



HAL
open science

Caractérisation de la distribution spatiale et temporelle d'une espèce vulnérable, *Sciaena umbra*, au sein d'une aire marine protégée en vue de sa conservation : apport de la télémétrie acoustique

Alan Brazo

► To cite this version:

Alan Brazo. Caractérisation de la distribution spatiale et temporelle d'une espèce vulnérable, *Sciaena umbra*, au sein d'une aire marine protégée en vue de sa conservation : apport de la télémétrie acoustique. Biodiversité et Ecologie. Université de Perpignan, 2023. Français. NNT : 2023PERP0006 . tel-04088763

HAL Id: tel-04088763

<https://theses.hal.science/tel-04088763v1>

Submitted on 4 May 2023

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.

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par

UNIVERSITE DE PERPIGNAN VIA DOMITIA

Préparée au sein de l'école doctorale Energie Environnement
Et de l'unité de recherche CEFREM (UMR 5110)

Spécialité : **Océanologie Biologique**

Présentée par **Alan Brazo**

**Caractérisation de la distribution spatiale et
temporelle d'une espèce vulnérable, *Sciaena umbra*,
au sein d'une aire marine protégée en vue de sa
conservation :
apport de la télémétrie acoustique**

Soutenue le 19 janvier 2023 devant le jury composé de

Remerciements

Mes premiers remerciements s'adressent forcément à Philippe Lenfant, mon directeur de thèse, pour m'avoir fait confiance et donné l'opportunité de réaliser ce projet. Nos emplois du temps respectifs ne nous ont pas permis de travailler ensemble comme nous l'aurions souhaité mais tu t'es toujours débrouillé pour te rendre disponible quand j'en avais besoin, notamment ces derniers mois.

Merci à mon co-directeur de thèse, Bernat Hereu, pour ses conseils et son encadrement durant ces années.

Un grand merci aux membres de mon Comité de Suivi Individuel, Laurent Dagorn, Bruno Ferrari, Jean Benkhelil, pour votre accompagnement depuis le début. Merci pour vos remarques, votre soutien et votre gentillesse.

Un immense merci à Raquel Marques avec qui j'ai eu la chance de travailler pendant une partie de ma thèse. Tu es arrivée à un moment où j'avais du mal à avancer et beaucoup de doutes. Tes connaissances et ton dynamisme m'ont permis de publier mon premier article scientifique et de terminer ce projet. Je voudrais également remercier Eneko Aspillarga pour l'aide apportée dans le traitement des données et pour sa disponibilité. Ton expertise a été précieuse en particulier pour le travail sur R.

Merci à tous mes collègues du CREM qui m'ont aidé de près ou de loin à la réalisation de ce projet. La liste est longue, j'espère n'oublier personne : Gilles, Romain, Manon, Jérémy, Adrien, Nicolas, Thomas, Merry... Je voudrais remercier particulièrement Alexandre (et Caro) pour son soutien, son aide et son écoute. Tu as toujours été de bon conseil et disponible malgré les milliers de kilomètres qui nous séparent. Merci à Romain pour son aide précieuse et ses connaissances sur les œufs et larves de poissons.

Merci à Fabien Morat pour son accompagnement et son expertise en otolithométrie.

Un grand merci à l'équipe de la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls : Frédéric, Virginie, Renan, Jean-François, Didier, Jérôme... Merci de m'avoir permis de réaliser ce projet, et d'avoir participé aux nombreuses manips terrains.

Merci à PROVALE et à la Ligue Nationale de Rugby pour votre accompagnement tout au long de ce projet. Sans votre aide financière, je n'aurais pu réaliser cette thèse.

Merci à la fondation UPVD et particulièrement à Stéphanie Falcou pour le soutien et l'accompagnement depuis plus de 10 ans maintenant.

Merci à Fabrice Llorente, Anne Witczak et Cédric Bertrand pour l'aide apportée lors du lancement de la thèse.

Je voudrais remercier mes amis et surtout ma famille pour m'avoir soutenu durant ces années. Merci à mes parents, et en particulier à David pour m'avoir donné le « goût du travail », ce n'était pas gagné d'avance. Merci Papi de m'avoir transmis ta passion pour le milieu aquatique et l'amour des choses simples.

Merci à Marie, mon binôme de vie, pour ton optimisme et ta joie de vivre. Merci de me supporter et de me soutenir tous les jours dans mes projets.

Pour terminer, merci à tous mes coéquipiers de l'USAP pour m'avoir accompagné lors de ce projet. Une pensée particulière à Gina pour avoir toujours cru en moi, poussé à réaliser cette thèse et pour son aide dans la relecture du manuscrit. Enfin, merci à Tristan (alias Garga) mon
Google traduction 3.0.

Table des matières

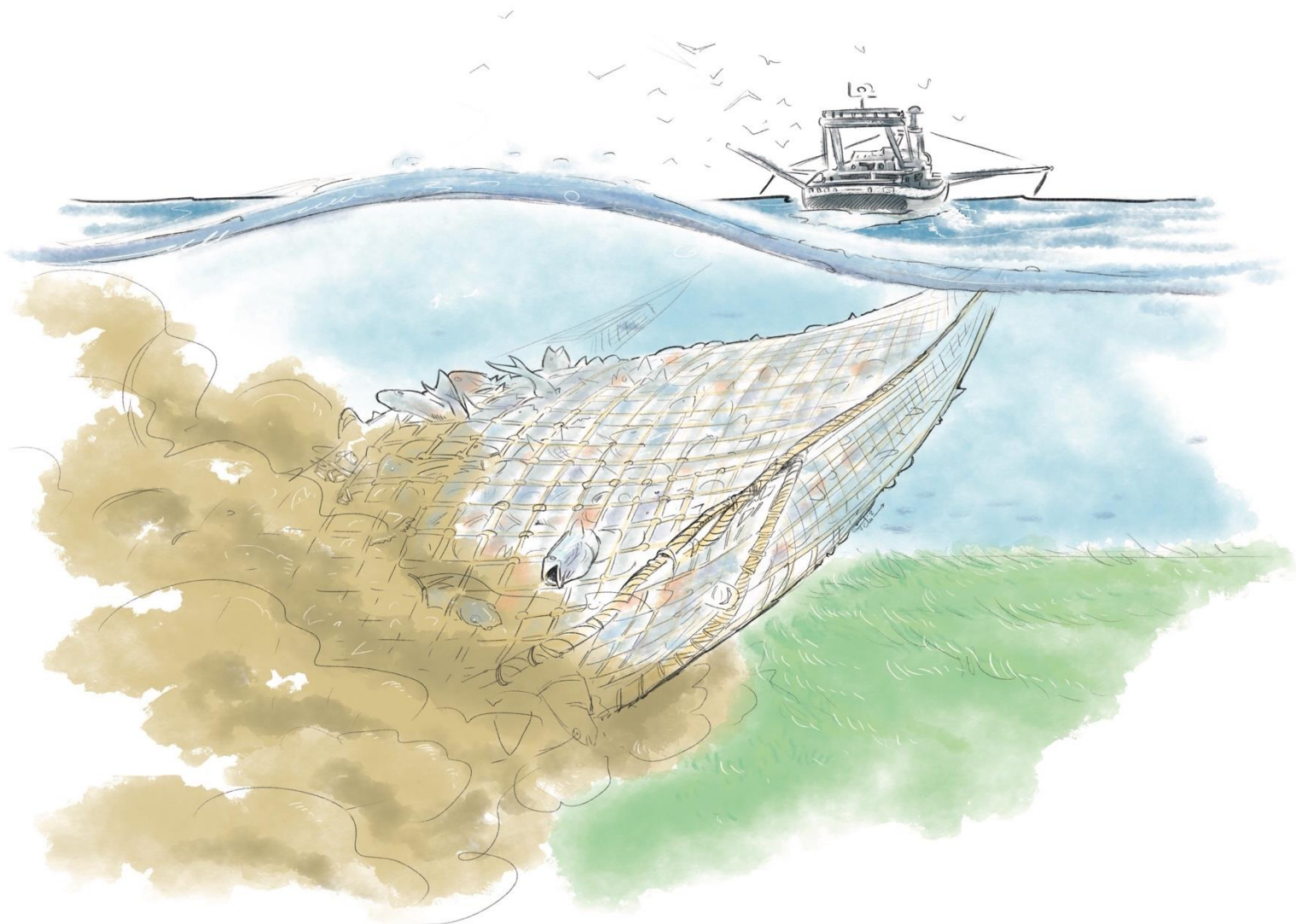
Chapitre I : Introduction Générale	1
1 - Contexte général	2
1.1 Érosion de la biodiversité	2
1.2 Hotspot de biodiversité	3
1.3 La Méditerranée, un hotspot sous haute surveillance	4
2 - Effets des activités anthropiques sur les écosystèmes	5
2.1 Érosion des services écosystémiques	5
2.2 Notion de Résistance et Résilience Écologique	7
3 - Quelles solutions pour lutter contre l'érosion de la biodiversité ?	9
3.1 Les Aires Marines Protégées.....	9
3.2 Efficacité des Aires Marines Protégées.....	13
4 - Mouvement des poissons dans les écosystèmes marins	14
4.1 Comportement des poissons en milieu aquatique.....	14
4.2 Écologie du mouvement.....	17
4.3 Télémétrie acoustique.....	18
5 - Le corb (<i>Sciaena umbra</i>) : espèce emblématique de la Méditerranée	19
5.1 Espèces emblématiques et bioindicatrices.....	19
5.2 Présentation de l'espèce	21
5.3 Conservation de l'espèce.....	22
6 - Objectifs de la thèse	23
6.1 Contexte	23
6.2 Problématiques	24
Chapitre II : Matériel et Méthode	27
1 – Site d'étude : la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls	28
1.1 Historique et fonctionnement	28
1.2 Caractéristiques physique et habitats de la RNMCB	31
1.3 Site privilégié pour la faune et la flore marine	33
2 - Échantillonnage et marquage.....	36
2.1 Capture	36
2.2 Marquage acoustique.....	38

2.3 Les récepteurs (VR2).....	41
Chapitre III : Distribution verticale et rôle écologique	44
1 - Résumé Article 1.....	45
2 – Article 1.....	49
Chapitre IV : Distribution spatiale et cycle de vie	80
1 - Résumé Article 2.....	81
2 – Article 2.....	85
Chapitre V : Écologie de l'espèce	122
1 - Évolution des effectifs de corbs dans la RNMCB.....	124
1.1 Introduction.....	124
2.2 Matériel et méthode	125
1.3 Résultats	128
1.4 Discussion	130
2 – Évaluation de la croissance de <i>Sciaena umbra</i> dans la RNMCB	133
2.1 Introduction.....	133
2.2 Matériel et méthode	134
2.3 Résultats	139
2.4 Discussion	142
3 - Efficacité de la reproduction au sein des populations de corbs dans la RNMCB	147
3.1 Introduction.....	147
3.2 Matériel et méthode	148
3.3 Résultats	151
3.4 Discussion	153
Chapitre VI : Discussion générale et Perspectives.....	155
1 - Dynamique des populations, renouvellement et recolonisation	158
2 - Capacité de reconstitution des populations d'espèces menacées	161
3 - Colonisation des zones non protégées : interaction avec les zones anthropisées	165
4 - Connaissance et gestion des usages au sein des AMP.....	167
5 - Conclusions et perspectives	169
Références Bibliographiques	171

Annexes.....193

ANNEXE A193

Chapitre I : ***Introduction Générale***



1 - Contexte général

1.1 Érosion de la biodiversité

A l'échelle des temps géologiques, de nombreuses crises biologiques ont provoqué des changements au sein de la biodiversité. Cependant, ces changements se sont considérablement accélérés au cours des 50 dernières années (Díaz et al., 2019) où la biodiversité est confrontée à des menaces anthropiques croissantes et s'effondre plus rapidement que jamais (Ceballos et al., 2017; Halpern et al., 2019). Plusieurs 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). Contrairement aux précédentes crises d'extinctions massives, celle-ci se déroule sur une échelle de temps très courte (siècles) incompatible avec l'adaptation des espèces longévives (Ceballos and Coll., 2015). D'après la Liste Rouge diffusée par l'IUCN en 2021, plus de 41 000 espèces sont aujourd'hui menacées dans le monde (représentant 28% des espèces évaluées).

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. Le milieu marin couvre 70% du globe, produit environ la moitié de l'oxygène de notre atmosphère (grâce au phytoplancton) et procure les ressources alimentaires principales de milliards de personnes (Thilstedt et al., 2015; Béné et al., 2015). Le changement climatique menace ce milieu en provoquant, par exemple, une augmentation de la température de l'eau (Warnen, 2011), une acidification des océans (Riebesell, 2008) et une augmentation du blanchissement des coraux (Hughes et al., 2017). A l'interface entre milieu terrestre et marin, les zones côtières sont particulièrement exposées aux pressions anthropiques. D'après l'IUCN, celles-ci concentrent aujourd'hui plus de 60 % de la population mondiale. Les pressions anthropiques sur les milieux marins sont nombreuses. Parmi elles, la destruction des habitats (Nakagiri et al., 2001), les pollutions (Terlizzi et al., 2005), l'introduction d'espèces (Piazzi and Balata, 2009) mais surtout la surpêche (Dugan et al., 2011; Halpern et al., 2015).

Depuis des milliers d'années l'Homme exploite les ressources marines mais, contrairement au monde terrestre, l'accès limité aux océans a entravé l'épuisement drastique des ressources (McCauley et al., 2015). L'industrialisation récente des pratiques de pêche a augmenté la portée et l'efficacité des méthodes de capture (Jouffray et al., 2020) rendant la pêche de moins

en moins durable. Des études estiment que dans les eaux européennes, près de 40 % des stocks de poissons sont surexploités (Froese et al., 2018). En mer Méditerranée, la surexploitation des stocks dépasserait les 90 % (Colloca et al., 2017). En 2018, on estime que 156 millions de tonnes de poissons ont été utilisées pour la consommation humaine, représentant 20,5 kg par habitant contre 9,0 kg en 1961 (FAO 2020). Ces vingt dernières années, l'augmentation de la production est principalement due au développement de l'aquaculture. En revanche, les captures de pêche stagnent malgré l'intensification des efforts de pêche, traduisant l'épuisement des stocks de poissons dans le monde (figure 1) (Blasiak, 2015; Pauly et al., 2002).

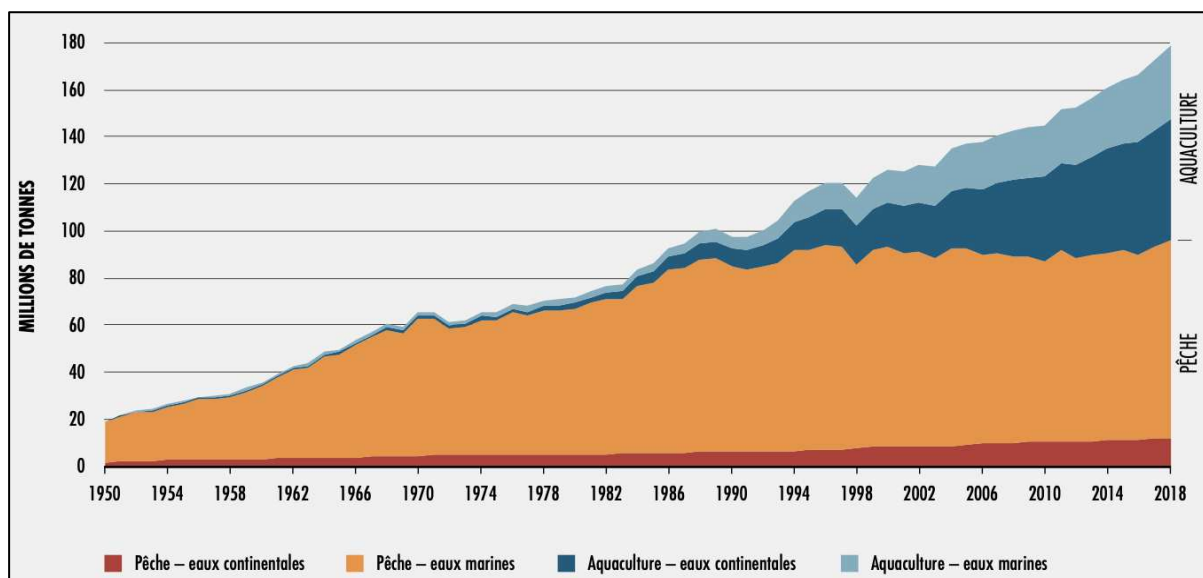


Figure 1 : Production halieutique et aquacole mondiale (FAO 2020).

1.2 Hotspot de biodiversité

Face à cette crise écologique (aussi bien terrestre que marine), le concept de hotspot (ou point chaud) de la biodiversité a été mis en place afin de préserver les régions les plus riches sur le plan de la biodiversité mais aussi les plus menacées (Myers et al., 2000). En 1988, Norman Myers et son équipe ont observé que 44 % des espèces de plantes de la planète et 35 % des espèces vertébrées terrestres étaient regroupées sur 1,4 % de la surface des continents. Le concept de hotspot a donc été développé pour décrire des zones avec une biodiversité importante, un fort taux d'espèces endémiques et un habitat (plantes vasculaires) dégradé par l'activité humaine. Pour être qualifié de hotspot, une région doit répondre à certains critères. Elle doit recenser 1500 espèces endémiques (5% des espèces de la planète) et une

perte de 70 % de l'habitat d'origine. Ces critères ont permis de définir 34 points chauds de biodiversité qui représentent 2,3 % de la surface de la terre mais abritent 42 % d'espèces endémiques de mammifères, oiseaux, amphibiens et 50 % de plantes vasculaires endémiques. La répartition de ces hotspots est inégale sur les différents continents comme le montre la figure 2.

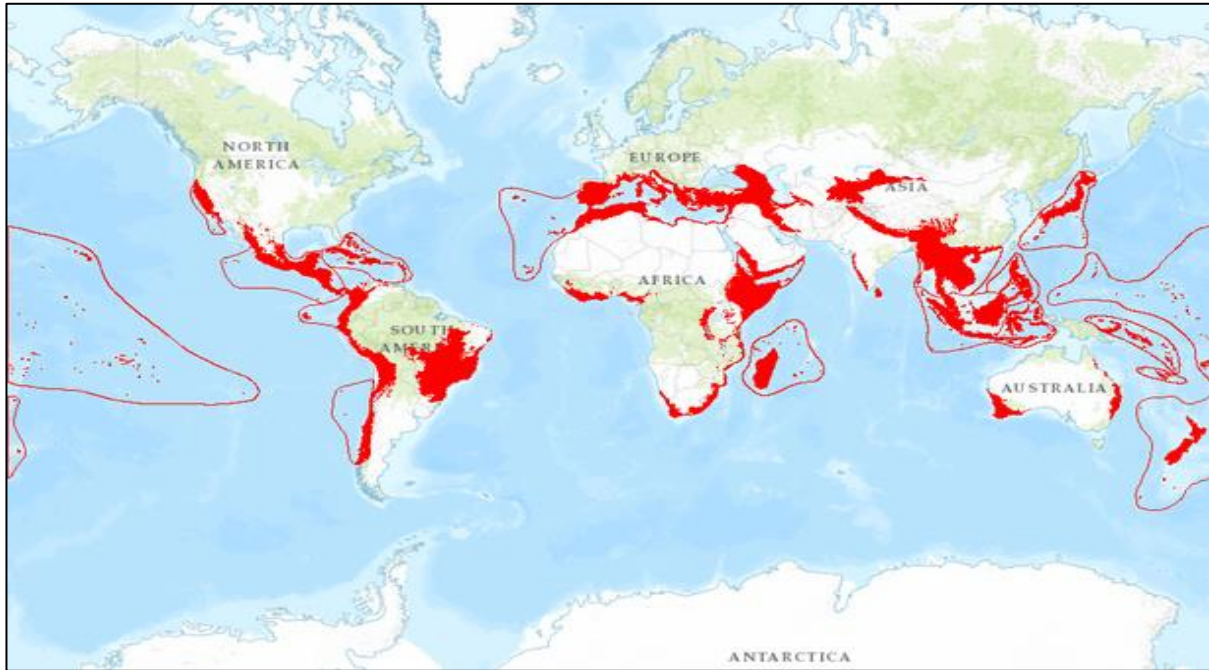


Figure 2 : Carte des points chauds de la biodiversité (*Biodiversity Hotspots Revisited*, Conservation International, 2011).

1.3 La Méditerranée, un hotspot sous haute surveillance

Le hotspot méditerranéen est le deuxième hotspot du monde par sa surface (2 085 292 km²) et la plus grande des cinq régions au climat méditerranéen du monde. Il s'étend du Cap-Vert à l'Ouest, à la Jordanie et la Turquie à l'Est, et de l'Italie au Nord à la Tunisie au Sud. Il inclut également certaines régions d'Espagne, de France, des Balkans, de Grèce, de Turquie, les pays du Maghreb et du Moyen-Orient, ainsi que 5 000 îles disséminées en mer Méditerranée. À l'ouest du continent, le hotspot inclut plusieurs îles de l'Atlantique : les Canaries, Madère, les îles Selvagens, les Açores et le Cap-Vert. Le bassin méditerranéen est le troisième hotspot le plus riche du monde en termes de biodiversité végétale (Mittermeier et al., 2004) et l'une des zones les plus importantes de la Terre pour les plantes endémiques. La richesse de ce hotspot s'explique par la présence de forêts, bois, garrigues méditerranéennes, montagnes, zones

humides, rivières et de deltas tout autour de la Mer Méditerranée. La mer Méditerranée est une mer semi-fermée qui a une superficie d'environ 2,5 millions de km², ce qui représente 0.7% de la surface des océans. Son écosystème marin unique, aux eaux tempérées chaudes, se caractérise par une biodiversité exceptionnelle qui abrite près de 18% des espèces marines connues et 7% des espèces mondiales de poissons marins (Bianchi and Morri, 2000). On compte plus de 600 espèces de poissons marins en mer Méditerranée, dont la plupart proviennent de l'Atlantique (Quignard and Tomasini, 2000). Cette grande diversité s'explique notamment par les facteurs géologiques et paléogéographiques mais également par les facteurs environnementaux tels que le climat, la température, les gradients de salinité et l'hydrologie. Depuis des millénaires, ces espèces marines constituent, d'une part, un moyen de subsistance pour l'Homme et, d'autre part, le moteur des économies nationales de la région. Cependant les menaces anthropiques ont considérablement modifié les écosystèmes marins, en particulier dans les zones côtières (Halpern et al., 2008; Caddy, 1993). La surexploitation des ressources en mer Méditerranée a induit de profonds changements dans le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes (Sala and Zabala, 1996; Baum and Worm, 2009; Estes et al., 2011).

2 - Effets des activités anthropiques sur les écosystèmes

2.1 Érosion des services écosystémiques

Bien que l'océan côtier ne représente qu'environ 7% de la surface et 0,5% du volume des océans, il fournit de nombreux biens et services écosystémiques (UNEP, 2006). Les zones côtières représentent (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). L'accélération de la perte de biodiversité au cours des dernières décennies (Barnosky et al., 2012; Ceballos et al., 2015) a entraîné une diminution des services écosystémiques (Boyce et al., 2020; Dirzo et al., 2014; Estes et al., 2011). Le concept de service écosystémique a été développé pour souligner l'importance du fonctionnement des

écosystèmes pour les sociétés humaines (Daily, 1997; de Groot, 1992; Ehrlich and Ehrlich, 1981). Ce terme est né dans les années 1970 pour sensibiliser le public à la nécessité de protéger la biodiversité. Les écosystèmes sont composés d'animaux, plantes, minéraux qui avec l'Homme vivent ensemble dans un espace commun. Les interactions au sein des écosystèmes peuvent produire de nombreux services utiles aux sociétés humaines (exploitation des ressources, régulation de l'environnement). Toutefois, les activités anthropiques créent une pression importante sur les écosystèmes et leur fonctionnement. En milieu marin, les activités comme la surpêche, l'exploitation pétrolière, les pollutions et le trafic maritime ont des répercussions négatives (directes ou indirectes) sur la capacité des écosystèmes à produire des services écosystémiques (Costanza et al., 2014). Le concept de services écosystémiques permet donc d'évaluer l'impact des pressions anthropiques sur la santé des écosystèmes et sur leur capacité à fournir des services. Un des exemples les plus connus est celui des abeilles. Exposées à de nombreuses menaces (agriculture, frelons asiatiques, pesticides, réchauffement climatique...) les abeilles ont bénéficié de grandes campagnes de sauvegarde du fait de leur rôle essentiel dans la pollinisation des plantes (Durazzo et al., 2021). En milieu marin, les mangroves sont un parfait exemple des services écosystémiques. Elles constituent des habitats pour de nombreuses espèces de poissons et sont notamment un lieu de nurserie pour les juvéniles (Chmura et al., 2003). En protégeant les jeunes poissons, les mangroves maintiennent et augmentent les populations de poissons disponibles pour les pêcheries locales (Aburto-Oropeza et al., 2008). Ainsi, cet écosystème produit un service précieux en fournissant de la nourriture et des habitats. De plus, les mangroves font partie des systèmes biochimiques les plus actifs du monde et sont, par conséquent, d'importants puits de carbone (Barbier et al., 2011). Enfin, leur système complexe de racines atténue l'érosion côtière (Wolanski, 2007).

Le concept de services écosystémiques définit donc (i) la manière dont les populations humaines sont dépendantes des écosystèmes (figure 3), (ii) les bénéfices produits par ses écosystèmes et (iii) comment les gérer et les protéger pour la conservation de la biodiversité et le maintien de ces services pour l'Homme.

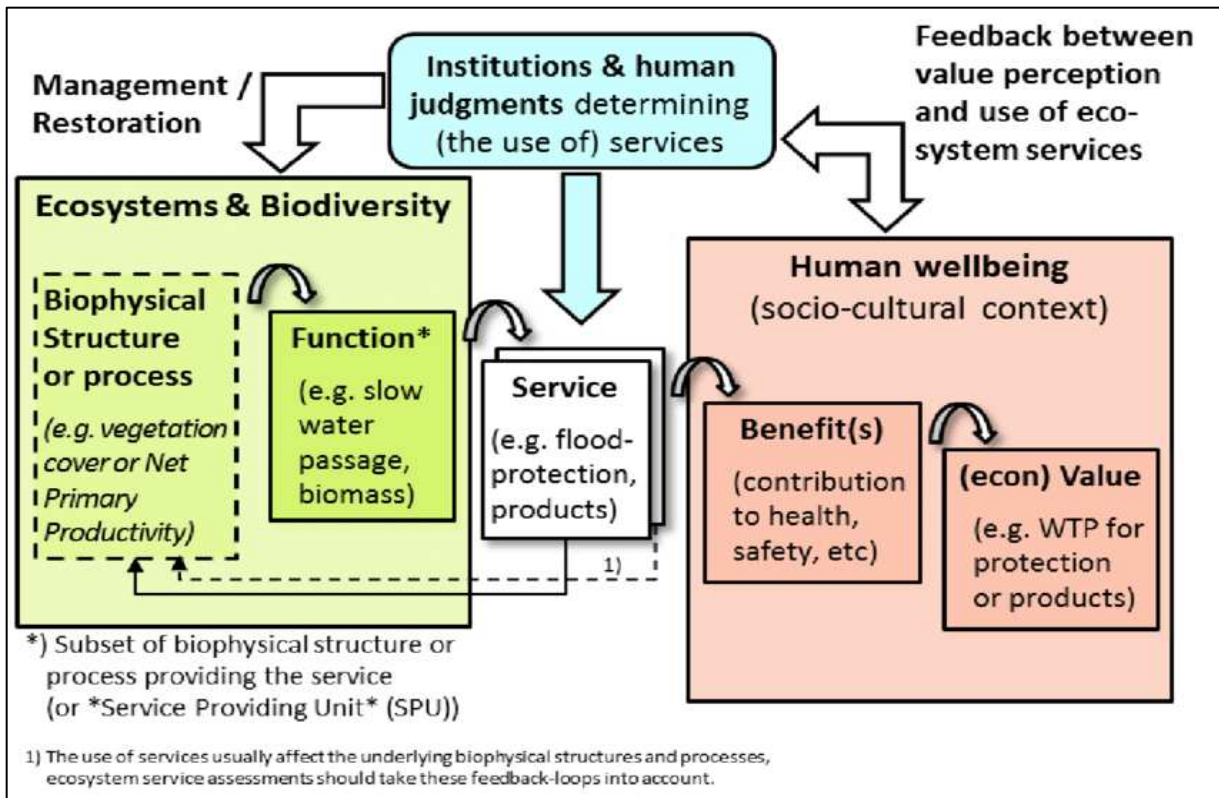


Figure 3 : Fonctionnement des services écosystémiques (Braat and de Groot., 2012).

2.2 Notion de Résistance et Résilience Écologique

Conscients de l'importance des services écosystémiques, aussi bien terrestres que marins, les écologistes se sont intéressés aux réponses des écosystèmes face à ces perturbations. Dans les années 70-80, des chercheurs ont mis en avant les concepts de résistance et résilience écologiques (Holling, 1973; Pimm, 1984) visant à étudier la capacité de certains écosystèmes à se reconstruire après une perturbation importante, aussi bien abiotique (tempêtes, incendies, sécheresses...) que biotique (déforestation, pêche, agriculture...). Ces premières études ainsi que de plus récentes (Capdevila et al., 2021; Oliver et al., 2015) mettent en avant l'importance de la biodiversité et de la complexité des écosystèmes pour encaisser des perturbations et se régénérer plus rapidement vers un état d'équilibre.

La biodiversité fait partie intégrante des écosystèmes et joue un rôle clé dans leur fonctionnement (Hooper et al., 2005; Cadotte et al., 2011; Stange et al., 2021). Une biodiversité plus élevée améliore les fonctions écosystémiques. Par exemple, chez certains poissons, l'augmentation de la richesse spécifique augmente la production de biomasse des

récif coralliens (Mora et al., 2006; Duffy et al., 2016) et favorise également la résilience contre la surexploitation au niveau de l'écosystème (figure 4) (Worm et al., 2006).

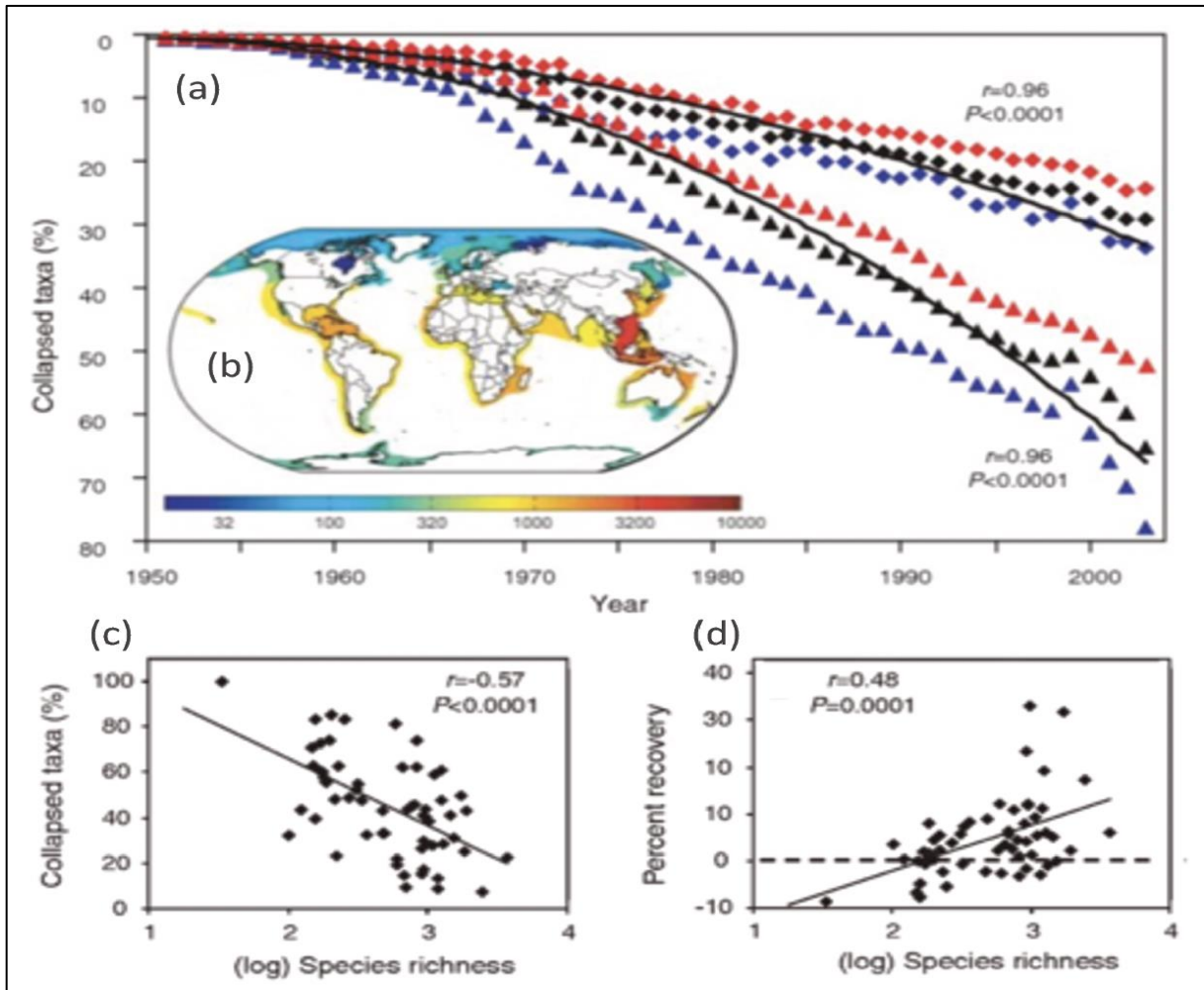


Figure 4 : (A)Évolution des taxons de poissons et d'invertébrés effondrés de 1950 à 2004 (diamants = effondrements par année ; triangle = effondrements cumulés). (B) Variation de la diversité de poissons dans le monde. (C)Évolution des effondrements de pêcheries en fonction de la richesse des écosystèmes. (D) Impact de la diversité sur la résilience à la surexploitation. (Worm et al., 2006).

La diversité génétique entre les espèces varie en fonction de leur cycle biologique, de leurs traits écologiques et de la diversité des conditions environnementales (Manel et al., 2020). Bien que les espèces marines aient une grande capacité de dispersion et que l'environnement marin présente peu de barrières, les populations ouvertes et homogènes semblent de plus en plus rares (Selkoe et al., 2016). Les populations génétiquement diverses présentent une plus grande résistance aux perturbations et des fonctions écosystémiques supérieures en raison de la complémentarité entre les génotypes (Ellegren and Galtier, 2016). Une grande diversité

génétique offre donc une plus grande possibilité d'avoir des variations bénéfiques qui permettront à la population de persister dans de nouvelles conditions (Jump et al., 2009).

La perte actuelle de biodiversité mondiale entraîne une diminution de la résilience des systèmes écologiques (Côté and Darling, 2010; Hughes et al., 2005) plaçant la préservation de la résilience au centre des objectifs internationaux de conservation (CBD 2010 ; Assemblée générale des Nations Unies, 2015). Cependant, les efforts de conservation n'ont pas réussi à atténuer la perte de biodiversité (Butchart et al., 2010) et la gestion réactive semble être trop lente pour éviter les déficits fonctionnels des écosystèmes (Oliver et al., 2015). Il semble donc crucial de ne pas se concentrer uniquement sur l'état actuel des écosystèmes car les conditions futures pourraient être bien différentes (Mora et al., 2013), induisant des changements rapides des écosystèmes et de leurs services écosystémiques.

3 - Quelles solutions pour lutter contre l'érosion de la biodiversité ?

3.1 Les Aires Marines Protégées

Pour limiter le déclin d'espèces, la protection de la biodiversité a été renforcée avec la création d'un réseau écologique national basé sur un réseau d'aires marines protégées (Grafton et al., 2010; Claudet 2011). Les aires marines protégées (AMP) sont des espaces délimités en mer, qui répondent à des objectifs de protection de la nature à long terme (Halpern, 2003; Lester et al., 2009), où les activités humaines sont réglementées mais pas nécessairement interdites. Les aires marines protégées sont devenues l'un des principaux outils pour atténuer les impacts anthropiques et préserver la biodiversité marine (Woodcock et al., 2017). L'augmentation des aires protégées fait partie des stratégies écologiques actuelles (stratégie nationale pour les aires protégées 2030 en France) et doit permettre l'atténuation et l'adaptation aux changements climatiques. La création de nouvelles AMP ces dernières années a induit une forte augmentation de la couverture des océans (figure 5) (Maxwell et al., 2020).

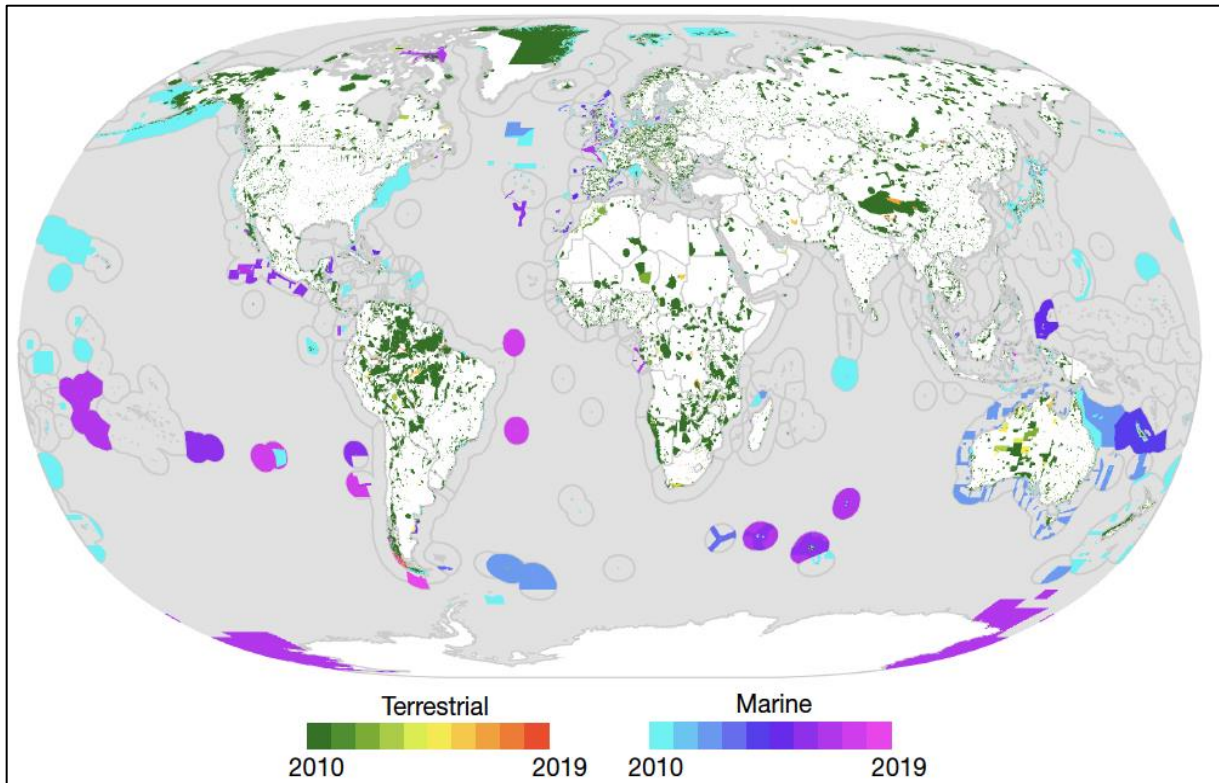


Figure 5 : Carte représentant l'expansion des aires protégées marine (couleurs bleu-rose) et terrestre (couleurs vert-rouge) ces dernières années (Maxwell et al., 2020).

Les AMP participent à la protection des espèces (la diversité des espèces animales et végétales) mais aussi des habitats dans lesquels elles vivent en tenant compte des activités économiques et des acteurs présents sur la zone de protection (Lubchenco and Grorud-Colvert, 2015; Halpern and Warner, 2002; Micheli et al., 2004; Guidetti et al., 2008). C'est un réel outil au service d'une gestion durable du milieu marin et des espaces littoraux. Le suivi des AMP depuis plusieurs décennies, a démontré de nombreux avantages écologiques à l'intérieur de leurs limites (Harmelin et al., 1995; Goetze et al., 2021) telles que l'augmentation de l'abondance, de la biomasse et des densités des populations notamment chez les prédateurs (Rojo et al., 2021) (figure 6).

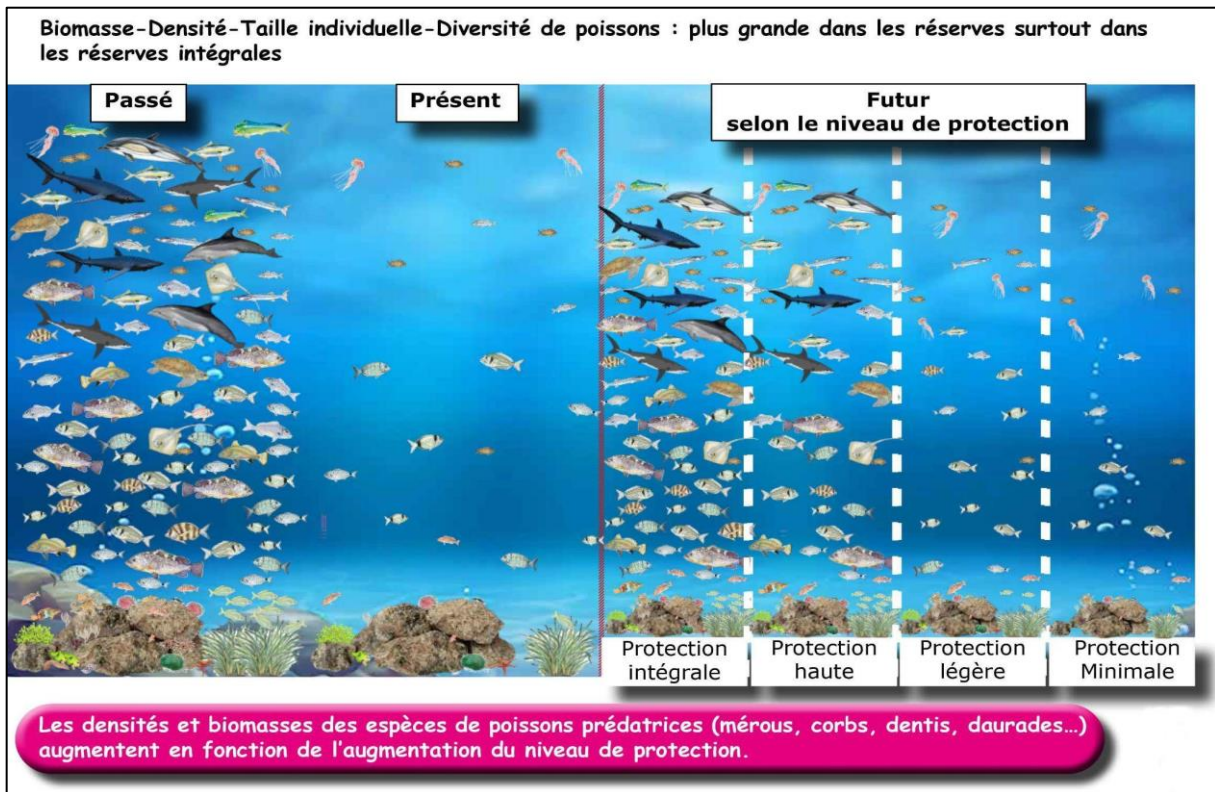


Figure 6 : Efficacité des Aires Marines Protégées sur l'état futur des océans (modifié d'après Claudet et al., 2021).

A côté de ces objectifs de conservation écologiques, les bénéfices socio-économiques ont également motivé la création de nombreuses AMP. L'exemple le plus utilisé est l'amélioration du rendement de pêche dans les zones adjacentes. La majorité des poissons côtiers a un cycle de vie complexe composé de phases dispersives (BOX 1 : cycle de vie des poissons côtiers). Le renouvellement et le maintien des populations dépend du succès de chaque étape du cycle de vie (Doherty, 1991; Doherty and Williams, 1988) mais aussi de la qualité des habitats (Beck et al., 2001; Cheminée et al., 2014; Nagelkerken et al., 2015). La création d'AMP favorise la dispersion (exportation passive d'œufs et de larves pélagiques) (Christie et al., 2010; Harrison et al., 2012) vers les zones voisines améliorant les rendements de pêches. L'exportation (active) par le déplacement des juvéniles et d'adultes, appelé débordement, est un processus influençant le plus les pêcheries aux abords des AMP (Gell and Roberts, 2003; Russ et al., 2004). Avant qu'un débordement ne se produise, les populations de poissons au sein d'une AMP doivent se rétablir pour inciter les poissons à traverser ou déborder les limites de l'AMP à la recherche de nourriture et/ou d'habitats disponibles.

BOX 1 : Cycle de vie des poissons côtiers

Le cycle de vie de la plupart des poissons côtiers est composé de deux phases, une pélagique et l'autre benthique (Armsworth, 2002; Öhman et al., 1998). La première est dite dispersive, d'une durée de 7 à 100 jours suivant les espèces avec une forte stabilité au sein de l'espèce. Les œufs puis les larves sont transportés au gré des courants avant de se métamorphoser en post larves capables de nager directement pour coloniser les côtes (Hindell et al., 2003). Elles vont ensuite se transformer en juvéniles qui doivent faire un choix d'habitat leur garantissant la meilleure probabilité de survie (Gibson et al., 2002) dans un nouvel environnement benthique (Balon, 1999; Planes and Lecaillon, 2001). Cette phase de transition entre les milieux pélagique et benthique est appelée installation (Adams et al., 2004; Andrews and Anderson, 2004; Carr and Hixon, 1995; Caselle and Warner, 1996). Au bout de plusieurs mois ou années (suivant les espèces), les juvéniles intègrent la population adulte, c'est la phase de recrutement (figure 7) (McCormick and Kerrigan, 1996; Shapiro, 1987).

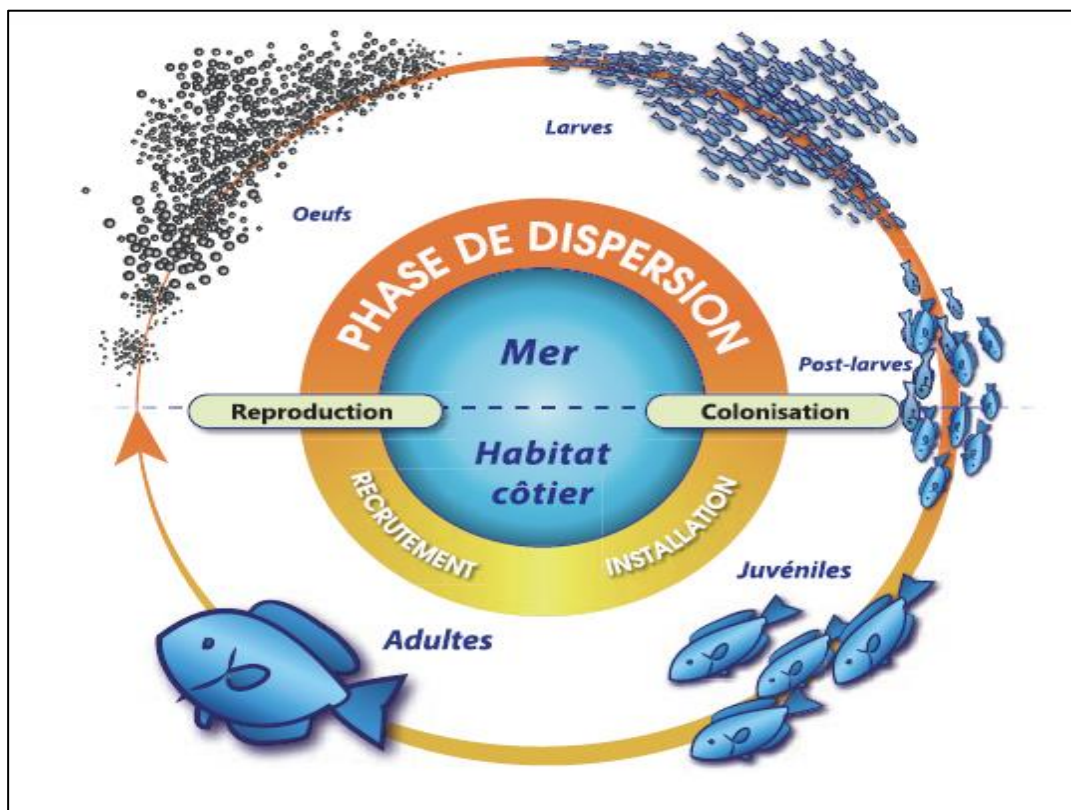


Figure 7 : Cycle de vie des poissons marins côtiers, modifié par Cyril Frédéric d'après Pastor (2008).

3.2 Efficacité des Aires Marines Protégées

Bien que le nombre d'AMP augmente rapidement avec les années, leur capacité à générer des bénéfices socio-économiques est encore débattue (Gell and Roberts, 2003). De nombreuses AMP n'ont pas réussi à atteindre les objectifs pour lesquels elles ont été conçues, présentant une mauvaise performance en termes de récupération de la biomasse (Sala et al., 2012; Edgar et al., 2014). Ces résultats négatifs/neutres, qui sont souvent sous-estimés dans la littérature (Guidetti et al., 2008), sont principalement dus à une conception inappropriée ou à une application inefficace (Mora et al., 2006). De plus, les aires marines entièrement protégées ne représentent qu'une petite fraction des AMP pouvant expliquer les mauvais résultats obtenus sur certaines régions (Sala et al., 2018). En mer Méditerranée, 6% du bassin est couvert par des AMP mais la plupart manquent de réglementation et seulement 0,06 % du bassin est entièrement protégé (Claudet et al., 2020). Les aires marines entièrement protégées offrent la forme de protection la plus stricte, les activités anthropiques et les prélèvements y sont souvent interdits (ou très réglementés) (Costello, 2014). Elles sont reconnues comme la forme de protection la plus efficace et bénéfique pour la biodiversité tant à l'intérieur qu'à l'extérieur de leurs limites (Sala and Giakoumi, 2018).

La pression de pêche locale et le manque de surveillance sont souvent incompatibles avec les objectifs de conservation (Guidetti et al., 2008). D'autres caractéristiques de l'AMP, telles que la taille et l'emplacement, peuvent ne pas correspondre aux traits biologiques des espèces ciblées, notamment en ce qui concerne le comportement et les déplacements. Premièrement, afin de protéger efficacement une population de poissons, la zone doit être suffisamment grande pour couvrir les mouvements réguliers des individus (Claudet et al., 2008). Deuxièmement, la distribution des habitats au sein de l'AMP et leur degré de continuité avec les habitats dans les zones non protégées influent sur la circulation des individus au-delà des limites de l'AMP (Forcada et al., 2008). La conception d'AMP a longtemps reposé sur le principe qu'une seule réserve (Single Large = SL) contient plus d'espèces que plusieurs petites (Several Small = SS) de la même superficie totale (Diamond, 1975). Depuis, de nombreux écologistes ont contesté cette théorie donnant naissance au débat SLOSS (Single Large Or Several Small) comparant l'efficacité d'une seule et grande aire prorogée à plusieurs petites. La mise en évidence de connectivités entre AMP est un argument en faveur de la création de plusieurs petites zones de protection rapprochées. La prise en compte de la connectivité dans

la conception spatiale d'AMP permet de préserver les processus qui maintiennent la biodiversité tout en bénéficiant de la diversité au sein des espèces. Elle peut fournir des apports larvaires cruciaux aux populations ayant un auto recrutement insuffisant (Nanninga et al., 2015; Dedrick et al., 2021) ou des populations surexploitées (Xuereb et al., 2019). Quantifier les schémas de connectivité permet de planifier et de mettre en place des réseaux d'AMP qui assurent la persistance des populations et contribuent à la reconstitution des stocks de poissons menacés par les activités anthropiques et les changements climatiques (Andrello et al., 2017; Magris et al., 2018). Deux types de connectivité peuvent être distingués : la connectivité écologique (ou démographique) et la connectivité évolutive (ou génétique). Bien qu'il existe un lien entre les deux types de connectivité, les schémas de connectivité évolutive se développent généralement sur des échelles spatiales et des périodes évolutives plus grandes par rapport à la connectivité démographique se déroulant à des échelles spatiales plus locales sur des périodes plus courtes (Leis et al., 2011). La connectivité génétique contribue à maintenir le potentiel adaptatif ou évolutif d'une espèce. Ainsi, les populations qui sont localement adaptées aux conditions extrêmes (températures élevées) pourraient servir de source pour diffuser des variations adaptatives vers les populations qui devraient faire face aux mêmes conditions dans le cadre du changement climatique (Xuereb et al., 2019). Le débordement étant l'un des principaux moteurs des connectivité inter AMP, les études sur les déplacements et le comportement des poissons ont fortement augmenté durant ces dernières années.

