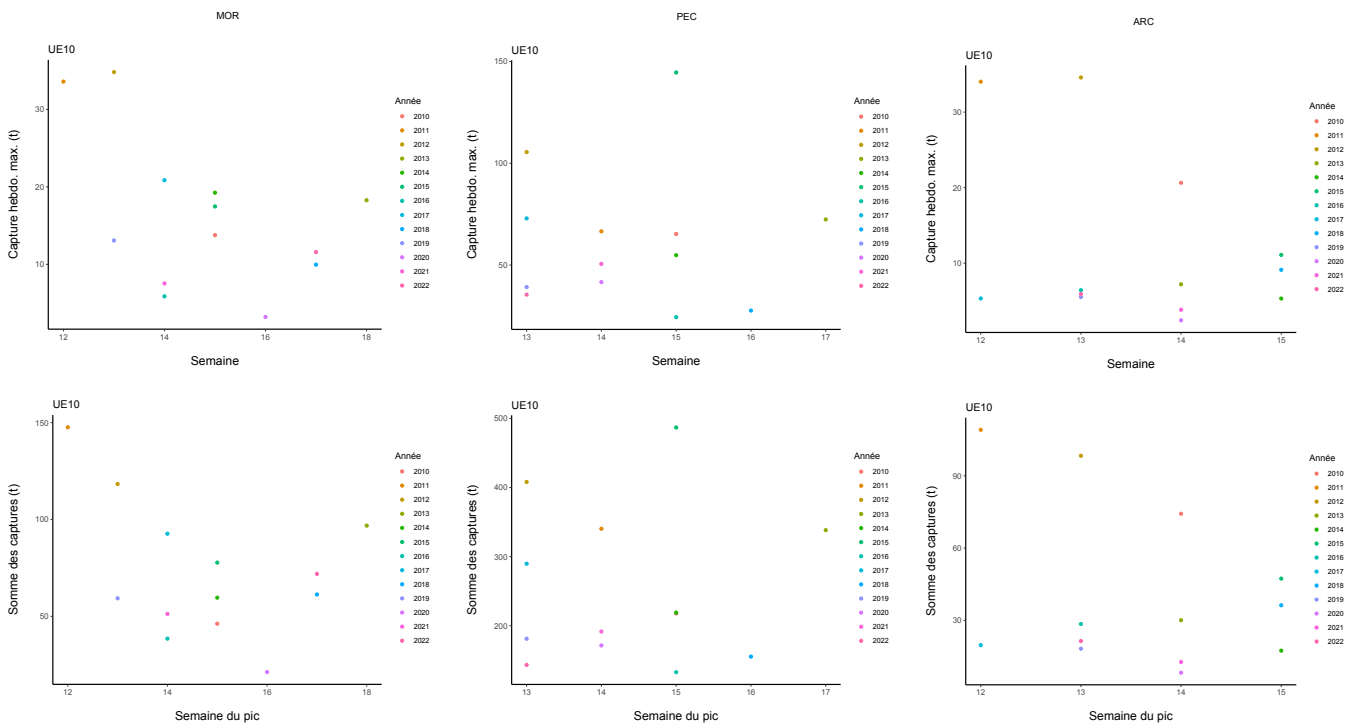


Figure 19. Relation entre la capture hebdomadaire maximale de T1 et le numéro de la semaine (en haut) et entre la somme des captures printanières et la semaine du pic de capture (en bas) pour chaque année de 2010 à 2022

Pour les trois sites, aucune relation significative n'a été mise en évidence, indiquant que les diminutions de captures ne sont pas liées à un décalage temporel de la phénologie. En revanche, il sera intéressant par la suite d'affiner cette hypothèse en recherchant une relation possible entre les intensités de captures et les années chaudes et les années froides (Wang et al., 2003 ; Royer et al., 2006 ; Rodhouse et al., 2014 ; Alglave et al., 2024 ; Marcout, doctorat *in prep*), la température étant facteur principal déclenchant la maturation sexuelle et la migration (Richard, 1971 ; Boucaud-Camou & Boismery, 1991).

Ces analyses des données de captures, délivrées par la DPMA, sont pour l'heure très descriptives mais mettent déjà en évidence :

- Une baisse simultanée des captures et de l'effort de pêche entre 2010 et 2022, sans pour autant déterminer la relation de cause à effet.
- La spatialisation des CPUE indique une exploitation printanière des T1, T2 et T3 à la côte, mais aussi des T1 et des T3 au large pendant la période hivernale.
- A l'échelle du Golfe, les captures de T1 et T2 tendent à diminuer sur la période 2010 – 2022 alors que les captures de T3 augmentent sauf dans le Bassin d'Arcachon, soulevant la question d'une dégradation de la qualité du Bassin en tant que zone de reproduction et de nurseries pour les juvéniles. Plus globalement, ces résultats sont cohérents avec le fait que la dynamique des stocks de seiche dépend plus de la survie des T3 vers les catégories supérieures que d'une relation stock-recrutement (i.e. géniteurs / juvéniles) (Challier et al., 2005).
- L'évolution des phénologies d'arrivée printanière des T1 et des T2 à la côte montre un décalage temporel d'arrivée des T2 selon un gradient sud-nord, jusqu'à une absence de captures de T2 dans la zone du Morbihan au printemps.
- Aucune relation n'a été mise en évidence entre la variabilité temporelle d'arrivée des géniteurs T1 à côte et les intensités de captures mais une recherche plus approfondie en utilisant les données de SST permettrait d'investiguer la contribution de la température dans les évolutions de phénologie d'arrivée et/ou les intensités de captures (Laptikhovsky et al., 2024).

4. Caractéristiques des géniteurs et phénologies des stratégies de reproduction dans les Pertuis Charentais et le Bassin d'Arcachon

4.1. Introduction

La température via son influence sur les taux de croissance et la maturation sexuelle a été identifiée comme l'un des principaux moteurs de la durée du cycle de vie et de la phénologie des seiches (Mangold, 1966 ; Richard, 1971 ; Boletzky, 1983). En cohérence, le cycle de vie des seiches s'étale sur 2 ans dans les eaux froides de la Manche et la Mer du Nord (produisant des géniteurs tardifs du groupe II (GIIB)) et il se déroule en 1 an dans les eaux plus tempérées de la Péninsule Ibérique (géniteurs précoces du groupe I (GIB)) (Boucaud-Camou et Boismery, 1991; Guerra et Castro, 1988). Dans la zone de transition qu'est le GG, la co-occurrence des deux stratégies a été documentée dans la partie nord par Le Goff et Daguzan (1991) et Gauvrit et al. (1997). Sur la base des travaux de Gi Jeon (1982) qui décrivent les deux stratégies dans le Bassin d'Arcachon, ces auteurs ont émis l'hypothèse que les GIIB seraient graduellement moins représentés vers les zones plus méridionales du GG (Le Goff & Daguzan, 1991; Gauvrit et al., 1997; Le Goff et al., 1998). Les eaux côtières du GG abritent des zones de reproduction bien connues pour la seiche commune. Ces habitats essentiels s'étendent sur une côte de plus de 600 km, orientée du nord au sud. Parmi eux, la côte Morbihannaise, les Pertuis Charentais, et le Bassin d'Arcachon sont massivement colonisés par des adultes au printemps, et soutiennent de fortes densités de juvéniles nouvellement recrutés en été et en automne (Le Goff et Daguzan, 1991; Guérault et al., 1996). La position géographique de ces zones induit des différences de température pendant la période côtière du cycle de vie des seiches, le Bassin d'Arcachon le plus au sud affichant des températures environ 2 à 5°C plus chaudes que les Pertuis et le Morbihan en été (©MARC MARS3D, 2021). Sur ce gradient, l'occurrence des stratégies GIB et GIIB, leur phénologie et leurs caractéristiques restent encore partiellement explorées alors qu'elles façonnent la dynamique de la population (Gi Jeon, 1982 ; Le Goff et Daguzan, 1991 ; Gauvrit et al., 1997 ; Gras et al. 2016).

Ainsi dans cette étude, la phénologie d'arrivée et d'émergence des seiches adultes et sub-adultes sur les sites côtiers de reproduction a été plus particulièrement étudiée sur les zones des Pertuis Charentais et du Bassin d'Arcachon pour compléter la littérature existante dans la partie nord du GG (Le Goff et Daguzan, 1991 ; Gauvrit et al., 1997 ; Le Goff et al. 1998). Les objectifs étaient d'identifier la succession et/ou le chevauchement temporel des stratégies de vie (GIIB et GIB) au cours de la saison côtière, d'en analyser les caractéristiques biologiques (sexe, taille, poids, potentiel de fécondité chez les femelles) et d'évaluer si des différences existent entre les sites.

4.2. Méthodologie

Suivis biométriques en criée

Des suivis biométriques de seiche commune ont été réalisés en criée (Fig. 20, Tableau 2, annexe XX) toutes les 2 semaines au cours de la saison de pêche intra-bassin de mars à juin 2021 à Arcachon et de pêche côtière de mars à octobre 2021 puis de mars à juin 2022 à La Rochelle. A chaque session, dans chacune des criées, pour chaque catégorie commerciale débarquée, et lorsque possible, 40 individus provenant de 4 caisses à marée débarquées par au moins 2 bateaux différents ont été mesurés (longueur manteau en mm, Fig. 21), pesés (masse totale en g) et sexés sur les critères du bras hectocotyle et de la coloration des gonades visualisée depuis l'entrée de la cavité palléale (Fig. 21).



Figure 20. Illustrations d'une session de mesures biométriques à la criée de La Rochelle

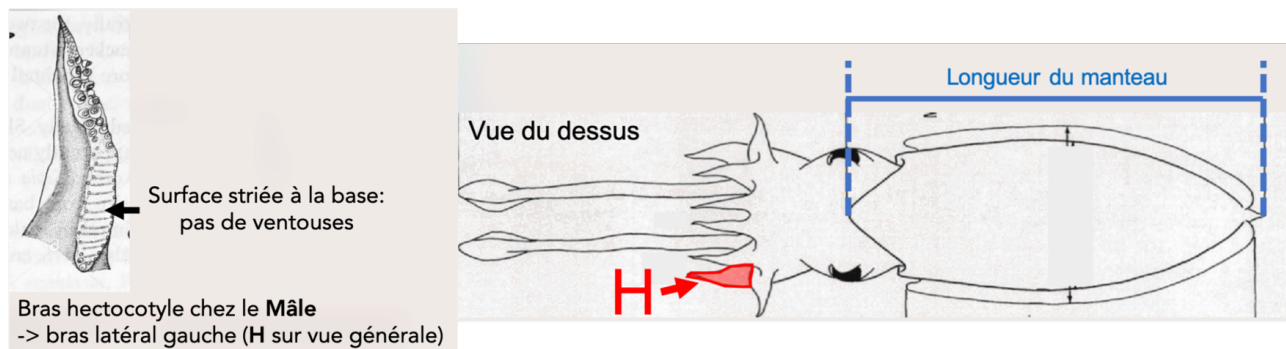


Figure 21. Schéma en vue dorsale d'une seiche identifiant la position du bras donc le caractère hectocotyle désigne le sexe mâle, et indiquant la prise de mesure de la longueur dorsale du manteau. ©Heudier adapté de Guerra (1992).

Tableau 2. Bilan (en nombre d'individus) du suivi biométrique réalisé sur les débarquements en criée par site (La Rochelle et Bassin d'Arcachon) et catégorie commerciale (T1, T2, T31, T32) en 2021 et 2022.

année	mois semaine	MARS		AVRIL				MAI		JUIN		JUILLET		AOÛT		SEPTEMBRE		OCTOBRE		Total
		10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	36	38	40				
2021	Arcachon	60	117	152	120	112	99	41											719	
	T1		56	49	51	33	3	18	1										211	
	T2		4	44	40	49	27	4											217	
	T31			28	60	45	65	53	36										287	
	T32				1	2		1											4	
	La Rochelle	100	120	130	139	196	160	193	120	132	65	120	40	125	111				1761	
	T1		73	50	46	52	45	42	5			2		3	3				376	
	T2		27	35	39	48	37	25	37	23	11	8	11	8	28	21			358	
	T31			33	45	43	61	57	70	57	72	51	67	32	38	28			654	
T32			2		2	43	33	44	39	49	6	40		56	59			373		
2022	La Rochelle	12	47	90	125	120	106	114										614		
	T1	12	35	57	53	41	26	13										237		
	T2		11	21	31	26	13	24										126		
	T31		1	12	40	52	54	59										218		
	T32				1	1	13	18										33		
Total général	12	207	327	407	379	414	373	234	120	132	65	120	40	125	111			3094		

Analyses biométriques approfondies en laboratoire

Des collectes de seiche commune ont été réalisées en criée (Tableau 3, annexe XX) 1 fois par mois au cours de la saison de pêche intra-bassin de mars à juin 2021 à Arcachon, et de pêche côtière de mars à octobre 2021 puis de mars à juin 2022 à La Rochelle. A chaque session, pour chacune des catégories commerciales débarquées et lorsque possible, 10 individus ont été collectés puis congelés à -20°C en vue d'analyses en laboratoire.

