



REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE
SCIENTIFIQUE



UNIVERSITE BADJI MOKHTAR – ANNABA

FACULTE DES SCIENCES DEPARTEMENT DES SCIENCES DE LA MER

LABORATOIRE BIORESSOURCES MARINES



THESE

En vue de l'obtention du diplôme de Doctorat

Intitulé

Caractérisation écobioologique du crabe plat exotique *Percnon gibbesi* (Decapoda, Plagusiidae) des côtes Est algériennes

Par

M^{me} BADA Neila

Soutenue publiquement le : 26/06/2023

Devant le jury composé de :

M ^{me} CHAOUI Lamyia	Présidente	(Professeur, Laboratoire BIOMAR, UBMAAnnaba)
M. DERBAL Farid	Directeur de thèse	(Professeur, Laboratoire BIOMAR, UBMAAnnaba)
M. FREHI Hocine	Examineur	(Professeur, Laboratoire BIOMAR, UBMAAnnaba)
M ^{me} REBZANI ZAHAF Chafika	Examinatrice	(Professeur, Laboratoire EMOB, USTHB, Alger)
M. SEMROUD Rachid	Examineur	(Professeur, ENSSMAL, Alger)
M. HEMIDA Farid	Examineur	(Professeur, ENSSMAL, Alger)
M ^{me} FANELLI Emanuela	Membre invité	(Professeur, Université Polytechnique Delle Marche, Ancône, Italie)

Année universitaire 2022-2023

Avec beaucoup d'émotions,

Je tiens à dédier ce travail à mon pilier dans cette vie mon cher papa et à ma très chère maman qui m'ont toujours soutenue et mis sur chemin de la réussite. A mon tendre mari qui a toujours répondu présent à mes cotes et à mon unique frère qui m'a beaucoup aidé durant ce parcours et enfin à mes douces princesses Dania et Mélia qui sont ma source d'inspiration et de courage. Que Dieu, tout puissant, me les protège.

REMERCIEMENTS

Cette thèse de doctorat est le fruit de plusieurs années de sacrifices et de dévouement personnels sans oublier les efforts conjugués de nombreuses personnes ayant intervenu à un moment ou à un autre pour apporter un conseil, un soutien moral ou simplement un encouragement. Sans ce personnel de soutien, mes travaux de recherche n'auraient jamais pu être conduit convenablement et ce présent manuscrit ne serait jamais achevé sous sa forme actuelle. Que toutes ces personnes trouvent ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

Je remercie Madame CHAOUI Lamy (Professeur, Laboratoire Bioressources Marines, UBMA Annaba) qui m'a fait l'honneur de présider le jury de soutenance de ma thèse de doctorat. Qu'elle trouve ici l'expression de ma profonde gratitude.

Mes plus sincères remerciements s'adressent à Monsieur le Professeur DERBAL Farid, mon Directeur de thèse qui m'a fait découvrir ce monde subaquatique hostile et notamment celui des brachyours. Je lui garantis une grande reconnaissance pour avoir accepté de diriger mes travaux de recherche de doctorat. Tout au long de ce parcours, il a toujours fait preuve de patience et de disponibilité aussi bien au laboratoire que sur le terrain. Je lui témoigne ma profonde reconnaissance et mon sincère mérite.

Mes chaleureux remerciements s'adressent à Monsieur le Professeur KARA Mohamed Hichem le directeur du laboratoire Bioressources Marines, UBMA Annaba à qui on garantis un grand respect et reconnaissance.

Mes vifs remerciements à Monsieur le Professeur FRIHI Hocine (Laboratoire Bioressources Marines, UBMA Annaba) qui a accepté sans hésitation de se joindre au jury en qualité d'examineur. Ses commentaires constructifs et ses conseils en qualité d'expert dans le domaine des écosystèmes benthiques seront certainement mis à profit. Qu'il trouve ici le témoignage de ma sincère reconnaissance.

Madame REBZANI-ZAHAF Chafika (Professeur, Laboratoire d'Environnement Marin et d'Océanographie Biologique, USTHB, Alger) à qui j'exprime également toute ma gratitude pour avoir répondu favorablement à notre invitation afin de se joindre à ce jury de soutenance en qualité d'examinatrice et spécialiste des écosystèmes littoraux.

Monsieur HEMIDA Farid (Professeur, ENSSMAL, Alger) a aussi accepté avec plaisir d'examiner ce manuscrit. Son expérience et ses compétences avérées dans le domaine de la biodiversité en particulier, me seront certainement utiles. C'est une grande occasion pour lui témoigner de ma vive gratitude.

Monsieur SEMROUD Rachid (Professeur, ENSSMAL, Alger) qui a consacré toute sa carrière à la connaissance des écosystèmes benthiques a accepté avec plaisir d'examiner ce manuscrit. Je lui témoigne de ma sincère reconnaissance et gratitude.

Mes remerciements chaleureux s'adressent également aux Professeurs FANELLI Emanuella et AZZURRO Ernesto et au Dr. Zaira DA ROS qui m'ont accueilli à bras ouverts au sein de leur laboratoire de recherche à l'Université Polytechnique Delle Marche à Ancône en Italie. Mes courts séjours au sein de son équipe m'ont permis de non seulement de côtoyer de nombreux chercheurs et surtout de m'initier aux techniques d'analyses du régime alimentaire via les méthodes classique (ACS) et nouvelle (AIS : analyse des isotopes stables). En cette occasion, je leur témoigne de ma respectueuse gratitude pour leur aide, leur disponibilité, leur dévouement et conseils aussi bien durant ma présence au sein de leur laboratoire qu'à distance. Grâce à leur mobilisation et à leur soutien infailible, une partie de la thèse a pu être publiée dans une excellente revue scientifique de renommée établie.

Mes remerciements les plus sincères s'adressent à Madame RACHEDI Mounira (Maitre de Conférences A, Université Chadli Benjedid, El-Tarf), à Monsieur BOUDINAR Ahmed Sofiane (Maitre de Conférence B, Laboratoire Bioressources Marines, Laboratoire Bioressources Marines, UBMA Annaba) qui n'ont jamais refusé de m'apporter de l'aide ou de l'assistance malgré leurs responsabilités administratives et familiales. Je leur témoigne une énorme reconnaissance.

Les vives gratitudes et respectueux remerciements s'adressent également à Madame NOUACER Sabah, au Professeur AMAROUAYACHE Mounia et aux Docteurs AOUISSI Mounia, MASMOUDI Issam et ZAIDI Raouf pour leurs aides et précieux conseils.

Enfin, une reconnaissance spéciale à l'ensemble de mes enseignants du département des Sciences de la Mer pour nous avoir transmis tout ce capital de savoir et de connaissances scientifiques que j'ai pu mettre à profit durant toutes ces années d'investigation.

LISTE DES TABLEAUX

N°	Titre	Page
1	Positions géographiques et distances parcourues dans les stations d'échantillonnage (Secteur 1 : Golfe d'Annaba).	22
2	Positions géographiques et distances parcourues dans les stations d'échantillonnage (Secteur 2 : Cap de Garde - Djenen El Bey).	23
3	Longueurs céphalothoraciques Lc, Largeurs céphalothoraciques lc et poids des estomacs (valeurs moyennes et limites) par sexe et chez la population globale de <i>Percnon gibbesi</i> en fonction des saisons.	30
4	Comparaison des densités entre les secteurs prospectés en fonction de la taille des individus de <i>Percnon gibbesi</i> . df : degré de liberté, MS : moyenne carrée, F : niveau de signification statistique, p : niveau de probabilité, test de Cochran C = 0.302626, p = 0.885834.	41
5	Résultats du test Tukey HSD post comparaison entre des différentes stations du secteur 1; variable DV_1 groupes homogènes, alpha = 0.05 Erreur: dans MS = 0.15139, df = 14.000, *** : très hautement significatif.	43
6	Résultats du test Tukey HSD ; groupes homogènes, alpha = 0.05 Error: dans MS = 0.06906, df = 20.000.	43
7	Types d'allométrie et coefficients allométriques chez la population totale et les sexes séparés de <i>Percnon gibbesi</i> du cap de Garde en fonction de LC, IC, Lc et lc. (-) Allométrie négative ; (+) : allométrie positive, (=) : isométrie ; C (en majuscule) : carapace, c (en minuscule) : cheala.	46
8	Comparaison statistique (test t de Student) entre les paramètres métriques du côté droit et gauche chez la population totale et les sexes séparés de <i>Percnon gibbesi</i> . CM : caractères métriques, t _{obs.} : p ≥ 0,05 : ns : non significatif.	47
9	Caractéristiques céphalothoraciques linéaires (CL, CW) et pondérales (WW) moyennes et limites (minimum et maximum) chez la population totale (PT) et les sexes séparés (M, F).	48
10	Variations saisonnières de la composition quantitative et qualitative (F%, W%) des proies ingérées par <i>Percnon gibbesi</i> dans le golfe d'Annaba. F% : Fréquences d'occurrences ; W% : pourcentage en poids.	49
11	Résultats du test principal PERMANOVA (a) et des comparaisons par paires (b) réalisés sur les données saisonnières des contenus stomacaux. ddl : degrés de liberté ; CM : carré moyen ; Pseudo-F : statistique F ; t : statistique t pour les comparaisons par paires ; ** : p < 0,01 ; *** : p < 0,001 ; ns : non significatif.	50
12	Résultats de l'analyse SIMPER pour (a) la similitude des échantillons au sein de chaque saison et (b) la dissemblance d'échantillons parmi des paires de saisons contiguës chez <i>Percnon gibbesi</i> dans les eaux Est algériennes (golfe d'Annaba).	52
13	Moyennes saisonnières $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}$ corrigées pour les teneurs lipidiques ($\delta^{13}\text{C}'$) et les valeurs C/N (DS ± Déviation Standard) en fonction des sexes de <i>Percnon gibbesi</i> du golfe d'Annaba.	54

14	Compositions isotopiques ($\pm$ écarts types) des sources potentielles de source algale. Les taxons en gras indiquent ceux utilisés dans les modèles de mélange (* les données pour <i>Laurencia</i> sp. proviennent de Marić <i>et al.</i> , 2016).	55
15	Mesures métriques simples (NR, CR, CD), zones d'ellipse standard corrigées pour la petite taille de l'échantillon (SEAC) et surface totale de la coque convexe (TA) des groupes saisonniers de <i>Percnon gibbesi</i> dans les eaux algériennes.	57
16	Sex-ratio (SR) de <i>Percnon gibbesi</i> de la côte Est d'Algérie en période et hors période de reproduction (*** : valeur très hautement significative ; C : constant).	58
17	Sex-ratio (SR) de <i>Percnon gibbesi</i> de la côte est d'Algérie en fonction des différentes saisons (*** : valeur très hautement significative ; * : valeur significative ; C : constant).	58
18	Variations de la sex-ratio par classe de taille de <i>Percnon gibbesi</i> dans le golfe d'Annaba.	59
19	Distribution des stades de maturité des ovocytes en fonction de leur coloration chez la population de <i>Percnon gibbesi</i> du golfe d'Annaba.	60
20	Caractéristiques de la population échantillonnée pour l'étude de la croissance par la méthode indirecte.	61
21	Clés âge-longueur de la population de <i>Percnon gibbesi</i> du golfe d'Annaba obtenues par la méthode de Bhattacharya (1967).	63
22	Equations du modèle mathématique de von Bertalanffy obtenues à partir des couples âge-longueur chez la population totale, les mâles et les femelles.	63
23	Longueurs observées (C.L.O.) (mm) et théoriques (C.L.T.) (cm) par âge (année) et accroissement linéaire annuel (A.A.) (mm), en utilisant la méthode de Bhattacharya (1967).	65
24	Croissance pondérale théorique (C.P.T.) (g) par âge (ans) et accroissement pondéral annuel (A.A.) (g).	67

LISTE DES FIGURES

N°	Titre	Page
1	Composition et répartition taxonomiques des espèces établies le long de la côte algérienne (source : inspirée de Grimes <i>et al.</i> , 2018).	9
2	Distribution taxonomique des observations d'espèces introduites le long des côtes algériennes (source : Grimes <i>et al.</i> , 2018, modifiée).	9
3	Morphologie externe de <i>Percnon gibbesi</i> (H. Milne-Edwards, 1853) (Decapoda: Plagusiidae).	18
4	Dimorphisme sexuel chez <i>Percnon gibbesi</i> (face ventrale d'un individu mâle, à gauche et d'un individu femelle, à droite).	19
5	Localisation des 2 zones prospectées avec les 11 stations de chacune. (1,2,3... 11) : stations de la zone anthropisée 1 et (A, B, C.... K) : stations du secteur 2 non anthropisé.	22
6	Délimitation de la zone d'inventaire des crabes des petits fonds du golfe d'Annaba.	24
7	Différentes mesures prélevées sur le côté gauche de <i>Percnon gibbesi</i> . 1: LC, 2: IC, 3: D _{antl} G, 4: D _{post l} G, 5: PG, 6: DG, 7: L _m G, 8: l _m G, 9: E _m G (source du cliché : Lupa Sinestri, modifié).	27
8	Photo illustrant la méthode de comptage des paramètres numériques (épines dures) du bord antéro-latéral et du périopode P1 droits de <i>Percnon gibbesi</i> (source du cliché : https://www.gulfbase.org/species/percnon-gibbesi , modifié).	27
9	Photo illustrant le lieu d'échantillonnage (cap de Garde) de <i>Percnon gibbesi</i> pour l'étude de l'écologie trophique.	28
10	Photo illustrant le prélèvement du sac stomacal préalablement vidé du crabe <i>Percnon gibbesi</i> .	29
11	Photo illustrant le contenu stomacal de <i>Percnon gibbesi</i> vidé dans une boîte de pétri pour identification des fragments sous microscopes.	29
12	Photos illustrant le dimorphisme sexuel apparent chez <i>Percnon gibbesi</i> . L'organe copulateur mâle (gonopodes) et les soies ovigères ne sont pas visibles dans le cas présent.	34
13	Méthode de comptage des ovocytes dans une cuve en verre placée sous une loupe binoculaire.	35
14	Dominance (%) des brachyours inventoriés par relevés visuels dans le golfe d'Annaba.	40
15	Abondance moyenne de la population de <i>Percnon gibbesi</i> par catégorie de taille (P, M, G) dans les deux secteurs prospectés du golfe d'Annaba (A : Secteur 1 ; B : Secteur 2).	41
16	Densités moyennes de <i>Percnon gibbesi</i> dans chaque station des 2 différents secteurs échantillonnés (A : secteur 1, B : secteur 2).	42
17	Abondances moyennes de <i>Percnon gibbesi</i> dans les différents habitats rocheux (F : failles, CR = crevasses) dans les 2 secteurs. Les différentes lettres indiquent les différences significatives entre les différents points.	44
18	Variations saisonnières de la plénitude stomacale (%) chez <i>Percnon gibbesi</i> du golfe d'Annaba.	48

19	Fréquences d'occurrence des principales proies ingérées par <i>Percnon gibbesi</i> dans le golfe d'Annaba.	50
20	Analyse CAP à partir des données des contenus stomacaux de <i>Percnon gibbesi</i> pour le facteur « saison ».	51
21	Polygone regroupant les proies végétales les plus proches chez <i>Percnon gibbesi</i> du golfe d'Annaba.	56
22	Modèles de mélange d'isotopes dans SIAR (intervalles de crédibilité de 95, 75 et 50 %) mettant en évidence les contributions saisonnières des principales proies de <i>Percnon gibbesi</i> du golfe d'Annaba (A= printemps. B=été. C=Automne. D=hiver).	56
23	Diagramme de dispersion saisonnier $\delta^{13}\text{C}$ – $\delta^{15}\text{N}$ avec les ellipses standards corrigées pour la petite taille d'échantillon (SEAC) pour <i>P. gibbesi</i> échantillonné dans le golfe d'Annaba, par saison.	57
24	Evolution mensuelle des différents stades de maturation des œufs de <i>Percnon gibbesi</i> en fonction de la coloration.	60
25	Photos représentatives des 3 stades de maturation (orange clair, orange brique et marron) chez les femelles de <i>Percnon gibbesi</i> du golfe d'Annaba (clichés : Bada N., 2019).	60
26	Photos montrant différents stades de maturation des œufs de <i>Percnon gibbesi</i> observés sous microscope optique (clichés A, B, C : Gr $\times 40$; Cliché D : Gr $\times 100$).	61
27	Décomposition de la distribution de fréquences de tailles de <i>Percnon gibbesi</i> du golfe d'Annaba par la méthode de Bhattacharya (1967). Du haut vers le bas : population totale, mâles et femelles.	62
28	Croissances linéaires observées (C.L.O.) (mm), théoriques (C.L.T.) (mm) et accroissements linéaires annuels (A.A.) chez <i>Percnon gibbesi</i> du golfe d'Annaba (A : population totale, B : mâles, C : femelles), obtenus par la méthode de Bhattacharya (1967).	64
29	Relations taille-poids chez <i>Percnon gibbesi</i> du golfe d'Annaba (A : population totale, B : mâles, C : femelles).	66
30	Croissance pondérale théorique (C.P.T) (en g) et accroissement pondéral annuel (A.A) (g) obtenus chez <i>Percnon gibbesi</i> du golfe d'Annaba en utilisant la méthode de Bhattacharya (1967) (A : mâles, B : femelles, C : population totale).	68

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE.....	1
CHAPITRE 1 : GENERALITES.....	4
1. Invasions biologiques	4
1.1. Etat des connaissances dans le monde	5
1.2. Situation en Méditerranée	6
1.3. Situation actuelle en Algérie	7
2. Origine des espèces non indigènes en Méditerranée	10
2.1. Vecteurs d'introduction.....	12
2.2. Impacts environnementaux	13
3. Gestion et avenir des invasions des ENI en MED et en Algérie	16
4. Présentation du crabe plat invasif <i>Percnon gibbesi</i>	17
4.1. Position taxonomique	17
4.2. Description et confusion morphologique.....	17
4.3. Habitats fréquentés.....	19
4.4. Distribution originaire de l'espèce	19
4.5. Cycle sexuel.....	20
4.6. Ecologie trophique.....	20
4.7. Impacts environnementaux	20
CHAPITRE 2 : MATERIEL ET METHODES	21
1. Ecologie de <i>P. gibbesi</i>.....	21
1.1. Zone d'étude	21
1.2. Méthodologie d'échantillonnage.....	23
1.3. Paramètres étudiés.....	24
1.3.1. Inventaire des brachyours côtiers	24
1.3.2. Abondances et densités	24
1.3.3. Habitats fréquentés.....	25
1.3.4. Comportement de l'espèce	25
1.4. Analyses statistiques	25
2. Biologie de <i>P. gibbesi</i>	26
2.1. Caractérisation morphologique	26
2.1.1. Provenance des échantillons.....	26
2.1.2. Paramètres métriques	26
2.1.3. Paramètres numériques	27
2.1.4. Analyse statistique	27
2.2. Régime alimentaire.....	28
2.2.1. Zone d'échantillonnage	28
2.2.2. Données environnementales.....	29
2.2.3. Analyse du régime alimentaire.....	29
2.2.3.1. Analyse classique (ACS)	29
2.2.3.2. Analyse par la méthode des isotopes stables(AIS).....	30
2.2.3.3. Analyse des données ACS et corrélation avec les variables environnementales.....	31
2.2.3.4. Analyse des données AIS et modèles de mixage.....	32
2.3. Reproduction	33
2.3.1. Provenance des échantillons.....	33
2.3.2. Sex- ratio	33
2.3.3. Portée	34
2.3.4. Diamètre ovocytaire.....	35
2.3.5. Période de ponte.....	36
2.3.6. Analyse statistique.....	36
2.4. Age et croissance.....	36

2.4.1. Détermination indirecte de l'âge par la méthode de Bhattacharya (1967).....	36
2.4.2. Modélisation de la croissance	37
2.4.2.1. Croissance linéaire absolue.....	37
2.4.2.2. Croissance relative (relation taille poids)	38
2.4.2.3. Croissance pondérale absolue.....	38
CHAPITRE 3 : RESULTATS.....	40
1. Etude écologique.....	40
1.1 Inventaire des brachyours des petits fonds	40
1.2. Comparaison des abondances et des densités de <i>P. gibbesi</i>	40
2. Etude morphologique.....	44
2.1. Paramètres métriques	44
2.2. Paramètres numériques:	47
3. Régime alimentaire.....	47
3.1. Analyse du contenu stomacal (ACS)	47
3.1.1. Composition et variations.....	47
3.2. Variations trophiques du régime alimentaire sur la base de l'analyse des isotopes stable	54
3.2.1. Composition isotopique globale et corrélation avec les variables abiotiques	54
3.2.2. Modèles mixtes et étendue de la niche trophique.....	55
4. Reproduction	58
4.1. Sex-ratio	58
4.2. Portée	59
4.3. Période de reproduction.....	59
4.4. Maturation et diamètre ovocytaire	59
5. Age et croissance.....	61
5.1. Structure de la population	61
5.2. Détermination de l'âge.....	62
5.3. Croissance linéaire absolue	63
5.5. Relation taille-poids	65
5.6. Croissance pondérale absolue	67
CHAPITRE 4 : DISCUSSION	69
1. Etude écologique.....	69
2. Etude biologique	72
2.1. Morphologie.....	72
2.2. Régime alimentaire	74
2.2.1. Composition globale du régime alimentaire.....	74
2.2.2. Variations saisonnières du régime alimentaire basé sur le SCA	76
2.2.3. Variations saisonnières du régime alimentaire basé sur le AIS.....	78
2.3. Reproduction	79
2.4. Age et croissance	84
CONCLUSION GENERALE	87
RESUMES.....	89
BIBLIOGRAPHIE	92
ANNEXES.....	115

INTRODUCTION GÉNÉRALE

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La mer Méditerranée (MED) est considérée comme un point chaud des changements mondiaux causés par l'activité humaine (Ramírez *et al.*, 2018 ; Stock *et al.*, 2018). Comme pour l'ensemble des milieux océaniques, elle n'a pas été épargnée des pressions environnementales anthropiques et des changements globaux tels que l'augmentation des températures (atmosphérique et marine), de la salinité et de la montée du niveau de la mer (Kress *et al.*, 2014). Cette situation qui s'est aggravée au cours de ces dernières décennies est bien évidemment sans conséquences sur les écosystèmes marins côtiers avec l'observation d'événements de mortalité massive induits par des anomalies thermiques dans le nord de la Méditerranée (Garrabou *et al.*, 2009 ; Verdura *et al.*, 2019 ; Aurelle *et al.*, 2020). Par ailleurs, la surpêche, la pollution d'origine tellurique, la dégradation ou la perte d'habitats critiques, les introductions d'espèces et le changement climatique sont tous répandus en MED, et leurs impacts qui peuvent opérer en synergie, entraînent des modifications profondes de la structure, de la stabilité et du fonctionnement des écosystèmes marins (Albouy *et al.*, 2014 ; Boudouresque *et al.*, 2017 ; Gattuso *et al.*, 2018 ; Aurelle *et al.*, 2020).

Le réchauffement climatique en MED a engendré l'établissement de nombreuses ENI favorisées par plusieurs facteurs : rejet des eaux de ballast et de l'aquaculture, du commerce des aquariums et de l'ouverture du canal de Suez (Pipitone *et al.*, 2001 ; Streftaris *et al.*, 2005 ; Galil 2009 ; Zenetos *et al.*, 2009). La MED est de plus en plus affectée par les invasions biologiques et les changements qui en résultent, en particulier dans les écosystèmes côtiers (Galil *et al.*, 2018), avec des conséquences dramatiques à tous les niveaux de la biodiversité (Katsanevakis *et al.*, 2014). Dans les écosystèmes typiquement méditerranéens, les invasions biologiques sont considérées comme le principal moteur du changement (Azzurro *et al.*, 2019) et les enregistrements d'espèces exotiques et cryptogènes marines augmentent de façon exponentielle depuis 1972, le plus grand nombre de signalements étant observé en 2018 (Katsanevakis *et al.*, 2020).

Dans le domaine de l'écologie, il est courant de se référer aux expressions «invasivité» et «invasibilité» comme principal facteur déterminant le succès de l'invasion d'espèces exotiques combinaison avec la pression des propagules (Lonsdale 1999). L'envahissement peut être défini comme la capacité d'une espèce introduite à devenir envahissante dans une nouvelle zone en raison de ses traits biologiques intrinsèques (par exemple, cycle biologique qui change, vaste aire de répartition naturelle, dispersion rapide, haute tolérance à l'hétérogénéité environnementale,

plasticité phénotypique) (Bazzaz, 1986 ; Williamson et Fitter 1996 ; Sakai *et al.*, 2001 ; Engelen et Santos 2009). L'invasibilité est une propriété émergente des systèmes envahis et elle indique la vulnérabilité de la communauté bénéficiaire à l'établissement et à la prolifération de espèces (Lonsdale, 1999 ; Alpert *et al.*, 2000). Dans le domaine marin, les invasions extraterrestres interagissent avec plusieurs facteurs de stress d'origine humaine (c'est à dire fragmentation et destruction de l'habitat, pollution, transport maritime, tourisme de masse, aquaculture intensive, surexploitation des ressources naturelles, réchauffement climatique, etc.) affectant gravement l'intégrité des écosystèmes (Dukes et Mooney 1999). Des preuves convaincantes suggèrent que les invasions réduisent l'abondance et la richesse des espèces indigènes par la compétition ou prédation, la modification de la structure communautaire et des réseaux trophiques, l'altération de la diversité génétique et la perturbant les processus écologiques clés (Grosholz, 2002 ; Molnar *et al.*, 2008 ; Vilà *et al.*, 2010).

Parmi les espèces exotiques en MED, 89 espèces de crustacés décapodes ont été recensées à partir de 1870, dont *Percnon gibbesi* (H.Milne Edwards, 1853) qui est supposé avoir pénétré en MED par le détroit de Gibraltar (Galil *et al.*, 2015). Actuellement, *P. gibbesi* est la quatrième espèce envahissante en termes d'abondance enregistrée dans le bassin méditerranéen (Katsanevakis *et al.*, 2020). À partir de 2004, cette espèce a commencé à coloniser la MED orientale-levantin (Thessalou-Legaki *et al.*, 2006). Plusieurs signalements ont été rapportés dans toute la région, de la Grèce à Israël (Deudero *et al.*, 2005 ; Yokes et Galil, 2006 ; Elkrwe *et al.*, 2008 ; Katsanevakis *et al.*, 2010 ; Azzurro *et al.*, 2011 ; Katsanevakis *et al.*, 2011). Récemment, cette espèce a encore étendue sa distribution vers le nord de l'Adriatique, en Croatie (Dulčić *et al.*, 2019) et en mer Ligure (Suaria *et al.*, 2017). Au large des côtes algériennes, *P. gibbesi* a été récemment signalé le long des côtes ouest (Lamouti et Bachari, 2011) et est (Katsanevakis *et al.*, 2011 ; Menail *et al.*, 2019), en particulier sur les côtes d'Annaba (Algérie) où l'espèce a été observée pour la première fois en 2012, sur des petits fonds rocheux, en particulier les crevasses rocheuses, caractérisées par une diversité et une couverture algales élevées (Bada et Derbal 2018a ; Menail *et al.*, 2019). Cette espèce a atteint des densités élevées dans la plupart des zones méditerranéennes qu'elle a colonisées, atteignant jusqu'à 3 ind./m² dans le sud-ouest de Majorque (MED occidentale) (Deudero *et al.*, 2005), contrairement aux autres brachyours habitant les régions supralittorales, mésolittorales et infralittorales comme *Eriphia verrucosa* (Forskål 1775) et *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius 1787) qui présentent des densités plus faibles entre 0,05 ind./m² et 0,4

ind./m², respectivement (Flores et Paula 2001). Le long de la côte d'Annaba, *P. gibbesi* est de loin l'espèce de brachyoure la plus abondante numériquement (Bada et Derbal, 2018b).

Malgré l'expansion continue de *P. gibbesi* le long des côtes algériennes, l'écologie et la biologie de cette espèce restent très peu connues (Bada et Derbal, 2018). Les nouvelles informations écologiques que nous fournissons ici sont complémentaires à la base de données écobiologiques des invasions en MED. Le comportement alimentaire de ce crabe a été abordé en utilisant la méthode classique d'analyse du contenu stomacal ACS (Cannicci *et al.*, 2004 ; Puccio *et al.*, 2006 ; Samson *et al.*, 2007 ; Domingos *et al.*, 2008 ; Chartosia *et al.*, 2010) et, plus récemment, la méthode d'analyse des isotopes stables (AIS), basée sur l'azote et le carbone (Bucci *et al.*, 2007 ; Peer *et al.*, 2015 ; Guerao *et al.*, 2016 ; Marić *et al.*, 2016 ; Careddu *et al.*, 2017 ; Kiskaddon *et al.*, 2019). L'AIS qui a pour objectif de fournir des informations intégrées dans le temps sur les relations alimentaires paraît moins sujette aux biais temporels (Fanelli *et al.*, 2010) et donnent une indication sur l'origine et les transformations des matières (c'est-à-dire sur la nourriture assimilée) (Peterson et Fry, 1987 ; Layman *et al.*, 2007 ; Newsome *et al.*, 2007). En utilisant ces deux méthodes à titre de comparaison, nous avons tenté de fournir de nouvelles informations sur l'écologie trophique de *P. gibbesi* dans les eaux algériennes et de rechercher éventuellement les variations saisonnières au sein du réseau trophique de l'espèce. D'autres informations biologiques fondamentales ont été collectées sur *P. gibbesi*, telles que la caractérisation morphologique pour la confirmation de l'espèce qui pourrait être confondue avec son congénère *P. planissimum* (Herbst, 1804), la reproduction, l'âge et la croissance de la population échantillonnée le long des côtes d'Annaba. Toutes les informations que nous avons capitalisées permettront probablement à la communauté scientifique de mieux comprendre à juste titre le succès de l'implantation de cette espèce dans son nouvel environnement.

Méthodologiquement, ce manuscrit est organisé en 4 chapitres distincts. Le chapitre 1 passe en revue des généralités sur les bioinvasions à l'échelle mondiale, de la Méditerranée avec un intérêt particulier pour les côtes algériennes avec des informations générales sur l'écobiologie du crabe plat *P. gibbesi*. Le chapitre 2 présente la zone d'échantillonnage et les méthodologies d'analyses des divers aspects écobiologiques que nous avons abordé tandis que les 2 chapitres restants sont consacrés respectivement aux résultats et à la discussion générale. Enfin, le manuscrit se termine par une conclusion générale et quelques informations annexées (production scientifique et données brutes).

CHAPÎTRE 1 : GÉNÉRALITÉS

1. Invasions biologiques

L'océan est un habitat vaste et diversifié qui couvre environ 71 % de la surface de la Terre et contient 97 % de l'eau sur la planète (Poloczanska *et al.*, 2016 ; Blasiak *et al.*, 2020). Les océans du monde entier abritent 32 des 34 embranchements connus sur Terre et contiennent entre 500 000 et 10 millions d'espèces marines (Convention on Biological Diversity 2019). La diversité marine est inégalement répartie : elle est plus grande proche des côtes qu'au large bien qu'il existe quelques exceptions comme les monts sous-marins et certains récifs coralliens (Costello and Chaudhary, 2017). La plus grande biomasse animale au monde est concentrée en milieu marin (Bar-On *et al.*, 2018). Les océans abritent 50 à 80 % des espèces vivantes de notre planète (Mora *et al.*, 2011) et génèrent plus de 60 % des services écosystémiques (Bindoff *et al.*, 2019 ; Bongaarts, 2019). Pourtant, une grande partie de la biodiversité océanique, en particulier des grandes profondeurs, est inconnue et jusqu'à 2000 nouvelles espèces sont décrites chaque année (Danovaro *et al.*, 2010). La température ambiante est très probablement le facteur environnemental influençant d'une manière significative la distribution et la diversité de la vie océanique. Par conséquent, le changement climatique devrait modifier la biodiversité marine à l'échelle mondiale (Dähling *et al.*, 2016). La manière dont le changement climatique affectera les extinctions de la biodiversité marine et quel sera l'ampleur de ces extinctions est encore incertaine, mais l'inquiétude s'installe d'ores et déjà pour certains écosystèmes marins comme les récifs coralliens qui sont simultanément menacés par le réchauffement climatique et l'acidification des eaux (McCulloch *et al.*, 2012 ; Pratchett *et al.*, 2020).

L'humanité est entrée dans l'ère Anthropocène qui se traduit par une destruction des habitats, l'exploitation des ressources, l'introduction d'espèces exotiques, l'extinction d'espèces indigènes au sein des écosystèmes, la surexploitation des ressources naturelles, l'augmentation de la température, de l'acidité des océans, et du niveau des eaux. Le terme anthropocène, popularisé par Crutzen et Stoermer, a été créé à l'imitation du nom de périodes géologiques. Certaines espèces formant des habitats, telles que les herbiers sous-marins ou les mangroves et les « forêts » d'algues, sont également confrontées à des risques d'extinction élevés en raison du réchauffement climatique et de l'élévation du niveau des mers (Harley *et al.*, 2012 ; Sunny, 2017 ; Duarte *et al.*, 2018 ; Martins *et al.*, 2019), avec des conséquences pour les communautés écologiques qui dépendent de ces habitats. D'autres facteurs influencent aussi la diversité des espèces marines à l'échelle locale, régionale et mondiale. Par exemple, il a été démontré qu'une variabilité accrue du stress éolien affecte l'intensité des remontées d'eau profonde, entraînant une hypoxie périodique et la mort d'organismes marins (Chan *et al.*, 2008). La variabilité croissante du climat peut par ailleurs affecter la biodiversité par des événements

extrêmes, tels que des tempêtes ou des vagues de chaleur intenses, qui peuvent conduire à des mortalités à grande échelle comme dans le cas des coraux d'eau peu profonde ou des prairies sous-marines (Reusch *et al.*, 2005 ; Ehlers *et al.*, 2008). La redistribution des espèces terrestres est l'une des plus importantes conséquences du réchauffement climatique (Parmesan et Yohe, 2003 ; Poloczanska *et al.*, 2016). C'est aussi un aspect critique pour la santé des deux écosystèmes marin et terrestre, ainsi que les populations humaines dans le monde (Pech *et al.*, 2017). La xénodiversité, définie comme la diversité structurelle et fonctionnelle des espèces non indigènes (NEI) (Leppäkoski et Olenin, 2000), suscité par des mouvements à l'échelle mondiale depuis l'ère coloniale, a eu de tels effets sur la planète qu'il est considéré comme une caractéristique déterminante du courant de l'époque géologique (Lewis et Maslin, 2015).

1.1. Etat des connaissances dans le monde

Les invasions biologiques sont donc largement reconnues comme l'une des principales menaces pour la biodiversité et l'intégrité écologique dans le monde (Ruiz *et al.*, 1997 ; Carlton, 2000 ; Occhipinti-Ambrogi, 2007). Les changements sont généralement plus importants pour les environnements marins, en raison de leur haute connectivité environnementale (Burrows *et al.*, 2011) et en raison du rôle central des températures de l'eau, qui influencent la croissance, la survie et la reproduction des animaux marins (Crozier et Hutchings, 2014 ; Reusch, 2014).

Les espèces envahissantes marines sont connues pour modifier la structure de l'habitat, provoquer parfois l'extinction d'espèces indigènes vulnérables (par prédation, pâturage, compétition et altération de l'habitat) comme elles peuvent également affecter le cycle des nutriments, modifier les réseaux trophiques, s'hybrider avec des espèces indigènes, mais aussi avoir des impacts sur la santé humaine ainsi que sur les activités économiques à l'échelle mondiale (Mack *et al.*, 2000 ; Simberloff, 2001; Grosholz, 2002 ; Molnar *et al.*, 2008 ; Katsanevakis *et al.*, 2014). Au cours des dernières décennies, le nombre d'invasions d'espèces a augmenté dans le monde à un rythme sans précédent principalement en raison de la mondialisation des activités humaines (exemples : navigation, aquaculture et aquariologie), exacerbant la vulnérabilité des communautés (Mack *et al.*, 2000 ; Katsanevakis *et al.*, 2013). Compte tenu de l'échelle actuelle de invasions biologiques, une attention particulière a été récemment réservée au domaine de l'écologie d'invasion pour tenter d'élucider les mécanismes sous-jacents aux modèles d'invasion et processus. Cependant, ce n'est pas la totalité des espèces introduites qui réussissent dans le processus d'invasion, seule une fraction d'entre eux est capable de s'établir avec succès et de s'imposer dans le nouvel environnement devenant

envahissant (Williamson et Fitter, 1996). Les conditions défavorables (biotiques et abiotiques) du nouvel environnement peuvent en effet limiter l'établissement, la propagation et finalement le succès des espèces introduites (Williamson et Fitter, 1996 ; Thieltges *et al.*, 2004). Les espèces marines non indigènes (NIS : également appelées espèces exotiques) sont d'une grande pertinence pour un certain nombre de politiques internationales et européennes. De plus, actuellement la science citoyenne (c'est-à-dire l'implication du public dans la production de données - McKinley *et al.*, 2017) s'est imposée comme un puissant contributeur à la détection précoce de nouvelles espèces exotiques ainsi que la surveillance des envahisseurs établis (Groom *et al.*, 2019 ; Giovos *et al.*, 2019) et de nouvelles méthodes génétiques sont plus couramment utilisées, aidant à clarifier les incertitudes concernant l'identité des espèces et les origines géographiques (Bayha *et al.*, 2017). Prévenir ou ralentir la propagation des espèces exotiques devient une problématique d'actualité pour la communauté scientifique (écologistes et biologistes) et les gestionnaires qui s'inquiètent quant aux effets nocifs de ces espèces sur les biotes indigènes (Simberloff et Von Holle, 1999). En conséquence, le décalage temporel entre la première détection d'une nouvelle espèce exotique et la publication du signalement constitue un problème correspondant à diminué ces dernières années, largement aidée par la volonté des revues scientifiques à publier de telles observations sur la biodiversité (Zenetos *et al.*, 2019).

1.2. Situation en Méditerranée

Mare medi terraneum (en latin) signifie « mer au milieu des terres ». Cette mer presque fermée est la plus grande (2969000 km²) et la plus profonde (moyenne de 1460 m, maximum 5267 m) des mers fermées sur Terre. À l'échelle régionale, la Méditerranée joue un rôle de sentinelle du réchauffement climatique puisque et son biote réagit rapidement au changement climatique (Gravili *et al.*, 2013 ; Boero, 2015 ; Pisano *et al.*, 2020). Le bassin représente, en effet, un « bassin modèle » (Garrett, 1994) pour l'ensemble des océans (Templado, 2014) : il est beaucoup plus petit que n'importe quel océan, presque fermé et avec un taux d'endémisme élevé. Les écosystèmes de type méditerranéen, avec leurs régimes climatiques caractéristiques et uniques d'hivers doux et humides et d'étés chauds et secs, ne sont présents que dans cinq régions du monde : en Californie, au Chili central, dans la région du Cap en Afrique du Sud, et dans le sud-ouest et le sud de l'Australie. Ses côtes longent 21 états qui sont des principales destinations touristiques du monde avec 200 millions de touristes/an. Environ 7 % de la population mondiale sont concentrés dans des pays limitrophes à la Méditerranée, soit 460 millions d'habitants. Avec près de la moitié de cette population vivant près des côtes, le littoral méditerranéen est parmi les zones les plus densément peuplées et les plus fortement urbanisées

de la planète (GREC-SUD). D'ici 2025, ce pourcentage d'occupation des côtes devrait passer de 50% à 88%, et l'artificialisation de son littoral de 40 à 50 % (PNUE/PAM, 2009).

La mer Méditerranée est définie comme un hotspot de la biodiversité abritant près de 17000 espèces marines (Coll *et al.*, 2010) dont plus de 700 sont considérées comme non indigènes (Galil *et al.*, 2017 ; Zenetos, 2017). Les invasions biologiques et les impacts dus au changement climatique et augmentation des activités humaines nuisibles (Lejeusne *et al.*, 2010 ; Coll *et al.*, 2012) ont fait de cette mer l'une des écorégions les plus touchées à l'échelle mondiale (Halpern *et al.*, 2008 ; Costello *et al.*, 2010). Au cours des dernières décennies, la Méditerranée a connu une augmentation prononcée de la température de surface de la mer avec un changement conséquent dans la répartition des espèces dans tout le bassin (Occhipinti-Ambrogi et Galil 2010). Le réchauffement de l'eau de mer a en fait induit l'expansion de la gamme de espèces tropicales (phénomène connu sous le nom de « Tropicalisation » et la propagation vers le nord d'espèces méditerranéennes à affinités tropicales, confinée à l'origine dans le secteur sud du bassin (phénomène connu sous le nom de « méridionalisation ») (Azzurro, 2008). Les preuves de l'expansion de l'aire de répartition sont particulièrement nombreuses pour les espèces introduites en Méditerranée depuis la mer Rouge en passant par le canal de Suez, également connu sous le nom de « Lessepsiens » migrants (Por, 1978). Parmi ces espèces emblématiques, le cas de l'invasion de deux espèces tropicales de poisson-lapin, *Siganus rivulatus* et *S. luridus*, ont migré via le Suez Canal et ont apparu pour la première fois le long des côtes orientales de la Méditerranée, en 1924 et 1931, respectivement (selon le Réseau européen d'information sur les espèces exotiques ; Katsanevakis *et al.*, 2015). Ces deux herbivores envahissants ont établi de grandes populations dans la partie orientale du bassin, qui représente une proportion importante de la biomasse ichthyologique en mer Levantine (Goren et Galil, 2001) et ils ont récemment été en expansion vers l'ouest et le nord (Azzurro et Andaloro, 2004 ; Dulcic *et al.*, 2011), probablement favorisée par le réchauffement de l'eau de mer méditerranéenne (Vergés *et al.* 2014).

1.3. Situation actuelle en Algérie

La côte algérienne s'étend sur 1622 km du littoral sud-ouest de la Méditerranée, des frontières marocaines aux frontières tunisiennes. Elle est caractérisée principalement par un plateau étroit avec des fonds accidentés étendus et sa partie occidentale située sous la mer d'Alboran est influencée par les courants atlantiques (Millot, 1999). Le littoral algérien présente une diversité d'habitats, allant des rivages rocheux dominants, parfois surplombés de hautes falaises, aux plages sableuses et aux dunes dans la plupart des baies (Grimes *et al.*, 2010), tandis

que le plateau continental s'étend à d'autres zones méditerranéennes, telles que le golfe du Lion, la mer Adriatique nord et centrale et la mer Égée (Coll *et al.*, 2010). La circulation des masses d'eau le long de la côte algérienne est caractérisée par une dynamique hydrologique peu intense (Millot *et al.*, 1997). En Méditerranée occidentale, le flux d'eau de l'Atlantique présente une certaine ramification à 18° E après avoir traversé la mer d'Alboran (Millot, 1987 ; Brankart et Brasseur, 1998). Le bassin algérien, situé dans la partie occidentale de la Méditerranée, a une profondeur maximale d'environ 2500 m et est relié au bassin des Baléares par une série de seuils (Moranta *et al.*, 1998).

Les espèces « introduites » de la côte algérienne restent certainement le problème le plus méconnu en Méditerranée. Seules quelques études ponctuelles ont été consacrées aux espèces introduites en raison du manque de taxonomistes. Des recherches exhaustives sur les espèces non indigènes (ENI) le long de la côte algérienne devraient fournir de nouvelles données qui pourraient expliquer les mécanismes de propagation dans la partie sud-ouest du bassin méditerranéen, en particulier près de la mer d'Alboran.

Nous présentons ici une synthèse des travaux réalisés sur les ENI couvrant la période de 1834 à 2017 et publiés assez récemment par Grimes *et al.* (2018). Cette compilation des ENI le long de la côte algérienne est basée selon ces auteurs sur l'ensemble de données diffusées sous différentes formes : publications scientifiques internationales, rapports techniques, thèses de doctorat et de mémoires de graduation, webographie spécialisée (par exemple : MA-MIAS Fishbase, GIDB, Atlas de la CIESM, données de l'UICN), Fonds mondial d'information sur la biodiversité le réseau mondial d'information sur les espèces envahissantes, Système d'information sur les espèces marines envahissantes en Méditerranée, manifestations scientifiques (congrès, séminaires) ainsi que d'observations personnelles de scientifiques mais dont l'information est souvent non publiée.

L'inventaire algérien des espèces marines exotiques compte au total 70 espèces introduites rattachées en 7 groupes taxonomiques (Fig. 1) : Macroalgues, Mollusques, Polychètes, Crustacés, Bryozoaires, Cnidaires et Poissons. Près de 3 espèces introduites sur 4 appartiennent aux Poissons (38,75%) et aux Macrophytes (30%). Les Crustacés, les Polychètes et les Mollusques suivent ces deux groupes, avec respectivement 8, 5 et 4 espèces et représentent environ 25% des espèces introduites en Algérie. Les Cnidaires (3 espèces) et les Bryozoaires (1 espèce) sont les groupes les moins représentés. Les véritables espèces exotiques (39 espèces) et les espèces à aire de répartition étendue (18 espèces) dominent fortement le nombre total d'Algérie. De 1834 à 2017, 348 observations d'espèces introduites ont été signalées dans 69 zones dispersées le long de la côte algérienne. La plupart des signalements

(48 %) ont été réalisés dans la sous-région centrale de l'Algérie, suivie par la zone occidentale (25 %) et la sous-région orientale (20 %). Vingt-six signalements (7,6 % du total des observations) ont été donnés sans localisation précise ; en particulier, certaines observations de *Acanthophora nayadiformis*, *Antithamnion amphigeneum*, *A. boergesenii*, *Antithamnionella elegans*, *Asparagopsis armata*, *Alpheus inopinatus* et *Glabropilumnus laevis*. La grande majorité des observations (88 % du total des enregistrements) concernent des Macrophytes (226 enregistrements) et des Poissons (79 enregistrements). Cinq espèces exotiques, à savoir *Asparagopsis armata*, *A. taxiformis*, *Codium fragile*, *Caulerpa cylindracea* et *Lagocephalus sceleratus*, constituent 34,5 % des observations d'espèces introduites le long de la côte algérienne (Fig. 2).

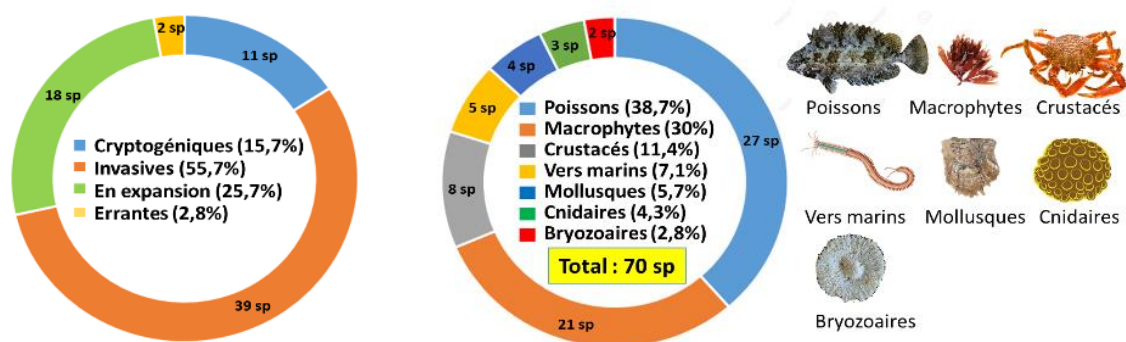


Figure 1. Composition et répartition taxonomique des espèces établies le long de la côte algérienne (source : établi à partir de Grimes *et al.*, 2018, modifiée).

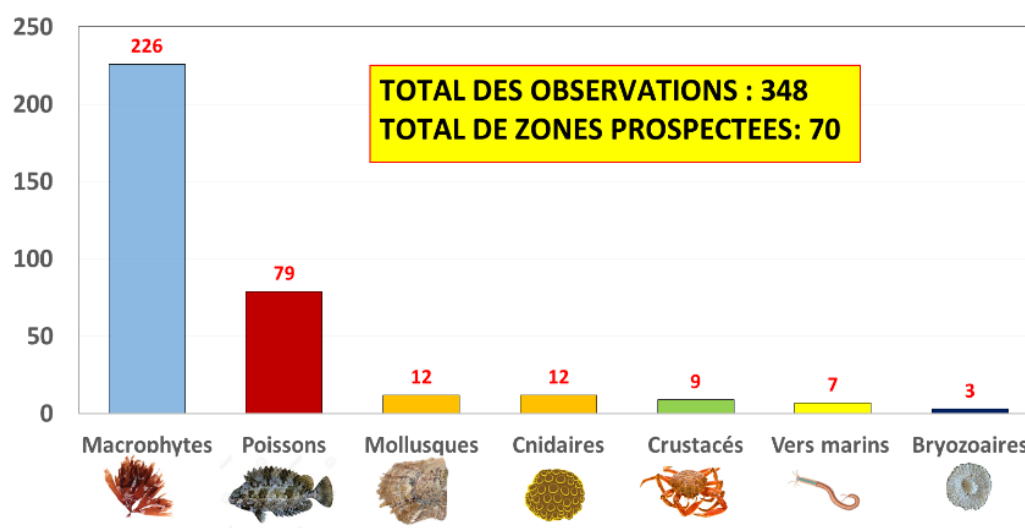


Figure 2. Distribution taxonomique des observations d'espèces introduites le long des côtes algériennes (source : établi à partir de Grimes *et al.*, 2018, modifiée).

Le taux d'ENI suit une tendance à la hausse depuis le début des années 1980. Il s'agit directement à l'intérêt de la communauté scientifique pour cette composante de la biodiversité marine algérienne et la pléthore de littérature internationale sur différents aspects relatives à ces espèces. D'une manière générale, 63% des signalements ont été réalisés après 2000. Toutes les ENI signalées avant 1900 concernent les macrophytes.

2. Origine des espèces non indigènes en Méditerranée

L'expansion d'espèces hors de leur « aire d'origine » est un phénomène qui a pris depuis le XIX^e siècle un élan particulier, l'homme ayant progressivement dominé les mers. Cette hégémonie anthropique revêt divers aspects. Elle porte sur la géographie (ouvertures de canaux intra-mers, inter-mers et inter-océaniques), les facteurs édaphiques (modification de la nature et de la structure des fonds : immersion de récifs artificiels, etc.), les facteurs physico-chimiques (la salinité suite à la « domestication » des fleuves, la courantologie au moins côtière suite à la construction de digues, caléfaction générale ou locale etc.), l'augmentation de l'efficacité des transports maritimes (rapidité et diminution des distances à parcourir par effet canal), la biodiversité par transferts d'une mer à l'autre d'individus donc introductions délibérés mais aussi parfois involontaires, en certains lieux d'espèces non indigènes.

La Méditerranée, est certainement la mer qui a été la plus affectée par l'emprise humaine car, seule mer qui puisse se glorifier d'être maîtresse de trois continents, elle est fondamentalement précaire et fragile. En effet, située dans une zone où les activités sismiques et volcaniques sont intenses, elle est en relation avec les masses d'eau marine voisines par des passages aqueux très ténus. Depuis 1869, la géographie de la Méditerranée a été bouleversée, artificialisée au sud-est par l'ouverture du canal de Suez, fin et long chenal entre elle et la mer Rouge et intra-muros un autre chenal, le canal de Corinthe (1893), a mis en relation directe la mer Egée et la mer Ionienne. Il faut souligner qu'aujourd'hui la Méditerranée riche d'au moins 18000 métazoaires est, malgré l'ouverture du canal de Suez, encore dépendante hydrauliquement de l'Atlantique et qu'elle est au moins à 70 % « atlantique » en ce qui concerne sa biodiversité, son caractère « endémique » n'étant le fait que de 6 à 18% de ses espèces selon le groupe zoologique pris en considération.

Pour bien comprendre la Méditerranée, il faut faire appel à son histoire. La Méditerranée est la « petite-fille » de la Téthys, mer entre deux terres, Gondwana et Eurasie, reliant ce qui deviendra d'un côté le monde atlantique et de l'autre le monde indopacifique. La nouvelle mer qui venait de prendre naissance, après cette collision entre l'Afrique et l'Eurasie était, de ce fait, une annexe de la zone ouest océanique donc de l'Atlantique. Certains géographes parlent de

« Paléo méditerranée ». Il y a environ – 5,6 millions d’années des mouvements tectoniques provoquent la fermeture de toute communication entre l’océan Atlantique et la Paléo-méditerranée et cette mer s’assèche progressivement, c’est la « crise messénienne ». Celle-ci semblerait anéantir presque l’ensemble des êtres vivants et de ce fait les espèces mésogéennes ayant des affinités avec les eaux « pacifiques » disparaissent. Après ce triste évènement géologique, il y a environ – 5,33 millions d’années, l’Atlantique déverse à nouveau ses eaux et sa biodiversité floristique et faunistique dans ce bassin par une brèche actuellement connue sous la dénomination de détroit de Gibraltar. La remise en eau de cet espace donne naissance à une nouvelle Méditerranée, la Méditerranée pré-lessepsienne, annexe hydraulique, floristique et faunistique de l’Atlantique. Après et jusqu’à une date récente ce sont les aléas climatiques : alternance des grandes périodes glaciaires et interglaciaires qui vont moduler et modeler le paysage floristique et faunistique de cette mer. En fonction de l’alternance chaud/froid, la Méditerranée sera envahie progressivement par des végétaux et animaux en provenance des régions atlantiques sub-boréales et boréales et des régions sub-tropicales et tropicales. Etant restée une mer relativement « tempérée », elle a permis à certaines espèces originaires de ces diverses régions de se maintenir jusqu’à nos jours en son sein avec quand même une dominante d’espèces provenant des régions « tempérées » de l’Atlantique. Les grandes périodes climatiques subit par la MED ont eu des répercussions sur le régime hydrodynamique, notamment les courants, la température, la salinité, et de ce fait sur la structuration de la biodiversité méditerranéenne en favorisant ou défavorisant plus ou moins momentanément l’occupation et le développement de certaines espèces dans certains secteurs et même sur l’arrivée de nouvelles espèces via Gibraltar. Cette configuration géographique et climatique dans laquelle la Méditerranée voit sa biodiversité fluctuer et évoluer lentement au cours du temps, va être perturbée par une brusque artificialisation géo-géographique, d’origine anthropique de ses relations avec le monde océanique. En 1869, par la volonté de Ferdinand de Lesseps, le canal de Suez qui réunit dès lors, le monde atlanto-méditerranéen au monde indo-pacifique via la mer Rouge fait que la Méditerranée devient une « Nouvelle Téthys » (Por, 2010). Immédiatement, l’Indopacifique prend sa revanche sur l’Atlantique. Via le canal de Suez, des organismes indopacifiques exclus de la Méditerranée depuis environ -20 à -15 millions d’années l’envahissent (immigrants lessepsiens), mais dans le même temps on note une reprise de l’activité immigratoire via le détroit de Gibraltar (immigrants herculéens) que l’on peut mettre en relation avec le changement climatique qui engendre des modifications hydro-climatiques notables. A cela s’ajoute la domestication des cours d’eaux douces (estuaires, fleuves) et parfois leur tarissement, le déficit en eau douce ainsi engendré participe, au moins à l’échelle locale, à la salinisation de la Méditerranée ce qui aura des répercussions sur la distribution des végétaux

et animaux exotiques et indigènes. Le cas le plus connue est celui du Nil qui ne déverse plus ses eaux au Levant depuis les années 1970 suite à la construction du fameux barrage d'Assouan. Globalement, l'augmentation du trafic maritime, les transplantations floristiques et faunistiques intentionnelles ou accidentelles, la caléfaction, la salinisation des eaux et les micros, méso et macro-éco manipulations intra méditerranéennes (digues, récifs artificiels, aquaculture marine) favorisent un certain disfonctionnement des écosystèmes typiquement méditerranéens traditionnels.

