



HAL
open science

Rôle des récifs artificiels dans l'écologie des poissons : application aux récifs artificiels de Leucate –Le Barcarès (Golfe du Lion, Mer Méditerranée)

Barbara Koeck

► To cite this version:

Barbara Koeck. Rôle des récifs artificiels dans l'écologie des poissons : application aux récifs artificiels de Leucate –Le Barcarès (Golfe du Lion, Mer Méditerranée). Evolution [q-bio.PE]. Ecole Pratique des Hautes Études - EPHE Paris, 2012. Français. NNT: . tel-03790455

HAL Id: tel-03790455

<https://theses.hal.science/tel-03790455>

Submitted on 28 Sep 2022

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

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



THESE DE DOCTORAT DE
L'ECOLE PRATIQUE DES HAUTES ETUDES
Mention « Systèmes Intégrés, Environnement et Biodiversité »

Pour l'obtention du grade de Docteur
Spécialité : Ecologie Marine

Présentée par
Barbara Koeck

Rôle des récifs artificiels
dans l'écologie des poissons :

Application aux récifs artificiels de Leucate –Le Barcarès
(Golfe du Lion, Mer Méditerranée)

soutenue le 20 décembre 2012 devant le jury composé de :

Philippe LENFANT	Directeur de thèse
Paolo GUIDETTI	Rapporteur
Philippe KOUBBI	Rapporteur
Sandrine RUITTON	Examineur
Patrice FRANCOUR	Examineur

Remerciements

Je remercie le directeur de mon laboratoire actuel au CEFREM, Serge Heussner et le directeur de mon ancien laboratoire, André Théron, pour m'avoir accueilli dans leurs locaux ainsi que les directeurs de l'équipe EPHE de Perpignan René Galzin et Serge Planes. Je remercie également l'école doctorale de l'EPHE (ED 472) pour avoir accordé une bourse ministérielle à ce projet de thèse et la région Languedoc-Roussillon pour l'avoir financé.

Je remercie particulièrement mon directeur de thèse, Philippe Lenfant, de m'avoir donné l'opportunité de faire cette thèse, malgré les difficultés pour obtenir les financements.

Je tiens à remercier Philippe Koubbi, Patrice Francour et René Galzin pour avoir participé à mon comité de thèse, ainsi que pour leurs commentaires pertinents. Je remercie également tous les membres du jury, Sandrine Ruitton, Paolo Guidetti, Philippe Koubbi et Patrice Francour, de leur intérêt pour ce travail de thèse et d'avoir pris de leur temps pour juger mon travail de thèse.

Anik Brind'Amour et Josep Alos, je vous remercie pour avoir accepté ces collaborations sur mon travail de thèse et pour les échanges enrichissants que j'ai pu avoir avec vous. Un grand merci à Richard Stafford pour les échanges sur les statistiques. Merci à Martin Storhas pour m'avoir mis le pied à l'étrier avec R. Ich freu mich schon auf eine zukünftige Kollaboration !

Je tiens aussi particulièrement à remercier Jean-Michel Amoureux pour ses nombreux conseils et son soutien avant la thèse. Merci également à Céline Labrune.

Merci à mes collègues biologistes du CEFREM : Marion merci de toujours avoir pris le temps quand je me posais des questions de statistiques. Merci Carmen pour les nombreuses discussions « écologie » et pas que! Merci à mes collègues océanographe du CEFREM, pour tous les échanges qui ont pu se faire. Merci à Thierry Courp pour la CTD et à François Bourrin pour les données de la bouée POEM. Merci à Mohammad Hussein pour m'avoir montré comment traiter les données de CTD. Merci à Nicolas Aleman pour les discussions de mouvements de sables de ma zone d'étude et à Raphael Certain.

Merci à mes collègues de terrain, qui pour certains ont subis le froid et la houle avec moi : Gilles Saragoni, Reda Neuveu, Gael Simon, Romain Crec'hriou, Anthony Caro (Dr. R !)...et qui m'ont parfois vu, « pas trop au top de ma forme ». Merci aussi à ceux qui m'ont donné un coup de main de temps en temps : Yann Rousseau, Hélène Delvaux, Jérémy Pastor, Anne Tessier, Jessica Garcia, Benjamin Bijaoui.

Je tiens également à remercier les enseignants chercheurs croisés tout au long de mes études, qui ont fait croître ma curiosité et mon envie de travailler dans le domaine de la recherche : Eric Thiébaud, Jean-Marc Guarini, Alain Saliot, François Charles, Betty Faliex, Philippe Kerhervé et tous les autres. Merci aussi à Alain Nierga pour son dévouement. Un grand merci à Sigurd von Boletzky pour avoir partagé sa passion pour la recherche.

Merci à mes collègues du bureau des thésards et CDD : Hélène, Yann, Chirine (j'espère que la paix reviendra bientôt dans ton pays), Anne, Jessica, Aurore, Johann, Rita, Nathalie, Erwan, Thomas, Valentina, Elphie, Océane, Carlos, Pablo, Mohsen, Julie, Pierre, Sarah, Kamahl, Antoine, Leila, Coralie, Thomas. Ma super framboise merci d'avoir complété mon côté autrichien par ton côté latin! Aurore, merci pour la « boîte de survie », les moments de détente et tes conseils!

Merci à Irma Fagette et Marie-France Chanoué pour m'avoir guidé à travers les méandres de l'administration, des bons de commandes et ordres de missions et aussi pour le reste.

Merci au club de plongée « Leucate Plongée », et en particulier à Alain qui s'est si bien occupé de nous. Merci à Erwan Berton, pêcheur professionnel à Leucate pour la capture des sars et ses théories et observations sur le comportement des poissons. Merci à « Locarama » du Barcarès, pour la location de bateau et leur bonne humeur. Un grand merci à Eric pour ses coups de main et sa curiosité.

Merci à mes amis Banyulencques, qui pour la plus part ont quitté Banyuls depuis un moment, mais le lien reste toujours. Charlotte (la coloc clandestine !), Sarah (elle ne veut pas l'admettre mais son vrai nom c'est Connor...), Martin, Vanda, Eric, Rachid, Lio (merci pour l'époque du « Grand large »), Caro, Christian, Guy (merci pour le bon vin de notre région et les « bouffes » chez Moïse !) et tout les autres...

Merci à mes amis Rennais : Aurélie (la Catalane d'adoption, merci pour tout !), Fabien, Laurent et sa petite famille et le CASAR ! Et bien sûr ma petite Rozenn de Bretagne et la famille Thomas pour leur accueil et leur bonne humeur !

Merci aux autres copains et copines à travers le monde : Anais B., Claire G., Armelle R., Juliette L., Liva R., Jérôme L., Clément L., Rebel A. & family (et sa petite princesse !!!), Titoune C., Marco W., Christophe K., Anais W., Anna Z., Daniela B., Claudio I. (CCF never gonna die!!!!), Sandrine G. (t'as vu j'ai fini mes études !), Marie B., Annemarie S., Selma G., Alex C., Joël K. Merci les copains de la plongée (à l'époque où on avait encore le temps d'y aller...) : Patrick, Eric, Jérémy (ça fait au moins deux fois que je te remercie...) et Olivier le papa nordiste. Mon super coloc et ami Ronan Lucas ! Tu es un vrai « docteur » pour moi !

Je voudrais aussi remercier ma famille qui m'a permis de continuer les études jusqu'en thèse et de m'avoir soutenu dans mes projets. Merci Nani, de m'avoir donnée le gout du monde sous-marin ! Merci à mes deux „Oma's“ Miquel et Köck und meinen viel zu früh verstorbenen Opa's. So jetzt wird Deutsch gesprochen! Liebe Mami und lieber Papa, danke für eure Unterstützung während all dieser Studien Jahre... Walter und Karin! Mein lieber Bruderscherz Adrian! Elisabeth und Philip, Rose und Marion, Renate und Ernst. Sarah, Carla, Sonia, Sacha, Sandra, Simon, Gerhard, Robert... Ich habe zwar nicht viele Gelegenheiten euch zu sehen, aber ich habe wirklich viel Glück euch Alle als Familie zu haben! Merci aussi à la famille Maire & co., pour votre accueil! Françoise, Gildas, Bernard, Marianne, Ronan, Maiwenn, Leane, Mum et Dad!

...Olivier... Ca y est... la thèse c'est fini !!!

...ich freue mich schon auf die nächsten Abenteuer!...

Table des matières

<u>LISTE DES FIGURES.....</u>	<u>1</u>
--------------------------------------	-----------------

<u>LISTE DES TABLES.....</u>	<u>5</u>
-------------------------------------	-----------------

<u>INTRODUCTION GÉNÉRALE</u>	<u>9</u>
---	-----------------

1 CONTEXTE GENERAL.....	10
1.1. ÉROSION DE LA BIODIVERSITE	10
1.2. EFFONDREMENT DES STOCKS DE POISSONS ET GESTION DES RESSOURCES HALIEUTIQUES	12
2 LES RECIFS ARTIFICIELS	14
3.1. OUTILS DE GESTIONS POUR COMPENSER LES EFFETS DE L'ANTHROPISATION	14
3.2. DEVELOPPEMENT DES RECIFS ARTIFICIELS	16
3.3. OUTIL DE PECHE ET DE GESTION DES RESSOURCES HALIEUTIQUES.....	21
3 EFFETS DE LA MODIFICATION DU PAYSAGE SOUS-MARIN	25
4 STRUCTURATION SPATIALE DU CYCLE DE VIE DES POISSONS	29
4.1. NOTION D'HABITAT ESSENTIEL.....	29
4.2. CONNECTIVITE FONCTIONNELLE DU PAYSAGE.....	32
5 STRUCTURE DU MANUSCRIT DE THESE	36

<u>CHAPITRE 1 : MATERIEL ET METHODES</u>	<u>41</u>
---	------------------

1. SITE D'ETUDE.....	42
1.1. CARACTERISTIQUES GENERALES DU SITE D'ETUDE	42
1.1. DIVERSITE DES HABITATS DE LA ZONE D'ETUDE.....	45
1.2. RECIFS ARTIFICIELS DE LEUCATE – LE BARCARES ET ENROCHEMENTS ARTIFICIELS COTIERS.....	48
2. ÉTUDE DES PEUPELEMENTS ICHTYOLOGIQUES	50
2.1. CHOIX DE LA METHODE DE SUIVI.....	50
2.2 STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE	55
2.2.1. Comptages en plongée par méthode de transect	55
2.2.2. Suivi des débarquements de pêche.....	58
3. ÉTUDE DES DEPLACEMENTS DES POISSONS : MARQUAGE D'IDENTIFICATION VS. MARQUAGE ELECTRONIQUE	60
4. VALIDATION DU DISPOSITIF DE SUIVI ACOUSTIQUE	66
4.1. LES ONDES ACOUSTIQUES ET LEURS CARACTERISTIQUES EN MILIEU MARIN.	66
4.2. DISTANCE ET PROBABILITE DE DETECTION.	70
4.3. DISPOSITIF DES MARQUES CONTROLE.....	72
5. MODELE BIOLOGIQUE : LE SAR COMMUN	73
6. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE DU SUIVI ACOUSTIQUE DU SAR COMMUN.....	78
6.1. SUIVI DES DEPLACEMENTS DES SARS COMMUNS ADULTES	78

6.2. SUIVI DU RECRUTEMENT DES SARS JUVENILES VERS L'HABITAT ADULTE	83
7. EFFET DU MARQUAGE INTRA-CŒLOMIQUE SUR LE COMPORTEMENT ET LA SURVIE DU SAR COMMUN	87
7.1. SYNTHÈSE / ABSTRACT	87
7.2. INTRODUCTION.....	89
7.3. MATERIAL AND METHODS	93
7.3.1. Tagging procedure.....	93
7.3.2. Effects of tagging	96
7.3.3. Data analysis	97
7.4. RESULTS	99
7.4.1. Behavioral monitoring.....	99
7.4.2. Transmitter retention and wound healing.....	101
7.4.3. Mortality and visceral damage	101
7.5. DISCUSSION.....	103
7.6. REFERENCES	108

CHAPITRE 2 : EFFET DES RECIFS ARTIFICIELS SUR LA STRUCTURE DES COMMUNAUTES DE POISSONS..... 115

1. SYNTHÈSE / ABSTRACT.....	116
2. INTRODUCTION.....	118
3. MATERIAL AND METHODS	121
3.1. STUDY SITE	121
3.2. DATA SAMPLING	121
3.2.1. Underwater visual census.....	121
3.2.2. Species functional groups.....	123
3.3. DATA ANALYSIS	124
3.3.1. Species diversity indices	124
3.3.2. Functional diversity indices	124
3.3.3. Uni- and multivariate analysis.....	125
4. RESULTS	127
4.1. SPECIES DIVERSITY	127
4.2. FUNCTIONAL DIVERSITY.....	130
4.3. TOTAL DENSITY.....	131
4.4. SIZE STRUCTURE	131
4.5. FISH COMMUNITY STRUCTURE.....	132
5. DISCUSSION.....	134
5.1. CONTRASTING FISH COMMUNITIES BETWEEN AR AND NR.....	134
5.2. RAPID ARTIFICIAL REEF COLONIZATION	136
5.3. EFFECT OF ARTIFICIAL REEF HABITAT COMPLEXITY	137
5.4. MANAGEMENT IMPLICATIONS FOR ARTIFICIAL REEFS	138
6. SUPPORTING INFORMATION.....	140
7. REFERENCES.....	143

**CHAPITRE 3 : ÉVALUATION DE L'EFFET DES RECIFS ARTIFICIELS SUR LA
PECHE ARTISANALE..... 147**

1. SYNTHÈSE / ABSTRACT.....	148
2. INTRODUCTION.....	150
3. MATERIAL AND METHODS.....	152
3.1. STUDY SITE AND ARTIFICIAL REEF SYSTEM	152
3.2. DATA SAMPLING AND ANALYSIS	152
4. RESULTS.....	155
5. DISCUSSION.....	162
6. REFERENCES.....	167

**CHAPITRE 4 : DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DU SAR COMMUN SUR LA
COTE CATALANE FRANÇAISE SABLEUSE..... 173**

1. SYNTHÈSE / ABSTRACT.....	174
2. INTRODUCTION.....	176
3. MATERIAL AND METHODS.....	180
3.1 STUDY AREA	180
3.2 FISH COLLECTION AND INTRA-COELOMIC TAGGING	180
3.3 LONG-TERM PASSIVE MONITORING	182
3.4 STANDARDIZATION OF SAMPLING EFFORT.....	183
3.5 DATA ANALYSIS.....	184
4. RESULTS.....	186
4.1 CONTROL TAGS : REMOVAL OF ENVIRONMENTAL VARIABILITY FROM ACOUSTIC DETECTIONS	186
4.2 RESIDENCY AND FISH MOVEMENT PATTERN.....	188
4.3 SEASCAPE CONNECTIVITY BETWEEN ARTIFICIAL AND NATURAL HABITATS.....	191
4.4 TEMPORAL MOVEMENT PATTERN.....	192
5. DISCUSSION.....	197
5.1 NEED FOR CONTROL TAGS ACCOUNTING FOR ENVIRONMENTAL VARIABILITY OF DETECTION PROBABILITY	197
5.2 SEASCAPE CONNECTIVITY BETWEEN ARTIFICIAL AND NATURAL HABITATS.....	198
5.3 BEHAVIORAL DIVERSITY IN HABITAT UTILIZATION	201
6. ETHIC STATEMENT.....	203
7. REFERENCES.....	204

**CHAPITRE 5 : DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE
..... 211**

1. ROLE DES RECIFS ARTIFICIELS DANS LE MAINTIEN DE LA BIODIVERSITE ET LA RESILIENCE DES ECOSYSTEMES MARINS COTIERS	214
---	------------

1.1. EFFET DE LA COMPLEXITE DE L'HABITAT, DE LA CONNECTIVITE DU PAYSAGE ET DE LA PRESSION DE PECHE	215
1.2. CONSEQUENCES SUR LA RESILIENCE DES ECOSYSTEMES	218
2. ROLE DES RECIFS ARTIFICIELS DANS LA DYNAMIQUE SPATIALE DU SAR COMMUN	220
2.1. L'HABITAT ESSENTIEL DU SAR COMMUN	222
2.2. CONNECTIVITE FONCTIONNELLE ENTRE HABITATS NATURELS ET ARTIFICIELS.....	224
2.3. STRATEGIE D'UTILISATION DE L'HABITAT ET SPECIALISATION INDIVIDUELLE.....	228
2.3.1. Diversité des stratégies d'utilisation de l'habitat des poissons	228
2.3.2. Causes de la spécialisation individuelle	230
2.3.3. Conséquences de la spécialisation individuelle	233
3. IMPLICATION DES RECIFS ARTIFICIELS SUR LA PRODUCTION HALIEUTIQUE ET LA GESTION DES RESSOURCES.....	237
3.1. L'HYPOTHESE D'ATTRACTION VS. DE PRODUCTION	237
3.2. INTEGRATION DES RA DANS LES PLANS DE GESTION DES RESSOURCES COTIERES	241
6 CONCLUSION	242
7 PERSPECTIVES	246
7.1. ÉTUDE DES RESEAUX TROPHIQUES ASSOCIES AUX RECIFS ARTIFICIELS	246
7.2. DEVELOPPEMENT DES RECIFS ARTIFICIELS DE RECHERCHE	247
7.2.1. Mise en place d'indicateurs de la complexité des habitats.....	248
7.2.2. Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes	250
7.3. ÉTUDE DES PROCESSUS DE SELECTION ET DES STRATEGIES D'UTILISATION DES HABITATS 251	
7.3.1. Connectivité fonctionnelle avec l'habitat de reproduction et des juvéniles.....	251
7.3.2. Validation de l'hypothèse de spécialisation individuelle chez le sar commun	255
<u>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</u>	<u>256</u>
<u>ANNEXE.....</u>	<u>281</u>
PASTOR J., KOECK B., ASTRUCH P., LENFANT P. (SOU MIS). COASTAL MAN-MADE HABITATS: POTENTIAL NURSERIES FOR EXPLOITED FISH SPECIES.....	281
<u>RESUME.....</u>	<u>305</u>
<u>ABSTRACT.....</u>	<u>306</u>

Liste des figures

- Figure 1. Colonisation des récifs artificiels de Leucate – Le Barcarès, Golfe du Lion. Photos prises par Jérémy Pastor..... 14
- Figure 2. Différents types de modules de récifs artificiels anti-chalutage : module Fakir (A), Tripode (B), module Searock (C), module Negri (D) (© Eric Charbonnel). 17
- Figure 3. Récifs artificiels constitués de différents assemblages de pneus de voitures, dont certains coulés dans du béton (Spanier et al. 1990). 18
- Figure 4. Modules simples de type dalots et buses (A) et des RA multi-modulaire type amas chaotiques constituées de buses et de dalots (B) tel que ceux des récifs artificiels de Leucate – Le Barcarès..... 18
- Figure 5. Modules de type LARU constituant les récifs artificiels du Golfe Juan dans les Alpes –Maritimes, avant (A) et après complexification par l’ajout de petites structures en béton dans les espaces vides à l’intérieur du module (B) (issue de Charbonnel et al. 2002)... 19
- Figure 6. Modules de type alvéolaires constituant les récifs artificiels de Carry-le-Rouet : module pyramidal (A), module tabulaire (B) (© GIS Posidonie). 20
- Figure 7. Récif artificiel d’émancipation constituée uniquement de loges de très petite taille pour servir de refuge aux poissons juvéniles, utilisée dans le cadre de projets de repeuplement, comme celui-ci de Monaco (© Jérémy Pastor). 20
- Figure 8. Schéma théorique de l’évolution des densités de poissons en fonction du temps (années), avec en noir les densités observées sur un récif artificiel et en pointillé celles du site témoin rocheux à proximité, en rouge dans un cas d’attraction pure (A) et en vert dans un cas de production pure (B). 23
- Figure 9. Composantes de la production et de la dispersion affectant la biomasse des populations marines exploitées (issue de Fogarty 2001)..... 24
- Figure 10. Schématisation des effets potentiels des récifs artificiels, et de la modification de l’habitat en général, sur les attributs des populations et des communautés, ainsi que leurs implications écologiques et pour la gestion des ressources marines..... 27
- Figure 11. Triangle de la migration des poissons distinguant l’habitat adulte, nourricerie et de reproduction (modifié d’après Harden Jones, 1968) 29
- Figure 12. Habitat essentiel des poissons adultes dont les sous-compartiments peuvent être plus ou moins dissociés spatialement selon les espèces et les environnements (modifiée d’après Benaka, 1999). 31
- Figure 13. Structuration spatiale du cycle de vie des poissons : intégration du triangle de migration d’Harden Jones (1968) et de la notion d’habitat essentiel de Benaka (1999). Les habitats sont représentés par des cercles et les déplacements entre habitats par les flèches soit à sens unique ou double sens. Selon les espèces et les caractéristiques de l’environnement, les habitats peuvent être plus ou moins dissociés spatialement. 32

Figure 14. Les déplacements et la connectivité fonctionnelle des paysage sont souvent assimilées à des membranes de perméabilité différentielle selon s'il s'agit d'habitats favorables ou défavorable à l'espèce considérée. Les déplacements, symbolisés par les flèches, étant facilités vers un habitat favorable et au contraire plus restreints lorsqu'il faut traverser un habitat défavorable pour atteindre un nouvel habitat favorable.	34
Figure 15. Schématisation de l'effet des récifs artificiels et de la modification de l'habitat en général sur les attributs des populations et des communautés, ainsi que leurs implications écologiques et dans la gestion des ressources marines. Parmi les différents effets potentiels de l'implantation des RA, seront développés dans le cadre de ce travail de thèse les points encadrés en rouges à travers les chapitres 2, 3 et 4.	37
Figure 16. Schéma illustratif des objectifs de ce travail de thèse : Définir le rôle de chacun de ces compartiments (construction côtière, récifs artificiel, récif rocheux) dans l'habitat essentiel du sar commun et quantifier le degré de connectivité fonctionnelle ente ces compartiments (symbolisé par les flèches).	39
Figure 1-17. Caractérisation des forçages de la partie sud du Golfe du Lion et la localisation du site d'étude encadré en pointillés noir (A). Carte de la côte catalane française, délimitée au Nord par le Cap Leucate et au Sud par la côte Vermeille ou dite côte rocheuse par opposition au reste de la côte qui est sableuse à l'exception du Cap Leucate. Les rectangles gris représentent les six villages des récifs artificiels de Leucate –Le Barcarès (B).....	43
Figure 1-18. Représentation schématique des phénomènes induits par les vents dans le Golfe du Lion (Mi : Mistral ; Tr : Tramontane) : création de six zones d' <i>upwelling</i> (1-6), circulation horizontale de surface induite (flèches blanches épaisses), et circulation de fond (flèches fines). Issue de Millot (1990).	44
Figure 1-19. Localisation des RA de Leucate – Le Barcarès (A) et des six zones de récifs artificiels par rapport au Cap Leucate, zone rocheuse la plus proche (B). Schéma de la répartition des différents modules au sein d'une zone de récifs artificiels (C). Les modules sont implantés sur un pas de 50m dans une zone de 400m de long et de 200m de large. Carte issue de Koeck et al. (2011).	49
Figure 1-20. Détectabilité sur les récifs artificiels de Leucate – Le Barcarès et le Cap Leucate, exprimée en nombre moyen de détections par heure en fonction de la distance des récepteurs. Les barres verticales autour de la moyenne représentent l'erreur standard.	72
Figure 1-21. Distribution géographique du sar commun (<i>Diplodus sargus</i>), les zones de plus forte occurrence en bleu et de moindre occurrence en bleu pâle.	73
Figure 1-22. Évolution des captures mondiales de sars communs (<i>Diplodus sargus</i>) exprimées en tonnes par an. Chiffres issus des statistiques de pêches de la FAO (http://www.fao.org/fishery/species/2370/en).....	74
Figure 1-23. Cycle de vie du sar commun (<i>Diplodus sargus sargus</i>) qui se décompose en une phase dispersive pélagique durant les stades d'œuf et de larves et une phase necto-benthique des juvéniles et adultes.	77
Figure 1-24. Emplacements des récepteurs acoustiques déployés pour le suivi des déplacements du sar commun sur la côte catalane française sableuse : (A) 6 récepteurs sur le Cap Leucate, 6 récepteurs sur les RA de LB (Z1-Z6), 2 sur les digues du port de Leucate (BL)	

et du Barcarès (BB) et (B) 3 à l'entrée de la Côte Vermeille. Les halos autour des récepteurs correspondent à leur rayon de détection.....	80
Figure 1-25. Récepteur acoustique portatif VEMCO modèle VR100 avec un hydrophone omnidirectionnel (VH165) immergé le long du bateau pour localiser les poissons marqués..	81
Figure 1-26. Système de fixation de type torche pour les récepteurs acoustiques déployés dans les zones peu profondes comme les digues et les éboulis rocheux.	82
Figure 1-27. Système de fixation type corps morts pour les récepteurs acoustiques dans les zones rocheuses plus profondes.	82
Figure 1-28. Schéma de la connectivité ontogénique entre le stade juvénile et adulte du sar commun. Les rectangles verts symbolisent les récifs naturels et les rectangle rouge les habitats artificiels peu profonds (constructions côtières) et profonds (récifs artificiels). Les flèches symbolisent les différents déplacements possible lors du recrutement des juvéniles vers l'habitat adulte.	84
Figure 1-29. Illustration of acoustic tagging procedure.	95
Figure 1-30. Mean individual occurrence and standard error of socializing B2 (a), refuge B3 (b) and slow swimming B4 (c) behavior for tagged and control groups during the 24-day experiment period.....	100
Figure 1-31. Two different views of three-dimensional principal component scatterplot of fish	102
Figure 2-32. Sample- and individual-based species accumulation curves (Chao 1 estimate) of the natural reef (NR) and the three different habitats structures (chaotic heaps H, culvert reefs C, box-culvert reefs B) of the two artificial reef locations (near and far). Dots represent the mean species richness and the error-bars the standard deviation.	129
Figure 2-33. Box-plots of density, species richness corrected for abundance, evenness, functional dispersion, evenness and divergence data of fish communities per habitat type and years (B: box-culvert, C: culvert, H: chaotic heap type of reef, NR: natural reef).	130
Figure 2-34. Box-plots of fish communities size structure per habitat type and years (B: box-culvert, C: culvert, H: chaotic heap type of reef, NR: natural reef).	132
Figure 2-35. MDS of community structure per habitat-type (C: culvert, B: box-culvert, H: chaotic heap type of reef, NR: natural reef).	133
Figure 3-36. Study site and location (A), position of the 6 reef groups which constitute the studied AR system (B) and scheme of the positioning of the reef sets in an AR village (C).	153
Figure 3-37. Hierarchical cluster analysis (group average) of all samples for the three different locations: control site, Z3 and Z5.	157
Figure 3-38. Box-plot representing the median, quartiles and extreme values of abundance, biomass (kg) and LPUE ($\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$) data for the nine different fishing locations.....	160

Figure 3-39. Movements of the recaptured tagged white seabreams (dotted line) outside of the AR villages and inside the village between reef sets.	161
Figure 4-40. Study area and acoustic receiver locations (A, B).....	179
Figure 4-41. Mean detections and standard errors per hourly bin of control tags on the ARs (circles) and on the NRs (triangles). Detections are standardized by sampling surface and thus expressed per km ² . Vertical grey lines symbolize mean sunset and sunrise over the entire study period.	187
Figure 4-42. Correlation plots between control tag detections and raw detections of tagged white seabreams on the artificial reef (AR) and the natural reef (NR).	187
Figure 4-43. Mean detections and standard errors per hourly bin by receivers of the artificial reef (Z1-Z6) and of the natural reef (CL1-CL6). On the left side are receivers with the most detections which were visited on a daily basis by white seabreams. On the right side are the receivers which were visited episodically. Vertical grey lines symbolize mean sunset and sunrise over the entire study period, to get an approximate delimitation of day- and night-time.....	192
Figure 4-44. Chronogram plots of fish #39 an AR-resident (a) and fish #61 a NR-resident (b) over a ten-day period. Grey areas represent night-time	193
Figure 4-45. Wavelet sample spectrums of AR-resident fish #39 (a) and NR-resident fish #61 (b) over the entire detection period. Continuous lines represent the cone of influence (COI) above which data should not be interpreted. The thick contours represent the 95 % confidence level and significant periodicities. Dashed line represents the 24h periodicity threshold.	193
Figure 4-46. Mean detections and standard errors per hourly bin of AR-residents and NR-residents of preferred habitat and NPH fish (Non-Preferred Habitat) on AR and NR pooled together. Dots represent raw detections and triangles detections corrected by control-tags. Detections are standardized by sampling surface and thus expressed per km ² . Vertical grey lines symbolize mean sunset and sunrise over the entire study period, to get an approximate delimitation of day- and night-time.....	195
Figure 5-47. Synthèse des zones de nutrition et de refuge des sars communs sur la côte catalane sableuse française et de leur connectivité avec la côte rocheuse au Sud (Côte Vermeille).....	222
Figure 5-48. Schéma synthétisant les résultats obtenu à travers ce travail de thèse : l'effet de la modification de l'habitat par l'implantation de récifs artificiels de Leucate – Le Barcarès sur les populations et les communautés de poissons, ainsi que leurs potentielles implications écologiques et pour la gestion des ressources halieutiques.....	245
Figure 5-49. Synthèse des effets connus et potentiels de la complexité de l'habitat. Les effets de la complexité de l'habitat sur les attributs des populations sont relativement bien connue (a), alors que peu de connaissances sont disponibles sur les effets sur les attributs des communautés et écosystèmes (b) ainsi que sur leur propriétés émergentes (c) et leurs potentiels mécanismes sous-jacents (d). Issu de Kovalenko et al. (2012).	250
Figure 5-50. Schéma de la structuration spatiale de l'habitat essentiel des poissons. Les compartiments étudiées à travers cette étude sur le sar commun sont symbolisée en vert, en	

orange le suivi sur l'habitat de reproduction et en rouge celui pour identifier les habitats juvéniles et la connectivité entre l'habitat juvénile et adulte. 252

Liste des tables

Tableau 1-1. Surface d'échantillonnage et nombre de répliques réalisés sur le Cap Leucate (CL) et les récifs artificiels de Leucate – Le Barcarès (village Z3 et Z5) durant le suivi annuel entre 2006 et 2009.	57
Tableau 1-2. Classification des zones de pêches sur la côte catalane française en neuf zones d'après leurs localisation et leurs type de substrat.	59
Tableau 1-3. Individual information of tagged (T1-T7) and control (C1-C7) group fish.....	94
Tableau 1-4. Ethogram of behaviors used for the evaluation of white seabream activity budgets in captivity conditions and without feeding behavior.....	96
Tableau 1-5. Comparison of different fish behaviors (stabilisation, socializing, refuge, slow swimming, fast swimming and agonistic interactions) between control and tagged white seabreams using a non-parametric Mann-Whitney rank-test (significance levels: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; ns: not significant $p > 0.05$).	99
Tableau 1-6. Comparison of different fish behaviors (stabilisation, socializing, refuge, slow swimming, fast swimming and agonistic interactions) of tagged and untagged fish according to time elapsed since the start of the experiment using a Pearson rank correlation test (significance levels: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; ns: not significant $p > 0.05$). ...	100
Tableau 2-7. Sampling design and surfaces.	122
Tableau 2-8. Description of the functional categories for the four selected functional guilds	123
Tableau 2-9. Univariate three-way PERMANOVA results for (a) density, (b) Margalef's species diversity, (c) Pielou's species evenness, (d) functional Dispersion, (e) functional Evenness, and (f) functional Divergence data of fish communities. * $p < 0.1$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$	128
Tableau 2-10. Three-way PERMANOVA results for (a) community structure and (b) size structure of total fish community. * $p < 0.1$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$	133
Tableau 3-11. Definition of the nine fishing locations according to substrate type and relative position.	154

Tableau 3-12. Presence (+) or absence (-) of fish and invertebrate species at each location. C: control location; Z3: central artificial reef village; Z5: southern artificial reef village. AR corresponds to both artificial villages, Z3 and Z5 pooled together.....	156
Tableau 3-13. Mean value and standard error of abundance, species richness and density (ind.m ²) for control site, Z3 and Z5.....	157
Tableau 3-14. One-way ANOVA and post-hoc Tukey test comparing species richness and density between control location (C) and both AR systems Z3 and Z5. Significance levels: *p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001; ns: not significant (p > 0.05).	157
Tableau 3-15. SIMPER analysis comparing the species assemblages of the three different locations: control (C), Z3 and Z5. Dissimilarity percentages between locations and the contribution of each species to dissimilarities are reported in the first column.	158
Tableau 3-16. One-way ANOVA comparing abundance, biomass and LPUE among the 9 different fishing locations for trammel net and gillnet catches. Significance levels: ns: not significant (p > 0.05).	161
Tableau 3-17. Recaptured white seabreams which were tagged on the ARs of Leucate and Le Barcarès.	161
Tableau 4-18. Results of generalised lineal mixed models testing the effect of diel phase (day vs. night) on mean detections of control tags on artificial reef (AR) and natural reef (NR). ‘ns’p < 0.05 ‘*’p < 0.1, ‘**’p < 0.01, ‘***’p < 0.001.....	187
Tableau 4-19. Information of individual tagged white seabreams concerning their capture, their residency and movement patterns. (AR: Artificial Reef, NR: Natural Reef, T: Transient fish, NPH: No-Preferred Habitat fish, DP: Detection Period, DR: Detection Rate, RI: Residency Index, SW: SeaWalls, CV: Côte Vermeille, EOPH: Excursions Outside Preferred Habitat for resident fish and outside capture location for the other fish).....	189
Tableau 4-20. Results of generalised lineal mixed models testing the effect of diel phase (day vs. night) and size-class (below 25 cm vs. above 25 cm) on mean white seabream detections pooled by reef type: AR (artificial reef) and NR (natural reef). ‘ns’p < 0.05 ‘*’p < 0.1, ‘**’p < 0.01, ‘***’p < 0.001	195
Tableau 4-21. Results of generalised lineal mixed models testing the effect of diel phase (day vs. night) and size-class (below 25 cm vs. above 25 cm) on mean detections per fish movement group and preferred habitat, i.e. detections on NR for NR-residents, detections on AR for AR-residents and detections on NR and AR separately for NPH fish. ‘ns’p < 0.05 ‘*’p < 0.1, ‘**’p < 0.01, ‘***’p < 0.001	196

Liste des abréviations

RA : récif artificiel / **AR** : artificial reef

GdL : Golfe du Lion

LB : Leucate – Le Barcarès

CL : Cap Leucate

SAR : de l'anglais « Species Area Relationship », relation espèce-aire de distribution

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1 Contexte général

1.1. Érosion de la biodiversité

D'après la Liste Rouge diffusé par l'IUCN en 2008, 16 928 espèces sont aujourd'hui menacées d'extinction. De nombreux spécialistes de la biodiversité s'accordent à dire que la planète traverse aujourd'hui la sixième grande crise d'extinction des espèces (Barnosky et al., 2011; Sala et al., 2000). A la différence des précédentes crises d'extinctions massives, celle-ci se déroule sur une échelle de temps très courte (siècles) incompatible avec l'adaptation des espèces longévives. Les causes de cette perte de biodiversité sont à la fois liées au changement climatique et aux activités humaines. Les risques associés au changement climatique en milieu marin sont la hausse du niveau la de mer (McLeod et al., 2010), de la température de l'eau (Warren et al., 2011), des régimes de tempêtes (Walker et al., 2008) et l'acidification des océans (Riebesell, 2008). Nombreuses sont également les activités anthropiques altérant la biodiversité comme (i) la surexploitation des ressources (Castilla, 2000; Lauck et al., 1998; Pauly and Watson, 2003), (ii) l'introduction d'espèces exotiques (Kennedy et al., 2002; Piazzini and Balata, 2009; Reise et al., 2006), (iii) la pollution (Terlizzi et al., 2005; Trevors, 2003) et (iv) la destruction de l'habitat (Nakagiri et al., 2001; Oleksyn and Reich, 1994; Stone, 1995). Compte tenu du nombre de services rendus par la biodiversité à l'Homme et à son économie (Balmford et al., 2002; Balvanera et al., 2006; Beaumont et al., 2007; Turner et al., 2007; Worm et al., 2006), des sommets mondiaux sur la Terre et le développement durable ont été tenu à plusieurs reprises (Rio 1992, Johannesburg 2002 et Rio 2012), dans le but de mettre en place des mesures de gestion et de conservation pour ralentir autant que possible l'érosion de la biodiversité et lutter contre le changement climatique et la pollution.

Bien que moins bien documentés (Cole, 2005), les écosystèmes marins ne sont pas épargnés par les effets de l'anthropisation et l'érosion de la biodiversité qui en découle le plus souvent (Upton, 1992). A l'interface entre milieu terrestre et marin, les zones côtières sont particulièrement exposées aux pressions anthropiques. Celles-ci concentrent aujourd'hui plus de 50 % de la population mondiale et selon les modèles prévisionnels, cette tendance va s'accroître pour atteindre 75% d'ici 2020 (Burke et al., 2001). Bien que l'océan côtier ne représente environ que 7% de la surface et 0,5% du volume des océans, celui-ci fournit de nombreux biens et services écosystémiques d'approvisionnement, de régulation, culturel et de support nécessaire à la production d'autres services (UNEP, 2006). Les zones côtières représentent notamment à elles seules 30% de la production biologique totale de l'océan (Mantoura et al., 1991) et 70 à 80% des captures de poissons mondiales. Cependant, la forte concentration humaine sur ces zones côtières et l'intensification des activités humaines, telles que l'agriculture, l'industrie, le tourisme, la pêche et l'aquaculture, ont entraîné une transformation profonde des écosystèmes littoraux (Danovaro and Pusceddu, 2007; Worm et al., 2006), en particulier depuis la seconde guerre mondiale. Par exemple, sur les côtes de l'Europe du Nord, l'invasion de la crépidule (*Crepidula fornicata*) a été reconnue pour avoir des conséquences néfastes sur le développement des huîtres et l'habitat des coquilles St. Jacques, dont l'exploitation représente une importante économie (Streftaris et al., 2005). La production excessive de matière organique déversée par les fleuves, entraînant l'eutrophication des zones côtières, est à l'origine de plus en plus d'évènements d'anoxie, comme par exemple répertorié dans la mer du Kattegat située entre la Suède et le Danemark. L'anoxie a pour effet de modifier les réseaux trophique, d'entraîner des pertes de biodiversité et l'effondrement des pêcheries (Diaz, 2001). Il a été estimé qu'en Europe chaque jour entre 1960 et 1995 un kilomètre de littoral côtier a été aménagé par des constructions, causant la perte d'au moins 50 % des habitats naturels comme les zones humides ou d'herbiers, voir

jusqu'à 80 % dans de nombreuses régions (Airoldi et al., 2008; Airoldi and Beck, 2007). La destruction d'herbiers de zostère (*Zostera marina*), laissant place à des zones vaseuses dépourvues de végétation, a entraîné une diminution de l'abondance, de la biomasse et de la richesse spécifique locale de poissons dans les baies du Massachusetts sur la côte est américaine (Hughes et al., 2002).

1.2. Effondrement des stocks de poissons et gestion des ressources halieutiques

Parmi les menaces d'anthropisation et de changement global qui pèsent sur les écosystèmes marins et particulièrement sur les milieux côtiers (Jackson, 2008), la surpêche est considérée comme la principale responsable de l'effondrement de nombreux stocks à travers le monde (Pauly and Watson, 2003). D'après les statistiques de la FAO (Food and Agriculture Organization), plus de 52% des pêcheries mondiales seraient pleinement exploitées et il ne resterait que peu de zones dans le monde où les stocks restent faiblement ou sous-exploités (FAO, 2005). Bien que l'industrialisation des flottilles de pêche dans les années cinquante se soit tout d'abord traduite par une augmentation des captures, depuis la fin des années quatre-vingt la tendance s'est inversée avec l'effondrement de nombreux stocks de poissons (Pauly et al., 2002), tels que l'aiglefin ou la morue dans les eaux de Terre-Neuve et du Labrador (Myers et al., 1996) qui n'en sont que des exemples.

Différents outils de gestion sont aujourd'hui employés pour gérer de manière spécifique les ressources halieutiques parmi lesquelles on peut distinguer : (i) les limitations de pêche par quotas, (ii) les limitations d'engins de pêche, (iii) la mise en place de zones réglementées et (iv) plus récemment la mise en place de récifs artificiels (RA). Les limitations de pêches ont

été instaurées pour permettre d'assurer une quantité d'individus suffisante pour assurer la reproduction et ainsi le maintien des stocks. Les limitations d'engins de pêche visent à limiter les engins qui détruisent les fonds marins et peu sélectifs qui génèrent des rejets importants comme les chaluts de fonds (Pauly and Watson, 2003). L'interdiction des chalutiers dans la zone des trois miles nautiques sur les côtes européennes a été mise en place pour protéger les habitats côtiers reconnus pour être des zones de nourriceries importantes (Beck et al., 2001). Des zones réglementées sont également mise en place, soit de manière saisonnière pour cibler la protection des stades de vie les plus vulnérables, par exemple en fermant à la pêche les zones de reproduction de certaines espèces (Rijnsdorp et al., 2012), soit de manière durable sur des périodes indéterminées. Ces fermetures durables de la pêche sont notamment mis en place par des réserves ou aires marines protégées (AMP) où le niveau de protection peut-être variable et cibler toutes les activités extractives ou seulement les limiter en autorisant les activités considérées comme ayant le moins d'impact sur ces zones. Généralement, les zones d'AMP ou de réserves marines sont définies de façon à protéger des zones « sources » connues pour être naturellement riches et pouvoir alimenter en nouvelles recrues les zones à l'extérieur de ces réserves par « débordement » ou « *spillover* » (Ashworth and Ormond, 2005). A la différence des autres outils de gestions décrits ci-dessus, les RA correspondent à des aménagements qui viennent modifier le paysage sous-marin dans l'objectif d'accroître l'habitat favorable et d'augmenter les capacités de production des écosystèmes côtiers.

2 Les récifs artificiels

3.1. Outils de gestions pour compenser les effets de l'anthropisation

Depuis les années cinquante, pour mitiger les effets de l'anthropisation sur les zones côtières, de nouveaux outils de gestion ont été développés sous la forme de récifs artificiels (RA). D'après la définition de Lacroix (2001), les RA sont des structures immergées volontairement dans le but de créer, protéger ou restaurer un écosystème riche et diversifié qui puisse induire chez les animaux des processus d'attraction, de concentration, de protection et dans certains cas de production (Figure 1). Bien que le principe d'immerger des objets pour attirer les poissons et invertébrés était déjà employé par les Japonais dès le XVII^{ème} siècle, ce n'est qu'à partir des années cinquante, qu'ont débuté les premières immersions de structures artificielles spécifiques. Compte tenu de leur caractéristique à modifier l'habitat et agir sur les processus écologiques naturels, les RA sont depuis utilisés pour des applications variées mais toujours dans l'objectif d'atténuer les effets de l'anthropisation (Seaman Jr. and Jensen, 2000; Seaman, 2007).



Figure 1. Colonisation des récifs artificiels de Leucate – Le Barcarès, Golfe du Lion. Photos prises par Jérémy Pastor.

(i) En raison du déclin des stocks de poisson à travers le monde, les RA sont souvent employés dans le but d'augmenter la production locale de poisson et de maintenir les pêcheries artisanales (Grossman et al., 1997; Polovina, 1989; Santos and Monteiro, 1997). En effet, de nombreuses études sur les RA ont démontré de fortes densités de poissons, dont des espèces à valeur commerciale (Leitao et al., 2009). Dans certains cas, des suivis par pêche expérimentale ont également montré des augmentations locales de la production de pêche liée à ces nouveaux habitats (Santos et Monteiro 1998). (ii) Les RA sont également utilisés pour restaurer la qualité de l'eau dans des zones eutrophisées, comme dans la baie de Neva, un estuaire du Golfe de Finlande (Antsulevich, 1994; Leihonen et al., 1996). Les RA servant de support à de nombreux invertébrés filtreurs, ils sont utilisés comme filtre biologique pour résorber l'excès de matière organique déversé et ainsi éviter les risques d'anoxie. Ce même principe est également appliqué pour atténuer les effets néfastes liés à la production aquacole. Des premiers essais ont montré que le fait d'installer des RA sous les cages aquacoles permettaient de réduire les rejets et l'accumulation de matière organique particulaire et dissoute (Angel and Spanier, 2002; Gao et al., 2008; Tsemel et al., 2006). (iii) Les RA sont aussi mis en place pour développer des activités récréatives ou réduire leurs impacts sur les sites naturels en diversifiant les sites accessibles à la pêche récréative ou à la plongée (Brock, 1994; Leeworthy et al., 2006). Ce type de RA est particulièrement développé aux États-Unis et au Canada. Notamment, la multiplication de sites de plongée par l'immersion de RA permet de développer des activités touristiques, dont les retombées économiques sont souvent importantes voir supérieures à celles de la pêche professionnelle (Ditton et al., 2002; Milon, 1989; Oh et al., 2008). (iv) Les RA servent également à protéger la bande côtière contre le chalutage. Cette activité est, sauf exception locale, interdite dans la zone des trois miles nautiques, mais de nombreuses infractions sont cependant répertoriées créant entre autre des conflits avec les pêcheurs petits métiers qui habituellement exploitent cette zone (Gonzalez-

Correa et al., 2005; Pickering et al., 1998; Polovina, 1991; Ramos Espla et al., 2000). (v) Dans certains cas, les RA sont immergés dans le but de conserver la biodiversité, en restaurant des habitats dégradés ou détruits suite à des perturbations climatiques ou anthropiques (Abelson, 2006; Pickering et al., 1998; Pratt, 1994; Reed et al., 2006). Dans les Maldives, des RA ont été immergés afin de compenser l'effet de l'extraction des coraux qui a été pratiquée durant des décennies et a fortement réduit la couverture corallienne. Ces structures artificielles ont permis de reconstituer les peuplements de poissons et ont servi de support pour le développement de nouveaux coraux (Clark and Edwards, 1994). (vi) De plus, les RA sont employés dans la recherche à travers la mise en place de RA expérimentaux visant à mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes et étudier les processus écologiques (Beets and Hixon, 1994; Eklund, 1997; Jenson, 1998; Miller, 2002). Par exemple, Eklund (1997) a déployée des RA expérimentaux standards auxquels différents traitements ont été appliqués (avec ou sans présence de prédateurs, de micro-habitats et d'*antifouling*) pour mettre en évidence le rôle de la limitation de la ressource et de la prédation dans la dynamique des populations de poissons.

3.2. Développement des récifs artificiels

Parmi toutes les applications existantes, on peut classer les RA selon deux catégories, les RA de protection et les RA de production au sens large, qui sont parfois utilisées conjointement (Relini et al., 2008). Bien que les RA de production puissent avoir des applications différentes (voir paragraphe ci-dessus), leur objectif est d'attirer et de concentrer les organismes et se différencient ainsi des RA de protection, dont l'objectif premier est de servir d'obstacle physique. Ces différences d'objectifs de ces deux types de RA vont se traduire dans l'apparence et les matériaux employés pour leur construction.

Les RA de protection visent à limiter le chalutage illégal et ses nuisances dans la bande côtière des 3 milles nautiques (~ 5,5 km). Leur objectif est de faire obstruction aux filets des chaluts et servir d'engin de dissuasion. Ce type de RA ont particulièrement été développés sur les côtes espagnoles, avec plus de 103 RA déployés, bien que leur objectif était également d'augmenter les captures de la pêche artisanale (RA de production, voir paragraphe ci-dessous ; Relini et al. 2008). Certaines structures de RA comme les modules « armés » sont considérés comme un outil de dissuasion particulièrement efficace contre le chalutage illégal dans la bande côtière, ayant permis aux fonds meubles et aux herbiers de se régénérer dans de nombreux cas (Ramos Espla et al., 2000). Ces structures peuvent être de différentes formes, mais sont généralement très lourdes (3-5 tonnes) et possèdent des pointes pour retenir ou arracher les filets des chalutiers (Figure 2). En revanche, elles sont souvent faiblement colonisées de part leur faible disponibilité en microhabitats (Relini et al., 2008). Dans la suite de cette introduction, ce type de RA ne sera pas considéré puisque leur objectif premier est de constituer un obstacle physique sur le fond marin et non pas d'avoir un effet direct sur le compartiment biotique de l'écosystème.

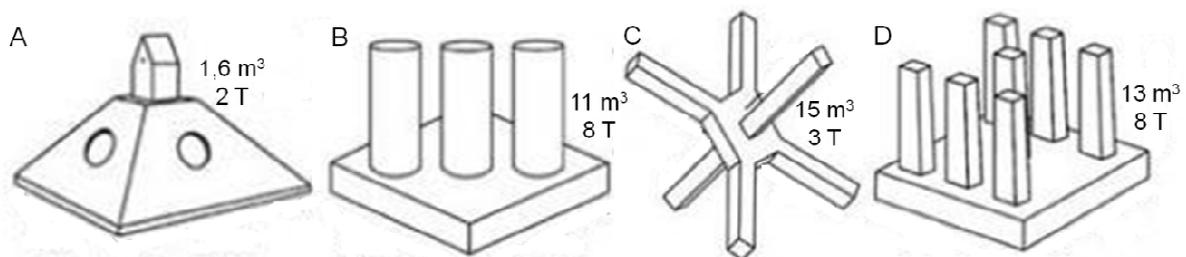


Figure 2. Différents types de modules de récifs artificiels anti-chalutage : module Fakir (A), Tripode (B), module Searock (C), module Negri (D) (© Eric Charbonnel).

Les RA de production cherchent à imiter les substrats rocheux naturels pour attirer et concentrer les organismes dans le but d'accroître les ressources halieutiques. Contrairement aux RA de protection, ils sont composés de structures créant des cavités et loges pour les

organismes. Selon les pays, l'année d'immersion et les objectifs, les RA de production et paysagers sont constitués de matériaux, de formes très variées et dont l'étendue est plus ou moins importante. Les premiers RA étaient constitués de déchets ou de matériaux de récupération, comme des carcasses de voiture, des pneus de voiture (Figure 3) ou des navires (Jensen et al., 2000). En Europe, l'immersion de matériaux de récupération est aujourd'hui interdite et les RA récents sont majoritairement constitués de béton ou d'acier. On peut trouver des modules en béton simple tel que les buses et les dalots et des RA multi-modulaires composés d'un ensemble de modules disposés généralement les uns sur les autres de manière aléatoire, afin d'augmenter le nombre et la taille des espaces vides propices au refuge des poissons. Ce genre de RA ont notamment été utilisés pour l'implantation des RA de Leucate - Le Barcarès dans le Languedoc - Roussillon (Figure 4).



Figure 3. Récifs artificiels constitués de différents assemblages de pneus de voitures, dont certains coulés dans du béton (Spanier et al. 1990).

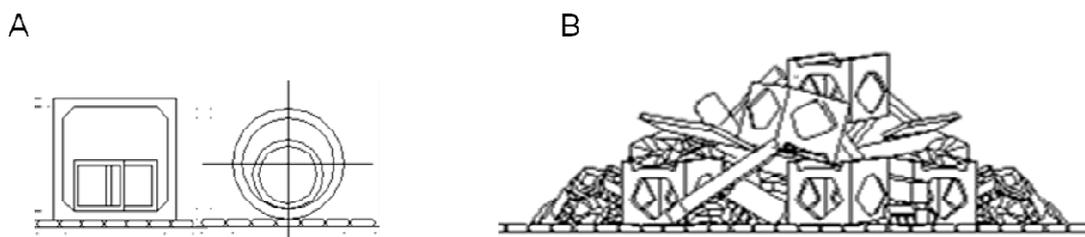


Figure 4. Modules simples de type dalots et buses (A) et des RA multi-modulaire type amas chaotiques constituées de buses et de dalots (B) tel que ceux des récifs artificiels de Leucate – Le Barcarès.

Il existe également des structures unitaires plus importantes, comme les modules type LARU (Figure 5A) installées sur les RA du Golfe Juan dans les Alpes-Maritimes, qui représentent un volume de 168 m³ et une surface de 175 m² (Charbonnel et al., 2002). Les RA sont de plus en plus complexifiés comme les structures de type alvéolaires (Figure 6) ou bien par l'ajout de petites structures, comme des briques, des petites buses, des filières à moules ou encore des poches de coquilles d'huîtres vide (Figure 5B). La tendance générale est à la complexification et à la structuration en 'villages' c'est-à-dire sous formes de petits regroupements de modules de RA. Compte-tenu des études passées, même si la compréhension du rôle et de l'intégration des RA au sein d'écosystèmes naturels sont encore mal connus, il semble que la « réussite » des projets de RA soit en grande partie liée au choix du site d'immersion, ainsi qu'à leur complexité. Concernant ce dernier point, des études récentes ont fait apparaître l'importance de la complexité et de la dimension fractale de l'habitat comme un point clé dans le succès de la colonisation des RA (Charbonnel et al., 2002; Grober-Dunsmore et al., 2008; Lan et al., 2008; Lan Chun-Hsiung, 2006; Lingo and Szedlmayer, 2006; Sherman R. L., 2002). Des structures plus spécifiques sont également développées, comme par exemple des RA spécifiquement dédiés à la pêche de langoustes avec des loges calibrées pour servir de refuge aux décapodes (Barshaw and Spanier, 1990) ou encore des RA d'émancipation déployés dans le cadre de projets de repeuplements, avec uniquement de très petites loges dédiées aux poissons juvéniles et limitant les risques de prédatons (Figure 7).

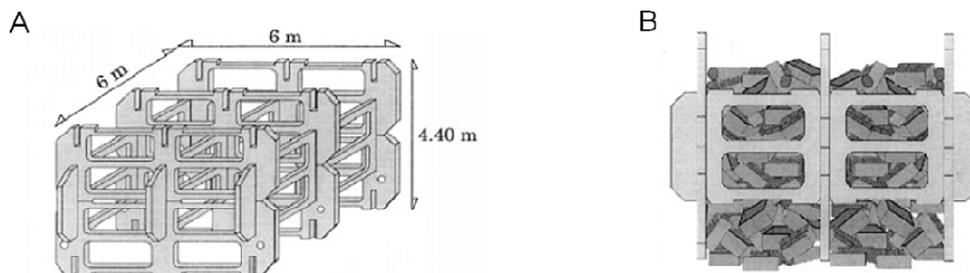


Figure 5. Modules de type LARU constituant les récifs artificiels du Golfe Juan dans les Alpes – Maritimes, avant (A) et après complexification par l'ajout de petites structures en béton dans les espaces vides à l'intérieur du module (B) (issue de Charbonnel et al. 2002).

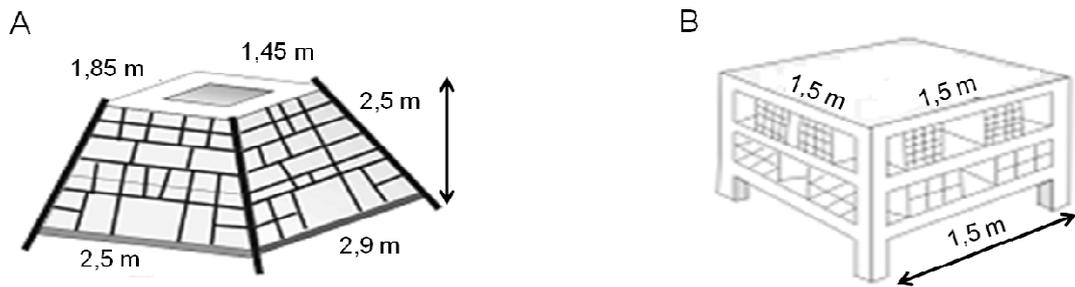


Figure 6. Modules de type alvéolaires constituant les récifs artificiels de Carry-le-Rouet : module pyramidal (A), module tabulaire (B) (© GIS Posidonie).



Figure 7. Récif artificiel d'émancipation constituée uniquement de loges de très petite taille pour servir de refuge aux poissons juvéniles, utilisée dans le cadre de projets de repeuplement, comme celui-ci de Monaco (© Jérémy Pastor).

Parmi les 35 pays concernés par les aménagements côtiers de RA, les principaux sont le Japon avec plus de 20 millions de m³ immergés soit 12% de son plateau continental, essentiellement des récifs de production et les États-Unis avec une majorité de récifs à vocation récréative (Baine and Side, 2003). En Europe, bien-que la France ai été à l'origine des premières installations à grande échelle de RA en 1985, ce sont aujourd'hui l'Italie et l'Espagne les leaders en matière de RA (Baine, 2001; Jensen, 2002; Relini et al., 2008). Au

début des années 2000, l'Union européenne a lancé une campagne massive de soutien financier à l'immersion de RA, ce qui explique le développement important de ces structures sur les côtes européennes. En France, les pouvoirs publics ont lancé, en 1985, une première grande campagne d'immersion de récifs artificiels sur le littoral méditerranéen (21 sites), à l'origine de 30 025 m³ de récifs en Languedoc-Roussillon et de 21 932 m³ en Provence-Alpes-Côte d'Azur (Duval Mellon, 1987). Depuis, quelques RA de protections ont été mis en place dans les années quatre-vingt dix, mais ce n'est qu'à partir de 2000 que d'importants projets de RA ont été lancés sur les côtes françaises, cette fois avec un double objectif de conservation et de production (Cepalmar, 2008). Sur la façade Atlantique, seuls quelques RA ont été immergés, notamment le long de la côte landaise, à Pyla et Langrune-sur-Mer. Le faible développement sur les côtes atlantiques françaises est dû aux nombreux problèmes posés par la courantologie, la houle, l'ensablement et la forte turbidité altérant la stabilité dans le temps de RA et rendant difficile le suivi des communautés associées à ces structures (Barnabé et al., 2000).

3.3. Outil de pêche et de gestion des ressources halieutiques

Même s'il existe une large gamme d'applications aux RA, pour de nombreux pays tels que le Japon et la France, les RA sont essentiellement installés à des fins halieutiques dans l'objectif de gérer les ressources de pêche et de dynamiser la pêche professionnelle côtière (Baine and Side, 2003). En effet, la pêche côtière représente une grande part des débarquements et de l'économie de la pêche mondiale. Cependant, les avis des scientifiques concernant le rôle des RA et leur efficacité divergent, notamment en termes de pêcherie. De nombreux spécialistes remettent en cause l'efficacité des RA dans la production de poissons et caractérisent les RA comme des Dispositifs Concentrateurs de Poissons (DCP) qui

facilitent l'accès des pêcheurs à la ressource, mais augmentent ainsi le risque de surexploitation des stocks (Grossman et al., 1997; Polovina, 1989).

En effet, même si la plupart des études réalisées sur des RA montrent des densités de poissons et d'invertébrés importantes (Badalamenti et al., 2002; Dupont, 2008), seules peu d'entre elles mettent en évidence les processus à l'origine de ces fortes densités ou essayent d'évaluer le rôle des RA dans le fonctionnement des écosystèmes (DeMartini et al., 1994; Moreno, 2006; Osenberg et al., 2002). Étant donné qu'une même observation peut être due à des processus différents et avoir des implications écologiques différentes, la simple observation de fortes densités de poissons sur les RA ne suffit pas à comprendre les mécanismes impliqués dans la vie associée aux RA. Deux processus peuvent être distingués comme étant à l'origine de la vie associée aux RA: (i) l'attraction et la concentration d'organismes adultes venant d'autres structures rocheuses sans augmenter la capacité écologique (*'carrying capacity'*) de l'écosystème considéré et (ii) la production d'organismes sur ces nouvelles structures suite à la installation de nouvelles recrues. Dans le cas de l'hypothèse d'attraction, la production du système est limitée par le nombre de recrues et l'ajout d'habitat favorable ne fait que redistribuer et diluer les organismes au sein de ce système. L'abondance totale nette du système serait alors constante dans le temps (Figure 8A). L'intérêt écologique et halieutique des RA serait alors très limité, vu que l'agrégation de poissons sur des zones bien précises ne ferait qu'augmenter l'accessibilité de la ressource pour les pêcheurs et de ce fait augmenter les risques de surexploitation. Dans le cas de l'hypothèse de production, le système étant limité par la disponibilité en habitat favorable, l'ajout d'habitats artificiels permettrait l'augmentation de l'abondance totale de poissons du système (Figure 8B). D'après Brickhill et al. (2005), cette hypothèse se traduirait également par une forte abondance de juvéniles démontrant le succès de l'installation des post-larves sur

les RA et le maintien de ces nouvelles recrues au sein de la population adulte (González-Wangüemert et al., 2010), augmentant ainsi la capacité écologique de l'écosystème.

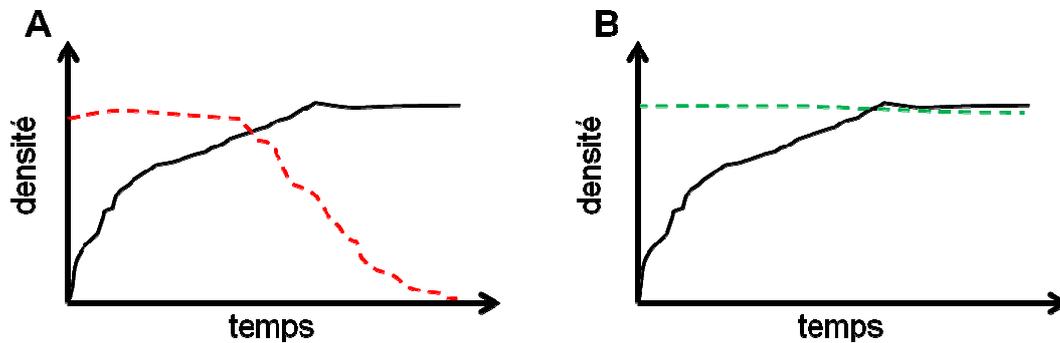


Figure 8. Schéma théorique de l'évolution des densités de poissons en fonction du temps (années), avec en noir les densités observées sur un récif artificiel et en pointillé celles du site témoin rocheux à proximité, en rouge dans un cas d'attraction pure (A) et en vert dans un cas de production pure (B).

En pratique, l'évaluation de l'efficacité des RA sur la production halieutique est plus complexe et dépasse la simple théorie « attraction vs. production », bien qu'elle ait permis de formaliser certaines théories pour avancer dans l'étude des RA comme outil de gestion des ressources. Par exemple, une méthode simple serait de suivre l'évolution des captures d'une zone de pêche donnée plusieurs années avant et après l'installation de RA pour identifier le processus à l'origine des fortes densités observées sur de nombreux RA. Dans la réalité, les suivis scientifiques sont souvent démarrés après l'installation des RA, voir dans le meilleur des cas en même temps, rendant impossible une évaluation de type BACI (« Before-After-Control-Impact »). Récemment, en France, dans un document stratégique pour l'implantation des RA édité en 2012, la préfecture maritime de la Méditerranée dispose que pour les nouveaux projets de RA, l'obligation de réaliser un état zéro s'appliquera dorénavant. De plus, il n'y a pas uniquement le recrutement de juvéniles ou l'installation de post-larves à servir d'indicateur de la production de poissons. Différents processus interviennent dans la dynamique des populations exploitées (Fogarty, 2001) comme l'émigration, l'immigration, la croissance, la mortalité naturelle et la mortalité par pêche (Figure 9). Le recrutement de

juvéniles n'est qu'une seule composante de la dynamique des populations exploitées et n'est pas forcément le meilleur indicateur de production de biomasse suite à l'augmentation de l'habitat par l'installation de RA. Le suivi du recrutement de poissons juvéniles sur les RA est d'autant plus litigieux, que pour de nombreuses espèces côtières, l'habitat juvénile est spatialement dissocié de l'habitat des adultes (Gillanders et al., 2003), avec des nourriceries souvent caractérisées par des eaux peu profondes, lagunaires, dans des herbiers, des mangroves, des estuaires ou sur des fonds rocheux (Beck et al., 2001). Les RA étant généralement immergés à plus de 10 m de fond pour ne pas faire obstacle au trafic maritime, ces espèces ne pourront jamais être présentes sur les RA au stade juvénile, car au-delà de leur préférendum bathymétrique. Bohnsack et al. (1994) montrent en effet dans leur étude, que seule une faible proportion des assemblages de poissons sur les RA est issue de l'arrivée de nouvelles recrues, c'est-à-dire de l'installation de post-larves. Il est cependant tout à fait possible d'imaginer que si l'habitat des juvéniles n'est pas limitant, que l'habitat favorable adulte le soit. Dans ce cas, même si les RA ne présentent pas de forte densités de juvéniles, ces nouveaux habitats peuvent augmenter les chances de survie ou la *fitness* des adultes en limitant par exemple la compétition pour la ressource ou de façon générale créer de nouvelles niches écologiques pouvant notamment influencer sur la stabilité de l'écosystème et sa résilience face aux perturbations.

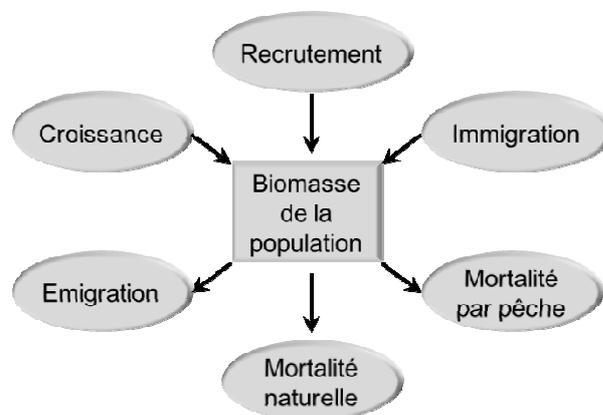


Figure 9. Composantes de la production et de la dispersion affectant la biomasse des populations marines exploitées (issue de Fogarty 2001).

3 Effets de la modification du paysage sous-marin

Bien que la mise en place de RA à proximité des côtes puisse présenter un intérêt économique à court terme via leur effet attracteur sur les organismes et notamment sur les poissons à forte valeur commerciale, elle engendre également une modification volontaire du paysage sous-marin. La modification des fonds marins ne se résume pas à l'installation de RA qui sont essentiellement immergés depuis une cinquantaine d'années. Les milieux marins côtiers en particuliers sont soumis à de nombreuses modifications du paysage avec l'installation de constructions portuaires, de brise-lames, de plateformes *off-shore* et de RA de protection anti-chalutage. Ces structures ont pour but d'agir comme obstacle physique de protection (contre l'érosion du sédiment, l'action de la houle, le chalutage illégal) ou de support pour le développement d'activités anthropiques, sans tenir compte de leurs potentiels effets sur le compartiment biotique. L'implantation de ces constructions côtières est souvent motivée par des retombées économiques importantes à court et moyen terme et avec un faible souci de l'impact qu'elle aura sur les écosystèmes et leur fonctionnement (Bulleri and Chapman, 2010). Avec le développement des RA de production, on voit apparaître cependant la volonté d'enrichir et de valoriser ces structures, pour en limiter l'impact sur les écosystèmes (Bulleri and Chapman, 2010). Tout comme ces constructions côtières, les RA entraînent eux aussi une modification de l'habitat en agissant sur les paysages marins côtiers et leurs différentes composantes à savoir (i) la nature du substrat, (ii) la complexité, (iii) l'hétérogénéité, (iv) les délimitations et bordures de l'habitat (Fagan et al., 1999; McCoy and Bell, 1990) ainsi que (v) les distances inter-habitats. Compte tenu du fort développement des activités agricoles, la plupart des exemples et théories existantes sur l'étude de l'écologie du paysage et des effets de la modification des paysages naturels portent sur le milieu terrestre. Les deux milieux diffèrent certes, notamment en ce qui concerne la dispersion des organismes

et la connectivité entre populations, mais les travaux et théories issus du milieu terrestre permettent d'avancer dans la réflexion autour de l'effet des modifications de l'habitat sur le fonctionnement du milieu marin.

Les modifications de l'habitat peuvent influencer sur l'écologie du paysage en générale et plus particulièrement sur les processus de prédation, de compétition, de recrutement et de colonisation, sur la connectivité fonctionnelle entre habitat (immigration/émigration d'individus), sur la biodiversité des assemblages et ses composantes, sur les stratégies d'utilisation de l'habitat et de la ressource, ainsi que sur la ségrégation des niches écologiques (Figure 10). Par exemple, Turgeon et al. (2010) ont mis en évidence dans une expérience de translocation de poissons demoiselles (*Stegastes diencaeus*), que leurs déplacements entre récifs étaient fortement réduits lorsque l'habitat était discontinu, montrant ainsi l'importance de la configuration du paysage et plus particulièrement de la distance entre récifs dans la connectivité fonctionnelle des poissons récifaux. De plus, les bordures d'un habitat ont également une importance dans les interactions écologiques, comme la prédation. D'après l'expérience de Smith et al. (2011) les risques de prédation du pêche-madame moucheté (*Sillaginodes punctatus*) par le saumon australien (*Arripis sp.*) seraient plus élevés au niveau des bordures entre herbiers et substrat sableux plutôt que sur l'un ou l'autre des deux habitats. Ces résultats convergent avec le travail de Fagan et al. (1999), qui montrent dans leur revue que les bordures peuvent faciliter les interactions entre espèces (e.g. compétition, prédation) et de ce fait contribuer à la mortalité de ces espèces en interaction. La complexité de l'habitat est également un aspect important qui peut affecter les communautés. Dans une revue sur la complexité de l'habitat, Kovalenko et al. (2012) recensent les différents effets de la complexité de l'habitat sur les interactions biologiques et leurs conséquences potentielles sur les processus des écosystèmes. Une plus grande diversité de structures différentes au sein

d'un habitat permettrait l'installation d'organismes de taille plus variée et modifierait ainsi la structure des réseaux trophiques en augmentant la ségrégation des niches écologiques ce qui aurait comme effet d'augmenter la stabilité des réseaux trophiques (McCann and Rooney, 2009). Cependant, les études mettant en évidence les effets de la modification de l'habitat en milieu marin sur les communautés et les populations ainsi que leurs conséquences écologiques demeurent rares.

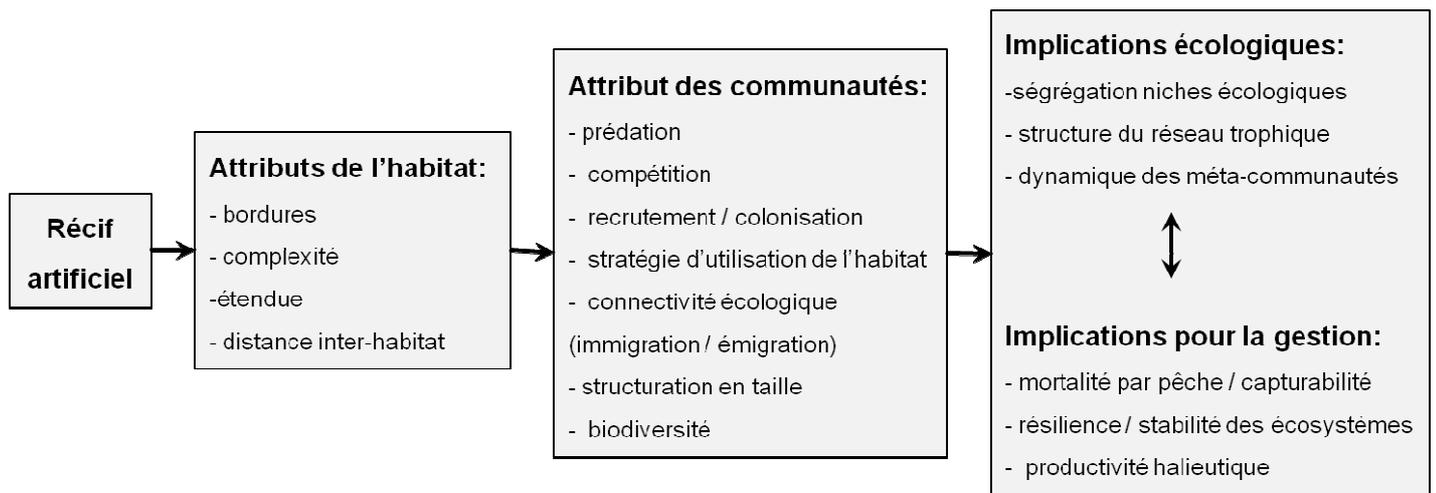


Figure 10. Schématisation des effets potentiels des récifs artificiels, et de la modification de l'habitat en général, sur les attributs des populations et des communautés, ainsi que leurs implications écologiques et pour la gestion des ressources marines.

ENCADRÉ : COMPLEXITÉ de l'HABITAT

La complexité de l'habitat est un élément important dans l'étude des communautés et des populations qui influence la distribution des espèces (McCoy and Bell, 1990). D'après Tokeshi et al. (2012) la complexité de l'habitat est un terme qui englobe plusieurs caractéristiques physiques de l'habitat et tient compte de:

- (i) **L'échelle spatiale de considération de la complexité**: On peut considérer la complexité à l'échelle du microhabitat en mesurant par exemple la rugosité du substrat qui va notamment donner une indication sur l'habitat disponible pour les macroinvertébrés benthiques qui viennent se loger dans la rugosité des roches (Beck, 2000). A l'opposé on peut considérer la complexité à l'échelle du paysage entier et mesurer les distances intra-habitats par exemple.
- (ii) **La diversité d'éléments structurels**: e.g. des récifs artificiels peuvent être constitués de différents types de modules : des buses, des dalots, des poutres, et sur des récifs naturels on va trouver à la fois des éboulis rocheux, des failles, des surplombs. La diversité d'éléments n'inclut pas uniquement de définir les éléments de formes géométriques différentes, mais également leur inclinaison qui peut avoir des effets sur les communautés. Par exemple un élément concave aura une fonction différente qu'un élément convexe et de même pour une ouverture verticale et une ouverture sur le haut (e.g. une faille vs. une grotte). Tokeshi et al. (2012) ont par exemple mis en place la mesure de l'angle minimum des cavités pour mesurer les variations topographiques de l'habitat et expliquer la distribution d'invertébrés benthiques.
- (iii) **La taille des éléments**
- (iv) **La densité ou l'abondance des éléments**
- (v) **L'arrangement spatial de ces éléments**: i.e. combiné avec la taille et la densité des éléments, l'arrangement spatial va définir l'accessibilité aux organismes des différents éléments de l'habitat ou leur cloisonnement, ainsi que l'espace vide disponible. Ruitton et al. (2000) ont calculé un indice de complexité basé sur la taille des blocks rocheux et des ouvertures, et sur leurs coefficients de variation pour comparer les assemblages de poissons entre habitats naturels et artificiels. A partir de la taille des blocks et des ouvertures entre les blocks, ils ont calculé un indice de cavité permettant de rendre compte de la disponibilité de refuge des différents substrats.

4 Structuration spatiale du cycle de vie des poissons

4.1. Notion d'habitat essentiel

Les poissons côtiers présentant une forte structuration spatiale, que ce soit au cours de leur cycle de vie ou au sein d'un même stade de vie, la modification des paysages sous-marins par les RA peut avoir d'importantes implications dans leur dynamique spatiale. Les poissons côtiers ont en effet un cycle de vie complexe, qui peut se décomposer en trois phases : le stade œuf et larvaire (dispersif, car généralement pélagique), le stade juvénile et le stade adulte. Pour la plupart des espèces démersales, chacune de ces étapes est accompagnée d'un changement d'habitat, induisant des déplacements plus ou moins importants ce qui est synthétisé par Harden Jones (1968) par le « triangle de la migration ». Le maintien des populations de poissons côtiers est assuré par la succession des différents processus qui relient chaque stade de vie et chaque compartiment « spatial » : la reproduction qui conditionne le nombre d'œufs et de larves, l'installation qui conditionne le nombre de juvéniles et le recrutement qui conditionne le stock d'adultes (Figure 11).

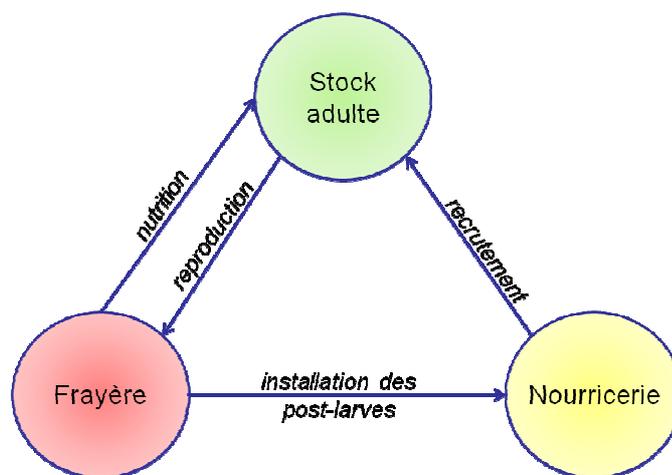


Figure 11. Triangle de la migration des poissons distinguant l'habitat adulte, nourricerie et de reproduction (modifié d'après Harden Jones, 1968)

Selon l'écologie des espèces, des déplacements importants peuvent également être effectués au cours d'un stade de vie donné, pour se nourrir ou se mettre à l'abri de la prédation ou d'autres pressions environnementales. L'ensemble des habitats nécessaire à la survie des populations de poissons est regroupé sous la notion d' « habitat essentiel » par Benaka (1999) qui les définit comme le milieu et le substrat nécessaire pour se nourrir, croître jusqu'à maturité et se reproduire. L'habitat essentiel peut ainsi être décomposé en trois compartiments : l'habitat refuge, l'habitat nutrition et l'habitat reproduction (Figure 12). La zone refuge d'un poisson correspond à la zone de stabulation où il peut se mettre à l'abri des prédateurs et des risques du milieu tout en minimisant ses dépenses énergétiques et ce afin d'optimiser ses chances de survie et son taux de croissance. Selon la sédentarité des espèces, la zone refuge peut varier spatialement au cours de la vie d'un poisson adulte. La zone de nutrition s'organise soit autour ou à proximité de la/des zone(s) refuge(s), mais peut également être spatialement dissociée de l'habitat refuge. Elle varie également au cours de leur cycle de vie selon leurs besoins énergétiques. Durant la phase juvénile, les poissons ont besoin d'un apport énergétique important (taux de croissance important et métabolisme élevé), mais sont également particulièrement vulnérables à la prédation, nécessitant souvent un habitat de nurserie particulier différent de celui des adultes (Gillanders et al., 2003). La zone de reproduction correspond à une zone particulière où les spécimens mâles et femelles se regroupent de façon plus ou moins dense pour émettre leurs gamètes simultanément. C'est notamment durant ces regroupements de reproduction que la pression liée à la pêche est très importante (reconnaissance au sonar des bancs de poissons). L'habitat essentiel correspond ainsi à un compromis entre un milieu dont les conditions environnementales permettent la croissance, au sein duquel les interactions entre espèces permettent de se maintenir et qui est accessible compte tenu des capacités dispersives ou de déplacement de l'espèce (Soberon, 2007; Soberon and Peterson, 2005). Ce compromis conditionnant fortement la sélection de

l'habitat effectif, il explique les importantes variations qu'il peut y avoir entre la niche écologique fondamentale (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957) et la niche réalisée d'une espèce ou population.