Après décongélation, chaque seiche a été disséquée après avoir été mesurée (longueur du manteau en mm), pesée (en g) et sexée (Fig. 22). Le stade de maturité des gonades mâles et femelles a été déterminé à partir de la grille de maturité standardisée établie par Groupe d'Expert Céphalopodes du CIEM (ICES, 2023). Chez les femelles, l'ovaire (OVA), les glandes nidamentaires (GNID) et le complexe oviducal (COVID ; glande oviducal + oviducte) ont été extraits puis pesés (en g). Chez les mâles, le testicule (TES) et le complexe spermatophorique (SCOMP) ont été extraits puis pesés (en g). Ces mesures ont ensuite été utilisées pour calculer des indices de fécondité et un coefficient de maturité conformément à Gabr et al (1998).

Pour les femelles :

- Indice gonado-somatique : $IGS.F = 100 * M_{OVA} / M_{TOT}$
- Indice glande nidamentaire : $IGN = 100 * M_{GNID} / M_{TOT}$
- Coefficient de maturité : $CM.F = 100 * (M_{OVA} + M_{COVID}) / M_{TOT}$

Pour les mâles :

- Indice gonado-somatique : $IGS.M = 100 * M_{TES} / M_{TOT}$
- Indice complexe spermatophorique : $ISC = 100 * M_{SCOMP} / M_{TOT}$
- Coefficient de maturité : $CM.M = 100 * (M_{TES} + M_{SCOMP}) / M_{TOT}$

Où M_OVA, M_GNID, M_COVID, M_TES, M_SCOMP et M_TOT sont les masses respectivement des ovaires, des glandes nidamentaires, du complexe oviducal, des testicules, du complexe spermatophorique et la masse totale de l'animal.

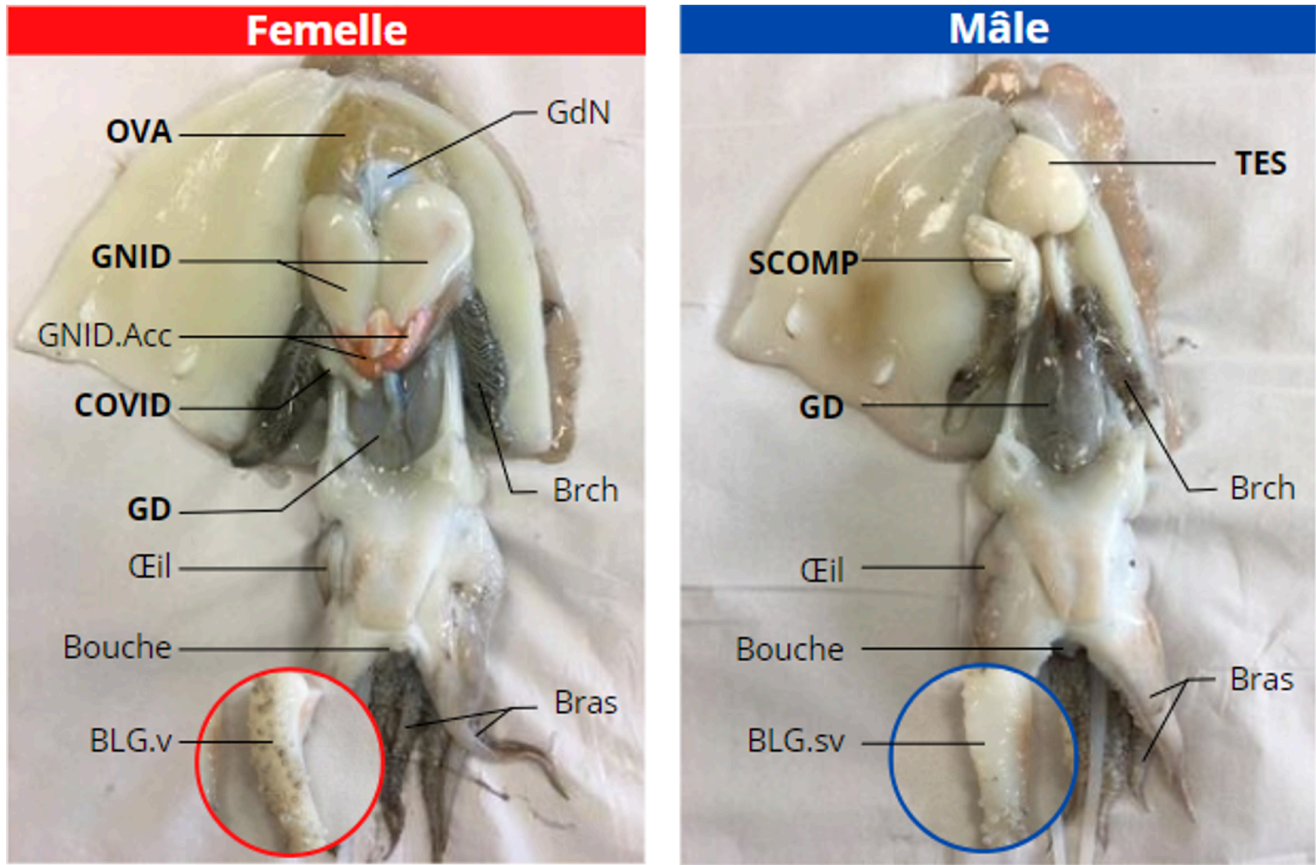


Figure 22. À gauche : Photo légendée d'une seiche commune (*Sepia officinalis*) femelle face ventrale dont la cavité palléale a été ouverte. OVA = ovaire, GNID = glandes nidamentaires, GNID.Acc = glandes nidamentaires accessoires, COVID = complexe oviducal, GD = glande digestive, BLG.v = bras latéral gauche avec ventouses, GdN = glande du noir, Brch = branchies. À droite : Photo légendée d'une seiche commune (*Sepia officinalis*) mâle face ventrale dont la cavité palléale a été ouverte et certains organes retirés pour une meilleure vision. SCOMP = complexe spermatophorique, GD = glande digestive, BLG.sv = bras latéral gauche sans ventouses, TES = testicule, Brch = branchies. ©Heudier

Tableau 3. Bilan (en nombre d'individus) des collectes réalisées sur les débarquements en criée par site (La Rochelle et Arcachon) et catégorie commerciale (T1, T2, T31, T32) sur les différentes semaines de mars à octobre 2021 pour analyses approfondies en laboratoire.

semaine	MARS		AVRIL		MAI		JUIN		JUILLET		AOÛT		SEPT		OCT	Total	
	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38		40
La Rochelle																	
T1		10		10		10		4								10	44
T2		10		10		10		9		9				5		10	63
T31				9		10		10		10				10		10	59
T32						10		10		10				16		10	56
Arcachon																	
T1		10		10													20
T2		10		10		10											30
T31				10		10		10									30
T32						10											10
Total général																312	

Analyses statistiques

L'ensemble des analyses statistiques et des représentations graphiques a été réalisé avec le logiciel R (R Core Team, 2022) à l'aide des packages sf (Pebesma, 2018), ggplot2 (Wickham, 2016), tidyverse (Wickham et al., 2019), dplyr (Wickham et al., 2023), tsibble (Wang et al., 2020), rnatualeearth (Massicote et South, 2023), rnatualearthdata (South et al., 2024), gridExtra (Auguie, 2017) et ggspatial (Dunnington, 2023).

4.3. Résultats et Discussion

Rapports de croissance en taille et en poids

À l'instar d'études menées en Manche, le long des côtes ibériques ou en Méditerranée (Dunn, 1999 ; Challier, 2005 ; Royer et al., 2006 ; Vasconcelos et al., 2018), une relation de croissance exponentielle taille-masse a été mise en évidence par les suivis des captures dans le Bassin d'Arcachon ($0.00088.ML^{2.598}$) et dans les Pertuis Charentais ($0.00037.ML^{2.753}$) (Fig. 23). Cette relation est hypo-allométrique (Huxley et Teissier, 1936) signifiant que les individus grandissent plus en taille qu'ils ne prennent en masse au cours de leur développement et de leur vie, même si une légère inflexion s'observe chez les plus grands individus en lien avec le développement pondéral des gonades (Vasconcelos et al., 2018). Par ailleurs, les paramètres de cette relation de croissance ne diffèrent pas significativement entre les deux sites (ANCOVA, $p > 0,5$), ne montrant donc pas de différence liée à la zone de capture. D'après la revue de Vasconcelos et al. (2018), la relation hypo-allométrique est très conservative pour cette espèce et ne diffère pas significativement d'une région à l'autre, suggérant la prévalence d'un déterminisme endogène sur les rapports de croissance. En revanche, à la différence de Vasconcelos et al. (2018) qui mettent en évidence une hypo-allométrie plus

prononcée chez les mâles que chez les femelles, il n'a pas été observé ici de différence significative entre les sexes (ANCOVA, $p > 0,5$), et ce quel que soit le site (Fig. 24).

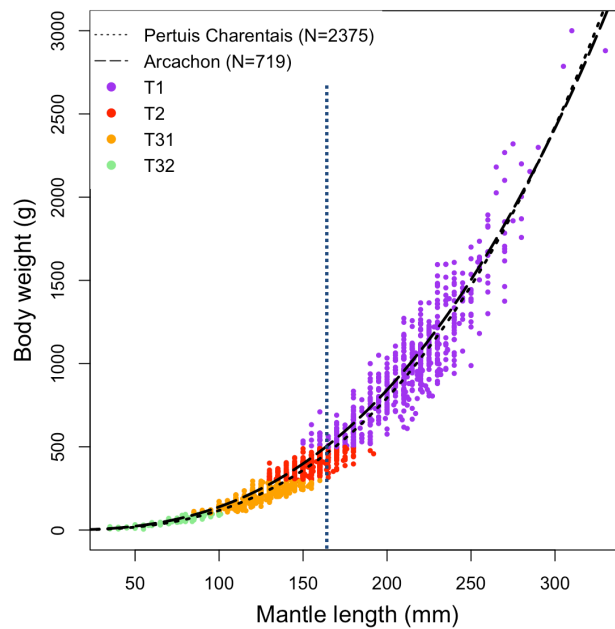


Figure 23. Croissance en taille et poids des individus capturés à dans le Bassin d’Arcachon (N = 719) et dans les Pertuis Charentais (N = 2375) pendant la phase côtière avec mise en lumière des catégories commerciales basées sur le poids T1, T2, T31, T32. La ligne verticale en pointillés indique la taille maximum (190mm) documentée pour les reproducteurs précoces GIB dans le Golfe de Gascogne (Le Goff et Daguzan, 1991 ; Gauvrit et al., 1997).

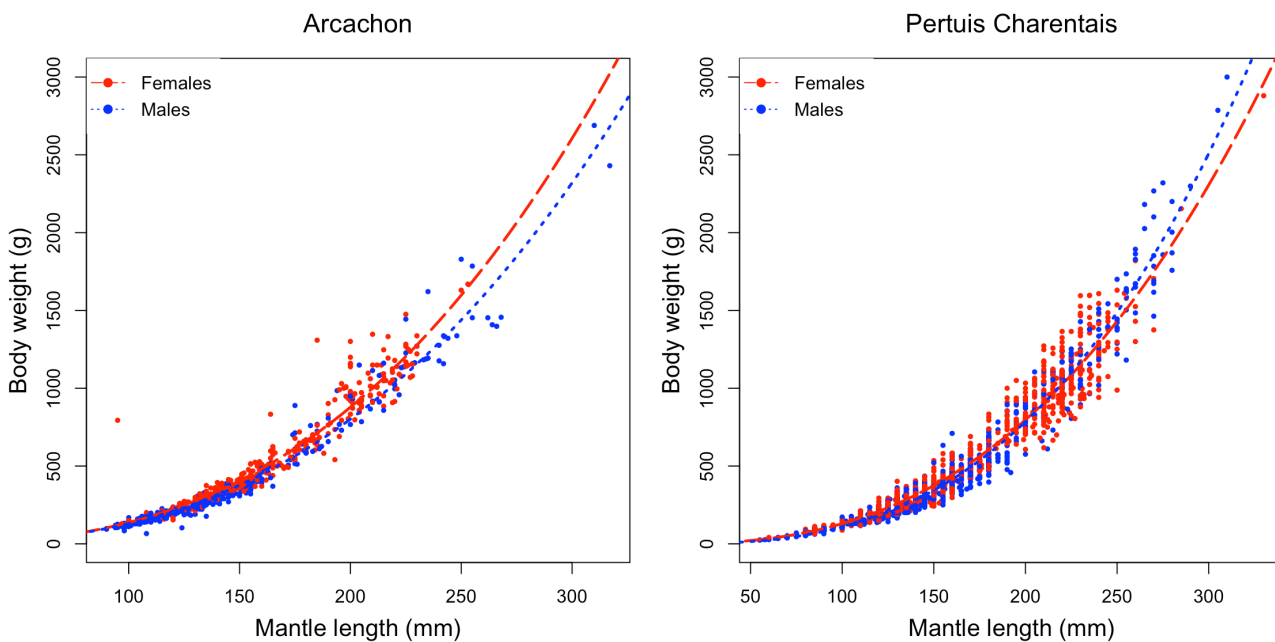


Figure 24. Croissance en taille et poids des individus matures mâles (bleu) et femelles (rouge) capturés dans le Bassin d’Arcachon (à gauche, N = 719) et dans les Pertuis Charentais (à droite, N = 2052).