4 - Mouvement des poissons dans les écosystèmes marins

4.1 Comportement des poissons en milieu aquatique

Les poissons présentent une vaste gamme de mouvements qui peuvent être largement divisés en trois types selon leur échelle spatiale et temporelle : sédentaire, nomade ou migrateur (Mueller and Fagan, 2008; Grüss et al., 2011).

Les animaux sédentaires ont des domaines vitaux stables (Mace et al., 1983) qui sont relativement petits par rapport à la répartition totale de la population (BOX 2 : domaine vital). Le nomadisme correspond à des mouvements aléatoires à travers le paysage suivant des routes qui ne sont pas répétées dans le temps (Mueller and Fagan, 2008). Ce type de

mouvements se produit généralement dans des habitats relativement homogènes, sur des distances allant de quelques centaines de mètres à des centaines de kilomètres. Les migrations sont des mouvements dirigés entre des zones spécifiques, généralement motivés par la recherche de nourriture, les besoins de frai ou le changement de variables environnementales (température, oxygénation...). Les mouvements migratoires peuvent avoir une étendue allant de quelques centaines de mètres à des milliers de kilomètres et, contrairement au nomadisme, se produisent de manière prévisible sur des itinéraires répétés au sein de la même année ou d'une année sur l'autre.

Les différents types de mouvements et leur ampleur affectent grandement les résultats de conservation des actions de gestion (figure 8). Les espèces sédentaires qui se déplacent dans de petits domaines vitaux sont considérées comme les plus bénéficiaires par la création d'une aire protégée, car l'étendue de leurs déplacements est facilement couverte même par de petites AMP (Claudet et al., 2008). En revanche, les espèces migratrices ou nomades (très mobiles) passent plus de temps à l'extérieur des aires marines protégées où elles sont susceptibles d'être pêchées (Williams et al., 2009).

Il est généralement admis que la mobilité des poissons augmente avec leur taille. Les espèces de grande taille nécessitent d'exploiter des ressources sur de plus grandes zones que les petites espèces et il est également beaucoup moins coûteux pour elles de voyager sur de grandes distances (Kramer and Chapman, 1999; Sale et al., 2005). Les espèces mobiles, à longue durée de vie, croissance lente, à maturation tardive et appartenant à des niveaux trophiques élevés (Sale et al., 2005; Grüss et al., 2011) sont donc très vulnérables à la pêche et présentent une gestion complexe.

Cette notion de mobilité est donc primordiale dans la compréhension des processus de connectivités et est indispensable pour une gestion efficace des écosystèmes marins.

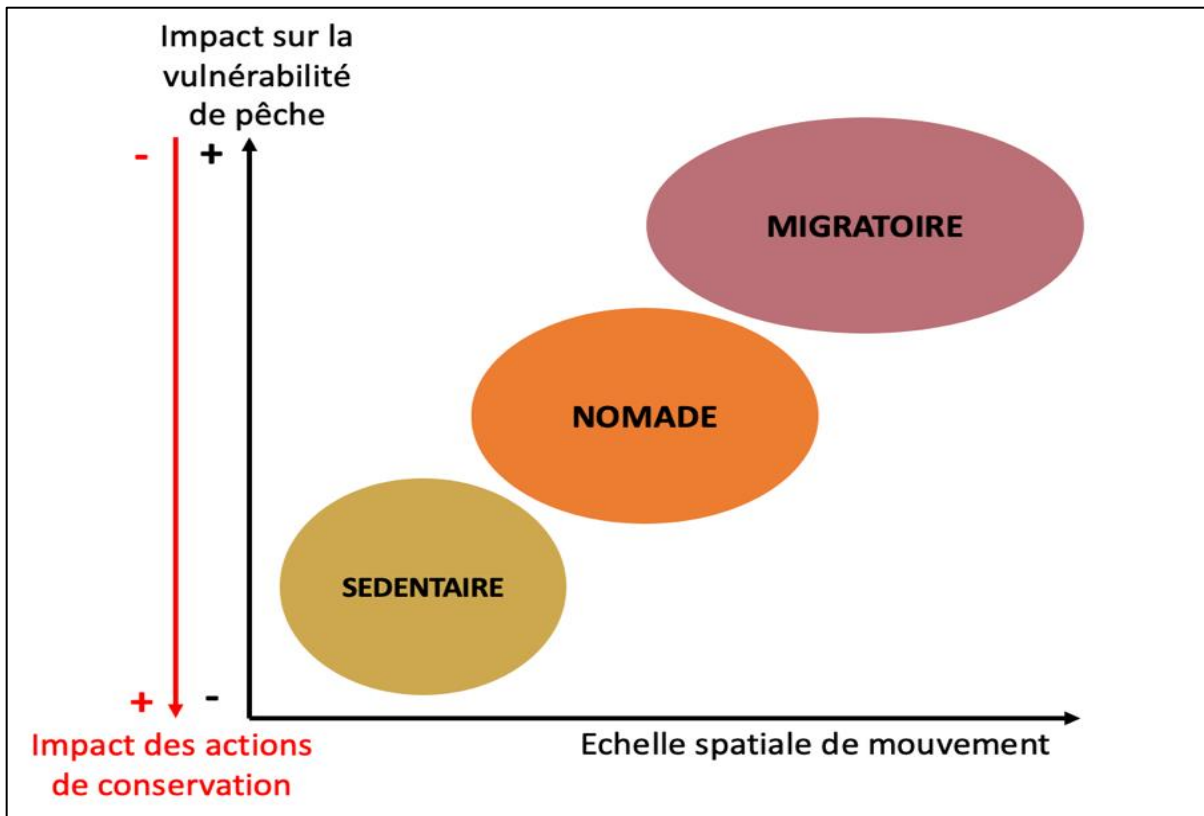


Figure 8 : Impact des différents mouvements sur la conservation et la vulnérabilité de pêche. Adapté à partir de Grüss et al., 2011.

BOX 2 : Domaine vital

Le concept de domaine vital a été introduit par W.H. Burt en 1943. Il a dessiné des cartes montrant l'endroit où l'animal avait été observé à différents moments. C'est un concept associé à la distribution spatiale qui examine où l'animal est susceptible de se trouver à un moment donné. Le domaine vital (HR) est donc la zone dans laquelle un individu passe la majorité de son temps et effectue la plupart de ses activités telles que la recherche de nourriture et le repos (Kramer and Chapman, 1999; Botsford et al., 2009b).

Le domaine vital des espèces marines sédentaires et/ou territoriales est généralement faible et généralement placé dans les zones côtières (habitats rocheux et/ou récifs coralliens).

4.2 Écologie du mouvement

Le mouvement est défini comme un changement de la localisation spatiale de l'individu dans le temps. C'est une caractéristique fondamentale de la vie, entraînée par des processus qui agissent à de multiples échelles spatiales et temporelles. Le mouvement joue un rôle majeur dans la détermination du sort des individus. C'est un phénomène biologique omniprésent chez tous les organismes à un moment donné de leur cycle de vie (Nathan et al., 2008). Le mouvement est une adaptation comportementale qui joue un rôle central dans la biologie évolutive, l'écologie et la conservation (Bolger et al., 2008; Van Moorter et al., 2013) et qui façonne les écosystèmes (Fortin et al., 2005; Catano et al., 2016). L'étude du comportement animal joue également un rôle clé dans de multiples disciplines telles que la médecine (De Freslon et al., 2019), l'économie et l'agriculture (Terrasson et al., 2016). Les humains ont suivi les mouvements des animaux depuis des millénaires, d'abord pour leur survie et, plus récemment pour mieux comprendre, gérer et protéger la biodiversité (Fraser et al., 2018). L'écologie du mouvement a pour objectif principal d'étudier les causes et moyens des déplacements ainsi que leurs conséquences pour les individus, les communautés et les écosystèmes. De nombreuses études ont démontré que les actions de gestion qui incluent les déplacements des espèces sont beaucoup plus efficaces que celles qui ne prennent pas en compte les mouvements (Hussey et al., 2015; Moffitt et al., 2009).

Plusieurs méthodes permettent d'identifier les types des mouvements présents dans une population (sédentaire, nomade ou migratoire ; Mueller and Fagan, 2008). Elles permettent, par ailleurs, de caractériser les mouvements (forme et taille des domaines vitaux, moment et distances des déplacements). Ces informations sont cruciales pour déterminer le type et l'échelle de gestion requise (planification, conception, mise en œuvre des objectifs de gestion) et ainsi éviter les actions qui n'atteignent pas les objectifs de conservation (Ferraro and Pattanayak, 2006). En outre, de nouvelles connaissances sur le mouvement des animaux remettent en question l'efficacité des approches de conservation traditionnelles (telles que les aires protégées statiques) qui pourraient s'avérer inadéquates en termes d'échelle spatiale des mouvements des espèces ciblées. Lier la planification de la gestion à l'écologie du mouvement permet de cibler les efforts de conservation là où se trouvent les menaces, en donnant la priorité aux décisions de gestion les plus efficaces et à la mise en œuvre de nouvelles actions de gestion flexibles dans le temps et dans l'espace (Allen and Singh, 2016).

4.3 Télémétrie acoustique

Le domaine de l'écologie du mouvement s'est développé rapidement au cours de la dernière décennie en raison d'un certain nombre d'avancées technologiques et analytiques récentes dans le suivi des mouvements des animaux (Tomkiewicz et al., 2010). Les améliorations techniques et la miniaturisation des outils permettent, de nos jours, de suivre un nombre important d'espèces sur des échelles de temps supérieures à celles utilisées dans le passé (Cooke et al., 2013; Cagnacci et al., 2010). Par exemple, la conception d'émetteurs-hydrophones déployables sur un animal a permis la détection d'interactions entre requins équipés (*Carcharhinus galapagensis*). Cet outil rend désormais possible l'étude des interactions inter et intra-spécifiques entre individus dans des zones éloignées des réseaux de récepteurs fixes traditionnels (Holland et al., 2009). Le développement de systèmes de communication inter-hydrophones au sein d'un réseau a également permis de localiser avec précision les schémas de déplacements de truites arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) dans un lac canadien (Roloson et al., 2020). L'étude du comportement animal est cependant complexe. Les contraintes sont différentes selon les technologies et sont généralement plus importantes en milieu aquatique qu'en milieu terrestre.

La télémétrie acoustique est devenue l'une des principales technologies pour étudier le comportement des animaux dans le domaine aquatique (Hussey et al., 2015). Cela est dû aux bonnes propriétés de propagation des ondes acoustiques dans le milieu aquatique qui permettent le développement de réseau de suivis. La télémétrie acoustique repose sur un système en deux parties qui implique un émetteur qui émet un signal acoustique codé à travers la colonne d'eau et un récepteur qui décode le signal de cet émetteur (Cooke et al., 2016). L'émetteur, qui peut être apposé à l'extérieur ou implanté chirurgicalement dans le poisson, convertit l'énergie électrique en énergie acoustique et émet un signal codé à un rythme défini jusqu'à ce que la batterie expire (Hussey et al., 2014). Ce signal codé transporte des informations (identification spécifique du poisson) et peut également transmettre les mesures de paramètres physiques (température, profondeur, événements biologiques importants tels que la prédation) (Halfyard et al., 2017). Les avantages de la télémétrie acoustique dans les études sur les animaux aquatiques sont la réalisation d'études à long terme sur de vastes échelles spatiales, la collecte continue de données, la surveillance dans divers environnements et le suivi de plusieurs individus simultanément sur un seul réseau de

récepteurs (Kessel et al., 2014). L'utilisation de la télémétrie acoustique a aidé à identifier des comportements animaux auparavant inconnus comme les activités de frai et de recherche de nourriture (Bertelsen, 2013; Keller et al., 2020). Cependant, la télémétrie acoustique n'est pas une panacée et, comme pour toute méthode de suivi, son utilisation soulève des limites techniques (Cooke et al., 2013). L'acquisition de la donnée est dépendante de la position de l'animal par rapport aux récepteurs. En effet, lorsque ce dernier se déplace au-delà de la portée des récepteurs ou quand il se met à trou, cela peut induire une perte de détection. La trop forte densité d'individus à proximité d'un même récepteur peut également entraîner une perte d'informations induite par des signaux qui se télescopent. La prédation, la pêche, tout comme les conditions environnementales, ont un effet sur l'acquisition des données (Simpfendorfer et al., 2008; Kessel et al., 2014; Payne et al., 2010; Gjelland and Hedger, 2013; Huveneers et al., 2016). L'utilisation de la télémétrie acoustique représente un coût important qui peut être un frein contrairement aux méthodes de biologgers, de recensement visuel ou d'enregistrement vidéo.

5 - Le corb (*Sciaena umbra*) : espèce emblématique de la Méditerranée

5.1 Espèces emblématiques et bioindicatrices

De nombreuses espèces marines sont menacées, certaines sont bien connues du public car fortement médiatisées, c'est le cas des mammifères marins, mais également de poissons comme le mérrou brun, l'hippocampe ou encore le thon rouge. Selon l'IUCN (International Union for Conservation of Nature), en 2022, plus de 40 espèces de poissons seraient menacées en Méditerranée. Le mérrou brun (*Epinephelus marginatus*) est une espèce emblématique de la Méditerranée. Bien qu'il soit, de nos jours, présent sur de nombreux sites, le mérrou brun a failli disparaître dans les années 1980 (Harmelin, 2013). Il doit son salut à la création d'AMP et à la mise en place d'un moratoire depuis 1993. En 40 ans, le nombre de mérrous bruns sur le littoral français méditerranéen a fortement augmenté surtout au sein des AMP, comme en témoigne l'évolution des effectifs de mérrous au sein de la réserve naturelle marine de Cerbère-Banyuls (figure 9).

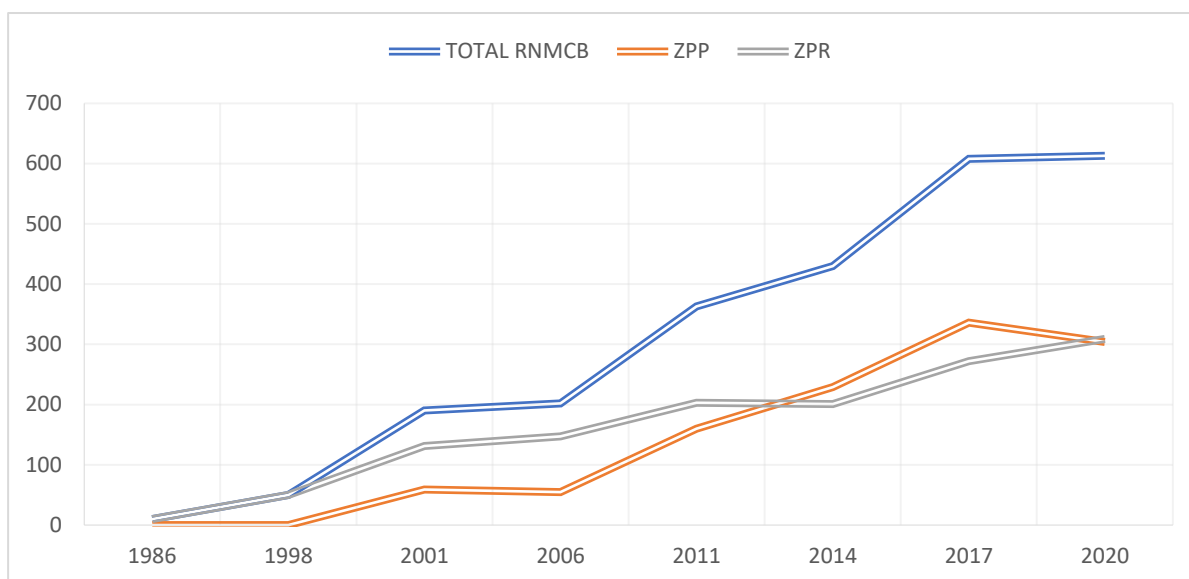


Figure 9 : Évolution des effectifs de mérus au sein de la réserve naturelle marine de Cerbère-Banyuls (RNM CB) de 1986 à 2020. ZPP et ZPR correspondent respectivement à zone de protection partielle et renforcée. Données GEM.

Cette notion d'espèce emblématique est utilisée aussi bien par les médias, les politiques que par les gestionnaires, afin de sensibiliser le public à l'érosion de la biodiversité et donc à sa conservation. Les gestionnaires et les politiques ont donc recours à ces espèces emblématiques pour formuler des objectifs de protection concernant directement ces dernières et indirectement le biotope qui leur est associé ainsi que les espèces s'y trouvant (Zacharias and Roff, 2001). En milieu marin, les espèces emblématiques sont le plus souvent des prédateurs de haut niveau trophique qui tiennent une place primordiale dans le fonctionnement de l'écosystème. La présence de top-prédateurs est un signe de bon état de conservation des écosystèmes. Ces espèces sont appelées « espèces indicatrices », leur présence et/ou leur abondance renseigne sur les écosystèmes (Hunter et al., 2016; Lindenmayer et al., 2015; Siddig et al., 2016). Elles représentent un outil efficace et facilement applicable pour la surveillance des écosystèmes terrestres et marins (Hilty and Merenlender, 2000; Pearson and Rosenberg, 1977; Siddig et al., 2016). Une simple modification au sommet du réseau trophique peut entraîner un effet cascade sur les niveaux trophiques inférieurs (Polunin and Roberts, 1993; Schmitz and Suttle, 2001; Estes et al., 2011; Ripple et al., 2014). C'est pourquoi, l'étude de la dynamique de population d'une espèce emblématique au cours du temps est un réel indicateur de l'évolution d'un milieu ainsi que des objectifs de protection et de gestion.

5.2 Présentation de l'espèce

De haut niveau trophique, le corb est un maillon essentiel des écosystèmes côtiers méditerranéens. Au même titre que le mérrou brun, c'est une espèce emblématique qui a une valeur culturelle aux yeux du grand public. Le corb, *Sciaena umbra*, est un poisson téléostéen côtier peu connu bien que présent en Méditerranée. Il est principalement présent en mer Méditerranée mais aussi dans l'Atlantique Est (du Golfe de Gascogne au Sénégal) et en mer Noire (Chao and Trewavas, 1990). Le corb est caractérisé par un corps haut, un dos fortement incurvé et un ventre plat. De couleur uniformément brun foncé (bronze), il possède une petite bouche, basse, presque horizontale (figure 10). Les deux nageoires dorsales jaunâtres sont bien développées (d'autant plus chez les juvéniles qui possèdent de grandes nageoires par rapport au corps).

Sciaena umbra est une espèce à croissance lente qui peut vivre jusqu'à 30 ans et dépasser 50 cm de longueur totale (Derbal and Kara, 2007; Morat et al., 2017; Chater et al., 2018). Les tailles maximales reportées chez *Sciaena umbra* avoisinent les 70cm (Engin and Seyhan, 2009) mais la présence d'individus de plus de 60 cm est rare de nos jours. Cette espèce gonochorique atteint sa maturité sexuelle autour des 3-4 ans (La mesa et al., 2008; Engin and Seyhan, 2009; Chakroun-Marzouk and Ktari, 2003) et se reproduit en été, pouvant former des agrégations de frai (Fiorentino et al., 2001; Grau et al., 2009).

Le corb se nourrit activement pendant la nuit. Son régime alimentaire est varié, principalement composé de crustacés mais aussi de petits poissons pour les individus de grande taille (Fabi et al., 2006; Derbal and Kara, 2007; Engin and Seyhan, 2009). Son habitat préférentiel est constitué de roches, souvent proches de posidonies où les individus évoluent lentement, généralement en banc, pendant la journée.



Figure 10 : Banc de corbs au sein de la RNMCB (Didier Fioramonti).

La famille des Sciaenidae est connue pour la production de mécanismes sonores (Ramcharitar et al., 2006). Les sons produits par le corb ont été signalés pour la première fois en 1947 par Dijkgraaf. Durant la période estivale, *Sciaena umbra* émet des vocalisations servant à agréger les individus et faciliter la reproduction (Bonacito et al., 2002; Picciulin et al., 2012).

5.3 Conservation de l'espèce

Le corb a vu ses effectifs diminuer depuis le début des années 1950 (Harmelin, 2013). Il est majoritairement présent dans les régions méridionales où il est la cible de la pêche artisanale. Véritable trophée en raison de sa beauté et de sa chair (Davidson, 1983), le corb a acquis une grande popularité auprès des chasseurs sous-marins ce qui explique, en partie, sa raréfaction sur les côtes méditerranéennes françaises. Son habitat facile d'accès pour l'Homme, ainsi que son caractère grégaire, calme et peu craintif font de lui une cible facile qui a beaucoup souffert du développement de la chasse sous-marine (Harmelin and Marinopoulos, 1993). En effet, le

corb est un poisson côtier qui évolue dans une faible profondeur d'eau (0-50 m), se déplace et se nourrit près du substrat.

Entre 1980 et 2005, les populations de corbs en Méditerranée ont chuté de 70 % (Bizsel et al., 2011). En raison de la baisse brutale de ses effectifs, *Sciaena umbra* a été inscrite à l'Annexe III (Espèces de faune protégées) des Conventions de Barcelone et de Berne et est classée vulnérable par l'UICN à l'échelle de son aire de répartition (Abdul Malak et al., 2011). Elle semblerait, cependant, bien plus menacée à l'échelle de la France. En effet, les dernières populations de corbs se concentrent principalement au sein des AMP où les activités humaines sont réglementées et la surveillance accrue (Harmelin et al., 2015). Pour limiter la chute des effectifs et éviter la disparition du corb sur les côtes françaises, le Conseil Maritime de Façade de la Méditerranée a mis en place, sur proposition du GEM (Groupement d'étude du mérrou), un moratoire expérimental depuis 2013 (AP 2013357-0007 et 2013357-0002). Il interdit la pêche sous-marine et la pêche à l'hameçon qu'elle soit professionnelle ou de loisir. L'objectif principal de ce moratoire est de protéger les dernières populations de corbs des côtes françaises. Afin d'enrichir les connaissances sur l'écologie de cette espèce et continuer à renforcer les populations, ce dispositif a été renouvelé fin 2018 pour une durée de cinq années supplémentaires (AP R93-2018-12-20-002 et AP R20-2018-12-20-002). En décembre 2023, la direction interrégionale de la mer méditerranée évaluera la nécessité de reconduire ce moratoire.

6 - Objectifs de la thèse

6.1 Contexte

Ce projet de thèse a vu le jour quelques mois après la mise en place du moratoire pour le corb. Il a pour but principal de répondre à ses objectifs en enrichissant les connaissances sur la biologie et l'écologie de cette espèce qui doivent permettre de justifier, ou non, la nécessité de reconduire ce moratoire.

Étant conscient que le cycle de vie entier de *Sciaena umbra* ne pourrait pas être intégré dans ce projet, nous avons fait le choix de concentrer nos efforts et d'axer nos recherches sur la caractérisation des déplacements de corbs au sein de l'AMP de la RNMCB. Peu d'études ont été menées sur les déplacements de cette espèce (Alos and Cabanellas, 2012; Picciulin et al.,

2013; Özgül et al., 2015) et ces dernières n'ont été réalisées que sur peu d'individus (< 10) et sur de courtes périodes (moins d'un an). Pourtant, l'étude des déplacements est primordiale pour identifier les habitats essentiels et le comportement de l'espèce. Ce travail de thèse doit donc permettre d'enrichir les connaissances sur les schémas de déplacements d'une population de corbs sur une plus grande échelle spatiale et temporelle en vue de cibler les efforts de conservation, mettre en place des actions de gestion plus adaptées et plus efficaces dans le temps. Pour ce faire, nous avons choisi la télémétrie acoustique qui est une méthode de suivi utilisée depuis de nombreuses années au sein du laboratoire (Pastor et al., 2009; Koeck et al., 2013; Koeck et al., 2014; Garcia et al., 2014; Garcia et al., 2015).

Des études complémentaires ont été menées pour améliorer les connaissances sur l'écologie de l'espèce (comptages visuels en plongée, étude des otolithes, caractérisation du comportement reproducteur dans la RNMCB).

6.2 Problématiques

Les problématiques de cette thèse se déclinent sous la forme des questions suivantes :

1° Caractériser la dynamique temporelle des déplacements verticaux du corb en lien avec les facteurs environnementaux au sein de la RNMCB :

→ 1-1 Quels sont les patrons de déplacement selon la profondeur ?

Sur la base de marquage par télémétrie, nous avons suivi les déplacements verticaux de 20 individus au sein de la RNMCB distribués dans la réserve intégrale et la réserve partielle. Le suivi a été conduit pendant deux années.

→ 1-2 Quels sont les facteurs environnementaux (température, vent) impliqués dans les variations observées ?

Les données de température selon la colonne d'eau et les données de vent sont mises en regard de l'évolution de la position des différents individus marqués.

2° Caractériser les zones d'évolution et la distribution spatiale du corb en fonction du niveau protection :

→ 2-1 Quelles sont les tailles des domaines vitaux ? Sont-ils compris dans les limites de la RNMCB ?

Toujours sur la base des données de télémétrie dans un réseau de 15 hydrophones couvrant la réserve intégrale et la réserve partielle, nous avons calculé les domaines vitaux de chaque individu au cours de l'année.

→ 2-2 Est-ce que le niveau de protection joue un rôle sur la taille des domaines vitaux ?

Les domaines vitaux obtenus ont été comparés en fonction du niveau de protection pour évaluer l'influence du facteur « protection » dans la distribution de la population de corbs de la RNMCB.

3° Caractériser les paramètres démographiques de la population de corbs de la RNMCB (abondance, croissance et efficacité de la reproduction) :

→ 3-1 L'abondance est-elle en augmentation depuis 20 ans au sein de la RNMCB ?

L'analyse des abondances et des classes de taille de la population de corbs dans la RNMCB, grâce aux données des comptages réalisés par le GEM depuis 2001, doit nous apporter des indicateurs essentiels sur l'efficacité de cette AMP.

→ 3-2 La croissance individuelle des corbs de la RNMCB est-elle comparable à celle observée dans les autres zones du bassin méditerranéen ?

Les paramètres de croissance obtenus ont été comparés avec ceux d'études réalisées tout autour de la méditerranée. Cette comparaison doit permettre de déterminer si le site de la RNMCB offre des conditions de croissance favorables pour la population de corbs.

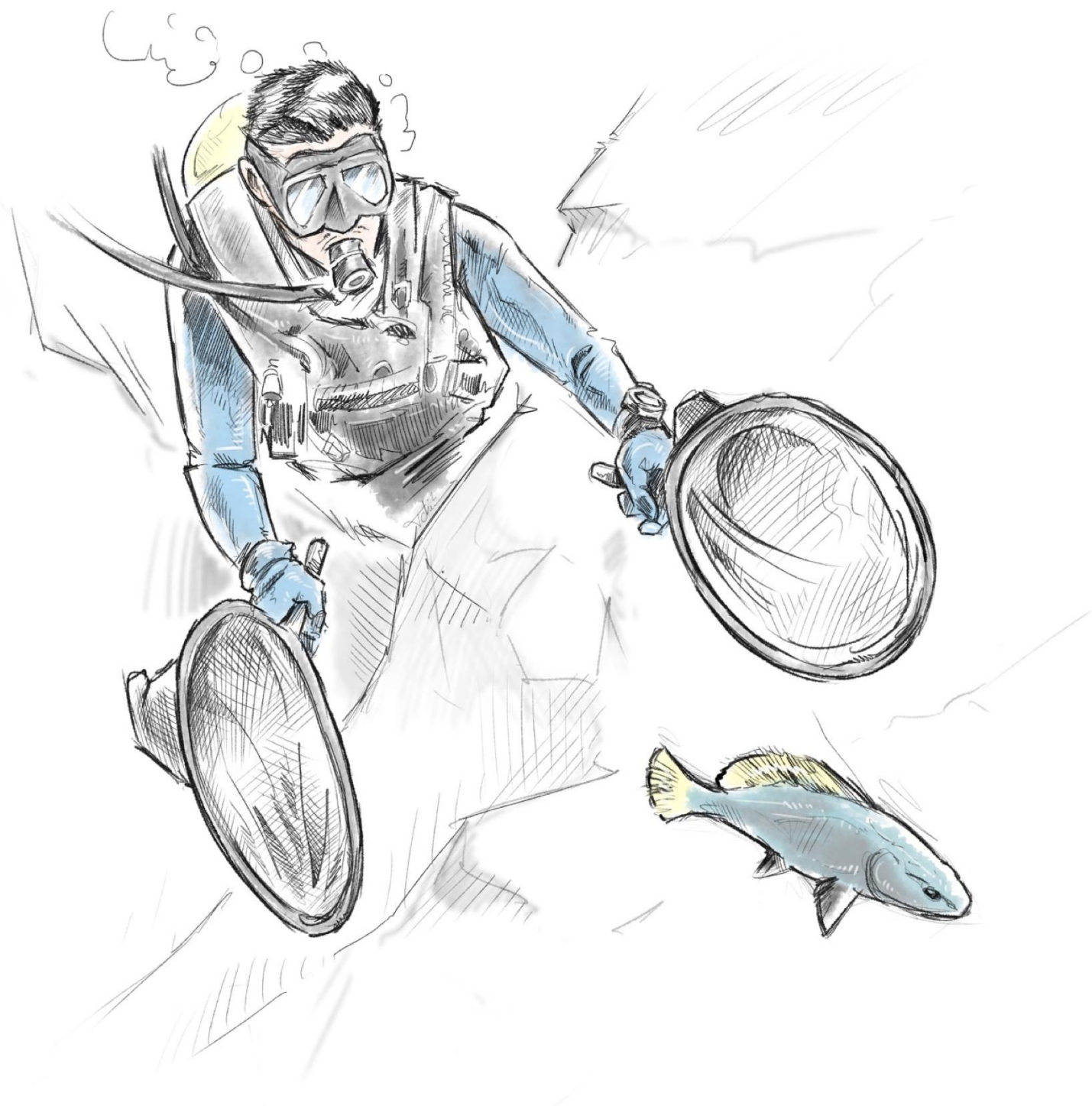
→ 3-3 La RNMCB abrite-t-elle une zone de reproduction pour le corb ?

Grace au suivi par télémétrie acoustique nous serons en mesure de détecter et de caractériser des déplacements particuliers comme la formation de rassemblements significatifs du comportement de frai. En parallèle, des filets à œufs ont été placés pendant plusieurs semaines pour confirmer la présence d'œufs de corbs et déterminer la période de reproduction. Le comportement reproducteur du corb est peu connu du monde scientifique

bien qu'il constitue un processus biologique essentiel pour la gestion et la conservation de cette espèce.

Le but final de la thèse est de mettre en relation les données écologiques récoltées à la protection offerte par les AMP et le moratoire. Cela doit nous permettre (i) d'identifier les besoins spécifiques de conservation, (ii) fournir des informations de base aux gestionnaires pour améliorer la conception des AMP et adapter les mesures de gestion et (iii) éclairer les décisions des Services de l'État (Préfecture Maritime, DIRM) en charge du dossier de renouvellement du moratoire.

Chapitre II : **Matériel et Méthode**



1 – Site d'étude : la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls

1.1 Historique et fonctionnement

Au début des années 1970, suite à la dégradation de la Côte Vermeille par l'afflux touristique et l'augmentation de l'effort de pêche, les élus locaux se sont mis à étudier la possibilité de mettre en réserve une partie de la côte rocheuse. Suite à un rapport scientifique présentant la nécessité de protéger certaines espèces particulièrement menacées, la première réserve marine française fut officiellement créée le 26 février 1974 par un arrêté interministériel. Depuis 1977, sa gestion est confiée au Département des Pyrénées-Orientales. Le 10 août 1978, le Préfet maritime pour la Méditerranée prenait, avec l'accord de la Prud'homie de pêche de Banyuls, un arrêté instaurant le « cantonnement à but scientifique du cap Rédéris » : la réserve intégrale était née.

La RNMCB est située à l'intérieur du Parc Naturel Marin du Golfe du Lion, créé en 2011 et qui s'étend sur 4 000 km² d'espace marin (figure 11).

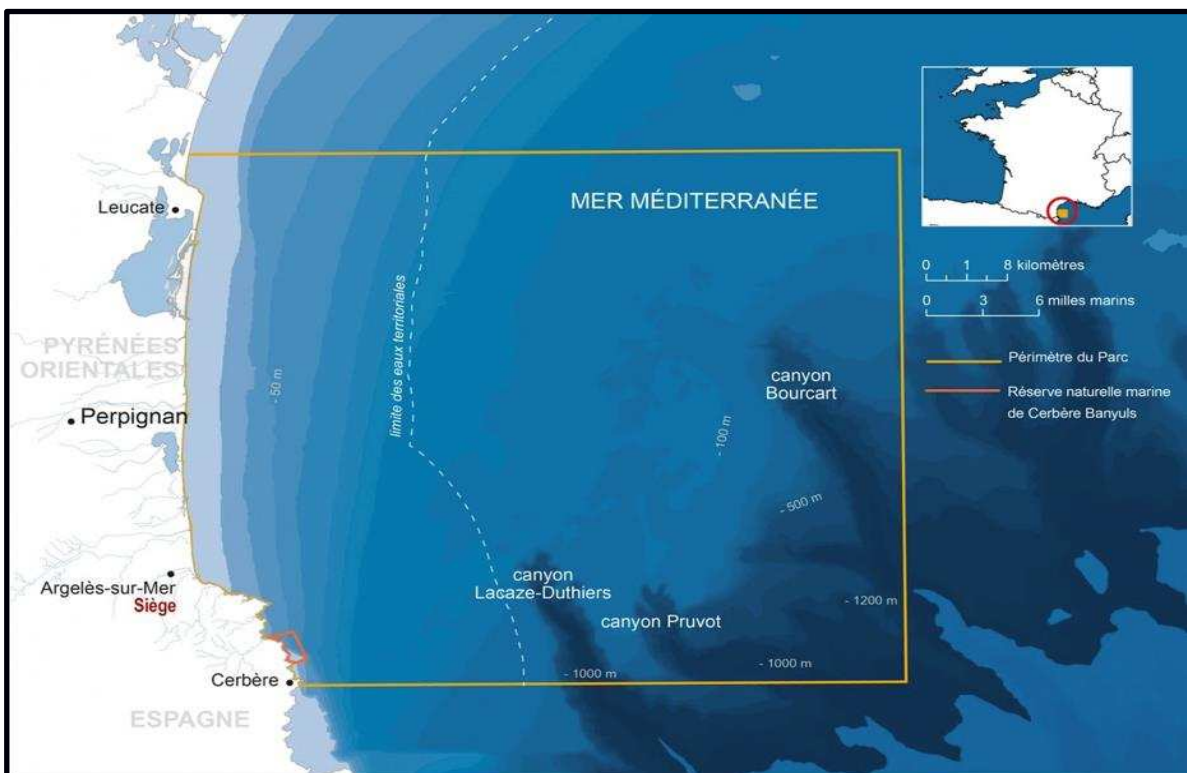


Figure 11 : Carte représentant la situation de la réserve naturelle marine de Cerbère-Banyuls (RNMCB) au sein du parc naturel marin du golfe du Lion (source PNMGL).

Elle est située à 35 km au sud de Perpignan et à 2 km au Nord de la frontière espagnole. La superficie totale de la RNMCB est de 650 hectares. Elle s'étire sur 7 km de côte et s'étend sur 2 km vers le large.

La RNMCB a pour but de garantir la protection et la diversité des espèces animales et végétales mais aussi des habitats dans lesquels elles vivent. Elle présente 2 niveaux de protection :

- Une zone protégée correspondant à la plus grande superficie de l'espace soit près de 600 hectares. Les activités y sont plus nombreuses bien que réglementées. La pêche professionnelle et de loisir y est pratiquée mais limitée en nombre avec une réglementation spécifique concernant les techniques, les mailles et les quotas de pêche. Cette zone accueille également un grand nombre de plongeurs (plus de 30 000 plongeurs par an) et de touristes en période estivale (plaisance, randonnée aquatique, baignade, kayak de mer). La réglementation mise en place vise à concilier les objectifs de protection et les activités humaines citées ci-dessus.
- Une zone de protection renforcée de 65 hectares où toutes les activités humaines sont interdites (figure 12). Cette zone centrale est très réglementée, seule la navigation (vitesse limitée), la nage de surface et la plongée scientifique sont autorisées.

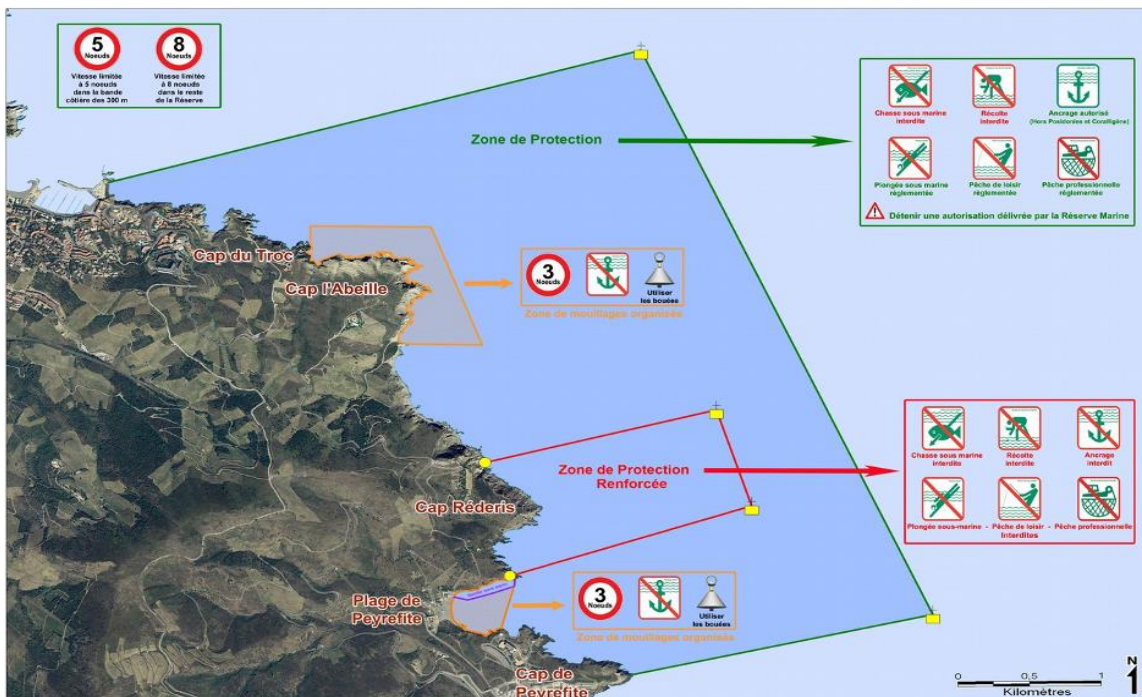


Figure 12 : Carte représentant les zones de protections de la RNMCB et leurs réglementations (source RNMCB).

Cette réserve marine bénéficie d'un plan de gestion d'une durée de 5 ans. Cinq missions sont assurées quotidiennement par les agents de la réserve :

- **La surveillance** du site est assurée par des agents assermentés qui ont à disposition 2 embarcations et un 4x4. 1 200 heures de surveillance sont effectuées chaque année par les agents de la réserve (dont 600 heures pour la saison estivale). Cette présence a pour but d'informer, de sensibiliser mais également de relever les infractions sur le périmètre de la réserve.

- **Les suivis scientifiques** sont nombreux dans la RNMCB. Les suivis de la température et de la qualité de l'eau, de la fréquentation du site, du corail rouge, du peuplement de poissons ainsi que des gorgones sont réalisés régulièrement. Ces études sont nécessaires afin d'améliorer les connaissances sur le milieu marin et ainsi prendre toutes les mesures pour maintenir ce milieu dans un parfait état de conservation.

- **La gestion de l'activité anthropique** est primordiale pour que ce site reste un espace où les différentes activités cohabitent dans le respect de l'environnement. Chaque année, plus de 30 000 plongeurs particuliers et encadrés par des structures de plongée se rendent sur la réserve pour découvrir la beauté de ses fonds marins. Des milliers de bateaux fréquentent le site, chaque année, et profitent des 29 dispositifs d'amarrage écologique installés par le Département pour la préservation des fonds marins. L'activité de la pêche professionnelle est assurée par 15 pêcheurs "petits métiers" et l'activité de pêche loisir attire chaque année un maximum de 1 000 pêcheurs possédant une autorisation de pêche qui explique la réglementation spécifique de la zone (hors zone de protection renforcée).

- **Les animations pédagogiques** (gratuites) permettent d'accueillir chaque année plus de 1 100 élèves. Des ateliers axés sur le rôle de la réserve, la connaissance des écosystèmes, les gestes éco-citoyens et la pollution sont mis en place. Afin de répondre aux objectifs de sensibilisation fixés par le plan de gestion de la réserve, des actions pédagogiques en dehors de la période scolaire sont également réalisées. Elles attirent chaque année plus de 2 000 participants.

- **L'accueil du public** fait aussi partie des missions des agents de la RNMCB. Chaque année, 30 000 visiteurs découvrent le sentier sous-marin durant l'été. Ce parcours aquatique sécurisé offre une visite originale et pédagogique à tous les passionnés de la mer. Afin d'enrichir les

connaissances sur les différents milieux qu'abritent la réserve, des panneaux immergés sont mis en place tout au long du parcours.

Aujourd'hui, après presque 50 ans d'existence, la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls est bien ancrée sur le territoire et rayonne à l'échelle internationale. Grâce à son rôle et à son action en faveur de la conservation des équilibres biologiques, la réserve naturelle marine a été classée Réserve Biogénétique du Conseil de l'Europe. Depuis 2014, elle est inscrite sur la liste verte de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), en reconnaissance de la qualité de gestion et de gouvernance de cette aire protégée. En 2018, elle a également rejoint, parmi seulement 10 autres sites, le système mondial de protection des océans (GLORES) en tant que refuge mondial pour les océans. Enfin, en 2019, la réserve a été intégrée au réseau des Aires Spécialement Protégées d'Importance Méditerranéenne (ASPIM).

1.2 Caractéristiques physique et habitats de la RNMCB

La côte des Albères est formée de roches primaires métamorphisées très résistantes à l'érosion marine (Jauzein, 1953). Au sein de la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls, ces roches forment trois grands caps (cap l'Abeille, cap Peyrefite et cap Rédéris). Ces zones correspondant aux caps sont directement influencées par l'agitation liée à la Tramontane qui favorise la remontée des eaux froides (upwelling) concentrées en nutriments, attirant ainsi de nombreuses espèces de poissons et favorisant le développement d'un peuplement benthique riche en diversité. Les substrats durs (récifs) représentent 135 hectares soit près de 22 % de la surface. Les principales criques sont constituées de galets plus ou moins gros et de blocs issus de l'érosion des falaises. On peut également relever la présence d'herbiers de posidonies (*Posidonia oceanica*) sur environ 23 hectares (4% de la surface). À partir d'une quinzaine de mètres et jusqu'à - 45 m, on observe la présence de coralligène qui constitue un habitat remarquable et représente une surface de 56 hectares (9 % de la surface). Les fonds meubles constituent l'unité écologique prédominante avec près de 75 % des habitats de la réserve soit 459 hectares, définis par les criques à galets, les sables grossiers, les sables fins et pour finir les sables envasés. La Côte des Albères est caractérisée par la présence de substrats meubles. L'action de la houle, qui intervient jusqu'à des profondeurs de 15/20 mètres, effectue le tri et le classement des sables littoraux. Les sables et éléments grossiers se situent près du littoral

alors que les sédiments fins occupent des surfaces importantes du plateau continental lorsque la roche et le coralligène ont disparu.

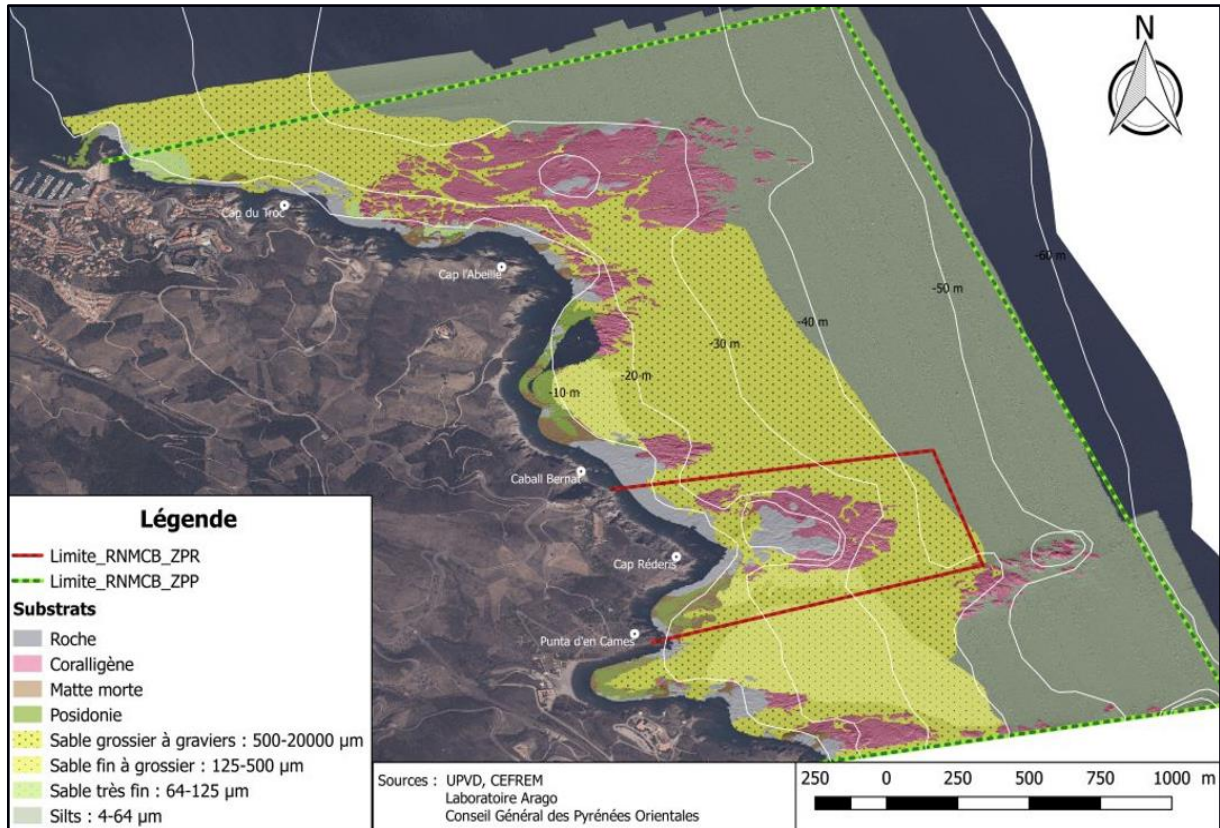


Figure 13 : Cartographie des substrats de la réserve naturelle marine de Cerbère-Banyuls.

Les fonds bathymétriques de la réserve se répartissent entre 0 et -60 m (profondeur moyenne = -35 m). La zone de protection renforcée se caractérise par une remontée rocheuse dans la zone centrale (sec Rédéris) ainsi que de nombreux pitons rocheux (figure 14). D'autres secs sont présents dans la zone de protection partielle notamment au niveau du cap Abeille (sec à Jean-Luc). Cette configuration particulière confère à cette zone une courantologie particulière qui conditionne le développement de la faune et de la flore.

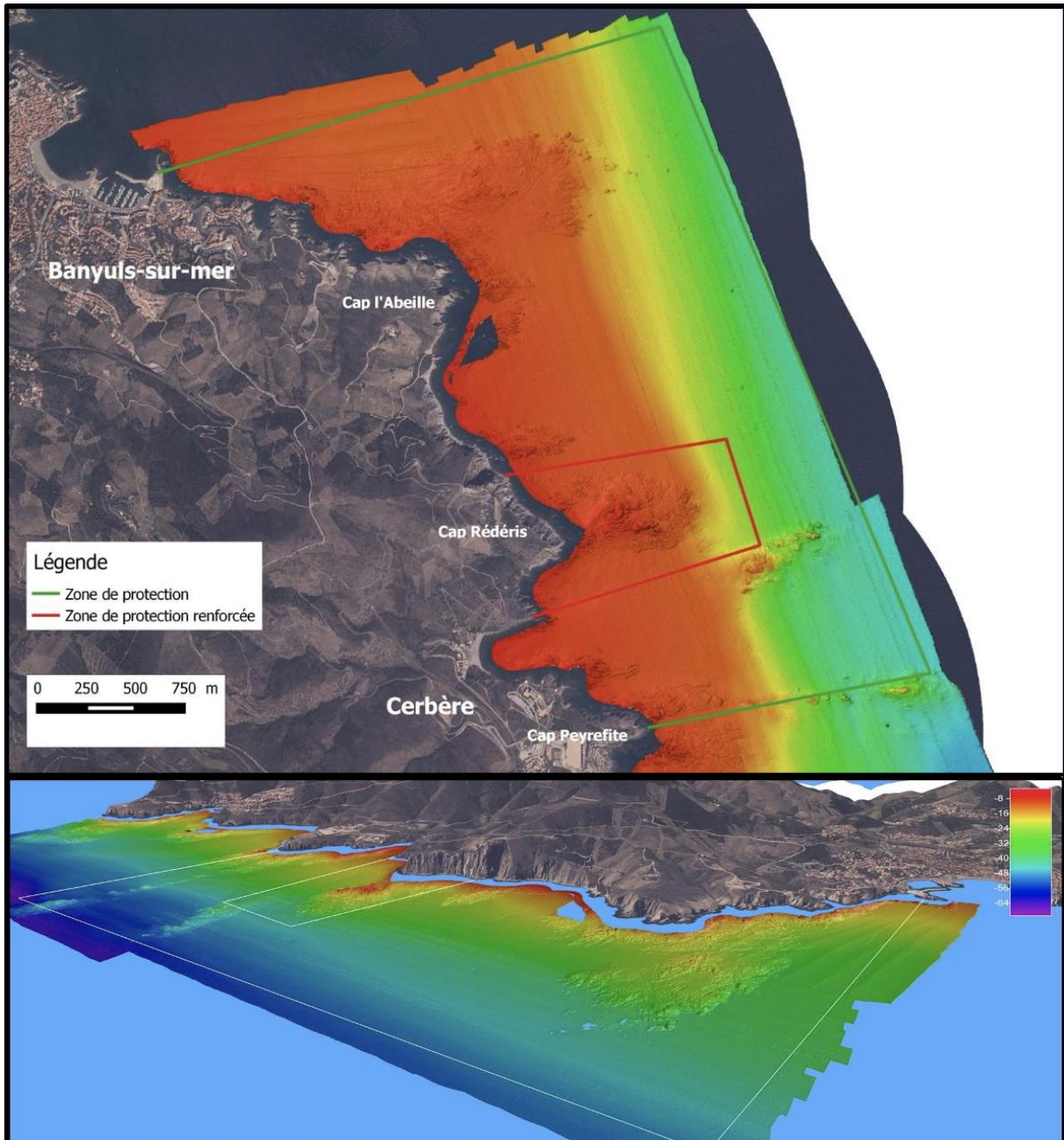


Figure 14 : Carte de la bathymétrie de la RNMCB en représentation 3D (source : Thierry Courp (CEFREM)).

1.3 Site privilégié pour la faune et la flore marine

La Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls présente des conditions particulières et inhabituelles en Méditerranée : vents et courants forts, turbidité élevée (Jacques et al., 1968). Ces conditions influencent la présence des peuplements. L'inventaire floristique de la réserve recense 497 espèces végétales. Les algues sont les plus abondantes avec 495 espèces. Le groupe des phanérogames représente 2 espèces. Parmi elles, les herbiers de posidonies

constituent un rôle majeur pour la conservation des peuplements de poissons et plus particulièrement pour les labridés. Ils représentent une zone de frayère qui abrite de nombreux juvéniles. Dans les herbiers de la réserve, 62 espèces ont été inventoriées en 2001. L'herbier de posidonies ne sert directement de nourriture que pour très peu d'espèces : l'oursin comestible (*Paracentrotus lividus*), l'oursin violet (*Sphaerechinus granularis*), la saupe (*Salpa salpa*) et l'araignée de mer (*Pisa nodipes*). En outre, l'habitat posidonies est associé à des espèces patrimoniales présentes dans la Réserve : l'hippocampe (*Hippocampus hippocampus*) et la grande nacre (*Pinna nobilis*) qui est bien implantée au sein de la réserve où elle est régulièrement signalée. Ces dernières années, de nombreux individus de petites tailles issues d'un recrutement récent ont été observés en baie de Peyrefite.