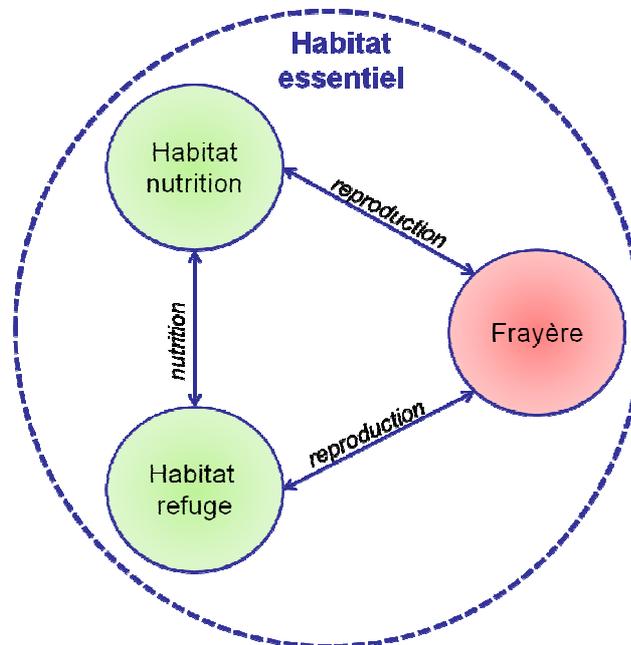


Figure 12. Habitat essentiel des poissons adultes dont les sous-compartiments peuvent être plus ou moins dissociés spatialement selon les espèces et les environnements (modifiée d'après Benaka, 1999).

La structuration spatiale des poissons côtiers peut ainsi être synthétisée par l'intégration de la notion d'habitat essentiel au schéma du triangle de la migration où l'on peut distinguer parmi le stock adulte et les nourriceries, des zones de refuge et des zones de nutrition plus ou moins distinctes spatialement selon les espèces et selon les caractéristiques de l'environnement (Figure 13). Pour certaines espèces, comme le sar à tête noire (*Diplodus vulgaris*), les habitats juvénile et adulte se chevauchent car les juvéniles recrutent à des profondeurs et sur des fonds similaires à ceux de l'habitat adulte (Leitao et al., 2009). Le sar commun (*Diplodus sargus*) en revanche présente un habitat adulte et juvénile dissocié avec les plus jeunes sars recrutant dans des eaux de quelques mètres de profondeur alors que les adultes se trouvent préférentiellement à plus d'une dizaine de mètres de fond (Harmelin-Vivien et al., 1995). Pour l'habitat reproduction, les différences entre espèces sont encore plus

marquées. Certaines espèces n'effectuent pas de déplacements durant la période de reproduction comme les poissons demoiselles qui ont un comportement territorial très développées (Itzkowitz, 1985) alors que d'autres espèces comme l'anguille effectuent d'importantes migrations transocéanique (Aarestrup et al., 2009; Tsukamoto, 2009).

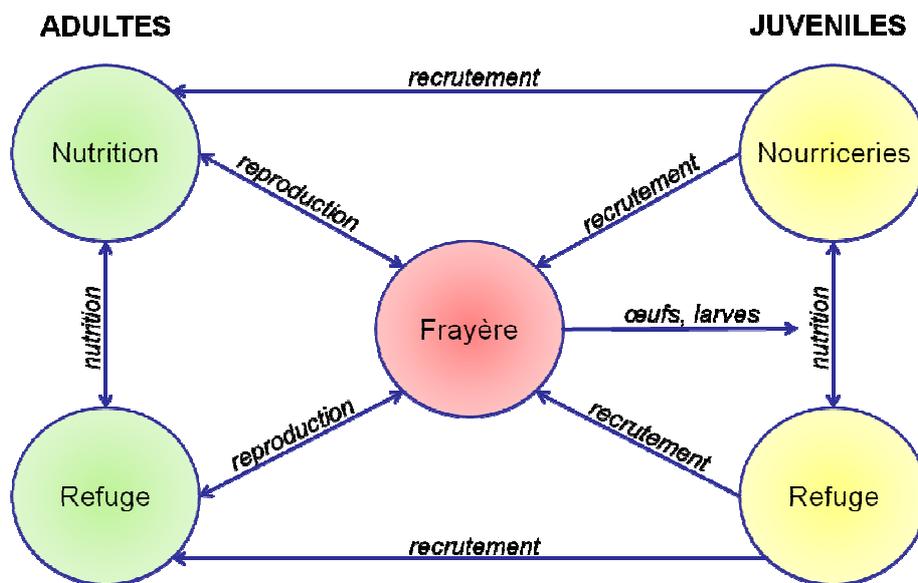


Figure 13. Structuration spatiale du cycle de vie des poissons : intégration du triangle de migration d'Harden Jones (1968) et de la notion d'habitat essentiel de Benaka (1999). Les habitats sont représentés par des cercles et les déplacements entre habitats par les flèches soit à sens unique ou double sens. Selon les espèces et les caractéristiques de l'environnement, les habitats peuvent être plus ou moins dissociés spatialement.

4.2. Connectivité fonctionnelle du paysage

Le milieu marin est naturellement fragmenté/hétérogène et subi également de plus en plus de modifications par l'action de l'Homme (Jones, 2007), notamment via l'installation de RA. La combinaison de la fragmentation naturelle des habitats marins côtiers et de la forte structuration spatiale des poissons côtiers a des implications importantes sur la dynamique des populations. De ce fait, la connectivité est un des aspects clé du maintien et de la stabilité des populations marines ichthyologiques (Hanski, 1999; Pulliam, 1988). On peut distinguer deux aspects de la connectivité des populations, la connectivité démographique et la connectivité

fonctionnelle des paysages («*functional landscape connectivity*»). La connectivité démographique, qui est souvent l'aspect le plus décrit, est liée à la phase dispersive larvaire fortement influencée par les courants océaniques, mais également par les mécanismes d'orientation des larves (Houde, 2008). La connectivité fonctionnelle des paysages, qui est une propriété plutôt émergente des paysages (Tischendorf and Fahrig, 2000), est liée au comportement individuel et de ce fait concerne une échelle spatiale plus réduite. Elle peut se définir comme l'interaction entre les déplacements des animaux, conditionnés par leurs patrons physiologiques et comportementaux, et la structure du paysage, caractérisée par sa complexité et sa configuration (Goodwin and Fahrig, 2002; Merriam, 1984). Cette interaction déterminera les capacités d'un animal à se déplacer au sein de ce paysage et des patches de ressources du paysage (Taylor et al., 1993). La connectivité fonctionnelle des paysages dépendra ainsi à la fois de facteurs intrinsèques des organismes comme leur mobilité, leur capacité de perception (McDonald and St Clair, 2004), leur taille (Bakker and Van Vuren, 2004), leur sexe (Pither and Taylor, 1998), leur état physiologique comme leur condition reproductive et nutritionnelle (Turcotte and Desrochers, 2003) et de facteurs extrinsèques comme les distances entre les patches d'habitats favorables, de leurs qualités et de leurs configurations (Bender and Fahrig, 2005; Gillies and Clair, 2008).

Contrairement à un écosystème continu, où les échanges se font librement, les déplacements entre habitats essentiels d'un écosystème fragmenté sont limités et ne se font plus qu'au travers de « corridors » considérés comme des habitats sub-optimaux. Les modèles de fragmentation et de connectivité des paysages ce sont notamment inspirés des membranes cellulaires pour expliquer et formuler certaines théories concernant les échanges et déplacements des organismes au sein de paysages discontinus (Fagan et al., 1999), notamment de la propriété de perméabilité différentielle et asymétrique de ces membranes. En effet, les

bords ou limites entre habitats favorables et non-favorables ne sont pas les mêmes selon les espèces (perméabilité différentielle), ni de même intensité et les échanges vers un habitat favorable sont plus importants que les départs de ces habitats (perméabilité asymétrique, Figure 14).

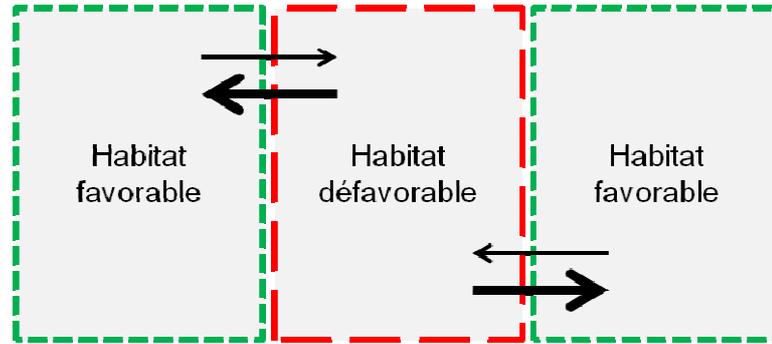


Figure 14. Les déplacements et la connectivité fonctionnelle des paysage sont souvent assimilées à des membranes de perméabilité différentielle selon s'il s'agit d'habitats favorables ou défavorable à l'espèce considérée. Les déplacements, symbolisés par les flèches, étant facilités vers un habitat favorable et au contraire plus restreints lorsqu'il faut traverser un habitat défavorable pour atteindre un nouvel habitat favorable.

En prenant exemple sur des études portant sur les paysages terrestres, il est admis que pour des espèces inféodées à des habitats complexes, les habitats ouverts et peu complexes sont considérés comme une membrane de perméabilité ou une barrière partielle (Belisle and Desrochers, 2002), alors que la présence d'habitats structurés agirait comme des corridors ou des points-relais (« *stepping-stones* ») facilitant les déplacements (Gillies and Clair, 2008). De plus, la présence de congénères peut également influencer sur ces déplacements, soit en les facilitant en indiquant la présence d'un habitat favorable (Sieving et al., 2004), soit au contraire en les limitant à cause des comportements agonistiques des congénères (territorialité, compétition intra-spécifique forte). On peut ainsi faire le parallèle avec les poissons marins côtiers inféodés à des substrats rocheux, pour lesquels les substrats meubles peuvent être considérés comme une barrière, du fait de l'absence de refuge et d'un risque de prédation accru (Chapman and Kramer, 2000; Shulman, 1985; Sweatman and Robertson,

1994). Dans des paysages fragmentés, les échanges entre habitats sont alors fortement réduits et les individus plus exposés aux perturbations environnementales. Lors des déplacements ontogéniques ou entre habitats essentiels, les poissons sont particulièrement vulnérables, notamment face à la pêche. La mise en œuvre de plans de gestion de l'espace côtier, notamment la définition des limites d'aires marines protégées ou de concessions de RA, nécessite de tenir compte des phénomènes de connectivité fonctionnelle à l'échelle des paysages. Avec le développement des méthodes de marquages électroniques, cette connaissance sur la connectivité du paysage (« *landscape connectivity* ») peut être apportée par le suivi des déplacements des poissons et l'étude de leur dynamique spatio-temporelle.

5 Structure du manuscrit de thèse

Face à la multiplication des pressions anthropiques sur les zones côtières et le déclin des ressources halieutiques côtières, la mise en place d'outils de gestions efficaces à la fois écologiquement qu'économiquement s'impose. De façon générale, la mise en place de RA est à l'origine de pressions économiques et sociales du secteur de la pêche professionnelle ou récréative, ce qui est particulièrement vrai en France et sur les côtes européennes. Même si de nombreuses études menées sur les peuplements associés aux RA montrent de fortes densités de poissons et d'invertébrés benthiques, les processus à l'origine de ces patrons ne sont toutefois pas identifiés. Dans l'immédiat, ces concentrations de poissons peuvent sembler bénéfiques d'un point de vue écologique et économique, mais peuvent également traduire une altération du fonctionnement de l'écosystème et augmenter les risques de surexploitation des ressources halieutiques à moyen et long terme. Du fait de la forte structuration spatiale de la dynamique de population des poissons côtiers, mais également de l'étroite interaction entre la configuration de l'habitat et les communautés de poissons, l'objectif de ce travail de thèse était de mettre en évidence certains des effets des RA sur les populations et communautés de poissons. L'objectif alors est (i) d'étudier le rôle des RA dans la structure et le fonctionnement des communautés de poissons (Chapitre 2), (ii) de voir comment les effets des RA se traduisent dans les débarquements de pêche artisanale (Chapitre 3), (iii) ainsi que d'étudier le rôle des RA dans la dynamique spatio-temporelle des poissons (Chapitre 4) en prenant exemple sur les RA de Leucate – Le Barcarès (Figure 15). N'ayant pas d'information sur l'état initial du site d'étude, c'est-à-dire avant l'immersion des RA, il est impossible d'étudier l'effet direct de ces RA en comparant l'état des lieux avant et après l'immersion. Ce travail sera basé sur la comparaison entre récif artificiel et naturel et l'étude de la connectivité

entre ces différents compartiments, afin de voir comment s'intègrent ces nouveaux habitats dans le paysage marin côtier.

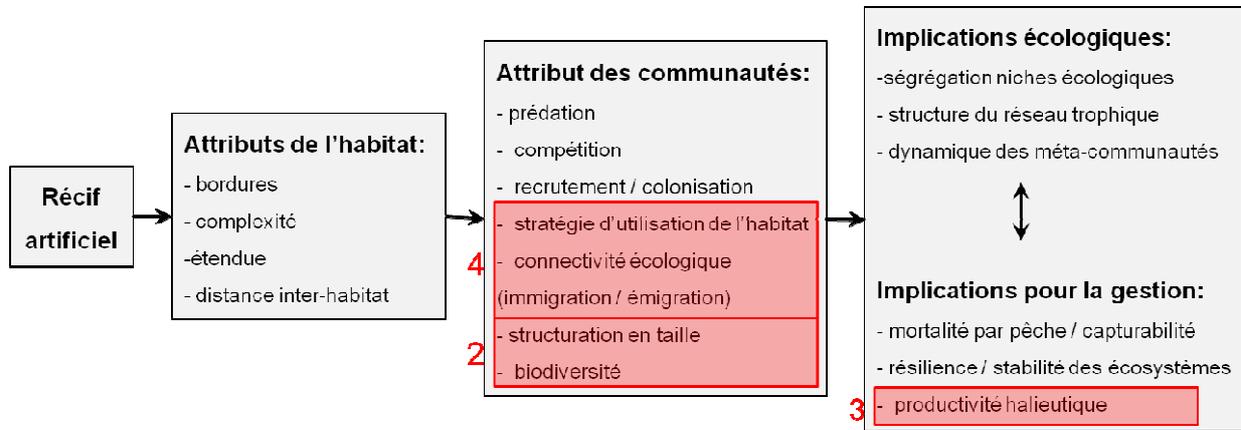


Figure 15. Schématisation de l'effet des récifs artificiels et de la modification de l'habitat en général sur les attributs des populations et des communautés, ainsi que leurs implications écologiques et dans la gestion des ressources marines. Parmi les différents effets potentiels de l'implantation des RA, seront développés dans le cadre de ce travail de thèse les points encadrés en rouges à travers les chapitres 2, 3 et 4.

Les chapitres principaux 2, 3 et 4, ainsi qu'une partie du chapitre 1 sur le matériel et méthode de cette thèse, ont été rédigés sous forme d'articles scientifiques soumis dans des revues scientifiques à comité de lecture. De ce fait, ces parties de la thèse sont rédigées en anglais, mais toutefois précédées d'une synthèse en français pour chacune d'entre-elles. Dans l'ensemble, quatre articles ont été rédigés, dont un publié, un sous-pressé et deux soumis :

CHAPITRE 1 Matériel et méthodes:

Koeck B., Gudefin A., Romans P., Loubet J., Lenfant P. (*sous presse*). Effects of intracoelomic tagging procedure on white seabream (*Diplodus sargus*) behaviour and survival. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*.

CHAPITRE 2:

Koeck B., Tessier A., Brind'Amour A., Pastor J., Dalias N., Astruch P., Saragoni G., Lenfant P. (*soumis*). Artificial reefs : habitat alteration or enhancement ? Contrasting fish community structures between artificial and natural reefs.

CHAPITRE 3:

Koeck B., Pastor J., Larenie L., Astruch P., Saragoni G., Jarraya M., and Lenfant P., (2011). Evaluation of impact of artificial reefs on artisanal fisheries: need for complementary approaches. *Brazilian Journal of Oceanography*, 59 (special issue 9th CARAH):1-11.

CHAPITRE 4:

Koeck B., Alos J., Caro A., Neveu R., Crec'hriou R., Saragoni G. and Lenfant P. (*soumis*).
Contrasting fish behavior in artificial seascapes with implications for resource conservation.

Le chapitre 1 détaille le site d'étude des récifs artificiels de Leucate – Le Barcarès et ses caractéristiques environnementales. J'y expose également le choix des méthodes utilisées ainsi que la stratégie d'échantillonnage appliquée pour chacune d'entre-elles. La caractérisation du site d'étude et de l'écologie du modèle biologique y sont particulièrement développées, compte tenu de leur importance dans le choix des stratégies d'échantillonnage, notamment dans le suivi de la dynamique spatiale des poissons (développé dans le Chapitre 4). J'y développe également la validation de la méthode du marquage acoustique (i) à travers l'étude de l'effet du marquage intracœlomique sur le modèle biologique et (ii) à travers l'étude de la propagation des ondes acoustiques sur le site d'étude.

Le chapitre 2 concerne l'étude de la structure et de la diversité fonctionnelle des assemblages de poissons associés aux RA à partir de différents descripteurs de la biodiversité et de la structuration en taille des assemblages. L'objectif de cette partie est de savoir si les RA jouent le rôle de récifs de substitution aux récifs naturels en termes d'assemblages de poissons. Dans le cas contraire, je me suis interrogée de quelle façon les RA modifieraient les assemblages et quels effets cela pourrait-il avoir sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers.

Au travers du chapitre 3, la question de l'effet des RA sur la production halieutique est abordée par l'étude des débarquements de pêche couplée au suivi des assemblages de poissons. Le couplage de différentes méthodes de suivi des peuplements de poissons a permis de s'interroger sur les effets directs et indirects des RA sur les pêcheries artisanales.

Le chapitre 4 traite de la dynamique spatio-temporelle du sar commun (*Diplodus sargus*) une espèce caractéristique des RA étudiés, au sein d'un paysage marin côtier constitué. L'objectif de ce chapitre est (i) d'étudier ses stratégies d'utilisation de l'habitat, (ii) d'identifier les habitats essentiels de refuge et de nutrition et (iii) de quantifier le degré de connectivité fonctionnelle entre les différents compartiments du paysage de la côte sableuse catalane, à savoir les zones rocheuses, les constructions côtières et les récifs artificiels (Figure 16).

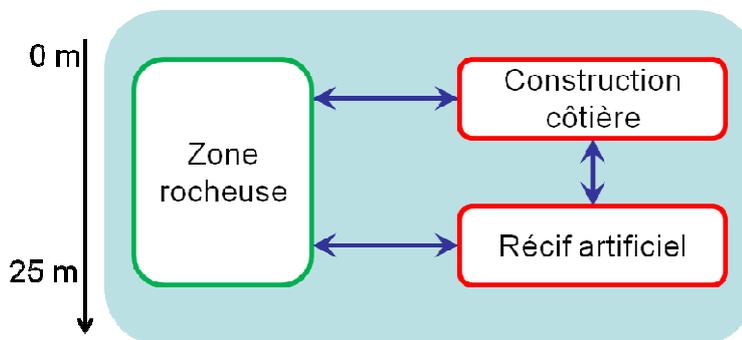


Figure 16. Schéma illustratif des objectifs de ce travail de thèse : Définir le rôle de chacun de ces compartiments (construction côtière, récifs artificiel, récif rocheux) dans l'habitat essentiel du sar commun et quantifier le degré de connectivité fonctionnelle entre ces compartiments (symbolisé par les flèches).

Enfin, le chapitre 5 constitue une synthèse des principaux résultats des chapitres 2, 3 et 4, qui seront intégrés dans un contexte écologique plus théorique dans l'objectif de mieux comprendre le rôle des RA dans l'écologie des poissons. Enfin, je finirai ce chapitre par la discussion de points qui n'ont pas pu être abordés et de nouvelles questions apparues au fil de ce travail de thèse sous forme de perspectives de recherche.

CHAPITRE 1 : Matériel et méthodes

1. Site d'étude

1.1. Caractéristiques générales du site d'étude

Les récifs artificiels de Leucate – Le Barcarès, qui font l'objet de cette étude, se situent dans le Golfe du Lion (NO Méditerranée) le long de la côte catalane française au sud du Cap Leucate (Figure 1-17). Le Golfe du Lion (GdL) possède une marge continentale relativement large et ses eaux sont soumises à trois types de forçages importants (Estournel et al., 2003). (i) Tout d'abord le courant liguro-provençal, qui représente la partie nord de la circulation cyclonique du bassin Ouest-Méditerranéen, génère un courant dirigé du Nord-Est vers le Sud-Ouest du Golfe du Lion (Taupier-Letage and Millot, 1986). (ii) Les forts apports d'eau douce par le Rhône combinés au courant liguro-provençal influencent l'ensemble des eaux du Golfe du Lion notamment les eaux côtières sur une épaisseur de 20 à 25 m (Estournel et al., 1997). Bien que la Méditerranée soit globalement considérée comme une mer oligotrophe, pauvre en nutriments (Estrada, 1996; Margalef, 1985; Stergiou et al., 1997), les apports du bassin versant du Rhône influence fortement la production dans le Golfe du Lion qui est plutôt considérée comme mésotrophe (Bosc et al., 2004). (iii) Le Golfe du Lion est également influencé par de puissants vents continentaux, la tramontane et le mistral, dont la direction est contrainte par l'orographie. Le mistral est un vent de Nord canalisé par la vallée du Rhône entre le Massif central et les Alpes. La Tramontane est un vent de Nord-Ouest canalisé par le passage de Naurouze, entre les Pyrénées et le Massif central, qui souffle le long de la côte catalane française (incluant notre zone d'étude). Ces vents froids et secs ont tendance à pousser les eaux côtières de surface vers le large et à les refroidir. En conséquence, cela va générer une remontée des eaux de fonds froides et riches en matière organique à proximité des côtes (phénomène d'*upwelling*). La reminéralisation de la matière organique apportée par ces

upwellings côtiers apporte en retour de grandes quantités de sels nutritifs (i.e. produits inorganiques de la reminéralisation) qui vont largement favoriser la production primaire locale pélagique et benthique (Conan et al., 1998). Ces *upwellings* côtiers ont été mis en évidence par Millot (1990) qui a pu, grâce à des images satellites, localiser précisément six secteurs du GdL particulièrement marqués par ces phénomènes (Figure 1-18). L'un d'eux est notamment situé autour de la zone des RA de Leucate – Le Barcarès qui font l'objet de cette étude (zone 6 et flèches correspondantes sur la Figure 1-18).

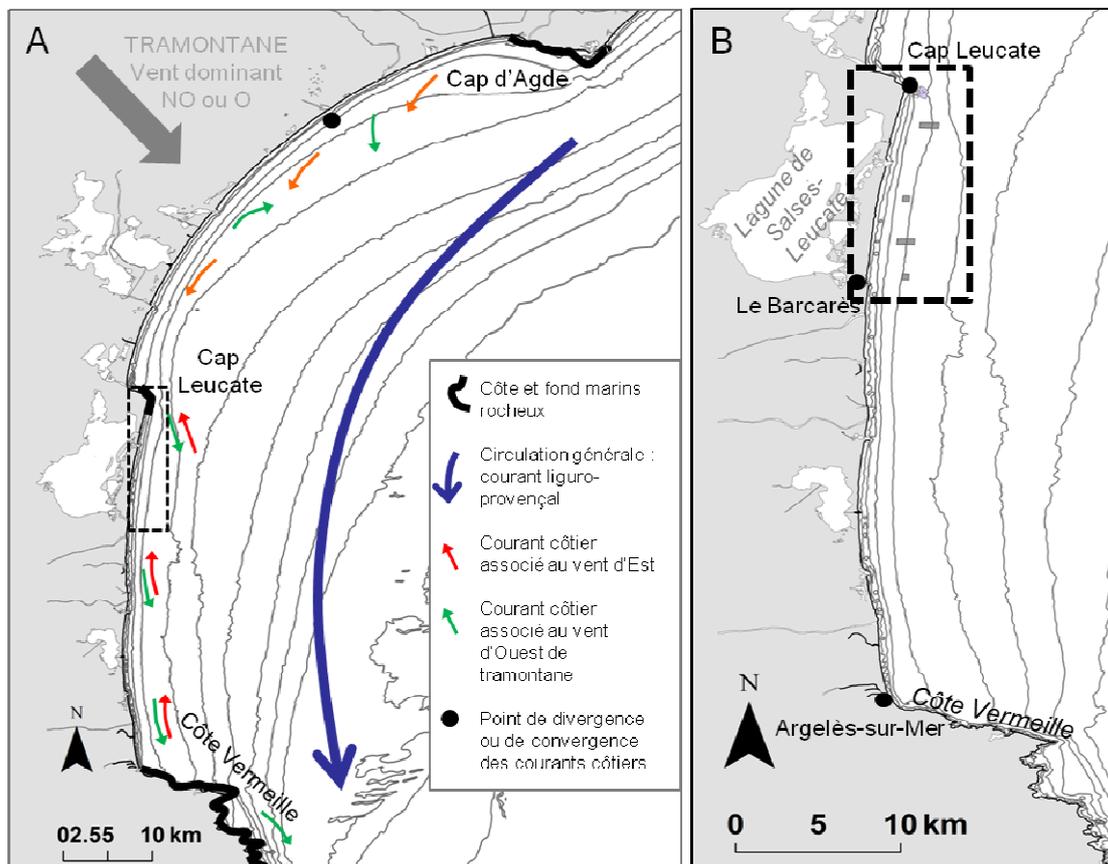


Figure 1-17. Caractérisation des forçages de la partie sud du Golfe du Lion et la localisation du site d'étude encadré en pointillés noirs (A). Carte de la côte catalane française, délimitée au Nord par le Cap Leucate et au Sud par la côte Vermeille ou dite côte rocheuse par opposition au reste de la côte qui est sableuse à l'exception du Cap Leucate. Les rectangles gris représentent les six villages des récifs artificiels de Leucate –Le Barcarès (B).

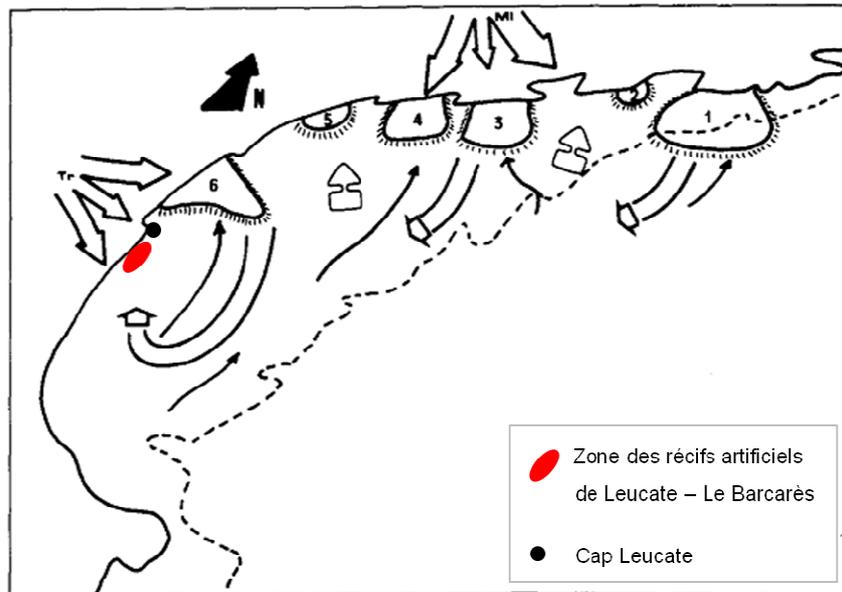


Figure 1-18. Représentation schématique des phénomènes induits par les vents dans le Golfe du Lion (Mi : Mistral ; Tr : Tramontane) : création de six zones d'*upwelling* (1-6), circulation horizontale de surface induite (flèches blanches épaisses), et circulation de fond (flèches fines). Issue de Millot (1990).

De plus, contrairement à la courantologie générale induite par le courant liguro-provençal, en raison des régimes de houle dominants et de l'orientation de la côte, le courant de dérive est généralement dirigé vers le Nord dans la partie Sud du GdL et vers le SO dans la partie Nord du GdL créant ainsi une zone de convergence au Sud du cap d'Agde proche de l'embouchure de l'Aude (Certain, 2002). Bien que les vents dominants soient orientés vers le Nord-Ouest, des vents violents dit d'Est (NE ou SE) peuvent souffler extrêmement fort en période de tempêtes hivernales avec des pics de vitesses de 25 m s^{-1} (Millot, 1990) générant un fort courant de dérive Est-Ouest associé à de fortes houles. En dehors de la période hivernale, les eaux côtières du GdL présentent régulièrement une stratification des masses d'eaux. En été, la thermocline se situe entre 0 et 25 m de profondeur et isole fortement les eaux superficielles influencées par la dilution rhodanienne des eaux sous-jacentes, alors qu'en automne la thermocline se situe plus en profondeur autour de 40 m (Millot and Wald, 1980).

1.1. Diversité des habitats de la zone d'étude.

L'étude du rôle des RA sur le fonctionnement des peuplements de poissons ainsi que leur intégration dans le paysage sous-marin nécessite d'avoir une bonne connaissance des habitats situés à proximité. Cela permet non seulement de comparer les RA avec des zones rocheuses naturelles soumises aux mêmes conditions environnementales, mais également d'avoir une vision intégrée de la dynamique des poissons autour de la zone des RA. Bien que les RA de Leucate - Le Barcarès soient majoritairement situés dans un milieu composé de substrat sableux, la zone d'étude est caractéristique d'un système en mosaïque, au sein duquel on peut distinguer, en plus des substrats meubles, différents types de substrats durs, artificiels et naturels. Il est également important de considérer, la présence de lagunes, systèmes fermés ou semi-fermés communiquant avec la mer ouverte par des graus (Figure 1-17). Le terme de côte sableuse désignera par la suite la zone entre le Cap Leucate et Argelès-sur-Mer et celui de côte rocheuse désignera la Côte Vermeille qui s'étend d'Argelès-sur-Mer à la frontière espagnole (Figure 1-17).

Les zones sableuses avec et sans couverture végétale. Les zones sableuses peuvent être différenciées selon la présence (ou l'absence) d'une couverture végétale. Cette différenciation est importante puisque les écosystèmes de substrats meubles avec couverture végétale ont un fonctionnement très différent de ceux qui n'en possèdent pas et sont connus pour abriter une faune et une flore beaucoup plus riches et diversifiées (Moranta et al., 2006; Nakaoka, 2005; Orth et al., 1984; Pergent-Martini et al., 2005). Sur la zone d'étude, le couvert végétal des substrats meubles est constitué d'herbiers de phanérogames : posidonies (*Posidonia oceanica*, Linné 1753) ou zostères (*Zostera marina*, Linné 1753). Ces herbiers se situent essentiellement le long de la côte rocheuse dans des eaux peu profondes (maximum 20 m), dont les plus

importants se situent dans la zone des 10 m au niveau de l'anse de Peyrefite et du Pin Parasol dans la réserve marine de Banyuls - Cerbère (Ballesta et al., 2000) et au Racou au sud d'Argelès-sur-Mer. La côte sableuse est, elle, quasiment dépourvue de couvert végétal à l'exception des sorties de la lagune de Salses – Leucate (i.e. dans les graus).

Les zones lagunaires. Parmi les trois lagunes présentes sur cette côte (Canet - Saint-Nazaire, La Palme et Salses - Leucate), seule celle de Salses - Leucate communique encore avec la mer et sera donc la seule prise en compte au cours de cette étude. De plus les ouvertures de la lagune de Salses - Leucate sur la mer ouverte donnent directement sur le site des RA suivis. La communication entre cet étang et la mer se fait par trois graus, le grau St Ange le plus au Sud, le grau de Port-Leucate et le grau des conchyliculteurs au Nord qui est le seul grau naturel de l'étang. La lagune reçoit à la fois des apports d'eau douce, essentiellement à travers des résurgences d'eaux karstiques du relief des Corbières, et d'eau de mer, suite à la création des deux graus artificiels en 1965 et 1969. Malgré ces apports d'eau douce à température constante par les résurgences karstiques (entre 16 et 19°), les variations de température de l'étang peuvent être très importantes avec des températures qui peuvent descendre jusqu'à 3°C en hiver (Wilke, 1999). D'autre part, même si les graus sont fermés une partie de l'année (fin septembre à fin février), les apports marins restent prédominant, ce qui explique la salinité relativement importante de la lagune, entre 32 et 39, contre 38 en mer. Les systèmes de fermeture des graus sont néanmoins conçus de façon à laisser pénétrer les juvéniles venants de la mer ouverte dans la lagune tout au long de l'année. Les lagunes jouent un rôle important dans l'habitat des juvéniles et sont souvent associées à des zones de nourriceries (Kjerfve, 1994; Maci and Basset, 2009), au même titre que les estuaires (Beck et al., 2001; Vasconcelos et al., 2008). Elles sont, en effet, riches en nourriture et représentent d'excellents abris face à la prédation grâce à leur végétation. D'après Romans (2003), la

lagune de Salses - Leucate représenterait une zone potentielle pour l'installation benthique de nombreuses espèces de poissons, il semblerait cependant que son rôle de nurserie puisse avoir été modifié avec « l'artificialisation » de cette côte sableuse à travers la création de digues, de graus et d'épis rocheux. Les graus, permettant la communication entre la mer et la lagune de Salses – Leucate, sont aujourd'hui jonchés d'enrochements artificiels qui pourraient avoir remplacé la lagune dans son rôle de nurserie. Le suivi sur trois ans de l'installation des sars juvéniles sur la côte sableuse et la lagune de Salses – Leucate a en effet montré des densités décroissantes au fur et à mesure de la pénétration dans la lagune, avec même une absence de juvéniles dans la lagune en 2007 (ANNEXE : Pastor et al.).

Les zones rocheuses naturelles. La zone rocheuse la plus proche des RA de LB est le Cap Leucate qui se situe à 2 km au Nord des RA les plus proches et à 8 km du centre des RA de LB. Le Cap Leucate est une falaise calcaire de faible étendue (3km), qui se décompose sous l'eau en trois types de structures. Jusqu'à environ 5 m de fond, la falaise de Leucate est constituée d'éboulis et de dalles rocheuses puis se poursuit par un plateau rocheux en pente douce qui s'étend jusqu'à environ 12-13 m de fond. Au-delà de 13 m de profondeur, un léger décroché de ce plateau rocheux présente de nombreuses failles et blocs rocheux jusqu'à 15-16 m de fond. Au-delà et jusqu'à une vingtaine de mètres de profondeur, seuls quelques blocs rocheux persistent. Cette zone rocheuse très étroite concentre à la fois des activités de pêche professionnelle artisanale et récréative (pêche à la ligne et chasse sous-marine). Il est à noter qu'au Nord (en dehors du Cap Leucate), la zone rocheuse la plus proche des RA étudiées se trouve à environ 55 km, au Cap d'Agde. A environ 8 km au Sud des RA de LB, les structures rocheuses les plus proches sont des bancs rocheux naturels comme la Roche St Laurent et la Roche St Nazaire situées au large de la côte sableuse entre 30 et 50 m de profondeur. Des plongées de reconnaissances effectuées dans le cadre de la thèse de Pastor (2008), ont montré

une forte turbidité des eaux de fonds et de faibles abondances de poissons sur ces roches. A 35 km au Sud des RA de LB, la côte Vermeille s'étend sur 40 km entre les communes d'Argelès-sur-Mer et de Cerbère. Elle se prolonge ensuite en Espagne, jusqu'à Rosas sur la Costa Brava. En 1974, une zone de réserve marine naturelle a été définie entre Banyuls-sur-Mer et Cerbère, afin de protéger cette zone considérée comme naturellement riche (Dufour et al., 1995).

1.2. Récifs artificiels de Leucate – Le Barcarès et enrochements artificiels côtiers

Parmi les systèmes rocheux artificiels de la côte catalane française sableuse, il faut différencier deux types de structures : les RA et les enrochements artificiels côtiers. L'ensemble de ces enrochements artificiels entre Leucate et Argelès-sur-Mer ont été répertorié par Pastor (2008) et représenteraient 38 km de linéaire côtier, essentiellement composés des digues de ports et épis rocheux dépassant rarement les 3 m de profondeur. Sur la zone d'étude, il existe trois sites de RA, installés dans un but de production de poissons. Les premiers récifs immergés sont ceux de St Cyprien et de Canet-en-Roussillon, en 1985, avec une superficie respective de 11,9 et 4,45 ha (Pioch, 2004). D'après les pêcheurs locaux, ces récifs n'auraient cependant actuellement qu'un rôle anecdotique dans la pêche locale en raison de leur ensablement progressif. En 2004, ont ensuite été installés les RA de Leucate et du Barcarès, qui s'étendent du Sud de Leucate - Plage, jusqu'au Grau St Ange de l'étang de Leucate (Figure 1-19 A). Ces RA sont constitués de six zones d'immersion rectangulaires, Z1 à Z6 (Figure 1-19 B), parallèles à la côte, de 400 m de long et de 200 m de large, soit une superficie de 12 hectares chacune. Elles se situent entre 15 et 23 m de profondeur sur un substrat sableux homogène. Chacune de ces zones est composée de trois types de modules répartis de façon identique (Figure 1-19 C). Ces modules en béton sont de type « double

buse », « dalot » et « amas chaotiques » c'est-à-dire constitués d'un ensemble de doubles buses, de dalots, dalles ou de poutres. Ils sont pour la plupart placés sur des tapis anti-affouillement, évitant ainsi les problèmes d'enfouissement rencontrés au niveau des deux autres sites de RA du département.

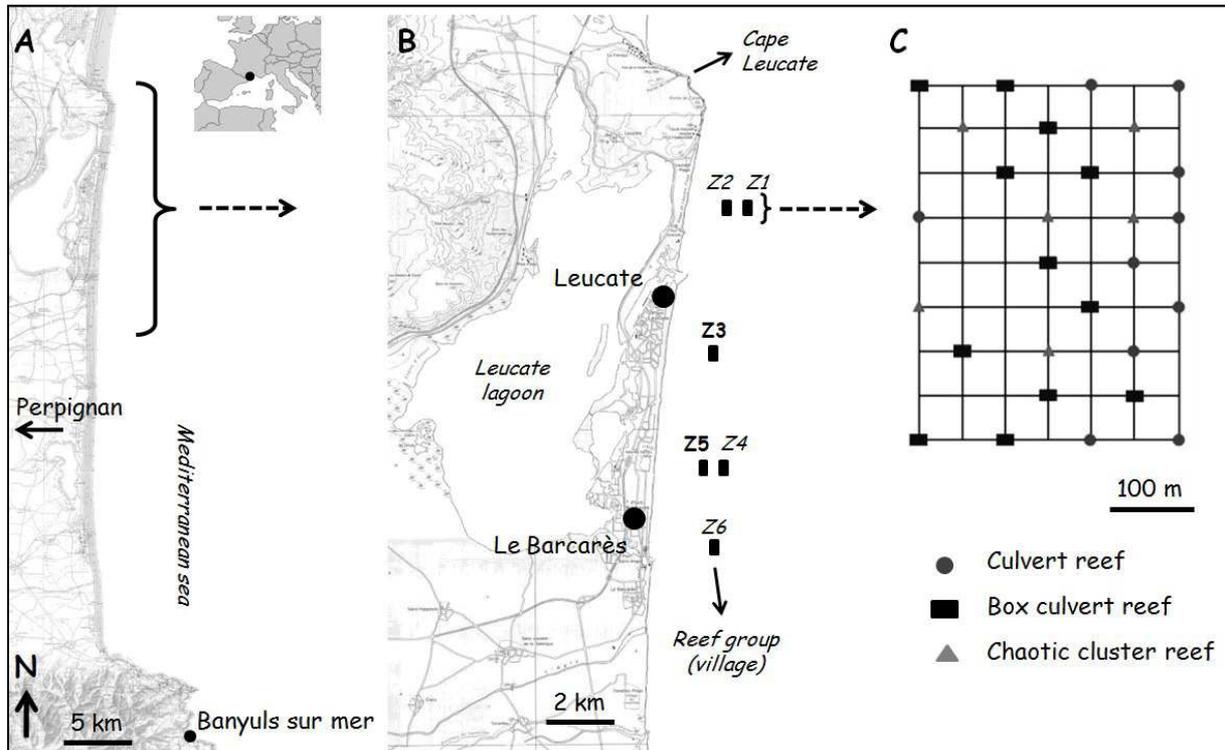


Figure 1-19. Localisation des RA de Leucate – Le Barcarès (A) et des six zones de récifs artificiels par rapport au Cap Leucate, zone rocheuse la plus proche (B). Schéma de la répartition des différents modules au sein d'une zone de récifs artificiels (C). Les modules sont implantés sur un pas de 50m dans une zone de 400m de long et de 200m de large. Carte issue de Koeck et al. (2011).

2. Étude des peuplements ichtyologiques

2.1. Choix de la méthode de suivi

Différentes méthodes, présentant toutes des avantages et des inconvénients qui leurs sont propres, peuvent être mises en œuvre pour étudier les peuplements de poissons. Afin de sélectionner la méthode permettant de répondre de la manière la plus juste et la plus précise à l'objectif de suivi des peuplements ichtyologiques sur la zone d'étude, il a tout d'abord été nécessaire de réaliser un inventaire exhaustif et critique de ces différentes méthodes, en tenant compte des contraintes spécifiques du milieu. L'objectif de cette partie est ainsi de décrire brièvement les méthodes de suivi des communautés de poissons existantes pour ensuite expliciter le choix des méthodes sélectionnées.

Méthodes dépendantes des pêcheries:

Suivi des débarquements de pêche. Pour étudier les peuplements de poissons, il est possible d'avoir recours à des méthodes dites « dépendantes » ou « indépendantes » de pêcheries existantes. Les premières consistent à se servir des captures de pêches ou de débarquements de pêche comme descripteurs des communautés de poissons. Ces méthodes présentent l'avantage de se servir de captures existantes réalisées par des pêcheurs, permettant ainsi de réaliser des suivis peu coûteux et sur de longues périodes de temps (Penney et al., 1999). En plus d'obtenir des informations sur les poissons eux-mêmes, elles permettent également d'acquérir des informations sur les pêcheries dans leur ensemble (e.g. espèces ciblées, effort de pêche, zones privilégiées, techniques et engins utilisés). Cependant, le fait d'être dépendant des actions de pêche des pêcheurs présente aussi beaucoup d'inconvénients.

En effet, les engins de pêche sont plus ou moins sélectifs, à la fois en terme d'espèces mais aussi de taille d'individus, introduisant un biais important dans l'étude des assemblages de poissons. De plus, les zones de suivi sont restreintes aux zones de pêche qui sont définies par la présence des plus fortes densités de poissons et par leur accessibilité aux engins utilisées (Saville, 1977). Cette méthode apparaît par conséquent inappropriée aux suivis d'habitats de reliefs marqués comme certaines zones rocheuses et plus particulièrement les RA. Cette méthode est plutôt appropriée à des études spécifiques sur les stocks de poissons et les débarquements de pêche en soi. Elle permet éventuellement d'acquérir des informations sur la distribution d'une espèce de classe de taille donnée qui serait ciblée par la pêche suivie. Elle peut également intervenir en complément d'inventaires de la biodiversité ichtyologique, car elle donne accès à certaines espèces mal échantillonnées par les méthodes d'observation directe. Il s'agit également d'une méthode extractive qui va, plus ou moins, influencer les assemblages de poissons. Cette méthode est inutilisable pour des suivis temporels nécessitant des échantillonnages successifs ou au sein de zones protégés.

Méthodes indépendantes des pêcheries:

Parmi les méthodes « indépendantes » des pêcheries, on peut distinguer (i) les méthodes destructives qui consistent à extraire les poissons de leur milieu, (ii) les méthodes d'observation indirecte par signaux acoustiques et (iii) les méthodes d'observations *in situ*.

Méthodes destructives. Les méthodes destructives se résument à des pêches expérimentales et l'utilisation d'ichtyocides (e.g. roténone) ou d'anesthésiants (e.g. eugénol). La méthode d'échantillonnage par ichtyocide ou anesthésiant est relativement exhaustive et permet notamment de bien échantillonner les espèces cryptiques (Kulbicki, 1998; Willis, 2001). Cependant, l'utilisation d'ichtyocides n'est pas applicable à des zones destinées à des

suivis temporels ou des zones protégées car c'est une méthode destructive non-sélective, tuant tout les organismes de la zone (Bortone and Kimmel, 1991). Des biais sont également introduit avec cette méthode qui a tendance à moins bien échantillonner les espèces démersales et pélagiques plus mobiles et pouvant s'échapper avant l'action des produits (Ackerman and Bellwood, 2002; Stone et al., 1979). Bien que les pêches expérimentales présentent l'avantage de ne pas être liées aux pratiques des pêcheurs, de pouvoir librement choisir les zones d'étude, de maîtriser l'effort d'échantillonnage et la sélectivité des engins, elles présentent néanmoins des inconvénients similaires à ceux évoqués pour la méthode de suivie des débarquements. Cette méthode est par contre la seule permettant d'obtenir des informations biométriques ou des prélèvements des individus pêchés comme des prélèvements de tissus pour des analyses génétiques ou isotopiques, d'otolithes, de contenus stomacaux ou de parasites.

Suivis acoustiques. Cette technique est basée sur le pouvoir réfléchissant des ondes acoustiques, notamment au contact de bancs de poissons dans une masse d'eau. Elle est essentiellement utilisée pour le suivi d'espèces grégaires de pleine eau présent sous forme de grands bancs. Cette méthode s'est notamment avérée très utile pour l'estimation de la taille des bancs et l'étude de leur dynamique. Cependant, la méthode acoustique n'est pas applicable au suivi de peuplements côtiers, dans la mesure où la détection d'individus isolés ou en petit groupes et l'identification de l'espèce à partir du seul signal acoustique est impossible (Saville, 1977).

Observations in situ : par enregistrement vidéo. L'observation *in-situ* peut se faire de manière directe par les plongeurs (UVC, *Underwater Visual Census*) ou de manière indirecte par enregistrement vidéo. L'avantage de l'observation indirecte est que cette méthode s'affranchit des limites inhérentes à la plongée professionnelle (nombre et durée des plongées strictement limités). L'enregistrement vidéo peut se faire de façon continue pendant une

période donnée si la caméra est fixée au substrat et ce à des profondeurs inaccessibles aux plongeurs (Priede and Merrett, 1996). De plus, les échantillonnages vidéo peuvent être réalisés par des plongeurs différents, sans lien avec les comptages pouvant être réalisés *a posteriori* par la même personne, limitant ainsi le biais de perception de l'expérimentateur (Thresher and Gunn, 1986). Équipés de lumières infrarouge, les suivis vidéo permettent également le suivi des assemblages de nuit (Bassett and Montgomery, 2011) ou dans la zone aphotique. Certaines études ont cherché à comparer les deux méthodes de comptage, visuel et par enregistrement vidéo, afin de déterminer les avantages et les inconvénients de chacune. Les résultats de ces études s'avèrent très divergeant, certaines annonçant de moins bonnes estimations de la richesse spécifique avec la méthode vidéo, notamment sur les RA (Lowry et al., 2012; Stobart et al., 2007; Tessier et al., 2005) alors que d'autres estiment le contraire (Langlois et al., 2010; Willis and Babcock, 2000). Il semblerait que ces divergences soient liées aux propriétés du milieu dans lequel les comptages sont effectués et aux caractéristiques des espèces composant les assemblages suivis (Lowry et al., 2012). La méthode vidéo est, en particulier, bien moins précise dans des milieux où la visibilité est faible et avec beaucoup d'espèces associées aux récifs, notamment cryptiques ou cachées dans les cavités (Lowry et al., 2012; Watson et al., 2005), ce qui est souvent le cas dans des milieux très hétérogènes et complexes comme les RA.

Observations in-situ : par enregistrement comptages visuels en plongée « UVC ». Les méthodes de comptage visuel en plongée sont utilisées par les scientifiques à travers le monde depuis les années 50 (Brock, 1954; Harmelin-Vivien and Harmelin, 1975; Harmelin-Vivien et al., 1985), et cela malgré l'émergence des méthodes de comptages indirectes par vidéo sous-marine (Harvey et al., 2002; Harvey et al., 2004; Watson et al., 2010; Willis, 2001). Selon les objectifs de l'étude et la configuration du milieu, différentes variantes du comptage visuel, peuvent être effectuées soit par (i) des comptages statiques dit « en point-fixe » c'est-à-dire

dans un rayon fixe sous forme de cercle ou demi-cercle (Bohnsack and Bannerot, 1986), (ii) soit par des comptages mobiles par transect, dont la distance ou la surface d'échantillonnage est fixée (Harmelin-Vivien et al., 1985), (iii) ou encore par des comptages mobiles aléatoires pour lesquels uniquement la durée de comptage est définie (Bortone et al., 1989). Cette dernière méthode a cependant été rarement utilisée car elle peut difficilement être standardisée. En effet, dans la mesure où la surface d'échantillonnage n'est pas estimée a priori, elle peut fortement varier en fonction des densités de poissons rencontrées. D'après Watson et Quinn (1997) les méthodes de comptage par transect et par point-fixe sont toutes deux adaptées à l'estimation des densités, de la diversité et de la structure de taille des peuplements de poissons. La méthode par transects est cependant plus adaptée aux estimations sur des habitats de larges étendues avec des espèces dont la distribution est non aléatoire et présente une forte structuration spatiale (Kulbicki and Sarramegna, 1999). De nombreux biais relatifs aux méthodes de comptage en plongée doivent être pris en compte tels que ceux résultants de: la distance limite de détection des poissons (Bozec et al., 2011; Thresher and Gunn, 1986), la vitesse de nage du plongeur pour les méthodes mobiles (De Girolamo and Mazzoldi, 2001), la présence même du plongeur (Dickens et al., 2011; Harmelin-Vivien et al., 1985), la durée du comptage et la surface échantillonnée (Bohnsack and Bannerot, 1986), l'estimation plus ou moins juste de la taille des poissons (De Girolamo and Mazzoldi, 2001; Edgar et al., 2004; Harmelin-Vivien et al., 1985; Harvey et al., 2002) et de leur nombre lorsqu'ils sont présents en bancs (Kulbicki, 1998). Les biais liés à une mauvaise estimation des informations de la part du plongeur peuvent cependant être réduits par l'apprentissage et l'utilisation de certaines techniques permettant, par exemple, l'estimation de la taille d'un banc (Harmelin-Vivien et al., 1985).

Choix de la méthode de suivi des peuplements. La difficulté du choix de la méthode de suivi des peuplements de poissons résidait dans le fait qu'elle doit être adaptée à la fois au suivi sur les récifs artificiels, et sur les zones rocheuses naturelles, tout en permettant un échantillonnage temporel de l'ensemble des poissons associés à ces habitats. Les méthodes d'observation semblaient permettre l'inventaire le plus juste de l'ichtyofaune de ces habitats difficilement accessibles par les engins de pêche et pour lesquels, en raison de leur topographie complexe, il est difficile d'évaluer précisément la surface échantillonnée. De plus, les RA de Leucate – Le Barcarès ayant été très récemment installés au moment des premiers suivis, il apparaissait important de ne pas perturber l'installation et la colonisation des organismes sur les RA par l'utilisation de méthodes extractives. Les méthodes d'observation indirecte par vidéo étant écartées pour des raisons de forte turbidité de la zone d'étude et d'une grande complexité architecturale des RA, le suivi par comptage visuel selon la méthode de transect a été retenue. Un suivi des débarquements de pêche de la zone d'étude a également été réalisé pour rendre compte de l'effet direct des RA sur la production halieutique.

2.2 Stratégie d'échantillonnage

2.2.1. Comptages en plongée par méthode de transect

Les données de comptages visuels utilisées dans mon travail de thèse sont issues d'un suivi des RA de LB mené par l'équipe « Biologie » du CEFREM depuis 2005, c'est-à-dire un an après leur immersion, et qui actuellement est encore en cours. L'ensemble de ces données n'ayant pas été utilisées, je détaillerai uniquement la stratégie d'échantillonnage des données exploitées dans ce manuscrit de thèse. Les comptages ont été réalisés en appliquant la

méthode de suivi par transect (Harmelin-Vivien et al. 1985). Avant le début du suivi, une série de plongées de reconnaissance a permis d'établir une liste des espèces les plus susceptibles d'être rencontrées sur les sites, ainsi que d'effectuer une inter-calibration entre les plongeurs intervenants dans ce suivi (identification des espèces et estimation des classes de taille), afin d'augmenter l'efficacité du comptage et de limiter les biais liés à l'observateur. Cette liste d'espèces a ensuite été imprimée avant chaque plongée sur des plaquettes submersibles et remise systématiquement à jour lorsque de nouvelles espèces ont été aperçues au cours des plongées.

Le suivi des peuplements ichthyologiques a été réalisé sur deux des six villages des RA de LB (Z3 et Z5) et également sur la zone rocheuse la plus proche, le Cap Leucate (CL). Ces trois sites ont été choisis de façon à être à des profondeurs similaires (environ 15 m) et à des distances plus ou moins grandes du récif rocheux du CL, avec Z3 et Z5 à des distances respectives de 8 et 11 km. Au sein de ces deux villages, les trois types de structure artificielle ont été échantillonnés pour tenir compte de l'effet de la structure de l'habitat sur les assemblages de poissons : les buses, les dalots et les amas chaotiques. Le suivi a débuté deux ans après l'immersion des RA de LB et a ensuite été réalisé en été 2006, 2007 et 2009, respectivement deux, trois et cinq ans après l'immersion. Durant cette période de suivi, bien que les RA de LB n'aient pas été soumis à une réglementation particulière, un accord a été passé avec les pêcheurs professionnels locaux et leurs prud'homies afin de ne pas soumettre les RA suivis à la pression de pêche durant ces années de suivi. Toujours dans ce sens, les coordonnées GPS des récifs n'étaient pas diffusées.

Durant les comptages, tous les poissons ont été identifiés, dénombrés et leur taille a été estimée suivant les quatre catégories suivantes : juvéniles (les recrues de l'année), adultes « petits » ($< 1/3$ de la taille totale maximale), adultes « moyens » (entre $1/3$ et $2/3$ de la taille totale maximale) et adultes « grands » ($> 2/3$ de la taille totale maximale). Sur les zones rocheuses naturelles du Cap Leucate (CL), chaque échantillon correspondait à un transect de 40 m de long et d'un couloir de 2 m de large (1 m de part et d'autre de la ligne centrale du transect). Cette ligne centrale était matérialisé au moyen d'un penta-décamètre déroulé au fur et à mesure de l'avancée du plongeur, jusqu'à atteindre la surface échantillonnée de 80 m². Compte tenu de la différence de taille et de complexité structurale entre les structures artificielles, il a fallu adapter légèrement le protocole d'échantillonnage du transect classique. Lors de chaque comptage sur les RA, l'ensemble de la structure a été échantillonnée, la surface du transect de la roche naturelle étant choisi de façon à correspondre le plus possible à la surface d'un amas chaotique, c'est-à-dire 84 m² au sol. Les comptages sur chaque structure à chaque site ont été effectués en triplicata. A noter qu'en 2009, en raison de la forte turbidité des eaux de fond, seuls deux transects ont pu être effectués sur la roche naturelle. Les surfaces d'échantillonnage et le nombre de répliques réalisés sur le récif naturel CL et des différentes structures des RA de LB sont synthétisés dans le Tableau 1-1.

Tableau 1-1. Surface d'échantillonnage et nombre de répliques réalisés sur le Cap Leucate (CL) et les récifs artificiels de Leucate – Le Barcarès (village Z3 et Z5) durant le suivi annuel entre 2006 et 2009.

Type de récif	Site	Type d'habitat	Nbre replicas	Surface (m ²)
Artificiel	Z3	Box culvert (B)	9	10
		Culvert (C)	9	5
		Chaotic heap (H)	9	84
Artificiel	Z5	Box culvert (B)	9	10
		Culvert (C)	9	5
		Chaotic heap (H)	9	84
Naturel	CL	Rocky boulders (NR)	8	80

2.2.2. Suivi des débarquements de pêche

Les données de débarquements de pêche utilisées dans ce travail de thèse sont issues d'un suivi mené par l'équipe « Biologie » du CEFREM sur l'ensemble des ports de pêche de la côte catalane française entre Leucate et Port-Vendres depuis 2007 et actuellement encore en cours. Comme pour les données de comptage en plongée, je détaillerai uniquement la stratégie d'échantillonnage des données exploitées dans ce manuscrit de thèse. En 2007, ce suivi s'étendait sur trois mois, entre avril et juin durant lesquels différentes informations étaient collectées : le type d'engin de pêche, la zone de pêche (géolocalisation sur une carte), les espèces pêchées, leur abondance et leur poids. Dans notre analyse des données, uniquement les engins type filet ont été retenus, qui par ailleurs sont les engins majoritairement utilisés par les pêcheurs petits métiers de la côte catalane (Lenfant et al., 2011), en distinguant les filets de type trémail (ciblant les espèces benthiques) des filets de type nappe droite (ciblant les espèces démersales et pélagiques). La comparaison avec d'autres engins beaucoup plus spécifiques comme les nasses et les pots à poulpe n'étant pas possible, ainsi qu'avec les palangres où l'effort de pêche est difficilement comparable. La géolocalisation des pêches a ensuite permis de calculer la biomasse de poissons, l'effort de pêche ($m^2 h^{-1}$), la richesse spécifique ainsi que les débarquements par unité d'effort (DPUE, $g m^{-2} h^{-1}$) en fonction du type d'habitats. L'effort de pêche a été estimé de la manière suivante : *Longueur (m) × Hauteur (m) × Temps de Calage (h)*. En tout, neuf zones ont été identifiées en fonction du type de substrat majoritaire et de la localisation relative de la zone (Tableau 1-2). Chaque port de la zone était échantillonné un jour par semaine à tour de rôle.

Tableau 1-2. Classification des zones de pêches sur la côte catalane française en neufs zones d'après leurs localisation et leurs type de substrat.

Fishing locations	Substrate type
Cap Leucate	Roche et coralligène
Récifs artificiels	Structure en béton et sableux
Roches isolées	Roche
Lagune de Salses - Leucate	Sableux à vaseux
Cote sableuse nord	Sableux à vaseux
Cote sableuse centrale	Sableux à vaseux
Cote sableuse du sud	Sableux à vaseux
Zones au large (au delà des 3 miles)	Sableux à vaseux
Côte rocheuse (la côte Vermeille)	Roche et coralligène

3. Étude des déplacements des poissons : marquage d'identification vs. marquage électronique

Comme pour la partie sur le suivi des peuplements de poissons (section 2.1), l'objectif est ici de décrire brièvement les différentes méthodes de suivi des mouvements de poissons. Afin d'explicitier le choix de la méthode finalement retenue, les avantages et les inconvénients de chacune seront tout d'abord détaillés.

Parmi les méthodes classiquement mises en œuvre pour étudier les mouvements des animaux et la connectivité fonctionnelle des paysages qui en résulte, deux grandes catégories peuvent être distinguées : (i) les mesures indirectes du mouvement des animaux par expériences de capture/recapture réalisées avec des marques d'identification permettant notamment d'estimer des taux d'immigration et (ii) les mesures directes du comportement individuel basées sur le marquage électronique permettant de quantifier les distances et trajectoires de déplacement et d'étudier la dynamique spatio-temporelle de leur mouvements (Goodwin and Fahrig, 2002).

Marques d'identification. Le marquage d'identification est employé depuis plus d'un siècle (Hartog et al., 2009; Thorsteinsson, 2002) et permet d'obtenir de nombreuses informations, notamment sur la distribution et le déplacement des individus (Almeida, 1996; Hooker et al., 2007). On distingue deux grandes catégories de marques d'identification (Parker et al., 1990) : (i) les marques externes, définies comme des marques visibles, placées à l'extérieur du poisson et facilement détectables et (ii) les marques internes qui sont insérées ou injectées dans le poisson. L'exemple des marques externes les plus utilisées sur les

poissons sont les marques spaghetti-ancre ("T-Bar Anchor") (Fabrizio and Pessutti, 2007; Jones, 1979). L'avantage de ce type de marques est leur facilité d'application et leur faible coût. En revanche leur tenue est limitée dans le temps, de l'ordre de plusieurs semaines à quelques mois (Almeida, 1996). Parmi les marques d'identification internes, les marques câblées codées ("CWTs") sont les plus utilisées (Schurman and Thompson, 1990), mais il existe aussi des marques magnétiques ("MCTs") et des transpondeurs ("PIT-tags"). Ces marques internes présentent de meilleurs taux de rétention, mais leur détection nécessite un équipement spécifique. Que ce soit pour les marques d'identification internes ou externes, l'information est générée uniquement lors d'une recapture ou d'un passage très proche d'une borne de détection pour les PIT-tags, ce qui réduit fortement la quantité et la qualité de l'information. Les données finalement obtenues présentent souvent une faible résolution spatio-temporelle.

Marques électroniques. Grâce à l'avancée technologique de l'informatique et de la micro-électronique au cours des dernières décennies, le marquage électronique est aujourd'hui largement employé dans l'étude des mouvements des animaux et de leur environnement, en particulier en milieu marin (Gunn and Block, 2001). Plus particulièrement l'amélioration de l'autonomie des batteries, des capacités de mémoire et de miniaturisation des marques ont notamment permis l'élargissement de leurs champs d'application (Hooker et al., 2007). Parmi les marques électroniques, les émetteurs acoustiques et radio (Cooke, 2008; Cooke and Wagner, 2004; Lucas and Baras, 2000) peuvent être distingués des archiveurs (« *archival bio-loggers* ») qui sont des marques pourvues de sondes de mesure enregistrant des informations sur l'environnement des animaux marqués, comme la température ou la pression (Block, 2005; Sibert and Nielsen, 2001). Bien que les ondes radios aient une bonne propagation et qu'elles soient peu affectées par les obstacles physiques ou la turbidité de l'eau, les émetteurs

radio ne sont utilisés qu'en eaux douces ou faiblement salines car leur signal est atténué dans l'eau de mer (Eiler, 1990; McCleave et al., 1978). Les marques acoustiques, en revanche, qui émettent dans des fréquences plus faibles (de 30 à 300 kHz), sont utilisées pour les études en milieu marin (Thorsteinsson, 2002).

Méthodes d'attachement des marques électroniques. Il existe trois types de procédure d'attachement des marques électroniques : l'attachement externe, l'implantation intra-gastrique et l'implantation chirurgicale intra-cœlomique (Bridger and Booth, 2003). Sur les poissons, l'attachement externe se fait soit au dessus de la ligne latérale, soit sur la partie antérieure à la nageoire dorsale (Bridger and Booth, 2003). Bien que cette dernière soit rapide et simple à exécuter, tout comme avec les marques d'identification externe, le risque de perte et/ou de gêne à la nage est élevé (Anras and Lagardere, 2004). L'implantation intra-gastrique se fait par ingestion de la marque par le poisson et ne nécessite qu'un niveau d'anesthésie léger. Cependant, la durée de rétention de la marque est relativement limitée avec des risques de régurgitation (Winger et Walsh 2001), de changement de comportement alimentaire et elle finit par être déféquée (Brown et al., 2011). L'implantation chirurgicale se fait dans la cavité intra-cœlomique du poisson et présente l'intérêt de pouvoir disposer l'émetteur au niveau du centre de gravité du poisson. Cependant, elle nécessite une anesthésie profonde et une durée de manipulation plus longue que les autres types de marquage. Le critère le plus important dans ce genre d'implantation est le ratio entre le poids de l'émetteur et celui du poisson à marquer ("*Total Body Weight Ratio*", TBWR). Bien que certaines études aient prouvé le contraire (Lacroix et al., 2004a), il est généralement admis que ce ratio ne devrait pas excéder 2% (Winter, 1983, 1996) au risque d'altérer le comportement, la physiologie ou la survie du poisson.

Caractéristiques des marques acoustiques. Le choix des caractéristiques des marques acoustiques est également crucial et doit se faire dans un souci d'optimisation du compromis entre les facteurs suivants : poids et dimensions de la marque, autonomie de la batterie interne, puissance et intervalle du signal acoustique et type de signal acoustique (codé ou pulsé). La différence entre les marques pulsées et codées est leur système d'identification. Les marques pulsées se distinguent entre elles par des intervalles ou fréquences de pulsation (signal) différents, alors que les marques codées sont individualisées au travers d'un système d'encodage digital unique. Contrairement aux marques pulsées, les marques codées permettent le suivi d'un grand nombre d'individus simultanément et ce sur une même fréquence. L'ajout de sondes de température ou de pression est possible mais s'accompagne d'une forte augmentation des dimensions et du poids des marques ainsi que d'une réduction de leur autonomie.

Différents types de suivi acoustique. Le suivi acoustique peut se faire de deux manières, soit à l'aide de récepteurs mobiles embarqués, soit à l'aide de récepteurs fixes disposés sur des zones de suivi prioritaires. Les récepteurs fixes permettent d'obtenir un suivi en continu, mais uniquement sur des zones restreintes (Voegeli et al., 1998), alors que les récepteurs embarqués permettent d'entendre ponctuellement les zones de suivi au delà des zones balisées par les récepteurs fixes et d'affiner la résolution spatio-temporelle du positionnement des individus marqués. A partir des récepteurs embarqués, il est possible de pister un individu en particulier en suivant ses déplacements durant une période donnée ou bien de surveiller une zone particulière en la quadrillant par des passages successifs en bateau avec le récepteur embarqué. Les récepteurs fixes peuvent être positionnés soit sous forme de réseaux, soit sous forme de barrières de passage (Heupel et al., 2006). Les systèmes en réseau permettent d'étudier les patrons spatio-temporels des mouvements d'espèces relativement

sédentaires à une échelle plus ou moins fine selon le maillage du réseau de récepteurs (Alos et al., 2012a; Alos et al., 2011; March et al., 2011). A partir d'un suivi par marquage acoustique basé sur un réseau de récepteurs acoustique, Heupel et al. (2004) ont par exemple pu calculer la superficie de l'habitat de juvéniles de requins à pointe noire (*Carcharhinus melanopterus*) et mettre en évidence que les juvéniles se maintenaient dans cette zone de nourricerie jusqu'à l'âge de six mois. Les barrières de détections permettent quant à-elles de mettre en évidence l'orientation, le sens des trajectoires ou les routes de migrations des poissons migrateurs (Lacroix et al., 2004b; Thorstad et al., 2004; Welch et al., 2002). Le système de barrière de récepteurs est fréquemment utilisé en milieu fermé ou semi-fermé, comme les cours d'eau ou les estuaires (Moore et al., 1994; Moore et al., 1995), mais également en milieux ouverts comme par exemple dans l'étude de Comeau *et al.* (2002) pour le suivi des mouvements migratoires de la morue (*Gadus morhua*). Lacroix *et al.* (2005) ont également employé la même méthode pour le suivi migratoire et l'étude de la survie de post-smolt de saumons atlantiques (*Salmo salar*) dans la baie de Fundy sur la côte Est du Canada.

Choix de la méthode de suivi. Dans l'ensemble, le marquage acoustique par implantation intracœlomique est la méthode la plus appropriée à notre problématique et notre modèle biologique. Même si cette technique est relativement lourde, à la fois en termes de technicité, de coût et de mise en œuvre sur le terrain, elle présente néanmoins de nombreux avantages. Le marquage acoustique est en effet la seule technique qui permette le suivi de la dynamique spatio-temporelle des poissons côtiers marins avec une résolution spatiale fine sur des périodes de plusieurs mois ou années selon les espèces étudiées. Cette méthode est ainsi tout à fait adaptée pour l'étude du rôle et de l'intégration de RA dans le paysage sous-marins et plus particulièrement de l'utilisation des RA dans l'habitat essentiel des poissons et de la connectivité entre habitats. Dans notre étude, le suivi acoustique s'est essentiellement fait à

partir de récepteurs fixes, mais il a été complété ponctuellement par un suivi actif à l'aide d'un récepteur embarqué. Une étude antérieure de marquage d'identification le long de la côte sableuse catalane française a permis d'avancer certaines hypothèses sur les déplacements de l'espèce modèle entre habitats et de définir des zones stratégiques à suivre lors du marquages acoustique réalisé durant ce travail de thèse (Pastor, 2008).

Limites du marquage acoustique. La méthode de suivi par marquage acoustique présente toutefois deux contraintes majeures. D'une part, le marquage intracœlomique est une méthode lourde qui peut avoir un effet sur le comportement et la survie des poissons si elle n'est pas correctement exécutée. D'autre part, les propriétés de détection du signal acoustique sont fortement dépendantes des propriétés physiques du milieu. Une première étape de validation et d'étalonnage de la méthode est indispensable avant toute expérience de marquage acoustique dans la mesure où les deux contraintes évoquées ci-dessus peuvent interférer dans la qualité des données, jusqu'au point de rendre inexploitable les résultats qui en découlent. Afin de s'assurer de la qualité des données récoltées par suivi acoustique et de pouvoir écarter ces deux types de biais, deux expériences de validation ont été mise en place. La première étape de la validation visait à tester l'effet du marquage intra-cœlomique sur le comportement et la survie du sar commun. Elle est développée dans la section 7 de ce chapitre. La seconde étape de la validation concernait le suivi acoustique et la variabilité spatio-temporelle de la probabilité de détection. Elle est développée dans la section 4 de ce chapitre qui suit ci-dessous.

4. Validation du dispositif de suivi acoustique

4.1. Les ondes acoustiques et leurs caractéristiques en milieu marin.

Généralités. Les signaux acoustiques sont des ondes générées par la propagation d'une perturbation mécanique, correspondante à une compression - dilatation d'un élément du milieu qui va se propager de proche en proche en s'éloignant de la source de perturbation. La célérité, c'est-à-dire la vitesse de propagation, de cette perturbation va être fonction de l'élasticité et de la masse volumique du milieu. Sachant que la masse volumique de l'eau de mer est d'environ 1030 kg m^{-3} , les ondes acoustiques vont s'y propager entre 1450 et 1550 m s^{-1} selon la pression, la salinité et la température. La vitesse de propagation des ondes acoustiques est environ cinq fois plus rapide dans l'eau de mer que dans l'air (340 m s^{-1}). Malgré une très bonne propagation des ondes acoustiques dans le milieu marin, cette propagation n'est pas constante et peut être altérée par de nombreux facteurs (Lurton, 2001).

Altération des ondes acoustiques. Les ondes acoustiques peuvent, tout d'abord, subir des pertes de propagation par divergence géométrique et par amortissement (plus on s'éloigne de la source plus l'intensité du signal sera atténuée). L'amortissement acoustique sera d'autant plus fort que la fréquence acoustique sera élevée. Les marques acoustiques pour le suivi des animaux, dont la fréquence varie entre une dizaine et une centaine de kHz, auront ainsi une portée comprise entre une dizaine de mètres et au maximum un kilomètre. Les ondes acoustiques peuvent également être déformées par la présence d'interfaces comme la surface de l'eau et le fond. De la même manière, les inhomogénéités de l'eau causées par la présence de bulles liées à l'agitation, de particules organiques et inorganiques ainsi que d'organismes de plus ou moins grande taille (e.g. plancton, bancs de poissons) ou tout simplement par la

stratification des masses d'eau présentant des propriétés différentes (température, salinité) peuvent également altérer les ondes émises par les émetteurs. Plus le milieu marin présente d'inhomogénéités ou d'obstacles, plus les trajectoires des ondes acoustiques subiront de déformations (loi de Snell-Descartes, réfraction et réflexion des ondes). Des milieux ouverts avec peu d'obstacles permettront ainsi une bien meilleure propagation du signal que des milieux côtiers rocheux avec beaucoup de relief ou que des RA de grande complexité architecturale. La transmission des ondes acoustiques peut également être altérée par le bruit ambiant du milieu, notamment due à la bonne propagation des ondes acoustiques dans l'eau. Ces bruits peuvent provenir de sources différentes : le bruit du trafic maritime, le bruit de l'agitation de surface et des bulles qui en résultent, le bruit thermique lié à l'agitation moléculaire et le bruit généré par les organismes vivants eux-mêmes. Certains de ces bruits parasites ont été mis en évidence pour avoir des conséquences importantes sur la performance des systèmes de suivi acoustique des mouvements des animaux (Simpfendorfer et al., 2008).

Caractéristiques des masses d'eau. A partir de marquages acoustiques réalisés sur des thons albacore (*Thunnus albacares*) au large d'Oahu à Hawaii, Klimley *et al.* (1998) ont montré une forte décroissance de la distance de détection entre une mer avec une houle de 0,5m et de 2m. L'effet de l'état d'agitation de la mer sur la détectabilité des marques acoustiques a également été confirmé dans des milieux côtiers tempérés (How and de Lestang, 2012) ou des estuaires (Finstad et al., 2005). La houle ou les vagues induites par le vent génèrent à la fois plus de bulles d'air dans l'eau (Thorstad et al., 2000), une plus grande charge particulaire, mais peuvent également augmenter l'activité de certains organismes comme démontré par Srisurichan *et al.* (2005) sur des langoustes. Les variations de la température de l'eau et plus particulièrement la formation de thermocline ont été reporté comme un facteur affectant les taux de détection des marques acoustiques (Heupel et al.,

2006). How et de Lestang (2012) ont montré que l'augmentation de la température de l'eau réduisait les taux de détections, alors qu'en théorie les eaux froides plus denses devrait d'avantage absorber les ondes acoustiques (Winter, 1996). Les auteurs montrent par ailleurs que le facteur température devient négligeable lorsqu'il est combiné à d'autres facteurs comme la période journalière. En revanche Singh *et al.* (2009) ont mis en évidence sur la côte Sud de l'Afrique du Sud, que la distance de détection maximale qui était de 300m en condition isotherme était réduite à 75m en condition de stratification.

Bruits d'origine biotique. Radford et al. (2008) ont mis en évidence de fortes variations journalières, lunaires ou saisonnières des bruits d'origine biotique dont les fréquences sont comprises entre quelques centaines de Hz et plusieurs kHz. Les auteurs ont ainsi montré que dans un récif rocheux côtier peu profond de Nouvelle - Zélande, une grande partie du bruit « biotique » pouvaient être imputé à des bruits d'alimentation d'oursins et au claquement de l'abdomen des crevettes. Ces bruits, qui peuvent se propager au delà des récifs côtiers, seraient plus importants lors des phases nocturnes (surtout au crépuscule et à l'aurore), lors des phases de nouvelle lune et en période estivale. L'augmentation d'activité des organismes benthiques durant la nuit a été définie sous le terme de « chœurs du soir », bien que ces bruits aient également été répertoriés lors du lever du soleil et pas uniquement au crépuscule et en début de nuit. Dans l'étude de Radford *et al.* (2008), menée en saison estivale, l'augmentation du bruit en période nocturne atteignait en moyenne 20 dB. D'après Heupel *et al.* (2006) ces bruits générés par les organismes marins pourraient altérer la détectabilité des marques acoustiques. How et de Lestang (2012) ont, par exemple, récemment enregistré des diminutions significatives des distances de détections la nuit et lors des nouvelles lunes, ce qui semblerait confirmer cette hypothèse.

Variabilité spatio-temporelle de la probabilité de détection. Une étude récente a mis en évidence les conséquences de la variabilité temporelle de la probabilité de détection des récepteurs sur l'interprétation écologique des données. Payne *et al.* (2010) ont montré que la cyclicité jour / nuit dans les détections de poissons marqués pouvait uniquement provenir de facteurs environnementaux affectant la propagation des ondes acoustiques. Cette étude ne visait pas à mettre en évidence les facteurs provoquant la transformation et l'atténuation des ondes et ainsi de la probabilité de détection, mais à mettre en évidence l'importance de ce phénomène jusqu'alors ignoré dans les études de marquage acoustique. Payne *et al.* (2010) proposent finalement une méthode de correction simple à mettre en œuvre pour s'assurer de la validité des patrons de détections observés, par l'utilisation de marques contrôles. Ces marques contrôles sont disposées à proximité de la distance limite de détection des récepteurs (défini au préalable par des tests de distance de détection) pendant l'ensemble de la durée du suivi acoustique et serviront de niveau de référence pour standardiser les détections des poissons. Les marques contrôles étant situées à une distance fixe des récepteurs, si les facteurs environnementaux agissaient de façon constante sur la propagation des ondes, le nombre de détections ne devraient pas varier au cours du temps. Au contraire, si le nombre de détections des marques contrôles varie dans le temps il faut alors d'abord « nettoyer » le signal acoustique des poissons marqués pour pouvoir récupérer uniquement le signal lié au mouvement des individus. Depuis cette étude, les scientifiques commencent à intégrer les marques contrôles dans leurs protocoles expérimentaux. Dans l'étude d'Alos *et al.* (2012b) visant à étudier le comportement du rason (*Xyrichtys novacula*, Linné 1758) des marques contrôles ont été mises en place sur un habitat hétérogène (mélange de substrats rocheux et meuble), mais aucune fluctuation temporelle des détections n'a été répertoriée. Une étude de marquage acoustique sur le sar commun actuellement en cours sur les côtes italiennes dans la réserve de Torre Guaceto a également intégrée des marques contrôles, sans mettre en

évidence de variations temporelles de la détectabilité (Di Lorenzo M., comm. pers.). Seul Bryars et al. (2012), au cours de leur expérience de suivi acoustique sur un labridae (*Achoerodus gouldii*) durant 12 mois, ont mis en évidence des variations journalières du taux de détection grâce à l'utilisation de marques contrôles. Une autre étude de suivi acoustique réalisée sur 18 mois par les mêmes auteurs montrerait également des variations saisonnières du taux de détection des marques contrôles, mais ce résultat doit être confirmé par de nouvelles expériences actuellement en cours (Bryars S., comm. pers.).

Compte tenu de la variabilité spatio-temporelle des probabilités de détection des signaux acoustiques, l'utilisation de la technique de marquage acoustique nécessite de prendre certaines précautions afin d'interpréter et exploiter au mieux les données qui en résultent. Nous avons tout d'abord mis en place (i) des tests pour définir l'ordre de grandeur des distances de détection sur les principaux habitats suivis, c'est-à-dire les RA et la falaise de Leucate, puis (ii) des marques contrôles ont été placées durant la période de suivi sur ces mêmes habitats.

4.2. Distance et probabilité de détection.

En amont du suivi acoustique des poissons, deux expériences ont été réalisées pour définir les distances de détections des récepteurs dans les deux principaux types d'habitats suivis, c'est-à-dire les récifs artificiels (RA) de Leucate – Le Barcarès (LB) et le Cap Leucate (CL). Ces expériences ont été réalisées avec le même type de marques que celles utilisées pour les marquages de poissons. Seul le délai du signal était différent. Ce point est particulièrement important car les caractéristiques des ondes acoustiques vont jouer sur la

performance du système de suivi, notamment la puissance du signal acoustique qui doit être la même que celle des marques des poissons. Tout d'abord la distance limite de détection a été définie de manière approximative pour avoir une idée de l'ordre de grandeur de la portée des marquages acoustiques. Celle-ci a été réalisée en immergeant des marques sur les deux zones d'études à proximité du fond à des distances croissantes des récepteurs allant de 50 à 450 m à des pas de 50m pendant 5 minutes. Sur les RA, les récepteurs ont détectés les émetteurs jusqu'à 400 m de distance, alors que sur le CL, le test instantané n'a pas permis de définir la distance maximale approximative de détection. En effet, le CL est un système rocheux relativement complexe dans ses parties peu profondes où la propagation des ondes acoustiques semble visiblement être moins bonne que dans un milieu plus ouvert comme les RA de LB qui sont installés sur une zone sableuse. La seconde expérience consistait à affiner l'information sur la distance de détections des deux habitats en calculant les probabilités de détection des émetteurs en fonction de la distance aux récepteurs. Le principe était le même que pour la précédente expérience, outre le fait que les marques étaient immergées pendant 48h à des distances variant de 100 à 450 m des récepteurs. Pour chacune des distances, la probabilité de détection a été calculée en faisant le ratio entre le nombre de détections réelles et le nombre de détections théoriques possibles, qui a été calculé à partir de l'intervalle d'émissions moyen du signal acoustique et de la durée d'immersion des marques. Les résultats montrent que la probabilité de détection sur les RA est supérieure à celle sur le CL (95% contre 83% à 100m de distance) et que la portée du signal acoustique est plus grande sur les RA (Figure 1-20). Les distances seuils de détections définies pour les deux types d'habitats (350m sur les RA et 250m sur le CL) correspondent à une probabilité de détection d'environ 75%. Ces distances de détection ont servi à mettre au point le dispositif de récepteurs pour le suivi de façon à couvrir l'ensemble des zones d'habitat préférentiel du sar commun, ainsi qu'à définir les surfaces échantillonnées par les récepteurs.