Détection des stratégies de reproduction et analyses comparées entre les sites

Dans le Nord du GG, Le Goff et Daguzan (1991) et Gauvrit et al. (1997) ont rapporté que les cohortes GIB et GIIB pendant la saison de reproduction se distinguaient à 160-170mm et que les géniteurs précoces (GIB), qu'ils soient mâles ou femelles, présentaient des tailles maximales de 190mm. L'analyse modale des cohortes de géniteurs dans le Bassin d'Arcachon et les Pertuis Charentais (Fig. 25 et 26), met en évidence une rupture des fréquences à cette taille de 190mm, suggérant la présence des deux cohortes sur chacun des deux sites.

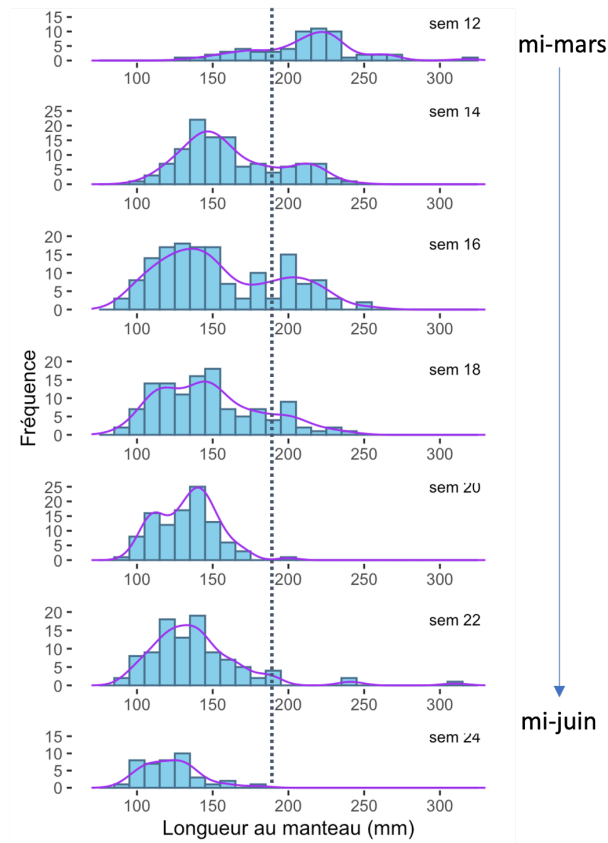


Figure 25. Histogramme et courbes de densité des fréquences de taille au manteau (mm) des seiches capturées dans le Bassin d'Arcachon de mars à juin 2021 (N = 715) toutes catégories commerciales confondues et tous engins confondus. La ligne verticale en pointillés indique la taille maximum (190mm) documentée pour les reproducteurs précoces GIB dans le Golfe de Gascogne (Le Goff et Daguzan, 1991 ; Gauvrit et al., 1997). *nb. Les individus de <100g (<~100mm) ne sont pas autorisés à la débarque à Arcachon, ils ne figurent donc pas dans les suivis.*

D'autre part, les bornes des catégories commerciales fixées telles que $T32 < 100g \leq T31 < 300g \leq T2 < 500g \leq T1$, correspondent en moyenne à des individus de taille au manteau de $T32 < 95 \pm 6,2 \text{ mm} \leq T31 < 138 \pm 6,7 \text{ mm} \leq T2 < 170 \pm 6,5 \text{ mm} \leq T1$. La taille limite de 190mm séparant les GIB et les GIIB se situe donc au-delà de la borne supérieure de la catégorie commerciale T2. Ainsi, cette étude suggère que les individus de catégorie T1 sont principalement des géniteurs tardifs (GIIB) ayant passé deux hivers en mer, et que les catégories T2 et T31 sont composées à la fois des géniteurs précoces (GIB) se reproduisant après une seule migration hivernale et des individus non-encore mûres (GIIB de l'année suivante).

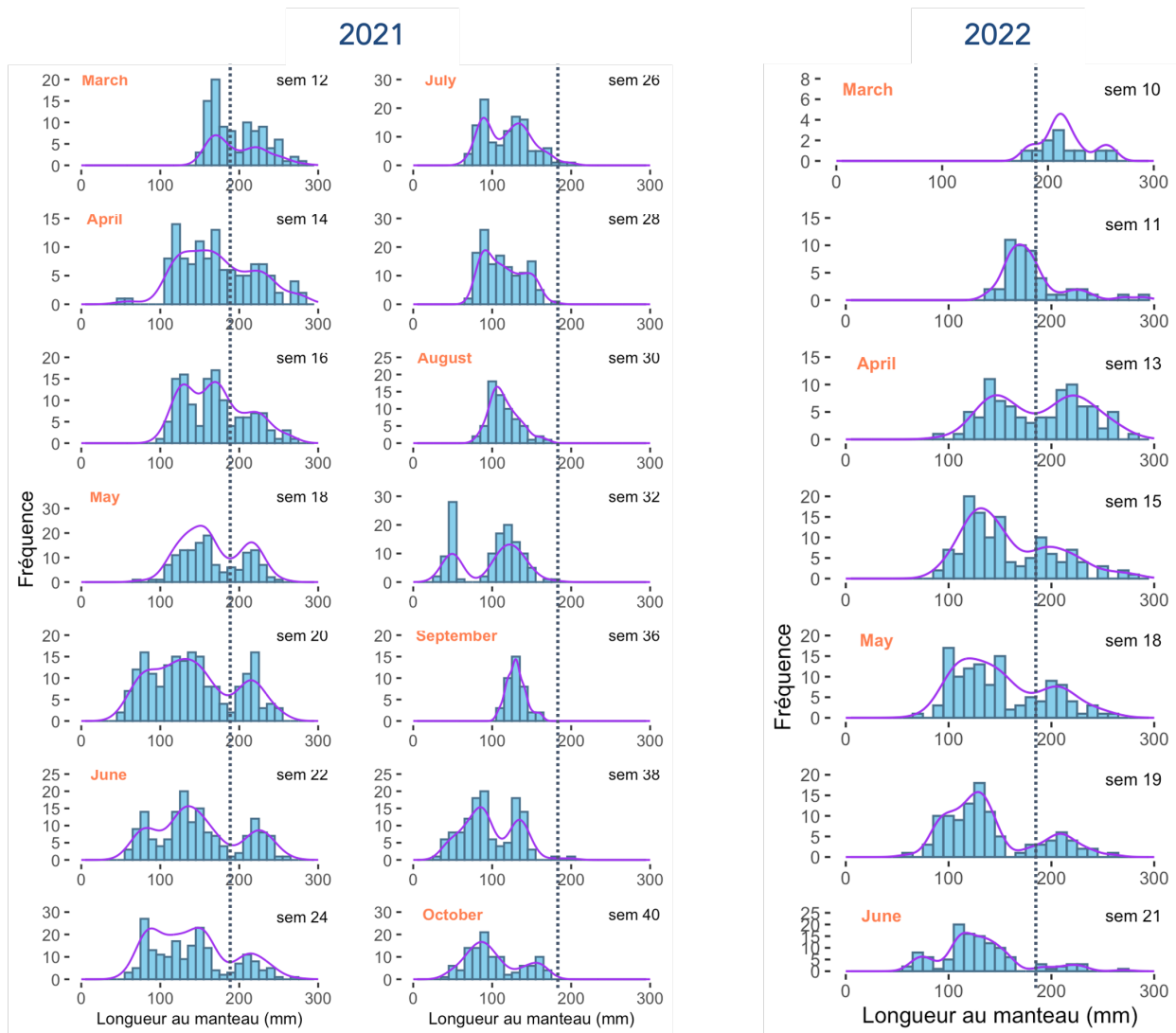


Figure 26. Histogramme et courbes de densité des fréquences de taille au manteau (mm) des seiches capturées dans les Pertuis Charentais de mars à octobre 2021 (à gauche, N = 1353) et de mars à juin 2022 (à droite, N = 589) toutes catégories commerciales confondues et tous engins confondus. Les lignes verticales en pointillés indiquent la taille maximum (190mm) documentée pour les reproducteurs précoces GIB dans le Golfe de Gascogne (Le Goff et Daguzan, 1991 ; Gauvrit et al., 1997). sem : numéro de semaine calendaire.

Les histogrammes de fréquence de taille au cours de la saison côtière dans le Bassin d’Arcachon et dans les Pertuis Charentais (Fig. 26) mettent en évidence la phénologie (chronologie) des différentes cohortes de reproducteurs (GIIB et GIB). Sur les deux sites, les GIIB sont les premiers à arriver suivis très rapidement (1 à 2 semaines plus tard dans ces suivis ; jusqu’à 1 mois dans le suivi temporel des CPUE hebdomadaires au Chapitre 3) par les GIB. Ces observations correspondent à celles faites par Le Goff et Daguzan (1991) dans le sud de la Bretagne, mentionnant un décalage entre les deux groupes. Sur les deux sites également, la cohorte de GIIB est la première à « s’épuiser ». Il existe néanmoins une différence entre les deux sites, puisque la cohorte GIIB n’est plus représentée dès le mois de mai dans le Bassin d’Arcachon alors qu’elle s’éteint plus tardivement, *i.e.* à partir de juillet, dans les Pertuis Charentais. Ces observations sont similaires à celles faites à partir des CPUE hebdomadaires au cours de l’année (Chapitre 3). Ce décalage vient appuyer

l'hypothèse selon laquelle la proportion de GIIIB et la durée de sa période de reproduction diminuerait le long de l'axe nord-sud du GG avec une population de géniteurs dominée en nombre et en période par les GIIIB dans la partie nord du GG et par les GIB dans la partie sud du GG (Le Goff et Daguzan, 1991).

Le suivi des juvéniles émergents (correspondant à la catégorie T32) a été effectué seulement la criée de La Rochelle, celle d'Arcachon n'autorisant pas le débarquement de cette catégorie. En 2021, 2 pics d'émergence des T32 ont pu être observés dans les Pertuis Charentais (Fig. 26). La durée d'incubation d'un œuf de seiche est d'environ 3 mois en conditions de températures printanières et d'environ 2 mois en conditions estivales (Richard, 1971 ; Boletzky, 1983 ; Le Goff et Daguzan, 1991). Le 1^{er} pic observé fin mai pourrait ainsi correspondre à des individus issus de la reproduction des géniteurs qui arrivent en premier sur les sites de ponte aux mois de février-mars (GIIIB surtout, mais aussi GIB). Un second pic de T32 est observé en août. Plus de 2 mois séparent le pic de présence des GIIIB de ce pic d'émergence. Ces juvéniles pourraient alors être associés à des géniteurs plus jeunes (GIB) appartenant à la catégorie T2 ou T31, se reproduisant plus tard dans la saison (Gauvrit et al., 1997).

Sexe-ratio et son évolution au cours de la saison de pêche côtière

Sur les deux sites, quelle que soit la catégorie de masse, le sexe-ratio montre une dominance de mâles en début de saison de pêche côtière puis un retour à l'équilibre suivi d'une inversion en faveur des femelles en quelques semaines (Fig. 27 et 28).

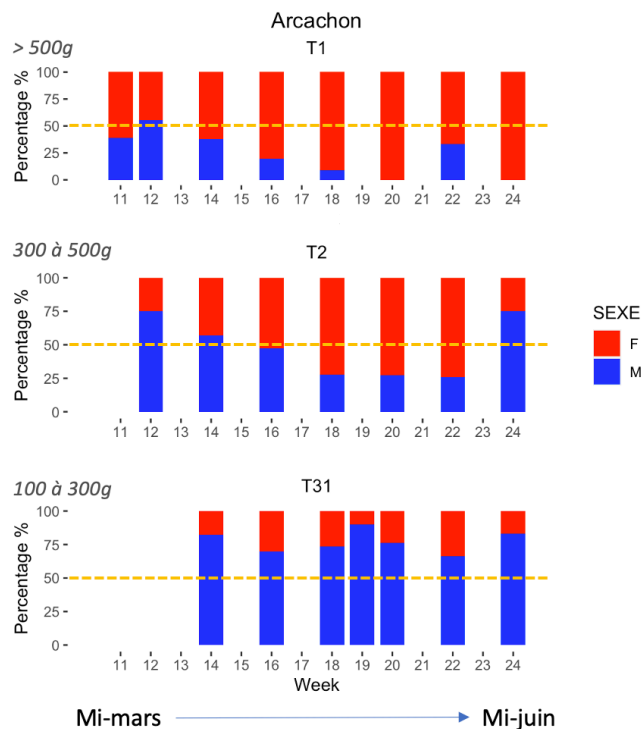


Figure 27. Proportions hebdomadaires de seiches mâles (bleu) et femelles (rouge) capturées par catégorie commerciale (T1 ≥ 500g > T2 ≥ 300g > T31 ≥ 100g) dans le Bassin d'Arcachon de mars à juin 2021. Les lignes horizontales en pointillés tracent le ratio équilibré 1:1.