Dans la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls, 1 239 espèces animales ont été comptabilisées. Les groupes les mieux représentés sont les arthropodes (177 espèces), les annélides (314 espèces), les mollusques (162 espèces), les spongiaires (147 espèces), et les poissons (126 espèces). Cette richesse spécifique importante s'explique en partie grâce à la présence de plusieurs unités écologiques à forte biodiversité : le trottoir à Lithophyllum, l'herbier de posidonies, les roches/blocs, les roches infralittorales à algues photophiles, le coralligène et les substrats meubles. D'une manière générale, l'unité écologique « récifs » qui regroupe l'ensemble des fonds dits rocheux, est le support d'une vie animale et végétale bien développée. La roche médiolittorale se caractérise par une faune importante, plus particulièrement en invertébrés (annélides, bryozoaires...). La roche infralittorale présente un peuplement de poissons particulièrement riche en espèces (nombreux sparidés carnivores) et également prioritaires dans la gestion de la réserve (corbs, mérours, dentis, sars...). On y retrouve également de larges faciès à gorgones blanches (*Eunicella singularis*). Au niveau de la zone de protection renforcée, grâce à des conditions hydrodynamiques particulières et la présence de hauts fonds, on peut observer de larges tombants de gorgones rouges (*Paramurciea clavata*). Les fonds coralligènes représentent un habitat privilégié pour des espèces à fort intérêt commercial. C'est le cas de crustacés décapodes (*Homarus gammarus*, *Palinurus elephas*) et surtout du corail rouge (*Corallium rubrum*). Ce dernier a une très forte valeur commerciale notamment en bijouterie. De plus, ces fonds abritent une forte densité de mérours (*Epinephelus marginatus*) et de corbs (*Sciaena umbra*). Certaines espèces dites de passage sont observées dans la Réserve. Il s'agit des mammifères marins, de reptiles et

d'oiseaux marins. Des observations de cétacés (grand dauphin, dauphin bleu et blanc, rorqual commun) sont faites chaque année au sein de la réserve. Concernant les oiseaux marins, 5 espèces sont observées de façon occasionnelle dans le périmètre de la Réserve : *Alca torda*, *Puffinus puffinus mauretanicus*, *Puffinus yelkouan*, *Rissa tridactyla*, *Sterna sandvicensis*.



Figure 15 : Photo de mérrou, espèce emblématique de la RNMCB (Gilles Saragonie).

La grande diversité d'habitats, présente au sein de cette aire marine protégée (fonds rocheux, affleurements coralligènes et herbiers de posidonie), offre un environnement propice au corb (Harmelin-Vivien et al., 2015; Lenfant et al., 2003). La RNMCB abrite une population importante de *Sciaena umbra* dont les effectifs ont augmenté ces dernières années (175 en 2001 contre 398 en 2020, comptages GEM). Par conséquent, cette réserve représente un site d'étude idéal pour étudier l'écologie de cette espèce.

2 - Échantillonnage et marquage

2.1 Capture

Le choix de la méthode de capture était relativement délicat car les techniques utilisées devaient être sélectives, non destructrices pour le milieu et devaient permettre de garder les poissons dans le meilleur état sanitaire possible. Le manque d'informations dans la littérature nous a obligés à tester un maximum de méthodes telles que la pêche à la ligne depuis le bateau, la pêche à la ligne en plongée, la capture en plongée sous-marine avec épuisette de jour et de nuit. L'utilisation d'épuisettes en plongée sous-marine de nuit est la seule méthode qui nous a permis de capturer des corbs, c'est donc celle que nous avons sélectionnée pour notre étude (figure 16).



Figure 16 : Photo illustrant la capture d'un corb à l'aide d'épuisettes (Didier Fioramonti).

La plupart des méthodes de capture à l'épuisette ont pour conséquences l'abrasion de la peau (Thorsteinsson, 2002; Barthel et al., 2003), pouvant conduire au développement de pathogènes et provoquer une immunodéficience chez les spécimens manipulés (Frisch and Anderson, 2005). Une lutte prolongée lors de la capture provoque une production importante d'acide lactique et une augmentation de la demande en oxygène pouvant être létale

(Thorsteinsson, 2002). Pour ces raisons, les captures ont été réalisées à l'aide d'épuisettes limitant au maximum l'abrasion (CAPERLAN, diamètre 50 cm, maille 3 mm) et à une profondeur maximale de 10 m (Pastor et al., 2009; Koeck et al., 2013). Douze sorties ont été nécessaires pour capturer les vingt individus de notre étude, mobilisant en général 6 personnes (4 plongeurs et 2 pour la sécurité et le marquage). Ces plongées de nuit ont été réalisées à bord du bateau du laboratoire (L'Anse du Diable) ou de la réserve (L'Onada). Les plongeurs sont divisés en 2 palanquées de 2 plongeurs qui évoluent de manière aléatoire sur un site précis. Une fois qu'un corb est repéré, il faut réussir à l'approcher calmement pour ne pas l'effrayer et l'insérer dans l'épuisette. Les plongées durent environ 1h30 en fonction des plongeurs et des conditions rencontrées, l'échantillonnage a donc nécessité une trentaine d'heures de plongée de nuit pour 4 plongeurs. Le nombre de corbs capturés et marqués par sortie est compris entre 0 et 4, représentant en moyenne 1 corb par sortie par palanquée.

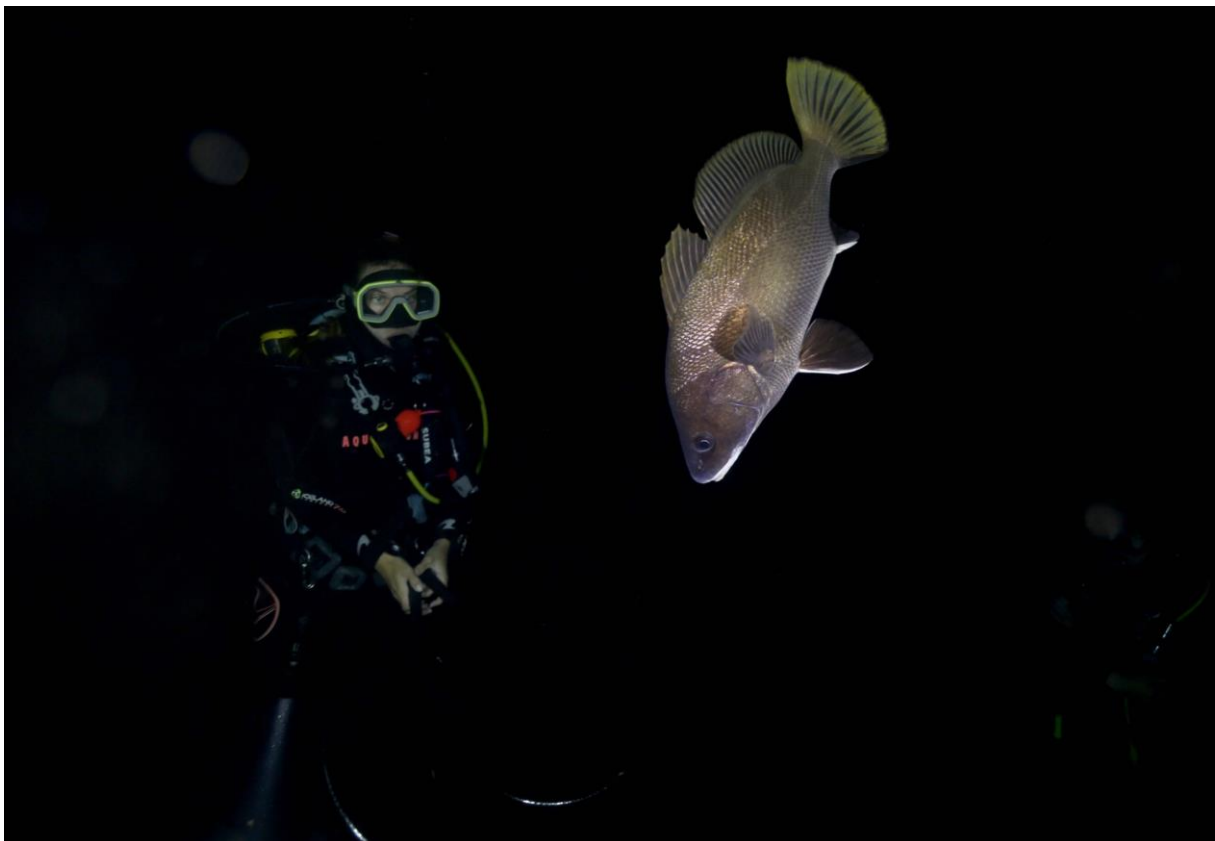


Figure 17 : Approche d'un corb avant capture à l'épuisette (Didier Fioramonti).

2.2 Marquage acoustique

Vingt corbs ont été marqués dans la RNMCB : 10 dans la ZPR (cap Rédéris) et 10 au sein de la ZPP (cap Abeille). L'échantillonnage a été effectué à trois périodes différentes (juin-juillet 2016, octobre 2016 et juin-août 2017).

Le marquage acoustique est la méthode utilisée dans cette étude. Nous avons opté pour du matériel de la société VEMCO spécialisée dans ce type d'étude depuis de nombreuses années et avec laquelle le laboratoire travaille depuis 2005. C'est une méthode qui consiste à utiliser des émetteurs acoustiques émettant un signal ultrasonore codé (fréquence 69 kHz). Ce signal va être réceptionné par un récepteur fixe (hydrophone VR2). Cela permet son identification et par conséquent celle de l'individu marqué. Il existe différentes tailles d'émetteurs (figure 18). La taille sélectionnée dépend de l'autonomie de la marque et des capteurs qu'elle embarque (température et profondeur). La marque (ou transmetteur) choisie pour ce projet est la V13P (45 mm de long pour 13 mm de diamètre).



Figure 18 : Différents émetteurs commercialisés par la société VEMCO : la flèche rouge représente celui utilisé pour notre étude (source VEMCO).

Ces émetteurs envoient des signaux à intervalles réguliers, toutes les 90 secondes, avec une autonomie pouvant aller jusqu'à 3 ans. Ils possèdent un capteur de pression nous permettant de connaître la profondeur à laquelle les individus suivis évoluent. C'est une information précieuse dont nous avons besoin pour mener à bien notre étude comportementale.

Une fois capturés, les individus ont été transférés immédiatement dans une bourriche ramenée lentement à la surface pour éviter les frottements, les blessures de décompression et le stress. Les mécanismes de douleur sont relativement méconnus chez les poissons (Murray, 2002). Toute manipulation stressante sans anesthésie provoque des stimuli nocifs susceptibles d'altérer durablement leur physiologie, d'affecter leur état sanitaire et d'induire une modification de leur comportement (Murray, 2002; Thorsteinsson, 2002). D'un point de vue pratique, l'anesthésie permet une inhibition de leurs mouvements et facilite ainsi les opérations de marquage. Une fois dans le bateau, les individus ont donc été transférés dans une cuve d'anesthésie de 100 l, remplie d'eau de mer et de 15 ml de solution anesthésique (70% d'alcool et 30% d'huile de clous de girofle). Les poissons ont été mesurés, placés à l'envers, et marqués avec des émetteurs acoustiques V13P-1H (VEMCO, Nouvelle-Écosse, Canada, dimensions : 45 mm de long par 13 mm de diamètre) (figure 19). Seuls les individus de plus de 30 cm de longueur totale ont été marqués afin de respecter le bien-être des poissons, puisque le poids de l'émetteur ne doit pas dépasser 2,6 % du poids du poisson (Jadot et al., 2006). Les émetteurs ont été placés dans la cavité cœlomique du poisson après une intervention chirurgicale standard (Koeck et al., 2013).

Toutes les opérations ont été effectuées en assurant un stress minimal au poisson et étaient conformes aux règlements exprimés dans le permis susmentionné et les directives ARRIVE (Percie du Sert et al., 2020). La méthodologie de marquage utilisée est une procédure standard qui a été pratiquée sur *Diplodus sargus*, *Epinephelus marginatus*, *Dentex dentex* et d'autres espèces dans des études antérieures (Lino et al., 2009; Jadot et al., 2002; Aspillaga et al., 2017). Il a été démontré que la procédure n'avait aucun effet néfaste à long terme sur le comportement et la survie des poissons (Koeck et al., 2013).



Figure 19 : Marquage d'un corb avec implantation d'un émetteur par chirurgie.

Le corb est une espèce itéropare et gonochorique, mais en raison du manque du dimorphisme sexuel (Grau et al., 2009), le sexe des individus n'a pu être déterminé. Cependant, tous les individus étaient plus gros que la taille rapportée à la première maturité (20-30 cm) (Engin and Seyhan, 2009; Grau et al., 2009), indiquant qu'il s'agissait d'adultes matures. Les individus ont été relâchés à l'endroit de capture et suivis par des plongeurs pour surveiller leur comportement de nage et confirmer leur bien-être. Le marquage a été effectué par des scientifiques agréés travaillant sous l'autorité et l'approbation du certificat d'expérimentateur sur les animaux qualifiés vivants (certificat expérimental d'animaux vivants) numéro 66.0801 (Dr. Elisabeth Faliex) du CEFREM, Université de Perpignan. Le conseil départemental des Pyrénées-Orientales et le conseil scientifique de la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls nous a accordé les autorisations de capture, de marquage et de remise à l'eau des corbs dans cette AMP. La manipulation d'animaux vertébrés vivants a également été approuvée par le Comité d'éthique sur l'expérimentation animale de l'Université de Barcelone (Comitè d'Ètica d'Experimentació Animal de la Universitat de Barcelona) et accréditée par le Gouvernement de Catalogne (Generalitat de Catalunya, Departament de Territori i Sostenibilitat, Direcció General de Polítiques Ambientals i Medi Natural), sous la licence n°11218, concédée au Dr. Bernat Hereu.

2.3 Les récepteurs (VR2)

Un réseau fixe de 17 récepteurs acoustiques immergés (VR2W, VEMCO, Nouvelle-Écosse, Canada) a été utilisé pour détecter et enregistrer les déplacements des corbs au sein du RNMCB. Neuf récepteurs ont été placés à l'intérieur de la ZPR et les autres dans la ZPP (figure 20).

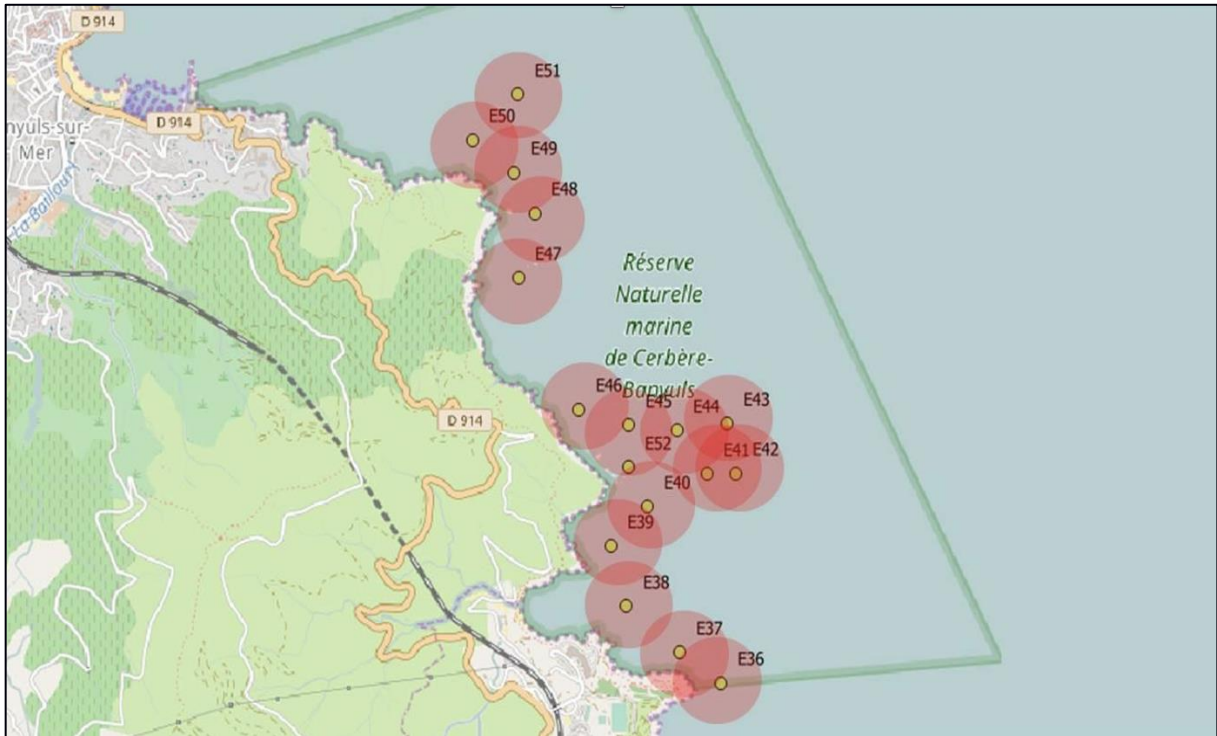


Figure 20 : Réseau des récepteurs acoustiques (VR2) installés dans la RNMCB, en rouge le rayon théorique de détection des VR2.

Les VR2 installés dans la ZPR ont été fixés près de la surface (8 mètres), orientés vers le fond, grâce à des lignes équipées de bouées de subsurface alors que les VR2 placés dans la ZPP ont été installés près du fond, orientés vers la surface pour limiter les pertes (filets, lignes...) (figure 21)

D'après le fournisseur et plusieurs études, les récepteurs ont une portée de détection d'environ 200 m de rayon (Kawabata et al., 2007; Gaspar et al., 2008). Le taux de réception des signaux varie avec la position des hydrophones dans la colonne d'eau, la géomorphologie du site (présence d'obstacles entre la marque et le récepteur), les conditions environnementales (hydrodynamisme, profondeur, salinité), les autres sources sonores existantes dans le milieu (biologiques, anthropiques) et le comportement des espèces

étudiées (pélagique, benthique, cryptique, sédentaire, transiente...) (Heupel et al., 2006). Nous n'avons réalisé aucun test, lors de cette étude, pour évaluer les distances de détection dans la mesure où ces estimations ont déjà été réalisées, dans le passé, utilisant le même matériel, dans des milieux et des conditions similaires. Ces tests ont révélé que la probabilité de détecter un signal était supérieur à 90 % sur une distance de 150 m, après quoi la probabilité de réception est inférieure à 50 % (Aspillaga et al, 2016). Les détections peuvent, en effet, être variables dans les eaux côtières en raison du bruit environnemental causé par l'action des vagues, des obstacles et de l'activité biologique (Payne et al., 2010). Nous avons donc pris le parti d'exclure le paramètre « nombre de détection » de notre étude.

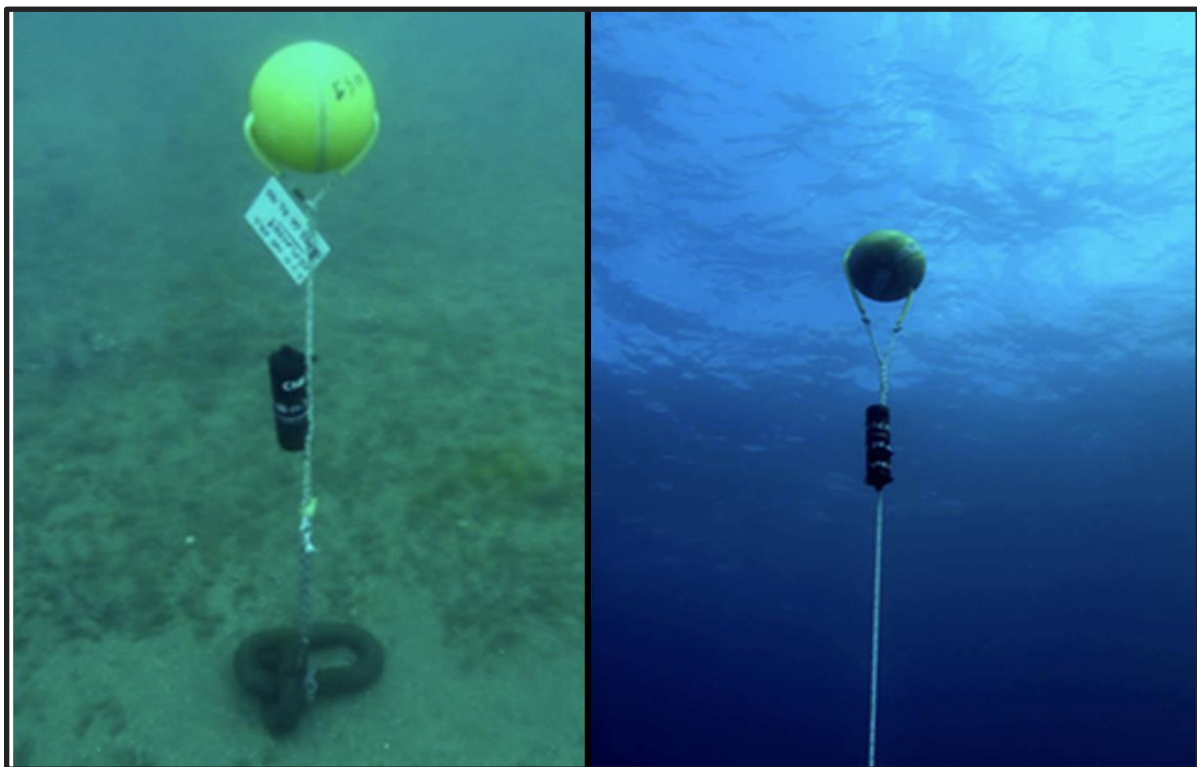


Figure 21 : Différentes installations des VR2, à gauche près du fond (zone de protection partielle), à droite près de la surface (zone de protection renforcée) (Gilles Saragoni).

Tous les 6 mois les hydrophones sont changés (pour récupérer les données), réinitialisés puis nettoyés afin de limiter le développement d'organismes fixés (algues, mollusques, cnidaires, crinoïdes, etc.) qui pourraient diminuer la qualité de réception des signaux (figure 22).

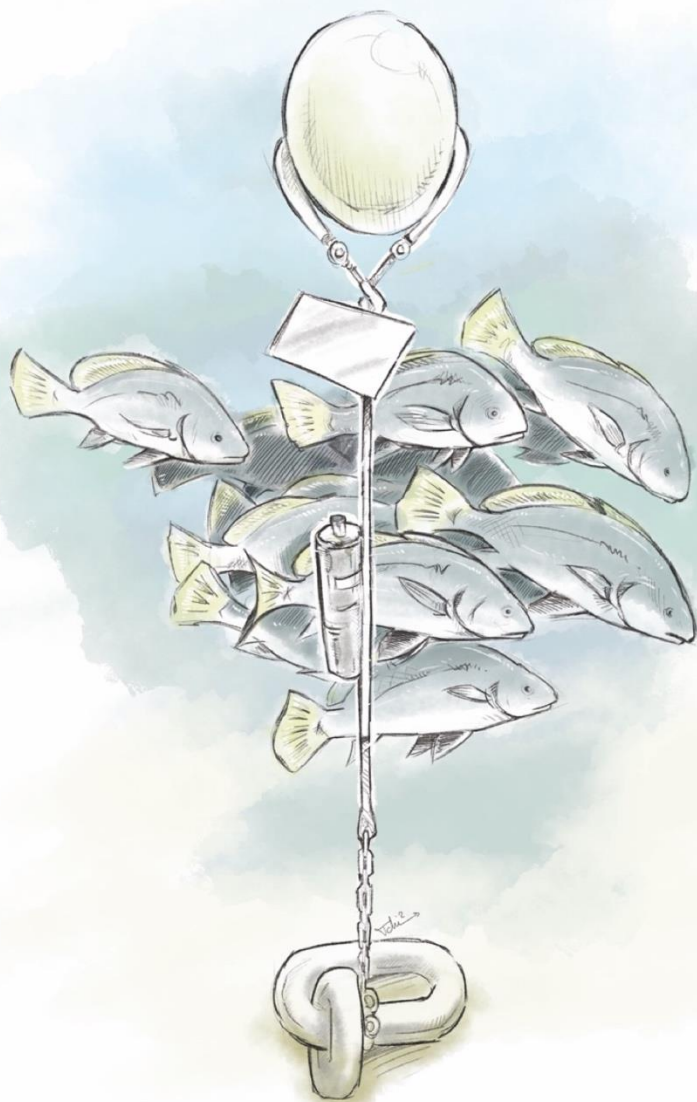


Figure 22 : Changement de VR2 pour la récolte des données et le changement de batterie (René Heuzey).

Chapitre III :

Distribution verticale et rôle

écologique



1 - Résumé Article 1

Le but principal de la biologie de la conservation est de comprendre quand et où chaque phase critique du cycle de vie de l'espèce ciblée se produit (par exemple, l'activité d'alimentation, le comportement de frai et la fidélité au site) pour faciliter l'élaboration de stratégies de gestion efficaces par le biais des AMP. Les périodes critiques du cycle de vie d'une espèce peuvent être reconnues par des comportements ou des mouvements spécifiques d'individus au sein de la population locale en termes d'utilisation de l'habitat dans l'espace et dans le temps. La variabilité spatio-temporelle de la distribution des poissons est importante pour mieux gérer et protéger les populations d'espèces menacées. Plusieurs études ont utilisé la télémétrie acoustique pour élucider les schémas de déplacement des poissons dans les AMP (Kerwath et al., 2007; Lowe et al., 2003; Kaunda-Arara and Rose, 2004; Parsons and Egli, 2005; Topping et al., 2005), y compris dans la mer Méditerranée (Jadot et al., 2006; March et al., 2010; Pastor et al., 2009; D'Anna et al., 2011; La Mesa et al., 2012). Par ailleurs, les études de télémétrie acoustique sont principalement axées sur leur distribution spatiale. En revanche, les mouvements verticaux des poissons sont généralement ignorés ce qui masque potentiellement un comportement important qui pourrait nous aider à comprendre l'écologie des poissons et contribuer à leur bonne protection.

Dans cette partie, les mouvements verticaux d'une espèce vulnérable et protégée, *Sciaena umbra*, ont été évalués dans une aire marine protégée (la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls, sud de la France) pour étudier la variabilité de leur distribution bathymétrique à différentes échelles de temps. Pour cela, vingt individus (adultes) ont été suivis acoustiquement (V13P-1H (VEMCO, Nouvelle-Écosse, Canada)) pendant plus de 2 ans grâce à la mise en place d'un réseau de 15 récepteurs acoustiques (figure 23).

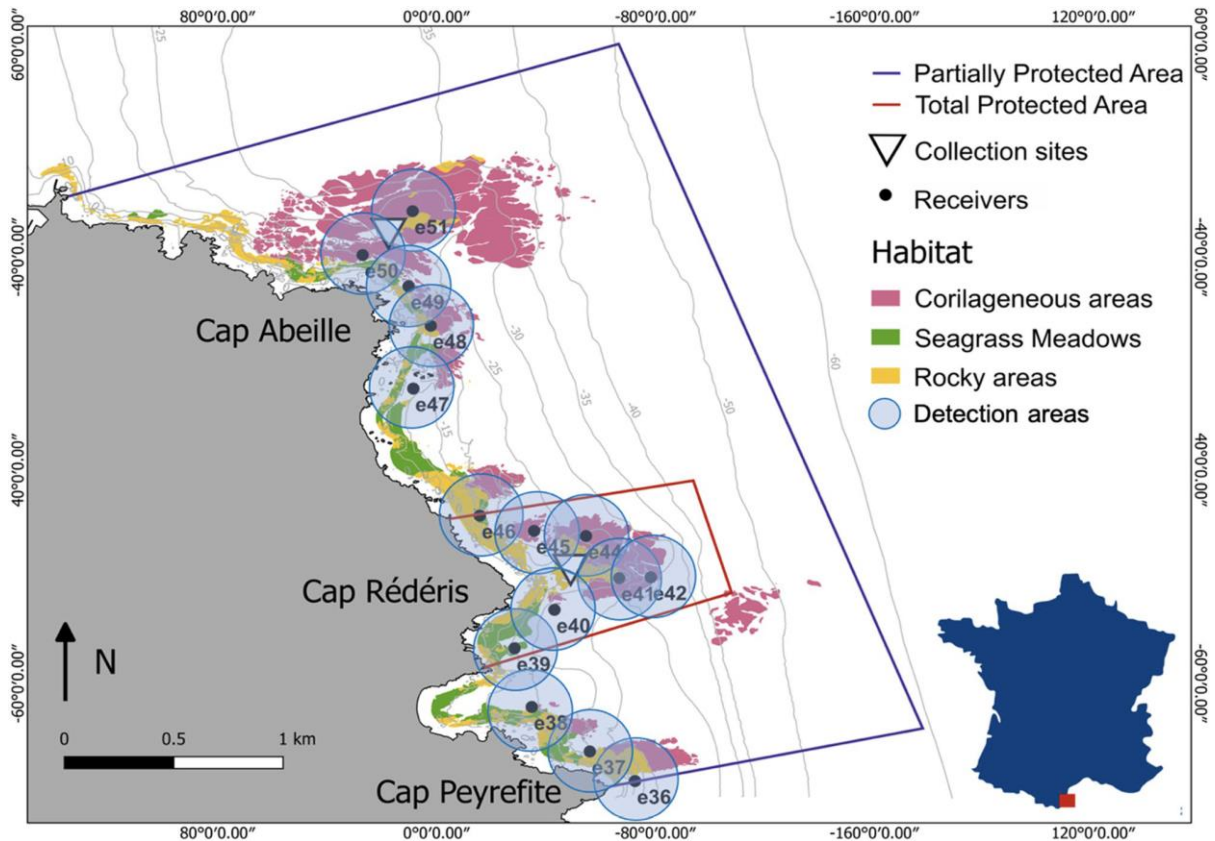


Figure 23 : Zone d'étude et réseau de récepteurs acoustiques au sein de la RNM CB (Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls), indiquant les niveaux de protection, les deux sites de collecte, les récepteurs, leur portée de détection (200 m), la bathymétrie et la répartition des principaux habitats.

Dans l'ensemble, cette étude révèle une variabilité auparavant inaperçue dans la distribution bathymétrique du corb à différentes échelles de temps. La variabilité intra-annuelle de la profondeur des poissons semble dépendre de l'individu et nous a permis d'identifier deux groupes de poissons (SS : peu profond/peu profond et DS : profond/peu profond). En effet, certains individus sont restés dans des eaux peu profondes (< 8 m) toute l'année, tandis que d'autres présentaient une ségrégation verticale dans les eaux plus profondes pendant les mois froids (profondeur moyenne de $22,5 \pm 0,04$ m) et se regroupaient dans les eaux peu profondes pendant les mois chauds (figure 24). Ces variabilités sont probablement associées à leur activité trophique (pendant les mois froids) et reproductrice (pendant mois chauds) et semblent régulées par la température de l'eau et la profondeur de la thermocline. En effet, lorsqu'elle est présente, la thermocline affecte positivement la profondeur des poissons et semble limiter la profondeur maximale des individus.

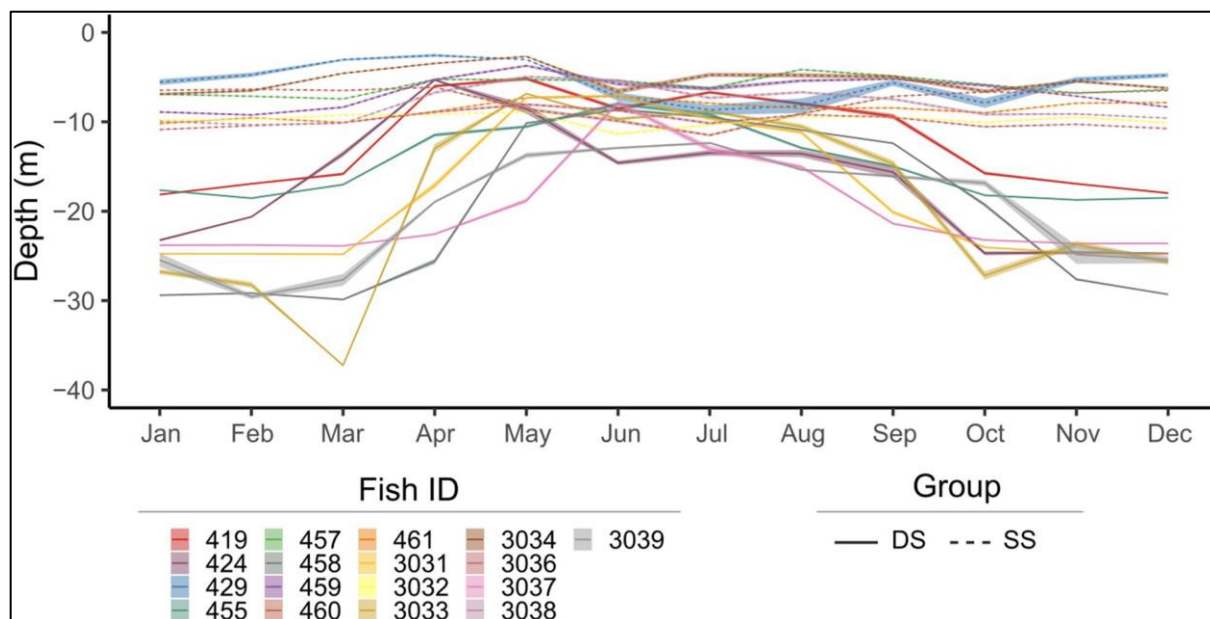


Figure 24 : Profondeur individuelle mensuelle de chaque poisson identifié par son numéro d'identification (Fish ID) et par groupe (SS peu profond/peu profond, DS profond/peu profond), sur la période d'étude (toutes années incluses).

Dans notre étude, les moteurs écologiques qui expliquent la séparation des individus en groupes SS et DS, sont difficiles à déterminer. Le taille, l'âge de l'individu et le niveau de protection ne semblent pas influencer l'appartenance aux groupes. Comme chez d'autres espèces (Wearmouth and Sims, 2008; Oxenford and Hunte, 1999), le sexe pourrait être responsable de cette distinction de comportement mais cette hypothèse n'a pu être confirmée dans notre étude.

Les individus de *S. umbra* semblent également varier leur profondeur entre le jour et la nuit. Ils utilisent, en effet, des couches plus profondes de la colonne d'eau pendant la journée et des couches moins profondes pendant la nuit (probablement lié à leur activité de recherche de nourriture). Le comportement de recherche de nourriture nocturne est également perçu dans les résultats d'activité qui indiquent une activité globale plus élevée des poissons pendant la nuit, quel que soit le groupe. En juin et juillet, le mouvement vertical des deux groupes était évident, ils restent dans les eaux peu profondes pendant la nuit et plongent dans les eaux plus profondes, surtout juste avant le coucher du soleil. Ce pic de variation de profondeur du corb au crépuscule pourrait être associé au comportement de frai de cette espèce. En effet, au crépuscule, le corb émet des sons associés au comportement de parade

nuptiale, indiquant un pic d'activité reproductive à ce moment particulier de la journée (Ramcharitar et al., 2006; Picciulin et al., 2013).

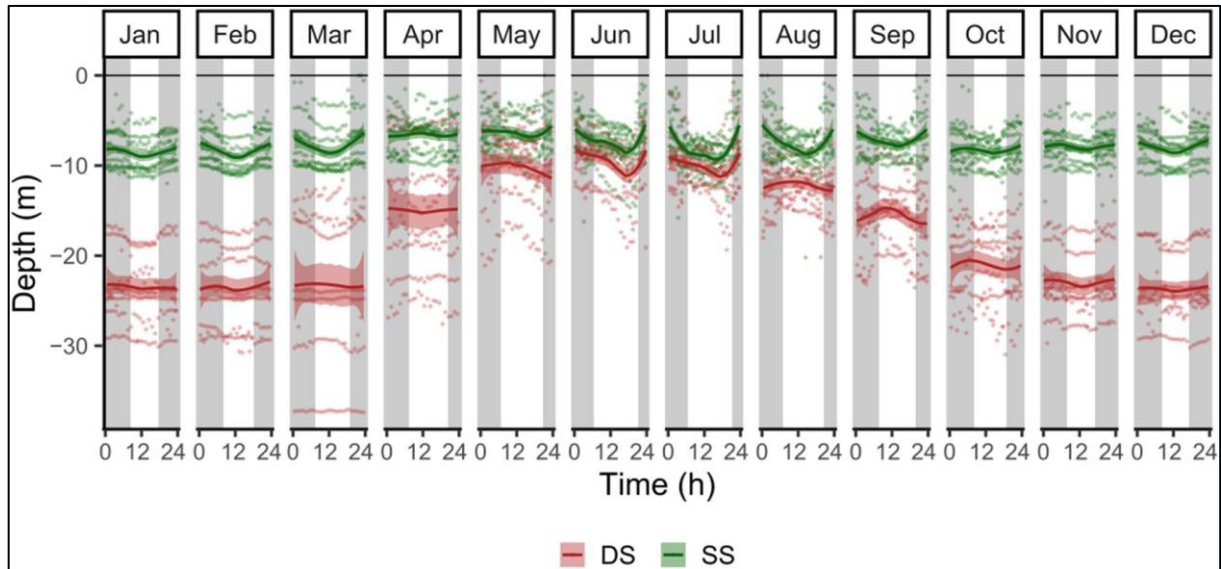


Figure 25 : Modèle de variation des mouvements verticaux quotidiens et saisonniers. Chaque point est la profondeur moyenne horaire de chaque poisson, identifié par groupe (SS peu profond/peu profond, DS profond/peu profond). Les zones blanches et grises représentent respectivement les périodes de jour et de nuit.

Cette étude met en avant l'efficacité de la RNMCB pour la protection de *Sciaena umbra* et pour assurer le rétablissement des populations. Elle a également permis d'identifier où et quand se produisent les périodes vulnérables de son cycle de vie comme la reproduction. Ces informations sont d'une grande importance pour améliorer les mesures de protection de cette espèce et pour atténuer l'impact des activités humaines qui pourraient perturber son comportement pendant ces périodes.

2 – Article 1

Seasonal influence on the bathymetric distribution of an endangered fish within a marine protected area

Article publié par le journal Scientific Reports en 2021 (Annexe A)

A. Brazo^{1,2,3}, R. Marques^{1,2,3,10}, M. Zimmermann^{1,2,3}, E. Aspillaga⁴, B. Hereu⁵, G. Saragoni^{1,2,3},
A. Mercière⁶, R. Crec'Hriou⁷, M. Mercader^{1,2,3,8}, M. Verdoit-Jarraya^{1,2,3}, F. Cadène⁹ &
P. Lenfant^{1,2,3*}

¹Centre de Formation et de Recherche sur les Environnements Méditerranéens, UMR 5110, Université de Perpignan Via Domitia, 66860 Perpignan, France.

²CNRS, UMR 5110, Centre de Formation et de Recherche sur les Environnements Méditerranéens, 66860 Perpignan, France.

³Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Marins – Plateforme Intervention et Expertise en Environnement Marin (CREM-IEEM), impasse du solarium, 66420 Le Barcares, France. ⁴Department of Marine Ecology, Institut Mediterrani d'Estudis Avançats, IMEDEA (CSIC-UIB), C/Miquel Marquès 21, 07190 Esporles, Balearic Islands, Spain.

⁵Department of Evolutionary Biology, Ecology and Environmental Sciences, Institut de Recerca de La Biodiversitat (IRBIO), University of Barcelona (UB), Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona, Spain.

⁶PSL Université - EPHE-UPVD-CNRS, USR 3278 CRIOBE (Papetoai), Perpignan, France.

⁷Station Biologique CNRS-Sorbonne Université - Service Observation, Place Georges Teissier CS90074, 29688 Roscoff, France.

⁸Marine Eco-Evo-Devo Unit, Okinawa Institute of Science and Technology, Onna-son, Okinawa, Japan.

⁹Réserve Naturelle Marine de Cerbère Banyuls, 5 rue Roger David, 66650 Banyuls-sur-Mer, France.

¹⁰German Center for Marine Biodiversity Research (DZMB), Senckenberg am Meer, Martin-Luther-King Platz 3, 20146 Hamburg, Germany.

Key words

Brown meagre, *Sciaena umbra*, acoustic telemetry, animal movements, Marine Protected Area, life cycle

Abstract

The spatio-temporal variability of fish distribution is important to better manage and protect the populations of endangered species. In this sense, the vertical movements of a vulnerable and protected species, *Sciaena umbra*, were assessed in a marine protected area (the Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls, south of France) to study the variability of their bathymetric distribution at different time scales. Twenty adults were marked with acoustic transmitters and acoustically monitored over 2.5 years. This revealed that some individuals remained at shallow waters (< 8 m) all year round, while others presented vertical segregation at deeper waters during the cold months (mean depth of 22.5 ± 0.04 m) and all aggregated in shallow waters during the warm months. The brown meagre was more active during the night, except in June and July when peaks of activity were observed at dusk. These patterns are likely associated with foraging and reproductive behavior during the cold and warm periods, respectively, and likely regulated by water temperature and the depth of the thermocline. Here, we provide valuable information on when and where in the water column critical periods of *S. umbra* life cycle are expected to occur, which should be considered in management and protection plans.

Introduction

The Mediterranean Basin is a biodiversity hotspot with conservation priorities due to its high number of endemic and endangered species, but also due to the anthropogenic pressure that it has suffered for centuries¹. According to IUCN Red List of Threatened Species (<https://www.iucnredlist.org/regions/mediterranean>), over 20% of the studied Mediterranean species are endangered, which stresses the importance of marine protected areas (MPAs) for the conservation of marine biodiversity in this region. MPAs are among the most applied and effective marine conservation strategies². Their main purpose is often the protection of habitats that represent important areas for focal species (usually endangered), such as their residence, nursery, spawning or feeding areas, to ultimately protect the local biodiversity³. However, one of the major challenges in conservation biology is to understand when and where each critical phase of the targeted species life cycle occurs (e.g. feeding activity, spawning behavior, and site fidelity) to facilitate the development of effective management strategies through MPAs.

Critical periods on a species life cycle might be recognized by specific behaviors or movements of individuals within the local population in terms of habitat use in space and time. One of the best examples is the migration of most grouper species to specific spawning areas all around the world⁴⁻⁶. These critical periods are usually synchronized with environmental conditions, as it has been observed for many living organisms such as birds⁷, plankton⁸, and fish⁹. Mechanisms that trigger life cycle events seem to be regulated by complex physiological reactions, like hormone secretion or gene expression¹⁰⁻¹², which are in turn linked to some cyclical and predictable environmental factors (e.g. seasons, semi-lunar and circadian cycles)¹³. These seasonal, circannual and circadian biological rhythms are not only immediate responses to the environmental variations but constitute some anticipation of these events driven by endogenous factors, corresponding to the internal biological clock inscribed in their genes⁷. The anticipation of seasonal and daily changes constitutes one of the foundations for a successful adaptation of the organisms to the environmental conditions of a given geographic site and play a major complementary role in the success of an ecological function. This is the case of the reproduction period of some temperate fish, which is seasonally controlled by neuroendocrine regulation in relation to the photoperiodic cycle¹⁰.

In addition to the consistent seasonal and daily patterns of some environmental factors, the marine organisms are also under the effect of fluctuating factors, such as seawater temperature¹⁴ and salinity¹⁵, which might vary with wind conditions over short periods. Temperature is one of the most important factors influencing all biological activities¹⁶ and, in particular, ectothermic organisms, such as fish, can tolerate a very narrow range of temperature. Thus, these organisms must search areas where the temperature is within their thermal optimum to ensure their best physiological performance during growth, reproduction, foraging activity¹⁷⁻¹⁹ and, more globally, to attain better fitness²⁰. The vertical distribution of temperature in aquatic ecosystems will, therefore, control the distribution of the organisms through the water column, which is particularly important for ectothermic fish²¹.

The brown meagre (*Sciaena umbra*) is very vulnerable to fishing (spearfishing, recreational and commercial), due to its high commercial value, its highly accessible habitats, its gregarious character, and its peace behavior, which make it an easy target²²⁻²⁴. Heavy exploitation caused such a decrease in *S. umbra* populations that the species is currently classified as endangered in the Mediterranean region²⁵⁻²⁷. MPAs have proven to be beneficial to this species, effectively contributing to increase its abundance and biomass within the protected areas^{28,29}. Due to the persistent decrease in the number of individuals and scarcity of brown meagre on the French Mediterranean coasts, a moratorium was approved, which bans the capture of *S. umbra* over the entire French Mediterranean coast until 2023³⁰. However, further improvement in the knowledge of this little known species is required to sustain the persistence of this protection measure³¹. Several studies on the biology of the brown meagre have been made in the Eastern Mediterranean³²⁻³⁴, but key aspects are still unknown, such as their spatial and temporal movement patterns, which are imperative for proper management of the species³⁵. Temperature is recognized as one of the most important factors affecting the maturation of the gonads of the brown meagre, determiningly the efficiency of the species reproduction¹⁸ and exceeding warmer waters might, therefore, influence this success¹⁷. Therefore, considering that this species has high site fidelity³⁶, vertical movements at specific periods of its life-cycle might be expected, as observed for other species (e.g. Furukawa et al. 2014; Aspillaga et al. 2017). Identifying such movements and the potential association with temperature is of high importance, not only to improve the effectiveness of protection

measures but also to understand the potential impact of climate change on the spatial distribution of this species and its reproductive activity.

The development of acoustic telemetry, including small acoustic transmitters, has enabled researchers to conduct studies on fish movements to model the spatial and temporal activity³⁷⁻³⁹, to determine site fidelity^{40,41} and to specify habitat use^{37,42,43}. Acoustic telemetry offers many advantages for monitoring fish movements compared to traditional methods such as mark-recapture or visual observation^{44,45}. Passive tracking techniques that use networks of acoustic receivers allow to continuously monitor the movements of several individuals at high spatial and temporal resolutions and without human interference^{44,45}. Indeed, several studies have successfully used acoustic telemetry to elucidate the movement patterns of fish in MPAs^{39,46-49}, including in the Mediterranean Sea^{37,43,50-52}. However, very few studies have been carried out on the movements of the brown meagre^{36,53} and those were performed on few individuals and over short periods of less than 1 year. Furthermore, acoustic telemetry studies are predominantly focused on their spatial distribution and fish vertical movements are typically ignored. This potentially masks important behavior that might help us understand fish ecology and contribute to their successful protection.

In this study, although we recognize that further spatial investigations should be performed, we focused on the little known bathymetric distribution of endangered species at different time scales and over more than 2 years of survey, in order to better understand when and where in the water column critical periods of the brown meagre life cycle occur. We used acoustic telemetry to uncover seasonal and daily variations of their vertical movements within an MPA and highlight the environmental factors influencing these patterns. The impact of anthropogenic activities on the behavior of this fish was also tested through the influence of the MPA protection level. Here, we provide useful information to managers to find appropriate and more effective protection measures for this endangered species, which might be potentially implemented at national and European scales.

Material and methods

-Study site.

The vertical distribution of the brown meagre (*Sciaena umbra*) was studied within an MPA (the Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls, RNMCB), between June 2016 and December 2018. Created in 1974, this MPA is located in the North-Western Mediterranean Sea (Fig. 1). It covers 6.5 km of coastline and up to 1.5 nautical miles offshore, for a total area of 650 ha⁵⁴. The RNMCB includes two areas with different levels of protection: the Totally Protected Area (TPA), with 65 hectares nearby Cap R.d.ris, where only recreational navigation, surface swimming, and scientific diving are authorized; and the Partially Protected Area (PPA), located in the surrounding zone (585 hectares), where human activities are allowed under regulation (e.g. boat circulation, fishing and diving). This protected area has a great diversity of habitats (e.g. rock and boulder bottoms, coralligenous outcrops, and seagrass meadows), providing a suitable environment for the brown meagre^{31,54}. Indeed, the RNMCB harbors several individuals of this species, with an apparent increasing trend in abundance (from 175 in 2001 to 321 in 2017, Cad.ne, personal communication) and, therefore, it represents an ideal study site to investigate the ecology of the species.

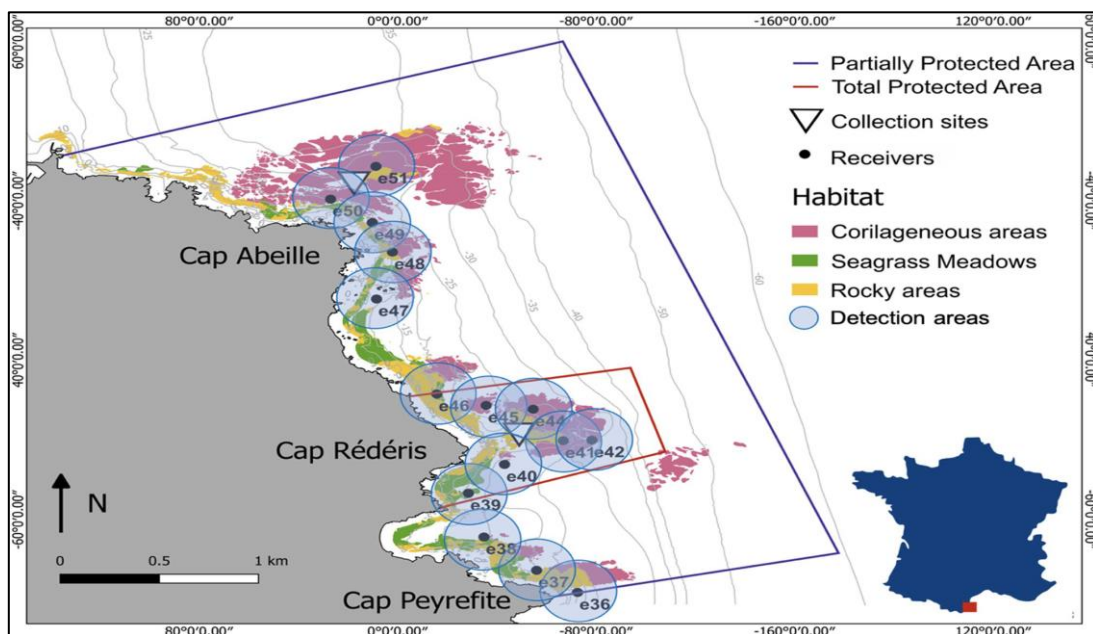


Figure 1. Study area and the acoustic receiver array within the RNMCB (Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls), indicating the areas with different protection levels, the two collection sites (Close to Cap Abeille and Cap R.d.ris), the receivers and their detection range (200 m) and the distribution of the main habitats types. Grey lines are bathymetric contours. The basic cartographic map and bathymetric data were provided by RNMCB.

-Fish sampling, tagging and acoustic telemetry experimental design.

Twenty brown meagres were collected at two different areas of the RNMCB : within the TPA (Cap R.d.ris) and within the PPA (Cap Abeille) (Table 1, Fig. 1). Sampling was performed at three different periods (June–July 2016, October 2016 and June–August 2017), using dip nets (CAPERLAN, diameter 50 cm, mesh 3 mm), during the night and at a maximum depth of 10 m^{50,55}. The individuals were brought slowly to the surface to avoid decompression injuries and stress. Once in the boat, the individuals were transferred to an anesthesia tank of 100 l, filled with in situ seawater and 15 ml of anesthetic solution (70% alcohol and 30% clove oil). Fish were measured, placed inverted, and tagged with V13P-1H acoustic transmitters (VEMCO, Nova Scotia, Canada, dimensions: 45 mm long by 13 mm in diameter). Transmitters were equipped with a pressure sensor and were programmed to emit signals every ca. 2 min. Only individuals over 30 cm total length were tagged in order to respect the welfare of the fish, since the weight of the transmitter should not exceed 2.6% of the fish weight³⁷. The transmitters were placed in the coelomic cavity of the fish after a standard surgical procedure^{55,56}. Tagging was conducted by trained and licensed scientists working under the authority and approval of the certificat d'experimenter sur les animaux vertébrés vivants (experimental live animal certificate) number 66.0801 (Elisabeth Faliex) of the CEFREM, University of Perpignan. The departmental council of the Pyr.n.es Orientales and the scientific council of the Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls have granted us the authorizations to capture, mark and release the brown meagre individuals within this marine protected area. The manipulation of live vertebrate animals was also approved by the Ethic Committee on Animal Experimentation of the University of Barcelona (Comitè d'Ètica d'Experimentació Animal de la Universitat de Barcelona) and accredited by the Government of Catalonia (Generalitat de Catalunya, Departament de Territori i Sostenibilitat, Direcció General de Polítiques Ambientals i Medi Natural), under the licence no 11218, granted to Bernat Hereu. All operations were performed ensuring the minimum stress of the fish and were in compliance with the regulations expressed in the aforementioned licence and the ARRIVE guidelines⁵⁷. The brown meagre is an iteroparous and gonochoristic species, but due to the lack of sexual dimorphism⁵⁸, the sex of the individuals could not be determined. However, all individuals were bigger than the reported size at first maturity (20–30 cm^{34,58}, indicating that they were all mature adults. The individuals were released at the same place

of capture and followed by divers to monitor their swimming behavior and confirm their welfare. A fixed network of 17 submerged acoustic receivers (VR2W, VEMCO, Nova Scotia, Canada) was used to detect and record the movements of the brown meagre individuals within the RNMCB. Nine receivers were placed inside the TPA and the remaining in the PPA. The receivers had a detection range of about 200 m radius, depending on environmental conditions (e.g. turbidity, temperature, current and ambient noise), and they were recovered and changed every 6 months to recharge and recover the data.