2.1. Vecteurs d'introduction

Les vecteurs d'introduction des ENI en MED peuvent être résumés comme suit : le changement climatique, les transports maritimes (forme d'introduction potentielle), les élevages d'espèces d'ornement (aquariologie) et d'intérêt aquacole (aquaculture), le commerce d'organismes vivants, la restauration et l'utilisation d'organismes vivants dans la lutte biologique.

La majorité des ENI observées en Méditerranée orientale a été introduite indirectement via par le canal de Suez (espèces lessepsiennes), alors que dans le bassin occidental, il s'agit actuellement plutôt d'espèces qui sont passées depuis l'Atlantique à travers le détroit de Gibraltar (espèces herculéennes). En accord avec la définition précédente, le passage d'une espèce par le canal de Suez est dû à une action indirecte de l'homme ; il s'agit donc bien d'une espèce non-indigène. Le passage par Gibraltar correspond à une extension naturelle de l'aire de distribution de l'espèce, même si celle-ci a pu être favorisée par le changement climatique d'origine anthropique.

Le fret maritime représente un des vecteurs potentiels d'introduction des ENI en MED. En effet, le transport des espèces par bateau sur de longues distances peut s'effectuer de différentes manières pour les espèces : fixées sur la coque du navire et sur les ancres, présentes dans les eaux de ballast ou encore retenues prisonnières dans les seachests. La fixation sur la coque des bateaux (ou biofouling) concerne les végétaux et les invertébrés sessiles. La vétusté des peintures anti-fouling utilisées peut favoriser ce type de transport. Le transport dans les eaux de ballast ne peut se concevoir que pour les organismes pélagiques ou planctoniques de petite taille ou des larves ou encore des œufs de dormance (kystes), capables de passer à travers les crépines d'aspiration et capables de survivre même en absence de lumière (Bailey, 2015). De façon anecdotique, il est possible aussi que des espèces soient remontées sur les bateaux par les encres et qu'elles résistent dans les puits de chaîne, avant d'être remises à l'eau, dans un nouvel environnement quand l'ancre est à nouveau mouillée. Ce moyen de transport a été

supposé pour expliquer la dissémination de *Caulerpa taxifolia* (Sant *et al.*, 1996). Jusqu'à récemment, le transport de poissons juvéniles par les bateaux semblait difficile ou impossible. Sur certains navires sont présents des sea-chests, cavités assez grandes (de la taille d'un homme ou plus), ouvertes sur l'extérieur et à partir desquelles l'eau destinée au ballast est pompée (Coutts et Dodgshun, 2007). Des poissons d'une certaine taille peuvent donc y trouver refuge, comme c'est le cas de la Maconde bouche noire *Synagrops japonicus* qui a été capturée sur les côtes algériennes (Hannachi *et al.*, 2015) et italiennes (Serena *et al.*, 2022) et de *Oplegnathus fasciatus*, un poisson de l'océan Indien retrouvé à Malte (Schembri *et al.*, 2010). L'aquariologie constitue une activité professionnelle (aquariums publics) et privée (aquariums personnels) qui représente un vecteur potentiel d'introduction si jamais des espèces, maintenues en aquarium, sont relâchées, intentionnellement ou non, en milieu marin. Les variétés de *C. taxifolia* retrouvées en Méditerranée proviennent d'un aquarium public (Jousson *et al.*, 1998). Plusieurs espèces de poissons tropicaux, fréquemment utilisées en aquariologie, ont été signalées en Méditerranée (Zenetos *et al.*, 2016). L'échappé accidentel ou l'introduction volontaire de larves ou d'individus adultes d'espèces marines d'intérêt aquacole (crustacés et mollusques bivalves) peut aussi constituer une source d'introduction potentielle.

2.2. Impacts environnementaux

Les impacts des ENI sur l'environnement et les activités économiques en mer Méditerranée sont non seulement diversifiés mais très complexes : modifications des activités humaines liées au milieu marin (régression des stocks autochtones et nobles avec baisse des revenus, perturbation de la pêche artisanale et professionnelle), modifications de la biodiversité native et des écosystèmes en place et risques sanitaires.

La pêche artisanale méditerranéenne est aujourd'hui en situation de crise puisqu'elle se retrouve confrontée à des concurrences d'usage, à une réduction des stocks de la plupart des espèces benthiques, à la détérioration des écosystèmes côtiers sous l'effet de la pression anthropique. Les modifications apportées par les changements globaux (augmentation de la température moyenne de l'eau, acidification, surélévation du niveau moyen de la mer, impacts des espèces invasives) sont autant de menaces qui pèsent sur la durabilité d'une activité de pêche artisanale souvent peu capitalistique. Les changements globaux aujourd'hui en œuvre en Méditerranée, pourront avoir un impact non négligeable sur les pêches côtières. De manière paradoxale, certains de ces changements (prolifération d'espèces invasives) peuvent être valorisés par l'activité halieutique pour développer des activités nouvelles et doivent être appréhendées comme les voies possibles d'un nouvel essor des pêches côtières (valorisation et

transformation). Face aux changements globaux, des scénarios pertinents d'adaptation des pratiques halieutiques doivent être imaginés en Méditerranée. Dans les orientations prochaines des politiques environnementales, les capacités d'anticipation seront déterminantes pour atténuer les effets supposés négatifs de ces changements, voire en tirer profit, comme c'est le cas de l'exploitation et de la valorisation artisanale et industrielle des sous-produits du crabe bleu *Callinectes sapidus* en Tunisie (Production tunisienne de crabes bleus, 1^{er} semestre 2018 = 1450 tonnes, soit une valeur 9 MDT, environ 3 millions euros) et récemment en Algérie (PNR, 2023).

L'analyse des interactions historiques hommes-environnement, celle de l'adaptation des communautés littorales à des oscillations naturelles de la ressource, ou à des bouleversements sociopolitiques passés, peuvent contribuer à la mise en place d'un nouveau modèle de gouvernance. L'examen des capacités de résilience des hommes et du milieu est essentiel. Les menaces sur les ressources vivantes marines se sont amplifiées au cours des dernières décennies et ont conduit à la régression des productions halieutiques. Le développement de l'aquaculture en mer ouverte a constitué jusqu'à récemment, la principale alternative pour remédier à cette situation, en garantissant aux populations, surtout riveraines, les apports nécessaires en protéines d'origine marine. Toutefois, le réchauffement global n'a épargné aucune activité liée à l'homme et présente des impacts désastreux sur les secteurs économiques clés notamment la pêche, l'aquaculture et le tourisme balnéaire et aquatique. Les changements globaux ont ainsi amené la plupart des pays méditerranéens à élaborer leurs Stratégies Nationales d'Adaptation, intégrées aux programmes régionaux méditerranéens. L'une des conséquences majeures du réchauffement global est l'érosion de la biodiversité par l'introduction de plus en plus soutenue d'espèces invasives. Leurs éradications ne semblent pas envisageables, en raison du coût très élevé que représenterait la mise en œuvre de telles politiques, mais aussi de l'impact désastreux qu'auraient ces dernières sur l'environnement marin. Face à un développement accéléré du fret maritime intercontinental, et suite à l'élaboration tardive d'une réglementation efficace de contrôle de ces vecteurs de la contamination que constituent les eaux de ballasts, la lutte contre les espèces exotiques semble sans issue. Certaines d'entre elles, observées depuis de longues années sur les côtes de la rive sud de la Méditerranée, sont d'ores et déjà mentionnées en plusieurs points de la rive nord. Sans renoncer aux politiques indispensables de prévention, les sociétés méditerranéennes doivent dès aujourd'hui envisager la valorisation de ces espèces allochtones dont le flux lessepsien va certainement s'accroître suite à l'élargissement en cours du canal de Suez. L'invasion biologique en Méditerranée est relativement bien documentée depuis plus d'un siècle, et environ 1000 espèces exotiques ont été inventoriées dont certaines

peuvent présenter une réelle menace non seulement pour les espèces natives (compétition puis éradication) mais aussi pour la santé humaine et le secteur économique (pêche, aquaculture, tourisme balnéaire). Certaines espèces exotiques présentent des risques directes ou indirectes pour l'homme (fortement toxiques voire mortelles) comme les poissons *Lagocephalus sceleratus* et *Plotosus lineatus*, la méduse *Rhopilema nomadica*, la physalie *Physalia physalis* et la consommation des coquillages contaminés par les microalgues toxiques (*Gonyaulax*, *Dynophysis* et *Alexandrium*). Paradoxalement, les données relatives à l'écologie de ces microalgues toxiques au sud de la Méditerranée, notamment sur les côtes algériennes sont éparses (Frehi *et al.*, 2007 ; Illoul *et al.*, 2008 ; Hadjaji *et al.*, 2014 ; Ayada *et al.*, 2018 ; Cheniti *et al.*, 2018 ; Draredja *et al.*, 2020) en raison de l'absence d'expertises locales et de l'insuffisance de prospections. Il semblerait que les espèces invasives ne constituent pas une priorité dans les programmes de recherche des pays de la rive sud de la Méditerranée. De même, les études sur les impacts écologiques et socio-économiques de ces espèces envahissantes sont à la fois très éparses (Streftaris et Zenetos, 2006 ; Ojaveer *et al.*, 2015). La Tunisie, de par sa position stratégique en Méditerranée, charnière entre les 2 bassins levantin et occidental, se trouve fortement concernée par le phénomène de bioinvasion. Sa biogéographie particulière est placée sous l'influence mixte de la Méditerranée occidentale et centrale ; divisée par le canal Siculo-Tunisien qui représentait une barrière naturelle à certaines incursions d'espèces invasives. Cet emplacement privilégié de ce pays pourrait permettre d'expliquer la propagation des espèces exotiques vers la Méditerranée, de prédire les incursions futures et surtout de réduire les impacts des espèces les plus envahissantes. Selon une mise à jour assez récente, 136 espèces faunistiques exotiques ont été enregistrées dans les eaux marines tunisiennes (Ounifi-Ben Amor *et al.*, 2016) essentiellement d'origine indopacifique. Un intérêt particulier devrait être accordé aux milieux portuaires, aux lagunes et aux aires marines protégées considérés comme des zones de refuge, de « transit » et d'acclimatation pour les espèces exotiques. Le canal de Suez et les lagunes sont reconnus comme étant des « hot spot » importants de l'invasion de la Méditerranée. En Tunisie, 16% de la faune exotique a été observée pour la première fois dans les lagunes. Depuis, le flux d'espèces exotiques connaît une expansion sans précédent depuis les 2 dernières décennies et les impacts sur les écosystèmes, les espèces natives et les activités économiques se font de plus en plus sentir, en particulier pour les taxons d'intérêt halieutique comme les mollusques, les crustacés décapodes et les poissons.

3. Gestion et avenir des invasions des ENI en MED et en Algérie

Face aux ENI qui s'installent en Méditerranée, le Centre de Coopération pour la Méditerranée de l'UICN a publié un nouveau rapport. Ce guide pratique fournit des indications sur les espèces envahissantes les plus dangereuses de la faune et la flore marine et apporte des solutions de gestion pour contrôler et éradiquer ces espèces des AMP. L'apparition et la rapide propagation de l'algue *C. taxifolia*, par exemple, ont donné lieu à une vaste campagne de sensibilisation à l'attention du grand public. De nombreux prospectus et fiches de signalisation ont été distribués aux usagers de la mer, afin d'expliquer les gestes élémentaires permettant de limiter l'expansion de cette algue, tels que le nettoyage périodique des ancres, des équipements de la plongée autonome, des filets maillants et l'interdiction d'arracher manuellement sauf lorsqu'il s'agit de superficie restreinte ou d'échantillons à usage scientifique.

Des mesures de gestion efficace des introductions délibérées ou involontaires des ENI en MED pourraient être envisageables moyennant l'implication de l'ensemble des parties prenantes et utilisateurs de la mer aussi bien celles des instances gouvernementales que celles de la société civile (ONG, associations, pêcheurs, scientifiques, gestionnaires, etc.). De nombreux scénarios peuvent être envisagés ainsi afin de minimiser les impacts négatifs liés aux intrusions des ENI dans le bassin méditerranéen. L'amélioration des dispositifs de détection précoce des ENI via la création des réseaux d'observation spécifiques, la sensibilisation et l'information des utilisateurs de la mer (pêcheurs, plongeurs, services vétérinaires, de l'environnement et de la pêche, baigneurs, poissonneries, restaurateurs, etc.) à travers des journées portes ouvertes, la distribution de prospectus, d'affiches et de fiches d'identification, de distribution de plaquettes immergeables aux plongeurs et clubs de plongée. La médiatisation (émissions radio-télévisées, communiqués de presse, etc.) et la vulgarisation de l'information capitalisée par la communauté scientifique peuvent contribuer d'une manière palpable sur les actions préventives et curatives à mener à court, moyen et long terme. Cette contribution de la communauté scientifique pourrait aller au-delà à travers l'élaboration de projets de recherche par les institutions spécialisées (DPRH, Secteur de l'environnement, universités, laboratoires de recherche). La mise en œuvre des travaux de recherche sur les différentes thématiques (études bio-écologiques et génétiques des populations végétales et animales exotiques, cartographie, suivi et identification des zones potentielles de la bio-invasion) à travers l'élaboration de programmes nationaux et/ou internationaux peut-être renforcée par la coopération scientifique entre les pays des rives nord et sud de la MED et entre les différents utilisateurs de la mer (pêcheur professionnel-administration de la pêche-plongeurs-scientifique-médias) qui souvent est inefficace voir absente en Algérie, comparés à d'autres pays de la MED.

D'une manière générale, lorsqu'une espèce non indigène s'est bien établie dans son nouvel habitat, il devient pratiquement impossible de l'éradiquer et l'exemple de l'invasion de la caulerpe en MED est un bon exemple d'échec. Une éradication des ENI ne peut être envisageable qu'en prenant des précautions pragmatiques et efficaces en amont. Les moyens actuels de prévention, de gestion et de contrôle des ENI sont souvent inefficaces en milieu naturel, sans compter les éventuels dommages collatéraux pouvant être causés sur les espèces natives.

4. Présentation du crabe plat invasif *Percnon gibbesi*

4.1. Position taxonomique

Le crabe plat exotique *P. gibbesi* est communément appelé par des noms vernaculaires en français qui sont : crabe plat des oursins, Grapse de l'Atlantique, crabe à pieds légers (Otero *et al.*, 2013). Sa position systématique est la suivante :

Embranchement : Arthropoda

Sous embranchement : Crustacea

Classe : Malacostraca

Ordre : Decapoda

Sous ordre : Brachyura

Famille : Percnidae

Genre : *Percnon*

Espèce : *P. gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853)

4.2. Description et confusion morphologique

Percnon gibbesi est un crabe plat muni d'une carapace presque carrée et aux angles arrondis avec quelques tubercules peu marqués. Elle est à peine plus longue que large avec une longueur atteignant 39 mm chez les mâles, 34 mm chez les femelles et entre 26 et 30 mm chez les femelles ovigères (<https://doris.ffessm.fr/>). Sur les côtes d'Annaba, la longueur de la carapace peut atteindre jusqu'à 41 mm (Menail *et al.*, 2019). Cette espèce porte généralement 3 dents frontales et 4 dents antérolatérales pointues. Les yeux sont développés et en forme de haricot. Sur les pinces, le mérus et le carpe sont épineux. Les 4 dernières paires de péréiopodes sont armées d'une rangée d'épines fortes et sub-égales sur la marge antérieure du mérus, environ 4 sur la P2 et 7 à 10 épines sur les P3 à P5 (Williams, 1965 ; Relini *et al.*, 2000 ; Galil, 2006 ; Otero *et al.*, 2013) (Fig. 3).



Figure 3. Morphologie externe de *Percnon gibbesi* (H. Milne-Edwards, 1853).

Il existe un dimorphisme sexuel visible au niveau des chélipèdes de la P1 (légèrement plus développé chez le mâle que chez la femelle) et de l'abdomen (en forme triangulaire chez le mâle et circulaire chez la femelle) (Fig. 4). La livrée colorée varie peu en fonction de l'âge, du sexe et des individus. Elle est brun-rouge ou vert-brun avec des marques symétriques de couleur turquoise présentes de chaque côté d'une ligne médio-dorsale de la même couleur. Le mérus de chaque patte ambulatoire possède une bande turquoise médiane. Une bande jaune vif se situe sur les périopodes au voisinage de l'articulation carpe-propode et propode-dactyle. Une tache bleu-clair brillante est présente sur la partie distale de l'ischium des périopodes et une ligne fine de la même couleur souligne la bordure entre la face dorsale et la face ventrale de la carapace. Les pédoncules oculaires et les pinces sont orangés. La couleur est plus pâle du côté ventral (<https://doris.ffessm.fr/>).

Pendant longtemps, les scientifiques ont discuté la validité des 2 espèces très similaires morphologiquement que sont le crabe plat des oursins *P. gibbesi* et le crabe plat aux yeux rouges *P. planissimum*. Les signalements en Atlantique et en Méditerranée de cette dernière espèce correspondent en fait à la première. Ces deux espèces se distinguent par (1) la longueur relative du sillon poilu au bord supérieur de la paume des pinces et (2) par les longueurs relatives des secondes et troisièmes dents antéro-latérales de la carapace.

D'autre part, les distributions géographiques sont très différentes étant donné que *P. gibbesi* est présent dans l'ensemble de l'Atlantique intertropical ainsi que sur les côtes du Pacifique américain alors que *P. planissimum* a une distribution indo-ouest-pacifique (<https://doris.ffessm.fr/>).



Figure 4. Dimorphisme sexuel chez *Percnon gibbesi* (face ventrale d'un individu mâle, à gauche et d'un individu femelle, à droite) (Clichés personnels).

4.3. Habitats fréquentés

Ce crabe invasif fréquente les petits fonds accidentés, notamment les côtes rocheuses, les ports et les marinas où il se tient sur des substrats durs comme des rochers ou des jetées. Il se cache avec agilité dans les fissures ou les cavités diverses. Il apprécie plus particulièrement les rochers tapissés d'algues rouges calcaires en milieu battu. Il se rencontre surtout en zone intertidale et dans les trois ou quatre premiers mètres de profondeur. Les gros individus se rencontrent plus profondément que les petits (Deudero *et al.*, 2005). Il a été signalé jusqu'à -30 m (Galil 2006 ; Otero *et al.*, 2013) et en zone tropicale, il fréquente aussi les substrats recouverts de végétation rampante (Deudero *et al.*, 2005).

4.4. Distribution originale de l'espèce

Le crabe plat des oursins est natif de l'Atlantique intertropical africain et américain (présent dans les Antilles françaises) ainsi que du Pacifique américain (présent à l'île Clipperton). Il est supposé avoir pénétré en Méditerranée par le détroit de Gibraltar (Galil *et al.*, 2015). Sa distribution naturelle englobe les côtes des continents américain et africain, des côtes du Chili à la Californie dans l'océan Pacifique et de la Floride au Brésil et de l'archipel de Madère au golfe de Guinée dans l'océan Atlantique (Manning et Holthuis, 1981). Depuis sa première découverte sur l'île de Linosa (Archipel des Pélages, sud de l'Italie) en 1999 (Relini *et al.*, 2000), ce crabe plat a élargi son aire de répartition en mer Méditerranée, étant signalé après 1999 dans plusieurs localités d'Espagne (îles Baléares) (Garcia et Reviriego, 2000 ; Müller 2001 ; Deudero *et al.*, 2005) puis, se propageant rapidement en Sardaigne, dans le nord de la Sicile, dans la mer Tyrrhénienne et à Malte (Pipitone *et al.*, 2001 ; Mori et Vacchi, 2002 ; Sciberras et Schembri, 2007), sur les côtes tunisiennes (Sghaier *et al.*, 2011) et plus récemment

sur le littoral algérien de l'ouest (Lamouti et Bachari, 2011) à l'est (Katsanevakis *et al.*, 2011 ; Bada et Derbal, 2018 ; Menail *et al.*, 2019).

4.5. Cycle sexuel

Les informations sur le cycle sexuel de *P. gibbesi* sont fragmentaires. En Afrique tropicale, les femelles ovigères ont été signalées pratiquement toute l'année (Galil 2006 ; Otero *et al.*, 2013) alors qu'en Méditerranée, les femelles ovigères ont été observées principalement en période chaude entre mai et septembre. Le développement larvaire comporte 6 stades zoé et une mégalope (Paula et Hartnoll, 1989 ; Hartnoll, 1992). Les larves séjournent relativement longtemps au sein du plancton, ce qui permet une dispersion de l'espèce à longue distance. Les juvéniles (carapace inférieure à 1,5 cm de long) font leur apparition d'octobre à mars (Otero *et al.*, 2013).

4.6. Ecologie trophique

Ce crabe furtif, très vif et agile est plutôt actif le jour avec un pic alimentaire au crépuscule. C'est un herbivore relativement strict, utilisant ses pinces pour prélever les algues rouges calcaires, les algues filamenteuses ou le film algal de surface dont il se nourrit (Pipitone *et al.*, 2001 ; Puccio *et al.*, 2006 ; Otero *et al.*, 2013). Il pourrait à l'occasion consommer des macroalgues (*Corallina* sp., *Dictyota* sp.), des pagures ou des polychètes (Deudero *et al.*, 2005). En Méditerranée, il apprécie particulièrement la présence d'oursins noirs comme *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758). Sur les côtes américaines, les juvéniles de cette espèce se cachent entre les épines de l'oursin diadème des Antilles *Diadema antillarum* Philippi, 1845 (Schmalfuss, 1976).

4.7. Impacts environnementaux

Cette espèce peut entrer en compétition potentiellement avec d'autres espèces de crabes comme le crabe marbré *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius, 1787) ou l'ériphie verruqueuse *Eriphia verrucosa* (Forskål, 1775) (Galil 2006 ; Otero *et al.*, 2013) mais aucune étude le prouve. Peut-être les *Percnon* résistent mieux aux vagues que les *Pachygrapsus*, en étant plus forts pour s'accrocher (plus plats, plus grands, pattes plus longues). Presque exclusivement végétarienne, elle ne semble pas avoir d'effet notable sur les écosystèmes littoraux qu'elle fréquente. Elle n'a pas d'impact écologique ou économique connu (Deudero *et al.*, 2005 ; Elkrwe *et al.*, 2008 ; Otero *et al.*, 2013).

CHAPÎTRE 2

MATÉRIEL & MÉTHODES

1. Ecologie de *P. gibbesi*

1.1. Zone d'étude

La baie d'Annaba est située à l'extrême des côtes nord est d'Algérie et au sud-ouest de la mer Méditerranée. La zone d'étude couvre un linéaire côtier total d'environ 16,2 km scindé en 2 secteurs bien distincts (secteur 1 : 7,29 km, secteur 2 : 8,93 km) et où chaque secteur a été divisé en 11 stations délimitées par des transects sinueux de distances distinctes (Fig. 5).

Le secteur 1, hautement soumis aux activités humaines (proximité du port de commerce, stations balnéaires, rejets d'eaux domestiques, urbanisation et implantation de complexes touristiques, pêche artisanale et de loisir) est limité de la plage Lever de l'Aurore (36°54'44.68''N-7°46'18.75''E) au Cap de Garde (36°58'04.66''N-7°47'28.01''E), mais en dehors des plages (Lever de l'Aurore, Gassiot, Saint Cloud, Chapuis, La Caroubie, Toche, Belvédère, Ain Achir, Les Amphores) qui sont généralement constituées de sables grossiers et fins avec quelques transects accidentés (rochers et herbiers). Le reste de la zone d'étude est toujours d'aspect rocheux entrecoupée d'herbiers clairsemés à denses entre 0 et -12 m (Derbal, obs. pers.).

Le secteur 2, plus éloigné des activités humaines, est situé entre le cap de Garde et la plage Djenen El Bey (36°57'22.1''N-7°43'19.5''E). Cette portion maritime, dans sa majeure partie très accidentée (rochers et herbiers à posidonie), est difficilement accessible par la route (pistes) et a été récemment proposé par le Ministère de l'Environnement et des Energies Renouvelables (Programme GENBI : Gouvernance Environnementale et Biodiversité) en vue d'une création d'une Aire Marine Protégée (Derbal et Amarouayache, 2015 ; Lamouti, 2019).

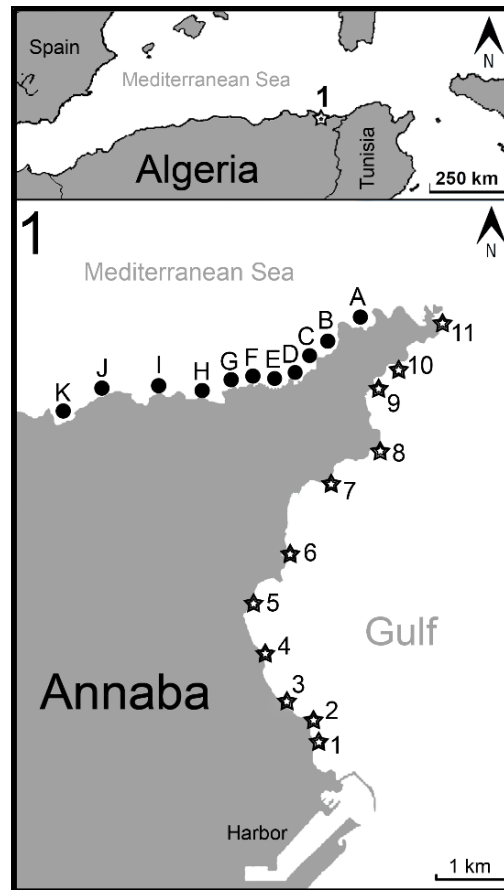


Figure 5. Localisation de la zone d'étude et des 2 secteurs d'échantillonnage incluant les 11 stations/secteur (secteur 1 : st. 1 à st.11 ; secteur 2 : st. A à st. K).

Tableau 1. Positions géographiques et distances parcourues dans la zone d'étude (Secteur 1 : Golfe d'Annaba).

Station	Position géographique (Départ)	Position géographique (Arrivé)	Distance (m)
Station 1	36°54'36.91''N-7°46'18.07''E	6°54'44.91''N-7°46'18.95''E	259
Station 2	36°54'44.91''N-7°46'18.95''E	36°54'57.83''N-7°46'13.57''E	500
Station 3	36°55'0.64'' N-7°46'5.86''E	36°55'2.34''N-7°46'3.93''E	173
Station 4	36°55'18.14''N-7°45'49.15''E	36°55'31.71''N-7°45'44.56''E	482
Station 5	36°55'47.09''N-7°45'39.49''E	36°55'57.88''N-7°45'45.79''E	416
Station 6	36°56'2.90''N-7°45'56.60''E	36°56'30.28''N-7°46'3.84''E	1431
Station 7	36°56'48.47'' N-7°46'18.22'' E	36°56'58.33''N-7°46'41.78''E	953
Station 8	36°56'58.33'' N-7°46'41.78''E	6°57'21.25''N-7°46'50.84''E	1325
Station 9	36°57'29.93'' N-7°46'50.29'' E	36°57'39.37''N-7°47'1.41''E	547
Station 10	36°57'39.37''N-7°47'1.41''E	36°57'47.30''N-7°47'13.79''E	612
Station 11	36°57'57.46''N-7°47'32.58''E	36°58'3.49''N-7°47'26.74''E	600

Tableau 2. Positions géographiques et distances parcourues dans la zone d'étude (Secteur 2 : Cap de Garde - Djenen El Bey).

Station	Position géographique (Départ)	Position géographique (Arrivée)	Distance (m)
Station A	36°58'5.20''N-7°47'4.42''E	36°58'2.28''N-7°46'34.29''E	1839
Station B	36°58'2.28''N-7°46'34.29''E	6°57'48.27''N-7°46'33.10''E	607
Station C	6°57'48.27''N-7°46'33.10''E	6°57'43.28''N-7°46'26.80''E	232
Station D	6°57'43.28''N-7°46'26.80''E	6°57'40.18''N-7°46'21.32''E	353
Station E	6°57'40.18''N-7°46'21.32''E	36°57'33.83''N-7°46'8.04''E	526
Station F	36°57'33.83''N-7°46'8.04''E	36°57'32.04''N-7°45'45.38''E	884
Station G	6°57'32.04''N-7°45'45.38''E	6°57'29.71''N-7°45'24.51''E	819
Station H	6°57'29.71''N-7°45'24.51''E	36°57'26.30''N-7°45'9.89''E	745
Station I	36°57'26.30''N-7°45'9.89''E	36°57'23.68''N-7°44'40.22''E	1076
Station J	36°57'24.49''N-7°44'36.65''E	36°57'23.41''N-7°44'6.43''E	1005
Station K	36°57'22.91''N-7°44'2.39''E	36°57'22.75''N-7°43'44.16''E	844

1.2. Méthodologie d'échantillonnage

La comparaison des abondances de la population de *P. gibbesi* entre les 2 différents secteurs s'est été effectuée par relevés visuels en utilisant la méthode de la plongée libre. Celle-ci est considérée non destructive et permet d'effectuer non seulement des inventaires exhaustifs et assez précis (Harmelin-Vivien *et al.*, 1985 ; Labrosse *et al.*, 2001) mais de recueillir aussi des informations fiables sur l'abondance, la densité et la composition spécifique (Harmelin-Vivien *et al.*, 1985). La largeur du « transect » (Brock, 1954) à parcourir est préalablement mesurée et déterminée en fonction du mode de vie des espèces à étudier, des caractéristiques hydrologiques (courant, visibilité) et topographiques du site (herbier, anfractuosités, éboulis, etc.). Un suivi spatio-temporel a donc été réalisé pendant la période estivale des années 2017 et 2018, pendant la journée entre 11 h et 16 h GTM (heure moyenne de Greenwich). Sur nos transects généralement sinueux (largeur : 2 m, profondeur : 0 - 3 m), le dénombrement des crabes a été répété 3 fois en respectant les trois catégories de taille prédéterminées (Petits : < 15 mm, Moyens : 15-25 mm, Grands : > 25 mm).

1.3. Paramètres étudiés

1.3.1. Inventaire des brachyours côtiers

Parallèlement à l'étude de l'écologie de *P. gibbesi*, nous avons réalisé un inventaire exhaustif des crabes de petit fonds (0 – 3 m) du Golfe d'Annaba (à partir de la plage du Lever de l'Aurore (36°54'44.68''N-7°46'18.75''E) jusqu'au Cap de Garde (36°58'04.66''N-7°47'28.01''E) (Fig. 6) avec la recherche éventuelle d'autres espèces invasives qui pourraient coexister avec *P. gibbesi*. Par la suite, nous avons estimé la dominance (proportion en pourcentage de chaque espèce au sein de l'ensemble des espèces inventoriées) de chaque espèce de crabe inventoriée.

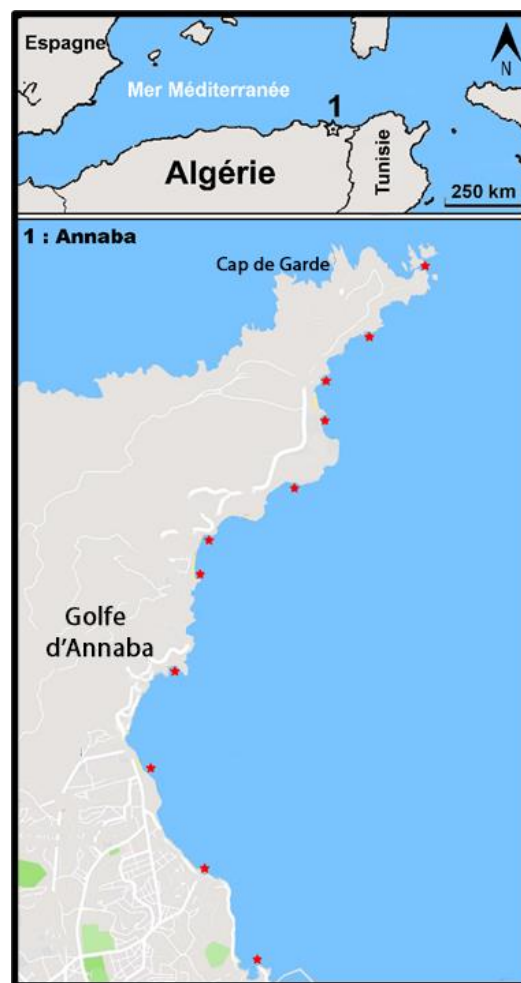


Figure 6. Délimitation de la zone d'inventaire des crabes des petits fonds du golfe d'Annaba.

1.3.2. Abondance et densité

L'abondance (nombre total de crabes observés/transect) et la densité (abondance/unité de surface : 50 m²) ont été déterminées pour les 3 catégories de tailles.

1.3.3. Habitat fréquenté

L'habitat fréquenté par *P. gibbesi* dans le secteur a été noté tout au long du transect. Dans le cas présent, la notion d'habitat a tenu compte de la nature du substrat (rocheux, herbiers, etc...) et du type de gîte (faille, crevasse, etc.). Cette dernière information a été prise en considération lorsque le crabe se trouvait à l'intérieur de son habitat ou à ses abords ou se dirigeait vers lui.

1.3.4. Comportement de l'espèce

Lors de notre étude, nous avons constaté que l'interaction entre l'observateur (plongeur) et la population carcinologique disponible sur place était variable et pouvait prendre 2 formes de réaction : indifférence (ou neutre) ou fuite. Ces différentes formes de réaction dépendent à la fois du comportement de l'observateur et des capacités locomotrices (mobilité) du groupe taxonomique considéré (poisson, crustacé, mollusques, échinoderme, etc.). Chez les poissons téléostéens côtiers, par exemple, le comportement peut même se traduire par une curiosité ou une attraction, comme c'est le cas chez certains téléostéens du genre *Epinephelus* (Kara et Derbal, 1995 ; Derbal *et al.*, 2013). Dans le cas présent, le biais dû à l'observateur a été minimisé car un seul plongeur a réalisé les observations. Lorsque le crabe réagissait positivement à la vue du plongeur, surtout dans les petites profondeurs, la fuite pouvait être soit lente sans accélération, soit rapide avec accélération.

1.4. Analyses statistiques

Afin d'étudier la distribution de *P. gibbesi* en fonction de la taille des individus et des deux secteurs prospectés, les densités moyennes de crabes (nombre d'individus/50 m²) ont été comparées par le test ANOVA two way. La variable secteur a été considérée comme un facteur P à deux niveaux (secteur 1 et secteur 2) et la taille des individus comme un facteur I à trois niveaux (Petits, moyens et grands). Les effets d'interaction entre ces deux facteurs ont également été recherchés.

Les variations de densité de *P. gibbesi* entre les stations ont été comparées par l'ANOVA one way dans chaque secteur. Les stations ont été considérées comme la variable indépendante et la densité a été utilisée comme la variable dépendante. La normalité des données et l'homoscédasticité des variances ont été vérifiées avant l'application de chaque test. Dans ce cas, la normalité des données a été testée par les tests de Shapiro-Wilk, tandis que l'homoscédasticité des variances a été vérifiée par le test C de Cochran (Sokal et Rohlf 1981).

Cependant, lorsque les tests ANOVA des effets principaux étaient significatifs, des comparaisons post-hoc ont été effectuées en utilisant le test HSD de la différence significative de Turkey (Zar, 1984) pour identifier les sources de variation.

Enfin pour déterminer la préférence de substrat de *P. gibbesi*, les abondances moyennes des deux types de substrat rocheux ont été comparées en calculant un test *t* de student a deux échantillons. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées au moyen du logiciel Statistica v.7.

2. Biologie de *P. gibbesi*

2.1. Caractérisation morphologique

2.1.1. Provenance des échantillons

La caractérisation morphologique a été effectuée sur un échantillon total de 152 individus (59 femelles et 93 mâles) capturés à l'ouest du Golfe d'Annaba, entre janvier 2016 et décembre 2017, plus précisément au cap de Garde (36°58'04.66''N-7°47'28.01''E).

2.1.2. Paramètres métriques

L'étude biométrique a été réalisée sur la population totale. Les 16 mesures métriques (répétées 3 fois) ont été effectuées au millimètre près sur chaque individu en utilisant un pied à coulisse électronique de précision ($\pm 0,01$ mm) de marque INGCO (Fig.7). Les mesures ont été prises pour les côtés à des fins de comparaison.

- | | |
|--|---|
| 1. Longueur du céphalothorax (LC) | 9. Distance postéro-latérale gauche ($D_{\text{post IG}}$) |
| 2. Largeur du céphalothorax (IC) | 10. Dactyle droit (D_D) |
| 3. Longueur du dactyle gauche (D_G) | 11. Paume droite (P_D) |
| 4. Longueur de la paume gauche (P_G) | 12. Longueur de la main droite (L_{mD}) |
| 5. Longueur de la main gauche (L_{mG}) | 13. Largeur de la main droite (l_{mD}) |
| 6. Largeur de la main gauche (l_{mG}) | 14. Epaisseur de la main droite (E_{mD}) |
| 7. Epaisseur de la main gauche (E_{mG}) | 15. Distance antéro-latérale droite ($D_{\text{ant ID}}$) |
| 8. Distance antéro-latérale gauche ($D_{\text{ant IG}}$) | 16. Distance postéro-latérale droite ($D_{\text{post ID}}$) |

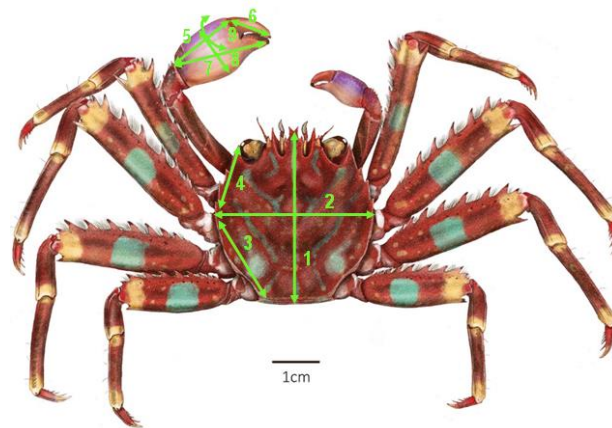


Figure 7. Différentes mesures prélevées sur le côté gauche de *Percnon gibbesi*. 1: LC, 2: IC, 3: D_{antlG}, 4: D_{post lG}, 5: PG, 6: DG, 7: L_{mG}, 8: l_{mG}, 9: E_{mG} (source du cliché : Lupa Sinestri, modifié).

2.1.3. Paramètres numériques

Les épines dures situées sur le bord antéro-latéral et le premier péréiopode droits (Fig. 8) ont été comptés à l'aide d'une loupe sur un total de 66 crabes. Les individus amputés n'ont pas été pris en considération lors du comptage des épines.

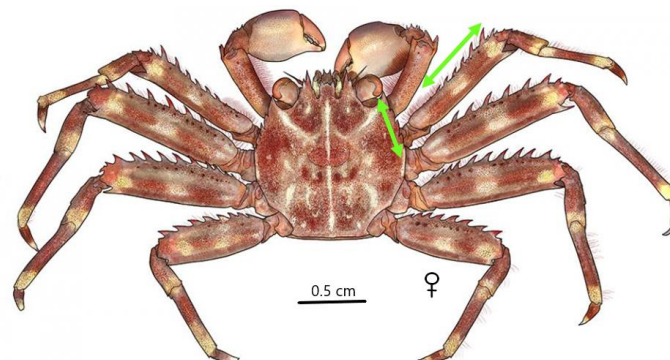


Figure 8. Photo illustrant la méthode de comptage des paramètres numériques (épines dures) du bord antéro-latéral et du péréiopode P1 droits de *Percnon gibbesi* (source du cliché : <https://www.gulfbase.org/species/percnon-gibbesi>, modifié).

2.1.4. Analyses statistiques

Les différentes mesures prises ont été exprimées en fonction de la longueur (LC) et de la largeur du céphalothorax (IC). Les mesures effectuées sur les pinces gauche et droite ont été respectivement exprimées en fonction de la longueur et de la largeur des pinces gauche et droite. Afin de mettre en évidence les évolutions possibles de ces dimensions, la méthode des moindres rectangles (grand axe réduit) préconisée par Teissier (1948) a été utilisée, la relation entre les

variables est linéaire et s'écrit de la manière suivante : $Y = b X + a$, où : b : pente du grand axe réduit forcé par l'origine, a : constante et égal à « 0 » (car l'équation est forcée par l'origine) ; X et Y : dimensions mesurées sur le même individu. La valeur du coefficient b est comparée statistiquement à $b_0 = 1$ au seuil $\alpha = 0,05$ à l'aide du test t de Student (Dagnelie, 1975). Avant d'effectuer l'analyse statistique, la normalité de la distribution a été vérifiée à l'aide du test de Kolmogorov-Smirnov soutenu par le test de Shapiro-Wilk ($\alpha > 0,05$). Les nombres moyens, les modes et les extrêmes de chaque variable méristique considérée ont été calculés. Les moyennes ont été statistiquement comparées entre les deux côtés latéraux des crabes à l'aide du test t de Student apparié (Minitab version 13.2).

2.2. Régime alimentaire

2.2.1. Zone d'échantillonnage

L'échantillon qui a servi pour l'étude du régime alimentaire de *P. gibbesi* provient exclusivement du cap de Garde, un environnement accidenté et diversifié de par ses conditions environnementales. En effet, ce secteur est caractérisé par la présence de fissures, de failles, de crevasses et autres anfractuosités rocheuses, recouvert par certains endroits de touffes d'herbiers de posidonie (Fig. 9).

Un total de 105 spécimens a été capturé de jour (8 h - 12 h), en apnée et manuellement, à une profondeur comprise entre 0 et 2 m de profondeur. Ensuite, les crabes ont été transportés vivants dans des bocaux en plastique remplie d'eau de mer d'avant d'être conservés au congélateur à -20°C , jusqu'aux traitement et analyses au laboratoire. En moyenne, nous avons échantillonné 26 crabes/saison entre janvier et décembre 2017.



Figure 9. Photo illustrant le lieu d'échantillonnage (cap de Garde) de *Percnon gibbesi* pour l'étude de l'écologie trophique.

2.2.2. Données environnementales

Afin de rechercher d'éventuelles relations entre les caractéristiques environnementales et l'écologie trophique de cette espèce, certaines variables abiotiques ont été recueillies à partir d'images satellitaires pour chaque date d'échantillonnage (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>). Les informations recueillies (à partir de l'ensemble de données MODIS-Aqua-L3) étaient l'irradiation, la température quotidienne de surface de la mer (SST), la fraction de nuages obtenue à partir de la couverture moyenne quotidienne des nuages (Cld-fr) et les concentrations quotidiennes de chlorophylle *a* enregistrées un mois avant (Chl *a*1mo) et deux mois avant (Chl *a*2mo), les dates auxquelles les crabes ont été collectés nous permettent de savoir si il y a eu un pic dans la production primaire avant la période d'échantillonnage.

2.2.3. Analyse du régime alimentaire

2.2.3.1. Analyse classique (ACS)

L'analyse classique du régime alimentaire a été effectuée à partir de l'échantillon global (105 spécimens). Pour chaque individu traité, nous avons recueilli les données suivantes : longueur (LC) et largeur (IC) céphalothoraciques (exprimées en mm) et poids total Pt (exprimé en g). Chaque crabe a été disséqué afin que l'estomac soit prélevé et pesé avec son contenu (poids de l'estomac ou Pe, exprimé en g). Ensuite, chaque estomac a été soigneusement vidé et son contenu a été recueilli dans une boîte de Pétri. Chaque paroi de l'estomac (Fig. 10) a été pesée et le poids humide du contenu stomacal (exprimé en g) a été obtenu en soustrayant le poids de l'estomac Pe. Le contenu de l'estomac (Fig. 11) a été analysé au microscope optique (Leica ICC50 équipé d'une caméra Microsoft Leica 8 ICC50 W Microsoft Camera) et les éléments ingérés ont été identifiés au niveau taxonomique le plus bas possible.



Figure 10. Photo illustrant le prélèvement du sac stomacal préalablement vidé du crabe invasif *Percnon gibbesi*.



Figure 11. Photo illustrant le contenu stomacal très digeste de *Percnon gibbesi* vidé dans une boîte de pétri pour identification des fragments sous microscope.

Le poids de chaque item a été obtenu par la méthode du point (Swynnerton et Worthington, 1940). Afin de pouvoir déterminer si le nombre d'estomacs examinés par saison était suffisant, une courbe trophique cumulative a été construite (mesurée par l'indice de diversité de Shannon H') et comparée au nombre cumulé d'estomacs analysés (Ferry et Cailliet, 1996). La courbe logistique et la régression linéaire ont ensuite été calculées et les coefficients de qualité d'ajustement (R^2) ont été estimés. La taille de l'échantillon a été considérée comme suffisante lorsque le R^2 de la courbe logistique était supérieur au R^2 de la régression linéaire (Fanelli *et al.*, 2009). Ensuite, le pourcentage de plénitude a été calculé pour chaque spécimen (poids du contenu de l'estomac/poids du crabe $\times 100$). En outre, les indices trophiques traditionnels ont été estimés : (i) la fréquence d'occurrence (%F) et (ii) le pourcentage pondéral (%W) (Hyslop, 1980).

2.2.3.2. Analyse par la méthode des isotopes stables (AIS)

Pour l'analyse des isotopes stables, un minimum de 8 individus de *P. gibbesi* (4 mâles et 4 femelles) et jusqu'à 18 ont été analysés par saison (été, automne, printemps, hiver), en sélectionnant des spécimens de LC similaire ($18,46 \leq LC \leq 22,81$ mm), sans différences statistiques, comme vérifié par un test ANOVA, $p > 0,05$), afin d'éviter tout biais potentiel dû aux changements isotopiques (Tab. 3). En effet, les changements de signatures isotopiques liés à la taille pourraient biaiser l'interprétation des résultats.

Tableau 3. Longueurs (LC) et largeurs céphalothoraciques (IC) et poids stomacaux (valeurs moyennes et limites) par sexe et chez la population globale de *Percnon gibbesi* en fonction des saisons.

Saisons	LC (mm)	Valeurs limites	IC (mm)	Valeurs limites	Poids (g)	Valeurs limites
Population globale						
Printemps	19,92	(10,3-32,5)	21,79	(11,9-34)	2,55	(0,57-9,13)
Eté	23,70	(12-32)	25,91	(14-34)	6,85	(0,24-18,85)
Automne	18,32	(7,8-33,1)	20,48	(9,9-35,3)	3,37	(0,32-11,45)
Hiver	16,86	(10,1-27)	19,09	(12,5-29,1)	1,91	(0,27-4,11)
Mâles						
Printemps	19,73	(10,9-32,5)	21,82	(13,4-34)	2,46	(0,57-9,13)
Eté	22,38	(12-32)	24,46	(14-34)	6,21	(0,8-18,85)
Automne	15,15	(7,8-32,1)	17,31	(9,9-34,3)	2,54	(0,32-11,45)
Hiver	16,83	(10,6-27)	19,08	(12,5-29,1)	1,89	(0,59-4,11)
Femelles						
Printemps	20,17	(10,3-30,6)	21,75	(11,9-32,9)	2,67	(0,91-5,67)
Eté	24,69	(12-31,5)	27,00	(14-33)	7,33	(0,24-14,47)
Automne	24,02	(10,7-33,1)	26,18	(12,8-35,3)	4,87	(0,71-9,89)
Hiver	16,89	(10,1-25,6)	19,09	(12,5-28)	1,93	(0,27-3,82)

Les muscles de la pince (chélipèdes) ont été extraits puis séchés au four à 60°C pendant 24 h, homogénéisés et réduits en poudre avec un broyeur. Un minimum de 0,5 mg (jusqu'à 1,2 mg) de chaque échantillon en poudre a ensuite été pesé et placé dans des capsules en étain (Fanelli *et al.*, 2011). Les lipides n'ont pas été extraits des échantillons et une équation de correction a été appliquée aux valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, en utilisant la relation entre les rapports C : N et signatures $\delta^{13}\text{C}$ (Post *et al.*, 2007). $\delta^{13}\text{C}_{\text{Corrigée}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{non traité}} - 3.32 + 0.99 * \text{C} : \text{N}_{\text{bulk}}$.

Si des différences significatives apparaissaient entre les signatures $\delta^{13}\text{C}$ non traitées et les signatures $\delta^{13}\text{C}$ corrigées (selon le test *t* de Student), dans ce cas c'est le $\delta^{13}\text{C}$ corrigé qui sera utilisé pour les analyses ultérieures.

Afin de créer un modèle de mélange des AIS et d'apprécier les affinités trophiques de *P. gibbesi*, les proies identifiées dans contenu stomacal constitués principalement de végétaux ont encore une fois été échantillonnées dans la même zone d'étude puis analysées.

Une fois que les sources alimentaires de *P. gibbesi* constituées de plusieurs algues et de *Posidonia oceanica* échantillonnées, elles ont alors été nettoyées des épiphytes en grattant délicatement les feuilles avec une lame (Dauby et Poulicek, 1995), puis nous avons respecté le même protocole décrit pour les muscles. La pesée des échantillons a été répétée quatre fois avec des mesures de poids différentes (0,5 mg, 1 mg, 2 mg, 3 mg) puis placés dans des capsules en étain, car en fonction du %N, il n'est pas toujours possible de détecter des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ avec 0,5-1 mg de végétaux (algues ou herbier, Fanelli *et al.*, 2013). Les algues calcaires ont été décalcifiées par ajout de HCl 0,1 M afin d'éliminer les carbonates inorganiques, puis les échantillons ont été séchés à l'étuve, et le même protocole décrit ci-dessus a été suivi.

2.2.3.3. Analyse des données ACS et corrélation avec les variables environnementales

Tout d'abord, les différences de pourcentage de plénitude et d'indice H' entre les saisons ont été testées par l'analyse PERMANOVA à sens unique (Permutational Multivariate Analysis of Variance, Anderson *et al.*, 2008), sur la distance euclidienne de la matrice de plénitude et de la matrice H', respectivement. Le plan statistique était basé sur un facteur fixe « saison » avec quatre niveaux (printemps, été, automne et hiver). Ensuite, un test PERMANOVA a été effectué sur une matrice de similarité de Gower avec les modifications suivantes : fourth root (transformation des données de biomasse alimentaire) afin de détecter d'éventuelles différences significatives de *P. gibbesi* entre les saisons, en utilisant la même conception statistique que celle décrite pour les analyses univariées. Pour les analyses univariées et multivariées, les tests PERMANOVA ont été effectués sous une permutation non restreinte des données brutes

avec 9999 permutations (Anderson, 2001). Lorsque des différences significatives ont été trouvées, un test par paire a été effectué pour identifier la source de variation. Une analyse CAP (analyse canonique des coordonnées principales, Anderson et Willis 2003) a également été réalisée pour visualiser la séparation des échantillons par saison. Une analyse SIMPER (Clarke et Warwick 2001) a ensuite été appliquée aux données du contenu stomacal afin d'identifier les sources alimentaires les plus typiques pour chaque saison. Un Draftsman's plot (c'est-à-dire des diagrammes de dispersion de toutes les combinaisons de variables par paires) (Clarke et Warwick, 2001) a été appliqué à des variables biologiques et environnementales pour identifier si l'une d'entre elles était fortement corrélée, afin d'éviter la redondance (variables redondantes $r > 0,70$), et donc simplifier la matrice pour les analyses suivantes. Quatre variables abiotiques ont été utilisées : irradiance, Chl *a*1mo, Chl *a*2mo et Cld-fr. Un modèle linéaire basée sur la distance (DistLM ; McArdle et Anderson, 2001) a été exécuté pour analyser les relations entre la matrice multivariée du contenu stomacal des données de biomasse et des variables abiotiques. La DistLM a été réalisée avec « Best » comme procédure de sélection et R^2 comme critère (Anderson *et al.*, 2008). Les analyses statistiques multivariées ont été réalisées à l'aide de PRIMER6 et PERMANOVA+ (Clarke et Warwick, 2001 ; Anderson *et al.*, 2008). Le test *t* de Student a été effectué à l'aide de PAST 4.04 (Hammer *et al.*, 2001).

2.2.3.4. Analyse des données AIS et modèles de mixage

Un test PERMANOVA a été effectué sur un plan croisé bidirectionnel en tenant compte du sexe et de la saison comme facteurs fixes, sur la matrice de ressemblance euclidienne des données isotopiques non transformées. Le même modèle a été utilisé pour tester la différence de chaque variable (^{15}N ou ^{13}C) séparément.

Un modèle bayésien dans SIAR 4.1.1 (Stable Isotope Analysis in R) a été exécuté pour estimer les sources de nourriture potentielles pour *P. gibbesi* sous le logiciel R 3.5.3 (R Development Core Team 2009). Avant d'exécuter le modèle, les valeurs isotopiques des sources et des crabes ont été tracées, en appliquant les meilleurs facteurs d'enrichissement trophique (FET) à sources pour construire un polygone de mélange (Phillips *et al.*, 2014). Nous avons utilisé comme FET, $0 \pm 0,2\%$ pour $\delta^{13}\text{C}$ et $2,2 \pm 0,3\%$ pour $\delta^{15}\text{N}$ (McCutchan Jr *et al.*, 2003). Les sources utilisées dans le modèle de mélange étaient celles mises en évidence comme dominantes dans le régime alimentaire du crabe, conformément aux résultats du ACS et résultant à être situé à l'intérieur de la parcelle de mélange (Phillips *et al.*, 2014). Ensuite, le package SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses dans R 3.5.3) a été utilisé pour calculer les métriques de Layman (Layman *et al.*, 2007) et des zones d'ellipse standard pour les différentes

communautés (nous avons divisé les spécimens analysés de *P. gibbesi* en quatre groupes différents, chacun correspondant à une saison différente). Pour *Laurencia* sp., en raison de la faible quantité de matériel disponible et de la complexité de sa taxonomie, l'identification à l'échelle de l'espèce était impossible. Pour cette raison, nous avons choisi d'utiliser comme référence les valeurs isotopiques présentées par Marić *et al.* (2016), bien qu'il ne puisse pas être confirmé que l'espèce était la même que l'espèce étudiée par ces auteurs.

2.3. Reproduction

La connaissance du cycle sexuel d'une espèce invasive est une base d'informations utiles voire fondamentales pour apprécier l'état physiologique et l'écobiologie de l'intrus dans son nouvel environnement et afin de mieux comprendre certains comportements et le succès de son établissement. Dans cette présente étude de la reproduction, nous avons déterminé les paramètres suivants : sex-ratio, portée, maturation et diamètre ovocytaire, stades de développement embryonnaire et période de ponte à travers la présence de femelles œuvées durant la période d'échantillonnage.

2.3.1. Provenance des échantillons

La reproduction a été étudiée à partir de crabes échantillonnés mensuellement dans les différentes stations de la baie d'Annaba durant la période comprise entre janvier 2016 et décembre 2018.

2.3.2. Sex-ratio

La détermination du sexe a été effectuée grâce au dimorphisme sexuel apparent marquant chez les individus de *P. gibbesi* au niveau des chélipèdes de la première paire de péréiopode (plus développé chez le mâle que chez la femelle), de la morphologie de l'abdomen (forme triangulaire chez le mâle avec l'existence de 2 paires de pléopodes ou gonopodes et circulaire chez la femelle avec la présence de soies ovigères (Fig. 12). Un total de 322 individus a été analysé dont 204 mâles et 118 femelles. La sex-ratio est classiquement calculée en utilisant le nombre total de mâles et de femelles au sein d'une espèce à reproduction sexuée, pour une génération, ou dans la descendance d'un individu.

Sex-ratio = m / f , avec : m : nombre de mâles, F : nombre de femelles.

L'écart des valeurs observées de la sex-ratio a été calculé par rapport à la proportion théorique qui égale à 50%. L'hypothèse H est nulle et rejetée au seuil de signification α lorsque ;

$\chi^2_{\text{obs}} \geq ; \chi^2_{\text{théo}}$ (Dagnelie, 1975). Ce test n'est applicable que pour des échantillons dont les effectifs sont supérieurs à 5 individus (mâles ou femelles).

$$\chi^2_{\text{obs}} = (M^2 / f) + (F^2 / f) - n \quad \text{où :}$$

M : nombre de mâles.