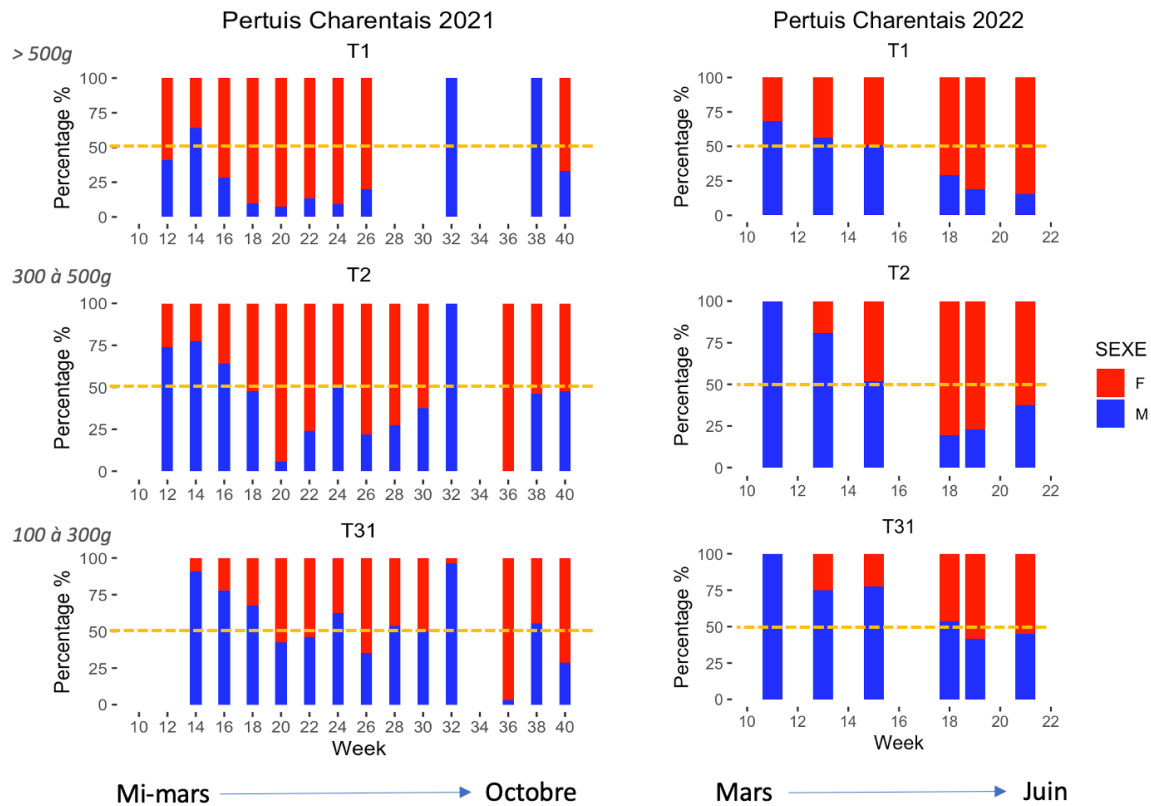


Figure 28. Proportions hebdomadaires de seiches mâles (bleu) et femelles (rouge) capturées par catégorie commerciale (T1 \geq 500g > T2 \geq 300g > T31 \geq 100g) dans les Pertuis Charentais de mars à octobre 2021 (à gauche) et de mars à juin 2022 (à droite). Les lignes horizontales en pointillés tracent le ratio équilibré 1:1.

Ces résultats suggèrent que les mâles atteignent plus précocement leur maturité sexuelle et rejoignent les zones côtières plus tôt que les femelles. Ces mêmes observations ont été faites par Le Goff et Daguzan (1991) et Gauvrit et al. (1997) dans la partie nord du Golfe de Gascogne.

Les travaux de Richard (1971) ont montré l'influence de facteurs endogènes et environnementaux sur la maturation sexuelle des mâles et des femelles. Ils ont également mis en évidence que l'importance de ces facteurs différait entre les genres. D'après ces travaux, mâles et femelles ne peuvent enclencher leur maturation sexuelle qu'à partir d'une taille critique (seuil somatique) dont la rapidité d'acquisition dépend du taux de croissance sous influence directe de la température. La taille critique observée par Gauvrit et al. (1997) était de 60mm au manteau pour les mâles et 100mm au manteau pour les femelles. De plus, Richard (1971) et Koueta et al. (1995) ont montré une plus grande sensibilité des femelles à la photopériode. Passée la taille critique, leur maturation ne débiterait en effet que lorsque la scotophase (durée de nuit) commence à dominer la photophase (durée du jour) (Richard, 1971). Ainsi, si la maturation sexuelle peut débiter chez les mâles dès l'obtention de la taille critique, elle ne peut s'engager chez les femelles que lorsque, en plus, la durée du jour passe sous les 12h (~fin septembre aux latitudes du GG).

Ces seuils permettent ainsi aux mâles GIIB d'entamer leur maturation sexuelle dès l'été précédant la reproduction, tandis que les femelles doivent attendre l'automne (Gauvrit et al., 1997). Concernant les GIB, les mâles peuvent enclencher leur maturation dès le mois de novembre, alors que les femelles l'entament vers fin décembre (Le Goff et al., 1991 ;1998). Ces décalages dans la maturation se répercutent sur les périodes de migration vers la côte. Qu'il s'agisse des GIB ou des GIIB, les femelles colonisent donc les sites de reproduction côtiers plus tardivement que les mâles, expliquant l'évolution temporelle observée du sexe-ratio. Également, en raison de leur maturation plus précoce, les mâles se reproduisent à des tailles et des masses inférieures à celles des femelles (Gauvrit et al., 1997) expliquant la prévalence des femelles dans la catégorie T1 et celle des mâles dans la catégorie T31 (Laptikhovsky et al., 2024). Ainsi, les reproducteurs tardifs (GIIB) sont d'avantage des femelles de masse élevée, et les reproducteurs précoces (GIB) sont d'avantage des mâles de masse inférieure.

Fécondité des femelles

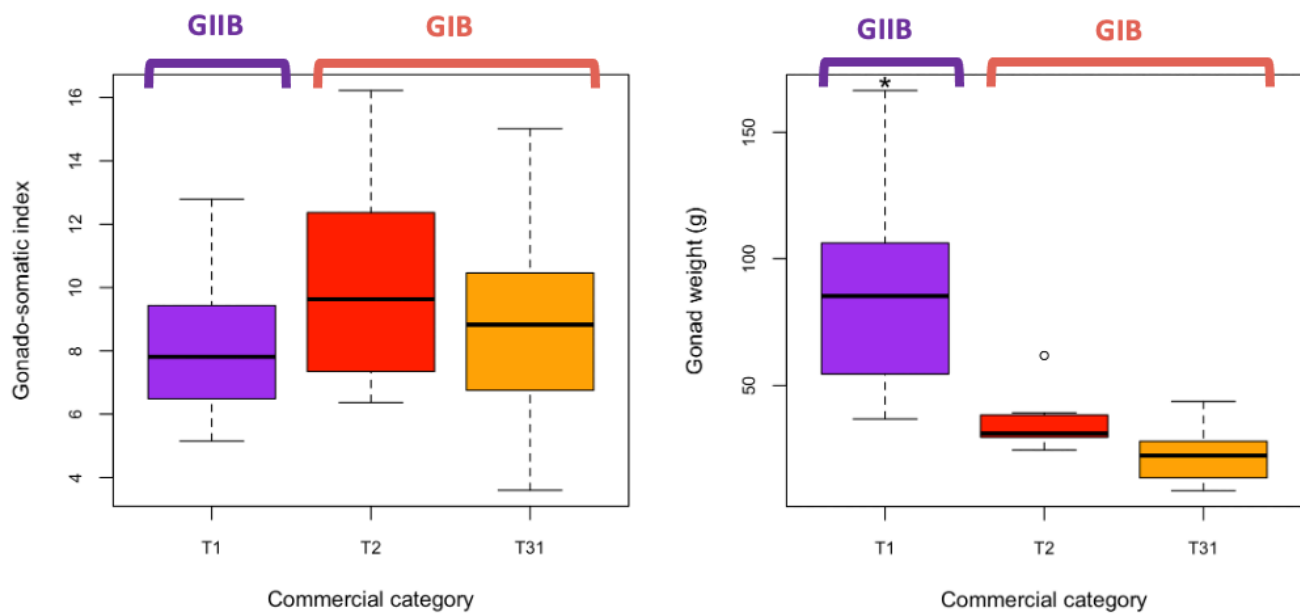


Figure 29. Indices gonado-somatiques (à gauche) et poids frais de l'ovaire en grammes (à droite) des seiches femelles matures capturées dans le Bassin d'Arcachon en 2021 par catégorie commerciale. Les groupes d'âge à la reproduction GIB et GIIB sont figurés. * différence statistique significative au seuil alpha de 0,0001.

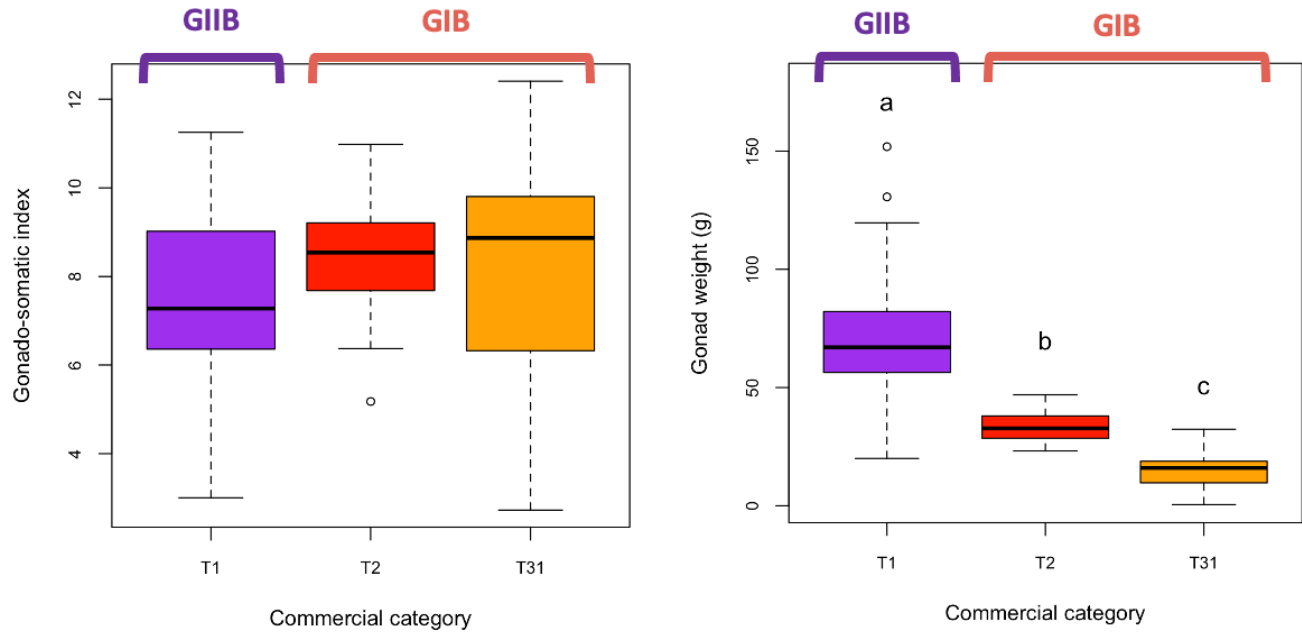


Figure 30. Indices gonado-somatiques (à gauche) et poids frais de l’ovaire en grammes (à droite) des seiches femelles mûres capturées dans les Pertuis Charentais en 2021 par catégorie commerciale. Les groupes d’âge à la reproduction GIB et GIIB sont figurés. ^{a,b,c} Différence statistique significative au seuil alpha de 0,01.

L’étude de la fécondité des femelles et des mâles a été réalisée en détails dans le rapport de stage de M1 de Mickaël Heudier (2021). Au regard des résultats, et pour plus de clarté, le présent rapport se concentre sur 2 indices de fécondité chez les femelles uniquement.

L’interprétation des indices gonado-somatiques peut s’avérer délicate. En effet, il faut bien différencier la fécondité absolue et la fécondité relative à la masse du corps. En ce qui concerne les indices de fécondité relative chez les femelles, les indices gonado-somatiques calculés dans cette étude s’avèrent similaires entre les reproductrices précoces (GIB) et les reproductrices tardives (GIIB) (Fig. 29 et 30). Ces résultats, en accord avec Gauvrit et al. (1997), indiquent que pour une même masse et taille, les femelles à reproduction précoce produisent autant d’œufs que les génitrices tardives. Néanmoins, à l’image de ce qui a été observé dans cette étude, la masse de l’ovaire ainsi que le nombre d’ovocytes produits est en lien étroit avec la taille et la masse totale des seiches (Boletzky, 1983 ; Mangold, 1966 ; Gauvrit et al., 1997 ; Fig. 29 et 30). De ce fait, les génitrices tardives (GIIB), parce qu’elles sont plus grandes et massives lorsqu’elles atteignent leur maturité sexuelle, produisent, dans l’absolu, plus d’œufs que les génitrices précoces (GIB). Ainsi, si, proportionnellement à leur taille, les reproductrices précoces (GIB) produisent autant d’œufs que les génitrices tardives (GIIB), le potentiel reproducteur individuel est plus élevé chez les GIIB au vu de leur masse supérieure à maturité (Bloor et al., 2013).