Fish ID	Total length (cm)	Capture site	Tagging date	Tracking period (days)	Days detected	Residence index	Total detections	Detection/day
419	33	Cap Abeille	08/06/2016	504	364	0.72	39,904	79
424	37		08/06/2016	379	316	0.83	19,030	50
429	39		08/06/2016	367	229	0.62	12,350	34
3039	56		11/07/2016	482	279	0.58	39,932	83
3031	36		16/06/2017	506	497	0.98	57,262	113
3038	34		16/06/2017	506	492	0.97	43,683	86
3037	35		20/07/2017	365	339	0.93	66,705	183
455	37		21/07/2017	506	504	1	63,186	125
456	38		21/07/2017	21	21	1	2150	102
462	45		22/08/2017	100	59	0.59	2623	26
3032	35		Cap Réderis	04/10/2016	373	371	0.99	105,739
3033	35	04/10/2016		506	488	0.96	169,896	336
3034	33	04/10/2016		360	355	0.99	36,868	10
3035	32	04/10/2016		11	11	1	2415	220
3036	46	21/06/2017		506	505	1	43,946	87
459	36	21/06/2017		506	460	0.91	45,532	90
457	42	03/08/2017		506	506	1	51,455	102
458	47	03/08/2017		506	506	1	164,591	325
460	43	03/08/2017		506	505	1	66,404	131
461	55	03/08/2017		506	506	1	70,416	139

Table 1. Summary of the sampling and acoustic detection information of the studied fish (non-averaged data). Residence index represents the proportion of days that each individual remained within the detection array. Fish ID fish identification number.

-Data analysis.

Acoustic telemetry data were retrieved from the receivers and gathered in a single integrated database by the VUE software (VEMCO, Nova Scotia, Canada). The depth of each fish was then averaged by hour, in order to homogenize the data over time. The residence index was calculated for each individual as the proportion of days at which individuals were detected in relation to the total number of days monitored³⁶. The time of day (day/night) was determined

according to the local sunrise and sunset times based on solar ephemeris calculation methods¹⁹.

Seawater temperature data were provided by the MPA managers recovered from several thermometers placed within the MPA (8 thermometers placed between 5 and 40 m depth in intervals of 5 m). The depth of the thermocline, when present, was calculated using a four-parameter nonlinear regression, fitted to the vertical profile of temperature^{19,59}. Using the output of the model, the temperature was estimated for every 0.1 m depth and the mid-depth of the thermocline was defined as the point at which the first derivative of the model corresponded to the fastest range of temperature change. Thermocline depth was only calculated for the profiles where the total temperature difference between the surface and the deepest measures was higher than 3°C¹⁹.

In order to uncover general patterns of depth segregation among individuals and over time, fish depth was analyzed in a standardized and non-dimensional form (i.e. zero mean and unit variation), calculated with the “scale” function of the base R package. A cluster analysis was performed on the total averaged Z-scores per fish using the “factoextra” R package⁶⁰, to identify distinct groups of fish that presented different overall mean of standardized depth (SS: shallow/shallow and DS: deep/shallow). The standard scores (or Z-scores) were then averaged by month for each fish and two intra-annual periods (warm and cold) were identified based on the data of the DS group: months with at least 3 fish showing positive mean Z-scores were included in the warm period. Differences of mean depth between individuals, groups, and periods were assessed by ANOVA or Kruskal–Wallis tests (when parametric assumptions were not verified).

To detect significant seasonal and nyctemeral variation of fish depth according to their group, as well as the effect of collection site and fish size, a linear mixed-effect model (LMEM) was applied to the log-transformed ($\ln(x + 1)$) fish depth data⁶¹. The fish identification number (ID) was included as a random effect, while collection site, fish size, and interaction of the period, day/night time, and group were included as fixed factors. The collection site was used to test the effect of the MPA protection level, assuming that each individual remained at the same MPA area since the brown meagre is recognized as a sedentary species that lives within a small home range area ($< 1\text{km}^2$ ³⁶). The year was not included in the model because different fish were tagged in different years. To cope with heterogeneity, a variance structure was added to

the model, which assumed heterogeneity of variances per fish (i) but homogeneity within fish over temperature (j). The significant effect of each fixed factor was obtained by likelihood-ratio tests of the full model against the model without the effect in question. The final model was selected according to Akaike information criterion (AIC). Generalized additive mixed models (GAMM) were used to assess the effect of temperature and thermocline depth on fish depth (Depth) since they are more flexible than parametric models and let non-linear patterns appear in the data⁶¹. The model was fitted to the log-transformed fish depth ($\ln(x + 1)$), using the entire data set, to assess the effect of temperature (fixed effect), with one intercept (α) and fish ID as a random effect (a_i) with different variances (σ_i^2), as in Eq. (1).

$$Depth_{ij} = \alpha + a_i + f(Temp_j) + \varepsilon_{ij} \quad \varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_i^2)$$

To assess the effect of thermocline depth (Thermo) on the fish depth, a second generalized additive mixed model was fitted to the log-transformed fish depth ($\ln(x + 1)$), using only data when thermocline was detected. As in the previous model, a random effect (fish ID, a_i) was also included in the model, following Eq. (2).

$$Depth_{ij} = \alpha + a_i + f(Thermo_j) + \varepsilon_{ij} \quad \varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_i^2)$$

The variance of depth per day/night time was used as a proxy of fish activity (Activity), assuming that higher variance reflected bigger ranges of vertical movements, and therefore, higher activity levels¹⁹. A linear mixed model was fitted to the log-transformed variance of fish depth ($\ln(x + 1)$), in order to uncover significant variation of fish activity over time, including the interaction of day/night time and fish group, as well as the collection site and fish size as fixed effects and fish ID as a random effect. The significant effect of each fixed factor was obtained as described above. Effect of temperature (fixed effect) was tested by a generalized additive mixed model (GAMM), following the Eq. (3), fitted to all data of the log-transformed variance ($\ln(x + 1)$), including fish ID as a random effect:

$$Activity_{ij} = \alpha + a_i + f(Temp_j) + \varepsilon_{ij} \quad \varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_i^2)$$

The effect of thermocline depth (Thermo) on fish activity (log-transformed) was also tested by a GAMM (Eq. (4)), using only data when thermocline was detected and including fish ID as a random effect:

$$Activity_{ij} = \alpha + a_i + f(Thermo_j) + \varepsilon_{ij} \quad \varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_i^2)$$

The performance of all models was visually evaluated by the inspection of fitted vs residuals and fitted vs fixed factors values. The models were fitted using the functions “lme” from the R package “nlme”⁶² and “gamm” from the R package “mgcv”⁶³. All data treatment was performed in R software⁶⁴.

Results

Among the 20 fish tagged in this study, three (fish no 456, 462, and 3035) were not included in the analysis, since they disappeared from the study site few days after release (Table 1). The remaining individuals stayed within the detection array and were monitored over long tracking periods (minimum of 359 days). The analyzed fish showed a high residence index (minimum of 58%, Table 1), with 13 out of 17 fish spending more than 90% of the monitoring period within the RNMCB.

The depth of the analyzed fish varied between surface waters to a maximum registered at 41.8 m (Fig. 2). Some fish revealed intra-annual variability in their depth, occupying different layers of the water column at different times of the year.

The intra-annual variability of fish depth appeared to be individual dependent (Fig. 3). This variability allowed us to identify two fish groups (SS: shallow/shallow and DS: deep/shallow) and two periods (warm and cold), based on the total and monthly mean Z-scores of fish depth over time. The SS group included the fish that showed depths above the annual population mean (0 standard score) during all year round. The DS group was composed of the fish that showed a transition from deeper waters during the cold period (September to March) to shallow waters during the warm period (from April to August). The SS group included 47% of the individuals and presented an overall mean depth of 8.02 ± 0.01 and 7.53 ± 0.03 during the cold and warm periods, respectively, while the DS group (53% of the individuals) changed from 22.5 ± 0.04 m during the cold periods to 12 ± 0.05 m during the warm period. The overall mean depth between and among groups and periods were significantly different (two-way ANOVA, p -value < 0.001). During the cold period, a stratification of depth among individuals of the DS group was evident, with a significant difference of monthly mean depth between individuals (Kruskal–Wallis test, p -value < 0.001), with values ranging from 27.2 ± 0.5 m to 37.2 ± 0.03 m (Fig. 4).

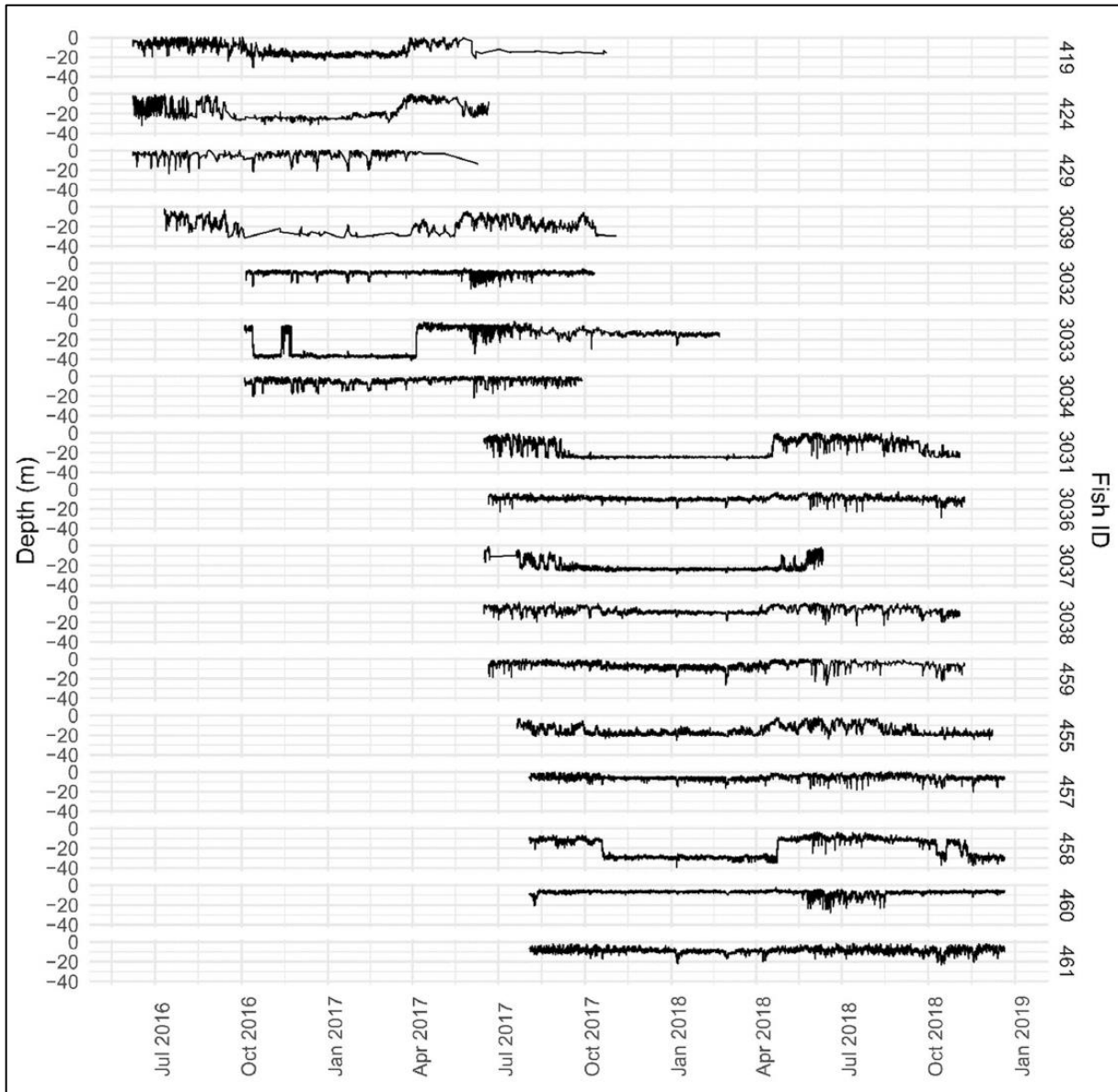


Figure 2. Individual depth during the study period. Mean depth per hour of each fish ID (identification number) over time.

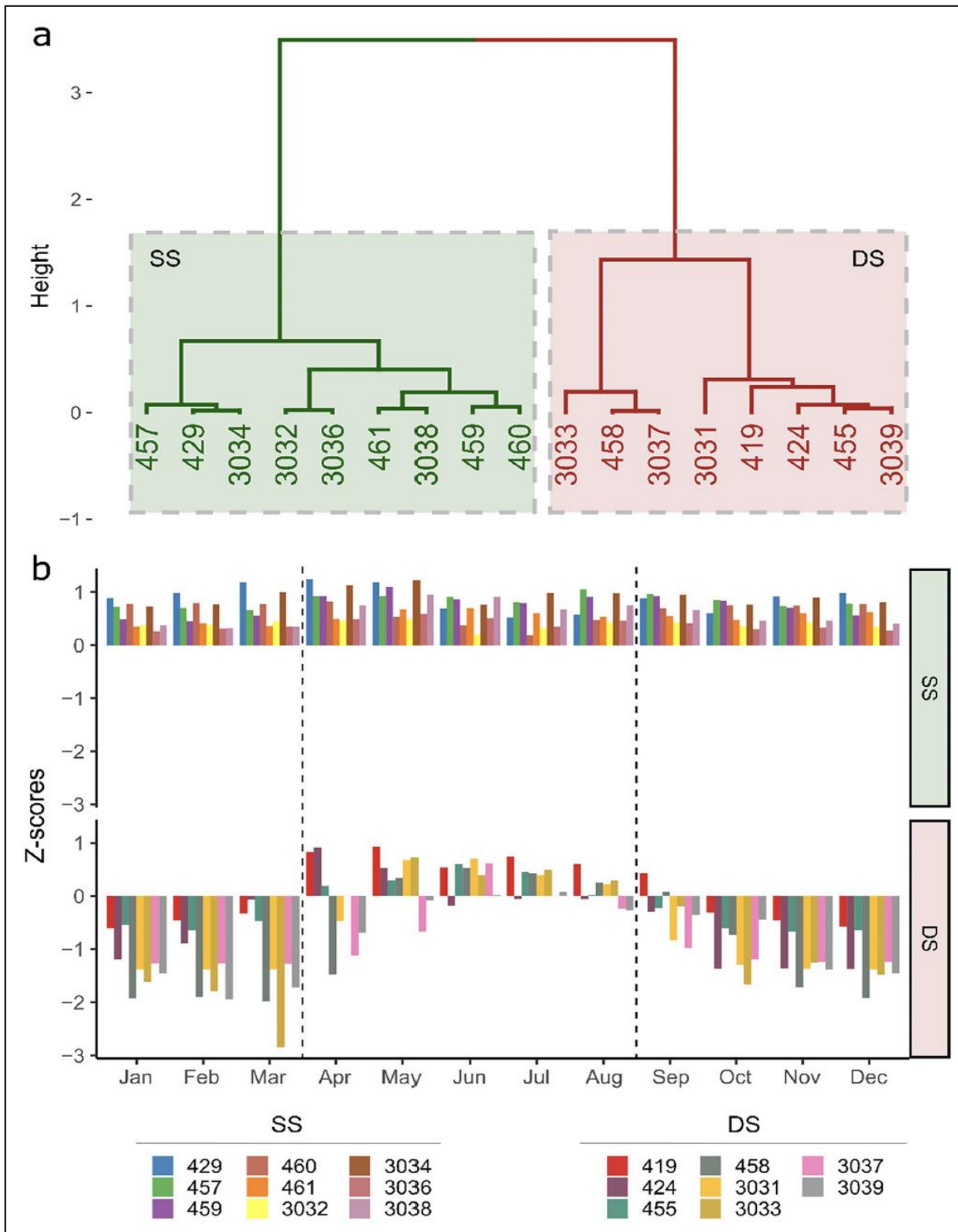


Figure 3. Definition of fish groups and periods. (a) Clustering analysis on the total mean fish depth Z-scores, identifying two fish groups (SS shallow/shallow, DS deep/shallow) and (b) monthly mean of fish depth Z-scores (all years included) to define two periods, delimited by dashed lines (Warm: April to August and Cold: January to March and September to December). Numbers represent the fish identification number.

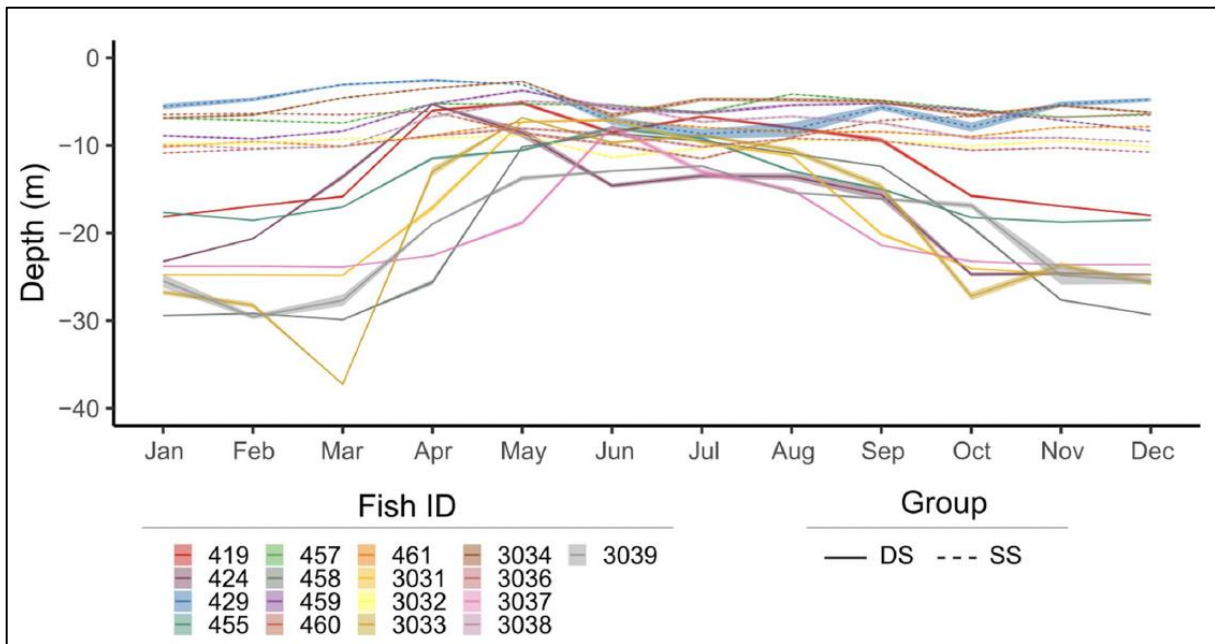


Figure 4. Monthly individual depth. Mean (\bar{x} SE) depth of each fish identified by their identification number (Fish ID) and by group (SS shallow/shallow, DS deep/shallow), over the study period (all years included).

The individuals of *S. umbra* appeared also to vary their depth between day and night with a general pattern of increasing depth during the day (Fig. 5). In June and July, the vertical movement of both groups was evident, remaining at shallow waters during the night and diving into deeper waters especially just before sunset. In August and September, the pattern of vertical movements contrasted between groups, with the SS fish increasing their depth during the day, while the DS fish showed the opposite vertical movements. The results from the linear mixed-effects model (LMEM) confirmed the significant seasonality and daily patterns of depth, which are dependent on the group (expressed by the significant effect of the interaction between group, period and day/ night time, LMEM, $F = 15,362$, $p\text{-value} \leq 0.001$). This temporal variation of fish depth though, was not affected by the collection site or fish size (LMEM, $F = 1.72$, $p\text{-value} = 0.19$ and $F = 1.97$, $p\text{-value} = 0.16$, respectively). The final model (Table 2), confirmed the significant overall higher depth of the DS fish, especially during the cold period, as well as during night time. Differences between day/night time appeared to be dependent on the group but not on the period (LMEM, $p\text{-value} = 0.17$, Table 2), confirming the general utilization of shallower waters during the night over the whole study period.

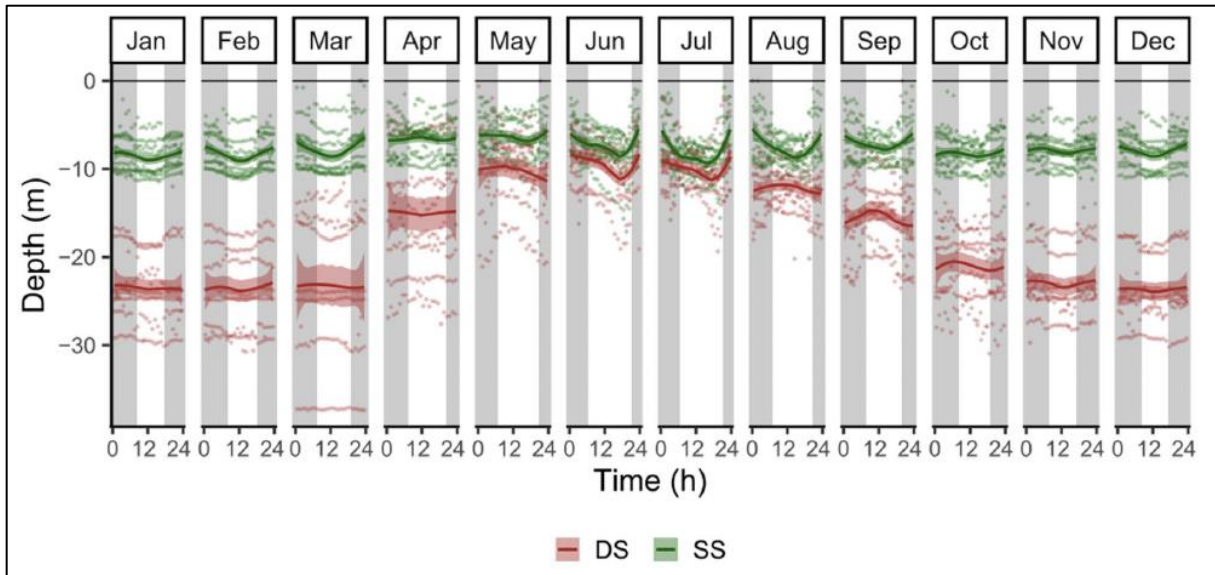


Figure 5. Variation pattern of daily and seasonal vertical movements. Each point is the hourly mean depth of each fish, identified by group (SS shallow/shallow, DS deep/shallow). Lines represent Locally Weighted Least Squares Regression (LOESS) fit model. White and grey areas represent day and night periods, respectively.

	Estimate	Std. error	df	t value	p-value
(Intercept)	3.049	0.080	107,804	38.198	<0.001
Period warm	-0.602	0.005	107,804	-129.581	<0.001
DN night	0.018	0.004	107,804	4.151	<0.001
Group SS	-0.928	0.110	15	-8.460	<0.001
Period warm: DN night	0.010	0.007	107,804	1.368	0.171
Period warm: group SS	0.541	0.006	107,804	96.541	<0.001
DN night: group SS	-0.108	0.005	107,804	-21.418	<0.001
Period warm: DN night: group SS	-0.021	0.008	107,804	-2.551	0.011

Table 2. Results of the linear mixed effects model testing the effect of period (warm and cold), day/night time(DN), and group (SS shallow/shallow, DS deep/shallow) on the fish depth.

The temperature at 15 m depth varied seasonally over the study period (Fig. 6), with higher values (monthly mean > 20 °C) between August and September and minimum values (monthly mean < 12 °C) in February and March. The temporal variability of fish depth appeared to be significantly affected by temperature (GAMM, $F = 1527$, $p\text{-value} < 0.001$), indicating that fish decrease their depths at temperatures between 15 and 20 °C, but return to deeper waters at both colder and warmer temperatures (Fig. 7a). The thermocline was only detected between June and November, with a range between 5.2 and 50 m depth (Fig. 6).

When present, the thermocline positively affected the depth of the fish (GAMM, $F = 1359$, p -value < 0.001), and appeared to limit the maximum depth of the fish, in particular between June and August (Figs. 6, 7b).

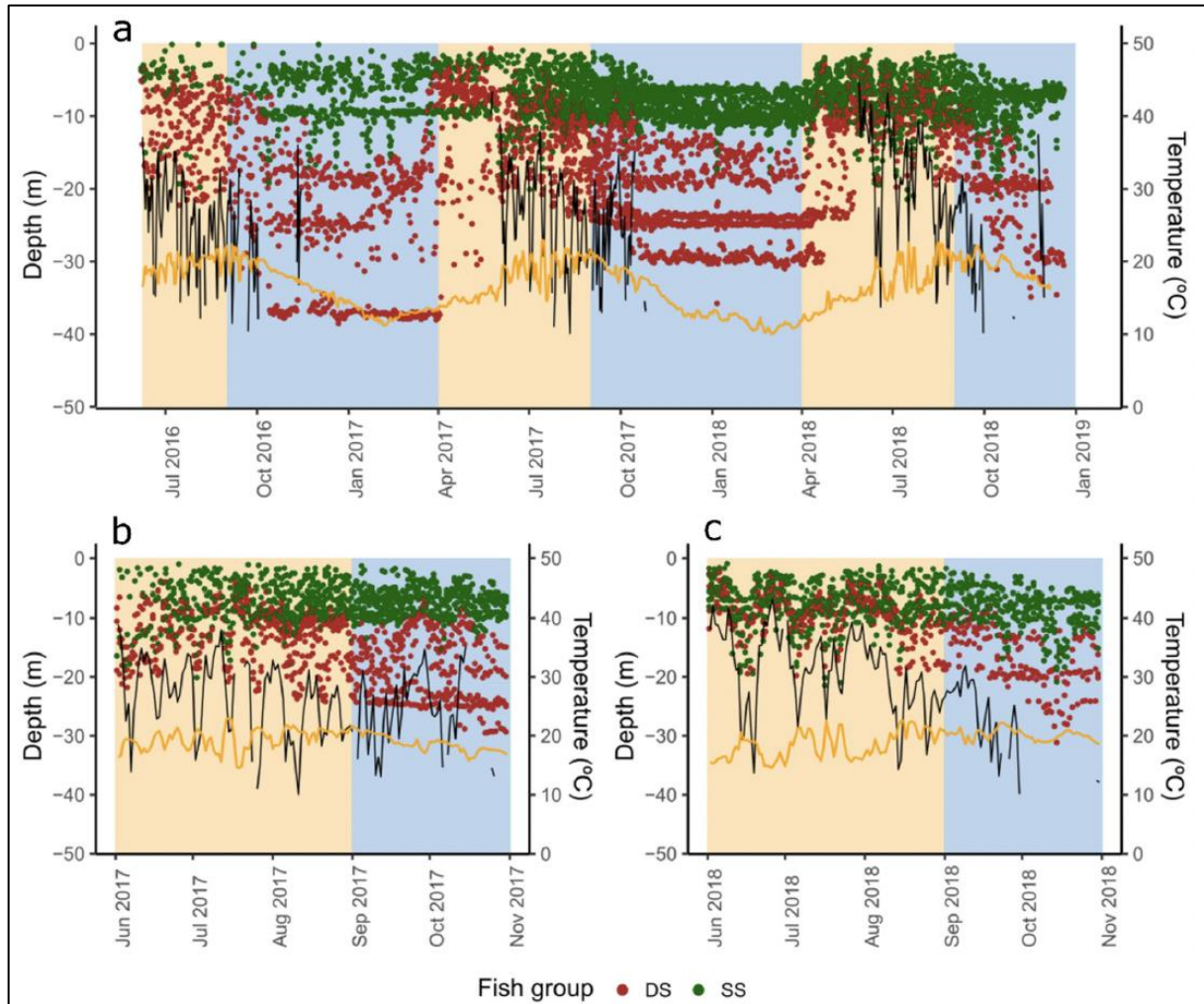


Figure 6. Fish depth over the study period. Points represent the daily mean depth of all fish identified by group (SS shallow/shallow in green, DS deep/shallow in red), over the whole study period (a) and a subset of data when the thermocline is present in 2017 (b) and 2018 (c). Black lines represent thermocline depth and orange lines represent temperature (°C) at 15 m depth. Background colors represent cold and warm periods in blue and light orange, respectively.

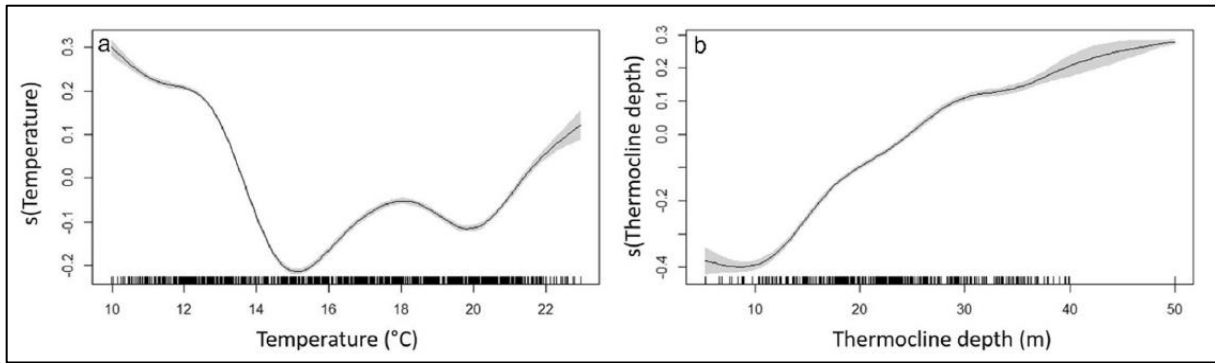


Figure 7. Results of the GAMM models on the fish depth during the study period. Effect of seawater temperature (at 15 m depth) (a) and thermocline depth (b). Lines represent the estimated smoothing curves from each model and shaded areas represent the 95% confidence interval for the mean shape of the effect.

-Fish activity.

The activity of the fish varied over time with conspicuous peaks of night activity during the cold period and of day activity during warm periods (Fig. 8). Differences in activity between day and night times were confirmed by the model (Table 3) and this temporal pattern appeared to be similar for both groups (LMEM, p-value = 0.984). Fish were significantly more active during the warm periods, but this pattern differed between groups, with the DS group showing higher discrepancy between periods than the SS group (Fig. 8, Table 3).

Like for depth, fish activity was not affected either by the collection site or fish size (LMEM, $F = 0.09$, p-value = 0.77 and $\chi^2 = 1.02$, p-value = 0.31, respectively). Fish activity was significantly positively affected by temperature and negatively affected, when present, by the depth of the thermocline (GAMM, t-value = 209.7, p-value < 0.001, t-value = 18.79, p-value < 0.001, respectively, Fig. 9).

	Estimate	Std. error	df	t value	p-value
(Intercept)	0.147	0.016	20	9.040	< 0.001
Period warm	0.255	0.016	13,540	24.349	< 0.001
DN night	0.115	0.009	13,530	12.167	< 0.001
Group SS	0.009	0.022	20	0.414	0.683
Period warm: DN night	-0.090	0.015	13,530	-6.136	< 0.001
Period warm: group SS	-0.105	0.014	13,540	-7.345	< 0.001
DN night: group SS	0.000	0.013	13,530	-0.033	0.974
Period warm: DN night: group SS	-0.032	0.020	13,530	-1.608	0.108

Table 3. Results of the linear mixed effects model testing the effect of period (warm and cold), day/night time (DN), and group (SS shallow/shallow, DS deep/shallow) on the vertical activity of the fish (variance of depth per each day/night time).

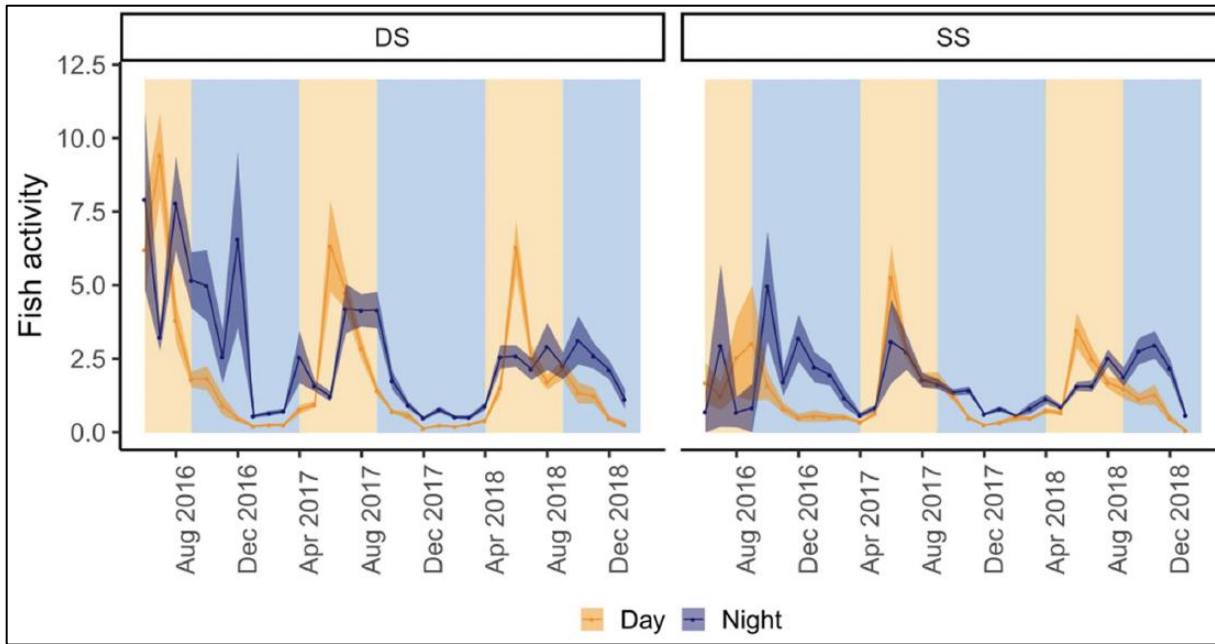


Figure 8. Monthly mean fish activity of each group per day and night, over the study period. SS shallow/shallow, DS deep/shallow. Background colors represent cold and warm periods in blue and light orange, respectively.

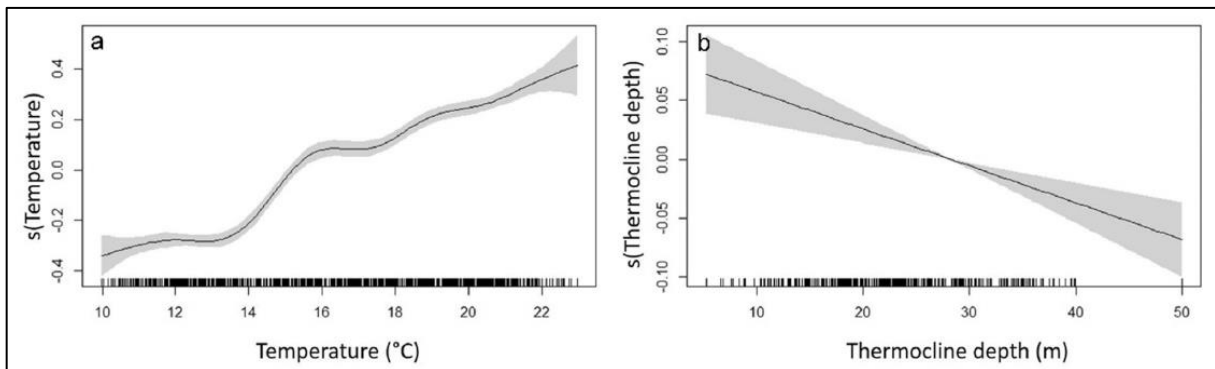


Figure 9. Results of the GAMM models on the fish activity during the study period. Effect of seawater temperature (at 15 m depth) (a) and thermocline depth (b). Lines represent the estimated smoothing curves from each model and shaded areas represent the 95% confidence interval for the mean shape of the effect.

Discussion

The acoustic telemetry system used in this study provided valuable information regarding the behaviour of the brown meagre, *Sciaena umbra*, in one of the oldest MPAs in the Mediterranean Sea (the Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls, RNMCB), increasing our understanding of the ecology of this species. This technique provided detailed information on the fish vertical movements over a long time period, confirming their high site fidelity (most of the individuals remained within the MPA more than 90% of the monitoring time), as

suggested in previous studies³⁶. Furthermore, the results allowed to uncover seasonal and nyctemeral patterns, that show not only individual-based behaviour (foraging and reproductive) but also population-based behaviour (segregation or aggregation of individuals).

-Seasonal variability in depth uses.

The population of brown meagre, at least in our study site, was composed of two main groups of individuals showing different seasonal patterns of depth use: the individuals that live constantly in shallow water (the SS group) and the individuals that shift from deeper waters (up to 50 m depth) during the cold months to shallow waters during the warmer months (the DS group), when all individuals gathered close to the surface.

Individual segregation (or aggregation) might be generally included in two main types: habitat segregation and social segregation⁶⁵. Habitat segregation refers to the use of different physical environments, influenced by trophic factors, habitat type, vulnerability to predation, and abiotic environmental conditions. Social segregation is the tendency for a species to form groups, for instance, by age, sex, and/or size⁶⁵⁻⁶⁷.

During the cold period, our results revealed a stratified distribution of *S. umbra* individuals through different depth ranges, in particular within the DS group. The cold period represents the time when the brown meager shows higher foraging activity³² and, therefore, the observed segregation likely reduces the intra-specific competition for food and space, such as previously suggested for other species⁶⁸. In the warm period, the aggregation of *S. umbra* individuals at shallow waters is likely a reflection of social aggregation, stimulated by their reproductive activity.

In our study, the ecological drivers that explain the separation of the individuals in SS and DS groups, are difficult to unveil and confirm. Size and age may affect the depth distribution of fish, often leading to, for instance, an aggregation of individuals of the same age^{66,67}. However, these factors have probably little effect on the vertical distribution of the brown meagre in our study since all individuals were mature adults and no significant effect of size was shown in our results. The two contrasting patterns could also reflect the effect of human activities on the behaviour of the brown meagre collected at different areas of the MPA. For instance, boat

engine noise has been already shown to significantly affect the behaviour of various fish species, including the brown meagre⁶⁹⁻⁷², with significant effects on fish vertical movements⁶⁹. Here, the effect of human activities was tested by the influence of the MPA protection level, assuming that fish collected within the totally protected area (where all human activities, including boat traffic, are restricted) are under lower anthropogenic pressures than those collected within the partially protected area (where boat traffic is allowed, especially linked to the high level of diving activity during summer period). Our results indicate that this factor did not influence the observed fish segregation pattern, rejecting this hypothesis. Still, since both collection sites were under some level of protection, the significant impact of anthropogenic activities on brown meagre behaviour cannot be excluded in areas outside the MPA. A possible explanation for the two distinctive intra-annual patterns of fish depth observed in our study is sex-dependent depth distribution. This hypothesis could not be confirmed in our study and this type of sexual-dependent contrasting behaviour has never been reported, so far, for *S. umbra*. However, sex-dependent segregation is known for many species of teleosts and elasmobranchs⁶⁵. For instance, the male and female dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) have different dietary preferences, which affect their foraging behaviour and the associated habitat preference⁶⁸. Although this might be possible for *S. umbra*, to our knowledge, sex-dependent diet has never been reported for this species. The speculative sex-dependent depth segregation of the brown meagre could, therefore, be linked to their reproductive behaviour, as reported for other species. For instance, male cod (*Gadus morhua*) dominate the spawning aggregation sites and females migrate in and out of these areas during the reproduction season⁷³. If this was true for the brown meagre, it was possible that males represent the SS group, inhabiting caves and protected shelters²²⁻²⁴, which, in RNMCB, are more common in the shallow rocky areas. During the spawning season, males could be visited by females that would migrate from deeper waters, probably attracted by their spawning calls⁵³. Indeed, our results reveal that the two groups gathered during the typical reproduction season reported for the brown meagre, which is recognized to form breeding aggregations between May and August^{34,53,58,74}. If the hypothesis of sex-dependent group behaviour was true, it is evident that both sexes would have to aggregate for reproduction purposes. Still, although possible, the sex-dependent group behaviour hypothesis would require further confirmation.

The reproduction of the brown meagre occurs during the warmer months which represent the season with better conditions for the survival of offsprings⁵⁸. Our results show a significant effect of temperature on the intra-annual pattern of the vertical distribution of *S. umbra*, which matches with the reported spawning season and highlights the potential role of temperature in controlling the timing and success of their reproduction. In addition, we further uncover the importance of the thermocline, which appeared to control the maximum depth of the brown meagre between June and August. Similar suprathermocline depth selection was also reported for the common dentex, *Dentex dentex*¹⁹, and for the Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*⁷⁵. However, these authors have hypothesized that the effect of the thermocline in the fish thermal niche selection is likely related to their foraging activity, whether by increasing their physiological capacity for predation (the effect of temperature on fish swimming speed¹⁹, or indirectly by increasing food availability⁷⁵. The brown meagre decrease their feeding activity during the reproduction season³⁴ and therefore, we consider that these hypotheses are less likely for this species. We believe that this preference for suprathermocline hot water during the peak of the active reproductive season might be related to a physiological optimization strategy^{76,77}, in this case, to increase reproductive success. The spawning activity of the brown meagre is triggered when temperatures exceed 18°C³⁴, the approximate temperature at which the thermocline occurs in our study site. This suggests that the thermocline might represent the depth limit at which fish have to remain to attain a successful reproduction by increasing, for instance, egg quality⁷⁸ and/or the probability of egg survival^{79,80}. In the light of the expected extension of summer conditions in the Mediterranean Sea⁸¹, it is possible that the reproductive behaviour of this species might be affected by the forecasted climate change. Its potential effects on the reproductive efficiency are still unknown with possible positive or negative consequences on, for instance, sexual aggregation synchronization, gonadal maturation, fish fecundity, egg quality, and survival, which, ultimately controls the population productivity^{17,82}. This stresses the need for further behavioural and physiological studies that can be integrated into ecological models. This would improve our knowledge of the future response of this species to climate change and provide insights for its management and conservation⁸³.

-Nyctemeral variability in depth uses.

At the scale of the 24 h cycle, all individuals used deeper layers of the water column during the day and shallower layers during the night, which is probably linked to their foraging activity. The diet of this species is composed mainly of crustaceans^{34,84,85} but fish prey becomes more important in the diet of adult individuals³⁴. In this study, only *S. umbra* adults were monitored and, therefore, it is possible that the use of shallower waters indicated an active search for pelagic fish prey rather than benthic crustaceans. The nocturnal foraging behaviour might be also perceived in activity results, which indicate an overall higher activity of the fish during the night time, regardless of the group. According to previous studies, the Sciaenidae family and, in particular, the brown meagre, have relatively large otoliths⁸⁶, which has been suggested as an adaptive strategy for acoustic communication and indicates a more active behaviour during the night^{31,70,87}. Our results are in agreement with the aforementioned studies, but they further suggest different day/night activities depending on the time of the year. Here, we show that during the warm period (in particular in June and July), the activity is higher during the day than the night. This is likely the reflection of the conspicuous peak in depth variation of the brown meagre at dusk, which might be associated with the spawning behaviour of this species. At dusk, the brown meagre emit sounds associated with the courtship behaviour, indicating a peak of reproductive activity during this particular time of day^{86,88}. Just before courtship, males of sciaenid family remain calm close to the bottom, emitting sounds. When one female is receptive, both individuals rise towards the surface, where gametes are released⁸⁶, which matches the peak of depth variation observed in our results. This has particular relevance since it suggests that the dusk hours, especially in June and July, are of paramount importance for the reproductive success of the brown meagre and should be considered as periods of high vulnerability, with interest for the protection of the species within the MPA.

Protection and management implications.

The brown meagre is an endangered species and very vulnerable to spearfishing and recreational fishing activities due to their indolent behaviour and accessibility^{23,24}. This is why MPAs and fishing restrictions are critical for their protection, which promotes the recovery of their populations³¹. However, we advocate that further preservation measures are required

during critical moments of their life cycle, such as social spawning aggregations. Our results suggest that the peak of the brown meagre aggregations in the RNMCB occur mainly in shallow waters, during the dusk hours between June and July, presumably associated with their breeding activity. Although this reproductive timing should be confirmed in other MPAs, we believe that this information should be considered when developing mitigation strategies for the protection of *S. umbra*. This study provides new insights into the potential effect of human activities that might indirectly affect the population of the brown meagre. Indeed, not only the direct impact of the fishing activity on their abundance but other pressures, like diving and boat traffic, might reduce the reproductive success of this species and ultimately reduce their abundance. Boat noise is likely to affect the acoustic communication between *S. umbra* individuals^{70,71}, which are of paramount importance during the spawning season^{86,88}. Likewise, diving might lead to a modification of their behaviour, potentially preventing the aggregation of individuals⁸⁹.

This is all the more important for an endangered species in the process of recolonization, as is the case in several marine protected areas in the Mediterranean. Reproductive success is complementary to the protective effect for adult populations. A modeling study shows that protection is all the more effective as the home range of the species is reduced and the size of the reserve is significant⁹⁰.

Although further studies should be performed to quantify the effect of these human activities on the behaviour of the brown meagre, we advocate that diving and boat traffic restrictions should be implemented within MPAs during these critical periods, which would certainly contribute to the protection and recovery of the populations of the brown meagre within and possibly outside MPAs.

Conclusion

Overall, this study uncovers previously unnoticed variability in the bathymetric distribution of brown meagre at different time scales, which are likely associated with their trophic (during cold months) and reproductive (during warm months) activities. Furthermore, we identify where and when vulnerable periods of its life cycle occur, in shallow waters, in particular the dusk hours in June and July, when the spawning activity of the brown meagre appear to be in

its maximum. Such information is of great importance to improve the protection measures for this species and to mitigate the impact of human activities that might disturb their behaviour during these periods. Preliminary results on their spatial distribution confirmed the previously reported high site fidelity³⁶: most of the individuals remained within the MPA more than 90% of the monitoring time, they occupy small home ranges (< 1 km²), and they reside nearby their collection site (Marques et al., unpublished data). However, this study was only focused on the little known bathymetric distribution of the brown meagre and, therefore, further detailed investigations on the horizontal distribution of this species should be performed to uncover finer spatial movements within the RNMCB. Likewise, complementary studies addressing movements of *S. umbra* (and other endangered species) in both dimensions would be of great value to better understand their ecology and assist to define better management actions to protect them and help their future population recovery in other MPAs.

Data availability

The datasets generated and analysed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Acknowledgements

We would like to thank to the Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls for allowing us to carry out this study within the protected areas and for all the field assistance provided during the project. Many thanks to the Union Sportive Arlequins Perpignanais for providing A.B. the conditions to complete this study. This study was funded by the National Rugby League/Provale as well as by the University of Perpignan Via Domitia Foundation through its support program for high level athletes.

Author contributions

A.B., P.L. and B.H. contributed to the study conception and design. Material preparation and data collection were provided by A.B., G.S., P.L., F.C., A.M., R.C. and M.M. Firsts analysis were done by A.M., E.A., A.B. and M.Z. and were finalized by R.M. and M.J. The first draft of the manuscript was written by A.B., R.M., P.L. and A.M. and all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

References

1. Lejeusne, C., Chevaldonn., P., Pergent-Martini, C., Boudouresque, C. F. & Perez, T. Climate change effects on a miniature ocean: The highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. *Trends Ecol. Evol.* 25, 250–260 (2010).
2. Fulton, E. A. et al. Modelling marine protected areas: Insights and hurdles. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 370, 20140278 (2015).
3. Roff, J. & Zacharias, M. *Marine Conservation Ecology* (Earthscan, 2011).
4. Mitcheson, Y. S. D. et al. A global baseline for spawning aggregations of reef fishes. *Conserv. Biol.* 22, 1233–1244 (2008).
5. Salinas-de-León, P., Rastoin, E. & Acuña-Marrero, D. First record of a spawning aggregation for the tropical eastern Pacific endemic grouper *Mycteroperca olfax* in the Galapagos Marine Reserve. *J. Fish Biol.* 87, 179–186 (2015).
6. Bueno, L. S. et al. Evidence for spawning aggregations of the endangered Atlantic goliath grouper *Epinephelus itajara* in southern Brazil. *J. Fish Biol.* 89, 876–889 (2016).
7. Kumar, V. et al. Biological clocks and regulation of seasonal reproduction and migration in birds. *Physiol. Biochem. Zool.* 83, 827–835 (2010).
8. van Haren, H. & Compton, T. J. Diel vertical migration in deep sea plankton is finely tuned to latitudinal and seasonal day length. *PLoS ONE* 8, e64435 (2013).
9. Horký, P. & Slavík, O. Diel and seasonal rhythms of asp *Leuciscus aspius* (L.) in a riverine environment. *Ethol. Ecol. Evol.* 29, 449–459 (2017).
10. Falcon, J., Besseau, L., Sauzet, S. & Boeuf, G. Melatonin effects on the hypothalamo–pituitary axis in fish. *Trends Endocrinol. Metab.* 18, 81–88 (2007).
11. Oliveira, C. et al. Monthly day/night changes and seasonal daily rhythms of sexual steroids in Senegal sole (*Solea senegalensis*) under natural fluctuating or controlled environmental conditions. *Comp. Biochem. Physiol. A: Mol. Integr. Physiol.* 152, 168–175 (2009).
12. Wuitchik, D. M. et al. Seasonal temperature, the lunar cycle and diurnal rhythms interact in a combinatorial manner to modulate genomic responses to the environment in a reef-building coral. *Mol. Ecol.* 28, 3629–3641 (2019).
13. Sanchez-Cardenas, C. et al. Pituitary growth hormone network responses are sexually dimorphic and regulated by gonadal steroids in adulthood. *PNAS* 107, 21878–21883 (2010).
14. Stock, C. A. et al. Seasonal sea surface temperature anomaly prediction for coastal ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 137, 219–236 (2015).
15. Bisagni, J. J. Salinity variability along the eastern continental shelf of Canada and the United States, 1973–2013. *Cont. Shelf Res.* 126, 89–109 (2016).
16. Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M. & West, G. B. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85, 1771–1789 (2004).
17. Dorts, J. et al. Evidence that elevated water temperature affects the reproductive physiology of the European bullhead *Cottus gobio*. *Fish Physiol. Biochem.* 38, 389–399 (2012).

18. Arfuso, F. et al. Water temperature influences growth and gonad differentiation in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L. 1758). *Theriogenology* 88, 145–151 (2017).
19. Aspillaga, E. et al. Thermal stratification drives movement of a coastal apex predator. *Sci. Rep.* 7, 526 (2017).
20. Martin, T. L. & Huey, R. B. Why, “suboptimal” is optimal: Jensen’s inequality and ectotherm thermal preferences. *Am. Nat.* 171, E102–E118 (2008).
21. Freitas, C., Olsen, E. M., Moland, E., Ciannelli, L. & Knutsen, H. Behavioral responses of Atlantic cod to sea temperature changes. *Ecol. Evol.* 5, 2070–2083 (2015).
22. Harmelin, J.-G. & Marinopoulos, J. Recensement de la Population de corbs (*Sciaena umbra*, Linnaeus 1758: Pisces) du Parc National
23. Coll, J., Linde, M., Garcia-Rubies, A., Riera, F. & Grau, A. M. Spear fishing in the Balearic Islands (west central Mediterranean): Species affected and catch evolution during the period 1975–2001. *Fish. Res.* 70, 97–111 (2004).
24. Lloret, J. et al. Spearfishing pressure on fish communities in rocky coastal habitats in a Mediterranean marine protected area. *Fish. Res.* 94, 84–91 (2008).
25. Harmelin, J.-G. Statut du corb (*Sciaena umbra*) en méditerranée. In *Les Espèces Marines à Protéger en Méditerranée* (eds Boudouresque, C. F. et al.) 219–227 (GIS Posidonie Publ., 1991).
26. Mayol, J., Grau, A. M., Riera, F. & Oliver, J. Llista Vermella dels Peixos de les Balears (2000).
27. Chao, L. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T198707A130230194 *Sciaena umbra* (2020). <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T198707A130230194.en>.
28. Forcada, A. et al. Effects of habitat on spillover from marine protected areas to artisanal fisheries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 379, 197–211 (2009).
29. Franco, A. D., Bussotti, S., Navone, A., Panzalis, P. & Guidetti, P. Evaluating effects of total and partial restrictions to fishing on Mediterranean rocky-reef fish assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 387, 275–285 (2009).
30. Le Préfet de la région Provence-Alpes-Côte d’Azur, Préfet de la zone de défense et de sécurité. Sud, Préfet des Bouches-du-Rhône. http://www.dirm.mediterranee.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/ap_corb_med_continentale_20_dec_2018-2.pdf (Accessed 20 December 2018).
31. Harmelin-Vivien, M. et al. Effects of reserve protection level on the vulnerable fish species *Sciaena umbra* and implications for fishing management and policy. *Glob. Ecol. Conserv.* 3, 279–287 (2015).
32. Chakroun-Marzouk, N. & Ktari, M.-H. Le Corb des côtes Tunisiennes, *Sciaena umbra* (Sciaenidae): Cycle Sexuel, Age et Croissance 15 (2003).
33. Derbal, F. & Kara, M. H. Régime Alimentaire du corb *Sciaena umbra* (Sciaenidae) des côtes de l’est Algérien 9 (2007).
34. Engin, S. & Seyhan, K. Age, growth, sexual maturity and food composition of *Sciaena umbra* in the south-eastern Black Sea, Turkey. *J. Appl. Ichthyol.* 25, 96–99 (2009).