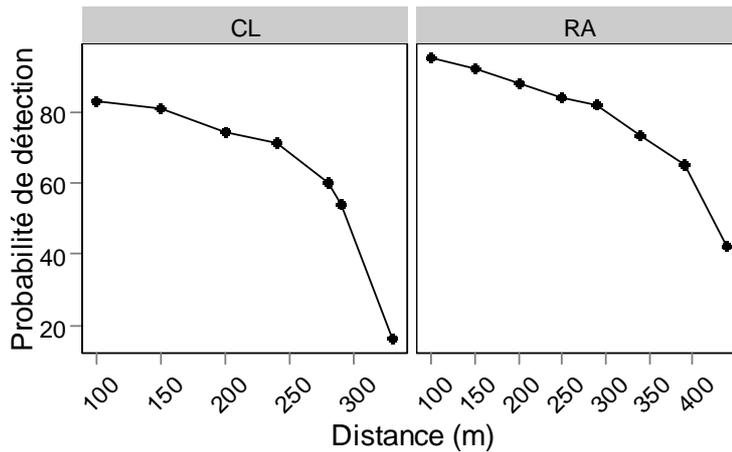


Figure 1-20. Détectabilité sur les récifs artificiels de Leucate – Le Barcarès et le Cap Leucate, exprimée en nombre moyen de détections par heure en fonction de la distance des récepteurs. Les barres verticales autour de la moyenne représentent l'erreur standard.

4.3. Dispositif des marques contrôle.

Compte tenu des nombreux facteurs pouvant influencer sur la propagation des ondes acoustiques énoncés précédemment, il n'est pas suffisant de définir les distances de détections approximatives à un moment donné de l'étude, il faut également pouvoir intégrer la variabilité temporelle de celles-ci. Pour cela, une troisième série d'expériences a été réalisée pendant l'ensemble de la durée du suivi acoustique. A partir des distances de détection définies ultérieurement, quatre émetteurs contrôles ont été placés de façon à couvrir les limites de détection des récepteurs et à être potentiellement captés par plusieurs récepteurs à la fois. Les émetteurs les plus proches ont été placés à 100 m d'un récepteur et les plus éloignés à 450 m. Les résultats des marques contrôles sont présentés en même temps que les résultats des marquages acoustiques des sars communs adultes dans le chapitre 4.

5. Modèle biologique : le sar commun

Le sar commun, *Diplodus sargus* (Linné, 1758), a été choisi comme modèle d'étude pour le suivi acoustique selon plusieurs critères : (i) sa grande aire de répartition géographique, (ii) son intérêt commercial notamment pour la pêche artisanale, (iii) son cycle de vie avec une phase juvénile et adulte spatialement dissociées et (iv) son abondance relative sur le site d'étude et dans l'ensemble du bassin méditerranéen plus généralement.

Répartition géographique. Le sar commun est un ostéichtyen téléostéen appartenant à la famille des sparidés. Son aire de répartition s'étend sur toute la façade Atlantique Est, du Golfe de Gascogne jusqu'au Cap Vert, puis en remontant le long des côtes du continent africain, jusqu'en Malaisie (Figure 1-21). Il est présent sur toutes les côtes méditerranéennes et plus rarement sur certains secteurs de la mer Noire (Tortonese and Cautis, 1967). Il s'agit d'une espèce poly-typique qui présente sept sous-espèces, selon sa distribution géographique. En Méditerranée et en mer Noire, c'est la sous-espèce *Diplodus sargus sargus* qui est rencontrée.



Figure 1-21. Distribution géographique du sar commun (*Diplodus sargus*), les zones de plus forte occurrence en bleu et de moindre occurrence en bleu pâle.

Carte issue de http://fr.wikipedia.org/wiki/Fichier:Diplodus_sargus_sargus_mapa.svg

Exploitation / pêche. A une échelle globale, les données de statistiques de pêche de la FAO montrent que les captures de sar commun sont en constante augmentation et atteignent quasiment les 4000 tonnes en 2009 comme le montre la Figure 1-22 (FAO, 2012). La grande majorité de ces captures se fait par pêche artisanale, essentiellement à la palangre. D'après le suivi des débarquements des ports de la côte catalane française mené par l'équipe « Biologie » du CEFREM, les captures de sar commun correspondent à 7% de la biomasse des débarquements (Lenfant, 2010) ce qui en fait l'un des poissons les plus capturés par la pêche artisanale locale.

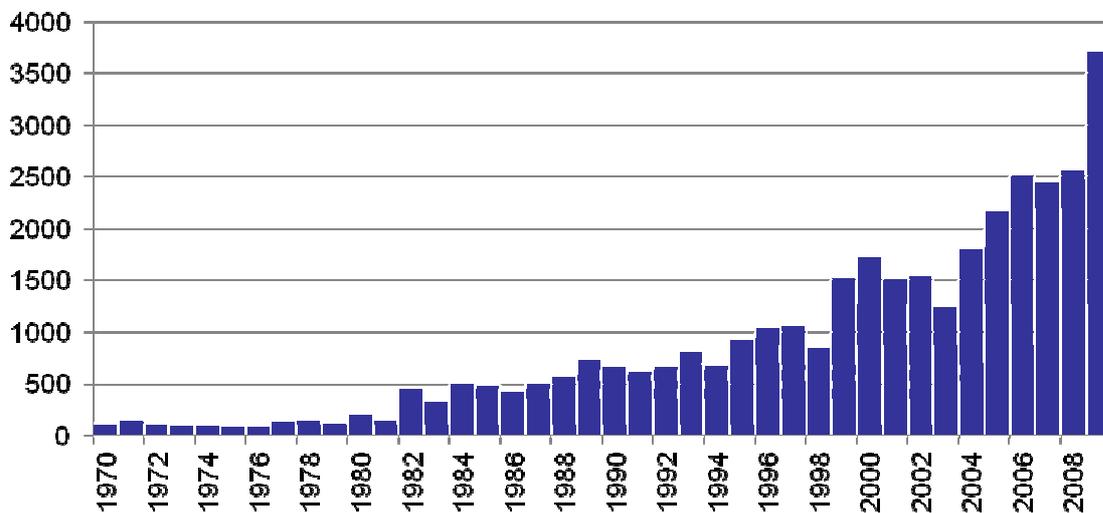


Figure 1-22. Évolution des captures mondiales de sars communs (*Diplodus sargus*) exprimées en tonnes par an. Chiffres issus des statistiques de pêches de la FAO (<http://www.fao.org/fishery/species/2370/en>).

Écologie du sar commun (habitat, régime trophique, patrons d'activité et capacité de déplacement). Le sar commun est une espèce démersale, grégaire, présente en petit banc dans les eaux côtières, de 0 à 150 m de profondeur avec un préférendum bathymétrique pour les adultes se situant entre 0 et 50 m (Fischer et al., 1987; Harmelin-Vivien et al., 1995; Leboulleux, 1992). *D. sargus* est une espèce caractéristique des habitats rocheux (Harmelin, 1987), bien qu'il soit régulièrement rencontré en milieu lagunaire et sur les fonds sableux du

site d'étude où il a été très souvent répertorié (Man-Wai, 1985). De plus, des études réalisées sur des RA des côtes portugaises (Leitao et al., 2009) et italiennes (D'Anna et al., 2011) ont rapportés de fortes abondances de sars communs. Cette espèce semble ainsi exploiter l'ensemble des compartiments de la zone d'étude avec une préférence pour les substrats durs. Les adultes sont omnivores et se nourrissent essentiellement d'invertébrés benthiques tels que des échinodermes, annélides, gastéropodes, amphipodes ou crustacés, ainsi que d'algues (Coetzee, 1986; Figueiredo et al., 2005; Joubert and Hanekon, 1980; Rosecchi, 1987). Le sar commun est considéré comme espèce diurne, c'est-à-dire actif et à la recherche de nourriture la journée et en phase de repos durant la nuit où il va se mettre à l'abri de la prédation dans de petites cavités ou crevasses (Harmelin, 1987; Lino et al., 2009). Il présente une forte fidélité au site, tout en effectuant des déplacements journaliers moyens (Coll et al., 2004), allant de $0.11 \pm 0.08 \text{ km}^2$ à $1.61 \pm 0.89 \text{ km}^2$ (calculée par méthode « MCP » : *Maximum Convex Polygon*) selon l'habitat étudié (Abecasis et al. 2009 : estuaires ; Lino et al. 2009 : récif rocheux; D'Anna et al. 2011 : récifs artificiels). Concernant ses capacités de déplacement, une expérience de marquage d'identification réalisée sur la côte Vermeille au sud de la zone d'étude, a montré que certains individus ont effectué des déplacements d'au moins 34 km en 13 jours en traversant toute la côte sableuse jusqu'à la côte Vermeille (Pastor, 2008).

Cycle de vie du sar commun. Le sar commun est généralement considéré comme une espèce hermaphrodite rudimentaire avec une protandrie partielle (Man-Wai, 1985; Mouine et al., 2007, 2012), c'est-à-dire qu'une partie des individus mâles peuvent subir une inversion sexuelle et devenir femelles (maturation secondaire). Cependant, l'étude du cycle gonadique de sars communs sauvages en captivité réalisée par Micale et al. (1987) montrerait qu'il s'agit plutôt d'une espèce hermaphrodite protandre, avec des individus d'abord mâles puis femelles. Bien que la taille à maturité des mâles et femelles soit variable selon les régions, allant de

16.7 cm aux Açores (Morato et al., 2001) jusqu'à 24,3 cm en l'Afrique du Sud (Mann and Buxton, 1992) ce qui correspond à des individus âgés de deux à quatre ans, elles ne montrent aucune différence entre la taille à 50% de maturité des femelles et des mâles. Ces résultats rendraient plutôt compte d'un hermaphrodisme rudimentaire et non pas séquentiel (Buxton and Garratt, 1990). En moyenne les sars adultes atteignent une trentaine de centimètres, mais peuvent atteindre plus de 46 cm (Abecasis et al., 2008) ce qui correspond à une espérance de vie d'une vingtaine d'année (Man-Wai, 1985). En Méditerranée occidentale, la période de reproduction a lieu une fois par an entre mars et juin, durant laquelle les adultes se retrouveraient en petits groupes pour frayer (Mouine et al., 2012). Le phénomène de reproduction n'ayant jamais été observé, les zones de reproduction de cette espèce sont encore inconnues à ce jour. Seules des données de chalutiers, témoignant d'une forte concentration de poissons durant le mois d'avril au large permettent d'émettre l'hypothèse d'une reproduction sur des zones situées au large des côtes (Jouvenel, 1997). Les œufs, émis dans la colonne d'eau lors de la reproduction, sont de type pélagique, à développement indirect. La phase pélagique dure une trentaine de jours, dont 3 à 5 jours passés au stade d'œuf (Aboussouan, 1964) puis environ 28 ± 2 jours au stade larvaire, au bout de laquelle les larves colonisent le substrat dur (Vigliola et al., 1998). Cette phase d'installation est induite par la métamorphose des larves en juvéniles qui se déroule entre les mois de mai et juin (Garcia-Rubies and Macpherson, 1995), sur une période très courte, de l'ordre de 2 à 3 jours (Vigliola et al., 1998). Le succès de la phase d'installation chez le sar commun est largement dépendante des conditions hydro-climatiques, qui vont influencer la survie des larves, les apports nutritionnels et leur advection vers des sites favorables à la colonisation (Vigliola et al., 1998). Macpherson (1998) montre que les juvéniles de sar présentent, au cours de leur développement ontogénique, des modifications dans l'utilisation de l'habitat et de leur comportement d'agrégation et de dispersion. Lors de l'installation, ils coloniseraient

préférentiellement les anfractuosités des zones rocheuses entre 0 et 2 m de profondeur. D'après lui, durant les premiers mois suivant l'installation, les juvéniles formeraient de petits bancs mono-spécifiques, avec une forte fidélité au site. Au-delà d'une taille de 5 à 7 cm, ils commenceraient à se déplacer en dehors de cette zone, voir à parfois rejoindre des bancs de sub-adultes de taille comprises entre 10 et 15 cm, soit âgés de 1 à 2 ans. La mortalité entre le début de la phase juvénile et le recrutement vers la population adulte est de l'ordre de 80% (Planes et al., 1998; Planes and Romans, 2004). Le cycle de vie du sar commun est schématisé en Figure 1-23.

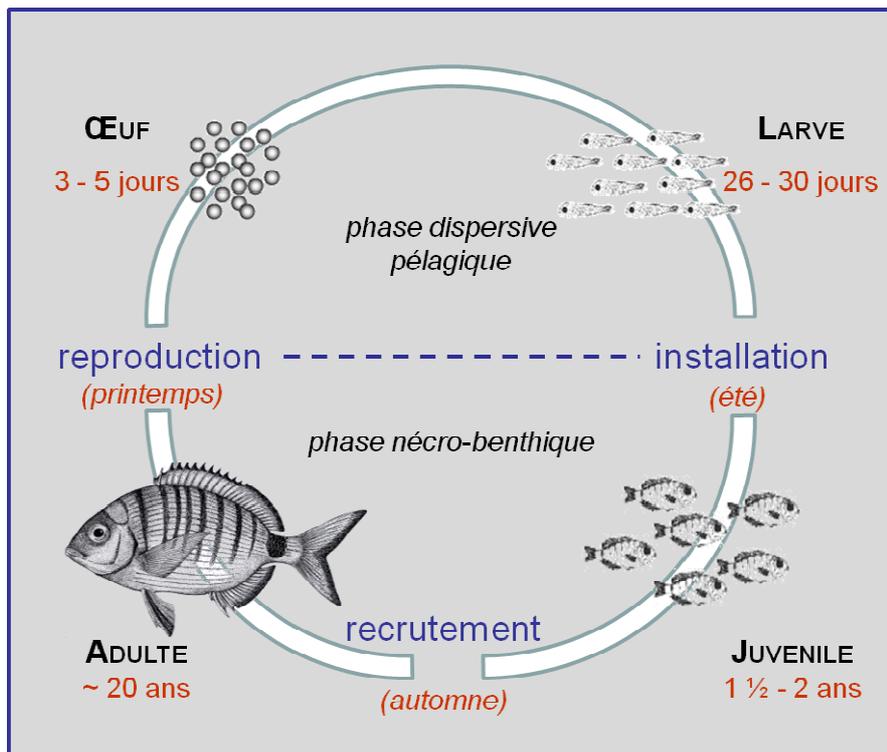


Figure 1-23. Cycle de vie du sar commun (*Diplodus sargus sargus*) qui se décompose en une phase dispersive pélagique durant les stades d'œuf et de larves et une phase nécto-benthique des juvéniles et adultes.

6. Stratégie d'échantillonnage du suivi acoustique du sar commun

6.1. Suivi des déplacements des sars communs adultes

Dispositif de suivi acoustique passif et actif. Pour l'ensemble de cette étude, le suivi acoustique des sars communs adultes s'est essentiellement fait à partir de récepteurs fixes, mais a été complété ponctuellement par un suivi actif à l'aide d'un récepteur embarqué. Compte tenu des connaissances sur la biologie du sar commun et de l'impossibilité de couvrir toute la superficie de la zone d'étude, un choix stratégique a été privilégié. Il consistait à couvrir l'ensemble des habitats préférentiels du sar commun, c'est-à-dire les substrats durs à proximité des RA de LB, afin de comprendre comment ces RA s'intègrent dans l'habitat essentiel de cette espèce. Le suivi continu à long terme des sars communs de la zone d'étude s'est fait à partir d'un dispositif de 17 récepteurs acoustiques fixes (marque VEMCO modèle VR2W – 69 kHz), dont une partie a été disposée sous forme de réseau et le reste sous forme de barrières de passage. Les récepteurs acoustiques utilisés enregistrent la date, l'heure et l'identifiant unique de chaque émetteur détecté. D'après les tests effectués au préalable, leur distance de détection est de 350 m sur les RA et de 250 m sur la falaise de Leucate. Pour couvrir l'ensemble des fonds rocheux de la zone, 6 récepteurs ont été déployés sur le CL et un récepteur par village de RA, c'est-à-dire 6 récepteurs sur l'ensemble des RA (Figure 1-24 A). D'autres récepteurs ont été placés sur d'éventuelles zones de passage, les digues de la côte sableuse reliant les RA à la côte rocheuse (digue de Leucate, du Barcarès, de Sainte Marie, de Canet, de l'étang de Saint Nazaire, de Saint Cyprien et d'Argelès-sur-Mer) et à l'entrée de la Côte Vermeille (Figure 1-24 A, B). Ces récepteurs ont été disposés à la fois pour déterminer le rôle des enrochements côtiers dans la dynamique spatiale du sar commun, ainsi que pour évaluer la connectivité entre les habitats artificiels et naturels de la côte sableuses avec la côte rocheuse. De plus, les digues de Leucate et du Barcarès correspondent également à l'entrée de

deux des trois graus communiquant avec la lagune de Salses – Leucate située à la même hauteur que les RA de LB. En complément du suivi passif avec les récepteurs fixes type VR2W, un suivi acoustique actif embarqué de deux fois 24h a été mis en place pour pister les déplacements journaliers à fine échelle spatio-temporelle d'un sar résidant du récif rocheux du CL et d'un sar résidant sur un village des RA de LB. Le suivi actif se fait avec un récepteur embarqué (VEMCO VR100) présenté sous forme d'une mallette portative munie d'un hydrophone omni-directionnel ou directionnel immergé à environ 1 à 2 m sous la surface de l'eau pour localiser les poissons marqués (Figure 1-25). Tout comme les récepteurs fixes, le récepteur embarqué enregistre l'identifiant de l'émetteur détecté, l'heure et la date de détection, mais aussi la puissance du signal acoustique et sa position géographique. L'hydrophone omnidirectionnel (VH165) permet de localiser les individus marqués et l'hydrophone directionnel (VH110) permet de suivre leurs déplacements en s'orientant à partir de la puissance de signal détectée.

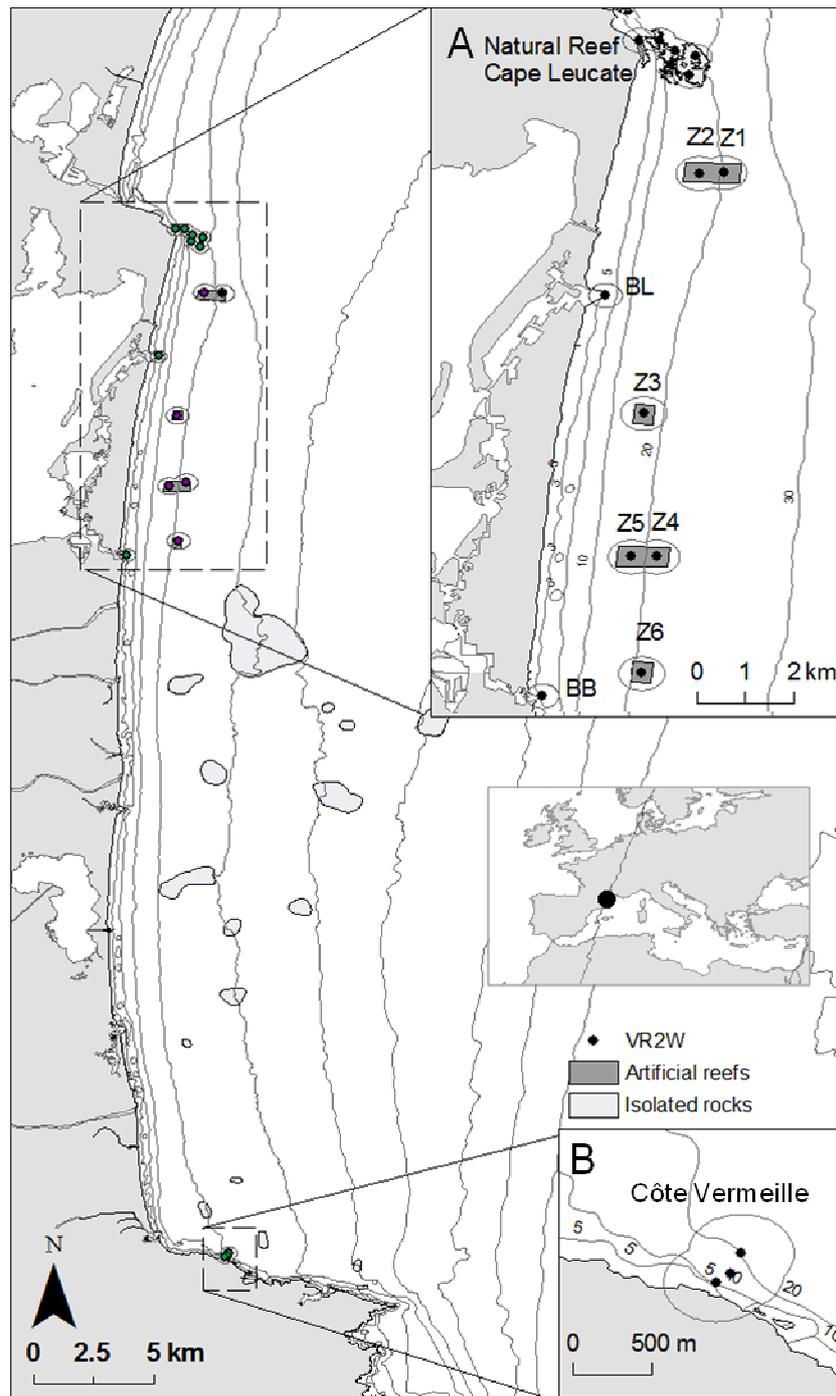


Figure 1-24. Emplacements des récepteurs acoustiques déployés pour le suivi des déplacements du sar commun sur la côte catalane française sableuse : (A) 6 récepteurs sur le Cap Leucate, 6 récepteurs sur les RA de LB (Z1-Z6), 2 sur les digues du port de Leucate (BL) et du Barcarès (BB) et (B) 3 à l'entrée de la Côte Vermeille. Les halos autour des récepteurs correspondent à leur rayon de détection.



Figure 1-25. Récepteur acoustique portable VEMCO modèle VR100 avec un hydrophone omnidirectionnel (VH165) immergé le long du bateau pour localiser les poissons marqués.

Systèmes de fixation des récepteurs. D'après Heupel *et al.* (2006), le système de fixation est un facteur primordial pour le succès d'une expérience de marquage. Ce système doit être judicieusement choisi en fonction du type d'organisme marqué afin d'éviter les pertes de matériel, mais également pour maximiser la détectabilité des marques par rapport à l'orientation du récepteur (Clements *et al.*, 2005). Selon la profondeur et le type de fond, deux systèmes de fixation ont été mis en place. Pour les sites peu profonds, de l'ordre de quelques mètres de profondeur, constitués de gros blocs de roches, comme le long de la falaise de Leucate ou sur les digues, un système de torches métalliques a été déployée. La torche était constituée d'un fourreau pour venir loger le récepteur et d'une tige pour bloquer le tout entre les roches (Figure 1-26). L'ancrage du système était ensuite solidifié dans du ciment à prise rapide. Le récepteur était orienté à environ 45° par rapport à la surface de l'eau. Pour les autres sites plus profonds sur des zones rocheuses avec moins de relief, des ancres ont été fait à partir de pneus coulés de béton dans lesquels on avait placé des tubes PVC orientés à la verticale pour insérer les récepteurs (Figure 1-27). Pour éviter les pertes et les vols, chaque récepteur portait une plaquette avec les coordonnées du laboratoire, ainsi durant les

expériences trois récepteurs perdus, initialement placés sur les digues ont pu être retrouvés et rapportés au laboratoire.



Figure 1-26. Système de fixation de type torche pour les récepteurs acoustiques déployés dans les zones peu profondes comme les digues et les éboulis rocheux.



Figure 1-27. Système de fixation type corps morts pour les récepteurs acoustiques dans les zones rocheuses plus profondes.

Marquages des sars communs adultes. Pour le suivi de la dynamique spatiale du sar commun, 128 individus ont été capturés en répartissant au mieux les captures entre les différentes zones du site d'étude, la roche naturelle CL, les RA du Nord (Z1-Z2), les RA centraux (Z3) et ceux du Sud (Z4-Z5-Z6). Il est à noter que malgré l'effort de capture

important réalisée sur les RA du Sud, notamment le village Z6, il n'a pas été possible d'atteindre le nombre de captures initialement souhaitées, traduisant une certaine réalité dans l'utilisation de ces zones par le sar commun. Au total, 98 poissons ont été marqués et 74 retenus pour les analyses, dont 36 au CL et 38 sur les RA de LB (13 sur les RA du Nord, 18 sur les RA centraux, 7 sur les RA du Sud). Pour s'assurer de ne pas inclure des individus dont le comportement serait biaisé par le stress induit par la manipulation ou le marquage, les individus avec des périodes de détections inférieure à 20 jours ont été écartés de l'analyse. La mise au point de la méthode de marquage ayant fait l'objet d'une publication, la méthode de marquage est développée dans la partie 7 de ce même chapitre.

6.2. Suivi du recrutement des sars juvéniles vers l'habitat adulte

Chez le sar commun, le stade juvénile et le stade adulte étant spatialement dissocié, des marquages acoustiques ont été mis en place, en plus du suivi des déplacements de sars adultes, pour étudier la connectivité ontogénique entre l'habitat juvénile et adulte des sars communs. Le suivi des juvéniles de sars communs par comptage visuel sur la côte catalane française a montré l'importance des digues et constructions côtières peu profondes comme habitat de nourricerie des juvéniles (ANNEXE, Pastor et al.). L'objectif était de comparer les patrons de déplacement lors du recrutement des juvéniles vers l'habitat adulte entre juvéniles installés sur des constructions artificielles et juvéniles installés sur des récifs naturels (Figure 1-28). En raison de l'absence de résultats probants, seul le dispositif du suivi acoustique des sars juvéniles mis en place et les hypothèses expliquant l'absence de données seront abordés dans ce manuscrit de thèse.

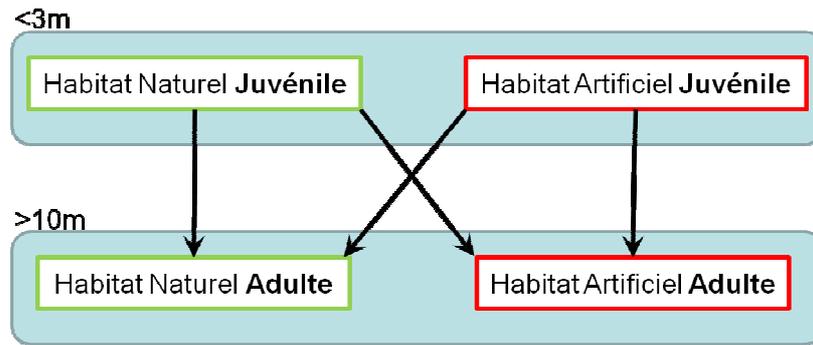


Figure 1-28. Schéma de la connectivité ontogénique entre le stade juvénile et adulte du sar commun. Les rectangles verts symbolisent les récifs naturels et les rectangle rouge les habitats artificiels peu profonds (constructions côtières) et profonds (récifs artificiels). Les flèches symbolisent les différents déplacements possible lors du recrutement des juvéniles vers l'habitat adulte.

Marquage des juvéniles. En septembre 2011, 29 sars juvéniles entre 10 cm et 18,6 cm de longueur totale ont été capturés en plongée de nuit à l'aide d'épuisettes. 11 ont été capturés sur la digue du port de Leucate et 17 sur la falaise du Cap Leucate entre 2 et 3 mètres de profondeur. Le marquage des juvéniles a été réalisé de la même façon que pour les sars adultes, seuls le type et les dimensions des marques acoustiques différaient avec celles des adultes. Le protocole est décrit dans la **partie 7** de ce chapitre. En raison de la petite taille des sars juvéniles âgés d'un an, les plus petites marques acoustiques disponibles au moment de l'expérience, c'est-à-dire les émetteurs de type V6-2L (poids : 1g, dimensions : 6 mm par 16,5 mm, puissance signal : 137 dB) qui émettent des signaux acoustiques à la fréquence de 180 kHz, ont été utilisées. Compte tenu des contraintes de miniaturisation des marques acoustiques, leur fréquence d'émission a été augmentée par le constructeur, comparé aux autres émetteurs acoustiques de plus grande taille émettant à des fréquences de quelques dizaines de kHz.

Dispositif de suivi acoustique actif et passif. La période de marquage et de suivi a été définie afin de couvrir la fenêtre temporelle dans laquelle les juvéniles d'un an recrutent vers l'habitat adulte, c'est-à-dire en automne (voir cycle de vie du sar commun partie 4 de ce chapitre). Le réseau de récepteurs acoustiques en place pour le suivi des déplacements des sars adultes n'a pas pu servir aux détections des juvéniles en raison de la différence de fréquences du signal acoustique de 69 kHz pour les émetteurs des adultes et de 180 kHz pour les émetteurs destinées aux juvéniles. Deux récepteurs fixes VR2W détectant spécifiquement les fréquences de 180 kHz ont été déployés au niveau des sites de captures et de relâché des sars juvéniles, soit au niveau de la digue du port de Leucate et au pied de la falaise de Leucate. Ces récepteurs ont été mis en œuvre pour détecter en continu de manière à vérifier que les juvéniles ne se déplaçaient pas. Le principal dispositif de suivi était cependant le suivi acoustique actif avec le même récepteur embarqué que pour le suivi actif des sars juvéniles. Quatre-vingts dix heures de suivi actif ont été réalisées à différents moments de la journée notamment durant les périodes de lever et de coucher du soleil, étalées sur 22 jours entre le 07 et 28 septembre 2011.

Limites du marquage acoustique et échec de l'expérience. Malgré les efforts réalisés pour capturer des sars sur des habitats artificiels et naturels de la bonne gamme de taille, le suivi acoustique n'a pas été concluant en termes de résultats puisque très peu de détections ont été enregistrées suite au relâché des juvéniles marqués. Contrairement au suivi acoustique actif des sars adultes, il a été très difficile de relocaliser les juvéniles. D'après les détections des récepteurs fixes et des quelques détections du récepteur embarqué, il semble peu probable que l'absence de détection soit imputable à une mortalité des sars marqués ou à un déplacement important entre deux périodes de suivi. Les difficultés à détecter des individus de position connue, nécessitant plusieurs passages avec le récepteur embarqué durant plusieurs

minutes, fait d'avantage penser à des problèmes de détectabilité du signal acoustique. Plusieurs facteurs ont pu influencer la détectabilité des juvéniles et expliquer les différences observées entre le suivi des sars adultes et juvéniles : (i) le comportement des juvéniles, se déplaçant entre les éboulis rocheux, (ii) les conditions météorologiques avec une mer agitée et le clapot contre les roches dans les zones peu profondes et (iii) les caractéristiques des émetteurs utilisés, c'est-à-dire la fréquence acoustique des émetteurs. Pour mettre en évidence la connectivité entre les différents types d'habitats des juvéniles et les habitats adultes vers lesquels ils recrutés, le marquage acoustique semblait la méthode la plus adaptée. Afin de pouvoir rééditer une telle expérience, il faudrait pouvoir conserver une fréquence d'émission du signal acoustique de quelques dizaines de kHz malgré la miniaturisation des émetteurs pour éviter de trop fortes atténuations du signal acoustique. D'autres types de marquages pourraient être envisagés, comme des marquages naturels à travers l'analyse des otolithes (pièces calcifiées de l'oreille interne) ou l'analyse génétique de parenté. L'analyse des signatures chimiques des premières stries de croissance des otolithes de sars adultes pourrait être envisagée afin d'identifier l'origine des adultes et leurs habitats juvéniles. Des analyses de parentés pourrait être faites entre des juvéniles et des adultes capturés sur des habitats artificiels et naturels. Cependant, la précision de l'information sur la stratégie de la sélection de l'habitat ne pourra pas être la même qu'avec les marquages acoustiques.

7. Effet du marquage intra-cœlomique sur le comportement et la survie du sar commun

7.1. Synthèse / Abstract

SYNTHÈSE

L'effet de la procédure de marquage acoustique sur le sar commun sauvage (*Diplodus sargus*) a été évalué à partir de la comparaison du comportement de poissons marqués avec des poissons contrôle non-marqués. La méthode de scan instantané a permis de quantifier le budget d'activité et d'examiner le comportement des poissons. Cette méthode consiste à enregistrer l'occurrence de chaque type de comportement à des intervalles de temps régulier durant une période et une fréquence définie. Un éthogramme a été préalablement établi, résumant l'ensemble des différents comportements observables chez le sar dans des conditions de captivité. Analysés séparément, aucune différence n'a été détectée entre l'occurrence des différents comportements des sars marqués et des sars témoins, excepté pour le comportement de socialisation. Les sars marqués étaient plus souvent regroupés que les sars témoins. L'analyse de l'ensemble des comportements de l'éthogramme à la fois, c'est-à-dire du budget d'activité des sars a montré qu'il n'y avait cependant aucune différence entre les individus marqués et non-marqués. Concernant l'état des sutures, seul un poisson a perdu sa marque due à la perte des sutures au bout de 17 jours. L'inspection de l'état de la zone d'incision pour l'implantation des marques, a montré qu'au bout de 48 jours elles avaient cicatrisée chez les autres sars et aucune inflammation n'était visible. Aucune mortalité n'a été observée durant toute la période d'expérimentation, tant dans le lot témoin que dans le lot marqué. En conclusion, ni la présence des marques dans la cavité cœlomique, ni la procédure de marquage n'ont eu d'effets indésirables sur le comportement et la survie du sar commun dans des conditions de captivité. Nous considérons ainsi que le suivi de sars communs marqués par voie intracœlomique est représentatif de sars non marqués et qu'il reflète leur comportement naturel. De plus, comme les sars communs présentent une période de rétablissement rapide, nous recommandons de réduire au maximum la période de captivité et la durée de la procédure de marquage afin d'éviter l'accumulation de stress.

ABSTRACT

The effects of intracoelomic tagging procedure (i.e. implantation by surgical incision into the abdominal cavity or laparotomy) on wild white seabream (*Diplodus sargus*) were evaluated by the comparison of the behavior of tagged and untagged control fish. Activity budgets were made to examine their behaviors, using an instantaneous scan sampling method. This method consists in recording the occurrence of specific behaviors at a regular time interval. An ethogram was previously established, summarizing the different possible behaviors for white seabream in captivity conditions. The occurrence of the isolated behaviors from the ethogram between tagged and untagged groups and the temporal evolution of these behaviors were tested. No differences were detected for the occurrence of the different behaviors between the tagged and control groups, except for socializing behavior. Tagged fish were more often grouped than control fish. The activity budgets of individual fish showed no significant differences, but high variability in behavioral patterns. One fish lost its tag after 17 days, due to suture shedding (i.e. the loss of surgical monofilament used to close a wound by joining the edges). After 18 days, suture inspection showed that the incision regions had not healed, but no other fish had lost sutures. No mortality was recorded during the experiment, regardless of fish group. After 48 days, the tagged fish presented neither visceral damage nor inflammation. Incision regions presented no inflammation and had totally healed with only one out of the two or three suture points we made persisting for each tagged fish. In conclusion, neither tag presence in the body cavity nor the tagging procedure cause any adverse effects on the behavior and survival of wild seabream in captivity conditions. Therefore, we consider that the monitoring of tagged white seabreams is representative of untagged fish and reflect their natural behavior. Additionally, as white seabream recover quickly after surgery and present no adverse behavioral effects due to intracoelomic tag implantation, we recommend maintaining fish for as short a time as possible in captivity conditions to avoid extra stress, and to release them as soon as they recover from the tagging procedure.

7.2. Introduction

With the substantial improvements made in microelectronic technology during the last decades, electronic tag technologies are widely used for the study of animal movements and their environments (Gunn and Block 2001, Nielsen *et al.* 2009). More particularly, the enhancement of battery life, memory storage capacity and the miniaturization of electronic tags has permitted the extension of their field of application and has reduced the need to trade off data resolution for study duration (Hooker *et al.* 2007). Various electronic tag technologies have been used in the last decade, such as electronic transmitters (Lucas and Baras 2000, Cooke and Wagner 2004, Cooke 2008) and archival bio-loggers (Sibert and Nielsen 2001, Block 2005). Electronic acoustic transmitters are the most widely used electronic tagging technology in marine fish studies (Arnold and Dewar 2001, Sibert and Nielsen 2001) and are mostly attached by intracoelomic implantation, i.e. implantation by surgical incision into the abdominal cavity or laparotomy (Brown *et al.* 2011). Compared to other methods of attaching acoustic transmitters, such as the less invasive external or gastric implantation, intracoelomic implantation presents the advantage of long tag retention (Bridger and Booth 2003, Brown *et al.* 2011) and is therefore often more appropriate for movement studies.

As mentioned by Thiem *et al.* (2011): “the underlying assumption of all electronic tagging studies is that the tagging procedure and burden of the device itself does not alter the behavior, health, condition or survival of the individual and that therefore the behavior of tagged individuals is representative of untagged conspecifics.” Once the tagged fish are released in the field, it is impossible to judge if the observed fish behavior is characteristic of a normal behavior or is due to the effects of tagging. The same problem exists for the interpretation of the absence of a tagged fish in the surveyed area: it can be due to a

movement out of the surveyed area, to natural mortality, to fishing mortality (recreational or professional depending on the target species) or to tagging-induced mortality. It is therefore crucial to ensure that both the implantation method and presence of a tag in the coelom of fish cause no notable effects on fish behavior or survival, and that a sufficiently complete and repeatable surgical procedure is reported. A special issue entitled “Advancing the science and practice of surgical implantation of electronic tags in fish” was published in 2011 (Brown *et al.* 2011), highlighting the importance of the validation of the implantation method prior to starting any field experiment, and thus avoiding the risks of needlessly sacrificing animals, or misinterpreting or losing data. In this special issue, Thiem *et al.* (2011) reviewed 247 acoustic tagging studies. Only 7.7% of the articles verified the effect of tagging procedure on fish behavior and 11.3% of the articles referred to assessment studies published previously. The mean repeatability score of the tagging procedure of these studies was $50.7 \pm 1.9\%$.

Taking time to validate the methodology used often implies taking a step aside from the initial research objective, but it can be a valuable tool for further electronic tagging studies. It is therefore an essential prerequisite of any intracoelomic tagging experiment to make sure that the tagging procedure and the tag itself do not cause any changes in fish behavior or survival. The idea here was to evaluate whether the exposure of fish to short-term acute or long-term chronic stressors, like those induced by the intracoelomic implantation of a tag, can have adverse effects on fish behavior or fitness. According to Barton (2002), responses of fish to stressors can be roughly grouped into primary, secondary and tertiary responses. Primary responses involve an alteration in neurotransmitter activity (increase in corticosteroid and catecholamine hormones). Secondary responses involve metabolic, cellular and osmoregular changes. Tertiary responses imply changes in growth and behavior. Due to this variety of possible responses of fish to stressors, many different methods have been used to evaluate the

effect of stressors on fish, such as measuring plasma hormones and ions, blood gases, respiration or critical swimming speed (Beitinger 1990, Barton 2002, Lacroix *et al.* 2004). As mentioned by Beitinger (1990), behavior plays a dual role in stress assessment. Behavior either can allow an animal to avoid a potentially dangerous situation (i.e. behavioral change as avoidance strategy of a stressor) or be altered by stress (i.e. behavioral change as stress indicator). As stressors may not always produce pathological signs (Barton 2002), behavioral monitoring can be meaningful in the assessment of fish stress or pain. Some specific behaviors are well reported as indicators of stress and pain in fish, like feeding, agonistic interactions, swimming activity or biting and rubbing the site of stimulation (Beitinger 1990, Schreck 1990, Plumb 1994, Stoskopf 1994).

The white seabream (*Diplodus sargus*; *Linnaeus, 1758*) is a widely studied marine coastal fish species with a large geographical distribution (Mediterranean and eastern Atlantic), targeted by recreational and commercial fishing but also used in aquaculture. At present, three papers have been published using the intracoelomic electronic tagging of white seabream to collect data on their movement patterns (D'Anna *et al.* 2004, Abecasis *et al.* 2009, Lino *et al.* 2009), but none of them specifically addressed the question of the effects of intracoelomic tagging on this species. Nevertheless, in Lino *et al.* (2009) hatchery-reared white seabream were monitored for 3 days before releasing them into the sea and no infection or tag loss were reported. Little information regarding the tagging procedure is given in Abecasis *et al.* (2009) and Lino *et al.* (2009). D'Anna *et al.* (2011) refer to the tagging procedure carried out on tilapia (*Oreochromis aureus*, *Steindachner, 1864*), described in the study of Thoreau and Baras (1996).

The work resumed in this paper served as the starting point of a regional scale tagging experiment on white seabream and was meant to be a methodological validation to ensure that intracoelomic acoustic tagging would not bias the results of the movement study. Hence, the goal was (i) to provide a guideline for intracoelomic tagging of white seabream through the description of a detailed tagging procedure based on the compilation of our experience of tagging white seabream, (ii) to quantify physiological and lethal endpoints due to tag implantation (wound healing, visceral damage, survival) and (iii) to empirically test the effect of intracoelomic tagging on fish behavior by the comparison of the activity budget of tagged and untagged white seabream.

7.3. Material and methods

7.3.1. Tagging procedure

The white seabream used in this experiment were caught at night by SCUBA divers with small landing nets in the bay of Banyuls-sur-Mer (42.483°N, 003.133°E) on the rocky French-Catalan Mediterranean coast near Spain, at the end of February 2010. Fourteen fish were caught and transported in a 50 L-tank with continuous air supply and held in the research aquarium of the Arago laboratory in Banyuls-sur-Mer for the duration of the experiment. Before starting the experiment, the fish were kept in two 400 L flow-through tanks for a roughly three-week acclimation period. The tanks were supplied with non-heated natural seawater pumped in the Bay of Banyuls (10m depth). No life support system (i.e. biological or mechanical filtration, UV sterilization or heaters) was added to the tanks. Temperatures ranged between 8° and 14°C over the study period. All the elements of the tagging procedure used were first submitted to the opinion of a veterinarian.

Fish were individually anaesthetized in a 0.2 ml l⁻¹ solution of eugenol (4-allyl-2-methoxy-phenol) previously diluted in ethanol (30% eugenol and 70% ethanol) and reached deep anaesthesia stage III after an average time of 10 min 02 sec +/- 1 min 26 sec (Bridger and Booth 2003, Fabrizio and Pessutti 2007, Pastor et al. 2009). According to Murray (2002), deep anaesthesia stage III is the recommended anaesthesia level for surgery and is characterised by a loss of equilibrium, muscle tone, reactivity to stimuli and a low respiratory rate. After measuring and weighing, fish were tagged with 3.81 cm-long externally visible colored T-bar anchor tags (FF-94, Floytag, USA, Seattle) inserted between the dorsal fin

pterygiophores (Thorsteinsson 2002). The external tags were used to identify each fish according to tag color during the experiment, but also to imitate the tagging conditions of acoustic tagging field experiments, where fish are also externally tagged in case of recapture by fishermen. The fish were then separated into two groups (Tableau 1-3. Individual information of tagged (T1-T7) and control (C1-C7) group fish.): a control group of 7 fish with a mean total length (TL) of 19.51 ± 4.14 cm and a tagged fish group of 7 fish with a mean size of 19.06 ± 5.17 cm.

Tableau 1-3. Individual information of tagged (T1-T7) and control (C1-C7) group fish.

Fish ID	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
TL (cm)	15.0	16.2	17.2	15.0	18.9	21.6	29.5
W (g)	67	72	95	89	127	185	447
weight ratio (%)	1.49	1.39	1.90	1.12	1.42	0.98	0.41

Fish ID	C1	T2	C3	C4	C5	C6	C7
TL (cm)	17.6	15.4	15.6	19.0	20.9	20.6	27.5
W (g)	117	69	82	140	200	181	411

For surgery, the anesthetized fish from the tagged fish group were placed ventral side up in a V-shaped self-made rack with head and gills partially covered by seawater (Figure 1-29). Additionally, their gills were periodically perfused with seawater to avoid gill damage and anoxia (Jadot *et al.* 2002). The fish were scaled along the incision region and a 10 mm incision was made with a sharp scalpel (blade size 11), parallel to the ventral midline, along the linea alba (Murray 2002) between the anus and pelvic fins. A dummy tag from VEMCO (AMIRIX Systems, Canada, Halifax) smeared with an antiseptic solution (Jadot *et al.* 2002, Lacroix *et al.* 2004, Abecasis *et al.* 2009) was inserted into the coelomic cavity and the incision was sutured (i.e. the edges of the wound were joined surgically) with a surgical needle by three separate stitches tied with surgeons' knots (Wagner *et al.* 2000). Non-absorbable polyamide monofilament (Flexocrin, USP 4/0 or 5/0) and a curved reverse-cutting

needle (3/8 curving) were used as surgery material (Wagner *et al.* 2011). In order to respect the 2% tag-to-body-weight ratio (TBWR) mentioned in the literature (Winter 1983, Winter 1996), two kinds of dummy-transmitters were used depending on fish weight: a V6-4L transmitter (1 g in air, 16.5 mm x 6.3 mm) for fish below 90 g and a V7 transmitter (1.8 g in air, 22.7 mm x 7 mm) for fish above 90 g. These dummy tags have the same characteristics as real electronic tags from VEMCO (weight, dimensions, material) except that the electronics had been removed. Tag implantation was always conducted by the same surgeon. Surgery time ranged between 2 and 3 min. After surgery, the fish were held in a 50 L tank with continuous air supply until fully recovered, i.e. when equilibrated swimming was regained (Tsantilas *et al.* 2006, Fabrizio and Pessutti 2007). The fish fully recovered after 19 min 11 sec +/- 3 min 41 sec, which is in agreement with the mean recovery time observed in Abecasis *et al.* (2009) for the same species. Tagged and control fish were held in two separate 400 L flow-through tanks enriched with PVC- pipes for fish to hide in during the experiment.

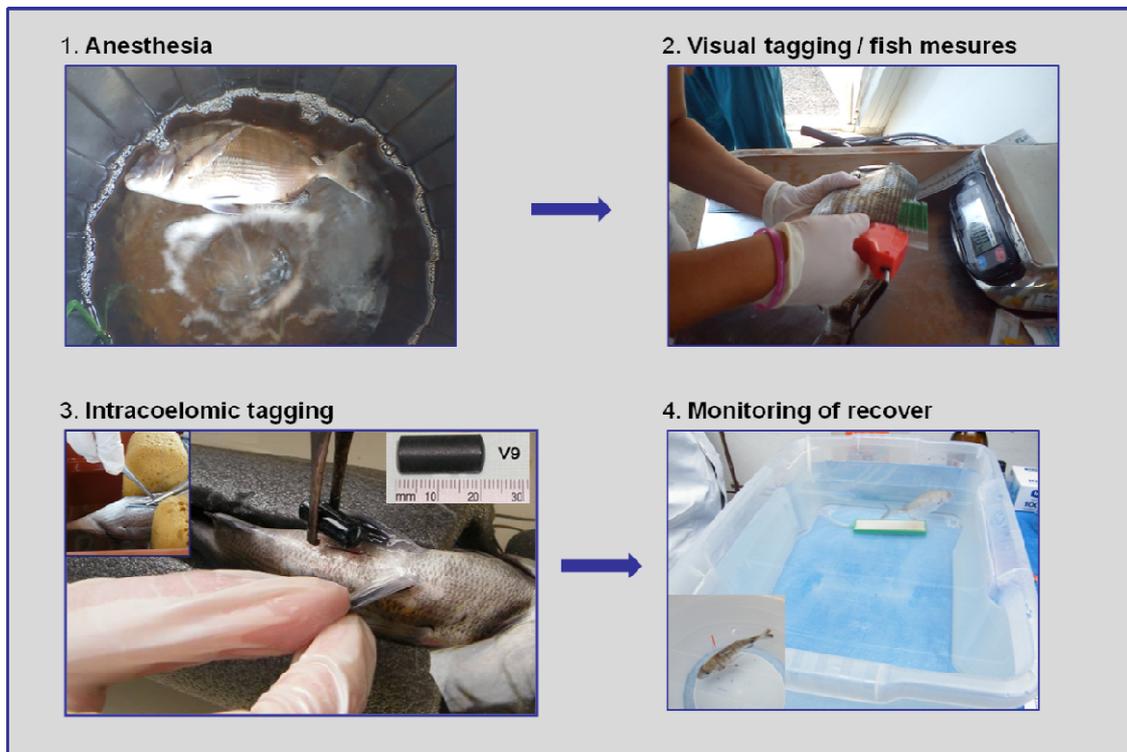


Figure 1-29. Illustration of acoustic tagging procedure.

7.3.2. Effects of tagging

The individual activity budgets of the white seabream were evaluated using an ethogram in order to compare fish behavior between control and tagged fish. Previous observations of white seabream were used to establish this ethogram, which consisted of six different behaviors (Tableau 1-4). As fish position is a potential indicator of fish health (Plumb 1994), this factor was first taken into account in the ethogram, but as all fish over the entire study period behaved the same way (i.e. remaining close to the aquarium bottom, but without lying on it), this criterion was removed. Starting 48 hours after tagging, control and tagged fish were monitored for 24 days (from 21 March to 13 April 2010). Activity budgets were sampled daily using an instantaneous scan sampling method for a 30 min period per fish group (control/tagged fish) and with 5 min intervals. This sampling method was chosen because it is easy to operate and allows the monitoring of all individuals of a same group at one time (Altmann 1974). The corresponding behavior of the previously established ethogram was recorded for each scan. Observations were always made at the same hour of the day (between 1700 and 1800). In total, each fish was monitored for 12 hours, thus generating 168 observations. Feeding behavior was recorded separately. Fish were fed every 4 days (days 3, 7, 11, 15, 19 and 23) outside monitoring periods in order to avoid behavior alteration due to feeding. Feeding behavior was recorded as presence/absence data.

Tableau 1-4. Ethogram of behaviors used for the evaluation of white seabream activity budgets in captivity conditions and without feeding behavior.

Code	Behavior	Description
B1	Stabulation	stationary swimming
B2	Socializing	stationary swimming at less than 2 cm from a fellow fish
B3	Refuge	stationary swimming hidden in a pipe
B4	Slow swimming	--
B5	Fast swimming	erratic fast swimming around the tank
B6	Agonistic interaction	swimming after a fellow

Survival and tag loss were checked daily, for 48 days (from 21 March to 7 May 2010). Healing of incision and suture stitches was verified after 18 days and again at the end of the experiment (day 48). To avoid a bias due to suture verification on the tagged fish, the same manipulation was also done on the control fish. At the end of the experiment, the tagged fish were sacrificed to evaluate any visceral damage caused by the insertion and presence of dummy tags.

7.3.3. Data analysis

Mann-Whitney two-sample rank-sum tests were performed to compare the occurrence of each behavior constituting the white seabream ethogram and of feeding occurrence between the tagged and control groups. The correlations between behaviors and days elapsed from the beginning of the experiment for the control and tagged fish groups were tested using a Pearson rank correlation test. Non-parametric rank tests were performed using SPSS 16.0 with an α -level of 0.05. Additionally, a principal component analysis (PCA), followed by a bootstrapped PCA were used to compare activity budgets between the 14 fish of the experiment. This method was first described in Catlin-Groves *et al.* (2009) and adapted to the analysis of behavioral monitoring data by Stafford *et al.* (2012). Compared to inferential statistics, where only the differences in the occurrence of a specific behavior can be tested, this multivariate method helps to analyze the overall behavior of individuals and thus to avoid problems with the independence of repeated measurements of behavioral data (Underwood 1996). Furthermore, compared to classical multivariate exploratory analyses like PCA, where the interpretation of data is subjective, this analysis relies on the bootstrapping of the calculated principal components to estimate a confidence radius as a confidence interval for univariate statistical analysis. With classical PCA analysis, it is a pre-requisite to have a

higher number of cases (individuals) than the number of explanatory variables, generally at a 3:1 ratio (Tabachnick and Fidell 1989). On contrary, with the bootstrapped PCA method, the case-to-variable ratio is less important and is thus reliable for data analysis with small sample sizes with many explanatory variables, like ethogram studies (Stafford *et al.* 2012). The analysis was carried out using R software (R 2012), following the code available in the supplementary material of Stafford *et al.* (2012). A frequency distribution table was calculated for the overall monitoring duration (24 days), with the percentage of each behavior per fish. Interpretation of the results from the bootstrapped PCA was made using a 3D scatterplot of the principal components, where each individual is represented by a sphere. The size of the sphere is representative of the level of the confidence interval. Thus, if the spheres overlap there is no significant difference in the behavior of the corresponding individuals. This analysis was done using a 95% confidence level.

7.4. Results

7.4.1. Behavioral monitoring

The two-sample rank-sum tests revealed that the occurrence of refuge, agonistic interactions, slow and fast swimming behaviors between the tagged and untagged fish were not significantly different (Tableau 1-5). A significant difference was noticed between fish groups only for socializing behavior (Tableau 1-5). In the tagged fish group, the fish tended to stay in small groups, while in the control group the fish were more isolated from each other. Feeding behavior over the entire study period did not vary significantly between fish groups (U=15.00, p-value=0.617).

Tableau 1-5. Comparison of different fish behaviors (stabulation, socializing, refuge, slow swimming, fast swimming and agonistic interactions) between control and tagged white seabreams using a non-parametric Mann-Whitney rank-test (significance levels: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.001$; ns: not significant $p > 0.05$).**

	U	p-value	
Stabulation	14.5	0.200	ns
Socializing	0.0	0.001	**
Refuge	23.0	0.848	ns
Slow swimming	19.0	0.482	ns
Fast swimming	24.0	0.948	ns
Agonistic interaction	24.5	1.0	ns

For the control fish group, no significant correlations between the number of days and the six different behaviors in the ethogram were observed (Tableau 1-6). Thus, the behavior of the untagged control fish did not vary over time. The tagged fish group showed no significant correlations between days and stabulation, days and fast swimming, and days and agonistic interactions. Significant positive correlation was shown between days and refuge behavior. Significant negative correlations were shown between days and socializing, and days and slow swimming behavior (Tableau 1-6). With time, and particularly after day 18, the tagged

fish spent more time hiding in pipes to the detriment of socializing and slow swimming in the tank (Figure 1-30).

Tableau 1-6. Comparison of different fish behaviors (stabilation, socializing, refuge, slow swimming, fast swimming and agonistic interactions) of tagged and untagged fish according to time elapsed since the start of the experiment using a Pearson rank correlation test (significance levels: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.001$; ns: not significant $p > 0.05$).**

	Control fish		Tagged fish			
	r_p	p-value	r_p	p-value		
Stabilation	0.094	0.225	ns	-0.024	0.756	ns
Socializing	-0.105	0.176	ns	-0.385	0.000	***
Refuge	0.112	0.149	ns	0.664	0.000	***
Slow swimming	-0.119	0.123	ns	-0.392	0.000	***
Fast swimming	-0.117	0.132	ns	-0.104	0.179	ns

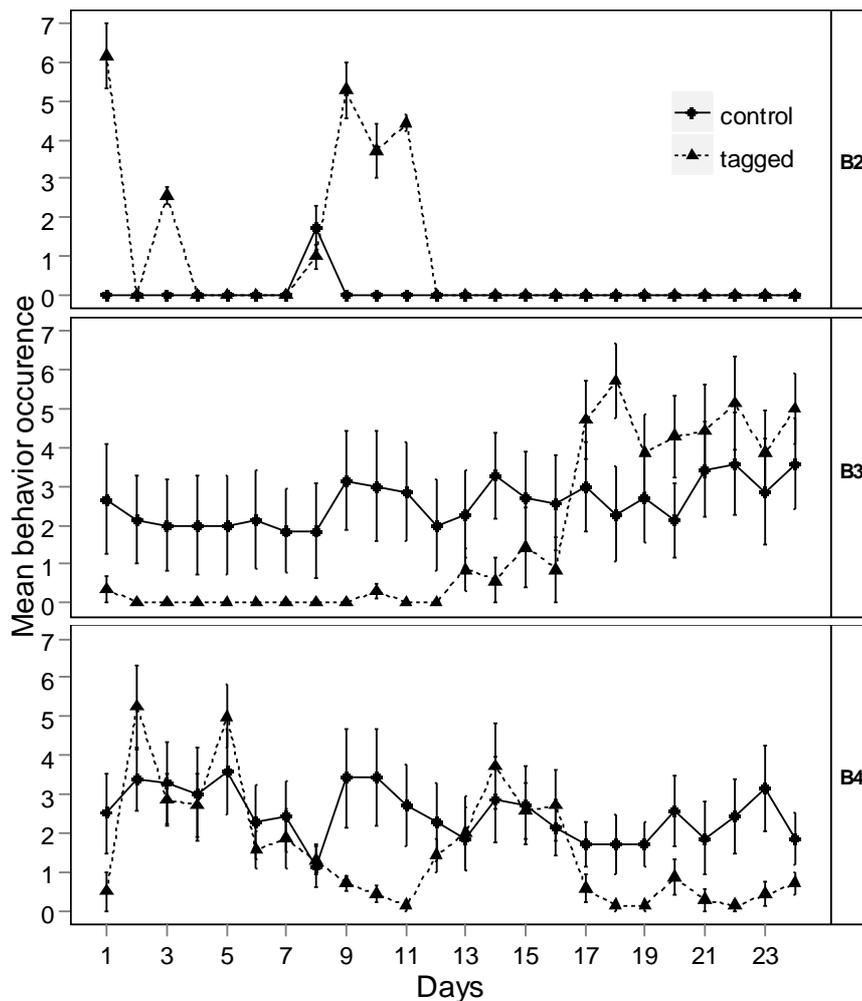


Figure 1-30. Mean individual occurrence and standard error of socializing B2 (a), refuge B3 (b) and slow swimming B4 (c) behavior for tagged and control groups during the 24-day experiment period.

For the activity budget analysis (global behavior), the three principal components explained 76.86 % of the total variance of the behavioral data from the 14 fish of the experiment. On the 3D scatterplot of the bootstrapped PCA, bubbles representing each fish were all grouped, except for tagged fish T7, which spent most of the time in a stationary swimming position. Mean fish behavior was thus not significantly different between the 13 fish. Except for fish T7, the tagged fish were clustered in the center of the 3D-plot, conveying a more similar set of behaviors than the untagged fish (Figure 1-31). Spheres corresponding to untagged fish had generally greater confidence radii than those of the tagged fish, especially individuals C3, C6 and C7.

7.4.2. Transmitter retention and wound healing

No rubbing or biting of the incision region was observed. One fish lost its tag after 17 days due to suture shedding. After 18 days, suture inspection showed that incision regions had not healed and a redness of incised tissue was visible. Nevertheless, no other fish lost sutures. After 48 days, incision regions presented no signs of inflammation or tissue necrosis. Incision regions had totally healed with only with only one out of the two or three suture points we made persisting for each tagged fish.

7.4.3. Mortality and visceral damage

No mortality was recorded during the entire experiment, regardless of fish group. After 48 days, the tagged fish were dissected and visually inspected. They presented neither visceral damage nor inflammation. Dummy tags were found free in the coelomic cavity and no tissue encapsulation of tags was noticed.

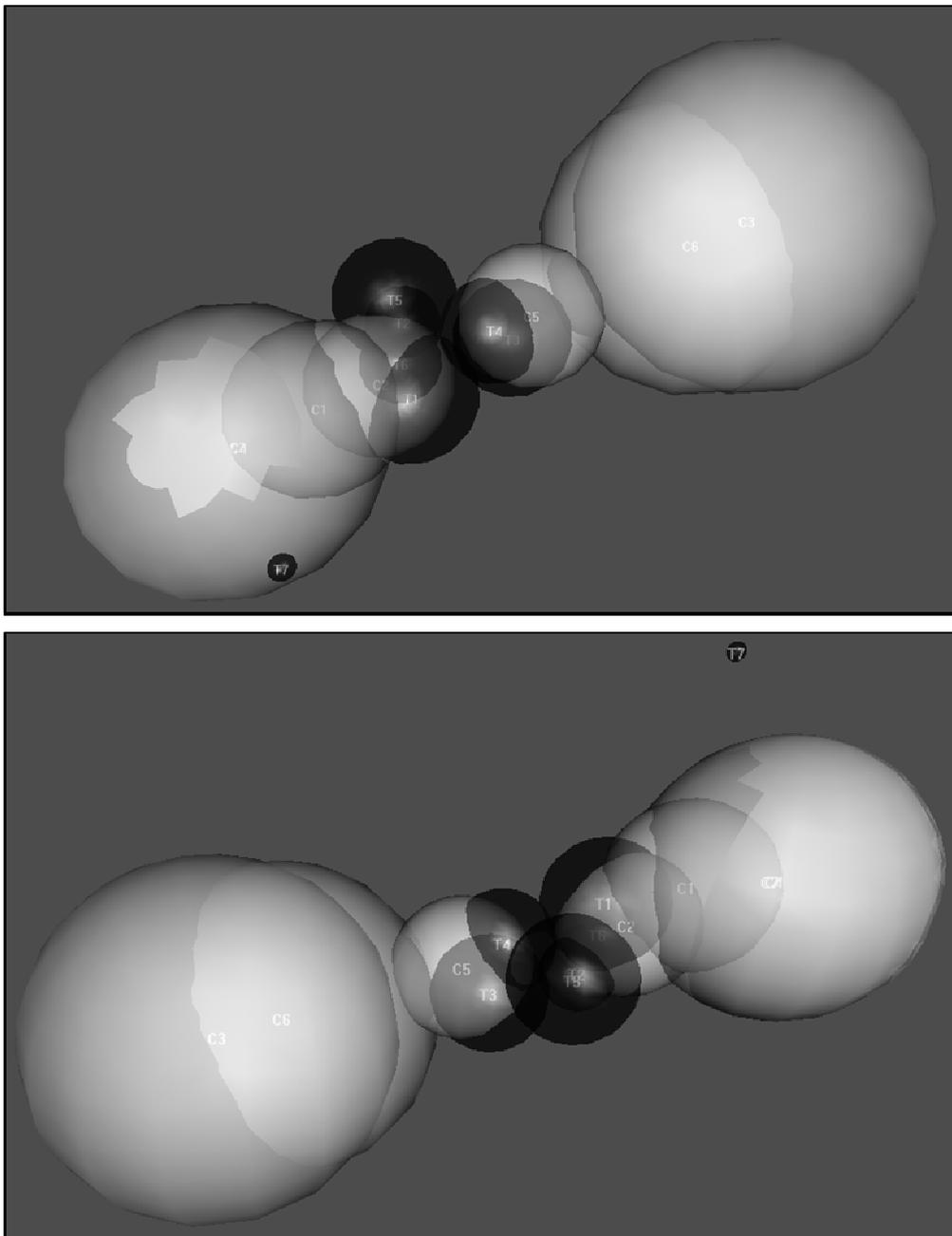


Figure 1-31. Two different views of three-dimensional principal component scatterplot of fish behavioral monitoring data (with 95% confidence radii). Tagged fish are represented by black spheres (n=7) and control fish by white spheres (n=7).

7.5. Discussion

When testing the occurrence of the different behaviors separately, the tagged fish seem to spend more time socializing than the control fish. Socializing was here defined as the stationary swimming of individuals close to each other. No significant differences were observed between the tagged and untagged white seabream for the occurrence of the other behaviors, including feeding, supporting the hypothesis that intra-coelomic tagging procedure and tag presence have no effect on fish behavior. In the tagged fish group, a behavioral shift was observed after day 18, which corresponds to the day when sutures were verified due to a tag loss from one fish. After suture verification, the tagged fish spent more time in a refuge to the detriment of socializing and slow swimming in the tank. Even if the same manipulation was done with the control fish to avoid bias, the control fish showed no behavioral alteration with time. This highlights that the same manipulation on control and tagged fish had induced different stress responses. It also leads us to think that the higher occurrence of the gathering behavior (i.e. socializing) of tagged fish is not an indicator of stress or pain. As mentioned by Power (1997), exposure to repeated stressors produces cumulative stress that can be more than the sum of these individual stressors. The tagged group, having experienced a succession of stressful manipulations, could explain the different behavioral responses between fish groups as a result of fish manipulation at day 18. The increase of refuge behavior for tagged fish would thus be an adaptive avoidance response.

The bootstrapped PCA analysis of the 24-day monitoring period indicated no significant differences in the overall behavior between individual fish, except for one tagged fish (T7) which spent most of the time in a stationary swimming position. It can be nevertheless noticed that tagged fish had a much more similar set of behaviors compared to the control fish, which

could be due to the stress induced by the experiment. Great differences in confidence radius were observed, showing individual activity pattern variability. In particular, three fish from the control group had large confidence radii: CL3 and CL6 spent most of their time hidden in pipes (respectively 99% and 83% of time) and CL7 spent most of its time swimming slowly in the tank (74% of time). In complement to a separate analysis of each behavior, Catlin-Groves et al. (2009) showed that bootstrapped PCA is a good alternative analysis to other multivariate techniques, especially for data with small sample sizes, which is often the case of behavioral studies (Stafford *et al.* 2012) and where classical PCA can be misleading.

The exposure of fish to short-term acute or long-term chronic stressors, like those induced by the intracoelomic implantation of a tag, can cause behavioral modifications or even immediate or delayed mortality (Davis 2010). One of the problems of studies testing the effect of tagging on fish behavior and survival is that they can hardly be done in their environment. Stress induced by captivity conditions can thus not be excluded (Frank et al. 2009) and it is difficult to isolate the effect of each stressor. Even if captivity conditions and handling of wild fish can be an important stress factor (Landsman 1991) that can hide the effect of other stressors, the stress induced by captivity should diminish with the habituation of fish to their new environment (Kohler *et al.* 1994, Marcalo *et al.* 2008), especially if a certain acclimation period is respected. Fabricius and Peseta (2007) showed that recovery times for wild summer flounder (*Paralichthys dentatus*) from anesthetic exposure and surgery were significantly slower than for hatchery-reared fish. This suggests that wild fish could be more sensitive to stressors due to captivity and handling than hatchery-reared fish, and that in tagging experiments wild fish should be exposed for as short a time as possible to these stressors. Thus, in most tagging studies fish were kept for just a short time after recovery (Afonso *et al.* 2008, Alos *et al.* 2011, Hitt *et al.* 2011), but in some intracoelomic tagging

studies, the wild tagged fish were kept in captivity for up to several days after surgery (Lembo *et al.* 2002, Chateau and Wantiez 2009, D'Anna *et al.* 2011, Marshall *et al.* 2011). This can be explained by the high variability in response of fish species to stressors, but also depends on the predatory conditions of the study site. White seabream and all sparids in general are perhaps relatively robust fish compared to other fishes that are more susceptible to present adverse effects due to anesthesia and surgery, like small pelagic (Blaxter and Holliday 1963, Wardle 1968, Solomon and Hawkins 1981, Wardle 1981). These fish species may need post-surgical care and survey before being released into their habitat in good condition. Depending on ecosystems and on tagged fish species, predation can be an important cause of mortality, especially after anesthesia and surgery. As far as possible, it still appears important to avoid any additional stress caused to fish for the purpose of movement studies, but also for ethical reasons. Davis (2010) suggests a reflex impairment experiment for a rapid real-time assessment of fish stress or to predict mortality. This experiment consists in establishing a list of different external stimuli, specific to the studied species, and to test reflexes of fish to these simple stimuli. This method could be used after a tagging experiment on sensitive fish species to determine if fish recover properly, thus avoiding long recovery times in captivity conditions and additional stress to fish.

As the main aim of this study was to monitor fish behavior, sutures and wounds were inspected only once after 18 days due to a tag loss and again at the end of the experiment (48 days), thus avoiding additional stress to fish. Compared to other studies where incision healing ranged between 5 and 28 days, depending on species, water temperature and suture material (Thoreau and Baras 1997, Paukert *et al.* 2001, Deters *et al.* 2010, Alos *et al.* 2011, Panther *et al.* 2011), wound healing seemed to be relatively long even if we cannot exactly date the beginning of wound closure. As the wounds had totally healed and presented no signs

of infection after 48 days, this must be due to the low seawater temperature at the beginning of the study (8°C to 10°C). No mortality was observed during the study period and no visceral damage was observed among the tagged fish, confirming that tag presence had no undesirable effects on white seabream. Some studies report encapsulation of tags in the coelomic cavity (Chisholm and Hubert 1985, Marty and Summerfelt 1986, Lucas 1989, Moore *et al.* 1990, Moser *et al.* 2005, Welch *et al.* 2007). In some cases, the encapsulated tags were expelled through the abdominal wall or intestines (between 4.5 to 5 months after tagging) Chisholm and Hubert 1985, Marty and Summerfelt 1986, Lucas 1989, Welch *et al.* 2007), but according to Lacroix *et al.* (2004) this mechanism does not cause death or other adverse effects on fish. From an ethical point of view, the capacity of fish to expel foreign bodies like intracoelomic implanted tags highlights the absence of lasting impact of intracoelomic tagging on fish. In the meantime, the capacity of fish to expel intracoelomic tags after a few months has to be taken into account for long-term monitoring studies.

This experiment was done on mainly small adult white seabream, but regardless of life-stage. Nevertheless, it is also essential to consider the life-stage of the studied species when planning an intracoelomic tagging experiment, as the effect of tag presence and recovery abilities could vary depending on whether the fish considered are adults, juveniles or in the reproductive period. Even if many tagging studies focus on the reproductive period, very little is known about the effects of intracoelomic tagging on reproduction. According to Berejikian *et al.* (2007), intracoelomic tagging can affect egg expulsion and post-reproductive survival due to water intrusion in the body cavity, loss of ovarian fluid and pressure-induced necrosis. Nevertheless, no reproductive behavioral change was noticed in this study. It would be interesting to test the effect of tagging on reproductive success (fecundity and reproductive behavior), but by tagging fish several months before females ovulate, contrary to the tagging

study of Berejikian et al. (2007), where more than half of the females had already ovulated. Insofar as most electronic tags have relatively long battery life and that their delayed activation can be programmed, implanting tags several months before the reproductive period should already help to avoid some of these side effects. On the other hand, as fish are released prior to the monitoring period with this method, it is particularly important to take into account that a higher risk exists concerning fish losses during this period due to movement outside the studied area or mortality.

In spite of the small sample size, the behavioral study of tagged and untagged white seabream provides the insight that intracoelomic tagging can be used for the monitoring of adult white seabream movement patterns. The monitoring of tagged white seabream is representative of untagged white seabream movement patterns. Since this experimental study, a field tagging experiment to monitor white seabream behavior has been carried out (*unpublished data*). Preliminary results showed that 19 out of 21 tagged fish survived up to 5 months after tagging (until the end of battery life), which corroborates the results of this present study.

In conclusion, tag presence in the body cavity and tagging procedure seem to cause no additional stress to wild seabream in captivity conditions. We recommend removing individuals who take more than 20 min to recover fully from anesthesia and surgery from tagging experiments. As white seabream recover quickly after surgery, it is recommended to maintain fish for as short a time as possible in captivity conditions to avoid extra stress and to release them as soon as they recover from the tagging procedure.

7.6. References

- Abecasis, D., Bentes, L., Erzini, K., 2009. Home range, residency and movements of *Diplodus sargus* and *Diplodus vulgaris* in a coastal lagoon: Connectivity between nursery and adult habitats. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 85(4), 525-529.
- Afonso, P., Fontes, J., Holland, K.N., Santos, R.S., 2008. Social status determines behaviour and habitat usage in a temperate parrotfish: implications for marine reserve design. *Marine Ecology-Progress Series* 359, 215-227.
- Alos, J., March, D., Palmer, M., Grau, A., Morales-Nin, B., 2011. Spatial and temporal patterns in *Serranus cabrilla* habitat use in the NW Mediterranean revealed by acoustic telemetry. *Marine Ecology-Progress Series* 427, 173-186.
- Altmann, J., 1974. Observational Study of Behavior - Sampling Methods. *Behaviour* 49(3-4), 227-267.
- Arnold, G., Dewar, H., 2001. Electronic tags in marine fisheries research: A 30-year perspective., in: Sibert, J., Nielsen, J. (Eds.), *Methods and technologies in fish biology and fisheries*. Academic Press, Dordrecht, pp. 7-64.
- Barton, B.A., 2002. Stress in fishes: A diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids. *Integrative and Comparative Biology* 42(3), 517-525.
- Beitinger, T.L., 1990. Behavioral Reactions for the Assessment of Stress in Fishes. *Journal of Great Lakes Research* 16(4), 495-528.
- Berejikian, B.A., Endicott, R.C., Van Doornik, D.M., Brown, R.S., Tatara, C.P., Atkins, J., 2007. Spawning by female Chinook salmon can be detected by electromyogram telemetry. *Transactions of the American Fisheries Society* 136(3), 593-605.
- Blaxter, J.H.S., Holliday, F.G.T., 1963. The behaviour and physiology of herring and other clupeids., in: Russell, F.S. (Ed.), *Advances in Marine Biology*. Academic Press, London, pp. 261-293.
- Block, B.A., 2005. Physiological ecology in the 21st Century: Advancements in biologging Science. *Integrative and Comparative Biology* 45(2), 305-320.
- Bridger, C.J., Booth, R.K., 2003. The effects of biotelemetry transmitter presence and attachment procedures on fish physiology and behavior. *Reviews in Fisheries Science* 11(1), 13-34.

- Brown, R.S., Eppard, M.B., Murchie, K.J., Nielsen, J.L., Cooke, S.J., 2011. An introduction to the practical and ethical perspectives on the need to advance and standardize the intracoelomic surgical implantation of electronic tags in fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 21(1), 1-9.
- Catlin-Groves, C.L., Kirkhope, C.L., Goodenough, A.E., Stafford, R., 2009. Use of confidence radii to visualise significant differences in principal components analysis: Application to mammal assemblages at locations with different disturbance levels. *Ecological Informatics* 4(3), 147-151.
- Chateau, O., Wantiez, L., 2009. Movement patterns of four coral reef fish species in a fragmented habitat in New Caledonia: implications for the design of marine protected area networks. *Ices Journal of Marine Science* 66(1), 50-55.
- Chisholm, I.M., Hubert, W.A., 1985. Expulsion of dummy transmitters by rainbow-trout. *Transactions of the American Fisheries Society* 114(5), 766-767.
- Cooke, S.J., 2008. Biotelemetry and biologging in endangered species research and animal conservation: relevance to regional, national, and IUCN Red List threat assessments. *Endangered species research* 4, 165-185.
- Cooke, S.J., Wagner, G.N., 2004. Training, experience, and opinions of researchers who use surgical techniques to implant telemetry devices into fish. *Fisheries* 29(12), 10-18.
- D'Anna, G., Giacalone, V.M., Badalamenti, F., Pipitone, C., 2004. Releasing of hatchery-reared juveniles of the white seabream *Diplodus sargus* (L., 1758) in the Gulf of Castellammare artificial reef area (NW Sicily). *Aquaculture* 233(1-4), 251-268.
- D'Anna, G., Giacalone, V.M., Pipitone, C., Badalamenti, F., 2011. Movement pattern of white seabream, *Diplodus sargus* (L., 1758) (Osteichthyes, Sparidae) acoustically tracked in an artificial reef area. *Italian Journal of Zoology* 78(2), 255-263.
- Davis, M.W., 2010. Fish stress and mortality can be predicted using reflex impairment. *Fish and Fisheries* 11(1), 1-11.
- Deters, K.A., Brown, R.S., Carter, K.M., Boyd, J.W., Eppard, M.B., Seaburg, A.G., 2010. Performance Assessment of Suture Type, Water Temperature, and Surgeon Skill in Juvenile Chinook Salmon Surgically Implanted with Acoustic Transmitters. *Transactions of the American Fisheries Society* 139(3), 888-899.
- Fabrizio, M.C., Pessutti, J.P., 2007. Long-term effects and recovery from surgical implantation of dummy transmitters in two marine fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 351(1-2), 243-254.

- Frank, H.J., Mather, M.E., Smith, J.M., Muth, R.M., Finn, J.T., McCormick, S.D., 2009. What is "fallback"?: metrics needed to assess telemetry tag effects on anadromous fish behavior. *Hydrobiologia* 635(1), 237-249.
- Gunn, J., Block, B., 2001. Advances in acoustic, archival, and satellite tagging of tunas, in: Block, B.A., Stevens, E.D. (Eds.), *Fish Physiology*. Academic Press, pp. 167-224.
- Hitt, S., Pittman, S.J., Brown, K.A., 2011. Tracking and mapping sun-synchronous migrations and diel space use patterns of *Haemulon sciurus* and *Lutjanus apodus* in the US Virgin Islands. *Environmental Biology of Fishes* 92(4), 525-538.
- Hooker, S.K., Biuw, M., McConnell, B.J., Miller, P.J., Sparling, C.E., 2007. Bio-logging science: Logging and relaying physical and biological data using animal-attached tags. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 54(3-4), 177-182.
- Jadot, C., Ovidio, M., Voss, J., 2002. Diel activity of *Sarpa salpa* (Sparidae) by ultrasonic telemetry in a *Posidonia oceanica* meadow of Corsica (Mediterranean Sea). *Aquatic Living Resources* 15(6), 343-350.
- Kohler, C.C., Sheehan, R.J., Habicht, C., Malison, J.A., Kayes, T.B., 1994. Habituation to captivity and controlled spawning of white bass. *Transactions of the American Fisheries Society* 123(6), 964-974.
- Lacroix, G.L., Knox, D., McCurdy, P., 2004. Effects of implanted dummy acoustic transmitters on juvenile Atlantic salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* 133(1), 211-220.
- Landsman, R.E., 1991. Captivity affects behavioral physiology - plasticity in signaling sexual identity. *Experientia* 47(1), 31-38.
- Lembo, G., Spedicato, M.T., Okland, F., Carbonara, P., Fleming, I.A., McKinley, R.S., Thorstad, E.B., Sisak, M., Ragonese, S., 2002. A wireless communication system for determining site fidelity of juvenile dusky groupers *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) using coded acoustic transmitters. *Hydrobiologia* 483(1-3), 249-257.
- Lino, P.G., Bentes, L., Abecasis, D., dos Santos, M.N., Erzini, K., 2009. Comparative Behavior of Wild and Hatchery Reared White Sea Bream (*Diplodus sargus*) Released on Artificial Reefs Off the Algarve (Southern Portugal). *Tagging and Tracking of Marine Animals with Electronic Devices* 9, 23-34.
- Lucas, M.C., 1989. Effects of implanted dummy transmitters on mortality, growth and tissue reaction in rainbow-trout, *Salmo-Gairdneri richardson*. *Journal of Fish Biology* 35(4), 577-587.