Cette étude confirme que la dynamique de la seiche commune *Sepia officinalis* dans le GG est influencée par l’équilibre entre deux stratégies de reproduction, GIB et GIIB, qui tend à favoriser une prépondérance

des GIB vers le sud tant en quantité qu'en durée de période de reproduction. En Bretagne sud, Gauvrit et al. (1997) ont observé que le pic de ponte principal, assuré par les reproducteurs de deux ans (GII B), se produit de mars à mai. Les GIB, qui accomplissent leur cycle en un an, y arrivent 3 à 10 semaines plus tard (Gauvrit et al., 1997 ; présente étude) et produisent des juvéniles qui éclosent plus tardivement (Le Goff et Daguzan, 1991). Une fois éclos, la croissance somatique des juvéniles est fortement corrélée aux conditions thermiques rencontrées dans les nurseries (Forsythe et al., 1994), mais aussi à la disponibilité de la nourriture (Forsythe et al., 2002). Les œufs pondus tôt dans la saison, qui se développent plus longtemps dans l'eau froide, éclosent dans des conditions optimales en début d'été, trouvant des sources de proies adaptées tout au long de la saison. En revanche, les œufs pondus plus tard dans la saison de reproduction rencontrent des températures d'incubation plus chaudes, se développent plus rapidement, mais produisent des plus petits juvéniles à l'éclosion (potentiellement désavantagés en termes de potentiel de survie), qui émergent également dans des conditions environnementales favorables, mais pour une période plus courte avec une communauté de proies différente (Coma et al., 2000). Sur ces bases, Gauvrit et al. (1997) ont émis l'hypothèse que les premières pontes réalisées par les femelles GII B produiraient les GIB de l'année suivante, tandis que les GIB à la ponte plus tardive engendreraient des individus à long cycle (GII B). Cependant, cette présente étude suggère que pour des localités plus méridionales comme les Pertuis Charentais et le Bassin d'Arcachon, une importante proportion des GIB pourrait se reproduire aussi tôt dans la saison que les GII B et contribuerait aussi à générer la cohorte GIB de l'année suivante. Cette superposition des deux stratégies témoigne de la bascule entre la stratégie septentrionale du cycle de 2 ans et la stratégie méridionale du cycle d'1 an.

Par ailleurs, la phénologie (pontes précoces ou tardives) mais aussi la stratégie de reproduction parentale (plus ou moins féconde) influence directement la croissance et la trajectoire reproductive de la descendance (Bloor et al., 2013). Certaines études montrent d'ailleurs que l'intensité du recrutement dépend davantage de l'influence des traits des géniteurs (associés à leur stratégie) sur les jeunes stades de vie que de la biomasse totale des reproducteurs (Challier, 2005 ; Gras et al., 2014). En effet, l'investissement maternel, comme la taille des œufs, affecte directement la survie et les performances écologiques des descendants (Boletzky, 1983 ; 1987 ; Bloor et al., 2013). Les grandes femelles (GII B) fournissent des œufs avec des sacs vitellins plus importants, ce qui conduit à des juvéniles plus grands ayant de meilleures chances de survie (Boletzky, 1983 ; Bloor et al., 2013). Ces descendants sont notamment mieux équipés pour sécuriser des sources alimentaires et chasser des proies plus diversifiées (Blanc et Daguzan, 2000). Ceci leur permettrait d'atteindre rapidement la maturité sexuelle pour se reproduire comme GIB. Ainsi, même si les femelles GII B et une partie des GIB sont susceptibles de produire des pontes synchrones en début de saison, il est probable qu'elles génèrent des descendants de qualité et de probabilité de survie contrastées. En conséquence, il semble plus probable que les descendants des GII B soient en capacité d'atteindre la taille critique pour la maturation avant la fin de l'année pour devenir reproducteurs dès l'année suivante en tant que GIB (Bloor et al., 2013). A l'inverse, les juvéniles issus des reproductions précoces des GIB ou éclos plus tard dans la saison s'inscriraient davantage sur une trajectoire d'un cycle en deux ans (Le Goff et Daguzan,

1991 ; Gauvrit et al., 1997). Les femelles GIB seraient donc garantes d'un plus fort potentiel de renouvellement de la ressource.

Néanmoins, comme en témoigne la différence de phénologie entre le sud Bretagne, les Pertuis Charentais et le Bassin d'Arcachon, la période de reproduction des GIB se raccourcit en allant vers le sud tandis que la période de reproduction des GIB s'allonge (Guerra et Castro, 1988 ; présente étude). Bien que la fécondité des femelles et la qualité des juvéniles que la population produit tendraient à diminuer vers le sud, cette diminution pourrait être compensée par un allongement de la saison de reproduction couplée à une augmentation du nombre de reproductrices GIB dont la probabilité de survie à 1 an est supérieure à celles des GIB qui réalisent deux migrations hivernales (Challier et al., 2005 ; Bloor et al., 2013). Le mécanisme à l'œuvre sur l'axe latitudinal de répartition se conformerait alors à la théorie du gradient des compromis physiologiques (McArthur et Wilson, 1967 ; Pianka, 1970 ; Winemiller, 2005) entre production faible sur une courte période de descendants de qualité et production importante sur une plus longue période de descendants de moindre qualité sous déterminisme endogène et environnemental (Tuljapurkar & Caswell 1997 ; Bloor et al., 2013). La fécondité potentielle de la population pourrait alors être stabilisée du nord au sud avec un enjeu porté davantage au nord sur la survie des GIB jusqu'à la maturité et au sud sur le succès du recrutement des futurs GIB.

5. Conclusion générale et perspectives

La seiche commune *Sepia officinalis* est l'un des céphalopodes les plus exploités en Europe. Paradoxalement, les données de suivi scientifiques sont insuffisantes pour évaluer son statut sur son aire de répartition centrale, le Golfe de Gascogne. Ce projet visait à améliorer les connaissances sur l'espèce et la ressource seiche commune *Sepia officinalis* dans le Golfe de Gascogne (Fig. 5) au travers de 3 actions. (1) Décrire la structure génétique de la seiche commune dans le GG et interroger son isolement génétique avec les aires de distribution adjacentes (Mer Manche et Péninsule ibérique atlantique). (2) Explorer la structure et la phénologie de la part de la population exploitée dans le GG et l'évolution de ces variables au cours de la dernière décennie. (3) Caractériser les traits et les stratégies de vie des géniteurs exploités sur deux zones côtières d'importance majeure pour la reproduction dans le GG que sont les Pertuis Charentais et le Bassin d'Arcachon, et les comparer avec des études antérieures en Bretagne sud.

- En premier lieu, aucune structure génétique n'a été détectée au sein de l'ensemble Mer Manche – Golfe de Gascogne (MM-GG), celui-ci s'isolant par ailleurs du sud de la péninsule ibérique. Ces résultats n'excluent pas l'existence de populations avec des dynamiques propres mais plaident en faveur d'échanges suffisamment importants entre ces populations. L'hypothèse privilégiée pour expliquer cette absence de structure est un mélange des individus sur les zones d'hivernage au large ou lors des migrations automnales au large ou printanières à la côte. Alors que les marqueurs moléculaires détectent généralement des modèles intergénérationnels de structuration, des traceurs et marqueurs pourraient aussi être utilisés comme approches complémentaires afin d'étudier l'origine des individus présents au sein des zones de regroupement hivernaux couplée à l'évaluation de leur maturité sexuelle et de leurs stratégies reproductives.
- Dans un deuxième temps, les données de captures nationales ont été utilisées afin d'analyser les caractéristiques spatio-temporelles de la ressource à l'échelle du GG et aux échelles plus restreintes des trois principales zones côtières de reproduction et nurseries, *i.e.* Morbihan, Pertuis Charentais et Bassin d'Arcachon. Les données de captures révèlent des fluctuations saisonnières et interannuelles sur la dernière décennie mais avec des tendances à la diminution des captures relatives à l'effort. Notamment, cette tendance s'explique par une diminution des volumes maximums capturés à la côte de T1 et T2, c'est à dire les individus d'un à deux ans, matures ou en cours de maturation sexuelle, ayant effectué au moins une migration hivernale. Au contraire, les captures de T3 ont montré une tendance à l'augmentation à l'échelle du GG, dans le Morbihan et dans les Pertuis Charentais. Dans la zone du Bassin d'Arcachon, les captures de T3 ont paradoxalement diminué sur cette même période, posant la question d'un potentiel effet du rapport de dominance entre GIB et GIIB sur ce site et possiblement de l'efficacité du Bassin comme zone de reproduction et de nurserie favorable au recrutement des juvéniles.

- L'étude des géniteurs sur les trois principales zones de reproduction du GG (en associant les travaux de Gauvrit et al., 1997 et la présente étude) a démontré la co-occurrence des deux stratégies de vie (1 an - GIB et 2 ans - GIIIB), avec une limite maximale de GIB à ~190 mm. Les GIIIB correspondant à la majorité des T1 (ou UE10), sont dominés par des femelles de taille, poids et fécondité potentielle plus importants, qui arrivent en premier à la côte au printemps. Toutefois ils se reproduisent et sont présents sur une période plus courte au Sud (Arcachon) qu'au Nord (Morbihan) du GG. Les GIB sont distribués dans la catégorie T2 (UE20) avec des individus matures dont le sexe ratio est équilibré, et dans la catégorie T31 (UE30) avec majoritairement des petits mâles. Les GIB arrivent à la côte quasi-simultanément avec les GIIIB dans le Bassin d'Arcachon (décalage < 1 semaine) mais présentent un décalage de ~2 semaines dans les Pertuis et jusqu'à 3 semaines dans le Morbihan selon Gauvrit et al., 1997. Ce décalage des phénologies d'arrivée de T1 et T2 est aussi retrouvée à travers l'étude des captures côtières sur la période 2010-2022 (données DPMA). Toutefois, les modes de CPUE des T1 et T2 sont simultanés à Arcachon et sont décalés d'~1,5 mois dans les Pertuis. Les T2 quasiment absentes en Morbihan pendant le printemps n'apparaissent que 3 mois plus tard dans les captures, confirmant que le gradient nord-sud au sein du GG est suffisant pour moduler la coexistence des deux stratégies (GIB et GIIIB) et les phénologies d'arrivée sur les zones de reproduction.

L'ensemble des résultats présentés dans cette étude sont à mettre en perspectives du changement climatique (IPCC, 2022). Schickele et al. (2021) puis Fernandes Guerreiro et al. (2023) ont exploré l'impact du réchauffement des océans sur la distribution géographique des céphalopodes d'Europe et des habitats favorables pour neuf espèces de seiches à travers le monde dont *Sepia officinalis*. Ces travaux suggèrent que selon les scénarios du Groupe International d'Experts sur le Changement climatique (GIEC) et l'horizon considéré, la distribution de la seiche commune sera modifiée et s'étendra davantage vers le nord tout en conservant sa distribution méridionale (Fig. 31 et 32). Gras et al. en 2016 puis Laptikhovsky et al. en 2024 ont mis en évidence l'apparition récente et significative (15-20% de la population) de GIB dans les eaux septentrionales de la Manche. La température environnementale est un facteur clef influençant les traits d'histoire de vie des céphalopodes (Pecl et Jackson, 2008). Chez la seiche commune, son influence a notamment été démontrée sur la durée du développement embryonnaire (Boletzky, 1983), la taille à l'éclosion (Bouchaud et Daguzan, 1989 ; Blanc et Daguzan, 2000), le taux de croissance (Forsythe et al., 2002) et la phénologie des migrations (Bouchaud-Camou et Boismery, 1991). Si les deux stratégies de cycle de vie sont aujourd'hui co-occurentes sur les 3 zones côtières étudiées du GG, cette étude a montré l'existence gradient latitudinal dans leur représentation et leurs caractéristiques. En combinant l'ensemble des connaissances, des récentes observations et des projections dans le cadre du réchauffement des océans, il semble probable que la stratégie GIIIB tende à se raréfier voire disparaisse des localités méridionales du GG (Bassin d'Arcachon, et plus tardivement Pertuis Charentais) au profit de la seule stratégie GIB, à l'image des populations méditerranéennes (Bouchaud et Daguzan, 1989). Un raccourcissement des cycles dans le GG pourrait alors induire une diminution des flux de gènes, augmentant la probabilité d'une structuration génétique significative telle que rencontrée en Méditerranée (Pérez-Losada et al., 2002, 2007 ; Drabkova et al., 2019).

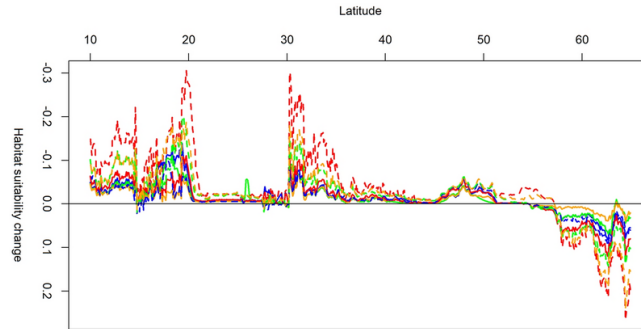


Figure 31. Taux moyen de modification des habitats favorables pour la seiche commune *Sepia officinalis* pour chaque latitude de son aire de répartition actuelle sous l'effet du changement climatique (IPCC, 2022). Les différents horizons temporels sont représentés dans les simulations comme suit : lignes continues (2050) ; lignes pointillées (2100). Les scénarios RCP sont représentés en bleu (RCP 2.6), vert (RCP 4.5), orange (RCP 6.0) et rouge (RCP 8.5). source Fernandes Guerreiro et al. (2023).