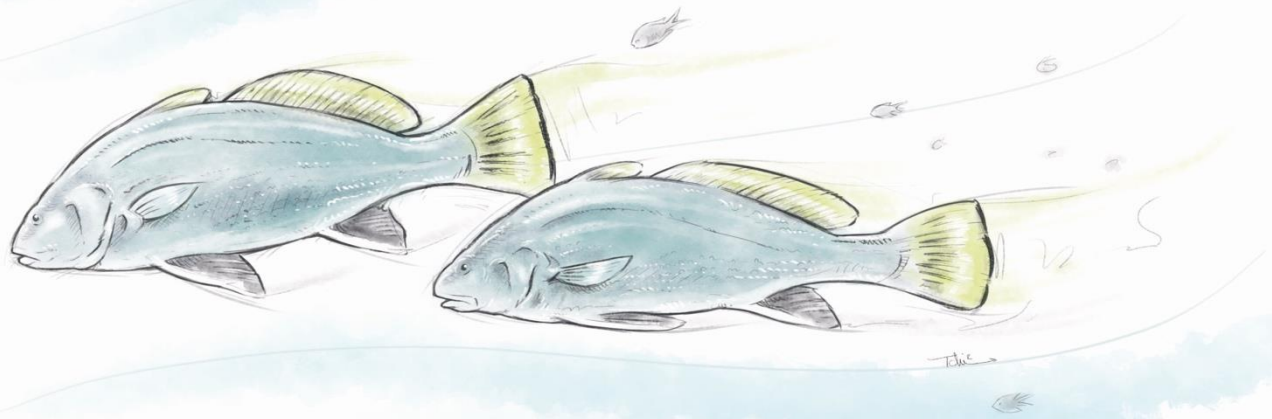
35. Botsford, L. W. et al. Connectivity, sustainability, and yield: Bridging the gap between conventional fisheries management and marine protected areas. *Rev. Fish Biol. Fish.* 19, 69–95 (2009).
36. Al.s, J. & Cabanellas-Reboredo, M. Experimental acoustic telemetry experiment reveals strong site fidelity during the sexual resting period of wild brown meagre, *Sciaena umbra*. *J. Appl. Ichthyol.* 28, 606–611 (2012).
37. Jadot, C., Donnay, A., Acolas, M. L., Cornet, Y. & B.gout Anras, M. L. Activity patterns, home-range size, and habitat utilization of *Sarpa salpa* (Teleostei: Sparidae) in the Mediterranean Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 63, 128–139 (2006).
38. Jorgensen, S. J. et al. Limited movement in blue rockfish *Sebastes mystinus*: Internal structure of home range. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 327, 157–170 (2006).
39. Kerwath, S. E., G.tz, A., Attwood, C. G., Sauer, W. H. H. & Wilke, C. G. Area utilisation and activity patterns of roman *Chrysoblephus laticeps* (Sparidae) in a small marine protected area. *Afr. J. Mar. Sci.* 29, 259–270 (2007).
40. Collins, A. B., Heupel, M. R. & Motta, P. J. Residence and movement patterns of cownose rays *Rhinoptera bonasus* within a southwest Florida estuary. *J. Fish Biol.* 71, 1159–1178 (2007).
41. Abecasis, D. & Erzini, K. Site fidelity and movements of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) in a coastal lagoon (Ria Formosa, Portugal). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 79, 758–763 (2008).
42. Afonso, P. et al. A multi-scale study of red porgy movements and habitat use, and its application to the design of marine reserve networks. In *Tagging and Tracking of Marine Animals with Electronic Devices* (eds Nielsen, J. L. et al.) 423–443 (Springer, 2009).
43. March, D., Palmer, M., Al.s, J., Grau, A. & Cardona, F. Short-term residence, home range size and diel patterns of the painted comber *Serranus scriba* in a temperate marine reserve. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 400, 195–206 (2010).
44. Zeller, D. C. Ultrasonic telemetry: Its application to coral reef fisheries research. *Fish. Bull.* 97, 1058–1065 (1999).
45. Heupel, M. R., Semmens, J. M. & Hobday, A. J. Automated acoustic tracking of aquatic animals: Scales, design and deployment of listening station arrays. *Mar. Freshw. Res.* 57, 1–13 (2006).
46. Lowe, C. G., Topping, D. T., Cartamil, D. P. & Papastamatiou, Y. P. Movement patterns, home range, and habitat utilization of adult kelp bass *Paralabrax clathratus* in a temperate no-take marine reserve. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 256, 205–216 (2003).
47. Kaunda-Arara, B. & Rose, G. A. Homing and site fidelity in the greasy grouper *Epinephelus tauvina* (Serranidae) within a marine protected area in coastal Kenya. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 277, 245–251 (2004).
48. Parsons, D. & Egli, D. Fish movement in a temperate marine reserve: New insights through application of acoustic tracking. *Mar. Technol. Soc. J.* 39, 56–63 (2005).
49. Topping, D. T., Lowe, C. G. & Caselle, J. E. Home range and habitat utilization of adult California sheephead, *Semicossyphus pulcher* (Labridae), in a temperate no-take marine reserve. *Mar. Biol.* 147, 301–311 (2005).

50. Pastor, J. et al. Acoustic telemetry survey of the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) in the Marine Reserve of Cerbère-Banyuls: Informations on the territoriality of this emblematic species. *C.R. Biol.* 332, 732–740 (2009).
51. D’Anna, G., Giacalone, V. M., Pipitone, C. & Badalamenti, F. Movement pattern of white seabream, *Diplodus sargus* (L., 1758) (Osteichthyes, Sparidae) acoustically tracked in an artificial reef area. *Ital. J. Zool.* 78, 255–263 (2011).
52. La Mesa, G., Consalvo, I., Annunziatellis, A. & Canese, S. Movement patterns of the parrotfish *Sparisoma cretense* in a Mediterranean marine protected area. *Mar. Environ. Res.* 82, 59–68 (2012).
53. Picciulin, M. et al. Passive acoustic monitoring of *Sciaena umbra* on rocky habitats in the Venetian littoral zone. *Fish. Res.* 145, 76–81 (2013).
54. Lenfant, P., Louisy, P. & Licari, M.-L. Recensement des Mérus bruns (*Epinephelus marginatus*) de la Réserve Naturelle de Cerbère- Banyuls (France, Méditerranée) Effectué en Septembre 2001, après 17 Années de Protection 10 (2003).
55. Koeck, B., Gudfin, A., Romans, P., Loubet, J. & Lenfant, P. Effects of intracoelomic tagging procedure on white seabream (*Diplodus sargus*) behavior and survival. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 440, 1–7 (2013).
56. Garcia, J., Mourier, J. & Lenfant, P. Spatial behavior of two coral reef fishes within a Caribbean marine protected area. *Mar. Environ. Res.* 109, 41–51 (2015).
57. Percie du Sert, N. et al. The ARRIVE guidelines 2.0: Updated guidelines for reporting animal research. *PLoS Biol.* 18(7), e3000410. [https:// doi. org/ 10. 1371/ journ al. pbio. 30004 10](https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000410) (2020).
58. Grau, A., Linde, M. & Grau, A. M. Reproductive biology of the vulnerable species *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 (Pisces: Sciaenidae). *Sci. Mar.* 73, 67–81 (2009).
59. McKinzie, M. K., Jarvis, E. T. & Lowe, C. G. Fine-scale horizontal and vertical movement of barred sand bass, *Paralabrax nebulifer*, during spawning and non-spawning seasons. *Fish. Res.* 150, 66–75 (2014).
60. Kassambara, A. & Mundt, F. *factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses* (2017).
61. Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A. & Smith, G. M. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R* (Springer, 2009).
62. Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & R Core Team. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models* (2018).
63. Wood, S. N. *Generalized Additive Models: An Introduction with R* 2nd edn. (Chapman and Hall/CRC, 2017).
64. R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. (R Foundation for Statistical Computing, 2018).
65. Wearmouth, V. J. & Sims, D. W. Chapter 2 sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals: Behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. *Adv. Mar. Biol.* 54, 107–170 (2008). de Port-Cros (Méditerranée, France) par Inventaires Visuels 265–275 (1993).

66. Haraldstad, .. & Jonsson, B. Age and sex segregation in habitat utilization by brown trout in a Norwegian Lake. *Trans. Am. Fish. Soc.* 112, 27–37 (1983).
67. L'Ab.e-Lund, J. H., Langeland, A., Jonsson, B. & Ugedal, O. Spatial segregation by age and size in Arctic Charr: A trade-off between feeding possibility and risk of predation. *J. Anim. Ecol.* 62, 160–168 (1993).
68. Oxenford, H. A. & Hunte, W. Feeding habits of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Caribbean. *Sci. Mar.* 63, 303–315 (1999).
69. Sar., G. et al. Effect of boat noise on the behaviour of bluefin tuna *Thunnus thynnus* in the Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 331, 243–253 (2007).
70. Codarin, A., Wysocki, L. E., Ladich, F. & Picciulin, M. Effects of ambient and boat noise on hearing and communication in three fish species living in a marine protected area (Miramare, Italy). *Mar. Pollut. Bull.* 58, 1880–1887 (2009).
71. Picciulin, M., Sebastianutto, L., Codarin, A., Calcagno, G. & Ferrero, E. A. Brown meagre vocalization rate increases during repetitive boat noise exposures: A possible case of vocal compensation. *J. Acoust. Soc. Am.* 132, 3118–3124 (2012).
72. McCormick, M. I., Allan, B. J. M., Harding, H. & Simpson, S. D. Boat noise impacts risk assessment in a coral reef fish but effects depend on engine type. *Sci. Rep.* 8, 3847 (2018).
73. Robichaud, D. & Rose, G. A. Sex differences in cod residency on a spawning ground. *Fish. Res.* 60, 33–43 (2003).
74. Fiorentino, F. et al. On a spawning aggregation of the brown meagre *Sciaena umbra* L. 1758 (*Sciaenidae*, *Osteichthyes*) in the Maltese waters (Sicilian Channel—Central Mediterranean). *Rapp. Commun. Int. Mer Médit.* 36, 266 (2001).
75. Furukawa, S. et al. Vertical movements of Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) and dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) relative to the thermocline in the northern East China Sea. *Fish. Res.* 149, 86–91 (2014).
76. Claireaux, G., Webber, D., Kerr, S. & Boutilier, R. Physiology and behaviour of free-swimming Atlantic cod (*Gadus morhua*) facing fluctuating temperature conditions. *J. Exp. Biol.* 198, 49–60 (1995).
77. Armstrong, J. B. et al. Diel horizontal migration in streams: Juvenile fish exploit spatial heterogeneity in thermal and trophic resources. *Ecology* 94, 2066–2075 (2013).
78. Bobe, J. & Labb., C. Egg and sperm quality in fish. *Gen. Comp. Endocrinol.* 165, 535–548 (2010).
79. Pepin, P. Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48, 503–518 (1991).
80. Guevara-Fletcher, C., Alvarez, P., Sanchez, J. & Iglesias, J. Effect of temperature on the development and mortality of European hake (*Merluccius merluccius* L.) eggs from southern stock under laboratory conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 476, 50–57 (2016).
81. Dubrovský, M. et al. Multi-GCM projections of future drought and climate variability indicators for the Mediterranean region. *Reg. Environ Change* 14, 1907–1919 (2014).
82. Pankhurst, N. W. & Munday, P. L. Effects of climate change on fish reproduction and early life history stages. *Mar. Freshw. Res.* 62, 1015–1026 (2011).

83. McKenzie, D. J. et al. Conservation physiology of marine fishes: State of the art and prospects for policy. *Conserv. Physiol.* 4, 046 (2016).
84. Fabi, G., Panfili, M. & Spagnolo, A. Note on feeding of *Sciaena umbra* L. (Asteichthyes:Sciaenidae) in the central Adriatic Sea. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* 35, 426 (1998).
85. Fabi, G., Manoukian, S. & Spagnolo, A. Feeding behavior of three common fishes at an artificial reef in the northern Adriatic Sea. *Bull. Mar. Sci.* 78, 39–56 (2006).
86. Ramcharitar, J., Gannon, D. P. & Popper, A. N. Bioacoustics of fishes of the family Sciaenidae (croakers and drums). *Trans. Am. Fish. Soc.* 135, 1409–1431 (2006).
87. Mesa, M. L., Colella, S., Giannetti, G. & Arneri, E. Age and growth of brown meagre *Sciaena umbra* (Sciaenidae) in the Adriatic Sea. *Aquat. Living Resour.* 21, 153–161 (2008).
88. Picciulin, M. et al. Diagnostics of nocturnal calls of *Sciaena umbra* (L., fam. Sciaenidae) in a nearshore Mediterranean marine reserve. *Bioacoustics* 22, 109–120 (2013).
89. Schmidt, M. B. & Gassner, H. Influence of scuba divers on the avoidance reaction of a dense vendace (*Coregonus albula* L.) population monitored by hydroacoustics. *Fish. Res.* 82, 131–139 (2006).
90. Moffitt, E. A., Botsford, L. W., Kaplan, D. M. & O'Farrell, M. R. Marine reserve networks for species that move within a home range. *Ecol. Appl.* 19, 1835–1847 (2009).

Chapitre IV :
Distribution spatiale et cycle de
vie



1 - Résumé Article 2

Face aux pressions anthropiques qui menacent de plus en plus la biodiversité (Coll et al., 2010), les aires marines protégées sont devenues un outil de gestion essentiel pour la conservation. Les AMP sont des zones où les activités sont réglementées, souvent sous plusieurs niveaux de protection. Elles sont reconnues comme abritant une plus grande abondance, biomasse et diversité d'espèces (Di Franco et al., 2016; Di Lorenzo et al., 2020; Halpern et al., 2009) et participent aussi à l'amélioration des biomasses dans les zones adjacentes non protégées (Grüss et al., 2011; Stobart et al., 2009) grâce au processus de débordement et d'entraînement. Les bénéfices entre niveaux de protection (zone de protection renforcée, zone de protection partielle et zone adjacentes non protégées) sont conditionnés par la mobilité des poissons qui va directement influencer l'exportation d'individus vers de nouvelles zones moins ou peu peuplées. C'est pourquoi une compréhension des mouvements spatiaux et temporels des espèces au sein des AMP est nécessaire, en particulier pour celles menacées ou vulnérables comme *Sciaena umbra* (Bizsel et al, 2011; Harmelin-Vivien et al, 2015). Pourtant, les connaissances sur l'activité spatiale de cette espèce sont peu connues bien que nécessaires pour soutenir et améliorer les stratégies de gestion pour leur protection.

Dans cette partie, les mouvements spatiaux et temporels de *Sciaena umbra* ont été suivis dans une aire marine protégée (la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls, sud de la France) pour comprendre les schémas de déplacement spatiaux saisonniers, leur fidélité à l'AMP et pour mieux comprendre quand et où se produisent les périodes critiques de leur cycle de vie. Pour cela, vingt individus (adultes) ont été suivis acoustiquement (V13P-1H (VEMCO, Nouvelle-Écosse, Canada)) pendant près de 2 ans grâce à la mise en place d'un réseau de 15 récepteurs acoustiques (figure 26).

Nos résultats suggèrent que la RNMCB est suffisamment grande pour protéger la population locale de *S. umbra*. Le corb est décrit ici comme sédentaire avec une fidélité au site importante qui présente un indice de résidence élevé (0,58 à 1,00) dans la RNMCB, comme signalé ailleurs (Harmelin-Vivien et al, 2015; Alós and Cabanellas-Reboredo 2012). Dans la RNMCB, le

domaine vital estimé de *S. umbra* était inférieur à 1 km² (0,31 à 0,82 km²), ce qui est suffisamment petit pour être entièrement inclus dans les limites de cette AMP (figure 27).

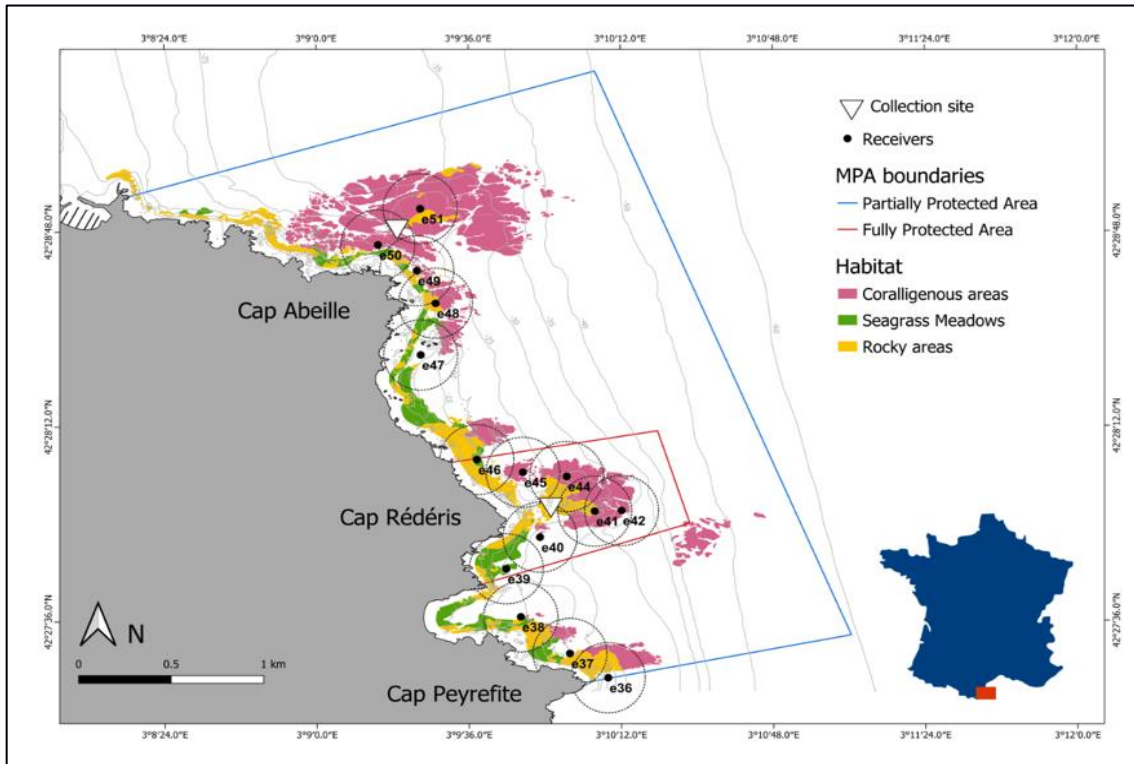


Figure 26: Zone d'étude et réseau de récepteurs acoustiques au sein de la RNM CB (Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls), indiquant les niveaux de protection, les deux sites de collecte, les récepteurs, leur portée de détection (200 m), la bathymétrie et la répartition des principaux habitats.

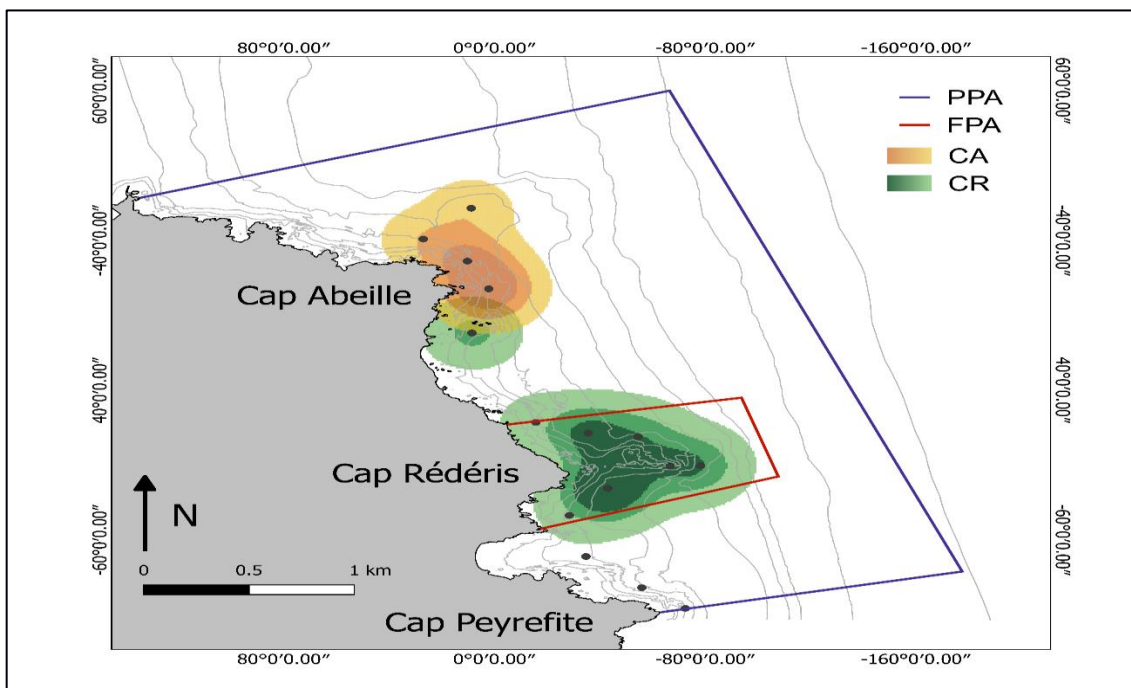


Figure 27: Estimations moyennes de la distribution d'utilisation spatiale des individus de *S. umbra* à la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls, pour chaque site de capture: en jaune, les individus capturés dans la PPA

(CA : Cap Abeille) et en vert, les individus capturés dans la FPA (CR : Cap Rédérés). Pour chaque site de capture, différents dégradés de couleurs représentent, de l'intérieur vers l'extérieur, les zones couvrant 50% (zone centrale), 75% et 95% (domaine vital) du volume UD.

Le domaine vital fluctue selon les saisons avec un pic en juin qui pourrait correspondre à leur activité de reproduction (Grau et al., 2009). Durant les mois de juin et juillet, le chevauchement spatial est important sur certains sites. Ces agrégations sont la preuve de l'existence de rassemblements de frais de *Sciaena umbra* notamment dans la ZPR (figure 28).

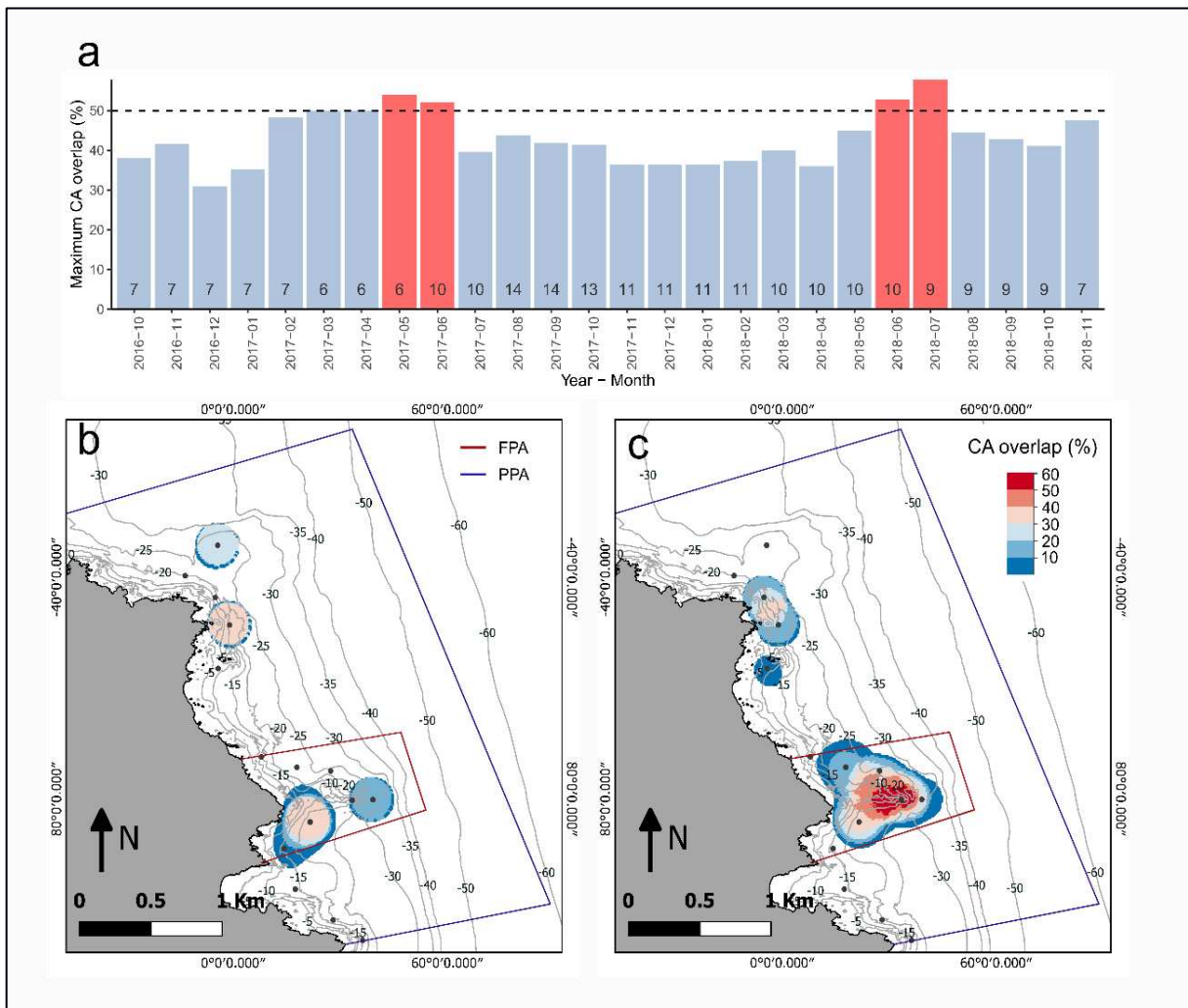


Figure 28 : Chevauchement des zones centrales individuelles d'utilisation d'habitat (chevauchement CA) de *S. umbra*. a), les barres représentent le pourcentage maximal de chevauchement enregistré, en tout point du réseau du récepteur. Les barres rouges représentent les mois avec un chevauchement CA supérieur à 50 %. Les nombres dans les barres sont les nombres d'individus suivis simultanément au cours de ce mois particulier. Seuls les mois complets avec au moins 35 % (6 sur 17) d'individus suivis simultanément ont été pris en compte. En b) et c), deux exemples sont présentés avec des niveaux minimum et maximum de chevauchement des CA (décembre 2016 et juillet 2018, respectivement). FPA : Zone entièrement protégée. ZPP : Zone Partiellement Protégée.

Les résultats des déplacements journaliers sont surprenants dans la mesure où les plus grandes distances quotidiennes sont effectuées par les individus à faible HR durant les mois les plus froids (grâce à des déplacements plus courts mais plus fréquents). L'explication possible de ces résultats est probablement associée à leur activité de recherche de nourriture. Plusieurs études ont rapporté une augmentation de la voracité et de l'activité de prédation du corb pendant la saison hivernale (Chakroun-Marzouk and Ktari, 2003; Derbal and Kara, 2007; Fabi et al., 2006). La variabilité temporelle observée est donc probablement liée au comportement de reproduction pendant les mois les plus chauds et de recherche de nourriture durant les mois froids.

Nos résultats montrent que la RNMCB, bien que petite, est suffisamment grande pour assurer une protection efficace du domaine vital de *S. umbra* et de ses principales zones de rassemblement de frais. Cependant, la protection de l'espèce au sein des AMP peut aider, mais ne garantit pas le rétablissement des populations à des échelles temporelles et spatiales plus importantes. Par conséquent, le renforcement et la pérennisation des mesures de protection sont essentiels pour assurer le rétablissement de la population à l'intérieur et à l'extérieur des AMP. En ce sens, deux mesures pourraient largement favoriser la conservation et le rythme de rétablissement des populations de *Sciaena umbra* : l'expansion de la RNMCB et la pérennisation du moratoire français. En effet, nos résultats montrent que, bien que restreintes, de courtes migrations saisonnières vers les zones de frai et des excursions de longue distance au-delà des frontières RNMCB de *Sciaena umbra* se produisent et peuvent être plus fréquentes qu'on ne le pensait auparavant. Ces mouvements sont essentiels pour le rétablissement des populations de *S. umbra* à une plus grande échelle spatiale et pour maintenir la connectivité entre les populations méditerranéennes.

2 – Article 2

Movements and spatial distribution of an endangered fish (*Sciaena umbra*) within a Marine Protected Area

Article soumis au journal Scientific Reports

Marques R.^{1,2,3,4}, Brazo A.^{1,2,3}, Aspillaga E.⁵, Zimmermann M.^{1,2,3}, Hereu B.⁶, Saragoni G.^{1,2,3}, Mercière A.⁷, Crec’hriou R.⁸, Mercader M.⁹, Verdoit-Jarraya M.^{1,2,3}, Cadène F.¹⁰, Lenfant P.*^{1,2,3}

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 Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Marins – Plateforme Intervention et Expertise en Environnement Marin (CREM-IEEM), impasse du solarium, 66420 Le Barcares

⁴ German Center for Marine Biodiversity Research (DZMB), Senckenberg am Meer, Martin-Luther-King Platz 3, D-20146 Hamburg, Germany

⁵ Institut Mediterrani d’Estudis Avançats, IMEDEA (CSIC-UIB), C/Miquel Marquès 21, 07190, Esporles, Balearic Islands, Spain

⁶ Department of Evolutionary Biology, Ecology and Environmental Sciences, Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBIO), University of Barcelona (UB), Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona, Spain

⁷ PSL Université - EPHE-UPVD-CNRS, USR 3278 CRIOBE (Papetoai)

⁸ Station Biologique CNRS-Sorbonne Université - Service Observation, Place Georges Teissier CS90074, F-29688 ROSCOFF, FRANCE

⁹ Marine Eco-Evo-Devo Unit, Okinawa Institute of Science and Technology, Onna-son, Okinawa, Japan

¹⁰ Réserve Naturelle Marine de Cerbère Banyuls, 5 rue Roger David, F-66650 Banyuls-sur-Mer

Key words:

Brown meagre, Sciaenidae, Passive acoustic telemetry, Site fidelity, Home range, Spillover

Abstract

The brown meagre (*Sciaena umbra*) is an endangered and commercially important species, which requires specific protection measures to ensure the conservation of its populations. These measures need to be informed by high-quality scientific knowledge on their space use patterns. Here, we used acoustic telemetry to assess seasonal movement patterns and habitat use of this species within a marine protected area (MPA). Our results suggested that *S. umbra* is a highly sedentary species (home range < 1.0 km²) and, therefore, the MPA is extensive enough to protect the local population. Their population was discretely distributed in two main areas within the MPA, which was likely a result of habitat segregation associated with density-dependent movements. The temporal variability of their movements further uncovered when and where spawning occurs (mainly, but probably not only, in the fully protected area in June) and indicated that *spillover* of this species is limited but still possible. Overall, we highlight the importance of MPAs in the recovery of this species, we advocate the need to perpetuate the current national fishing bans and extend it to other countries in the Mediterranean region, and we emphasize that considering the fine-scale movements of *S. umbra* in future management actions is key to achieving a successful recovery of their populations.

Introduction

The Mediterranean Sea is a well-recognized biodiversity hotspot, but is also under several anthropogenic pressures which threaten its marine biodiversity¹. Habitat loss, degradation and pollution, overexploitation of marine resources, invasion of species and climate change are considered the most important menaces¹. In this context, Marine Protected Areas (MPAs) have become key management strategies to protect marine habitats and biodiversity². Indeed, to successfully attain biodiversity conservation at a global level, the International Union for Conservation of Nature (IUCN) proposed to protect 30% of the world's marine areas by 2030³. This supports the creation of new MPAs or increasing the size of currently existing ones if they are proven to provide effective protection against biodiversity loss and directly or indirectly support ecosystem services². MPAs are widely recognized as important tools for fisheries management and the tourism-based blue economy, where higher abundance, biomass and diversity of marine organisms attract divers and support the local recreational and commercial small fisheries⁴⁻⁶.

MPAs are areas where anthropogenic activities are highly regulated, frequently under multiple protection levels in order to balance conservation and exploitation interests⁵. This often includes fully protected areas (FPAs, or no-take zones), where marine harvesting is not allowed, and partially protected areas (PPAs) where some activities (including fishing) are permitted under specific regulation. One of the main benefits of MPAs is the enhancement of exploitable biomass of fish in adjacent non-protected areas^{4,7,8}. The high biomass and abundance of fishes within FPAs subsidize PPAs and non-protected areas with fish adults and early stages (e.g. eggs, larvae and juveniles), in a process known as "spillover"⁹. However, the spillover effect largely depends on MPAs characteristics (size, shape, location, age, levels of protection, habitat, etc.)⁵. A stronger spillover effect is expected in older and larger MPAs with multiple protection zones (i.e. FPA surrounded by a PPA)^{5,10} due to an increase in the reproductive capacity of adult fish populations within FPAs, which will later provide fish biomass to the surrounding areas^{11,12}. The protection of larger fish individuals within a FPA will further endorse the spillover since they exhibit disproportionately higher reproductive output than the smaller fish outside MPAs¹². The spillover also depends on the fish species, since it is conditioned by their mobility, intra-specific behavior and habitat preference. This will influence their direct biomass export from the MPA, but also their reproductive efficiency

and the ultimate dissemination of young fish stages ^{5,7,10,13}. Therefore, to protect biodiversity and increase the spillover effect of an MPA, a full understanding of species specific spatial and temporal movements within the protected areas is required. This is particularly important for endangered species.

The brown meagre (*Sciaena umbra*) is a threatened species with high commercial value, currently classified as vulnerable in the Mediterranean region ^{14,15}. Heavy exploitation of this species has caused a drastic reductions of their populations and MPAs are now considered the most effective management tools to help in their recovery ¹⁵. Efforts have been made to protect *S. umbra* populations , particularly in France, where a moratorium ban fishing this species over the entire national Mediterranean coast until 2023 (Regional order R93-2018-12-20-002, 20 December 2018). However, its highly accessible habitats, its gregarious character, and its peaceful behavior, make it an easy and still vulnerable target for artisanal and recreational fisheries ¹⁵⁻¹⁷, further underlining the role of MPAs in the recovery of *S. umbra* abundance and biomass within and outside of the protected areas ^{7,18}. Yet, knowledge on the spatial activity of this species is still required to sustain and improve management strategies. For example, a recent study on the vertical movements of *S.umbra* in an MPA ¹⁹ revealed that this species presents a seasonal pattern of bathymetric distribution: part of the population inhabits shallow waters all year round, while the remaining individuals migrate from deeper waters during the cold months to shallow waters in warmer months, where the whole population aggregate. This spatio-temporal variability was suggested to be associated with the reproductive and foraging activities in warm and cold periods, respectively. However, very little is still known regarding the temporal variability of their horizontal habitat utilization in MPAs. Resolving these movements provides critical information on whether the protected areas are large enough to encompass their home range and spawning locations, and if MPAs have proper conditions for an effective reproductive activity of the species ²⁰. This ecological knowledge would increase our understanding on the efficiency of the marine reserves and could guide further protection measures to boost the recovery of *S. umbra* populations ²¹.

Passive acoustic telemetry has been increasingly used by researchers to study fish movements by limiting human interference ^{22,23}. This technique uses networks of acoustic receivers and small acoustic transmitters implanted in fish, which continuously monitor their movements at high spatial and temporal resolutions, to determinine key behavioral aspects such as the

spatial and temporal mobility^{24–26}, site fidelity^{27,28} and habitat use^{24,29,30}. Several studies have successfully used passive acoustic telemetry to elucidate the movement patterns of fish in MPAs^{26,31–33}, including in the Mediterranean Sea^{24,30,34–36}. However, very few studies have been carried out on the horizontal movements of the brown meagre^{37,38} and those were performed on few individuals and over short periods of less than one year.

In the present study, we used passive acoustic telemetry to resolve the seasonal spatial movement patterns of *S. umbra* and their fidelity to the *Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls* (RNMBC), to better understand when and where critical periods of their life cycle occur. Our final goal was to provide sustained ecological information to support adequate protection measures to achieve an effective recovery of the *S. umbra* populations.

Material and Methods

-Study site

The spatial distribution and the temporal variability in the movements of the brown meagre (*Sciaena umbra*) were investigated in the *Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls* (RNMBC, **Fig. 1**). The RNMBC is a French marine protected area located in the North-Western Mediterranean Sea. Established in 1974, it is one of the oldest marine protected areas in the Mediterranean and it greatly contributes to the socio-economic development of the region, in particular for recreational diving and artisanal fisheries^{39,40}. Since 2011, the reserve is part of the larger (4010 km²) marine natural park of the Gulf of Lion (<https://www.parc-marin-golfe-lion.fr/>), where human activities are virtually not restricted, but it allows a consistent management of the local biodiversity at larger space scales. Covering 6.5 km of coastline and up to 1.5 nautical miles offshore, the RNMBC has a total area of 650 ha⁴¹ and it comprises two areas with different levels of protection : the Fully Protected Area (FPA), with 65 ha nearby Cap Rédéris, and the Partially Protected Area (PPA), with 585 ha surrounding the FPA. In the FPA only recreational navigation, surface swimming and scientific diving are authorized, while in the PPA recreational activities, such as scuba diving, boat circulation and daytime angling are allowed. Thanks to its ecological health and habitat diversity (rock and boulder bottoms, coralligenous outcrops, and seagrass meadows), the reserve provides a suitable environment for the brown meagre^{15,41}.

-Fish sampling, tagging and acoustic telemetry experimental design

Twenty brown meagre were tagged and monitored within the RNMCB between June 2016 and December 2018. Fish were tagged and released at two collection sites: close to Cap R d ris, within the FPA and close to Cap Abeille in the PPA (**Table 1, Fig.1**). Sampling was performed at three different periods (June-July 2016, October 2016 and June-August 2017), using dip nets (CAPERLAN, diameter 50 cm, mesh 3 mm), during the night and at a maximum depth of 10m ^{19,36,42}. Captured individuals were brought slowly to the surface to avoid decompression injuries and stress ⁴². Once in the boat, the individuals were transferred to an anesthesia tank of 100 liters, filled with *in situ* seawater and 15 ml of anesthetic solution (70% alcohol and 30% clove oil). Fish were measured, placed inverted, and tagged with V13P-1H acoustic transmitters (VEMCO, Nova Scotia, Canada, dimensions: 45 mm long by 13 mm in diameter). Transmitters were equipped with a pressure sensor and were programmed to emit signals every ca. 2 min. Only adult individuals with more than 30 cm of total length were tagged to guarantee that the weight of the transmitter did not exceed 2.6% of the fish weight, ensuring the welfare of the fish ²⁴. The transmitters were placed in the coelomic cavity of the fish after a standard surgical procedure ^{42,43}. Tagging was conducted by trained and licensed scientists working under the authority and approval of the *Certificat d'experimenter sur les animaux vert br s vivants* (experimental live animal certificate) number 66.0801 (Elisabeth Faliex) of the CEFREM, University of Perpignan. The departmental council of the Pyr n es Orientales and the scientific council of the *R serve Naturelle Marine de Cerb re-Banyuls* granted us the authorizations to capture, mark and release the brown meagre individuals within the MPA. The manipulation of live vertebrate animals was also approved by the Ethics Committee on Animal Experimentation of the University of Barcelona (*Comit  d' tica d'Experimentaci  Animal de la Universitat de Barcelona*) and accredited by the Government of Catalonia (*Generalitat de Catalunya, Departament de Territori i Sostenibilitat, Direcci  General de Pol tiques Ambientals i Medi Natural*), under the license no 11218, granted to Bernat Hereu. All operations were performed ensuring the minimum stress of the fish and were all in compliance with the regulations expressed in the aforementioned license and the ARRIVE guidelines ⁴⁴. The sex of the individuals could not be determined since *S. umbra* lacks sexual dimorphism ⁴⁵. However, all individuals were bigger than the reported size at first

maturity (20-30 cm ^{45,46}), suggesting that they were all mature adults. The individuals were monitored after release by scuba divers to ensure total recovery after the surgery. The network of the acoustic receivers (17 receivers, VR2W, VEMCO, Nova Scotia, Canada) was composed of nine receivers within the FPA and eight in the PPA (Figure 1). The receivers have a battery life of about 6 months and a detection range of about 200 m radius, however, local abiotic and biotic factors can reduce the detection performance of acoustic signals ^{22,47}.

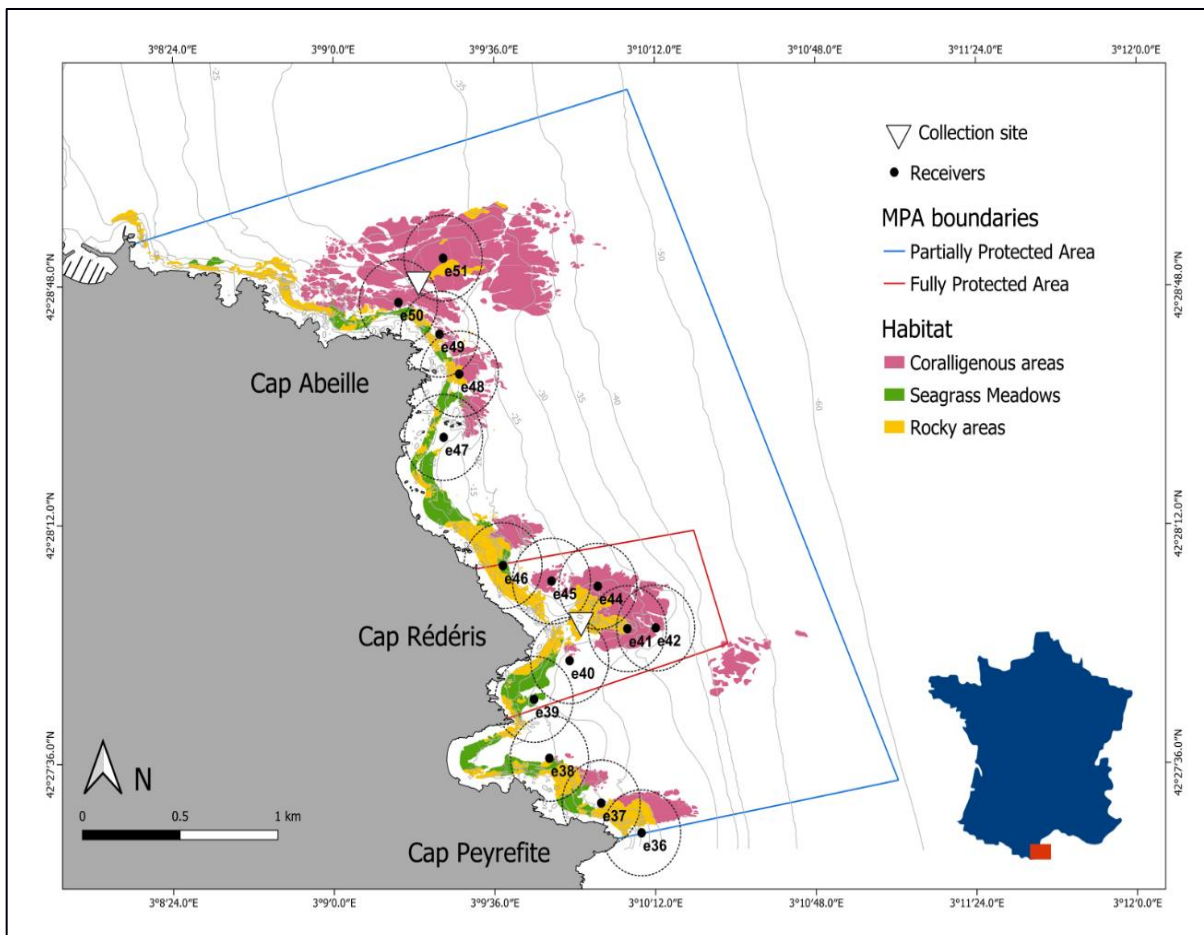


Figure 1 : Study site and the acoustic receiver's array at the RNMCB (Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls).

-Data analysis

Acoustic telemetry data were retrieved from the receivers and gathered in a single integrated database using the VUE software (VEMCO, Nova Scotia, Canada). Data was first scrutinized to eliminate spurious detections such as unique detections within 24h or duplicate detections in different receivers.

For each individual we calculated 5 movement metrics to assess *S. umbra* behavior. The **residence index (RI)** was calculated for each individual as the proportion of days with detections within our receivers array in relation to the total number of days monitored³⁷. The same index was also calculated in regards to the proportion of days spent within the TPA (RI in TPA).

The daily **Core Area (CA)** and **Home Range (HR)** sizes were calculated by applying a Brownian Bridge Movement Model (BBMM^{48,49}) to the detection data. BBMM was used to compute the utilization distribution (UD) of each individual over time (daily and monthly), i.e. the probability distribution of the individual's use of space, using the BBMM package (v.3.0) for R⁵⁰. CA and HR were calculated as the minimum areas encompassing the 50% and 95% of the UD estimate volumes, respectively, using the package *adehabitatHR* (v.0.4.14) for R⁵¹.

The monthly UD's of each individual were used to calculate the percentage of fish with partially or fully **overlapping CAs (OCA)** over time. To avoid the influence of the low number of tracked individuals per month, particularly at the beginning (June to September 2016) and end (December 2018) of the study period, only months with at least 35% (6 out of 17) of fish simultaneously tracked were considered.

The **Daily Distance (DD)** performed per each individual was calculated as the sum of the distance between two consecutive detections, based on the half linear distance between receivers. We recognize the existing bias between DD and the real distance performed by the fish due to the fixed distance between receivers and the large positioning uncertainty caused by the acoustic range. Therefore, this measure was not examined quantitatively as true distances but considered for intraspecific comparisons of their movements. The DD was also compared with the daily number of unique receivers visited by each individual.

Generalized Additive Mixed Models (GAMM) were used with the *mgcv* package (function *gamm()*)⁵² for R, in order to assess 1) the existence of seasonality and temporal trends of HR and DD and 2) the effect of the explanatory variables on HR and DD. GAMMs use a sum of smooth functions to model the effect of covariates, allowing non-linear relationships, the introduction of temporal correlation and various heterogeneity patterns in the model⁵³. To assess the existence of temporal trends and the effect of the seasonality, HR and DD (*Response*) were modelled as a function of collection site (*Cs*) and time, using Julian day (*Julian*

day_s) to account for seasonality, date (*Date_s*, as a numeric variable) to account for temporal trends, with one intercept (α) and fish ID as a random effect (a_i):

$$Response_{is} = \alpha + a_i + Cs_{is} + f(Julian\ day_s) + f(Date_s) + \epsilon_{is}$$

To determine the effect of biotic and abiotic pressures on the observed HR and DD (*Response*), several variables were used as covariates: seawater temperature (*T*, °C) at 15m depth, thermocline depth (*Thermo*, m), wind speed (*Ws*, m.s⁻¹), wind direction (*Wd*, °), wave height (*Wh*, m), fish total length size (*TL*, cm), depth utilization group (*Dgroup*) and capture site (*Cs*), with one intercept (α) and fish ID as a random effect (a_i):

$$Response_i = \alpha + a_i + f(T_i) + f(Ws_i) + f(Wd_i) + f(Wh_i) + f(TL_i) + Cs_i + Thermo_i + Dgroup_i + \epsilon_i$$

Seawater temperature data were provided by the MPA managers (T-mednet Interreg MED project, <https://t-mednet.org/>) recovered from several thermometers placed within the MPA (8 thermometers placed between 5 and 40 m depth in intervals of 5 m). The depth of the thermocline, when present, was calculated using a four-parameter nonlinear regression, fitted to the vertical profile of temperature^{54,55}. Using the output of the model, the temperature was estimated for every 0.1m depth and the mid-depth of the thermocline was defined as the point at which the first derivative of the model corresponded to the fastest range of temperature change. Thermocline depth was only calculated for the profiles where the total temperature difference between the surface and the deepest measures was higher than 3°C⁵⁴. Individuals were classified in depth utilization groups that represented the typical seasonal pattern of vertical distribution defined by Brazo et al.¹⁹. SS (shallow/shallow) group represented the individuals that spend all year round in shallow waters, while the DS (deep/shallow) group represented the individuals that spend cold months in deeper waters and warmer months in shallow waters.

Before modeling, pairwise Spearman correlations were calculated to assess covariates collinearity. Covariates with > 0.5 correlation with any other covariate were not included in the model. Wind direction and wave height were, therefore, eliminated since they were correlated with wind speed (0.67 and 0.52, respectively). The thermocline was only present during some months of the year and it was correlated with seawater temperature (0.79). Therefore, the effect of thermocline was included as a factor variable of presence/absence. In

all models, we tested the need to include a random effect, a variance structure and a temporal autocorrelation structure, to account for individual variability, lack of homogeneity and lack of independent observations due to temporal autocorrelation, respectively. ACF (autocorrelation function) plots were used to confirm the existence of temporal autocorrelation in the response variable ⁵⁶. AIC (Akaike information criterion) was used to select the model with or without random effect, the best variance structures and the most appropriate autocorrelation structure (autoregressive moving average models, ARMA), tested with up to two terms for each the autoregressive and the moving average parameters ^{13,57}. Standardized residuals were plotted against fitted and observed values to check for homogeneity ⁵³. In all cases, and based on the AIC model selection, Fish ID was included as a random effect to account for individual variability, and ARMA (2,2) was the best autocorrelation structure identified for all models. A variance structure was added to all models allowing heterogeneity within Fish ID along time, for models testing seasonality and trend; along wind speed, for models testing the influence of environmental data on HR; and along temperature, for models testing the influence of environmental data on DD. After selecting the best random effect, temporal autocorrelation and variance structure, we used backwards selection by eliminating the least significant covariate until all terms were significant to achieve the best fixed terms for the model. The best supported model was selected based on AIC and parsimony ⁵³.

Results

-Overview

During the whole study period, a total of 1 104 087 valid receptions were recorded from the twenty *S. umbra* individuals tagged in the RNMBC (Table 1). Fishes were tracked for at least 12 months (360 to 506 days, depending on the fish, Table 1). This excludes three individuals that were not included in the analysis: two individuals (3035 and 456) disappeared from the detection array after 11 and 21 days, respectively. The individual 3035, collected in the FPA, was, however, detected in southern coastal areas (Cap de Creus) at about 21 km south from its collection site 10 days after leaving our study area and, sporadically, 14 and 16 months later. The individual 462 was only tracked for about 3 months (100 days) and was, therefore, also eliminated from the analysis. The remaining individuals inhabited the study area for the whole tracking period. The total length of the individuals ranged between 33 and 55 cm and they inhabited areas with maximum depth of 76.1m (Table 1).

Table 1 : Summary of the monitoring information of the tagged *S. umbra* individuals. RI: Residence index; FPA: Fully protected Area, PPA: Partially protected area. Depths are mean daily depths. Depth utilisation group was defined by Brazo et al. ¹⁹: individuals that remained in shallow waters all year round (SS shallow/shallow) and those that presented a seasonal shift from deep to shallow waters during w

Fish ID	Total length (cm)	Capture site	Capture date	Last reception	Total detections	Tracking period (d)	Days detected	RI	Days in FPA	RI in FPA	Depth range (m)	Core area (km ²)	Home range (km ²)	Depth utilisation group
419	33		08/06/2016	24/10/2017	39904	504	364	0.72	0	0	0.3 - 20.9	0.07	0.31	DS
424	37		08/06/2016	21/06/2017	19030	379	316	0.83	1	0	2.3 - 27.7	0.15	0.57	DS
429	39		08/06/2016	09/06/2017	12350	367	229	0.62	0	0	0 - 19.6	0.08	0.51	SS
455	37		21/07/2017	08/12/2018	63186	506	504	1	2	0	2.7 - 22.1	0.08	0.40	DS
456*	38	Cap Abeille (PPA)	21/07/2017	10/08/2017	2150	21	21	1	0	0	6.4 - 19.3	NA	NA	NA
462*	45		22/08/2017	29/11/2017	2623	100	59	0.59	0	0	8.6 - 32	NA	NA	NA
3031	36		16/06/2017	03/11/2018	57262	506	497	0.98	3	0.01	2.3 - 27.3	0.09	0.42	DS
3037	35		20/07/2017	15/06/2018	66705	365	339	0.93	0	0	3.7 - 76.1	0.10	0.50	DS
3038	34		16/06/2017	03/11/2018	43683	506	492	0.97	2	0	1.8 - 21.3	0.08	0.39	SS
3039	56		11/07/2016	04/11/2017	39932	482	279	0.58	0	0	4.3 - 31.5	0.09	0.46	DS
457	42		03/08/2017	21/12/2018	51455	506	506	1	505	1	1.6 - 15.2	0.17	0.81	SS
458	47		03/08/2017	21/12/2018	164591	506	506	1	506	1	5 - 35.6	0.17	0.66	DS
459	36		21/06/2017	08/11/2018	45532	506	460	0.91	459	0.91	0.8 - 18.2	0.17	0.69	SS
460	43		03/08/2017	21/12/2018	66404	506	505	1	88	0.17	4.4 - 19.3	0.09	0.82	SS
461	55	Cap Réderis (FPA)	03/08/2017	21/12/2018	70416	506	506	1	505	1	4.9 - 20.7	0.19	0.76	SS
3032	35		04/10/2016	11/10/2017	105739	373	371	0.99	371	0.99	7.2 - 18.2	0.09	0.53	SS
3033	35		04/10/2016	21/02/2018	169896	506	488	0.96	488	0.96	4.4 - 38.4	0.19	0.79	DS
3034	33		04/10/2016	28/09/2017	36868	360	355	0.99	355	0.99	0.8 - 18.8	0.10	0.63	SS
3035*	32		04/10/2016	14/10/2016	2415	11	11	1	11	1	10 - 38.2	NA	NA	NA
3036	46		21/06/2017	08/11/2018	43946	506	505	1	505	1	3.8 - 20.8	0.08	0.52	SS

armer months (DS deep/shallow).