- Lucas, M.C., Baras, E., 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries* 1(4), 283-316.
- Marcalo, A., Pousao-Ferreira, P., Mateus, L., Correia, J.H.D., Stratoudakis, Y., 2008. Sardine early survival, physical condition and stress after introduction to captivity. *Journal of Fish Biology* 72(1), 103-120.
- Marshall, A., Mills, J.S., Rhodes, K.L., McIlwain, J., 2011. Passive acoustic telemetry reveals highly variable home range and movement patterns among unicornfish within a marine reserve. *Coral Reefs* 30(3), 631-642.
- Marty, G.D., Summerfelt, R.C., 1986. Pathways and mechanisms for expulsion of surgically implanted dummy transmitters from channel catfish. *Transactions of the American Fisheries Society* 115(4), 577-589.
- Moore, A., Russell, I.C., Potter, E.C.E., 1990. The effects of intraperitoneally implanted dummy acoustic transmitters on the behavior and physiology of juvenile atlantic salmon, *salmo-salar* L. *Journal of Fish Biology* 37(5), 713-721.
- Moser, M.L., Myers, M.S., Burke, B.J., O'Neill, S.M., 2005. Effects of surgically-implanted transmitters on survival and feeding behavior of adult English sole. In: Lembo, M.T., Marmulla, G. (Eds.), *Aquatic telemetry: advances and applications. Proceedings of the Fifth Conference on Telemetry held in Europe. FAO/COISPA, Ustica, Italy*, pp. 269-274.
- Murray, M.J., 2002. Fish surgery. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine* 11(4), 246-257.
- Nielsen, J.L., Arrizabalaga, H., Fragoso, N., Hobday, A., Lutcavage, M., Sibert, J., 2009. *Tagging and Tracking of Marine Animals with Electronic Devices* Springer, New York, 400 pp.
- Panther, J.L., Brown, R.S., Gaulke, G.L., Deters, K.A., Woodley, C.M., Eppard, M.B., 2011. Influence of Incision Location on Transmitter Loss, Healing, Survival, Growth, and Suture Retention of Juvenile Chinook Salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* 140(6), 1492-1503.
- Pastor, J., Verdoit-Jarraya, M., Astruch, P., Dalias, N., Pasqual, J.S.N., Saragoni, G., Lenfant, P., 2009. Acoustic telemetry survey of the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) in the Marine Reserve of Cerbere-Banyuls: informations on the territoriality of this emblematic species. *Comptes Rendus Biologies* 332(8), 732-740.
- Paukert, C.P., Chvala, P.J., Heikes, B.L., Brown, M.L., 2001. Effects of implanted transmitter size and surgery on survival, growth, and wound healing of bluegill. *Transactions of the American Fisheries Society* 130(5), 975-980.

- Plumb, J.A., 1994. *Health Maintenance of Cultured Fishes: Principal Microbial Diseases* CRC Press, Florida, 328 pp.
- Power, M., 1997. Assessing the effects of environmental stressors on fish populations. *Aquatic Toxicology* 39(2), 151-169.
- R, 2012. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Schreck, C.B., 1990. Physiological, Behavioural, and Performance Indicators of Stress. *American Fisheries Society Symposium* 8, 29-37.
- Sibert, J.R., Nielsen, J., 2001. *Electronic Tagging and Tracking in Marine Fisheries*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Solomon, D.J., Hawkins, A.D., 1981. Fish capture and transport, in: Hawkins, A.D. (Ed.), *Aquarium Systems*. Academic Press, London, pp. 197-221.
- Stafford, R., Goodenough, A.E., Slater, K., Carpenter, W., Collins, L., Cruickshank, H., Downing, S., Hall, S., McDonald, K., McDonnell, H., Overs, B., Spiers, L., Stetter, M., Zitzer, H., Hart, A.G., 2012. Inferential and visual analysis of ethogram data using multivariate techniques. *Animal Behaviour* 83(2), 563-569.
- Stoskopf, M.K., 1994. Pain and analgesia in birds, reptiles, amphibians and fish. *Investigative Ophthalmology & Visual Science* 35(2), 775-780.
- Tabachnick, B.G., Fidell, L.S., 1989. *Using Multivariate Statistics* Harper Collins, New York.
- Thiem, J.D., Taylor, M.K., McConnachie, S.H., Binder, T.R., Cooke, S.J., 2011. Trends in the reporting of tagging procedures for fish telemetry studies that have used surgical implantation of transmitters: a call for more complete reporting. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 21(1), 117-126.
- Thoreau, X., Baras, E., 1996. Anaesthesia and surgery procedures for implanting telemetry transmitters into the body cavity of tilapia *Oreochromis aureus*., in: Baras E, P.J. (Ed.), *Underwater Biotelemetry. Proceedings of the First Conference and Workshop on First Telemetry in Europe.*, Belgium: University of Liege, pp. 13–22.
- Thoreau, X., Baras, E., 1997. Evaluation of surgery procedures for implanting telemetry transmitters into the body cavity of tilapia *Oreochromis aureus*. *Aquatic Living Resources* 10(4), 207-211.

- Thorsteinsson, V., 2002. Tagging Methods for Stock Assessment and Research in Fisheries, Marine Research Institute Technical Report 79. Report of Concerted Action FAIR CT.96.1394 (CATAG), Reykjavik, pp. 179.
- Tsantilas, H., Galatos, A.D., Athanassopoulou, F., Prassinou, N.N., Kousoulaki, K., 2006. Efficacy of 2-phenoxyethanol as an anaesthetic for two size classes of white sea bream, *Diplodus sargus* L., and sharp snout sea bream, *Diplodus puntazzo* C. *Aquaculture* 253(1-4), 64-70.
- Underwood, A.J., 1996. Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance Cambridge University Press, Cambridge, 504 pp.
- Wagner, G.N., Stevens, E.D., Byrne, P., 2000. Effects of suture type and patterns on surgical wound healing in rainbow trout. *Transactions of the American Fisheries Society* 129(5), 1196-1205.
- Wagner, G.N., Cooke, S.J., Brown, R.S., Deters, K.A., 2011. Surgical implantation techniques for electronic tags in fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 21(1), 71-81.
- Wardle, C.S., 1968. Physiological response of fish to capture and captivity. *Report of the Challenger Society* 3, 37-38.
- Wardle, C.S., 1981. Physiological stress in captive fish., in: Hawkins, A.D. (Ed.), *Aquarium Systems*. Academic Press, London, pp. 403-414.
- Welch, D.W., Batten, S.D., Ward, B.R., 2007. Growth, survival, and tag retention of steelhead trout (*O-mykiss*) surgically implanted with dummy acoustic tags. *Hydrobiologia* 582, 289-299.
- Winter, J., 1983. Underwater biotelemetry, in: Nielsen, L.A., Johnson, D.L. (Eds.), *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society, Bethesda, pp. 371-395.
- Winter, J., 1996. Advances in underwater biotelemetry, in: Murphy, B.R., Willis, D.W. (Eds.), *Fisheries techniques*. American Fisheries Society, Bethesda, pp. 555-590.

CHAPITRE 2 : Effet des récifs artificiels sur la structure des communautés de poissons



1. Synthèse / Abstract

SYNTHÈSE

L'utilisation de récifs artificiels (RA) en tant qu'outil de gestion des ressources halieutiques ou de restauration est toujours controversée, soit considérée comme un enrichissement de l'habitat impactant positivement les écosystèmes naturels, soit comme une altération d'habitats impactant négativement les écosystèmes. L'effet de la modification de l'habitat sur la structure des communautés de poissons a été étudié en comparant les assemblages de récifs naturels et artificiels de différentes complexités à l'aide de suivi par comptages visuels en plongée. Différents descripteurs des assemblages de poissons ont été utilisés pour évaluer les assemblages à différents niveaux : taxonomique, fonctionnel et des communautés. Les RA suivis ont été colonisés rapidement par des poissons adultes et présentent des structures des communautés différentes de celles du récif naturel. Les densités et la richesse fonctionnelle sont plus élevées sur les RA que sur le récif naturel, suggérant un impact positif de la modification de l'habitat sur les communautés de poissons. Les petites structures artificielles, tel que les dalots et buses, abritent des assemblages de poissons de structure différente que les RA plus complexes et plus grands, mettant en évidence l'effet de la complexité de l'habitat sur les communautés de poissons. Les densités de poissons étaient plus fortes sur les petites structures artificielles dus à l'isolation et l'hétérogénéité spatiale de l'habitat. La richesse spécifique était plus grande sur les RA plus complexes en raison d'une plus grande complémentarité des niches écologiques. Cette étude met en évidence l'effet positif sur les assemblages de poissons de récifs de l'implantation de RA le long d'une côte sableuse sous l'influence d'apports de nutriments par les rivières et recensant peu de zones rocheuses. L'hétérogénéité de l'habitat et l'isolation des RA semble contribuer à ces effets positifs. Sous condition de règles de gestion appropriées, les RA peuvent être considérés comme un enrichissement de l'habitat côtier servant à protéger de l'épuisement de stocks halieutiques, mais aussi stabiliser les écosystèmes dans un contexte où les perturbations climatiques et d'origine anthropique sont de plus en plus fréquentes.

ABSTRACT

The use of artificial reefs as a tool for restoration or fishery management is still controversial, as they are considered either as habitat enhancement, positively impacting the ecosystem, or as habitat alteration, negatively impacting the ecosystem. We used underwater visual census to investigate the effect of habitat modification on the structure of fish communities by comparing a natural reef to artificial reefs with different habitat complexity. Different fish assemblage descriptors were used to assess species, and functional- and community-level aspects of the assemblages. Artificial reefs were rapidly colonized by adult fish and presented different community structures from the natural reef. Fish densities and functional richness were higher on artificial reefs than on natural reef, suggesting a positive impact of habitat modification on fish communities. Small isolated artificial structures, like culverts and box-culverts, showed different fish community structures than more extended and complex structures, involving the structural effect of habitat complexity on fish assemblages. Fish density was higher on the small structures, probably due to habitat isolation and patchiness. Species richness was higher on the more complex artificial reefs, probably due to higher niche heterogeneity. This study indicates that artificial reefs located along sandy coastal areas, with few rocky habitats and under high river nutrient influence, have positive effects on coastal fish communities inhabiting rocky bottoms. Habitat heterogeneity and isolation of artificial reefs seem to contribute to these positive effects. Under the condition of appropriate management rules, artificial reefs can be considered as habitat enhancements that can protect against fish stock depletion but also stabilize ecosystems in the face of the disturbances, which are more and more likely to occur in today's context of increasing human activities in coastal areas.

2. Introduction

World population growth and consumption habits of the citizens of the Global North induce growing anthropogenic disturbances which deeply alter ecosystems (Curran *et al.* 2002; Worm *et al.* 2006), notably marine ecosystems (Cole 2005) through pollution, habitat destruction, introduction of species, climate change and resource overexploitation. These disturbances are particularly concentrated along the coastal areas, where more than 50% of the world's population live today and which is expected to reach 75% by 2020 (Burke *et al.* 2001). In the meantime, these coastal areas provide many ecosystem goods and services i.e. provisioning, regulating, cultural and supporting services (UNEP 2006). Despite the efforts already made, coastal ecosystems are still considered as threatened (Jackson 2008) and scientists and stakeholders are looking for efficient management strategies. Artificial reefs (AR) are one of the management tools currently employed, notably to mitigate the impact of wastewaters and aquaculture, to restore damaged habitats, but mainly to offset marine resource declines and enhance fish production (Seaman Jr. & Jensen 2000).

Contrary to the other existing management tools of fishing resources, such as fishing gear limitations, fishing quotas or protected areas, ARs induce a modification of habitat. Depending on the considerations of authors and the case studies, the use of ARs as a management tool is considered in the literature either as 'habitat alteration' with a negative connotation (Polovina 1989; Wilding 2006) or as 'habitat enhancement' with a positive connotation (Hunter & Sayer 2009; Santos *et al.* 2011). In fact, in one case it is considered that the habitat modification engendered by the immersion of ARs affects ecosystems positively, by creating new, more complex habitats, enhancing species richness and abundance and thus increasing ecosystem resilience and stability in the face of the

disturbances which are more and more likely to occur in today's context of global change (Vitousek *et al.* 1997). In the other case, it is considered that ARs can negatively impact ecosystems by disturbing the existing equilibrium (or ecological interactions) and thus fundamental ecological processes. In fact, the replacement of sandy bottom habitat by hard bottom habitat may destroy juvenile essential habitat (Polovina 1989). Artificial habitats can also be considered as suboptimal habitats which do not support the same assemblages as natural habitats and could thus facilitate the introduction of invasive species (Bulleri & Chapman 2010).

It is well established that ecosystem properties rely on biodiversity, i.e. on functional characteristics, distribution and abundances of species, combined to the effects of climate, resource availability and disturbance regimes (Hooper *et al.* 2005). Different potential response patterns of how ecosystem processes respond to changes in species or functional diversity have been proposed (Naeem 2002), but uncertainties still remain (Hooper *et al.* 2005). In complement to traditional species diversity measures, Functional Diversity (FD) measures allow to account for the functional differences and niche complementarity among species of a community (Tilman 2004) reflecting thus better ecosystem properties. As the function occupied by many species within an ecosystem is rarely known, functional diversity indices computed from the biological traits of species can be used as a proxy for how species interact with each other and their environment. Functional diversity gives a new insight of ecosystem functioning which is particularly pertinent when multiple ecosystem services have to be taken into account into management strategies (Cadotte 2011).

The main aim of this work was to determine if the studied ARs function as a surrogate of natural reefs (NR) in view of fish assemblages. A secondary aim was to highlight the colonization process of fish assemblages on these recently immersed artificial reefs. A third aim was to study the effect of habitat complexity of AR structures on fish assemblages, by comparing fish assemblages associated with three different AR types. As fish assemblage descriptors, we considered species diversity, functional diversity, total density (ind m²), global size structure and community structure to account for species, functional and community level of fish assemblages. The interest of the investigation of different levels of communities was to improve the understanding of the ecological processes related to habitat modification and complexity for the purpose of management and conservation strategies. Considering our knowledge of the studied area and the existing literature, we hypothesize that fish community variables (i) will differ between the NR and ARs, (ii) are related to a distance gradient to the closest natural reef, (iii) change over time on the ARs and (iv) are related to the habitat complexity of the ARs.

3. Material and Methods

3.1. Study site

The AR system of Leucate – Le Barcarès was immersed in 2004 along the French Mediterranean coast in the Gulf of Lion, close to the Spanish border (42°51.096' N, 3°3.713' E). Despite the Mediterranean is generally oligotrophic, the Gulf of Lion is a mesotrophic area notably due to nutrients inputs of the Rhône-river (Bosc, Bricaud & Antoine 2004). The studied AR system is constituted of 6 reef groups running between the 15 and 30 m isobaths, along a sandy coast. Each of these reef groups consist of 28 reef sets of three different types: concrete boxes (B), concrete culverts (C) and chaotic heap type reefs (H). These artificial reefs are mainly surrounded by soft sediment bottoms, except the rocky Cape Leucate which is located at about 8 km north from the centre of the studied AR system. Otherwise, the next closest extended rocky area is located at about 35 km in the South (Côte Vermeille) and at about 55 km in the North (Cape Agde).

3.2. Data sampling

3.2.1. Underwater visual census

Sampling was conducted in summer 2006, 2007 and 2009 on two of the six artificial reef groups and on Cape Leucate, the closest natural reef (NR). These three locations presented similar depths, of about 15m, with the nearest AR group (AR-Near) at a distance of 8 km from Cape Leucate and the farthest (AR-Far) at 11 km from Cape Leucate and 3 km from AR-Near. The three different types of AR sets were sampled on each AR group to account for the effect of habitat complexity on fish communities. In contrast to the natural

rocky reefs, the two monitored AR groups were not subjected to fishing pressure for the five years after their immersion, i.e. from 2004 to 2009.

During the underwater visual census, fish species were identified, counted and individual size was estimated according to the following size classes: juvenile (young of the year), A1 small adults (< 1/3 of maximum total length MTL), A2 medium adults (1/3 to 2/3 of MTL) and A3 large adults (> 2/3 of MTL). On the natural reef, three randomly selected transects of 40 m long and 2 m large (80 m²) were performed according to census method described in Harmelin-Vivien *et al.* (1985). In 2009, only two replicates were carried out on the NR due to high water turbidity disabling the visual census of fishes. For the artificial reefs, the visual census method was the same but slightly adapted to the specific design of the AR structures (Koeck *et al.* 2011). A complete inventory was carried out on three randomly selected reef sets of each reef type (B, C, and H) and for each location (AR-NEAR, AR-FAR). Census surfaces and sampling efforts for natural and artificial reefs are synthesized in Tableau 2-7. Underwater visual census is a non destructive technique which allows the monitoring of fish communities associated to complex three dimensional habitats and is thus a particularly suited methodology for the monitoring of fish communities of artificial reefs.

Tableau 2-7. Sampling design and surfaces.

Reef type	Location	Habitat type	Samples	Surface (m ²)
Artificial	AR-NEAR	Box culvert (B)	9	9.44
		Culvert (C)	9	4.56
		Chaotic heap (H)	9	84.00
Artificial	AR-FAR	Box culvert (B)	9	9.44
		Culvert (C)	9	4.56
		Chaotic heap (H)	9	84.00
Natural	NR	Rocky boulders (NR)	8	80.00

3.2.2. Species functional groups

Fish species were categorised according to four qualitative functional traits based on literature (Tableau 2-8, **Appendix S1 in Supporting Information**). Feeding habits, vertical distribution and substrate preference were chosen as they are functionally relevant and used in most of functional diversity analyses of marine fish (Brind'Amour, Rouyer & Martin 2009; Vinagre *et al.* 2011). Daily movement range was added to the species-trait matrix because it is a relevant trait considering the context of the colonisation of artificial and natural reefs of different architectural complexity. The attributes of a same trait were considered as exclusive, i.e. for a given trait only one attribute is possible per species.

Tableau 2-8. Description of the functional categories for the four selected functional guilds

Functional trait	Code	Definition
Feeding	H	Herbivorous fish
	Ov	Omnivores with a preference for vegetable material
	Oa	Omnivores with a preference for animal material
	Cd	Carnivores with a preference for decapodes and fish
	Cf	Carnivores with a preference for fish and cephalopods
Vertical distribution	B	Benthic fish, living in or on the substratum
	D	Demersal fish, living in the water column near the bottom
	P	Pelagic fish, living in the water column
Substratum preference	R	Rocky substratum / coralligenous substratum
	V	Vegetated substrate (seaweeds)
	S	Soft substrate (mud, sand, pebble)
	N	No substrate preference
Daily movement range	F	Fine scale, < 1m
	L	Local scale, < 100m
	R	Regional, < 1km
	B	Broad scale, > 1km

3.3. Data analysis

3.3.1. Species diversity indices

To take account of the bias induced by notoriously cryptic fish species (Willis 2001), Blennidaes and Gobidaes were removed from the analyses. Margalef's species diversity index D_{Mf} (Margalef 1958) and Pielous evenness index J (Pielou 1966) were calculated for each sample. Margalef's index was chosen as it attempts to compensate for unequal sample size (i.e. different sampling surfaces of the different ARs and the NR). Nevertheless, direct comparisons of species richness must be made with caution due to the asymmetrical sampling design. Sample- and individual-based species accumulation curves (Chao 1 estimates) were computed using EstimateS software (Colwell 2006).

3.3.2. Functional diversity indices

The three aspects of functional diversity were assessed to study the functional differences of fish communities: (i) functional richness, (ii) functional evenness and (iii) functional divergence. Functional richness was assessed through the Functional Dispersion index $FDis$ (Laliberte & Legendre 2010) which corresponds in the community trait space to the mean distance of 'species' to the centroid of the community. $FDis$ accounts for the trait space filled by a community (convex hull volume), but also for dispersion and species relative abundance. Functional Evenness was assessed by $FEve$ (Villegger, Mason & Mouillot 2008) which calculates the number of species possessing similar combination of functional traits weighted for abundance. In other words, $FEve$ increases if abundance or functional distance is more evenly distributed among species. Functional Divergence was assessed by $FDiv$ which accounts for the degree to which the abundance distribution spreads the distribution of

functional characters within the trait space occupied by a community. FDiv increases if the most abundant species have extreme functional trait combinations. These multidimensional functional diversity indices were calculated for each sample of the dataset using the GPL software R (R 2012) and the FD package (Laliberte & Legendre 2010). From the qualitative species-trait matrix, a Gower distance matrix was computed which was then analyzed through a PCoA (principal coordinates analysis). The axes resulting from this PCoA were used as the new traits to compute the above described functional diversity indices. Species and functional diversity indices were here chosen to be mathematically independent and bring complementary information on biodiversity of fish assemblages (Lyashevskaya & Farnsworth 2012).

3.3.3. Uni- and multivariate analysis

Variability in total density, species diversity, species evenness, functional evenness, functional divergence and functional dispersion were formally examined across years, reef type, locations and habitat type with univariate PERMANOVA. An asymmetrical design was used, with all factors considered as fixed. The 'Location' factor was considered as nested in 'Reef type' and the 'Habitat' factor nested in 'Location'. A similarity matrix based on Euclidean distance of untransformed species and functional diversity indices, and square-root transformed total density was generated for the analyses. For each term of the model, P-values were obtained with 9999 permutations of residuals under a reduced model and Type III sums of squares. Pair-wise tests were performed for the terms of the model where significant differences were revealed. When only a small number of permutations was possible, a Monte Carlo asymptotic *P*-value was used instead of a permutation *P*-value (Anderson & Robinson 2003).

Variability in multivariate size structure and fish assemblage was also examined across years, locations and habitat type by a PERMANOVA performed on a Bray-Curtis similarity matrix, using the same design as for the univariate analysis. Abundance and densities were square-root-transformed prior to data analysis. A significant threshold of 0.05 was used in both univariate and multivariate analyses. A SIMPER, SIMilarity PERcentage analysis, was conducted to identify the contribution of each species to community structure dissimilarities among reef-type and habitat type. For visualization purposes of the multivariate patterns between habitat types, MDS plots based on the Bray–Curtis similarity matrix were generated. PERMANOVA, SIMPER analyses and MDS plots were conducted with Primer software and PERMANOVA add-on (Clarke & Warwick 2001).

4. Results

4.1. Species diversity

None of the species accumulation curves reached asymptotic levels of species richness in any of the habitat types (Figure 2-32). A great variation in sampled individuals between habitats is also noticeable, varying from 226 fishes for NR and 3912 fishes for H from the location AR-near (Figure 2-32). On the sample-based species accumulation curves, accumulation curves from the natural reef and different artificial reefs were all grouped showing no differences in species richness between the natural and different artificial reef habitats (Figure 2-32). Analyses showed that species diversity was significantly different only between the artificial habitat types (Tableau 2-9), due to higher diversity on H than on B for AR-NEAR (Figure 2-33). There were no differences in species diversity between the ARs and the NR. Species evenness was significantly higher on ARs (0.21 ± 0.19) than on the NR (0.03 ± 0.03) and significantly higher on AR-NEAR than on AR-FAR. Significant differences were also noticed between the different artificial habitat types and locations among years (Tableau 2-9). Pair-wise tests showed that evenness was significantly higher on C than on H for the AR-NEAR location, and evenness was significantly higher in 2009 than in 2006 for the same location. For AR-FAR, evenness was significantly higher in 2006 than in 2007 and 2009. No differences in evenness were observed between years for the NR location (Figure 2-33).

Tableau 2-9. Univariate three-way PERMANOVA results for (a) density, (b) Margalef's species diversity, (c) Pielou's species evenness, (d) functional Dispersion, (e) functional Evenness, and (f) functional Divergence data of fish communities. *p < 0.1, **p < 0.01, ***p < 0.001.

Source	df	MS	F	P	
a. Density (ind m²)					
Year	2	0.3180	0.2190	0.8064	
Reef	1	44.0460	30.3280	0.0001	***
Location(Reef)	1	4.6147	3.1775	0.0839	
Year x Reef	2	0.0549	0.0378	0.9632	
Habitat(Location(Reef))	4	13.0950	9.0166	0.0002	***
Year x Location(Reef)	2	1.7094	1.1770	0.3226	
Year x Habitat (Location(Reef))	8	2.7552	1.8972	0.0906	
Residuals	41	1.4523			
b. Species Diversity					
Year	2	0.3643	2.3967	0.0993	
Reef	1	0.0007	0.0046	0.9390	
Location(Reef)	1	0.5529	3.6373	0.0617	
Year x Reef	2	0.2950	1.9405	0.1634	
Habitat(Location(Reef))	4	0.4570	3.0068	0.0322	*
Year x Location(Reef)	2	0.2049	1.3480	0.2776	
Year x Habitat (Location(Reef))	8	0.2772	1.8237	0.0971	
Residuals	41	0.1520			
c. Species Evenness					
Year	2	0.0008	0.0424	0.9564	
Reef	1	0.2196	11.1500	0.0013	**
Location(Reef)	1	0.1443	7.3240	0.0082	**
Year x Reef	2	0.0049	0.2469	0.7744	
Habitat(Location(Reef))	4	0.0671	3.4052	0.0189	*
Year x Location(Reef)	2	0.2517	12.7780	0.0001	***
Year x Habitat (Location(Reef))	8	0.0154	0.7807	0.6249	
Residuals	41	0.0197			
d. Functional Dispersion					
Year	2	0.0002	0.0207	0.9788	
Reef	1	0.1512	15.6450	0.0004	***
Location(Reef)	1	0.0534	5.5223	0.0247	*
Year x Reef	2	0.0057	0.5919	0.5621	
Habitat(Location(Reef))	4	0.0058	0.6027	0.6729	
Year x Location(Reef)	2	0.0050	0.5140	0.5917	
Year x Habitat (Location(Reef))	8	0.0045	0.4694	0.8726	
Residuals	41	0.0097			
e. Functional Evenness					
Year	2	0.0290	2.6341	0.0801	
Reef	1	0.0435	3.9576	0.0543	
Location(Reef)	1	0.0174	1.5854	0.2154	
Year x Reef	2	0.0441	4.0146	0.0280	*
Habitat(Location(Reef))	4	0.0078	0.7113	0.5940	
Year x Location(Reef)	2	0.0228	2.0747	0.1359	
Year x Habitat (Location(Reef))	8	0.0456	4.1473	0.0010	**
Residuals	41	0.0110			
f. Functional Divergence					
Year	2	0.0285	1.1752	0.3313	
Reef	1	0.0219	0.9036	0.3454	
Location(Reef)	1	0.0390	1.6071	0.2085	
Year x Reef	2	0.0216	0.8915	0.4162	
Habitat(Location(Reef))	4	0.0230	0.9491	0.4443	
Year x Location(Reef)	2	0.0078	0.3201	0.7248	
Year x Habitat (Location(Reef))	8	0.0072	0.2983	0.9631	
Residuals	41	0.0243			

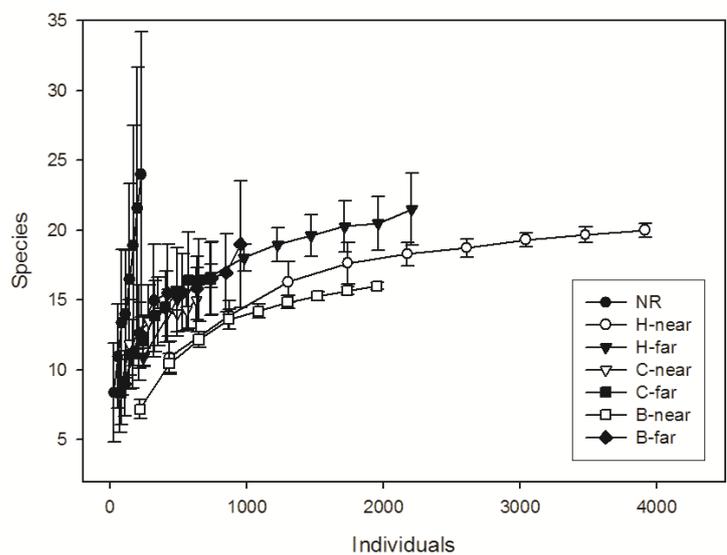
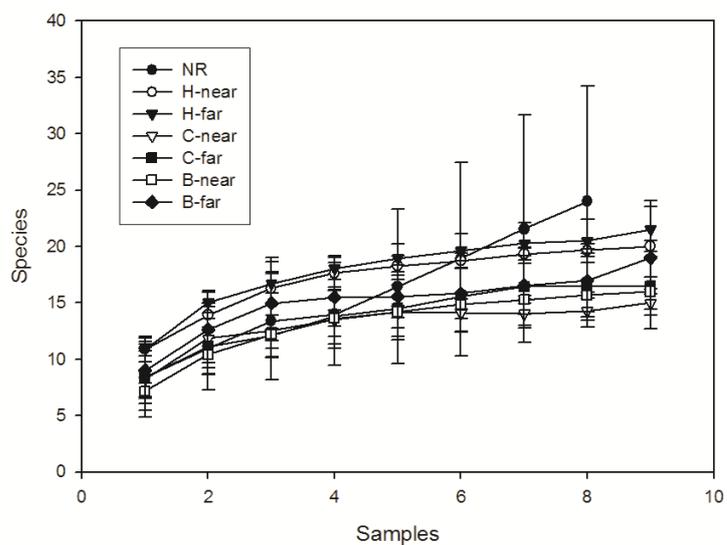


Figure 2-32. Sample- and individual-based species accumulation curves (Chao 1 estimate) of the natural reef (NR) and the three different habitats structures (chaotic heaps H, culvert reefs C, box-culvert reefs B) of the two artificial reef locations (near and far). Dots represent the mean species richness and the error-bars the standard deviation.

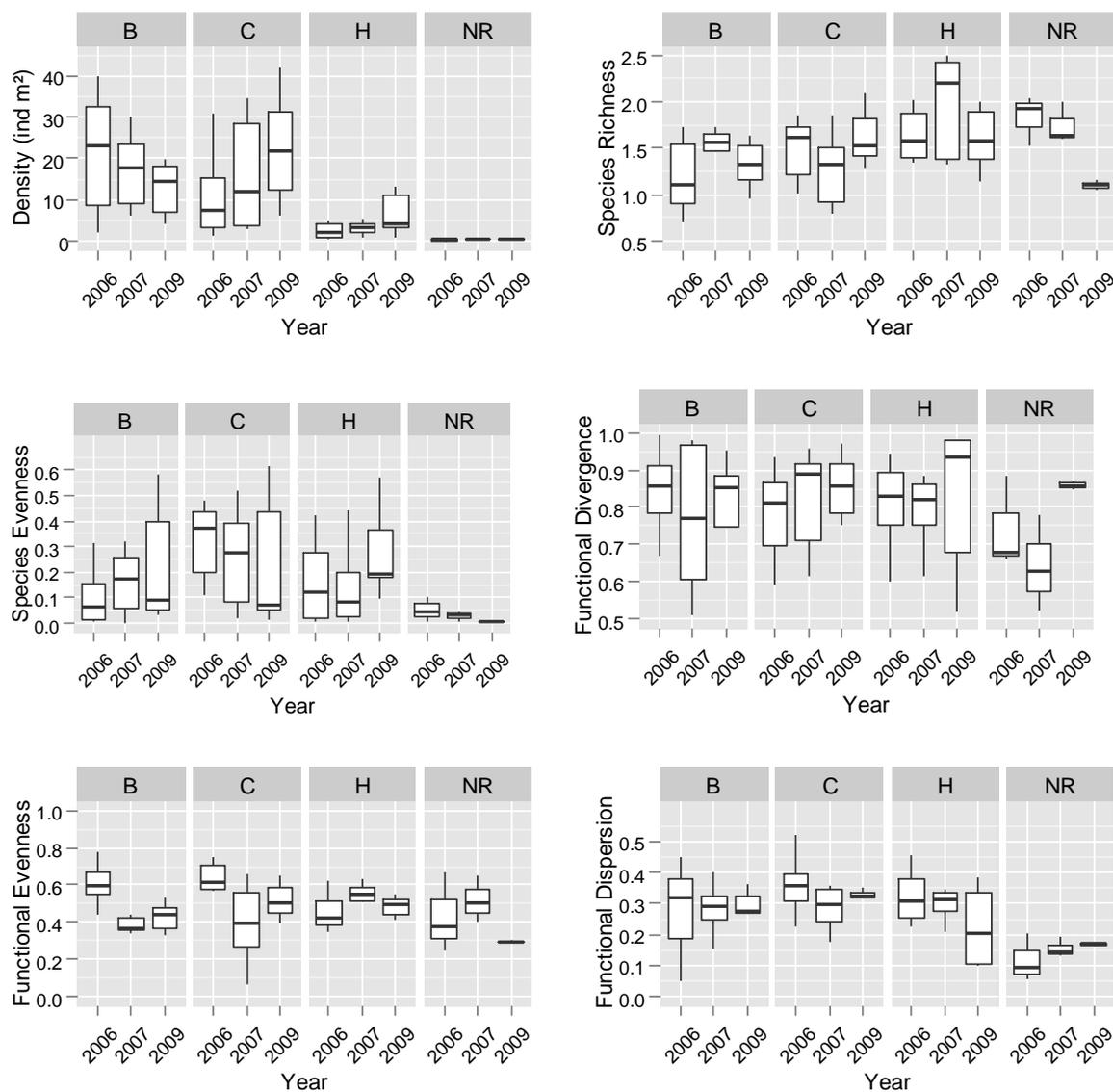


Figure 2-33. Box-plots of density, species richness corrected for abundance, evenness, functional dispersion, evenness and divergence data of fish communities per habitat type and years (B: box-culvert, C: culvert, H: chaotic heap type of reef, NR: natural reef).

4.2. Functional diversity

Functional dispersion was significantly different between reef-types, with higher values on the ARs (0.29 ± 0.09) than on NR (Tableau 2-9; 0.14 ± 0.05). FDis was also significantly different between AR locations, with higher values on AR-FAR compared to AR-NEAR. Functional evenness was significantly different between reef-types across years and between

habitat types across years (Tableau 2-9). Pair-wise tests showed that FEve was higher in 2006 than in 2007 and 2009 for the ARs (Figure 2-33). No differences were observed in functional evenness across years for NR. Significant differences in FEve were observed for the box-culvert of AR-NEAR between 2006 and 2007 and between 2007 and 2009. FEve was also different for culvert reefs of AR-FAR between 2006 and 2007 and between 2007 and 2009. For functional divergence FDiv, no significant differences were observed (Tableau 2-9).

4.3. Total density

PERMANOVA main-tests showed that fish density was significantly higher on the ARs (0.35 ± 0.05 ind m^2) than on the NR (12.58 ± 1.60 ind m^2). Significant differences were also observed between the habitat types of ARs, with lower fish densities on H reef types than on B and C reef types (Figure 2-33). No significant differences were observed between years, between artificial locations AR-NEAR and AR-FAR or for the interaction terms of the tested model.

4.4. Size structure

Size structure of fish communities differed between years with a significant difference between 2006 and 2009 (Tableau 2-10). Size structure was also different between reef type and habitat type with a significant difference between culvert reefs (C) and chaotic clusters (H) and between box-culvert reefs (B) and chaotic clusters (H) of both AR locations (Figure 2-34). Nevertheless, these differences seem to be related to differences in relative densities, more than to the size structure itself, as the medium size class (A2) was the most represented for any kind of habitat regardless of years (Figure 2-34).

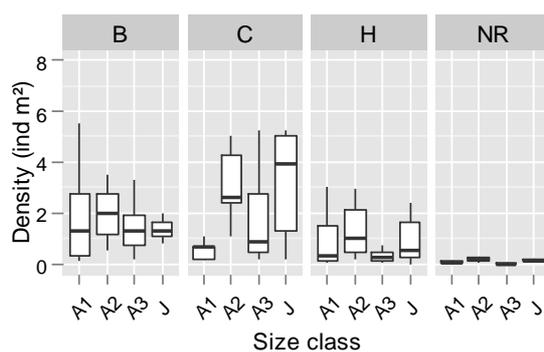


Figure 2-34. Box-plots of fish communities size structure per habitat type and years (B: box-culvert, C: culvert, H: chaotic heap type of reef, NR: natural reef).

4.5. Fish community structure

PERMANOVA main-tests showed that fish community structure was significantly different between years, reef-type, habitat and for reef-types among years (Tableau 2-10). Community structure was different between all three years and between ARs and NR (Figure 2-35). Pair-wise analysis of the effect of the interaction between years and reef-type showed that community structure was different between the three years of survey, but only for the ARs and not for NR. The pair-wise analysis of the effect of habitat highlighted that communities associated with box-culverts (B) and culvert reefs (C) were different from those of chaotic heap type of reefs (H) and that for both AR locations AR-NEAR and AR-FAR (Figure 2-35). SIMPER analysis indicated that *Boops boops*, *Mullus sp.*, *Trachurus trachurus*, *Diplodus sargus* and *Diplodus vulgaris* were primary contributors to the observed dissimilarity between reef-types (80.19%) and years (2006 vs. 2007: 69.53%; 2006 vs. 2009: 67%; 2007 vs. 2009: 60.62%), accounting for nearly 60% of the observed dissimilarity. Dissimilarity between habitat types was mainly explained by these same fish species, and also with *Serranus cabrilla* and *Coris julis*, but with a smaller contribution to dissimilarity. Dissimilarity in fish community composition was of 58.61% between C and B, of 65.56%

between C and H, of 62.84 between B and H, of 83.88 between C and NR, of 85.28 between B and NR and of 71.52 between H and NR.

Tableau 2-10. Three-way PERMANOVA results for (a) community structure and (b) size structure of total fish community. *p < 0.1, **p < 0.01, *p < 0.001**

Source	df	MS	F	P-value	
a. Community structure					
Year	2	4225.7	3.2320	0.0004	***
Reef	1	22717.0	17.3750	0.0001	***
Location (Reef)	1	1305.5	0.9985	0.4149	
Year x Reef	2	3639.0	2.7832	0.0009	***
Habitat (Location (Reef))	4	5163.7	3.9494	0.0001	***
Year x Location (Reef)	2	1357.1	1.0379	0.4063	
Year x Habitat (Location (Reef))	8	1460.9	1.1174	0.2767	
Residuals	41	1307.5			
b. Size structure					
Year	2	1917	2.1434	0.0313	*
Reef	1	20792	23.247	0.0001	***
Location (Reef)	1	933.72	1.044	0.3886	
Year x Reef	2	433.88	0.48512	0.8546	
Habitat (Location (Reef))	4	2917.2	3.2617	0.0002	***
Year x Location (Reef)	2	479.31	0.53591	0.8311	
Year x Habitat (Location (Reef))	8	996.26	1.1139	0.3258	
Residuals	41	894.38			

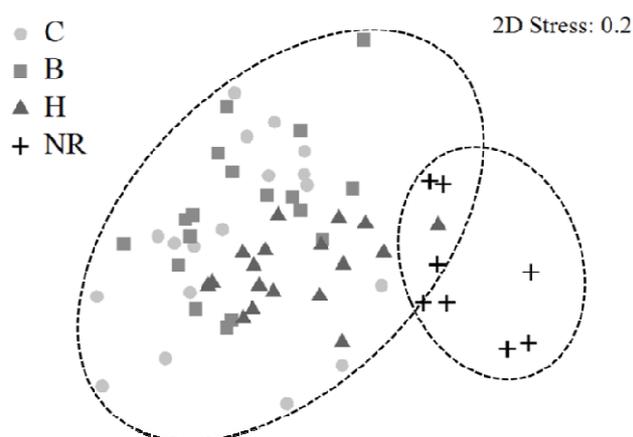


Figure 2-35. MDS of community structure per habitat-type (C: culvert, B: box-culvert, H: chaotic heap type of reef, NR: natural reef).

5. Discussion

5.1. Contrasting fish communities between AR and NR

Fish communities of Leucate - Le Barcarès ARs differed from those of the NR by density (AR>NR), species evenness (AR>NR), functional dispersion (AR>NR), community structure and size structure. Species diversity, functional evenness, functional divergence remained unaffected by reef-type. Compared to NR, nearly twice as much species were encountered on the ARs. Despite this, there were no differences in species diversity between the two reef types. A wider sampling of the natural reef would be necessary for a better investigation of species richness in this area, to verify if the low number of species encountered is due to the low fish densities of the natural reef or in fact to habitat characteristics. The species accounting for the greatest dissimilarity between AR and NR, are either species present in both community types but in much lower densities on the NR (*Mullus* sp., *D. sargus*, *D. vulgaris*), or species uniquely present at the ARs, like the pelagic *T. trachurus* and *B. boops*. The high contribution of *B. boops* in the dissimilarity between fish communities can be explained by the shoaling behaviour of this species (Harmelin 1987), which was in fact either absent or present in large numbers. In order to make sure that the high contribution of this species did not hide any other pattern, univariate and multivariate multifactorial analyses were run again after the removal of *B. boops* from the communities (results are not presented). The results confirmed the previously presented results obtained with the fish community including the bogue (same trends and same magnitude).

Differences in functional diversity between AR and NR appeared only through functional dispersion. The higher functional dispersion on the ARs conveys a higher functional richness.

One of the possible response patterns of ecosystems to increasing species or functional diversity is to confer to ecosystems higher stability and ability to recover in case of disturbances (Hooper *et al.* 2005). Differences in functional diversity can also be explained by differences in functional trait combinations of less abundant species but which are exclusively present on one of the reef types (AR or NR). Three species were exclusively present on NR: *Diplodus cervinus*, *Symphodus melanocercus* and *Symphodus mediterraneus*. The absence of the two *Symphodus* species could be due to a lower larval dispersal due to their benthic egg phase or their territorial behaviour and very small daily movement ranges. Furthermore, both species lay their eggs on either algae or seaweeds, which are practically absent on the studied ARs. Their absence could also be due to a higher predation pressure on ARs (Leitao *et al.* 2008; Ryan *et al.* 2012) acting on fish assemblages. In fact, out of the eleven species exclusively present on the artificial reefs, some were carnivores or omnivores whose diets include small fish, such as *Dicentrarchus labrax*, *T. trachurus*, the *Sciaena umbra* and *Phycis phycis*. *Conger conger* was also present in very high densities on the ARs compared to the NR. Fishes only present on the ARs were generally demersal species with high daily movement ranges (e.g. *D. labrax*; *S. aurata*; *P. erythrinus*; *P. acarne*), which are probably rather transient species on the AR. It can be supposed that these fishes of higher trophic niche are attracted by the high food concentration on the ARs due to mussel cover and the presence of small foraging species.

Higher fish density on ARs compared to natural reefs is often reported in literature (Arena *et al.* 2007; Dupont, 2008), and mostly explained by higher habitat heterogeneity, isolation and patchiness increasing niche partitioning (Willis, Winemiller & Lopez-Fernandez 2005) which could also be the case here. Despite this, differences between fish communities of AR and the NR could also be due to different fishing pressure on these two locations. In

fact, the surveyed ARs are free from any fishing pressure, as they were protected from fishing during the study period, which is not the case for the NR. As Cape Leucate is the only rocky reef in the area, artisanal, recreational and spearfishing are highly concentrated on this reef. As fishing pressure can affect species-area relationship (Tittensor *et al.* 2007), fish communities on the Cape Leucate are probably the result of decades of selective fishing pressure, which could explain the low densities and functional richness of the NR compared to the AR locations. Furthermore, Micheli and Halpern (2005) have observed that in temperate reefs, fishes of higher trophic levels like carnivores are underrepresented in fished areas compared with protected areas due to selective fishing.

5.2. Rapid artificial reef colonization

As no differences were observed in fish densities between the two AR locations AR-NEAR and AR-FAR and among years, fish assemblages seem to have colonized the ARs rapidly after their immersion, i.e. in less than two year. The preponderance of medium-sized adults across the surveyed years showed that the ARs were directly colonized by adult fish coming from other rocky reefs. No effect on fish assemblages was detected with distance to the natural reef, which could either mean that the colonization takes place in the first year after the immersion and the AR fish communities are already stabilized, or that the colonization of the Leucate - Le Barcarès ARs is not distance-related to Cape Leucate, which is the closest natural reef to the studied ARs. This second hypothesis is quite plausible, as colonization is a complex process influenced by biological and physical factors, like the dispersal of early life stages due to hydrologic conditions, the orientation mechanisms of larvae (Houde, 2008), movement capacities of adult fishes (Harmelin 1987; Fernandez *et al.* 2008) and the interactions among species (Leitao *et al.* 2008). Fish communities from the

ARs may issue from other hard substratum habitats located further away. In fact, fish from the Côte Vermeille, although it is 35 km to the south, could have colonized the ARs, particularly through the presence of numerous seawalls and breakwaters along the sandy coast which could have served as stepping-stones on the way to the ARs and thus increased connectivity between distant rocky areas (Fernandez *et al.* 2008).

Nevertheless, a generally decrease of species and functional evenness was observed between 2006 and 2009 for the AR locations. Inter-annual variations were also observed in community structure of artificial reefs, while on natural reef no inter-annual fluctuations were observed at all. This could be explained by the more or less aggregative behaviour of particular abundant fish on the ARs, for example the bogue and the horse mackerel which are notoriously shoaling species. Other highly abundant species like the mullet, the white and common seabreams can also occur in some circumstances in wide shoals. Another hypothesis for the observed inter-annual fluctuations on the ARs could be the fact that the studied ARs were only recently immersed and that fish assemblages are not yet stabilized. Further investigations would be necessary to monitor the temporal trends of fish assemblages and study the effect of reef maturation. For example, following a ten-year survey of fish assemblages associated with ARs in the Ligurian Sea (Italy), Relini *et al.*(2002) reported as well increases and decreases of some fish species.

5.3. Effect of artificial reef habitat complexity

Differences between the chaotic-heap type of reef and box-culvert and culvert reefs were observed for total fish densities and community structure. No differences were noticed

between culvert and box-culverts. In fact, culvert and box-culvert reefs are small isolated reefs with relatively low complexity compared to the chaotic heap type. Differences in community structure between complex (H) and less complex (C, B) artificial habitats can be explained by the higher ecological niche partitioning due to habitat complexity with the presence of crevices, caves and overhangs of different sizes. Willis *et al.* (2005) have also shown that greater habitat complexity enhances fish densities and influences fish assemblage structure via increased niche partitioning. Significantly higher species diversity on the chaotic heaps than on the culvert reefs corroborates this idea. On the other hand, total fish densities were interestingly higher on the less complex reefs (B, C). In fact, we could have expected to have higher densities with increasing complexity, but the total available habitat or patchiness of these reef sets could also have influenced fish densities (Fernandez *et al.* 2008; Hunter & Sayer 2009).

5.4. Management implications for artificial reefs

From a fisheries point of view, the Leucate - Le Barcarès ARs can positively impact the available local fish stock and diversify the potential fishing areas, thus mitigating the fishing pressure on the surrounding natural habitats. This is of course only true if the fishing pressure is practiced beyond the maximum sustainable yield (Baine & Side 2003). Indeed, many researchers warn against the increased risks of stock depletion due to the concentration of resources on the ARs (Grossman, Jones & Seaman 1997). In the meantime, the Leucate - Le Barcarès ARs support different fish communities from the natural reef and present variations in functional diversity. From a conservation point of view, one of the possible interpretations of increased functional diversity on the ARs of Leucate - Le Barcarès is to confer to this coastal ecosystem a higher stability and ability to recover in case of disturbances (Hooper *et*

al. 2005), which could be attributed to higher habitat complexity (and niche partitioning) and low fishing pressure (absence of selective extraction of fish belonging to some specific functional niches). Even if it is difficult to predict the long-term effects of these newly added habitats on fish assemblages and coastal ecosystem processes, the present results indicate that artificial reefs located along sandy coastal areas with few rocky habitats and under high river nutrient influence, have positive effects on coastal fish communities by offering new ecological niches and increasing functional richness, particularly for carnivores or higher trophic level species. Habitat heterogeneity and isolation of artificial reefs seem to contribute to these positive effects and should be integrated into future AR projects.

It is nevertheless sure that the concentration effect of ARs increases the catchability of resources and thus the risks of stock depletion if no management strategy is defined (Bohnsack 1989; Baine 2001). Despite the conclusive evidence that ARs can be a powerful management and conservation tool for fisheries as they enhance fish densities and functional diversity, we still believe that ARs should not serve as “ecological compensation” to exempt us from applying a responsible and sustainable management of halieutic resources. They should rather be used in complement to a well-defined co-management strategy involving fishermen, scientists and marine protected area (MPA) managers. Nevertheless, legal provisions and management strategies are still lacking in many AR projects today (Bohnsack & Sutherland 1985; Pickering 2000), where ARs are often immersed at the demand of local fishermen with no long-term management goals. If AR projects are globally well accepted by stakeholders, fishing restrictions are not so consensual and are often the source of conflicts. Lessons should be taken from research on MPAs, where several studies demonstrated the success of co-management strategies of fisheries resources (Clarke *et al.* 2002; Guidetti & Claudet 2010; Wamukota, Cinner & McClanahan 2012).

6. Supporting Information

Tableau S1. Species-traits matrix of present fishes at the artificial (AR-NEAR, AR-FAR) and natural reef (NR) locations. AR corresponds to AR-NEAR and AR-FAR pooled together. (Fee: feeding habits; VertD: vertical distribution; SubP: substrate preference; DMR: daily movement range). When data was missing, information was completed with Fishbase (Froese & Pauly 2012).

Species	NR	AR	AR-NEAR	AR-FAR	Fee	VertD	SubP	DMR	References
<i>Boops boops</i>		x	x	x	Ov	D	N	R	Harmelin (1987); Garcia-Charton & Perez-Ruzafa (2001); Stergiou & Karpouzi (2001)
<i>Chromis chromis</i>	x	x	x		Oa	D	R	L	Harmelin (1987); Garcia-Charton & Perez-Ruzafa (2001); Stergiou & Karpouzi (2002)
<i>Conger conger</i>	x	x	x	x	Cf	B	R	L	Harmelin (1987); Stergiou & Karpouzi (2002); Pita & Freire (2011)
<i>Coris julis</i>	x	x		x	Oa	D	R	L	Garcia-Charton & Perez-Ruzafa (2001); Stergiou & Karpouzi (2002); Palmer et al. (2011)
<i>Ctenolabrus rupestris</i>	x	x	x	x	Oa	D	R	L	Stergiou & Karpouzi (2001)
<i>Dicentrarchus labrax</i>		x	x	x	Cd	D	N	B	Rodgakis et al. (2010); Pita & Freire (2011)
<i>Diplodus annularis</i>		x	x	x	Oa	D	V	L	Stergiou & Karpouzi (2002); Tzanatos et al. (2008); March et al. (2011)
<i>Diplodus cervinus</i>	x				Oa	D	R	R	Garcia-Charton & Perez-Ruzafa (2001); Derbal & Kara (2006)
<i>Diplodus sargus</i>	x	x	x	x	Oa	D	R	R	Garcia-Charton & Perez-Ruzafa (2001); Stergiou & Karpouzi (2002); Abecasis, Bentes & Erzini (2009); D'Anna et al. (2011)
<i>Diplodus vulgaris</i>	x	x	x	x	Oa	D	R	R	Garcia-Charton & Perez-Ruzafa (2001); Stergiou & Karpouzi (2002); Abecasis, Bentes & Erzini (2009); Alos, Cabanellas-Reboredo & March (2012)
<i>Mullus barbatus</i>	x	x	x	x	Oa	B	S	R	Harmelin (1987); Garcia-Charton & Perez-Ruzafa (2001); Stergiou & Karpouzi (2002); Machias, Somarakis & Tsimenides (1998)
<i>Oblada melanura</i>		x	x	x	Oa	D	R	R	Harmelin (1987); Garcia-Charton & Perez-Ruzafa (2001); Stergiou & Karpouzi (2002)
<i>Pagellus acarne</i>		x	x		Oa	D	S	R	Garcia-Charton & Perez-Ruzafa (2001); Stergiou & Karpouzi (2002)
<i>Pagellus erythrinus</i>		x		x	Oa	D	S	R	Stergiou & Karpouzi (2002)
<i>Phycis phycis</i>		x	x	x	Cf	B	R	L	Markle (1982); Harmelin (1987); Stergiou & Karpouzi (2002)
<i>Pomadasys incisus</i>		x	x	x	Oa	D	R	R	Chakroun-Marzouk & Ktari (2006); Fehri-Bedoui & Gharbi (2008)
<i>Sarpa salpa</i>		x	x		H	D	V	R	Garcia-Charton & Perez-Ruzafa (2001); Mendez-Villamil et al. (2001); Stergiou & Karpouzi (2002); Jadot & al. (2006); Abecasis et al. (2008)
<i>Sciaena umbra</i>		x		x	Cd	D	R	L	Harmelin (1987); Garcia-Charton & Perez-Ruzafa (2001); Stergiou & Karpouzi (2002); Artüz (2012)
<i>Scorpaena notata</i>		x	x	x	Oa	B	R	F	Harmelin (1987); Stergiou & Karpouzi (2002); Scarcella et al. (2009)
<i>Scorpaena porcus</i>	x	x	x	x	Cd	B	R	F	Harmelin (1987); Garcia-Charton & Perez-Ruzafa (2001); Stergiou & Karpouzi (2002); Scarcella et al. (2011)
<i>Serranus cabrilla</i>	x	x	x	x	Oa	D	R	F	Garcia-Charton & Perez-Ruzafa (2001); Stergiou & Karpouzi (2002); Alos et al. (2011)
<i>Serranus hepatus</i>	x	x		x	Oa	D	S	L	Labropoulou, Tserpes & Tsimenides (2009); Stergiou & Karpouzi (2002)
<i>Sparus aurata</i>		x	x		Oa	D	N	R	Stergiou & Karpouzi (2002); Chaoui et al. (2004); Abecasis & Erzini (2008)
<i>Spicara maena</i>		x		x	Oa	D	V	R	Harmelin (1987); Moreno (2009); Stergiou & Karpouzi (2002)
<i>Spicara smaris</i>		x		x	Oa	D	V	R	Harmelin (1987); Stergiou & Karpouzi (2002); Cetinic, Skeljo & Ferri (2011)
<i>Spondyliosoma cantharus</i>		x	x	x	Oa	D	N	R	Harmelin (1987); Moreno (2002); Stergiou & Karpouzi (2002)
<i>Symphodus mediterraneus</i>	x				Oa	D	R	L	Harmelin (1987); Garcia-Charton & Perez-Ruzafa (2001); Stergiou & Karpouzi (2002)
<i>Symphodus melanocercus</i>	x				Oa	D	V	L	Harmelin (1987); Moreno (2002); Stergiou & Karpouzi (2002)
<i>Trachurus trachurus</i>		x	x	x	Cd	P	N	B	Garcia-Charton & Perez-Ruzafa (2001); Stergiou & Karpouzi (2002)
<i>Trisopterus capelanus</i>	x	x	x	x	Oa	D	N	R	Alonzo-Fernandez et al. (2008); Reubens, Degraer & Vincx (2011)

References of the species-trait matrix (Appendix S1)

- Abecasis, D., Bentes, L., Coelho, R., Correia, C., Lino, P.G., Monteiro, P., Goncalves, J.M.S., Ribeiro, J. & Erzini, K. (2008) Ageing seabreams: A comparative study between scales and otoliths. *Fisheries Research*, **89**, 37-48.
- Abecasis, D., Bentes, L. & Erzini, K. (2009) Home range, residency and movements of *Diplodus sargus* and *Diplodus vulgaris* in a coastal lagoon: Connectivity between nursery and adult habitats. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **85**, 525-529.
- Alonso-Fernandez, A., Dominguez-Petit, R., Bao, M., Rivas, C. & Saborido-Rey, F. (2008) Spawning pattern and reproductive strategy of female pouting *Trisopterus luscus* (Gadidae) on the Galician shelf of north-western Spain. *Aquatic living resources*, **21**, 383-393.
- Alonso-Fernandez, A. & Saborido-Rey, F. (2012) Relationship between energy allocation and reproductive strategy in *Trisopterus luscus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **416**, 8-16.
- Alos, J., Cabanellas-Reboredo, M. & March, D. (2012) Spatial and temporal patterns in the movement of adult two-banded sea bream *Diplodus vulgaris* (Saint-Hilaire, 1817). *Fisheries Research*, **115**, 82-88.
- Alos, J., March, D., Palmer, M., Grau, A. & Morales-Nin, B. (2011) Spatial and temporal patterns in *Serranus cabrilla* habitat use in the NW Mediterranean revealed by acoustic telemetry. *Marine Ecology-Progress Series*, **427**, 173-186.
- Boisnier, E., Sagawa, T., Komatsu, T., Takagi, N., Katayama, M. & Katayama, T. (2009) A habitat association index to distinguish resident species along marine artificial reefs. *Community Ecology*, **10**, 165-172.
- Cetinic, P., Skeljo, F. & Ferri, J. (2011) Discards of the commercial boat seine fisheries on *Posidonia oceanica* beds in the eastern Adriatic Sea. *Scientia Marina*, **75**, 289-300.
- Chakroun-Marzouk, N. & Ktari, M.H. (2006) Caractéristiques de la reproduction et de la croissance pondérale relative de *Pomadasys incisus* (Pisces, Haemulidae) du golfe de Tunis. *Cybium*, **30**, 333-342.
- D'Anna, G., Giacalone, V.M., Pipitone, C. & Badalamenti, F. (2011) Movement pattern of white seabream, *Diplodus sargus* (L., 1758) (Osteichthyes, Sparidae) acoustically tracked in an artificial reef area. *Italian Journal of Zoology*, **78**, 255-263.
- Derbal, F. & Kara, M.H. (2006) Régime alimentaire du sar tambour, *Diplodus cervinus cervinus* (Sparidae) des côtes de l'est algérien. *Cybium*, **30**, 161-170.
- Dumay, O., Tari, P.S., Tomasini, J.A. & Mouillot, D. (2004) Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology*, **64**, 970-983.
- Fehri-Bedoui, R. & Gharbi, H. (2008) Sex-ratio, reproduction and feeding habits of *Pomadasys incisus* (Haemulidae) in the Gulf of Tunis (Tunisia). *Acta Adriatica*, **49**, 5-18.
- Froese, R. & Pauly, D. (2012) FishBase.
- Garcia-Charton, J.A. & Perez-Ruzafa, A. (2001) Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef fish local assemblage. *Marine Biology*, **138**, 917-934.

- Harmelin, J.G. (1987) Structure and variability of the ichthyofauna in a Mediterranean protected rocky area (national park of Port-Cros, France). *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I*, **8**, 263-284.
- Ito, Y., Miura, H., Nakamura, K. & Yoshida, T. (2009) Behavior properties of Jack mackerel *Trachurus japonicus* using ultrasonic biotelemetry in artificial reef off the coast of Hamochi, Sado Island, the Sea of Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **75**, 1019-1026.
- Jadot, C., Donnay, A., Acolas, M.L., Cornet, Y. & Anras, M.L.B. (2006) Activity patterns, home-range size, and habitat utilization of *Sarpa salpa* (Teleostei : Sparidae) in the Mediterranean Sea. *ICES Journal of Marine Science*, **63**, 128-139.
- Machias, A., Somarakis, S. & Tsimenides, N. (1998) Bathymetric distribution and movements of red mullet *Mullus surmuletus*. *Marine Ecology-Progress Series*, **166**, 247-257.
- March, D., Alós, J., Grau, A. & Palmer, M. (2011) Short-term residence and movement patterns of the annular seabream *Diplodus annularis* in a temperate marine reserve. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **92**, 581-587.
- Markle, D.F. (1982) Identification of larval and juvenile Canadian Atlantic gadoids with comments on the systematics of gadid subfamilies. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **60**, 3420-3438.
- Mendez-Villamil, M., Pajuelo, J.G., Lorenzo, J.M., Coca, J. & Ramos, A.G. (2001) Age and growth of the salema, *Sarpa salpa* (Osteichthyes, Sparidae), off the Canary Islands (East-central Atlantic). *Archive of Fishery and Marine Research*, **49**, 139-148.
- Palmer, M., Balle, S., March, D., Alos, J. & Linde, M. (2011) Size estimation of circular home range from fish mark-release-(single)-recapture data: case study of a small labrid targeted by recreational fishing. *Marine Ecology-Progress Series*, **430**, 87-U146.
- Pita, P. & Freire, J. (2011) Movements of three large coastal predatory fishes in the northeast Atlantic: a preliminary telemetry study. *Scientia Marina*, **75**, 759-769.
- Punt, M.J., Groeneveld, R.A., van Ierland, E.C. & Stel, J.H. (2009) Spatial planning of offshore wind farms: A windfall to marine environmental protection? *Ecological Economics*, **69**, 93-103.
- Reubens, J.T., Degraer, S. & Vincx, M. (2011) Aggregation and feeding behaviour of pouting (*Trisopterus luscus*) at wind turbines in the Belgian part of the North Sea. *Fisheries Research*, **108**, 223-227.
- Rogdakis, Y., Ramfos, A., Koukou, K., Dimitriou, E. & Katselis, G. (2010) Feeding habits and trophic level of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) in the Messolonghi-Etoliko lagoons complex (Western Greece). *Journal of Biological Research-Thessaloniki*, **13**, 13-26.
- Stergiou, K.I. & Karpouzi, V.S. (2001) Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **11**, 217-254.
- Tzanatos, E., Somarakis, S., Tserpes, G. & Koutsikopoulos, C. (2008) Catch length analysis, relation to minimum landing sizes and management implications from a Mediterranean small-scale fishery (Patraikos Gulf, Greece). *Fisheries Research*, **93**, 125-134.

7. References

- Anderson, M.J. & Robinson, J. (2003) Generalized discriminant analysis based on distances. *Australian & New Zealand Journal of Statistics*, **45**, 301-318.
- Baine, M. (2001) Artificial reefs: a review of their design, application, management and performance. *Ocean & Coastal Management*, **44**, 241-259.
- Baine, M. & Side, J. (2003) Habitat modification and manipulation as a management tool. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **13**, 187-199.
- Bohnsack, J.A. (1989) Are high densities of fishes at artificial reefs the result of habitat limitation or behavioural preferences? *Bulletin of Marine Science*, **44**, 631-645.
- Bohnsack, J.A. & Sutherland, D.L. (1985) Artificial Reef Research - a Review with Recommendations for Future Priorities. *Bulletin of Marine Science*, **37**, 11-39.
- Bosc, E., Bricaud, A. & Antoine, D. (2004) Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochemical Cycles*, **18**.
- Brind'Amour, A., Rouyer, A. & Martin, J. (2009) Functional gains of including non-commercial epibenthic taxa in coastal beam trawl surveys: A note. *Continental Shelf Research*, **29**, 1189-1194.
- Bulleri, F. & Chapman, M.G. (2010) The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 26-35.
- Burke, L., Kura, Y., Kasem, K., Revenga, C., Spalding, M. & McAllister, D. (2001) Coastal Ecosystems., pp. 93. World Resources Institute, Washington DC
- Cadotte, M.W. (2011) The new diversity: management gains through insights into the functional diversity of communities. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1067-1069.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. (2001) *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth.
- Clarke, S., Wai-yin, A.L., Mak, Y.M., Kennish, R. & Haggan, N. (2002) Consultation with local fishers on the Hong Kong artificial reefs initiative. *ICES Journal of Marine Science*, **59**, S171-S177.
- Cole, J. (2005) Communication between terrestrial and marine ecologists: loud, sometimes abrasive, but healthy and occasionally useful. *Marine Ecology-Progress Series*, **304**, 272-274.
- Colwell, R.K. (2006) EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide), Version 8. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Curran, S., Kumar, A., Lutz, W. & Williams, M. (2002) Interactions between coastal and marine ecosystems and human population systems: Perspectives on how consumption mediates this interaction. *Ambio*, **31**, 264-268.

- Fernandez, T.V., D'Anna, G., Badalamenti, F. & Perez-Ruzafa, A. (2008) Habitat connectivity as a factor affecting fish assemblages in temperate reefs. *Aquatic Biology*, **1**, 239-248.
- Grossman, G.D., Jones, G.P. & Seaman, W.J. (1997) Do artificial reefs increase regional fish production? A review of existing data. *Fisheries*, **22**, 17-23.
- Guidetti, P. & Claudet, J. (2010) Comanagement Practices Enhance Fisheries in Marine Protected Areas. *Conservation Biology*, **24**, 312-318.
- Harmelin-Vivien, M., Harmelin, J.G., Chauvet, C., Duval, C., Galzin, R., Lejeune, P., Barnabe, G., Blanc, F., Chavalier, R., Duclerc, J. & Lasserre, G. (1985) Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons : problèmes et méthodes. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, **40**, 467-539.
- Harmelin, J.G. (1987) Structure and variability of the ichthyofauna in a Mediterranean protected rocky area (national park of Port-Cros, France). *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I*, **8**, 263-284.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**, 3-35.
- Hunter, W.R. & Sayer, M.D.J. (2009) The comparative effects of habitat complexity on faunal assemblages of northern temperate artificial and natural reefs. *Ices Journal of Marine Science*, **66**, 691-698.
- Jackson, J.B.C. (2008) Ecological extinction and evolution in the brave new ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 11458-11465.
- Koeck, B., Pastor, J., Larenie, L., Astruch, P., Saragoni, G., Jarraya, M. & Lenfant, P. (2011) Evaluation of impact of artificial reefs on artisanal fisheries: need for complementary approaches. *Brazilian Journal of Oceanography*, **59**, 1-11.
- Laliberte, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299-305.
- Leitao, F., Santos, M.N., Erzini, K. & Monteiro, C.C. (2008) The effect of predation on artificial reef juvenile demersal fish species. *Marine Biology*, **153**, 1233-1244.
- Lyashevskaya, O. & Farnsworth, K.D. (2012) How many dimensions of biodiversity do we need? *Ecological Indicators*, **18**, 485-492.
- Micheli, F. & Halpern, B.S. (2005) Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, **8**, 391-400.
- Naeem, S. (2002) Ecosystem consequences of biodiversity loss: The evolution of a paradigm. *Ecology*, **83**, 1537-1552.
- Pickering, H. (2000) Legal framework governing artificial reefs in the European Union. *Artificial Reefs in European Seas*, 469-487.

- Polovina, J.J. (1989) Artificial Reefs - Nothing More Than Benthic Fish Aggregators. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, **30**, 37-39.
- R (2012) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Relini, G., Relini, M., Torchia, G. & Palandri, G. (2002) Ten years of censuses of fish fauna on the Loano artificial reef. *ICES J. Mar. Sci.*, **59**, S132-137.
- Ryan, M.R., Killen, S.S., Gregory, R.S. & Snelgrove, P.V.R. (2012) Predators and distance between habitat patches modify gap crossing behaviour of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*, L. 1758). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **422–423**, 81-87.
- Santos, L.N., Garcia-Berthou, E., Agostinho, A.A. & Latini, J.D. (2011) Fish colonization of artificial reefs in a large Neotropical reservoir: material type and successional changes. *Ecological Applications*, **21**, 251-262.
- Seaman Jr., W. & Jensen, A.C. (2000) Purposes and practices of artificial reef evaluation. *Artificial reef evaluation: With application to natural marine habitats*, pp. 1-20. CRC Marine Science Series, CRC Press LLC, Boca Raton, FL, USA.
- Tilman, D. (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 10854-10861.
- Tittensor, D.P., Micheli, F., Nystrom, M. & Worm, B. (2007) Human impacts on the species-area relationship reef fish assemblages. *Ecology Letters*, **10**, 760-772.
- UNEP (2006) Marine and Coastal Ecosystems & Human Well-being: A synthesis report based on the findings of the Millenium Ecosystem Assessment., pp. 76. UNEP.
- Villegger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**, 2290-2301.
- Vinagre, C., Santos, F.D., Cabral, H. & Costa, M.J. (2011) Impact of climate warming upon the fish assemblages of the Portuguese coast under different scenarios. *Regional Environmental Change*, **11**, 779-789.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, **277**, 494-499.
- Wamukota, A.W., Cinner, J.E. & McClanahan, T.R. (2012) Co-management of coral reef fisheries: A critical evaluation of the literature. *Marine Policy*, **36**, 481-488.
- Wilding, T.A. (2006) The benthic impacts of the Loch Linnhe Artificial Reef. *Hydrobiologia*, **555**, 345-353.
- Willis, S.C., Winemiller, K.O. & Lopez-Fernandez, H. (2005) Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia*, **142**, 284-295.

Willis, T.J. (2001) Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *Journal of Fish Biology*, **59**, 1408-1411.

Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J. & Watson, R. (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, **314**, 787-790.

CHAPITRE 3 : Évaluation de l'effet des récifs artificiels sur la pêche artisanale



1. Synthèse / Abstract

SYNTHÈSE

Dans un contexte général de déclin des stocks de poissons du à la surpêche et au changement global, il apparaît crucial de mettre en place une gestion durable en trouvant un équilibre entre les objectifs de conservation et d'exploitation des ressources naturelles. En combinaison avec la mise en place de quotas de pêche, d'aires marines protégées ou de réserves halieutiques, les récifs artificiels sont aujourd'hui de plus en plus employés comme un outil de gestion des ressources halieutiques. Afin d'évaluer l'efficacité des RA de Leucate – Le Barcarès, différentes méthodes complémentaires ont été mises en place : (i) des comptages visuels en plongée, (ii) des suivis des débarquements de pêche et (iii) des marquages externes d'identification sur une espèce caractéristique des récifs artificiels étudiés. Les comptages en plongée ont montré une plus grande richesse spécifique et de plus fortes densités sur les récifs artificiels que sur le site rocheux naturel. En revanche, l'abondance, la biomasse et les débarquements par unité d'efforts issus du suivi des débarquements n'étaient pas significativement différentes entre les zones autour des récifs artificiels et les autres zones de pêches artisanales de la côte catalane française. L'expérience de marquage externe sur le sar commun (*Diplodus sargus*) a montré des déplacements importants entre récifs artificiels et la Côte Vermeille, rocheuse, au sud, souligne l'importance de considérer la connectivité fonctionnelle des populations de poissons pour l'évaluation de l'aire d'influence des récifs artificiels. La présente étude fait ressortir l'intérêt de combiner des méthodes différentes pour l'évaluation des effets direct et indirect de l'implantation de récifs artificiels sur les pêcheries artisanales.

ABSTRACT

In a general context of fisheries decline due to overfishing and to other phenomena such as climate change, it appears to be crucial to implement a sustainable management of natural resources by finding a balance between conservation and exploitation purposes. Artificial reefs (ARs) have recently become one of the existing management tools, often in combination with fishing quotas or marine protected areas. To evaluate the effectiveness of the studied ARs, different methods have been used: (i) visual census by SCUBA diving (AR scale), (ii) fisheries landings survey (local scale) and (iii) external fish tagging (regional scale). Underwater visual census (UVC) showed a significantly higher species richness and density in ARs than in the control site. Abundance, biomass and LPUE data (Landings Per Unit Effort) issued from artisanal fisheries landings survey were not significantly different around the AR system from other fishing grounds of the French Catalan coast. The tagging experiments on *Diplodus sargus* suggested that the connectivity of demersal fish populations must be taken into account to evaluate the influence area of ARs and thus their indirect impacts on artisanal fisheries. The present study highlights the interest of combining methods covering different spatial scales in order to evaluate direct and indirect impacts of ARs on artisanal fisheries. Methods for the evaluation of AR efficiency are discussed.

2. Introduction

In a general context of the decline of fisheries due to overfishing (LAUCK et al., 1998; CASTILLA, 2000; AGARDY, 2003; PAULY; WATSON, 2003) and to other phenomena such as climate change, it is crucial that the sustainable management of natural resources by finding a balance between conservation and exploitation should be implemented. In the Mediterranean Sea, artisanal fisheries have been particularly impacted by the decline of fish stocks (LLEONART; MAYNOU, 2003; COLLOCA et al., 2004) as a result of the high fishing pressure and the increase in the price of petrol over the past decade. Different management tools such as fishing quotas (PAULY, 2009), marine protected areas (HARMELIN, 2000; CLAUDET; PELLETIER, 2004; ASHWORTH; ORMOND, 2005; CLAUDET et al., 2006) and, more recently, artificial reefs (BAINE; SIDE, 2003) have already come into use.

Although the principle of attracting fish with different immersed objects has been known since the 18th century (MEIER et al., 1989), artificial reefs (AR) have only truly been used as a management tool since 1980. Today, ARs are used to increase local fish production (BOHNSACK et al., 1994; RELINI et al., 1994; GROSSMAN et al., 1997; PICKERING; WHITMARSH, 1997; RAMOS et al., 2006) but also to mitigate the impact of wastewaters (ANTSULEVICH, 1994; LEIHONEN et al., 1996) and aquaculture (ANGEL et al., 2005; GAO et al., 2008) and to restore damaged habitats (CLARK; EDWARDS, 1994; PICKERING et al., 1998; REED et al., 2006). Numerous studies have since focused on the evaluation of the efficiency of ARs as management tools of local resources, using different methodological approaches. Most of these studies have used scientific fishing surveys to

define the potential impact of ARs on artisanal fishery catches (SANTOS; MONTEIRO, 2007), or direct visual censuses by SCUBA diving (LEITAO et al., 2009).

In France, the first large-scale AR deployment project was initiated along the Mediterranean coast by the authorities in 1985. Due to swell and the silting up of the artificial structures on the French Atlantic coast, most of the ARs deployed in France are currently located along the Mediterranean coast, in the Gulf of Lions (BARNABÉ et al., 2000). Important AR projects have been undertaken since 2000 (at the 'Prado' in the bay of Marseille and further west along the 'Côte Bleue') with two major goals: conservation of fish stocks and boosting of the artisanal fisheries catch. The AR system studied was created in 2004, in line with this new policy pursued by the Ceperlmar, the regional organisation of Languedoc-Roussillon (south-west French Mediterranean region), responsible for the sustainable management of resources and the maintenance of local artisanal fisheries. A five-year study of these reefs was initiated one year after the immersion of the AR sets.

The main aim of this study was to evaluate the effect of a recently deployed AR system on fish community structure and to observe how this pattern is reflected in artisanal fishery catches. The underwater visual census (UVC) was adopted to provide information concerning fish assemblages and a fisheries landing survey was undertaken to test the direct influence of the AR system on artisanal fisheries. The landings per unit effort (LPUE) were analysed for different locations depending on the substratum type and provided a variability analysis of catches on a local scale. A visual tagging experiment of a target species (*Diplodus sargus*) was used to provide insight into the relationship between AR habitats and the natural ecosystem.

3. Material and Methods

3.1. Study Site and Artificial Reef System

The present study focuses on an artificial exploitation reef system located along the French Catalan coast, in the NW Mediterranean Sea (Figure 3-36A). This AR system is located along a spatially heterogeneous coastline, representing the natural and artificial fragmentation of marine ecosystems. The sandy Catalan coast is bordered in the north by Cape Leucate, in the south by the rocky Vermeille coast and is dotted with isolated natural rocky reefs and artificial structures such as the AR system studied. This AR system was installed in 2004, off the coast between Leucate and Le Barcarès, on a sandy substrate and is composed of 6 reef groups referred to as "villages". These villages run parallel to the coastline along the 15 and 30 m isobaths (Figure 3-36B) and consist of 28 sets of concrete reefs each. Reefs sets are placed 50 m apart, with a village occupying a total area of 120 000 m² (400 m long × 300 m wide). Three different structures are used: culvert reefs, box culvert reefs and chaotic clusters, distributed in the "villages" according to the scheme represented in Figure 3-36C. This study was carried out on four chaotic cluster reefs in each of two of these "villages", Z3 (17.5 m deep) and Z5 (18 m deep). A natural rocky reef, located 8 km north of Z3 and 11 km north of Z5, was selected as control site.

3.2. Data Sampling and Analysis

UVC. The number of individuals per fish and invertebrate species was recorded at ARs and control sites by a SCUBA visual census in spring 2007. To avoid bias due to the high relative abundance of fish species belonging to the Blennidae and Gobidae genera, these

species were excluded from analyses. Visual censuses were performed along a 40 m by 2 m (80 m²) transect (HARMELIN-VIVIEN et al., 1985) in four zones with similar depth to the AR systems, selected randomly at the control site. The visual census method was adapted to the specific design of the AR structures, with a complete inventory of each reef set (84 m²) performed by one diver. The fish count was performed in three steps, in order to observe species of different mobility. Species were recorded in the following order: (1) highly mobile fish species, (2) species near the reef and (3) species inside reef cavities. Density data (individuals per m²) were used in analyses to compare UVC counts between AR and control sites. Prior to data analysis, species richness and densities were log-transformed to reduce the weighting of abundant species and increase that of rarer species. Fish assemblage structure of the different locations was compared by a similarity analysis using the PRIMER software package (CLARKE; WARWICK, 2001). The Bray-Curtis similarity matrix was used to generate a hierarchical cluster analysis. The major fish species contributing to dissimilarities among locations were identified by a similarity percentage analysis (SIMPER). A one-way ANOVA followed by a *post-hoc* Tukey test was performed on richness and densities to test the differences among locations (*significance threshold*: $p < 0.05$).

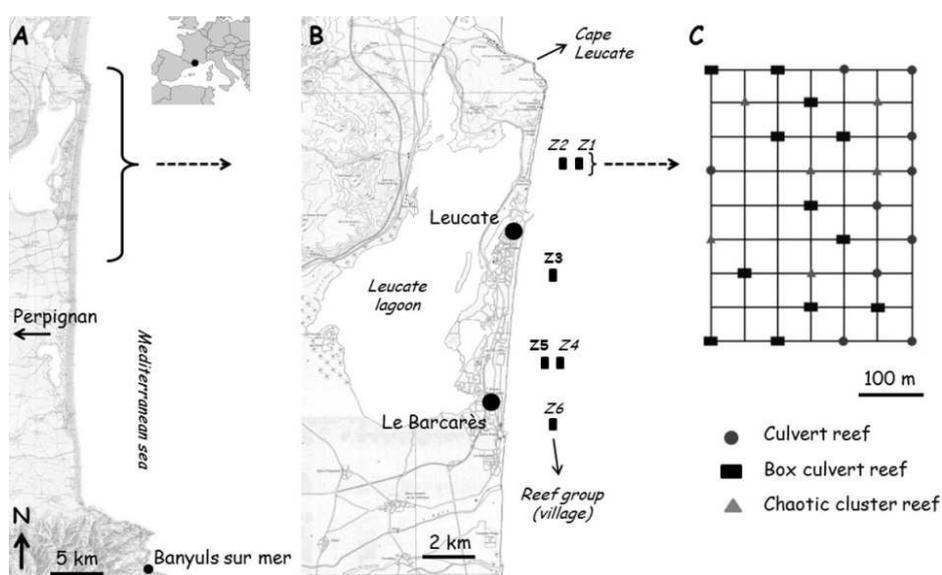


Figure 3-36. Study site and location (A), position of the 6 reef groups which constitute the studied AR system (B) and scheme of the positioning of the reef sets in an AR village (C).

LPUE. A survey of artisanal fisheries landings along the French Catalan coast (between Leucate and Port-Vendres) was undertaken in spring 2007 (April to June). During this survey, gear type, fishing location, species richness, abundance and weight were recorded. Biomass, fishing effort and LPUE (Landings Per Unit Effort) were calculated for nine different identified spatial areas. These nine areas were distinguished according to substrate type and relative position (Tableau 3-11). With the GPS position of gear deployment location, the biomass and LPUE data were geo-referenced on a map of the study site and analysed with a geographical information system (GIS). Average abundances, biomasses (kg) and LPUE ($\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$) of the nine fishing locations were calculated and compared by separating the two principal gear types, gillnets and trammel nets.

Tableau 3-11. Definition of the nine fishing locations according to substrate type and relative position.

Fishing locations	Substrate type
CL - Cap Leucate	rocky substrate – Mediterranean coralligenous assemblage
AR - AR system	artificial hard substrate
IR - Isolated rocky reefs	rocky substrate
LL - Leucate lagoon	sandy to muddy substrate
NS - Northern sandy coastal area	sandy to muddy substrate
CS - Central sandy coastal area	sandy to muddy substrate
SS – Southern sandy coastal area	sandy to muddy substrate
OS – Offshore (beyond 3 miles from the coast)	sandy to muddy substrate
RC - Rocky coast ('Vermeille' coast)	rocky substrate– Mediterranean coralligenous assemblage

Tagging. A visual tagging experiment was carried out in summer 2006 on 54 individuals of white seabream (*Diplodus sargus*) associated with the ARs. Fish were captured at night by divers using landing nets and were externally tagged with T-bar anchor tags (FD-68BC, Floy Tag[®]) below the dorsal fin. Some recapture data were obtained by professional and recreational fishermen's tag returns but mostly through regular recapture dives. The capture and recapture locations of tagged fishes were identified on a GIS map of the study site in order to obtain the displacement distance and the number of days between recaptures was calculated.