F : nombre de femelles.

N = m+fv : nombre de mâles et de femelles dans l'échantillon.

F = n/2 : fréquence absolue théorique pour chaque sexe.



Figure 12. Photos illustrant le dimorphisme sexuel chez *Percnon gibbesi*. L'organe copulateur mâle (gonopodes) et les soies ovigères ne sont pas visibles dans le cas présent.

2 3.3. Portée

Après la ponte, les brachyours transportent d'une manière générale leurs œufs fixés aux pléopodes, formant ainsi une masse d'œufs (Teixeira *et al.*, 2017). Ils les protègent pendant toute la période de leur développement, mobilisant par conséquent de quantités importantes d'énergie pour les soins de la portée afin que les œufs puissent préserver tous leurs nutriments nécessaires (Wear, 1974 ; Fernández *et al.*, 2000).

Chez les brachyours, comme chez certains décapodes natantia (Pandalidae), l'estimation de la portée est moins précise que la fécondité puisqu'elle donne généralement des valeurs sous-estimées. En effet, elle ne considère que le nombre d'œufs fixés aux soies des endopodites abdominales de la femelle en début d'incubation (Le Foll, 1986) au lieu du nombre d'œufs matures réels présents dans l'ovaire pour la fécondité. Cette information nous renseigne approximativement sur la période de reproduction. Chez les brachyours ovipares, on parle souvent de femelles œuvées ou grainées. Le comptage des œufs s'est effectué à partir d'un sous-échantillon soigneusement prélevé et préalablement pesé et où le nombre total d'œufs estimé sur cet sous-échantillon a été ensuite extrapolé au poids total des œufs recueillis sur chaque

femelle mature. Le comptage se répète 3 fois afin d'obtenir une valeur moyenne plus réaliste. Il faut souligner que l'étude de la portée exclue une partie non négligeable des œufs incubés en raison des pertes attribuées à la prédation ou leur dispersion dans l'eau juste après la ponte.

Généralement, les œufs adhèrent sur toute la surface des soies ovigères situées sous les somites abdominaux. Une fois récupérés par simple grattage avec une spatule métallique inoxydable fine, ils sont ensuite pesés avec une balance électronique de précision de marque Kern (précision : 0,001g). Après chaque pesée, les œufs de chaque femelle sont transférés dans un tube Eppendorf remplis d'une solution de formol diluée à 10%. Pour faciliter la dissociation des œufs et leur comptage par la suite, le tube est agité quelques secondes avant son stockage. Pour faciliter le comptage des œufs, il est impératif d'abord d'éliminer l'excès de formol à l'aide d'une micropipette avant de prélever un sous échantillon en volume 0,25 ml. Le comptage des œufs s'effectue dans une cuve en verre circulaire aux mêmes caractéristiques que celle de Dollfus placée sous une loupe binoculaire (Fig. 13). D'autres informations complémentaires sont recueillies lors de l'observation, comme la coloration des œufs qui nous renseigne sur l'état de leur développement. Globalement, nous distinguons 3 stades bien distincts : œufs orangés, œufs rouge brique et œufs brunâtres où les embryons peuvent être observés par transparence.



Figure 13. Méthode de comptage des œufs dans une cuve en verre placée sous une loupe binoculaire.

2.3.4. Diamètre ovocytaire

Pour estimer avec plus précision le diamètre ovocytaire, nous avons prélevé un sous échantillon à partir d'une trentaine de femelles œuvées (différents stades de maturation des oeufs) sur lequel nous avons effectué les mesures et les prises photographiques grâce à un microscope binoculaire de marque Leica DM500 muni d'un micromètre oculaire et d'une

caméra intégrée HD sans fil 5 mégapixels qui permet de visualiser l'échantillon sur l'écran connecté à un PC et aussi à travers le tube binoculaire.

2.3.5. Période de ponte

La période de ponte a été estimée à partir de crabes femelles prélevés en plongée durant la période d'échantillonnage. En fonction de la présence d'œufs fixés sous l'abdomen et de leur stade de développement ou coloration (point 2.3.3.), il est possible de situer aussi bien la période de ponte que la période d'incubation des œufs. La période de ponte est déterminée par l'observation de la présence des œufs de couleur orange. En période d'incubation, ces œufs orangés se développent et deviennent rouge brique puis brunâtres. Le stade final correspond à une larve zoé puis une mégalope.

2.3.6. Analyse statistique

Après avoir calculé la sex-ratio en fonction des saisons et des classes de tailles, le test χ^2 a été appliqué également en fonction des saisons, des classes de tailles, en période de reproduction et hors période de reproduction afin de vérifier et d'identifier les éventuelles différences.

2.4. Age et croissance

2.4.1. Détermination indirecte de l'âge par la méthode de Bhattacharya (1967)

L'analyse de structures d'âge tient compte d'une clé âge-longueur qui est déterminée par la méthode directe ou indirecte. Dans notre cas, nous avons utilisé la méthode indirecte, notamment celle de Bhattacharya (1967). Cette méthode est souvent soumise à 2 conditions, (i) l'histogramme ne doit pas comporter de classes vides, ces dernières peuvent être évitées par un lissage ou une moyenne entre les deux classes intermédiaires et (ii) l'intervalle I doit être réduit par rapport à chacun des écarts types ($I/s \leq 2,2$).

Cette méthode permet ainsi de décomposer une population en sous-populations, en cohortes ou classes d'âge grâce à une transformation logarithmique des effectifs regroupés de taille d'égale amplitudes 'h' et de centre de classes. Le nombre de classes (NC) et l'amplitude (h) ont été calculés par la formule de Scherrer (1984) :

$$\text{Nombre de classes (NC)} = 1 + (3,3 \log_{10} N), \text{ où :}$$

N : nombre total de spécimens examinés.

$$h = \frac{LC_{\max} - LC_{\min}}{NC}, \quad \text{où :}$$

h : amplitude.

NC : nombre total de classes.

LC: longueur céphalothoracique.

L'amplitude calculée par la formule de Scherrer (1984) ne nous a pas permis d'obtenir une bonne séparation des cohortes. Après plusieurs essais, nous avons retenu pour la population échantillonnée une amplitude $h = 0,5$ cm.

2.4.2.1. Croissance linéaire absolue

Les modèles mathématiques décrivant la croissance sont nombreux et chacune d'elles présente certains avantages et inconvénients. Le modèle adopté ici est celui de Von Bertalanffy (1938) qui permet d'obtenir de meilleurs ajustements, dans la mesure où il est d'un emploi assez souple et où les ajustements qu'il permet sont souvent satisfaisants. L'équation de croissance linéaire de Von Bertalanffy (1938) s'exprime comme suit :

$$LC = L_{\infty}(1 - e^{-K(t-t_0)}), \quad \text{où :}$$

LC : longueur céphalothoracique à l'âge t (mm).

L_{∞} : longueur asymptotique ou longueur théorique maximale (mm).

K : taux de croissance ou coefficient instantané de la croissance ($K > 0$).

t_0 : âge théorique (année) que le crabe pourrait eu à la taille zéro ($L_t = 0$)

t : âge.

Seul K a une signification biologique précise, puisque ce coefficient présente la diminution de la vitesse de croissance lorsque la taille augmente. L'expression mathématique de Von Bertalanffy (1938) fait apparaître trois paramètres d'ajustement L_{∞} et K qui sont déterminés dans le cas présent à l'aide du logiciel FISAT II version 1.2.0 (Gayanilo *et al.*, 2005).

Quant à la valeur de t_0 , elle est obtenue à partir de l'expression suivante :

$$t_0 = t + \frac{1}{K} \cdot \ln \left(1 - \frac{LC}{L_{\infty}} \right)$$

Pour comparer les paramètres de croissance dans différentes localités, nous avons utilisé l'indice de performance de croissance de Munro et Pauly (1983) qui s'écrit comme suit :

$$\phi = \text{Log}K + 2 \text{Log}L_{\infty}$$

2.4.2.2. Croissance relative (relation taille-masse)

D'une manière générale, la croissance relative permet de vérifier l'existence d'une corrélation liant la masse à la taille puis de modéliser la relation selon l'équation de Saila *et al.* (1988) :

$$P_t = aLC^b \text{ où :}$$

P_t : poids total.

LC : longueur céphalothoracique.

a : constante.

b : coefficient d'allométrie.

Les paramètres a et b sont déterminés par le programme Fishparm[®] version 3 (Prager *et al.*, 1987).

Cette équation peut être linéarisée par transformation logarithmique des données :

$$\text{Log } P_t = b \text{ Log } LC + \text{Log } a.$$

L'ajustement de ce modèle linéaire aux données longueur-masses observées est réalisé par la méthode des moindres rectangles. La valeur de coefficient b est comparée statistiquement à $b_o = 3$ au seuil $\alpha = 5\%$ à l'aide du test t de Student (Dagnelie, 1975) :

$$t_{obs} = \frac{(|b^2 - b_o^2| \cdot \sqrt{n-2})}{(2b \cdot b_o \sqrt{1-r^2})} \text{ où :}$$

n : nombre de couples de données.

r : coefficient de corrélation.

b : coefficient d'allométrie (pente).

La valeur t_{obs} est comparée à celle de « t » théorique = $t_{1-\alpha/2}$ (valeur donnée par table de Student) ou α représente le seuil de confiance au risque d'erreur de 5%. Deux cas peuvent se présenter, (i) si $t_{obs} \leq t_{1-\alpha/2}$: on accepte l'hypothèse, la différence n'est pas significative et $b = 3$, il y a donc une isométrie entre les deux paramètres étudiés et (ii) si $t_{obs} > t_{1-\alpha/2}$: on rejette l'hypothèse, la différence est significative entre la pente et la valeur théorique, il y a donc une allométrie minorante (négative), si $b < 3$, ou allométrie majorante (positive), si $b > 3$.

2.4.2.3. Croissance pondérale absolue

Connaissant tous les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy et le coefficient d'allométrie « b », nous avons calculé le poids théorique à chaque groupe d'âge. L'équation de la croissance pondérale absolue s'écrit de la manière suivante :

$$P_t = P_{\infty} (1 - e^{K(t-t_0)})^b \text{ où :}$$

P_t : poids total du poisson à l'âge t (g).

P_{∞} : poids asymptotique ou poids théorique maximal (g).

b : pente de la droite exprimant la relation taille-poids.

K et t_0 sont identiques à ceux de l'équation de la croissance linéaire absolue.

CHAPÎTRE 3 : RÉSULTATS

1. Etude écologique

1.1. Inventaire des brachyours des petits fonds

Les observations *in-situ* réalisées dans le golfe d'Annaba nous ont permis d'établir un inventaire aussi exhaustif que possible des brachyours qui partagent le même biotope que *P. gibbesi*. Durant la mission de comptage, nous avons constaté que le crabe invasif *P. gibbesi* dominait largement avec 844 individus (94,83%) suivis par *Eriphia verrucosa* (Forskål, 1775) avec 40 individus (4,5%) et enfin par *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius, 1787) avec à peine 6 individus observés (0,67%) (Fig. 14).

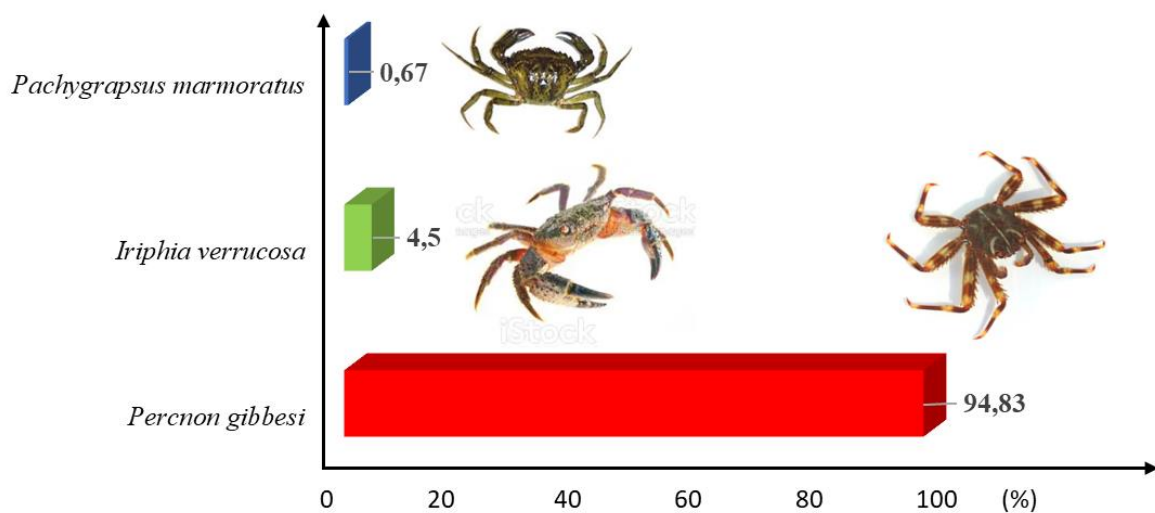


Figure 14. Dominance (%) des brachyours inventoriés par relevés visuels dans le golfe d'Annaba.

1.2. Comparaison des abondances et des densités de *P. gibbesi*

Dans les deux secteurs échantillonnés, soit un linéaire côtier de 16,2 km prospecté en apnée, nous avons dénombré une abondance moyenne totale de $5325 \pm 15,62$ individus de *P. gibbesi*. La population évolue généralement à de très faibles profondeurs de l'étage infralittoral (-10 cm). La répartition des individus était inégalement répartie entre les 2 secteurs échantillonnés avec une abondance moyenne plus élevée dans le secteur 2 (4472 ± 9 ind.) que le secteur 1 ($853 \pm 8,54$ ind.). D'autre part, la densité moyenne totale était 4 fois plus élevée dans le secteur 2 ($25 \pm 0,05$ ind./50 m²) que dans le secteur 1 ($6 \pm 0,06$ ind./50 m²) ($F = 65461,4$; $P < 0,001$) (Tab. 4).

Tableau 4. Comparaison des densités entre les secteurs prospectés en fonction de la taille des individus de *Percnon gibbesi*. df : degré de liberté, MS : moyenne carrée, F : niveau de signification statistique, p : niveau de probabilité, test de Cochran C = 0.302626, p = 0.885834.

Source de variation	Df	MS	F	p < 0.001
Secteurs	1	184,2264	65461,4	***
Tailles	2	32,7353	11631,9	***
Secteurs x Tailles	2	8,5699	3045,2	***
Restant	12	0,0028		

Dans le secteur 1, les individus moyens (412 ± 10 ind.) et grands ($362 \pm 7,51$ ind.) dominant numériquement comparés aux petits individus ($79 \pm 6,56$ ind.) (Fig. 15A). Dans le secteur 2, la population était organisée comme suit : petits ($786 \pm 5,51$ ind.), moyens ($1706 \pm 6,81$ ind.) et grands ($1980 \pm 12,77$ ind.) (Fig. 15B).

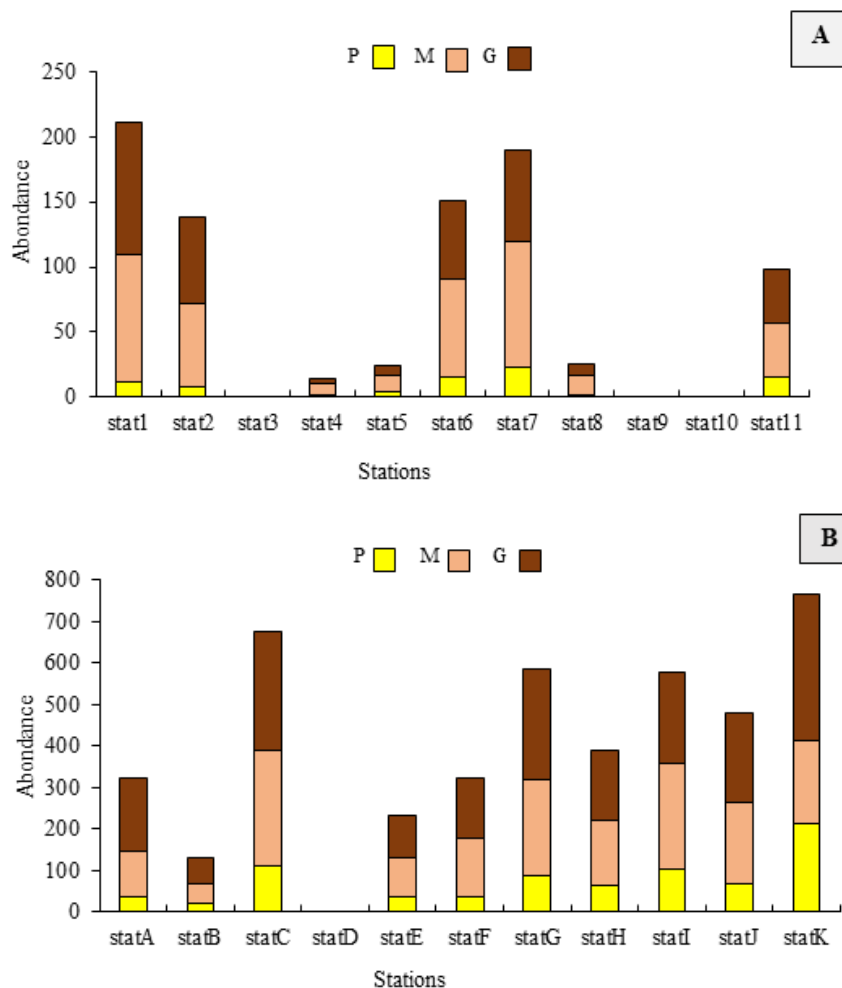


Figure 15. Abondance moyenne de la population de *Percnon gibbesi* par catégorie de taille (P, M, G) dans les deux secteurs prospectés du golfe d'Annaba (A : Secteur 1 ; B : Secteur 2).

Cependant, *P. gibbesi* était absent dans les stations 3, 9 et 10 du secteur 1, alors que dans le secteur 2, l'espèce était présente dans toutes les stations sauf dans la station D où elle était absente. La figure 18 illustre les densités moyennes (ind./50 m²) qui varient selon les différentes stations et secteurs. La densité moyenne la plus élevée de *P. gibbesi* dans le secteur 1 a été observée à la station 1 (41 ind. $\pm$ 0,71) où la plus faible a été enregistrée à la station 8 (1 ind. $\pm$ 0,08) (Fig. 16A). Le test post-comparaison de Tukey confirme l'inexistence de différence significative de la densité moyenne entre les paires de stations sauf celle enregistrée aux stations 8 et 4 (Tab. 5). Dans le secteur 2, la densité moyenne la plus élevée a été enregistrée à la station C (145 ind. $\pm$ 0,33) et la plus faible dans la station A (9 ind. $\pm$ 0,17) (Fig. 16B).

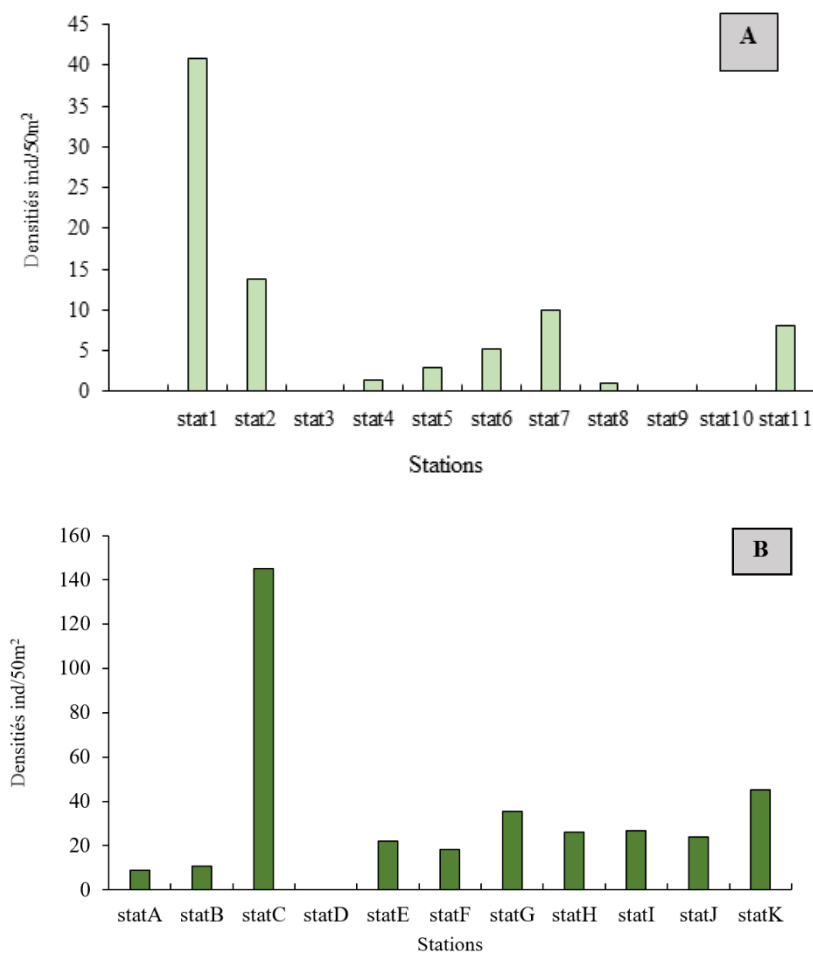


Figure 16. Densités moyennes de *Percnon gibbesi* dans chaque station des 2 différents secteurs échantillonnés (A : secteur 1, B : secteur 2).

Tableau 5. Résultats du test Tukey HSD post comparaison entre les différentes stations du secteur 1 ; variable DV_1 groupes homogènes, alpha = 0.05 Erreur : dans MS = 0.15139, df = 14.000, *** : très hautement significatif.

Stations	Mean DV_1	1	2	3	4	5	6	7
Station 8	1	****						
Station 4	1	****						
Station 5	3		****					
Station 6	5			****				
Station 11	8				****			
Station 7	9					****		
Station 2	14						****	
Station 1	41							****

Les différences de densités inter-stations dans le secteur 1 ont été mises en évidence par le test d'analyse de variance à un facteur ($F = 68568,9$; $P < 0,001$). Dans le secteur 2, le test Tukey HSD révèle des densités similaires dans les stations H et I avec des valeurs similaires (26,2 et 26,73 ind./50 m², respectivement) (Tab. 6).

Tableau 6. Résultats du test Tukey HSD post comparaison entre les différentes stations du secteur 2 ; groupes homogènes, alpha = 0.05 Erreur : dans MS = 0.06906, df = 20.000.

Stations	Mean DV_1	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Station A	9		****							
Station B	11			****						
Station F	18				****					
Station E	22					****				
Station J	24						****			
Station H	26.2	****								
Station I	26.7	****								
Station G	36							****		
Station K	45								****	
Station C	145									****

Le test ANOVA à deux facteurs a mis en évidence des différences significatives entre les deux secteurs d'étude pour les paramètres considérés (catégories de taille, secteurs) et pour l'interaction entre ces 2 facteurs (Tab. 6). Le crabe *P. gibbesi* n'a été observé ni sur les herbiers

à posidonie ni sur le substrat sableux ; sa présence se limite exclusivement aux substrats rocheux avec une prédilection pour les failles et les crevasses, respectivement (Fig. 17).

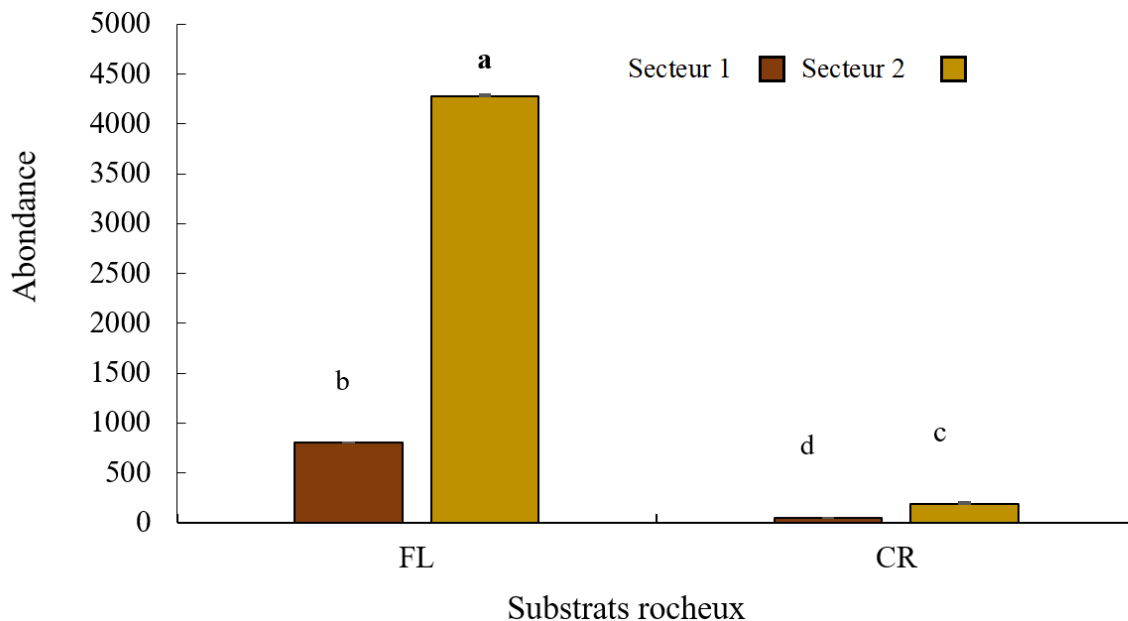


Figure 17. Abondances moyennes de *Percnon gibbesi* fréquentant les différents habitats rocheux (F : failles, CR = crevasses) des 2 secteurs d'échantillonnage. Les différentes lettres indiquent les différences significatives entre les différents points.

L'ANOVA à un facteur a révélé des différences significatives entre les types de substrat rocheux ($F = 443709,78$; $P < 0,001$). En effet, l'analyse statistique a mis en évidence des différences significatives entre les densités de crabes dans les 2 types de substrats rocheux du secteur 1 ($t = 177,4037$; $P < 0,001$) ainsi que dans le secteur 2 ($t = 966,2234$; $P < 0,001$). Dans le secteur 1, une abondance moyenne de 802 ind. ($\pm 7,02$) a été observée dans les failles contre 51,33 ind. ($\pm 2,08$) dans les crevasses du secteur anthropique. Dans le secteur 2, l'abondance moyenne de *P. gibbesi* était de 4279 ind. ($\pm 2,08$) dans les failles contre 192 ind. ($\pm 2,08$) dans les crevasses.

Enfin, quel que soit le secteur prospecté et la catégorie de taille, le comportement de *P. gibbesi* et des autres crabes était indifférent vis-à-vis de l'observateur (plongeur).

2. Etude morphologique

2.1. Paramètres métriques

Les mesures morphométriques (LC et IC) prises chez la population totale sur les côtés droit (D) et gauche (G) des crabes ont montré des corrélations significatives. Les paramètres du côté gauche du crabe corrélés à sa largeur IC ont donné les résultats suivants : la longueur LC présente une isométrie de croissance avec la largeur IC tandis que l'ensemble des autres

paramètres mesurés (D_G , P_G , L_{mG} , l_{mG} , E_{mG} , $D_{ant\ IG}$, $D_{post\ lG}$) présentent une croissance allométrique minorante. Les mêmes résultats ont été obtenues pour le côté droit du céphalothorax ($D : 0,46 \leq r \leq 0,97$; $p < 0,001$; $G : 0,66 \leq r \leq 0,97$; $p < 0,001$).

Chez les mâles ($N=93$), il existe une isométrie entre la LC et lC. Les différents caractères métriques étudiés présentent une allométrie minorante entre tous les paramètres mesurés restants (droit et gauche) ($D : 0,44 \leq r \leq 0,97$; $p < 0,001$; $G : 0,72 \leq r \leq 0,97$; $p < 0,001$). Les mesures prises sur les paramètres du côté gauche du crabe corrélés à la longueur LC, révèlent que mis à part la lC qui présente une isométrie, tous les autres paramètres ont une allométrie minorante (D_G , P_G , L_{mG} , l_{mG} , E_{mG} , D_{antlG} , D_{postlG}), tandis que du côté droit, il existe une isométrie de croissance de la Lc avec lc et D_{postlD} et des allométries minorantes avec le reste des paramètres (D_D , P_D , L_{mD} , l_{mD} , E_{mD} , D_{antlD}).

Chez les femelles ($N=59$), les différents caractères métriques étudiés ont une corrélation significative entre tous les paramètres mesurés (droit et gauche) et la longueur de la carapace LC ainsi que sa largeur lC ($G : 0,91 \leq r \leq 0,98$; $p < 0,001$; $D : 0,62 \leq r \leq 0,98$; $p < 0,001$). Les mesures prises sur les paramètres du côté gauche du crabe corrélés à la longueur LC révèlent tout comme chez les mâles seule la lC présente une isométrie, tandis que tous les autres paramètres ont des croissances allométriques minorantes. La corrélation en fonction de Lc mesuré sur le côté droit révèle que lCet D_{postlD} présentent une isométrie de croissance, tous les autres paramètres ont une allométrie minorante (Tab.7).

Toutes les comparaisons par paires entre les 7 paramètres droits (D_D , P_D , L_{mD} , l_{mD} , E_{mD} , $D_{ant\ lD}$, $D_{post\ lD}$) et gauche (D_G , P_G , L_{mG} , l_{mG} , E_{mG} , $D_{ant\ lG}$, $D_{post\ lG}$) du crabe effectué avec le test t sur la population totale se sont avérées non significatives (Tab. 8).

Tableau 7. Types d'allométrie et coefficients allométriques chez la population totale et les sexes séparés de *Percnon gibbesi* du cap de Garde en fonction de LC, IC, Lc et lc. Allométrie (-) négative ; (+) : allométrie positive, (=) : isométrie ; C (en majuscule) : carapace, c (en minuscule) : cheala.

Paramètres	Population totale				Males				Femelles			
	LC	IC	Lc	Lc	LC	IC	Lc	lc	LC	IC	Lc	lc
LC	-	(=) 1,03	-	-	-	(=) 1,03	-	-	-	(=) 1,02	-	-
D _G	(-) 0,48	(-) 0,5	(-) 0,72	(=) 1	(-) 0,5	(-) 0,51	(-) 0,72	(=) 0,97	(-) 0,46	(-) 0,47	(-) 0,73	(=) 1,06
P _G	(-) 0,48	(-) 0,49	(-) 0,71	(=) 0,99	(-) 0,52	(-) 0,53	(-) 0,74	(=) 1,01	(-) 0,41	(-) 0,42	(-) 0,66	(=) 0,96
L _{mG}	(-) 0,67	(-) 0,69	-	(+) 1,39	(-) 0,7	(-) 0,72	-	(+) 1,36	(-) 0,63	(-) 0,64	-	(+) 1,45
l _{mG}	(-) 0,48	(-) 0,49	(-) 0,72	-	(-) 0,51	(-) 0,53	(-) 0,74	-	(-) 0,43	(-) 0,44	(-) 0,69	-
E _{mG}	(-) 0,33	(-) 0,34	(-) 0,49	(-) 0,68	(-) 0,36	(-) 0,37	(-) 0,52	(-) 0,7	(-) 0,98	(-) 0,29	(-) 0,45	(-) 0,65
D _{postIG}	(-) 0,83	(-) 0,85	-	-	(-) 0,82	(-) 0,84	-	-	(-) 0,83	(-) 0,85	-	-
D _{antIG}	(-) 0,72	(-) 0,74	-	-	(-) 0,72	(-) 0,75	-	-	(-) 0,70	(-) 0,72	-	-
D _D	(-) 0,49	(-) 0,5	(-) 0,72	(=) 1,01	(-) 0,51	(-) 0,52	(-) 0,72	(=) 0,96	(-) 0,47	(-) 0,48	(-) 0,73	(=) 1,05
P _D	(-) 0,48	(-) 0,5	(-) 0,71	(=) 0,98	(-) 0,53	(-) 0,54	(-) 0,75	(=) 1	(-) 0,42	(-) 0,43	(-) 0,65	(=) 0,94
L _{mD}	(-) 0,68	(-) 0,70	-	(+) 1,37	(-) 0,7	(-) 0,72	-	(+) 1,33	(-) 0,64	(-) 0,65	-	(+) 1,45
l _{mD}	(-) 0,49	(-) 0,51	(-) 0,73	-	(-) 0,53	(-) 0,54	(-) 0,75	-	(-) 0,44	(-) 0,45	(-) 0,69	-
E _{mD}	(-) 0,33	(-) 0,34	(-) 0,49	(-) 0,67	(-) 0,35	(-) 0,37	(-) 0,5	(-) 0,67	(-) 0,30	(-) 0,30	(-) 0,46	(-) 0,67
D _{postID}	(-) 0,84	(-) 0,86	-	-	(-) 0,83	(=) 0,86	-	-	(=) 0,84	(=) 0,86	-	-
D _{antID}	(-) 0,72	(-) 0,74	-	-	(-) 0,73	(-) 0,75	-	-	(-) 0,72	(-) 0,73	-	-

Tableau 8. Comparaison statistique (test *t* de Student) entre les paramètres métriques du côté droit et gauche chez la population totale et les sexes séparés de *Percnon gibbesi*. CM : caractères métriques, t_{obs} : $p \geq 0,05$: ns : non significatif.

CM	Sexes	t_{obs}	P et signification
D	M+F	-0,75	0,46 ns
	M	-0,29	0,77 ns
	F	-0,75	0,46 ns
P	M+F	-0,52	0,6 ns
	M	-0,06	0,95 ns
	F	-0,52	0,6 ns
L _m	M+F	-1,21	0,23 ns
	M	-0,06	0,95 ns
	F	-1,21	0,23 ns
l _m	M+F	-0,72	0,48 ns
	M	-0,55	0,58 ns
	F	-0,72	0,48 ns
E _m	M+F	-1,52	0,13 ns
	M	0,72	0,47 ns
	F	-1,52	0,13 ns
D _{antl}	M+F	-1,37	0,18 ns
	M	-0,1	0,92 ns
	F	-1,37	0,18 ns
D _{postl}	M+F	-1,23	0,22 ns
	M	-1,21	0,23 ns
	F	-1,23	0,22 ns

2.2. Paramètres numériques

Le nombre d'épines dures du premier péréiopode droit chez les males varie entre 4 et 10 ($6,85 \pm 1,15$), alors que chez les femelles il varie entre 4 et 8 ($6,41 \pm 0,67$). Ce nombre d'épines du premier péréiopode droit présente une différence hautement significative entre les 2 sexes ($t_{obs} = 2,99$, $P = 0,003$).

3. Régime alimentaire

3.1. Analyse du contenu stomacal (ACS)

3.1.1. Composition et variations du régime alimentaire

La figure 18 illustre les variations saisonnières significatives de la plénitude stomacale (PERMANOVA univarié unidirectionnel : $F_{1,104} = 0,96$; $P < 0,05$) qui varie entre $1,75 (\pm 0,93)$ au printemps et $3,2 (\pm 0,85)$ en hiver.

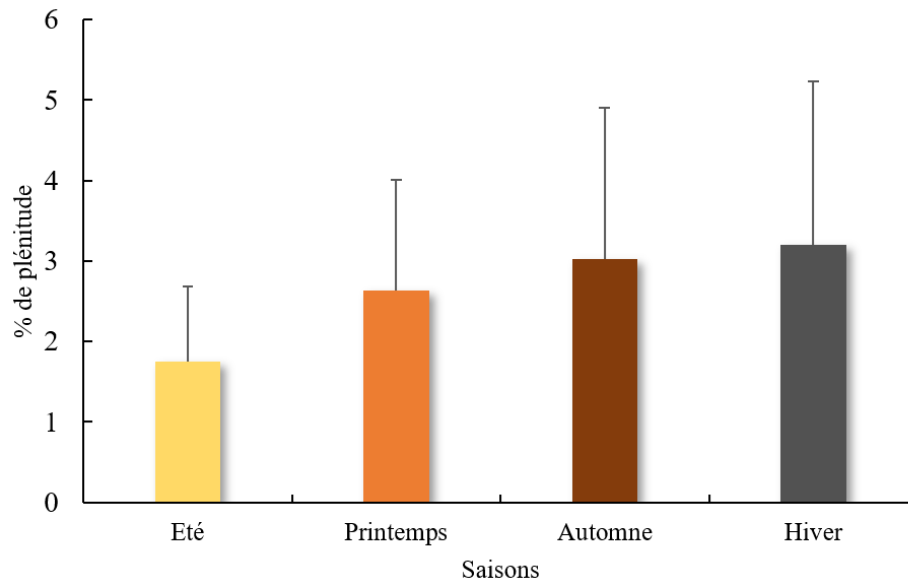


Figure 18. Variations saisonnières de la plénitude stomacale (%) chez *Percnon gibbesi* du golfe d'Annaba.

Le tableau 9 résume les caractéristiques céphalothoraciques linéaires (CL, CW) et pondérales (WW) moyennes et limites (minimum et maximum) des spécimens examinés.

Tableau 9. Caractéristiques céphalothoraciques linéaires (CL, CW) et pondérales (WW) moyennes et limites (minimum et maximum) chez la population totale (PT) et les sexes séparés (M, F).

Saisons	CL (mm)	min-max	CW (mm)	min-max	WW (g)	min-max
Population totale (PT)						
Printemps	19.92	(10.3-32.5)	21.79	(11.9-34)	2.55	(0.57-9.13)
Eté	23.70	(12-32)	25.91	(14-34)	6.85	(0.24-18.85)
Automne	18.32	(7.8-33.1)	20.48	(9.9-35.3)	3.37	(0.32-11.45)
Hiver	16.86	(10.1-27)	19.09	(12.5-29.1)	1.91	(0.27-4.11)
Males (M)						
Printemps	19.73	(10.9-32.5)	21.82	(13.4-34)	2.46	(0.57-9.13)
Eté	22.38	(12-32)	24.46	(14-34)	6.21	(0.8-18.85)
Automne	15.15	(7.8-32.1)	17.31	(9.9-34.3)	2.54	(0.32-11.45)
Hiver	16.83	(10.6-27)	19.08	(12.5-29.1)	1.89	(0.59-4.11)
Femelles (F)						
Printemps	20.17	(10.3-30.6)	21.75	(11.9-32.9)	2.67	(0.91-5.67)
Eté	24.69	(12-31.5)	27.00	(14-33)	7.33	(0.24-14.47)
Automne	24.02	(10.7-33.1)	26.18	(12.8-35.3)	4.87	(0.71-9.89)
Hiver	16.89	(10.1-25.6)	19.09	(12.5-28)	1.93	(0.27-3.82)

Le tableau 10 résume les variations saisonnières de la composition qualitative et quantitative (F%, W%) des proies ingérées par *P. gibbesi* dans le golfe d'Annaba. Au total, 20 taxons végétaux ont pu être identifiés à l'échelle générique et spécifique. Cinq autres taxons algaux ont pu être identifiés qu'à un niveau taxonomique supérieur (embranchement, ordre, famille).

Les débris animaux n'ont pu être identifiés qu'au niveau de la classe ou de l'embranchement. Les proies ingérées par cette espèce sont presque exclusivement végétales et représente environ 95,2 % de la matière ingérée.

Tableau 10. Variations saisonnières de la composition quantitative et qualitative (F%, W%) des proies ingérées par *Percnon gibbesi* dans le golfe d'Annaba. F% : Fréquences d'occurrences ; W% : pourcentage en poids.

Items	Printemps		Eté		Automne		Hiver	
	W%	F%	W%	F%	W%	F%	W%	F%
Rhodophytes								
<i>Amphiroa rigida</i>	0,010	0,61	0,080	2,87	0,008	0,34	0,002	0,14
<i>Centroceras cf. gasparrinii</i>	0,060	3,51	0,010	0,40	0,127	5,30	0,082	6,71
<i>Chondracanthus acicularis</i>	0,002	0,12	0,002	0,07	0,013	0,54	0,043	3,54
<i>Ellisolandia elongata</i>	0,171	10,05	0,895	31,43	0,188	7,87	0,094	7,70
<i>Gelidium</i> sp.	0,004	0,21	0,002	0,07	0,005	0,20	0,008	0,65
<i>Herposiphonia secunda</i>	0,028	1,63	0,075	2,64	0,252	10,54	0,087	7,11
<i>Jania longifurca</i>	0,184	10,83	0,308	10,81	0,186	7,78	0,115	9,37
<i>Laurencia</i> sp.	0,112	6,58	0,107	3,77	0,015	0,62	0,096	7,82
<i>Peyssonnelia squamaria</i>	0,010	0,59	0,003	0,09	0,080	3,34	0,006	0,48
<i>Pterocladia capillacea</i>	0,004	0,21	0,004	0,15	0,002	0,08	0,036	2,94
Gelidiales non identifiées	0,020	1,15	0,049	1,70	0,019	0,78	0,018	1,45
Rhodomelaceae nd.	0,066	3,85	0,065	2,30	0,063	2,65	0,039	3,18
Corallines nd.	0,099	5,80	0,277	9,74	0,109	4,54	0,035	2,85
Algues rouges nd.	0,029	1,69	0,082	2,87	0,074	3,10	0,079	6,42
Ochrophytes								
<i>Dictyota</i> spp.	0,033	1,93	0,053	1,86	0,014	0,57	-	-
<i>Halopteris scoparia</i>	0,434	25,49	0,299	10,51	0,198	8,26	0,088	7,17
<i>Padina pavonica</i>	-	-	0,020	0,72	0,014	0,58	0,005	0,40
<i>Sphacelaria</i> sp.	0,013	0,79	0,038	1,35	0,055	2,31	0,025	2,03
Sphacelariales nd.	0,018	1,07	0,038	1,35	0,089	3,72	0,034	2,76
Chlorophytes								
<i>Bryopsis pennata</i>	0,075	4,40	0,035	1,24	0,138	5,78	0,054	4,41
<i>Caulerpa cylindracea</i>	0,114	6,68	0,036	1,26	0,053	2,21	-	-
<i>Cladophora</i> sp.	0,054	3,14	0,050	1,75	0,131	5,48	0,056	4,60
<i>Flabellia petiolata</i>	0,015	0,88	0,008	0,30	0,003	0,11	0,012	0,96
<i>Halimeda tuna</i>	-	-	0,062	2,17	0,008	0,34	0,014	1,16
Magniolophyte								
<i>Posidonia oceanica</i>	0,062	3,66	0,095	3,32	0,407	16,98	0,148	12,07
Résidus invertébrés								
Foraminifères	0,025	1,47	0,024	0,83	0,011	0,48	0,013	1,02
Rotifères	0,006	0,37	0,011	0,38	0,000	0,01	0,004	0,30
Débris de crustacés	0,006	0,33	0,007	0,24	0,021	0,89	0,002	0,16
Débris de gastéropodes	0,003	0,19	0,006	0,22	0,024	1,01	0,012	1,01
Débris d'isopodes	0,005	0,30	0,018	0,63	0,023	0,97	-	-
Ostracodes	0,001	0,07	0,001	0,02	-	-	-	-
Autres								
Oeufs	0,004	0,25	0,015	0,52	0,002	0,08	-	-
Sable	0,014	0,85	0,033	1,18	0,049	2,04	0,017	1,44
Plastique	0,012	0,69	0,036	1,27	0,012	0,48	0,002	0,16

Globalement, les proies végétales fréquemment ingérées par *P. gibbesi* sont l'algue rouge corallienne *Ellisolandia elongata* (17%), suivie par l'algue brune filamenteuse *Halopteris scoparia* (12%), l'algue calcaire *Jania longifurca* (10%) puis la phanérogame *Posidonia oceanica* (9%) (Fig. 19). La fréquence d'occurrence des aliments restants (débris d'autres algues, restes d'animaux et autres éléments particuliers) est comprise entre 0,02 et 6 %. Ces fréquences d'occurrence varient en fonction des saisons, où *H. scoparia* domine au printemps (25%), *E. elongata* en été (31%) et *P. oceanica* en automne (17%) et en hiver (12 %) (Tab. 11).

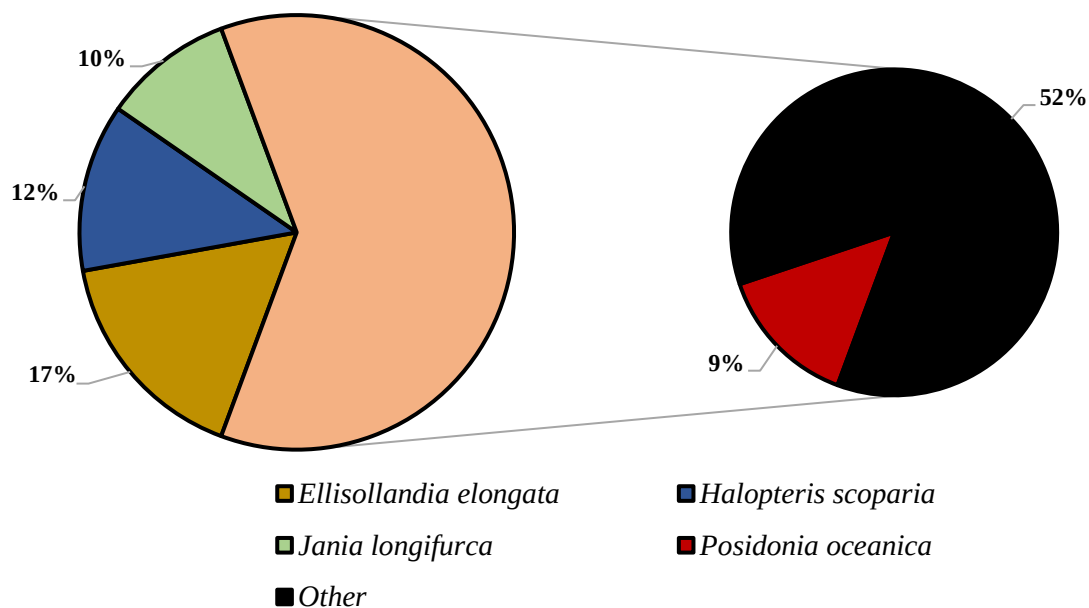


Figure 19. Fréquences d'occurrence des principales proies ingérées par *Percnon gibbesi* dans le golfe d'Annaba.

L'indice H' varie significativement d'une saison à une autre (PERMANOVA univarié unidirectionnel : $F_{1,104} = 4,07$; $P = 0,008$), avec des valeurs maximales en automne ($1,89 \pm 0,61$) et minimale en hiver ($1,73 \pm 0,76$). Au printemps et en été, les valeurs moyennes respectives de H' sont presque similaires, $1,81 (\pm 0,49)$ et $1,83 (\pm 0,61)$. L'analyse statistique a montré une différence significative de la diversité trophique saisonnière entre le printemps et l'hiver ($t=2,40$; $p=0,02$).

Dans l'ensemble, le régime alimentaire de *P. gibbesi* varie significativement d'une saison à une autre (test principal PERMANOVA : pseudo- $F_{3,104} = 3.12$; $p < 0,001$). Les comparaisons par paires ont montré des différences significatives du régime alimentaire entre les saisons, sauf entre l'hiver et l'automne (Tab. 11).

Tableau 11. Résultats du test principal PERMANOVA (a) et des comparaisons par paires (b) réalisés sur les données saisonnières des contenus stomacaux. ddl : degrés de liberté ; CM : carré moyen ; Pseudo-F : statistique F ; t : statistique t pour les comparaisons par paires ; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$; ns : non significatif.

a)

Données	Ddl	CM	Pseudo-F	Signification
Saisons	3	6839	3,12	***
Résiduel	101	2,21	21,90	Ns
Total	104	2,42		

b)

Groupes saisonniers	T	Signification
Printemps-été	1,61	**
Été-automne	1,88	***
Automne-hiver	1,07	ns
Hiver-printemps	2,13	***

L'analyse CAP a montré une nette séparation des échantillons printanier et estival de ceux automnal et hivernal le long du premier axe (Fig. 20).

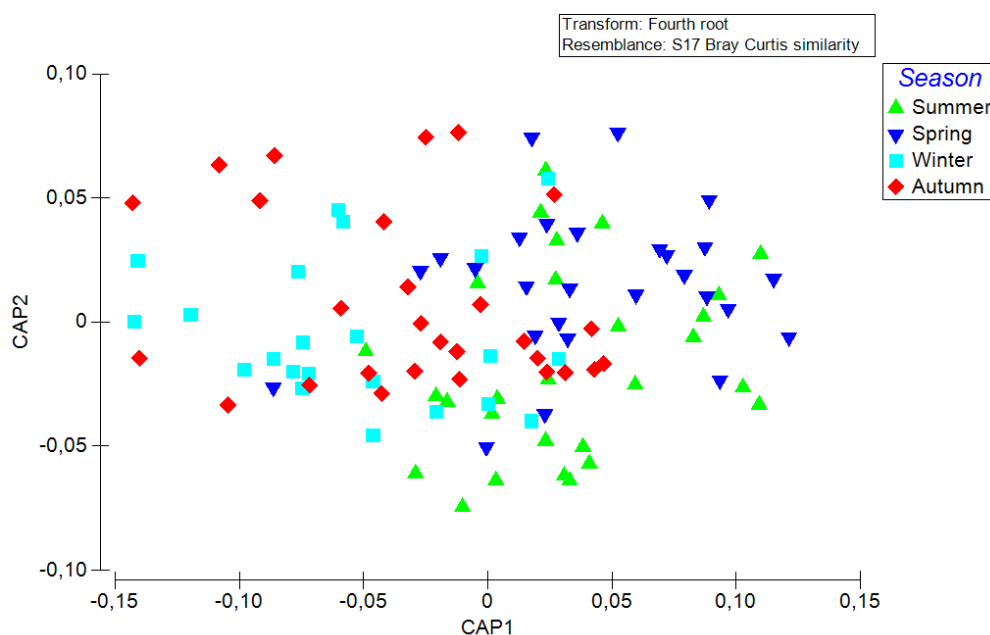


Figure 20. Analyse CAP à partir des données des contenus stomacaux de *Percnon gibbesi* pour le facteur « saison ».

Seules quelques espèces semblent caractériser le régime alimentaire de base de *P. gibbesi* à chaque saison (Tab. 12a), comme c'est le cas de *H. scoparia* et *E. elongata* qui dominent au printemps, et *E. elongata* et d'autres corallines en été. Tandis que *P. oceanica* représente l'espèce qui a le plus contribué à la similitude entre le régime alimentaire de *P. gibbesi* en

automne et en hiver. Concernant la dissemblance entre les régimes alimentaires de *P. gibbesi* en paires de saisons consécutives, en comparant le printemps et l'été la dissemblance était de 69,01 %, avec *E. elongata* qui a contribué à la dissemblance pour 8,07 % suivi de *H. scoparia* (qui a contribué pour 7,84 % à la dissemblance) (Tab. 12b). En comparant l'été et l'automne, la dissemblance était de 70,02 %, la principale contribution étant donnée par *E. elongata* (8,13 %). La comparaison entre la composition du régime alimentaire de *P. gibbesi* en automne et en hiver a montré une dissemblance de 66,56%, avec la principale contribution à cette différence donnée par *Herposiphonia secunda* (6,31 %), *H. scoparia* (6,27 %), *E. elongata* (6,07 %) et *J. longifurca* (6,05 %), alors que la comparaison entre l'hiver et le printemps a montré une dissemblance de 71,37 % due principalement aux contributions de *H. scoparia* (7,47 %) et de *P. oceanica* (7,01 %).

Tableau 12. Résultats de l'analyse SIMPER pour (a) la similitude des échantillons au sein de chaque saison et (b) la dissemblance d'échantillons parmi des paires de saisons contiguës chez *Percnon gibbesi* dans les eaux Est algériennes (golfe d'Annaba).

a)

Taxon	Sim.Moy±DS	Contrib%	Cum.%
Printemps			
<i>Halopteris scoparia</i>	6,98±0,24	21,26	21,26
<i>Ellisolandia elongata</i>	4,85±0,18	14,77	36,03
<i>Jania longifurca</i>	3,96±0,17	12,05	48,08
Corallinales articulées	3,68±0,15	11,2	59,28
<i>Caulerpa cylindracea</i>	2,49±0,13	7,58	66,86
Eté			
<i>Ellisolandia elongata</i>	8,45±0,31	25,31	25,31
Corallinales articulées	4,3±0,19	12,87	38,18
<i>Jania longifurca</i>	4,29±0,19	12,84	51,02
Autres algues corallinales	4,26±0,16	12,74	63,76
Automne			
<i>Posidonia oceanica</i>	7,43±0,26	22,65	22,65
<i>Halopteris scoparia</i>	4,37±0,19	13,32	35,97
<i>Herposiphonia secunda</i>	3,01±0,17	9,17	45,14
Autres algues corallinales	2,65±0,13	8,07	53,21
<i>Ellisollandia elongata</i>	2,57±0,15	7,82	61,03
Hiver			
<i>Posidonia oceanica</i>	8,28±0,24	24,3	24,3
Autres algues corallinales	4,32±0,17	12,68	12,68
<i>Ellisolandia elongata</i>	2,97±0,14	8,71	45,69
<i>Herposiphonia secunda</i>	2,61±0,13	7,66	53,35
<i>Jania longifurca</i>	2,59±0,14	7,59	60,94

b)

Taxon	Sim.Moy±DS	Contrib%	Cum.%
Printemps-été			
<i>Ellisolandia elongata</i>	0,31±0,18	8,07	8,07
<i>Halopteris scoparia</i>	0,15±0,24	7,84	15,92
<i>Jania longifurca</i>	0,19±0,17	6,62	22,54
Corallinales articulées	0,19±0,15	6,24	28,78
<i>Laurencia</i> sp.	0,08±0,13	5,11	33,89
Autres algues corallinales	0,16±0,07	5,1	38,99
<i>Caulerpa cylindracea</i>	0,05±0,13	4,95	43,93
<i>Posidonia oceanica</i>	0,13±0,08	4,94	48,87
Eté-automne			
<i>Ellisolandia elongata</i>	0,15±0,31	8,13	8,13
<i>Halopteris scoparia</i>	0,19±0,15	6,42	14,55
<i>Jania longifurca</i>	0,13±0,19	6,33	20,88
<i>Posidonia oceanica</i>	0,26±0,13	6,14	27,02
Corallinales articulées	0,12±0,19	6,07	33,09
<i>Herposiphonia secunda</i>	0,17±0,07	5,63	38,72
Autres algues corallinales	0,13±0,16	4,47	43,19
<i>Cladophora</i> sp.	0,11±0,07	4,23	47,42
<i>Centroceras cf. gasparrinii</i>	0,12±0,03	4,16	51,57
Automne-hiver			
<i>Herposiphonia secunda</i>	0,13±0,17	6,31	6,31
<i>Halopteris scoparia</i>	0,13±0,19	6,27	12,58
<i>Ellisolandia elongata</i>	0,14±0,15	6,07	18,65
<i>Jania longifurca</i>	0,14±0,13	6,05	24,7
<i>Centroceras cf. gasparrinii</i>	0,12±0,12	5,48	30,18
<i>Posidonia oceanica</i>	0,24±0,26	5,22	35,4
Autres algues corallinales	0,17±0,13	5,13	40,52
<i>Cladophora</i> sp.	0,09±0,11	5,06	45,58
Corallinales articulées	0,09±0,12	4,75	50,33
Hiver-printemps			
<i>Halopteris scoparia</i>	0,24±0,13	7,47	7,47
<i>Posidonia oceanica</i>	0,08±0,24	7,01	14,48
<i>Jania longifurca</i>	0,17±0,14	6,28	20,75
<i>Ellisolandia elongata</i>	0,18±0,14	5,99	26,74
<i>Laurencia</i> sp.	0,13±0,1	5,48	32,22
Corallinales articulées	0,15±0,09	5,3	37,53
Autres algues corallinales	0,07±0,17	5,3	42,83
<i>Herposiphonia secunda</i>	0,07±0,13	5	47,83

Le Draftsman's plot a permis supprimer les variables redondantes et seulement les variables suivantes ont été retenues Chla 1mo, Chla 2mo et Cld-fr, ont été retenus pour le modèle. Les résultats de DistLM ont montré que l'irradiance et la chlorophylle *a* enregistrés un mois avant l'échantillonnage expliquent convenablement la tendance observée dans le régime

alimentaire de l'espèce (Irradiance : Pseudo F=4,17, P=0,0001 et Chl *a*1mo : Pseudo-F=1,92, P=0,02), malgré la faible variance obtenue par le modèle (5,4%).