* Fish not included in the analysis

-Residency and space use

All the analysed *S. umbra* individuals showed high site fidelity to the RNMCB (mean RI \pm SE of 0.91 ± 0.03 , Table 1). Fish collected at the FPA (Cap Réd ris), presented higher RI values (0.91 to 1) than those captured in the PPA (Cap Abeille) (0.58 to 1; Wilcoxon test, $W=11.5$, p -value = 0.02). Both fish size and tracking period did not affect the overall residence index (LM, $R^2=0.03$ and 0.06 , p -values = 0.52 and 0.35, respectively) or individual home range (LM, $R^2=0.08$ and 0.02 , p -values = 0.26 and 0.62, respectively).

All fish revealed high levels of site fidelity. *S. umbra* individuals inhabited small areas close to their collection site (Figure 2) with individual core areas ranging from 0.08 to 0.19 km² and 0.07 to 0.15 km² for those captured in the FPA and the PPA, respectively (Table 1). Their home range extended to a maximum of 0.82 and 0.57 km², respectively. Both the CA and the HR significantly differed between individuals collected in different areas (Wilcoxon test, $W=12$, p -value = 0.02 and $W=2$, p -value < 0.01, respectively).

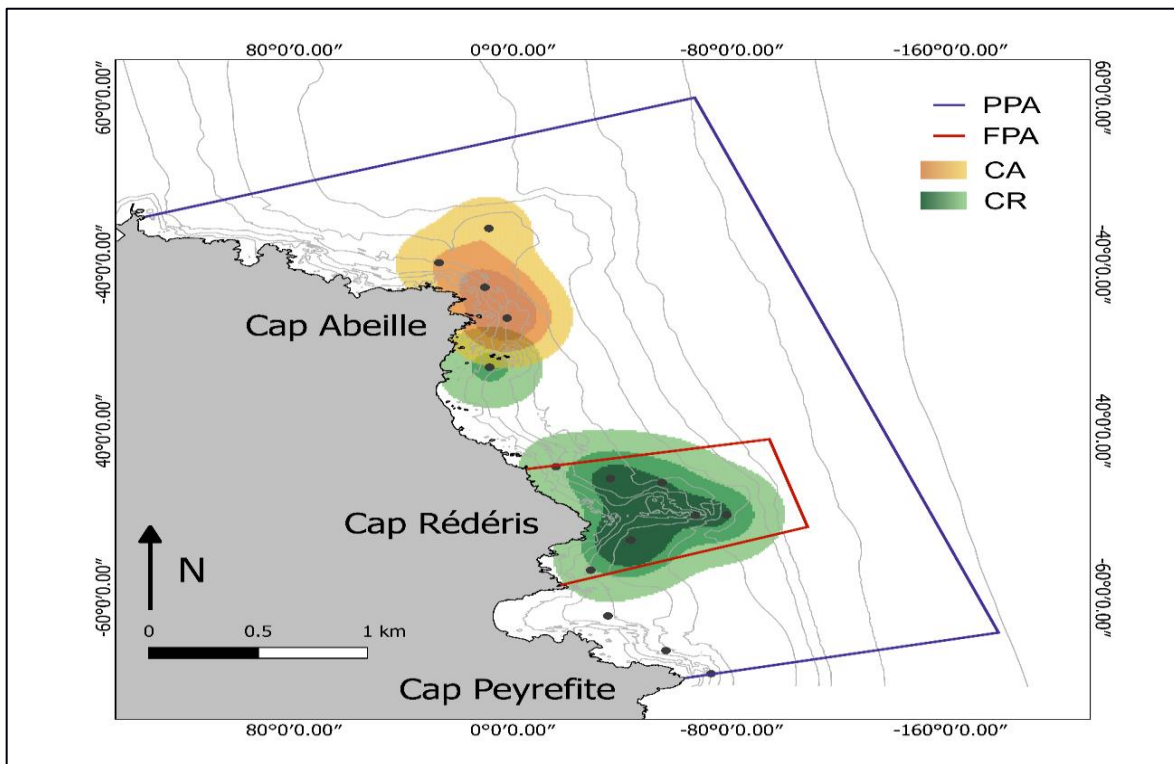


Figure 2 : Mean spatial utilization distribution estimates (UD) of *S. umbra* individuals at the Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls, for each capture site: in yellows, individuals captured in the PPA (CA: Cap Abeille) and in greens, individuals captured in the FPA (CR: Cap Réd ris). To each capture site, different gradient colours represent, from inside out, the areas covering 50% (core area), 75% and 95% (home range) of the UD volume, computed by the Brownian Bridge Movement Model. FPA: Fully protected Area. PPA: Partially protected Area. Black dots represent the position of the receivers.

Only five individuals (3031, 424, 3038, 455, 460) performed excursions from their collection sites to the adjacent areas. Among those, only one was collected in the FPA (460), while the remaining fish were collected in the PPA and performed excursions to the FPA (or further south to Cap Peyrefite: fish 3038). Those individuals remained in FPA for 1 to 3 days and then returned to their original area. These excursions were all performed at the same period of the year (between 29 May and 17 June from different years). For two of those fish (3031 and 424) these excursions were done on the next days following their tagging, while for the remaining individuals (3038, 455) these excursions were performed about 12 and 10 months after tagging, respectively. The fish 460 revealed a particular seasonal movement pattern (Figure 3): it was collected in early August 2017 in the FPA but, after 8 days, it travelled to the PPA (station e47), where it remained until spring 2018, and explains the location of its HR in this area (Figure3). From mid-May to mid-August 2018 (89 days), this individual frequently travelled between station e47 and the FPA area, being detected within the FPA for 88% of this time.

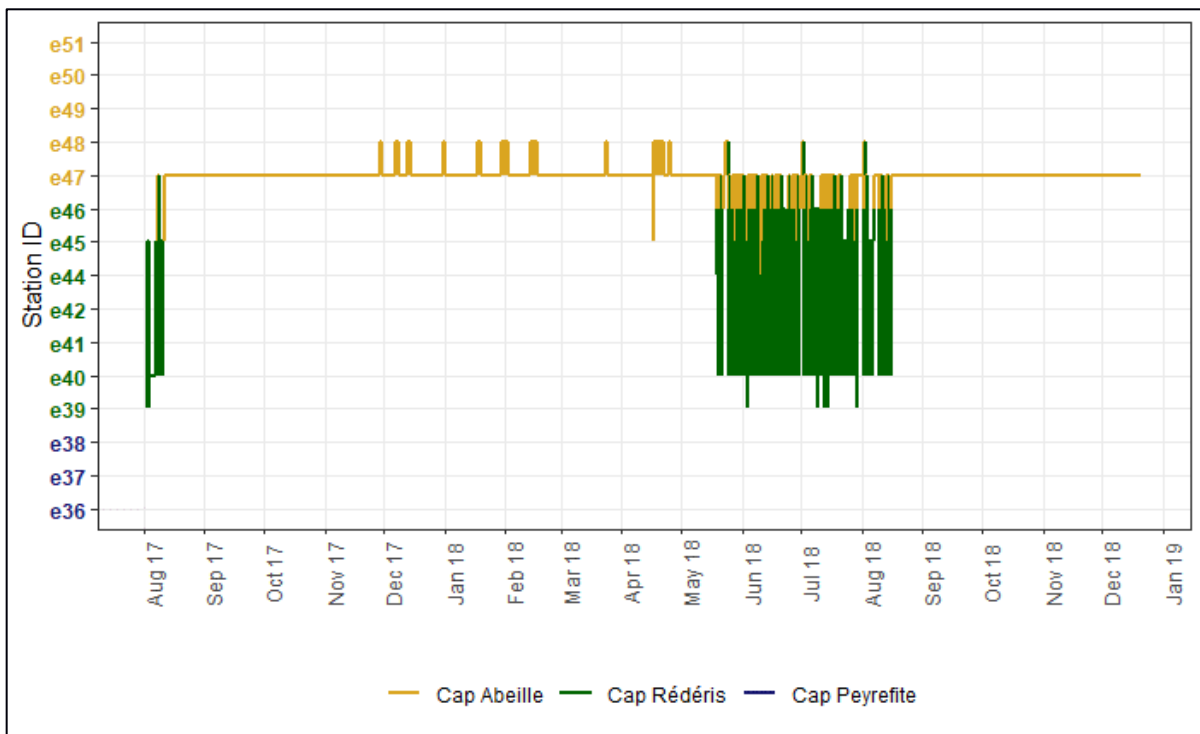


Figure 3: Spatial movements of the individual 460 over time within the study area. The continuous line represents movements between each receiver (Station ID). Colours represent three different zones within the study area: close to Cap Abeille (PPA) in the northern area (yellow), close to Cap Rédérés, within the FPA (green), and close to Cap Peyrefite in the southern area, outside FPA (blue). See Fig.1 for the exact position of receivers.

The clear separation of the spatial utilization distribution of *S. umbra* collected in different zones is further highlighted by the limited shared areas among individuals. Less than 50% of the fish shared their spatial distribution (i.e. CA) over time (Figure 4a and 4b), except for four months (May, June 2017, and June, July 2018), when 54 to 58% of the individuals shared, at least partially, their CA. These higher levels of individual's spatial overlap occurred within the FPA, especially around receivers e41 and e44, where the habitat is composed of rocky bottoms and coralligenous outcrops, at 5 to 20 m depth (Figure 4c).

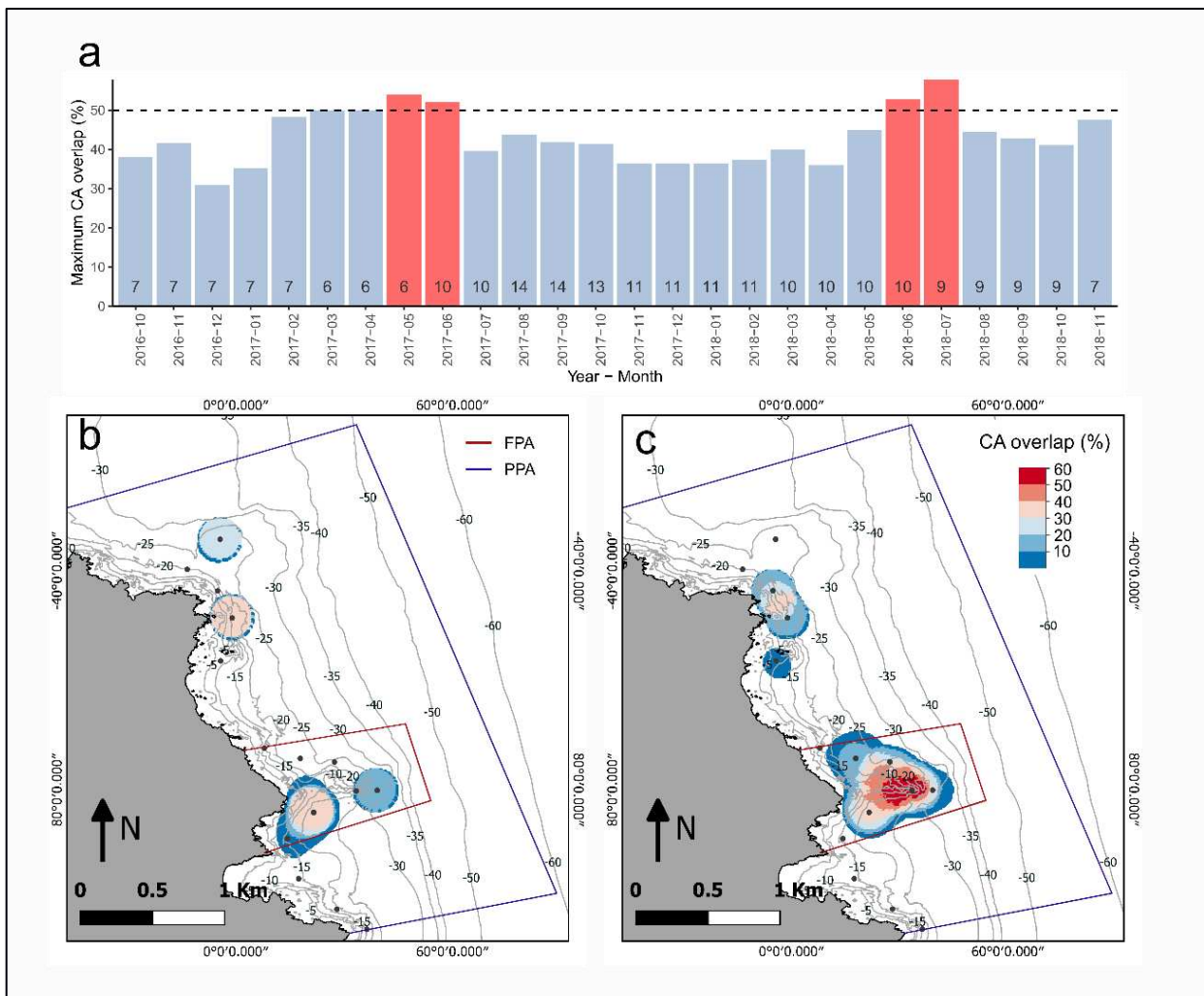


Figure 4 : Overlap of individual core areas (CA overlap) of *S. umbra*, i.e. the percentage of individuals sharing, at least partially, the spatial distribution of their CA. In a) bars represent the maximum registered percentage of overlap, at any point of the receiver's array. Red bars represent months with CA overlap above 50%. Numbers within bars are the numbers of individuals simultaneously tracked at that particular month. Only complete months with at least 35% (6 out of 17) individuals simultaneously tracked were considered. In b) and c) two examples are shown with minimum and maximum levels of CA overlap (December 2016 and July 2018, respectively). FPA: Fully protected Area. PPA: Partially protected Area.

-Temporal variability of home range and daily distances

Home range size (HR) and daily distances (DD) varied over time and between individuals collected at different sites (Figure 5a and 5b). The running monthly mean HR during the whole study period of the individuals captured in the FPA (Figure 5a), showed low levels (0.37 ± 0.01 to 0.5 ± 0.01 km²), except in June 2017 and June to August 2018, when it reached a maximum of 0.65 ± 0.02 and 0.67 ± 0.02 km², respectively. Individually, the maximum daily HR of 3.9 km² was registered for the individual 457 in January 2018. The running monthly mean HR of the individuals captured in the PPA remained below 0.4 km² during the whole study period, except at the beginning of the study period, in June 2016, when it reached 0.51 ± 0.08 km² (Figure 5a). Still, several peaks of daily HR were observed, which overcome 0.6 km² and occurred in November 2017 and in May 2018. These peaks were likely affected by the aforementioned excursions of some particular individuals captured in the PPA (3031, 3038, 424, and 455), which showed maximum daily HR peaks between 1.03 to 2.22 km² during these months. The results from GAMM models confirmed the significant effect of the collection site on HR (GAMM, t-value= 5.37, p-value < 0.01) and revealed the existence of a significant seasonality pattern of HR, i.e. a significant effect of Julian day (GAMM, F= 11.14, p-value < 0.01). The partial effect of Julian day showed higher values in June (Julian day between 152 and 181, Figure 6). The temporal trend was not significant and not retained in the final model.

While HR increased in June, the daily distances performed by *S. umbra* increased in winter months (Figure 5b). Individuals collected in the FPA revealed to travel larger distances per day over the entire study period than those collected in the PPA, with an overall mean DD of 10.8 ± 0.27 and 3.3 ± 0.12 km, respectively (Wilcoxon test, W= 3289759, p-value < 0.01). The running monthly mean DD for individuals captured in the FPA revealed lower values between August and October 2017 (< 4 km) and two main annual peaks: the highest peak in February 2017 and March 2018 (34.0 ± 3.57 and 19.1 ± 1.70 km, respectively) and a second annual peak, with lower values though, in June (14.8 ± 1.29 and 11.7 ± 1.03 km, in 2017 and 2018, respectively Figure 5b). The temporal variability of DD was similar for all individuals in 2018, but in 2017 the individuals collected in the PPA revealed constant lower DD values until November 2017 (< 2.6 km). Maximum values for those fishes were recorded in March 2018 (12.9 ± 1.17 km). Interestingly, the peaks of DD, which overcome 100 km, were not registered

for the fish that performed long excursions between the two collection sites, but instead by individuals with relatively small home ranges (3033, 3034 and 458, see **Table I**). The GAMM models confirmed the significant effect of the capture site on the DD (GAMM, t-value= 4.93, p-value < 0.01) and revealed the existence of a significant seasonality and trend of DD, i.e. a significant effect of Julian day and date (GAMM, F= 6.61 and F= 6.66, p-values < 0.01, respectively). The partial effect of Julian day showed higher values in February (Julian day between 32 and 59) and lower values in September (Julian day between 244 and 273, Figure 6). Although the temporal trend was significant, with a non-linear pattern over time, it was not further considered since our data comprised only 2.5 years..

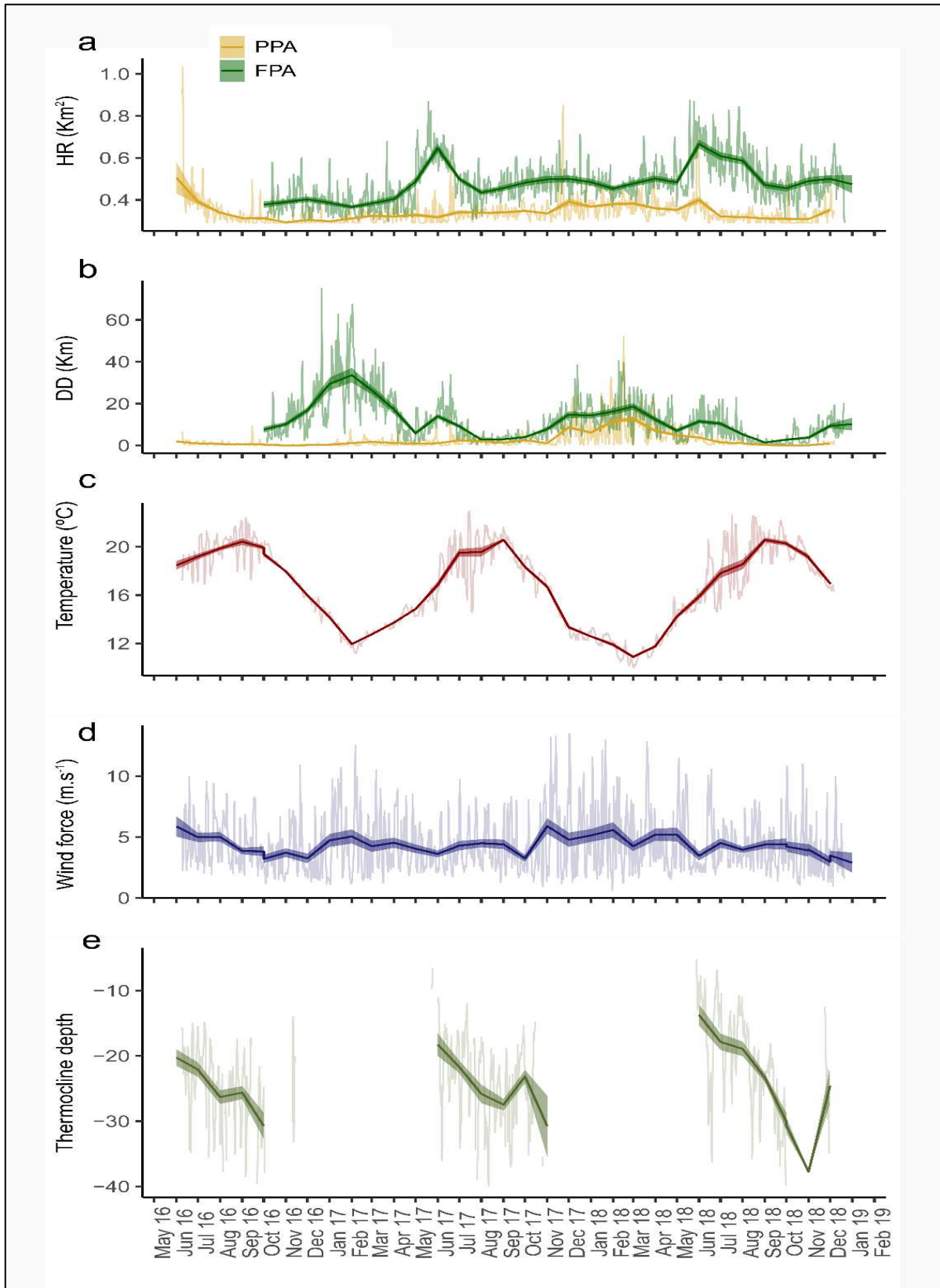


Figure 5: Temporal variability of a) home range (HR), b) daily distances (DD) of the individuals collected in the PPA and FPA, c) temperature ($^{\circ}\text{C}$) at 15m depth, d) wind speed ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) and e) depth of the thermocline. Light colour lines are daily values and dark bold lines are mean monthly values ($\pm\text{SE}$).

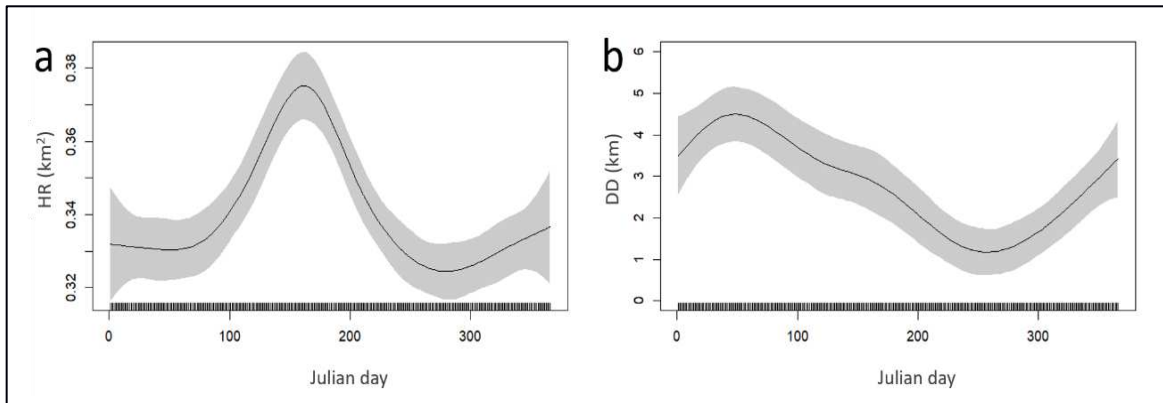


Figure 6: Partial effects of Julian day (test of seasonality) of GAMM models on HR (a) and DD (b). Shaded areas represent the 95% confidence interval for the mean shape of the effect.

Several environmental parameters were considered as possible drivers of the observed temporal variability of HR and DD (Figure 5c, 5d and 5e). Temperature at 15m depth followed the typical trend observed in temperate areas (Figure 5c), with higher values between July and October ($> 19\text{ }^{\circ}\text{C}$) and minimum values in February 2017 and March 2018 (12.0 ± 0.08 and $10.9 \pm 0.11\text{ }^{\circ}\text{C}$, respectively). The wind speed was very variable over the entire study period (Figure 5d), with minimum and maximum monthly mean values registered in December 2018 ($2.97 \pm 0.41\text{ m.s}^{-1}$) and in November 2017 ($5.90 \pm 0.65\text{ m.s}^{-1}$), respectively. The thermocline was only present when the temperature was high (between June and October) and ranged from 5.21 to 39.94 m depth (daily values, Figure 5e).

Among the factors included in the GAMM model to assess the effect of environmental data on HR and DD (Table I), the capture site was consistently kept in the final model, confirming the previously described differences in the movements between *S. umbra* individuals collected at different sites. The best-supported model for HR included the fixed effects of temperature, wind speed, fish size, thermocline and capture site, although only capture site and wind speed significantly affected HR. As previously described, the HR of fish collected in the FPA was significantly higher than those captured in the PPA, with an estimated parameter of 0.1 km^2 (GAMM, $t\text{-value} = 4.09$, $p\text{-value} < 0.01$), while wind speed had a significant negative effect (GAMM, $F = 5.35$, $p\text{-value} < 0.01$, Figure 7a), particularly at wind speed higher than ca. 4 m.s^{-1} . For DD, the best supported model indicated that capture site, temperature and wind

speed were all important to explain its temporal variability (Table I). Like for HR, fish collected in the FPA revealed to travel longer distances per day, with an estimated difference of 4.7 km (GAMM, t-value = 2.68, p-value = 0.007). Temperature and wind speed significantly affected *S. umbra* DD (GAMM, F = 6.44 and 35.3, p-values < 0.01, respectively). The effect of temperature and wind speed were negative, suggesting that *S. umbra* individuals perform larger distances at temperatures < 14°C (Figure 7b) and is highly limited by winds exceeding 10 m.s⁻¹ (Figure 7c).

Model	df	AIC	Δ AIC	LogLik
Daily Home Range (HR)				
HR ~ s(T) + s(Ws) + s(TL) + Thermo + Cs + Dgroup	33	-11707.2	28.3	5886.6
HR ~ s(T) + s(Ws) + s(TL) + Thermo + Cs	32	-11735.5	0.0	5899.8
HR ~ s(T) + s(Ws) + s(TL) + Cs	31	-11634.0	101.5	5848.0
HR ~ s(Ws) + s(TL) + Cs	29	-11723.2	12.4	5890.6
HR ~ s(Ws) + Cs	27	-11661.9	73.6	5858.0
HR ~ s(Ws)	26	-11669.7	65.9	5860.8
Daily Distances (DD)				
DD ~ s(T) + s(Ws) + s(TL) + Thermo + Cs + Dgroup	32	41530.8	0.3	-20733.4
DD ~ s(T) + s(Ws) + Thermo + Cs + Dgroup	30	41535.0	3.9	-20737.5
DD ~ s(T) + s(Ws) + Cs + Dgroup	29	41530.7	0.4	-20736.3
DD ~ s(T) + s(Ws) + Cs	28	41531.1	0.0	-20737.6
DD ~ s(T) + s(Ws)	27	41535.9	4.8	-20740.9
DD ~ s(Ws)	25	41565.8	34.7	-20757.9
DD ~ s(T)	25	41705.9	174.8	-20828.0

Table 2 : Results from model selection of fixed terms for daily Home Range (HR) and Daily Distances (DD). T: temperature, Ws: wind speed, TL: total length, Thermo: thermocline (presence/absence), Cs: Capture site, Dgroup: depth group. In bold is the final selected model.

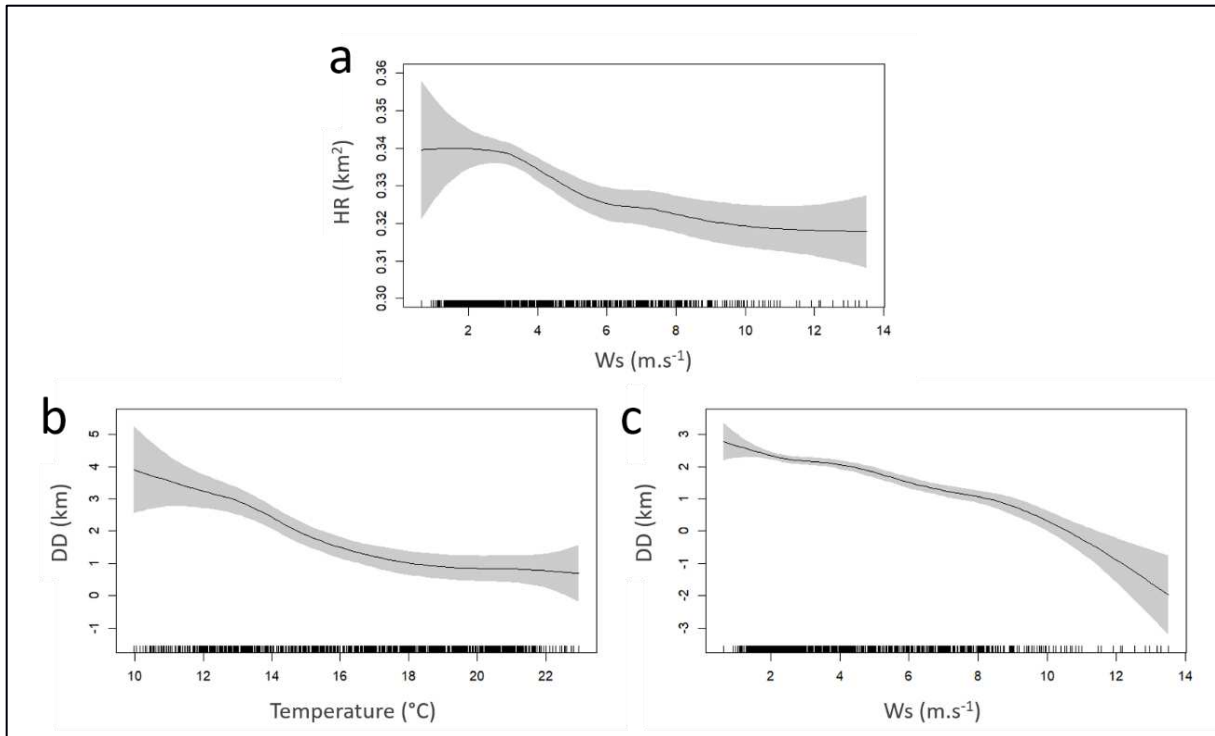


Figure 7: Partial effects of the significant fixed terms from the best supported GAMM model on HR (a) and DD (b and c). Shaded areas represent 95% confidence interval for the mean shape of the effect.

Discussion

The acoustic telemetry technique used in this study provided valuable information on the habitat use of the endangered *S. umbra* within one of the most ancient MPAs in the Mediterranean Sea. This knowledge shed important lights on the importance of MPAs and fishing regulation measures for the protection of this species, but it further exposes fin-scale movements within the RNMBC which are important to consider in future management actions to ensure the recovery of the *S. umbra* populations in the region.

-Spatial distribution of *S. umbra*

Our results suggest that the RNMBC is extensive enough to protect the home range of the local *S. umbra* population. The brown meagre is highly sedentary presenting high residence index (0.58 to 1.00) in the RNMBC, as also reported elsewhere^{15,37}. Most of studies on *S. umbra*, though, have been performed by underwater visual census^{15,58} or by passive acoustic techniques^{38,59,60}, which do not allow accurate estimates of home range sizes. Estimating the

home range of endangered species is of great importance considering that their vulnerability to fishing mortality depends on the location of their home range relative to the reserve boundaries. Only those individuals with their entire home range within the reserve boundaries will be fully protected from fishing^{61,62}. In RNMBC, the estimated home range of *S. umbra* was less than 1 km² (0.31 to 0.82 km²), which was small enough to be completely included within the boundaries of this MPA. These results agree with previous reports (0.42 to 0.73 km²³⁷), suggesting that even small protected areas effectively protect this species.

In the RNMBC the population of *S. umbra* is discretely distributed in two main areas: part of the population inhabits the area close to Cap Rédéris, within the FPA, while the remaining individuals inhabit the area close to Cap Abeille, in the PPA. The segregation (or aggregation) of individuals from the same species might be motivated by social or habitat segregation⁶³. Social segregation refers to the formation of different groups, for instance, by age, sex, and/or size⁶³⁻⁶⁵. Although this can be the case for the *S. umbra*, which seems to aggregate according to age⁶⁶, the two main distribution centers at RNMBC, do not seem to reflect social segregation since all individuals were mature adults and their size did not significantly affect our results. Thus, we believe that the observed distribution of *S. umbra* was driven by habitat segregation,. Although only separated by ca. 1.5 km, this relatively isolated distribution of the population might be explained by habitat availability and discontinuity at small space scales^{18,31,43}. The *S. umbra* typically prefers rocky areas,^{15,67} where they can hide in burrows and caves in the center of their home range and perform excursion in the surrounding area^{37,66}. The presence of an intermediate zone of sand and seagrass meadows between the two distribution areas might therefore act as barriers limiting the movements of *S. umbra*, as observed for other species^{48,68}. We cannot exclude, though, a possible bias in the results associated with the VR2 network design^{22,69}, due to the lack of receivers in the intermediate zone. However, *S. umbra* often avoids seagrass meadows and sandy habitats⁶⁷ and is rarely spotted here by local recreational diving clubs or during the regular monitoring programs of marine communities in RNMBC (Lenfant, pers comm), suggesting little effect of the VR2 network design.

Habitat continuity might also explain the overall higher HR and DD observed for the *S. umbra* captured in the FPA. Here, larger areas of continuous rocky habitat likely promoted large

homing movements^{62,70}, explaining the observed differences between individuals collected at different sites. However, we cannot exclude the effect of the human activities on the behavior of the brown meagre. For instance, boat engine noise has been already shown to significantly affect the behavior of several fish species⁷¹⁻⁷⁵. This includes the brown meagre, which responds with longer and more frequent flight and hiding behavior under higher levels of boat noise⁷⁶, potentially reducing their dispersion away from the center of their home range. The two distribution areas of *S. umbra* at the RNMCB are indeed under different anthropogenic pressures : those collected at the FPA are under a low boat noise effect since all human activities, including boat traffic, are restricted. In contrast, those inhabiting the PPA might be subjected to higher human induced stress, especially in summer, during higher recreational activity. This hypothesis requires further investigation, but if confirmed, human activities in the PPA, might induce unnecessary energy loss that could affect their fitness^{72,76} and modifications in their movement patterns, with possible implications on their reproduction and foraging activities.

-Temporal variability of *S. umbra* movements

A significant temporal pattern of *S. umbra* movements was evident in our results. Their home range fluctuated seasonally with a peak in June, but they seem to perform greater daily distances in winter, through shorter, but more frequent movements. This temporal variability is likely associated with reproductive and foraging behavior.

The brown meagre form spawning aggregations between May and August^{38,45,46,77} which were likely reflected in the temporal variability of their movements. First, the increase of the HR in June matched the peak of their reproduction activity^{45,77}. Therefore, the dispersal of individuals away from the center of their home range at this time of the year might reflect reproductive movements to increase the probability of encountering mates. This has been previously reported for other species, such as the white seabream⁷⁸, the kelp bass³² and even other Sciaenidae species¹³. Second, despite the high site fidelity and the small areas occupied by *S. umbra*, some individuals still performed seasonal migrations to areas outside their home range. Four individuals performed short term (1 to 3 days) excursions from the PPA to the FPA between May and early June. Two-way short time movements had been previously reported

for several fish species, usually associated with migrations to spawning areas^{79–81}, supporting the hypothesis of spawning related movements. For two of those individuals, though, these excursions were performed few days after tagging, suggesting a possible effect of the surgical procedure. However, most studies revealed little or no effect of tagging on fish behavior^{42,82} and reported effects were often described as increasing lethargy or impacts on buoyancy regulation^{83,84}. This contrasts with the relatively distant excursion observed for these individuals. Furthermore, the remaining two individuals, performed similar migrations nearly one year after tagging, disproving this hypothesis and suggesting intentional movements. Similar migration patterns, were also performed by the fish 460, collected in the FPA but resident in the PPA. This individual performed frequent short-term migrations between the two areas, between mid-May and mid-August, concurrent with their reproduction season, supporting the hypothesis of seasonal movements for spawning aggregations⁸⁵. Third, if this is true, it is expected to observe a higher overlap of individual home ranges with a peak during their spawning season⁶¹, which was indeed observed in our results, between May and July. Finally, a previous study performed with the same *S. umbra* individuals¹⁹, revealed a seasonal bathymetric distribution that was hypothesized to be also related to their reproduction behavior. Here it was shown that some individuals lived constantly in shallow waters all year round (the SS group) while the remaining part of the population shifted from deep waters (up to 50m depth) in the cold months to shallow waters during the reproduction season (the DS group), where they all aggregated. Our results support this hypothesis by showing that higher CA overlap occurred during the spawning season in shallow waters (5-20m depth) within the FPA, where rocky structures, caves and burrows are common. Therefore, we provide evidence that the main area of *S. umbra* spawning aggregations is located within the FPA, where human disturbance is limited. However, this does not imply that spawning aggregations only occur in this area. The presence of an established population of mature individuals in the PPA, nearby Cap Abeille, from which only one individual performed frequent migrations to the FPA during the reproduction season (fish 460), suggested that this area might also be a hotspot for *S. umbra* spawning aggregations. These results are of paramount importance, since they reveal when and where critical periods of the *S. umbra* occur.

Assessing the distances performed by *S. umbra* individuals on a daily basis using data from passive acoustic telemetry is a challenging task. Here, daily distances (DD) were calculated based on the half linear distance between the position of the receivers. If the core area of one particular individual was located on the boarder of the detection radius of two or more receivers, it was very likely that the technique used here would overestimate the daily distances of that particular individual. Nevertheless, despite this bias, we believe that this variable allows us to carry out a valuable qualitative description of the temporal pattern of the distances performed by *S. umbra*, independently of their HR. The results of DD were surprising in the sense that larger daily distances were not performed either by the individuals that performed longer excursions or by those with larger HR. The temporal variability of these movements further indicated that *S. umbra* swam larger distances during colder months instead of during the reproductive season (although small peaks of DD were registered during this period). This suggests that individuals performed numerous small movements within a small area, instead of long linear excursions to areas far from their territory. A possible explanation for these results is likely associated with their foraging activity. Several studies reported an increase in voracity and predation activity of the brown meagre during the winter and a sharp slowdown in food intake during the summer⁸⁶⁻⁸⁸. The peaks of foraging activity appear to occur during the months that precede the active reproductive season, i.e. between February and April⁴⁵, which matched with the observed peak of DD in our study. Likewise, the period of the year with lower estimated DD (August to October) corresponded to the resting post-spawning season, when individuals are suggested to remain less active in the protection of their caves^{37,45}.

The temporal variability of *S. umbra* movements was also affected by environmental conditions. Our results highlight the role of strong winds in limiting their HR and DD. Several studies have identified the role of winds as the dominant mechanisms for dispersing fluvial plumes and resuspending sediments, reducing water visibility and increasing surface currents^{89,90}. It is possible that *S. umbra* individuals reduce their homing movements and daily distances in order to remain close to or within their shelters, reducing the risks of predation and/or injury or reducing the probability of gamete dispersion during spawning, as also observed for other species^{24,91}. However, strong wind conditions are known to reduce the

detection probability of acoustic signals²², which might have affected the results. The negative effect of temperature on DD is likely indirect since the temperature is known to control the seasonal cycle of the *S. umbra* reproduction and foraging activity^{37,45}, which likely controlled the observed temporal variability of *S. umbra* movements at the RNMBC (see above).

-Potential for spillover and connectivity

The spillover effect is an important benefit of MPAs, especially for local small-scale fisheries near the MPA borders^{8,18,39,40,92}. However, from a conservation perspective, spillover of endangered species from an MPA increases their vulnerability to fisheries (legal or illegal), which might offset the effect of the protection measures on the recovery of their populations at larger spatial scales^{5,7}. For *S. umbra*, their very high site fidelity and small HR, entirely located within the protected area, indicated a low potential for spillover, as suggested by Harmelin-Vivien et al.¹⁵ and García-Rubies⁹³. However, spillover is still possible for *S. umbra*, particularly, nearby the MPA borders¹⁸, which might be facilitated by density-dependent movements and seasonal or ontogenic migrations^{7,39,93,94}. Density-dependent movements typically refer to the emigration of individuals in response to the local density of conspecifics⁷. This type of fish migrations usually occurs when the biomass of the population attains the carrying capacity of the inhabited area, i.e. when the availability of resources becomes too low to support the local population^{7,94}. As a result, some individuals may relocate their home range rather than endure under food or space-limited conditions. This might be the case of the *S. umbra* in the RNMBC. The presence of an established group of *S. umbra* individuals in the PPA, nearby Cap Abeille, might be seen as an effect of spillover from the FPA. Indeed, monitoring programs of the abundance of endangered species in RNMBC indicate an increase of the *S. umbra* abundance, particularly in the PPA, where the rate of recovery is 4 times higher than in the FPA (an increase of 19.9 vs. 4.8 ind. year⁻¹, respectively, between 2011 and 2020⁹⁵). This seems to be also the case of *S. umbra* populations inhabiting another ancient Mediterranean MPA (Medes Islands Marine Reserve in Spain, created in 1983), where the population also stabilized^{93,96}. Considering the advanced age of the RNMBC¹⁰, this might suggest that high levels of *S. umbra* density have achieved or are close to the carrying capacity in the FPA, which, coupled with erratic dispersal behaviour, induced juvenile and/or adult

individuals to seek available habitat niche ⁹⁴, leading to the establishment of satellite population in the nearby rocky areas of the PPA (i.e. close to Cap Abeille). This might be perceived as a positive effect of the protection measures in the recovery of the local *S. umbra* populations, sustaining high levels of spillover to partially- and, possibly, to non-protected areas.

The export of fish biomass from MPAs also results from the migration of individuals beyond its boundaries ^{7,94}. Despite their high sedentary behavior, some individuals did migrate beyond the borders of RNMBC. During our study period, three individuals left the detection array. One of them, captured within the FPA, travelled to a Spanish MPA (Cap de Creus Natural Park), covering a distance of at least 21 km from their collection site. Although this type of excursions was only recorded for one individual, it is of particular importance. First, it supports the existence, although restricted, of *S. umbra spillover* effect from the RNMBC. Second, it provides evidence that long-distance migrations might contribute to the exchange of individuals to other protected areas. This would help to explain the successful recovery of their populations in MPAs, despite the scarce records of juveniles in these areas ⁹³. Finally, this might have important implications for the recovery of the population at larger time and space scales, since long distance migrations of adult individuals have an important role in the connectivity between isolated populations ^{97,98}.

-Conclusion and management implications

The brown meagre *S. umbra* is a very desired and easy target for fisheries (especially spearfishing), due to their peaceful behavior, gregarious character, accessibility and gastronomic value ¹⁵⁻¹⁷, which highlight its vulnerability. The decline of their populations in the Mediterranean Sea, with estimated reductions of 70% between 1980 and 2005 ⁹⁹, uncovered the need for specific protection measures. Among these measures, MPAs are considered one of the most efficient ways to support the recovery of their population due to the simultaneous protection of species and their habitat ^{15,93}. This is supported by our results, which give evidence that the RNMBC, although small, is still large enough to provide effective protection for *S. umbra* by covering its home range and their main spawning aggregation areas. However, the sole protection of the species within MPAs might help, but it does not

guarantee the recovery of the populations at larger time and spatial scales. Therefore, the reinforcement and perpetuation of protection measures is essential to ensure the recovery of the population inside and outside MPAs. In this sense, the combination of spatial protection measures, such as the creation and expansion of MPAs, and fisheries management, such as a ban on fishing for endangered species, might largely promote the conservation and rate of recovery of *S. umbra* populations. These measures are currently being applied in France, with the expansion process of the RNMCB and the actual moratorium for *Sciaena umbra* and *Epinephelus marginatus*, but it should be perpetuated and extended to all Mediterranean countries.

Here we provide evidence that the population of *S. umbra* is not limited to the fully protected area and density-dependent movements likely contributed to the establishment of a satellite population nearby Cap Abeille. We further show that this area might be an important spawning area for *S. umbra*. This should be considered in local conservation plans. The area around Cap Abeille is at the PPA and therefore, exposed to higher levels of human-induced stress, such as boat noise. Considering the sensitivity of *S. umbra* to anthropogenic noises, a full reduction of the human impact on those areas could largely improve the efficiency of *S. umbra* reproduction. This would be of great significance during the spawning aggregations, which peak in June and at dusk hours¹⁹. The expansion of both areas of the RNMCB (FPA and PPA) would not only promote the conservation of *S. umbra*, but all its habitats and the associated community, increasing the local biodiversity conservation². In France, this is indeed the objective of the new National Strategy for Marine Protected Areas (<https://www.ofb.gouv.fr/la-strategie-nationale-pour-les-aires-protegees>), which announced the ambition to protect 30% of the national marine and terrestrial areas by 2030, including 10% in no-take zones.

Furthermore, our study supports the need to perpetuate the French moratorium in place until 2023, and establish it in other Mediterranean countries. Our results show that although restricted, short seasonal migrations to spawning areas and long-distance excursions beyond RNMCB borders of *S. umbra* are occurring and possible more frequent than previously thought, even extending to other neighbor MPAs such as Cap de Creus in Spain. These movements are critical if we want to witness the recovery of *S. umbra* populations at a larger

spatial scale since they are fundamental to keep the connectivity among the Mediterranean populations. However, these movements also highlight their vulnerability to fishing outside MPAs, especially in border areas with different fishing regulations, as in this case study (*S. umbra* fishing ban in France but absent in Spain). This supports the need to ensure their protection at larger spatial scales, as proposed by the French moratoria and should therefore be maintained and extended to the other Mediterranean countries. However, these measures are useless if not accompanied by surveillance efforts. Small MPAs, like RNMCB, might have enough resources for local actions of control and inspection of the activities within their borders, but this becomes a challenging task at larger spatial scales. The creation of the Gulf of Lion Marine Natural Park in 2011 (<https://www.parc-marin-golfe-lion.fr/>) aims to overcome this problem and ensure a coherent and non-fragmented management of a large maritime area. Overall, our study shows the importance of these conservation measures for the protection of *S. umbra*, but it further supports the need to perpetuate and reinforce them to ensure the successful recovery of the *S. umbra* populations in the Mediterranean Sea.

DATA AVAILABILITY

The datasets generated and analysed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank the *Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls* for allowing us to carry out this study within the protected areas and for all the field assistance provided during the project. Many thanks to the *Union Sportive Arlequins Perpignanais* for providing A.B. with the conditions to complete this study. This study was funded by the National Rugby League / Provale as well as by the University of Perpignan Via Domitia Foundation through its support program for high level athletes.

AUTHORS CONTRIBUTION

A.B., P.L., B.H. contributed to the study conception and design. Material preparation and data collection were provided by A.B., G.S., P.L., F.C., A.M., R.C. M.M. and M.Z.. First analysis were done by E.A. and A.B. and were finalized by R.M.. The manuscript was written by R.M., A.B., P.L., and all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

References:

1. Coll, M. *et al.* The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. *PLOS ONE* **5**, e11842 (2010).
2. *Marine Conservation Ecology*. (Routledge, 2011). doi:10.4324/9781849775540.
3. O’Leary, B. C. *et al.* Effective Coverage Targets for Ocean Protection. *Conservation Letters* **9**, 398–404 (2016).
4. Di Franco, A. *et al.* Five key attributes can increase marine protected areas performance for small-scale fisheries management. *Sci Rep* **6**, 38135 (2016).
5. Di Lorenzo, M., Guidetti, P., Di Franco, A., Calò, A. & Claudet, J. Assessing spillover from marine protected areas and its drivers: A meta-analytical approach. *Fish and Fisheries* **21**, 906–915 (2020).
6. Halpern, B. S., Lester, S. E. & Kellner, J. B. Spillover from marine reserves and the replenishment of fished stocks. *Environmental Conservation* **36**, 268–276 (2009).
7. Grüss, A., Kaplan, D. M., Guénette, S., Roberts, C. M. & Botsford, L. W. Consequences of adult and juvenile movement for marine protected areas. *Biological Conservation* **144**, 692–702 (2011).
8. Stobart, B. *et al.* Long-term and spillover effects of a marine protected area on an exploited fish community. *Marine Ecology Progress Series* **384**, 47–60 (2009).
9. Di Lorenzo, M., Claudet, J. & Guidetti, P. Spillover from marine protected areas to adjacent fisheries has an ecological and a fishery component. *Journal for Nature Conservation* **32**, 62–66 (2016).
10. Claudet, J. *et al.* Marine reserves: size and age do matter. *Ecology Letters* **11**, 481–489 (2008).
11. Lester, S. E. & Halpern, B. S. Biological responses in marine no-take reserves versus partially protected areas. *Marine Ecology Progress Series* **367**, 49–56 (2008).
12. Marshall, D. J., Gaines, S., Warner, R., Barneche, D. R. & Bode, M. Underestimating the benefits of marine protected areas for the replenishment of fished populations. *Frontiers in Ecology and the Environment* **17**, 407–413 (2019).
13. Reyier, E. A. *et al.* Residency and dispersal of three sportfish species from a coastal marine reserve: Insights from a regional-scale acoustic telemetry network. *Global Ecology and Conservation* **23**, e01057 (2020).
14. Bizsel, C. IUCN Red List of Threatened Species: *Sciaena umbra*. *IUCN Red List of Threatened Species* (2007).
15. Harmelin-Vivien, M. *et al.* Effects of reserve protection level on the vulnerable fish species *Sciaena umbra* and implications for fishing management and policy. *Global Ecology and Conservation* **3**, 279–287 (2015).
16. Coll, J., Linde, M., García-Rubies, A., Riera, F. & Grau, A. M. Spear fishing in the Balearic Islands (west central Mediterranean): species affected and catch evolution during the period 1975–2001. *Fisheries Research* **70**, 97–111 (2004).

17. Lloret, J. *et al.* Spearfishing pressure on fish communities in rocky coastal habitats in a Mediterranean marine protected area. *Fisheries Research* **94**, 84–91 (2008).
18. Forcada, A. *et al.* Effects of habitat on spillover from marine protected areas to artisanal fisheries. *Marine Ecology Progress Series* **379**, 197–211 (2009).
19. Brazo, A. *et al.* Seasonal influence on the bathymetric distribution of an endangered fish within a marine protected area. *Sci Rep* **11**, 13342 (2021).
20. Grüss, A., Biggs, C. R., Heyman, W. D. & Erisman, B. Protecting juveniles, spawners or both: A practical statistical modelling approach for the design of marine protected areas. *Journal of Applied Ecology* **56**, 2328–2339 (2019).
21. Botsford, L. W. *et al.* Connectivity, sustainability, and yield: bridging the gap between conventional fisheries management and marine protected areas. *Rev Fish Biol Fisheries* **19**, 69–95 (2009).
22. Heupel, M. R. *et al.* Automated acoustic tracking of aquatic animals: scales, design and deployment of listening station arrays. *Mar. Freshwater Res.* **57**, 1–13 (2006).
23. Zeller, D. C. Ultrasonic telemetry: Its application to coral reef fisheries research. *Fishery Bulletin* **97**, 1058–1065 (1999).
24. Jadot, C., Donnay, A., Acolas, M. L., Cornet, Y. & Bégout Anras, M. L. 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 (2006).
25. Jorgensen, S. J. *et al.* Limited movement in blue rockfish *Sebastes mystinus*: internal structure of home range. *Marine Ecology Progress Series* **327**, 157–170 (2006).
26. Kerwath, S., Götz, A., Attwood, C., Sauer, W. & Wilke, C. Area utilisation and activity patterns of roman *Chrysoblephus laticeps* (Sparidae) in a small marine protected area. *African Journal of Marine Science* **29**, 259–270 (2007).
27. Abecasis, D. & Erzini, K. Site fidelity and movements of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) in a coastal lagoon (Ria Formosa, Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **79**, 758–763 (2008).
28. Collins, A. B., Heupel, M. R. & Motta, P. J. Residence and movement patterns of cownose rays *Rhinoptera bonasus* within a south-west Florida estuary. *Journal of Fish Biology* **71**, 1159–1178 (2007).
29. Afonso, P., Fontes, J. & Santos, R. S. Small marine reserves can offer long term protection to an endangered fish. *Biological Conservation* **144**, 2739–2744 (2011).
30. March, D., Palmer, M., Alós, J., Grau, A. & Cardona, F. 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 (2010).
31. Kaunda-Arara, B. & Rose, G. A. Homing and site fidelity in the greasy grouper *Epinephelus tauvina* (Serranidae) within a marine protected area in coastal Kenya. *Marine Ecology Progress Series* **277**, 245–251 (2004).