4. Results

UVC. We identified 29 commercial fish and 6 commercial invertebrate species during the SCUBA visual census at the three study sites. The species recorded at each site are listed in Tableau 3-12. The hierarchical cluster analysis showed a distinct separation between the species assemblage structure of the control site and the AR sites (Z3 and Z5), with less than 10% similarity (Figure 3-37). However, no significant difference was detected between the two AR sites. A one-way ANOVA on species richness and density showed a significant difference between locations, with p-values of 0.032 and 0.000 respectively (Tableau 3-13). Density at the control location was significantly lower than that in both AR villages (p-value = 0.000). Villages Z3 and Z5 had mean densities of 1.28 ind m⁻² and 2.12 ind m⁻² respectively, more than 10-fold lower than the density at the control location (Tableau 3-13). Species richness was only significantly higher in Z3 than at the control location (p-value = 0.036). No significant differences in species richness were observed between AR villages Z3 and Z5 (p-value = 0.614; Tableau 3-14A; Tableau 3-14B). The dissimilarity percentages and the list of the most important species contributing to differences between locations are summarised in Tableau 3-15. The dissimilarity percentage between the control location and the two AR locations reached 90 % for Z3 and 92% for Z5. Between Z3 and Z5 the dissimilarity percentage of the species assemblage reached 55%. The bogue *Boops boops* was the species contributing most to dissimilarity between assemblages, with a dissimilarity percentage exceeding 22% for all locations. Common two-banded and white seabreams also contributed greatly to the dissimilarity percentage among locations (Tableau 3-15).

Tableau 3-12. Presence (+) or absence (-) of fish and invertebrate species at each location. C: control location; Z3: central artificial reef village; Z5: southern artificial reef village. AR corresponds to both artificial villages, Z3 and Z5 pooled together.

	C	Z3	Z5	AR
<i>Atherina sp.</i>	-	+	-	+
<i>Boops boops</i>	-	+	+	+
<i>Chromis chromis</i>	+	+	-	+
<i>Conger conger</i>	+	+	+	+
<i>Coris julis</i>	+	-	-	-
<i>Ctenolabrus rupestris</i>	+	+	+	+
<i>Dicentrarchus labrax</i>	-	+	+	+
<i>Diplodus annularis</i>	-	+	+	+
<i>Diplodus puntazzo</i>	+	-	-	-
<i>Diplodus sargus</i>	+	+	+	+
<i>Diplodus vulgaris</i>	+	+	+	+
<i>Mullus surmuletus</i>	+	+	+	+
<i>Oblada melanura</i>	+	+	+	+
<i>Pagellus acarne</i>	-	+	+	+
<i>Phycis phycis</i>	-	+	+	+
<i>Pomadasys incisus</i>	-	+	+	+
<i>Sarpa salpa</i>	-	+	-	+
<i>Sciaena umbra</i>	-	-	+	+
<i>Scorpaena notata</i>	-	+	+	+
<i>Scorpaena porcus</i>	+	+	+	+
<i>Serranus cabrilla</i>	+	+	+	+
<i>Serranus hepatus</i>	+	-	-	-
<i>Sparus aurata</i>	-	+	-	+
<i>Spicara maena</i>	-	+	-	+
<i>Spicara smaris</i>	-	-	+	+
<i>SpondylIOSoma cantharus</i>	-	+	+	+
<i>Symphodus tinca</i>	+	-	-	-
<i>Trachurus sp.</i>	-	+	+	+
<i>Trisopterus sp.</i>	-	+	+	+
<i>Galathea squamifera</i>	-	-	+	+
<i>Octopus vulgaris</i>	-	+	+	+
<i>Palaemon serratus</i>	-	-	+	+
<i>Palinurus elephas</i>	-	+	+	+
<i>Portunus puber</i>	-	+	+	+
<i>Stenopus spinosus</i>	-	+	-	+

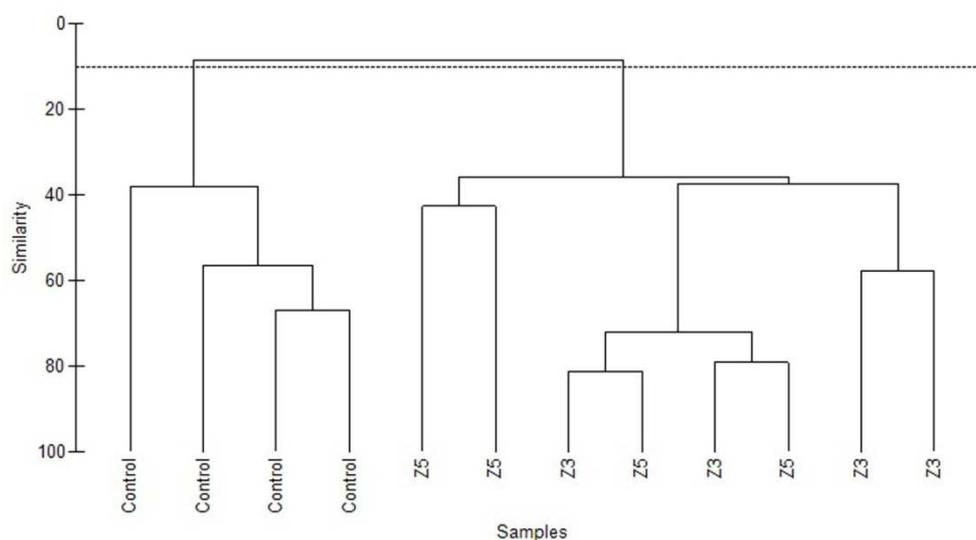


Figure 3-37. Hierarchical cluster analysis (group average) of all samples for the three different locations: control site, Z3 and Z5.

Tableau 3-13. Mean value and standard error of abundance, species richness and density (ind.m²) for control site, Z3 and Z5.

	Abundance		Richness		Density (ind m ²)	
	mean value	SE	mean value	SE	mean value	SE
control	24.25	3.69	5.75	0.46	0.1212	0.0184
Z3	178.50	34.34	13.25	0.25	2.1250	0.4088
Z5	147.80	33.85	12.75	1.797	1.2827	0.1663

Tableau 3-14. One-way ANOVA and post-hoc Tukey test comparing species richness and density between control location (C) and both AR systems Z3 and Z5. Significance levels: *p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001; ns: not significant (p > 0.05).

	Richness		Density	
	F	P	F	P
Among locations	5.143	0.032 *	26.521	0.000 ***
Pairwise tests				
C vs Z3		0.036 *		0.000 ***
C vs Z5		0.080 ns		0.001 ***
Z3 vs Z5		0.867 ns		0.614 ns

Tableau 3-15. SIMPER analysis comparing the species assemblages of the three different locations: control (C), Z3 and Z5. Dissimilarity percentages between locations and the contribution of each species to dissimilarities are reported in the first column.

	Dissimilarity (%)
C vs Z3	92.91
<i>Boops boops</i>	21.90
<i>Diplodus sargus</i>	16.99
<i>Pomadasys incisus</i>	14.73
<i>Diplodus vulgaris</i>	7.29
<i>Mullus surmuletus</i>	6.95
<i>Dicentrarchus labrax</i>	6.75
C vs Z5	90.00
<i>Boops boops</i>	24.24
<i>Diplodus sargus</i>	13.27
<i>Trachurus sp.</i>	8.47
<i>Diplodus annularis</i>	7.84
<i>Mullus surmuletus</i>	7.63
<i>Serranus cabrilla</i>	7.07
<i>Conger conger</i>	5.97
<i>Diplodus vulgaris</i>	4.44
Z3 vs Z5	54.62
<i>Boops boops</i>	23.81
<i>Diplodus vulgaris</i>	12.20
<i>Diplodus sargus</i>	8.34
<i>Trachurus sp.</i>	7.71
<i>Mullus surmuletus</i>	7.53
<i>Pomadasys incisus</i>	7.07
<i>Dicentrarchus labrax</i>	6.04
<i>Diplodus annularis</i>	5.07

LPUE. During the fisheries landings survey in spring 2007, 90 species were identified including 9 invertebrate and 6 elasmobranchii species. Of the 35 species counted by UVC, all were present in artisanal fishery landings except the bastard grunt *Pomadasys incisus*, the black squat lobster *Galathea squamifera* and the two shrimp species *Palaemon serratus* (common prawn) and *Stenopus spinosus* (Mediterranean boxer shrimp). The distribution of abundance, biomass and LPUE data for the different fishing locations is shown, respectively, in Figure 3-38A, B and C. The results of one-way ANOVAs on abundance, biomass and LPUE among the different fishing locations for trammel net and gillnet catches are summarised in Tableau 3-16. The one-way ANOVA and the post-hoc Tukey analyses revealed no significant differences between locations, regardless of the type of gear used.

Tagging. Of the 54 white seabreams tagged on the ARs, 5 individuals were recaptured (Tableau 3-17), representing a recapture rate of 9%. Three were found by divers on different chaotic cluster reefs from those where they were captured, 5 and 20 days after capture (Tableau 3-17). The two other fish were recaptured by fishermen. One moved toward the Leucate channel of the Leucate lagoon (Figure 3-39) and the other moved 20 km north to Port La Nouvelle (Figure 3-39, Tableau 3-17).

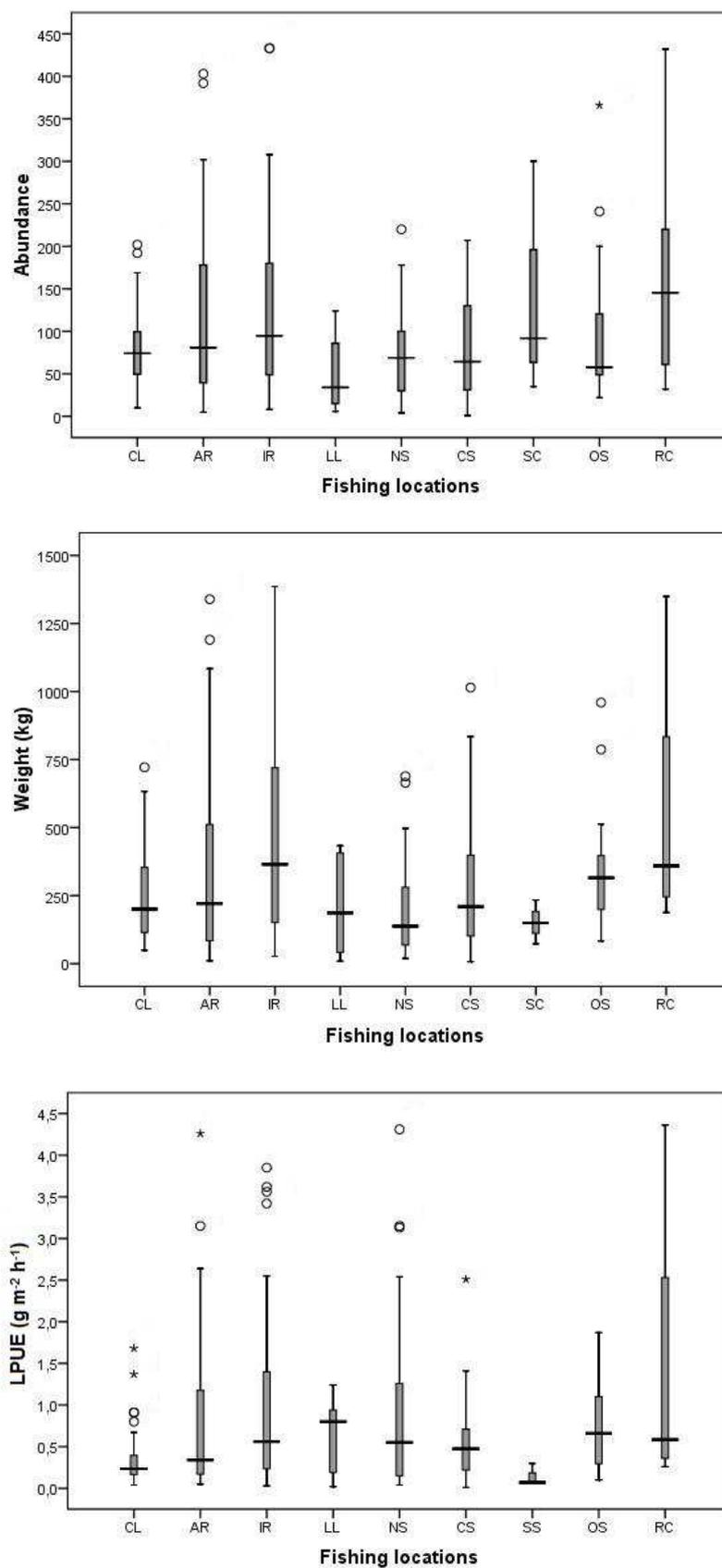


Figure 3-38.Box-plot representing the median, quartiles and extreme values of abundance, biomass (kg) and LPUE (g m⁻² h⁻¹) data for the nine different fishing locations.

Tableau 3-16. One-way ANOVA comparing abundance, biomass and LPUE among the 9 different fishing locations for trammel net and gillnet catches. Significance levels: ns: not significant ($p > 0.05$).

	Abundance		ns	Biomass (g)		ns	LPUE ($\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$)		ns
	F	P		F	P		F	P	
Trammel net	1.494	0.189	ns	1.210	0.309	ns	1.365	0.238	ns
Gillnet	0.629	0.752	ns	1.898	0.067	ns	1.610	0.129	ns

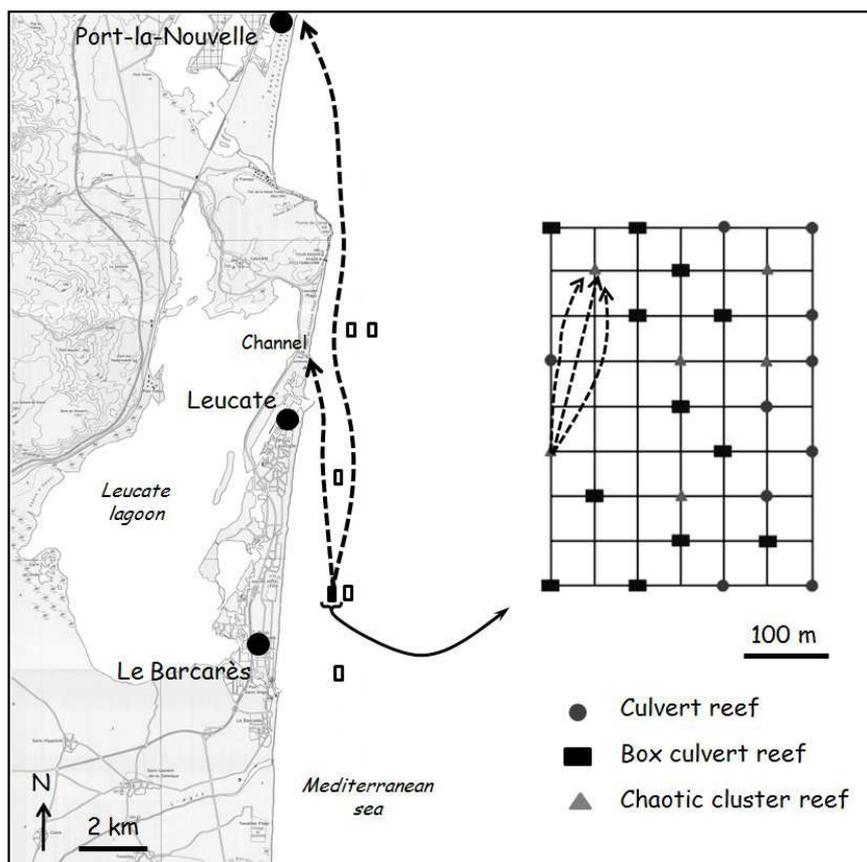


Figure 3-39. Movements of the recaptured tagged white seabreams (dotted line) outside of the AR villages and inside the village between reef sets.

Tableau 3-17. Recaptured white seabreams which were tagged on the ARs of Leucate and Le Barcarès.

Recapture location	Tagging date	Recapture date	Capture depth (m)	Recapture depth (m)	Distance (km)	Time (day)	Size (mm)	Recapture method
AR	31/08/2010	19/09/2010	17	17	0,2	20	385	Diving
AR	31/08/2010	04/09/2010	17	17	0,2	5	350	Diving
AR	31/08/2010	04/09/2010	17	17	0,2	5	208	Diving
Leucate channel	04/09/2010	14/09/2010	17	2	6,7	11	210	Long-line
Port La Nouvelle	19/09/2010	03/10/2010	17	2	20	15	220	Gillnet

5. Discussion

As observed in many AR studies (ALEVIZON; GORHAM, 1989; FABI; FIORENTINI, 1994; GROSSMAN et al., 1997; FABI et al., 2004; ARENA et al., 2007; SANTOS; MONTEIRO, 2007; DUPONT, 2008), the fish assemblages associated with the AR structures studied were significantly different from those associated with the control site, especially regarding the increased fish densities on ARs compared with those of the control site. The comparison between AR villages Z3 and Z5, located at a similar depth but at different distances from the control location, provides evidence that the distance to the closest natural rocky reef (control location) is not a factor influencing fish assemblages (richness and density). Under a purely attraction hypothesis of fish from natural rocky reefs to the artificial reefs, one would probably have seen an abundance gradient according to distance from the control location. The ARs of Leucate and Le Barcarès were thus probably not attracting fish away from the control location at Cape Leucate.

Out of the 35 invertebrate and fish species recorded during UVC, only 13 were present at the control site. None of the invertebrate species identified by the census were seen at the control location. However, the dissimilarity analysis of the species assemblages of the different sites showed that the species contributing most to dissimilarity were those present at all locations but in different proportions. Excluding the bogue *Boops boops*, whose high contribution to the dissimilarity percentage of the community assemblage was due to its gregarious behaviour and is not necessarily linked to the substrate type, the species contributing most to dissimilarity between locations is the white seabream *Diplodus sargus sargus* followed by the common two-banded seabream *Diplodus vulgaris*. The low abundance of common two-banded and white seabreams at the control location explains the important

contribution of these species to the dissimilarity of species assemblages between control and AR locations. According to the FAO statistics (FAO, 2004), the white and the common two-banded seabream are two of the most commercially important species in southern Europe's fisheries.

This UVC study provides evidence that the AR studied is colonised by fish and invertebrates of greater or lesser commercial value. The high abundances of some demersal fish species on the ARs compared to those at Cape Leucate explain the differences in the community structure between the artificial and natural hard bottoms. As in many studies (CHARBONNEL et al., 2002; SHERMAN et al., 2002; BROTTTO et al., 2006; GROBER-DUNSMORE et al., 2008; LAN et al., 2008), higher fish densities can be related to the higher structural complexity of the habitat, providing better shelter (EKLUND, 1997). The high fish abundance and the high contribution of commercially valuable fish species (sparids) on the ARs of Leucate and Le Barcarès highlight the potential role of these artificial structures for fisheries enhancement.

During the fisheries landing survey of spring 2007, 90 species were recorded, out of the 300 fish, crustacean and mollusc species identified in the Gulf of Lions (ALDEBERT, 1997). Despite the small sampling area and the selectivity of fishing gear, nearly a third of the species richness of the Gulf of Lions was sampled by the artisanal fishing survey. The Mediterranean fisheries, except for large pelagics, are characterised by fragmented fleets with a large number of landing points and multispecies catches (LLEONART; MAYNOU, 2003), explaining in part the high species richness observed in our study. Furthermore, the area studied is a highly heterogeneous environment, composed of a rocky coast in the north, partly

surrounded by *Posidonia oceanica* seagrass meadows and a sandy coast in the south, interspersed with artificial and natural hard bottoms. This mosaic of substrates could probably play a role in the high species richness observed in the study area (GRATWICKE; SPEIGHT, 2005). All but four species sampled by UVC were also identified in the fisheries landings. The four species observed only by UVC are rare species, including the bastard grunt *Pomadasys incisus* (PASTOR et al., 2008) and small crustaceans such as the Mediterranean boxer shrimp, *Stenopus spinosus*, and the black squat lobster, *Galathea squamifera*, mostly living in cavities, all of low commercial value and thus not targeted by fishing gear. Contrary to what might have been expected from the UVC results, the analyses of the fisheries data show no significant differences between catches made around the ARs and those from other fishing locations.

The underwater visual census method (UVC) is mostly used in AR research to describe the community structure associated with artificial vs. natural habitats (BAYLE-SEMPERE et al., 1994; BOMBACE et al., 1994; COLL et al., 1998; SEAMAN JR.; JENSEN, 2000; CHOU et al., 2002; ZALMON et al., 2002; ARENA et al., 2007; DUPONT, 2008). In fact, this method provides an insight into the fish community directly associated with the artificial or natural hard bottoms, by the sampling of demersal and benthic species which are not necessarily available to fishing gear. As a complement to the UVC method, the LPUE data provide information on the direct effects of fish community structure on fishing yield, with a greater selectivity for pelagic and demersal species from homogeneous grounds (GODOY et al., 2002; ZALMON et al., 2002). The differences in the results of the LPUE and the UVC surveys demonstrate the need for insight into both the fish population dynamic and the fisheries dynamic, for the better understanding and management of the resources.

The absence of significant differences between catches off Cape Leucate and in the AR system could be due to the patchy distribution of reef sets and the high structural reef complexity. The most commonly used types of fishing gear in the study zone are gillnets and trammel nets, which cannot be used close to rocky bottoms and especially not on high relief bottoms. For this reason most nets are deployed at least at 200 m from the hard bottom structures. A study by Alevizon & Gorham (1989) showed an increase in local resident reef fishes associated with ARs but no effect on fishes dwelling in nearby non-reef habitats which would have been more available to net gear. Unpublished scientific fishing surveys performed using two different kinds of fishing gear, long-line and nets, showed differences in the catchability of seabreams close to the ARs studied. Long-lines seem to be much more efficient fishing gear on the ARs of Leucate and Le Barcarès. As indicated by Leitao et al. (2009) for the Algarve, long-line fishing has been widely abandoned by local artisanal fishermen on the French Catalan coast, in favour of easy to operate net gear.

Despite the reward offered for the capture of tagged white seabreams, only two fish were returned by fishermen. A study by Abecasis et al. (2009) with capture-mark-recapture experiments on white and two-banded seabream showed similar difficulties with the return by fishermen, with a recapture rate between 3 and 4 %. Although it may be time consuming, regular recapture dives at strategic sites seem to be a good alternative for the recapture of tagged seabreams and in order to avoid the loss of information on these individuals. Despite the few recaptures, the tagging experiment indicated the connectivity between artificial reef sets within the same "village" as well as between the AR and habitats outside this area. The displacement of one of the recaptured seabreams to the Leucate channel, could show the potential role of the adjoining lagoon as a feeding habitat (KJERFVE, 1994; MACI; BASSET, 2009). Since the white seabream is one of the species contributing most to

differences in fish density between the control location and the AR system, this preliminary study emphasizes the necessity of considering the life-history connectivity of fish populations and their habitat usage in order to better understand the role of these artificial structures in fish habitats and the processes driving the increase of fish abundance close to ARs. According to Sheaves (2009) 'life-history connectivity' is the sum of all migrations and dispersals among multiple habitats necessary to the fulfilment of the fish's life cycle, such as spawning migrations, dispersal of eggs and larvae, migrations to join the adult population or feeding migrations and migrations to refuge habitats. Recent advances in tagging with electronic devices limit the difficulties of studying the spatial dynamics of highly mobile reef-fishes, as shown for the common two-banded and white seabream by Abecasis et al. (2009). Further research on habitat use and displacement patterns of white seabreams would thus be required to better understand the role of ARs in the habitat of coastal fishes and to find an adequate way to evaluate the indirect impact of ARs on fish production.

As an overall conclusion, we may say that the AR system of Leucate and Le Barcarès is efficient for fish aggregation, including that of commercially valuable species. However, fishing yield is not enhanced by the proximity of the ARs as compared to that of other fishing locations. This preliminary study highlights the importance of using complementary approaches to evaluate the impact of ARs on artisanal fisheries. The results of the tagging experiment of white seabreams show the importance of considering the 'life-history connectivity' of fish populations to evaluate the area of influence of these reefs and to study the impact of ARs on artisanal fisheries.

6. References

- ABECASIS, D.;BENTES, L.;ERZINI, K. Home range, residency and movements of *Diplodus sargus* and *Diplodus vulgaris* in a coastal lagoon: Connectivity between nursery and adult habitats. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, v. 85, n. 4, p. 525-529, 2009.
- AGARDY, T. An environmentalist's perspective on responsible fisheries: the need for holistic approaches. Rome and Wallingford: FAO and CAB International, 2003, in: *Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem*, p. 65-85
- ALDEBERT, Y. Demersal resources of the Gulf of Lions (NW Mediterranean). Impact of exploitation on fish diversity. *Vie Et Milieu-Life and Environment*, v. 47, n. 4, p. 275-284, 1997.
- ALEVIZON, W. S.;GORHAM, J. C. Effects of Artificial Reef Deployment on Nearby Resident Fishes. *Bulletin of Marine Science*, v. 44, n. 2, p. 646-661, 1989.
- ANGEL, D. L.;KATZ, T.;EDEN, N.;SPANIER, E.;BLACK, K. D. Damage control in the coastal zone: Improving water quality by harvesting aquaculture-derived nutrients. Netherlands: Springer, 2005, in: *Strategic Management of Marine Ecosystems*, p. 77-87
- ANTSULEVICH, A. E. Artificial Reefs Project for Improvement of Water Quality and Environmental Enhancement of Neva Bay (St.-Petersburg County Region). *Bulletin of Marine Science*, v. 55, n. 2-3, p. 1189-1192, 1994.
- ARENA, P. T.;JORDAN, L. K. B.;SPIELER, R. E. Fish assemblages on sunken vessels and natural reefs in southeast Florida, USA. *Hydrobiologia*, v. 580, n. 1, p. 157-171, 2007.
- ASHWORTH, J. S.;ORMOND, R. F. G. Effects of fishing pressure and trophic group on abundance and spillover across boundaries of a no-take zone. *Biological Conservation*, v. 121, n. 3, p. 333-344, 2005.
- BAINE, M.;SIDE, J. Habitat modification and manipulation as a management tool. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, v. 13, n. 2, p. 187-199, 2003.
- BARNABÉ, G.;CHARBONNEL, E.;MARINARO, J.-Y.;ODY, D.;FRANCOUR, P. Artificial reefs in France: analysis, assessments and prospects. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2000, in: *Artificial reefs in European seas*, p. 167-184
- BAYLE-SEMPERE, J. T.;RAMOS-ESPLA, A. A.;CHARTON, J. A. G. Intra-annual Variability of an Artificial Reef Fish Assemblage in the Marine Reserve of Tabarca (Alicante, Spain, Sw Mediterranean). *Bulletin of Marine Science*, v. 55, n. 2-3, p. 824-835, 1994.

- BOHNSACK, J. A.;HARPER, D. E.;MCCLELLAN, D. B.;HULSBECK, M. Effects of Reef Size on Colonization and Assemblage Structure of Fishes at Artificial Reefs Off Southeastern Florida, U.S.A. *Bulletin of Marine Science*, v. 55, n. 2-3, p. 796-823, 1994.
- BOMBACE, G.;FABI, G.;FIORENTINI, L.;SPERANZA, S. Analysis of the Efficacy of Artificial Reefs Located in Five Different Areas of the Adriatic Sea. *Bulletin of Marine Science*, v. 55, n. 2-3, p. 559-580, 1994.
- BROTTO, D. S.;KROHLING, W.;BRUM, S.;ZALMON, I. R. Usage patterns of an artificial reef by the fish community on the northern coast of Rio de Janeiro - Brazil. *Journal of Coastal Research*, v. 3, n. 39, p. 1276-1280, 2006.
- CASTILLA, J. C. Roles of experimental marine ecology in coastal management and conservation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 250, n. 1-2, p. 3-21, 2000.
- CHARBONNEL, E.;SERRE, C.;RUITTON, S.;HARMELIN, J.-G.;JENSEN, A. Effects of increased habitat complexity on fish assemblages associated with large artificial reef units (French Mediterranean coast). *ICES Journal of Marine Science*, v. 59, n. suppl., p. 208-213, 2002.
- CHOU, W.-R.;TEW, K. S.;FANG, L.-S. Long-term monitoring of the demersal fish community in a steel-slag disposal area in the coastal waters of Kaohsiung, Taiwan. *ICES Journal of Marine Science*, v. 59, n. suppl., p. 238-242, 2002.
- CLARK, S.;EDWARDS, A. J. Use of Artificial Reef Structures to Rehabilitate Reef Flats Degraded by Coral Mining in the Maldives. *Bulletin of Marine Science*, v. 55, n. 2-3, p. 724-744, 1994.
- CLARKE, K. R.;WARWICK, R. M. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory, 2001.172 p.
- CLAUDET, J.;PELLETIER, D. Marine protected areas and artificial reefs: A review of the interactions between management and scientific studies. *Aquatic Living Resources*, v. 17, n. 2, p. 129-138, 2004.
- CLAUDET, J.;PELLETIER, D.;JOUVENEL, J. Y.;BACHET, F.;GALZIN, R. Assessing the effects of marine protected area (MPA) on a reef fish assemblage in a northwestern Mediterranean marine reserve: Identifying community-based indicators. *Biological Conservation*, v. 130, n. 3, p. 349-369, 2006.
- COLL, J.;MORANTA, J.;RENONES, O.;GARCIA-RUBIES, A.;MORENO, I. Influence of substrate and deployment time on fish assemblages on an artificial reef at Formentera Island (Balearic Islands, western Mediterranean). *Hydrobiologia*, v. 385, n. 1-3, p. 139-152, 1998.

- COLLOCA, F.;CRESPI, V.;CERASI, S.;COPPOLA, S. R. Structure and evolution of the artisanal fishery in a southern Italian coastal area. *Fisheries Research*, v. 69, n. 3, p. 359-369, 2004.
- DUPONT, J. M. Artificial Reefs as Restoration Tools: A Case Study on the West Florida Shelf. *Coastal Management*, v. 36, n. 5, p. 495-507, 2008.
- FABI, G.;FIORENTINI, L. Comparison Between an Artificial Reef and a Control Site in the Adriatic Sea: Analysis of Four Years of Monitoring. *Bulletin of Marine Science*, v. 55, n. 2-3, p. 538-558, 1994.
- FABI, G.;GRATI, F.;PULETTI, M.;SCARCELLA, G. Effects on fish community induced by installation of two gas platforms in the Adriatic Sea. *Marine Ecology-Progress Series*, v. 273, n. 1, p. 187-197, 2004.
- FAO State of World Fisheries and Aquaculture 2004. Rome: FAO, 2004.153 p.
- GAO, Q. F.;SHIN, P. K. S.;XU, W. Z.;CHEUNG, S. G. Amelioration of marine farming impact on the benthic environment using artificial reefs as biofilters. *Marine Pollution Bulletin*, v. 57, n. 6-12, p. 652-661, 2008.
- GODOY, E. A. S.;ALMEIDA, T. C. M.;ZALMON, I. R. Fish assemblages and environmental variables on an artificial reef north of Rio de Janeiro, Brazil. *ICES Journal of Marine Science*, v. 59, n. suppl., p. 138-143, 2002.
- GRATWICKE, B.;SPEIGHT, M. R. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology*, v. 66, n. 3, p. 650-667, 2005.
- GROBER-DUNSMORE, R.;FRAZER, T. K.;BEETS, J. P.;LINDBERG, W. J.;ZWICK, P.;FUNICELLI, N. A. Influence of landscape structure, on reef fish assemblages. *Landscape Ecology*, v. 23, n. suppl.1, p. 37-53, 2008.
- GROSSMAN, G. D.;JONES, G. P.;SEAMAN, W. J. Do artificial reefs increase regional fish production? A review of existing data. *Fisheries*, v. 22, n. 4, p. 17-23, 1997.
- HARMELIN-VIVIEN, M.;HARMELIN, J. G.;CHAUVET, C.;DUVAL, C.;GALZIN, R.;LEJEUNE, P.;BARNABE, G.;BLANC, F.;CHAVALIER, R.;DUCLERC, J.;LASSERRE, G. Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons : problèmes et méthodes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, v. 40, n. 4, p. 467-539, 1985.
- HARMELIN, J. G. Mediterranean marine protected areas: some prominent traits and promising trends. *Environmental Conservation*, v. 27, n. 2, p. 104-105, 2000.
- KJERFVE, B. *Coastal Lagoon Processes*. London: Elsevier, 1994.598 p.
- LAN, C. H.;LAN, K. T.;HSUI, C. Y. Application of fractals: create an artificial habitat with several small (SS) strategy in marine environment. *Ecological Engineering*, v. 32, n. 1, p. 44-51, 2008.

- LAUCK, T.;CLARK, C. W.;MANGEL, M.;MUNRO, G. R. Implementing the precautionary principle in fisheries management through marine reserves. *Ecological Applications*, v. 8, n. 1, p. 72-87, 1998.
- LEIHONEN, P.;HANNINEN, J.;CHOJNACKI, J.;VUORINEN, I. Some prospects of nutrients removal with artificial reefs. Southampton Oceanographic Center, Southampton, England, UK: Proceedings of the First European Artificial Reef Research Network Conference, 1996, p. 85-96
- LEITAO, F.;SANTOS, M. N.;ERZINI, K.;MONTEIRO, C. C. *Diplodus* spp. assemblages on artificial reefs: importance for near shore fisheries. *Fisheries Management and Ecology*, v. 16, n. 2, p. 88-99, 2009.
- LLEONART, J.;MAYNOU, F. Fish stock assessments in the Mediterranean: state of the art. *Scientia Marina*, v. 67, n. suppl.1, p. 37-49, 2003.
- MACI, S.;BASSET, A. Composition, structural characteristics and temporal patterns of fish assemblages in non-tidal Mediterranean lagoons: A case study. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, v. 83, n. 4, p. 602-612, 2009.
- MEIER, M. H.;BUCKLEY, R.;POLOVINA, J. J. A Debate on Responsible Artificial Reef Development. *Bulletin of Marine Science*, v. 44, n. 2, p. 1051-1057, 1989.
- PASTOR, J.;ASTRUCH, P.;PRATS, E.;DALIAS, N.;LENFANT, P. First scuba diving observations of *Pomadasys incisus* (Haemulidae) from the French Catalan coast. *Cybium*, v. 32, n. 2, p. 185-186, 2008.
- PAULY, D. Beyond duplicity and ignorance in global fisheries. *Scientia Marina*, v. 73, n. 2, p. 215-224, 2009.
- PAULY, D.;WATSON, R. Counting the last fish. *Scientific American*, v. 289, n. 1, p. 42-47, 2003.
- PICKERING, H.;WHITMARSH, D. Artificial reefs and fisheries exploitation: A review of the 'attraction versus production' debate, the influence of design and its significance for policy. *Fisheries Research*, v. 31, n. 1-2, p. 39-59, 1997.
- PICKERING, H.;WHITMARSH, D.;JENSEN, A. Artificial reefs as a tool to aid rehabilitation of coastal ecosystems: Investigating the potential. *Marine Pollution Bulletin*, v. 37, n. 8-12, p. 505-514, 1998.
- RAMOS, J.;SANTOS, M. N.;WHITMARSH, D.;MONTEIRO, C. C. Patterns of use in an artificial reef system: A case study in Portugal. *Bulletin of Marine Science*, v. 78, n. 1, p. 203-211, 2006.
- REED, D. C.;SCHROETER, S. C.;HUANG, D.;ANDERSON, T. W.;AMBROSE, R. F. Quantitative assessment of different artificial reef designs in mitigating losses to kelp forest fishes. *Bulletin of Marine Science*, v. 78, n. 1, p. 133-150, 2006.

- RELINI, M.;TORCHIA, G.;RELINI, G. Seasonal Variation of Fish Assemblages in the Loano Artificial Reef (Ligurian Sea Northwestern-Mediterranean). *Bulletin of Marine Science*, v. 55, n. p. 401-417, 1994.
- SANTOS, M. N.;MONTEIRO, C. C. A fourteen-year overview of the fish assemblages and yield of the two oldest Algarve artificial reefs (southern Portugal). *Hydrobiologia*, v. 580, n. 1, p. 225-231, 2007.
- SEAMAN JR., W.;JENSEN, A. C. Purposes and practices of artificial reef evaluation. Boca Raton, FL, USA: CRC Marine Science Series, CRC Press LLC, 2000, in: *Artificial reef evaluation: With application to natural marine habitats*, p. 1-20
- SHEAVES, M. Consequences of ecological connectivity: the coastal ecosystem mosaic. *Marine Ecology-Progress Series*, v. 391, n. p. 107-115, 2009.
- SHERMAN, R. L.;GILLIAM, D. S.;SPIELER, R. E. Artificial reef design: void space, complexity, and attractants. *ICES Journal of Marine Science*, v. 59, n. suppl., p. 196-200, 2002.
- ZALMON, I. R.;NOVELLI, R.;GOMES, M. P.;FARIA, V. V. Experimental results of an artificial reef program on the Brazilian coast north of Rio de Janeiro. *ICES Journal of Marine Science*, v. 59, n. suppl., p. 83-87, 2002.

CHAPITRE 4 : Dynamique spatio-temporelle du sar commun sur la côte catalane française sableuse



1. Synthèse / Abstract

SYNTHÈSE

Les récifs artificiels (RA) sont employés par les gestionnaires comme outil pour atténuer l'impact de la pêche sur les communautés de poissons côtières par la création de nouveaux habitats. Cependant, peu d'attention a été accordée à la comparaison du comportement de poissons sauvages habitant soit sur des récifs naturels soit sur des RA et les patrons spatio-temporels de déplacement de ces poissons restent inconnus. Dans ce travail, nous émettons l'hypothèse que les individus qui ont une préférence soit pour les récifs naturels, soit pour les RA peuvent présenter une utilisation différente de l'habitat, ce qui pourrait avoir d'importantes conséquences sur la dynamique des populations (i.e. sur les traits d'histoire de vie, la mortalité ou le succès reproductif). Pour cela, une expérience de marquage acoustique a été mise en place permettant de marquer 98 sars communs (*Diplodus sargus*) capturés sur des RA et naturels et de suivre leurs déplacements jusqu'à 8 mois durant. La plupart des sars présentaient de fortes résidences sur les récifs naturels et les RA les moins profonds (< 20 m). La connectivité entre les RA et naturels était limitée du aux grandes distances entre ces deux types d'habitat (> 2 km). Le comportement temporel des sars était différent entre les RA et les récifs naturels. Les sars résidant au sein des RA présentaient majoritairement un patron comportemental nocturne, alors que celui des résidents du récif naturel était de type diurne. Ces différences dans l'utilisation journalière de l'habitat chez les sars communs inféodés soit aux récifs naturels ou artificiels pourraient être l'expression de la spécialisation individuelle au sein de la niche réalisée résultant des configurations et de la disponibilité en ressources différente entre ces deux types d'habitats. Les RA ont non seulement le potentiel de modifier la connectivité des paysages, mais également les patrons comportementaux individuels des poissons. Les futurs plans de gestion des zones côtières incluant l'implantation de RA devrait considérer ce potentiel effet de la modification de l'habitat sur le comportement des poissons qui pourrait avoir des implications importantes dans la dynamique des populations.

ABSTRACT

Artificial reefs (AR) are used by many fisheries managers as a tool to mitigate the impact of fisheries on coastal fish communities by providing new habitat for many exploited fish species. However, the comparison between the behavior of wild fish inhabiting either natural or artificial habitats has received less attention, and the spatio-temporal patterns of fish that establish their home range in one habitat or the other remains unexplored. We hypothesize that individuals with a preferred habitat (i.e. natural vs. artificial) can behave differently in terms of habitat use, with important consequences on population dynamics (e.g. life-history, mortality, and reproductive success). Therefore, using biotelemetry, 98 white seabream (*Diplodus sargus*) inhabiting either artificial or natural habitats were tagged and their behavior was monitored for up to eight months. Most white seabreams were highly resident either on natural or ARs, with a preference for the shallow AR subsets. Connectivity between artificial and natural reefs was limited for resident individuals due to great inter-habitat distances. The temporal behavioral patterns of white seabreams differed between artificial and natural reefs. Artificial-reef resident fish had a predominantly nocturnal diel pattern, whereas natural-reef resident fish showed a diurnal diel pattern. Differences in diel behavioral patterns of white seabream inhabiting artificial and natural reefs could be the expression of realized individual specialization resulting from differences in habitat configuration and resource availability between these two habitats. ARs have the potential to modify not only landscape connectivity but also the individual behavioral patterns of fishes. Future management plans of coastal areas and fisheries resources, including AR implementation, should therefore consider the potential effect of habitat modification on fish behavior, which could have key implications on fish dynamics.

2. Introduction

Since the 1980's, artificial reefs (AR) have been increasingly used as management tools, mainly to offset marine resource declines and enhance fish production (Pickering and Whitmarsh, 1997; Ramos et al., 2006; Seaman, 2002). In contrast with other, more widely used management tools, such as fishing quotas (Pauly, 2009) and marine protected areas (Ashworth and Ormond, 2005; Halpern and Warner, 2002), the deployment of ARs induces a physical alteration of bottom substrate, generally with the replacement of the naturally present soft bottom by concrete structures (Baine and Side, 2003). The deployment of these ARs adds to the other already existing habitat modifications of coastal areas induced by ongoing urbanization, such as the construction of harbors, seawalls, breakwaters or pontoons (Moschella et al., 2005). In contrast to habitat loss or degradation, these newly created habitats diminish inter-patch distances. These newly added hard-bottom habitats alter seascapes both by their habitat structure (i.e. habitat complexity, heterogeneity and nature) (McCoy et al., 1990), and by their habitat edges (Fagan et al., 1999). These modifications of habitat structure and edges have the potential to act on communities, as well as on the diversity and abundance of species (Beck, 2000; Underwood and Chapman, 1989) and species interactions by restricting or facilitating the movement of organisms within a seascape (Fagan et al., 1999; Saunders et al., 1991). For example, it is known from coral reef studies that, on the scale of a reef, sand gaps act as partial barriers to fish movements (Chapman and Kramer, 2000; Meyer et al., 2010). Habitats with low complexity are known to provide fewer opportunities for refuge and to incur increased predation risks (Shulman, 1985; Smith et al., 2011; Sweatman and Robertson, 1994). ARs immersed on these sandy gaps will probably change habitat utilization and spatio-temporal fish population dynamics.

Nevertheless, the comparison between the behavior of wild fish inhabiting natural and artificial habitats has received less attention (Reynolds et al. 2010) and the spatio-temporal patterns of fish that establish themselves in one habitat or the other remain unexplored. One of the main causes of this lack of study is the difficulty to track and monitor individual fish in the wild. However, the continuous technical improvement of electronic tags has greatly contributed to the advances in our understanding of the interaction of species and their environment (Cooke, 2008; Lucas and Baras, 2000). Specifically, acoustic tagging in marine ecosystems has enabled remote monitoring of animal movements and has thus provided insight into the spatial dynamics of many marine animals (Carr et al., 2004; Taylor and Ko, 2011), even for highly mobile fish (Afonso et al., 2009; Goni et al., 2009). Changes in diel behavior for several temperate reef fish can notably be inferred from the analysis of acoustic detection patterns (Alos et al., 2012; Jadot et al., 2002), some of which are due to the behavior of hiding in rocky crevices (Topping et al., 2005) or seagrass meadows (Alos et al., 2011; March et al., 2010) during periods of rest. Moreover, the continuous development of statistical approaches to derive behavioral patterns from telemetry data has been improved during the last years (Patterson et al., 2008), notably the utilization of wavelet analysis to draw temporal patterns from movement data (Gaucherel, 2011). Therefore, the technical improvements of electronic tags coupled to the innovation and development of powerful tools for analyzing the data provide a suitable context in which to study behavioral differences at the scale of small seascapes dominated by natural and artificial habitats.

In this study, we focused on the white seabream, *Diplodus sargus* (Linnaeus, 1758), a widely distributed and abundant demersal Sparidae of the Mediterranean and eastern Atlantic. This species is mostly found on rocky and vegetated bottoms (Bell, 1983; Guidetti, 2000) at depths mainly less than 50 m (Harmelin-Vivien et al., 1995). Nevertheless, this species also

occurs on sandy bottoms and lagoons (Man-Wai, 1985). White seabream reach first maturation at around 17 cm (Morato et al., 2001). While it is generally considered that the white seabream is a rudimentary hermaphrodite with partial protandry, some studies have shown different sizes at maturation for males (< 25 cm) and females (> 25 cm) (Martinez Pastor and Villegas, 1996). They are omnivorous, feeding mostly on benthic invertebrates but also on seaweeds (Rosecchi, 1987). FAO fisheries statistics (FAO, 2012) show a constant increase of global white seabream catches, which mainly correspond to artisanal fisheries. Throughout the study area, the white seabream is also a locally important commercial species, which accounts for about 7% of the catch by weight for artisanal fisheries (Lenfant, 2010). A previous study carried out on the ARs of Leucate – Le Barcarès showed high abundance using underwater visual census (Koeck et al., 2011). High abundances of white seabream were also reported on ARs on the Portuguese coast (Leitao et al., 2009) and the Italian coast in Sicily (D'Anna et al., 2011), highlighting that ARs are a potentially essential habitat for this species. Moreover, D'Anna *et al.* (2011) studied the movement patterns of wild white seabream inside and in the close vicinity of AR sets. According to this study, white seabream showed strong site fidelity to AR and nocturnal movement patterns, hiding inside the AR set during the day and searching for food around the artificial structures by night. The white seabream is therefore a good candidate for exploring behavioral differences and their implications on individuals inhabiting both natural and artificial habitats.

In an ongoing context of coastal habitat alteration (Stone, 1995), it appears essential to take into account these newly created habitats to better understand the movement patterns of fish and the implications of ARs on the management of marine coastal resources. Based on the hypothesis that individuals inhabiting one habitat or the other can behave in a different manner in terms of time and spatial habitat use, the main aim of this study was to compare

movement patterns of white seabreams inhabiting an artificial reef (AR) system with those of the closest natural rocky reef. Prior to that, white seabreams were categorized into behavioral pattern groups using individual detection rates and residency indexes per habitat type. In order to distinguish between the effect of habitat type and the effect of individual adaptation on the temporal diel pattern, we tested diel detection patterns by pooling detections (i) by habitat types and (ii) by fish with the same behavioral pattern. Furthermore, inter-habitat movement patterns were assessed to evaluate the implications of ARs in functional seascape connectivity.

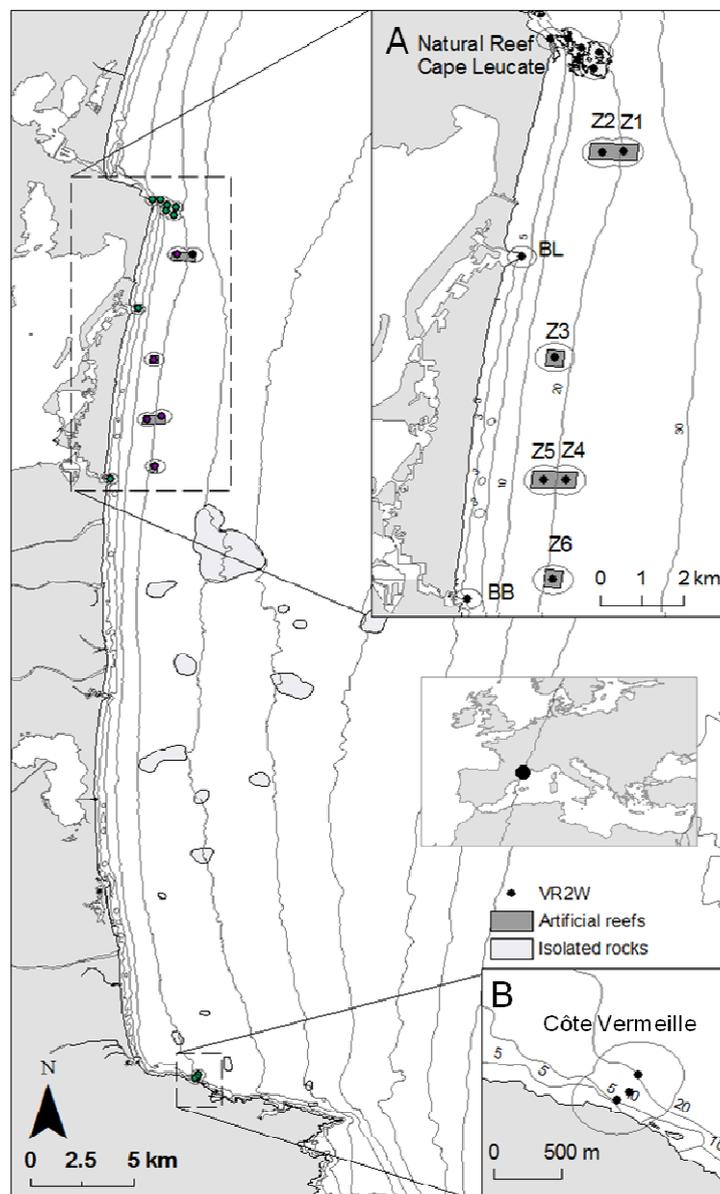


Figure 4-40. Study area and acoustic receiver locations (A, B).

3. Material and Methods

3.1 Study area

The Leucate – Le Barcarès ARs are located along the French Catalan coast, in the northwestern Mediterranean Sea (Figure 4-40). This AR system is located along a sandy coastline, but surrounded by both natural rocky and artificial habitats and a lagoon. The sandy Catalan coast is bordered by different rocky habitats: in the north by Cape Leucate and in the south by the ‘Côte Vermeille’ (CV), at respectively 8 and 35 km from the center of the studied AR. This highly urbanized coast also presents artificial structures like seawalls, breakwaters and the studied AR-system off the coast between Leucate and Le Barcarès. This AR system was immersed in 2004 on a sandy substrate and is composed of 6 reef groups named Z1 to Z6. These AR groups run parallel to the coastline along the 15 and 25 m isobaths (Figure 4-40) and each consists of 28 sets of concrete reefs. Reef groups Z2, Z3 and Z5 are 15 to 19 m deep, and Z1, Z4 and Z6 are more than 20 m deep. Reefs sets are placed 50 m apart, with an AR group occupying a total area of 120 000 m².

3.2 Fish collection and intra-coelomic tagging

The white seabreams used in this study were caught by a professional fisherman using long-lines. To ensure that the fish were healthy for the tagging experiment, long-lines were never set for more than one night. The fish caught were brought to land in an oxygenated tray and directly tagged in the harbor to avoid additional stress through transport and captivity. The tagging procedure was performed according to the methodology described in Koeck *et al.*

(in press). In short, the fishes were individually anaesthetized in a 0.2 ml l⁻¹ solution of eugenol (4-allyl-2-methoxy-phenol) previously diluted in ethanol (30% eugenol and 70% ethanol), (Bridger and Booth, 2003; Fabrizio and Pessutti, 2007; Pastor et al., 2009), measured, weighed and tagged with 3.81-cm-long externally visible T-bar anchor tags to be returned in case of recapture by fishermen. A coded acoustic transmitter from VEMCO (AMIRIX Systems, Canada, Halifax) was inserted into the coelomic cavity and sutured with non-absorbable polyamide monofilament and a curved cutting needle. We used V9-2L transmitters (power output: 146 dB, weight: 4.7 g in air, dimensions: 29 mm x 9 mm, battery life: 151 days), programmed with an average ping interval of 60 sec (45 to 95 sec). Previous tests have shown that this ping interval is adapted to the monitoring of white seabream movement patterns with the present acoustic receiver array, avoiding the loss of important detections for the interpretation of their movement pattern due to too high a signal interval (unpublished data). After surgery, fish were kept in an oxygenated 50-L tray until they fully recovered, i.e. until equilibrated swimming was recovered (Fabrizio and Pessutti, 2007; Tsantilas et al., 2006). In order to avoid mortality after release or monitoring of biased movement patterns due to injuries caused during the tag implantation, fish which did not recover fully within 20 min were removed from sampling (Koeck et al., in press). Altogether, 98 fish were tagged and released between May and October 2011, 42 of which were released at the natural reef of Cape Leucate (NR) and 56 at the AR sites (AR). Koeck et al. (in press) demonstrated that intra-coelomic tagging has no adverse effects on white seabream behavior or survival.

3.3 Long-term passive monitoring

An array of 17 VEMCO VR2W receivers was deployed for the long-term continuous monitoring of the movements of white seabream. These receivers were able to record nearby acoustic tags emitting at a frequency of 69 kHz. For each detection, they register date and time and the unique ID of the received transmitter. The deployment strategy of receivers was implemented according to our current knowledge of the habitat preferendum of white seabream, by covering the main rocky bottoms of the study site, but also the six reef groups of the surveyed ARs and the closest seawalls (Figure 4-40). Thus, six VR2W were deployed on Cape Leucate, one VR2W in the center of each AR group on the top of a culvert box reef (a total of 6 receivers on ARs), one at the end of the Leucate harbor seawalls and Le Barcarès harbor seawalls. These two harbor seawalls also correspond to two of the three channels communicating with the lagoon of Salses-Leucate.

According to water depth, two different attachment systems were used to anchor the receivers to the bottom. In waters above 8m depth, receivers were moored in a PVC-pipe vertically sunk into a concrete-filled tire. On the ARs, the tires were additionally hooked at each end of the culvert-box. In shallow waters (below 8m depth), receivers were attached to steel torches that were sunk in cement between the rocks. The detection probability of acoustic signals can vary greatly depending on substrate type, sea state, water depth and turbidity (Heupel et al., 2006; How and de Lestang, 2012; Payne et al., 2010; Simpfendorfer et al., 2008). Detection range tests were thus performed on the two different studied habitats where receivers were anchored: Cape Leucate with a shallow rocky coast (3 to 25 m depth) and the Leucate - Le Barcarès ARs which are surrounded by sandy bottoms (15 to 25 m

depth). According to the range tests, the mean detection radius of the ARs is 350 m and 250 m for the NR.

3.4 Standardization of sampling effort

The sampling effort of fish movement between NR and AR habitats was unbalanced due to the differential detection coverage and extent of these habitats. Thus, detection densities were standardized by detection surface (detections per km²). The detection areas for each habitat were calculated according to receiver number, detection range of the habitat and the overlapping of the detection ranges of some receivers. Sampling areas were 1.69 km² for the ARs and 0.75 km² for the NR.

As recently mentioned by Payne *et al.* (2010), the probabilities of the detection of acoustic waves in coastal waters are highly variable. They depend on environmental noise, due to wave action (How and de Lestang, 2012; Klimley *et al.*, 1998), biological activity (Srisurichan *et al.*, 2005) or on physical impediments, like increased water turbidity or thermoclines (Finstad *et al.*, 2005; Singh *et al.*, 2009). To account for the temporal variability of the detection probabilities in the NR and AR habitats, we deployed control tags at a fixed position during the study period. These control tags were chosen to have the same power output and dimensions as the tags used for the fish, except that the delay between two signals was chosen much lower (9 min delay) to avoid signal collision between tags. If a temporal pattern in the detection probabilities of control tags was detected, a correction of the detections of tagged fish by control tag detections was applied according to the method described in Payne *et al.* (2010). This method consists in calculating a corrective coefficient

from the mean detection probability of control tags by hourly bin. Our study being conducted over several months, and assuming that these probabilities could vary with episodic or seasonal events, we computed and applied this corrective coefficient on a weekly basis rather than for the overall study period.

3.5 Data analysis

Given the very large sample size of 98 tagged white seabreams, individuals for which the detection period was below 20 days and showing poor movements (staying close to the location of release) were excluded from the data analysis to make robust conclusions. As reviewed in Davis (2010), stress due to manipulation and tagging can cause delayed mortality. Depending on stress level and fish species, mortality can occur up to 20 days after release. Accordingly, 74 fish were kept for the analyses, 36 of which were caught and released at the NR and 38 at the AR locations. The remaining fish were then grouped into behavioral groups according to their residency indexes for each habitat type (ratio between time spent in each habitat and overall detection time) and general detection rates (ratio between days detected and overall detection period).

Visual inspection of chronogram plots (hourly detection number over the entire detection period) and continuous wavelet transform (CWT) were used for the temporal analysis of individual transmitters (fish and control tags). CWT analysis is an alternative method to Fast Fourier Transform (FFT) or other time-frequency decomposition methods to test periodicities over different time-scales (Gaucherel, 2011). Two-dimensional wavelet spectrums and point-wise tests at a significance level of 95% were performed for each

transmitter. Mean temporal patterns of control tags and fish detections pooled by habitat type (AR, NR) and pooled by behavioral fish group were visually inspected using plots of mean detections per hourly bin and then formally tested with a generalized mixed effects model (GLMM) using a Poisson distribution. GLMM is a suitable technique for the analysis of non-normal data with random effects (Bolker et al., 2009). In our case, data was non-normally distributed even after transformation efforts and concerned repeated measures (detections) of transmitters and days. Days and transmitter (fish or control tags) were thus considered as random factors. The diel phase and size class of fish (i.e. small adults: below 25 cm, large adults: above 25 cm) were treated as fixed factors. GLMM parameters were estimated using a Laplacian approximation. The normality of residuals and model performance were visually examined using residual distributions and quantile-quantile plots of residuals against fitted values. The correlation between fish and control tag detections for the NR and AR were tested using a Pearson's correlation test. Detections were categorized into day and night phases according to sunset and sunrise data from the U.S. Naval Observatory (<http://www.usno.navy.mil/USNO/astronomical-applications/data-services>). CWT analyses were performed using the SOWAS-package (Maraun et al., 2007) and GLMM using the lme4- (Crawley, 2005) computed for the R statistical environment (R, 2012). The spatial patterns of the tagged white seabream were compared by visual inspection of the plots of mean detections per hourly bin for each receiver, of the number of total receivers detected and of the number of excursions outside the preferred habitat (i.e. number of visits to other habitats).

4. Results

4.1 Control tags : removal of environmental variability from acoustic detections

Mean detections per hourly bin of control tags varied over the day both for the ARs and the NR (Figure 4-41). The AR and NR control tags showed a similar pattern with a sharp decrease in detections around the sunrise and sunset hours and slight differences in detections between day and night. The CWT analysis highlighted no significant temporal periodicity for control tags over the entire detection period. However, GLMM analysis showed significant differences in detections between day and night for NR control tags (Tableau 4-18), with higher detections during the daylight hours. No differences were detected for the AR control tags. These results suggest that the observed temporal detection patterns were influenced by environmental factors, at least on the NR. The correlation test between raw fish detections and control tag detections for the AR and the NR showed that there was no correlation between hourly bin detections for the AR ($R^2 = -0.9$, p -value = 0.6698; Figure 4-42). In contrast to the NR, there was a low correlation between control tag and raw fish detections ($R^2 = 0.52$; p -value = 0.0124; Figure 4-42). These results confirmed those from the temporal analysis of control tags: detection probabilities on the NR are influenced by environmental factors. As the correlation between raw fish detection and control tags on the NR is rather weak, it also highlights that temporal fish patterns are not only due to environmental factors, but that there is also a behavioral pattern of fish that should be visible with the analysis of fish detections corrected by the diel detection pattern of control tags. For further analyses, fish detections were thus corrected by the detections of control tags of the corresponding habitat (AR or NR) to remove the environmental effect from the observed pattern.

Figure 4-41. Mean detections and standard errors per hourly bin of control tags on the ARs (circles) and on the NRs (triangles). Detections are standardized by sampling surface and thus expressed per km². Vertical grey lines symbolize mean sunset and sunrise over the entire study period.

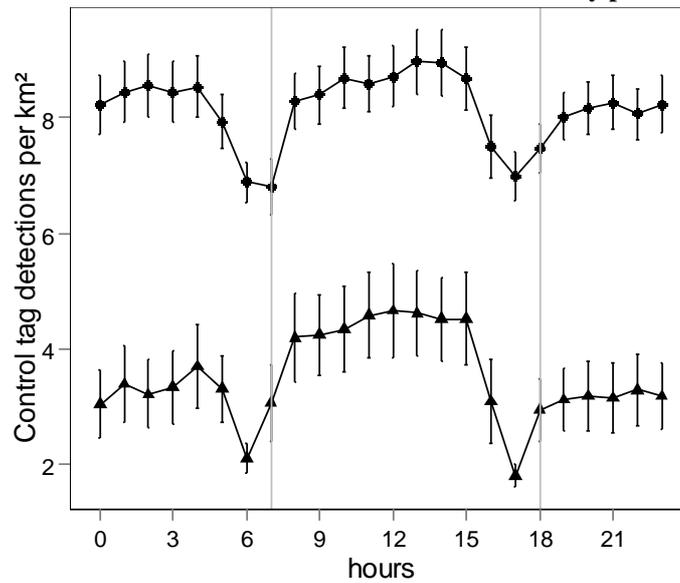
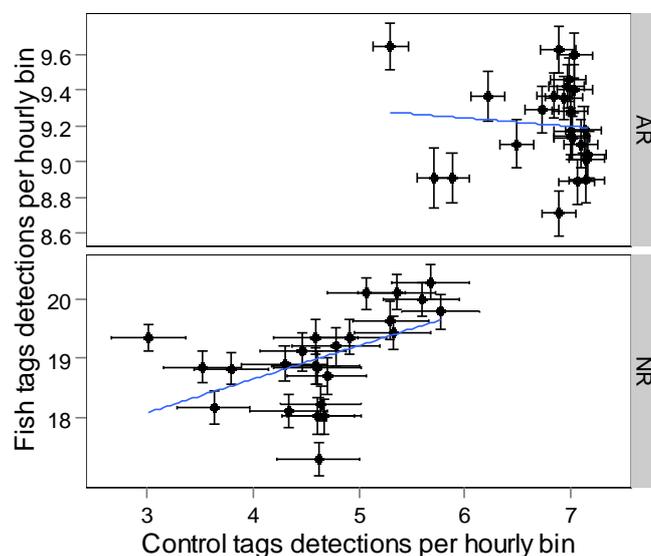


Tableau 4-18. Results of generalised lineal mixed models testing the effect of diel phase (day vs. night) on mean detections of control tags on artificial reef (AR) and natural reef (NR). ‘ns’p <0.05 ‘*’p < 0.1, ‘***’p <0.01, ‘****’p < 0.001

	estimate	SE	z-value	Pr(> t)	
a. AR control tags					
intercept	0.87861	0.49504	1.775	0.0759	ns
diel phase (day)	0.15971	0.01672	9.553	<2e-16	***
b. NR control tags					
intercept	1.987727	0.051143	38.87	<2e-16	***
diel phase (day)	-0.00966	0.006392	-1.51	0.131	ns

Figure 4-42. Correlation plots between control tag detections and raw detections of tagged white seabreams on the artificial reef (AR) and the natural reef (NR).



4.2 Residency and fish movement pattern

The tagged white seabream ranged between 17 and 35 cm standard length, with a mean size of 25.91 ± 0.56 cm. Weight ranged between 155 and 1220 g with a mean value of 596.96 ± 34.96 g. The mean detection period was of 113 ± 8 days and reached 8 months for some individuals. Detection rates were highly variable between individuals, ranging from 4 to 100% of days detected (Tableau 4-19). Inspection of global detection rates and residency indices of each habitat type of each tagged white seabream permitted the distinction of four behavioral groups. A first group of 15 fish (20% of tagged fish) was characterized by low detection rates ($DR < 50\%$) conveying an occasional usage of hard bottoms, and were called transient individuals (T). The three other groups correspond to individuals with high detection rates ($DR > 70\%$), 2 groups of which presented a clearly identified preferred habitat. On the one hand there were 20 AR-resident fish (27%) with a preference for the AR habitat ($RI_{AR} = 70\%$), and on the other hand there were 33 NR-resident fish (45%) with a preference for the Cape Leucate NR habitat ($RI_{NR} = 94\%$). The last group consisted of 6 fish (8%) with No Preferred Habitat (NPH), with high detection rates but which switched from AR to NR during the monitoring period (Tableau 4-19). We noticed that out of the 20 AR-resident fish one was captured on the NR. Out of the 33 NR-resident fish, three were captured on the northern ARs and one on the seawall of Leucate (SW- BL). All fish of the NPH group were tagged on the ARs. Transient fish (T) equally consisted of fish tagged on the NR and AR, with one fish tagged to the SW of Leucate.

Tableau 4-19. Information of individual tagged white seabreams concerning their capture, their residency and movement patterns. (AR: Artificial Reef, NR: Natural Reef, T: Transient fish, NPH: No-Preferred Habitat fish, DP: Detection Period, DR: Detection Rate, RI: Residency Index, SW: SeaWalls, CV: Côte Vermeille, EOPH: Excursions Outside Preferred Habitat for resident fish and outside capture location for the other fish).

Fish ID	Capture location	Movement Group	Standard length (cm)	Weight (g)	Date released	DP (days)	DR (days)	RI (NR)	RI (AR)	RI (SW)	RI (CV)	EOPH
1	AR	AR	26.0	590	30/07/2011	91	98.90	0.00	100.00	0.00	0.00	0
2	AR	T	31.2	1005	30/07/2011	155	12.26	96.34	3.66	0.00	0.00	1
3	AR	NPH	33.5	1220	30/07/2011	106	86.79	51.64	48.36	0.00	0.00	3
4	AR	NPH	34.3	1125	29/07/2011	209	96.17	54.50	45.48	0.02	0.00	41
5	AR	T	32.4	1050	29/07/2011	72	4.17	26.67	60.00	0.00	13.33	1
6	AR	AR	24.7	480	29/07/2011	150	98.67	28.91	71.03	0.00	0.06	2
7	NR	NR	21.6	330	22/06/2011	22	95.45	100.00	0.00	0.00	0.00	0
8	NR	NR	31.6	985	22/06/2011	138	78.26	99.58	0.27	0.00	0.15	6
9	AR	NR	31.3	915	22/06/2011	27	96.30	98.97	1.03	0.00	0.00	1
10	AR	NPH	28.2	650	29/07/2011	68	100.00	44.23	55.77	0.00	0.00	1
11	AR	NR	23.6	385	21/06/2011	26	92.31	99.85	0.15	0.00	0.00	1
12	AR	AR	34.6	1140	21/06/2011	114	98.25	0.00	100.00	0.00	0.00	0
13	NR	NR	28.8	795	21/06/2011	52	100.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0
14	NR	NR	29.1	750	22/06/2011	196	77.65	99.90	0.10	0.00	0.00	1
15	NR	NR	33.0	1045	22/06/2011	148	97.97	99.88	0.12	0.00	0.00	2
16	AR	T	19.3	225	16/06/2011	38	47.53	0.00	3.41	42.64	53.94	1
17	NR	NR	26.8	650	17/06/2011	201	94.53	99.88	0.12	0.00	0.00	2
18	NR	NR	23.6	420	17/06/2011	41	100.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0
19	NR	NR	27.2	635	17/06/2011	193	72.69	100.00	0.00	0.00	0.00	0
20	AR	AR	23.2	395	21/06/2011	248	96.37	0.00	100.00	0.00	0.00	0
21	AR	AR	30.9	835	18/06/2011	207	90.34	21.54	78.46	0.00	0.00	1
22	AR	NPH	26.9	650	16/06/2011	60	96.67	61.75	38.25	0.00	0.00	1
23	AR	AR	27.2	535	21/06/2011	154	91.56	1.09	98.91	0.00	0.00	2
24	NR	NR	27.8	870	17/06/2011	201	88.06	99.93	0.07	0.00	0.00	2
25	AR	NR	23.4	410	17/06/2011	22	80.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0
26	AR	NPH	27.9	740	19/06/2011	134	95.52	63.45	36.50	0.00	0.05	11
27	AR	AR	26.6	655	16/06/2011	252	75.16	24.11	75.84	0.04	0.00	2
28	AR	AR	24.5	475	16/06/2011	158	96.20	12.42	87.47	0.08	0.03	2
29	AR	AR	23.7	405	16/06/2011	260	71.92	0.00	99.66	0.00	0.34	1
30	AR	T	31.5	995	16/06/2011	193	20.73	85.98	13.86	0.00	0.16	2
31	AR	AR	24.7	525	16/06/2011	146	98.63	18.02	81.91	0.07	0.00	3
32	NR	NR	26.0	550	30/05/2011	219	94.06	100.00	0.00	0.00	0.00	0
33	AR	AR	25.3	485	30/05/2011	164	99.39	0.16	99.84	0.00	0.00	1
34	AR	NPH	18.3	205	30/05/2011	269	73.98	47.84	52.16	0.00	0.00	7
35	NR	NR	30.0	785	30/05/2011	220	95.91	99.98	0.02	0.00	0.00	1
36	NR	NR	32.4	955	30/05/2011	186	75.27	99.82	0.18	0.00	0.00	3
37	AR	T	18.5	200	28/07/2011	83	9.64	56.00	40.00	2.00	2.00	2
38	AR	AR	18.2	190	28/07/2011	102	95.10	0.00	100.00	0.00	0.00	0
39	NR	AR	32.6	1140	29/07/2011	111	93.69	2.86	97.09	0.00	0.05	1
40	NR	NR	31.4	935	29/07/2011	161	95.03	99.79	0.21	0.00	0.00	3
41	NR	NR	26.6	545	29/07/2011	117	95.73	99.11	0.89	0.00	0.00	4
42	NR	NR	20.5	335	29/07/2011	79	100.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0
43	NR	NR	25.6	505	29/07/2011	159	73.58	99.71	0.29	0.00	0.00	1
44	NR	NR	32.2	970	29/07/2011	160	93.75	99.88	0.12	0.00	0.00	2
45	AR	AR	21.4	315	29/07/2011	35	80.00	0.00	100.00	0.00	0.00	0

CHAPITRE 5 : DISCUSSION ET PERSPECTIVES

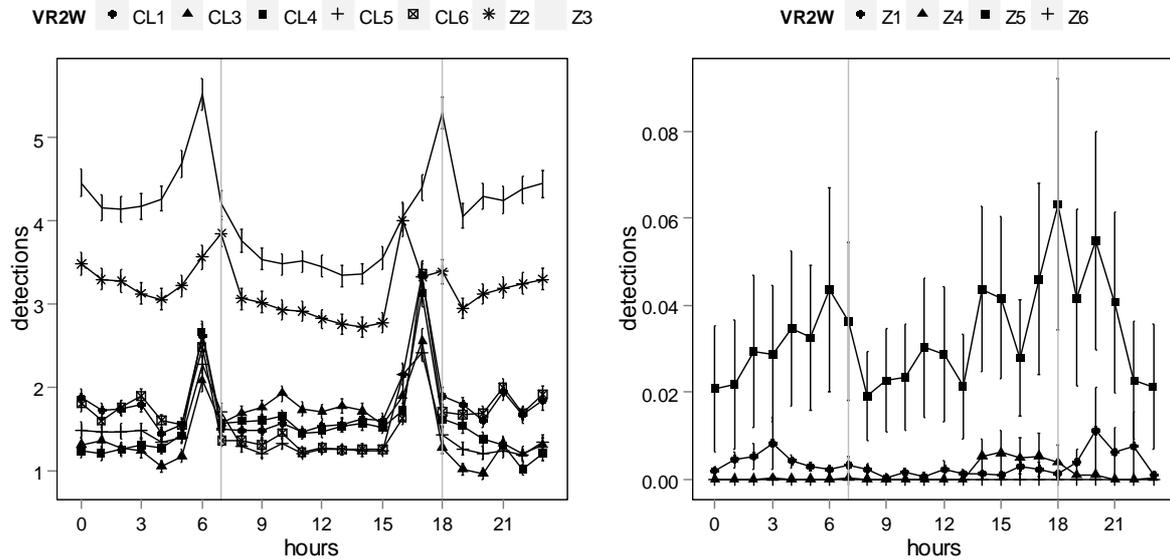
46	NR	NR	35.0	1215	16/09/2011	125	76.80	98.19	1.81	0.00	0.00	9
47	NR	T	27.4	690	16/09/2011	166	28.92	99.73	0.00	0.00	0.27	1
48	NR	NR	20.0	225	16/09/2011	110	72.73	99.91	0.09	0.00	0.00	1
49	NR	NR	25.9	580	16/09/2011	109	71.81	99.94	0.06	0.00	0.00	1
50	NR	T	21.5	335	16/09/2011	77	45.45	99.64	0.00	0.00	0.36	1
51	AR	AR	25.0	525	24/10/2011	63	88.89	0.00	100.00	0.00	0.00	0
52	NR	NR	22.2	340	16/09/2011	32	93.75	99.76	0.00	0.00	0.24	1
53	NR	NR	19.6	220	16/09/2011	110	70.27	100.00	0.00	0.00	0.00	0
54	NR	NR	19.4	245	16/09/2011	54	75.56	98.48	0.38	0.00	1.14	2
55	NR	T	22.9	375	16/09/2011	26	34.62	100.00	0.00	0.00	0.00	0
56	NR	T	24.8	480	16/09/2011	110	38.18	100.00	0.00	0.00	0.00	0
57	NR	NR	23.6	420	16/09/2011	109	74.31	100.00	0.00	0.00	0.00	0
58	NR	T	24.9	290	16/09/2011	106	25.47	96.35	0.66	0.00	2.99	2
59	NR	T	17.0	155	16/09/2011	110	23.64	100.00	0.00	0.00	0.00	0
60	NR	T	22.9	395	17/09/2011	30	16.67	100.00	0.00	0.00	0.00	0
61	NR	NR	18.3	210	17/09/2011	110	95.45	99.95	0.05	0.00	0.00	1
62	AR	AR	18.2	230	31/10/2011	79	78.48	0.00	100.00	0.00	0.00	0
63	SW	T	30.3	945	20/10/2011	43	37.21	98.70	0.00	0.00	1.30	1
64	AR	NR	26.2	605	30/09/2011	29	89.66	94.04	5.96	0.00	0.00	1
65	AR	T	19.9	310	03/11/2011	29	6.90	0.00	60.00	0.00	40.00	1
66	NR	NR	32.0	975	07/09/2011	54	87.04	100.00	0.00	0.00	0.00	0
67	SW	NR	19.7	245	09/10/2011	102	74.71	99.64	0.36	0.00	0.00	1
68	NR	NR	27.9	750	07/09/2011	60	85.00	99.76	0.24	0.00	0.00	1
69	AR	AR	31.6	1010	11/09/2011	59	88.14	0.00	100.00	0.00	0.00	0
70	AR	AR	21.6	285	11/09/2011	57	94.74	0.00	100.00	0.00	0.00	0
71	AR	AR	20.1	270	11/09/2011	30	96.67	0.00	100.00	0.00	0.00	0
72	AR	T	24.0	415	11/09/2011	57	40.35	95.61	4.39	0.00	0.00	1
73	NR	NR	25.5	550	07/09/2011	26	92.31	100.00	0.00	0.00	0.00	0
74	AR	AR	31.6	885	30/07/2011	161	95.65	17.72	82.24	0.03	0.00	2

4.3 Seascape connectivity between artificial and natural habitats

Out of the 74 monitored fish, 61 fish (82%) were detected at least once on the NR of Cape Leucate, 55 fish (74%) on the ARs, 7 fish (10%) on the breakwaters and 17 fish (23%) on the Côte Vermeille which is located 35 km from the ARs and the NR. Among the 53 resident fish of the NR and the ARs, 40% (n=21) were never detected outside their preferred habitat, 26% (n=14) were detected once, 21% (n=11) were detected twice and only 13% (n=7) were detected more than twice outside their habitat. The maximum number of excursions outside their preferred habitat for resident fish was nine times (Tableau 4-19).

Fish detected on the seawalls were either AR-residents (n=4) or transient fish (n=2) and one was an NPH fish; none was an NR-resident. For all fish except for one transient (fish #16), excursions to the seawalls occurred only once and never exceeded a few hours. All detections on seawalls occurred in summer (June-July). No diel pattern was visible (Figure 4-43b) for detections of receivers on the seawalls, but detections were very low and episodic. Fish detected on the CV were from all behavioral groups (AR, NR, NPH, T) and were detected in this habitat during the cold season between October and March, which was the end of the acoustic survey. Only the transient fish #16 was detected for a twelve-day period in July on the CV. None of the fish detected on the CV were subsequently detected again, with the exception of the transient fish #58, which was detected three different times by the CV receivers, in October, November and December. It was also the only fish to return to the Cape Leucate NR after being detected on the CV in the south. Receivers from the NR were all equivalently visited by tagged white seabreams, whereas strong differences were visible in detection numbers of the AR receivers (Figure 4-43). The highest detection rates were seen on the AR subsets Z2 and Z3.

Figure 4-43. Mean detections and standard errors per hourly bin by receivers of the artificial reef (Z1-Z6) and of the natural reef (CL1-CL6). On the left side are receivers with the most detections which were visited on a daily basis by white seabreams. On the right side are the receivers which were visited episodically. Vertical grey lines symbolize mean sunset and sunrise over the entire study period, to get an approximate delimitation of day- and night-time.



4.4 Temporal movement pattern

Individual chronogram plots of all tagged fish highlighted two different inverse patterns (examples of two fish over a ten-day period in Figure 4-44). The AR-resident fish (#39) showed higher detection rates at night than during the daytime, whereas the NR-resident fish (#61) showed higher detection rates during the daytime and lower during the night. For some fish, no clear temporal pattern was visible on the chronogram plots. The CWT analysis for each individual fish reported no significant temporal periodicity for fish tags over the entire study period, and only a few 24 h periodic patterns were visible over shorter periods of about a few days (examples of two fish, #39 and #61, in Figure 4-45).