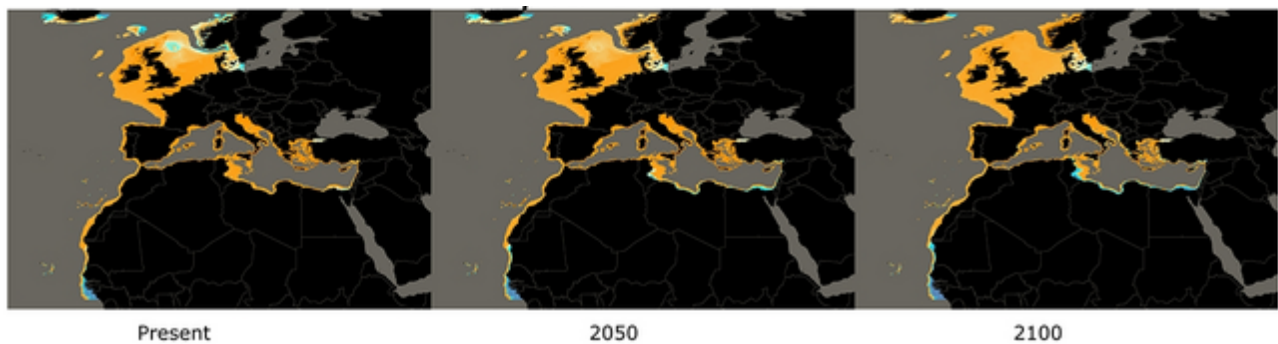


Figure 32. Distribution des habitats favorables à la seiche commune *Sepia officinalis* actuellement, en 2050 et en 2100 sous l'effet du changement climatique (IPCC, 2022) selon le scénario RCP 8.5. Map source QGIS. source Fernandes Guerreiro et al. (2023).

Dans cette perspective, il apparaît crucial d'encourager l'acquisition de connaissances régionales vers les principaux déterminismes de la réussite du cycle de vie des céphalopodes. Ainsi, la poursuite de la dynamique d'étude sur la qualité (abiotique, trophique, toxicologique) des zones côtières pour le succès du recrutement est incontournable (Lacoue-Labarthe et al., 2010, 2016 ; Le Pabic et al., 2015; Blanc et Daguzan, 2000 ; Zumholz et al., 2007b). Mais également, une attention particulière devrait être portée sur les zones d'hivernage au large. Leurs positions, leurs rôles dans les flux d'individus entre les localités côtières, l'influence de leurs caractéristiques environnementales sur le succès de la maturation et de la reproduction à la côte et leur sensibilité au changement climatique sont autant de connaissances encore trop lacunaires en vue de globaliser la compréhension de la dynamique de la population de seiche commune dans le GG (Rodhouse et al., 2014 ; Laptikhovsky et al., 2024).

6. Références bibliographiques

- Aleman, J., Rivot, E., Foucher, E., Vigneau, J., Robin, J.-P. (2017). A Bayesian two-stage biomass model for stock assessment of data-limited species: An application to cuttlefish (*Sepia officinalis*) in the English Channel. *Fisheries Research*, **188**, 81-90. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.03.010>
- Alglave, B., Olmos, M., Casemajor, J., Etienne, M.-P., Rivot, E., Woillez, M., Vermard, Y. (2023). Investigating fish reproduction phenology and essential habitats by identifying the main spatio-temporal patterns of fish distribution. *ICES Journal of Marine Science*, fsae099. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsae099>
- Allendorf, F., Hohenlohe, P., Luikart, G. (2010). Genomics and the future of conservation genetics. *Nat Rev Genet* 11, 697–709. <https://doi.org/10.1038/nrg2844>
- Auguie, B. (2017). *gridExtra: Miscellaneous Functions for "Grid" Graphics*. R package version 2.3. <https://CRAN.R-project.org/package=gridExtra>
- Baird, N.A., Etter, P.D., Atwood, T.S., Currey, M.C., Shiver, A.L., Lewis, Z.A., Selker, E.U., Cresko, W.A., Johnson, E.A. (2008). Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. *PLoS ONE* 3, e3376.
- Barrett, C. J., Bensbai, J., Broadhurst, M. K., Bustamante, P., Clark, R., Cooke, G. M., Di Cosmo, A., Drerup, C., Escolar, O., Fernández-Álvarez, F. A., ... others. (2022). Cuttlefish conservation: a global review of methods to ameliorate unwanted fishing mortality and other anthropogenic threats to sustainability. *ICES Journal of Marine Science*, 79(10), 2579–2596. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac200>
- Blanc, A., Daguzan, J. (2000). Diet and feeding of the cuttlefish *Sepia officinalis* L. (Cephalopoda, Sepiidae) in the Bay of Biscay. *J Mar Biol Assoc U K* 80, 1137-1138.
- Bloor, I.S.M., Attrill, M.J., Jackson, E.L. (2013). A review of the factors influencing the behavior, distribution, and abundance of the European cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Adv Mar Biol* 65, 1-65.
- Boletzky, S.V. (1983). Cephalopod life cycle. In: Boyle, P.R. (ed.), *Cephalopod Life Cycles* Vol. I. Academic Press, London.
- Boletzky, S.V. (1987). Embryonic phase in cephalopod mollusks. *Bull Mar Sci* 40, 382-387.
- Boucaud-Camou, E., Boismery, J. (1991). The ecology of cuttlefish *Sepia officinalis* in the English Channel. In: Boucaud-Camou, E. (ed.), *The Cuttlefish*, Centre de publication de l'Université de Caen, Caen.
- Bouchaud, O., Daguzan, J. (1989). Energetic costs of egg-laying in the cuttlefish *Sepia officinalis*. *Haliotis* 19, 189-200.
- Boyle, P.R., Boletzky, S.V. (1996). Cephalopod populations: definition and dynamics. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 351, 985-1002.
- Catchen, J., Hohenlohe, P.A., Bassham, S., Amores, A., Cresko, W.A. (2013). Stacks: an analysis tool set for population genomics. *Mol Ecol* **22**, 3124–3140. <https://doi.org/10.1111/mec.12354>
- Challier, L. (2005). Biologie de la reproduction et de la croissance de la seiche commune (*Sepia officinalis* L.) dans la Manche: variabilité, processus sous-jacents et impact sur la dynamique de la population. PhD Thesis, Université de Caen Basse-Normandie, Caen.
- Challier, L., Dunn, M.R., Robin, J.P. (2005). Trends in age-at-maturity and recruitment of cuttlefish *Sepia officinalis* in the English Channel. *ICES J Mar Sci* 62, 1671-1682.
- Chittaro, P.M., Hogan, J.D. (2013). Patterns of spatial variability in the early life-history characteristics of coral reef fishes. *Coral Reefs* 32, 341-354.
- Coma, R., Ribes, M., Gili, J.M., Zabala, M. (2000). Seasonality in coastal benthic ecosystems. *Trends Ecol Evolut* 15(11), 448-453.
- Denis, V., Robin, J.P. (2001). Present status of the French Atlantic fishery for cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Fish Res* 52, 11-22.

- Drábková, M., Jachníková, N., Tým, T., Štefka, J., et al. (2019). Population co-divergence in common cuttlefish (*Sepia officinalis*) and its dicyemid parasite in the Mediterranean Sea. *Sci Rep* **9**(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50555-9>
- Dunn, M.R. (1999). Aspects of the stock dynamics and exploitation of cuttlefish, *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758) in the English Channel. *Fish Res* **40**, 277-293.
- Dunnington, D. (2023). *ggspatial: Spatial Data Framework for ggplot2*. R package version 1.1.9. <https://CRAN.R-project.org/package=ggspatial>
- Ezzedine-Najai, S. (1997). Tagging of the cuttlefish, *Sepia officinalis* L. (Cephalopoda: Decapoda), in the Gulf of Tunis. *Scientia Marina*, **61**(4), 437-442.
- Fernandes Guerreiro, F.M., Oliveira Borges, F., Pereira Santos, C., Rosa, R. (2023). Future distribution patterns of nine cuttlefish species under climate change. *Mar Biol* **170**, 159. <https://doi.org/10.1007/s00227-023-04310-4>
- Feyrer, F., Hobbs, J., Baerwald, M., Sommer, T., Yin, Q.-z., Clark, K., May, B., Bennett, W. (2011). Otolith microchemistry provides information complementary to microsatellite DNA for a migratory fish. *Trans Am Fish Soc* **140**, 1–11. <https://doi.org/10.1577/T06-044.1>
- Forsythe, J.W., Walsh, L.S., Turk, P.E., Lee, P.G. (1994). Growth of the cuttlefish *Sepia officinalis* (Mollusca: Cephalopoda) in the laboratory. *J Zool* **233**, 175-192.
- Forsythe, J.W., DeRusha, R.H., Hanlon, R.T. (2002). Growth, reproduction, and lifespan of *Sepia officinalis* (Mollusca: Cephalopoda) cultured through seven consecutive generations. *J Exp Mar Biol Ecol* **269**, 173-185.
- Frisk, M.G., Miller, T.J., Martell, S.J.D., Sosebee, K.A. (2014). Moving beyond biological reference points: the importance of considering fishery selectivity and life history trade-offs in fisheries management. *Fish and Fisheries* **15**, 242-254.
- Funk, W.C., McKay, J.K., Hohenlohe, P.A., Allendorf, F.W. (2012). Harnessing genomics for delineating conservation units. *Trends Ecol Evolut* **27**(9), 489-496.
- Gabr, H.R., Hanlon, R.T., El-Etreby, S.G., Hanafy, M.H. (1998). Life cycle, growth and reproductive biology of the cuttlefish, *Sepia dollfusi*, in the Suez Canal. *Fish Res* **36**, 99-115.
- Gandra, M., Assis, J., Martins, M.R., Abecasis, D. (2021). Reduced global genetic differentiation of exploited marine fish species. *Mol Biol Evol* **38**(4), 1402–1412. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa299>
- Gascuel, D. (2023). *La pêchéologie – Manifeste pour une pêche vraiment durable*. Quae (eds), 96pp.
- Garza-Ocañas, F. (2023). Sustainable management of resources. *Springer Nature*. <https://doi.org/10.1007/978-3-031-33394-1>
- Gauvrit, E., Le Goff, R., Daguzan, J. (1997). Reproductive cycle of the cuttlefish, *Sepia officinalis* (L.) in the northern part of the Bay of Biscay. *Journal of Molluscan Studies* **63**, 19-28.
- Gi Jeon, K. (1981). *Etude des populations de seiche (Sepia officinalis L.) du golfe de Gascogne*. Fra. Th. 3° Cycle Oceano, Nantes, 272 pp.
- Gillanders, B. M., Wilkinson, L. M., Munro, A. R., de Vries, M. C. (2013). Statolith chemistry of two life history stages of cuttlefish: Effects of temperature and seawater trace element concentration. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **102**, 153-164. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2012.10.005>
- Gras, M., Roel, B.A., Coppin, F., Foucher, E., Dunn, M.R., Robin, J.P. (2014). Combined approaches to enhance management advice for the English Channel cuttlefish fishery. *ICES J Mar Sci* **71**, 2457-2468.
- Gras, M., Roel, B.A., Coppin, F., Foucher, E., Royer, J., Robin, J.P. (2016). Management of the English Channel cuttlefish fishery – putting biology, exploitation strategies and modeling in a common perspective. *J Mar Biol Assoc U K* **96**, 167-176.