32. Lowe, C. G., Topping, D. T., Cartamil, D. P. & Papastamatiou, Y. P. Movement patterns, home range, and habitat utilization of adult kelp bass *Paralabrax clathratus* in a temperate no-take marine reserve. *Marine Ecology Progress Series* **256**, 205–216 (2003).
33. Topping, D. T., Lowe, C. G. & Caselle, J. E. Home range and habitat utilization of adult California sheephead, *Semicossyphus pulcher* (Labridae), in a temperate no-take marine reserve. *Marine Biology* **147**, 301–311 (2005).
34. D’Anna, G., Giacalone, V. M., Pipitone, C. & Badalamenti, F. 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 (2011).
35. La Mesa, G., Consalvo, I., Annunziatellis, A. & Canese, S. Movement patterns of the parrotfish *Sparisoma cretense* in a Mediterranean marine protected area. *Marine Environmental Research* **82**, 59–68 (2012).
36. Pastor, J. *et al.* Acoustic telemetry survey of the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) in the Marine Reserve of Cerbère-Banyuls: informations on the territoriality of this emblematic species. *Comptes Rendus Biologies* **332**, 732–740 (2009).
37. Alós, J. & Cabanellas-Reboredo, M. Experimental acoustic telemetry experiment reveals strong site fidelity during the sexual resting period of wild brown meagre, *Sciaena umbra*. *Journal of Applied Ichthyology* **28**, 606–611 (2012).
38. Picciulin, M. *et al.* Passive acoustic monitoring of *Sciaena umbra* on rocky habitats in the Venetian littoral zone. *Fisheries Research* **145**, 76–81 (2013).
39. Goñi, R., Hilborn, R., Díaz, D., Mallol, S. & Adlerstein, S. Net contribution of spillover from a marine reserve to fishery catches. *Marine Ecology Progress Series* **400**, 233–243 (2010).
40. Kayal, M. *et al.* Marine reserve benefits and recreational fishing yields: The winners and the losers. *PLOS ONE* **15**, e0237685 (2020).
41. Lenfant, P., Louisy, P. & Licari, M.-L. Recensement des mérus bruns (*Epinephelus marginatus*) de la réserve naturelle de Cerbère-Banyuls (France, Méditerranée) effectué en septembre 2001, après 17 années de protection. **10** (2003).
42. Koeck, B., Gudfin, A., Romans, P., Loubet, J. & Lenfant, P. Effects of intracoelomic tagging procedure on white seabream (*Diplodus sargus*) behavior and survival. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **440**, 1–7 (2013).
43. Garcia, J., Mourier, J. & Lenfant, P. Spatial behavior of two coral reef fishes within a Caribbean marine protected area. *Marine Environmental Research* **109**, 41–51 (2015).
44. Percie du Sert, N. *et al.* The ARRIVE guidelines 2.0: Updated guidelines for reporting animal research*. *J Cereb Blood Flow Metab* **40**, 1769–1777 (2020).
45. Grau, A., Linde, M. & Grau, A. M. Reproductive biology of the vulnerable species *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 (Pisces: Sciaenidae). *Scientia Marina* **73**, 67–81 (2009).
46. Engin, S. & Seyhan, K. Age, growth, sexual maturity and food composition of *Sciaena umbra* in the south-eastern Black Sea, Turkey. *Journal of Applied Ichthyology* **25**, 96–99 (2009).

47. Welsh, J. Q., Fox, R. J., Webber, D. M. & Bellwood, D. R. Performance of remote acoustic receivers within a coral reef habitat: implications for array design. *Coral Reefs* **31**, 693–702 (2012).
48. Aspillaga, E. *et al.* Ordinary and Extraordinary Movement Behaviour of Small Resident Fish within a Mediterranean Marine Protected Area. *PLOS ONE* **11**, e0159813 (2016).
49. Horne, J. S., Garton, E. O., Krone, S. M. & Lewis, J. S. Analyzing Animal Movements Using Brownian Bridges. *Ecology* **88**, 2354–2363 (2007).
50. Nielson, R. M., Sawyer, H. & McDonald, T. L. *Package 'BBMM'. Brownian bridge movement model.* (2015).
51. Calenge, C. *adehabitatHR: Home Range Estimation.* (2021).
52. Woods, S. *mgcv: Mixed GAM Computation Vehicle with Automatic Smoothness Estimation.* (2022).
53. Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A. & Smith, G. M. *Mixed effects models and extensions in ecology with R.* (Springer, 2009).
54. Aspillaga, E. *et al.* Thermal stratification drives movement of a coastal apex predator. *Sci Rep* **7**, 526 (2017).
55. McKinzie, M. K., Jarvis, E. T. & Lowe, C. G. Fine-scale horizontal and vertical movement of barred sand bass, *Paralabrax nebulifer*, during spawning and non-spawning seasons. *Fisheries Research* **150**, 66–75 (2014).
56. Cowpertwait, P. S. P. & Metcalfe, A. V. *Introductory Time Series with R.* (Springer Science & Business Media, 2009).
57. Reyier, E. A. *et al.* Regional-Scale Migrations and Habitat Use of Juvenile Lemon Sharks (*Negaprion brevirostris*) in the US South Atlantic. *PLOS ONE* **9**, e88470 (2014).
58. Harmelin, J.-G. *Le mérrou brun et le corb : deux Grands Témoins de 50 ans de protection du milieu marin dans le Parc national de Port-Cros (France, Méditerranée).* 16 (2013).
59. Colla, S., Pranovi, F., Fiorin, R., Malavasi, S. & Picciulin, M. Using passive acoustics to assess habitat selection by the brown meagre *Sciaena umbra* in a northern Adriatic Sea mussel farm. *Journal of Fish Biology* **92**, 1627–1634 (2018).
60. Picciulin, M., Fiorin, R., Facca, C. & Malavasi, S. Sound features and vocal rhythms as a proxy for locating the spawning ground of *Sciaena umbra* in the wild. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **30**, 1299–1312 (2020).
61. Di Franco, A. *et al.* Linking home ranges to protected area size: The case study of the Mediterranean Sea. *Biological Conservation* **221**, 175–181 (2018).
62. Moffitt, E. A., Botsford, L. W., Kaplan, D. M. & O'Farrell, M. R. Marine reserve networks for species that move within a home range. *Ecological Applications* **19**, 1835–1847 (2009).
63. Wearmouth, V. J. & Sims, D. W. Chapter 2 Sexual Segregation in Marine Fish, Reptiles, Birds and Mammals: Behaviour Patterns, Mechanisms and Conservation Implications. in *Advances in Marine Biology* vol. 54 107–170 (Academic Press, 2008).

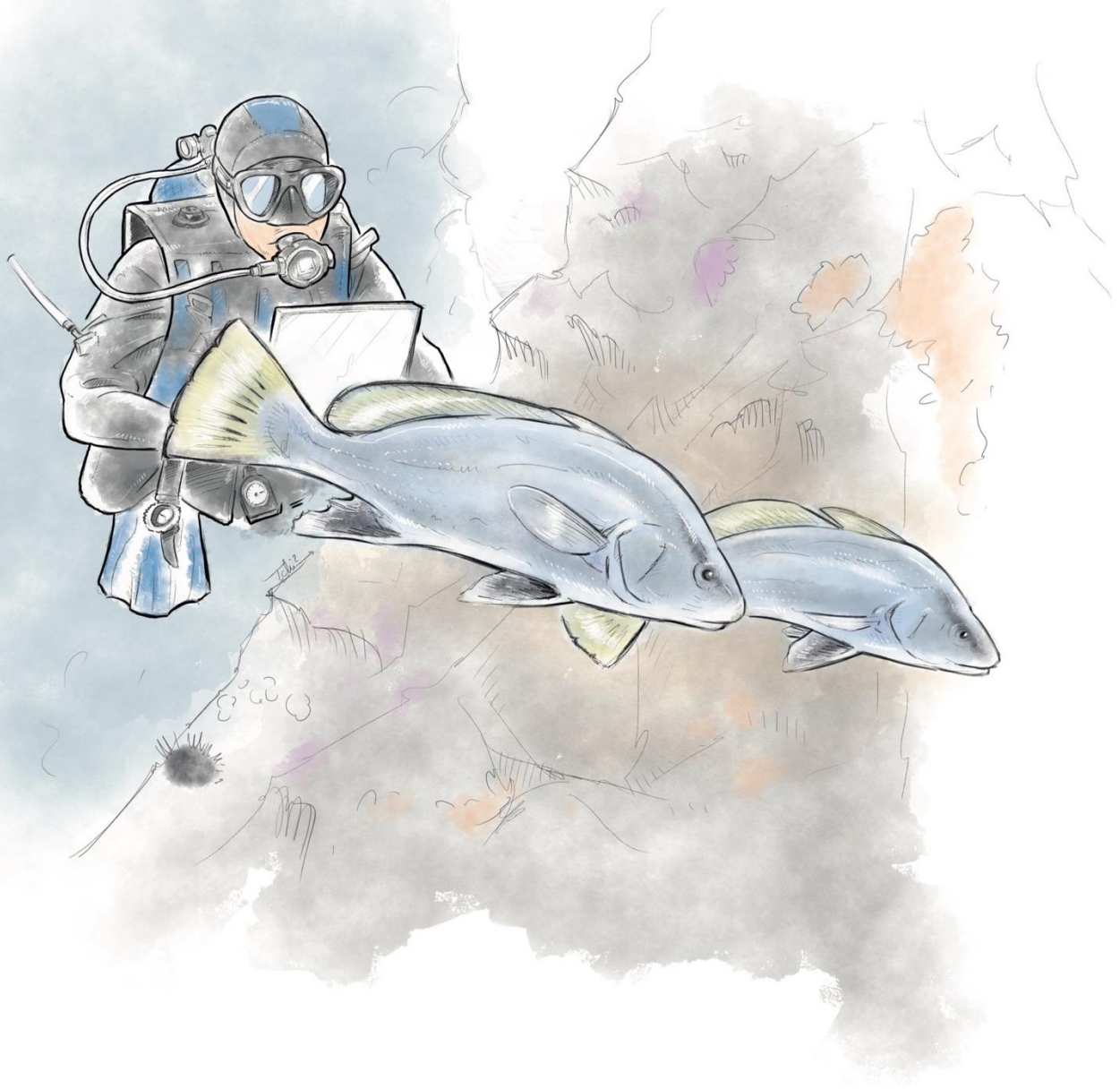
64. Haraldstad, Ør. & Jonsson, B. Age and Sex Segregation in Habitat Utilization by Brown Trout in a Norwegian Lake. *Transactions of the American Fisheries Society* **112**, 27–37 (1983).
65. L'Abée-Lund, J. H., Langeland, A., Jonsson, B. & Ugedal, O. Spatial Segregation by Age and Size in Arctic Charr: A Trade-Off between Feeding Possibility and Risk of Predation. *Journal of Animal Ecology* **62**, 160–168 (1993).
66. Tamoykin, I. Yu., Kuleshova, O. N. & Kuleshov, V. S. New Data on Brown Meagre *Sciaena umbra* (Sciaenidae) at the Crimean Shore of the Black Sea Based on Visual Underwater Observations Using Breath-Hold Diving. *Inland Water Biol* **14**, 215–221 (2021).
67. Derbal, F., Francour, P. & Thibaut, T. Ecologie des sars *Diplodus cervinus cervinus* (Lowe, 1838) et *Diplodus puntazzo* (Cetti, 1777), de la badèche *Epinephelus costae* (Steindachner, 1875) et du corb *Sciaena umbra* (Linnaeus, 1758) dans le golfe d'Annaba (Est, Algérie). *C* **10** (2013).
68. Meyer, C. G., Papastamatiou, Y. P. & Clark, T. B. Differential movement patterns and site fidelity among trophic groups of reef fishes in a Hawaiian marine protected area. *Mar Biol* **157**, 1499–1511 (2010).
69. Novak, A. J. *et al.* Inferring residency and movement patterns of horse-eye jack *Caranx latus* in relation to a Caribbean marine protected area acoustic telemetry array. *Animal Biotelemetry* **8**, 12 (2020).
70. Kramer, D. L. & Chapman, M. R. Implications of fish home range size and relocation for marine reserve function. *Environmental Biology of Fishes* **55**, 65–79 (1999).
71. Codarin, A., Wysocki, L. E., Ladich, F. & Picciulin, M. Effects of ambient and boat noise on hearing and communication in three fish species living in a marine protected area (Miramare, Italy). *Marine Pollution Bulletin* **58**, 1880–1887 (2009).
72. Di Franco, E. *et al.* Effects of marine noise pollution on Mediterranean fishes and invertebrates: A review. *Marine Pollution Bulletin* **159**, 111450 (2020).
73. McCormick, M. I., Allan, B. J. M., Harding, H. & Simpson, S. D. Boat noise impacts risk assessment in a coral reef fish but effects depend on engine type. *Sci Rep* **8**, 3847 (2018).
74. Picciulin, M., Sebastianutto, L., Codarin, A., Calcagno, G. & Ferrero, E. A. Brown meagre vocalization rate increases during repetitive boat noise exposures: A possible case of vocal compensation. *The Journal of the Acoustical Society of America* **132**, 3118–3124 (2012).
75. Sarà, G. *et al.* Effect of boat noise on the behaviour of bluefin tuna *Thunnus thynnus* in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* **331**, 243–253 (2007).
76. La Manna, G., Manghi, M., Perretti, F. & Sarà, G. Behavioral response of brown meagre (*Sciaena umbra*) to boat noise. *Marine Pollution Bulletin* **110**, 324–334 (2016).
77. Fiorentino, F. *et al.* On a spawning aggregation of the Brown meagre *Sciaena umbra* L., 1758 (Sciaenidae, Osteichthyes) in the maltese waters (Sicilian channel-Central Mediterranean). (2001).

78. Abecasis, D., Afonso, P. & Erzini, K. Changes in movements of white seabream (*Diplodus sargus*) during the reproductive season. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **167**, 499–503 (2015).
79. Zeller, D. C. Spawning aggregations: patterns of movement of the coral trout *Plectropomus leopardus* (Serranidae) as determined by ultrasonic telemetry. *Marine Ecology Progress Series* **162**, 253–263 (1998).
80. Bryan, D. R., Feeley, M. W., Nemeth, R. S., Pollock, C. & Ault, J. S. Home range and spawning migration patterns of queen triggerfish *Balistes vetula* in St. Croix, US Virgin Islands. *Marine Ecology Progress Series* **616**, 123–139 (2019).
81. Di Lorenzo, M. *et al.* Fitting the size of no-take zones to species movement patterns: a case study on a Mediterranean seabream. *Marine Ecology Progress Series* **502**, 245–255 (2014).
82. Bridger, C. J. & Booth, R. K. The Effects of Biotelemetry Transmitter Presence and Attachment Procedures on Fish Physiology and Behavior. *Reviews in Fisheries Science* **11**, 13–34 (2003).
83. Neves, V. *et al.* Assessing the effects of internal and external acoustic tagging methods on European flounder *Platichthys flesus*. *Fisheries Research* **206**, 202–208 (2018).
84. Wright, D. W., Stien, L. H., Dempster, T. & Oppedal, F. Differential effects of internal tagging depending on depth treatment in Atlantic salmon: a cautionary tale for aquatic animal tag use. *Current Zoology* **65**, 665–673 (2019).
85. De Mitcheson, Y. S. *et al.* A Global Baseline for Spawning Aggregations of Reef Fishes. *Conservation Biology* **22**, 1233–1244 (2008).
86. Chakroun-Marzouk, N. & Ktari, M.-H. Le corb des côtes Tunisiennes, *Sciaena umbra* (Sciaenidae) : cycle sexuel, âge et croissance. *Cybium* **27**, 211–225 (2003).
87. Derbal, F. & Kara, M. H. Régime alimentaire du corb *Sciaena umbra* (Sciaenidae) des côtes de l'est algérien. *Cybium* **31**, 189–197 (2007).
88. Fabi, G., Manoukian, S. & Spagnolo, A. Feeding behavior of three common fishes at an artificial reef in the northern Adriatic Sea. *Bulletin of Marine Science* **78**, 39–56 (2006).
89. Ulses, C., Estournel, C., Durrieu de Madron, X. & Palanques, A. Suspended sediment transport in the Gulf of Lions (NW Mediterranean): Impact of extreme storms and floods. *Continental Shelf Research* **28**, 2048–2070 (2008).
90. Estournel, C., Kondrachoff, V., Marsaleix, P. & Vehil, R. The plume of the Rhone: numerical simulation and remote sensing. *Continental Shelf Research* **17**, 899–924 (1997).
91. Hereu, B., Diaz, D., Pasqual, J., Zabala, M. & Sala, E. Temporal patterns of spawning of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* in relation to environmental factors. *Marine Ecology Progress Series* **325**, 187–194 (2006).
92. Harmelin-Vivien, M. *et al.* Gradients of abundance and biomass across reserve boundaries in six Mediterranean marine protected areas: Evidence of fish spillover? *Biological Conservation* **141**, 1829–1839 (2008).
93. García-Rubies, A., Hereu, B. & Zabala, M. Long-Term Recovery Patterns and Limited Spillover of Large Predatory Fish in a Mediterranean MPA. *PLOS ONE* **8**, e73922 (2013).

94. Lizaso, J. L. S. *et al.* Density dependence in marine protected populations: a review. *Environmental Conservation* **27**, 144–158 (2000).
95. PNMGL. *Suivi du mérrou et du corb dans le Parc naturel marin du golfe du Lion entre 2016 et 2020.* (2021).
96. Hereu, B., Rovira, G., Aspillaga, E., Casals, D. & Ortega, J. *Seguiment de les poblacions de peixos vulnerables a l'activitat pesquera.* 13–92 (2020).
97. Benestan, L. *et al.* Restricted dispersal in a sea of gene flow. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **288**, 20210458 (2021).
98. Manel, S. *et al.* Long-Distance Benefits of Marine Reserves: Myth or Reality? *Trends in Ecology & Evolution* **34**, 342–354 (2019).
99. Chao, L. IUCN Red List of Threatened Species: *Sciaena umbra*. *IUCN Red List of Threatened Species* (2020).

Chapitre V :

Écologie de l'espèce



Dans ce chapitre, nous nous sommes intéressés à plusieurs stades et phases du cycle de vie du corb. Ces travaux exploratoires viennent compléter la partie principale consacrée à la caractérisation des déplacements de corbs par télémétrie acoustique (Chapitres III et IV). La reproduction, la croissance et l'évolution des effectifs de corbs au sein de la RNMCB seront étudiées dans ce chapitre et viendront enrichir les connaissances sur la biologie et l'écologie de cette espèce.

Ces résultats pourront faire l'objet d'une ou plusieurs publications sous forme de short note ou d'article dans un journal moins ambitieux.

Ces travaux m'ont permis de découvrir d'autres disciplines et d'élargir mes connaissances en écologie. J'ai pu accompagner et encadrer des étudiants de master qui m'ont aidé à réaliser ces recherches complémentaires. Ils m'ont également donné l'opportunité de travailler en collaboration avec des chercheurs et des laboratoires de recherches extérieurs dont le CRIOBE.



Figure 29 : Plongeur observant un corb au sein de la RNMCB (Didier Fioramonti).

1 - Évolution des effectifs de corbs dans la RNMCB

1.1 Introduction

Les méthodes de recensement visuel sous-marin sont utilisées depuis de nombreuses années dans le monde entier pour la gestion et la conservation des écosystèmes marins peu profonds (Caldwell et al., 2016). Il existe de nombreuses méthodes de recensement visuel qui se différencient par la trajectoire du plongeur (transect (Thomas et al., 2010) ou aléatoire (Kimmel, 1985)), la vitesse (point fixe (Bohnsack and Bannerot, 1986) ou en mouvement) ainsi que le temps et la distance de comptage. Chaque méthode présente des avantages et des inconvénients et leur efficacité va dépendre du site d'étude mais surtout de ou des espèces ciblées (Lincoln Smith, 1989; Kulbicki et al., 2010; Pais et Cabral, 2017). De nombreux biais peuvent altérer les résultats obtenus. Certains biologiques, les espèces cryptiques ou craintives sont plus difficilement observables entraînant une sous-estimation des effectifs (Bozec et al., 2011). D'autres facteurs abiotiques tels que la visibilité, le courant et la température peuvent également influencer sur les comptages (Pais and Cabral, 2018). Enfin le plongeur va jouer un rôle important dans l'évaluation de la quantité et de la taille des espèces rencontrées. Une bonne connaissance du site d'étude et des espèces étudiées permet de limiter ces biais et d'augmenter la précision des résultats obtenus (Sale and Sharp, 1983; Bennett et al., 2009). Les méthodes de recensement visuel marins ne sont pas totalement fiables pour quantifier avec précisions les effectifs totaux mais constituent un moyen efficace pour détecter la présence ou non d'une espèce et suivre son évolution dans le temps.

Dans les zones côtières méditerranéennes, la présence de *S. umbra* est considérée comme une indication de la haute qualité environnementale et de la richesse biologique (Mouillot et al., 2002; Garcia-Rubies et al., 2013). Cependant, sur la base de statistiques de capture de la FAO, (Bizsel et al., 2011), une baisse d'environ 70% de la population de corbs en Méditerranée a été observée entre 1980 et 2005. Le corb est un poisson vulnérable notamment en Méditerranée occidentale, où l'espèce est moins abondante que sur les côtes sud (Harmelin, 1991; Harmelin, 2013). Le corb a bénéficié de mesures de protection en milieu protégé (AMP) (Harmelin and Ruitton, 2007) mais il a longtemps été ciblé en dehors de ces zones par des professionnels et les pêcheurs récréatifs, notamment par la chasse sous-marine (Morales-Nin et al., 2005; Font and Lloret 2014). Le suivi des populations de corbs, au sein et en dehors des

zones protégées, mettent en avant des tendances et attestent que cette espèce peut être utilisée comme bio indicateur des pressions de pêche professionnelle et récréative (Harmelin and Ruitton, 2007). Le GEM a donc décidé d'intégrer le corb dans ses comptages depuis le début des années 2000 dans les suivis des AMP méditerranéennes. Des inventaires de *Sciaena umbra* ont été réalisés sur l'ensemble de la RNMCB en 2001, 2011, 2014, 2017 et 2020. Ces missions comptages sont organisées par le gestionnaire de la réserve en collaboration avec le GEM, l'UPVD, le Parc Naturel Marin du Golfe du Lion et l'Observatoire Océanologique de Banyuls. Ces comptages constituent une base de données importante qui contribue au suivi et à la caractérisation de la dynamique des populations de corbs dans cette AMP proche de la frontière espagnole et seule réserve naturelle marine en Occitanie. Ils permettent de (i) suivre l'évolution des populations de corbs au sein de la RNMCB depuis 2001, (ii) de mesurer les différences entre ZPR et ZPP (effet réserve, débordement, capacité de charge) et (iii) de suivre la démographie au travers des classes de tailles.

2.2 Matériel et méthode

Comptages :

Pour établir un recensement le plus exhaustif possible, la méthode d'inventaire est identique d'une mission à l'autre et reprend les principes mis en place par le GEM. Pour réaliser les suivis, la réserve est divisée en 12 secteurs susceptibles d'être fréquentés par les populations de mérus bruns et de corbs (figure 30).

Ces sites sont généralement caractérisés par des zones favorables à la présence de mérus bruns et de corbs (roches et coralligènes) (Lenfant et al., 2003) et donc près de la côte ou sur les secs.

Afin de couvrir l'ensemble des substrats susceptibles d'être fréquentés par les individus recherchés, les zones à faibles profondeurs sont explorées en apnée tandis que les zones plus profondes (>10 m) sont prospectées en scaphandre autonome. Lorsqu'un corb est observé, le plongeur note : le temps d'immersion, la profondeur d'observation, la taille, l'habitat (roche, bloc, posidonie...) (figure 31). A la fin de chaque journée, les résultats de tous les observateurs

(scaphandriers et apnéistes) sont recueillis et les doubles comptages sont éliminés grâce aux observations notées in situ.

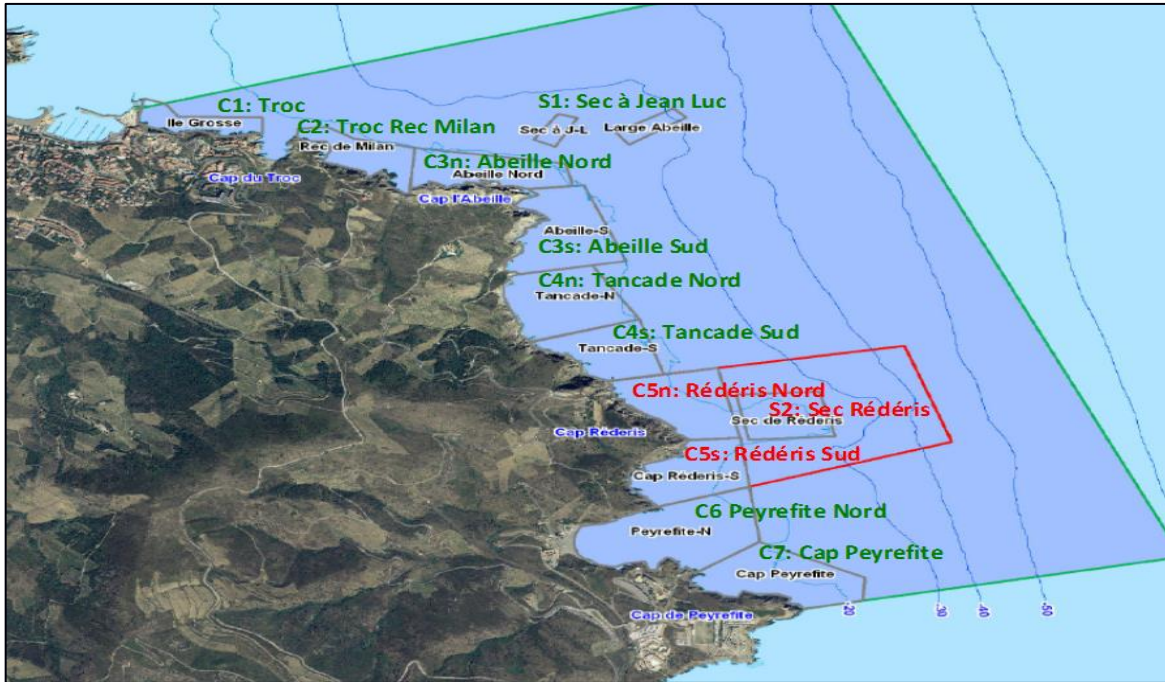


Figure 30 : Secteurs définis au sein de la RNMBCB pour les recensements réalisés par le GEM.

FICHE D'OBSERVATION							
COMPTAGE CORBS							
COMPTAGE SARS TAMBOURS							
Date		<input type="checkbox"/> Matin <input type="checkbox"/> Après midi		Visibilité			
Secteur				Température de l'eau			
Observateur				Courant			
Heure début plongée :				Si thermocline, profondeur			
Heure fin de plongée :							
Espèce	Taille	Nbre (si taille identique)	Prof.	Tps de plongée	Fixe (F) / Va Droite (VD) / Va Gauche (VG)	Fuite (F) / Approche (A)	Observation
<input type="checkbox"/> Corb							
<input type="checkbox"/> Sar tambour							
<input type="checkbox"/> Corb							
<input type="checkbox"/> Sar tambour							
<input type="checkbox"/> Corb							
<input type="checkbox"/> Sar tambour							
<input type="checkbox"/> Corb							
<input type="checkbox"/> Sar tambour							
<input type="checkbox"/> Corb							
<input type="checkbox"/> Sar tambour							
<input type="checkbox"/> Corb							
<input type="checkbox"/> Sar tambour							
<input type="checkbox"/> Corb							
<input type="checkbox"/> Sar tambour							
<input type="checkbox"/> Corb							
<input type="checkbox"/> Sar tambour							
<input type="checkbox"/> Corb							
<input type="checkbox"/> Sar tambour							

Figure 31 : Fiche de comptage utilisée lors des recensements effectués par le GEM.

Concernant l'organisation des plongeurs, on retrouve trois palanquées de 6 plongeurs qui se disposent en ligne, en surface ou sur le fond (selon les conditions météorologiques) au départ de chaque site à prospecter. Les plongeurs évoluent lentement en suivant le cap défini à l'avance et en s'efforçant de conserver l'homogénéité de la ligne tout en prospectant les cavités rocheuses. Les apnéistes sont organisés par groupes de deux et se relaient pour prospecter l'ensemble de la bande côtière. Ils inspectent tous les abris susceptibles de cacher un corb en réalisant des boucles le long de la bande littorale. En prospectant les zones les moins profondes, les apnéistes recherchent en particulier les jeunes individus.

Analyses :

La composition des populations de corbs est caractérisée par plusieurs descripteurs tels que l'abondance, la structure démographique, la biomasse et le comportement. Dans cette partie nous avons choisi de suivre uniquement les paramètres d'abondance et de structures démographiques pour étudier l'évolution et de la dynamique des populations de corbs. L'**abondance** est le nombre d'individus comptabilisés lors des missions de recensement. Nous avons suivi l'évolution des abondances en fonction des années et du niveau de protection. La structure démographique a été étudiée en fonction des années et du niveau de protection. Cette étude permet d'évaluer les répartitions de tailles en fonction des sites et de suivre l'évolution des structures de tailles au cours du temps. Le corb est une espèce gonochorique, cette étude permet donc d'évaluer la proportion d'individus matures (23 cm environ) (Chakroun-Marzouk and Ktari, 2003; Grau et al., 2009).

- de 5 à 19 cm (xs), individus immatures
- de 20 à 29 cm (s), maturité
- de 30 à 39 cm (m) }
 - de 40 à 49 cm (l) } individus matures
 - de 50 à 59 cm (xl) }
 - de 60 à 70 cm (xxl) }

Nous avons testé si une part significative de la variabilité des paramètres étudiés pouvait être expliquée par les facteurs "protection" et "année". Le modèle utilisé contenait donc deux facteurs : protection (avec deux niveaux : ZPR et ZPP) et année avec cinq niveaux (2001, 2011, 2014, 2017 et 2020). Une analyse de variance par permutation (PERMANOVA) (Anderson et al., 2008) a été appliquée à ce modèle. Dans ce type d'analyse, les valeurs de P sont obtenues par 999 permutations des résidus dans un modèle réduit. Étant donnée la variabilité intrinsèque des données écologiques, les tests ont été considérés significatifs pour des $P < 0,05$ et en limite de significativité pour des $P < 0,1$. Ces analyses ont été réalisées à l'aide des logiciels et packages PRIMER 6 et PERMANOVA+B20 (Anderson et al., 2008; Clarke and Gorley, 2006).

1.3 Résultats

Les données de comptages récoltés depuis 2001 nous permettent de suivre l'évolution des populations de corbs au sein de la RNMCB et dans les deux niveaux de protection (ZPP et ZPR). On observe, sur la figure 32, une forte augmentation des populations de corbs dans la RNMCB (175 en 2001 contre 398 en 2020).

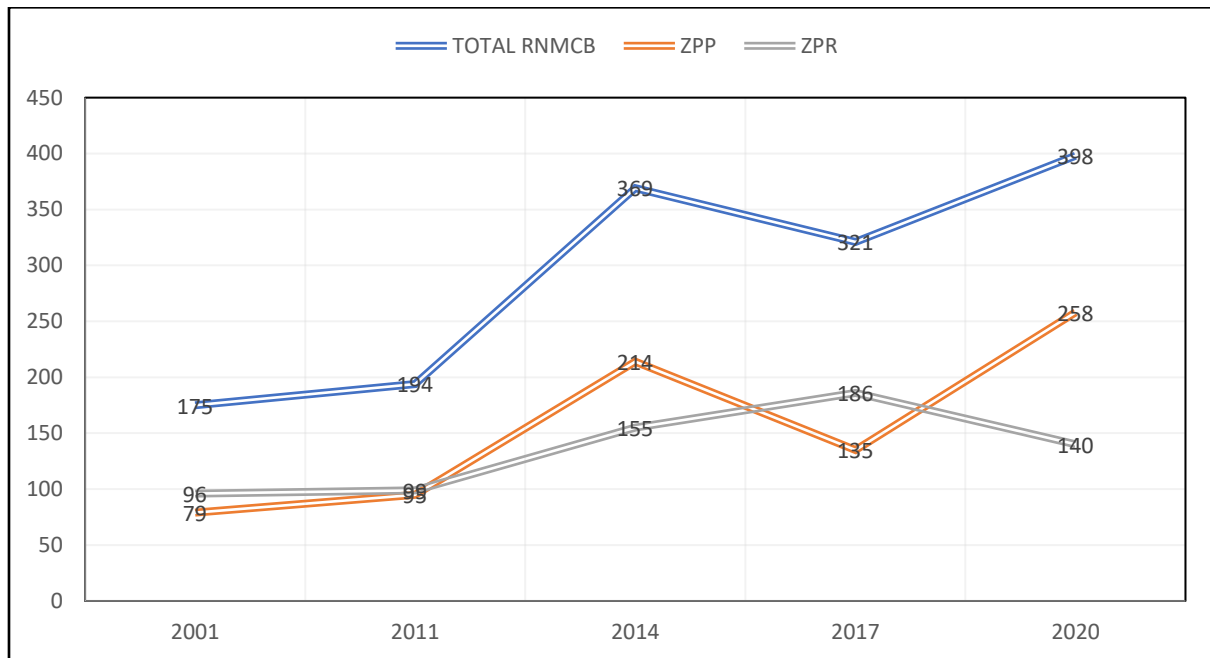


Figure 32 : Évolution des effectifs de corbs au sein de la RNMCB de 2001 à 2020. ZPP = Zone de Protection Partielle et ZPR = Zone de Protection Renforcée.

Quand on s'intéresse plus en détail aux niveaux de protection, on observe une augmentation plus importante dans la ZPP que dans la ZPR (augmentation x 1,5 dans la ZPR entre 2001 et 2020 contre 3,3 dans la ZPP). Lors du dernier comptage le nombre d'individus comptés dans la ZPP a été nettement supérieur à celui de la ZPR.

Nous avons utilisé les estimations de tailles relevées lors des comptages pour regrouper les individus au sein de classes tailles présentées précédemment. Au sein de la RNMCB, on observe que les structures démographiques sont très proches depuis 2001 (figure 33) avec une majorité de poissons compris entre 30 et 49 cm, quelques gros individus et quasiment pas ou très peu de juvéniles. En 2001, la population de corbs semble être composée principalement d'individus de grande taille (40-49cm) alors qu'en 2011 et 2014 la population est plus représentée par des individus de taille moyenne (30-39 cm).

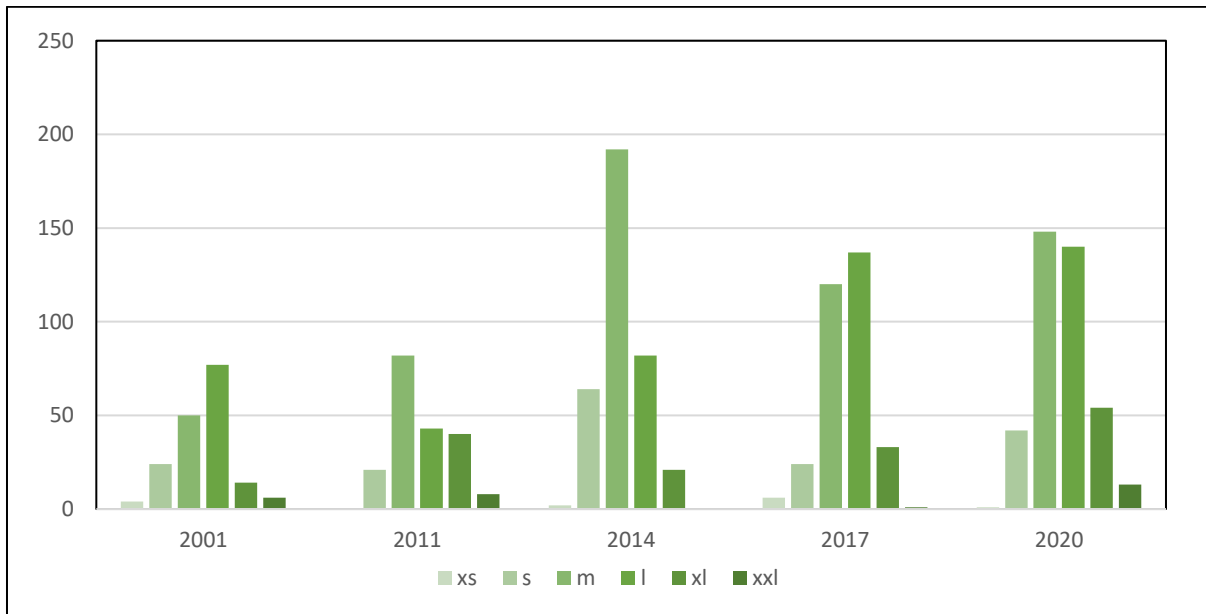


Figure 33 : Classes de tailles des populations de corbs au sein de la RNMCB de 2001 à 2020. (xs : 5-19 cm ; s : 20-29 cm ; m : 30-39 cm ; l : 40-49 cm ; xl : 50-59 ; xxl : 60-69cm).

La figure 34 présente les classes de tailles des populations de corbs au sein de la ZPR et de la ZPP. On remarque que la structure démographique est pratiquement identique dans les deux zones de protection avec une majorité d'individus de moyenne et grande taille (30-49 cm). Les gros individus sont bien répartis entre les deux zones de répartition et les tailles moyennes des individus sont quasi identiques pour les 5 campagnes de comptages (maximum 3 cm de différence en 2011). Les individus de petite taille (< 20 cm) ne semblent pas être plus présents

dans une zone de protection en particulier. En effet, ils ont été rencontrés seulement 8 fois dans la ZPP contre 5 dans la ZPR. L'augmentation de la classe 30-39 cm observée dans la RNMCB en 2014 (figure 34) est principalement due à la ZPP où plus de 140 individus de cette classe de taille ont été observés représentant 67% des individus comptabilisés dans cette zone de protection.

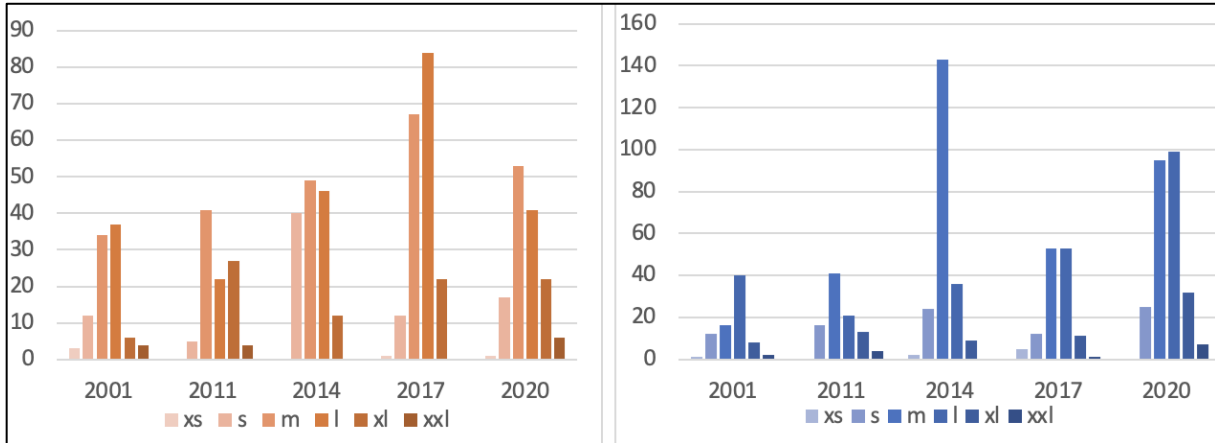


Figure 34 : Classes de tailles des populations de corbs de 2001 à 2020, à gauche et en orange dans la réserve intégrale, à droite et en bleu dans la réserve partielle. (xs : 5-19 cm ; s : 20-29 cm ; m : 30-39 cm ; l : 40-49 cm ; xl : 50-59 ; xxl : 60-69cm).

1.4 Discussion

Les résultats concernant les effectifs ont décrit une forte augmentation des populations de corbs en 2014 puis 2020. La structure démographique montre qu'elles sont principalement composées d'individus de taille moyenne. Les fortes proportions d'individus observés en 2011 et 2014 (m : 30-39 cm) pourraient être issus de la reproduction des gros individus (xl : 50-59 cm) bien représentés en 2001. Les études portant sur la détermination de l'âge des corbs par scalimétrie nous indiquent que les individus de 30 cm seraient âgés d'au moins 5 ans (Chakroun-Marzouk and Ktari, 2003). La reproduction dont seraient issus les individus de taille moyenne, observés en 2011 et 2014, aurait eu lieu dans les années 2006-2009. Il aurait été intéressant d'avoir la structure démographique des populations de corbs en 2006 pour vérifier si notre hypothèse est cohérente. Cependant, avec une phase larvaire d'un mois, les œufs et larves de corbs peuvent parcourir plus de 500 km avec le courant. Sachant que le courant Liguro Provençal est dominant, les œufs pondus au sein de la RNMCB peuvent être recrutés au sud de Barcelone. Il faut noter aussi que très peu d'individus de petite taille sont observés

dans les structures démographiques étudiées et ce dans les deux zones de protection. Il est important de préciser que les juvéniles de corbs ont généralement des habitats différents des adultes. Ils affectionnent les herbiers de posidonie (Harmelin, 2013) or cet habitat est peu observé lors des campagnes de recensement dans la RNMCB. Il est donc compréhensible que peu d'individus de petite taille soient observés lors des suivis de corbs. Il peut aussi s'agir d'une sous-estimation liée à la méthodologie. En effet, les jeunes individus étant cryptiques, ils peuvent échapper à l'observateur, comme pour le mérrou (Lenfant et al., 2003). La méthode du comptage visuel tend à sous-estimer la densité et la diversité des espèces cryptiques (Willis, 2001). Harmelin (2013) montre que dans le Parc National de Port-Cros, la structure démographique de la population de corbs se caractérise aussi par le manque d'individus d'une taille inférieure à 15 cm. Cela ne signifie pas que les juvéniles âgés de moins d'un an sont absents mais qu'ils sont très cryptiques. En effet, les quelques observations de juvéniles sont rares et sont réalisées seulement de nuit comme ont pu le faire Le Direach (com. pers.) à Scandola et Lenfant (com. pers.) dans le Languedoc (Harmelin, 2013). L'hypothèse la plus probable met en avant une éventuelle exportation des œufs et des larves vers le sud suivant le courant Liguro Provençal. L'absence d'habitat favorable et de populations de corbs au nord de Banyuls induirait qu'aucun œuf et/ou juvénile ne serait apporté au sein de la RNMCB. Les études montrent que la population de *Sciaena umbra* a fortement augmenté ces dernières années dans cette réserve. Les comparaisons entre la ZPR et la ZPP indiquent que la dynamique des populations de corbs est en plus forte progression que dans la ZPP où le nombre d'individus a fortement augmenté, sauf en 2017 où le nombre d'individus a fortement chuté. Cette diminution est, sans doute, due aux conditions climatiques peu propices lors du comptage cette année-là. Une mer agitée favorise la présence de matière en suspension (Ulses et al., 2008), réduisant la visibilité et donc les probabilités d'observer des corbs. Il a aussi été démontré que le vent et les vagues avaient un effet direct sur la profondeur des corbs (Brazo et al., 2021). Ces derniers ayant tendance à se déplacer dans les eaux plus profondes par mer agitée. Cela pourrait expliquer qu'une partie des populations de corbs se soit déplacée en eaux trop profondes à l'extérieur du périmètre de comptage. Le retour d'un nombre élevé de corbs en 2020 dans la ZPP soutient nos hypothèses émises précédemment. L'augmentation importante du nombre de corbs, ces dernières années, témoigne de l'efficacité de la réserve. L'augmentation des effectifs peut être due à plusieurs facteurs tels

qu'une reproduction efficace et des habitats favorables au sein de la RNMCB. Néanmoins, il est évident que les mesures de gestion et de surveillance jouent un rôle majeur dans le développement des populations. Depuis les années 2000, la RNMCB s'est renforcée en termes de personnel et de moyens à la mer et terrestre permettant une meilleure gestion et un suivi plus efficace (surveillances bateaux, suivis d'espèces, études d'impact...). Les résultats obtenus dans cette étude résultent des efforts réalisés durant plus de dix ans en termes de gestion, de surveillance, de protection, et de sensibilisation. L'efficacité des AMP en termes de recolonisation, maintien et développement des populations de corbs soutient le moratoire mis en place depuis 2014. Ce moratoire doit permettre le retour ou l'augmentation du nombre de corbs hors AMP où il est très peu représenté depuis de nombreuses années bien que les habitats y soient favorables (PNMGL. Suivi du mérrou et du corb dans le Parc naturel marin du golfe du Lion entre 2016 et 2020. (2021)). Au vu de l'importante augmentation des effectifs au sein de la RNMCB, il semblerait qu'il y ait de nombreuses connectivités inter-AMP. Ces connectivités renforcent l'importance d'une gestion cohérente en dehors des AMP. La mise en place et le renouvellement du moratoire pourrait permettre d'augmenter les connectivités entre AMP et d'observer des résultats à une échelle plus grande. Si l'on compare l'évolution des effectifs, dans chaque zone de protection, on remarque que l'augmentation du nombre de corbs dans la RNMCB est principalement induite par la ZPP tandis que les effectifs de la ZPR semblent stagner. Cette stabilisation pourrait traduire que les densités de corbs au sein de la ZPR ont atteint la capacité de charge des habitats essentiels pour cette espèce, obligeant les juvéniles ou adultes à chercher des habitats et ressources disponibles en périphérie (ZPP) (Russ et al., 2004). Cette dispersion vers les zones partiellement protégées soutient l'efficacité de la réserve et doit permettre à terme la propagation des populations de *Sciaena umbra* vers les zones hors AMP.

2 – Évaluation de la croissance de *Sciaena umbra* dans la RNMCB

2.1 Introduction

Le corb est l'une des cinq espèces de la famille des Sciaenidae présentes dans la Méditerranée. Son aire de répartition s'étend également en mer Noire, mer d'Avos et sur les côtes Est de l'Atlantique (de la Manche au Sénégal) (Chao, 2015). Plus présent dans le Sud du bassin méditerranéen, le corb est exploité par la pêche professionnelle et artisanale (Chakroun et al., 1982; Fisher et al., 1987). En revanche, il est beaucoup moins représenté dans le bassin occidental où les populations ont souffert du développement de la chasse sous-marine et de la dégradation de leurs habitats (Harmelin, 1991; Harmelin and Marinopoulos, 1993).

Les disparités observées au niveau de son aire de répartition peuvent être dues aux habitats disponibles, aux activités anthropiques, aux conditions biotiques/abiotiques influant directement sur la croissance des populations. Aujourd'hui de nombreuses études permettent d'obtenir des informations sur la croissance des populations de poissons. La sclérochronologie est la discipline qui vise à reconstruire l'histoire de vie des individus au cours du temps via l'étude de leurs parties calcifiées. On distingue 3 spécialités au sein de cette discipline, la scalimétrie (étude des écailles), la squelettochronologie (étude des vertèbres) et l'otolithométrie (étude des otolithes). La scalimétrie et l'otolithométrie sont les deux approches fréquemment utilisées pour estimer l'âge d'un individu ainsi que son cycle de vie (Morales-Nin et al., 2005). Cependant, la lecture d'écailles devient relativement difficile à partir d'un certain âge à cause des tassements de stries de croissances. Selon une étude sur l'estimation de l'âge du corb par scalimétrie, il devient difficile d'estimer l'âge d'un individu au-delà de 9 ans en raison du tassement des *annuli* sur les écailles (Chakroun-Marzouk and Ktari, 2003). Les sciaenidés se caractérisent par une taille relativement grande de leurs otolithes, caractéristique d'une communication acoustique et activité nocturne élevée (Cruz and Lombarte, 2004; Lombarte and Cruz, 2007). En outre, cette grande taille des otolithes facilite leur collecte et leur manipulation. La cohérence des estimations d'âges fait des otolithes les parties dures les plus fiables pour l'étude de croissance des sciaenidés (Jones and Wells, 1998; Ihde and Chittenden, 2002). Ceci est particulièrement vrai pour *Sciaena umbra*, comme le rapportent plusieurs études portant sur l'estimation de l'âge (Chauvet, 1991; Ragonese et al., 2004; Artüz, 2006) où il a été possible de déterminer de manière cohérente

l'âge chez les poissons de 20 ans ou plus (Chauvet, 1991; Ragonese et al., 2004; La Mesa et al., 2008; Morat et al., 2017).

Les otolithes (du grec *oto* : oreille et *lithos* : pierre) sont des concrétions minéralisées de carbonate de calcium (CaCO_3) de l'oreille interne des poissons téléostéens. Trois paires sont présentes dans les capsules optiques de part et d'autre de l'encéphale : le *lapillus*, l'*astériscus* et la *sagitta* (la plus volumineuse chez la majorité des espèces). Les otolithes sont considérés comme de véritables boîtes noires enregistrant tous les événements marquants de la vie du poisson de la naissance jusqu'à la mort. Présentes, dès le début de l'ontogenèse (Campana, 1999), les caractéristiques de ces derniers : forme, dimensions, composition chimique, microstructure sont des critères de reconnaissance, classification, phylogénie et de caractérisation du cycle biologique d'un individu et de son milieu (Lecomte-Finiger, 1999).

L'otolithométrie permet d'évaluer les conditions de vie et de croissance d'une population à un endroit donné. En Méditerranée, de nombreuses études ont été publiées sur la croissance de *Sciaena umbra*. Ces travaux ont permis de décrire la croissance des populations de corbs et de les comparer selon les régions. Cependant aucune étude n'a été réalisée en Méditerranée occidentale. L'intérêt du travail présenté ici est de déterminer les paramètres de croissance et de voir si les conditions au sein de la RNMCB sont favorables à la croissance de *Sciaena umbra*. Des conditions défavorables pourraient expliquer en partie les faibles effectifs sur les côtes méditerranéennes françaises. Cette étude fournit des informations essentielles sur la biologie, l'écologie et la gestion de cette espèce.

2.2 Matériel et méthode

Site d'étude et échantillonnage :

Au total, 22 individus de *S. umbra* ont été collectés au sein de la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls. L'ensemble des captures a été réalisé à l'aide de filets, par des pêcheurs professionnels, durant les étés 2016 et 2017 à des profondeurs comprises entre la surface et 50 m. Les captures ont été réalisées dans différentes zones de la réserve, allant du Sec à Jean Luc au Cap Peyrefite (figure 35), afin d'avoir une répartition des échantillons sur toute la zone de la réserve. Cette large zonation de prélèvement est importante car elle permet d'avoir des

individus pouvant provenir de populations différentes, et donc d'obtenir une gamme de taille d'individus la plus large possible. Avant tout prélèvement d'otolithes, les individus sont pesés, mesurés afin d'avoir toutes les informations nécessaires à la continuité de l'étude. Le sexage, par examen macroscopique des gonades n'a pas été réalisé.



Figure 35 : Carte représentant le site d'étude et la zone d'échantillonnage.

Relation Taille-Poids :

La relation taille-poids est étudiée ici pour voir s'il existe une corrélation entre poids et taille sur la population étudiée. Elle permet aussi de déterminer des paramètres de croissance.

La relation entre le poids et la taille est décrite par la fonction :

$$P = aT^b$$

P représentant le poids en gramme

T la taille en cm.

Les paramètres de régression **a**, **b** et le coefficient de détermination (**R²**) ont été calculés pour l'ensemble de l'échantillonnage grâce à la courbe de tendance puissance.

Estimation de l'âge et de la croissance

Préparation des otolithes :

La grande taille et l'épaisseur des otolithes, chez les Sciaenidés, ne permettent pas une lecture directe à la surface de l'otolithe entier que ce soit en lumière réfléchie ou transmise. Le dépôt dense de carbonate de calcium réduit la transmission de la lumière, ce qui rend presque impossible la distinction entre les zones hyalines et opaques (Arneri et al., 1998). Nous avons donc procédé à l'inclusion des otolithes en utilisant une résine époxy (Araldite) et un catalyseur pour le durcissement (dosage : 10 ml de résine pour 3 ml de durcisseur). Le durcissement se fait à température ambiante pendant environ 24 heures. Le polissage des otolithes est une phase importante qui permet de rendre les observations possibles, lisibles et nettes. Elle consiste à éliminer par ponçage les différentes matières entourant le nucléus (noyau) des otolithes et également de faire apparaître les *annuli* qui sont la base de l'estimation de l'âge d'un individu. Dans le cadre de cette étude, la phase de polissage est réalisée manuellement en effectuant des déplacements en forme de « 8 » du bloc contenant l'otolithe sur le papier de verre afin d'obtenir un otolithe uniforme. L'opération est renouvelée jusqu'à rendre l'échantillon correctement visible à la loupe. L'acide éthylène diamine tétraacétique (EDTA) est utilisé, dans un premier temps, pour décalcifier les otolithes (retirer la couche calcique recouvrant la trame protéique) tandis que le bleu de toluidine sert à la coloration des arrêts de croissance en se déposant sur la trame protéique (plus dense durant l'hiver). Conformément aux études réalisées chez de nombreux sciaenidés : *Cynoscion nebulosus* (Nieland et al., 2002), *C. regalis* (Lowerre-Barbieri et al., 1994), *Micropogonias undulatus* (Barbieri et al., 1994), *Pogonias cromis* (Beckman et al., 1990) et *Sciaenops ocellatus* (Ross et al., 1995), les *annuli* observés sur les coupes d'otolithes de *Sciaena umbra* sont déposés annuellement.