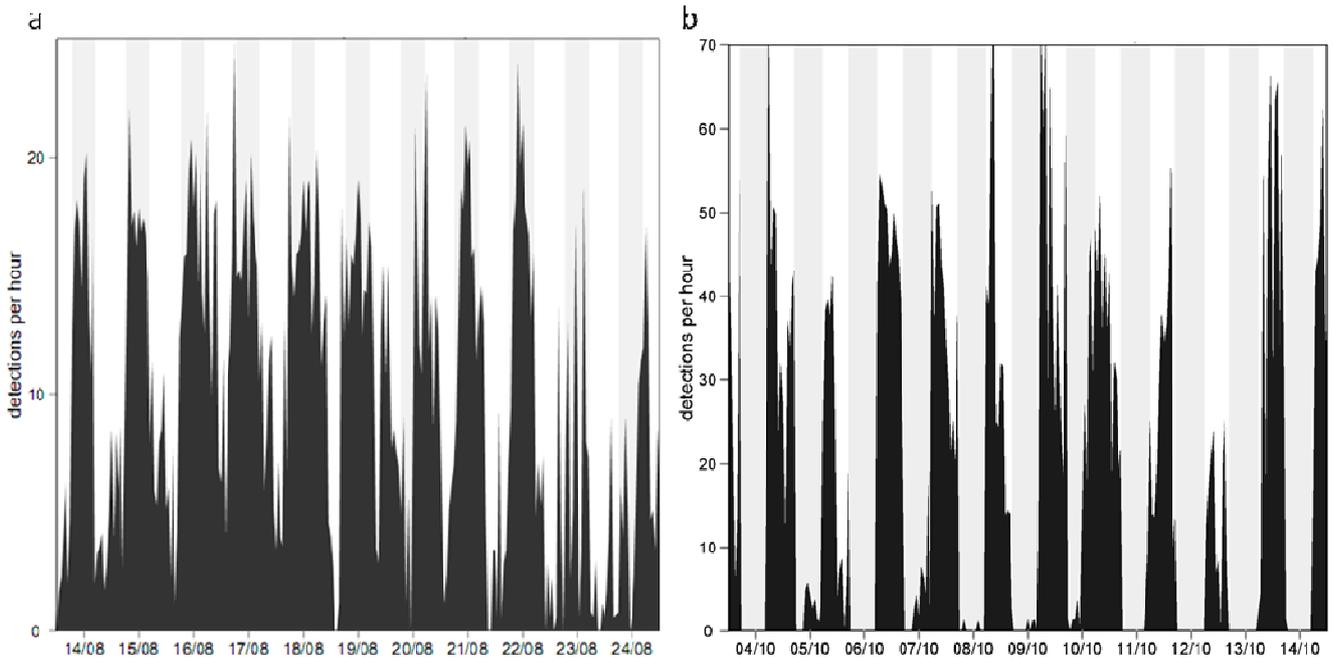


Figure 4-44. Chronogram plots of fish #39 an AR-resident (a) and fish #61 a NR-resident (b) over a ten-day period. Grey areas represent night-time

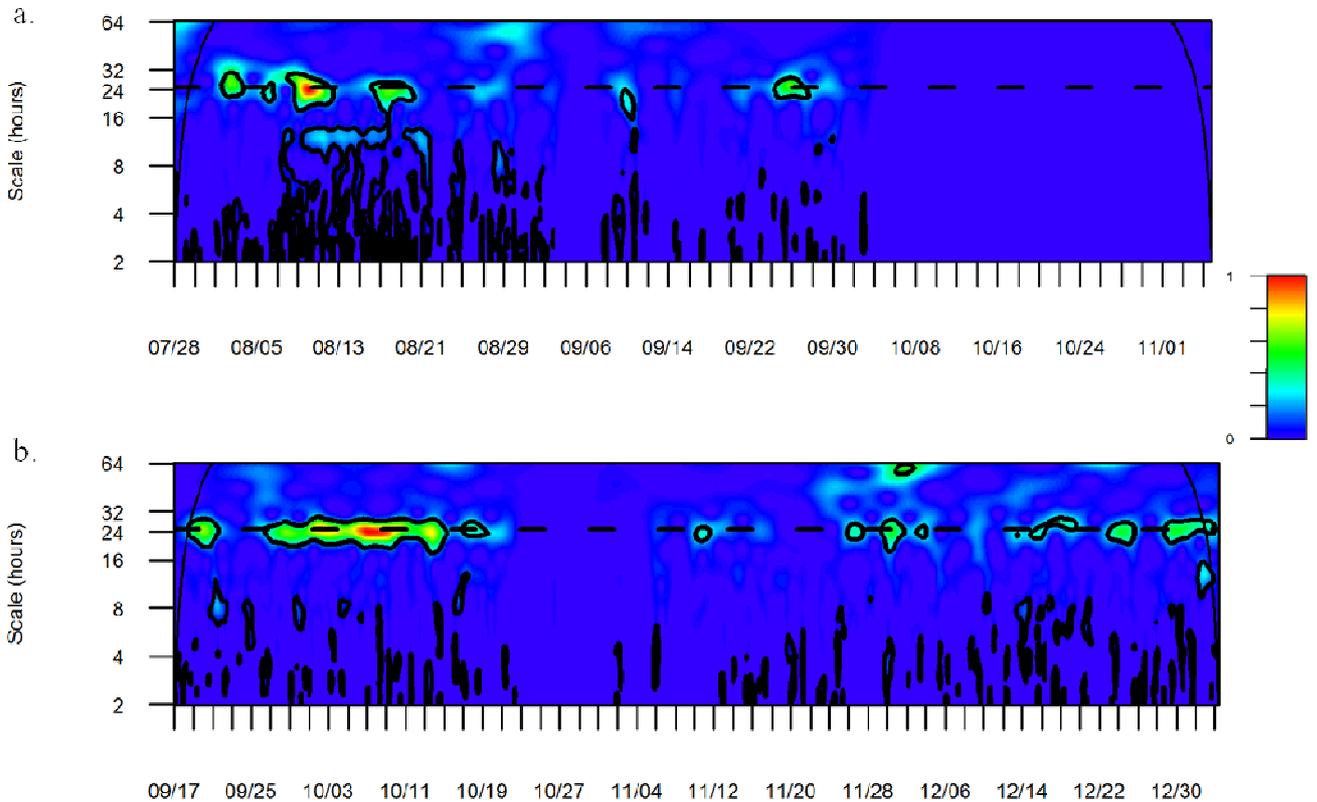


Figure 4-45. Wavelet sample spectrums of AR-resident fish #39 (a) and NR-resident fish #61 (b) over the entire detection period. Continuous lines represent the cone of influence (COI) above which data should not be interpreted. The thick contours represent the 95 % confidence level and significant periodicities. Dashed line represents the 24h periodicity threshold.

These two inverse diel patterns were also visible when pooling all fish by behavioral group and preferred habitat (Figure 4-46). Mean detections per hourly bin of the AR-residents (only the detections on the ARs were kept) seemed to be lower during the day than the night, whereas for the NR-residents (only the detections on the NR were kept) and the NPH fish they seemed to be lower by night. We noticed the difference of temporal diel patterns before and after the standardization by control tags. After the correction, differences in detections between day and night were reduced for the NPH fish and NR-residents. For all three behavioral groups, mean detections sharply increased around the dusk and dawn periods. The formal testing of detections between daytime and size-class of fish using a GLMM analysis showed significantly higher detections during the night on the AR and during the daylight hours on the NR (Tableau 4-20). No differences were observed for size-class of fish, only the interaction factor of size-class and daytime was significant for both habitats. When comparing between detections for behavioral groups, GLMM analysis showed significant differences in detections between day and night, with higher detections during the night for the AR-resident fish and higher during the daylight hours for the NPH fish in both habitats and for the NR-resident fish (Tableau 4-21).

Figure 4-46. Mean detections and standard errors per hourly bin of AR-residents and NR-residents of preferred habitat and NPH fish (Non-Preferred Habitat) on AR and NR pooled together. Dots represent raw detections and triangles detections corrected by control-tags. Detections are standardized by sampling surface and thus expressed per km². Vertical grey lines symbolize mean sunset and sunrise over the entire study period, to get an approximate delimitation of day- and night-time.

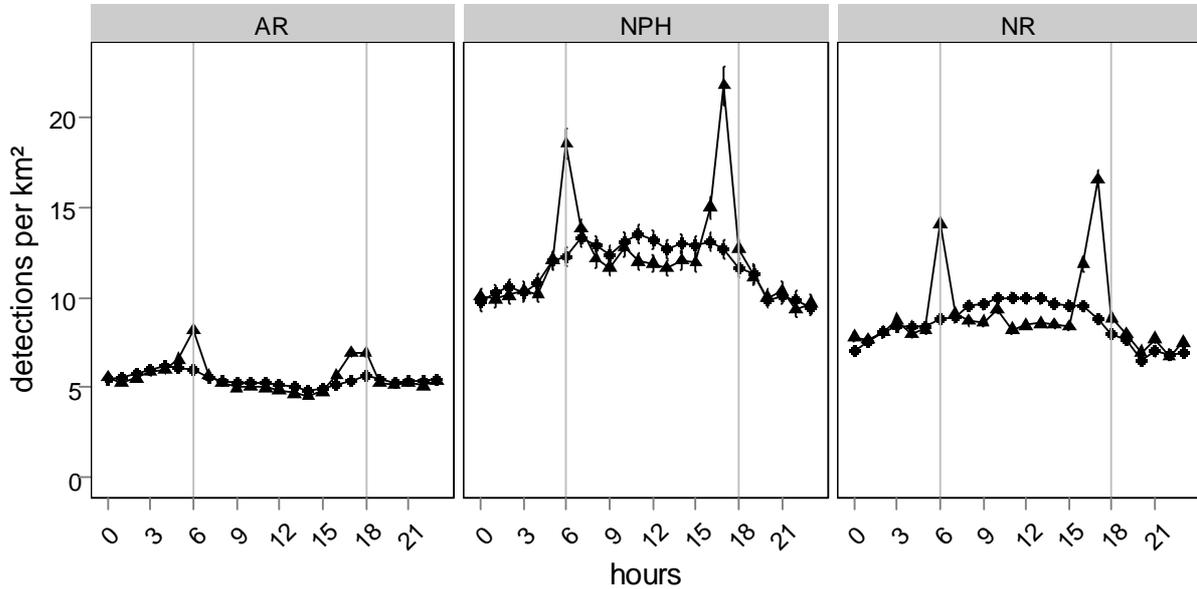


Tableau 4-20. Results of generalised linear mixed models testing the effect of diel phase (day vs. night) and size-class (below 25 cm vs. above 25 cm) on mean white seabream detections pooled by reef type: AR (artificial reef) and NR (natural reef). ‘ns’p <0.05 ‘*’p <0.1, ‘**’p <0.01, ‘***’p < 0.001

	estimate	SE	z-value	Pr(> t)	
a. NR					
intercept	2.70109	0.075878	35.6	<2e-16	***
diel phase (day)	0.077719	0.002323	33.45	<2e-16	***
size class (small)	0.093389	0.169628	0.55	0.582	ns
diel phase * size class	0.061732	0.005844	10.56	<2e-16	***
b. AR					
intercept	1.604215	0.130962	12.25	<2e-16	***
diel phase (day)	-0.075269	0.003529	-21.326	<2e-16	***
size class (small)	0.055986	0.284049	0.197	0.844	ns
diel phase * size class	0.128316	0.009694	13.237	<2e-16	***

Tableau 4-21. Results of generalised lineal mixed models testing the effect of diel phase (day vs. night) and size-class (below 25 cm vs. above 25 cm) on mean detections per fish movement group and preferred habitat, i.e. detections on NR for NR-residents, detections on AR for AR-residents and detections on NR and AR separately for NPH fish. ‘ns’p <0.05 ‘*’p <0.1, ‘’p <0.01, ‘***’p <0.001**

	estimate	SE	z-value	Pr(> t)	
a. NR-residents					
intercept	2.697343	0.087726	30.747	<2e-16	***
diel phase (day)	0.08418	0.002686	31.339	<2e-16	***
size class (small)	0.146935	0.185537	0.792	0.428	ns
diel phase * size class	0.010612	0.006842	1.551	0.121	ns
b. AR-residents					
intercept	1.832328	0.138292	13.25	< 2e-16	***
diel phase (day)	-0.098836	0.003619	-27.31	< 2e-16	***
size class (small)	0.214331	0.310727	0.69	0.49	ns
diel phase * size class	0.062451	0.012041	5.186	2.14E-07	***
c. NPH on NR					
intercept	3.187473	0.126402	25.217	< 2e-16	***
diel phase (day)	0.059964	0.005993	10.005	< 2e-16	***
size class (small)	-0.793309	0.305374	-2.598	0.00938	**
diel phase * size class	0.067573	0.013512	5.001	5.70E-07	***
d. NR on AR					
intercept	2.19413	0.14213	15.438	<2e-16	***
diel phase (day)	0.08804	0.00761	11.568	<2e-16	***
size class (small)	-0.17344	0.36295	-0.478	0.633	ns
diel phase * size class	0.16278	0.01625	10.015	<2e-16	***

5. Discussion

5.1 Need for control tags accounting for environmental variability of detection probability

Even if acoustic tagging has been in use for decades for the monitoring of marine animal movements (Heupel et al., 2006), the need for the deployment of control tags during the whole duration of the experiment has only recently been advocated (Payne et al., 2010). Payne *et al.* (2010) showed that the observed diel detection pattern of cuttlefish (*Sepia apama*) was solely due to fluctuating diel detection probabilities, which decreased at night. Since that work, some studies have integrated control tags into their study design to validate their detection patterns (Alos et al., 2012; Bryars et al., 2012). Diel variations of detection probabilities were notably noticed in the study of Bryars *et al.* (2012), carried out on a heterogeneous coastal reef with sandy bottoms and seaweed along Kangaroo Island in South Australia.

In our study, results from the control tags showed clear environmental variation during the sunrise and sunset and slightly diel variations in detection probabilities and with different magnitudes depending on habitat type. The sharp decrease in detection rate noticed during dawn and dusk could be explained by increased biological activity. Radford *et al.* (2008) showed that along a shallow rocky reef of New Zealand, the main source of noise was the biotic activity of the feeding behavior of sea-urchins and the snapping of shrimps during the night. These noises could represent up to 20 dB and were particularly high during the dusk and the dawn periods, and are known under the term “evening choruses”.

On the AR system of Leucate – Le Barcarès, the propagation of acoustic waves seems to vary less than on the Cape Leucate NR, where detection rates were significantly higher during daytime than by night. Differences in detection range and rates between the two locations may be due to habitat configuration, as the ARs are located along a sandy coast in contrast with the NR, which is a very uneven rocky habitat. Higher detection rates during daytime than night were also noticed by How and de Lestang (2012) who tested several factors affecting the detection probabilities of acoustic tags and emphasized that detection rates are highly influenced by diel phase. As the factors affecting acoustic wave propagation can be numerous and difficult to monitor, the use of control tags as suggested by Payne *et al.* (2010) seems to be a simple option to clear the acoustic signal from “environmental noise”. Nevertheless, it is necessary to have a good knowledge of the study area (substrate type, hydrological conditions and environmental forcing) to identify the different areas where control tags should be deployed. If this knowledge is lacking, it could be meaningful to deploy control tags spread over the acoustic receiver array. The use of control tags and the standardization of observed detections by control tag pattern would thus avoid misleading ecological conclusions concerning the movement patterns of animals.

5.2 Seascape connectivity between artificial and natural habitats

In many management and conservation strategies, species and populations are considered as homogeneous entities with stationary movement patterns, assuming that individual variability in behavior is negligible and that the landscape in which they move is homogeneous. However, recent studies have brought to light how the consideration of seascape ecology could contribute to conservation (Wiens, 2009). Considering seascape ecology and the behavioral diversity pattern of animals is particularly important when

planning an AR project, given the physical alteration of seascape connectivity which can be expected to alter the habitat use of individuals and population dynamics by facilitating or restricting movements between habitat patches (Saunders et al., 1991). In our study we showed how ARs act on seascape connectivity and the temporal diel behavior of the white seabream, which is a widely distributed temperate-reef fish targeted by professional and recreational fisheries (Abecasis et al., 2009; Erzini et al., 1996; Veiga et al., 2010).

Most of the tagged white seabream (73%) showed strong site fidelity either to the ARs of Leucate –Le Barcarès or the NR of Cape Leucate. Like natural rocky reefs, these ARs seem thus to be an essential habitat for white seabream, at least where refuge and feeding are concerned. To obtain information about the habitat use of white seabream during the reproductive period, it would be necessary to monitor fish movements during the reproductive period in spring (Mouine et al., 2012). Other acoustic tagging experiments have shown the potential of ARs as suitable habitats for reef fishes in temperate (D'Anna et al., 2011), tropical (Topping and Szedlmayer, 2011) and also sub-arctic waters (Reynolds et al., 2010). The number of excursions outside the preferred habitat for resident fish was very low, showing that exchanges between hard-substratum habitats of the study area exist but that the degree of connectivity is limited due to the high residency of most individuals. A potential explanation of this low seascape connectivity between habitat patches could be the high inter-patch distances compared to the daily movement ranges of white seabream. Travel distance between habitat patches has been shown to influence functional connectivity in terrestrial ecosystems (Rothermel and Semlitsch, 2002). In Lino *et al.* (2009) tagged white seabreams moved from ARs to NRs on a daily basis but inter-habitat distances were about 500 m. This is much lower than in our area, where the minimal distance between ARs and the NR was 2 km. Another explanation could be that sandy areas were considered as non-favorable habitats where fish

are exposed to higher mortality risks and act as semi-permeable barriers to their movement capacities. A similar conclusion was drawn by Turgeon *et al.* (2010) for damselfish in a coral reef system using a small-scale gap-crossing experiment. In our case we noticed that the newly added habitats were nevertheless quickly colonized by white seabreams as shown in an underwater visual survey of the studied ARs (Koeck *et al.*, 2011) and that fish visibly remain on these ARs. Given our results, the Leucate – Le Barcarès ARs do not only expand, but multiply the potential habitats available to white seabream, probably due to their patchy configuration and the range of mobility and perception of fish (Olden *et al.*, 2004). Moreover, in the debate over the “concentration vs. production” action of ARs, our results are in favor of the real production effect of ARs due to their capacity to provide food for fish populations.

Excursions to seawalls occurred interestingly only in summer whereas excursions to the CV, which is a more extended rocky coast in the south, occurred during the cold season. According to Hussein *et al.* (2011), about 20% of the white seabream subpopulation from the sandy coast, including our study location, move down to the CV when the water gets colder in autumn, which is a very close estimation to our result of 23%. The absence of detections on seawalls during the winter season could be due to a general decrease in activity and excursions outside the preferred habitat when water temperatures decrease. Nevertheless, an acoustic monitoring experiment of white seabreams over an entire year would be necessary to ensure that this southward movement does not convey a winter migration pattern, with fish coming back in spring. At a smaller spatial scale, differences in habitat utilization were also seen between the different artificial subsets. These differences can be partially explained by the uneven number of fish caught and released on the different AR subsets, which was the highest on the northern AR groups Z1 and Z2 and the central reefs Z3, but not only as the fishing effort was evenly distributed between these AR groups. In fact, most visited receivers

on the ARs were located at the shallowest AR subsets (Z2, Z3 and Z5) ranging between 15 and 19 m depth, with particularly high detection rates at those closest to the NR Cape Leucate (Z2 and Z3). This result highlights the bathymetric preferendum of white seabream for shallow waters above 20 m depth, but probably also a kind of connectivity to the closest NR at Cape Leucate.

5.3 Behavioral diversity in habitat utilization

The movement and habitat use patterns of reef fishes can be very complex, sometimes with high individual variability. Some fish species show clear resident movement patterns (Bryars et al., 2012; March et al., 2011; Marshall et al., 2011) while others have different individual movement dynamics (Hammerschlag-Peyer and Layman, 2010; Jadot et al., 2002; Parsons et al., 2010). In our study we observed that the behavioral patterns of white seabream differed not only between resident and transient fish but also in the diel habitat use of resident individuals. The temporal analysis of white seabream detections reveals contrasting diel movement patterns between habitat types (AR and NR) but also between behavioral fish groups (AR-resident, NR-resident, NPH-resident). The higher detection rates on the NR of NR-resident and NPH fish during daytime can be linked to a diurnal pattern with increased foraging activity during the day and resting periods during the night. This inference is supported by the fact that white seabream are known to shelter in crevices during the night (Harmelin, 1987), which would have reduced the acoustic signal transmission and thus the detection rates of receivers. On the contrary, the higher detection rates on the AR for AR-resident fish can be linked to a nocturnal pattern with higher activity by night and resting time during the day. Such a pattern has been recently reported by D'Anna *et al.* (2011), where the authors carried out a fine-scale receiver array which permitted them to highlight that fish were

hiding inside the AR set during the day and searching for food by night around the artificial structures on sandy- and seaweed-covered bottoms. However, fish that switched between the ARs and NR during the study period (NPH behavioral pattern) showed a mainly diurnal pattern, like the NR-resident fish, regardless of the habitat type.

In their review, Bolnick *et al.* (2003) highlighted that significant inter-individual variation in niche use can occur even within sex or age. Moreover, a majority of the reported cases of individual specialization concerned fish species (Araujo *et al.*, 2011). Even if these two diel behavioral patterns have already been reported, our study shows that diurnal and nocturnal behaviors co-occur, but the expression of one or the other habitat use pattern varies depending on habitat complexity and configuration (i.e. between AR and NR), and behavioral fish group, arguing for individual variation in habitat use. A possible explanation for these two opposite behaviors could be that fish are able to adapt their behavior to their habitat according to the optimal foraging (Schoener, 1971) and niche variation theory (Van Valen, 1965). The resource choice of individuals is expected to be directed by the optimization of their cost/benefit ratio in order to maximize net energy income or reproductive success, which depends on resource availability and quality, but also on risks like competition and predation pressure. Hammerschlag-Peyer and Layman (2010) showed that movement metrics identified by acoustic monitoring can be significantly related to the resource use of coastal fish, emphasizing individual specialization. White seabream presented strong site fidelity to artificial and natural reefs, demonstrating that these two habitats provide a suitable habitat, even if they differ in structure and configuration and probably thus also in resources, resource availability, and in competition and predation risks. The diurnal and nocturnal behavioral patterns could be the expression of individual specialization resulting from habitat differences between artificial and natural reefs. Further research is necessary to confirm this hypothesis of

intra-population niche variation, notably to see if AR-resident and NR-resident fish do indeed have different resource use. If this hypothesis is proved to be valid, it would have important implications for ecological and conservation ecology (Bolnick et al., 2011; Bolnick et al., 2003), highlighting the necessity of incorporating intra-population niche variation into future management plans. In conclusion, as artificial habitats (reefs and seawalls) have the potential to change landscape connectivity but also individual behavioral patterns of fishes, their incorporation into future management plans of coastal areas and fisheries resources seems essential.

6. Ethic statement

Under the French legislation concerning experimentation on vertebrates, the capture, handling and tagging procedures were approved by the departmental direction of populations and animal protection (certificate number A66–12–01).

7. References

- Abecasis, D., Bentes, L., Erzini, K., 2009. Home range, residency and movements of *Diplodus sargus* and *Diplodus vulgaris* in a coastal lagoon: Connectivity between nursery and adult habitats. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 85(4), 525-529.
- Afonso, P., Fontes, J., Holland, K.N., Santos, R.S., 2009. Multi-scale patterns of habitat use in a highly mobile reef fish, the white trevally *Pseudocaranx dentex*, and their implications for marine reserve design. *Marine Ecology-Progress Series* 381, 273-286.
- Alos, J., Cabanellas-Reboredo, M., Lowerre-Barbieri, S., 2012. Diel behaviour and habitat utilisation by the pearly razorfish during the spawning season. *Marine Ecology-Progress Series* 460, 207-220.
- Alos, J., March, D., Palmer, M., Grau, A., Morales-Nin, B., 2011. Spatial and temporal patterns in *Serranus cabrilla* habitat use in the NW Mediterranean revealed by acoustic telemetry. *Marine Ecology-Progress Series* 427, 173-186.
- Araujo, M.S., Bolnick, D.I., Layman, C.A., 2011. The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters* 14(9), 948-958.
- Ashworth, J.S., Ormond, R.F.G., 2005. Effects of fishing pressure and trophic group on abundance and spillover across boundaries of a no-take zone. *Biological Conservation* 121(3), 333-344.
- Baine, M., Side, J., 2003. Habitat modification and manipulation as a management tool. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 13(2), 187-199.
- Beck, M.W., 2000. Separating the elements of habitat structure: independent effects of habitat complexity and structural components on rocky intertidal gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 249(1), 29-49.
- Bell, J.D., 1983. Effects of Depth and Marine Reserve Fishing Restrictions on the Structure of a Rocky Reef Fish Assemblage in the Northwestern Mediterranean-Sea. *Journal of Applied Ecology* 20(2), 357-369.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., White, J.S.S., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24(3), 127-135.
- Bolnick, D.I., Svanback, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D., Forister, M.L., 2003. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* 161(1), 1-28.
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araujo, M.S., Burger, R., Levine, J.M., Novak, M., Rudolf, V.H.W., Schreiber, S.J., Urban, M.C., Vasseur, D.A., 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 26(4), 183-192.
- Bridger, C.J., Booth, R.K., 2003. The effects of biotelemetry transmitter presence and attachment procedures on fish physiology and behavior. *Reviews in Fisheries Science* 11(1), 13-34.
- Bryars, S., Rogers, P., Huveneers, C., Payne, N., Smith, I., McDonald, B., 2012. Small home range in southern Australia's largest resident reef fish, the western blue groper (*Achoerodus gouldii*):

- implications for adequacy of no-take marine protected areas. *Marine and Freshwater Research* 63(6), 552-563.
- Carr, S.D., Tankersley, R.A., Hench, J.L., Forward, R.B., Luettich, R.A., 2004. Movement patterns and trajectories of ovigerous blue crabs *Callinectes sapidus* during the spawning migration. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 60(4), 567-579.
- Chapman, M.R., Kramer, D.L., 2000. Movements of fishes within and among fringing coral reefs in barbados. *Environmental Biology of Fishes* 57(1), 11-24.
- Cooke, S.J., 2008. Biotelemetry and biologging in endangered species research and animal conservation: relevance to regional, national, and IUCN Red List threat assessments. *Endangered species research* 4, 165-185.
- Crawley, M.J., 2005. *Statistics. An introduction using R.*, Wiley.
- D'Anna, G., Giacalone, V.M., Pipitone, C., Badalamenti, F., 2011. Movement pattern of white seabream, *Diplodus sargus* (L., 1758) (Osteichthyes, Sparidae) acoustically tracked in an artificial reef area. *Italian Journal of Zoology* 78(2), 255-263.
- Davis, M.W., 2010. Fish stress and mortality can be predicted using reflex impairment. *Fish and Fisheries* 11(1), 1-11.
- Erzini, K., Goncalves, J.M.S., Bentes, L., Lino, P.G., Cruz, J., 1996. Species and size selectivity in a Portuguese multispecies artisanal long-line fishery. *Ices Journal of Marine Science* 53(5), 811-819.
- Fabrizio, M.C., Pessutti, J.P., 2007. Long-term effects and recovery from surgical implantation of dummy transmitters in two marine fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 351(1-2), 243-254.
- Fagan, W.E., Cantrell, R.S., Cosner, C., 1999. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist* 153(2), 165-182.
- FAO, 2012. Species Fact Sheets: *Diplodus sargus*. In: statistic, F. (Ed.).
- Finstad, B., Okland, F., Thorstad, E.B., Bjorn, P.A., McKinley, R.S., 2005. Migration of hatchery-reared Atlantic salmon and wild anadromous brown trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Journal of Fish Biology* 66(1), 86-96.
- Gaucherel, C., 2011. Wavelet analysis to detect regime shifts in animal movement *Computational Ecology and Software* 1(2), 69-85.
- Goni, N., Arregui, I., Lezama, A., Arrizabalaga, H., Moreno, G., 2009. Small Scale Vertical Behaviour of Juvenile Albacore in Relation to Their Biotic Environment in the Bay of Biscay, in: Nielsen, J.L., Arrizabalaga, H., Fragoso, N., Hobday, A., Lutcavage, M., Sibert, J. (Eds.), *Tagging and Tracking of Marine Animals with Electronic Devices*, pp. 51-73.
- Guidetti, P., 2000. Differences among fish assemblages associated with nearshore *Posidonia oceanica* seagrass beds, rocky-algal reefs and unvegetated sand habitats in the Adriatic Sea. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 50(4), 515-529.
- Halpern, B.S., Warner, R.R., 2002. Marine reserves have rapid and lasting effects. *Ecology Letters* 5(3), 361-366.

- Hammerschlag-Peyer, C.M., Layman, C.A., 2010. Intrapopulation variation in habitat use by two abundant coastal fish species. *Marine Ecology-Progress Series* 415, 211-220.
- Harmelin-Vivien, M.L., Harmelin, J.G., Leboulleux, V., 1995. Microhabitat Requirements for Settlement of Juvenile Sparid Fishes on Mediterranean Rocky Shores. *Hydrobiologia* 300, 309-320.
- Harmelin, J.G., 1987. Structure and variability of the ichthyofauna in a Mediterranean protected rocky area (national park of Port-Cros, France). *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I* 8(3), 263-284.
- Heupel, M.R., Semmens, J.M., Hobday, A.J., 2006. Automated acoustic tracking of aquatic animals: scales, design and deployment of listening station arrays. *Marine and Freshwater Research* 57(1), 1-13.
- How, J.R., de Lestang, S., 2012. Acoustic tracking: issues affecting design, analysis and interpretation of data from movement studies. *Marine and Freshwater Research* 63(4), 312-324.
- Hussein, C., Verdoit-Jarraya, M., Pastor, J., Ibrahim, A., Saragoni, G., Pelletier, D., Mahevas, S., Lenfant, P., 2011. Assessing the impact of artisanal and recreational fishing and protection on a white seabream (*Diplodus sargus sargus*) population in the north-western Mediterranean Sea using a simulation model. Part 1: Parameterization and simulations. *Fisheries Research* 108(1), 163-173.
- Jadot, C., Ovidio, M., Voss, J., 2002. Diel activity of *Sarpa salpa* (Sparidae) by ultrasonic telemetry in a *Posidonia oceanica* meadow of Corsica (Mediterranean Sea). *Aquatic Living Resources* 15(6), 343-350.
- Klimley, A.P., Voegeli, F., Beavers, S.C., Le Boeuf, B.J., 1998. Automated listening stations for tagged marine fishes. *Marine Technology Society Journal* 32(1), 94-101.
- Koeck, B., Gudefin, A., Romans, P., Loubet, L., Lenfant, P., in press. Effects of intracoelomic tagging procedure on white seabream (*Diplodus sargus*) behavior and survival. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*.
- Koeck, B., Pastor, J., Larenie, L., Astruch, P., Saragoni, G., Jarraya, M., Lenfant, P., 2011. Evaluation of impact of artificial reefs on artisanal fisheries: need for complementary approaches. *Brazilian Journal of Oceanography* 59, 1-11.
- Leitao, F., Santos, M.N., Erzini, K., Monteiro, C.C., 2009. *Diplodus* spp. assemblages on artificial reefs: importance for near shore fisheries. *Fisheries Management and Ecology* 16(2), 88-99.
- Lenfant, P., Auger, T., Criquet, G., Defranoux, H., Larénie, L., Neveu, R., , 2010. Impact des récifs artificiels et d'une aire marine protégée sur la pêche artisanale de la côte catalane (2001, 2007, 2008, 2009, 2010). . Rapport UMR5244 CNRS-EPHE-UPVD, pp. 169.
- Lino, P.G., Bentes, L., Abecasis, D., dos Santos, M.N., Erzini, K., 2009. Comparative Behavior of Wild and Hatchery Reared White Sea Bream (*Diplodus sargus*) Released on Artificial Reefs Off the Algarve (Southern Portugal). *Tagging and Tracking of Marine Animals with Electronic Devices* 9, 23-34.
- Lucas, M.C., Baras, E., 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries* 1(4), 283-316.

- Man-Wai, R., 1985. Les sars du Golfe du Lion., Laboratoire d'Ichthyologie et de Parasitologie Générale. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, pp. 361.
- Maraun, D., Kurths, J., Holschneider, M., 2007. Nonstationary Gaussian processes in wavelet domain: Synthesis, estimation, and significance testing. *Physical Review E* 75(1).
- March, D., Alos, J., Grau, A., Palmer, M., 2011. Short-term residence and movement patterns of the annular seabream *Diplodus annularis* in a temperate marine reserve. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 92(4), 581-587.
- March, D., Palmer, M., Alos, J., Grau, A., Cardona, F., 2010. Short-term residence, home range size and diel patterns of the painted comber *Serranus scriba* in a temperate marine reserve. *Marine Ecology-Progress Series* 400, 195-206.
- Marshall, A., Mills, J.S., Rhodes, K.L., McIlwain, J., 2011. Passive acoustic telemetry reveals highly variable home range and movement patterns among unicornfish within a marine reserve. *Coral Reefs* 30(3), 631-642.
- Martinez Pastor, C., Villegas, M.L., 1996. Cuadros, Edad, crecimiento y reproduccion de *Diplodus sargus* Linnaeus, 1758 (Sparidae) en aguas asturianas (norte de Espana). *Boletin Instituto Espanol de Oceanografia* 12, 65-76.
- McCoy, E.D., Bell, S.S., Mushinsky, H.R., 1990. Habitat structure: synthesis and perspectives., in: Bell, S.S., McCoy, E.D., Mushinsky, H.R. (Eds.), *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman & Hall, London, pp. 427-430.
- Meyer, C.G., Papastamatiou, Y.P., Clark, T.B., 2010. Differential movement patterns and site fidelity among trophic groups of reef fishes in a Hawaiian marine protected area. *Marine Biology* 157(7), 1499-1511.
- Morato, T., Afonso, P., Lourinho, P., Barreiros, J.P., Santos, R.S., Nash, R.D.M., 2001. Length-weight relationships for 21 coastal fish species of the Azores, north-eastern Atlantic. *Fisheries Research* 50(3), 297-302.
- Moschella, P.S., Abbiati, M., Aberg, P., Airoidi, L., Anderson, J.M., Bacchiocchi, F., Bulleri, F., Dinesen, G.E., Frost, M., Gacia, E., Granhag, L., Jonsson, P.R., Satta, M.P., Sundelof, A., Thompson, R.C., Hawkins, S.J., 2005. Low-crested coastal defence structures as artificial habitats for marine life: Using ecological criteria in design. *Coastal Engineering* 52(10-11), 1053-1071.
- Mouine, N., Francour, P., Ktari, M.H., Chakroun-Marzouk, N., 2012. Reproductive biology of four *Diplodus* species *Diplodus vulgaris*, *D-annularis*, *D-sargus sargus* and *D-puntazzo* (Sparidae) in the Gulf of Tunis (central Mediterranean). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 92(3), 623-631.
- Olden, J.D., Schooley, R.L., Monroe, J.B., Poff, N.L., 2004. Context-dependent perceptual ranges and their relevance to animal movements in landscapes. *Journal of Animal Ecology* 73(6), 1190-1194.
- Parsons, D.M., Morrison, M.A., Slater, M.J., 2010. Responses to marine reserves: Decreased dispersion of the sparid *Pagrus auratus* (snapper). *Biological Conservation* 143(9), 2039-2048.
- Pastor, J., Verdoit-Jarraya, M., Astruch, P., Dalias, N., Pasqual, J.S.N., Saragoni, G., Lenfant, P., 2009. Acoustic telemetry survey of the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) in the Marine

- Reserve of Cerbere-Banyuls: informations on the territoriality of this emblematic species. *Comptes Rendus Biologies* 332(8), 732-740.
- Patterson, T.A., Thomas, L., Wilcox, C., Ovaskainen, O., Matthiopoulos, J., 2008. State-space models of individual animal movement. *Trends in Ecology & Evolution* 23(2), 87-94.
- Pauly, D., 2009. Beyond duplicity and ignorance in global fisheries. *Scientia Marina* 73(2), 215-224.
- Payne, N.L., Gillanders, B.M., Webber, D.M., Semmens, J.M., 2010. Interpreting diel activity patterns from acoustic telemetry: the need for controls. *Marine Ecology-Progress Series* 419, 295-301.
- Pickering, H., Whitmarsh, D., 1997. Artificial reefs and fisheries exploitation: A review of the 'attraction versus production' debate, the influence of design and its significance for policy. *Fisheries Research* 31(1-2), 39-59.
- R, 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Radford, C.A., Jeffs, A.G., Tindle, C.T., Montgomery, J.C., 2008. Temporal patterns in ambient noise of biological origin from a shallow water temperate reef. *Oecologia* 156(4), 921-929.
- Ramos, J., Santos, M.N., Whitmarsh, D., Monteiro, C.C., 2006. Patterns of use in an artificial reef system: A case study in Portugal. *Bulletin of Marine Science* 78(1), 203-211.
- Reynolds, B.F., Powers, S.P., Bishop, M.A., 2010. Application of Acoustic Telemetry to Assess Residency and Movements of Rockfish and Lingcod at Created and Natural Habitats in Prince William Sound. *Plos One* 5(8).
- Rosecchi, E., 1987. L'alimentation de *Diplodus annularis*, *Diplodus sargus*, *Diplodus vulgaris* et *Sparus aurata* (Pisces, Sparidae) dans le golfe du Lion et les lagunes littorales. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes* 49(3-4), 125-141.
- Rothermel, B.B., Semlitsch, R.D., 2002. An experimental investigation of landscape resistance of forest versus old-field habitats to emigrating juvenile amphibians. *Conservation Biology* 16(5), 1324-1332.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., Margules, C.R., 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation - a Review. *Conservation Biology* 5(1), 18-32.
- Schoener, T.W., 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2, 369-404.
- Seaman, W., Jr, 2002. Unifying trends and opportunities in global artificial reef research, including evaluation. *ICES Journal of Marine Science* 59(suppl), 14-16.
- Shulman, M.J., 1985. Recruitment of coral-reef fishes - effects of distribution of predators and shelter. *Ecology* 66(3), 1056-1066.
- Simpfendorfer, C.A., Heupel, M.R., Collins, A.B., 2008. Variation in the performance of acoustic receivers and its implication for positioning algorithms in a riverine setting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65(3), 482-492.
- Singh, L., Downey, N.J., Roberts, M.J., Webber, D.M., Smale, M.J., van den Berg, M.A., Harding, R.T., Engelbrecht, D.C., Blows, B.M., 2009. Design and calibration of an acoustic telemetry system subject to upwelling events. *African Journal of Marine Science* 31(3), 355-364.

- Smith, T.M., Hindell, J.S., Jenkins, G.P., Connolly, R.M., Keough, M.J., 2011. Edge effects in patchy seagrass landscapes: The role of predation in determining fish distribution. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 399(1), 8-16.
- Srisurichan, S., Caputi, N., Cross, J., 2005. Impact of lunar cycle and swell on the daily catch rate of western rock lobster (*Panulirus cygnus*) using time series modelling. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 39(3), 749-764.
- Stone, L., 1995. Biodiversity and Habitat Destruction - a Comparative-Study of Model Forest and Coral-Reef Ecosystems. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 261(1362), 381-388.
- Sweatman, H., Robertson, D.R., 1994. Grazing halos and predation on juvenile caribbean surgeonfishes. *Marine Ecology-Progress Series* 111(1-2), 1-6.
- Taylor, M.D., Ko, A., 2011. Monitoring acoustically tagged king prawns *Penaeus (Melicertus) plebejus* in an estuarine lagoon. *Marine Biology* 158(4), 835-844.
- Topping, D.T., Szedlmayer, S.T., 2011. Home range and movement patterns of red snapper (*Lutjanus campechanus*) on artificial reefs. *Fisheries Research* 112(1-2), 77-84.
- Topping, D.T., Lowe, C.G., Caselle, J.E., 2005. Home range and habitat utilization of adult California sheephead, *Semicossyphus pulcher* (Labridae), in a temperate no-take marine reserve. *Marine Biology* 147(2), 301-311.
- Tsantilas, H., Galatos, A.D., Athanassopoulou, F., Prassinou, N.N., Kousoulaki, K., 2006. Efficacy of 2-phenoxyethanol as an anaesthetic for two size classes of white sea bream, *Diplodus sargus* L., and sharp snout sea bream, *Diplodus puntazzo* C. *Aquaculture* 253(1-4), 64-70.
- Turgeon, K., Robillard, A., Gregoire, J., Duclos, V., Kramer, D.L., 2010. Functional connectivity from a reef fish perspective: behavioral tactics for moving in a fragmented landscape. *Ecology* 91(11), 3332-3342.
- Underwood, A.J., Chapman, M.G., 1989. Experimental analysis of the influences of topography of the substratum on movements and density of an intertidal snail, *Littorina unifasciata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 134(3), 175-196.
- Van Valen, L., 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist* 99, 377-389.
- Veiga, P., Ribeiro, J., Goncalves, J.M.S., Erzini, K., 2010. Quantifying recreational shore angling catch and harvest in southern Portugal (north-east Atlantic Ocean): implications for conservation and integrated fisheries management. *Journal of Fish Biology* 76(9), 2216-2237.
- Wiens, J.A., 2009. Landscape ecology as a foundation for sustainable conservation. *Landscape Ecology* 24(8), 1053-1065.

CHAPITRE 5 : Discussion générale et perspectives de recherche

Le changement climatique et l'augmentation des pressions anthropiques sont à l'origine de l'érosion de la biodiversité qui se traduit dans les services et les secteurs économiques qui en dépendent (Balmford et al., 2002; Balvanera et al., 2006), notamment le secteur de la pêche (Pauly and Watson, 2003; Pauly et al., 2005). Depuis les premiers effondrements de stocks de poissons, l'Homme a pris conscience que les ressources naturelles étaient limitées et que pour les exploiter de manière durable, il était important de trouver des outils de gestion (Pauly et al., 2002). Ces outils de gestion devraient permettre de maintenir un équilibre entre l'exploitation et la conservation des écosystèmes et de leur résilience, c'est-à-dire leur capacité à se régénérer, notamment en cas de perturbation (Vitousek et al., 1997). Il est aujourd'hui généralement admis, à la fois à travers les théories de l'écologie et des expériences de perturbations par le passé, que les écosystèmes riches et diversifiés sont plus résilients que les écosystèmes avec une faible biodiversité (Petchey and Gaston, 2009). Ainsi, l'objectif des gestionnaires, des décideurs et des scientifiques est de trouver un compromis entre l'exploitation des ressources et le maintien de l'économie tout en conservant des écosystèmes avec une grande biodiversité et résilience. Différents outils sont utilisés pour compenser les effets de la pêche sur le fonctionnement et la résilience des écosystèmes. A l'exception des RA, l'ensemble des outils de gestion des ressources halieutiques ont pour but de maintenir l'équilibre entre exploitation et conservation des écosystèmes en limitant (ou en orientant) l'extraction de la ressource. Ces limitations se font soit par des limitations des zones de pêche, des techniques utilisées, des espèces ou des tailles ou en limitant par la quantité autorisée à extraire. Les RA sont les seuls outils de gestion dont l'objectif est au contraire de maintenir cet équilibre de l'exploitation durable en voulant augmenter localement la production des ressources en agissant cette fois directement sur le milieu physique. Cela explique la meilleure acceptabilité de cet outil de gestion comparativement à l'instauration de limitations de pêche. Les RA vont modifier la complexité de l'habitat, son étendue et ses

bordures, ainsi que les distances inter-habitat. Ces modifications des paysages sous-marins peuvent potentiellement impacter les communautés en altérant la diversité et l'abondance des espèces (Beck, 2000; Underwood and Chapman, 1989), mais également les interactions des espèces, en limitant ou facilitant les mouvements/déplacements des organismes au sein des paysages (Fagan et al., 1999; Saunders et al., 1991).

A travers ce travail de thèse et parmi les différents aspects de l'écologie du paysage sur lesquels les RA peuvent influencer, nous avons mis évidence le rôle des RA de Leucate – Le Barcarès (i) sur la structure des communautés ichthyologiques en s'intéressant à la diversité spécifique et fonctionnelle, et à la structure en taille des communautés, (ii) sur la connectivité fonctionnelle et (iii) sur les stratégies d'utilisation de l'habitat dans un paysage « composite » constitué d'habitat artificiels et naturels, à partir de l'étude des déplacements du sar commun, espèce caractéristique des RA. Dans ce dernier chapitre je discuterai, à la lumière de la littérature existante, des effets des RA et de leur rôle dans le paysage côtier en détaillant particulièrement le cas d'étude du sar commun le long de la côte catalane sableuse, pour ensuite développer leurs implications écologiques et de gestion. Je finirai par la mise en avant de points qui n'ont pas pu être abordés et de nouvelles questions apparues au fil de ce travail de thèse sous forme de perspectives de recherche.

1. Rôle des récifs artificiels dans le maintien de la biodiversité et la résilience des écosystèmes marins côtiers

Tel que mentionné par Hooper et al. (2005), les propriétés des écosystèmes dépendent grandement de sa biodiversité et de ses différentes composantes, à la fois des caractéristiques fonctionnelles des espèces qui le compose, ainsi que de leur distribution et abondance dans le temps et dans l'espace. Couplés aux effets climatiques, à la disponibilité de la ressource et au régime de perturbation, les effets biotiques influencent le fonctionnement des écosystèmes. Les premières études sur la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (B-FE), se concentraient uniquement sur la richesse spécifique comme métrique de la biodiversité, mais de plus en plus d'études insistent sur l'importance à considérer des métriques alternatives de la biodiversité (Reiss et al., 2009). Effectivement, de plus en plus de scientifiques mettent en évidence l'importance des traits fonctionnelles des espèces et de leur diversité, considérant que la diversité fonctionnelle est un indicateur des changements du fonctionnement des écosystèmes (Diaz et al., 2003; Petchey et al., 2004; Tilman et al., 1997). Contrairement aux indices de diversité taxonomique, la diversité fonctionnelle permet d'intégrer les caractéristiques fonctionnels des espèces dans l'étude de la biodiversité en considérant leur mode de reproduction, taille, morphologie, régime alimentaire, mode de nutrition ou patron de déplacements, afin de mieux appréhender le rôle et les interactions possibles entre les espèces d'un même assemblage. Comme pour la plupart des espèces la fonction qu'elles occupent dans un écosystème est rarement connue, les indices de diversité fonctionnelle sont calculés à partir de ces traits biologiques des espèces qui servent alors de proxy pour traduire les interactions entre espèces et leur environnement et ainsi mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes (Hooper et al., 2005). L'étude de la diversité taxonomique et fonctionnelle des assemblages de poissons des RA de LB a montré qu'ils

différait de ceux observés sur la zone rocheuse la plus proche du site d'implantation des RA, de part leur densité, la régularité des espèces, leur diversité fonctionnelle, leur composition et leur structure en taille. Ces observations permettent de discuter de l'effet potentiel de l'implantation de RA sur le fonctionnement des écosystèmes et de leur résilience.

1.1. Effet de la complexité de l'habitat, de la connectivité du paysage et de la pression de pêche

Aucun effet de la distance entre RA et récif rocheux n'a été observé sur la diversité des assemblages. Ce qui montre que la diversité fonctionnelle des assemblages des RA n'est pas directement liée à la distance avec le Cap Leucate (CL), la zone rocheuse la plus proche, et à son pool d'espèces. Un certain nombre d'espèces présentes sur les RA n'ayant pas été répertoriées sur le CL, la diversité de poissons présents sur les RA de LB sont la résultante de processus de colonisation et de connectivité à l'échelle du paysage ou en tout cas à une échelle spatiale supérieure aux quelques km qui séparent les RA de LB du CL. En plus des processus de colonisation, les différences entre les assemblages des RA de LB et du CL peuvent être attribuées à l'effet conjoint de la pression de pêche et de la complexité de l'habitat.

Charbonnel et al. (2002) ont étudié les communautés de poissons sur des RA avant et après les avoir complexifié par l'ajout de petites structures en béton à l'intérieur des espaces vides de RA. Les auteurs ont quantifié des augmentations significatives de la richesse spécifique de poissons, de leur biomasse et de leurs densités, en particulier d'espèces à valeur commerciale comme les sparidés, confirmant l'effet de la complexité des RA sur les

communautés. Basé sur la théorie de la relation espèce-aire de distribution (« Species-Area Relationship » SAR, (Connor and McCoy, 1979), il est considéré que des habitats complexes possèdent une plus grande diversité de niches écologiques et abriteraient de ce fait une plus grande diversité d'organismes (Petchey, 2003). Bien que certains effets de la complexité de l'habitat soient connus, comme notamment d'augmenter la gamme de taille des organismes, de diminuer les interactions prédateur-proies en lien avec la ségrégation des niches et les oscillations des populations, les effets sur les propriétés des écosystèmes restent encore peu étudiés (Kovalenko et al., 2012). Dans notre cas, même si la complexité n'a pas été mesurée en tant que telle, les différents types de modules de RA de LB ont permis de mettre en évidence que la diversité des assemblages était plus forte sur les structures les plus complexes, c'est-à-dire les RA multi-modulaires de type amas chaotique. Ce qui est en accord avec la théorie sur le partitionnement des niches écologiques et des études de terrain qui montre une corrélation positive entre la complexité de l'habitat et la richesse spécifique locale et le pool d'espèce du paysage (Tscharntke et al., 2012). En revanche, l'effet de la complexité de l'habitat sur les densités de poissons n'est pas évident dans notre cas d'étude. D'après une étude de Ruitton et al. (2000), une corrélation entre la complexité de l'habitat et des densités des poissons n'apparaît que pour certaines espèces, dont celles du genre *Diplodus* et la saupe (*Sarpa salpa*). Comme dans de nombreuses autres études sur les RA (Badalamenti et al., 2002; Dupont, 2008), de plus fortes densités ont été répertoriées sur les RA de LB par rapport aux zones naturelles à proximité. Généralement ces travaux invoquent l'effet de la complexité de l'habitat pour expliquer les différences entre sites artificiels et naturels, ce qui ne semble pas uniquement être le cas dans notre étude. En effet, les densités les plus fortes sont répertoriées sur les structures artificielles avec la plus petite étendue et le ratio périmètre / aire le plus grand et de faible complexité, puisqu'il s'agit de dalots et de buses essentiellement constitués d'une grande cavité unique. Il faut par ailleurs garder à l'esprit les difficultés d'évaluation en

comptage visuel sur les structures de type amas chaotique, pouvant influencer sur les estimations de densité. D'après Fagan, les bordures sont des habitats à part entière qui favoriseraient les interactions écologiques (1999) et qui pourraient expliquer les fortes densités sur les RA modulaires simples de type buse ou dalot. La disposition en patch de ces petites structures favoriserait l'agrégation autour de celles-ci et pourrait expliquer ces fortes densités observées en mettant en avant l'importance de tenir compte de la connectivité entre patches d'habitats au sein des paysages.

Un travail de synthèse sur la relation entre la complexité de l'habitat et la biodiversité d'écosystèmes de rivières a montré que lorsque l'on cherchait à restaurer des rivières suite à diverses pressions anthropiques, l'augmentation artificielle de la complexité structurelle des rivières ne permettait pas de restaurer la biodiversité de ces habitats (Palmer et al., 2010). D'après les auteurs, les rivières ne peuvent être restaurées par la simple complexification physique de la structure de l'habitat sans qu'il n'y ait d'étude approfondie sur les causes des perturbations et d'actions pour réduire leurs effets. Un des facteurs pouvant expliquer les différences de diversité fonctionnelle et de densités entre les RA de LB et du CL, peut être la pression de pêche qui n'est que faiblement pratiquée autour des RA comparée au CL. Effectivement, on peut remarquer la présence d'espèces particulièrement ciblées par la pêche et de niveau trophique supérieur uniquement sur les RA. Tittensor et al. (2007) mettent en évidence que la magnitude de variation de la relation espèce-a (SAR) entre habitats protégées et non protégées est du même ordre que l'intensité de pêche et cela à travers différents écosystèmes, coralliens ou rocheux de Méditerranée. Ces résultats montrent que la pression de pêche impacte la richesse spécifique, ainsi que les patrons de distributions des poissons inféodés aux récifs.

De plus, Shen et al. (2009) ont montré à partir d'une étude comparative de deux écosystèmes de forêt que la complexité de l'habitat seule ne permettait pas d'expliquer la relation espèce-aire de distribution (SAR « Species Area Relationship »), mais que c'était l'action combinée de la complexité de l'habitat et des capacités de dispersion qui permettait d'expliquer la SAR. L'effet de la dispersion est particulièrement important dans le milieu marin où pour de nombreux organismes (invertébrés et poissons), les stades larvaires sont pélagiques et de ce fait potentiellement fortement dispersif. Certaines études ont montré que le réapprovisionnement en larves était essentiellement lié au processus de connectivité démographique et non pas d'autorecrutement, comme dans le cas de la métapopulation de poissons clowns en Papouasie-Nouvelle-Guinée (Saenz-Agudelo et al., 2011). En plus de la connectivité démographique, la connectivité fonctionnelle semble jouer un rôle important dans la SAR, car en définitive c'est la sélection de l'habitat par les adultes qui va déterminer leur répartition spatiale au sein d'un paysage. Ce qui semble être vérifié par le fait que les RA de LB aient tout d'abord été colonisés par des poissons de taille adulte provenant d'autres habitats.

1.2. Conséquences sur la résilience des écosystèmes

Bien que les écosystèmes aient toujours eu à subir des perturbations environnementales, le contexte d'anthropisation des milieux naturels, montre que la magnitude et la fréquence de ces perturbations augmentera dans le futur (Vitousek et al., 1997), induisant ainsi des changements dans l'abondance et la composition des espèces modifiant à leur tour le fonctionnement des écosystèmes (Hooper et al., 2005). La gestion durable des ressources et des écosystèmes nécessite de comprendre ce qui fait qu'en cas de perturbation un écosystème conservera sa structure, son fonctionnement et les services qu'il apporte (Carpenter et al.,

2005; Folke et al., 2004; Peterson et al., 1998; Walker, 1995). Cette notion a été définie par Holling (1973) sous le terme de résilience écologique d'un écosystème puis repris par d'autres auteurs (Cumming et al., 2005).

Des études menées sur le milieu terrestre ont montré que des paysages structurellement complexes, composés de petites entités fragmentées et d'entités de plus grande étendue, auraient une plus grande hétérogénéité de ressources et favoriseraient ainsi la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. Les paysages avec une grande alternance d'habitats complexes apporteraient une certaine stabilité spatio-temporelle et résilience aux écosystèmes (Tschardt et al., 2012). Cependant dans les études sur le milieu terrestre une certaine redondance des espèces ou de leurs fonctions est observée, ce qui est rarement le cas en milieu marins côtier, où la plupart des espèces ont des fonctions très complémentaires (Micheli and Halpern, 2005). Il est donc difficile de dire si l'implantation des RA dans des paysages relativement homogènes avec peu de structures rocheuses et de faible complexité puisse réellement agir sur la résilience des écosystèmes côtiers en abritant de plus nombreuses espèces. De plus l'extraction ciblée de certaines espèces particulières, souvent de niveau trophique supérieur, aurait tendance à retirer des groupes fonctionnels entiers des écosystèmes marins côtiers (Micheli and Halpern, 2005). Cela met d'avantage l'accent sur le fait que les milieux marins côtiers sont constitués de réseaux trophiques complexes nécessitant avec ou sans RA, une gestion des différentes pressions anthropiques permettant de maintenir leur fonctionnement, au risque de voir disparaître un certain nombre de biens et de services qui sont liés à leur exploitation.

En revanche, on peut émettre l'hypothèse que l'implantation de RA sur une côte sableuse où les zones rocheuses sont relativement rares pourrait agir en faveur de la résilience des écosystèmes rocheux, en augmentant la connectivité fonctionnelle entre zones rocheuses et en servant de zones de replis en cas de perturbation locale. Mumby et Hastings (2008) ont par exemple montré dans le cas d'écosystèmes coralliens que lors d'évènements d'ouragans, les récifs coralliens proches de zones de mangroves, servant alors de refuge, étaient capables de se régénérer, contrairement aux récifs coralliens isolés. Ou à l'inverse, l'augmentation de la connectivité fonctionnelle entre habitat rocheux et la création de nouveaux habitats de configuration différente pourrait favoriser la propagation d'espèces invasives. Dans le contexte de constructions côtières, Bulleri et Chapman (2010) évoquent les risques de propagation d'espèces invasives et de leurs effets néfastes sur les écosystèmes et l'économie qui en dépend. Les avis à ce sujet sont cependant partagés, certains chercheurs estimant que les invasions en milieu marins côtiers, à l'exception de quelques cas comme la taxifolia (*Caulerpa taxifolia*), auraient plutôt généré de la diversité et non pas d'effets néfastes (Briggs, 2008). Dans un contexte de changement global, il est particulièrement important de considérer l'éventualité d'une modification de l'habitat naturel qui puisse favoriser le développement d'espèces exotiques.

2. Rôle des récifs artificiels dans la dynamique spatiale du sar commun

Les animaux évoluent au sein de paysages hétérogènes, où leur choix de l'habitat est contraint par des facteurs environnementaux abiotiques (e.g. caractéristiques physico-chimique de l'habitat), des interactions écologiques (e.g. la prédation, la compétition ou le parasitisme ; Nakayama et al., 2011), et des caractéristiques de la population (e.g. la densité,

la structure en âge ou en taille ; Planque et al., 2011). Il a été montré chez les vertébrés, que le choix de l'habitat est un processus adaptatif qui implique également une certaine connaissance de l'environnement et des risques associés (Storch and Frynta, 1999) ce qui pourraient expliquer les différences observées entre la niche théorique d'une population et sa/ses niche(s) réalisée(s). La niche théorique correspond à l'habitat potentiel où les conditions environnementales sont favorables au maintien des populations. Loots *et al.* (2009) ont par exemple montré chez la plie commune (*Pleuronectes platessa*) que le choix de l'habitat de reproduction était indépendant des fluctuations de température et de salinité. La plie commune présenterait un fort attachement au site de reproduction impliquant une certaine mémoire de la population comme facteur contrôlant ce choix d'habitat. La connaissance des sites de reproduction serait alors assurée par les individus plus âgés de la population qui entraîneraient les plus jeunes (Petitgas et al., 2006). Dans notre étude, le suivi acoustique a permis de mettre en évidence le rôle des RA dans la dynamique spatio-temporelle du sar commun et d'identifier leurs habitats de nutrition et de refuge, de quantifier leurs capacités de déplacement et le degré de connectivité fonctionnelle entre les différents habitats artificiels et naturel de la côte catalane sableuse (principaux résultats synthétisés en Figure 5-47). De plus, ce suivi a mis en évidence des types comportementaux et des stratégies d'utilisation de l'habitat différents chez les sars communs, selon s'ils avaient élu résidence sur des récifs rocheux ou des RA.

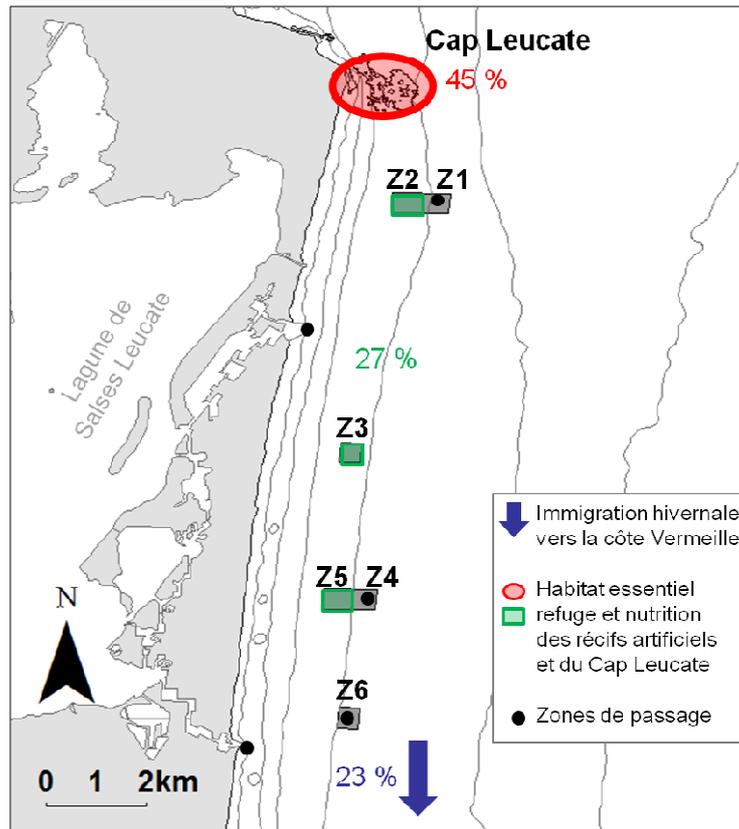


Figure 5-47. Synthèse des zones de nutrition et de refuge des sars communs sur la côte catalane sableuse française et de leur connectivité avec la côte rocheuse au Sud (Côte Vermeille).

2.1. L'habitat essentiel du sar commun

Dans le cas de la sous-population du sar commun de la côte catalane sableuse, il aurait pu être supposé que les RA de Leucate – Le Barcarès puissent faciliter les échanges entre différents habitats en facilitant le franchissement de la matrice sableuse, *a priori* hostile. Cette étude a cependant montré que la majorité des sars (81%) avaient un comportement exprimant une fidélité au site importante, même s'ils étaient capables de parcourir de grandes distances en peu de temps. Des déplacements de l'ordre d'une quarantaine de km en un jour ont en effet pu être observés entre le Cap Leucate et le début de la côte Vermeille. Ces résultats vont au-delà de ce qu'y est mentionné dans la littérature, d'après laquelle le sar commun serait une espèce « effectuant [...] des déplacements latéraux plus ou moins importants, mais avec une fidélité stationnelle marquée » (Harmelin, 1987). Parmi les individus fortement résidents,

35% (soit 27% de l'ensemble des sars marqués) étaient résidents des RA attestant que les RA de LB sont des habitats favorables pour les sars communs, ce qui corrobore les résultats de D'Anna et al. (2011). D'après cette étude, les sars communs se serviraient des structures artificielles comme refuge et viendraient se nourrir sur les zones sableuses et couvertes de posidonies des alentours. Dans notre cas, certains individus résidents des RA passaient jusqu'à 100% de leur temps sur un village de RA, c'est-à-dire soit sur les corridors sableux entre les structures ou à l'intérieur des RA, montrant que les entités de villages de RA accomplissaient à la fois le rôle d'habitat refuge et celui de nutrition. D'autres suivis acoustiques réalisés ont montré le potentiel des RA comme habitat favorable aussi bien pour des espèces d'eaux tempérées (D'Anna et al., 2011), que tropicales (Topping and Szedlmayer, 2011) ou même subarctiques (Reynolds et al., 2010).

Bien que les RA de LB semblent être un habitat favorable au sar commun, les villages des RA ne sont pas tous colonisés et utilisés de façon identique. Les villages les moins profonds et les plus au Nord étaient colonisés de manière pérenne ($Z2, Z3 > Z5$) alors que ceux du Sud et à des profondeurs dépassant les 20 m étaient faiblement colonisés et considérés comme zones de passage ($Z1, Z4, Z6$). Bien que certains auteurs mentionnent un préférendum bathymétrique du sar commun s'étendant jusqu'à 30 voir 50 m de profondeur, il semblerait que lorsqu'un habitat favorable est accessible à des profondeurs inférieure à 20 m, il sélectionnera cet habitat plutôt qu'un habitat plus profond. Ce préférendum bathymétrique pour les fonds de moins de 20 m peut être lié à la stratification des eaux sur la zone d'étude en période estivale qui s'accompagne d'une thermocline entre 0 et 25 m de profondeurs (Millot and Wald, 1980), mais également à l'accessibilité à la ressource trophique. La zone autour du Cap Leucate est en effet une zone d'upwelling côtier (Millot, 1990). Ces épisodes d'upwelling peuvent contribuer à une remise en suspension des éléments nutritifs augmentant alors la

production et favorisant le développement d'invertébrés benthiques, qui représentent l'essentiel de la nourriture des sars communs (Figueiredo et al., 2005; Rosocchi, 1987). La proximité des RA de LB avec les trois graus de la lagune de Salse - Leucate pourrait également affecter de manière indirecte la distribution des sars communs sur les RA. Des études réalisées sur le panache du Rhône ont montré la présence d'un gradient côte - large des apports de matière organiques et d'éléments nutritifs en relation avec le développement des communautés d'invertébrés benthiques (Pastor et al., 2011). Il serait possible qu'un tel gradient puisse exister avec les RA les moins profonds qui captent la majorité de la matière organique en provenance des graus de l'étang.

L'effort d'échantillonnage entre les RA de LB (n=38) et le CL (n=36) étant relativement équilibré au départ, le fait d'avoir au final 35% de résidents sur les RA contre 55% de résidents sur le CL, indique cependant que l'habitat naturel et artificiel n'est pas colonisé de la même façon. Ce déséquilibre en faveur de l'habitat naturel pourrait indiquer une meilleure qualité de l'habitat que sur les RA, liée probablement à sa configuration plus étendue avec des zones rocheuses relativement hétérogènes réparties sur un gradient bathymétrique compris entre 0 et 20 m de profondeur. Néanmoins, sur la côte catalane sableuse où les substrats rocheux sont très rares, les RA les moins profonds, entre 15 et 19 m, diversifient et multiplient les habitats favorables disponibles au sar commun y présentant un comportement résident.

2.2. Connectivité fonctionnelle entre habitats naturels et artificiels

La connectivité écologique est un aspect de la dynamique des populations marines qui est largement moins étudiée que la connectivité démographique des populations qui se fait lors de la phase dispersive (Turgeon et al., 2010). Cependant, la connectivité liée aux stades

juvéniles et adultes des poissons a également son importance dans le maintien des populations car elle va influencer sur la sélection et l'utilisation de l'habitat et de la ressource ce qui peut être déterminant dans un milieu de plus en plus exposé aux perturbations anthropiques et climatiques (Vitousek et al., 1997). Les capacités de déplacements et d'adaptations des individus au sein de ces paysages vont déterminer leur survie en cas de perturbations rendant leur habitat hostile.

Lorsque l'on considère uniquement les sars communs qui présentent un patron de mouvement résident, on peut dire que les RA de Leucate – Le Barcarès n'augmentent pas la connectivité avec les habitats rocheux. D'autres études de suivi acoustique effectuées sur le sar commun montrent son domaine vital journalier s'étendrait sur environ $0,11 \pm 0,08$ à $1,61 \pm 0,89$ km² selon la zone d'étude (Abecasis et al., 2009; D'Anna et al., 2011; Lino et al., 2009). La distance minimale entre les RA de LB et la zone rocheuse naturelle la plus proche étant de 2 km, aucun patron de mouvement journalier n'a pu être observé, mettant en évidence que les RA de LB multiplient les habitats favorables au sar commun dans la zone d'étude mais n'agrandissent pas celui préexistant du Cap Leucate. De plus, lorsque des déplacements sont observés en période hivernale de la côte sableuse vers la côte rocheuse (CV), les RA ne servent pas nécessairement de zones de passages. Le trajet entre la côte sableuse et la côte rocheuse étant effectué sur des périodes très courtes (1 à 9 jours), pendant lesquelles les sars communs ne sont pas détectés sur d'autres structures rocheuses (digues, RA, CL), semble indiquer qu'il s'agit de déplacements orientés et non pas de déplacements liés à un comportement exploratoire à la recherche de nouvelles zones de refuge ou de nutrition. La suivi acoustique sur le sar commun ayant été effectué entre juin et février, il n'a pas été possible de vérifier si ces déplacements correspondaient à des émigrations de la côte sableuse vers la côte rocheuse comme observé par Pastor (2008) ou des migrations hivernales avec un

retour vers la côte sableuse (les RA et le CL) en période chaude. Cette deuxième hypothèse sous-entendrait que la côte sableuse, incluant le Cap Leucate et les RA de LB, soit un habitat potentiellement moins favorable, tout du moins durant la période froide. La température de l'eau et en particulier des eaux côtières peu profondes où les fluctuations peuvent être très importantes, est connu pour être un facteur indicateur de mouvement de poissons notamment chez certaines espèces de poissons plats (Gibson, 1997). De plus, une étude menée par Lloret et Planes (2003) a montré que les sars communs capturés durant la période reproductive sur la côte rocheuse avaient une meilleure condition que ceux de la côte sableuse. D'après ces auteurs, la côte rocheuse serait un meilleur habitat où les dépenses énergétiques des sars seraient réduites avec un accès facilité à la nourriture et des risques de prédation réduits due à l'effet refuge du substrat rocheux. Il est cependant à noter que lors de cette l'étude, les RA de LB n'existaient pas encore et que le Cap Leucate n'avait pas été inclus dans l'échantillonnage de la côte sableuse. Les sars ont été échantillonnés au Sud du Barcarès, essentiellement à proximité de digues. D'après notre suivi acoustique les digues servent surtout de zones de passages, notamment aux individus vagabonds. Effectivement, au niveau des digues, les individus sont rarement détectés plus de quelques heures d'affilées, ce qui peut s'expliquer par la faible étendue de ces habitats artificiels et de leur exposition aux variations hydrologiques et courantologiques dues à leur faible profondeur. De plus, la côte sableuse et la côte rocheuse ne sont pas soumises aux mêmes conditions hydrologiques en raison de leur orientation et également du fait des particularités de la zone autour du Cap Leucate (voir Chapitre 1 partie I). Durant la période hivernale, il y a régulièrement des épisodes de « coups de mer » provenant de fort vent d'Est auxquels la côte sableuse est plus exposée. L'étendue, la configuration irrégulière et l'orientation de la côte rocheuse offrirait un meilleur refuge, ce qui pourrait expliquer des différences de qualité de l'habitat avec la côte sableuse et l'émigration ou migration d'une fraction de la sous-population des sars de la côte sableuse

(des RA et du CL) vers la Côte Vermeille en période hivernale. D'après les résultats de notre expérience de marquage acoustique 23 % des sars communs (n=17) effectueraient ces déplacements hivernaux de la côte sableuse vers la côte rocheuse. Une expérience préliminaire de marquage acoustique a également révélé un pourcentage similaire avec 25 % des sars (n=5) qui rejoignent la côte rocheuse en période froide (données non publiées). Ces résultats sont similaires et viennent confirmer l'étude de capture / recapture réalisée par marquage visuel combinée à une analyse d'otolithométrie de Pastor (2008), selon lequel 20 % des sars seraient concernés par ces déplacements entre côte sableuse et côte rocheuse. Ce phénomène d'émigration hivernale de la côte sableuse vers la côte rocheuse semble ainsi être un phénomène récurrent. Il faudrait compléter ces expériences de marquage acoustique sur l'ensemble d'une année pour définir s'il s'agit en définitive d'une simple émigration ou d'une migration hivernale avec un retour des individus vers leurs zones de résidence initiale. De plus, il serait intéressant d'évaluer la connectivité entre ces différents habitats dans les deux sens, c'est-à-dire en effectuant des marquages acoustiques sur des sars résidents de la Côte Vermeille, afin d'observer une éventuelle émigration vers la côte sableuse et plus particulièrement vers le Cap Leucate ou les RA de LB.

En revanche, lorsque l'on considère les individus plus vagabonds, qui présentent des comportements exploratoires beaucoup plus développés que les individus résidents, les RA de LB pourraient jouer un rôle important dans la connectivité écologique du paysage. Généralement, les comportements exploratoires des animaux sont associés à des comportements avec des « prises de risque » plus importantes ou « risk-taking behavior » (Wilson and Godin, 2010). Les individus au comportement exploratoire développé sont considérés comme tels en raison du grand nombre de déplacements en dehors de leur habitat favorable pour explorer de nouvelles aires de nutrition et de refuge, ce qui est particulièrement

vrai dans des paysages où les habitats favorables sont relativement réduits et fragmentés. Dans d'autres études, il a été montré que la présence de « points relais » (« stepping-stones ») entre deux habitats favorables distants pouvait augmenter la connectivité inter-habitats (Chapman and Kramer, 2000) en diminuant les risques de prédation. Plusieurs études en milieu tropical ont en effet montré que les poissons récifaux sont d'avantage exposés à la prédation lorsqu'ils traversent des habitats ouverts comme les zones sableuses pour atteindre de nouveaux habitats de nutrition ou de refuge (Barrett, 1995; Shulman, 1985). On pourrait de ce fait émettre l'hypothèse que la présence des RA de LB puisse jouer le rôle de « points relais », favorisant la survie des individus au comportement vagabond et la connectivité entre habitats favorables. Cette fraction d'individus au comportement exploratoire développé dispose d'une plasticité comportementale importante. Dans un environnement aux perturbations anthropiques et climatiques grandissantes, ces individus sont susceptibles d'avoir une plus grande capacité d'adaptation que les individus résidents ce qui peut être décisif dans la persistance des populations (Wilson and Godin, 2009).

2.3. Stratégie d'utilisation de l'habitat et spécialisation individuelle

2.3.1. Diversité des stratégies d'utilisation de l'habitat des poissons

Les stratégies d'utilisation de l'habitat des poissons peuvent être très diversifiées avec au sein d'une même espèce ou population parfois des variations individuelles importantes. Jadot et al. (2002) ont mis en évidence chez la saupe (*Sarpa salpa*) deux stratégies de mouvement, avec des individus dont l'habitat journalier est restreint et indissocié entre le jour et la nuit et d'autres individus dont l'habitat diurne et nocturne est dissocié spatialement et plus étendu. Ce genre de différences a également été observé sur le pagre australien (*Pagrus auratus*) en relation avec des aires protégées vs. non-protégées, avec soit un domaine vital

(« home-range ») unimodal plus restreint, soit bimodal plus étendu (Parsons et al., 2010). Les auteurs mettent en évidence que les individus résidents de l'aire protégée présentent uniquement un type de déplacement unimodal alors que ceux résidant dans la zone non protégée présentent les deux patrons. Une étude des déplacements par marquage acoustique couplée à une analyse isotopique a permis à Hammerschlag et Layman (2010) de mettre en évidence des variations intra-populationnelles de l'utilisation de l'habitat chez deux espèces de vivaneaux aux Bahamas. Ils montrent que les patrons de déplacement sont liés à l'utilisation de la ressource trophique qui diffère selon les individus d'une même population, mettant ainsi en évidence la spécialisation individuelle des espèces étudiées. Il est possible d'envisager qu'il y ait davantage d'espèces de poissons avec des stratégies différentes d'utilisation de l'habitat, mais que le faible nombre d'individus échantillonné lors des marquages acoustiques ainsi que la restriction des habitats suivis ne permette pas d'identifier les différents patrons de mouvement, ou les cas de spécialisation individuelle intra-populationnelle.

Chez le sar commun, nous avons observé trois types de stratégie d'utilisation de l'habitat : (i) des individus au comportement vagabond avec des faibles taux de détections sur les zones rocheuses naturelles ou artificielles, (ii) des individus résidents des récifs au patron diurne, (iii) des individus résidents avec un patron nocturne présent uniquement sur les RA. Concernant les individus vagabonds, il faudrait faire un suivi acoustique en incluant cette fois les matrices sableuses entre les différents habitats rocheux artificiels et naturels, pour vérifier qu'il s'agisse réellement d'un comportement « vagabond » et non d'individus qui ont établi leur domaine vital sur des zones sableuses en dehors des zones de suivi actuelles. Bien que l'utilisation de la ressource trophique de ces trois stratégies n'ait pas été quantifiée dans le suivi du sar commun, il est possible de penser, tout comme dans le cas de l'étude de

Hammerschlag et Layman (2010), que l'exploitation d'habitats différents et de patrons de mouvement différents se traduit dans l'utilisation de la ressource trophique. Les sars qui résident sur les RA de LB avec un patron nocturne sont susceptibles d'exploiter d'autres ressources trophiques, que les sars du CL avec un patron diurne ou des sars vagabonds qui se déplacent entre habitats rocheux. Dans ce cas, les trois patrons d'utilisation de l'habitat traduiraient une certaine spécialisation individuelle au sein de la même population du sar commun sur la côte sableuse catalane.

2.3.2. Causes de la spécialisation individuelle

Les causes de la spécialisation individuelle, c'est-à-dire de la variation intra-populationnelle de l'utilisation de la ressource, peuvent être diverses (Bolnick et al., 2003) et abordées sous l'angle de deux approches théoriques, une approche adaptative à partir de la théorie de l' « *optimal foraging* » (TOF) et une approche évolutionniste à partir de la génétique quantitative (Araujo et al., 2011). D'un point de vue évolutionniste, les variations intra-populationnelle de la niche écologique sont considérées comme un trait héritable (Ackermann and Doebeli, 2004; Taper and Case, 1985), alors qu'avec la TOF il est considéré qu'il s'agit d'un trait comportemental et adaptatif. La spécialisation individuelle serait alors issue d'une certaine variance phénotypique héritable, amplifiée ou réduite par la sélection naturelle. D'après la théorie de l' « *optimal foraging* », les organismes devraient sélectionner parmi les différentes ressources disponibles et les différentes voies d'accès à cette ressource, celle qui maximise les bénéfices énergétiques et reproductif (Schoener, 1971). Des variations d'occupation de niche écologique au sein d'une même population sont cependant observées, avec de nombreux exemples chez les poissons (Araujo et al., 2011). Ce choix de ressource et de stratégie d'utilisation de l'habitat dépendra de facteurs comme la disponibilité de

ressources alternatives, de leur valeur énergétique, du coût énergétique à capturer/trouver et manipuler cette ressource, ainsi que du niveau de compétition intra- et interspécifique et des risques de prédation liés à cette stratégie d'utilisation de l'habitat (Araujo et al., 2011; Bolnick et al., 2003). La spécialisation individuelle ou variation intra-populationnelle des niches écologiques réalisées dépendrait ainsi d'un compromis entre les interactions écologiques telles que la compétition et la prédation (Araujo et al., 2011), et des traits phénotypiques individuels et capacités compétitives individuelles liées à leurs capacités cognitive (Araujo et al., 2011; Loehle, 2012). D'après Schoener (1971), les individus d'une même population peuvent avoir des critères d'optimisation différents de la ressource (Wilson and Godin, 2009), certains minimisant les risques de prédation, d'autres maximisant les apports énergétiques en prenant plus de risques de prédation, ce qui pourrait expliquer la cooccurrence d'individus vagabonds avec un comportement exploratoire développé et d'individus très résidants. Ces différents types de comportements et leur plasticité chez les poissons ont été synthétisés par Conrad et al. (2011) sous le terme de « syndrome comportemental ». Le développement de comportements plus ou moins exploratoires ("boldness") chez certaines espèces de poissons serait positivement corrélé à leurs capacités d'apprentissage (Sneddon, 2003).

Concernant l'origine de la différenciation de l'utilisation de l'habitat en une stratégie nocturne et une stratégie diurne chez le sar commun sur la côte sableuse, on peut émettre deux hypothèses. Une première possibilité serait qu'il s'agisse d'une adaptation au nouvel habitat favorable crée par l'installation des RA de LB, dans la mesure où le patron nocturne a été uniquement observé chez les individus résidant des RA. Dans ce cas, nous considérons que le patron « original » correspond au patron diurne exprimé par les individus résidants du récif naturel du CL. Les individus n'ayant pas de préférence d'habitat sur la période de suivi manifestant un patron plutôt diurne même lorsqu'ils sont sur les RA, affirmerait cette idée. Il

se pourrait également que les sars résidants des RA ayant un patron nocturne soient issus d'individus vagabonds qui pour des raisons de limitation de l'habitat rocheux naturel ont adopté une stratégie de recherche de ressource différente liée à des risques différents dans un environnement différent. L'hypothèse de l'adaptation de certains individus au nouvel habitat serait plausible si l'on considère qu'il y a un effet de densité dépendance avec une limitation pour la ressource sur le récif naturel, avec une forte compétition intraspécifique favorisant la recherche de ressources alternatives, que ce soit pour le refuge ou la nourriture. Huss et al. (2008) ont montré par exemple chez la perche européenne (*Perca fluviatilis*) que les recrues de l'année (YOY « Young Of the Year ») les plus grands changeaient de régime alimentaire à base de zooplancton pour des macroinvertébrés dans des conditions de forte compétition intraspécifique. A la fois les coûts de la compétition sur les habitats rocheux naturels et la configuration particulière de l'habitat artificiel auraient alors favorisé l'apparition d'un comportement alternatif et probablement la spécialisation individuelle des sars qui ont sélectionné les RA comme habitat essentiel. La configuration en patch des structures composant les villages des RA de LB pourrait affecter les risques de prédation, qui d'après Smith et al. (2011) seraient plus élevés pour certaines espèces au niveau des bordures des habitats. L'effet de la prédation sur la spécialisation individuelle de la niche écologique peut se faire soit indirectement en réduisant l'abondance des proies et générant une limitation pour la ressource trophique ou bien en modifiant directement le comportement des proies en réponse au risque de prédation (Araujo et al., 2011).

Une seconde hypothèse serait que les deux patrons coexistaient déjà avant les RA et traduirait peut-être une variation phénotypique héréditaire du sar commun. Le fait que ces deux patrons aient déjà été répertoriés dans la littérature, laisse penser qu'il ne s'agit pas d'une exception locale. D'Anna *et al.* (2011) ont montré un patron nocturne chez les sars

communs inféodés aux RA du golfe de Castellammare sur les côtes de Sicile, alors qu'il est généralement reconnu que le sar commun a un patron diurne (Harmelin, 1987; Sala and Ballesteros, 1997) tel qu'observé sur les individus du CL. Dans le cas de cette étude, les RA sont également installés sur des zones sableuses comme dans le cas des RA de LB. D'après les résultats de cette expérience de marquage acoustique et les observations des pêcheurs récréatifs qui capturent des sars de nuit en bordure de plage avec des robes très blanches comparé aux spécimens observés sur les zones rocheuses, mènent à penser qu'il existe au moins deux patrons d'utilisation de l'habitat chez le sar commun. Les sars résidants des RA seraient alors des individus précédemment inféodés au substrat sableux, ou avec des patrons plus exploratoires, qui auraient bénéficiés de la présence des RA comme habitat refuge, mais qui continuent à se nourrir à l'extérieur des zones rocheuses sur le substrat sableux où les risques de prédatations ne sont pas les même que sur les zones abritées, ce qui expliquerait le patron inversé, nocturne. De plus, les connaissances actuelles sur l'utilisation de l'habitat et la distribution des sars communs peuvent être biaisées par les stratégies d'échantillonnage ciblant les substrats rocheux. Dans cette étude, nous nous sommes focalisés sur les zones de récifs artificiels et naturels pour des contraintes techniques de limitation de matériel, mais il serait intéressant d'inclure les matrices sableuses dans le suivi acoustique et de marquer des individus capturés sur les zones sableuses à l'écart des zones rocheuses pour mieux comprendre l'origine de ces deux patrons de déplacement observés chez le sar commun.