- Guérault, D., Desauvay, Y., Le Pape, O., Dupouy, H. (1996). Fluctuations in recruitment and distribution of common sole (*Solea solea*) in the Bay of Biscay. [Online]. Available at: <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/4228/>
- Guerra, A. (2006). Ecology of cephalopod molluscs in the Atlantic Ocean. *Vie Milieu* 56, 97-107.
- Guerra, A., Castro, B.G. (1988). On the life history of *Sepia hierredda* Rang, 1837 (Cephalopoda: Sepiidae) in the Gulf of Guinea. *Cah Biol Mar* 29, 395-405.
- Hobson, K.A. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* 120, 314-326.
- Huxley, J.S., Teissier, G. (1936). Terminology of relative growth. *Nature* 137(3471), 780-781. <https://doi.org/10.1038/137780b0>
- ICES. (2013, 2015, 2017, 2022, 2024). ICES Working Group on Cephalopod Fisheries and Life History (WGCEPH) annual reports <https://doi.org/10.17895/ices.pub.21976718>; <https://doi.org/10.17895/ices.pub.26048101>.
- Ifremer, Système d'informations halieutiques. (2024). Flotte de la façade Atlantique 2022; synthèse des flottilles de pêche. Available at: <https://archimer.ifremer.fr/doc/00874/4/98637>
- IPCC. (2022). The ocean and cryosphere in a changing climate: special report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jereb, P., Allcock, A. L., Piatkowski, E. L. U., Hastie, L. C., et al. (2015). Cephalopod biology and fisheries in Europe: II. Species Accounts. ICES Cooperative Research Reports. Available at: https://ices-library.figshare.com/articles/Cephalopod_biology_and_fisheries_in_Europe_II_Species_accounts/14939138
- Koueta, N., Boucaud-Camou, E., Renou, A.M. (1995). Seasonal change in gonadotropic mitogenic activity of the optic gland of the cuttlefish *Sepia officinalis* L. during sexual maturation. *Journal of the Marine Biological Association*, 75, 391-404
- Lacoue-Labarthe, T., Warnau, M., Oberhänsli, F., Teysié, J. L., Jeffree, R., & Bustamante, P. (2010). Bioaccumulation of radionuclides in the cuttlefish *Sepia officinalis* from seawater and food pathways. *ICES Journal of Marine Science*, 67(7), 1517–1523. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq037>
- Lacoue-Labarthe, T., Metian, M., Auffret, M., Bustamante, P., Oberhänsli, F., & Warnau, M. (2016). Toxicity assessment of uranium in the early-life stages of the cuttlefish *Sepia officinalis*. *Vie Milieu*, 66(1), 61-66.
- Laptikhovskiy, V., Salman, A., Onsoy, B., Katagan, T. (2003). Fecundity of the common cuttlefish, *Sepia officinalis* L. (Cephalopoda, Sepiidae): A new look at an old problem. *Scientia Marina*, 67(3), 279-284
- Laptikhovskiy, V., Barrett, C. J., Barry, P. J., Firmin, C., MacLeod, E., Stott, S., Vieira, R. (2024). The climate-induced changes in the life history of the common cuttlefish in the English Channel. *Marine Ecology*, Early View. <https://doi.org/10.1111/maec.12810>
- Le Goff, R., Daguzan, J. (1991). Influence of temperature on the embryonic development of the cuttlefish *Sepia officinalis* (L.) in the English Channel. *Bull Mar Sci* 49, 341-348.
- Le Goff, R., Daguzan, J., Richard, A. (1998). Growth and reproduction of the cuttlefish *Sepia officinalis* (L.) in Brittany. *J Molluscan Stud* 64, 183-193.
- Le Pabic, C., Lacoue-Labarthe, T., Martin, S., Auffret, P., Le Goff, R., Bustamante, P. (2015). Impacts of ocean acidification on the development and physiology of juvenile cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Aquat Toxicol* 159, 23-35.
- MacArthur, R., Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Mangold, K. (1966). *Sepia officinalis* de la mer Catalane. *Vie et milieu*, 17(2A), 961-1012.
- Martin, J., Daverat, F., Pécheyran, C., Als, T. D., Feunteun, E., Réveillac, E. (2010). An otolith microchemistry study of possible relationships between the origins of leptocephali of European eels in the Sargasso Sea and the continental destinations and relative migration success of glass eels. *Ecol Freshw Fish* 19, 367-378. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00444.x>

- Massicotte, P., South, A. (2023). *rnaturalearth: World Map Data from Natural Earth*. R package version 0.1.0. <https://CRAN.R-project.org/package=rnaturalearth>
- Mills, L.S., Allendorf, F.W. (1996). The one-migrant-per-generation rule in conservation and management. *Conserv Biol* **10**, 1509–1518. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10061509.x>
- Nei, M. (1972). Genetic distance between populations. *Am Nat* **106**, 283–292. <http://dx.doi.org/10.1086/282771>
- Palsbøll, P.J., Berube, M., Allendorf, F.W. (2007). Identification of management units using population genetic data. *Trends Ecol Evolut* **22**, 11-16.
- Pante, E., Simon-Bouhet, B. (2013). *marmap: A package for importing, plotting and analyzing bathymetric and topographic data in R*. *Methods Ecol Evol* **4**, 1–4. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12087>
- Pebesma, E. (2018). Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. *The R Journal*, **10**(1), 439–446. <https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009>
- Pecl, G.T., Jackson, G.D. (2008). The potential impacts of climate change on inshore squid: biology, ecology and fisheries. *Rev Fish Biol Fish* **18**, 373-385.
- Pérez-Losada, M., Guerra, A., Carvalho, G.R., Sanjuan, A., Shaw, P.W. (2002). Extensive population subdivision of the cuttlefish *Sepia officinalis* (Mollusca: Cephalopoda) around the Iberian Peninsula indicated by microsatellite DNA variation. *Heredity* **88**, 1–10. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800160>
- Pérez-Losada, M., Nolte, M.J., Crandall, K.A., Shaw, P.W. (2007). Testing hypotheses of population structuring in the Northeast Atlantic Ocean and Mediterranean Sea using the common cuttlefish *Sepia officinalis*. *Mol Ecol* **16**, 1–14. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03333.x>
- Perrier, C., Daverat, F., Evanno, G., Pécheyran, C., Baglinière, J.-L., Roussel, J.-M. (2011). Coupling genetic and otolith trace element analyses to identify river-born fish with hatchery pedigrees in stocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Can J Fish Aquat Sci* **68**, 1864–1875. <https://doi.org/10.1139/f2011-040>
- Pianka, E.R. (1970). On r- and K-selection. *Am Nat* **104**, 592-597.
- Pierce, G.J., Allcock, L., Bruno, I., Bustamante, P. (2008). Cephalopod biology, fisheries and management: an introduction. *Hydrobiologia* **612**, 49-70.
- R Core Team. (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.R-project.org/>
- Randon, M., Réveillac, E., Le Pape, O. (2020). A holistic investigation of tracers at population and individual scales reveals population structure for the common sole of the Eastern English Channel. *Estuar Coast Shelf Sci* **246**, 107096. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.107096>
- Reid, A. L., Jereb, P., Roper, C. F. (2005). Cuttlefishes. In P. Jereb, C. F. Roper, M. Vecchione (Eds.), *Cephalopods of the world: An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date* FAO.
- Reitzel, A.M., Herrera, S., Layden, M.J., Martindale, M.Q., Shank, T.M. (2013). Going where traditional markers have not gone before: utility of and promise for RAD-sequencing in marine invertebrate phylogeography and population genomics. *Mol Ecol* **22**, 2953-2970.
- Richard, A. (1971). *Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de Sepia officinalis L. (Mollusque: Céphalopode)*. Thesis, Université de Lille I, C.N.R.S. AO6479.
- Robin, J.P., Roberts, M., Zeidberg, L., Bloor, I.S.M., Rodriguez, A., Briceño, F., Downey, N., Mascaró, M. (2014). Cephalopod culture: current status of main biological models and research priorities. *Adv Mar Biol* **67**, 361-437.

- Rodhouse, P.G., Pierce, G.J., Nichols, O.C., Sauer, W., Arkhipkin, A., Laptikhovsky, V., Lipinski, M.R., Ramos, J., Gras, M., Kidokoro, H. (2014). Environmental effects on cephalopod population dynamics: implications for management of fisheries. In: *Implications for the Management of Fisheries*. Elsevier Ltd., 1st ed.
- Royer, J., Pierce, G.J., Foucher, E., Robin, J.P. (2006). The English Channel stock of *Sepia officinalis*: modelling variability in abundance and impact of the fishery. *Fish Res* 78, 96-106.
- Schickele, A., Francour, P., Raybaud, V. (2021). European cephalopods distribution under climate-change scenarios. *Scientific Reports*, 11, 3930. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-83594-6>
- Semmens, J.M., Pecl, G.T., Villanueva, R., Jouffre, D., Sobrino, I., Wood, J.B., Rigby, P.R. (2007). Advances in cephalopod research. *Rev Fish Biol Fish* 17, 401-423.
- South, A., Massicotte, P., Beaudry, J. (2024). *rnaturalearthdata: World Vector Map Data from Natural Earth*. R package version 0.1.0. <https://CRAN.R-project.org/package=rnaturalearthdata>
- Tuljapurkar, S., Caswell, H. (Eds.). (1997). *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems*. Population and Community Biology Series, Volume 18. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-5975-3>
- Varrà, M. O., Husáková, L., Patočka, J., Ghidini, S., Zanardi, E. (2021). Multi-element signature of cuttlefish and its potential for the discrimination of different geographical provenances and traceability. *Food Chemistry* 363, 129687. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2021.129687>
- Vasconcelos, R.P., Eggleston, D.B., Le Pape, O., Tulp, I. (2014). Patterns and processes of habitat-specific demographic variability in exploited marine species. *ICES J Mar Sci* 71, 638-647.
- Wang, J., Pierce, G.J., Boyle, P.R., Denis, V., Robin, J.P. (2003). Stock assessment methods for cephalopods in the English Channel. *ICES J Mar Sci* 60, 1149-1158.
- Wang, E., Cook, D., Hyndman, R. J. (2020). *tsibble: Temporal Data Frames and Tools*. R package version 0.9.3.
- Wearmouth, V. J., Durkin, O. C., Bloor, I. S. M., McHugh, M. J., Rundle, J., Sims, D. W. (2021). A method for long-term electronic tagging and tracking of juvenile and adult European common cuttlefish *Sepia officinalis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 535, 151485. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2021.151485>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., ... Yutani, H. (2019). Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K. (2023). *dplyr: A Grammar of Data Manipulation*. R package version 1.1.1.
- Winemiller, K.O. (2005). Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Can J Fish Aquat Sci* 62(4), 872-885.
- Wolfram, K., Mark, F.C., John, U., Lucassen, M., Pörtner, H.O. (2006). Microsatellite DNA variation indicates low levels of genetic differentiation among cuttlefish (*Sepia officinalis* L.) populations in the English Channel and the Bay of Biscay. *Conserv Biol Divers* 6, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.cbd.2006.08.003>
- Zhang, B.D., Xue, D.X., Li, Y.L., Liu, J.X. (2019). RAD genotyping reveals fine-scale population structure and provides evidence for adaptive divergence in a commercially important fish from the northwestern Pacific Ocean. *Aquaculture, Fisheries and Fish Science*.
- Zumholz, K., Klügel, A., & Piatkowski, U. (2007a). Statolith microchemistry traces the environmental history of the boreoatlantic armhook squid *Gonatus fabricii*. *Marine Ecology Progress Series*, 333, 195-203. <https://doi.org/10.3354/MEPS333195>
- Zumholz, K., Hansteen, T.H., Piatkowski, U. (2007b). Food of the cuttlefish (*Sepia officinalis*) in the Mediterranean Sea: stable isotopic and stomach content analysis. *Mar Biol* 151, 1321-1330.

7. ANNEXES

Annexe 1 : Protocole biométrie suivis bimensuels en criée

Annexe 2 : Protocole prélèvements mensuels en criée

Annexe 3 : Fiches terrain de suivis biométriques bimensuels en criée

Annexe 4 : Fiches terrain de prélèvements mensuels en criée

ANNEXE 1

MATÉRIEL NÉCESSAIRE AU SUIVI BIOMÉTRIQUE BIMENSUEL

- 1 table pliante
- 1 bac de rangement du matériel
- 1 balance de pesée 0-5kg (précision au g) sur piles et secteur pour pesée des individus (vérifier qu'elle fonctionne par grand froid pour le travail en chambre froide)
- 4 Piles de rechange AA pour balance dans un sac zippé
- Accessoires balance (notice, adaptateur secteur) dans un sac zippé
- 1 réglette métal 30cm pour mesures de longueurs de manteau
- 1 mètre ruban 1m pour mesures de longueurs de manteau
- 1 plaquette rigide pour support de prise de notes
- Fiches de saisie pour les prises de note des mesures individuelles
- 1 chemise élastiquée pour stockage des fiches de saisie vierges
- 1 chemise élastiquée pour stockages des fiches de saisie remplies
- 1 porte-vues pour fiches protocoles
- 1 crayon de papier HB pour la prise de notes
- 1 crayon de papier 2B pour la prise de notes
- 1 taille crayon
- 1 gomme
- 2 boîtes de Gants latex
- 1 bobine d'essuie-tout
- 1 barquette plane plastique pour pesée
- 1 barquette haute plastique pour pesée

MATERIEL ADDITIONNEL POUR PRELEVEMENTS MENSUELS

Pour chaque session (1 fois par mois), 8 sachets de conservation zippés pré-annotés à **compléter**

SEICHES – LA ROCHELLE

Date : JJ/MM/20

Cat. T : **X** (1, 2, 3 ou 4)

N = **XX** (maximum 10)

15 Sachets de conservation zippés supplémentaires au cas où

1 marqueur indélébile pour compléter les sachets pré-annotés

Fiches de saisies pour les prélèvements mensuels : 1 page par catégorie commerciale (si individus collectés en dehors des suivis biométriques)

LA ROCHELLE

PRÉ-REQUIS

- ➔ Les seiches doivent avoir été pêchées en **zone côtière** (sites de reproduction/nourricerie), dans le secteur de la criée
 - LA ROCHELLE : zone des Pertuis Charentais
- ➔ Les seiches sélectionnées pour les mesures peuvent provenir de **tous les métiers confondus**. Mais, le **type** de métier dont proviennent les individus mesurés et/ou prélevés doit être **précisé** sur la fiche de saisie des mesures individuelles

BESOINS

Pour chaque **session de suivi** telles que définies dans le calendrier mis à disposition, **40 individus par catégorie commerciale** (T1, T2, T3, T4) doivent être traités (mesurés, pesés, sexés)

PRÉCONISATIONS

Travailler par catégorie commerciale et ne changer de catégorie qu'après avoir intégralement terminé avec la précédente pour ne pas mélanger les fiches. Commencer indifféremment par T1 puis T2 puis T3 puis T4 ou inversement.