3.2. Variations trophiques et du régime alimentaire sur la base de l'AIS

3.2.1. Composition isotopique globale et corrélation avec les variables abiotiques

Chez les femelles, les valeurs $\delta^{15}\text{N}$ varient de 4,96 ‰ ($\pm 0,72$) chez les spécimens échantillonnés au printemps à 6,09‰ ($\pm 0,33$) chez les spécimens prélevés en hiver (Tab. 4). Dans l'ensemble, le test t a montré des différences significatives ($t=19,79$, $\text{ddl}=62$, $p < 0,001$), entre les valeurs non corrigées de $\delta^{13}\text{C}$ et les valeurs corrigées de $\delta^{13}\text{C}$ pour la teneur en lipides (indiquées par $\delta^{13}\text{C}'$, Tab. 13). Donc, nous avons retenu ces derniers pour les analyses ultérieures.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}'$ varient de -17,29 ‰ ($\pm 0,67$) chez les spécimens prélevés en hiver à -15,65‰ ($\pm 0,65$ SD) chez les spécimens échantillonnés en automne (Tab. 4). Les valeurs $\delta^{15}\text{N}$ oscillent entre 4,46 ‰ ($\pm 0,59$) chez les spécimens collectés en automne à 5,68 ‰ ($\pm 1,32$) chez les spécimens prélevés en été (Tab. 4). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}'$ varient de -16,44 ‰ ($\pm 0,65$ SD) chez les spécimens collectés en hiver à -15,30‰ ($\pm 0,65$ SD) chez les spécimens échantillonnés au printemps (Tab. 13).

Tableau 13. Moyennes saisonnières $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}$ corrigées pour les lipides ($\delta^{13}\text{C}'$) et les valeurs C/N (DS $\pm$ Déviation Standard) en fonction des sexes de *Percnon gibbesi*.

Saisons	$\delta^{15}\text{N}$ ‰ $\pm$ DS	$\delta^{13}\text{C}$ ‰ $\pm$ DS	$\delta^{13}\text{C}'$ ‰ $\pm$ DS	C/N $\pm$ DS
Femelles				
Printemps	4,96 $\pm$ 0,72	-15,96 $\pm$ 0,86	-15,87 $\pm$ 0,75	3,44 $\pm$ 0,16
Été	5,28 $\pm$ 0,51	-16,2 $\pm$ 0,29	-16,23 $\pm$ 0,41	3,33 $\pm$ 0,12
Automne	5,51 $\pm$ 0,94	-15,71 $\pm$ 1,33	-15,65 $\pm$ 1,23	3,41 $\pm$ 0,14
Hiver	6,09 $\pm$ 0,33	-17,41 $\pm$ 0,56	-17,29 $\pm$ 0,67	3,47 $\pm$ 0,23
Mâles				
Printemps	5,34 $\pm$ 0,9	-15,3 $\pm$ 0,74	-15,3 $\pm$ 0,65	3,35 $\pm$ 0,15
Été	5,68 $\pm$ 1,32	-15,15 $\pm$ 0,29	-15,4 $\pm$ 0,14	3,1 $\pm$ 0,2
Automne	4,46 $\pm$ 0,59	-16,31 $\pm$ 1,01	-16,17 $\pm$ 0,93	3,5 $\pm$ 0,17
Hiver	5,37 $\pm$ 0,58	-16,64 $\pm$ 0,7	-16,44 $\pm$ 0,65	3,55 $\pm$ 0,17

Les tests de PERMANOVA multivariés et univariés ont montré des différences significatives dans la composition isotopique de *P. gibbesi* en fonction des saisons et de l'interaction « saison-sexe », avec des différences significatives entre l'automne et l'hiver et entre l'hiver et le printemps pour les matrices bivariées et univariées (Tab. 14).

Les comparaisons par paires « saison-sexe » ont montré des différences significatives entre les mâles et les femelles ont été observées pour le $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$ et pour $\delta^{15}\text{N}$, en automne et

en hiver, tandis que pour $\delta^{13}\text{C}$ les différences significatives ont été observées en été et en hiver (Tab.13). Les signatures isotopiques des sources alimentaires potentielles sélectionnées pour le modèle, varient de 0,95‰ ($\pm 0,97$) à 6,6‰ ($\pm 0,4$) pour $\delta^{15}\text{N}$ et de -20,1‰ ($\pm 0,1$) à -11,7‰ ($\pm 0,4$) pour $\delta^{13}\text{C}$ (Tab. 14).

Tableau 14. Compositions isotopiques ($\pm$ écarts types) des sources potentielles de source algales. Les espèces en gras indiquent celles utilisées dans les modèles de mélange (* : les données pour *Laurencia* sp. proviennent de Marić *et al.*, 2016). ET : écart-type.

Espèces	$\delta^{15}\text{N}\text{‰}\pm\text{DS}$	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}\pm\text{DS}$
<i>Amphiroa rigida</i>	-0,19 $\pm$ 0,67	-14,35 $\pm$ 0,61
<i>Ellisolandia elongata</i>	2,18 $\pm$ 1,56	-18,02 $\pm$ 1,38
<i>Flabella petiolate</i>	-0,21 $\pm$ 0,2	-29,92 $\pm$ 0,51
<i>Halimeda tuna</i>	2,02 $\pm$ 0,69	-19,92 $\pm$ 0,24
<i>Halopteris scoparia</i>	0,95$\pm$0,97	-16,62$\pm$0,24
<i>Jania longifurca</i>	1,67$\pm$1,98	-20,07$\pm$0,08
<i>Laurencia</i> sp. *	6,6$\pm$0,4	-16,3$\pm$0,3
<i>Peyssonellia squamaria</i>	1,82 $\pm$ 0,78	-18,84 $\pm$ 2,21
<i>Pterocladia capillacea</i>	0,76 $\pm$ 1,71	-19,88 $\pm$ 0,43
<i>Posidonia oceanica</i>	1,5$\pm$0,7	-11,7$\pm$0,4

3.2.2. Modèles mixtes et étendue de la niche trophique

Après avoir identifié la composition isotopique de toutes les sources alimentaires potentielles par rapport à celle du consommateur, dans la parcelle de mélange, quatre espèces d'algues ont été choisies pour exécuter des modèles de mélange (Fig. 21). Le modèle SIAR a montré qu'au printemps, les espèces qui ont principalement contribué à la composition isotopique de *P. gibbesi* étaient *H. scoparia* (28%) et *Laurencia* sp. (31%). Au cours des autres saisons, les espèces ayant contribué sont *Laurencia* sp. et *J. longifurca*, avec une variable contribution qui variait entre 34 et 38 % pour *Laurencia* sp. (respectivement en automne et en hiver) et entre 27 et 40 % pour *J. longifurca* (en été et en hiver, respectivement) (Fig. 22).

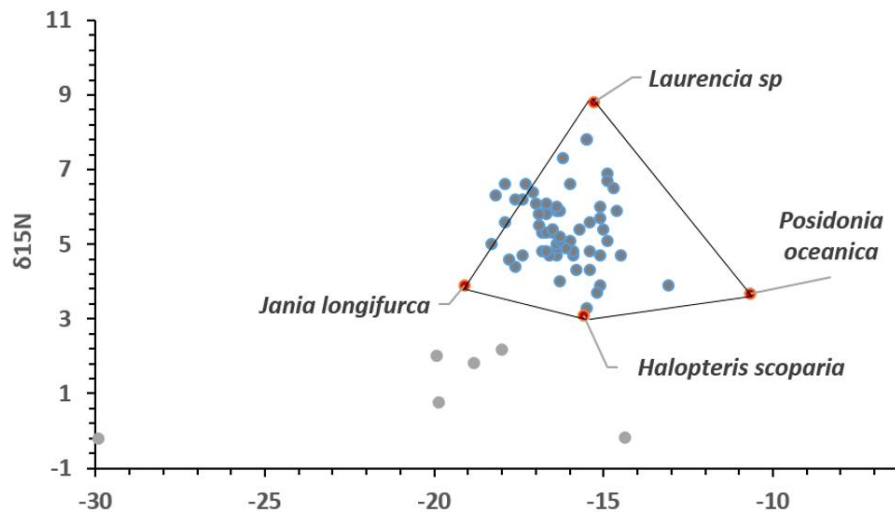


Figure 21. Polygone regroupant la similarité des proies végétales chez *Percnon gibbesi* du golfe d'Annaba.

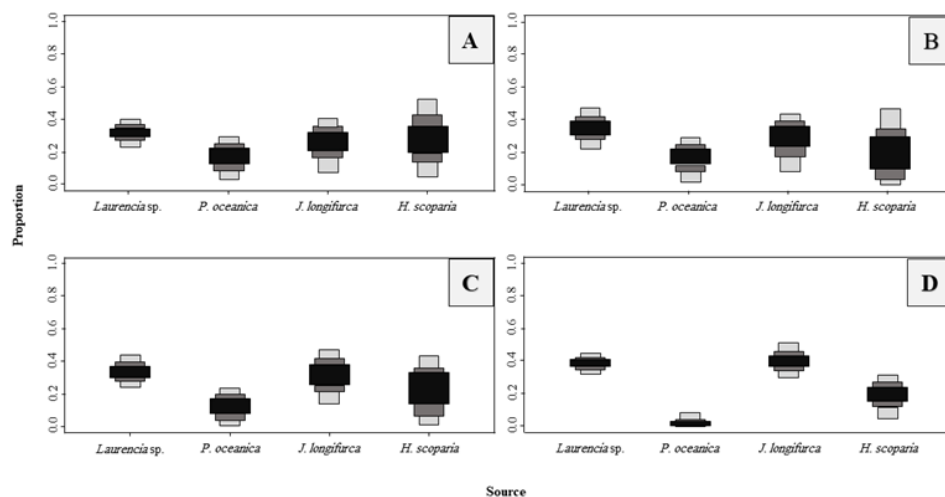


Figure 22. Modèles de mélange d'isotopes dans SIAR (intervalles de crédibilité de 95, 75 et 50 %) mettant en évidence les contributions saisonnières des principales proies de *Percnon gibbesi* du golfe d'Annaba (A= printemps. B=été. C=Automne. D=hiver).

Les ellipses standards ont montré que le régime alimentaire de *P. gibbesi* échantillonné en automne présentaient la plus grande variabilité isotopique (Fig. 23). De plus, les mesures Layman (Tab. 15) ont indiqué que le régime alimentaire des crabes collectés en été avait la plus petite superficie totale (TA), suivi du printemps et de l'hiver (4), tandis que la TA en automne était la plus grande (12,2). De même, le SE_{EAC} variait de 2 en été à 4,5 en automne. Alors que le SE_{EAC} des crabes collectés au printemps, en automne et en hiver était étendu le long de l'axe des

x (indiquant une plage plus large de $\delta^{13}\text{C}$), celui des crabes échantillonnés en été était étiré le long de l'axe y (correspondant à une plus grande plage $\delta^{15}\text{N}$) (Fig. 23 et Tab. 15).

L'analyse des ellipses standards sur Siber ont montré que le régime alimentaire de *P. gibbesi* collecté en automne présentait la plus grande variabilité isotopique (Fig. 23).

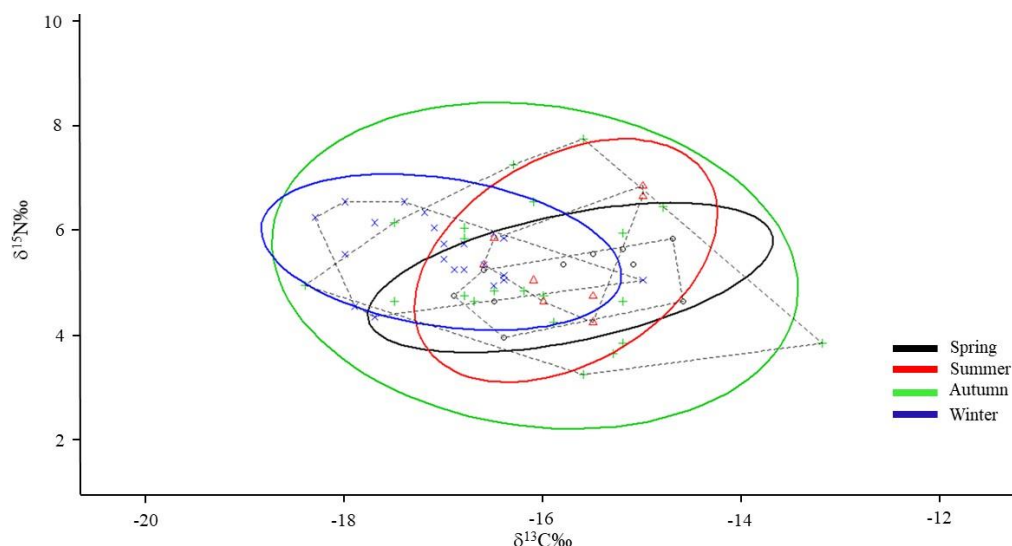


Figure 23. Diagramme de dispersion saisonnier $\delta^{13}\text{C}$ – $\delta^{15}\text{N}$ avec les ellipses standards corrigées pour la petite taille d'échantillon (SEAC) pour *P. gibbesi* échantillonné dans le golfe d'Annaba, par saison.

De plus, les mesures de Layman (Tab. 15) ont indiqué que le régime alimentaire des crabes capturés en été présentait la plus petite superficie totale (TA, TA = 2,1), suivi du printemps et de l'hiver (TA = 2,7 et 4, respectivement) tandis que le TA en automne était le plus grand (TA=12,2).

Tableau 15. Mesures métriques simples (NR, CR, CD), zones d'ellipse standard corrigées pour la petite taille de l'échantillon (SEAC) et surface totale de la coque convexe (TA) des groupes saisonniers de *Percnon gibbesi* dans du golfe d'Annaba.

Saisons	NR	CR	TA	SEAC	CD
Printemps	1,9	2,3	2,7	1,5	0,9
Été	2,6	1,6	2,1	2	1
Automne	4,5	5,2	12,2	4,5	1,5
Hiver	2,2	3,3	4	1,4	0,8

De même, SEAC variait de 2 en été à 4,5 en automne. Cependant, alors que le SEAC des crabes collectés au printemps, en automne et en hiver était étendu le long de l'axe des x (indiquant une

plage de $\delta^{13}\text{C}$ plus large), celui des crabes collectés en été était étiré le long de l'axe des y (correspondant à un plus grand $\delta^{15}\text{N}$ gamme) (Fig. 28 et Tableau 15). Le chevauchement SEAC variait de 0,75 % entre l'hiver et le printemps à 14 % entre l'automne et l'hiver, et de 29 % et 32 % entre l'été et l'automne et le printemps et l'été, respectivement.

4. Reproduction

4.1. Sex-ratio

La sex-ratio globale est en faveur des mâles chez la population totale (1,73). Il varie de 4,23 en hiver à 1,06 au printemps (Tab. 16). Quelle que soit la saison d'échantillonnage la sex-ratio est toujours en faveur des mâles. L'analyse temporelle de la répartition numérique des sexes montre que le ratio tend vers l'équilibre au printemps ($\text{SR} = 1,06$; $\chi^2_{\text{obs}} = 0,09$) alors que durant les saisons restantes la différence reste significative mais toujours en faveur des mâles. Le même scénario est observé durant la période de reproduction ou en dehors où nous avons aussi constaté que la sex-ratio était toujours en faveur des mâles (Tab. 17).

Tableau 16. Sex-ratio (SR) de *Percnon gibbesi* de la côte est d'Algérie à travers les différentes saisons (***) : très hautement significatif ; * : significatif ; C : constant ; N : effectif).

Saisons	Mâles		Femelles		Total	Sex-ratio	χ^2_{obs}
	N	%	N	%			
Hiver	55,00	80,88	13,00	19,12	68,00	4,23	25,94***
Printemps	51,00	51,52	48,00	48,48	99,00	1,06	0,09 ^C
Eté	66,00	62,26	40,00	37,74	106,00	1,65	6,38*
Automne	32,00	65,31	17,00	34,69	49,00	1,88	4,59*

Tableau 17. Sex-ratio (SR) de *Percnon gibbesi* de la côte est d'Algérie en période et hors période de reproduction (***) : très hautement significatif ; C : constant).

Période	♂	♀	SR	χ^2_{obs}
Période de reproduction (Mai-Octobre)	116	90	1,26	3,28 ^C
Hors période de reproduction (Novembre-Avril)	88	28	3,14	31,03***

Le tableau 18 résume les variations ontogénétiques de la sex-ratio de *P. gibbesi*. Il est globalement en faveur des mâles dans les catégories de tailles comprises entre 16-18 cm et semble devenir constant au-delà de cette catégorie de taille.

Tableau 18. Variations ontogénétiques de la sex-ratio de *Percnon gibbesi* dans le golfe d'Annaba (na : test non applicable).

Classes de tailles (mm)	♂	♀	SR	χ^2_{obs}
]4-6]	2	0	—	2 ^{na}
]6-8]	5	0	—	5,00
]8-10]	13	9	1,44	0,73
]10-12]	24	10	2,40	5,76 *
]12-14]	24	8	3,00	8,00 **
]14-16]	18	13	1,38	0,81
]16-18]	22	8	2,75	6,53*
]18-20]	13	9	1,44	0,73
]20-22]	12	9	1,33	0,43
]22-24]	18	10	1,80	2,29
]24-26]	9	8	1,13	0,06
]26-28]	11	15	0,73	0,62
]28-30]	12	8	1,5	0,80
]30-32]	7	8	0,88	0,07
]32-34]	8	3	2,67	2,27

4.2. Portée

Le nombre d' oeufs portés par les femelles de *P. gibbesi* dans le golfe d'Annaba en période d'incubation varie entre 3195 et 65491 oeufs avec une moyenne de 12471 (± 12908 SD) pour un diamètre généralement inférieur à 600 μm .

4.3. Période de reproduction

En se basant sur la présence de femelles œuvées durant la période d'échantillonnage, nous pouvons situer la période de reproduction de *P. gibbesi* dans la baie d'Annaba entre mai et octobre (Fig. 24).

4.4. Maturation et diamètre ovocytaire

La figure 24 illustre l'évolution mensuelle des différents stades de maturation de *Percnon gibbesi* du golfe d'Annaba en fonction de la coloration des œufs. Entre janvier et avril, aucune femelle ne porte d'œufs sous son abdomen. Ce n'est qu'à partir de mai que les femelles œuvées font leur apparition. La majorité d'entre elles (74.68 %) porte des œufs de couleur orange avec un faible pourcentage de femelles non œuvées ou portant des œufs de couleur marron (25.31%). Globalement, la coloration des œufs fixés sur les soies ovigères des endopodites varie entre l'orange clair, l'orange brique et le marron (Fig. 25). Cette coloration marronne signifie un début de développement de l'embryon qu'on peut observer par

transparence sous microscope optique (Fig. 26). Les valeurs limites du diamètre des œufs sont comprises entre 417,93 μm et 613,73 μm avec une moyenne de 438,79 μm .

Le tableau 19 résume la distribution des stades de maturation des 30 ovocytes prélevés sur des femelles de *Percnon gibbesi* du golfe d'Annaba en fonction de leur coloration.

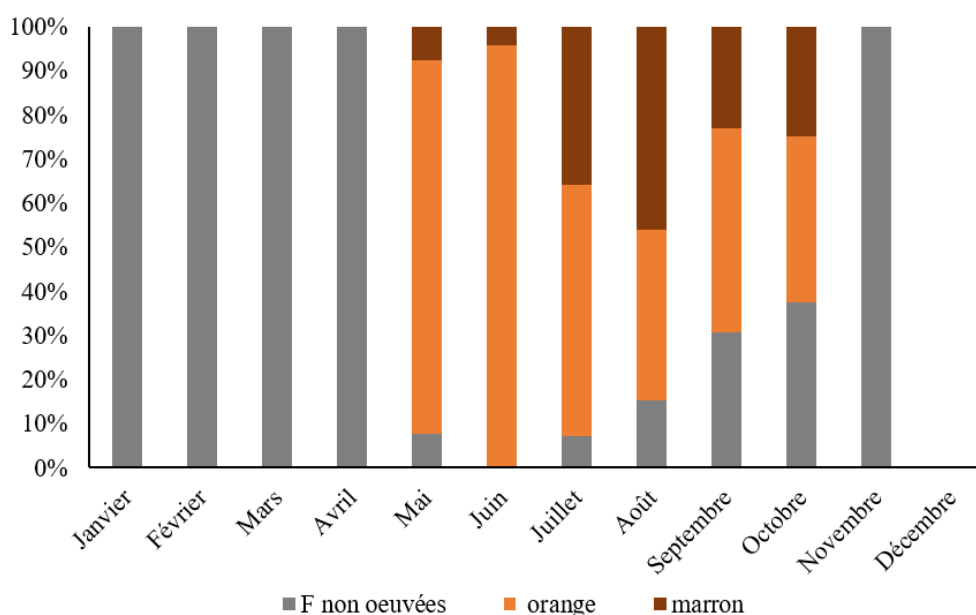


Figure 24. Evolution mensuelle des différents stades de maturation des œufs de *Percnon gibbesi* en fonction de la coloration.

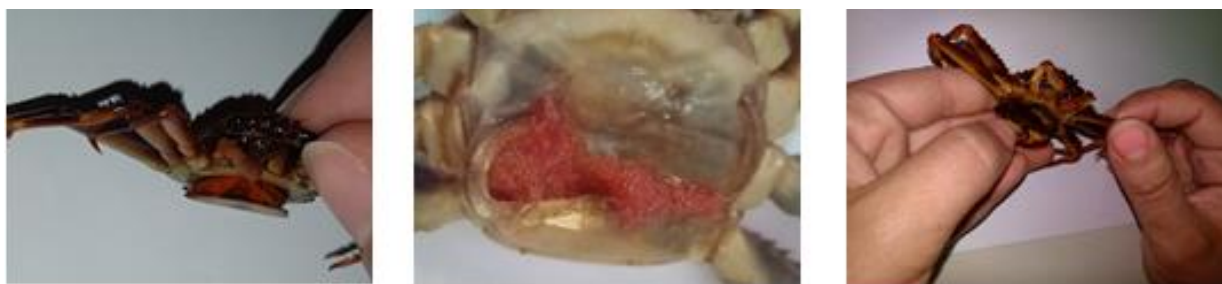


Figure 25. Photos représentatives des 3 stades de maturation (orange clair, orange brique et marron) chez les femelles de *Percnon gibbesi* du golfe d'Annaba (clichés : Bada N., 2019).

Tableau 19. Distribution des stades de maturation des ovocytes de *Percnon gibbesi* du golfe d'Annaba en fonction de leur coloration.

Stade	I	II	III
Nombre	12	2	16
Coloration	Orange clair	Orange brique	Marron

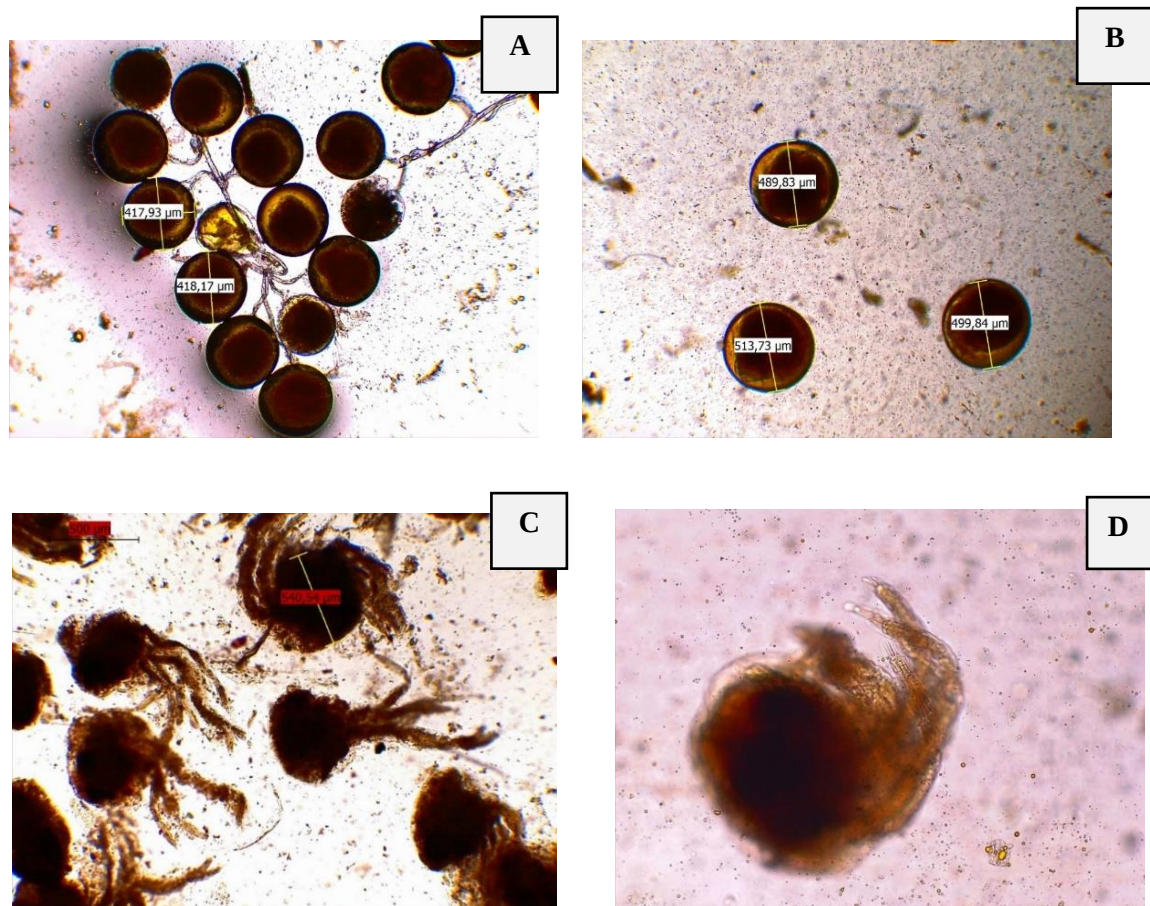


Figure 26. Photos montrant différents stades de maturation des œufs de *Percnon gibbesi* observés sous microscope optique (clichés A, B, C : Gr $\times 40$; Cliché D : Gr $\times 100$).

5. Age et croissance

5.1. Structure de la population

Le tableau 20 résume la structure de la population échantillonnée de *P. gibbesi* pour l'étude de son âge et de sa croissance. La taille des individus échantillonnés dans le golf d'Annaba mesure globalement entre 6,2 et 39,27 mm de longueur céphalothoracique et pèsent entre 0,04 et 19,56 g.

Tableau 20. Caractéristiques de la population échantillonnée pour l'étude de la croissance par la méthode indirecte. NT, NM, NF : effectif total, mâles et femelles.

Population totale			Femelles			Mâles		
NT	Longueur (mm)	Poids (g)	NF	Longueur (mm)	Poids (g)	NM	Longueur (mm)	Poids (g)
586	$6,2 \leq Lt \leq 39,27$	$0,04 \leq Pt \leq 19,56$	218	$6,2 \leq Lt \leq 35,69$	$0,24 \leq Pt \leq 18,85$	368	$6,48 \leq Lt \leq 39,27$	$0,04 \leq Pt \leq 19,56$

5.2. Détermination de l'âge

Afin de déterminer la clé âge-longueur de la population échantillonnée, nous avons utilisé la méthode de décomposition des fréquences de tailles de Bhattacharya (1967) à l'aide du logiciel FISAT II (Gayanilo *et al.*, 2005). Cette méthode basée sur l'analyse des compositions en taille des captures présente l'avantage d'isoler les différents groupes d'âge au sein de la population, en se basant sur l'hypothèse que chaque groupe d'âge possède une distribution gaussienne des tailles individuelles et une taille modale qui lui est propre. La figure 27 et le tableau 21 et résumé respectivement la décomposition de la distribution de fréquences de tailles ainsi que la clé âge-longueur de la population totale et des sexes séparés de *P. gibbesi* du golfe d'Annaba.

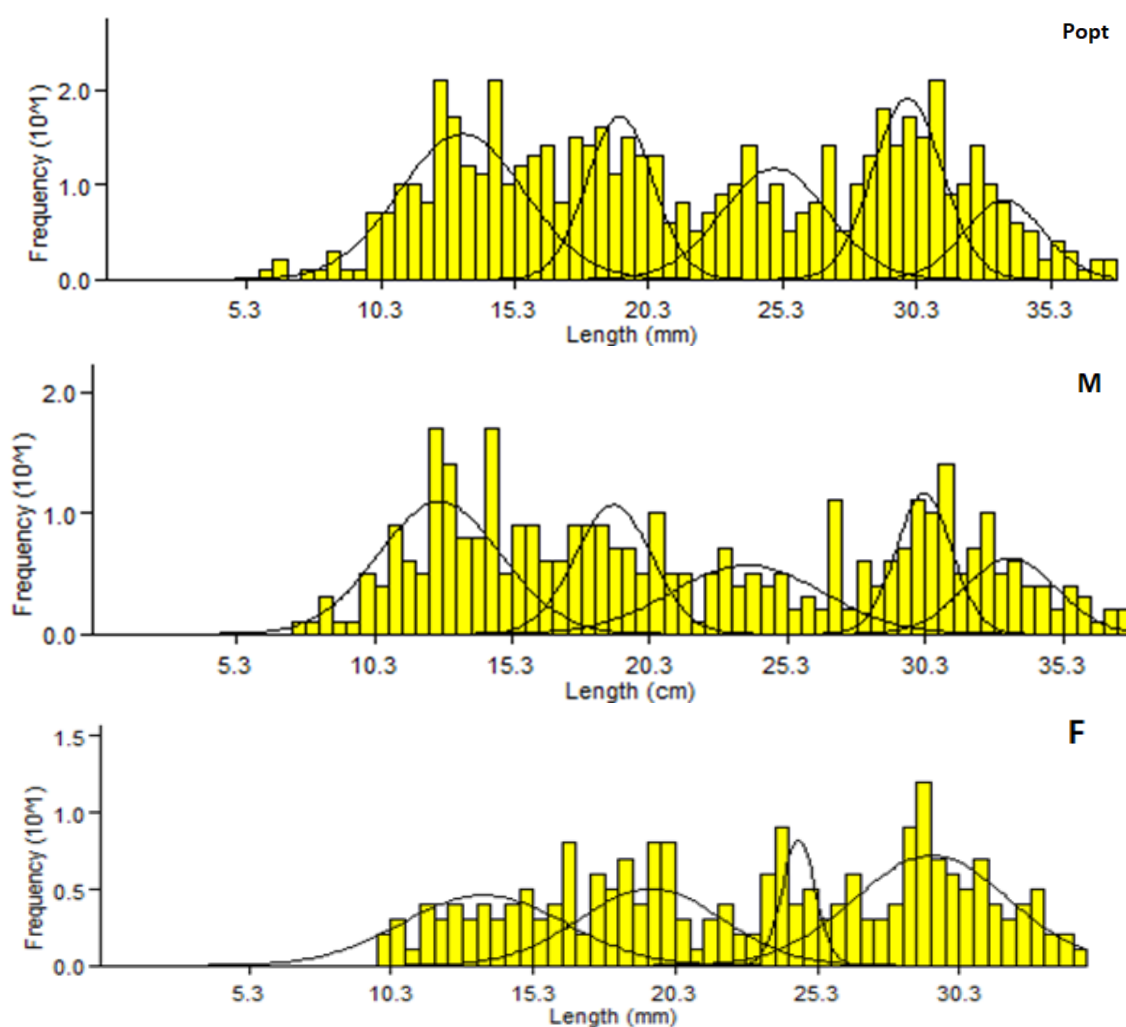


Figure 27. Décomposition de la distribution de fréquences de tailles de *Percnon gibbesi* du golfe d'Annaba par la méthode de Bhattacharya (1967). Du haut vers le bas : population totale, mâles et femelles.

Tableau 21. Clé âge-longueur de la population de *Percnon gibbesi* du golfe d'Annaba obtenues par la méthode de Bhattacharya (1967).

Sexe		Age (ans)				
		1	2	3	4	5
Population totale	LC (cm)	13,28	19,18	24,96	29,91	33,51
	N	179	106	115	124	61
Mâles	LC (cm)	12,62	18,92	23,77	30,2	33,33
	N	121	74	77	59	52
Femelles	LC (cm)	13,5	19,38	24,59	29,26	-
	N	65	63	24	97	-

5. 3. Croissance linéaire absolue

Le tableau 22 résume les équations mathématiques qui résultent de l'application du modèle de Von Bertalanffy aux couples âge-longueur.

Tableau 22. Equations du modèle mathématique de Von Bertalanffy obtenues à partir des couples âge-longueur chez la population totale, les mâles et les femelles de *Percnon gibbesi* du golfe d'Annaba.

Sexe	Equations
Population totale	$LC = 59,24 [1 - e^{-0,147 (t + 0,704)}]$
Mâles	$LC = 66,47 [1 - e^{-0,124 (t + 0,852)}]$
Femelles	$LC = 67,26 [1 - e^{-0,115 (t + 0,938)}]$

Les longueurs théoriques/observées correspondantes à chaque âge utilisant la méthode de Bhattacharya sont représentées graphiquement dans la figure 28. La taille maximale théorique est estimée à 34,35 mm pour les mâles, 29,25 mm pour les femelles et de 33,68 mm pour la population totale. Hormis la valeur obtenue chez femelles qui semble être très proche de celle observée, celles obtenues chez les mâles et la population totale sont sensiblement supérieures à celles observées (M : 33,33 mm, F : 29,26 mm, PT : 33,51 mm). La longueur asymptotique des femelles ($L_{\infty} = 67,47$ mm) est légèrement supérieure à celle des mâles ($L_{\infty} = 66,47$ mm).

Le taux annuel de croissance linéaire est relativement élevé durant la première année (M : 13,66 mm, F : 13,5mm, M+F : 13,15mm) avant de chuter brusquement lors de la deuxième année pour atteindre 6,17 mm/an, 5,87 mm/an et 6,32 mm/an, respectivement (Fig. 28, Tab. 23).

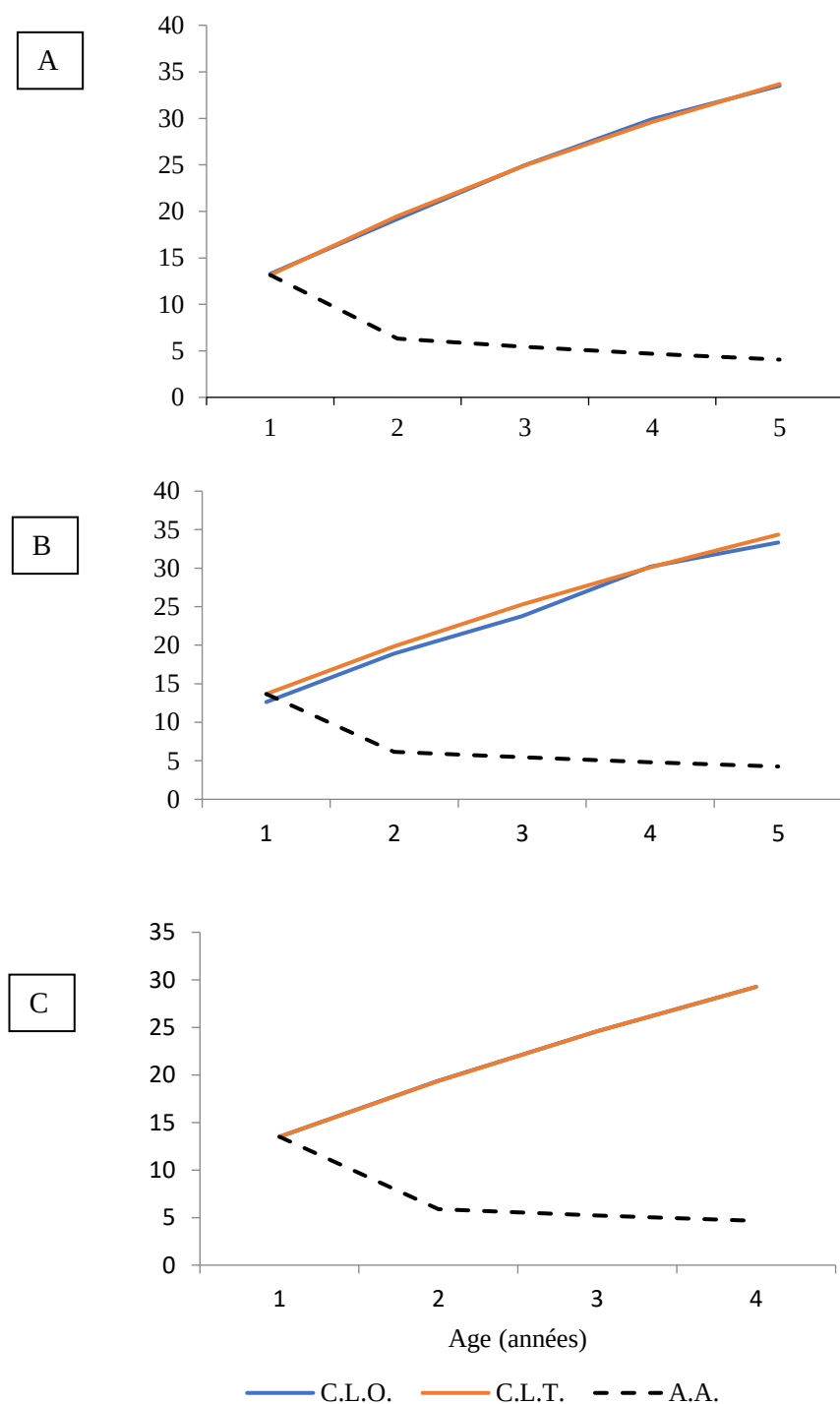


Figure 28. Croissances linéaires observées (C.L.O.) (mm), théoriques (C.L.T.) (mm) et accroissements linéaires annuels (A.A.) chez *Percnon gibbesi* du golfe d'Annaba (A : population totale, B : mâles, C : femelles), obtenus par la méthode de Bhattacharya (1967).

Tableau 23. Longueurs observées (C.L.O.) (mm) et théoriques (C.L.T.) (cm) par âge (année) et accroissement linéaire annuel (A.A.) (mm) en utilisant la méthode de Bhattacharya (1967).

		Age (ans)				
		1	2	3	4	5
Population totale	C.L.O.	13,28	19,18	24,96	29,91	33,51
	C.L.T.	13,15	19,47	24,92	29,62	33,68
	A.A.	13,15	6,31	5,44	4,7	4,05
Mâles	C.L.O.	12,62	18,92	23,77	30,2	33,33
	C.L.T.	13,66	19,83	25,29	30,1	34,35
	A.A.	13,66	6,17	5,45	4,81	4,25
Femelles	C.L.O.	13,5	19,38	24,59	29,26	-
	C.L.T.	13,5	19,37	24,59	29,25	-
	A.A.	13,5	5,86	5,22	4,65	-

5.4. Relation taille-poids

La figure 29 illustre les relations Lc-Pt chez la population globale (A) et les sexes séparés (B et C). Elles sont exprimées respectivement comme suites : $Pt_{M+F} = 0,00053 Lc^{2,858}$ ($r^2 = 0,767$), $Pt_M = 0,0005 Lc^{2,881}$ ($r^2 = 0,786$) et $Pt_F = 0,0013 Lc^{2,555}$ ($r^2 = 0,738$). Une différence significative a été observée entre les mâles et les femelles (ANCOVA, $F = 12.869$, $P < 0,05$). Le coefficient d'allométrie est significativement inférieur à 3 (test t , $t_M = 52,44$, $t_F = 35,50$, $t_{M+F} = 63,11$, $P < 0,05$). L'allométrie entre la taille et le poids est minorante, traduisant ainsi une croissance linéaire plus rapide que la croissance pondérale.

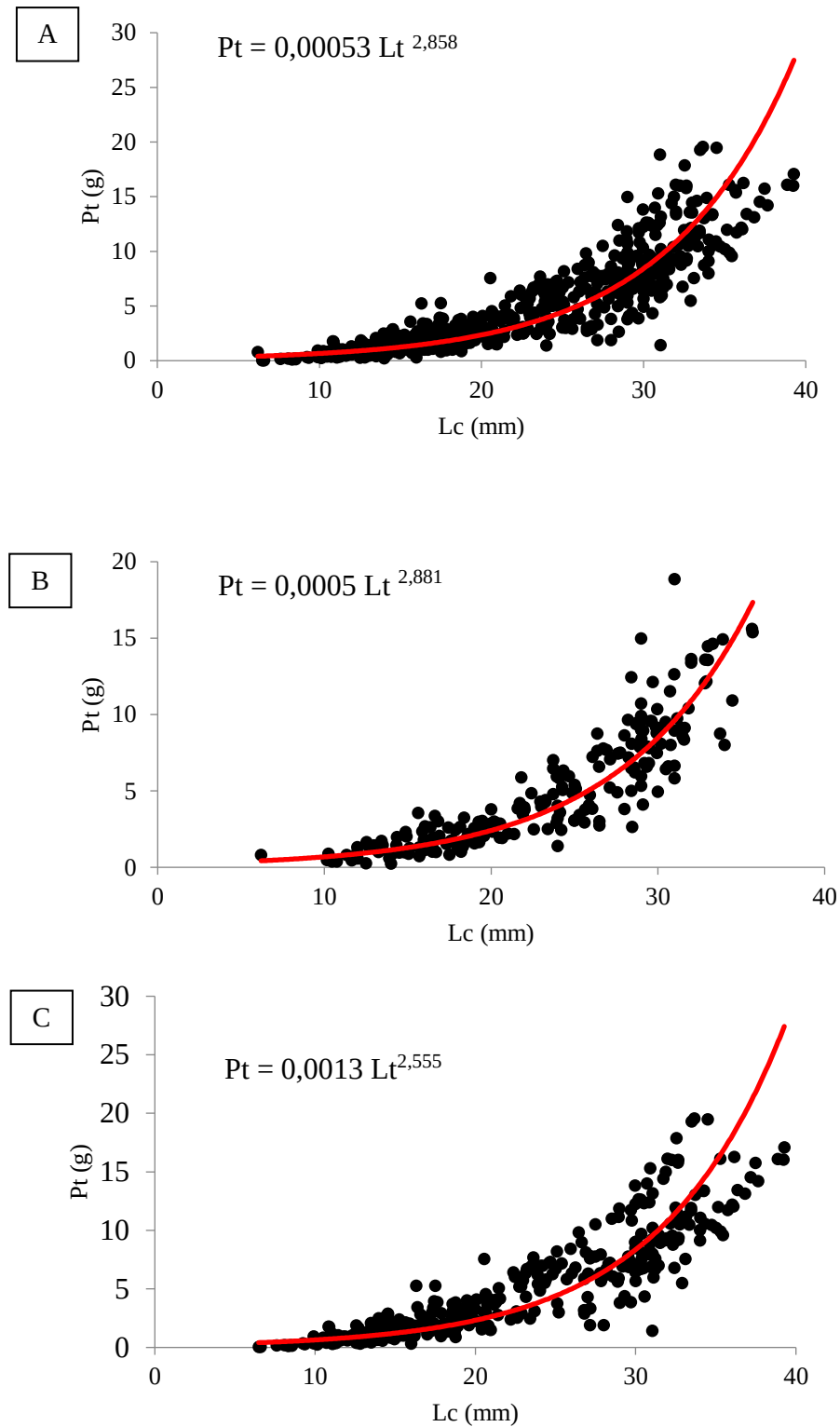


Figure 29. Relations taille-poids chez *Percnon gibbesi* du golfe d'Annaba (A : population totale, B : mâles, C : femelles).

5.5. Croissance pondérale absolue

Connaissant les principaux paramètres du modèle de Von Bertalanffy (L_{∞} , K , t_0) et le coefficient d'allométrie de la relation taille-poids, le modèle de la croissance pondérale absolue s'écrit comme suit :

$$\begin{array}{ll} \text{Population totale} & Pt = 62,254 ([1 - e^{-0,147 (t + 0,704)}])^{2,858} \\ \text{Mâles} & Pt = 90,526 ([1 - e^{-0,124 (t + 0,852)}])^{2,881} \\ \text{Femelles} & Pt = 61,602 ([1 - e^{-0,115 (t + 0,938)}])^{2,555} \end{array}$$

Les valeurs du poids théorique correspondant à chaque âge de *P. gibbesi* sont indiquées dans le tableau 24 et illustrées par la figure 30.

L'accroissement pondéral théorique augmente progressivement avec des taux de plus en plus élevés, avec une moyenne annuelle de 2,702 g/an pour les mâles et 1,835 g/an pour les femelles et 2.478 g/an pour la population totale.

Le modèle de la croissance pondérale absolue, présente une valeur du poids asymptotique des mâles supérieure à celle des femelles. Le poids des mâles est toujours légèrement supérieur à celui des femelles pour un même âge.

Tableau 24. Croissance pondérale théorique (C.P.T., en g) par âge (ans) et accroissement pondéral annuel (A.A., en g).

Sexes		Age (années)				
		1	2	3	4	5
Population totale	C.P. T	0,84	2,58	5,24	8,58	12,39
	A.A.	0,84	1,74	2,65	3,34	3,8
Mâles	C.P. T	0,94	2,77	5,59	9,23	13,51
	A.A.	0,94	1,82	2,81	3,64	4,27
Femelles	C.P. T	1,01	2,55	4,71	7,34	-
	A.A.	1,01	1,54	2,15	2,62	-

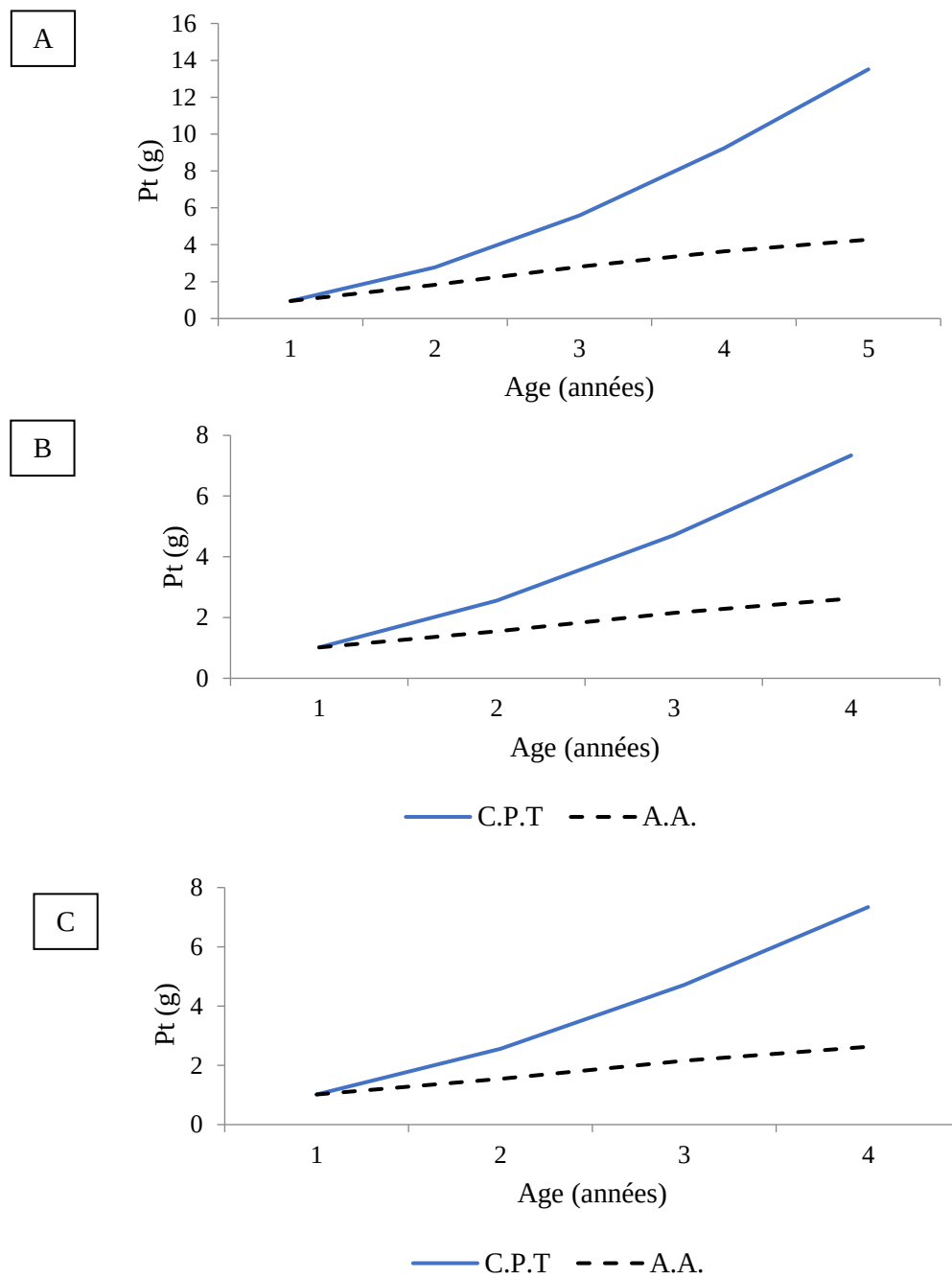


Figure 30. Croissance pondérale théorique (C.P.T) (en g) et accroissement pondéral annuel (A.A) (g) obtenus chez *Percnon gibbesi* du golfe d'Annaba en utilisant la méthode de Bhattacharya (1967) (A : mâles, B : femelles, C : population totale).

CHAPÎTRE 4 : DISCUSSION

1. Etude écologique

Après le premier signalement de *P. gibbesi* dans la région ouest du golfe d'Annaba en 2015 et 2016, entre 0 et 2 m (Menail *et al.*, 2019), nos observations par des relevés visuels effectués sur un transect linéaire d'environ 16,2 km pendant deux années successives (été 2017 et 2018) ont confirmé non seulement l'implantation de cette espèce non indigène dans le golfe d'Annaba, mais aussi son expansion le long des côtes de l'Est algérien, à l'intérieur et à l'extérieur du golfe. En effet, sa présence le long du littoral algérien a été signalée dans d'autres secteurs côtiers des wilayas de Skikda (Katsanevakis *et al.*, 2011), de Jijel (Noël et Prouzet, 2017), d'Alger (Lamouti et Bachari, 2011) et récemment d'Oran (Hussein *et al.*, 2020). La présence de ce crabe subtropical sur les côtes algériennes d'Est en Ouest est une extension évidente et logique de son aire de distribution le long des pays d'Afrique du Nord (Azzuro *et al.*, 2011 ; Sghaier *et al.*, 2011 ; Grimes *et al.*, 2018) et dans l'ensemble du bassin de la Méditerranée (Katsanevakis *et al.*, 2011).

L'intrusion sur les côtes algériennes des décapodes brachyours ne s'est pas limitée à une seule espèce puisque d'autres crabes exotiques, comme le crabe bleu américain, *Callinectes sapidus*, est également apparue sur les côtes orientales (Benabdi *et al.*, 2019 ; Hamida et Kara, 2021) et occidentales d'Algérie (Ragkousis *et al.*, 2020). Cette espèce non indigène et sans valeur marchande actuellement a été aussi signalée dans la lagune de Mellah (Est, Algérie) où elle est depuis quelques années capturée en quantités appréciables par les pêcheurs professionnels (Kara et Chaoui, 2021). En raison de sa prolifération dans cet écosystème lagunaire et sur le littoral d'Annaba au cours de ces dernières années, un projet national de recherche (PNR) a été initié par le laboratoire Bioressources Marines en partenariat avec plusieurs établissements socio-économiques algériens (Kara, 2023). Dans le golfe d'Annaba, nous avons constaté que cette espèce a récemment envahi l'extrême Est de la plage de Sidi-Salem, au voisinage de l'embouchure d'un cours d'eau douce (Bada, obs. pers.). Récemment, une autre espèce de brachyours invasive dénommée *Portunus segnis* vient d'être signalée sur les côtes jijéliennes par les membres de l'Association Ecologie Sans Frontières (<https://elwatan-dz.com/signalee-par-lassociation-ecologie-sans-frontieres-de-jijel-une-deuxieme-espece-de-crabe-bleu-sur-les-cotes>).

Quant à l'intrusion de *P. gibbesi* sur les côtes orientales algériennes, elle résulterait de la migration d'individus adultes depuis la côte tunisienne limitrophe ou d'un transport accidentel par voie maritime. En revanche, le courant occidental de la Méditerranée, qui longe les côtes nord-africaines (marocaines, algériennes et tunisiennes), puis remonte vers la Sicile, longe la côte nord-est italienne, puis la côte française, et redescend le long de la côte

espagnole, pourrait faciliter le transport de larves planctoniques le long des côtes algériennes d'ouest en est. La phase larvaire relativement longue de *P. gibbesi* (Paula et Hartnoll, 1989) faciliterait la colonisation ultérieure des post-larves et des mégalopes (Hartnoll, 1992) le long des côtes est algériennes. Il est très probable que cette espèce soit présente le long des côtes orientales d'Algérie depuis un certain temps, puisque la population observée en plongée libre semblait bien établie. Le suivi de la faune exotique, notamment par des relevés visuels, est souvent une tâche délicate, d'où l'importance de développer des programmes à moyen et long terme entre les différents pays de la côte méditerranéenne pour collecter des informations sur ces changements de biodiversité. A l'heure actuelle, il est difficile de déterminer avec exactitude les modalités d'arrivée de *P. gibbesi* dans les eaux de l'est algérien. Cette prolifération massive sur les fonds rocheux peu profonds, notamment dans le secteur 2, a probablement été favorisée par les conditions physico-chimiques (notamment édaphiques) idéales et par la raréfaction des prédateurs sur cette proie. En effet, les études réalisées sur les habitudes alimentaires de nombreux téléostéens côtiers dans la zone d'étude au cours des deux dernières décennies, comme c'est le cas des Sparidae (Benchalel *et al.*, 2010), Scorpaenidae (Omri *et al.*, 2019), Labridae (Boughamou *et al.*, 2016), Mullidae (Broudraa *et al.*, 2018) et Serranidae (Zaidi *et al.*, 2017 ; Rachedi *et al.*, 2018) ont montré l'absence de cette proie dans les contenus stomacaux de ces différents prédateurs ichthyologiques côtiers. La raréfaction de *P. gibbesi* dans le régime alimentaire de ces poissons téléostéens pourrait également s'expliquer par l'inaccessibilité de ces prédateurs à cette proie qui parvient à se déplacer très facilement et rapidement à travers les failles rocheuses recouvertes d'algues, qui constituent leur habitat privilégié dans les 2 zones échantillonnées, après les crevasses. En effet, nous avons constaté que lorsque ce crabe était dérangé, il avait la capacité d'effectuer des petits sauts entre les failles rocheuses pour échapper à la prédation. En effet, il est reconnu que le crabe *P. gibbesi* est strictement subtidal et limité aux parties les plus hautes de la zone infralittorale caractérisée par des rivages rocheux (Pipitone *et al.*, 2001 ; Deudero *et al.*, 2005 ; Thessalou-Legaki *et al.*, 2006) et occasionnellement les larges corniches rocheuses nues ou dans les crevasses des parois rocheuses verticales avec une couverture algale modérée (Deudero *et al.*, 2005 ; Sciberras et Schembri, 2008). L'absence de cette espèce sur les fonds sableux ou rocheux homogènes ou au sein des herbiers à *P. oceanica* dans les deux secteurs a également été observée dans d'autres régions de la Méditerranée (Sciberras et Schembri, 2008 ; Félix-Hackradt *et al.*, 2018).