2.3.3. Conséquences de la spécialisation individuelle

Il est souvent considéré que les variations intra-populationnelles correspondent à des variations non-adaptatives autour d'une moyenne adaptative (Sih et al., 2004) et de ce fait

négligeables face aux autres facteurs biotiques et abiotiques intervenant dans la sélection de l'habitat et le maintien des populations. On peut effectivement se poser la question si l'investigation d'un niveau de complexité supplémentaire, c'est-à-dire celui de l'individu, est nécessaire et ce que cela apporterait. De récentes études ont montré que les variations intra-populationnelle de l'exploitation des niches écologiques pouvait avoir des implications écologiques importantes et également dans la conservation et la gestion de ces populations (Bolnick et al., 2011; Bolnick et al., 2003; Conrad et al., 2011). Selon Conrad et al. (2011) les différents types comportementaux au sein d'une même population de poissons peuvent avoir des implications sur leur fitness. Par exemple chez le guppy (*Poecilia reticulata*) les individus avec un comportement exploratoire plus développé ont de plus grandes chances de survie en présence d'un prédateur que les guppies moins actifs (Smith and Blumstein, 2008). Chez le gambusia (*Gambusia holbrooki*) le comportement exploratoire est négativement corrélé à la fécondité (Wilson and Godin, 2010) alors que l'inverse a été recensé chez le saumon rouge *Oncorhynchus nerka*, (McPhee and Quinn, 1998). Les variations intra-populationnelles des niches trophiques peuvent également avoir des conséquences sur la structure des réseaux trophiques, puisque la source trophique principale peut fortement varier comme dans l'exemple cité précédemment sur la perche européenne (Huss et al., 2008). Selon la pression de compétition les individus peuvent passer d'un régime alimentaire principalement composé de zooplancton à un régime basé sur la consommation d'invertébrés benthiques. Ne pas considérer ces variations pourrait avoir des conséquences notamment dans les études de la dynamique des populations faites à partir de modèles mécanistiques où la dynamique des populations est prédite à partir des propriétés de ses composantes.

La spécialisation individuelle peut également entraîner des réactions adaptatives évolutionnaires. En se basant sur les observations faites sur le sar commun de la côte catalane

sableuse où la modification de l'habitat semble avoir un effet sur les comportements ou tout du moins de sélectionner certains types comportementaux, cela peut avoir des conséquences écologiques sur la dynamique des populations, les réseaux trophiques, mais également des conséquences évolutionnistes à plus long terme. La différenciation comportementale au sein d'une même population peut engendrer une isolation reproductive soit par isolation écologique ou comportementale. Schwartz et al. (2010) ont montré chez le guppy (*Poecilia reticulata*) des cas d'isolation reproductive liés à une adaptation locale à différents environnements. Dans des conditions expérimentales, des individus vivant dans des habitats soumis à de fortes pressions de prédation ont été mis en contact avec des individus vivant dans des habitats à faible pression de prédation. Les femelles des habitats à faible prédation discriminaient les mâles des habitats à forte prédation en montrant une sélection pour éviter une reproduction mal adaptée par rapport à l'environnement et à ses risques de prédation associés. Chez le sar commun on pourrait par exemple imaginer, que les individus de différents types comportementaux du fait de leur distinction spatiale entre aire de résidence (CL, RA) ne sélectionnent pas les mêmes sites de reproduction et soient de ce fait isolés. Les zones de reproduction du sar commun ne sont à ce jour pas connues, mais des hypothèses divergentes basées sur des observations existent. Les pêcheurs chalutiers mentionnent la présence de regroupements de sars communs au large des zones rocheuses sur des fonds sableux au-delà de 30 m. Alors que les pêcheurs artisanaux et chasseurs sous-marins auraient observés des regroupements de sars communs dans des zones d'éboulis rocheux à quelques mètres de profondeur. Ces hypothèses restent à vérifier, mais ces deux observations peuvent être valides et pourraient rejoindre l'hypothèse de différenciation comportementale chez le sar commun, discriminant les individus inféodés aux substrats sableux et aux RA de ceux des récifs rocheux étendus, ceux du substrat meuble se reproduisant sur les sites sableux profonds et ceux des récifs rocheux se reproduisant dans les éboulis rocheux. Une étude en cours de

publication sur les déplacements de sars communs réalisée en période de reproduction marqués dans la réserve de Torre Guaceto en Italie, montrerait qu'ils restent dans la réserve durant la période de reproduction (comm. Pers. M. Di Lorenzo). Dans un modèle de gestion de la population du sar commun sur la côte catalane sableuse, Hussein et al. (2011a, b) ont paramétré les zones de reproduction au large sur les fonds sableux au-delà de 30 m de profondeur et n'avaient trouvé aucun effet sur les biomasses de sars lors de la mise en réserve de ces zones de reproduction. La présence de zones de reproduction distinctes avec des zones en eaux peu profondes sur les récifs rocheux risquerait alors de changer le diagnostic de cette analyse, puisqu'il s'agit de zones où l'intensité de la pêche artisanale est beaucoup plus importante. Cela met en avant l'importance d'avoir une bonne connaissance de la structuration spatiale des populations au cours de tout leur cycle de vie ainsi que de leurs différentes stratégies d'utilisation de l'habitat pour la gestion et la conservation des populations. De plus, la pression sélective de pêche entre ces deux types de zones de reproduction pourrait avoir des conséquences sur la stabilité de la population en sélectionnant un des types comportementaux plutôt qu'un autre. D'après l'étude de Lloret et Planes (2003) les individus de la côte sableuse auraient une fitness plus faible que ceux de la côte rocheuse (Côte Vermeille au sud de notre zone d'étude). Il se pourrait alors que le type comportemental des sars des substrats sableux et des RA correspond à un compromis pour réduire les risques de mortalité par pêche bien que visiblement leurs apports énergétiques soit plus faibles ou leur dépenses plus fortes que sur la côte rocheuse. A plus long terme, la différenciation comportementale par le biais de l'isolation reproductrice pourrait également mener jusqu'à de la spéciation sympatrique, c'est-à-dire à de la spéciation sans qu'il n'y ait d'isolement géographique.

3. Implication des récifs artificiels sur la production halieutique et la gestion des ressources

3.1. L'hypothèse d'attraction vs. de production

La question de l'efficacité des RA en tant qu'outil de gestion des ressources a été longtemps abordée par le biais du conundrum attraction vs. production. Cette hypothèse est basée sur le fait que les RA sont considérés comme un outil de gestion des pêcheries efficace s'ils permettent d'augmenter la production locale en créant de nouveaux habitats favorables pour les espèces exploitées. Cependant, la disponibilité de l'habitat comme facteur limitant dans le développement des populations de poissons exploitées par la pêche a souvent été remis en cause. L'argument derrière cette réfutation est que sur les habitats naturels subissant de fortes pressions de pêche au point de voir les captures diminuer, l'habitat disponible devrait être plus important et donc permettre plus de recrutement de nouveaux individus (Bohnsack et al., 1997; Lindberg, 1997). L'agrandissement de ces habitats par l'ajout d'habitats artificiels ne changerait alors rien au niveau des stocks de poissons. Comme le mentionnent Osenberg et al. (2002), les peuplements associés aux RA sont très certainement issues à la fois de processus d'attraction et de nouvelle production. De nombreux mécanismes intervenant dans la production de biomasse des populations de poissons exploitées par la pêche comme l'émigration, l'immigration, la croissance, la mortalité naturelle et la mortalité par pêche (Fogarty, 2001) en plus des interactions écologiques avec les autres espèces (compétition, prédation, parasitisme). Étudier les abondances de poissons ou le recrutement des juvéniles comme seuls indicateurs de production de biomasse, comme souvent suggéré dans la littérature (Brickhill et al., 2005), semble ainsi relativement réducteur et ne permettrait

pas de mettre en évidence de toute la complexité des effets des RA sur les peuplements de poissons.

RA de LB : diversification des habitats refuges et de nutrition. Dans le cas des RA de LB, les fortes concentrations de poissons autour de ces structures ne sont pas uniquement induites par un processus d'attraction, mais également par de la production. Effectivement, les RA de LB présentaient de fortes densités et diversité de poissons adultes au bout de 2 ans d'immersion, ce qui met en évidence une colonisation des RA par attraction. La grande complexité et la configuration en village (en patch) des RA de LB a cependant permis la persistance de ces communautés diversifiées. La configuration fragmenté présente l'avantage que les RA dépendent moins du fonctionnement du système du récif naturel rocheux, comme l'atteste la faible connectivité écologique entre RA de LB et le CL chez le sar commun. De manière assez intuitive, mais également mis en évidence par le suivi acoustique, la distance entre les RA et les récifs naturels va conditionner l'utilisation des RA par les peuplements ainsi que la connectivité écologique du paysage. Par exemple dans l'étude de Lino et al. (2009), les sars communs se déplacent presque quotidiennement entre les habitats artificiels et naturels. Les RA étant à moins de 500 m des récifs naturels, ils permettent aux sars communs d'étendre leur habitat favorable journalier. Au contraire dans notre étude, les RA sont situés à plus de 2 km du récif naturel le plus proche et les échanges entre ces récifs se font que de manière épisodique. Les deux habitats restant bien distinct dans l'utilisation par les sars communs, montrant que les ceux-ci ne délocalisent pas le récif naturel en faveur des RA de LB. Les villages les moins profonds des RA de LB ont permis de multiplier les habitats refuge favorables au sar commun. Ces nouveaux habitats ont donné accès au sar commun à de nouvelles zones de nutriments sur les zones sableuses, ce qui mène à penser que les RA de LB ont un effet bénéfique sur la capacité écologique (« *carrying capacity* ») de la

côte sableuse catalane. Dans le cas du sar commun, ces nouvelles sources de nourriture peuvent se trouver à la fois sur la structure du récif elle-même mais surtout sur les zones sableuses autour des récifs. La configuration en village ou en patch augmentant l'effet de bord, pourrait favoriser les comportements qui exploitent à la fois le substrat dur (refuge) et le substrat meuble (nutrition). La proximité des RA servant de zone refuge avec les zones de nutrition sur les zones sableuses pourrait limiter probablement les risques dus à la prédation.

D'autres espèces de poissons à valeur commerciale ont également montré un fort attachement à des RA de milieux très variés, dans des zones tempérées (D'Anna et al., 2011), tropicales (Topping and Szedlmayer, 2011) et sub-arctiques (Reynolds et al., 2010). Bien que les RA de LB soient un habitat défavorable à l'installation des stades juvéniles de nombreuses espèces de poissons compte tenu de leur profondeur (Gillanders et al., 2003), cela montre leur potentiel à multiplier les habitats favorables et ainsi augmenter la capacité à abriter d'autres poissons adultes. D'après les résultats de cette thèse, on peut considérer que les RA de LB permettent d'augmenter la « *carrying capacity* » de la côte catalane sableuse multipliant les opportunités d'habitat de nutrition et de refuge de certaines espèces comme le sar commun qui est largement répandu dans le bassin méditerranéen. L'hypothèse d'attraction simple des poissons des récifs naturels vers les récifs artificiels peut ainsi être rejetée pour les RA de LB.

Effet des récifs artificiels sur les débarquements de pêche : problème de capturabilité. En ce qui concerne le rôle des RA dans les pêcheries artisanales, le moyen le plus simple et le plus direct pour considérer qu'il y ait bien production halieutique aurait été d'évaluer l'évolution des captures totales d'une aire de pêche, avant et après l'installation des RA (Brickhill et al.,

2005). Ce qui n'était pas possible dans notre cas, vu que le suivi des RA de LB a démarré deux ans après l'installation des RA. Un suivi des débarquements de pêche de la côte catalane sableuse a cependant été réalisé. Malgré les observations faites avec les comptages visuels en plongée, il n'y a pas de différences significatives des débarquements de pêche entre les récifs artificiels, les récifs rocheux et les zones sableuses (Chapitre 3). Une limite de notre analyse, expliquant l'absence de différences significatives entre les différentes zones de pêche, peut être due à la difficulté de définir les différents types d'habitats ainsi que leurs zones d'influences. Les différences de résultat entre les données issues des comptages en plongée et des débarquements de pêche, pourraient également être l'effet de la capturabilité des poissons sur les RA. Plusieurs paramètres ont pu intervenir dans la capturabilité. Tout d'abord l'effet de la complexité des RA et de leur configuration en villages constitués de multiples patchs de modules artificiels pourrait limiter l'accès aux pêcheurs à ces zones. En effet, la plupart des pêcheurs artisanaux de la zone utilisent des engins de type filet (nappe droite ou trémail) et seul trois parmi les 75 pêcheurs artisanaux répertoriés entre Leucate et Port-Vendres utilisent des palangres (comm. pers. A. Caro et R. Neveu). La pêche à la palangre semble cependant être l'engin le plus adapté aux structures artificielles d'après des essais de pêche expérimentale utilisant les deux engins sur les RA de LB (données non publiées). Le comportement des poissons peut également intervenir dans leur capturabilité, notamment leurs patrons de déplacements en réponse à une stratégie d'utilisation de l'habitat particulière. La mise en évidence par le marquage acoustique de différents types comportementaux chez le sar commun et cela en relation avec les RA, pourrait corroborer cette hypothèse. La structure en taille des assemblages ne différant pas entre les RA et le CL, cet aspect ne semble pas intervenir dans la capturabilité lié à la sélectivité des engins de pêche.

3.2. Intégration des RA dans les plans de gestion des ressources côtières

Compte tenu du contexte actuel de changement global, même si l'objectif premier de nombreux RA, dont celui de LB, est de relancer la pêche artisanale locale en augmentant les biomasses de poissons, l'objectif des RA ne peut pas se restreindre à vouloir augmenter les débarquements et la production halieutique. On peut en effet se poser la question si l'intervention volontaire humaine sur le milieu marin à travers la mise en place de RA, afin d'augmenter la production et répondre aux besoins grandissants de la population mondiale et au mode de consommation des pays occidentaux, est justifiée écologiquement et efficace économiquement à long terme. Il est néanmoins certain, que quoiqu'on décide à ce sujet, les RA ne peuvent pas servir de compensation écologique permettant de faire l'impasse sur la mise en place de mesures de gestion responsables et durables des ressources halieutiques. L'installation de RA devrait s'inspirer des stratégies de co-gestion déjà appliquées dans le cadre de la mise en place de certaines aires marines protégées (Guidetti and Claudet, 2010), impliquant à la fois les pêcheurs, scientifiques et gestionnaires. L'objectif de ce genre de plan de gestion collaboratif serait alors d'assurer un certain niveau de production halieutique grâce au maintien de l'équilibre entre l'exploitation des ressources et la diversité et résilience des écosystèmes.

6 Conclusion

Les RA se distinguent des autres d'outils de gestion des ressources halieutiques par le fait de modifier physiquement l'habitat naturel. Tout au long de ce projet de thèse, différentes méthodes d'échantillonnage ont été utilisées pour mieux comprendre le rôle que pouvaient jouer ces modifications de l'habitat dans l'écologie des poissons. Les comptages visuels et l'étude de la diversité fonctionnelle des assemblages de poissons ont permis d'identifier les espèces ayant colonisées les RA et de comparer la structure de ces peuplements à celle du récif naturel du Cap Leucate. De plus avec les comptages nous avons pu tester l'effet de la distance avec le récif naturel et de la complexité des structures artificielles dans la colonisation des nouveaux habitats. L'utilisation du marquage acoustique a permis de passer de l'analyse structurelle des communautés de poissons réalisée avec ces données de comptages visuels, à une analyse de la dynamique spatio-temporelle basée sur l'individu. Bien que la méthode de marquage acoustique soit limitée par le nombre d'individus étudié, elle a permis la mise en évidence des stratégies d'utilisation de l'habitat par les poissons et du degré de connectivité écologique entre les différents habitats chez le sar commun, une espèce d'intérêt commercial caractéristique des RA de LB.

A travers ce travail de thèse, nous avons mis en évidence certains des effets que pouvait avoir la modification du paysage côtier sur la structure et le fonctionnement des communautés de poissons, ainsi que sur la dynamique spatio-temporelle des populations et leur stratégie d'utilisation de l'habitat (Figure 5-48).

1. Le suivi des assemblages de poissons sur différents modules des récifs artificiels (RA) de Leucate – Le Barcarès (LB) et sur une zone rocheuse naturelle nous a permis de confirmer l'effet de la complexité de l'habitat et de l'effet de bord sur la diversité fonctionnelle et la

densité des assemblages. L'augmentation de la complexité de l'habitat par l'implantation des RA aurait développé la ségrégation des niches écologiques, ce qui pourrait avoir un effet bénéfique sur la stabilité des écosystèmes côtiers. En plus de ces effets, la connectivité entre habitats rocheux liée à la configuration du paysage, ainsi que la pression de pêche semble jouer un rôle important dans la distribution des espèces entre habitats artificiel et naturel. Notre étude étant basée sur le suivi de RA déjà existant, nous n'avons pas fait d'expériences contrôlées permettant de quantifier la contribution de chacun de ces facteurs aux différences observées entre les RA et le CL. En revanche, notre étude à partir de ces RA a permis d'étudier le rôle des RA dans des conditions réelles de paysages côtiers, avec toute la complexité que cela implique.

2. Le suivi des débarquements de pêche le long de la côte catalane sableuse a mis en évidence que les différences de densités de poissons observées en plongée ne se reflétaient pas dans les débarquements des pêcheurs artisanaux invoquant l'effet de la capturabilité des poissons sur les RA. Plusieurs paramètres pourraient intervenir dans la capturabilité. Tout d'abord l'effet de la complexité des RA et de leur configuration en villages constitué de multiples patchs de modules artificiels pourrait limiter l'accès des ces zones aux pêcheurs. La capturabilité peut également dépendre du comportement des poissons et de leurs stratégies de l'utilisation de l'habitat qui ont été étudiées à travers le suivi acoustique.

3. Le marquage acoustique a permis de passer de l'analyse structurelle des communautés de poissons réalisée à partir des données de comptage visuel, à une analyse dynamique basée sur l'individu. Le suivi acoustique du sar commun (*Diplodus sargus*), une espèce ciblée par la pêche artisanale largement répandue sur les côtes méditerranéennes, a montré que les RA de LB étaient des habitats favorables pour les espèces démersales inféodées aux récifs. En effet, les RA de LB servent à la fois de refuge et donnent accès à de nouvelles zones de nutrition sur les substrats meubles à proximité des structures artificielles. De plus, trois types de patrons

comportementaux se sont dégagés : les sars communs résidents des zones naturelles rocheuses comme le Cap Leucate avec un cycle d'activité plutôt diurne, les sars communs résidents des RA avec un cycle d'activité nocturne et les sars communs vagabonds avec un comportement exploratoire très développé. La présence de différents patrons comportementaux chez le sar commun selon s'il résidait sur le récif naturel du Cap Leucate ou sur les RA de LB, mettant en évidence l'effet de la modification de l'habitat sur les stratégies d'utilisation de l'habitat par le sar commun. Ces différentes stratégies d'utilisation de l'habitat peuvent être la résultante d'un comportement adaptatif de certains individus à la configuration des RA ou une sélection de types comportementaux plus adaptés à certains habitats qu'à d'autres.

L'augmentation d'habitats essentiels de refuge et de nutrition ainsi que de la diversité fonctionnelle par l'implantation des RA de LB mènent à penser que ces nouveaux habitats plus complexes augmentent la ségrégation des niches écologiques et la capacité écologique (« *carrying capacity* ») de la côte catalane française sableuse. En revanche ces effets ne se retranscrivent pas dans les débarquements des pêcheurs artisanaux de la côte catalane française sableuse, probablement en raison d'une capturabilité plus faible sur les RA. De plus la modification de l'habitat par l'implantation des RA fait émerger de nouveaux patrons de déplacements chez le sar commun, traduisant la spécialisation individuelle au sein de la niche réalisée de la population de sars commun de la côte catalane française sableuse. La spécialisation individuelle peut avoir des conséquences écologiques sur le fonctionnement des réseaux trophiques et la résilience des écosystèmes, mais également évolutives à plus long terme comme la spéciation par l'isolation reproductrice. Pour confirmer ces hypothèses, des recherches supplémentaires sont nécessaires, notamment sur le fonctionnement des réseaux trophiques de ces nouveaux habitats artificiels, ainsi que sur la relation entre biodiversité et

fonctionnement des écosystèmes côtiers. Lors de la planification de futurs projets de RA l'ensemble de ces potentiels effets devront être pris en compte.

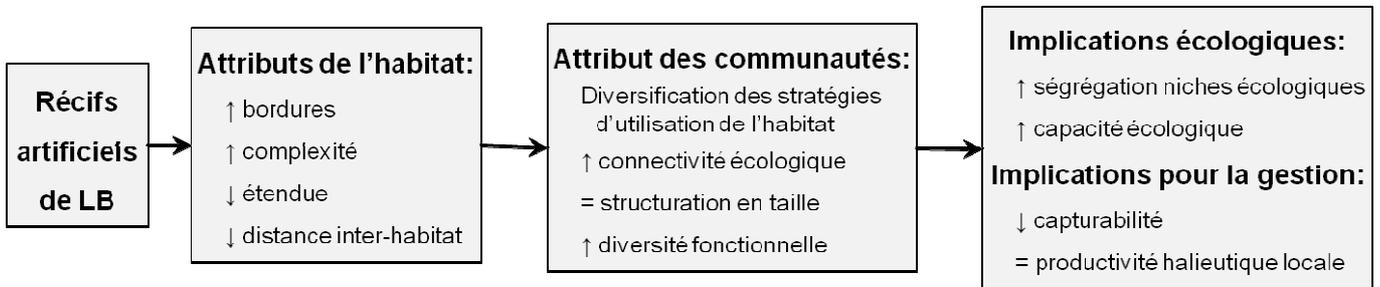


Figure 5-48. Schéma synthétisant les résultats obtenus à travers ce travail de thèse : l'effet de la modification de l'habitat par l'implantation de récifs artificiels de Leucate – Le Barcarès sur les populations et les communautés de poissons, ainsi que leurs potentielles implications écologiques et pour la gestion des ressources halieutiques.

7 Perspectives

7.1. Étude des réseaux trophiques associés aux récifs artificiels

Dans cette étude, des différences de la diversité fonctionnelle et de la structure des assemblages ont été observées entre les RA de LB et du Cap Leucate (CL). Bien qu'il ait eu de grand progrès dans l'étude entre la relation biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (Reiss et al., 2009), compte tenu de la complexité des écosystèmes, il est cependant difficile de prédire en quoi ces différences structurelles affectent le fonctionnement de cet écosystème, ainsi que sa résilience face aux perturbations. Dans l'étude des communautés associées aux RA, il serait intéressant de passer d'une analyse structurelle à une approche plus fonctionnelle en intégrant les interactions entre les différentes espèces et compartiments des réseaux trophiques. Dans ce travail de thèse, une première étape a été de passer des descripteurs basés uniquement sur les différences taxonomiques à ceux basés sur les groupes fonctionnels des espèces en intégrant les fonctions trophiques, les capacités de déplacements et la relation des espèces avec le substrat. Cependant la limite dans l'étude des modèles structurés en espèces ou en groupes fonctionnels, consiste à considérer les espèces ou groupes fonctionnels indépendamment les uns des autres. L'étude de l'effet de l'extinction ou l'ajout d'espèces et donc de la résilience des écosystèmes à partir de ces modèles structurels reste limités en terme d'interprétation sur le fonctionnement des systèmes. Il serait intéressant d'intégrer les interactions des espèces ou groupes fonctionnels afin de mieux comprendre la résilience des systèmes dans un objectif de gestion durable des milieux naturels et de leurs ressources et services apportés. Des études sur les réseaux trophiques pourraient être réalisées à cet effet. L'étude de la structure trophique des assemblages permettrait notamment de prédire d'éventuelles cascades d'extinction résultantes du réseau trophique (Petchey and Gaston, 2002, 2009).

Par ailleurs, il serait également bénéfique de pouvoir multiplier les comparaisons avec des zones rocheuses naturelles de structures et configurations différentes en intégrant différents habitats rocheux au sein du paysage. Dans le cas de la présente étude, on aurait pu imaginer une étude comparative entre les assemblages des RA de Leucate – Le Barcarès, du Cap Leucate, et de la Côte Vermeille voir à l’intérieur de la réserve de Banyuls – Cerbère, afin de s’affranchir de l’effet de la pêche.

7.2. Développement des récifs artificiels de recherche

En dehors du fait que les RA soient installés dans l’objectif direct d’augmenter la production de pêche locale, ils peuvent être considérés comme de parfait moyen d’étude du fonctionnement des écosystèmes, de la connectivité écologique des paysages sous-marins ainsi que des potentiels effets que peuvent avoir les perturbations anthropiques ou climatiques en fragmentant les paysages. L’installation de RA, notamment lorsqu’ils sont de taille importante, étant une opération très coûteuse et complexe d’un point de vue des autorisations pour obtenir des concessions auprès de la préfecture maritime, devrait au préalable être discuté en concertation avec les scientifiques pour proposer des designs et suivis expérimentaux permettant de répondre en même temps à des interrogations sur le fonctionnement des écosystèmes et cela à l’échelle des paysages. De plus une des limitations dans l’étude des RA immergés à la demande des pêcheurs, comme ceux de Leucate – Le Barcarès qui ont fait l’objet de cette étude, a été le fait qu’ils sont souvent déjà immergés lors du début des suivis écologiques. Cela empêche toute comparaison avec un état initial (t0) ou suivi de type BACI (*Before After Control Impact*), rendant impossible d’évaluer l’effet direct des RA sur les débarquements de pêche, sur les communautés de poissons ou sur l’écologie du paysage en général. La meilleure concertation dans le futur, entre les différentes parties impliquées par les projets d’implantation de RA permettrait justement d’éviter ce genre de

situation. D'autant plus que par la suite les connaissances acquises à l'aide de RA expérimentaux permettront en retour de proposer des plans de gestion des zones côtières plus efficaces et notamment concernant l'implantation des récifs artificiels (RA).

7.2.1. Mise en place d'indicateurs de la complexité des habitats

La notion de complexité de l'habitat est un concept écologique relativement intuitif qui est rarement quantifié en tant que tel et souvent invoqué à posteriori comme étant à l'origine de différences dans la structure des assemblages, comme dans cette étude. La difficulté dans l'étude de l'habitat et de sa caractérisation est qu'il ne suffit pas de quantifier la dimension fractale (loges ou structures de tailles de plus en plus petites) et d'établir des mesures de géométrie des éléments le constituant (Tokeshi and Arakaki, 2012). Il faut également que ces métriques aient une fonction au sein des écosystèmes, afin qu'elles puissent expliquer les variations au sein des communautés. Étudier le rôle de la complexité de l'habitat se ferait alors en deux étapes : (i) d'abord par l'identification et la quantification des différents attributs de l'habitat, (ii) puis par la mise en relation entre la complexité géométrique de l'habitat et le fonctionnement des écosystèmes. Kovalenko *et al.* (2012) montrent à travers un schéma synthétique que la relation entre complexité de l'habitat et le fonctionnement des écosystèmes n'est aujourd'hui que partiellement explorée (Figure 5-49). Certaines études en milieu marin ont évalué la complexité de l'habitat en parallèle du suivi des communautés d'invertébrés benthiques ou de poissons (Beck, 2000; Ruitton *et al.*, 2000), mettant en évidence que certains attributs de l'habitat influaient d'avantage la structuration des communautés que d'autres.

Une première étape serait de mettre en place des métriques de la complexité des habitats rocheux ou artificiels par exemple à l'aide de photographies et de techniques de reconstruction 3D pour estimer les volumes et les surfaces des habitats. Cette méthode est actuellement utilisée au sein du CEFREM (par Tessier A.) pour étudier les peuplements de poissons associés à des structures artificielles et rocheuses de complexité variable. Dans la mesure où cette méthode nécessite des appareillages coûteux, il serait intéressant de la combiner avec des mesures plus simples et réalisables sur le terrain en même temps que les comptages des communautés (e.g. mesures de rugosité, indice de vide, taille des ouvertures). En considérant que la méthode de reconstruction 3D à partir de photographies est la méthode qui exprime le plus en détail la complexité géométrique des habitats, une étude comparative pourrait être réalisée avec les mesures directes obtenues sur le terrain. On verrait ainsi si certaines de ces mesures permettraient de capter l'essentiel de la complexité de l'habitat et de proposer des métriques standardisées traduisant la complexité de tous types d'habitats rocheux artificiels ou naturels.

La seconde étape consisterait à développer des RA de recherche qui servirait à isoler les différents attributs de la complexité de l'habitat pour étudier leurs effets sur les communautés et les processus écologiques. Tout d'abord, on pourrait s'inspirer de l'étude d'Eklund (1997) pour isoler les effets liés à la fonction de refuge, de nutrition sur la faune fixée et éventuellement de prédation, en appliquant de l'antifouling sur certaines de ces structures ou en empêchant l'accès aux micro-habitats des prédateurs de plus grande taille. De plus, Grober-Dunsmore et al. (2008) montrent également l'importance d'étudier l'habitat à une échelle spatiale plus grande en intégrant la notion de configuration du paysage, qui structure fortement les communautés de poissons de récifs et leurs distributions au sein des patches d'habitats à une échelle spatiale plus locale. D'où l'intérêt d'avoir une bonne

connaissance de la cartographie précise de la nature des fonds marins pour l'étude des communautés.

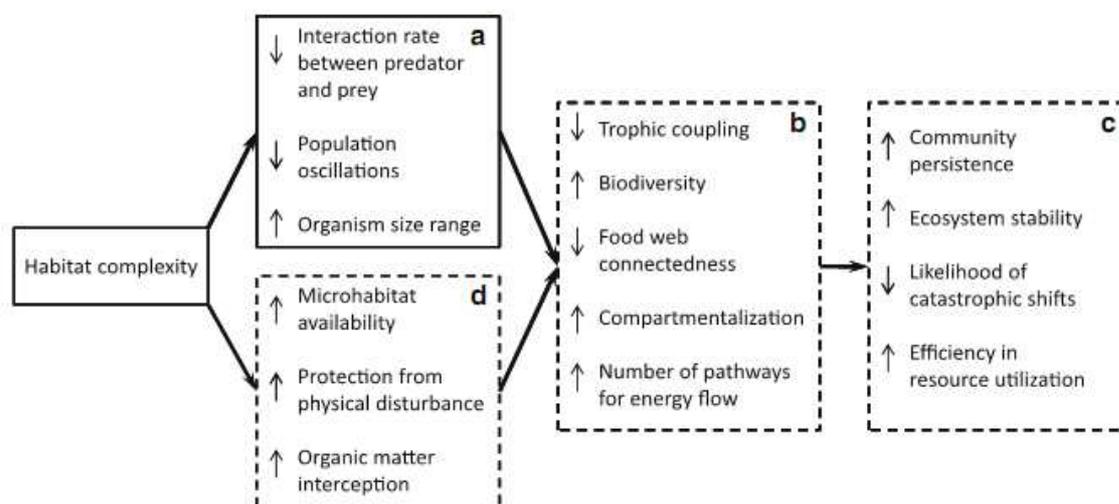


Figure 5-49. Synthèse des effets connus et potentiels de la complexité de l'habitat. Les effets de la complexité de l'habitat sur les attributs des populations sont relativement bien connue (a), alors que peu de connaissances sont disponibles sur les effets sur les attributs des communautés et écosystèmes (b) ainsi que sur leur propriétés émergentes (c) et leurs potentiels mécanismes sous-jacents (d). Issu de Kovalenko et al. (2012).

7.2.2. Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

La mise en place de RA expérimentaux permet d'étudier différents processus écologiques dans des conditions semi-contrôlées pour étudier leurs effets en les isolant, dans le but de mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes côtiers. Un exemple simple est l'étude d'Eklund (1997) qui en immergeant des RA standard avec et sans antifouling, a pu distinguer la fonction de refuge de la fonction de nutrition des RA. Des RA expérimentaux peuvent servir à répondre à différents aspects du fonctionnement des écosystèmes côtiers et particulièrement des communautés associées aux récifs rocheux. Dans l'étude de la relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes des exemples peuvent être pris sur les recherches effectuées sur les paysages agricoles (Tscharrntke et al. 2012). Par exemple, en complément d'expériences pour mettre en évidence l'effet de la complexité de l'habitat (à

l'échelle d'un patch d'habitat) cité plus haut, on pourrait faire des expériences en tenant compte de la configuration des RA à l'échelle du paysage comme suggérés par Grober-Dunsmore et al. (2008). Les RA seraient alors disposés à des distances plus ou moins importantes les uns des autres et avec les habitats naturels rocheux, un peu comme dans le cas des villages des RA de LB avec le CL. La colonisation et la dynamique temporelle des communautés pourraient alors être observées selon différents niveaux de fragmentation. De plus ce genre d'installations pourrait servir à des études de translocation de poissons pour évaluer l'effet de la fragmentation sur leurs déplacements dans des conditions d'isolation totale de l'habitat naturel ou des conditions d'isolation partielle avec la présence d'habitats relais (« *stepping stones* ») entre l'habitat vers lequel ils sont déplacés et leur habitat de résidence habituel.

7.3. Étude des processus de sélection et des stratégies d'utilisation des habitats

7.3.1. Connectivité fonctionnelle avec l'habitat de reproduction et des juvéniles

A travers ce travail de thèse, où l'ensemble de la niche écologique et de l'habitat essentiel du sar commun n'a pu être abordé (Figure 5-50), il serait intéressant de poursuivre ces recherches sur la structuration spatiale et de l'utilisation de l'habitat du sar commun en étudiant ses déplacements à l'aide du marquage acoustique durant sa période de reproduction (Figure 5-50, axe 1). Cela permettrait d'identifier le/les habitats de reproduction du sar commun de la côte catalane française sableuse. Ce serait également l'opportunité de vérifier l'hypothèse émise au sujet des deux types d'habitats de reproduction, soit au sein de l'habitat habituel dans des zones rocheuses peu profondes ou bien dans des zones bien distinctes plus profondes. Des marques acoustiques avec des capteurs de pression et de température

pourraient être utilisées permettant, en complément des informations sur les déplacements, de voir à quelle profondeur ils se reproduisent ou si la température est un facteur affectant la synchronisation de la période de reproduction.

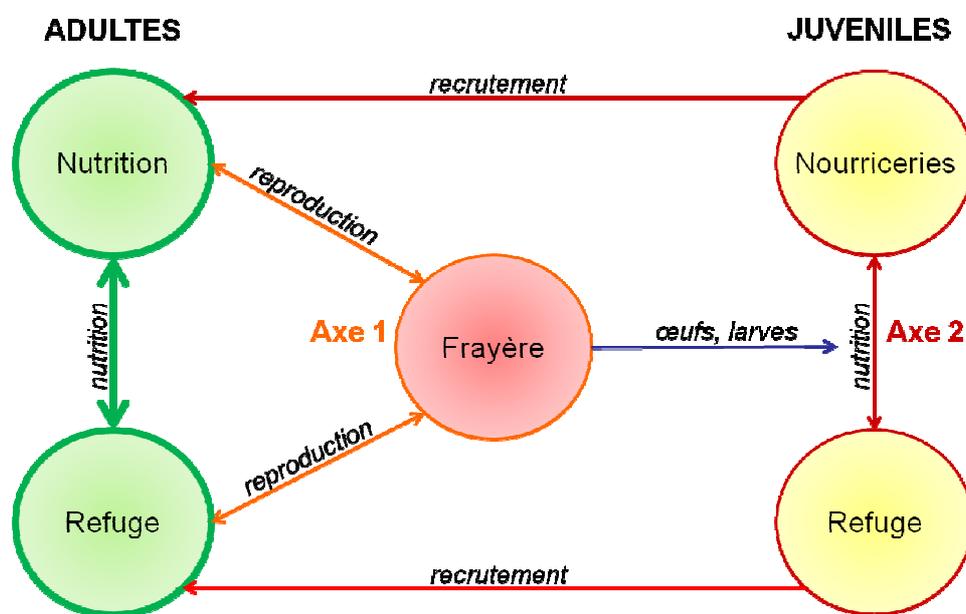


Figure 5-50. Schéma de la structuration spatiale de l'habitat essentiel des poissons. Les compartiments étudiés à travers cette étude sur le sar commun sont symbolisés en vert, en orange le suivi sur l'habitat de reproduction et en rouge celui pour identifier les habitats juvéniles et la connectivité entre l'habitat juvénile et adulte.

Un second axe de recherche intéressant serait l'étude de la connectivité entre l'habitat juvénile et adulte, que nous avons tenté d'aborder par le marquage acoustique des sars juvéniles et le suivi de leurs déplacements en période de recrutement vers l'habitat adulte (Figure 5-50, axe 2). L'expérience faite dans le cadre de cette thèse montre que malgré les informations apportées par la méthode de suivi acoustique sur les sars adultes, elle présente certaines limites notamment pour l'étude de la connectivité ontogénique. Le suivi acoustique se limite tout d'abord aux zones où des récepteurs acoustiques sont déployés, contrairement au marquage satellite mais dont le positionnement est beaucoup moins précis et plutôt adapté pour les organismes effectuant des migrations ou déplacements importants. La couverture de la zone de suivi peut certes être étendue à l'aide de récepteurs embarqués, mais cela reste

toutefois ponctuel et très localisé vu qu'on cible uniquement une zone à la fois. Compte tenu du niveau actuel de miniaturisation des marques acoustiques, cette méthode est essentiellement réservée à des poissons de plus de 50 à 75 grammes, soit pour le sar commun des individus autour d'une quinzaine de cm, c'est-à-dire en fin de stade juvénile. La miniaturisation s'accompagne cependant d'une réduction de la puissance du signal acoustique, voir pour les plus petites marques par une augmentation des fréquences de signal acoustique. L'expérience de marquage des sars communs juvéniles a montré que la réduction même faible de la puissance des marques et l'augmentation de la fréquence a fortement réduit les capacités de détection, notamment en cas de mer agitée générant des bruits parasites. En définitive, même si de petits individus peuvent être marqués vu les dimensions et le poids des marques actuellement disponibles sur le marché, il faut rester vigilant quand à l'utilisation des petites marques dont le signal acoustique subit un fort amortissement réduisant leur détectabilité.

Bien que l'expérience de marquage et de suivi acoustique sur les sars communs juvéniles n'ait pas permis d'étudier la connectivité avec l'habitat adulte, cette question reste toujours une question intéressante. En effet, le suivi réalisé par Pastor et al. (ANNEXE) a mis en évidence que les constructions côtières de la côte catalane française sableuse étaient des habitats de nurseries pour les sars juvéniles. En même temps ces habitats sont utilisés par les sars adultes uniquement comme habitats de passage (chapitre 4). Les juvéniles quittent donc forcément leur habitat de nurseries pour recruter vers des habitats différents. Une hypothèse serait que les juvéniles recrutent vers les habitats adultes les plus proches géographiquement. Dans ce cas, un certain nombre des juvéniles des digues de la côte sableuse recruteraient sur les RA de LB, dû à l'éloignement des zones rocheuses naturelles et à la proximité des RA permettant de limiter les risques de mortalité des juvéniles associés à

un habitat hostile. Une autre possibilité serait, que compte tenu des capacités d'apprentissage des poissons, les caractéristiques de l'habitat de nurseries dans lequel ils se sont installés influence leur sélection de l'habitat adulte. De nombreuses expériences ont prouvé que les poissons avaient des capacités d'apprentissage, notamment d'apprentissage social à travers les congénères (Laland et al., 2003). Cet apprentissage se manifeste à la fois dans leur comportement anti-prédateur, de nutrition, les migrations et orientation dans le paysage et leur choix de partenaire reproducteur (Brown and Laland, 2003). Des études réalisées notamment sur les poissons d'élevage ont montré que les juvéniles ayant grandi dans des habitats complexes ont des capacités compétitives plus importantes que ceux élevés dans des conditions d'élevage classique (Berejikian et al., 2000). Avec ce même genre d'expériences Brown et al. (2003) montrent que les juvéniles de morue (*Gadhus morua*) élevés dans des milieux structurellement plus complexes ont de meilleures capacités de nutrition (capture d'artémias). Cela laisse supposer que les individus élevés dans des habitats plus complexes ont de meilleures chances de survie et une meilleure *fitness* que ceux ayant grandi dans des milieux plus simples. Il se pourrait alors que l'habitat juvénile conditionne leur stratégie d'utilisation de l'habitat ou type comportemental (individus résidant ou transitant, au comportement plus ou moins exploratoire). De la même façon que des différences d'utilisation de l'habitat ont été identifiées chez les sars adultes entre habitats rocheux naturels et artificiels (Chapitre 4), les différences de configuration et de complexité entre constructions côtières et récifs rocheux pourraient influencer sur le comportement des juvéniles et leur choix d'habitat adulte. Bien que le marquage acoustique paraisse la meilleure méthode pour évaluer la connectivité entre habitat juvénile et adulte, en attendant l'amélioration de la technique de marquage acoustique en particulier concernant la miniaturisation des émetteurs, d'autres expériences peuvent être mises en place pour évaluer cette connectivité de manière indirecte. Des marquages naturels, sur la base de l'étude des signatures en éléments traces ou

isotopiques, pourraient être réalisés pour en déduire les habitats des juvéniles (Gillanders et al., 2003).

7.3.2. Validation de l'hypothèse de spécialisation individuelle chez le sar commun

Pour compléter les informations sur la dynamique spatio-temporelle du sar commun issue du suivi acoustique, des analyses isotopiques pourraient permettre d'identifier si (i) les patrons inverses (nocturne vs. diurne) mis en évidence chez les sars ou (ii) le simple fait d'être résidant sur les RA plutôt que sur des sites rocheux naturels concordent avec des variations dans leur régime alimentaire. Ceci confirmerait (ou non) l'hypothèse de spécialisation individuelle des sars selon leur habitat préférentiel. Une analyse génétique de parenté pourrait également venir éclaircir les informations sur la spécialisation individuelle du sar, voire sur l'origine des individus ayant fait tel ou tel choix de stratégie d'utilisation de l'habitat (individus vagabonds vs. résidants des RA vs. résidant du CL ou inféodés au substrat rocheux vs. meuble).

Références bibliographiques

- Aarestrup, K., Okland, F., Hansen, M.M., Righton, D., Gargan, P., Castonguay, M., Bernatchez, L., Howey, P., Sparholt, H., Pedersen, M.I., McKinley, R.S., 2009. Oceanic Spawning Migration of the European Eel (*Anguilla anguilla*). *Science* 325(5948), 1660-1660.
- Abecasis, D., Bentes, L., Erzini, K., 2009. Home range, residency and movements of *Diplodus sargus* and *Diplodus vulgaris* in a coastal lagoon: Connectivity between nursery and adult habitats. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 85(4), 525-529.
- Abecasis, D., Bentes, L., Coelho, R., Correia, C., Lino, P.G., Monteiro, P., Goncalves, J.M.S., Ribeiro, J., Erzini, K., 2008. Ageing seabreams: A comparative study between scales and otoliths. *Fisheries Research* 89(1), 37-48.
- Abelson, A., 2006. Artificial reefs vs coral transplantation as restoration tools for mitigating coral reef deterioration: Benefits, concerns, and proposed guidelines. *Bulletin of Marine Science* 78(1), 151-159.
- Aboussouan, A., 1964. Contribution à l'étude des oeufs et larves pélagiques des poissons téléostéens dans le golfe de Marseille. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume* 32(48), 96-171.
- Ackerman, J.L., Bellwood, D.R., 2002. Comparative efficiency of clove oil and rotenone for sampling tropical reef fish assemblages. *Journal of Fish Biology* 60(4), 893-901.
- Ackermann, M., Doebeli, M., 2004. Evolution of niche width and adaptive diversification. *Evolution* 58(12), 2599-2612.
- Airoidi, L., Beck, M.W., 2007. Loss, status and trends for coastal marine habitats of Europe, *Oceanography and Marine Biology*, Vol 45, pp. 345-405.
- Airoidi, L., Balata, D., Beck, M.W., 2008. The Gray Zone: Relationships between habitat loss and marine diversity and their applications in conservation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366(1-2), 8-15.
- Almeida, P.R., 1996. Estuarine movement patterns of adult thin-lipped grey mullet, *Liza ramada* (Risso) (Pisces, Mugilidae), observed by ultrasonic tracking. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 202(2), 137-150.
- Alos, J., Cabanellas-Reboredo, M., March, D., 2012a. Spatial and temporal patterns in the movement of adult two-banded sea bream *Diplodus vulgaris* (Saint-Hilaire, 1817). *Fisheries Research* 115, 82-88.
- Alos, J., Cabanellas-Reboredo, M., Lowerre-Barbieri, S., 2012b. Diel behaviour and habitat utilisation by the pearly razorfish during the spawning season. *Marine Ecology-Progress Series* 460, 207-220.

- Alos, J., March, D., Palmer, M., Grau, A., Morales-Nin, B., 2011. Spatial and temporal patterns in *Serranus cabrilla* habitat use in the NW Mediterranean revealed by acoustic telemetry. *Marine Ecology-Progress Series* 427, 173-186.
- Angel, D.L., Spanier, E., 2002. An application of artificial reefs to reduce organic enrichment caused by net-cage fish farming: preliminary results. *ICES Journal of Marine Science* 59(suppl), S324-329.
- Anras, M.L.B., Lagardere, J.P., 2004. Measuring cultured fish swimming behaviour: first results on rainbow trout using acoustic telemetry in tanks. *Aquaculture* 240(1-4), 175-186.
- Antsulevich, A.E., 1994. Artificial Reefs Project for Improvement of Water Quality and Environmental Enhancement of Neva Bay (St.-Petersburg County Region). *Bulletin of Marine Science* 55(2-3), 1189-1192.
- Araujo, M.S., Bolnick, D.I., Layman, C.A., 2011. The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters* 14(9), 948-958.
- Ashworth, J.S., Ormond, R.F.G., 2005. Effects of fishing pressure and trophic group on abundance and spillover across boundaries of a no-take zone. *Biological Conservation* 121(3), 333-344.
- Badalamenti, F., Chemello, R., D'anna, G., Ramos, P.H., Riggio, S., 2002. Are artificial reefs comparable to neighbouring natural rocky areas? A mollusc case study in the Gulf of Castellammare (NW Sicily). *ICES Journal of Marine Science* 59, 127-131.
- Baine, M., 2001. Artificial reefs: a review of their design, application, management and performance. *Ocean & Coastal Management* 44(3-4), 241-259.
- Baine, M., Side, J., 2003. Habitat modification and manipulation as a management tool. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 13(2), 187-199.
- Bakker, V.J., Van Vuren, D.H., 2004. Gap-crossing decisions by the red squirrel, a forest-dependent small mammal. *Conservation Biology* 18(3), 689-697.
- Ballesta, L., Pergenta, G., Pasqualinia, V., Pergent-Martinia, C., 2000. Distribution and dynamics of *Posidonia oceanica* beds along the Albères coastline. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* 323(4), 407-414.
- Balmford, A., Bruner, A., Cooper, P., Costanza, R., Farber, S., Green, R.E., Jenkins, M., Jefferiss, P., Jessamy, V., Madden, J., Munro, K., Myers, N., Naeem, S., Paavola, J., Rayment, M., Rosendo, S., Roughgarden, J., Trumper, K., Turner, R.K., 2002. Ecology - Economic reasons for conserving wild nature. *Science* 297(5583), 950-953.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9(10), 1146-1156.
- Barnabé, G., Charbonnel, E., Marinaro, J.-Y., Ody, D., Francour, P., 2000. Artificial reefs in France: analysis, assessments and prospects, *Artificial reefs in European seas*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, pp. 167-184.

- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471(7336), 51-57.
- Barrett, N.S., 1995. Short-term and long-term movement patterns of six temperate reef fishes (families labridae and monacanthidae). *Marine and Freshwater Research* 46(5), 853-860.
- Barshaw, D.E., Spanier, E., 1990. Artificial reefs project adult slipper lobsters, *scyllarides - latus*. *American Zoologist* 30(4), A46-A46.
- Bassett, D.K., Montgomery, J.C., 2011. Investigating nocturnal fish populations in situ using baited underwater video: With special reference to their olfactory capabilities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 409(1-2), 194-199.
- Beaumont, N.J., Austen, M.C., Atkins, J.P., Burdon, D., Degraer, S., Dentinho, T.P., Derous, S., Holm, P., Horton, T., van Ierland, E., Marboe, A.H., Starkey, D.J., Townsend, M., Zarzycki, T., 2007. Identification, definition and quantification of goods and services provided by marine biodiversity: Implications for the ecosystem approach. *Marine Pollution Bulletin* 54(3), 253-265.
- Beck, M.W., 2000. Separating the elements of habitat structure: independent effects of habitat complexity and structural components on rocky intertidal gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 249(1), 29-49.
- Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F., Weinstein, M.R., 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* 51(8), 633-641.
- Beets, J., Hixon, M.A., 1994. Distribution, Persistence, and Growth of Groupers (Pisces: Serranidae) on Artificial and Natural Patch Reefs in the Virgin Islands. *Bulletin of Marine Science* 55, 470-483.
- Belisle, M., Desrochers, A., 2002. Gap-crossing decisions by forest birds: an empirical basis for parameterizing spatially-explicit, individual-based models. *Landscape Ecology* 17(3), 219-231.
- Benaka, L.R., 1999. Fish habitat : essential fish habitat and rehabilitation. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, pp. 400.
- Bender, D.J., Fahrig, L., 2005. Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology* 86(4), 1023-1033.
- Berejikian, B.A., Tezak, E.P., Flagg, T.A., LaRae, A.L., Kummerow, E., Mahnken, C.V.W., 2000. Social dominance, growth, and habitat use of age-0 steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) grown in enriched and conventional hatchery rearing environments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57(3), 628-636.
- Block, B.A., 2005. Physiological ecology in the 21st Century: Advancements in biologging Science. *Integrative and Comparative Biology* 45(2), 305-320.

- Bohnsack, J.A., Bannerot, S.P., 1986. A stationnary visual census technique for quantitavely assessing community structure of coral reef fishes. In: NOAA (Ed.), Technical report NMFS, pp. 15.
- Bohnsack, J.A., Ecklund, A.M., Szmant, A.M., 1997. Artificial reef research: Is there more than the attraction-production issue? *Fisheries* 22(4), 14-16.
- Bolnick, D.I., Svanback, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D., Forister, M.L., 2003. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* 161(1), 1-28.
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araujo, M.S., Burger, R., Levine, J.M., Novak, M., Rudolf, V.H.W., Schreiber, S.J., Urban, M.C., Vasseur, D.A., 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 26(4), 183-192.
- Bortone, S.A., Kimmel, J.J., 1991. Environmental assessment and monitoring of artificial habitats., in: Seaman, W., Sprague, L.M. (Eds.), *Artificial Habitats for Marine Freshwater Fisheries*. Academic Press, Inc. , pp. 177-236.
- Bortone, S.A., Kimmel, J.J., Bundrick, C.M., 1989. A comparison of three methods for visually assessing reef fish communities: time and area compensated. . *Northeast Gulf Science* 10, 85-96.
- Bosc, E., Bricaud, A., Antoine, D., 2004. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochemical Cycles* 18(1).
- Bozec, Y.M., Kulbicki, M., Laloe, F., Mou-Tham, G., Gascuel, D., 2011. Factors affecting the detection distances of reef fish: implications for visual counts. *Marine Biology* 158(5), 969-981.
- Brickhill, M.J., Lee, S.Y., Connolly, R.M., 2005. Fishes associated with artificial reefs: attributing changes to attraction or production using novel approaches. *Journal of Fish Biology* 67, 53-71.
- Bridger, C.J., Booth, R.K., 2003. The effects of biotelemetry transmitter presence and attachment procedures on fish physiology and behavior. *Reviews in Fisheries Science* 11(1), 13-34.
- Briggs, J.C., 2008. The North Atlantic Ocean: Need for proactive management. *Fisheries* 33(4), 180-185.
- Brock, R.E., 1994. Beyond Fisheries Enhancement: Artificial Reefs and Ecotourism. *Bulletin of Marine Science* 55, 1181-1188.
- Brock, V.E., 1954. A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *Journal of Wildlife Management* 18, 297-308.
- Brown, C., Laland, K.N., 2003. Social learning in fishes: a review. *Fish and Fisheries* 4(3), 280-288.

- Brown, C., Davidson, T., Laland, K., 2003. Environmental enrichment and prior experience of live prey improve foraging behaviour in hatchery-reared Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 63, 187-196.
- Brown, R.S., Eppard, M.B., Murchie, K.J., Nielsen, J.L., Cooke, S.J., 2011. An introduction to the practical and ethical perspectives on the need to advance and standardize the intracoelomic surgical implantation of electronic tags in fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 21(1), 1-9.
- Bryars, S., Rogers, P., Huveneers, C., Payne, N., Smith, I., McDonald, B., 2012. Small home range in southern Australia's largest resident reef fish, the western blue groper (*Achoerodus gouldii*): implications for adequacy of no-take marine protected areas. *Marine and Freshwater Research* 63(6), 552-563.
- Bulleri, F., Chapman, M.G., 2010. The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. *Journal of Applied Ecology* 47(1), 26-35.
- Burke, L., Kura, Y., Kasem, K., Revenga, C., Spalding, M., McAllister, D., 2001. Coastal Ecosystems. World Resources Institute, Washington DC pp. 93.
- Buxton, C.D., Garratt, P.A., 1990. Alternative reproductive styles in seabreams (pisces, sparidae). *Environmental Biology of Fishes* 28(1-4), 113-124.
- Carpenter, S.R., Westley, F., Turner, M.G., 2005. Surrogates for resilience of social-ecological systems. *Ecosystems* 8(8), 941-944.
- Castilla, J.C., 2000. Roles of experimental marine ecology in coastal management and conservation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250(1-2), 3-21.
- Cephalmar, 2008. Les récifs artificiels en Languedoc-Roussillon: bilan et perspectives. Région Languedoc-Roussillon, Sète.
- Certain, R., 2002. Morphodynamique d'une côte sableuse microtidale à barres : le golfe du Lion (Languedoc-Roussillon). Université de Perpignan, pp. 209.
- Chapman, M.R., Kramer, D.L., 2000. Movements of fishes within and among fringing coral reefs in barbados. *Environmental Biology of Fishes* 57(1), 11-24.
- Charbonnel, E., Serre, C., Ruitton, S., Harmelin, J.-G., Jensen, A., 2002. Effects of increased habitat complexity on fish assemblages associated with large artificial reef units (French Mediterranean coast). *ICES Journal of Marine Science* 59(suppl.), 208-213.
- Clark, S., Edwards, A.J., 1994. Use of Artificial Reef Structures to Rehabilitate Reef Flats Degraded by Coral Mining in the Maldives. *Bulletin of Marine Science* 55(2-3), 724-744.
- Clements, S., Jepsen, D., Karnowski, M., Schreck, C.B., 2005. Optimization of an acoustic telemetry array for detecting transmitter-implanted fish. *North American Journal of Fisheries Management* 25(2), 429-436.

- Coetzee, P.S., 1986. Diet composition and breeding cycle of blacktail, *Diplodus sargus capensis* (Pisces: Sparidae), caught off St. Croix Island, Algoa Bay, South Africa. *S. Afr. J. Zool.* 21, 237-243.
- Cole, J., 2005. Communication between terrestrial and marine ecologists: loud, sometimes abrasive, but healthy and occasionally useful. *Marine Ecology-Progress Series* 304, 272-274.
- Coll, J., Linde, M., Garcia-Rubies, A., Riera, F., Grau, A.M., 2004. Spear fishing in the Balearic Islands (west central Mediterranean): species affected and catch evolution during the period 1975-2001. *Fisheries Research* 70(1), 97-111.
- Comeau, L.A., Campana, S.E., Castonguay, M., 2002. Automated monitoring of a large-scale cod (*Gadus morhua*) migration in the open sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59(12), 1845-1850.
- Conan, P., Pujó-Pay, M., Raimbault, P., Leveau, M., 1998. Hydrological and biological variability in the Gulf of Lions. I. Nitrogen fluxes and potential productivity. *Oceanologica Acta* 21(6), 751-765.
- Connor, E.F., McCoy, E.D., 1979. Statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist* 113(6), 791-833.
- Conrad, J.L., Weinersmith, K.L., Brodin, T., Saltz, J.B., Sih, A., 2011. Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. *Journal of Fish Biology* 78(2), 395-435.
- Cooke, S.J., 2008. Biotelemetry and biologging in endangered species research and animal conservation: relevance to regional, national, and IUCN Red List threat assessments. *Endangered species research* 4, 165-185.
- Cooke, S.J., Wagner, G.N., 2004. Training, experience, and opinions of researchers who use surgical techniques to implant telemetry devices into fish. *Fisheries* 29(12), 10-18.
- Cumming, G.S., Barnes, G., Perz, S., Schmink, M., Sieving, K.E., Southworth, J., Binford, M., Holt, R.D., Stickler, C., Van Holt, T., 2005. An exploratory framework for the empirical measurement of resilience. *Ecosystems* 8(8), 975-987.
- D'Anna, G., Giacalone, V.M., Pipitone, C., Badalamenti, F., 2011. Movement pattern of white seabream, *Diplodus sargus* (L., 1758) (Osteichthyes, Sparidae) acoustically tracked in an artificial reef area. *Italian Journal of Zoology* 78(2), 255-263.
- Danovaro, R., Pusceddu, A., 2007. Ecomanagement of biodiversity and ecosystem functioning in the Mediterranean Sea: concerns and strategies. *Chemistry and Ecology* 23(5), 347-360.
- De Girolamo, M., Mazzoldi, C., 2001. The application of visual census on Mediterranean rocky habitats. *Marine Environmental Research* 51(1), 1-16.
- DeMartini, E.E., Barnett, A.M., Johnson, T.D., Ambrose, R.F., 1994. Growth and Production Estimates for Biomass-Dominant Fishes on a Southern California Artificial Reef. *Bulletin of Marine Science* 55, 484-500.

- Diaz, R.J., 2001. Overview of hypoxia around the world. *Journal of Environmental Quality* 30(2), 275-281.
- Diaz, S., Symstad, A.J., Chapin, F.S., Wardle, D.A., Huenneke, L.F., 2003. Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology & Evolution* 18(3), 140-146.
- Dickens, L.C., Goatley, C.H.R., Tanner, J.K., Bellwood, D.R., 2011. Quantifying Relative Diver Effects in Underwater Visual Censuses. *Plos One* 6(4).
- Ditton, R.B., Osburn, H.R., Baker, T.L., Thailing, C.E., 2002. Demographics, attitudes, and reef management preferences of sport divers in offshore Texas waters. *ICES Journal of Marine Science* 59, 186-191.
- Dufour, V., Jouvenel, J.Y., Galzin, R., 1995. Study of a Mediterranean Reef Fish Assemblage - Comparisons of Population-Distributions between Depths in Protected and Unprotected Areas over One Decade. *Aquatic Living Resources* 8(1), 17-25.
- Dupont, J.M., 2008. Artificial Reefs as Restoration Tools: A Case Study on the West Florida Shelf. *Coastal Management* 36(5), 495-507.
- Duval Mellon, C., 1987. Impact halieutique des récifs artificiels du Languedoc-Roussillon. . In: IFREMER, R. (Ed.). IFREMER, Sète, pp. 162.
- Edgar, G.J., Barrett, N.S., Morton, A.J., 2004. Patterns of fish movement on eastern Tasmanian rocky reefs. *Environmental Biology of Fishes* 70(3), 273-284.
- Eiler, J.H., 1990. Radio transmitters used to study salmon in glacial rivers. *American Fisheries Society Symposium* 7, 364-369.
- Eklund, A.-M., 1997. The importance of post-settlement predation and reef resource limitation on the structure of reef fish assemblages., *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, Panama*, pp. 1139-1142.
- Estournel, C., Kondrachoff, V., Marsaleix, P., Vehil, R., 1997. The plume of the Rhone: Numerical simulation and remote sensing. *Continental Shelf Research* 17(8), 899-&.
- Estournel, C., de Madron, X.D., Marsaleix, P., Auclair, F., Julliand, C., Vehil, R., 2003. Observation and modeling of the winter coastal oceanic circulation in the Gulf of Lion under wind conditions influenced by the continental orography (FETCH experiment). *Journal of Geophysical Research-Oceans* 108(C3).
- Estrada, M., 1996. Primary production in the northwestern Mediterranean. *Scientia Marina* 60(2), 55-64.
- Fabrizio, M.C., Pessutti, J.P., 2007. Long-term effects and recovery from surgical implantation of dummy transmitters in two marine fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 351(1-2), 243-254.
- Fagan, W.E., Cantrell, R.S., Cosner, C., 1999. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist* 153(2), 165-182.

- FAO, 2012. Species Fact Sheets: *Diplodus sargus*. In: statistic, F. (Ed.).
- FAO, M.R.S., Fishery Resources Division, 2005. Review of the state of world marine fishery resources. In: Paper, F.F.T. (Ed.). FAO, Food and Agriculture Organization, Rome, pp. 235.
- Figueiredo, M., Morato, T., Barreiros, J.P., Afonso, P., Santos, R.S., 2005. Feeding ecology of the white seabream, *Diplodus sargus*, and the ballan wrasse, *Labrus bergylta*, in the Azores. *Fisheries Research* 75(1-3), 107-119.
- Finstad, B., Okland, F., Thorstad, E.B., Bjorn, P.A., McKinley, R.S., 2005. Migration of hatchery-reared Atlantic salmon and wild anadromous brown trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Journal of Fish Biology* 66(1), 86-96.
- Fischer, W., Schneider, M., Bauchot, M.L., 1987. Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche, Méditerranée et Mer Noire (zone de pêche 37). FAO, Rome.
- Fogarty, M.J., 2001. Dynamics of exploited marine fish population, in: Steele, J.H., Turekian, K.K., Thorpe, S.A. (Eds.), *Encyclopedia of ocean sciences*. Academic Press, London, pp. 774-881.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S., 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35, 557-581.
- Gao, Q.F., Shin, P.K.S., Xu, W.Z., Cheung, S.G., 2008. Amelioration of marine farming impact on the benthic environment using artificial reefs as biofilters. *Marine Pollution Bulletin* 57(6-12), 652-661.
- Garcia-Rubies, A., Macpherson, E., 1995. Substrate Use and Temporal Pattern of Recruitment in Juvenile Fishes of the Mediterranean Littoral. *Marine Biology* 124(1), 35-42.
- Gibson, R.N., 1997. Behaviour and the distribution of flatfishes. *Journal of Sea Research* 37(3-4), 241-256.
- Gillanders, B.M., Able, K.W., Brown, J.A., Eggleston, D.B., Sheridan, P.F., 2003. Evidence of connectivity between juvenile and adult habitats for mobile marine fauna: an important component of nurseries. *Marine Ecology-Progress Series* 247, 281-295.
- Gillies, C.S., Clair, C.C.S., 2008. Riparian corridors enhance movement of a forest specialist bird in fragmented tropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(50), 19774-19779.
- Gonzalez-Correa, J.M., Bayle, J.T., Sanchez-Lizasa, J.L., Valle, C., Sanchez-Jerez, P., Ruiz, J.M., 2005. Recovery of deep *Posidonia oceanica* meadows degraded by trawling. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 320(1), 65-76.
- González-Wangüemert, M., Cánovas, F., Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., Alexandrino, P., 2010. Connectivity patterns inferred from the genetic structure of white seabream (*Diplodus sargus* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 383(1), 23-31.

- Goodwin, B.J., Fahrig, L., 2002. How does landscape structure influence landscape connectivity? *Oikos* 99(3), 552-570.
- Grinnell, J., 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *The American Naturalist* 51(602), 115–128.
- Grober-Dunsmore, R., Frazer, T.K., Beets, J.P., Lindberg, W.J., Zwick, P., Funicelli, N.A., 2008. Influence of landscape structure, on reef fish assemblages. *Landscape Ecology* 23(suppl.1), 37-53.
- Grossman, G.D., Jones, G.P., Seaman, W.J., 1997. Do artificial reefs increase regional fish production? A review of existing data. *Fisheries* 22(4), 17-23.
- Guidetti, P., Claudet, J., 2010. Comanagement Practices Enhance Fisheries in Marine Protected Areas. *Conservation Biology* 24(1), 312-318.
- Gunn, J., Block, B., 2001. Advances in acoustic, archival, and satellite tagging of tunas, in: Block, B.A., Stevens, E.D. (Eds.), *Fish Physiology*. Academic Press, pp. 167-224.
- Hammerschlag-Peyer, C.M., Layman, C.A., 2010. Intrapopulation variation in habitat use by two abundant coastal fish species. *Marine Ecology-Progress Series* 415, 211-220.
- Hanski, I., 1999. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* 87(2), 209-219.
- Harden Jones, F.R., 1968. *Fish migration* Edward Arnold, London, 325 pp.
- Harmelin-Vivien, M., Harmelin, J., 1975. Présentation d'une méthode d'évaluation *in situ* de la faune ichtyologique, *Travaux Scientifiques du Parc National Port-Cros, France*, pp. 47-52.
- Harmelin-Vivien, M., Harmelin, J.G., Chauvet, C., Duval, C., Galzin, R., Lejeune, P., Barnabe, G., Blanc, F., Chavalier, R., Duclerc, J., Lasserre, G., 1985. Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons : problèmes et méthodes. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 40(4), 467-539.
- Harmelin-Vivien, M.L., Harmelin, J.G., Leboulleux, V., 1995. Microhabitat Requirements for Settlement of Juvenile Sparid Fishes on Mediterranean Rocky Shores. *Hydrobiologia* 300, 309-320.
- Harmelin, J.G., 1987. Structure and variability of the ichthyofauna in a Mediterranean protected rocky area (national park of Port-Cros, France). *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I* 8(3), 263-284.
- Hartog, J.R., Patterson, T.A., Hartmann, K., Jumpanen, P., Cooper, S., Bradford, R., 2009. Developing Integrated Database Systems for the Management of Electronic Tagging Data, Tagging and Tracking of Marine Animals with Electronic Devices, pp. 367-380.
- Harvey, E., Fletcher, D., Shortis, M., 2002. Estimation of reef fish length by divers and by stereo-video - A first comparison of the accuracy and precision in the field on living fish under operational conditions. *Fisheries Research* 57(3), 255-265.

- Harvey, E., Fletcher, D., Shortis, M.R., Kendrick, G.A., 2004. A comparison of underwater visual distance estimates made by scuba divers and a stereo-video system: implications for underwater visual census of reef fish abundance. *Marine and Freshwater Research* 55(6), 573-580.
- Heupel, M.R., Simpfendorfer, C.A., Hueter, R.E., 2004. Estimation of shark home ranges using passive monitoring techniques. *Environmental Biology of Fishes* 71(2), 135-142.
- Heupel, M.R., Semmens, J.M., Hobday, A.J., 2006. Automated acoustic tracking of aquatic animals: scales, design and deployment of listening station arrays. *Marine and Freshwater Research* 57(1), 1-13.
- Holling, C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 1-23.
- Hooker, S.K., Biuw, M., McConnell, B.J., Miller, P.J., Sparling, C.E., 2007. Bio-logging science: Logging and relaying physical and biological data using animal-attached tags. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 54(3-4), 177-182.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75(1), 3-35.
- Houde, 2008. Emerging from Hjort's Shadow. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 41, 53-70.
- How, J.R., de Lestang, S., 2012. Acoustic tracking: issues affecting design, analysis and interpretation of data from movement studies. *Marine and Freshwater Research* 63(4), 312-324.
- Hughes, J.E., Deegan, L.A., Wyda, J.C., Weaver, M.J., Wright, A., 2002. The effects of eelgrass habitat loss on estuarine fish communities of southern new England. *Estuaries* 25(2), 235-249.
- Huss, M., Bystrom, P., Persson, L., 2008. Resource heterogeneity, diet shifts and intra-cohort competition: effects on size divergence in YOY fish. *Oecologia* 158(2), 249-257.
- Hussein, C., Verdoit-Jarraya, M., Pastor, J., Ibrahim, A., Saragoni, G., Pelletier, D., Mahevas, S., Lenfant, P., 2011a. Assessing the impact of artisanal and recreational fishing and protection on a white seabream (*Diplodus sargus sargus*) population in the north-western Mediterranean Sea using a simulation model. Part 1: Parameterization and simulations. *Fisheries Research* 108(1), 163-173.
- Hussein, C., Verdoit-Jarraya, M., Pastor, J., Ibrahim, A., Saragoni, G., Pelletier, D., Mahevas, S., Lenfant, P., 2011b. Assessing the impact of artisanal and recreational fishing and protection on a white seabream (*Diplodus sargus sargus*) population in the north-western Mediterranean Sea, using a simulation model. Part 2: Sensitivity analysis and management measures. *Fisheries Research* 108(1), 174-183.

- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour on Quantitative Biology* 22, 415–427.
- Itzkowitz, M., 1985. Aspects of the population-dynamics and reproductive success in the permanently territorial Beaugregory damselfish. *Marine Behaviour and Physiology* 12(1), 57-69.
- Jackson, J.B.C., 2008. Ecological extinction and evolution in the brave new ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 11458-11465.
- Jadot, C., Ovidio, M., Voss, J., 2002. Diel activity of *Sarpa salpa* (Sparidae) by ultrasonic telemetry in a *Posidonia oceanica* meadow of Corsica (Mediterranean Sea). *Aquatic Living Resources* 15(6), 343-350.
- Jensen, A., 2002. Artificial reefs of Europe: perspective and future
10.1006/jmsc.2002.1298. *ICES J. Mar. Sci.* 59(suppl), S3-13.
- Jensen, A., Collins, K.J., Lockwood, A.P.M., 2000. Current issues relating to artificial reefs in European seas, in: Jensen, A., Collins, K.J., Lockwood, A.P.M. (Eds.), *Artificial reefs in European seas*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 508.
- Jenson, A., 1998. Final report of the European Artificial Reef Research Network., *European Artificial Reef Research Network* 1998.
- Jones, K.M.M., 2007. Distribution of behaviours and species interactions within home range contours in five Caribbean reef fish species (Family Labridae). *Environmental Biology of Fishes* 80(1), 35-49.
- Jones, R., 1979. *Materials and methods used in marking experiments in fishery research*FAO, Rome, 134 pp.
- Joubert, C.S.W., Hanekon, P.B., 1980. A study of feeding in some inshore reef fish of the Natal Coast, South Africa. . *South African Journal of Zoology* 15, 262-274.
- Jouvenel, J.Y., 1997. *Ichtyofaune de la côte rocheuse des Albères (Méditerranée N- O, France)*. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Perpignan, pp. 280.
- Kennedy, T.A., Naeem, S., Howe, K.M., Knops, J.M.H., Tilman, D., Reich, P., 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417(6889), 636-638.
- Kjerfve, B., 1994. *Coastal Lagoon Processes*Elsevier, London, 598 pp.
- Klimley, A.P., Voegeli, F., Beavers, S.C., Le Boeuf, B.J., 1998. Automated listening stations for tagged marine fishes. *Marine Technology Society Journal* 32(1), 94-101.
- Kovalenko, K.E., Thomaz, S.M., Warfe, D.M., 2012. Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685(1), 1-17.

- Kulbicki, M., 1998. How the acquired behaviour of commercial reef fishes may influence the results obtained from visual censuses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 222(1-2), 11-30.
- Kulbicki, M., Sarramegna, S., 1999. Comparison of density estimates derived from strip transect and distance sampling for underwater visual censuses: a case study of Chaetodontidae and Pomacanthidae. *Aquatic Living Resources* 12(5), 315-325.
- Lacroix, D., 2001. Rapport de mission sur les récifs artificiels et le soutien d'effectifs au Japon, Rapport Ifremer DRV. IFREMER, pp. 22.
- Lacroix, G.L., Knox, D., McCurdy, P., 2004a. Effects of implanted dummy acoustic transmitters on juvenile Atlantic salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* 133(1), 211-220.
- Lacroix, G.L., McCurdy, P., Knox, D., 2004b. Migration of Atlantic salmon postsmolts in relation to habitat use in a coastal system. *Transactions of the American Fisheries Society* 133(6), 1455-1471.
- Lacroix, G.L., Knox, D., Stokesbury, M.J.W., 2005. Survival and behaviour of post-smolt Atlantic salmon in coastal habitat with extreme tides. *Journal of Fish Biology* 66(2), 485-498.
- Laland, K.N., Brown, C., Krause, J., 2003. Learning in fishes: from three-second memory to culture. *Fish and Fisheries* 4(3), 199-202.
- Lan, C.H., Lan, K.T., Hsui, C.Y., 2008. Application of fractals: create an artificial habitat with several small (SS) strategy in marine environment. *Ecological Engineering* 32(1), 44-51.
- Lan Chun-Hsiung, C.-Y.H., 2006. The deployment of artificial reef ecosystem: Modelling, simulation and application. *Simulation Modelling Practice and Theory* 14, 663-675.
- Langlois, T.J., Harvey, E.S., Fitzpatrick, B., Meeuwig, J.J., Shedrawi, G., Watson, D.L., 2010. Cost-efficient sampling of fish assemblages: comparison of baited video stations and diver video transects. *Aquatic Biology* 9(2), 155-168.
- Lauck, T., Clark, C.W., Mangel, M., Munro, G.R., 1998. Implementing the precautionary principle in fisheries management through marine reserves. *Ecological Applications* 8(1), 72-S78.
- Leboulleux, V., 1992. Recrutement benthique de six espèces de Sparidés sur les côtes provençales. *Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Rennes*, pp. 68.
- Leeworthy, V.R., Maher, T., Stone, E.A., 2006. Can artificial reefs alter user pressure on adjacent natural reefs? *Bulletin of Marine Science* 78(1), 29-38.
- Leihonen, P., Hanninen, J., Chojnacki, J., Vuorinen, I., 1996. Some prospects of nutrients removal with artificial reefs, *Proceedings of the First European Artificial Reef Research Network Conference, Southampton Oceanographic Center, Southampton, England, UK*, pp. 85-96.

- Leitao, F., Santos, M.N., Erzini, K., Monteiro, C.C., 2009. Diplodus spp. assemblages on artificial reefs: importance for near shore fisheries. *Fisheries Management and Ecology* 16(2), 88-99.
- Lenfant, P., Caro, A., Neveu, R., Verdoit-Jarraya, M., 2011. Les débarquements de la pêche artisanale : de Leucate à Port-Vendres (2008 à 2010). . Rapport CEFREM pour Agence des Aires Marines Protégées, pp. 48.
- Lenfant, P., Auger, T., Criquet, G., Defranoux, H., Larénie, L., Neveu, R., , 2010. Impact des récifs artificiels et d'une aire marine protégée sur la pêche artisanale de la côte catalane (2001, 2007, 2008, 2009, 2010). . Rapport UMR5244 CNRS-EPHE-UPVD, pp. 169.
- Lindberg, W.J., 1997. Can science resolve the attraction-production issue? *Fisheries* 22(4), 10-13.
- Lingo, M.E., Szedlmayer, S.T., 2006. The influence of habitat complexity on reef fish communities in the northeastern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes* 76(1), 71-80.
- Lino, P.G., Bentes, L., Abecasis, D., dos Santos, M.N., Erzini, K., 2009. Comparative Behavior of Wild and Hatchery Reared White Sea Bream (*Diplodus sargus*) Released on Artificial Reefs Off the Algarve (Southern Portugal). *Tagging and Tracking of Marine Animals with Electronic Devices* 9, 23-34.
- Lloret, J., Planes, S., 2003. Condition, feeding and reproductive potential of white seabream *Diplodus sargus* as indicators of habitat quality and the effect of reserve protection in the northwestern Mediterranean. *Marine Ecology-Progress Series* 248, 197-208.
- Loehle, C., 2012. A conditional choice model of habitat selection explains the source-sink paradox. *Ecological Modelling* 235, 59-66.
- Loots, C., Vaz, S., Planque, B., Koubbi, P., 2009. What controls the spatial distribution of the North Sea plaice spawning population? Confronting ecological hypotheses through a model selection framework. *ICES Journal of Marine Science*, fsp238.
- Lowry, M., Folpp, H., Gregson, M., Suthers, I., 2012. Comparison of baited remote underwater video (BRUV) and underwater visual census (UVC) for assessment of artificial reefs in estuaries. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 416, 243-253.
- Lucas, M.C., Baras, E., 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries* 1(4), 283-316.
- Lurton, X., 2001. Acoustique sous-marine. Présentation et applications. Rapport IFREMER, pp. 114.
- Maci, S., Basset, A., 2009. Composition, structural characteristics and temporal patterns of fish assemblages in non-tidal Mediterranean lagoons: A case study. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 83(4), 602-612.

- MacPherson, E., 1998. Ontogenetic shifts in habitat use and aggregation in juvenile sparid fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 220(1), 127-150.
- Man-Wai, R., 1985. Les sars du Golfe du Lion., Laboratoire d'Ichthyologie et de Parasitologie Générale. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, pp. 361.
- Mann, B.Q., Buxton, C.D., 1992. Diets of *Diplodus sargus capensis* and *D. cervinus hottentotus* (Pisces: Sparidae) on the Tsitsikamma coast, South Africa. *Koedoe* 35, 27-36.
- Mantoura, R.F.C., Martin, J., Wollast, R., 1991. Introduction, in: Mantoura, R.F.C., Martin, J., Wollast, R. (Eds.), *Ocean margin processes in global change: report of the Dahlem Workshop on Ocean Margin Processes in Global Change*, Berlin, 1990. John Wiley & Sons, Chichester, pp. 13.
- March, D., Alos, J., Grau, A., Palmer, M., 2011. Short-term residence and movement patterns of the annular seabream *Diplodus annularis* in a temperate marine reserve. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 92(4), 581-587.
- Margalef, R., 1985. Introduction to the Mediterranean., in: Margalef, R. (Ed.), *Western Mediterranean*. Pergamon Press, pp. 1-16.
- McCann, K.S., Rooney, N., 2009. The more food webs change, the more they stay the same. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 364(1524), 1789-1801.
- McCleave, J.D., Power, J.H., Rommel, S.A.J., 1978. Use of radio telemetry for studying upriver migration of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Fish Biology* 12, 549-558.
- McCoy, E.D., Bell, S.S., 1990. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic, in: Bell, S.S., McCoy, E.D., Mushinsky, H.R. (Eds.), *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman & Hall, London, pp. 3-27.
- McDonald, W.R., St Clair, C.C., 2004. The effects of artificial and natural barriers on the movement of small mammals in Banff National Park, Canada. *Oikos* 105(2), 397-407.
- McLeod, E., Hinkel, J., Vafeidis, A.T., Nicholls, R.J., Harvey, N., Salm, R., 2010. Sea-level rise vulnerability in the countries of the Coral Triangle. *Sustainability Science* 5(2), 207-222.
- McPhee, M.V., Quinn, T.P., 1998. Factors affecting the duration of nest defense and reproductive lifespan of female sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Environmental Biology of Fishes* 51(4), 369-375.
- Merriam, G., 1984. Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape pattern., in: Brandt, J., Agger, P. (Eds.), *Proc. First Int. Sem. Methodology in Landscape Ecol. Res. and Planning*. Roskilde Universitessforlag GeoRue, Roskilde, Denmark, pp. 5-15.
- Micale, V., Perdichizzi, F., Santangelo, G., 1987. The gonadal cycle of captive white seabream, *Diplodus sargus* *Journal of Fish Biology* 31(3), 435-440.