PROTOCOLE

- 1- Installer le plan de travail pour les mesures individuelles à l'aide du kit fourni : disposer de manière à ce que chaque individu puisse être traité intégralement en 1 seule fois (**ne pas faire** 40 mesures de manteau puis 40 mesures de poids mais **faire** taille + poids individu par individu).
 - Ruban mesureur / règlette
 - Balance **déverrouillée** et **tarée avec barquette de pesée**
 - Fiches de saisie des 4 catégories sur support rigide + crayon + gomme
 - Porte-vue ouvert sur fiche protocole et fiche identification / schéma biométrie
 - Boîte de gants
- 2- Quand possible, pour chaque catégorie, sélectionner les 40 individus dans différents bacs de criée
 - Quand possible, sélectionner au moins 4 bacs différents (max 10 individus/bac pour 1 même catégorie)
 - Quand possible : bacs provenant de différents bateaux (au moins 2 différents)
 - **identifier les bacs d'origine de chaque seiche** pour noter la provenance de chaque seiche sur les fiches de saisie (date/bateau/engin/catégorie)



- 3- Dans chacune des caisses sélectionnées : faire un tirage aléatoire « à l'aveugle » (ne pas cibler les plus grosses ou les plus petites du bac).
- 4- Pour chaque catégorie commerciale, remplir l'entête des fiches de saisie correspondant à la catégorie
 - **Date** : JJ/MM/AAAA
 - **Manipulateurs** : Nom des personnes qui réalisent les mesures sur la session
 - **Scribe** : Nom de la personne qui écrit les données sur les fiches de saisie
 - **Remarques générales** : conditions de travail, mauvais/gros débarquement,...
- 5- Traiter les individus intégralement (notes + taille + poids + remarques) les uns après les autres pour ne pas mélanger les données à saisir ligne par ligne.
- 6- Noter les informations de pêche disponibles pour chaque individu :
 - **Date de débarquement** (si différent du jour de la session de mesure)
 - **Date de pêche** (si connue) ou <24h, <48h, <72h avant date de la session de mesures
 - **Nom du navire** si connu et si accord du patron (au titre de la RGPD, cette donnée ne sera pas divulguée sans accord écrit du patron-pêcheur ou de son armateur)
 - **Engin de pêche** : chalut de fond, casier, filet,...
- 7- **TAILLE** - Mesurer la longueur au manteau (cf schéma) avec la règle ou le ruban et reporter la mesure sur la fiche de saisie en **millimètres, au millimètre près**
 - exemple : 15,4 cm -> reporter 154 mm
- 8- **POIDS** - Peser l'individu entier dans la barquette pré-tarée (en vérifiant que la barquette de pesée repose sur la plateforme de pesée sans appui sur d'autres structures) et reporter le poids sur la fiche de saisie en **grammes, au gramme près**
 - exemple : la balance indique 310,4 g -> reporter 310 g
- 9- **SEXE** – Identifier le sexe de l'individu (cf. schéma tentacule hectocotyle mâle)
 - **Noter M** pour mâle si bras (tentacule) modifié observé
 - **Noter F** pour femelle si pas de bras modifié et visualisation d'ovocytes/œufs ou de glandes orange vif par la cavité palléale
 - **Noter ?** pour indéterminé, si vous avez regardé mais ne savez pas
 - **Noter NA** si vous n'avez pas regardé les caractères sexuels
- 10- **REMARQUES**
 - **Si c'est une session avec prélèvements d'individus, noter P** pour les individus prélevés
 - Noter toute remarque utile : état de l'individu (éviter de sélectionner les individus trop abîmés), doute sur l'espèce (confusion avec *Sepia elegans* par exemple)...



CEPHASTOCHE

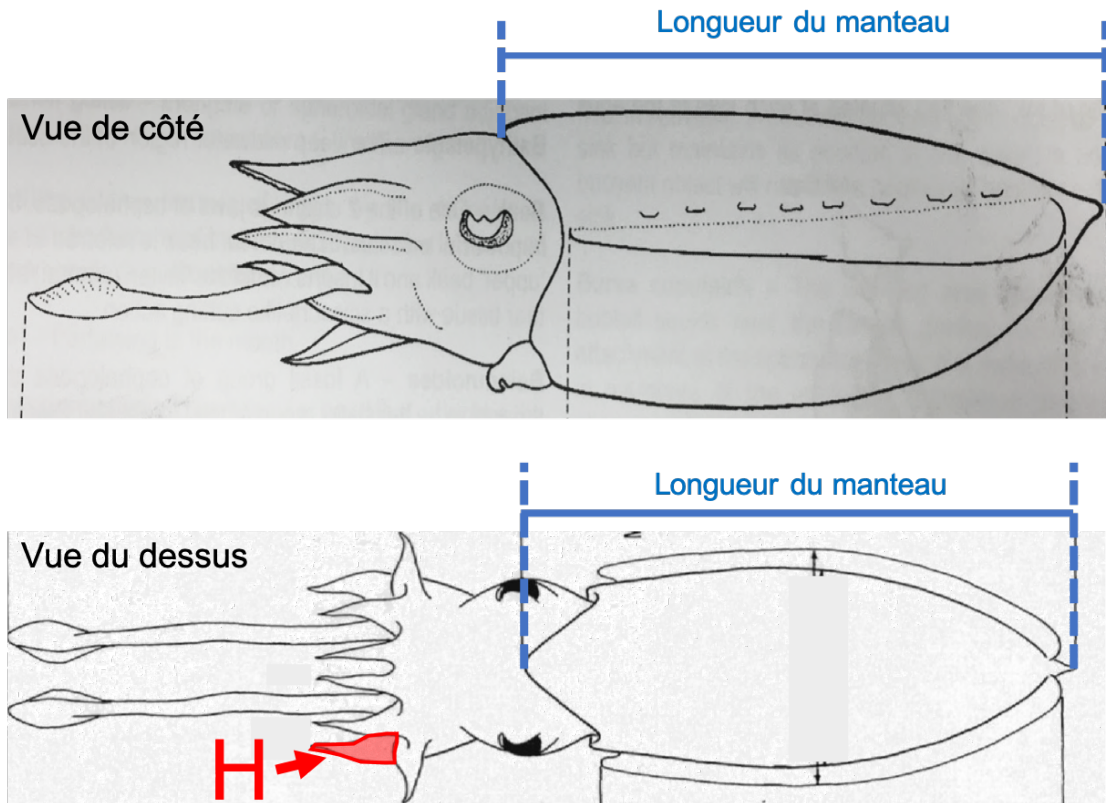
— PROTOCOLE BIOMÉTRIE BIMENSUELLE

- 11- Une fois que la sélection d'individus issus d'un même bac de criée est intégralement traitée et que les données sont saisies sur la fiche, remettre les individus dans la caisse, replacer le film fraîcheur et replacer la caisse à son emplacement d'origine dans la chambre froide.

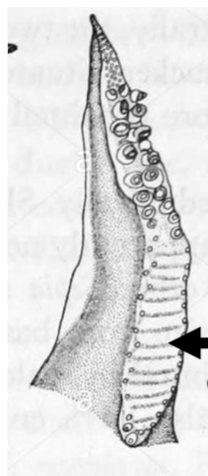
- 12- Une fois que les 40 individus de la catégorie commerciale en cours sont traités et que leurs données sont saisies, passer à la catégorie suivante en passant aux fiches de saisies de la catégorie correspondante.

- 13- Une fois que les 4 catégories commerciales ont été traitées et saisies et que les individus ont été restitués, ranger le plan de travail et le matériel comme suit :
 - a. Ranger les fiches de saisie remplies dans la chemise élastiquée transparente
 - b. **Eteindre** la balance, la **verrouiller**, la **nettoyer** avec un essuie tout humide (ne pas la passer sous l'eau, ni la platine métal), bien l'essuyer pour éviter l'oxydation
 - c. Nettoyer le ruban, la réglette métal, les **sécher**
 - d. Ranger ruban, réglette, crayons, gomme etc... dans le sachet « fournitures »
 - e. Nettoyer le support d'écriture si besoin
 - f. Rincer les barquettes, les **sécher**
 - g. Ranger le tout propre et **le plus sec possible** dans le bac de rangement

TAILLE - MESURE du MANTEAU en mm



RECONNAISSANCE DES MÂLES avec Bras modifié



Surface striée à la base:
pas de ventouses

Bras hectocotyle chez le **Mâle**
-> bras latéral gauche (H sur vue générale)

ANNEXE 2

PRÉ-REQUIS

- ➔ Les seiches doivent avoir été pêchées en **zone côtière** (sites de reproduction/nourricerie), dans le secteur de la criée
 - LA ROCHELLE : Pertuis Charentais
- ➔ Les seiches sélectionnées pour les prélèvements peuvent provenir de **tous les métiers confondus**. Mais, le **type** de métier doit être **précisé** sur la fiche de saisie individuelle ou sur la fiche des prélèvements
- ➔ Les seiches sélectionnées pour les prélèvements du même mois doivent avoir été pêchées dans la **même période de temps, qui doit être inférieure à 2-3 jours maximum** pour éviter le biais lié à l'étalement des pêches dans le temps.

BESOINS

Chaque mois (selon calendrier du projet), il faut collecter **10 individus par catégorie commerciale**.

Dans la mesure du possible, sélectionner des tailles représentatives de la caisse d'origine (ne pas prendre que les plus grosses ou que les plus petites de la caisse), sinon faire un tirage « à l'aveugle ». Sélectionner des individus de différentes caisses provenant de différents bateaux.

PROTOCOLE, 2 possibilités

Option 1. Garder 10 individus parmi les 40 qui sont sélectionnés et traités pour chaque catégorie pour la session de biométrie

-> noter **P** dans la case remarques de la ligne de l'individu gardé sur la fiche de saisie individuelle de la session de biométrie, de manière à garder trace du don ou pour des besoins de facturation auprès du pêcheur concerné.

Option 2. Acheter des individus ou collecter des individus mis de côté, dans ce cas :

- pas besoin de faire les mesures biométriques individuelles, elles seront faites au labo
- pour chaque lot d'individus (10 par catégorie), inscrire leur provenance sur la fiche des prélèvements:
 - **Date de débarquement**
 - **Date de pêche** (si connue) ou <24h, <48h, <72h avant date de la session de mesures
 - **Nom du navire** si connu et si accord du patron
 - **Engin de pêche** : chalut de fond, casier, filet,...
 - **Nombre d'individus par provenance**
 - **Total** d'individus collectés sur 10 souhaités

ENFIN, mettre tous les prélèvements au congélateur en fin de session et communiquer leur nombre/catégorie par voie de mail à Elodie Réveillac du LIENSs elodie.reveillac@univ-lr.fr

ANNEXE 3 - CEPHASTOCHE – Feuilles de biométries individuelles - Seiche commune



Date :

Remarques générales :

Manipulateurs :

Scribe :

LA ROCHELLE - CAT. COMMERCIALE 1

Numéro ind.	Date débarquement	Date pêche	Navire	Engin pêche (chalut, casier, filet...)	Longueur manteau (mm)	Poids (g)	Sexe (M ou F ou ? ou NA)	Remarques (P pour prélevé, ou infos diverses)
<i>exemple</i>	<i>22/04/2022</i>	<i>21/04/2022</i>	<i>Le Grand Large</i>	<i>Chalut</i>	<i>180</i>	<i>568</i>	<i>F</i>	
1								
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8								
9								
10								
11								
12								
13								
14								
15								
16								
17								
18								
19								
20								

ANNEXE 3 - CEPHASTOCHE – Feuilles de biométries individuelles - Seiche commune



Date :

Remarques générales :

Manipulateurs :

Scribe :

LA ROCHELLE - CAT. COMMERCIALE 1

Numéro ind.	Date débarquement	Date pêche	Navire	Engin pêche (chalut, casier, filet...)	Longueur manteau (mm)	Poids (g)	Sexe (M ou F ou ? ou NA)	Remarques (P pour prélevé, ou infos diverses)
21								
22								
23								
24								
25								
26								
27								
28								
29								
30								
31								
32								
33								
34								
35								
36								
37								
38								
39								
40								

ANNEXE 4 - CEPHASTOCHE – Fiches prélèvements - Seiche commune



Date :

Remarques générales :

Manipulateurs :

Scribe :

LA ROCHELLE
CAT. COMMERCIALE 1

Date débarquement	Date pêche	Navire	Engin pêche (chalut, casier, filet...)	Nombre d'individus	Remarques (infos diverses)
22/04/2021	21/04/2021 ou <24h, <48h, <72h	Le Grand Large	Chalut	10	

NOMBRE TOTAL D'INDIVIDUS COLLECTÉS POUR CETTE CATÉGORIE : / 10