La présente étude comparative a révélé une très forte différence significative de l'abondance de *P. gibbesi* dans deux secteurs différents, l'un exposé aux actions anthropiques

(secteur 1) et l'autre éloigné de toute source de pression humaine (secteur 2). On peut supposer que cette disparité numérique dans l'abondance de *P. gibbesi* est due principalement à la distance entre les secteurs étudiés et leur proximité de la ville d'Annaba et donc, à l'accroissement des activités anthropiques, représentées notamment par l'impact du tourisme balnéaire, de l'urbanisation côtière et de l'industrialisation qui s'accompagnent souvent de problèmes de pollution domestique et industrielle. En effet, un total de 7 plages (Lever de l'Aurore, Saint Cloud, Chapuis, La Caroubie, Toche, Belvédère, Ain Achir), plusieurs hôtels et stations balnéaires et nautiques sont situés le long du secteur 1, ce qui pourrait expliquer la faible abondance de *P. gibbesi* observée le long des stations échantillonnées. La nature topographique homogène du substrat dans le secteur 1, telle que la présence de vastes zones sablonneuses, d'herbiers épars de *P. oceanica* et de rochers plats, constitue certainement des habitats défavorables à l'établissement de cette espèce dans ce secteur.

Dans les 2 secteurs échantillonnés, les 3 catégories de taille (P, M et G) sont représentées de manière significative mais toujours avec des proportions numériques en faveur des individus de taille moyenne et grande. Les faibles abondances de jeunes individus observées par relevés visuels dans toutes les stations des 2 secteurs pourraient s'expliquer par leur comportement de méfiance et de peur en présence d'un observateur. En plongée libre, les petits crabes pourraient échapper à l'observateur lors du comptage, d'où une sous-estimation de leur nombre au sein des populations établies. Autour des îles Baléares, Cannicci *et al.* (1999) ont révélé que la catégorie de taille moyenne des individus de *P. gibbesi* prédominait dans la distribution de la population. Ils ont également rapporté que les petits individus étaient moins abondants et ils ont supposé que cela était lié à la période d'échantillonnage et au recrutement. Les densités moyennes les plus élevées ne dépassent jamais 3 ind.m⁻², une valeur maximale observée dans la station C du secteur 2. Globalement, la densité moyenne est toujours inférieure à 1 ind./m². Dans la ZMP "Capo Gallo-Isola delle Femmine", au nord-ouest de la Sicile, la densité moyenne (ind./100 m² ± se) de l'ensemble de la zone a été estimée à 42 ± 6,67 individus, soit moins de 1 ind./m² avec une distribution de fréquence des classes de tailles de population presque similaire (P : 37%, M : 35%, G : 28%) (Agnetta *et al.*, 2012). Autour des îles Dragonera (Espagne), les plus fortes densités sont enregistrées sur des substrats de galets, atteignant jusqu'à 3 ind./m² (Deudero *et al.*, 2005). Cependant, l'expansion rapide de ce crabe dans les eaux méditerranéennes avec sa capacité à occuper des zones perturbées (Cannicci *et al.*, 2006) et sa résistance aux changements de température (Calado, 2006) ont montré que leurs densités pouvaient être très élevées, atteignant jusqu'à 12 ind./m² (Sciberras et Schembri, 2007). Sur la base de nos relevés visuels en apnée, nous avons

constaté que cette espèce invasive avait une préférence pour les milieux rocheux et isolés où ses chances d'établissement et de survie seraient plus élevées par rapport aux habitats homogènes et aux zones de forte pression anthropique.

D'autres aspects intéressants de cette étude méritent d'être élucidés sur cette espèce invasive tels que (i) les incursions nocturnes observées hors de l'eau, probablement à la recherche de nourriture (ii), les attaques bactériennes que nous avons observé au niveau abdominal et, (iii) la mortalité inexplicée chez les individus adultes durant l'été à de très faibles profondeurs. La collecte de toutes ces informations pourrait permettre à la communauté scientifique de mieux comprendre les mouvements et l'établissement de cette espèce sur les côtes est algériennes et le long de la Méditerranée en général.

2. Etude biologique

2.1. Morphologie

La population invasive de *P. gibbesi* du sud-ouest de la Méditerranée porte les mêmes aspects morphologiques que celle de l'Atlantique (Manning et Holthuis, 1981). Elle se dissimule dans les habitats rocheux peu profonds semblables à ceux décrits sur l'ensemble de la Méditerranée (Pipitone *et al.*, 2001). Elle a été signalée dans des habitats rocheux peu profonds dans l'ensemble du bassin méditerranéen (Pipitone *et al.*, 2001 ; Félix-Hackradt *et al.*, 2017 ; Noe *et al.*, 2018). Cependant, elle diffère de celle de *P. planissimum*. En effet, ces deux espèces se distinguent (i) par la longueur relative du sillon pilifère au bord supérieur de la paume des pinces et (ii) par les longueurs relatives des secondes et troisièmes dents antéro-latérales de la carapace (Falciai et Minervini, 1992 ; Udekem d'Acoz, 1999 ; Schmitt, 1939 cités par Noël, 2015). Les distributions géographiques sont aussi différentes, puisque *P. gibbesi* est présent dans l'ensemble de l'Atlantique intertropical ainsi que sur les côtes du Pacifique américain, tandis que *P. planissimum* a une distribution Indo-Ouest-Pacifique (Monod, 1956).

Le plus grand individu échantillonné est un individu mâle (LC = 41,34 mm ; IC = 37,46 mm), ce qui corrobore avec les résultats obtenus par Menail *et al.* (2019) dans la même zone d'étude. Par contre, la plus grande femelle échantillonnée mesure 36,81 mm de LC, pour une IC de 32,99 mm. Ces valeurs restent bien supérieures à celles rapportées actuellement par la littérature pour l'ensemble du bassin méditerranéen. En Italie, Relini *et al.* (2000) ont signalé la présence d'un mâle d'une longueur de 25 mm et d'une largeur de 23 mm. Sur les côtes tunisiennes, le plus grand mâle échantillonné mesure 39 mm de longueur et la plus grande femelle mesure 25 mm (Sghaier *et al.*, 2011). La population d'Egypte échantillonnée

par Azzuro *et al.* (2010) est de plus petite taille ($LC = 17,5$ mm, $IC = 17$ mm). Sur les côtes grecques, les longueurs de carapace mesurées sont comprises entre 15 et 35 mm (Thessalou-Legaki *et al.*, 2006). Ces différences de taille de *P. gibbesi* issue des différentes populations méditerranéennes peuvent être dues à l'effectif réduit échantillonné dans les autres régions ou également aux conditions favorables du milieu qui lui ont procuré une certaine prospérité (Bada *et al.*, 2022).

La forte corrélation entre les paramètres métriques mesurés chez *P. gibbesi* du cap de Garde a déjà était retrouvée chez cette même population (Menail *et al.*, 2019) ainsi que chez d'autres brachyours, comme c'est le cas du crabe vert *Carcinus aestuarii* de la région Nord de Sfax (Baklouti Zouari, 2010) et du crabe-tourteau *Cancer pagurus* des côtes Sud de la Bretagne (Le Foll, 1984). Chez la population totale, la relation entre l'ensemble des paramètres mesurés et la longueur de la carapace suit majoritairement une allométrie minorante, hormis la IC qui est isométrique. Comparée aux résultats obtenus par Menail *et al.* (2019) où la relation entre l'ensemble des paramètres mesurés et la longueur de la carapace suivait une allométrie majorante), hormis la D_{postlG} qui est isométrique. Ces différences de résultats peuvent probablement s'expliquer du fait d'une introduction d'un biais de mesure spécifique à ce paramètre où les limites de cette longueur qui n'ont pas de repère précis. Chez la population mâle, nous avons aussi noté une croissance minorante entre la Lc et différents autres paramètres sauf avec la lc qui présente toujours une isométrie de croissance avec l_a Lc . Quand les paramètres sont considérés en fonction de la largeur, tous les paramètres présentent une croissance allométrique minorante sauf pour la croissance de D_{postlD} qui reste isométrique. Les femelles aussi présentent une croissance allométrique minorante de la Lc avec tous les paramètres sauf avec lc et avec D_{post} du côté droit où nous notons une isométrie de croissance. Chez la population totale et les sexes séparés, toutes les corrélations entre les différents paramètres sont très hautement significatives. Nous avons constaté qu'il y avait toujours une symétrie de croissance entre la longueur et la largeur de la carapace. Chez les femelles, la corrélation entre D_{postlD} et Lc où la lc présente toujours une isométrie de croissance tandis que chez les mâles cette isométrie de la D_{postlD} est observée chez les mâles seulement avec la lc et du côté droit seulement. Ces résultats sont majoritairement différents de ceux obtenues par Menail *et al.* (2019) chez la même population. Globalement, que ce soit chez la population totale ou les sexes séparés, tous les paramètres corrélés à L_{mG} montrent des croissances allométriques minorantes tandis que ceux corrélés à la l_{mG} montrent des isométries de croissance pour les paramètres D_D , P_D , D_G et P_G , des allométries majorantes pour L_{mD} et L_{mD} et enfin des allométries minorantes pour E_{mD} et E_{mG} . Les résultats mesurés en fonction de la

largeur de la main ont démontré que les dactyles et les paumes croissent à la même vitesse, la longueur de la main croît plus rapidement et les épaisseurs moins rapidement. Quand les paramètres sont corrélés à la longueur de la main, tous les paramètres croissent moins rapidement. La comparaison statistique entre les deux chélicères droit et gauche chez la population totale, les mâles et les femelles a été précisée par le test de conformité et n'a révélé aucune différence significative et les mêmes résultats ont été obtenus par Menail *et al.* (2019).

Pour les valeurs des caractères numériques observées chez les mâles et les femelles de *P. gibbesi* du cap de Garde, le nombre d'épines limites sur le premier périopode du côté droit chez les femelles (4-8) et chez les mâles (4-10) est différente aux valeurs limites (7-10) rapportées par Noël (2015). La seule explication plausible justifiant cette différence du nombre limite d'épines serait attribuée à la méthode de comptage des épines. La probabilité de rencontrer des individus avec des caractères numériques s'écartant des valeurs limites spécifique à l'espèce considérée n'est pas nulle. Quel que soit le sexe ou la taille des individus, le nombre d'épine moyen par périopode devrait être constant (Menail *et al.*, 2019). La comparaison statistique entre les nombres d'épines sur le premier périopode droit chez les mâles et les femelles a révélé une différence très significative.

2.2. Régime alimentaire

Dans le cas présent, nous avons évalué pour la première fois les variations saisonnières de l'écologie trophique de *P. gibbesi* grâce à une approche intégrée AIS et ACS, dans l'éventualité de capitaliser des informations nouvelles sur la composition de régime global de cet envahisseur en zone côtière.

2.2.1. Composition globale du régime alimentaire

Le degré élevé de plénitude observée durant toutes les saisons indique que, dans la zone d'étude, *P. gibbesi* ne rencontre aucune difficulté de prise de nourriture dans son milieu naturel ni de problème de disponibilité d'aliments, avec une activité d'alimentation plus intense, bien que non significative, durant les périodes froides (automne et hiver). Noël (2015) rapporte que cette espèce est plutôt actif le jour avec un pic de nourriture au crépuscule. Pour s'alimenter, cette espèce utilise ses chélicères pour arracher du substrat dur des algues rouges calcaires, des algues filamenteuses ou le film superficiel de microalgues (Pipitone *et al.*, 2001 ; Puccio *et al.*, 2006). Dans notre cas, les individus examinés ont été tous échantillonnés durant la journée ce qui explique son activité d'alimentation maximale que nous avons observée pour l'espèce. Cette activité trophique coïncide avec les valeurs relativement

constantes de la plénitude tout au long de la période d'échantillonnage. Une légère variation saisonnière de l'activité d'alimentation est une situation assez commune chez les espèces herbivores (Joinn, 1979). Dans notre cas, cela pourrait être lié à l'importance de la charge des nutriments déversés au début de l'automne par les cours d'eaux vers le milieu côtier et qui pourrait ainsi accélérer la prolifération des algues et par conséquent intensifier la prise de nourriture par les crabes durant cette saison.

Sur le plan de la composition qualitative, nous avons recensé 19 espèces d'algues et une phanérogame à l'échelle de l'espèce ou du genre par SCA. Ces proies algales sont largement représentées par des algues calcaires, notamment des algues rouges coralliennes. A l'inverse des algues calcaires sont plus résistantes à la digestion, les espèces non calcaires, comme les algues filamenteuses, sont plus digestes et donc plus probablement sous-estimées qualitativement et quantitativement (Azzurro *et al.*, 2007). Cela pourrait expliquer l'absence remarquable, ou de la présence très limitée, de fragments de certaines algues communes présentes au niveau des habitats de prédilection de *P. gibbesi* (par exemple, les algues brunes de l'ordre des Dictyotales, les algues vertes du genre *Ulva* et de la famille des Cladophoraceae). Dans le golfe d'Annaba, sur les 105 estomacs examinés, les proies végétales dominant à raison de 95,2 % de la composition du régime alimentaire annuel de *P. gibbesi*, les Rhodophyta étant les plus fréquentes (% F = 56,18 %), suivies par les Ochrophyta (% F = 18,21 %), Chlorophyta (% F = 11,8 %) et Magnoliophyta (% F = 9,01 %). Cette alimentation à base végétale est observée aussi dans d'autres régions méditerranéennes (par exemple, mer des Baléares : Müller 2001 ; îles maltaises : Sciberras et Schembri, 2008). La proportion de proies animales ingérées accidentellement par cette espèce s'est avérée négligeable et principalement représentée par des petits crustacés, des gastéropodes et divers débris (œufs, particules de sable et de plastique). Ainsi, cette combinaison de microphagie et de macrophagie, précédemment décrite (Sciberras et Schembri, 2008), semble être principalement liée à l'ingestion accidentelle de sources de nourriture autres que les algues et les herbiers pendant qu'ils les broutent. De légères différences dans la proportion de sources d'algues dans le régime alimentaire ont été observées chez les spécimens analysés provenant de zones adjacentes à l'Algérie (c'est-à-dire l'archipel Pelagie dans le canal sicilien : Puccio *et al.*, 2006). En effet, la composition et l'abondance des algues benthiques dans les estomacs dépendent de la composition des communautés algales qui est affectée par plusieurs facteurs biotiques et abiotiques, notamment les activités de pâturage ou les interactions algues-herbivores (micro- et macro-herbivores) dans les eaux peu profondes (Hawkins et Hartnoll, 1983 ; Morrison, 1988; Jenkins *et al.*, 2005), la période d'échantillonnage, la nature du

substrat, la transparence et la température de l'eau, l'action hydrodynamique, les sources de pollution (rejets domestiques et industriels) ainsi que le niveau d'enrichissement en nutriments dans la zone d'étude (Aoussi, 2018 ; Gennaro *et al.*, 2019). L'action combinée de l'ensemble de ces facteurs à une influence directe sur la diversité et l'abondance des assemblages algaux côtiers et indirectement sur le régime alimentaire des organismes brouteurs. A titre d'exemple, sur la côte nord-ouest de la Sicile, Cannicci *et al.* (2004) ont trouvé que *P. gibbesi* était principalement omnivore, avec une grande abondance de proies invertébrées et d'autres particules inertes, telles que le sable et le plastique dans son alimentation, indiquant un comportement alimentaire plus opportuniste en Méditerranée (Deudero *et al.*, 2005). Nous avons constaté que durant la période d'échantillonnage, l'algue envahissante *C. cylindracea* contribue faiblement (de 1,26 % en été à un maximum de 6,68 % au printemps) dans le régime alimentaire de *P. gibbesi* des côtes d'Annaba. Il convient de noter que la consommation de *C. cylindracea* a également été décrite dans les régions limitrophes de la mer Méditerranée. Sur l'île de Lampedusa, elle a été signalée comme étant un aliment de base chez *P. gibbesi* (Marić *et al.*, 2016). Selon la perspective d'invasion par l'effondrement (Simberloff et Von Holle, 1999), la grande disponibilité de *C. cylindracea* pourrait faciliter *P. gibbesi* et d'autres herbivores invasifs incorporant cette algue dans leur régime alimentaire, comme c'est le cas des poissons lapins *Siganus luridus* et *S. rivulatus* et du lièvre de mer *Aplysia dactylomela* (Fanelli *et al.*, 2015 ; Marić *et al.*, 2016 ; Feline *et al.*, 2017). Néanmoins, la contribution limitée de *C. cylindracea* au régime alimentaire de *P. gibbesi* en Algérie et au cours des quatre saisons, malgré sa forte abondance dans la zone (Boumediene et Lofti, 2019), n'a pas confirmé cette hypothèse, comme le suggèrent également les analyses par les isotopes stables. La contribution limitée de *C. cylindracea* au régime alimentaire de *P. gibbesi* semble être une conclusion solide qui pourrait être étendue à d'autres zones, où les deux espèces sont abondantes.

2.2.2. Variations saisonnières du régime alimentaire basé sur le SCA

Les résultats de SCA ont mis en évidence des variations saisonnières significatives du régime alimentaire de *P. gibbesi* entre toutes les paires de saisons consécutives, à l'exception de la comparaison des régimes d'hiver et d'automne, avec des valeurs maximales de l'indice *H'* alimentaire en automne et les plus basses au printemps. Des variations saisonnières du régime alimentaire des espèces herbivores sont souvent observées chez les herbivores marins en raison de grands changements saisonniers de la disponibilité des ressources trophiques (Airoldi *et al.*, 1995 ; Menconi *et al.*, 1999). On a pu noter que les espèces d'algues les plus

consommées par *P. gibbesi* sont pérennes et n'affichent pas une forte saisonnalité (Cabioc'h *et al.*, 2006 ; Rodríguez-Prieto *et al.*, 2013). Cependant, certaines variations saisonnières de ces espèces ont été rapportées dans la littérature scientifique, comme c'est le cas de *H. scoparia*, l'une des espèces les plus communes des communautés d'algues photophiles méditerranéennes (Rodríguez-Prieto *et al.*, 2013), principalement consommée au printemps par *P. gibbesi*, probablement à la suite de pics printaniers occasionnels (Ballesteros, 1993). Parallèlement, les algues coralliennes comme *E. elongata* sont majoritairement consommées en été, lorsque leurs taux de croissance sont plus élevés (El Haïkali *et al.*, 2004 ; Egilsdottir *et al.*, 2015 ; Guy-Haim *et al.*, 2016). L'algue *J. longifurca* est également plus abondante dans le régime alimentaire estival, probablement en raison d'une plus grande abondance de cette espèce qui se reproduit à la fin du printemps et au début de l'été (Bressan et Babbini, 2003). En automne et en hiver, la présence fréquente de débris de *P. oceanica* dans le contenu stomacal de *P. gibbesi* pourrait être liée à l'abondance de feuilles mortes de l'espèce qui s'accumulent à cette période sur les côtes méditerranéennes (Pergent-Martini *et al.*, 1994). En effet, un herbier à *P. oceanica* assez dense est bien édifié à quelques dizaines de mètres de la zone de prélèvement, entre -5 et -20 m. Une telle augmentation pourrait être liée à un comportement alimentaire plus opportuniste pendant les saisons plus froides en raison des excursions d'alimentation limitées et de la réduction de l'activité des crabes (Cannicci *et al.*, 2007).

Le modèle DistLM a montré une corrélation entre le régime alimentaire de *P. gibbesi* et l'irradiance et Chl_a1mo, bien que les modèles aient expliqué de très faibles pourcentages de variance. La chlorophylle *a* est le pigment principal des algues et des végétaux et peut être utilisée comme proxy de l'état trophique des eaux marines (Kebabsa *et al.*, 2016), ainsi la corrélation significative avec les valeurs de *Chl.a* enregistrées un mois avant correspondait bien à l'idée qu'une plus grande disponibilité d'algues peut se refléter, avec un certain retard dû à l'incorporation de nourriture, dans le régime alimentaire. De plus, chez les espèces phytophages, il existe une interaction importante entre le pâturage et l'irradiance sachant qu'une irradiance élevée augmente les exportations d'algues (Lamberti *et al.*, 1989). L'irradiance est l'un des facteurs les plus importants contrôlant la distribution des macroalgues dans la zone littorale et aussi l'un des plus complexes (Lüning, 1990 ; Hurd *et al.*, 2014). D'importantes fluctuations diurnes peuvent se produire en raison des changements dans la couverture nuageuse, les marées et la position du soleil, et une variabilité prévisible (changements de la durée du jour et de l'angle solaire) et une variabilité imprévisible (nébulosité, turbidité et ruissellement) sont observées de façon saisonnière (Hurd *et al.*, 2014). Cependant, compte tenu du faible pourcentage de variance expliqué par le modèle, d'autres

facteurs biotiques ou abiotiques, non pris en compte dans cette étude, devraient influencer la variation alimentaire de *P. gibbesi* dans la zone étudiée.

2.2.3. Variations saisonnières du régime alimentaire basé sur le AIS

Dans l'ensemble, le niveau trophique (basé sur les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$) obtenu pour *P. gibbesi* des eaux de l'est algérien était légèrement inférieur (moyenne de $\delta^{15}\text{N} = 5,31\text{‰} \pm 0,80 \text{ SD}$) à celui rapporté dans le canal de Sicile, Italie ($\delta^{15}\text{N} = 6,2\text{‰}$), bien que considérant un facteur d'enrichissement trophique (TEF) estimé à environ 2,2‰, l'espèce résulte occuper le même niveau trophique au sein de la Méditerranée (Marić *et al.*, 2016). Nos résultats pour les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (moyenne de $\delta^{13}\text{C} = -16,24\text{‰}$, ou $-16,16\text{‰}$), si l'on considère les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ corrigées pour la teneur en lipides étaient au contraire assez inférieurs à ceux rapportés à Lampedusa (moyenne de $\delta^{13}\text{C} = -14,8\text{‰}$; Marić *et al.*, 2016), confirmant l'utilisation de sources d'algues assez différentes dans les deux zones, liées à leur tour à des différences locales dans la distribution/composition des communautés d'algues. Globalement, les valeurs isotopiques de *P. gibbesi* sont assez similaires à celles d'autres espèces herbivores habitant les eaux peu profondes du canal sicilien, comme le poisson lièvre non indigène *S. luridus* (Azzurro *et al.*, 2007). La composition isotopique des espèces, en accord avec les résultats basés sur la ACS, varié significativement à travers les saisons, les principales différences situées pour les signatures isotopiques entre l'automne-hiver et l'hiver-printemps. Ces tendances sont cohérentes avec les variations du régime alimentaire car les isotopes stables représentent une mesure intégrée de la nourriture assimilée, ainsi un délai est attendu entre ce qui est observé dans le contenu de l'estomac (consommé) et ce qui est réellement assimilé. De telles différences peuvent être une réponse à la fois aux différentes ressources disponibles et aux variations des exigences métaboliques de l'espèce au cours de son cycle de vie annuel. C'est particulièrement vrai pour les femelles qui augmentent leurs besoins énergétiques avant la reproduction (Griffen, 2018) et qui ont montré ici les plus grandes valeurs de ^{15}N en hiver, étant la période de reproduction pour cette espèce située entre l'été et l'automne dans le détroit de Sicile (Puccio *et al.*, 2003).

De même, des variations significatives des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ se sont produites entre l'automne-hiver et l'hiver-printemps, probablement associées à nouveau à des changements dans les besoins énergétiques à travers les saisons. Chez les crabes, le fractionnement des isotopes du carbone est équilibré en fonction des besoins métaboliques, de la croissance et de la dépense énergétique (Fantle *et al.*, 1999). Ces variations se produisent pour répondre à certains besoins biologiques, les crabes devant cataboliser leurs propres lipides et protéines

(Claybrook, 1983). En particulier, le $\delta^{13}\text{C}$ de *P. gibbesi* diffère significativement entre les mâles et les femelles en été et en hiver. Les femelles augmentent généralement leur sélection de ressources alimentaires pour compenser les coûts physiologiques imposés par la production de gamètes (Cruz-Rivera et Hay, 2001). Les différences fournies par SIAR dans les proportions de chaque source alimentaire principale entre les saisons dans le régime de *P. gibbesi* ont indiqué que le printemps, l'été et l'automne sont assez similaires en termes de sources alimentaires, l'hiver étant caractérisé par la plus grande consommation de *Laurencia*. En effet, l'hiver est la saison la plus caractérisée par la plus grande consommation de *Laurencia* sp. et *J. longifurca*. Des études sur la composition biochimique d'espèces strictement apparentées de la mer Méditerranée (c'est-à-dire *L. obtusa* et *J. rubens*) ont montré que *Laurencia* et *Jania* sont riches en protéines et en hydrates de carbone, respectivement (Turan *et al.*, 2015), ce qui est cohérent avec l'augmentation des demandes énergétiques pour la croissance et la reproduction soulignée ci-dessus.

Selon les résultats de SIBER, en automne, *P. gibbesi* a montré la niche trophique la plus large, c'est-à-dire un régime alimentaire très diversifié (Layman *et al.*, 2007), alors que peu de différences sont enregistrées entre les autres saisons. Ces résultats de SIBER semblent cohérents avec ceux basés sur la SCA et sur les valeurs de diversité trophique (en termes de H') confirmant que l'automne est caractérisé par un régime alimentaire plus diversifié, avec les gammes de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ et la CD moyenne les plus élevées (en tant que proxy de la diversité trophique, Jackson *et al.*, 2012). Les mêmes différences dans l'étendue des niches par saison ont été rapportées par Stergiou (1988) pour l'espèce herbivore non indigène *S. luridus* en Méditerranée, où la plus grande niche trophique était en automne tandis que l'hiver et le printemps indiquaient une gamme comparable de ressources trophiques consommées, liée aux changements locaux dans la variabilité saisonnière des ressources algales en raison de leur cycle de vie. L'augmentation du débit d'eau douce et par conséquent de la charge en nutriments en automne (Estrela *et al.*, 2001) peut expliquer la diversité d'algues en cette saison. Enfin, les résultats du SEAC suggèrent un comportement alimentaire plus opportuniste de *P. gibbesi* en automne par rapport à une alimentation plus spécialisée en hiver et au printemps. Comme souligné précédemment, ceci pourrait être lié à la fois à la disponibilité des ressources et à la sélection de sources alimentaires plus énergétiques (c'est-à-dire riches en protéines ou en hydrates de carbone comme pour *Laurencia* et *Jania*) en période de croissance et/ou de reproduction.

2.3. Reproduction

Dans la zone d'étude, nous avons constaté que la sex-ratio est toujours en faveur des mâles aussi bien sur les côtes est d'Algérie comme c'est le cas sur les côtes sud italiennes (Fanelli et Azzurro, 2004). Cette disparité des sexes évolue souvent en fonction de la taille des crabes comme l'ont constaté Arab *et al.* (2015) chez le genre *Pachygrapsus* où les plus petits individus de *P. transversus* s'installaient dans les nurseries dans un rapport de 1 :1, tandis que les mâles dominaient clairement dans le stade adulte (1 :0,80) (Flores et Negreiros-Fransozo, 1999). Cette dominance des mâles au sein de la population échantillonnée semble caractériser cette espèce car elle a été signalée fréquemment en Méditerranée et dans des endroits éloignés de l'Atlantique ouest (Flores et Negreiros-Fransozo, 1999 ; Warburg *et al.*, 2007). Chez *P. gibbesi* des côtes est algériennes, la dominance des mâles capturés en plongée libre est probablement liée à un biais d'échantillonnage introduit par une certaine sélectivité de la technique de prélèvement des crabes pratiquée par le plongeur (collecte manuelle). Les crabes mâles auraient probablement un comportement d'indifférence comparé aux femelles qui seraient plus méfiantes vis-à-vis de l'observateur en plongée, notamment en période de reproduction où elles doivent préserver leur progéniture de la prédation. Par précaution, les femelles œuvées seraient toujours à la recherche de refuges sûrs et d'abris accidentés contre d'éventuels prédateurs. Chez les Grapsidés, comme c'est le cas de *Pachygrapsus transversus* des côtes tropicales brésiliennes, la prédominance numérique des mâles au sein de la population échantillonnée, notamment en période de reproduction s'expliquerait par une mortalité plus élevée chez les femelles (Flores et Lucia Negreiros-Fransozo, 1999).

Dans les écosystèmes intertidaux des côtes tropicales et tempérées de l'océan atlantique, les femelles ovigères des brachyours sont présentes presque toute l'année (Galil 2006 ; Otero *et al.*, 2013 ; Penas-Torramilans *et al.*, 2022), alors qu'en Méditerranée, les femelles ovigères de *P. gibbesi* sont observées principalement en période chaude entre mai et septembre (Sciberras et Schembri, 2007 ; Noël, 2015). Dans la région du sud-ouest de la Méditerranée et plus particulièrement sur les côtes est algériennes, les femelles œuvées de *P. gibbesi* sont observées à partir de mai jusqu'en octobre où la température des eaux de surface restent encore clémente jusqu'en début d'automne (22 et 24°C) (Ayada *et al.*, 2018). Cette période estimée à environ 6 mois inclue aussi bien la période de ponte (œufs orangés) que la période d'incubation des œufs (œufs rouge brique et brunâtres) jusqu'à leur éclosion.

La reproduction chez *P. gibbesi* est généralement de type sexué avec un dimorphisme sexuel remarquable (Noël, 2015) même assez complexe selon des études récentes sur la position phylogénétique des Percnidae qui ont démontré que la morphologie reproductive

restait toujours ambiguë chez cette famille de brachyours (Kienbaum *et al.*, 2018). Chez *P. gibbesi*, le système copulatoire du mâle est conforme à celui des autres thoracotrèmes. Il est composé de deux paires de pléopodes (gonopodes) et d'un pénis également fusionné. Le premier gonopode est relativement long muni d'un processus terminal courbé avec une ouverture distale du canal éjaculatoire, un caractère également présent chez d'autres Grapsoïdes. Le deuxième gonopode est moins long et se termine par une ceinture apicale. Par contre, la femelle possède un abdomen circulaire ou ovalaire et un appareil génital complexe avec une combinaison de caractères inconnus jusqu'à présent chez les thoracotrèmes ; les oviductes pairs ne débouchent pas dans les réceptacles séminaux, mais dans des conduits cuticulaires séparés, reliés aux vagins (Kienbaum *et al.*, 2018).

Chez *P. gibbesi* comme chez la majorité des brachyours ovipares, le cycle de reproduction passe par des phases successives de maturation des organes génitaux, d'accouplement au cours de laquelle les œufs sont fécondés, d'incubation des œufs et d'éclosion ou libération des larves (Zouari, 2010). En raison des interférences physiologiques sexuelles liées au cycle de mue, la copulation a lieu généralement juste en période post-exuviale de la femelle, c'est-à-dire lorsque le tégument est encore flexible. Ensuite, les œufs fécondés quittent la cavité abdominale via les gonopores et s'accumulent grâce à un ciment sur les soies des pléopodes abdominales pour entamer leur développement embryonnaire ; elles sont qualifiées alors de femelles ovigères ou "grainées". Après éclosion, les larves pélagiques appelées zoés seront libérées et suivront des phases successives de métamorphoses comme la segmentation de la région postérieure, la différenciation des appendices jusqu'à la dernière phase benthique dénommée mégaloïpe (Anger, 2006 ; Zouari, 2010 ; Goussanou *et al.*, 2017). La morphologie du stade zoé est caractérisée par la présence de longues épines sur la carapace, qui se sont avérées efficaces pour dissuader les espèces limitées par l'ouverture de la bouche qui se sont avérées efficaces pour dissuader les prédateurs (Morgan, 1989). La locomotion à ce stade est généralement limitée à des mouvements verticaux et la capacité natatoire est atteinte une fois chez la forme adulte ou mégaloïpe qui présente la plupart des caractéristiques des premiers crabes telles que les appareils locomoteur, d'alimentation et sensoriels développés ainsi qu'un comportement de nage active conduisant l'animal vers la vie benthique (Zenone *et al.*, 2017).

Chez *P. gibbesi*, le développement larvaire comporte 6 stades zoé et une mégaloïpe (Paula et Hartnoll 1989 ; Hartnoll, 1992 ; Marine species identification portal 2015). Les larves pélagiques vivent relativement longtemps au sein du plancton, ce qui permet une dispersion de l'espèce sur de longues distances. Les juvéniles de *P. gibbesi* (LC < 15 mm) se

rencontrent d'octobre à mars (Otero *et al.*, 2013), ce qui suggère que le recrutement de cette espèce a lieu tout au long de l'hiver (Sciberras et Schembri, 2007). Selon ces derniers, la proportion de femelles ovigères de *P. gibbesi* peut atteindre jusqu'à 87% aux îles Baléares et 96% sur les côtes Siciliennes, alors qu'autour des îles Canaries, ce pourcentage n'excède pas 20% au printemps (entre mars-avril et avril) avec des pics de reproduction en mars-avril et août-septembre. Cette différence de pourcentage de femelles œuvées peut être attribuée à la zone d'occupation de la population, les femelles grainées colonisant les zones subtidales seraient incapables de se reproduire (Guerra-Marrero *et al.*, 2023).

Dans le golfe d'Annaba, nous avons rencontré des juvéniles de *P. gibbesi* (< 15 mm) d'octobre à février. Sur les côtes italiennes, la plus petite femelle œuvée échantillonnée par Fanelli et Azzurro (2004) avait une plus petite longueur céphalothoracique (14 mm) que celle collectée dans les îles Maltaises, ce qui suppose que la maturité sexuelle est plus précoce sur la côte sud d'Italie qu'autour des îles Maltaises. Cependant, la fécondité dans les îles Maltaises est en moyenne estimée deux fois plus élevée que celle rapportée par Puccio *et al.* (2003) pour des spécimens ayant une même longueur céphalothoracique et collectés à Linosa et Lampedusa pendant la même période de l'année que pour les Maltais. Dans les îles Maltaises, les juvéniles ayant une LC < 15 mm ont été observés en fin septembre/début octobre, ce qui suggérerait que dans cette région, le recrutement ne se produit pas au début de l'été, comme le supposent Deudero *et al.* (2005) pour la Méditerranée occidentale. Cette situation peut expliquer pourquoi les individus mesurant moins de 16 mm ne représentent qu'un faible pourcentage de la population échantillonnée entre juillet et octobre. Selon Sciberras et Schembri (2007), les valeurs limites de la portée de *P. gibbesi* des côtes maltaises sont comprises entre 254 et 32040 (± 281) œufs et s'est avérée positivement corrélée avec la longueur de la carapace, ce qui n'est pas le cas chez *P. gibbesi* des côtes algériennes. Ces auteurs considèrent que cette fécondité élevée associée à l'étendue de sa saison de reproduction (5 mois) sont des facteurs qui auraient facilité l'établissement rapide et aisée de cette espèce non indigène le long des côtes de Méditerranée. Chez *P. transversus* de la région tempérée de Rio Grande do Sul (Torres, Brésil), les femelles ovigères sont présentes à toutes les saisons de l'année avec une forte diminution de l'effectif en hiver. Globalement, la fécondité chez cette espèce est plus élevée en période chaude, notamment au printemps et en été. D'autre part, il a été constaté l'existence d'une corrélation entre la fécondité et la taille des femelles œuvées. Parallèlement, une augmentation du volume d'œufs pendant le développement embryonnaire est constatée, tandis que la perte d'œufs n'est détectée qu'au printemps (Penas-Torramilans *et al.*, 2022).

En raison des informations limitées sur la fécondité de *P. gibbesi* dans l'ensemble de son aire de répartition, nous avons tenté à titre indicatif d'effectuer une comparaison avec la fécondité de quelques brachyours côtiers qui partagent généralement les mêmes biotopes que *P. gibbesi*, comme c'est le cas du crabe *P. marmoratus* ($25,5 < LC < 29,0$ mm) du sud de la mer Noire, à Ordu, en Turquie, où les femelles ovigères sont observées uniquement en période estivale entre mai et juillet. Cette espèce arrive à transporter sous son abdomen entre 8989 et 151578 œufs (fécondité moyenne = $57814,53 \pm 3349$ œufs) de diamètre compris entre 328,40 μm et 423,38 μm (diamètre moyen = $365,83 \pm 1,97$ μm) (Ayfin *et al.*, 2014). Sur les côtes libanaises de Tyre, les femelles ovigères de cette même espèce ($4,1 < LC < 36,9$ mm) sont observées sur une période de 5 mois (fin mars-fin août) où elles peuvent pondre entre 3100 et 65967 œufs/femelle, soit une fécondité absolue moyenne estimée à 22402 ± 17207 œufs/femelle. Chez son congénère *P. transversus* ($3,5 < LC < 23,7$ mm), qui partage le même biotope, la fécondité est comprise entre 2860 et 19967 œufs de diamètre variant entre 0,023 et 0,038 mm ($9 < LC_F < 21$ mm) (Arab *et al.*, 2015). Pour ces deux espèces de *Pachygrapsus*, ces auteurs notent également une tendance à l'augmentation proportionnelle de la fécondité avec la taille céphalothoracique (LC). Cependant, la taille moyenne des œufs chez ces deux espèces (*P. marmoratus* : $33,6 \pm 2,20$ mm, N= 48 et *P. transversus* : $27,5 \pm 3,08$ mm, N= 56) est nettement inférieure à celle de *P. gibbesi* des côtes d'Annaba. Dans les eaux de Lampung Est (ouest de la mer de Java, océan indien), les valeurs de fécondité du crabe bleu *Portunus pelagicus* sont positivement et linéairement corrélées à la largeur de la carapace et comprises entre 229468 et 2236355 (moyenne = $926\,638 \pm 30\,975$ [$\pm\text{SE}$]) (Wardiatno *et al.*, 2015). Chez le crabe tourteau *Cancer pagurus* des côtes sud de la Bretagne (France), le diamètre moyen des œufs oscille énormément entre 80 à 400 μm avec une teinte qui évolue rapidement (orange pâle, orange, rouge ou stade de pré-poncte). Ces couleurs, retrouvées également pour les œufs de *P. gibbesi*, résultent probablement de l'accumulation de vitellogénine riche en caroténoïdes (Le Foll, 1986). Le nombre d'œufs portés par une femelle *C. pagurus* en début d'incubation est proportionnel à sa longueur céphalothoracique et le nombre varie entre 257.10^{-3} (LC = 75 mm) et 1046.10^{-3} œufs (LC = 105 mm) (Le Foll, 1984).

Chez *P. gibbesi* du golfe d'Annaba, les valeurs du nombre d'œufs en période d'incubation oscillent entre 3195 et 65491 unités pour un diamètre généralement inférieur à 600 μm . Globalement, la production d'œufs chez les brachyours est proportionnelle à la longueur céphalothoracique de la femelle aussi bien dans les eaux tropicales (Flores et Negreiro-Fransozo, 1997 ; Peñas Torramilans, 2019 ; Peñas Torramilans *et al.*, 2022) que méditerranéennes et de la mer Noire (Aydin *et al.*, 2014 ; Arab *et al.*, 2015). Enfin, la surface

corporelle ou la longueur de la carapace des brachyours femelles est considérée comme étant le critère morphologique déterminant de la fécondité et du rendement reproductif (masse de la portée). En effet, la masse ovocytaire que transporte une femelle grainée en période de reproduction augmente de manière significative avec son poids corporel et peut atteindre jusqu'à environ 10 % du poids corporel (Hines, 1982, 1988).

2.4. Age et croissance

La croissance chez les décapodes brachyours est un processus sous contrôle hormonal et mobilisant tout comme la reproduction de l'énergie. Toute l'énergie durant la phase benthique juvénile est consacrée à la croissance, mais à l'approche de la taille de maturité, l'énergie doit être utilisée pour la maturation des gonades ainsi que les caractères sexuels secondaires (Colin, 2015).

La distribution par taille d'une population envahissante peut être un déterminant important de son impact potentiel sur biote indigène (Grosholz et Ruiz, 1996). Chez *P. gibbesi* du golfe d'Annaba, la taille céphalothoracique variait entre 6,2 et 39,27 mm chez la population totale avec des individus mâles plus grands et plus lourds que les femelles. Des résultats similaires ont été obtenus chez 3 autres espèces de crabe *Carcinus aestuarii*, *Eriphia verrucosa* et *Pachygrapsus marmoratus*, dans la zone intertidale de la lagune d'Elbibane, au sud-est de la Tunisie (Jouili *et al.*, 2016). A l'inverse, les résultats obtenus chez la même population dans son aire native de répartition de l'Atlantique Centre-Est Cannari montrent que la taille des femelles est supérieure à celle des mâles (4.1 - 22.7 mm et de 5.7–22.3, respectivement) (Guerra-Marrero *et al.*, 2023). Cette différence est probablement due aux caractéristiques environnementales et chimiques de l'aire de répartition car la croissance somatique est intimement liée à l'influence des facteurs environnementaux, comme la température des eaux et la disponibilité nourriture. Le taux de croissance varie d'une espèce à l'autre et suivant les périodes de développement. En fait, des circonstances particulières liées à la reproduction, la malnutrition ou la surpopulation ralentissent la croissance et peuvent même l'inhiber (Bauchau, 1968). Généralement, les mâles atteignent une taille définitive en investissant leur énergie métabolique dans la croissance somatique (Williams, 1974 ; Hartnoll, 2001). La croissance des mâles et des femelles peut être fortement conditionnée fortement par des variables environnementales de portée strictement locale, en particulier la température de l'eau (Ju *et al.*, 2001 ; Green *et al.*, 2014), mais aussi par la pression de pêche (Lestang *et al.*, 2003). Comme pour de nombreuses espèces de crabes (Díaz et Conde, 1989 ; Castiglioni et Negreiros-Fransozo, 2006), les mâles de *P. gibbesi* atteignent des tailles plus

importantes que les femelles, mais les femelles présentent une longueur de carapace moyenne supérieure à celle des mâles (Guerra- Marrero *et al.*, 2023). Bien que les femelles grandissent plus vite que les mâles, ces derniers sont plus abondants dans les classes de longueur supérieures. Selon Marochi *et al.* (2019), ce dimorphisme sexuel peut être lié au rôle que chaque sexe joue dans la stratégie de reproduction de l'espèce qui se manifeste lors du passage de l'état juvénile à l'état adulte dans le développement des individus adulte dans le développement des individus. Ainsi, alors que chez les mâles les changements morphologiques se résument à une croissance de la carapace principalement dans la région frontale, chez les femelles, elle se développe dans différents plans, éventuellement à la base de la carapace, peut-être à la base de l'abdomen pour augmenter sa capacité à abriter le frai (Rufino *et al.*, 2004).

L'analyse de la relation taille poids chez les individus échantillonnés dans le golfe d'Annaba montre la présence d'une différence significative entre les mâles et les femelles. Ainsi, l'allométrie entre la taille et le poids est minorante, traduisant une croissance linéaire plus rapide que la croissance pondérale. Cependant, l'étude de cette relation chez *P. gibbesi* dans son aire native de distribution a montré que cette dernière présente différents modèles de croissance en fonction de la mesure de longueur choisie, l'ensemble de la population par rapport à la CL a montré une croissance allométrique positive, alors que par rapport à la CW, elle a montré une croissance isométrique. Les relations longueur-poids n'ont pas présenté de différences significatives entre les trois zones d'échantillonnage ce qui suppose que les individus échantillonnés appartiennent à la même population. Dans cette zone d'étude, les mâles ont montré une croissance isométrique et allométrique positive, et les femelles ont montré une croissance isométrique et allométrique négative (Guerra- Marrero *et al.*, 2023).

La longévité maximale chez la population échantillonnée de *P. gibbesi* est de 5 années chez les mâles et seulement 4 années chez les femelles est due probablement à une plus grande longévité des mâles par rapport à celle des femelles. Chez d'autres brachyours non indigènes, comme le crabe bleu américain *C. sapidus* du Nord Est de la Méditerranée, la longévité a été estimée à 3,7 ans (Türeli *et al.*, 2016). Selon Millikin et Williams, (1984), il est également connu que la durée de vie des crabes bleus est relativement courte, entre 2 et 3 ans. La taille maximale théorique est de 34,35 mm pour les mâles, 29,25 mm pour les femelles et de 33,68 pour la population totale. Ces valeurs sont légèrement supérieures à celles observées (33,33 mm, 29,26 mm et 33,51mm) respectivement pour les mâles et les femelles et la population totale. Durant la première année de croissance, les valeurs observées et théoriques de la longueur céphalothoracique sont très proches aussi bien chez les mâles, les

femelles et la population totale. Ensuite, nous avons observé une diminution de ce taux de croissance aussi bien chez les sexes séparés (6,17 mm/an pour les mâles, 5,87 mm/an pour les femelles) que chez la population totale (6,32 mm/an) entre la première et la deuxième année. Durant les années suivantes, le taux de croissance diminue régulièrement. L'accroissement pondéral théorique chez les mâles est supérieur à celui des femelles.

Le biais de la faible représentativité numérique des petits spécimens au sein de la population échantillonnée en période estivale, notamment à la fin juillet serait lié à la précocité de la période de recrutement de l'espèce (début d'été). D'autre part, les petits crabes colonisent souvent les premiers centimètres d'eau d'où leur inaccessibilité et la complexité de leur capture en plongée libre. Par contre, l'accès aux gros spécimens qui est plus aisé semblent ne pas partager les mêmes habitats que les petits individus. Ces observations peuvent engendrer probablement une certaine compétition intraspécifique pour l'espace et le partage des ressources trophiques entre recrues/juvéniles et adultes. Chez de nombreux prédateurs invertébrés (céphalopodes) et vertébrés (poissons téléostéens), la différence de taille dans les relations intra et interspécifiques peut également modifier la relation prédation-proie entre les crabes partageant la même aire de répartition nouvellement colonisée (Grosholz et Ruiz, 1996), ce qui mérite d'être prouvé chez *P. gibbesi*. Enfin, les phénomènes d'autotomie et de régénération caractéristiques des crustacés décapodes sont d'autant de paramètres intrinsèques sous contrôle hormonal qui peuvent affecter la croissance allométrique et le développement somatique (Demeusy, 1973).

CONCLUSION GÉNÉRALE

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'échantillonnage par relevés visuels en plongée libre du crabe invasif *P. gibbesi* nous a permis d'ores et déjà de confirmer l'abondance de cette espèce comparée à d'autres brachyours colonisant des petits fonds accidentés du golfe d'Annaba. La population échantillonnée est composée de différentes catégories de taille avec même la présence de femelles œuvées et d'individus de très petite taille. Nous avons aussi constaté en utilisant cette même méthode d'échantillonnage que cette espèce envahissante a une préférence pour les milieux rocheux et isolés où ses chances d'établissement et de survie seraient plus élevées par rapport aux habitats homogènes et aux zones de forte pression anthropique. Cette espèce semble se dissimuler facilement entre les anfractuosités rocheuses et peut évoluer en groupes jusqu' à 16 individus retrouvés ensemble.

L'étude de la morphologie nous a permis de confirmer la présence de *P. gibbesi* sur les côtes Est de l'Algérie et l'absence de son congénère *P. planissimum* dans la zone d'étude. La caractérisation morphologique (paramètres méristiques et métriques) d'une fraction de la population échantillonnée dans le golfe d'Annaba a montré que les mâles sont plus grands et plus lourds que les femelles contrairement à d'autres localités natives de l'espèce. Il existe aussi un dimorphisme sexuel apparent entre les deux sexes (abdomen triangulaire chez les mâles et presque circulaire chez la femelle, asymétrie bilatérale de la première paire de périopodes).

L'étude de la caractérisation trophique de la population échantillonnée confirme un régime alimentaire à base de sources végétales très variées avec des variations saisonnières spécifiques. Cette grande adaptabilité et plasticité alimentaires de ce petit crabe plat et agile aux ressources algales méditerranéennes pourraient constituer certainement un atout à son invasion méditerranéenne. L'intégration des deux approches utilisées dans cette présente étude (i.e. ACS et AIS) nous a permis de fournir pour la première fois des données précises sur la composition, les préférences alimentaires et les variations saisonnières de son régime alimentaire dans sa nouvelle aire de répartition. Considérant le manque crucial d'informations sur les habitudes trophiques de *P. gibbesi* dans la zone d'étude et sa variabilité à travers différentes zones et périodes, le contenu stomacal combiné aux analyses d'isotopes stables ont servi d'approche intégrée nécessaire pour mieux comprendre son régime alimentaire et l'utilisation réelle des ressources alimentaires disponibles. Ces informations pourraient être utilisées efficacement pour comparer le régime alimentaire de cet envahisseur réussi avec celui d'autres herbivores indigènes et non indigènes dans une perspective d'appréciation du degré de perturbation

écologique de *P. gibbesi* sur les habitats benthiques peu profonds des côtes rocheuses de la Méditerranée.

L'étude de certains aspects de la reproduction chez la population de *P. gibbesi* dans la baie d'Annaba nous a permis de recueillir de nouvelles informations dans la région Sud-Ouest de la méditerranée. La reproduction de cette espèce est de type sexué avec un dimorphisme sexuel remarquable et assez complexe chez cette espèce. La sex-ratio est toujours en faveur des mâles et les femelles œuvées sont observées à partir de mai jusqu'en octobre. Les juvéniles de *P. gibbesi* ($LC < 15$ mm) est échantillonnés en plongée d'octobre à mars. Le nombre d'œufs en période d'incubation oscille entre 3195 et 65491 unités pour un diamètre généralement inférieur à 600 μ m. Une étude plus étalée du cycle sexuel (fécondité, gamétogenèse, période de ponte) dans le temps s'avère nécessaire pour mieux comprendre son succès d'invasion au sein de son nouvel environnement. D'ores et déjà, l'ensemble des informations recueillies in situ peuvent confirmer la présence d'une population stable et reproductrice sur les côtes d'Annaba.

La décomposition des fréquences de tailles de la population par la méthode de Bhattacharya nous a permis de déterminer 5 cohortes chez les mâles et seulement 4 chez les femelles. L'absence d'informations sur l'ensemble de son aire de distribution ne nous a pas permis de comparer la longévité des différentes populations. La taille maximale théorique estimée chez les femelles est supérieure à celle estimée chez les mâles. La longueur asymptotique des femelles semblerait être légèrement supérieure à celle des mâles ($L_{\infty F} = 67,47$ mm ; $L_{\infty M} = 66,47$ mm, respectivement). Enfin, l'allométrie entre la taille et le poids est minorante, traduisant ainsi une croissance linéaire plus rapide que la croissance pondérale, le modèle de la croissance pondérale absolue quant à lui, présente une valeur du poids asymptotique des mâles supérieure à celle des femelles.

En guise de perspectives, il est important de préciser que d'autres aspects intéressants de cette étude méritent d'être élucidés sur cette espèce envahissante comme les (i) incursions nocturnes observées hors de l'eau, probablement à la recherche de nourriture, (ii) les attaques bactériennes que nous avons observées sur la surface abdominale et (iii) les mortalités inexpliquées des individus adultes en période estivale à de très faibles profondeurs.

Ce capital d'informations biologiques et écologiques au profit de la communauté scientifique sont indispensables afin de mieux comprendre les déplacements verticaux et horizontaux ainsi que l'introduction et l'implantation de cette espèce sur les côtes orientales algériennes et le long de la Méditerranée en général. Toutefois, il est également important de poursuivre ces investigations spatio-temporelles dans l'avenir et d'évaluer son impact sur la biodiversité autochtone et éventuellement sur les écosystèmes limitrophes.

RÉSUMÉS

RÉSUMÉ

Cette étude est une contribution à la connaissance des bioinvasions dans le bassin méditerranéen, et en particulier sur les côtes algériennes. Elle entre dans le cadre d'un projet de recherche national (PRFU) intitulé « Impacts des changements climatiques sur la biodiversité méditerranéenne : inventaire et distribution des peuplements de dinoflagellés (cellules et kystes) et de la carcinofaune invasive dans le Golfe d'Annaba et la lagune El-Mellah (El-Kala, Algérie) ». Divers aspects écologiques et biologiques ont été abordés sur le crabe plat envahissant *P. gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) signalé pour la première fois en 2012 sur les côtes d'Annaba (Est, Algérie). L'étude écologique a été abordée par relevés visuels (plongée libre) sur les côtes d'Annaba (Algérie) durant la période estivale des années 2016, 2017 et 2018. Cette méthode d'échantillonnage nous a permis de recueillir, non seulement des informations sur la diversité des brachyours des petits fonds accidentés (0 - 3 m) du golfe d'Annaba, mais aussi des informations sur l'abondance et la densité par classes de tailles (grands, moyens et petits), l'habitat fréquenté et le comportement de *P. gibbesi* qui domine numériquement (94,83%), suivis par *E. verrucosa* (4,5%) et enfin par *P. marmoratus* (0,67%). Sur un total de 22 plongées diurnes (3 observations répétées/plongée) réalisées dans 2 secteurs côtiers limitrophes, le golfe d'Annaba (Secteur 1: Lever de l'Aurore-Amphore, 11 stations), situé à l'est, et le cap de Garde (Secteur 2: cap de Garde - plage Djenen El Bey, soit 11 stations), située à l'ouest du golfe, nous avons comptabilisé un total moyen de 5325 individus de *P. gibbesi* (± 15.62) avec une dominance numérique dans le secteur 2 (4472 ± 9 ind.). Les individus de taille moyenne dominent numériquement dans le secteur 1 (412 ± 10 ind.) alors que les grands individus sont les mieux représentés dans le secteur 2 (1980 ± 12.77 ind.). Quel que soit le secteur ou la station échantillonnée, les failles rocheuses abritent toujours le plus grand nombre d'individus. L'étude biologique a concerné les aspects suivants : morphologie, régime trophique, reproduction, âge et croissance. La morphologie a été étudiée chez la population globale et chez les sexes séparés, sur la base des critères métriques (16 paramètres) et numériques (2 paramètres). Les types d'allométrie, les équations de conversions des différents caractères métriques en fonction de la longueur et de la largeur de la main droite et gauche et leurs coefficients de corrélations (r) ont montré des variations en fonction des paramètres étudiés. Concernant les paramètres méristiques, le nombre d'épines sur le premier péréopode droit varie significativement ($t_{obs} = 2,99$, $P = 0,003$) entre les mâles (4 à 10, moy. : $6,85 \pm 1,15$) et les femelles (4 à 8, moy. : $6,41 \pm 0,67$). L'écologie trophique a été abordée en utilisant deux approches différentes mais complémentaires, l'analyse traditionnelle du contenu de l'estomac (ACS) que nous avons intégrée à l'analyse des isotopes stables (AIS) de l'azote et du carbone dans un but de fournir une évaluation précise de l'écologie alimentaire de cette espèce et de sa variabilité spatiale. Les résultats ont mis en évidence, pour la première fois, une variation saisonnière significative du régime alimentaire de *P. gibbesi*, avec une plasticité trophique et des chevauchements alimentaires potentiels avec d'autres invertébrés phytophages ou brouteurs indigènes. L'étude de la reproduction s'est limitée à la sex-ratio (en faveur des mâles sauf au printemps où les femelles dominent), la portée, la maturation des œufs et la période de reproduction qui se situe entre mai et octobre selon l'observation macroscopique des œufs portés par les femelles grainées. En utilisant la méthode de décomposition des fréquences de tailles de Bhattacharya (1967), nous avons pu déterminer 4 groupes d'âge aussi bien chez les mâles que chez les femelles. Chez la population totale, la taille maximale théorique est estimée à 33,68 mm (34,35 mm chez les mâles et 29,25 mm chez les femelles). D'autre part, la longueur asymptotique des femelles est sensiblement supérieure ($L_{\infty} = 67,26$ mm) à celle des mâles ($L_{\infty} = 66,47$ mm). Le taux annuel de croissance linéaire est relativement élevé durant la première année (M+F : 13,15mm, M : 13,66 mm, F : 13,5mm), puis il tend à diminuer sensiblement entre la 1^{ère} et la 2^{ème} année (M+F : 6,32 mm/an, M : 6,17 mm/an, F : 5,87 mm/an). La relation W_t-L_t ($P_{tM+F} = 0,00053 L_t^{2,858}$, $P_{tM} = 0,0005 L_t^{2,881}$, $P_{tF} = 0,0013 L_t^{2,555}$) montre une différence significative entre les 2 sexes ($F = 101,82$, $P < 0,05$). L'allométrie entre la taille et le poids est minorante traduisant ainsi une croissance linéaire plus rapide que la croissance pondérale. Quant à l'accroissement pondéral théorique moyen, il est toujours inférieur à 3 g/an (M+F : 2.478 g/an, M : 2,702 g/an, F : 1,835 g/an).