- Micheli, F., Halpern, B.S., 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters* 8(4), 391-400.
- Miller, M.W., 2002. Using ecological processes to advance artificial reef goals. *ICES Journal of Marine Science* 59, 27-31.
- Millot, C., 1990. The Gulf of Lions hydrodynamics. *Continental Shelf Research* 10(9-11), 885-894.
- Millot, C., Wald, L., 1980. The effects of mistral wind on the Ligurian current near Provence. *Oceanologica Acta* 3(4), 399-402.
- Milon, J.W., 1989. Economic-Evaluation of Artificial Habitat for Fisheries - Progress and Challenges. *Bulletin of Marine Science* 44(2), 831-843.
- Moore, A., Pickett, G.D., Eaton, D.R., 1994. A preliminary study on the use of acoustic transmitters for tracking juvenile bass (*Dicentrarchus labrax*) in an estuary *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 74(2), 451-454.
- Moore, A., Potter, E.C.E., Milner, N.J., Bamber, S., 1995. The migratory behavior of wild atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in the estuary of the river Conwy, North Wales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52(9), 1923-1935.
- Moranta, J., Palmer, M., Morey, G., Ruiz, A., Morales-Nin, B., 2006. Multi-scale spatial variability in fish assemblages associated with *Posidonia oceanica* meadows in the Western Mediterranean Sea. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 68(3-4), 579-592.
- Morato, T., Afonso, P., Lourinho, P., Barreiros, J.P., Santos, R.S., Nash, R.D.M., 2001. Length-weight relationships for 21 coastal fish species of the Azores, north-eastern Atlantic. *Fisheries Research* 50(3), 297-302.
- Moreno, I., 2006. Artificial reefs as a tool for coastal management in Balearic Islands (Western Mediterranean). *Journal of Coastal Research* 3, 1843-1846.
- Mouine, N., Francour, P., Ktari, M.H., Chakroun-Marzouk, N., 2007. The reproductive biology of *Diplodus sargus sargus* in the Gulf of Tunis (central Mediterranean). *Scientia Marina* 71(3), 461-469.
- Mouine, N., Francour, P., Ktari, M.H., Chakroun-Marzouk, N., 2012. Reproductive biology of four *Diplodus* species *Diplodus vulgaris*, *D-annularis*, *D-sargus sargus* and *D-puntazzo* (Sparidae) in the Gulf of Tunis (central Mediterranean). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 92(3), 623-631.
- Mumby, P.J., Hastings, A., 2008. The impact of ecosystem connectivity on coral reef resilience. *Journal of Applied Ecology* 45(3), 854-862.
- Myers, R.A., Barrowman, N.J., Hoenig, J.M., Qu, Z., 1996. The collapse of cod in Eastern Canada: The evidence from tagging data. *ICES Journal of Marine Science* 53(3), 629-640.
- Nakagiri, N., Tainaka, K., Tao, T., 2001. Indirect relation between species extinction and habitat destruction. *Ecological Modelling* 137(2-3), 109-118.

- Nakaoka, M., 2005. Plant-animal interactions in seagrass beds: ongoing and future challenges for understanding population and community dynamics. *Population Ecology* 47(3), 167-177.
- Nakayama, S., Ojanguren, A.F., Fuiman, L.A., 2011. Process-based approach reveals directional effects of environmental factors on movement between habitats. *Journal of Animal Ecology* 80(6), 1299-1304.
- Oh, C.O., Ditton, R.B., Stoll, J.R., 2008. The economic value of scuba-diving use of natural and artificial reef habitats. *Society & Natural Resources* 21(6), 455-468.
- Oleksyn, J., Reich, P.B., 1994. Pollution, Habitat Destruction, and Biodiversity in Poland. *Conservation Biology* 8(4), 943-960.
- Orth, R.J., Heck, K.L., Vanmontfrans, J., 1984. Faunal Communities in Seagrass Beds - a Review of the Influence of Plant Structure and Prey Characteristics on Predator Prey Relationships. *Estuaries* 7(4A), 339-350.
- Osenberg, C.W., St. Mary, C.M., Wilson, J.A., Lindberg, W.J., 2002. A quantitative framework to evaluate the attraction-production controversy. *ICES Journal of Marine Science* 59, 214-221.
- Palmer, M.A., Menninger, H.L., Bernhardt, E., 2010. River restoration, habitat heterogeneity and biodiversity: a failure of theory or practice? *Freshwater Biology* 55, 205-222.
- Parker, N.C., Giorgi, A.E., Heidinger, R.C., Jester, D.B., Prince, E.D., Winans, G.A., 1990. Fish-marking techniques American Fisheries Society, Seattle, 879 pp.
- Parsons, D.M., Morrison, M.A., Slater, M.J., 2010. Responses to marine reserves: Decreased dispersion of the sparid *Pagrus auratus* (snapper). *Biological Conservation* 143(9), 2039-2048.
- Pastor, J., 2008. Rôle des enrochements côtiers artificiels dans la connectivité des populations, cas du sar commun (*Diplodus sargus*, Linné, 1758) en Méditerranée nord-occidentale. Université de Perpignan Via Domitia et Ecole Pratique des Hautes Etudes, Perpignan, pp. 196.
- Pastor, L., Deflandre, B., Viollier, E., Cathalot, C., Metzger, E., Rabouille, C., Escoubeyrou, K., Lloret, E., Pruski, A.M., Vétion, G., Desmalades, M., Buscail, R., Gremare, A., 2011. Influence of the organic matter composition on benthic oxygen demand in the Rhone River prodelta (NW Mediterranean Sea). *Continental Shelf Research* 31(9), 1008-1019.
- Pauly, D., Watson, R., 2003. Counting the last fish. *Scientific American* 289(1), 42-47.
- Pauly, D., Watson, R., Alder, J., 2005. Global trends in world fisheries: impacts on marine ecosystems and food security. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 360(1453), 5-12.
- Pauly, D., Christensen, V., Guenette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, U.R., Walters, C.J., Watson, R., Zeller, D., 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418(6898), 689-695.

- Payne, N.L., Gillanders, B.M., Webber, D.M., Semmens, J.M., 2010. Interpreting diel activity patterns from acoustic telemetry: the need for controls. *Marine Ecology-Progress Series* 419, 295-301.
- Penney, A.J., Mann-Lang, J.B., Van Der Elst, R.P., Wilke, C.G., 1999. Long-term trends in catch and effort in the Kwazulu-Natal nearshore linefisheries. *South African Journal of Marine Science-Suid-Afrikaanse Tydskrif Vir Seewetenskap* 21, 51-76.
- Pergent-Martini, C., Leoni, V., Pasqualini, V., Ardizzone, G.D., Balestri, E., Bedini, R., Belluscio, A., Belsher, T., Borg, J., Boudouresque, C.F., Boumaza, S., Bouquegneau, J.M., Buia, M.C., Calvo, S., Cebrian, J., Charbonnel, E., Cinelli, F., Cossu, A., Di Maida, G., Dural, B., Francour, P., Gobert, S., Lepoint, G., Meinesz, A., Molenaar, H., Mansour, H.M., Panayotidis, P., Peirano, A., Pergent, G., Piazzzi, L., Pirrotta, M., Relini, G., Romero, J., Sanchez-Lizaso, J.L., Semroud, R., Shembri, P., Shili, A., Tomasello, A., Velimirov, B., 2005. Descriptors of *Posidonia oceanica* meadows: Use and application. *Ecological Indicators* 5(3), 213-230.
- Petchey, O.L., 2003. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. *Oikos* 101(2), 323-330.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 269(1501), 1721-1727.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2009. Effects on ecosystem resilience of biodiversity, extinctions, and the structure of regional species pools. *Theoretical Ecology* 2(3), 177-187.
- Petchey, O.L., Hector, A., Gaston, K.J., 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85(3), 847-857.
- Peterson, G., Allen, C.R., Holling, C.S., 1998. Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* 1(1), 6-18.
- Petitgas, P., Reid, D., Planque, B., Nogueira, E., O'Hea, B., Cotano, U., 2006. The entrainment hypothesis: an explanation for the persistence and innovation in spawning migration and life cycle patterns. *ICES / CIEM International Council for the Exploration of the Sea* pp. 9.
- Piazzzi, L., Balata, D., 2009. Invasion of alien macroalgae in different Mediterranean habitats. *Biological Invasions* 11(2), 193-204.
- Pickering, H., Whitmarsh, D., Jensen, A., 1998. Artificial reefs as a tool to aid rehabilitation of coastal ecosystems: Investigating the potential. *Marine Pollution Bulletin* 37(8-12), 505-514.
- Pioch, S., 2004. Bilan des immersions de récifs artificiels en Languedoc-Roussillon. *CREOCEAN/CEPRALMAR*, Montpellier, pp. 91.
- Pither, J., Taylor, P.D., 1998. An experimental assessment of landscape connectivity. *Oikos* 83(1), 166-174.
- Planes, S., Romans, P., 2004. Evidence of genetic selection for growth in new recruits of a marine fish. *Molecular Ecology* 13(7), 2049-2060.

- Planes, S., Jouvenel, J.Y., Lenfant, P., 1998. Density dependence in post-recruitment processes of juvenile sparids in the littoral of the Mediterranean Sea. *Oikos* 83(2), 293-300.
- Planque, B., Loots, C., Petitgas, P., Lindstrom, U., Vaz, S., 2011. Understanding what controls the spatial distribution of fish populations using a multi-model approach. *Fisheries Oceanography* 20(1), 1-17.
- Polovina, J.J., 1989. Artificial Reefs - Nothing More Than Benthic Fish Aggregators. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 30, 37-39.
- Polovina, J.J., 1991. Evaluation of Hatchery Releases of Juveniles to Enhance Rockfish Stocks, with Application to Pacific-Ocean Perch *Sebastes-Alutus*. *Fishery Bulletin* 89(1), 129-136.
- Pratt, J.R., 1994. Artificial Habitats and Ecosystem Restoration: Managing for the Future. *Bulletin of Marine Science* 55, 268-275.
- Priede, I.G., Merrett, N.R., 1996. Community studies .2. Estimation of abundance of abyssal demersal fishes; A comparison of data from trawls and baited cameras. *Journal of Fish Biology* 49, 207-216.
- Pulliam, H.R., 1988. SOURCES, SINKS, AND POPULATION REGULATION. *American Naturalist* 132(5), 652-661.
- Radford, C.A., Jeffs, A.G., Tindle, C.T., Montgomery, J.C., 2008. Temporal patterns in ambient noise of biological origin from a shallow water temperate reef. *Oecologia* 156(4), 921-929.
- Ramos Espla, A.A., Guillen, J.E., Bayle, J.T., Sanchez-Jerez, P., 2000. Artificial anti-trawling reefs off Alicante, south-eastern iberian peninsula: evolution of reef block and set design in: Jensen, A.C., Collins, K.J., Lockwood, A.P.M. (Eds.), *Artificial reefs in european seas*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, pp. 195-218.
- Reed, D.C., Schroeter, S.C., Huang, D., Anderson, T.W., Ambrose, R.F., 2006. Quantitative assessment of different artificial reef designs in mitigating losses to kelp forest fishes. *Bulletin of Marine Science* 78(1), 133-150.
- Reise, K., Olenin, S., Thielges, D.W., 2006. Are aliens threatening European aquatic coastal ecosystems? *Helgoland Marine Research* 60(2), 77-83.
- Reiss, J., Bridle, J.R., Montoya, J.M., Woodward, G., 2009. Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology & Evolution* 24(9), 505-514.
- Relini, G., Fabi, G., dos Santos, M.N., Moreno, I., Charbonnel, E., 2008. Fisheries and their management using artificial reefs in the northwestern Mediterranean Sea and southern Portugal. *Reconciling Fisheries with Conservation, Vols I and II* 49, 891-898.
- Reynolds, B.F., Powers, S.P., Bishop, M.A., 2010. Application of Acoustic Telemetry to Assess Residency and Movements of Rockfish and Lingcod at Created and Natural Habitats in Prince William Sound. *Plos One* 5(8).

- Riebesell, U., 2008. Climate change - Acid test for marine biodiversity. *Nature* 454(7200), 46-47.
- Rijnsdorp, A.D., van Overzee, H.M.J., Poos, J.J., 2012. Ecological and economic trade-offs in the management of mixed fisheries: a case study of spawning closures in flatfish fisheries. *Marine Ecology-Progress Series* 447, 179-194.
- Romans, P., 2003. Influence et importance relative de facteurs intrinsèques et extrinsèques sur la mortalité des alevins de Sparidés (Pisces) durant la phase d'installation benthique en Méditerranée. *Ecole Pratique des Hautes Etudes et Université de Perpignan, Perpignan*, pp. 179.
- Rosecchi, E., 1987. L'alimentation de *Diplodus annularis*, *Diplodus sargus*, *Diplodus vulgaris* et *Sparus aurata* (Pisces, Sparidae) dans le golfe du Lion et les lagunes littorales. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes* 49(3-4), 125-141.
- Ruitton, S., Francour, P., Boudouresque, C.F., 2000. Relationships between algae, benthic herbivorous invertebrates and fishes in rocky sublittoral communities of a temperate sea (Mediterranean). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 50(2), 217-230.
- Saenz-Agudelo, P., Jones, G.P., Thorrold, S.R., Planes, S., 2011. Connectivity dominates larval replenishment in a coastal reef fish metapopulation. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 278(1720), 2954-2961.
- Sala, E., Ballesteros, E., 1997. Partitioning of space and food resources by three fish of the genus *Diplodus* (Sparidae) in a Mediterranean rocky infralittoral ecosystem. *Marine Ecology-Progress Series* 152(1-3), 273-283.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287(5459), 1770-1774.
- Santos, M.N., Monteiro, C.C., 1997. The Olhao artificial reef system (south Portugal): Fish assemblages and fishing yield. *Fisheries Research* 30(1-2), 33-41.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., Margules, C.R., 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation - a Review. *Conservation Biology* 5(1), 18-32.
- Saville, A., 1977. Survey methods of appraising fishery resources. . In: FAO (Ed.), *Fisheries Technical Paper*, pp. 76.
- Schoener, T.W., 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2, 369-404.
- Schurman, C.G., Thompson, D.A., 1990. Washington department of fisheries mobile tagging units: Construction and operation. *American Fisheries Society Symposium* 7, 47-62.
- Schwartz, A.K., Weese, D.J., Bentzen, P., Kinnison, M.T., Hendry, A.P., 2010. Both Geography and Ecology Contribute to Mating Isolation in Guppies. *Plos One* 5(12).

- Seaman Jr., W., Jensen, A.C., 2000. Purposes and practices of artificial reef evaluation, *Artificial reef evaluation: With application to natural marine habitats*. CRC Marine Science Series, CRC Press LLC, Boca Raton, FL, USA, pp. 1-20.
- Seaman, W., 2007. Artificial habitats and the restoration of degraded marine ecosystems and fisheries. *Hydrobiologia* 580, 143-155.
- Shen, G.C., Yu, M.J., Hu, X.S., Mi, X.C., Ren, H.B., Sun, I.F., Ma, K.P., 2009. Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity. *Ecology* 90(11), 3033-3041.
- Sherman R. L., D.S.G., R. E. Spieler, 2002. Artificial reef design: void space, complexity, and attractants. *ICES Journal of Marine Science* 59, 196-200.
- Shulman, M.J., 1985. Recruitment of coral-reef fishes - effects of distribution of predators and shelter. *Ecology* 66(3), 1056-1066.
- Sibert, J.R., Nielsen, J., 2001. *Electronic Tagging and Tracking in Marine Fisheries*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Sieving, K.E., Contreras, T.A., Maute, K.L., 2004. Heterospecific facilitation of forest-boundary crossing by mobbing understory birds in North-Central Florida. *Auk* 121(3), 738-751.
- Sih, A., Bell, A.M., Johnson, J.C., Ziemba, R.E., 2004. Behavioral syndromes: An integrative overview. *Quarterly Review of Biology* 79(3), 241-277.
- Simpfendorfer, C.A., Heupel, M.R., Collins, A.B., 2008. Variation in the performance of acoustic receivers and its implication for positioning algorithms in a riverine setting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65(3), 482-492.
- Singh, L., Downey, N.J., Roberts, M.J., Webber, D.M., Smale, M.J., van den Berg, M.A., Harding, R.T., Engelbrecht, D.C., Blows, B.M., 2009. Design and calibration of an acoustic telemetry system subject to upwelling events. *African Journal of Marine Science* 31(3), 355-364.
- Smith, B.R., Blumstein, D.T., 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology* 19(2), 448-455.
- Smith, T.M., Hindell, J.S., Jenkins, G.P., Connolly, R.M., Keough, M.J., 2011. Edge effects in patchy seagrass landscapes: The role of predation in determining fish distribution. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 399(1), 8-16.
- Sneddon, L.U., 2003. The bold and the shy: individual differences in rainbow trout. *Journal of Fish Biology* 62(4), 971-975.
- Soberon, J., 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10(12), 1115-1123.
- Soberon, J., Peterson, A.T., 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2, 1-10.

- Srisurichan, S., Caputi, N., Cross, J., 2005. Impact of lunar cycle and swell on the daily catch rate of western rock lobster (*Panulirus cygnus*) using time series modelling. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 39(3), 749-764.
- Stafford, R., Goodenough, A.E., Slater, K., Carpenter, W., Collins, L., Cruickshank, H., Downing, S., Hall, S., McDonald, K., McDonnell, H., Overs, B., Spiers, L., Stetter, M., Zitzer, H., Hart, A.G., 2012. Inferential and visual analysis of ethogram data using multivariate techniques. *Animal Behaviour* 83(2), 563-569.
- Stergiou, K.I., Christou, E.D., Georgopoulos, D., Zenetos, A., Souvermezoglou, C., 1997. The Hellenic Seas: physics, chemistry, biology and fisheries. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 35, 415-538.
- Stobart, B., Garcia-Charton, J.A., Espejo, C., Rochel, E., Goni, R., Renones, O., Herrero, A., Crec'hriou, R., Polti, S., Marcos, C., Planes, S., Perez-Ruzafa, A., 2007. A baited underwater video technique to assess shallow-water Mediterranean fish assemblages: Methodological evaluation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 345(2), 158-174.
- Stone, L., 1995. Biodiversity and Habitat Destruction - a Comparative-Study of Model Forest and Coral-Reef Ecosystems. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 261(1362), 381-388.
- Stone, R.B., Pratt, H.L., Parker, R.O., Davis, G.E., 1979. A comparison of fish populations on an artificial and natural reef in the Florida Keys. *Marine and Freshwater Research* 39, 11-20.
- Storch, D., Frynta, D., 1999. Evolution of habitat selection: stochastic acquisition of cognitive clues? *Evolutionary Ecology* 13(6), 591-600.
- Streftaris, N., Zenetos, A., Papathanassiou, E., 2005. Globalisation in marine ecosystems: The story of non-indigenous marine species across European seas, in: Gibson, R.N., Atkinson, R.J.A., Gordon, J.D.M. (Eds.), *Oceanography and Marine Biology - an Annual Review*, Vol. 43, pp. 419-453.
- Sweatman, H., Robertson, D.R., 1994. Grazing halos and predation on juvenile caribbean surgeonfishes. *Marine Ecology-Progress Series* 111(1-2), 1-6.
- Taper, M.L., Case, T.J., 1985. Quantitative genetic models for the coevolution of character displacement *Ecology* 66(2), 355-371.
- Taupier-Letage, I., Millot, C., 1986. General hydrodynamical features in the Ligurian sea inferred from Dyome experiment. *Oceanologica Acta* 9(2), 119-131.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K., Merriam, G., 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68(3), 571-573.
- Terlizzi, A., Scuderi, D., Frascchetti, S., Anderson, M.J., 2005. Quantifying effects of pollution on biodiversity: a case study of highly diverse molluscan assemblages in the Mediterranean. *Marine Biology* 148(2), 293-305.

- Tessier, E., Chabanet, P., Pothin, K., Soria, M., Lasserre, G., 2005. Visual censuses of tropical fish aggregations on artificial reefs: slate versus video recording techniques. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 315, 17-30.
- Thorstad, E.B., Okland, F., Rowsell, D., McKinley, R.S., 2000. A system for automatic recording of fish tagged with coded acoustic transmitters. *Fisheries Management and Ecology* 7(4), 281-294.
- Thorstad, E.B., Okland, F., Finstad, B., Sivertsgard, R., Bjorn, P.A., McKinley, R.S., 2004. Migration speeds and orientation of Atlantic salmon and sea trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Environmental Biology of Fishes* 71(3), 305-311.
- Thorsteinsson, V., 2002. Tagging Methods for Stock Assessment and Research in Fisheries, Marine Research Institute Technical Report 79. Report of Concerted Action FAIR CT.96.1394 (CATAG), Reykjavik, pp. 179.
- Thresher, R.E., Gunn, J.S., 1986. Comparative analysis of visual census techniques for highly mobile reef-associated piscivores (carangidae). *Environmental Biology of Fishes* 17(2), 93-116.
- Tilman, D., Naeem, S., Knops, J., Reich, P., Siemann, E., Wedin, D., Ritchie, M., Lawton, J., 1997. Biodiversity and ecosystem properties. *Science* 278(5345), 1866-1867.
- Tischendorf, L., Fahrig, L., 2000. How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology* 15(7), 633-641.
- Tokeshi, M., Arakaki, S., 2012. Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685(1), 27-47.
- Topping, D.T., Szedlmayer, S.T., 2011. Home range and movement patterns of red snapper (*Lutjanus campechanus*) on artificial reefs. *Fisheries Research* 112(1-2), 77-84.
- Tortonese, E., Cautis, I., 1967. Révision des poissons de la famille des Sparidés vivant près des côtes de Roumanie. . *Annali del Museo Civico di Storia Naturale 'Giacomo Doria'* 77, 295-306.
- Trevors, J.T., 2003. Biodiversity and environmental pollution. *Water Air and Soil Pollution* 150(1-4), 1-2.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batary, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Frund, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H., Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* 87(3), 661-685.
- Tsemel, A., Spanier, E., Angel, D.L., 2006. Benthic communities of artificial structures: Effects of mariculture in the Gulf of Aqaba (Eilat) on development and bioaccumulation. *Bulletin of Marine Science* 78(1), 103-113.
- Tsukamoto, K., 2009. Oceanic migration and spawning of anguillid eels. *Journal of Fish Biology* 74(9), 1833-1852.

- Turcotte, Y., Desrochers, A., 2003. Landscape-dependent response to predation risk by forest birds. *Oikos* 100(3), 614-618.
- Turgeon, K., Robillard, A., Gregoire, J., Duclos, V., Kramer, D.L., 2010. Functional connectivity from a reef fish perspective: behavioral tactics for moving in a fragmented landscape. *Ecology* 91(11), 3332-3342.
- Turner, W.R., Brandon, K., Brooks, T.M., Costanza, R., da Fonseca, G.A.B., Portela, R., 2007. Global conservation of biodiversity and ecosystem services. *Bioscience* 57(10), 868-873.
- Underwood, A.J., Chapman, M.G., 1989. Experimental analysis of the influences of topography of the substratum on movements and density of an intertidal snail, *Littorina unifasciata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 134(3), 175-196.
- UNEP, 2006. Marine and Coastal Ecosystems & Human Well-being: A synthesis report based on the findings of the Millenium Ecosystem Assessment. UNEP, pp. 76.
- Upton, H.F., 1992. Biodiversity and Conservation of the Marine-Environment. *Fisheries* 17(3), 20-25.
- Vasconcelos, R.P., Reis-Santos, P., Tanner, S., Maia, A., Latkoczy, C., Gunther, D., Costa, M.J., Cabral, H., 2008. Evidence of estuarine nursery origin of five coastal fish species along the Portuguese coast through otolith elemental fingerprints. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 79(2), 317-327.
- Vigliola, L., Harmelin-Vivien, M.L., Biagi, F., Galzin, R., Garcia-Rubies, A., Harmelin, J.G., Jouvenel, J.Y., Le Direach-Boursier, L., Macpherson, E., Tunesi, L., 1998. Spatial and temporal patterns of settlement among sparid fishes of the genus *Diplodus* in the northwestern Mediterranean. *Marine Ecology-Progress Series* 168, 45-56.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277(5325), 494-499.
- Voegeli, F.A., Lacroix, G.L., Anderson, J.M., 1998. Development of miniature pingers for tracking Atlantic salmon smolts at sea. *Hydrobiologia* 372, 35-46.
- Walker, B., 1995. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology* 9(4), 747-752.
- Walker, S.J., Degnan, B.M., Hooper, J.N.A., Skilleter, G.A., 2008. Will increased storm disturbance affect the biodiversity of intertidal, nonscleractinian sessile fauna on coral reefs? *Global Change Biology* 14(11), 2755-2770.
- Warren, R., Price, J., Fischlin, A., Santos, S.D., Midgley, G., 2011. Increasing impacts of climate change upon ecosystems with increasing global mean temperature rise. *Climatic Change* 106(2), 141-177.
- Watson, D.L., Harvey, E.S., Anderson, M.J., Kendrick, G.A., 2005. A comparison of temperate reef fish assemblages recorded by three underwater stereo-video techniques. *Marine Biology* 148(2), 415-425.

- Watson, D.L., Harvey, E.S., Fitzpatrick, B.M., Langlois, T.J., Shedrawi, G., 2010. Assessing reef fish assemblage structure: how do different stereo-video techniques compare? *Marine Biology* 157(6), 1237-1250.
- Watson, R.A., Quinn, T.J., 1997. Performance of transect and point count underwater visual census methods. *Ecological Modelling* 104(1), 103-112.
- Welch, D.W., Boehlert, G.W., Ward, B.R., 2002. POST - the Pacific Ocean salmon tracking project. *Oceanologica Acta* 25(5), 243-253.
- Wilke, M., 1999. Spatio-temporal dynamics of physico-chemical and chemical factors in the water of a heavily transformed mediterranean coastal lagoon, the Etang de Salses-Leucate (France). *Vie Et Milieu-Life and Environment* 49(2-3), 177-191.
- Willis, T.J., 2001. Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *Journal of Fish Biology* 59(5), 1408-1411.
- Willis, T.J., Babcock, R.C., 2000. A baited underwater video system for the determination of relative density of carnivorous reef fish. *Marine and Freshwater Research* 51(8), 755-763.
- Wilson, A.D.M., Godin, J.G.J., 2009. Boldness and behavioral syndromes in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Behavioral Ecology* 20(2), 231-237.
- Wilson, A.D.M., Godin, J.G.J., 2010. Boldness and intermittent locomotion in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Behavioral Ecology* 21(1), 57-62.
- Winter, J., 1983. Underwater biotelemetry, in: Nielsen, L.A., Johnson, D.L. (Eds.), *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society, Bethesda, pp. 371-395.
- Winter, J., 1996. Advances in underwater biotelemetry, in: Murphy, B.R., Willis, D.W. (Eds.), *Fisheries techniques*. American Fisheries Society, Bethesda, pp. 555-590.
- Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J., Watson, R., 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314(5800), 787-790.

ANNEXE

Pastor J., Koeck B., Astruch P., Lenfant P. (soumis). Coastal man-made habitats: potential nurseries for exploited fish species.

Coastal man-made habitats: potential nurseries for exploited fish species.

Jérémy Pastor (1,2), Barbara Koeck (1,2), Patrick Astruch (3) et Philippe Lenfant (1,2)

(1) Université de Perpignan Via Domitia, Centre de Formation et de Recherche sur les Environnements Méditerranéens, UMR 5110, F-66860, Perpignan, France

(2) CNRS, Centre de Formation et de Recherche sur les Environnements Méditerranéens, UMR 5110, F-66860, Perpignan, France

(3) GIS Posidonie, Centre d'Océanologie de Marseille, Parc Scientifique et Technologique de Luminy - Case 901, 13288 Marseille, France

* Corresponding author: jeremypastor66@gmail.com

Abstract

Human pressure on seashores has induced the installation of many seawalls. Artificial coastal defence structures may be providential for the juveniles of fish species exploited by artisanal fisheries. Focusing on *Diplodus sargus*, the number of settling juveniles was estimated artificial structures and on natural rocky shores. The aim is to know if these artificial areas can have a nursery function. Densities of juveniles are from 30 to 109 times greater than those in natural habitats. Artificial coastal defence structures can be regarded as artificial nurseries. However, in the studied case, they also cause the loss of the nursery function of the nearby lagoon. The artificial seawalls at the entrance to the lagoon receive almost all the larvae that would normally enter the lagoon. This study underlines the important role of these artificial habitats in the life cycle of white seabream. They may have a positive impact on maintaining other species exploited by artisanal fisheries.

Key words: coastal defence structures, harbours, settlement, *Diplodus sargus*, SCUBA visual census

Introduction

Habitat alteration and breakwaters: Human activity is more or less marked along the world's coastlines; however, apart from the Antarctic, all continents are affected. This human pressure is caused by the economic interest (tourism, fisheries, trade) of this strip of land in the continent-ocean interface. In Europe, especially on the Mediterranean shore, human activity has changed the coastal strip, particularly through the construction of ports, with little concern for the impact of changes in local currents that increase beach erosion. Artificial coastal structures (especially seawalls and breakwaters) have been established in order to reduce this erosion as it endangers human activities (tourism, housing, etc.). Thus, these structures are installed with no consideration for the possible effects induced by their construction on the physiology, behaviour and population dynamics of living marine organisms. Depending on the site, these very diverse structures are made of blocks of rock or concrete, of more or less large size (up to a few metres), deployed in a shallow sandy area, rarely exceeding a depth of 5m. One side of the seawall is usually exposed to the dominant swell, while the other is more protected. Some studies have focused on fishes associated with these structures (Chapman, 2003; Guidetti, 2004; Guidetti et al., 2005; Guidetti and Dulcic, 2007; Pérez-Ruzafa et al., 2006; Pizzolon et al., 2008; Ruitton et al., 2000), showing that the communities are characteristic of natural rocky areas. However, few of them concern more specifically the juveniles settling on these structures. The lack of knowledge about juveniles needs to be filled because coastal zones are considered as nurseries for several species (for example see: (Cheminee et al., 2011; Macpherson and Raventos, 2005)).

Juvenile life stage: In this study, we focused on the juveniles associated with artificial coastal seawalls. Mortality is very high during the life cycle of fish, mainly affecting the egg, larvae and juvenile stages. The authors believe that 99% of the eggs of some species will not reach the juvenile stage (Leis, 1991). Such percentages are also advanced for juveniles (Planes and Romans, 2004; Vigliola et al., 1998). Depending on the species, more than 99% of seabream juveniles (*Diplodus spp*) starting the installation phase do not complete it. Mortality during dispersion or installation can be due to various causes, such as the shortage of resources, intra-and inter-specific competition, and predation, but also the choice of essential habitat, especially during colonization.

Essential habitat: Settlement is the transition from the pelagic to the benthic stage, marked by the metamorphosis from larva to juvenile. Essential habitat can be defined as the environment or substrate that is essential to the juvenile to grow to maturity with the ultimate goal of reproduction (Benaka, 1999). This essential habitat is characterized by four parameters: abundance, survival, mortality and displacement from the juvenile to adult habitat at the end of the settlement phase (Beck et al., 2001). The nursery function is attributed to this habitat if at least one of the four parameters is higher than in neighbouring habitats (Beck et al., 2001). The coastal fish nurseries most frequently cited in the literature are mangroves (Johnston and Sheaves, 2007), seagrass meadows (Francour, 2000; Unsworth et al., 2008), marshes and lagoons (Craig et al., 2007; Kellison and Taylor, 2007; Laffaille et al., 2000; Parlier et al., 2006; Vinagre et al., 2008). Very few studies have reported on man-made nurseries, except shellfish aquaculture, which can lead to the development of certain fish species (Powers et al., 2003). Positive effects were also found in artificial mangroves (Nagelkerken and Faunce, 2007) and around oil platforms (Love et al., 2006).

The success of the settlement is a very important parameter to consider for the maintenance of fish populations. Thus, the main purpose of this work will be to assess the potential of the nursery function of the artificial coastal structure by visual census, comparing the juveniles that settle on these man-made habitats to those settling on natural rocky areas. We will try to determine whether these artificial structures, through their potential nursery function, can be considered as artificial production reefs. We will analyze whether the natural nurseries, such as lagoons, have retained their function as nurseries despite the emergence of artificial nurseries. For this, an analysis of the effect of the distance from the sea will be performed. To answer these questions, we will focus on one of the four parameters describing the essential habitat of juveniles: abundance.

2. Methods

2.1 Study sites

The study was conducted on the French Catalan coast of the Mediterranean, in the extreme south of continental France. The study area is quite extensive, covering 85 km of coastline from Cap Leucate to

Cap Cerbère (border between Spain and France) (Fig.1). This coast is characterized by a division into two systems of marine zones: a relatively unspoilt rocky coast (RC) in the south, despite a few small harbours (Collioure, Port-Vendres and Banyuls) and a more urbanized sandy coast (SC) in the north. Almost all the rocky zones of this system are artificial. We can add a third system, the lagoon of Salses-Leucate (La), which communicates with the sea by 3 permanent totally urbanized channels, consisting of artificial seawalls. Nine locations were chosen: 6 are artificial (3 in the lagoon and 3 on the sandy coast) and 3 are natural, located on the rocky coast (Fig. 1 and Table 1). Two of the 3 locations of the RC are located in the marine protected area (MPA) of Cerbère - Banyuls. The 3 locations of the lagoon follow a gradient of distance from the sea to the lagoon (respectively 1.3 km, 3.2 km and 6.3 km from the sea). To analyze the effect of distance from the sea, 3 locations of the lagoon and the breakwater of Le Barcarès (SC) were considered. The 4 locations are artificial and 3 of them are localized in the lagoon and 1 in the sea. The marine location is the breakwater of Le Barcarès (named “sea”), followed by the “grau St Ange” location (1.3 km from the sea, “near”), already under strong lagoon influence, by “La Coudalère” at a distance of 3.2 km from the sea (“far”) and finally “Le Téleski” (“very far”). This last location is the furthest from the sea, at 6.3 km. The artificial seawalls have been in place for at least 10 years, and are of similar structure: blocks of limestone of about 0.1 to 1 m³, randomly stacked one upon another. Underwater, this results in a highly heterogeneous habitat, at least in regard to the size of holes offering shelter for fish.

2.2 Study model

Even if no study on the fish population of the artificial seawalls of the study area has been conducted, preliminary dives showed around twenty species (Pastor, com. pers.), which is a similar result to that observed in another study carried out in Italy (Guidetti, 2004). In this study, we focused on the white seabream *Diplodus sargus* (Linnaeus, 1758) for several reasons. This Sparidae is widespread in the northwestern Mediterranean and constitutes an important resource for coastal fisheries. The white seabream is, with the blackhead seabream *Diplodus vulgaris* (Saint-Hilaire, 1817), one of the most abundant species in rocky infralittoral and posidonia seagrass meadows. Reproduction occurs in spring, with a peak in April on the French Catalan coast. Reproduction areas are not precisely known

and seem to be different from the adult habitat. After a month of pelagic life, larvae settle in shallow bays, where they stay several months (Arceo et al., 2012; Cheminee et al., 2011; Harmelin-Vivien et al., 1995; Planes et al., 1998). Settlers are generally present along the shoreline, between 0 and 1 metre in depth and never below 5 metres depth. From September, juveniles begin to leave the nursery areas to enter the adult population (Lenfant, 2003). Here we are interested in juveniles with a size range between 30 and 80 mm, i.e. sixty days after installation. At that time, the high mortality experienced at this stage of the life cycle has already occurred (Planes and Romans, 2004) and the number of juveniles remaining is close to the number of fish that will enter the adult population during recruitment.

2.3 Sampling technique

This study is part of a monitoring study initiated in 1994. *D. sargus* juveniles, which settle along 20 km of coastline from the natural rocky shore, are followed each year (late July, early August). A diver snorkelled along the coastline between the 0 and the 2m isobaths. Meanwhile, fish abundance and position were reported on a map drawn on a waterproof pad. It is important to swim continuously to avoid duplication. This method was used for the nine sites selected for this study. Abundance and densities were calculated since the exact areas and coastlines that were sampled for each location are known (Table 1). The censuses were conducted over a maximum of 15 days from August 1 to August 15 over 3 years: 2005, 2006 and 2007. Each sampled location was divided into three replicates of equal area.

2.4 Data analysis

Juvenile densities were analyzed using a three-way permutational univariate ANOVA (PERMANOVA) to test the effect of the system (lagoon La, sandy coast SC and rocky coast RC), the locations of each system (locations nested in system) and the years (2005, 2006 and 2007). The 'year' and 'system' factors were treated as fixed, and the 'site' factor as random. The data of the lagoon were also analyzed separately using a two-way PERMANOVA, testing the effect of two fixed factors: 'distance from the sea' (very far, far, near and sea) and 'years' (2005, 2006 and 2007). PERMANOVA pair-wise comparisons were also performed for significant terms of the two tested models. Prior to

data analysis, densities were fourth-root transformed. The PERMANOVAs were calculated based on Euclidian distance to avoid any assumption about the distribution of the variable. Significance was set at $p\text{-value} = 0.05$. P-values are calculated by 9999 random permutations of residuals under a reduced model (Anderson, 2001). All statistical analyses were performed using the PERMANOVA+ package for PRIMER 6 software (Anderson and Gorley, 2007; Clark and Warwick, 2001).

3. Results

3.1 Comparison of the juvenile densities between natural and artificial habitats.

PERMANOVA indicated that juvenile densities were significantly different between the studied locations and over the years (Table 2). Pairwise tests for the “location” factor showed that densities were different between SC and RC ($P > 0.001$) and between La and SC ($P < 0.05$). No differences were observed between locations La and RC ($P = 0.34$). Pairwise tests for the ‘Year’ factor showed differences in densities between 2005 and 2007 ($P < 0.05$) and between 2006 and 2007 ($P < 0.05$), with the lowest densities observed in 2007 ($2005 = 2006 > 2007$). According to table 2, and as shown on figure 2, densities were the highest along the breakwaters of the sandy coast regardless of the year. Thus, the highest densities of seabream juveniles were found on coastal defence structures of the sandy coast, with densities 30 times higher than on natural habitats of the rocky coast for years of high recruitment (2005 and 2006) and up to 109 times higher for years of low recruitment (2007).

3.2 Juvenile densities in the lagoon: effect of distance from the sea.

The two-way PERMANOVA analysis highlighted significant differences in juvenile densities between the four studied locations (Table 3). The highest densities were observed at the marine location (“sea”) and then decreased gradually from the sea to the interior of the lagoon (Figure 3). The densities were already divided by 2 between the sea and the channel (“near”). From the channel (“near”) to the entry of the lagoon (“far”), the densities were divided by 3, and then from this location to the centre of the lagoon (“very far”), the densities were divided by 6. P-values for pair-wise comparisons conducted after PERMANOVA are highly significant between each site ($P < 0,001$). Thus, in the sea, densities of about 1 ind.m^{-2} were observed, while in the central lagoon densities were of about 0.01 ind. m^{-2} .

During a year of low recruitment (like 2007), these differences were even more pronounced: white seabream juveniles were absent at the “very far” site (Fig. 3).

4. Discussion

4.1 Coastal defence structures as nurseries

Artificial coastal constructions seem to offer a great opportunity for *D. sargus* and more particularly for some rocky shore species. These constructions provide abundant food and shelter for juvenile fish. Once adult, they leave these areas to enter the adult populations present on the artificial reefs or on the natural rocky coast.

Artificial coastal constructions were first introduced with no ecological consideration, but now it turns out that they can be excellent artificial production reefs. These constructions catch the larvae and thus play the role of essential habitat until recruitment. Without these reefs, the larvae would arrive on a sandy area and die due to a lack of suitable habitat. On the sandy coasts of the Gulf of Lion, seawalls thus offer a new habitat opportunity for many fish species. A study (Guidetti, 2004) showed that the species richness associated with the sandy bottom surrounding an artificial construction is much lower than the one found on this construction (4 species against 21).

If artificial coastal constructions are such a good habitat for juveniles, it is probably due to their block-design composed of large rocks of one or two metres combined with smaller rocks to consolidate the structure. These constructions thus offer numerous crevices in shallow waters, particularly adapted to the juvenile stage of sparids. Inasmuch as this block-design is fully satisfying, no design improvement is necessary. On the other hand, concrete constructions are to be excluded because of their low habitat variability with few crevices. Indeed, very few juveniles were observed by visual census around the only construction of that kind (Argelès harbour). A comparative study would be necessary to confirm this hypothesis.

However, it is important to keep in mind that the original aim behind the installation of these kinds of constructions is the protection of beach erosion or the creation of harbours. Of course, the construction of these artificial structures induced both the destruction of many benthic species like polychaetes and

bivalves (Nelson, 1993), and hydrological modifications. These changes led to a certain turbidity, which can be very harmful for seagrass meadows (Ruiz and Romero, 2001). Nevertheless, these constructions have also contributed to the maintenance and enhancement of fish biodiversity (Clynick, 2006; Guidetti, 2004). Furthermore, they can have a positive impact on fisheries, since the juveniles that have settled on them could move to deeper adjacent areas accessible to fishermen. Evidently, the destruction of a part of the benthic fauna and flora to promote rocky systems is not admissible. That is why this kind of construction needs to impact the original ecosystem as little as possible.

Our results indicated that juvenile densities were significantly different between the artificial coastal defence structures of the sandy coast and both the natural coast and lagoon, with a higher density in the artificial structures (SC) (Table 2). For the rocky coast, the "Peyrefite" location, which is the site where the highest number of juveniles has been observed on this part of the coast since 1994, had densities of about 0.07 ind. m². These values contrast with observations on the coastal defence structures of the sandy coast. At the "Etang Canet" site, 2.27 ind. m² were observed in 2005, i.e. 32 times higher than at "Peyrefite", regarded as the most productive area of the rocky coast. This location of the sandy coast was not the only one where such values were observed. Similar values were obtained in the two other locations: the breakwaters of Sainte Marie and Le Barcarès (figure 2). Lower values were observed in the lagoon (figure 2).

Our results also show temporal variability (2007 < 2006=2005). Densities were the highest along the breakwaters of the sandy coast regardless of the year. Monitoring carried out on the rocky coast since 1994 shows that the recruitment of *D. sargus* is subject to high interannual variability (unpublished data). The results of this study are consistent with these observations.

The high densities of juveniles observed over three years also show that on the artificial coastal constructions along the sandy coast, juvenile settlement is limited by the availability of favourable habitat (Holbrook et al., 2000; Holbrook and Schmitt, 2002; Sale et al., 2005; Schmitt and Holbrook, 2000), while next to the lagoon and the natural rocky coast, settlement is limited by the number of juveniles (Doherty, 1991).

Results have highlighted the nursery role of seawalls and coastal man-made habitats of the French Catalan coast. More exactly, high juvenile density is observed through this study, which is one of the

four criteria describing a nursery role (Beck et al., 2001). In fact, during the five- to six-month settlement period, high juvenile densities were observed. Such densities have never been reported on the nearby natural rocky coast. The three other factors describing a nursery (Beck et al., 2001), i.e. (i) a diet favouring *in situ* produced prey, allowing differential growth, (ii) a durable presence of juveniles, inducing differential survival and (iii) a move from the nursery to the adult habitat, have not yet been evaluated. Even if the first two factors have not been underlined yet, the arguments developed below speak in favour of the nursery role hypothesis of the artificial reefs studied. Furthermore, according to other studies (Clynick, 2006), harbours and protected parts of breakwaters are suitable to zooplankton expansion, which constitute the staple food of juveniles (Figueiredo et al., 2005). There are likely to be high food densities in the area concerned, generating better juvenile growth. Obviously, these considerations are to be handled with caution because it has been shown that in this kind of nursery habitat, there was strong intra-specific competition inducing differential growth within the same nursery, some individuals growing faster than others (Quignard and Man-Wai, 1981). As a consequence, as well as food abundance, we also have to consider other parameters such as predation and inter- and intra-specific competition. Concerning the durable presence of juveniles, the three-year-long monitoring study showed important new juvenile arrivals every year. The nursery habitats seem generally to be saturated, except in 2007, which is considered as a year with low juvenile densities, half as high as in 2005 and 2006. According to another study (Planes and Romans, 2004), these artificial coastal habitats seem to have been colonised since their immersion. The last factor characterising a nursery, i.e. the move from the nursery habitat to the adult habitat, has not been shown in this study due to the complexity of its setting-up, requiring another study. Nonetheless, we observed transfers that attempt to validate this last criterion.

All the elements itemised below show how these artificial coastal structures play the role of nurseries, like mangroves or seagrass meadows in a coral reef system (Johnston and Sheaves, 2007; Unsworth et al., 2008), marshes, estuaries and lagoons in temperate oceanic systems (Craig et al., 2007; Kellison and Taylor, 2007; Laffaille et al., 2000; Parlier et al., 2006; Vinagre et al., 2008), but also Mediterranean lagoons for some fish species (Bruslé and Cambrony, 1992; Franco et al., 2006; Koutrakis et al., 2005). These observations cannot be generalized to the coastal defence structures of

any coast. Indeed, we have to note some distinctive features not only of the Catalan coast but also of the Gulf of Lion:

- First of all, the Catalan coast is located on the Mediterranean Sea, which has insignificant tides (maximum 50 cm generally). On the other hand, the coastal artificial reefs on the Atlantic coast act as defence structures during the flood tide only. Since they are emerged during the ebb tide, they cannot act as nurseries.

- The continental shelf of the sandy Catalan coast is very broad with a low slope compared to the rocky Catalan coast and the Cote d'Azur. This implies very low depth (between 3 and 6m) over the artificial defence reefs, which is prosperous for many sparid juveniles when they are associated with low slopes (Harmelin-Vivien et al., 1995). One author (Ruitton, 1999) has compared fish communities of the French Riviera between natural and artificial sites and did not notice significant differences. One explanation could be the depth of around 10m, which is too important for the settlement of juvenile seabream. During our study, a seawall was monitored on the rocky coast (Banyuls harbour), but the data could not be integrated into the global analysis due to a lack of replicates. However, this breakwater had extremely low densities, almost zero with a maximum of 0.02 ind.m² in 2005. This is in line with the results of Ruitton (1999) and can be explained by the configuration of this seawall (on a rocky coast, with depths about 6 to 10 m). Other authors (Clynick, 2006; Guidetti, 2004) noticed higher juvenile densities along 4m-deep reefs on the natural rocky systems.

- It is also important to notice the potential alimentation in juveniles of these coastal defence structures from the nearby artificial reefs and the Cap Leucate due to the water circulation in this area and the important pool of adults on these sites (Hussein et al., 2011a, b; Koeck et al., 2011). In other case studies, the proximity of a marine protected area (MPA) can constitute a source of future juveniles (Clynick, 2006).

These conditions, when they are favourable, seem to be necessary to consider artificial structures as nurseries.

4.2 Lagoons: have they lost their nursery function?

The lagoons of the sandy coasts were considered as the main natural nursery for many fish species (Dufour et al., 2009; Franco et al., 2008; Maci and Basset, 2009). It seems important to determine whether the emergence of new nurseries in the coastal man-made habitats have affected the nursery function of the lagoon.

As mentioned before, the lagoon of Leucate is in contact with the sea through 3 strongly anthropized channels, whose banks are artificial rocky structures. In this study, only the south part of the lagoon was sampled, near the “grau St Ange” channel. Before the 1960s, this channel was intermittent and consisted of sand. Since then, it has been permanently open and is bordered by rocks. Furthermore, a harbour was built along this channel. Now, the “grau St Ange” channel represents 6 km of artificial rocky structures.

By measuring the white seabream juvenile densities, between the end of this channel and a location in the lagoon, a highly decreasing gradient appeared from the sea to the lagoon. The closer to the sea, the higher the juvenile densities are, and the closer to the lagoon, the lower they are. Thus, Figure 4 shows one possible dispersion-model of the fish larvae when they enter the lagoon, with larvae decreasing from the seawall at the entry of the channel to the breakwaters inside the lagoon.

Some years, no juveniles were present. In 2007 for example, just one individual was observed at the location inside the lagoon.

The artificial constructions at the entrance to the lagoon thus collect almost all of the larvae potentially entering it, thereby losing its nursery role. This decline of juveniles in the lagoon could also be induced by an important predation of the larvae in the channel. In fact, as well as the usual larvae predators like the European seabass *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758), the European eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) and some Gobiidae (Pastor, com. pers.), other species like the European pilchard (*Sardina sp*), and the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*, Linnaeus, 1758) have been periodically inventoried. This hypothesis will be tested in further investigations of the stomach content of the predators.

In accord with the observations carried out on the artificial coastal structures, the question is raised of how the system worked before the implantation of all these artificial structures. Their establishment started in the 1960s, with a boom in the 1970s. Today, breakwaters are still regularly immersed at sea.

Unfortunately, very few data on the ichthyofauna of the lagoon before the 60's exist. An inventory of the end of the 19th century, done by artisanal fishing, mentioned the absence of seabream in the lagoon of Salses-Leucate (Gourret, 1897; Quignard and Zaouali, 1980). According to the literature (Quignard and Zaouali, 1980), this does not prove the absence of seabream but more likely that the sampling method was not appropriate. That is quite plausible if we keep in mind that the seabream of the lagoon are less than a year old and thus not targeted by fisheries. Other studies carried out in the lagoon of Maugio and Prevost, located in the Gulf of Lion, showed an important abundance of juvenile seabream, notably among seagrass meadows before their strong anthropization (Quignard and Man-Wai, 1981; Quignard and Man-Wai, 1983; Quignard et al., 1984).

Before the 1960s, the lagoon of Salses-Leucate communicated with the sea by two channels, one permanent in the north of the lagoon (Arnaud and Raimbault, 1969) and one intermittent in the south, which is now the permanent "grau St Ange" channel. The southern channel and the coast along the lagoon were at that time composed of soft sediment with no rocky shores and the bottom seemed to be covered by seagrass meadows (*Zostera sp.*).

Thus, at that time, the larval swarm reached the coast and had to enter the lagoon to find a suitable habitat for settlement, such as the seagrass meadows that offer a good food source, due to the high primary production in the lagoon. According to observations made in the lagoon of Maugio (Quignard et al., 1984), the juveniles probably stay in the lagoon from June to October-November and then swim back into the open sea where the winter conditions are less extreme. The lagoon played a role of nursery for the seabream, which is no longer the case since the coastal constructions have substituted for them.

These artificial coastal constructions are therefore substituting the natural nurseries, that is to say the lagoon and the seagrass meadows. Indeed, lagoons and seagrass meadows are more and more damaged by the construction of harbours and artificial defence structures (modified currents, discharged wastewaters, important added alluvia, etc.). Since then, it has been demonstrated that the lagoons can also act as a juvenile trap, notably because anoxic crises, induced by eutrophication, occur more and more frequently (Lardicci et al., 2001; Minghelli-Roman et al., 2011).

4.3 A new habitat opportunity for many fish species

After immersion, these rocks represent an oasis of biodiversity of fishes (Clynick, 2006; Guidetti, 2004; Ruitton, 1999) in an initially poor area. On the other hand, in a habitat with high species richness, like coral reefs or seagrass meadows, these kinds of constructions can be very harmful for biodiversity. It clearly appears that the shore of the Gulf of Lion is perfectly adapted for these kinds of structures to play a nursery role for many exploited fish species.

An inventory carried out at the beginning of the 90's (Quignard and Raibaut, 1993), reveals the importance of these artificial coastal constructions for the connectivity with the natural rocky coast and the maintenance or even the enhancement of biodiversity. The authors of this work report the faunistic and demographic changes of the ichthyofauna of the Gulf of Lion. The inventory underlines the presence of species like *Diplodus cervinus* (Lowe, 1838), *Dentex dentex* (Linnaeus, 1758), *Sciaena umbra* (Linnaeus, 1758), *Diplodus puntazzo* (Cetti, 1777), *Spondylisoma cantharus* (Linnaeus, 1758), *Sparus aurata* (Linnaeus, 1758), *D. labrax* on the sandy shores of the Languedoc-Roussillon after the massive installation of the artificial coastal constructions in the 1970s. These observations were also confirmed during our monitoring, even if the juveniles of these species were less numerous than those of the white seabream. The triggering factor for the appearance of these species seems to be the creation of new habitats for their juveniles. These observations are very surprising because adult populations are less known near artificial coastal constructions. The artificial coastal defence structures present a real nursery role for several species, thus playing an important role in the functioning of these fish populations and ecosystems.

5. Conclusion

In spite of the permanent modifications of the biotopes through human activity, the biocoenosis is able to adjust to these changes, particularly in marine environments. The important dispersal ability of many organisms during their larval stage partly explains their ability to adapt themselves to these modifications. This study, carried out on one exploited fish species, shows that in some cases artificial coastal constructions in shallow waters can play the role of artificial nurseries. Without promoting the

concreting of the coasts, we suggest the installation of artificial reefs in shallow waters to favour the juvenile stage of many fishes. The introduction of these reefs should be done without any harmful effects on the soft sediment ecosystem, which is often sacrificed.

Given the essential role that nurseries play in the functioning of fish populations (Beck et al., 2001; Mumby et al., 2004), it seems necessary to include these artificial coastal constructions in shore management plans (e.g. MPA, Natura 2000). Evidently, not all these constructions have the same positive effects on ecosystems, which means that the nursery function has to be proved before. This work also raises the question of the lasting effect of the high juvenile densities observed for the three years studied. For that, a long-term survey, covering a larger area including adjacent reefs, seems to be essential. One of the essential questions raised through this work is the future of the adult seabream. Do movements toward natural rocky coasts or deeper artificial reefs exist? To answer this question, we tagged adult fishes and did otolith microchemistry analyses.

6. References:

- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26, 32-46.
- Anderson, M.J., Gorley, R.N., 2007. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods. PRIMER-E, Plymouth.
- Arceo, H., Cheminée, A., Bodilis, P., Mangialajo, L., Francour, P., 2012. Fishery reserve effects on sparid recruitment along French Mediterranean coasts, *Proceedings of the 12th International Coral Reef Symposium*, Cairns, Australia.
- Arnaud, P., Raimbault, R., 1969. L'étang de Salses-Leucate ses principaux caractères physico-chimiques et leurs variations (1955-56 et 1960-68). Université de Montpellier, Montpellier, p. 98.
- Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F., Weinstein, M.R., 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* 51, 633-641.
- Benaka, L.R., 1999. Fish habitat: essential fish habitat and rehabilitation. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.

- Bruslé, J., Cambrony, M., 1992. Les lagunes méditerranéennes : des nurseries favorables aux juvéniles de poissons euryhalins et/ou pièges redoutables pour eux - Analyse critique de la croissance de Muges de plusieurs étangs saumâtres du Languedoc-Roussillon au cours de leur première année de vie. *Vie et Milieu* 42 (2), 193-205.
- Chapman, M.G., 2003. Paucity of mobile species on constructed seawalls: effects of urbanization on biodiversity. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 264, 21-29.
- Cheminee, A., Francour, P., Harmelin-Vivien, M., 2011. Assessment of *Diplodus* spp. (Sparidae) nursery grounds along the rocky shore of Marseilles (France, NW Mediterranean). *Scientia Marina* 75, 181-188.
- Clark, K.R., Warwick, R.M., 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition ed. PRIMER-E Ltd., Plymouth.
- Clynick, B.G., 2006. Assemblages of fish associated with coastal marinas in north-western Italy. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86, 847-852.
- Craig, J.K., Rice, J.A., Crowder, L.B., Nadeau, D.A., 2007. Density-dependent growth and mortality in an estuary-dependent fish: an experimental approach with juvenile spot *Leiostomus xanthurus*. *Marine Ecology-Progress Series* 343, 251-262.
- Doherty, P.J., 1991. Spatial and temporal patterns in recruitment, in: Sale, P.F. (Ed.), *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, London.
- Dufour, V., Cantou, M., Lecomte, F., 2009. Identification of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) nursery areas in the north-western Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89, 1367-1374.
- Figueiredo, M., Morato, T., Barreiros, J.P., Afonso, P., Santos, R.S., 2005. Feeding ecology of the white seabream, *Diplodus sargus*, and the ballan wrasse, *Labrus bergylta*, in the Azores. *Fisheries Research* 75, 107-119.
- Franco, A., Elliott, M., Franzoi, P., Torricellil, P., 2008. Life strategies of fishes in European estuaries: the functional guild approach. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 354, 219-228.
- Franco, A., Franzoi, P., Malavasi, S., Riccato, F., Torricelli, P., Mainardi, D., 2006. Use of shallow water habitats by fish assemblages in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 66, 67-83.
- Francour, P., 2000. Long term monitoring of *Posidonia oceanica* fish assemblages of the Scandola Marine Reserve (Corsica, northwestern Mediterranean). *Cybium* 24, 85-95.
- Gourret, P., 1897. Les étangs saumâtres du midi de la France et leurs pêcheries. *Annales du museum d'histoire naturelle de Marseille* 5, 1-386.

- Guidetti, P., 2004. Fish assemblages associated with coastal defence structures in south-western Italy (Mediterranean Sea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84, 669-670.
- Guidetti, P., Bussotti, S., Boero, F., 2005. Evaluating the effect of protection on fish predators and sea urchins in shallow artificial rocky habitats: a case study in the northern Adriatic Sea. *Marine Environmental Research* 59 (4), 333-348.
- Guidetti, P., Dulcic, J., 2007. Relationships among predatory fish, sea urchins and barrens in Mediterranean rocky reefs across a latitudinal gradient. *Marine Environmental Research* 63, 168-184.
- Harmelin-Vivien, M.L., Harmelin, J.G., Leboulleux, V., 1995. Microhabitats requirements for settlement of juvenile sparid on Mediterranean Rocky shores. *Hydrobiologia* 300-301, 309-320.
- Holbrook, S.J., Forrester, G.E., Schmitt, R.J., 2000. Spatial patterns in abundance of a damselfish reflect availability of suitable habitat. *Oecologia* 122, 109-120.
- Holbrook, S.J., Schmitt, R.J., 2002. Competition for shelter space causes density-dependent predation mortality in damselfishes. *Ecology* 83, 2855-2868.
- Hussein, C., Verdoit-Jarraya, M., Pastor, J., Ibrahim, A., Saragoni, G., Pelletier, D., Mahevas, S., Lenfant, P., 2011a. Assessing the impact of artisanal and recreational fishing and protection on a white seabream (*Diplodus sargus sargus*) population in the north-western Mediterranean Sea using a simulation model. Part 1: Parameterization and simulations. *Fisheries Research* 108, 163-173.
- Hussein, C., Verdoit-Jarraya, M., Pastor, J., Ibrahim, A., Saragoni, G., Pelletier, D., Mahevas, S., Lenfant, P., 2011b. Assessing the impact of artisanal and recreational fishing and protection on a white seabream (*Diplodus sargus sargus*) population in the north-western Mediterranean Sea, using a simulation model. Part 2: Sensitivity analysis and management measures. *Fisheries Research* 108, 174-183.
- Johnston, R., Sheaves, M., 2007. Small fish and crustaceans demonstrate a preference for particular small-scale habitats when mangrove forests are not accessible. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 353, 164-179.
- Kellison, G.T., Taylor, J.C., 2007. Demonstration and implications of habitat-specific chemical signatures in otoliths of juvenile summer flounder (*Paralichthys dentatus* Linnaeus) in North Carolina. *Journal of Fish Biology* 71, 350-359.
- Koeck, B., Pastor, J., Larenie, L., Astruch, P., Saragoni, G., Jarraya, M., Lenfant, P., 2011. Evaluation of impact of artificial reefs on artisanal fisheries: need for complementary approaches. *Brazilian Journal of Oceanography* 59, 1-11.
- Koutrakis, E.T., Tsikliras, A.C., Sinis, A.I., 2005. Temporal variability of the ichthyofauna in a Northern Aegean coastal lagoon (Greece). Influence of environmental factors. *Hydrobiologia* 543, 245-257.

- Laffaille, P., Feunteun, E., Lefeuvre, J.C., 2000. Composition of fish communities in a European macrotidal salt marsh (the Mont Saint-Michel Bay, France). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 51, 429-438.
- Lardicci, C., Como, S., Corti, S., Rossi, F., 2001. Recovery of the macrozoobenthic community after severe dystrophic crises in a Mediterranean coastal lagoon (Orbetello, Italy). *Marine Pollution Bulletin* 42, 202-214.
- Leis, J.M., 1991. The pelagic phase of coral reef fishes: Larval biology of coral reef fishes, in: Sale, P.F. (Ed.), *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, San Diego, pp. 183-230.
- Lenfant, P., 2003. Demographic and genetic structures of white sea bream populations (*Diplodus sargus*, Linnaeus, 1758) inside and outside a Mediterranean marine reserve. *C. R. Biologies* 326, 751-760.
- Love, M.S., Schroeder, D.M., Lenarz, W., MacCall, A., Bull, A.S., Thorsteinson, L., 2006. Potential use of offshore marine structures in rebuilding an overfished rockfish species, bocaccio (*Sebastes paucispinis*). *Fish. Bull.* 104, 383-390.
- Maci, S., Basset, A., 2009. Composition, structural characteristics and temporal patterns of fish assemblages in non-tidal Mediterranean lagoons: A case study. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 83, 602-612.
- Macpherson, E., Raventos, N., 2005. Settlement patterns and post-settlement survival in two Mediterranean littoral fishes: influences of early-life traits and environmental variables. *Mar. Biol.* 148, 167-177.
- Minghelli-Roman, A., Laugier, T., Polidori, L., Mathieu, S., Loubersac, L., Gouton, P., 2011. Satellite survey of seasonal trophic status and occasional anoxic 'malaigue' crises in the Thau lagoon using MERIS images. *International Journal of Remote Sensing* 32, 909-923.
- Mumby, P.J., Edwards, A.J., Arias-Gonzalez, J.E., Lindeman, K.C., Blackwell, P.G., Gall, A., Gorczynska, M.I., Harborne, A.R., Pescod, C.L., Renken, H., Wabnitz, C.C.C., Llewellyn, G., 2004. Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature* 427, 533-536.
- Nagelkerken, I., Faunce, C.H., 2007. Colonisation of artificial mangroves by reef fishes in a marine seascape. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 75, 417-422.
- Nelson, W.G., 1993. Beach restoration in the southeastern US: environmental effects and biological monitoring. *Ocean Coastal Management* 19, 157-182.
- Parlier, E.P., Albert, F., Cuzange, P.A., Don, J., Feunteun, E., 2006. Impact of vegetation structure dynamics and usage on the nursery function of West European tidal salt-marshes. *Cahiers De Biologie Marine* 47, 47-62.
- Pérez-Ruzafa, A., Garcia-Charton, J.A., Barcala, E., Marcos, C., 2006. Changes in benthic fish assemblages as a consequence of coastal works in a coastal lagoon: The Mar Menor (Spain, Western Mediterranean). *Marine Pollution Bulletin* 53, 107-120.

- Pizzolon, M., Cenci, E., Mazzoldi, C., 2008. The onset of fish colonization in a coastal defence structure (Chioggia, Northern Adriatic Sea). *Estuarine coastal and shelf science*, 1-13.
- Planes, S., Jouvenel, J.Y., Lenfant, P., 1998. Density dependence in post-recruitment processes of juvenile sparids in the littoral of the Mediterranean Sea. *Oikos* 83, 293-300.
- Planes, S., Romans, P., 2004. Evidence of genetic selection for growth in new recruits of a marine fish. *Mol. Ecol.* 13, 2049-2060.
- Powers, S., Grabowski, J.H., Peterson, C.H., Lindberg, W.J., 2003. Estimating enhancement of fish production by offshore artificial reefs: uncertainty exhibited by divergent scenarios. *Marine Ecology Progress Series* 264, 265-277.
- Quignard, J.P., Man-Wai, R., 1981. Croissance lineaire et ponderale des jeunes *Diplodus sargus* O+ (Pisces Osteichthyes Sparidae) des etangs languedociens de Mauguio et du Prevost. *Revue des Travaux de l'Institut des Peches Maritimes* 45, 253-269.
- Quignard, J.P., Man-Wai, R., 1983. Relation taille-poids et coefficient de condition de *Diplodus sargus* 0⁺ et 0⁺⁺ de deux étangs palavasiens : Prevost et Mauguio. *Cybiurn* 7, 31-41.
- Quignard, J.P., Man-Wai, R., Vianet, R., 1984. Les poissons de l'étang de Mauguio (Hérault, France) inventaire, structure du peuplement, croissance et polymorphisme des tailles. *Vie et Milieu* 34, 173-183.
- Quignard, J.P., Raibaut, A., 1993. Ichthyofaune de la côte languedocienne (golfe du Lion) modifications faunistiques et démographiques. *Vie et Milieu* 43, 191-195.
- Quignard, J.P., Zaouali, J., 1980. Les lagunes périméditerranéennes. Bibliographie ichthyologique annotée. Première partie : Les étangs français de Canet à Thau. *Bulletin des offices nationaux des pêches* 4, 293-360.
- Ruitton, S., 1999. Les communautés benthiques et nectobenthiques associées aux aménagements littoraux en Méditerranée nord-occidentale, Thèse en science de l'environnement marin. Université Aix-Marseille II, p. 263.
- Ruitton, S., Francour, P., Boudouresque, C.F., 2000. Relationships between algae, benthic herbivorous invertebrates and fishes in rocky sublittoral communities of a temperate sea (Mediterranean). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 50, 217-230.
- Ruiz, J.M., Romero, J., 2001. Effects of in situ experimental shading on the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Ecology-Progress Series* 215, 107-120.
- Sale, P.F., Danilowicz, B.S., Doherty, P.J., Williams, D.M., 2005. The relation of microhabitat to variation in recruitment of young-opyear coral reef fishes. *Bulletin of Marine Science* 76, 123-142.
- Schmitt, R.J., Holbrook, S.J., 2000. Habitat-limited recruitment of coral reef damselfish. *Ecology* 81, 3479-3494.

Unsworth, R.K.F., De Leon, P.S., Garrard, S.L., Jompa, J., Smith, D.J., Bell, J.J., 2008. High connectivity of Indo-Pacific seagrass fish assemblages with mangrove and coral reef habitats. *Marine Ecology-Progress Series* 353, 213-224.

Vigliola, L., Harmelin-Vivien, M.L., Biagi, F., Galzin, R., Garcia-Rubies, A., Harmelin, J.G., Jouvenel, J.Y., Le Direach-Boursier, L., Macpherson, E., Tunesi, L., 1998. Spatial and temporal patterns of settlement among sparid fishes of the genus *Diplodus* in the northwestern Mediterranean. *Marine Ecology-Progress Series* 168, 45-56.

Vinagre, C., Salgado, J., Costa, M.J., Cabral, H.N., 2008. Nursery fidelity, food web interactions and primary sources of nutrition of the juveniles of *Solea solea* and *S. senegalensis* in the Tagus estuary (Portugal): A stable isotope approach. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 76, 255-264.

Figures and tables captions:

Figure 1: Location of the 9 sampling locations on the French Catalan coast. The circles show the artificial locations (1- Le Téleski, 2- La Coudalère, 3- Grau St Ange, 4- Le Barcarès, 5- Ste Marie, 6- Etang de Canet,) and the squares show the natural locations (7- Les Elmes, 8- Tancade and 9- Peyrefite). La: lagoon, Se: sea, SC: sandy coast, RC: rocky coast and MPA: marine protected area of Cerbère-Banyuls.

Figure 2: Densities of juvenile *D. sargus* observed in different locations of the French Catalan coast, lagoon (La), breakwaters of the sandy coast (SC) and rocky coast (RC). Observations made in 2005, 2006 and 2007. The error bars represent the standard errors and the stars indicate the natural locations.

Figure 3: Densities of *D. sargus* (ind.m⁻²) in the lagoon in relation to the distance from the sea (km) for two years 2006 and 2007.

Figure 4: Model of the entry and dispersal of the larval flow of *D. sargus* in the grau St Ange (black), southern part of the Salses-Leucate lagoon. The flow of larvae is represented by the white arrows; the thickness is proportional to the intensity of the larval flow.

Table 1: Total surface and length of coastline for the sampled locations of the lagoon, the sandy and the rocky coast. The last column indicates the particularities of each location.

Table 2: Results of three-way univariate PERMANOVA test comparing juvenile densities per sampled system (La, SC and RC), locations (3 nested in each system) and years (2005, 2006, and 2007). ns: not significant, *: P < 0.05, **: P < 0.01, ***: P < 0.001

Table 3: Results of two-way univariate PERMANOVA test comparing juvenile densities of the lagoon (La) with distance to the sea (very far, far, near and sea) and with years (2005, 2006, 2007). ns: not significant, *: P < 0.05, **: P < 0.01, ***: P < 0.001

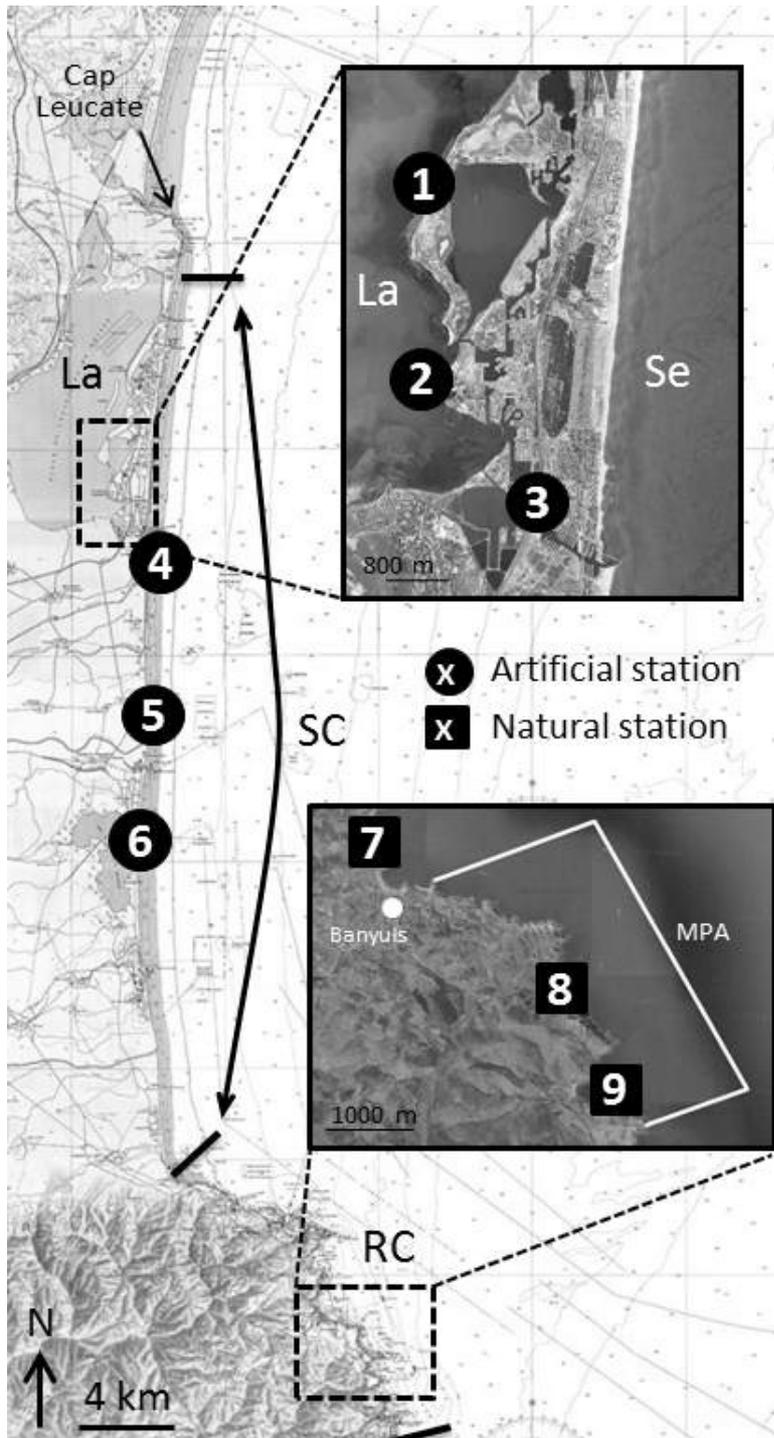


Figure 1

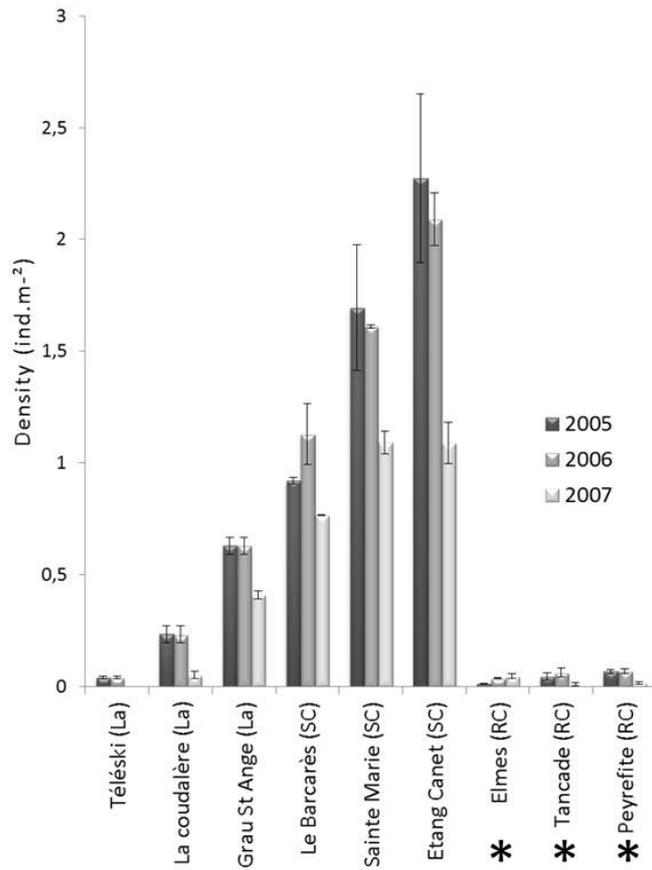


Figure 2

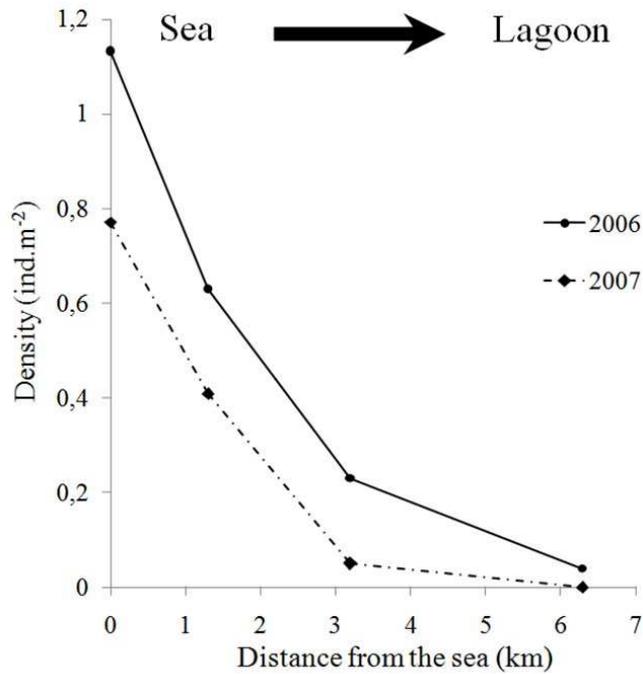


Figure 3

Table 1

	Location	Coastline (m)	Surface (m ²)	Replicate surface (m ²)	Particularity
Lagoon	1- Téléski	76	418	139	Artificial, very far from the sea (6.3 km)
	2- La Coudalère	200	600	200	Artificial, far from the sea (3.2 km)
	3- Grau St Ange	250	750	250	Artificial, channel near the sea (1.3 km)
Sandy coast	4- Le Barcarès	192	576	192	Artificial
	5- Ste Marie	134	540	180	Artificial
	6- Etang Canet	220	900	300	Artificial
Rocky coast	7- Les Elmes	300	3500	1167	Natural outside the MPA
	8- Tancade	300	3500	1167	Natural inside the MPA
	9- Peyrefite	263	3400	1133	Natural inside the MPA

Table 2

	df	MS	Pseudo-F	P	
System	2	3.175	12.015	0.0154	*
Year	2	0.253	10.789	0.0032	**
Location (System)	6	0.264	76.817	0.0002	***
Systeme x Year	4	0.019	0.817	0.5481	ns
Location (System) x Year	12	0.023	6.806	0.0002	***
Residuals	54	0.003			
Total	80				

Table 3

	df	MS	Pseudo-F	P	
Distance	3	0.818	612.62	0.001	**
Year	2	0.173	129.71	0.001	**
Distance x Year	6	0.031	22.99	0.001	**
Residuals	24	0.001			
Total	35				

Résumé

Depuis les premiers effondrements de stocks de poissons, l'Homme a pris conscience que les ressources naturelles étaient limitées et que pour les exploiter de manière durable, il était important de trouver des outils de gestion. Contrairement aux autres outils de gestion des ressources halieutiques existants, les RA sont les seuls dont l'objectif est de maintenir l'équilibre de l'exploitation durable des ressources en cherchant à augmenter localement la production des ressources par l'action directe sur le milieu physique. En modifiant les paysages sous-marins, les RA impactent les communautés et les populations de poissons inféodées aux récifs rocheux. Le suivi des communautés de poissons par le comptage visuel en plongée, le suivi des débarquements de pêche et plus particulièrement du sar commun (*Diplodus sargus*) par le marquage acoustique ont permis d'apporter des réponses sur certains effets des récifs artificiels de Leucate – Le Barcarès (Golfe du Lion, NO Méditerranée) sur l'écologie des poissons. L'utilisation des récifs artificiels (RA) de Leucate – Le Barcarès (LB) par le sar commun comme habitat essentiel de refuge et de nutrition, ainsi que la grande diversité fonctionnelle des RA de LB mènent à penser que ces nouveaux habitats plus complexes augmentent la capacité écologique et ainsi la production de la côte catalane française sableuse. En revanche ces effets ne se retranscrivent pas dans les débarquements des pêcheurs artisanaux de la zone en raison d'une plus faible capturabilité sur les RA. De plus la modification de l'habitat par l'implantation des RA fait émerger de nouveaux patrons de déplacements chez le sar commun, traduisant la spécialisation individuelle au sein de la niche réalisée de la population de sars commun de la côte catalane française sableuse. La spécialisation individuelle peut avoir des conséquences écologiques sur le fonctionnement des réseaux trophiques et la résilience des écosystèmes, mais également évolutives à plus long terme comme la spéciation par l'isolation reproductrice. Ces effets potentiels des RA sur les communautés et populations de poissons sont à prendre en considération dans les futurs projets d'implantation de RA.

Mots clés : modification des paysages, complexité de l'habitat, structure des communautés, diversité fonctionnelle, connectivité écologique, patrons de déplacements, sar commun *Diplodus sargus*, spécialisation individuelle, Golfe du Lion, Méditerranée.

Abstract

Awareness of natural resource limitation was raised since the first fish stock collapse, promoting the need of efficient management tools for sustainable exploitation of resources. In contrast with other, more widely used management tools, artificial reefs (AR) try to keep the equilibrium of sustainable exploitation through the physical alteration of natural habitats in order to enhance local fish production. The alteration of natural seascapes by AR implantations impacts reef fish populations and communities. We investigated some of the potential effects of the AR from Leucate – Le Barcarès (LB; NW Mediterranean) using underwater visual counts, landing surveys and acoustic tagging on white seabream (*Diplodus sargus*). The ARs of LB were used as essential habitat by white seabreams, particularly for refuge and foraging. Furthermore, functional diversity on these ARs was higher than on a natural reef location, which could convey an increased carrying capacity and fish production on the French Catalan sandy coast. These effects are nevertheless not directly visible on fish landings and production, due to lower fish catchability on ARs. Moreover, habitat alteration by ARs arises new movement patterns of the white seabream suggesting individual specialization within the realized niche of white seabreams from the French Catalan sandy coast. Individual specialization can have implications on functioning of food webs and ecosystem resilience, but also more long term consequences as speciation by mating isolation. These potential effects of ARs on coastal fish communities and populations should be taken into account for future AR projects.

Key words : seascape alteration, habitat complexity, community structure, functional diversity, ecological connectivity, movement pattern, white seabream *Diplodus sargus*, individual specialization, Golf of Lion, Mediterranean.