Mots- clés : Bioinvasions, *Percnon gibbesi*, écologie, biologie, Algérie, Méditerranée.

ABSTRACT

This study is a contribution to the knowledge of bioinvasions in the Mediterranean basin, precisely on the Algerian coasts. It is part of a national research project (PRFU) entitled "Impacts of climate change on Mediterranean biodiversity: inventory and distribution of dinoflagellate populations (cells and cysts) and invasive carcinofauna in the Gulf of Annaba and the El-Mellah lagoon (El-Kala, Algeria)". Various ecological and biological aspects were discussed on the invasive flat crab *P. gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) first record in 2012 on the coasts of Annaba (East, Algeria). The ecological study was approached by visual surveys (snorkeling) on the coasts of Annaba (Algeria) during the summer period of the years 2016, 2017 and 2018. This sampling method allowed us to collect, not only information on the diversity of brachyurans of the small rugged bottoms (0 - 3 m) of the Gulf of Annaba, but also information on the abundance and density by size classes (large, medium and small), the habitat frequented and the behavior of *P. gibbesi* which dominates numerically (94.83%), followed by *E. verrucosa* (4.5%) and finally by *P. mormoratus* (0.67%). On a total of 22 diurnal dives (3 repeated observations/dive) carried out on 2 adjacent coastal sectors, the Gulf of Annaba (Sector 1: Lever de l'Aurore-Amphore, 11 stations), located in the east, and the Cap de Garde (Sector 2: Cap de Gard - Djenen El Bey beach, 11 stations), located in the west of the Gulf, we counted an average total of 5325 individuals of *P. gibbesi* (± 15.62) with a numerical dominance in sector 2 (4472 ± 9 individuals). Medium sized individuals were numerically dominant in sector 1 (412 ± 10 ind.) while large individuals were best represented in sector 2 (1980 ± 12.77 ind.). Whatever the sector or station sampled, the rocky faults always shelter the greatest number of individuals. The biological study concerned the following aspects : morphology, diet, reproduction, age and growth. Morphology was studied in the overall population and in the separate sexes, based on metric (16 parameters) and numerical (2 parameters) criteria. The types of allometry, the conversion equations of the different metric characters according to the length and width of the right and left hand and their correlation coefficients (r) showed variations according to the studied parameters. Regarding meristic parameters, the number of spines on the first right pereopod varied significantly ($t_{obs} = 2.99$, $P = 0.003$) between males (4 to 10, avg: 6.85 ± 1.15) and females (4 to 8, avg: 6.41 ± 0.67). Trophic ecology was addressed using two different but complementary approaches, traditional stomach content analysis (SCA) which we integrated with stable isotope analysis (SIA) of nitrogen and carbon in order to provide an accurate assessment of the feeding ecology of this species and its spatial variability. Results revealed, for the first time, significant seasonal variation in the diet of *P. gibbesi*, with trophic plasticity and potential dietary overlap with other native phytophagous or grazing invertebrates. The study of reproduction was limited to sex ratio (in favor of males except in spring when females dominate), oocyte maturity, and the reproductive period which was between May and October based on macroscopic observation of oocytes carried by the 33 seeded females. Using Bhattacharya's method (1967) size frequency decomposition method, we were able to determine 4 age groups in both males and females. In the total population, the theoretical maximum size is estimated at 33.68 mm (34.35 mm in males and 29.25 mm in females). On the other hand, the asymptotic length of females is significantly greater ($L_{\infty} = 67.26$ mm) than that of males ($L_{\infty} = 66.47$ mm). The annual linear growth rate is relatively high during the first year (M+F: 13.15 mm, M: 13.66 mm, F: 13.5 mm), and then it tends to decrease significantly between the 1st and 2nd year (M+F: 6.32 mm/year, M: 6.17 mm/year, F: 5.87 mm/year). The Wt-Lt relationship ($P_{t_{M+F}} = 0.00053 \text{ Lt}^{2.858}$, $P_{t_M} = 0.0005 \text{ Lt}^{2.881}$, $P_{t_F} = 0.0013 \text{ Lt}^{2.555}$) shows a significant difference between the 2 sexes ($F = 101.82$, $P < 0.05$). The allometry between size and weight is minorizing reflecting a faster linear growth than weight growth. As for the average theoretical weight increase, it is always lower than 3 g/year (M+F: 2.478 g/year, M: 2.702 g/year, F: 1.835 g/year).

Keywords: Bioinvasions, *Percnon gibbesi*, ecology, biology, Algeria, Mediterranean.

ملخص

هذه الدراسة هي مساهمة في معرفة التوغل الحويية في حوض البحر الأبيض المتوسط ، ولا سيما على السواحل الجزائرية . وهو جزء من مشروع بحثي وطني بعنوان " آثار تغير المناخ على التنوع البيولوجي للبحر الأبيض المتوسط : جرد وتوزيع مجموعات السوطيات الديناميكية) الخلايا والأوكياس (والحيوانات السرطانية الغازية في خليج عنابة وبحيرة الملاح) القلعة .(، الجزائر . تمت مناقشة الجوانب البيئية والبيولوجية المختلفة على السلطعون المسطح) ، *P. gibbesi* ، الذي تم الإبلاغ عنه لأول مرة في عام 2012 على سواحل عنابة شرق ، الجزائر .(تم التعامل مع الدراسة البيئية من خلال المسوحات البصرية) الغطس (على سواحل عنابة الجزائر) خلال فترة الصيف للأعوام 2016 و 2017 و 2018. لقد سمحت لنا طريقة أخذ العينات هذه بجمع ، وليس فقط معلومات عن تنوع حيوانات براكيوران الصغيرة . قاع وعرة 3 - 0) م (من خليج عنابة ، ولكن أيضاً معلومات عن الوفرة والكثافة حسب فئات الحجم) كبير ومتوسط وصغير (، والموائل التي يتردد عليها وسلوك *P. gibbesi* الذي يهيمن عددياً (94.83) % (ليه 4.5) *Eriphia verrucosa* % (وأخيراً 0.67) *Pachygrapsus mormoratus* % . (في ما مجموعه 22 غطساً نهائياً 3) ملاحظات / غوص متكرر (تم إجراؤها في قطاعين ساحليين متجاورين ، خليج عنابة) القطاع 1: ليفر دي لورور-أمفور ، 11 محطة (، الواقعة في الشرق ، والرأس) . القطاع 2: رأس الحرس - شاطئ جنين البيه ، 11 محطة (، الواقعة غرب الخليج ، أحصينا ما متوسطه 5325 فرداً من $\pm$ *P. gibbesi* 15.62 مع هيمنة عددية في القطاع 9 $\pm$ 4472) 2 أفراد . (كان الأفراد ذوو الحجم المتوسط هم المهيمنون عددياً في القطاع 1 (412) $\pm$ 10 ind.) بينما كان تمثيل الأفراد الكبار أفضل في القطاع . (12.77 $\pm$ 1980) 2 مهما كان القطاع أو المحطة التي تم أخذ عينات منها ، فإن الأعطال الصخرية تؤدي دائماً أكبر عدد من الأفراد . تناولت الدراسة البيولوجية الجوانب التالية: التشكل ، والنظام الغذائي ، والتكاثر ، والعمر والنمو . تمت دراسة علم التشكل في عموم السكان وفي الجنسين المنفصلين ، بناءً على معيارين مترين (16 متغيراً (وعددياً 2) متغيراً . (أظهرت أنواع قياس التباين ومعادلات التحويل للأحرف المترية المختلفة حسب طول وعرض البد اليمنى واليسرى ومعاملات الارتباط بينهما (r) اختلافات وفقاً للمعايير المدروسة . فيما يتعلق بالمعلومات meristic ، فإن عدد العمود الفقري في الجزء الأيمن الأول يختلف اختلافاً كبيراً $t_{obs} = 2.99$) ، $P = 0.003$ بين الذكور (4) إلى 10 ، المتوسط 6.85 ± 1.15 ؛ والإناث (4) إلى 8 ، المتوسط 6.41 ± 0.67 . تمت معالجة علم البيئة الغذائية باستخدام نهجين مختلفين ولكن مكملين ، تحليل محتوى المعدة التقليدي (SCA) الذي قمنا بدمجه مع تحليل النظائر المستقرة (SIA) للنيتروجين والكربون من أجل توفير تقييم دقيق لبيئة التغذية لهذا النوع وتنوعه المكاني . أظهرت النتائج ، لأول مرة ، تبايناً موسميًا معنوياً في غذاء *P. gibbesi* ، مع اللدونة الغذائية والتداخل الغذائي المحتمل مع اللاقاريات المحلية الأخرى التي تتغذى على النبات أو الرعي . اقتصرت دراسة التكاثر على نسبة الجنس) لصالح الذكور ما عدا في الربيع عندما تهيمن الإناث (، ونضج البويضات ، وفترة التكاثر التي كانت بين مايو وأكتوبر بناءً على الملاحظة العيانية للبويضات التي تحملها 33 أنثى مصنفة . باستخدام طريقة تحليل التردد بحجم (Bhattacharya 1967) ، تمكنا من تحديد 4 فئات عمرية في كل من الذكور والإناث . في مجموع السكان ، يقدر الحجم الأقصى النظري بـ 33.68 ملم (34.35 ملم في الذكور و 29.25 ملم في الإناث) . (من ناحية أخرى ، فإن الطول المقارب للإناث أكبر بكثير $L_{\infty} = 67.26$ ملم (من الذكور $L_{\infty} = 66.47$ ملم) . معدل النمو الخطي السنوي مرتفع نسبياً خلال السنة الأولى $M + F: 13.15$ مم ، $M: 13.66$ مم ، $F: 13.5$ مم) ، ثم يميل إلى الانخفاض بشكل ملحوظ بين السنة الأولى والثانية $M + F: 6.32$ ملم / سنة ، متوسط 6.17 ملم / سنة ، فترتها 5.87 ملم / سنة . (تُظهر العلاقة بين الوزن والوزن $P_{M+F} = 0.00053 \text{ Lt}^{2.858}$ ، $P_{TM} = 0.0005 \text{ Lt}^{2.881}$ ، $P_{TF} = 0.0013 \text{ Lt}^{2.555}$) فرقاً كبيراً بين الجنسين $F = 101.82$) ، $P < 0.05$. القياس بين الطول والوزن هو أصغر مما يعكس نمواً خطياً أسرع من نمو الوزن . أما بالنسبة لمتوسط زيادة الوزن النظري ، فهو دائماً أقل من 3 جم / سنة $M + F: 2.478$ جم / سنة ، $M: 2.702$ جم / سنة ، $F: 1.835$ جم / سنة .

كلمات مهمة: التوغل الحويي ، بيرسون جيبسي ، علم البيئة ، علم الأحياء ، الجزائر ، البحر الأبيض المتوسط

BIBLIOGRAPHIE

- Airoldi, L., Rindi, F., et Cinelli, F. (1995). Structure, seasonal dynamics and reproductive phenology of a filamentous turf assemblage on a sediment influenced, rocky subtidal shore. *Botanica Marina*, 38 : 227-238.
- Albouy, C., Velez, L., Coll, M., Colloca, F., Le Loc'h, F., Mouillot, D., et Gravel, D. (2014). From projected species distribution to food-web structure under climate change. *Global change biology*, 20(3), 730-741.
- Alexander, T. J., Barrett, N., Haddon, M., et Edgar, G. (2009). Relationships between mobile macroinvertebrates and reef structure in a temperate marine reserve. *Marine Ecology Progress Series*, 389, 31-44.
- Alpert, P., Bone, E., et Holzapfel, C. (2000). Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 3(1), 52-66.
- Anderson, M., Gorley, R. N., et Clarke, R. K. (2008). *Permanova+ for primer: Guide to software and statistical methods*. Primer-E Limited.
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32-46.
- Anderson, M. J., et Willis, T. J. (2003). Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, 84(2), 511-525.
- Anger, K. (2006). Contributions of larval biology to crustacean research: a review. *Invertebrate Reproduction and Development*, 49(3), 175-205.
- Arab, A., Kazanjian, G. et Bariche, M. (2015). Les traits biologiques suggèrent un chevauchement de niche entre deux crabes grapsid partageant l'intertidal rocheux de la Méditerranée orientale. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 95(8), 1685-1692.
- Ardura, A., Juanes, F., Planes, S., et Garcia-Vazquez, E. (2016). Rate of biological invasions is lower in coastal marine protected areas. *Scientific Reports*, 6(1), 1-11.
- Aurelle, D., Tariel, J., Zuberer, F., Haguenauer, A., Ribout, C., Masmoudi, M., ... et Gambi, M. C. (2020). Genetic insights into recolonization processes of Mediterranean octocorals. *Marine Biology*, 167(6), 1-14.
- Aydin, M., Karadurmuş, U., et Tunca, E. (2014). Caractéristiques biologiques de *Pachygrapsus marmoratus* dans le sud de la mer Noire (Turquie). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94(7), 1441-1449.
- Azzurro, E., et Andaloro, F. (2004). A new settled population of the lessepsian migrant *Siganus luridus* (Pisces: Siganidae) in Linosa Island—Sicily Strait. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84(4), 819-821.

- Azzurro, E., Fanelli, E., Mostarda, E., Catra, M., et Andaloro, F. (2007). Resource partitioning among early colonizing *Siganus luridus* and native herbivorous fish in the Mediterranean: an integrated study based on gut-content analysis and stable isotope signatures. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(4), 991-998.
- Azzurro, E., et Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée-CIESM, Monaco. (2008, May). The advance of thermophilic fishes in the Mediterranean Sea: overview and methodological questions. In CIESM workshop monographs (Vol. 35, pp. 39-45). CIESM, Monaco.
- Azzurro, E., Milazzo, M., Maynou, F., Abelló, P., et Temraz, T. (2011). First record of *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) (Crustacea: Decapoda: Percnidae) from Egyptian waters. *Aquatic Invasions*, 5(Suppl. 1): S123-S125.
- Azzurro, E., Moschella, P., et Maynou, F. (2011). Suivi des signaux de changement dans la diversité des poissons méditerranéens sur la base des connaissances écologiques locales. *PloS one*, 6(9), e24885.
- Azzurro, E., Bolognini, L., Dragičević, B., Drakulović, D., Dulčić, J., Fanelli, E., ... et Zappacosta, F. (2019). Detecting the occurrence of indigenous and non-indigenous megafauna through fishermen knowledge: A complementary tool to coastal and port surveys. *Marine pollution bulletin*, 147, 229-236.
- Bada, N., et Derbal, F. (2018a). Premières données écologiques sur le crabe plat exotique et invasif, *Percnon gibbesi* (Milne Edwards, 1853) du golfe d'Annaba, Algérie. *Approche écosystémique en Mer méditerranée : avancées et perspectives*, 24-26.
- Bada, N., et Derbal, F. (2018b). Biologie et écologie du crabe plat invasif, *Percnon gibbesi* (Crustacea, Percnidae) du golfe d'Annaba, Algérie. *Forum on Fisheries Science on Mediterranean and Black Sea*, FAO, Rome.
- Bada, N., Da Ros, Z., Rindi, F., Busi, S., Azzurro, E., Derbal, F., et Fanelli, E. (2022). Seasonal trophic ecology of the invasive crab *Percnon gibbesi* (Brachyura, Plagusiidae) in the southwestern mediterranean: Insights from stomach contents and stable isotope analyses. *Marine Environmental Research*, 173, 105513.
- Baklouti Zouari, S. (2010). *Contribution à l'étude écobioologique et biochimique du crabe* (Master's thesis, Université de Sfax, Faculté des Sciences Sfax).
- Ballesteros, E. (1993). Species composition and structure of a photophilic algal community dominated by *Halopteris scoparia* (L.) Sauvageau from the North-Western Mediterranean. *Collectanea Botanica*, 22, 5-24.
- Bar-On, Y. M., Phillips, R., et Milo, R. (2018). The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(25), 6506-6511.

- Bauchau, A. G., Mengeot, J. C., et Olivier, M. A. (1968). Action de la sérotonine et de l'hormone diabétogène des crustacés sur la phosphorylase musculaire. *General and Comparative Endocrinology*, 11(1), 132-138.
- Bayha, K. M., Collins, A. G., et Gaffney, P. M. (2017). Multigene phylogeny of the scyphozoan jellyfish family Pelagiidae reveals that the common US Atlantic Sea nettle comprises two distinct species (*Chrysaora quinquecirrha* and *C. chesapeakei*). *PeerJ*, 5, e3863.
- Bazzaz, F. A. (1986). Histoire de vie des plantes colonisatrices : certaines caractéristiques démographiques, génétiques et physiologiques. *Écologie des invasions biologiques de l'Amérique du Nord et d'Hawaï*, 96-110.
- Benabdi, M., Belmahi, A. E., et Grimes, S. (2019). Première mention du crabe bleu de l'Atlantique *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 (Decapoda: Brachyura: Portunidae) dans les eaux côtières algériennes (sud-ouest de la Méditerranée). *BioInvasions Records*, 8(1), 119-122.
- Bianchi, C. N., et Morri, C. (2003). Global sea warming and “tropicalization” of the Mediterranean Sea: biogeographic and ecological aspects. *Biogeographia The Journal of Integrative Biogeography*, 24(1).
- Bindoff, N. L., Cheung, W. W., Kairo, J. G., Arístegui, J., Guinder, V. A., Hallberg, R., ... et Williamson, P. (2019). Changing ocean, marine ecosystems, and dependent communities. *IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate*, 477-587.
- Blasiak, R., Wynberg, R., Grorud-Colvert, K., Thambisetty, S., Bandarra, N. M., Canario, A. V., ... et Wabnitz, C. C. (2020). The ocean genome and futures prospects for conservation and equity. *Nature Sustainability*, 3(8), 588-596.
- Boero, F. (2015). The future of the Mediterranean Sea Ecosystem: towards a different tomorrow. *Rendiconti Lincei*, 26(1), 3-12.
- Bongaarts, J. (2019). IPBES, 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.
- Boudouresque, C. F., Blanfuné, A., Fernandez, C., Lejeune, C., Pérez, T., Ruitton, S., ... et Verlaque, M. (2017). Marine biodiversity-warming vs. Biological invasions and overfishing in the Mediterranean Sea: take care, ‘One Train can hide another’. *MOJ Ecology et Environmental Science*, 2(4), 1-13.
- Boumediene, H.K., and Lotfi, B.T. (2019). First record of invasive green algae *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* in Oran Bay (Western Algeria). *Indian Journal of Geo Marine Sciences*, 48 (03): 335-342.
- Brankart, J. M., et Brasseur, P. (1998). The general circulation in the Mediterranean Sea: a climatological approach. *Journal of Marine Systems*, 18(1-3), 41-70.
- Bressan, G., and Babbini, L. (2003). Corallinales del Mar Mediterraneo: guida alla determinazione. *Biologia marina mediterranea*, 10 :1-237.

- Briggs, J. C. (2007). Marine biogeography and ecology: invasions and introductions. *Journal of Biogeography*, 34(2), 193-198.
- Brock, V. E. (1954). Un rapport préliminaire sur une méthode d'estimation des populations de poissons de récif. *The Journal of Wildlife Management*, 18(3), 297-308.
- Bucci, J. P., Showers, W. J., Rebach, S., DeMaster, D., et Genna, B. (2007). Stable isotope analyses ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) of the trophic relationships of *Callinectes sapidus* in two North Carolina estuaries. *Estuaries and Coasts*, 30(6), 1049-1059.
- Burfeind, D. D., Pitt, K. A., Connolly, R. M., et Byers, J. E. (2013). Performance of non-native species within marine reserves. *Biological Invasions*, 15(1), 17-28.
- Burrows, M. T., Schoeman, D. S., Buckley, L. B., Moore, P., Poloczanska, E. S., Brander, K. M., ... et Richardson, A. J. (2011). The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. *Science*, 334(6056), 652-655.
- Cabioc'h, J., Floch, J.Y., Le Toquin, A., Boudouresque, C.F., Meinesz, A., and Verlaque, M. (2006). Guide des algues des mers d'Europe. Delachaux et Niestlé SA, Paris.
- Cannicci, S., Badalamenti, F., Milazzo, M., Gomei, M., Baccarella, A., et Vannini, M. (2004). Unveiling the secrets of a successful invader: preliminary data on the biology and the ecology of the crab *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853).
- Cannicci, S., Paula, J., et Vannini, M. (1999). Activity pattern and spatial strategy in *Pachygrapsus marmoratus* (Decapoda: Grapsidae) from Mediterranean and Atlantic shores. *Marine Biology*, 133(3), 429-435.
- Cannicci, S., Gomei, M., Dahdouh-Guebas, F., Rorandelli, R., et Terlizzi, A. (2007). Influence of seasonal food abundance and quality on the feeding habits of an opportunistic feeder, the intertidal crab *Pachygrapsus marmoratus*. *Marine Biology*, 151(4), 1331-1342.
- Cannicci, S., Garcia, L., et Galil, B. S. (2008). Racing across the Mediterranean—first record of *Percnon gibbesi* (Crustacea: Decapoda: Grapsidae) in Greece. *Marine Biodiversity Records*, 1.
- Careddu, G., Calizza, E., Costantini, M. L., et Rossi, L. (2017). Isotopic determination of the trophic ecology of a ubiquitous key species—The crab *Liocarcinus depurator* (Brachyura: Portunidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 191, 106-114.
- Carlton, K. (2000). Teaching about heat and temperature. *Physics Education*, 35(2), 101.
- Castiglioni, D. D. S., et Negreiros-Fransozo, M. L. (2006). Reproductive cycle of the fiddler crab *Uca rapax* (Smith) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) at a degraded estuary in Paraty, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23, 331-339.
- Chan, F., Barth, J. A., Lubchenco, J., Kirincich, A., Weeks, H., Peterson, W. T., et Menge, B. A. (2008). Emergence of anoxia in the California current large marine ecosystem. *Science*, 319(5865), 920-920.

- Chartosia, N., Kitsos, M. S., Tzomos, T. H., Mavromati, E., et Koukouras, A. (2010). Diet composition of five species of crabs (Decapoda, Brachyura) that show a gradual transition from marine to terrestrial life. *Crustaceana*, 1181-1197.
- Clarke, K., et Warwick, R. M. (2001). Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. In : Clarke Kr WR, (ed) Primer-E. Plymouth, UK.
- Claybrook, D. L. (1983). Nitrogen metabolism. *Biology of crustacea*, 163-213.
- Cobo, V. J., et Okamori, C. M. (2008). Fecundity of the spider crab *Mithraculus forceps* (Decapoda, Mithracidae) from the northeastern coast of the state of São Paulo, Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 98, 84-87.
- Colin, L.M. (2015). Moulting and growth in Brachyura. In : *Traité de Zoologie-Anatomie, Taxonomie, Biologie. Les Crustacés, Volume 9 Partie C (2 vols)*. Brill, 2015. p. 245 à 316.
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Lasram, F. B. R., Aguzzi, J., ... et Danovaro, R. (2010). The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. *PloS one*, 5(8), e11842.
- Coll, M., Piroddi, C., Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Cheung, W. W., Christensen, V., ... et Pauly, D. (2012). The Mediterranean Sea under siege: spatial overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine reserves. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 465-480.
- Convention on Biological Diversity, 2019. Report of the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity on its Fourteenth Meeting, Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity, Fourteenth Meeting, Agenda item 24 CBD/COP/14/14 20 March 2019.
- Costello, M. J., Coll, M., Danovaro, R., Halpin, P., Ojaveer, H., et Miloslavich, P. (2010). A census of marine biodiversity knowledge, resources, and future challenges. *PloS one*, 5(8), e12110.
- Costello, M. J., et Chaudhary, C. (2017). Marine biodiversity, biogeography, deep-sea gradients, and conservation. *Current Biology*, 27(11), R511-R527.
- Coulthard, S. (2012). Can we be both resilient and well, and what choices do people have? Incorporating agency into the resilience debate from a fisheries perspective. *Ecology and Society*, 17(1).
- Coutts, A. D., et Dodgshun, T. J. (2007). The nature and extent of organisms in vessel sea-chests: a protected mechanism for marine bioinvasions. *Marine pollution bulletin*, 54(7), 875-886.
- Crocetta, F., et Colamonaco, G. (2010). *Percnon gibbesi* (Crustacea: Decapoda) and *Aplysia dactylomela* (Mollusca: Gastropoda) in the Taranto Gulf (Italy, Ionian Sea): new populations incoming. *Marine Biodiversity Records*, 3.
- Crozier, L. G., et Hutchings, J. A. (2014). Plastic and evolutionary responses to climate change in fish. *Evolutionary Applications*, 7(1), 68-87.
- Cruz-Rivera, E., et Hay, M. E. (2001). Macroalgal traits and the feeding and fitness of an herbivorous amphipod : the roles of selectivity, mixing, and compensation. *Marine Ecology Progress Series*, 218, 249-266.

- Dähling, C., Lotze, G., Drechsler, M., Mori, H., Pergushov, D. V., et Plamper, F. A. (2016). Temperature-induced structure switch in thermo-responsive micellar interpolyelectrolyte complexes: toward core-shell-corona and worm-like morphologies. *Soft Matter*, 12(23), 5127-5137.
- Danovaro, R., Company, J. B., Corinaldesi, C., D'Onghia, G., Galil, B., Gambi, C., ... et Tselepides, A. (2010). Deep-sea biodiversity in the Mediterranean Sea: the known, the unknown, and the unknowable. *PloS one*, 5(8), e11832.
- Dauby, P., et Poulicek, M. (1995). Methods for removing epiphytes from seagrasses: SEM observations on treated leaves. *Aquatic Botany*, 52(3), 217-228.
- Davis, M. A., Grime, J. P., et Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of ecology*, 88(3), 528-534.
- Demeusy, N. (1973). Libération d'appendices thoraciques au cours de leur régénération chez le crabe *Carcinus maenas* L. et poursuite de leur évolution. *Cahiers de Biologie Marine*, 14, 189-204.
- Delaporte, G. (2007). La biologie sous-marine : les crustacés, p. 10.
- DeNiro, M. J., et Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 45(3), 341-351.
- Derbal, F., Francour, P., Thibaut, T., et Kara, M. H. (2013). Ecologie des sars *Diplodus cervinus cervinus* (Lowe, 1838) et *Diplodus puntazzo* (Cetti, 1777), de la badèche *Epinephelus costae* (Steindachner, 1875) et du corb *Sciaena umbra* (Linnaeus, 1758) dans le golfe d'Annaba (Est, Algérie). *Nature et Technology*, (8), 2B.
- Deudero, S., Frau, A., Cerda, M., et Hampel, H. (2005). Distribution and densities of the decapod crab *Percnon gibbesi*, an invasive Grapsidae, in western Mediterranean waters. *Marine Ecology Progress Series*, 285, 151-156.
- Díaz, H. et Conde, J. E. (1989). Dynamique des populations et cycle biologique du crabe de mangrove *Aratus pisonii* (Brachyura, Grapsidae) en milieu marin. *Bulletin des sciences de la mer*, 45(1), 148-163.
- Domingos, S. S., Athiê, A. A. R., et Rossi-Wongtschowski, C. L. D. B. (2008). Diet of *Chaceon ramosae* (Decapoda, Brachyura) on the southern brazilian exclusive economic zone. *Brazilian Journal of Oceanography*, 56, 59-63.
- Duarte, J., Han, S., Harris, P., Jindariani, S., Kreinar, E., Kreis, B., ... et Wu, Z. (2018). Fast inference of deep neural networks in FPGAs for particle physics. *Journal of Instrumentation*, 13(07), P07027.
- Dukes, J. S., et Mooney, H. A. (1999). Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology et Evolution*, 14(4), 135-139.
- Dulčić, J., Dragičević, B., et Gašparević, D. (2019). New record of the non-indigenous crab *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) from Palagruža archipelago (Adriatic Sea). *Acta Adriatica*, 60(2), 193-198.

- Edelist, D., Rilov, G., Golani, D., Carlton, J. T., et Spanier, E. (2013). Restructuring the Sea: Profound shifts in the world's most invaded marine ecosystem. *Diversity and distributions*, 19(1), 69-77.
- Egilsdottir, H., Olafsson, J., et Martin, S. (2016). Photosynthesis and calcification in the articulated coralline alga *Ellisolandia elongata* (Corallinales, Rhodophyta) from intertidal rock pools. *European Journal of Phycology*, 51(1), 59-70.
- Ehlers, A., Worm, B., et Reusch, T. B. (2008). Importance of genetic diversity in eelgrass *Zostera marina* for its resilience to global warming. *Marine Ecology Progress Series*, 355, 1-7.
- El Haïkali, B., Bensoussan, N., Romano, J. C., et Bousquet, V. (2004). Estimation of photosynthesis and calcification rates of *Corallina elongata* Ellis and Solander, 1786, by measurements of dissolved oxygen, pH and total alkalinity. *Scientia Marina*, 68(1), 45-56.
- Elkrwe, H. M., Elhawaj, H. M., Galil, B. S., et ben Abdallah, A. (2008). The first record of *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) (Crustacea: Decapoda: Plagusiidae) from the southern rim of the Mediterranean. *Aquatic Invasions*, 3(2), 243-245.
- Engelen, A. et Santos, R. (2009). Quels traits démographiques déterminent la croissance de la population d'algues brunes envahissantes *Sargassum muticum*?. *Journal of Ecology*, 97(4), 675-684.
- Estrela, T., Menéndez, M., Dimas, M., Leonard, J., Ovesen, I. N. B., Fehér, N. J., et Consult, V. (2001). *Sustainable water use in Europe*. Office for Official Publications of the European Communities.
- Fanelli, E., et Azzurro, E. (2004). Notes on the biology of *Percnon gibbesi* (Brachyura, Grapsidae) in the central Mediterranean Sea.
- Fanelli, E., Badalamenti, F., D'anna, G., et Pipitone, C. (2009). Diet and trophic level of scaldfish *Arnoglossus laterna* in the southern Tyrrhenian Sea (western Mediterranean): contrasting trawled versus untrawled areas. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(4), 817-828.
- Fanelli, E., et Cartes, J. E. (2010). Temporal variations in the feeding habits and trophic levels of three deep-sea demersal fishes from the western Mediterranean Sea, based on stomach contents and stable isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series*, 402, 213-232.
- Fanelli, E., Cartes, J. E., Badalamenti, F., D'anna, G., Pipitone, C., Azzurro, E., ... et Sprovieri, M. (2011). Meso-scale variability of coastal suprabenthic communities in the southern Tyrrhenian Sea (western Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 91(3), 351-360.
- Fanelli, E., Azzurro, E., Bariche, M., et Maynou, F. (2013). A new food web in the Eastern Mediterranean after lessepsian fish invasion: insights from stable isotopes analysis.
- Fanelli, E., Azzurro, E., Bariche, M., Cartes, J. E., et Maynou, F. (2015). Depicting the novel Eastern Mediterranean food web: a stable isotopes study following Lessepsian fish invasion. *Biological Invasions*, 17(7), 2163-2178.

- Fantle, M. S., Dittel, A. I., Schwalm, S. M, Epifanio, C. E, et Fogel, M. L. (1999). A food web analysis of the juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids. *Oecologia* 120(3) :416-426.
- Félix-Hackradt, F. C., Hackradt, C. W., Treviño-Otón, J., et García-Charton, J. A. (2010). Continued expansion of *Percnon gibbesi* (Crustacea: Decapoda: Plagusidiidae) into western Mediterranean waters. *Marine Biodiversity Records*, 3.
- Felline, S., Mollo, E., Cutignano, A., Grauso, L., Andaloro, F., Castriota, L., ... et Terlizzi, A. (2017). Preliminary observations of caulerpin accumulation from the invasive *Caulerpa cylindracea* in native Mediterranean fish species. *Aquatic Biology*, 26, 27-31.
- Fernández, M., Bock, C., et Pörtner, H. O. (2000). The cost of being a caring mother: the ignored factor in the reproduction of marine invertebrates. *Ecology Letters*, 3(6), 487-494.
- Ferry, L. A. (1996). Sample size and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly? In *International congress on the biology of fishes, San Francisco, California, 1996*, (pp. 71-80).
- Flores A.V., et Negreiro-Fransozo, M.L. (1997). The use of linear and volumetric variables in estimating fecundity in the shore crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1859) (Crustacea, Decapoda, Brachyura). VII COLACMAR, *Congreso Latino-Americano Sobre Ciências do Mar*, p. 319-320, 1997.
- Flores, A. A., et Negreiros-Fransozo, M. L. (1999). On the population biology of the mottled shore crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Brachyura, Grapsidae) in a subtropical area. *Bulletin of Marine Science*, 65(1), 59-73.
- Flores, A. A., et Paula, J. (2001). Intertidal distribution and species composition of brachyuran crabs at two rocky shores in Central Portugal. In *Advances in Decapod Crustacean Research* (pp. 171-177). Springer, Dordrecht.
- Galil, B., Frogli, C., et Noel, P. (2002). CIESM Atlas of exotic species in the Mediterranean: Vol. 2: Crustaceans: Decapods and stomatopods. *CIESM*.
- Galil, B. S. (2006). The marine caravan—the Suez Canal and the Erythrean invasion. In *Bridging divides* (pp. 207-300). Springer, Dordrecht.
- Galil, B. S. (2009). Taking stock: inventory of alien species in the Mediterranean Sea. *Biological Invasions*, 11(2), 359-372.
- Galil, B. S. (2011). The alien crustaceans in the Mediterranean Sea: an historical review. In *In the wrong place-alien marine Crustaceans: distribution, biology and impacts* (pp. 377-401). Springer, Dordrecht.
- Galil, B. S., Marchini, A., Occhipinti-Ambrogi, A., Minchin, D., Narščius, A., Ojaveer, H., et Olenin, S. (2014). International arrivals: widespread bioinvasions in European Seas. *Ethology Ecology et Evolution*, 26(2-3), 152-171.

- Galil, B. S., Boero, F., Campbell, M. L., Carlton, J. T., Cook, E., Fraschetti, S., ... et Marchini, A. (2015). 'Double trouble': the expansion of the Suez Canal and marine bioinvasions in the Mediterranean Sea. *Biological Invasions*, 17(4), 973-976.
- Galil, B., Marchini, A., Occhipinti-Ambrogi, A., et Ojaveer, H. (2017). The enlargement of the Suez Canal—Erythraean introductions and management challenges. *Management of Biological Invasions*, 8(2), 141-152.
- Galil, B. S., Marchini, A., et Occhipinti-Ambrogi, A. (2018). East is east and West is west? Management of marine bioinvasions in the Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 201, 7-16.
- Garcia, L., et Reviriego, B. (2000). Presència del cranc subtropical *Percnon gibbesi* H. Milne Edwards, 1853 (Crustacea, Decapoda, Grapsidae) a les illes Balears. Primera cita a la Mediterrània occidental. On the occurrence of the subtropical crab *Percnon gibbesi* H. Milne Edwards, 1853... *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears*, 43, 81-89.
- Garrett, C. (1996). Le rôle du détroit de Gibraltar dans l'évolution de l'eau, des propriétés et de la circulation méditerranéennes. *BULLETIN-INSTITUT OCEANOGRAPHIQUE MONACO-NUMERO SPECIAL-*, 1-20.
- Garrabou, J., Coma, R., Bensoussan, N., Bally, M., Chevaldonné, P., Cigliano, M., ... et Cerrano, C. (2009). Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: effects of the 2003 heat wave. *Global change biology*, 15(5), 1090-1103.
- Garth, J. S. (1946). Littoral Brachyuran Fauna of the Galapagos Archipelago... University of Southern California Press.
- Gattuso, J. P., Magnan, A. K., Bopp, L., Cheung, W. W., Duarte, C. M., Hinkel, J., Mcleod, E., Micheli, F., Oschlies, A., Williamson, P., Billé, R., Chalastani, V.I., Gates, R.D., Irisson, J.O., Middelburg, J.J., Pörtner, H.O., Rau, G. H. (2018). Ocean solutions to address climate change and its effects on marine ecosystems. *Frontiers in Marine Science*, 5, 337.
- Gayanilo Jr, F. C., Sparre, P., et Pauly, D. (2005). FAO-ICLARM stock assessment tools II: Revised version: User's guide. *FAO Computerized Information Series: Fisheries*, (8), I.Gennaro, P., Piazzzi, L., Persia, E., et Porrello, S. (2019). Responses of macroalgal assemblages dominated by three Mediterranean brown macroalgae with different life strategies to nutrient enrichment. *European journal of phycology*, 54(3), 432-446.
- Giakoumi, S., Pey, A., Di Franco, A., Francour, P., Kizilkaya, Z., Arda, Y., ... et Guidetti, P. (2019). Exploring the relationships between marine protected areas and invasive fish in the world's most invaded sea. *Ecological applications*, 29(1), e01809.
- Giovos, I., Kleitou, P., Poursanidis, D., Batjakas, I., Bernardi, G., Crocetta, F., ... et Katsanevakis, S. (2019). Citizen-science for monitoring marine invasions and stimulating public engagement: a case project from the eastern Mediterranean. *Biological Invasions*, 21(12), 3707-3721.

- Goren, M., et Galil, B. S. (2001). Fish biodiversity in the vermetid reef of Shiqmona (Israel). *Marine Ecology*, 22(4), 369-378.
- Goussanou, A., Chikou, A., Ogni, C. A., Kassa, K. S., Houessionon, B., Mensah, G. A., et Karim, I. Y. A. (2017). Synthèse des connaissances sur l'écologie et la biologie des crabes (Crustacés, Décapodes, Brachyours). *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 11(6), 2990-3004.
- Gravili, C., Di Camillo, C. G., Piraino, S., et Boero, F. (2013). Hydrozoan species richness in the Mediterranean Sea: past and present. *Marine Ecology*, 34, 41-62.
- Griffen, B. D. (2018). The timing of energy allocation to reproduction in an important group of marine consumers. *PLoS One*, 13(6) : e0199043.
- Grimes, S., Bakalem, A., et Dauvin, J. C. (2016). Annotated checklist of marine Algerian Crustacean Decapods. *Mediterranean Marine Science*, 17(2), 384-395.
- Grimes, S., Benabdi, M., Babali, N., Refes, W., Boudjellal-Kaidi, N., et Seridi, H. (2018). Biodiversity changes along the Algerian coast (Southwest Mediterranean basin): from 1834 to 2017: A first assessment of introduced species. *Mediterranean Marine Science*, 19(1), 156-179.
- Groom, S., Sathyendranath, S., Ban, Y., Bernard, S., Brewin, R., Brotas, V., ... et Wang, M. (2019). Satellite ocean colour: current status and future perspective. *Frontiers in Marine Science*, 6, 485.
- Grosholz, E. D., et Ruiz, G. M. (1996). Predicting the impact of introduced marine species: lessons from the multiple invasions of the European green crab *Carcinus maenas*. *Biological Conservation*, 78(1-2), 59-66.
- Grosholz, E. (2002). Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends in ecology et evolution*, 17(1), 22-27.
- Griffen, B. D. (2018). Le moment de l'allocation d'énergie à la reproduction dans un groupe important de consommateurs marins. *PLoS One*, 13(6), e0199043.
- Grosholz, E. D., et Ruiz, G. M. (1996). Predicting the impact of introduced marine species : lessons from the multiple invasions of the European green crab *Carcinus maenas*. *Biological Conservation*, 78(1-2), 59-66.
- Guerao, G., Rotllant, G., Gisbert, E., Uyà, M., et Cardona, L. (2016). Ségrégation constante de l'habitat entre les sexes chez les crabes araignées *Maja brachydactyla* et *Maja squinado* (Brachyura), révélée par les isotopes stables. *Scientia Marina*, 80(1), 103-110.
- Guerra-Marrero, A., Bonino-Pérez, A., Espino-Ruano, A., Couce-Montero, L., Jiménez-Alvarado, D., et Castro, J. J. (2023). Life History Parameters and Fishing Aspects of the Alien Nimble Spray Crab *Percnon gibbesi* in a Native Area of the Central-East Atlantic. *Animals*, 13(8), 1427.

- Guy-Haim, T., Silverman, J., Raddatz, S., Wahl, M., Israel, A., et Rilov, G. (2016). The carbon turnover response to thermal stress of a dominant coralline alga on the fast-warming Levant coast. *Limnology and Oceanography*, 61(3), 1120-1133.
- Hamida, C., et Kara, M. H. (2021). First documented record of the Atlantic blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 from the southwestern Mediterranean coasts. *Crustaceana*, 94(3), 283-292.
- Hammer, O., Harper, D., et Ryan, P. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 :1-9.
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., ... et Watson, R. (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319(5865), 948-952.
- Hannachi, M. S., Boubekeur, M. S., Derbal, F., et Kara, M. H. (2015). Unusual presence of juveniles of the Indo-Pacific blackmouth splitfin *Synagrops japonicus* in the southwest Mediterranean coast. *Acta Adriatica: International journal of Marine Sciences*, 56(2), 297-303.
- Harmelin-Vivien, M. L., Harmelin, J. G., Chauvet, C., Duval, C., Galzin, R., Lejeune, P., ... et Lasserre, G. (1985). Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons méthodes et problèmes. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, 40(4), 467-539.
- Harley, C. D., Anderson, K. M., Demes, K. W., Jorve, J. P., Kordas, R. L., Coyle, T. A., et Graham, M. H. (2012). Effects of climate change on global seaweed communities. *Journal of Phycology*, 48(5), 1064-1078.
- Hartnoll, R. G. (1992). Megalopae and early postlarval stages of east African *Percnon* (Decapoda: Brachyura: Grapsidae). *Journal of Zoology*, 228(1), 51-67.
- Hartnoll, R. G. (2001). Croissance chez crustacea, vingt ans plus tard. Dans *Advances in decapod Crustacean research* (pp. 111-122). Springer, Dordrecht.
- Hawkins, S. J., et Hartnoll, R. G. (1983). Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. *Oceanography and marine biology*, 21, 195-282.
- Hereu, B., Zabala, M., et Sala, E. (2008). Multiple controls of community structure and dynamics in a sublittoral marine environment. *Ecology*, 89(12), 3423-3435.
- Hines, A. H. (1982). Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Marine Biology*, 69, 309-320.
- Hines, A. H. (1988). Fecundity and reproductive output in two species of deep-sea crabs, *Geryon fenneri* and *G. quinquedens* (Decapoda : Brachyura). *Journal of Crustacean Biology*, 8(4), 557-562.
- Hussein, K. B., Bensahla-Talet, L., et Bensahla-Talet, A. (2020). Sur une nouvelle occurrence du crabe grabside envahissant, *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) (Crustacea: Decapoda: Percnidae) dans la baie d'Oran (nord-ouest de l'Algérie). *Acta Aquatica Turcica*, 16(3), 396-399.
- Hurd, C.L., Harrison, P. J., Bischof, K., et Lobban, C. S. (2014). *Seaweed Ecology and Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17(4):411-429.

- Illoul, H., Maso, M., Fortuno, J. M., Cros, L., Morales-Blake, A., et Seridji, R. (2008). Microalgues potentiellement nocives dans les eaux côtières de la région d'Alger (mer Méditerranée méridionale). *Cryptogamie Algologie*, 29(3), 261.
- Jackson, M. C., Donohue, I., Jackson, A. L., Britton, J. R., Harper, D. M., et Grey, J. (2012). Population-level metrics of trophic structure based on stable isotopes and their application to invasion ecology. *PloS one*, 7(2), e31757.
- Jenkins, S. R., Coleman, R. A., Della Santina, P., Hawkins, S. J., Burrows, M. T., et Hartnoll, R. G. (2005). Regional scale differences in the determinism of grazing effects in the rocky intertidal. *Marine Ecology Progress Series*, 287, 77-86.
- Jouili, S., Arculeo, M., Mansour, L., et Rabaoui, L. (2016). Biological characteristics of three Brachyuran crab species in the Lagoon of Elbibane, South-Eastern Tunisia. *Cahier de Biologie Marine*, 57, 217-226.
- Joern, A. (1979). Feeding patterns in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): factors influencing diet specialization. *Oecologia*, 38(3), 325-347.
- Jousson, O., Pawlowski, J., Zaninetti, L., Meinesz, A., et Boudouresque, C. F. (1998). Molecular evidence for the aquarium origin of the green alga *Caulerpa taxifolia* introduced to the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 172, 275-280.
- Ju, S. J., Secor, D. H., et Harvey, H. R. (2001). Growth rate variability and lipofuscin accumulation rates in the blue crab *Callinectes sapidus*. *Marine ecology progress series*, 224, 197-205.
- Kara, M. H., et Derbal, E. (1995). Morphométrie, croissance et mortalité du Mérou *Epinephelus marginatus* (Serranidae) des cotes de l'est algérien. *Cahiers de biologie marine*, 36, 229-238.
- Kara, M. H. et Chaoui, L. (2021). Forte invasion de la lagune de Mellah (sud-ouest de la Méditerranée) par le crabe bleu américain *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896. *Marine Pollution Bulletin*, 164, 112089.
- Kara 2023, Bases biologiques et écologiques de l'exploitation des ressources halieutiques des côtes algériennes, code : D00L03UN230120230002.
- Katsanevakis, S., Poursanidis, D., Issaris, Y., Tsiamis, K., Salomidi, M., Maroulakis, M., ... et Zenetos, A. (2010). The invasive crab *Percnon gibbesi* (Crustacea: Decapoda: Plagusiidae) is spreading in the Aegean and Ionian Seas. *Marine Biodiversity Records*, 3.
- Katsanevakis, S., Issaris, Y., Poursanidis, D., et Thessalou-Legaki, M. (2010). Vulnerability of marine habitats to the invasive green alga *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* within a marine protected area. *Marine Environmental Research*, 70(2), 210-218.
- Katsanevakis, S., Stelzenmüller, V., South, A., Sørensen, T. K., Jones, P. J., Kerr, S., ... et D'Anna, G. (2011). Ecosystem-based marine spatial management: review of concepts, policies, tools, and critical issues. *Ocean et coastal management*, 54(11), 807-820.

- Katsanevakis, S., Zenetos, A., Belchior, C., et Cardoso, A. C. (2013). Invading European Seas: assessing pathways of introduction of marine aliens. *Ocean et Coastal Management*, 76, 64-74.
- Katsanevakis, S., Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Ben Rais Lasram, F., Zenetos, A., et Cardoso, A. C. (2014). Invading the Mediterranean Sea: biodiversity patterns shaped by human activities. *Frontiers in Marine Science*, 1, 32.
- Katsanevakis, S., Levin, N., Coll, M., Giakoumi, S., Shkedi, D., Mackelworth, P., ... et Kark, S. (2015). Marine conservation challenges in an era of economic crisis and geopolitical instability: the case of the Mediterranean Sea. *Marine Policy*, 51, 31-39.
- Katsanevakis, S., Poursanidis, D., Hoffmann, R., Rizgalla, J., Rothman, S. B. S., Levitt-Barmats, Y. A., et Espinosa Torre, F. (2020). Enregistrements méditerranéens inédits d'espèces marines exotiques et cryptogéniques. *BioInvasions Records*, 9 (2), 165-182.
- Kebabsa, R., Abderrafik, M., et Tahar, I. (2016). Distribution of nitrogen, phosphorus and silicon in the Gulf of Annaba North-East of Algeria. *Journal of Applied Environmental and Biological Sciences*, 6 :109-124.
- Kienbaum, K., Scholtz, G., et Becker, C. (2018). The morphology of the reproductive system in the crab *Percnon gibbesi* (Decapoda: Brachyura: Grapsoidea) reveals a new combination of characters in Thoracotremata. *Journal of Morphology*, 279(7), 883-894.
- Kiskaddon, E., Chernicky, K., et Bell, S. (2019). Resource use by and trophic variability of *Armases cinereum* (Crustacea, Brachyura) across human-impacted mangrove transition zones. *PloS one*, 14(2), e0212448.
- Kress, N., Gertman, I., et Herut, B. (2014). Temporal evolution of physical and chemical characteristics of the water column in the Easternmost Levantine basin (Eastern Mediterranean Sea) from 2002 to 2010. *Journal of Marine Systems*, 135, 6-13.
- Labrosse, P., Kulbicki, M., et Ferraris, J. (2001). Comptage visuel de poissons en plongée : conditions d'utilisation et de mise en oeuvre.
- Lamouti, S., Rebzani, C., et Bachari, N. E. I. (2011). Répartition de deux espèces introduites à caractère invasif dans la région centre de la côte algéroise : *Caulerpa racemosa* et *Oculina patagonica*. In Actes de la" Conférence Méditerranéenne Côtière et Maritime (pp. 361-366).
- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., et Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88(1), 42-48.
- Le Foll, A., (1984). Contribution à l'étude de la biologie du crabe-tourteau *Cancer pagurus* sur les côtes de Bretagne sud. *Revue des travaux de l'Institut des pêches maritimes*, 48(1-2), 5-22.
- Lejeusne, C., Chevaldonné, P., Pergent-Martini, C., Boudouresque, C. F., et Pérez, T. (2010). Climate change effects on a miniature ocean: the highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. *Trends in ecology et evolution*, 25(4), 250-260.
- Leppäkoski, E., et Olenin, S. (2000). Non-native species and rates of spread: lessons from the brackish Baltic Sea. *Biological invasions*, 2(2), 151-163.

- Leppäkoski, E., Gollasch, S., Gruszka, P., Ojaveer, H., Olenin, S., et Panov, V. (2002). The Baltic a sea of invaders. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(7), 1175-1188.
- Lestang, S., Hall, N., et Potter, I. C. (2003). Changes in density, age composition, and growth rate of *Portunus pelagicus* in a large embayment in which fishing pressures and environmental conditions have been altered. *Journal of Crustacean Biology*, 23(4), 908-919.
- Lewis, S. L., et Maslin, M. A. (2015). Defining the anthropocene. *Nature*, 519(7542), 171-180.
- Lonsdale, W. M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80(5), 1522-1536.
- Lüning, K., et Seaweeds, L. (1990). Their Environment, Biogeography, and Ecophysiology.
- Mack, R. N. (2000). Cultivation fosters plant naturalization by reducing environmental stochasticity. *Biological Invasions*, 2(2), 111-122.
- Manning, R. B., et Holthuis, L. B. (1981). West African brachyuran crabs. *Smithsonian contributions to Zoology*.
- Marić, M., De Troch, M., Occhipinti-Ambrogi, A., et Olenin, S. (2016). Trophic interactions between indigenous and non-indigenous species in Lampedusa Island, Mediterranean Sea. *Marine environmental research*, 120, 182-190.
- Marochi, M. Z., Costa, M., Leite, R. D., Da Cruz, I. D. C., et Masunari, S. (2019). To grow or to reproduce? Sexual dimorphism and ontogenetic allometry in two Sesamidae species (Crustacea: Brachyura). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99(2), 473-486.
- Martins, J., Branco, F., Gonçalves, R., Au-Yong-Oliveira, M., Oliveira, T., Naranjo-Zolotov, M., et Cruz-Jesus, F. (2019). Assessing the success behind the use of education management information systems in higher education. *Telematics and Informatics*, 38, 182-193.
- McArdle, B. H., et Anderson, M. J. (2001). Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, 82(1), 290-297.
- Mccutchan, J. r. JH., Lewis, Jr. W. M., Kendall, C., et Mcgrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2):378-390.
- McCulloch, M., Falter, J., Trotter, J., et Montagna, P. (2012). Coral resilience to ocean acidification and global warming through pH up-regulation. *Nature Climate Change*, 2(8), 623-627.
- McKinley, D. C., Miller-Rushing, A. J., Ballard, H. L., Bonney, R., Brown, H., Cook-Patton, S. C., ... et Soukup, M. A. (2017). Citizen science can improve conservation science, natural resource management, and environmental protection. *Biological Conservation*, 208, 15-28.
- MedMPA (2004) Elaboration du plan de gestion de la partie marine du Parc National de Zembra et Zembretta (Tunisie), Projet Régional pour le développement d'aires protégées marines et côtières dans la région Méditerranéenne (Projet MedMPA), Rapport global des travaux de prospection marine.

- Menail, A. A., Rachedi, M., et Derbal, F. (2019). New locality records and morphological characterization of the invasive crab population *Percnon gibbesi* (decapoda: grapsoidae) in the extreme west of the gulf of annaba (algeria). *Vie et milieu-life and environment*, 69(2-3), 169-175.
- Menconi, M., Benedetti-Cecchi, L., et Cinelli, F. (1999). Spatial and temporal variability in the distribution of algae and invertebrates on rocky shores in the northwest Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 233(1), 1-23.
- Millot, F., Robert, A., Bertrand, Y., Mechinaud, F., Laureys, G., Ferster, A., ... et Otten, J. (1997). Cutaneous involvement in children with acute lymphoblastic leukemia or lymphoblastic lymphoma. *Pediatrics*, 100(1), 60-64.
- Millot, C. (1999). Circulation in the western Mediterranean Sea. *Journal of Marine Systems*, 20(1-4), 423-442.
- Millot, C. (1987). The circulation of the Levantine Intermediate Water in the Algerian basin. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 92(C8), 8265-8276.
- Mora, C., et Sale, P. F. (2011). Ongoing global biodiversity loss and the need to move beyond protected areas: a review of the technical and practical shortcomings of protected areas on land and sea. *Marine ecology progress series*, 434, 251-266.
- Moranta, J., Stefanescu, C., Massutí, E., Morales-Nin, B., et Lloris, D. (1998). Fish community structure and depth-related trends on the continental slope of the Balearic Islands (Algerian basin, western Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 171, 247-259.
- Morrison, D. (1988). Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. *Ecology*, 69(5), 1367-1382.
- Morgan, S. G. (1989). Adaptive significance of spination in estuarine crab zoeae. *Ecology*, 70(2), 464-482.
- Mori, M., et Vacchi, M. (2002). On a new occurrence of the alien flat crab, *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards), in the southern Sicily (Central Mediterranean Sea) (Crustacea, Brachyura, Grapsidae). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale "Giacomo Doria"*, 114, 295-302.
- Molnar, J. L., Gamboa, R. L., Revenga, C., et Spalding, M. D. (2008). Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(9), 485-492.
- Mooney, H. A., Hobbs, R. J. (2000). Invasive species in a changing world (No. 577.18 I-62i). Washington US: *Island Press*.
- Müller, C. (2001). Erstnachweis der flachkrabbe *Percnon gibbesi* (crustacea: decapoda: Grapsidae) für die balearischen inseln. *Senckenbergiana Maritima*, 31(1), 83-89.
- Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., et Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429-436.

- Noël, P. (2015). Le crabe plat des oursins *Percnon gibbesi* (Milne-Edwards H., 1853). Pages 10 In: NaturelleIMNDH, (ed) Inventaire national du Patrimoine naturel.
- Noël, P., et Prouzet, A. (2017). *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853). Données d'Observations pour la Reconnaissance et l'Identification de la faune et la flore Subaquatiques. Last assessed 26/09/2019.
- Occhipinti-Ambrogi, A. (2007). Global change and marine communities: alien species and climate change. *Marine pollution bulletin*, 55(7-9), 342-352.
- Occhipinti-Ambrogi, A., et Galil, B. (2010). Marine alien species as an aspect of global change. *Advances in Oceanography and Limnology*, 1(1), 199-218.
- Ojeda, P., et Rodríguez Rivera, S. (1993). Settlement of benthic marine invertebrates.
- Ojaveer, H., Galil, B. S., Campbell, M. L., Carlton, J. T., Canning-Clode, J., Cook, E. J., ... et Ruiz, G. (2015). Classification of non-indigenous species based on their impacts: considerations for application in marine management. *PLoS biology*, 13(4), e1002130.
- Otero, M., Cebrian, E., Francour, P., Galil, B., et Savini, D. (2013). Monitoring marine invasive species in Mediterranean marine protected areas (MPAs): a strategy and practical guide for managers. *IUCN*, Malaga, 136.
- Ounifi-Ben, Rifi, M., Ghanem, R., et al. Mise à jour de la faune exotique et nouveaux enregistrements des eaux marines tunisiennes. *Mediterranean Marine Science*, 2016, vol. 17, no 1, p. 124-143.
- Owens, N. J. P. (1988). Natural variations in ^{15}N in the marine environment. *Advances in marine biology*, 24, 389-451.
- Parmesan, C., et Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37-42.
- Paula, J., et Hartnoll, R. G. (1989). The larval and post-larval development of *Percnon gibbesi* (Crustacea, Brachyura, Grapsidae) and the identity of the larval genus *Pluteocaris*. *Journal of zoology*, 218(1), 17-37.
- Peñas Torramilans, R. (2019). Fecundity and egg volume of the shore crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Decapoda : Grapsidae) in Rio Grande do Sul.
- Peñas-Torramilans, R., Horch, A. P., et Terossi, M. (2022). Reproduction of the shore crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Decapoda: Grapsidae) in the Brazilian temperate zone. *Marine Biology Research*, 18(3-4), 283-291.
- Pecl, G. T., Araújo, M. B., Bell, J. D., Blanchard, J., Bonebrake, T. C., Chen, I. C., ... et Williams, S. E. (2017). Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, 355(6332).

- Peer, N., Perissinotto, R., Miranda, N. A., et Raw, J. L. (2015). A stable isotopic study of the diet of *Potamonautes sidneyi* (Brachyura: Puotamonautidae) in two coastal lakes of the iSimangaliso Wetland Park, South Africa. *Water SA*, 41(4), 549-558.
- Pergent-Martini, C., Rico-Raimondino, V., et Pergent, G. (1994). Primary production of *Posidonia oceanica* in the Mediterranean Basin. *Marine Biology*, 120(1), 9-15.
- Peterson, B. J., et Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1):293-320.
- Phillips, D. L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A. L., Moore, J. W., Parnell, A. C., Semmens, B. X., et Ward, E. J. (2014). Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, 92(10):823-835.
- Pipitone, C., Badalamenti, F., et Sparrow, A. (2001). Contribution to the knowledge of *Percnon gibbesi* (Decapoda, Grapsidae), an exotic species spreading rapidly in Sicilian waters. *Crustaceana*, 74(10):1009-1017.
- Pipitone, C., Badalamenti, F., et Sparrow, A. (2001). Contribution to the knowledge of *Percnon gibbesi* (Decapoda, Grapsidae), an exotic species spreading rapidly in Sicilian waters. *Crustaceana*, 1009-1017.
- Pisano, A., Marullo, S., Artale, V., Falcini, F., Yang, C., Leonelli, F. E., ... et Buongiorno Nardelli, B. (2020). New evidence of mediterranean climate change and variability from sea surface temperature observations. *Remote Sensing*, 12(1), 132.
- Poloczanska, E. S., Burrows, M. T., Brown, C. J., García Molinos, J., Halpern, B. S., Hoegh-Guldberg, O., ... et Sydeman, W. J. (2016). Responses of marine organisms to climate change across oceans. *Frontiers in Marine Science*, 62.
- Por, F.D. (1978). Lessepsian migration, the flux of Red Sea biota into the Mediterranean by way of the Suez Canal. *Ecological studies*, 23 : 1-228.
- Por, F. D. (2010). Climate Optimum rejuvenates the Mediterranean marine world. *Integrative Zoology*, 5(2), 112-121.
- Post, D. M., Layman, C. A., Arrington, D. A., Takimoto, G., Quattrochi, J., et Montana, C. G. (2007). Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152(1), 179-189.
- Puccio, V., Relini, M., et Azzurro, E. (2003). Osservazioni sulla riproduzione di *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) nelle isole pelagie (Sicilia). *Biologia marina mediterranea*, 10(2):267-272.
- Puccio, V., Relini, M., Azzurro, E., et Relini, L. O. (2006). Feeding habits of *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) in the Sicily Strait. *Hydrobiologia*, 557, 79-84.
- Pratchett, M. S., McWilliam, M. J., et Riegl, B. (2020). Contrasting shifts in coral assemblages with increasing disturbances. *Coral Reefs*, 39(3), 783-793.
- Puccio, V., Relini, M., et Azzurro, E. (2003). Osservazioni sulla riproduzione di *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) nelle isole pelagie (Sicilia). *Biol Mar Mediter*, 2003(10), 267-72.

- Puccio, V., Relini, M., Azzurro, E., et Relini, L. O. (2006). Feeding habits of *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) in the Sicily Strait. In *Issues of Decapod Crustacean Biology* (pp. 79-84). Springer, Dordrecht.
- Ragkousis, M., Abdelali, N., Azzurro, E., Badreddine, A., Bariche, M., Bitar, G., ... et Zenetos, A. (2020). Nouveaux enregistrements de biodiversité méditerranéenne exotique (octobre 2020). *Mediterranean Marine Science*, 21(3), 631-652.
- Ramírez, F., Coll, M., Navarro, J., Bustamante, J., et Green, A. J. (2018). Spatial congruence between multiple stressors in the Mediterranean Sea may reduce its resilience to climate impacts. *Scientific reports*, 8(1), 1-8.
- Relini, M., Orsi, L. I. D. I. A., Puccio, V., et Azzurro, E. (2000). The exotic crab *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) (Decapoda, Grapsidae) in the Central Mediterranean. *Scientia marina*, 64(3), 337-340.
- Reusch, T. B., Ehlers, A., Hämmerli, A., et Worm, B. (2005). Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(8), 2826-2831.
- Reusch, T. B. (2014). Climate change in the oceans: evolutionary versus phenotypically plastic responses of marine animals and plants. *Evolutionary applications*, 7(1), 104-122.
- Rodríguez, M. G., Esteban, A., et Gil, J. P. (2000). Considérations sur la biologie de *Plesionika edwardsi* (Brandt, 1851) (Decapoda, Caridea, Pandalidae) à partir de captures expérimentales dans la Méditerranée occidentale espagnole. *Scientia Marina*, 64(4), 369-379.
- Rodríguez-Prieto C, Ballesteros E, Boisset F, and Afonso-Carrillo J. (2013) Guía de las macroalgas y fanerógamasmarinas del Mediterráneo occidental. *Ediciones Omega S.A.*, Barcelona.
- Roussenov, V., Stanev, E., Artale, V., et Pinardi, N. (1995). A seasonal model of the Mediterranean Sea general circulation. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 100(C7), 13515-13538.
- Rufino, M., Abelló, P., et Yule, A. B. (2004). Male and female carapace shape differences in *Liocarcinus depurator* (Decapoda, Brachyura) : an application of geometric morphometric analysis to crustaceans. *Italian Journal of Zoology*, 71(1), 79-83.
- Ruiz, G. M., Carlton, J. T., Grosholz, E. D., et Hines, A. H. (1997). Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *American zoologist*, 37(6), 621-632.
- Samson, S. A., Yokota, M., Strüssmann, C. A., et Watanabe, S. (2007). Natural diet of grapsoid crab *Plagusia dentipes* de Haan (Decapoda: Brachyura: Plagusiidae) in Tateyama Bay, Japan. *Fisheries Science*, 73(1), 171-177.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., et Molofsky, J. (2001). With KA, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand NC, McCauley DE, O'Neil P, Parker IM, Thompson JN, Weller SG. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1), 305-332.

- Sant, N., Delgado, O., Rodríguez-Prieto, C., et Ballesteros, E. (1996). The spreading of the introduced seaweed *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh in the Mediterranean Sea: testing the boat transportation hypothesis.
- Schembri, P. J., Bodilis, P., Evans, J., et Francour, P. (2010). Occurrence of barred knifejaw, *Oplegnathus fasciatus* (Actinopterygii: Perciformes: Oplegnathidae), in Malta (Central Mediterranean) with a discussion on possible modes of entry.
- Schmalfuss, H. (1976). Ökologisch-funktionsmorphologische Untersuchungen an karibischen Krabb en (Decapoda, Brachyura) I. *Percnon gibbesi* (H. Milne-Edwards, 1837) (Grapsidae, Plagusiinae). *Études sur la faune et l'environnement néotropicaux*, 11(4), 211-222.
- Sciberras, M., et Schembri, P. J. (2007). Observations on the alien crab *Percnon gibbesi* (Decapoda, Brachyura, Grapsidae) from the Maltese Islands. *Rapport Comité international en Mer Méditerranée.*, 38, p 594.
- Sciberras, M., et Schembri, P. J. (2007). A critical review of records of alien marine species from the Maltese Islands and surrounding waters (Central Mediterranean). *Mediterranean Marine Science*, 8(1), 41-66.
- Sciberras, M., et Schembri, P. J. (2008). Biology and interspecific interactions of the alien crab *Percnon gibbesi* in the Maltese Islands. *Marine Biology Research*, 4(5), 321-332.
- Schmitt, W. L. (1939). Decapod and other Crustacea collected on the Presidential Cruise of 1938. *Smithsonian Miscellaneous Collections*.
- Simberloff, D. (2000). No reserve is an island: marine reserves and non-indigenous species. *Bulletin of Marine Science*, 66(3), 567-580.
- Simberloff, D. (2008). We can eliminate invasions or live with them. Successful management projects. In *Ecological impacts of non-native invertebrates and fungi on terrestrial ecosystems* (pp. 149-157). Springer, Dordrecht.
- Simberloff, D., et Von Holle, B. (1999). Positive interactions of non-indigenous species: invasional meltdown? *Biological invasions*, 1(1), 21-32.
- Sghaier, Y. R., Zakhama-Sraieb, R., Benamer, I., et Charfi-Cheikhrouha, F. (2011). Occurrence of the seagrass *Halophila stipulacea* (Hydrocharitaceae) in the southern Mediterranean Sea. *Botanica Marina*, 54(6), 575-582.
- Sghaier, Y. R., Zakhama-Sraieb, R., et Charfi-Cheikhrouha, F. (2011). On the distribution of *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) (Crustacea, Decapoda, Plagusiidae) along the Tunisian coast. *Mediterranean Marine Science*, 12(1), 233-238.
- Shea, K., et Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology et Evolution*, 17(4), 170-176.
- Spear, D., Foxcroft, L. C., Bezuidenhout, H., et McGeoch, M. A. (2013). Human population density explains alien species richness in protected areas. *Biological Conservation*, 159, 137-147.

- Stachowicz, J. J., et Byrnes, J. E. (2006). Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. *Marine ecology progress series*, 311, 251-262.
- Stergiou, K. I., et Karpouzi, V. S. (2002). Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Reviews in fish biology and fisheries*, 11(3), 217-254.
- Streftaris, N., Zenetos, A., et Papathanassiou, E. (2005). Globalisation in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European seas. In *Oceanography and marine biology* (pp. 429-464). CRC Press.
- Streftaris, N., et Zenetos, A. (2006). Alien marine species in the Mediterranean-the 100 'Worst Invasives' and their impact. *Mediterranean Marine Science*, 7(1), 87-118.
- Stock, A., Crowder, L. B., Halpern, B. S., et Micheli, F. (2018). Uncertainty analysis and robust areas of high and low modeled human impact on the global oceans. *Conservation Biology*, 32(6), 1368-1379.
- Suaria, G., Pierucci, A., Zanello, P., Fanelli, E., Chiesa, S., et Azzurro, E. (2017). *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) and *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896) in the Ligurian Sea: two additional invasive species detections made in collaboration with local fishermen. *BioInvasions Records*, 6(2), 147-151.
- Sunny, A. R. (2017). A review on effect of global climate change on seaweed and seagrass. *communities* (Table 1), 28(29), 8.
- Swynnerton, G. H., et Worthington, E. B. (1940). Note sur la nourriture des poissons à Haweswater (Westmorland). *Le Journal of Animal Ecology*, 183-187.
- Templado, J. (2014). Future trends of Mediterranean biodiversity. In *The Mediterranean Sea* (pp. 479-498). Springer, Dordrecht.
- Teixeira, G. M., Fransozo, V., Góes, J. M., Fernandes-Góes, L. C., Hirose, G. L., Almeida, A. C., et Fransozo, A. (2017). Reproductive investment and multiple spawning evidence in the redfinger rubble crab *Eriphia gonagra* (Brachyura, Eriphioidea). *Nauplius*, 25.
- Thessalou-Legaki, M., Zenetos, A., Kambouroglou, V., Corsini-Foka, M., Kouraklis, P., Dounas, C., et Nicolaidou, A. (2006). The establishment of the invasive crab *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) (Crustacea: Decapoda: Grapsidae) in Greek waters. *Aquatic Invasions*, 1(3), 133-136.
- Thibaut T. (2018). Ecologie et valorisation chimique des macrophytes du golfe d'Annaba, Algérie. Thèse de doctorat, Aix-Marseille Université, France.
- Thieltges, D. W., Strasser, M., van Beusekom, J. E., et Reise, K. (2004). Too cold to prosper—winter mortality prevents population increase of the introduced American slipper limpet *Crepidula fornicata* in northern Europe. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 311(2), 375-391.

- Tiralongo, F., Messina, G., et Lombardo, B. M. (2021). Contrôle des espèces envahissantes : prédation du crabe exotique *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) (Malacostraca : Percnidae) par le gobie des rochers, *Gobius paganellus* Linnaeus, 1758 (Actinopterygii : Gobiidae). *Journal of Marine Science and Engineering*, 9(4), 393.
- Tlig-Zouari, S., Rabaoui, L., Fguiri, H., Diawara, M., et Hassine, O. K. B., 2010. Spatial diversity of rocky midlittoral macro-invertebrates associated with the endangered species *Patella ferruginea* (Mollusca: Gastropoda) of Tunisian coastline. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 87(2), 275-283.
- Torchin, M. E., Lafferty, K. D., et Kuris, A. M. (2001). Release from parasites as natural enemies : increased performance of a globally introduced marine crab. *Biological Invasions*, 3(4), 333-345.
- Turan, F., Ozgun, S., Sayin, S., et Ozyilmaz, G. (2015). Composition biochimique de certaines algues rouges et vertes de la baie d'Iskenderun, la côte méditerranéenne nord-est de la Turquie. *J. Mer Noire/Environnement méditerranéen*, 21, 239-249.
- Türeli, C., Miller, T. J., Gündoğdu, S., & Yeşilyurt, İ. N. (2016). Croissance et mortalité du crabe bleu (*Callinectes sapidus*) dans le nord-est de la mer Méditerranée. *Journal of FisheriesSciences.com*, 2, 55-62
- UDEKEM, D. A. C. D. (1999). Inventaire et distribution des crustacés décapodes de l'Atlantique nord-oriental, de la Méditerranée et des eaux continentales adjacentes au nord de 25 N. *Collection des Patrimoines Naturels*, 40, 1-383.
- Valle, C., Bayle Sempere, J. T., et Ramos Esplá, A. A. (2011). Aproximación multiescalar al estudio de la ictiofauna del litoral rocoso de Ceuta (España). Boletín. *Instituto Español de Oceanografía*, 19(1-4), 419-431.
- Verdura, J., Linares, C., Ballesteros, E., Coma, R., Uriz, M. J., Bensoussan, N., et Cebrian, E. (2019). Biodiversity loss in a Mediterranean ecosystem due to an extreme warming event unveils the role of an engineering gorgonian species. *Scientific reports*, 9(1), 1-11.
- Vergés, A., Steinberg, P. D., Hay, M. E., Poore, A. G., Campbell, A. H., Ballesteros, E., ... et Wilson, S. K. (2014). The tropicalization of temperate marine ecosystems: climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1789), 20140846.
- Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Josefsson, M., Genovesi, P., Gollasch, S., ... et DAISIE partners. (2010). How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(3), 135-144.
- Walther, G. R., Roques, A., Hulme, P. E., Sykes, M. T., Pyšek, P., Kühn, I., ... et Czucz, B. (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in ecology et evolution*, 24(12), 686-693.

- Warburg, M. R., Amar, K. O., Davidson, D., Sayag, L., Schwartz, Y., Tudiver, B., et Yifrach, H. (2007). Long-term study on a brachyuran crab community (Crustacea: Decapoda) inhabiting a boulder shore in the eastern Mediterranean: relative abundance. *Zoology in the Middle East*, 41(1), 71-80.
- Wardiatno, Y., Boer, M., et Fahrudin, A. (2015). Reproductive biology of the blue swimming crab *Portunus pelagicus* (Brachyura: Portunidae) in east Lampung waters, Indonesia: fecundity and reproductive potential. *Tropical life sciences research*, 26(1), 67.
- Wear, R. G., 1974. Incubation in British decapod Crustacea, and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development. *Journal of the Marine Biological Association of the United kingdom*, 54(3), 745-762.
- Wear, R. G. (1974). Incubation in British decapod Crustacea, and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development. *Journal of the Marine Biological Association of the United kingdom*, 54(3), 745-762.
- Wilson, K. A., Heck Jr, K. L., et Able, K. W. (1987). Juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, survival: an evaluation of eelgrass, *Zostera marina*, as refuge. *Fishery Bulletin*, 85(1), 53-58.
- Williams, P. A., et Murray, K. (1974). Métabolisme du benzoate et des méthylbenzoates par *Pseudomonas putida* (arvilla) mt-2: preuve de l'existence d'un plasmide TOL. *Journal of Bacteriology*, 120(1), 416-423.
- Williamson, M., et Fitter, A. (1996). The varying success of invaders. *Ecology*, 77(6), 1661-1666.
- Yamada, S. B., et Hauck, L. A. U. R. A. (2001). Field identification of the European green crab species: *Carcinus maenas* and *Carcinus aestuarii*. *Journal of Shellfish Research*, 20(3), 905-912.
- Yokes, B., et Galil, B. S. (2006). New records of alien decapods (Crustacea) from the Mediterranean coast of Turkey, with a description of a new palaemonid species. *ZOOSYSTEMA-PARIS*, 28(3), 747.
- Zenetos, A. (2010). Trend in alien's species in the Mediterranean. An answer to Galil, 2009 «Taking stock: inventory of alien species in the Mediterranean Sea». *Biological invasions*, 12(9), 3379-3381.
- Zenetos, A., GOFAS, S., Morri, C., Rosso, A., Violanti, D., Raso, J. G., ... et Ballesteros, E. (2012). Alien species in the Mediterranean Sea by 2012. A contribution to the application of European Union's Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part 2. Introduction trends and pathways. *Mediterranean marine science*, 13(2), 328-352.
- Zenetos, A., Apostolopoulos, G., et Crocetta, F. (2016). Aquaria kept marine fish species possibly released in the Mediterranean Sea: first confirmation of intentional release in the wild. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 46(3).

- Zenetos, A. (2017). Progress in Mediterranean bioinvasions two years after the Suez Canal enlargement. *Acta Adriatica: International Journal of Marine Sciences*, 58(2), 345-354.
- Zenetos, A., Gratsia, E., CARDOSO, A. C., et Tsiamis, K. (2019). Time lags in reporting of biological invasions: the case of Mediterranean Sea. *Mediterranean Marine Science*, 20(2), 469-475.
- Zenone, A., Badalamenti, F., Giacalone, V. M., Musco, L., Pipitone, C., Vega Fernández, T., et D'Anna, G. (2017). Substrate preference and settlement behaviour of the megalopa of the invasive crab *Percnon gibbesi* (Decapoda, Percnidae) in the Mediterranean Sea. *Helgoland Marine*.

ANNEXES



Seasonal trophic ecology of the invasive crab *Percnon gibbesi* (Brachyura, Plagusidae) in the southwestern mediterranean: Insights from stomach contents and stable isotope analyses

N. Bada^{a,1}, Z. Da Ros^{b,1,*}, F. Rindi^b, S. Busi^c, E. Azzurro^{d,e}, F. Derbal^a, E. Fanelli^{b,e,**,1}

^a Laboratory of Marine Bioresources, Department Marine Biology, Faculty of Sciences, Badji- Mokhtar University, Annaba, Algeria

^b Department of Life and Environmental Science, Polytechnic University of Marche, via Brecce Bianche, 60131, Ancona, Italy

^c ENEA - Italian National Agency for New Technologies, Energy and Sustainable Economic Development, Via M.M. Sole 4, 40129 Bologna, Italy

^d National Research Council - Institute for Marine Biological Resources and Biotechnologies (CNR-IRBIM), Largo Fiera della Pesca, 60125, Ancona, Italy

^e Stazione Zoologica Anton Dohrn, Villa Comunale, Naples, Italy

ARTICLE INFO

Keywords:

Bioinvasions
Mediterranean Sea
Stable isotopes
Stomach contents
Food webs
Seasonal trophic ecology

ABSTRACT

The invasive sally lightfoot crab *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) has spread among the coasts of the Mediterranean Sea, including the coasts of Annaba Gulf (Algeria). Investigating the trophic position of the species and looking for the seasonal variations in the diet of this alien decapod was the aim of this study. To do this, samples of *P. gibbesi* were collected along Annaba coasts within a year. The traditional stomach content analysis (SCA) was integrated to the stable isotope analysis (SIA) of nitrogen and carbon to provide a comprehensive evaluation of the feeding ecology of *P. gibbesi*, and its within-year variability. Results highlighted, for the first time, significant seasonal variation in *P. gibbesi* diet, improving our understanding of its trophic plasticity and potential dietary overlaps with other herbivore species. Its feeding plasticity is an asset in the successful expansion of its distribution. Relating its diet composition through the different seasons with the interactions with native herbivores will be essential to fully appreciate the impact of the spread of *P. gibbesi* in the Mediterranean Sea.

1. Introduction

Being considered the world's most invaded sea (Edelist et al., 2013; Giakoumi et al., 2019), the Mediterranean region is increasingly explored as a field where to study biological and ecological aspects of marine bioinvasions (Azzurro et al., 2007; Coll et al., 2010; Fanelli et al., 2013, 2015). Successful Mediterranean invaders encompass several taxa among macroalgae, fish and invertebrates (Zenetos and Galanidi, 2020) including several decapod crustaceans (Galil et al., 2002; Galil, 2011) such as the sally lightfoot crab *Percnon gibbesi* (Milne Edwards, 1853), one of the most abundant invaders of this sea (Katsanevakis et al., 2020).

Percnon gibbesi is naturally distributed along both the Atlantic and Pacific coasts, from Chile to California in the Pacific Ocean and from Florida to Brazil in the Atlantic (Manning and Holthuis, 1981). It was firstly recorded in the Mediterranean in Linosa island in 1999 (Relini

et al., 2000), with occurrences progressively reported from all Mediterranean countries (See Katsanevakis et al., 2011; Suaria et al., 2017). In the Southern Mediterranean, *P. gibbesi* was recorded from Tunisian coasts in 2004 (MedMPA 2004; Sghaier et al., 2011) and progressively expanded eastwards along the North African rim colonizing both the west (Lamouti and Bachari, 2011) and the east coast of Algeria (Katsanevakis et al., 2011; Menail et al., 2019) including the coast of Annaba Gulf (Bada and Derbal, 2018a; Menail et al., 2019), where it rapidly became the most abundant brachyuran species (Bada and Derbal, 2018b).

Soon after its first Mediterranean detection, *P. gibbesi* reached very high densities in its invaded domain, up to 3 individuals m⁻² as reported in Mallorca (Western Mediterranean Sea) (Deudero et al., 2005), being established in the trophic network of the hosting community (Tiralongo et al., 2021). Noteworthy the abundance levels of this crab are much

* Corresponding author. Department of Life and Environmental Science, Polytechnic University of Marche, Ancona, Italy

** Corresponding author. Department of Life and Environmental Science, Polytechnic University of Marche, Ancona, Italy

E-mail addresses: z.daros@pm.univpm.it (Z. Da Ros), e.fanelli@univpm.it (E. Fanelli).

¹ these authors equally contributed to the work.

higher than the ones reported for the most common native brachyurans inhabiting the supralittoral, mesolittoral and infralittoral zone, such as *Eriphia verrucosa* (Forskål, 1775) and *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius, 1787), which are listed with average densities of 0.05 ind. m⁻² and 0.4 ind. m⁻², respectively (Flores and Paula, 2001).

Studying the feeding behavior of invasive species, such as *P. gibbesi*, is one of the most important steps to understand their ecological role and impacts on the receiving community and ecosystem (Jackson et al., 2012). The feeding behavior of brachyuran crabs is traditionally approached using conventional methods of stomach contents analysis (SCA) (Cannicci et al., 2004; Puccio et al., 2006; Samson et al., 2007; Domingos et al., 2008; Chartosia et al., 2010) but in the last decades, stable isotopes analyses (SIA) have added an important contribution to investigate with more detail the position of these species within their trophic network (Bucci et al., 2007; Peer et al., 2015; Guerao et al., 2016; Marić et al., 2016; Careddu et al., 2017; Kiskaddon et al., 2019). Preliminary results on the trophic ecology of *P. gibbesi* from the Sicily channel, based on SCA, revealed that filamentous and calcareous algae, corticated macrophytes, and a smaller number of foliose algae made up the bulk of its diet (Puccio et al., 2006). Deudero et al. (2005) also reported opportunistic feeding on algae, hermit crabs and polychaetes. Moreover, SCA of *P. gibbesi* from northwest Sicily revealed an omnivorous feeding based on animals remains (43.2%) (Cannicci et al., 2004), while in Maltese waters, this species seemed to feed using a combination of microphagy and macrophagy (Sciberras and Schembri, 2008). The ability of this crab to easily adapt to different ecosystems (Pipitone et al., 2001; Puccio et al., 2006; Katsanevakis et al., 2011), its long reproductive period and high fertility (Fanelli and Azzurro, 2004; Sciberras and Schembri, 2008) and long planktotrophic larval development (Pipitone et al., 2001; Paula and Hartnoll, 2009), associated with other favourable local environmental (such as warm seawater temperature, Pipitone et al., 2001) and ecological features, i.e. absence of potential competitors and availability of unoccupied niches (Cannicci et al., 2004; Fanelli and Azzurro, 2004), may be listed among the factors that mostly contribute to the great success of this invasion. Nevertheless, despite the effort made so far to investigate the trophic habits of *P. gibbesi*, SIA and SCA approaches have been never integrated to investigate seasonal variations of the trophic ecology of this species in its invaded domain. Moreover, specific trophic information from the Southwestern Mediterranean is currently not available.

Here we aim at filling this gap, providing information on the feeding ecology of *P. gibbesi* in Algerian waters and looking for seasonal variation in the trophic web of the species. SCA reflects the diet of a species for a short period of time and space (i.e., food ingested) (Hyslop, 1980) and severely neglects certain types of dietary materials, such as very small algae which are rapidly digested. SIA instead is used to give time-integrated information on food relationships, being less subject to temporal bias (Fanelli et al., 2010) and providing an indication of the origin and transformations of organic matter (i.e., food assimilated) (Peterson and Fry, 1987; Layman et al., 2007; Newsome et al., 2007). The $\delta^{15}\text{N}$ in tissues of consumers is typically enriched by 2–3‰ relative to their prey, so that $\delta^{15}\text{N}$ data have been used to estimate the trophic levels of organisms (Owens, 1988). In contrast, tissues tend to be rather weakly enriched in $\delta^{13}\text{C}$ at progressively higher trophic levels (less than 1‰: DeNiro and Epstein, 1978) and $\delta^{13}\text{C}$ may thus act as a useful indicator of primary organic carbon sources of an animal's diet. SCA can, however, provide information on diets of consumers that feed on a wide diversity of items that may be difficult to identify with SIA results alone (Layman et al., 2005). For SIA, results depend also on the way in which the selected tissue assimilates the food. To better investigate *P. gibbesi* trophic ecology, we integrated SCA and SIA on nitrogen and carbon (Layman et al., 2005).

Thus, the specific objectives of this study are: (i) to analyse the trophic ecology of *P. gibbesi* in Algerian waters, (ii) to detect possible seasonal variations in its feeding habits and finally (iii) to assess the niche width of the species according to season.

2. Materials and methods

2.1. Study area and sampling

A total of 105 specimens of *P. gibbesi* were collected in the intertidal zone (0–2 m of depth) of the Annaba Gulf (Northeastern Algeria). Field sampling was concentrated in one single location at Cap de Garde (36°58'04.66"N - 7°47'28.01"E, Fig. 1), which is characterised by the presence of cracks, faults, rift and other anfractuosités of the rocky bottoms (Menail et al., 2019). The crabs were manually caught by free diving, between 8:00 am and 12:00 pm local time, and immediately stored in a freezer at -20 °C, until laboratory analyses. Samples were collected in each season (crabs per season = 26 ± 2.87 SD) between January and December 2016.

2.2. Stomach contents analysis (SCA)

The stomach content of the 105 collected specimens were analyzed for SCA. For each treated individual, we collected the following data: carapace length CL (mm), carapace width CW (mm) and total weight WW (g). Each stomach was removed from the animals and weighed with the contents (stomach weight or SW, expressed in g). Then, each stomach was carefully emptied, and the contents were collected in Petri dishes. Each stomach wall was weighed, and the wet weight of the stomach contents (expressed in g) was obtained by subtracting the weight of the stomach wall from SW. Stomach contents were analyzed under a light microscope (Leica ICC50 equipped with a Leica ICC50 W Microsoft Camera) and the ingested items were identified to the lowest taxonomic level as possible. The volumetric contribution of each item was obtained using the points' method (Swynnerton and Worthington, 1940) with which each food category ('very common', 'common', 'frequent', 'rare', etc.) on the basis of rough counts and judgement by eye is awarded with some points that are proportional to its estimated contribution to stomach volume (expressed as a percentage). In order to know whether the number of stomachs examined by seasons was sufficient, a cumulative trophic curve was built (measured by the Shannon H' diversity index) and compared to the cumulative number of stomachs analyzed (Ferry and Cailliet, 1996). The logistic curve and the linear regression were then calculated, and the respective quality of the adjustment coefficients (R^2) were estimated. The sample size was considered sufficient when the R^2 of the logistic curve was greater than the R^2 of the linear regression (Fanelli et al., 2009). Then, the fullness percentage was calculated for each specimen (weight of stomach contents/crab weight × 100). Moreover, the traditional trophic indices were estimated: (1) percentage of frequency of occurrence (%F) and (2) percentage of weight (%W) (Hyslop, 1980).



Fig. 1. Study area and sampling location (★) in Annaba Gulf (Northeast, Algeria).

2.3. Stable isotope analysis (SIA)

For SIA, a minimum of 8 individuals of *P. gibbesi* (4 males and 4 females) and up to 18, were analysed per season (summer, autumn, spring, winter), selecting specimens of similar CL (CL ranged from 18.46 to 22.81 mm, with no statistical differences, as verified with an ANOVA test, $p > 0.05$), in order to avoid potential bias due to changes in isotopic signatures by size, thus misleading the results interpretation. Muscles from chelae were dissected and oven-dried at 60 °C for 24 h, homogenized and powdered with a grinder. A minimum of 0.5 mg (up to 1.2 mg) from each powdered sample was then weighed and put into tin capsules (Elemental Microanalysis Tin Capsules Pressed, Standard Weight 5 × 3.5 mm) (Fanelli et al., 2011). Stable isotope measurements of *P. gibbesi* and its potential food sources were carried out by an Isotope ratio mass spectrometry (ANCA-GLS 20-20 series IRMS, SERCON). The standards used for the determination of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values were USGS40 isotopic reference material (L-Glutamic acid, n°294, U.S. Geological Survey, Reston, Virginia) and caffeine (IAEA-600). Lipids were not extracted from samples and a correction equation was applied to $\delta^{13}\text{C}$ values, by using the relationship between C:N ratios and the $\delta^{13}\text{C}$ signatures according to Post et al. (2007): $\delta^{13}\text{C}_{\text{corrected}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{untreated}} - 3.32 + 0.99 \times \text{C:N}_{\text{bulk}}$.

If significant differences occurred between untreated $\delta^{13}\text{C}$ and corrected $\delta^{13}\text{C}$ and (according to Student t-test), corrected $\delta^{13}\text{C}$ was used for the following analyses.

Additionally, once obtained the SCA results, 9 species (*Amphiroa rigida*, *Ellisolandia elongata*, *Flabella petiolata*, *Halimeda tuna*, *Halopteris scoparia*, *Jania longifurca*, *Peyssonellia squamaria*, *Pterocladia capillacea*, *Posidonia oceanica*) were selected among the main taxa found in *P. gibbesi* stomachs. Between January and December 2016, specimens of these main algal and plant species were collected fresh from the field in the study area and rinsed with deionized water. Subsequently, the collected macroalgae and one seagrass (*Posidonia oceanica*) were cleaned from epiphytes gently scraping the leaves with a blade (Dauby and Poulicek, 1995) and frozen at −20 °C. To prepare samples for SIA, four replicates (0.5 mg, 1 mg, 2 mg, 3 mg) of each of the selected food items were weighed and placed into tin capsules. Depending on %N, it is not always possible to detect $\delta^{15}\text{N}$ values with 0.5–1 mg of plants (algae or seagrasses, Fanelli et al., 2013). Calcareous algae were decalcified by adding 0.1 M HCl (Sigma-Aldrich, CAS Number 7647-01-0) in order to remove inorganic carbonates, then the samples were oven-dried, and the same protocol described above was followed. For *Laurencia* sp., due to the small amount of material available and the difficult taxonomy, an identification at species level could not be obtained. For this reason, we chose to use as reference the isotopic values presented by Marić et al. (2016), although it cannot be confirmed that the species was the same as the species investigated by these authors.

2.4. Data treatment

2.4.1. Analysis of SCA data

First, differences in % of fullness and H' index among seasons were tested by one-way univariate PERMANOVA (Permutational Multivariate Analysis of Variance; Anderson et al., 2008), on the Euclidean distance of fullness and H' matrix, respectively. The statistical design was based on one fixed factor 'season' with four levels (spring, summer, autumn and winter). Then a PERMANOVA test was carried out on a modified Gower resemblance matrix of fourth root transformed biomass food source data, to detect significant differences of *P. gibbesi* diets among seasons, using the same statistical design described for univariate analyses. This measure of resemblance was deemed the most suitable for stomach content data, which are generally skewed and contain many zeros (Cannicci et al., 2007; Anderson et al., 2008). Both univariate and multivariate PERMANOVA tests were run under an unrestricted permutation of raw data with 9999 permutations (Anderson, 2001). Additionally, when significant differences were found, a pair-wise test was

carried out to identify the source of variation. A CAP analysis (Canonical Analysis of Principal coordinates; Anderson and Willis 2003) was also carried out to visualize the separation of samples as function of season. SIMPER analysis (Clarke and Warwick, 2001) was then applied to stomach contents data to determine the most typical food sources for each season.

Multivariate statistical analyses were conducted using PRIMER6 & PERMANOVA+ (Clarke and Warwick, 2001; Anderson et al., 2008). Student t-test was carried out using PAST 4.04 (Hammer et al., 2001).

2.4.2. Analysis of SIA data and mixing models

First, a PERMANOVA test was run on a two-way crossed design taking into account sex and season as fixed factor, on the Euclidean resemblance matrix of untransformed isotopic data. The same design was used to test difference of each variable ($\delta^{15}\text{N}$ or $\delta^{13}\text{C}$) separately.

A Bayesian model in SIAR 4.1.1 (Stable Isotope Analysis in R) (Parnell and Jackson, 2013) was ran to estimate the potential food sources for *P. gibbesi* under the software R 3.5.3 (R Development Core Team 2009). Before running the model, the isotopic values of the sources and crabs were plotted, applying the correct trophic enrichment factors (TEFs) to potential sources to build a mixing polygon (Phillips et al., 2014). Based on this species diet of grazing (Hill, 1979), and an assumed enrichment of C isotopes, we used a trophic enrichment factor (TEF) for crabs of $1.3\text{‰} \pm 0.3\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $2.2 \pm 0.3\text{‰}$ for $\delta^{15}\text{N}$ (McCutchan et al., 2003). These TEF values were selected as, according to McCutchan et al., 2003, the first was the best estimate of $\Delta\delta^{13}\text{C}$ for consumers analysed as muscle tissue, while the second is the $\Delta\delta^{15}\text{N}$ specifically estimated for consumers raised on plant or algal diets. The sources used in the mixing model were selected among those highlighted as dominant in SCA results (see Table 3 and Table A1 in supplementary material), and that allowed to construct the best mixing plot (Jackson et al., 2011; Phillips et al., 2014). *Laurencia* sp., *P. oceanica*, *J. longifurca* and *H. scoparia* were used for running SIAR model.

The SIBER package (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R 3.5.3) (Jackson et al., 2011) was then used to calculate TA and SEA_C (respectively, Total Convex Hull Area and Standard Ellipse Areas corrected for small sample size) (Layman et al., 2007) and standard ellipse areas (p interval = 0.40 in order to encompass the 40% of our data, as proposed by Jackson et al., 2011) for the different communities (we divided the analysed specimens of *P. gibbesi* into four different groups, each of which corresponds to a different season).

3. Results

3.1. Seasonal variations in diet composition based on SCA

Specimens of *P. gibbesi* analyzed for this study had a mean CL of 19.86 mm $\pm$ 7.12 (SD), mean CW of 21.97 mm $\pm$ 7.14 (SD) and mean WW of 3.78 g $\pm$ 3.89 (SD) (Table 1).

The stomach fullness did not vary significantly among the different seasons (one-way univariate PERMANOVA: $F_{1,104} = 0.96$; $P > 0.05$) and ranged between 1.75 (± 0.93) in spring and 3.2 (± 0.85) in winter.

A total of 20 different plant and algal taxa could be identified at species or genus level by SCA (Table A1). Five additional algal taxa could only be identified at higher taxonomic levels (phylum, order, family); remains of animals could be identified only at the level of class or phylum. Algal and plant food items were dominant in the diet, representing on average 95.2% of the material ingested.

Overall, the main food sources in terms of %F were the coralline red alga *Ellisolandia elongata* (17%), followed by the filamentous brown *Halopteris scoparia* (12%), the coralline *Jania longifurca* (10%) and the seagrass *Posidonia oceanica* (9%). All other contents (fragments of other algae, remains of animals and other materials) had lower frequencies of occurrence varying between 0.02% and 6%. Such percentages varied across seasons, being *H. scoparia* dominant in spring (25%), *E. elongata* in summer (31%) and *P. oceanica* in autumn (17%) and winter (12%)

Table 1

Mean, minimum and maximum carapace length (CL), carapace width (CW) and wet weight (WW) by season of specimens analysed from Annaba gulf.

	CL (mm)		CW (mm)		WW (g)	
	mean	(min-max)	mean	(min-max)	mean	(min-max)
Males						
Spring	19.73	(10.9–32.5)	21.82	(13.4–34)	2.46	(0.57–9.13)
Summer	22.38	(12–32)	24.46	(14–34)	6.21	(0.8–18.85)
Autumn	15.15	(7.8–32.1)	17.31	(9.9–34.3)	2.54	(0.32–11.45)
Winter	16.83	(10.6–27)	19.08	(12.5–29.1)	1.89	(0.59–4.11)
Females						
Spring	20.17	(10.3–30.6)	21.75	(11.9–32.9)	2.67	(0.91–5.67)
Summer	24.69	(12–31.5)	27	(14–33)	7.33	(0.24–14.47)
Autumn	24.02	(10.7–33.1)	26.18	(12.8–35.3)	4.87	(0.71–9.89)
Winter	16.89	(10.1–25.6)	19.09	(12.5–28)	1.93	(0.27–3.82)
All						
Spring	19.92	(10.3–32.5)	21.79	(11.9–34)	2.55	(0.57–9.13)
Summer	23.7	(12–32)	25.91	(14–34)	6.85	(0.24–18.85)
Autumn	18.32	(7.8–33.1)	20.48	(9.9–35.3)	3.37	(0.32–11.45)
Winter	16.86	(10.1–27)	19.09	(12.5–29.1)	1.91	(0.27–4.11)

(Table A1).

The H' index varied significantly across seasons (one-way univariate PERMANOVA: $F_{1,104} = 4.07$; $P = 0.008$), showing the highest value in autumn (1.89 ± 0.61 SD) and the lowest in winter (1.73 ± 0.76 SD), with H' values in spring and summer being on average $1.81 (\pm 0.49)$ and $1.83 (\pm 0.61)$, respectively. According to pair-wise tests, the trophic diversity differed significantly only between spring and winter ($t = 2.40$; $p = 0.02$).

Overall, the diet of *P. gibbesi* significantly differed across seasons (PERMANOVA main test: pseudo- $F_{3,104} = 3.12$; $p < 0.001$). The pair-wise comparisons showed significant differences in the diet among all seasons, except for the comparison winter vs autumn (Table 2).

The CAP analysis showed a clear separation of samples of spring and summer from those of autumn and winter along the first axis (Fig. 2).

Only a few species characterized the diet of *P. gibbesi* in each season (Table 3a), with *H. scoparia* and *E. elongata* dominant in spring, and *E. elongata* and other corallines in summer, while *P. oceanica* was the species that most contributed to similarity among *P. gibbesi* specimens' diet in autumn and winter. Concerning the dissimilarities between the diets of *P. gibbesi* in pairs of consecutive seasons, comparing spring and summer the dissimilarity was 69.01%, with *E. elongata* that contributed to the dissimilarity for the 8.07% followed by *H. scoparia* (that contributed for the 7.84% to the dissimilarity) (Table 3b). Comparing summer and autumn, the dissimilarity was 70.02%, with the major contribute given by *E. elongata* (8.13%). The comparison between the composition of the diet of *P. gibbesi* in autumn and in winter showed a dissimilarity of 66.56%, with the main contributions to this difference given by *Herposiphonia secunda* (6.31%), *H. scoparia* (6.27%), *E. elongata* (6.07%) and *J. longifurca* (6.05%), while the comparison between winter

Table 2

Results of the PERMANOVA main test (a) and of the pairwise comparisons (b) carried out on stomachs contents data by season. df = degrees of freedom; MS = mean square; Pseudo-F = statistic F; t = statistic t for pairwise comparisons; p = probability level; ** = $p \leq 0.01$; *** = $p \leq 0.001$; n.s. = not significant.

a)				
Source	df	MS	Pseudo-F	p
Seasons	3	6839	3.12	***
Residual	101	2.21	21.90	n.s.
Total	104	2.42		
b)				
groups		t		p
Spring vs. Summer		1.61		**
Summer vs. Autumn		1.88		***
Autumn vs. Winter		1.07		n.s.
Winter vs. Spring		2.13		***

and spring showed a dissimilarity of the 71.37% due mainly to the contributions of *H. scoparia* (7.47%) and of *P. oceanica* (7.01%).

3.2. Seasonal changes in trophic level and food sources based on SIA results

3.2.1. Overall isotopic composition

In females, $\delta^{15}\text{N}$ values ranged from 4.96‰ (± 0.72 SD) in specimens collected in spring to 6.09‰ (± 0.33) in specimens from winter (Table 4). Overall, t-test showed significant differences ($t = 19.79$, $df = 62$, $p < 0.001$) between uncorrected $\delta^{13}\text{C}$ values and corrected $\delta^{13}\text{C}$ values for lipid content (indicated as $\delta^{13}\text{C}'$, see Table 4), thus the last were used for further analyses. $\delta^{13}\text{C}'$ values varied from -17.29‰ (± 0.67 SD) in specimens collected in winter to -15.65‰ (± 0.65 SD) in autumn (Table 4). $\delta^{15}\text{N}$ values of males ranged from 4.46‰ (± 0.59 SD) in specimens collected in autumn to 5.68‰ (± 1.32) in specimens from summer (Table 4). $\delta^{13}\text{C}'$ values varied from -16.44‰ (± 0.65 SD) in specimens collected in winter to -15.30‰ (± 0.65 SD) in spring (Table 4).

Both multivariate and univariate PERMANOVA tests showed significant differences in the isotopic composition of *P. gibbesi* as function of season and for the interaction “season*sex”, with significant differences between autumn and winter and winter and spring both for the bivariate and the univariate matrices (Table 5). Significant differences between males and females were observed for the $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$ matrix and for $\delta^{15}\text{N}$ in the pairwise comparisons for the interaction term “season*sex” for pairs of levels of factor “sex” in autumn and winter, while for $\delta^{13}\text{C}$ significant differences were observed in summer and winter (Table 5).

The isotopic signatures of the potential food sources selected for the model, varied from 0.95‰ (± 0.97) to 6.6‰ (± 0.4) for $\delta^{15}\text{N}$ and from -20.1‰ (± 0.1) to -11.7‰ (± 0.4) for $\delta^{13}\text{C}$ (Table A2).

3.2.2. Mixing models and niche width

After plotting the isotopic composition of all potential food sources vs. that of the consumer in the mixing plot, the four algal species that allowed to build the best mixing polygon were chosen for running mixing models (Fig. 3a). SIAR model showed that, in spring, the species that mainly contributed to the isotopic composition of *P. gibbesi* were *H. scoparia* (mean 29%) and *Laurencia* sp. (mean 31%). In the other seasons the main contributors were *Laurencia* sp. and *J. longifurca*, with a variable contribution that ranged from 33 to 37% (mean values) for *Laurencia* sp. (in autumn and winter, respectively) and from 30 to 47% (mean values) for *J. longifurca* (in summer and winter, respectively) (Fig. 3b).

Standard ellipses showed that the diet of *P. gibbesi* collected in autumn has the widest isotopic variability (Fig. 4).

Additionally, the results (Table 6) indicated that the diet of crabs

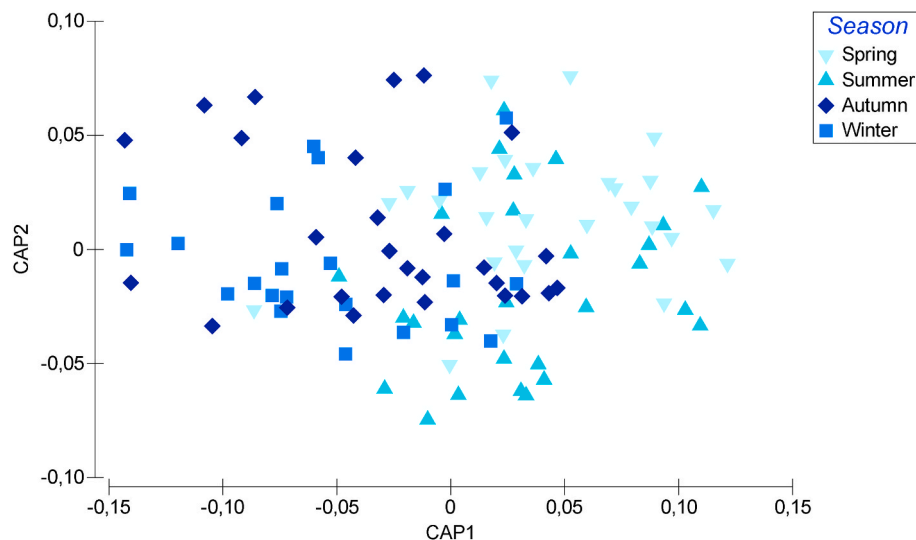


Fig. 2. CAP analysis of stomach contents data of *P. gibbesi* for factor “season”.

collected in summer had the smallest TA (TA = 2.1), followed by spring and winter (TA = 2.7 and 4, respectively) while TA in autumn was the largest (TA = 12.2).

Similarly, SEA_C varied from 2 in summer to 4.5 in autumn. However, while the SEA_C of crabs collected in spring, autumn and winter were expanded along the x-axis (pointing out to a wider $\delta^{13}\text{C}$ range), that of crabs collected in summer was stretched along the y-axis (corresponding to a greater $\delta^{15}\text{N}$ range) (Fig. 4 and Table 6).

4. Discussion

Here for the first time, we assessed seasonal variations of the *P. gibbesi* trophic ecology based on an integrated SIA and SCA approach, gaining novel info on the overall diet composition of this invader in an understudied coastal area.

4.1. Seasonal changes in *P. gibbesi* diet composition based on SCA

The high degree (%) of fullness across all seasons, indicates that in the study area *P. gibbesi* does not experience any difficulty or shortage of feeding, with a more intense feeding activity, although not significant, in colder periods (autumn and winter). Noël (2015) reported that *P. gibbesi* is rather active during the day with a peak food at dusk. The species uses its chelipeds to collect calcareous red algae, filamentous algae or the superficial microalgal film (Pipitone et al., 2001; Puccio et al., 2006). Accordingly, we collected samples in the morning, coinciding with one of the main feeding activity moments reported for the species. This is also consistent with the relatively constant values of fullness throughout the sampling period. Slight seasonal variation in feeding activity is a common pattern for herbivore species (Joern, 1979). In our study this variation could be related to the increase in nutrient load provided at the beginning of autumn by the Seybouse and Mafragh Rivers run-off (Bada N. pers. comm.), which could enhance algal growth and in turn benefit the feeding intensity of the crab during this season.

Nineteen algal species and one seagrass were identified at species or genus level by SCA, being food items largely represented by calcareous seaweeds, i.e., coralline red algae. However, while calcareous algae are more resistant to digestion, non-calcareous species, such as filamentous algae, are easier to digest and thus more likely qualitatively and quantitatively underestimated (Azzurro et al., 2007). This might be in part the reason of the remarkable absence, or very limited occurrence, of remains of some algae that are common at the shore levels inhabited by *P. gibbesi* (e.g., brown algae of the order Dictyotales, green algae of the genus *Ulva* and of the family Cladophoraceae, the red algae *Laurencia*

sp.). In the Gulf of Annaba, over the 105 examined stomachs, algal and plant sources represented on average 95.2% of the annual diet composition of *P. gibbesi* with Rhodophyta occurring most frequently (% F = 56.18%), followed by Ochrophyta (% F = 18.21%), Chlorophyta (% F = 11.8%) and Magnoliophyta (% F = 9.01%), consistently with studies from other Mediterranean areas (i.e., Balearic Sea: Müller 2001; Maltese islands: Sciberras and Schembri, 2008). The proportion of animal preys accidentally ingested by this species resulted to be negligible and mainly represented by small crustaceans, gastropods and various living and inert debris (eggs, sand and plastic). Thus, that combination of microphagy and macrophagy, previously described (Sciberras and Schembri, 2008), seemed to be mostly related to accidental ingestion of food sources other than algae and seagrasses while grazing on them. Slight differences in the proportion of algal sources in the diet were observed in specimens analysed from adjacent areas to Algeria (i.e., Pelagie Archipelago in the Sicilian channel: Puccio et al., 2006), presumably likely due to local differences in algal coverage. Indeed, the composition and abundance of benthic algae in the stomachs depends on the composition of algal communities which is affected by several biotic and abiotic factors, including grazing activities or algal-herbivore (micro- and macro-herbivores) interactions in shallow waters (Hawkins and Hartnoll, 1983; Morrison, 1988; Jenkins et al., 2005), sampling period, nature of substrate, transparency and temperature of the water, hydrodynamism, sources of pollution (domestic and industrial discharges) and also the level of nutrient enrichment of the study area (Aoussi, 2018; Gennaro et al., 2019). The combined action of all these factors has a direct influence on the diversity and abundance of coastal algal assemblages and indirectly on the diet of grazing organisms. As an example, on the northwestern coast of Sicily, Cannicci et al. (2004) found *P. gibbesi* to be mostly omnivore, with high abundance of invertebrate prey and other inert particles, such as sand and plastic in its diet, pointing to a more opportunistic feeding behavior, according to other findings from the Mediterranean (Deudero et al., 2005).

The invasive alga *Caulerpa cylindracea* represented a low contribution to the diet of *P. gibbesi* from Annaba coasts, occurring with small percentages throughout the sampling period (from 1.26% in summer to a maximum of 6.68% in spring). Noteworthy, the consumption of *C. cylindracea* has been also described in nearby regions of the Mediterranean Sea, and in Lampedusa Island, where it was reported as the most important food item for *P. gibbesi* (Marić et al., 2016), based on isotopic mixing model. According to the invasional meltdown perspective (Simberloff and Von Holle, 1999), the large availability of *C. cylindracea* could facilitate *P. gibbesi* and other invasive herbivores incorporating this alga into their diet (e.g., the rabbitfishes *Siganus*

Table 3

Results of the SIMPER analysis for a) similarity of samples within each season and b) dissimilarity of samples among contiguous pair of seasons for *Percnon gibbesi* in Algerian waters. Cut-off for low contribution at 60% for a) and at 50% for b).

a)				
Taxon	Av.Abund	Av.Sim	Contrib%	Cum.%
Spring Average similarity: 32.84%				
<i>Halopteris scoparia</i>	0.24	6.98	21.26	21.26
<i>Ellisolandia elongata</i>	0.18	4.85	14.77	36.03
<i>Jania longifurca</i>	0.17	3.96	12.05	48.08
Articulated corallinales	0.15	3.68	11.20	59.28
<i>Caulerpa cylindracea</i>	0.13	2.49	7.58	66.86
Summer Average similarity: 33.40%				
<i>Ellisolandia elongata</i>	0.31	8.45	25.31	25.31
Articulated corallinales	0.19	4.30	12.87	38.18
<i>Jania longifurca</i>	0.19	4.29	12.84	51.02
Other not coralline algae	0.16	4.26	12.74	63.76
Autumn Average similarity: 32.83%				
<i>Posidonia oceanica</i>	0.26	7.43	22.65	22.65
<i>Halopteris scoparia</i>	0.19	4.37	13.32	35.97
<i>Herposiphonia secunda</i>	0.17	3.01	9.17	45.14
Other not coralline algae	0.13	2.65	8.07	53.21
<i>Ellisolandia elongata</i>	0.15	2.57	7.82	61.03
Winter Average similarity: 34.09%				
<i>Posidonia oceanica</i>	0.24	8.28	24.30	24.30
Other not coralline algae	0.17	4.32	12.68	36.97
<i>Ellisolandia elongata</i>	0.14	2.97	8.71	45.69
<i>Herposiphonia secunda</i>	0.13	2.61	7.66	53.35
<i>Jania longifurca</i>	0.14	2.59	7.59	60.94
b)				
Taxon	Av.Abund	Av.Abund	Contrib%	Cum.%
Spring vs. Summer Average dissimilarity = 69.01%				
Spring	Summer			
<i>Ellisolandia elongata</i>	0.18	0.31	8.07	8.07
<i>Halopteris scoparia</i>	0.24	0.15	7.84	15.92
<i>Jania longifurca</i>	0.17	0.19	6.62	22.54
Articulated corallinales	0.15	0.19	6.24	28.78
<i>Laurencia</i> sp.	0.13	0.08	5.11	33.89
Other not coralline algae	0.07	0.16	5.1	38.99
<i>Caulerpa cylindracea</i>	0.13	0.05	4.95	43.93
<i>Posidonia oceanica</i>	0.08	0.13	4.94	48.87
Summer vs. Autumn Average dissimilarity = 70.02%				
Summer	Autumn			
<i>Ellisolandia elongata</i>	0.31	0.15	8.13	8.13
<i>Halopteris scoparia</i>	0.15	0.19	6.42	14.55
<i>Jania longifurca</i>	0.19	0.13	6.33	20.88
<i>Posidonia oceanica</i>	0.13	0.26	6.14	27.02
Articulated corallinales	0.19	0.12	6.07	33.09
<i>Herposiphonia secunda</i>	0.07	0.17	5.63	38.72
Other not coralline algae	0.16	0.13	4.47	43.19
<i>Cladophora</i> sp.	0.07	0.11	4.23	47.42
<i>Centroceras cf. gasparrinii</i>	0.03	0.12	4.16	51.57
Autumn vs. Winter Average dissimilarity = 66.56%				
Autumn	Winter			
<i>Herposiphonia secunda</i>	0.17	0.13	6.31	6.31
<i>Halopteris scoparia</i>	0.19	0.13	6.27	12.58
<i>Ellisolandia elongata</i>	0.15	0.14	6.07	18.65
<i>Jania longifurca</i>	0.13	0.14	6.05	24.7
<i>Centroceras cf. gasparrinii</i>	0.12	0.12	5.48	30.18
<i>Posidonia oceanica</i>	0.26	0.24	5.22	35.4
Other not coralline algae	0.13	0.17	5.13	40.52
<i>Cladophora</i> sp.	0.11	0.09	5.06	45.58
Articulated corallinales	0.12	0.09	4.75	50.33
Winter vs. Spring Average dissimilarity = 71.37%				
Winter	Spring			
<i>Halopteris scoparia</i>	0.13	0.24	7.47	7.47
<i>Posidonia oceanica</i>	0.24	0.08	7.01	14.48
<i>Jania longifurca</i>	0.14	0.17	6.28	20.75

Table 3 (continued)

a)				
Taxon	Av.Abund	Av.Sim	Contrib%	Cum.%
Spring Average similarity: 32.84%				
<i>Ellisolandia elongata</i>	0.14	0.18	5.99	26.74
<i>Laurencia</i> sp.	0.1	0.13	5.48	32.22
Articulated corallinales	0.09	0.15	5.3	37.53
Other not coralline algae	0.17	0.07	5.3	42.83
<i>Herposiphonia secunda</i>	0.13	0.07	5	47.83

luridus and *S. rivulatus* and the sea hare *Aplysia dactylomela*, Fanelli et al., 2015; Felline et al., 2017; Marić et al., 2016). Nevertheless, results of SCA reported a limited contribution of *C. cylindracea* to the diet of *P. gibbesi* in Algeria and along the four seasons, notwithstanding its high abundance in the area (Boumediene and Lofti, 2019). Limited contribution of *C. cylindracea* to the diet of *P. gibbesi* seemed to be a robust conclusion that could be extended to other areas along Algerian coasts, where both species are abundant.

Results of SCA highlighted significant seasonal variations in the diet of *P. gibbesi* between all the pairs of consecutive seasons, except for the comparison of winter vs autumn diets, with maximum dietary H' index values in autumn and the lowest in spring. Seasonal variations in the diet of herbivore species are often observed in marine herbivores due to large seasonal changes in resource availability (Airoldi et al., 1995; Menconi et al., 1999). We could note that the most algal species consumed by *P. gibbesi* are perennial and do not display a strong seasonality (Cabioc'h et al., 2006; Rodríguez-Prieto et al., 2013), however some seasonal variations of these species have been reported in the scientific literature. This is the case of *Halopteris scoparia*, one of the most common species in Mediterranean photophilic algal communities (Rodríguez-Prieto et al., 2013), mostly consumed in spring by *P. gibbesi*, probably as a result of occasional spring peaks (Ballesteros, 1993). At the same time, coralline algae such as *Ellisolandia elongata* were mostly consumed in summer, when their growth rates are higher (El Haikali et al., 2004; Egilsdottir et al., 2015; Guy-Haim et al., 2016). *Jania longifurca* was also more abundant in the summer diet, probably as consequence of a higher abundance of this species that reproduces in late spring-early summer (Bressan and Babbini, 2003). In autumn and winter, the frequent occurrence of *P. oceanica* fragments in the stomach contents of *P. gibbesi* could be related to the abundance of dead leaves of the species that accumulate in this period on Mediterranean shores (Pergent-Martini et al., 1994). A dense *P. oceanica* meadow was indeed located a few tens of meters from the sampling area, between -5 and -20 m. Such increase could be related to a more opportunistic feeding behaviour in colder seasons due to limited feeding excursions and reduction of crabs' activity as reported by Cannicci et al. (2007).

4.2. Seasonal changes in food sources of *P. gibbesi* based on SIA

Overall, the trophic level (based on $\delta^{15}\text{N}$ values) obtained for *P. gibbesi* from Algerian waters was similar to those reported from the Sicily Channel (Italy) (Marić et al., 2016). Our results for $\delta^{13}\text{C}$ values were instead lower than that reported from Lampedusa (mean $\delta^{13}\text{C} = -14.8\text{‰}$; Marić et al., 2016), confirming the use of different algal sources in the two areas, linked in turn to local differences in algal distribution/community composition. Overall, the isotopic values of *P. gibbesi* are similar to those of other herbivorous species inhabiting the shallow waters of the Sicilian channel, such as the non-native fish *Siganus luridus* (Azzurro et al., 2007).

The isotopic composition of the species, in agreement with the results based on SCA, significantly varied across seasons, with the main differences located for both isotopic signatures between autumn and winter and winter and spring. Such trends are consistent with variations in diet as stable isotopes represent an integrated measure of food assimilated, thus a delay is expected between what observed in stomach

Table 4Seasonal mean $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}$ corrected for lipid content ($\delta^{13}\text{C}'$) and C/N values ($\pm$ Standard Deviation SD) in *Percnon gibbesi* of Annaba Gulf by sex and season.

	$\delta^{15}\text{N}$ ‰	SD	$\delta^{13}\text{C}$ ‰	SD	$\delta^{13}\text{C}'$ ‰	SD	C/N	SD
Females								
spring	4.96	0.72	-15.96	0.86	-15.87	0.75	3.44	0.16
summer	5.28	0.51	-16.2	0.29	-16.23	0.41	3.33	0.12
autumn	5.51	0.94	-15.71	1.33	-15.65	1.23	3.41	0.14
winter	6.09	0.33	-17.41	0.56	-17.29	0.67	3.47	0.23
Males								
spring	5.34	0.39	-15.3	0.74	-15.3	0.65	3.35	0.15
summer	5.68	1.32	-15.15	0.29	-15.4	0.14	3.1	0.2
autumn	4.46	0.59	-16.31	1.01	-16.17	0.93	3.5	0.17
winter	5.37	0.58	-16.64	0.7	-16.44	0.65	3.55	0.17

Table 5Results of bivariate and univariate PERMANOVA main and pairwise tests carried out on the stable isotopic composition of *P. gibbesi* from the Annaba Gulf by sex and season. Pairwise are conducted on factor “season” and on the interaction term “season*sex” for pairs of level of factor “sex”. df = degrees of freedom; MS = mean square; Pseudo-F = statistic F; t = statistic t for pairwise comparisons; p = probability level; * = $p \leq 0.05$; ** = $p \leq 0.01$; *** = $p \leq 0.001$; ns = not significant.

$\delta^{15}\text{N}-\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$				$\delta^{13}\text{C}$			
main test											
Source	df	MS	Pseudo-F	Source	df	MS	Pseudo-F	Source	df	MS	Pseudo-F
season	3	7.2	6.44***	season	3	1.98	4.21**	season	3	5.22	8.05***
sex	1	3.02	2.7 ^{ns}	sex	1	0.75	1.6 ^{ns}	sex	1	2.27	3.51 ^{ns}
season*sex	3	3.54	3.17**	season*sex	3	1.74	3.7*	season*sex	3	1.8	2.78*
Residuals	51	1.12		Residuals	51	0.47		Residuals	51	0.65	
Total	58			Total	58			Total	58		
pairwise on factor season											
Groups	t			Groups	t			Groups	t		
Spring, Summer	0.86 ^{ns}			Spring, Summer	0.87 ^{ns}			Spring, Summer	0.84 ^{ns}		
Summer, Autumn	0.94 ^{ns}			Summer, Autumn	1.38 ^{ns}			Summer, Autumn	0.23 ^{ns}		
Autumn, Winter	3.49***			Autumn, Winter	3.61***			Autumn, Winter	3.43***		
Winter, Spring	4.25***			Winter, Spring	2.83**			Winter, Spring	4.93***		
pairwise on Term 'seasonxsex' for pairs of levels of factor 'sex'											
Spring	t			Spring	t			Spring	t		
F, M	1.19 ^{ns}			F, M	1.03 ^{ns}			F, M	1.28 ^{ns}		
Summer	t			Summer	t			Summer	t		
F, M	1.24 ^{ns}			F, M	0.57 ^{ns}			F, M	3.79*		
Autumn	t			Autumn	t			Autumn	t		
F, M	1.91*			F, M	2.94*			F, M	1.05 ^{ns}		
Winter	t			Winter	t			Winter	t		
F, M	3.02***			F, M	3.22**			F, M	2.89**		

contents (consumed) and what is assimilated. Such differences can be a response to both different resource availability and variations in metabolic requirements of the species during its annual life cycle. This is particularly true for females that showed the greatest $\delta^{15}\text{N}$ values in winter and the lowest in spring. As observed in other herbivorous crabs, oocyte production and vitellogenesis influence the diet being both protein and energy demanding processes and depend on the body reserves previously accumulated (Kennish, 1997). The variations of $\delta^{15}\text{N}$ contents observed in *P. gibbesi* from Annaba Gulf could be related to protein storage by females in the breeding period (Griffen, 2018) that, for this species, starts in spring (probably in April as hypothesized by Puccio et al., 2003) and lasts till the end of autumn in the Mediterranean (Puccio et al., 2003; Sciberras and Schembri, 2007).

Similarly, significant variations in $\delta^{13}\text{C}$ values occurred between autumn and winter and winter and spring, likely associated again to changes in energy requirements across seasons. In crabs, the fractionation of carbon isotopes is balanced according to metabolic requirements, growth and energy expenditure (Fantle et al., 1999). Such variations occur to meet certain biological needs, as crabs must catabolize their own lipids and proteins (Claybrook, 1983). Particularly, the $\delta^{13}\text{C}$ of *P. gibbesi* differed significantly between males and females in summer and winter. Females generally increase their selection of food resources to offset the physiological costs imposed by egg production (Cruz-Rivera and Hay, 2001).

The differences provided by SIAR in the proportions of each main food source among seasons in the diet of *P. gibbesi* indicated that spring, summer, and autumn are similar in term of food sources, with winter being characterised by the highest consumption of *Laurencia* sp. and *Jania longifurca*. Studies on the biochemical composition of strictly related species from the Mediterranean Sea (i.e., *Laurencia obtusa* and *Jania rubens*) showed that *Laurencia* and *Jania* are rich in proteins and carbohydrates, respectively (Turan et al., 2015), consistently with the increase in energy demands for growth and reproduction highlighted above. The high average abundances of *E. elongata* and *J. longifurca* in SIMPER results could be related to the fact that the claws of many algivorous Grapsidae are inefficient in manipulating foliose and leathery macrophytes (Kennish et al. 1996) while they are preferentially used to feed on filamentous and crustose algal species (Cannicci et al., 2007) that are easier to catch. In SCA results the high %W of *E. elongata*, *P. oceanica*, *J. longifurca*, *A. rigida*, *F. petiolata*, *H. tuna*, and *P. squamaria* could be related to the low digestible carbonate and cellulose compounds contained in these items that are resistant to digestion (Azzurro et al., 2007) and persist in the stomachs of the analysed crabs. SIA allowed to discriminate among these vegetable preys excluding *E. elongata* from the sources assimilated and concluding that the non-calcareous *Laurencia* sp. (that is not included among SIMPER main results, probably due to its underestimation, but contributes to the construction of the best mixing polygon) and *J. longifurca* are the two

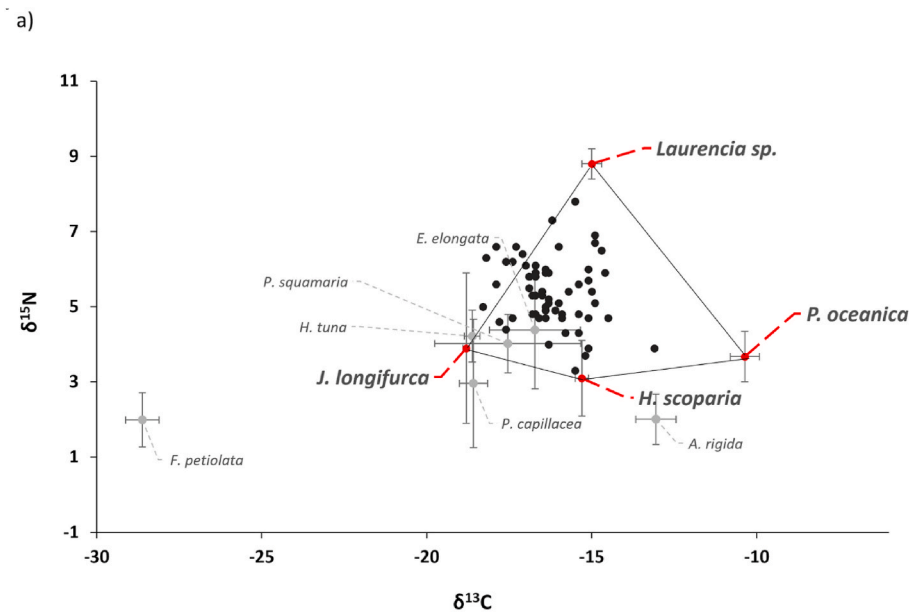


Fig. 3. a) Mixing plot of the potential food sources for *P. gibbesi*: red dots indicated mean isotopic values ($\pm$ SD) of the food sources (corrected with the TEFs) selected for the model while grey dots are the mean isotopic values ($\pm$ SD) of algal taxa (corrected with the TEFs) not used for running the model. Black dots represent the isotopic values of *P. gibbesi* samples. b) Proportions of each food source in the diet of the crabs collected in A = spring, B = summer, C = autumn, D = winter. Boxplots were obtained with stable isotope analysis mixing models. Each plot shows proportions for each food source in the specific season. Boxes indicate 50%, 75% and 95% Bayesian confidence intervals. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the Web version of this article.)

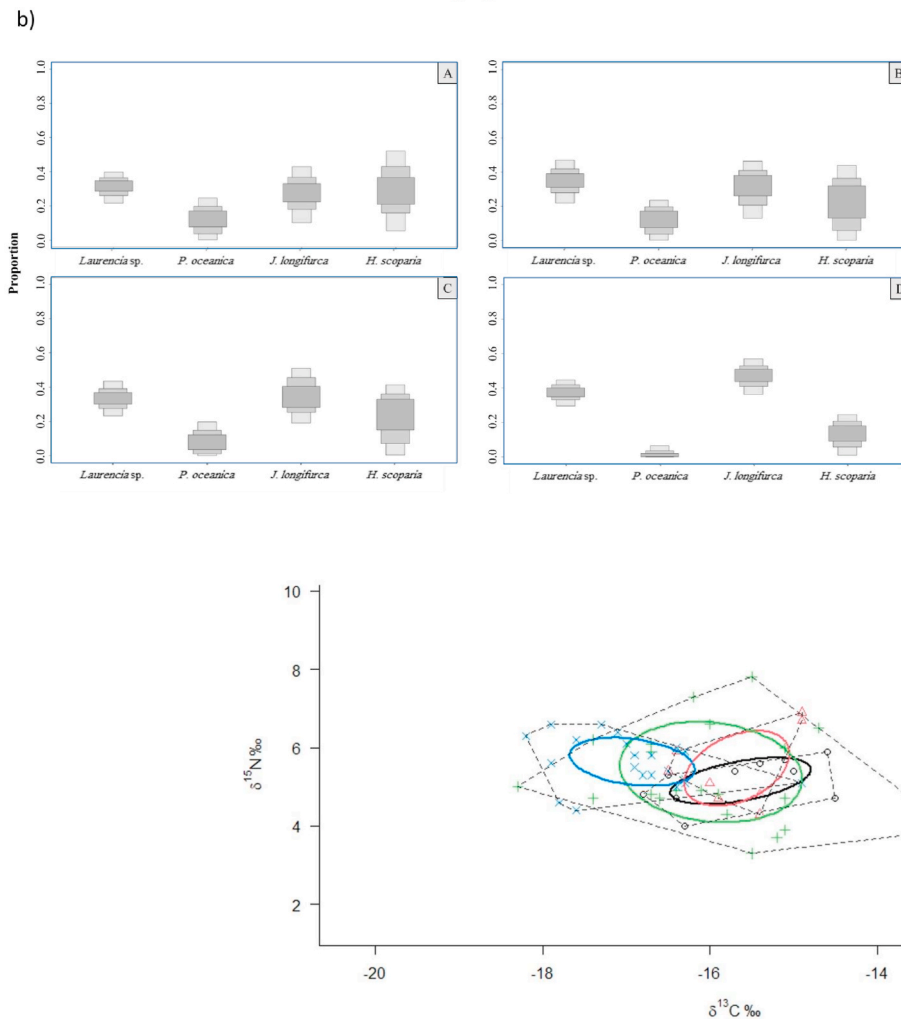


Fig. 4. $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ scatterplot with standard ellipses (p interval = 40%) corrected for small sample size (SEA_C) for *P. gibbesi* collected in Annaba Gulf, by season.

main sources in the diet of *P. gibbesi* specimens inhabiting Annaba Gulf.

According to SIBER results, in autumn *P. gibbesi* showed the widest trophic niche, i.e., a highly diversified diet while few differences existed among the other seasons. These results of SIBER were consistent with

those based on SCA and on trophic diversity values (in terms of H') confirming that autumn was characterised by the most diverse diet, with the wider TA. The same differences in the niche width niches by season was reported by Stergiou (1988) for the herbivorous non-indigenous

Table 6

Total Convex Hull Area (TA) and Standard Ellipse Areas corrected for small sample size (SEA_C) of seasonal groups of *Percnon gibbesi* in the Algerian waters.

Season	TA	SEA _C
Spring	2.7	1.5
Summer	2.1	2
Autumn	12.2	4.5
Winter	4	1.4

species *Siganus luridus* in the Mediterranean, where the greatest trophic niche was in autumn while winter and spring indicated a comparable range of consumed trophic resources, linked to the local changes in the seasonal variability of algal resources due to their life cycle. Increase in freshwater discharge and in turn in nutrients' load in autumn (Estrela et al., 2001) may explain such greater algal diversity in this season. Finally, SEA_C results suggested a more opportunistic feeding behaviour of *P. gibbesi* in autumn vs. a more specialistic feeding in winter and spring. As previously highlighted, this could be linked to both resource availability and selection of more energetic (i.e., rich in proteins or carbohydrates as for *Laurencia* and *Jania*) food sources facing growth and/or reproductive periods.

5. Conclusions

Our results confirm the great trophic adaptability of *P. gibbesi* to Mediterranean algal resources, being this feeding plasticity certainly an asset in its Mediterranean invasion. Nevertheless, the integration of the two approaches used here (i.e., SCA and SIA), provided for the first time

a comprehensive evaluation of the within-year variations of its diet in its invaded domain and allowed to define the feeding preferences of the species more precisely. Therefore, the main outcome of this work is to highlight significant diet dissimilarities between seasons, which were probably related to differences in the availability of algal resources. Considering the increasing amount of information on the trophic habits of *P. gibbesi* in its invaded domain and its variability across different areas and periods, stomach contents and stable isotope analyses served as a necessary integrated approach to provide the most accurate information on the actual resource use of the species. Such information could be effectively used to compare the diet of this successful invader with the one of other indigenous and non-indigenous herbivores, and to estimate the degree of ecological disturbance of *P. gibbesi* on the shallow benthic habitats of rocky Mediterranean shores.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

The authors would like to thank Dr Enrico Tesini, responsible of the EA-IRMS Lab of the ENEA Bologna Center of Research, Bologna. Emanuela Fanelli was supported by the Polytechnic University of Marche Research Grant (2019) for the ALIMED project (Impacts of ALien species on MEDiterranean food webs).

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105513>.

APPENDICES.

Table A.1

Overall food items ingested by *P. gibbesi* throughout the sampling period in Annaba Gulf. %F: frequency of occurrence, %W: percentage by weight.

Taxon		Spring		Summer		Autumn		Winter	
		%W	%F	%W	%F	%W	%F	%W	%F
Rhodophyta	<i>Amphiroa rigida</i>	0.61	0.61	2.81	2.87	0.34	0.34	0.14	0.14
	<i>Centroceras cf. gasparrinii</i>	3.53	3.51	0.35	0.40	5.30	5.30	6.71	6.71
	<i>Chondracanthus acicularis</i>	0.12	0.12	0.07	0.07	0.54	0.54	3.54	3.54
	<i>Ellisolandia elongata</i>	10.12	10.05	31.47	31.43	7.87	7.87	7.70	7.70
	<i>Gelidium</i> sp.	0.21	0.21	0.07	0.07	0.20	0.20	0.65	0.65
	<i>Herposiphonia secunda</i>	1.64	1.63	2.65	2.64	10.54	10.54	7.11	7.11
	<i>Jania longifurca</i>	10.90	10.83	10.82	10.81	7.78	7.78	9.37	9.37
	<i>Laurencia</i> sp.	6.62	6.58	3.78	3.77	0.62	0.62	7.82	7.82
	<i>Peyssonnelia squamaria</i>	0.59	0.59	0.09	0.09	3.34	3.34	0.48	0.48
	<i>Pterocladia capillacea</i>	0.21	0.21	0.15	0.15	0.08	0.08	2.94	2.94
	Unidentified Gelidiales	1.16	1.15	1.71	1.70	0.78	0.78	1.45	1.45
	Unidentified Rhodomelaceae	3.88	3.85	2.30	2.30	2.65	2.65	3.18	3.18
	Unidentified articulated corallines	5.83	5.80	9.75	9.74	4.54	4.54	2.85	2.85
	Unidentified red algae	1.70	1.69	2.87	2.87	3.10	3.10	6.42	6.42
Ochrophyta	<i>Dictyota</i> spp.	1.94	1.93	1.86	1.86	0.57	0.57	–	–
	<i>Halopteris scoparia</i>	25.65	25.49	10.52	10.51	8.26	8.26	7.17	7.17
	<i>Padina pavonica</i>	–	–	0.72	0.72	0.58	0.58	0.40	0.40
	<i>Sphacelaria</i> sp.	0.79	0.79	1.35	1.35	2.31	2.31	2.03	2.03
	Unidentified Sphacelariales	1.08	1.07	1.35	1.35	3.72	3.72	2.76	2.76
Chlorophyta	<i>Bryopsis pennata</i>	4.43	4.40	1.24	1.24	5.78	5.78	4.41	4.41
	<i>Caulerpa cylindracea</i>	6.72	6.68	1.26	1.26	2.21	2.21	–	–
	<i>Cladophora</i> sp.	3.16	3.14	1.75	1.75	5.48	5.48	4.60	4.60
	<i>Flabellia petiolata</i>	0.88	0.88	0.30	0.30	0.11	0.11	0.96	0.96
	<i>Halimeda tuna</i>	–	–	2.17	2.17	0.34	0.34	1.16	1.16
Magnoliophyta	<i>Posidonia oceanica</i>	3.68	3.66	3.32	3.32	16.98	16.98	12.07	12.07
Remains of animals	Foraminifera	1.48	1.47	0.83	0.83	0.48	0.48	1.02	1.02
	Rotifera	0.37	0.37	0.38	0.38	0.01	0.01	0.30	0.30

(continued on next page)

Table A.1 (continued)

Taxon		Spring		Summer		Autumn		Winter	
		%W	%F	%W	%F	%W	%F	%W	%F
	Rest of crustaceans	0.33	0.33	0.24	0.24	0.89	0.89	0.16	0.16
	Rest of gastropods	0.19	0.19	0.22	0.22	1.01	1.01	1.01	1.01
	rest isopod	0.31	0.30	0.63	0.63	0.97	0.97	-	-
	Ostracod	0.07	0.07	0.02	0.02	-	-	-	-
Other materials	Eggs	0.25	0.25	0.52	0.52	0.08	0.08	-	-
	Sand	0.85	0.85	1.17	1.18	2.04	2.04	1.43	1.44
	Plastic	0.69	0.69	1.25	1.27	0.48	0.48	0.16	0.16

Table A.2

Isotopic compositions ($\pm$ standard deviations, SD) of the potential food sources and of all the specimens of *P. gibbesi* collected for this research. The table also reports the season during which crabs were collected and their sex. Food items taxa in bold indicate those used in mixing models. *data for *Laurencia* sp. are from [Marić et al. \(2016\)](#). F = female; M = male.

Species	$\delta^{15}\text{N}$	SD	$\delta^{13}\text{C}$	SD	SEASON	SEX
<i>Amphiroa rigida</i>	-0.19	0.67	-14.35	0.61	-	-
<i>Ellisolandia elongata</i>	2.18	1.56	-18.02	1.38	-	-
<i>Flabella petiolata</i>	-0.21	0.72	-29.92	0.51	-	-
<i>Halimeda tuna</i>	2.02	0.69	-19.92	0.24	-	-
<i>Halopteris scoparia</i>	0.95	0.97	-16.62	0.24	-	-
<i>Jania longifurca</i>	1.67	1.98	-20.07	0.08	-	-
<i>Laurencia</i> sp.*	6.60	0.40	-16.30	0.30	-	-
<i>Peyssonellia squamaria</i>	1.82	0.78	-18.84	2.21	-	-
<i>Pterocladia capillacea</i>	0.76	1.71	-19.88	0.43	-	-
<i>Posidonia oceanica</i>	1.50	0.70	-11.70	0.40	-	-
<i>P. gibbesi</i>	4.80	-	-16.80	-	Spring	F
<i>P. gibbesi</i>	5.40	-	-15.70	-	Spring	F
<i>P. gibbesi</i>	4.70	-	-16.40	-	Spring	F
<i>P. gibbesi</i>	5.90	-	-14.60	-	Spring	F
<i>P. gibbesi</i>	4.00	-	-16.30	-	Spring	F
<i>P. gibbesi</i>	5.70	-	-15.10	-	Spring	M
<i>P. gibbesi</i>	5.40	-	-15.00	-	Spring	M
<i>P. gibbesi</i>	4.70	-	-14.50	-	Spring	M
<i>P. gibbesi</i>	5.60	-	-15.40	-	Spring	M
<i>P. gibbesi</i>	5.30	-	-16.50	-	Spring	M
<i>P. gibbesi</i>	5.10	-	-16.00	-	Summer	F
<i>P. gibbesi</i>	5.90	-	-16.40	-	Summer	F
<i>P. gibbesi</i>	4.70	-	-15.90	-	Summer	F
<i>P. gibbesi</i>	5.40	-	-16.50	-	Summer	F
<i>P. gibbesi</i>	6.90	-	-14.90	-	Summer	M
<i>P. gibbesi</i>	6.70	-	-14.90	-	Summer	M
<i>P. gibbesi</i>	4.80	-	-15.40	-	Summer	M
<i>P. gibbesi</i>	4.30	-	-15.40	-	Summer	M
<i>P. gibbesi</i>	3.90	-	-13.08	-	Autumn	F
<i>P. gibbesi</i>	4.32	-	-15.81	-	Autumn	F
<i>P. gibbesi</i>	4.72	-	-15.14	-	Autumn	F
<i>P. gibbesi</i>	6.54	-	-14.73	-	Autumn	F
<i>P. gibbesi</i>	6.64	-	-15.98	-	Autumn	F
<i>P. gibbesi</i>	7.28	-	-16.19	-	Autumn	F
<i>P. gibbesi</i>	7.79	-	-15.46	-	Autumn	F
<i>P. gibbesi</i>	7.80	-	-15.45	-	Autumn	F
<i>P. gibbesi</i>	5.85	-	-16.71	-	Autumn	F
<i>P. gibbesi</i>	6.21	-	-17.37	-	Autumn	F
<i>P. gibbesi</i>	5.92	-	-16.68	-	Autumn	F
<i>P. gibbesi</i>	6.07	-	-16.69	-	Autumn	F
<i>P. gibbesi</i>	6.04	-	-15.13	-	Autumn	F
<i>P. gibbesi</i>	8.20	-	-16.55	-	Autumn	M
<i>P. gibbesi</i>	4.78	-	-15.89	-	Autumn	M
<i>P. gibbesi</i>	3.87	-	-15.08	-	Autumn	M
<i>P. gibbesi</i>	3.71	-	-15.21	-	Autumn	M
<i>P. gibbesi</i>	4.87	-	-16.06	-	Autumn	M
<i>P. gibbesi</i>	3.34	-	-15.47	-	Autumn	M
<i>P. gibbesi</i>	4.91	-	-16.35	-	Autumn	M
<i>P. gibbesi</i>	4.70	-	-16.57	-	Autumn	M
<i>P. gibbesi</i>	4.79	-	-16.71	-	Autumn	M
<i>P. gibbesi</i>	4.67	-	-17.42	-	Autumn	M
<i>P. gibbesi</i>	4.99	-	-18.33	-	Autumn	M
<i>P. gibbesi</i>	6.12	-	-16.98	-	Winter	F
<i>P. gibbesi</i>	6.19	-	-17.63	-	Winter	F
<i>P. gibbesi</i>	6.30	-	-18.16	-	Winter	F
<i>P. gibbesi</i>	5.78	-	-16.90	-	Winter	F
<i>P. gibbesi</i>	6.35	-	-17.07	-	Winter	F

(continued on next page)

Table A.2 (continued)

Species	$\delta^{15}\text{N}$	SD	$\delta^{13}\text{C}$	SD	SEASON	SEX
<i>P. gibbesi</i>	5.78	-	-16.68	-	Winter	F
<i>P. gibbesi</i>	6.57	-	-17.91	-	Winter	F
<i>P. gibbesi</i>	5.65	-	-17.93	-	Winter	F
<i>P. gibbesi</i>	5.07	-	-14.87	-	Winter	M
<i>P. gibbesi</i>	5.00	-	-16.36	-	Winter	M
<i>P. gibbesi</i>	5.93	-	-16.28	-	Winter	M
<i>P. gibbesi</i>	5.36	-	-16.50	-	Winter	M
<i>P. gibbesi</i>	5.08	-	-16.33	-	Winter	M
<i>P. gibbesi</i>	5.48	-	-16.94	-	Winter	M
<i>P. gibbesi</i>	6.04	-	-16.37	-	Winter	M
<i>P. gibbesi</i>	5.84	-	-16.88	-	Winter	M
<i>P. gibbesi</i>	5.16	-	-16.26	-	Winter	M
<i>P. gibbesi</i>	5.25	-	-16.71	-	Winter	M
<i>P. gibbesi</i>	6.60	-	-17.30	-	Winter	M
<i>P. gibbesi</i>	5.30	-	-16.80	-	Winter	M
<i>P. gibbesi</i>	4.40	-	-17.56	-	Winter	M
<i>P. gibbesi</i>	4.60	-	-17.76	-	Winter	M

Author contribution statement

EF conceived the study and was in charge of overall direction and planning; NB and FD performed the sampling; NB analysed samples for SCA, supervised by EF and FR; BN prepared samples for SIA, supervised by EF and ZDR; SB analysed samples for SIA; EF, ZDR and NB wrote the original draft, with support of EA and FR; all authors discussed the results and contributed to the final manuscript.

References

- Airolidi, L., Rindi, F., Cinelli, F., 1995. Structure, seasonal dynamics and reproductive phenology of a filamentous turf assemblage on a sediment influenced, rocky subtidal shore. *Bot. Mar.* 38, 227–238. <https://doi.org/10.1515/botm.1995.38.1-6.227>.
- Anderson, M., Gorley, R.N., Clarke, K., 2008. PERMANOVA+ for Primer: Guide to Software and Statistical Methods.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26, 32–46.
- Anderson, M.J., Willis, T.J., 2003. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84 (2), 511–525. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0511:CAOPCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0511:CAOPCA]2.0.CO;2).
- Aoussi, M., 2018. Ecologie et valorisation chimique des macrophytes du golfe d'Annaba. Université Badji-Mokhtar, Annaba, Algérie.
- Azzurro, E., Fanelli, E., Mostarda, E., Catra, M., Andaloro, F., 2007. Resource partitioning among early colonizing *Siganus luridus* and native herbivorous fish in the Mediterranean: an integrated study based on gut-content analysis and stable isotope signatures. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 87, 991–998. <https://doi.org/10.1017/S0025315407056342>.
- Bada, N., Farid, D., 2018a. Biologie et écologie du crabe plat invasif, *Percnon gibbesi* (Crustacea, Percnidae) du golfe d'Annaba, Algérie. Forum on Fisheries Science on Mediterranean and Black Sea. FAO, Rome.
- Bada, N., Farid, D., 2018b. Premières données écologiques sur le crabe plat exotique et invasif, *Percnon gibbesi* (Milne Edwards, 1853) du golfe d'Annaba, Algérie. Approche écosystémique en Mer Méditerranée: Avancées et perspectives. Inat, Tunis.
- Ballesteros, E., 1993. Species composition and structure of a photophilic algal community dominated by *Halopteris scoparia* (L.) Sauvageau from the North-Western Mediterranean. *Collect. Bot.* 22, 5–24.
- Boumediene, H.K., Lotfi, B.T., 2019. First record of invasive green algae *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* in Oran Bay (Western Algeria). *Indian Journal of Geo Marine Sciences* 48 (3), 335–342.
- Bressan, G., Babbini, L., 2003. Corallinales del Mar Mediterraneo: guida alla determinazione. *Biol. Mar. Mediterr.* 10, 1–237.
- Bucci, J.P., Showers, W.J., Rebach, S., Demaster, D., Genna, B., 2007. Stable isotope analyses ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) of the trophic relationships of *Callinectes sapidus* in two North Carolina estuaries. *Estuar. Coast* 30 (6), 1049–1059. <https://doi.org/10.1007/BF02841395>.
- Cabioch, J., Floch, J.-Y., Le Toquin, A., Boudouresque, C.-F., Meinesz, A., Verlaque, M., 2006. Guide des algues des mers d'Europe. Delachaux et Niestlé SA, Paris.
- Cannici, S., Badalamenti, F., Milazzo, M., Gomei, M., Baccarella, A., Vannini, M., 2004. Unveiling the secrets of a successful invader: preliminary data on the biology and the ecology of the crab *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853). Rapports et procès verbaux des réunions-Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer 37, 326.
- Cannici, S., Gomei, M., Dahdouh-Guebas, F., Rorandelli, R., Terlizzi, A., 2007. Influence of seasonal food abundance and quality on the feeding habits of an opportunistic feeder, the intertidal crab *Pachygrapsus marmoratus*. *Mar. Biol. (Berl.)* 151 (4), 1331–1342. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0570-3>.
- Careddu, G., Calizza, E., Costantini, M.L., Rossi, L., 2017. Isotopic determination of the trophic ecology of a ubiquitous key species – the crab *Liocarcinus depurator* (Brachyura: portunidae). *Estuarine. Coastal and Shelf Science* 191, 106–114. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.04.013>.
- Chartosia, N., Kitsos, M.S., Tzomos, T.H., Mavromati, E., Koukouras, A., 2010. Diet composition of five species of crabs (Decapoda, Brachyura) that show a gradual transition from marine to terrestrial life. *Crustaceana* 83, 1181–1197. <https://doi.org/10.2307/41038629>.
- Clarke, K., Warwick, R.M., 2001. In: Clarke Kr, W.R. (Ed.), *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. Primer-E, Plymouth, UK.
- Claybrook, D.L., 1983. Nitrogen metabolism. In: Mantel, L.H. (Ed.), *The Biology of Crustacea*. Academic Press, New York, pp. 163–213.
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram, F., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C.N., Corbera, J., Dailianis, T., Danovaro, R., Estrada, M., Frogia, C., Galil, B.S., Gasol, J.M., Gertwagen, R., Gil, J., Guilhaumon, F., Kesner-Reyes, K., Kitsos, M.-S., Koukouras, A., Lampadariou, N., Laxamana, E., López-Fé De La Cuadra, C.M., Lotze, H.K., Martin, D., Mouillot, D., Oro, D., Raicevich, S., Rius-Barile, J., Saiz-Salinas, J.I., San Vicente, C., Somot, S., Templado, J., Turon, X., Vafidis, D., Villanueva, R., Voultsiadou, E., 2010. The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. *PLoS One* 5 (8), e11842. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011842>.
- Cruz-Rivera, E., Hay, M., 2001. Macroalgal traits and the feeding and fitness of an herbivorous amphipod: the roles of selectivity, mixing, and compensation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 218 <https://doi.org/10.3354/meps218249>.
- Dauby, P., Poulicek, M., 1995. Methods for removing epiphytes from seagrasses: SEM observations on treated leaves. *Aquat. Bot.* 52 (3), 217–228. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(95\)00500-5](https://doi.org/10.1016/0304-3770(95)00500-5).
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochem. Cosmochim. Acta* 42 (5), 495–506. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0).
- Deudero, S., Frau, A., Cerdà, M., Hampel, H., 2005. Distribution and densities of the decapod crab *Percnon gibbesi*, an invasive Grapsidae, in western Mediterranean waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 285, 151–156. <https://doi.org/10.3354/meps285151>.
- Domingos, S., Athié, A., Wongtschowski, C., 2008. Diet of *Chaceon ramosae* (Decapoda, Brachyura) on the southern Brazilian exclusive economic zone. *Braz. J. Oceanogr.* 56 <https://doi.org/10.1590/S1679-87592008000100006>.
- Edelist, D., Rilov, G., Golani, D., Carlton, J.T., Spanier, E., 2013. Restructuring the sea: profound shifts in the world's most invaded marine ecosystem. *Divers. Distrib.* 19 (1), 69–77. <https://doi.org/10.1111/ddi.12002>.
- Egilsdottir, H., Olafsson, J., Martin, S., 2015. Photosynthesis and calcification in the articulated coralline alga *Ellisolandia elongata* (Corallinales, Rhodophyta) from intertidal rock pools. *Eur. J. Phycol.* 51 (1), 59–70. <https://doi.org/10.1080/09670262.2015.1101165>.
- El Haikali, B., Bensoussan, N., Romano, J.C., Bousquet, V., 2004. Estimation of photosynthesis and calcification rates of *Corallina elongata* Ellis and Solander, 1786, by measurements of dissolved oxygen, pH and total alkalinity. *Sci. Mar.* 68, 45–56.
- Estrela, T., Menéndez, M., Dimas, M., Marcuello, C., Rees, G., Cole, G., Weber, K., Grath, J., Leonard, J., Ovesen, N.B., Fehér, J., Consult, V., 2001. Extreme Hydrological Events: Floods and Droughts. EEA, Copenhagen.
- Fanelli, E., Azzurro, E., 2004. Notes on the biology of *Percnon gibbesi* (Brachyura, grapsidae) in the central Mediterranean Sea. *Rapp. Proces Verbaux Reunions - Comm. Int. pour Explor. Sci. Mer Mediterr.* 37, 519.

- Fanelli, E., Azzurro, E., Bariche, M., Cartes, J.E., Maynou, F., 2015. Depicting the novel Eastern Mediterranean food web: a stable isotopes study following Lessepsian fish invasion. *Biol. Invasions* 17 (7), 2163–2178. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0868-5>.
- Fanelli, E., Azzurro, E., Bariche, M., Maynou, F., 2013. A new food web in the eastern Mediterranean after Lessepsian fish invasion: insights from stable isotopes analysis.
- Fanelli, E., Badalamenti, F., D'anna, G., Pipitone, C., 2009. Diet and trophic level of scaldfish *Arnoglossus laterna* in the southern Tyrrhenian Sea (western Mediterranean): contrasting trawled versus untrawled areas. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 89 (4), 817–828. <https://doi.org/10.1017/S0025315409000137>.
- Fanelli, E., Cartes, J., Badalamenti, F., D'anna, G., Pipitone, C., Azzurro, E., Rumolo, P., Sprovieri, M., 2011. Meso-scale variability of coastal suprabenthic communities in the southern Tyrrhenian Sea (western Mediterranean). *Estuar. Coast Shelf Sci.* 91 <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.10.026>.
- Fanelli, E., Cartes, J.E., Papiol, V., Rumolo, P., Sprovieri, M., 2010. Effects of preservation on the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of deep sea macrofauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 395 (1–2), 93–97. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.08.020>.
- Fantle, M.S., Dittel, A.I., Schwalm, S.M., Epifanio, C.E., Fogel, M.L., 1999. A food web analysis of the juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids. *Oecologia* 120 (3), 416–426. <https://doi.org/10.1007/s004420050874>.
- Felline, S., Mollo, E., Cutignano, A., Grauso, L., Andaloro, F., Castriota, L., Consoli, P., Falautano, M., Sinopoli, M., Terlizzi, A., 2017. Preliminary observations of caulerpin accumulation from the invasive *Caulerpa cylindracea* in native Mediterranean fish species. *Aquat. Biol.* 26, 27–31. <https://doi.org/10.3354/ab00671>.
- Ferry, L., Cailliet, G., 1996. Sample size and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly. *Feeding, ecology and nutrition in fish* 71–80.
- Flores, A., Paula, J., 2001. Intertidal distribution and species composition of brachyuran crabs at two rocky shores in Central Portugal. *Hydrobiologia* 449, 171–177. <https://doi.org/10.1023/A:1017573927565>.
- Galil, B., Frogia, C., Noël, P., 2002. CIESM Atlas of exotic species in the Mediterranean. In: *Crustaceans: Decapods and Stomatopods*, 2.
- Galil, B.S., 2011. The alien crustaceans in the Mediterranean Sea: an historical review. In: Galil, B.S., Clark, P.F., Carlton, J.T. (Eds.), *In the Wrong Place - Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 377–401.
- Gennaro, P., Piazzi, L., Persia, E., Porrello, S., 2019. Responses of macroalgal assemblages dominated by three Mediterranean brown macroalgae with different life strategies to nutrient enrichment. *Eur. J. Phycol.* 54 (3), 432–446. <https://doi.org/10.1080/09670262.2019.1590861>.
- Giakoumi, S., Pey, A., Di Franco, A., Francour, P., Kizilkaya, Z., Arda, Y., Raybaud, V., Guidetti, P., 2019. Exploring the relationships between marine protected areas and invasive fish in the world's most invaded sea. *Ecol. Appl.* 29, e01809 <https://doi.org/10.1002/eap.1809>.
- Griffen, B.D., 2018. The timing of energy allocation to reproduction in an important group of marine consumers. *PLoS One* 13 (6), e0199043. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199043>.
- Guerao, G., Rotllant, G., Gisbert, E., Uya, M., Cardona, L., 2016. Consistent habitat segregation between sexes in the spider crabs *Maja brachydactyla* and *Maja squinado* (Brachyura), as revealed by stable isotopes. *Sci. Mar.* 80 <https://doi.org/10.3989/scimar.04236.23B>.
- Guy-Haim, T., Silverman, J., Raddatz, S., Wahl, M., Israel, A., Rilov, G., 2016. The carbon turnover response to thermal stress of a dominant coralline alga on the fast warming Levant coast. *Limnol. Oceanogr.* 61 (3), 1120–1133. <https://doi.org/10.1002/lno.10279>.
- Hammer, O., Harper, D., Ryan, P., 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4, 1–9.
- Hawkins, S.J., Hartnoll, R.G., 1983. *Grazing of Intertidal Algae by Marine Invertebrates*. Aberdeen University Press, Aberdeen.
- Hill, B., 1979. Aspects of the feeding strategy of the predatory crab *Scylla serrata*. *Mar. Biol.* 55, 209–214.
- Hyslop, E.J., 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.* 17 (4), 411–429. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x>.
- Jackson, L.A., Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.* 80, 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>.
- Jackson, M.C., Donohue, I., Jackson, A.L., Britton, J.R., Harper, D.M., Grey, J., 2012. Population-level metrics of trophic structure based on stable isotopes and their application to invasion ecology. *PLoS One* 7 (2), e31757. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031757>.
- Jenkins, S., Coleman, R., Santana, P., Hawkins, S., Burrows, M., Hartnoll, R.G., 2005. Regional scale differences in the determinism of grazing effects in the rocky intertidal. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 287, 77–86. <https://doi.org/10.3354/meps287077>.
- Joern, A., 1979. Feeding patterns in grasshoppers (Orthoptera: acrididae): factors influencing diet specialization. *Oecologia* 38 (3), 325–347. <https://doi.org/10.1007/BF00345192>.
- Katsanevakis, S., Poursanidis, D., Hoffman, R., Rizgalla, J., Rothman, S., Levitt-Barmats, Y., Hadjioannou, L., Trkov, D., Garmendia, J., Rizzo, M., Bartolo, A., Bariche, M., Tomas, F., Kleitou, P., Schembri, P., Kletou, D., Tiralongo, F., Pergent, C., Pergent, G., Azzurro, E., Bilecenoglu, M., Lodola, A., Ballesteros, E., Gerovasileiou, V., Verlaque, M., Occhipinti-Ambrogi, A., Kytinou, E., Dailianis, T., Ferrario, J., Crocetta, F., Jimenez, C., Evans, J., Ragkousis, M., Lipej, L., Borg, J., Dimitriadis, C., Chatzigeorgiou, G., Albano, P., Kalogirou, S., Bazairi, H., Espinosa, F., Ben Souissi, J., Tsiamis, K., Badalamenti, F., Langeneck, J., Noel, P., Deidun, A., Marchini, A., Skouradakis, G., Royo, L., Sini, M., Bianchi, C., Sghaier, Y., Ghanem, R., Doumpas, N., Zaouali, J., Tsirintanis, K., Papadakis, O., Morri, C., Cinar, M., Terrados, J., Insacco, G., Zava, B., Soufi-Kechaou, E., Piazzi, L., Ben Amor, K., Andriotis, E., Gambi, M.C., Ben Amor, M., Garrabou, J., Linares, C., Fortić, A., Digenis, M., Cebrian, E., Fourn, M., Zotou, M., Castriota, L., Di Martino, V., Rosso, A., Pipitone, C., Falautano, M., García, M., Zakhama-Sraieb, R., Khamassi, F., Mannino, A., Ktari, M., Kosma, I., Rifi, M., Karachle, V., Yapici, S., Bos, A., Balistreri, P., Ramos-Esplá, A., Tempesti, J., Ingles, O., Giovio, I., Damalas, D., Benhissoune, S., Huseyinoglu, M., Rjiba-Bahri, W., Santamaría, J., Orlando-Bonaca, M., Izquierdo, A., Stamouli, C., Montefalcone, M., Cerim, H., Golo, R., Tsioli, S., Orfanidis, S., Michailidis, N., Gaglioti, M., Taskin, E., Mancuso, E., Žunec, A., Cvitković, I., Filiz, H., Sanfilippo, R., Siapatis, A., Mavrić, B., Karaa, S., Türker, A., Monniot, F., Verdura, J., El Ouamari, N., Selfati, M., Zenetos, A., 2020. Unpublished Mediterranean records of marine alien and cryptogenic species. *BioInvasions Records* 9. <https://doi.org/10.3391/bir.2020.9.2.01>.
- Katsanevakis, S., Poursanidis, D., Yokes, M.B., Mać, V., Begiraj, S., Kashita, L., Sghaier, Y., Zakhama-Sraieb, R., Benamer, I., Bitar, G., Bouzaza, Z., Magni, P., Bianchi, C., Tsiakkios, L., Zenetos, A., 2011. Twelve years after the first report of the crab *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) in the Mediterranean: current distribution and invasion rates. *J. Biol. Res.* 16, 224–236.
- Kennish, R., Williams, G.A., Lee, S.Y., 1996. Algal seasonality on an exposed rocky shore in Hong Kong and the dietary implications for the herbivorous crab *Grapsus albolineatus*. *Mar. Biol. (Berl.)* 125, 55–64.
- Kennish, R., 1997. Seasonal patterns of food availability: influences on the reproductive output and body condition of the herbivorous crab *Grapsus albolineatus*. *Oecologia* 109 (2), 209–218.
- Kiskaddon, E., Chernicky, K., Bell, S., 2019. Resource use by and trophic variability of *Armases cinereum* (Crustacea, Brachyura) across human-impacted mangrove transition zones. *PLoS One* 14 (2), e0212448. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212448>.
- Lamouti, S., Rebzani, C., Bachari, N.E.I., 2011. Répartition de deux espèces introduites à caractère invasif dans la région centre de la côte algéroise : *Caulerpa racemosa* et *Oculina patagonica*.
- Layman, C.A., Winemiller, K.O., Arrington, D.A., 2005. 7.4 – describing a species-rich river food web using stable isotopes, stomach contents, and functional experiments. In: De Ruiter, P., Wolters, V., Moore, J.C., Melville-Smith, K. (Eds.), *Dynamic Food Webs*. Academic Press, Burlington, pp. 395–406.
- Layman, C.A., Quattrochi, J.P., Peyer, C.M., Allgeier, J.E., 2007. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecological Letters* 10 (10), 937–944. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01087.x>.
- Manning, R., Holthuis, B.L., 1981. West African Brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda). *Smithsonian Contrib. Zool.* 306, 1–379.
- Marić, M., De Troch, M., Occhipinti-Ambrogi, A., Olenin, S., 2016. Trophic interactions between indigenous and non-indigenous species in Lampedusa island, Mediterranean Sea. *Mar. Environ. Res.* 120, 182–190. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2016.08.005>.
- McCutchan Jr., J.H., Lewis Jr., W.M., Kendall, C., McGrath, C.C., 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102 (2), 378–390. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x>.
- MedMPA, 2004. Elaboration du plan de gestion de la partie marine du Parc National de Zembra et Zembretta (Tunisie), Projet Régional pour le développement d'aires protégées marines et côtières dans la région Méditerranéenne (Projet MedMPA), Rapport global des travaux de prospection marine.
- Menail, A., Mounira, R., Derbal, F., 2019. New locality records and morphological characterization of the invasive crab population *Percnon gibbesi* (Decapoda: Grapsoidea) in the extreme west of the gulf of Annaba (Algeria). *Vie Milieu* 69, 169–175.
- Menconi, M., Benedetti-Cecchi, L., Cinelli, F., 1999. Spatial and temporal variability in the distribution of algae and invertebrates on rocky shores in the northwest Mediterranean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 233 (1), 1–23. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00123-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00123-3).
- Milne Edwards, H., 1853. *Notions préliminaires d'histoire naturelle pour servir d'introduction au cours élémentaire d'histoire naturelle. Notions préliminaire de zoologie*, Vienna.
- Morrison, D., 1988. Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. *Ecology* 69 (5), 1367–1382. <https://doi.org/10.2307/1941634>.
- Müller, C., 2001. Erstnachweis der flachkrabbe *Percnon gibbesi* (Crustacea: Decapoda: Grapsidae) für die balearischen Inseln. *Senckenberg. Maritima* 31 (1), 83–89. <https://doi.org/10.1007/BF03042838>.
- Newsome, S.D., Martinez Del Rio, C., Bearhop, S., Phillips, D.L., 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.* 5 (8), 429–436. <https://doi.org/10.1890/060150.1>.
- Noël, P., 2015. Le crabe plat des oursins *Percnon gibbesi* (Milne-Edwards H., 1853), 2015. In: *Naturelle IMNDH. Inventaire national du Patrimoine naturel*, p. 10.
- Owens, N.J.P., 1988. Natural variations in ^{15}N in the marine environment. In: Blaxter, J. H.S., Southward, A.J. (Eds.), *Advances in Marine Biology*. Academic Press, pp. 389–451.
- Parnell, A., Jackson, A., 2013. siar: stable Isotope Analysis in R. R package version 4.2. <https://CRAN.R-project.org/package=siar>.
- Paula, J., Hartnoll, R., 2009. The larval and post-larval development of *Percnon gibbesi* (Crustacea, Brachyura, Grapsidae) and the identity of the larval genus *Pluteocaris*. *J. Zool.* 218, 17–37. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1989.tb02522.x>.
- Peer, N., Perissinotto, R., Miranda, N., Raw, J., 2015. A stable isotopic study of the diet of *Potamonautes sidneyi* (Brachyura: Potamonautidae) in two coastal lakes of the iSimangaliso Wetland Park, South Africa. *WaterSA* 41, 549–558. <https://doi.org/10.4314/wsa.v41i14.15>.

- Pergent-Martini, C., Rico-Raimondino, V., Pergent, G., 1994. Primary production of *Posidonia oceanica* in the mediterranean basin. *Mar. Biol. (Berl.)* 120, 9–15. <https://doi.org/10.1007/BF00381936>.
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Systemat.* 18 (1), 293–320. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453>.
- Phillips, D.L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., Moore, J.W., Parnell, A.C., Semmens, B.X., Ward, E.J., 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Can. J. Zool.* 92 (10), 823–835. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0127>.
- Pipitone, C., Badalamenti, F., Sparrow, A., 2001. Contribution to the knowledge of *Percnon gibbesi* (Decapoda, Grapsidae), an exotic species spreading rapidly in Sicilian waters. *Crustaceana* 74 (10), 1009–1017.
- Post, D.M., Layman, C.A., Arrington, D.A., Takimoto, G., Quattrochi, J., Montaña, C.G., 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152 (1), 179–189. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0630-x>.
- Puccio, V., Relini, M., Azzurro, E., Relini, L.O., 2006. Feeding habits of *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) in the sicily strait. *Hydrobiologia* 557 (1), 79. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1310-2>.
- Puccio, V., Relini, M., Ernesto, A., 2003. Notes about the reproduction of *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) at isole Pelagie (sicily, Italy). *Biol. Mar. Mediterr.* 10 (2), 267–272.
- Relini, M., Orsi, L., Puccio, V., Azzurro, E., 2000. The exotic crab *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) (Decapoda, Grapsidae) in the central mediterranean. *Sci. Mar.* 64 (3), 337–340.
- R Development Core Team, 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>.
- Rodríguez-Prieto, C., Ballesteros, E., Boisset, F., Afonso-Carrillo, J., 2013. Guía de las macroalgas y fanerógamas marinas del Mediterráneo Occidental. Ediciones Omega S.A., Barcelona.
- Samson, S.A., Yokota, M., Strüssmann, C.A., Watanabe, S., 2007. Natural diet of grapsoid crab *Plagusia dentipes* de Haan (Decapoda: Brachyura: plagusiidae) in tateyama bay, Japan. *Fish. Sci.* 73 (1), 171–177. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2007.01315.x>.
- Sciberras, M., Schembri, P.J., 2007. Observations on the alien crab *Percnon gibbesi* (Decapoda, Brachyura, Grapsidae) from the Maltese Islands. *Rapport et Procès-Verbaux des Réunion. Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée* 38, 594.
- Sciberras, M., Schembri, P.J., 2008. Biology and interspecific interactions of the alien crab *Percnon gibbesi* in the Maltese Islands. *Mar. Biol. Res.* 4 (5), 321–332. <https://doi.org/10.1080/17451000801964923>.
- Sghaier, Y.R., Zakhama-Sraieb, R., Charfi-Cheikhrouha, F., 2011. On the distribution of *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) (Crustacea, Decapoda, Plagusidae) along the Tunisian coast. *Mediterr. Mar. Sci.* 12 (1) <https://doi.org/10.12681/mms.61>.
- Simberloff, D., Von Holle, B., 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol. Invasions* 1 (1), 21–32. <https://doi.org/10.1023/A:1010086329619>.
- Stergiou, K.I., 1988. Feeding habits of the Lessepsian migrant *Siganus luridus* in the eastern Mediterranean, its new environment. *J. Fish. Biol.* 33 (4), 531–543. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05497.x>.
- Suaria, G., Pierucci, A., Zanello, P., Fanelli, E., Chiesa, S., Azzurro, E., 2017. *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) and *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896) in the Ligurian Sea: two additional invasive species detections made in collaboration with local fishermen. *BiolInvasions Records* 6 (2), 147–151. <https://doi.org/10.3391/bir.2017.6.2.10>.
- Swynnerton, G.H., Worthington, E.B., 1940. Note on the food of fish in haweswater (westmorland). *J. Anim. Ecol.* 9 (2), 183–187. <https://doi.org/10.2307/1454>.
- Tiralongo, F., Messina, G., Lombardo, B.M., 2021. Invasive species control: predation on the alien crab *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) (Malacostraca: percnidae) by the rock goby, *Gobius paganellus* Linnaeus, 1758 (Actinopterygii: gobiidae). *J. Mar. Sci. Eng.* 9 (4), 393. <https://doi.org/10.3390/jmse9040393>.
- Turan, F.S.O., Sayin, S., Ozyilmaz, G., 2015. Biochemical composition of some red and green seaweeds from Iskenderun Bay, the Northeastern Mediterranean coast of Turkey. *Journal of Black Sea /Mediterranean Environment*.
- Zenetos, A., Galanidi, M., 2020. Mediterranean non indigenous species at the start of the 2020s: recent changes. *Mar. Biodivers. Record* 13.