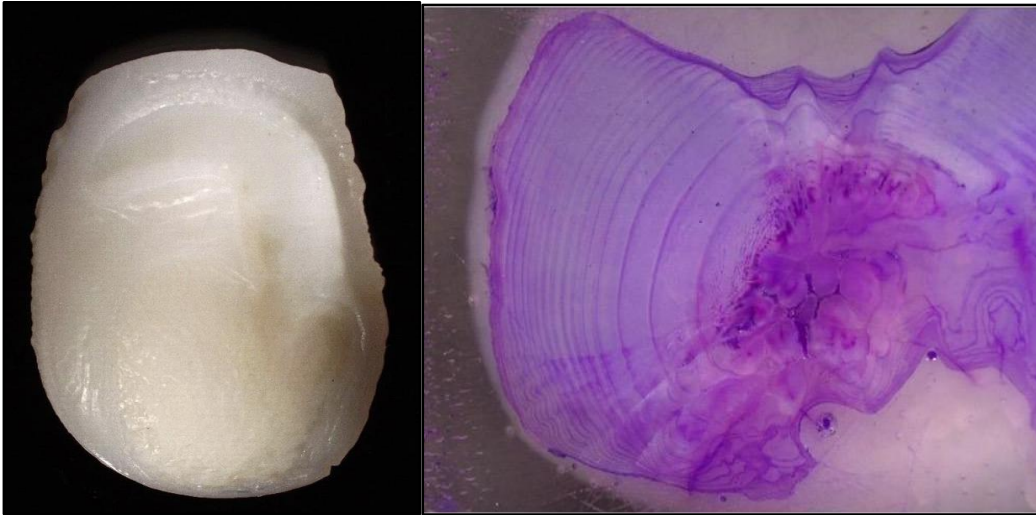


Figure 36 : Photos présentant une photo d'otolithe avant (gauche) / après (droite) préparation.

Estimation de l'âge :

Les analyses des marques de croissance sont réalisées à la loupe binoculaire. La lecture peut s'avérer difficile c'est pourquoi les comptages des 22 paires d'otolithes ont été effectués par deux personnes différentes. Les résultats n'ont été acceptés que lorsque les deux interprétations étaient identiques. La présence de stries surnuméraires complique la lecture des stries de croissance. Elles peuvent être causées par des stress externes tels que les changements environnementaux (température, salinité...) ou lors d'événements de reproduction. La présence des stries surnuméraires à proximité des stries de croissance peut être due au fait que la reproduction du corb se déroule dans les mois suivant l'hiver (Chakroun-Marzouk and Ktari, 2003), période pendant laquelle se forment les stries de croissance (expliquant l'absence de chevauchement durant les premières années).

Rétro-calculs :

Pour réaliser les rétro-calculs, les tailles des poissons sont utilisées ainsi que les mesures de chaque otolithe et de leurs stries. Le logiciel ImageJ permet d'effectuer ces mesures par analyse d'images préalablement photographiées grâce à la loupe binoculaire. Une fois l'image calibrée, le logiciel ImageJ mesure les distances entre les marques de croissances annuelles sur un transect (radiale) choisi dans la même partie de l'otolithe. Néanmoins avant l'utilisation

de la méthode de rétro-calcul, il est important de réaliser un graphique qui permettra de vérifier et de démontrer la relation entre le rayon total de l'otolithe et la longueur de chaque individu

Estimation de la croissance :

Grâce aux résultats obtenus par le biais de la méthode des rétro-calculs de Léa (1910), il a été possible d'estimer les paramètres biologiques directement liés à la croissance. Les données concernant l'âge des individus et les longueurs rétro-calculées sont adaptées au modèle de **Von Bertalanffy (1938)** qui est utilisé de manière générale pour homogénéiser une gamme de résultats. En plus de l'estimation de l'âge des individus, l'étude effectuée consiste à estimer la croissance individuelle de chaque individu par le biais de paramètres mathématiques constants. En halieutique on utilisera les paramètres L_{∞} , K et t_0 .

L_{∞} est la longueur asymptotique. Elle exprime la longueur qu'un poisson d'un cheptel donné pourrait atteindre si on le laissait grandir indéfiniment

K est considéré comme le taux de croissance

t_0 comme l'âge hypothétique auquel le poisson aurait une longueur nulle

Ces paramètres sont obtenus par le biais d'une régression non linéaire utilisant l'équation de Von Bertalanffy.

$$L_t = L_{\infty} \times (1 - e^{-K \times (t - t_0)})$$

Les trois paramètres (K , L_{∞} , t_0) de l'équation de Von Bertalanffy permettront de définir les paramètres finaux tel que l'indice de performance de croissance Φ' (Gayanilo and Pauly, 1997). Cet indice permet de comparer les caractéristiques de croissance (des tailles) et est défini suivant l'équation suivante :

$$\Phi' = 2L_{\infty} + K$$

Le traitement des données et la modélisation sont effectués sous le logiciel R.

2.3 Résultats

Pour l'utilisation de la méthode de rétro-calcul, nous avons étudié la relation entre le rayon total de l'otolithe et la longueur de chaque individu.

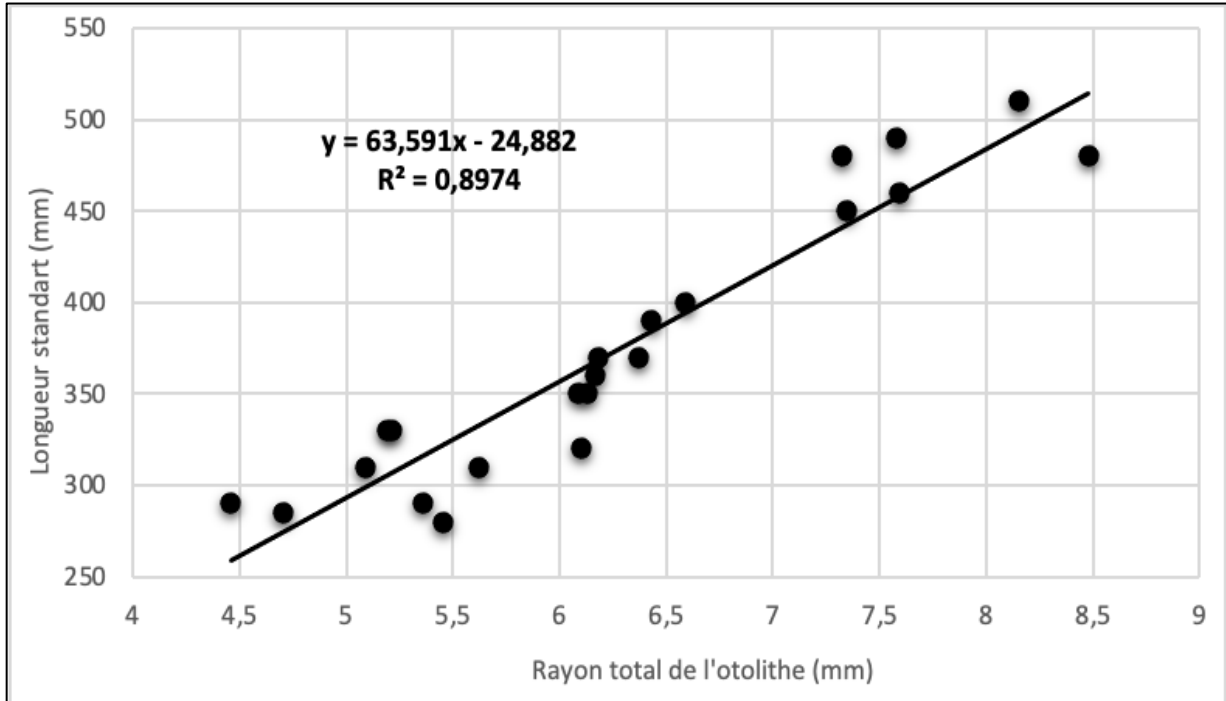


Figure 37 : Graphique représentant la relation entre le rayon de l'otolithe et la taille des individus.

La figure 37 montre bien qu'il y a une relation linéaire entre la croissance des poissons et celle de l'otolithe (coefficient de corrélation $R^2 = 0,897$). Il est donc possible d'utiliser les méthodes de rétro-calcul. Dans le cadre de cette étude, la méthode de Léa (1910) est exploitée :

$$Lt = f(R)$$

ou R = Rayon total de l'otolithe et Lt = Longueur de l'individu total

Relation taille-poids :

Avant la détermination des âges par otolithométrie, nous avons utilisé les données taille-poids des 22 individus. Les tailles sont comprises entre 28 et 51 cm pour une moyenne de $37,3 \pm 7,4$ cm alors que les poids varient de 260 à 1935 g avec une moyenne de $753,4 \pm 467$ g.

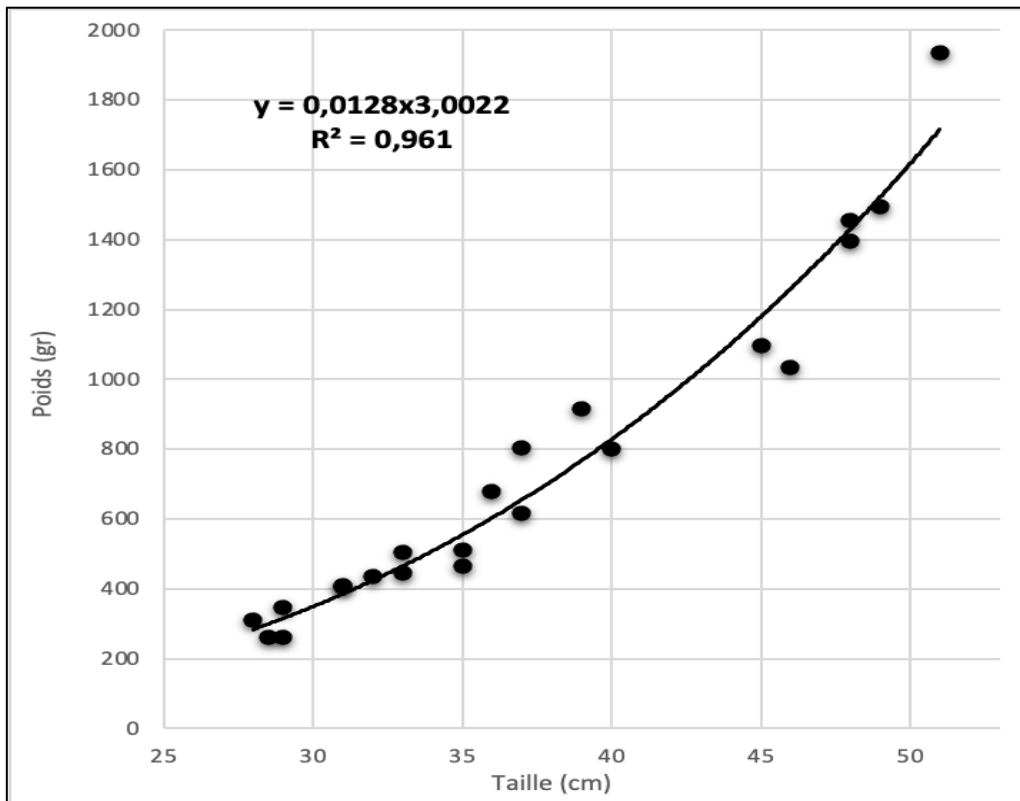


Figure 38 : Graphique représentant la relation entre la taille et le poids.

La relation taille-poids calculée ($P = 0,0128xL^{3,0022}$) fournit un bon ajustement aux données observées (figure 38) et indique une croissance isométrique entre la taille et le poids avec pour coefficient de détermination $R^2 = 0,961$, $b = 3,0022$ et $SE(b) = 0,056$.

Répartition des âges :

Les âges observés varient de 3 à 22 ans. La répartition des âges (figure 39) démontre qu'une grande partie (73%) des individus étudiés ont un âge compris entre 3 et 7 ans. On retrouve également une autre gamme d'âge de 13 à 17 ans (23%) et un dernier avec un âge de 22 ans. Aucun individu d'âge inférieur à 3 ans n'a été observé, ainsi qu'entre 8 et 12 ans.

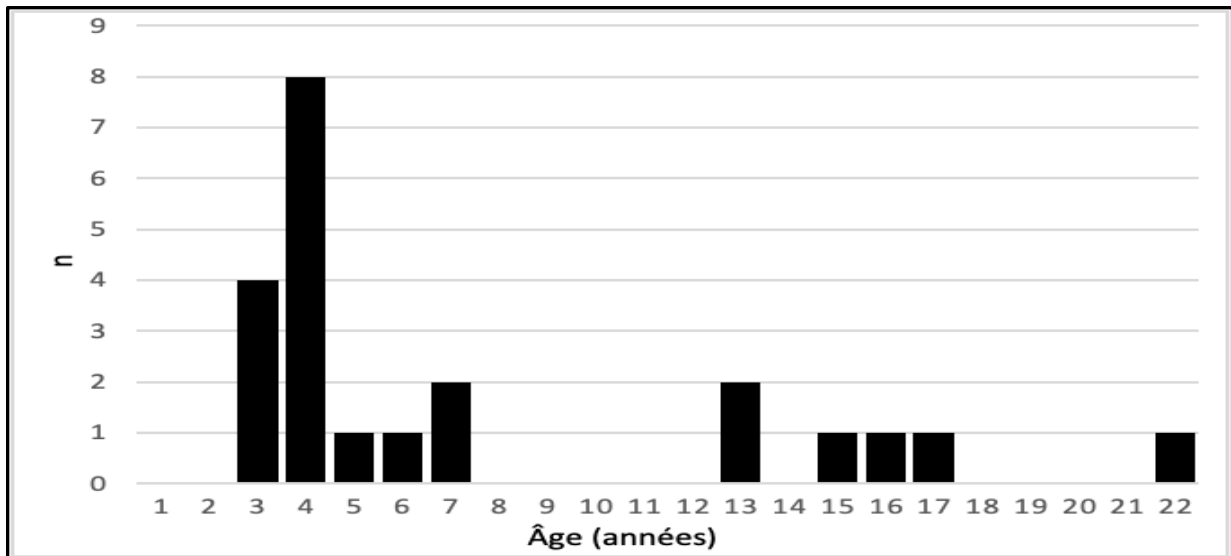


Figure 39 : Histogramme représentant la répartition des âges de notre échantillonnage.

Croissance :

La courbe de croissance de Von Bertalanffy a été modélisée depuis les tailles à l'âge rétrocalculées pour les 22 individus (figure 40). Elle met en évidence une croissance rapide dès le début du cycle de vie avec un ralentissement qui commence vers 4 ans. Les valeurs des paramètres de Von Bertalanffy sont $L_{\infty} = 44,15$ cm, $K = 0,343$ et $t_0 = -0,156$, ce qui conduit à un indice de performance de croissance Φ' de 2,83.

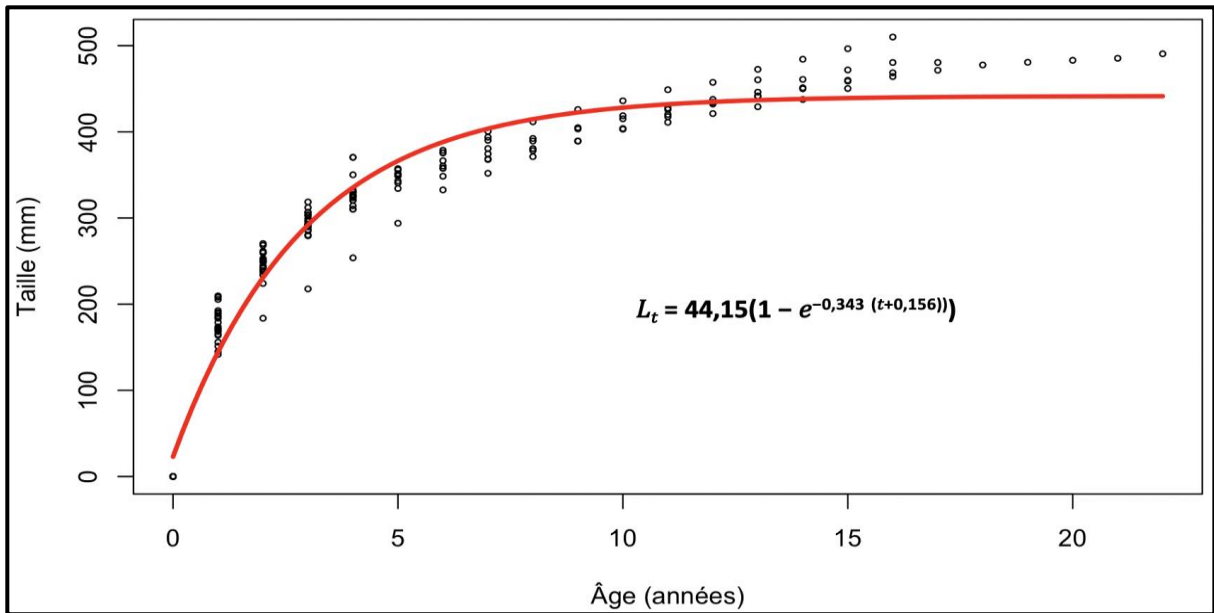


Figure 40 : Courbe de croissance obtenue d'après le modèle de Von Bertalanffy et des tailles à l'âge rétrocalculées.

2.4 Discussion

Les individus étudiés présentent des tailles comprises entre 28 et 51 cm. On note l'absence de petits individus mais aussi de très gros sachant que *Sciaena umbra* peut atteindre les 70 cm (Engin and Seyhan, 2009). La figure 39 nous indique que d'autres tranches d'âges (8-12 ans et 18-21 ans) ne sont pas représentées. Le faible nombre d'individus échantillonnés ne permet pas d'avoir une image représentative de la répartition des âges et peut expliquer l'absence d'individus sur certaines tranches d'âges. Pour les petits individus, les résultats concordent avec les comptages visuels réalisés dans la RNMCB et sont probablement dus au faible recrutement et au mode de vie cryptique des juvéniles. On note que l'ensemble des individus semblent être matures puisque la maturité est atteinte autour de 20-21 cm d'après Chakroun-Marzouk and Ktari (2003) et 19,5-22,0 cm selon Engin and Seyhan (2009).

Relation taille-poids :

La proportion mâles-femelles n'est pas renseignée dans ce travail même si aucune différence significative n'a été observée entre les relations taille-poids mâle et femelle chez cette espèce (Chater et al., 2018; La mesa et al., 2008). Les paramètres de la relation taille-poids obtenus

sont donnés dans le tableau 1 ainsi que ceux d'autres études effectuées sur *Sciaena umbra* sur son aire de répartition.

Région	Références	n (sexe)	Tailles (cm)	Paramètres de relation taille-poids			
				b	se (b)	R ²	Allométrie
Mer Adriatique	Dulčić et Kraljević, 1996	26 C	18,1-41,2	3,048	0,121	0,96	I
Tunisie	Chakroun Marzouk et Ktari, 2003	238 M	10,7-36,6	3,016	-	0,98	I
		343 F	10,4-41,2	2,975	-	0,99	I
Espagne	Morey et al, 2003	233C	14,2-58,2	3,254	0,136	0,95	A+
Mer Egée	Karakulak et al, 2006	24 C	13,9-29,8	3,23	0,089	0,98	A+
Mer Adriatique	La mesa et al, 2008	532 C	13-50	3,2	0,017	0,98	A+
Baléares	Grau et al, 2009	160 C	25,2-53,1	3,322	-	0,96	A+
		63 M	-	3,425	-	0,97	A+
		78 F	-	3,298	-	0,95	A+
Tunisie	Chater et al, 2018	277 C	15,3-49,2	3,147	0,022	0,98	A+
		121 M	17,6-43,3	3,093	0,039	0,98	A+
		117 F	19,1-49,2	3,176	0,04	0,98	A+
France	Etude actuelle	22 C	28-51	3,0022	0,051	0,96	I

Tableau 1 : Paramètres taille-poids selon différents auteurs et différentes régions de Méditerranée.

La valeur de la pente (b) pour l'ensemble de l'échantillon est de 3,0022 traduisant une isométrie de la croissance. Ces résultats sont en accord avec ceux de Chakroun-Marzouk and Ktari (2003) en Tunisie et Dulčić and Kraljević (1996) dans l'est de la mer Adriatique. A contrario, de nombreuses études ont mis en avant une allométrie positive (Chater et al., 2018; Morey et al., 2003; Grau et al., 2009; Karakulak et al., 2006; La Mesa et al., 2008) en mer Méditerranée, mer Adriatique et mer Égée. Ces différences de croissances peuvent être dues à de nombreux facteurs tels que la disponibilité alimentaire et le taux d'alimentation (Bagenal and Tesch, 1978), ainsi qu'à l'effet temporel lié à la période de frai (Mahé et al., 2017). La taille des individus échantillonnés et la période d'échantillonnage (Moutopoulos and Stergiou, 2002) peuvent aussi influencer les paramètres taille/poids. Les échantillons montrant une allométrie positive sont généralement composés d'individus plus grands que ceux à croissance isométrique (Chater et al., 2018). On remarque (tableau 1) que notre échantillon est représenté par des individus de tailles semblables aux études présentant des croissances positives donc l'hypothèse des tailles de l'échantillon ne peut expliquer à elle seule cette différence.

Croissance :

Pour les poissons de région tempérée (avec des saisons bien marquées), les rythmes de croissance lents et rapides (correspondant aux saisons d'hiver et d'été) sont de manière générale bien enregistrés que cela soit en otolithométrie ou en scalimétrie (La mesa et al., 2008; Ragonese et al., 2004). L'otolithométrie a été utilisée dans cette étude dans le but d'obtenir des résultats précis et de faciliter la lecture. Les incréments de croissance ont été comptés par deux lecteurs différents et 94% des otolithes examinés ont fourni des estimations d'âge similaires traduisant une bonne fiabilité de la méthode pour *Sciaena umbra*.

L'examen des otolithes a montré que l'âge maximum observé dans la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls était de 22 ans pour un individu de 51 cm. Des études décrivent des âges plus élevés pour des poissons de tailles similaires comme Morat et al (2017) avec une femelle de 31 ans pour 49,7 cm (Réserve de Scandola en Corse) ou Chater et al (2018) avec une femelle du même âge pour 49,2 cm (Tunisie). Ces deux individus sont, à ce jour, les plus vieux décrits dans la littérature bien qu'ils ne soient pas les plus grands en taille (Dieuzeide et al, 1955; Engin and Seyhan, 2009).

Kohn (1986) a suggéré que si les valeurs des paramètres ont été estimées par des méthodes d'optimisation formelles, les estimations devaient être en accord avec les données biologiques représentées par le modèle. Par conséquent, dans le modèle de Von Bertalanffy, l'estimation de L_{∞} devrait être raisonnablement proche de la longueur maximale observée dans l'échantillon (Pauly, 1979; Moreau, 1987), t_0 devrait être inférieur à 0 de sorte que les poissons à l'âge 0 aient une taille positive (Moreau, 1987), et k peut varier entre 0 et 1 par année pour les espèces à longue durée de vie (Pauly, 1978). Les paramètres observés pour *Sciaena umbra*, sur les côtes méditerranéennes du Sud de la France (RNMCB), répondent à tous ces critères.

Nos résultats, ainsi que ceux provenant d'études similaires sur *Sciaena umbra*, sont reportés dans le tableau 2.

Région	Références	n (sexe)	Tailles (cm)	Paramètres de Von Bertalanffy			
				L_{∞} (cm)	k (/année)	t_0 (année)	ϕ'
Tunisie	Chauvet 1991	M	12,4-44,5	46,7	0,224	-0,12	2,69
		F	12,5-52,5	53,9	0,19	-0,002	2,74
Tunisie	Chakroun-Marzouk and Ktari 2003	394 M	13,6-44,4	45	0,225	-0,817	2,66
		484 F	13,4-49,6	53,7	0,186	-0,828	2,73
Malte	Ragonese et al, 2004	129 M	30,5-43,0	42,3	0,145	-5,765	2,41
		51 F	31,1-48,5	47,6	0,116	-6,132	2,42
Mer de Marmara	Artüz 2006	921 C	-	69,8	0,418	-1,075	3,31
Mer Adriatique	La mesa et al, 2008	128 M	16,5-48	44,9	0,268	-2,168	2,73
		118 F	20-49,7	47,2	0,279	-1,823	2,79
Mer Noire	Engin and Seyhan 2009	329 C	-	51,14	0,27	-0,93	2,85
Tunisie	Chater et al, 2018	113 M	17,6-43,3	43,83	0,145	-4,88	2,44
		113 F	19,1-49,2	50,1	0,105	-5,71	2,42
France	Etude actuelle	22 C	28-51	44,15	0,343	-0,156	2,83

Tableau 2 : Paramètres de croissance d'après le modèle de Von Bertalanffy selon différentes régions de Méditerranée.

Dans l'ensemble, les paramètres de Von Bertalanffy de notre étude sont proches de ceux reportés dans le tableau 2 bien que quelques différences soient remarquables avec certaines régions. Les L_{∞} reportés sont proches des tailles maximales bien que notre valeur semble sous-évaluée. Les paramètres obtenus et les courbes de croissances décrivent une croissance rapide au cours des premières années où *Sciaena umbra* atteint rapidement 50% de sa longueur maximale mais le taux de croissance annuel chute rapidement par la suite (Chater et al., 2008). Les hautes valeurs négatives de t_0 en Tunisie, mer Adriatique et Malte (Chater et al., 2008; La Mesa et al., 2008; Ragonese et al., 2004) reflètent également un taux de croissance rapide des juvéniles. Dans toutes les études de croissance sur *S. umbra*, les valeurs du coefficient de croissance de Brody (K) confirment qu'il faut du temps à cette espèce pour atteindre sa taille maximale, ce qui est caractéristique des espèces à cycle de vie long.

Les individus de notre échantillonnage présentent un indice de croissance (ϕ') relativement élevé en comparaison des autres régions mais une longueur asymptotique (L_{∞}) plus faible. Les variations des paramètres de croissance entre les différentes régions sont probablement le résultat de plusieurs facteurs. Les conditions environnementales telles que la température et la nourriture disponible peuvent expliquer les variations observées. Les distributions de taille des individus et leur nombre affectent directement les estimations du modèle de croissance, notamment par manque d'individus très jeunes ou âgés (Mouine-Oueslati et al., 2015). Dans notre cas, le suivi a été réalisé sur un petit effectif (22 individus) en comparaison

aux autres études qui en comptabilisent plusieurs centaines. Le contexte dans lequel ce projet a été réalisé ne permettait pas d'effectuer un tel échantillonnage (moratoire, au sein d'une AMP, faible effort de pêche). La distribution des sexes au sein de l'échantillonnage peut aussi jouer sur les paramètres de croissances. Les études dissociant les mâles et des femelles décrivent des différences importantes quelle que soit la région où les femelles ont une croissance et une taille maximale supérieure aux mâles (Chauvet, 1991; Chakroun- Marzouk and Ktari, 2003; Ragonese et al., 2004; La Mesa et al., 2008; Chater et al., 2018).

Gestion :

Ce travail (tout comme ceux reportés plus haut) décrit *Sciaena umbra* comme une espèce à longue durée de vie et une croissance relativement lente. Ces caractéristiques et sa faible mortalité naturelle (Chater et al., 2018) font d'elle une espèce vulnérable à une forte pression de pêche. La chute brutale des effectifs de corbs sur les côtes méditerranéennes françaises, suite au développement de l'activité de chasse sous-marine, en est l'exemple. Ces résultats soutiennent donc la nécessité de reconduire le moratoire appliqué depuis 2014 sur les côtes françaises. Cependant, *Sciaena umbra* atteint relativement vite sa maturité sexuelle (La Mesa et al., 2008; Chakroun- Marzouk and Ktari, 2003) facilitant son renouvellement et la recolonisation des milieux en périphérie des aires marines protégées. La présence de corbs de plus de 60 cm est actuellement rare sauf dans les aires marines protégées (Harmelin, 2013; Harmelin-vivien et al., 2015). Les femelles de grande taille produisent plus d'œufs et des larves en meilleure santé que les individus plus jeunes (Rijnsdorp et al., 1991) et ont donc le potentiel à fournir un approvisionnement à long terme des juvéniles, tant à l'intérieur qu'à l'extérieur d'une aire protégée. Cela fournit une preuve supplémentaire de l'importance des aires marines protégées pour la persistance des populations de cette espèce et plus généralement des écosystèmes.

3 - Efficacité de la reproduction au sein des populations de corbs dans la RNMCB

3.1 Introduction

La majorité des poissons côtiers ont un cycle de vie complexe composé de deux phases, une pélagique et l'autre benthique (Armsworth, 2002; Mora and Sale, 2002; Öhman et al., 1998). La phase pélagique commence directement après la ponte, se poursuit après l'éclosion, dure tout au long de la période de dispersion et se termine à l'installation. La phase pélagique concerne donc les stades des œufs et des larves. Au moment de l'installation, les juvéniles vont initier la phase benthique, pour recruter ensuite dans les populations d'adultes. Les adultes, benthiques, bouclent le cycle biologique avec la reproduction. La réalisation du cycle biologique et donc le renouvellement et le maintien des populations, dépend du succès de nombreuses étapes (reproduction, dispersion, colonisation, installation et recrutement) (Doherty and Williams, 1988) et de la qualité des habitats essentiels. La connaissance de la stratégie de reproduction est essentielle pour la compréhension de la dynamique de la population de toutes espèces marines (Hilborn and Walters, 1992) et pour proposer des mesures de gestions durables. Le comportement reproducteur du corb a fait l'objet de plusieurs études (Grau et al., 2009; Chauvet, 1991; Chakroun-Marzouk and Katari, 2003) décrivant sa période de reproduction, son cycle sexuel et l'âge de maturité. Les résultats de Grau et al (2009) dans les îles baléares semblent différer de ceux obtenus en Tunisie (Chauvet, 1991; Chakroun-Marzouk and Katari, 2003) décrivant une saison de frai prolongée de mai à août et une maturité sexuelle plus tardive. Ces résultats pourraient être liés à une température de l'eau plus faible dans les îles Baléares qu'en Tunisie étant donné que très souvent, les poissons frayent plus tôt dans un environnement avec une température plus élevée. Le comportement reproducteur du corb n'a jamais été étudié au sein de la RNMCB. Il est, toutefois, fort probable qu'il soit semblable à celui décrit par Grau et al (2009) compte tenu de la proximité de cette AMP avec les îles Baléares. Les comptages réalisés au sein de cette AMP (cf Chapitre 3 – partie 1.) révèlent une forte augmentation des effectifs de corbs ces dernières années alors que l'observation de jeunes individus (juvéniles) est très rare. L'absence ou l'inefficacité de la reproduction de *Sciaena umbra* pourrait être à l'origine de ces observations. L'observation *in situ* du comportement reproducteur de *Sciaena umbra* n'ayant

jamais été répertoriée au sein de la RNMCB nous avons décidé d'étudier le potentiel reproducteur de cette espèce.

Essentiellement collectés afin d'estimer les futurs quotas de pêches d'espèces telles que la sardine et l'anchois (Sabates et al., 2007; Palomera et al., 2007), les œufs de poissons ne sont que peu étudiés bien qu'ils soient d'un grand intérêt en écologie. Chez les espèces méditerranéennes, le stade œuf est assez court (24 à 48h) donnant des informations précises sur les lieux, le moment et le mode de reproduction (Crec'hriou et al., 2015). Facile à capturer car inertes, ils sont aussi utilisés pour démontrer la présence d'adultes reproducteurs et évaluer la qualité des populations larvaires futures (Blaxter and Hempel, 1963). La raison pour laquelle les œufs de poissons sont si peu étudiés et utilisés est l'incertitude de l'identification taxonomique du fait du nombre limité de critères d'identification (Matarese and Sandknop, 1984). Les observations se concentrent sur la forme, le diamètre, les caractéristiques de la capsule, la présence (ou non) de l'espace périvitellin, la structure du vitellus et la distribution des triglycérides. Ces critères peuvent varier au sein d'une espèce en fonction du lieu ou du moment de la reproduction (Chambers and Waiwood, 1996; Raventos and Planes, 2008). Marinaro (1971) et Crec'hriou et al (2015) ont compilé plusieurs études afin de réaliser une clé uniforme d'identification taxonomique des œufs de poissons en Méditerranée nord-occidentale. Le corb fait partie des espèces présentes dans ces travaux, nous permettant de suivre la présence de ses œufs au sein de la RNMCB et d'évaluer l'efficacité de la reproduction de cette espèce dans cette AMP.

3.2 Matériel et méthode

Pour évaluer la présence d'œufs de corbs, nous avons effectué un échantillonnage de l'ichtyoplancton au sein de la RNMCB, du 13 juin au 16 août 2016, à raison d'une campagne par semaine sur 2 sites identiques (figure 41). Les sites d'échantillonnages se situent au sud et au nord de la réserve intégrale, zone potentiellement utilisée pour la reproduction (Brazo et al., 2021).

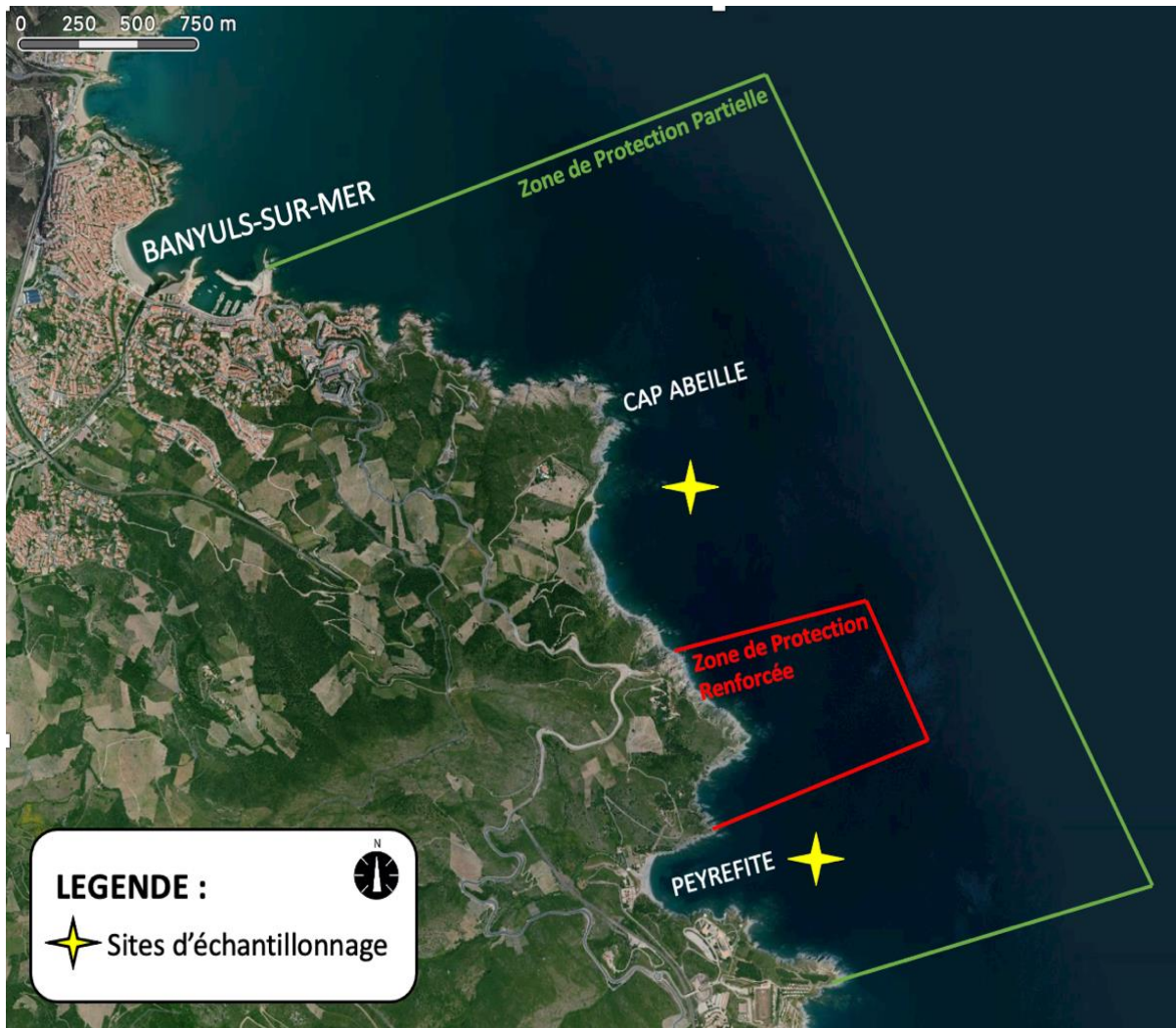


Figure 41 : Carte représentant les sites d'échantillonnages d'œufs et larves au sein de la RNMCB.

Les prélèvements ont été réalisés à l'aide de filets fixes, filtrant le courant de manière passive. Ils ont un maillage de 300 μ et une ouverture sphérique de 60 cm de diamètre. Placés un mètre sous la surface, ces filets sont installés le soir et relevés le matin suivant, filtrant les eaux pendant 12h (figure 42).



Figure 42 : Installation utilisée pour l'échantillonnage (Didier Fioramenti).

Une fois les filets remontés, les échantillons sont analysés sous loupes binoculaires le jour même afin de travailler sur du matériel frais. Pour identifier les espèces récoltées nous avons utilisé la clé d'identification de Crec'hriou et al (2015). Dans cette dernière, le diamètre de l'œuf de corb peut varier de 1,04 à 1,20 mm, une goutte d'huile, d'un diamètre compris entre 0,21 et 0,30 mm, est présente. Les mesures sont réalisées à l'aide du logiciel Image J. Les œufs collectés et identifiés comme appartenant à *Sciaena umbra* ont été maintenus en stabulation jusqu'à éclosion de la larve. Cette étape permettra de confirmer les identifications, les larves de corbs ayant été également décrites par ces auteurs.

3.3 Résultats

Cette campagne d'échantillonnage étalée sur 8 semaines a permis de récolter 28 œufs de *Sciaena umbra*. Ceci traduit la présence, au sein de la RNMCB d'une reproduction effective de cette espèce. La figure 43 nous indique que la période de reproduction s'étend sur plusieurs mois avec un pic mi-juillet.



Figure 43 : Œufs récoltés durant les échantillonnages.

Parmi les œufs récoltés, quelques-uns ont pu éclore. Les larves (figure 44 B, C et D) avaient bien les caractéristiques correspondant à celles de *Sciaena umbra*, validant notre identification. Les œufs présentent un espace périvitellin restreint et une goutte d'huile présentant des mélophores (figure 44A). Les larves à J+1 présentent les 3 bandes sombres typiques de cette espèce ainsi que des chromatophores de couleur orange sur la partie haute et au milieu du corps. La gouttelette d'huile est proche de l'anus et présente des mélanophores. A J+2, Les 3 bandes sombres sont toujours présentes, les chromatophores sont plus dominants et le sac vitellin se réduit.

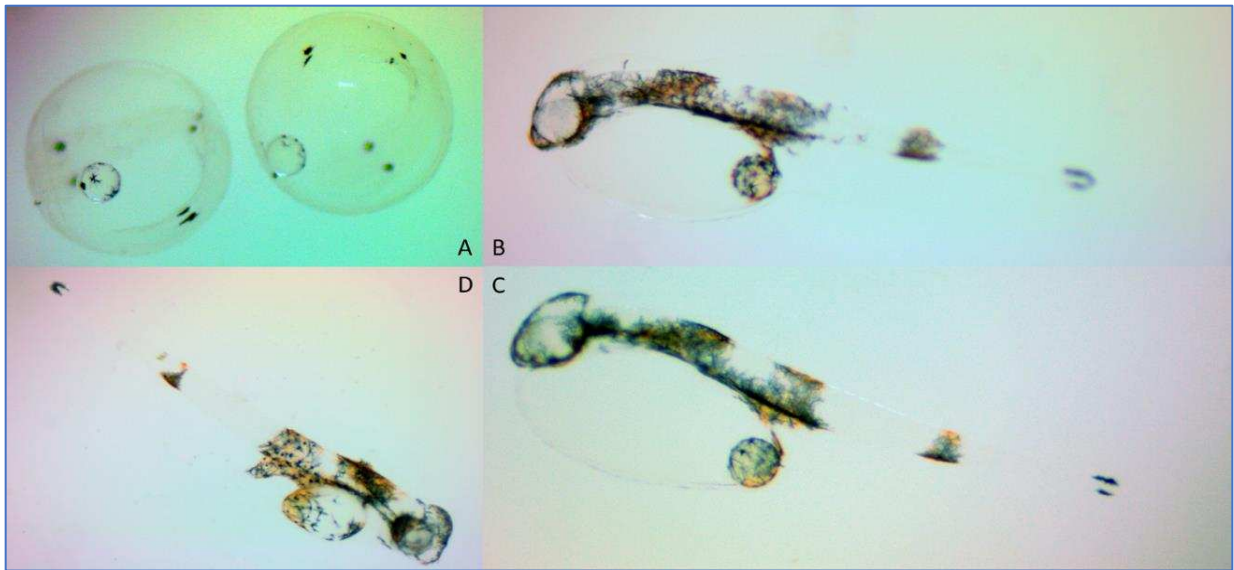


Figure 44 : Différents stades de développement du corb : (A) Œufs juste avant éclosion, (B & C) Larves à J+1, et (D) Larve à J+2

Au total 12 espèces ont également été identifiées lors de cette campagne d'échantillonnage (figure 45) parmi lesquelles, serran, marbré, girelle, sole, vive...

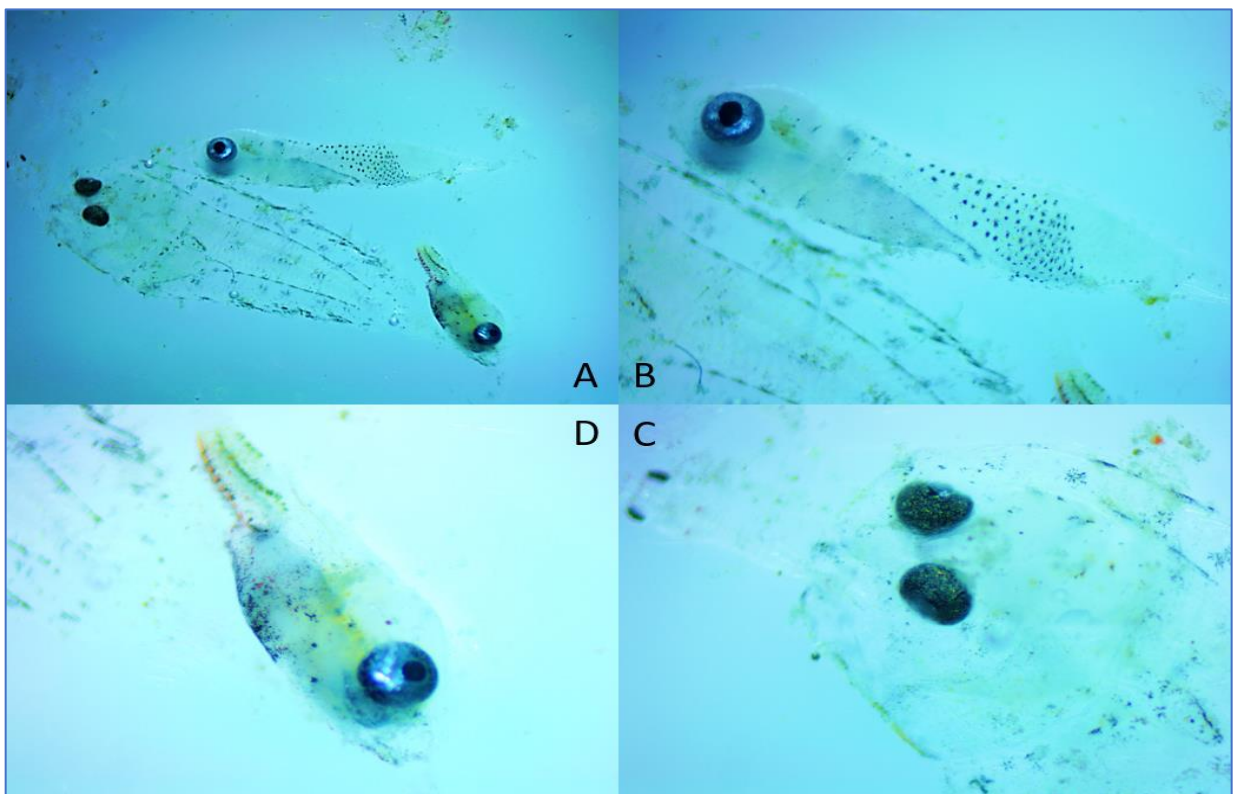


Figure 45 : Autres espèces observés (A) parmi lesquelles le Labre (B), la Sole (C) et le Callionyme (D).

3.4 Discussion

Ce travail met en évidence, pour la première fois, la reproduction efficace de *Sciaena umbra* dans la RNMCB. Il semblerait que la saison de fraie soit prolongée de juin à août comme cela avait été décrit dans d'autres travaux (Grau et al., 2009). Ce travail reste néanmoins exploratoire et ne permet pas de caractériser avec précision le comportement reproducteur du corb. En effet, en raison du faible nombre de sites, de filets installés, d'œufs récoltés et des intervalles d'échantillonnages relativement espacés, les données obtenues ne sont pas scientifiquement exploitables. Les volumes filtrés par les filets ne sont pas connus car les flowmeters n'ont pas été installés sur les filets, rendant la comparaison des sites impossibles. Ce suivi s'est avéré très chronophage tant dans l'installation des filets que dans l'identification des échantillons. La mise en place d'une réelle campagne d'échantillonnage aurait demandé plus de temps, de moyens techniques et humains.

L'absence de reproduction dans la réserve n'est donc plus une hypothèse envisageable pour expliquer les faibles densités de juvéniles présents. En revanche, ces dernières pourraient s'expliquer par une dispersion larvaire importante. En effet, la plupart des espèces marines ont un stade pélagique dispersif (Jones et al., 2009), induisant qu'une grande proportion des juvéniles proviennent d'ailleurs (Caley et al., 1996). De ce fait, la reproduction d'un site ne reflètera pas réellement ses densités larvaires (Victor, 1986). Le courant dominant sur le golfe du Lion vers le sud (Casella et al., 2014) pourrait transporter ces œufs et larves vers les côtes espagnoles. Cette hypothèse est d'autant plus plausible que les densités de juvéniles dans les AMP du nord de l'Espagne sont importantes. De ce fait, comme pour le mérou brun, il pourrait y avoir migration d'individus adultes en provenance de l'Espagne (Lenfant et al., 2003; Stelzenmüller et al., 2008) qui expliquerait l'augmentation des abondances de *Sciaena umbra* ces dernières années au sein de la RNMCB. L'absence d'habitats favorables ou/et une reproduction insuffisante (faible production, œufs non viables, conditions climatiques défavorables) (La Mesa et al., 2002) sont aussi des hypothèses pouvant expliquer le faible nombre de juvéniles présents sur la zone.

La localisation des frayères est une tâche difficile en utilisant un échantillonnage avec filets. Cette approche impliquant, en effet, de cartographier la distribution des œufs et des larves. De plus, les zones et les heures de fraie sont calculées à partir d'estimations de données de

croissance (Peters and McMichael, 1987; Johnson and Funicelli, 1991). C'est donc une méthode qui peut s'avérer délicate en raison de la grande quantité de travail nécessaire pour l'échantillonnage, de l'incertitude de l'identité des espèces recueillies aux premiers stades de la vie (Daniel and Graves, 1994) et qui nécessite une connaissance approfondie de la courantologie.

Les méthodes d'acoustique passives permettent de suivre certaines espèces (Sprague et al., 2000), d'identifier leurs habitats (Luczkovich et al., 1999) et de caractériser leur comportement reproducteur (Luczkovich et al., 2008). Elles ont l'avantage d'être moins coûteuses, non invasives et fiables. Cette approche est cependant limitée aux espèces sonifères, comme *Sciaena umbra* et plus généralement la famille des Sciaenidés (Hawkins and Rasmussen, 1978; Kaatz, 2002). Ces derniers produisent des sons liés à la frai (Guest and Lasswell, 1978) permettant l'étude et la localisation des zones de reproduction. Les preuves de reproduction ayant été mises en avant grâce à ce suivi, il pourrait être intéressant de réaliser un suivi acoustique passif pour caractériser plus précisément le comportement reproducteur de *Sciaena umbra* dans la RNMCB et ainsi fournir des informations précieuses pour le maintien des populations de cette espèce vulnérable.

Chapitre VI :

Discussion générale et



Les résultats de ces travaux de thèse ont permis de faire avancer de façon significative les connaissances sur le corb, espèce particulièrement importante du point de vue « écosystème Méditerranée » et également du point de vue de la notion « espèce indicatrice » dans le cadre de l'évaluation de l'effet des aires marines protégées.

Dans l'ensemble, cette étude révèle une variabilité auparavant inconnue dans la distribution bathymétrique du corb à différentes échelles de temps. La variabilité intra-annuelle de la profondeur des poissons semble dépendre de l'individu et nous a permis d'identifier deux groupes de poissons (SS : peu profond/peu profond et DS : profond/peu profond). En effet, certains individus sont restés dans des eaux peu profondes (< 8 m) toute l'année, tandis que d'autres présentaient une ségrégation verticale dans les eaux plus profondes pendant les mois froids (profondeur moyenne de $22,5 \pm 0,04$ m) et se regroupaient dans les eaux peu profondes pendant les mois chauds. Ces variabilités sont probablement associées à leur activité trophique (pendant les mois froids) et reproductrice (pendant mois chauds) et semblent régulées par la température de l'eau et la profondeur de la thermocline. En effet, lorsqu'elle est présente, la thermocline affecte positivement la profondeur des poissons et semble limiter leur profondeur maximale. Dans notre étude, les moteurs écologiques qui expliquent la séparation des individus en groupes SS et DS, sont difficiles à déterminer. La taille, l'âge de l'individu et le niveau de protection ne semblent pas influencer l'appartenance aux groupes. Comme chez d'autres espèces, le sexe pourrait être responsable de cette distinction de comportement mais cette hypothèse n'a pu être confirmée dans notre étude. Les individus de *S. umbra* semblent également varier leur profondeur entre le jour et la nuit, ils utiliseraient des couches plus profondes de la colonne d'eau pendant la journée et des couches moins profondes pendant la nuit (probablement lié à leur activité de recherche de nourriture). Le comportement de recherche de nourriture nocturne est également perçu dans les résultats d'activité qui indiquent une activité globale plus élevée des poissons pendant la nuit, quel que soit le groupe. En juin et juillet, le mouvement vertical des deux groupes était évident, ils restaient dans les eaux peu profondes pendant la nuit et plongeaient dans les eaux plus profondes, surtout juste avant le coucher du soleil. Ce pic de variation de profondeur du corb au crépuscule pourrait être associé au comportement de frai de cette espèce. En effet, au crépuscule, le corb émet des sons associés au comportement de parade nuptiale, indiquant un pic d'activité reproductive à ce moment particulier de la journée.

Du point de vue spatial, nos résultats suggèrent que la RNMCB est suffisamment grande pour protéger la population locale de *S. umbra*. Le corb est décrit ici comme sédentaire avec une fidélité au site importante qui présente un indice de résidence élevé (0,58 à 1,00) dans la RNMCB, comme signalé ailleurs. Dans la RNMCB, le domaine vital estimé de *S. umbra* était inférieur à 1 km² (0,31 à 0,82 km²), ce qui est suffisamment petit pour être entièrement inclus dans les limites de cette AMP. Le domaine vital fluctue selon les saisons avec un pic en juin qui pourrait correspondre à leur activité de reproduction. Durant les mois de juin et juillet, le chevauchement spatial est important sur certains sites. Ces agrégations sont la preuve de l'existence de rassemblements de frai de *Sciaena umbra* notamment dans la ZPR. En parallèle, une campagne de filtration de l'ichtyoplancton a été réalisée pendant plusieurs semaines au sein de la RNMCB. 28 œufs ont pu être récoltés avec un pic situé mi-juillet. Ces résultats sont la preuve que le corb se reproduit bien au sein de la RNMCB et confirment nos observations précédentes. Les résultats des déplacements journaliers sont surprenants dans le sens que les plus grandes distances quotidiennes sont effectuées par les individus à faible HR durant les mois les plus froids grâce à des déplacements plus courts mais plus fréquents. L'explication possible de ces résultats est probablement associée à leur activité de recherche de nourriture. Plusieurs études ont rapporté une augmentation de la voracité et de l'activité de prédation du corb pendant la saison hivernale.

La conception de la RNMCB (taille, emplacement...) semble donc adaptée à la protection de la population de corbs. Son efficacité est renforcée par des effectifs en forte croissance depuis 2001. En effet, les comptages réalisés par le GEM au sein de la RNMCB depuis 2001 montrent une forte augmentation des effectifs de corbs (175 en 2001 contre 398 en 2020). Cette augmentation est principalement due à la zone de protection partielle où les effectifs ont été multipliés par 3,3 depuis 2001 (contre 1,5 dans la zone de protection renforcée). Ces résultats mettent en avant la colonisation et l'installation de nouveaux individus sur des sites en périphérie de la zone de protection renforcée. L'étude des classes de taille révèle une forte densité d'individus dont les tailles sont comprises entre 30 et 49 cm. En revanche, on observe peu de très gros individus (>59 cm) et très peu de juvéniles (<20 cm).

Les paramètres de croissance obtenus grâce à l'otolithométrie sont assez proches de ceux reportés par la littérature dans différentes régions de la méditerranée. La croissance du corb

est décrite comme rapide au cours des premières années, permettant au corb d'atteindre rapidement sa maturité sexuelle. Cependant il présente une longue durée de vie (jusqu'à 30 ans) et sa croissance ralentit fortement au bout de quelques années. Ces derniers paramètres font de *Sciaena umbra* une espèce particulièrement vulnérable à la surpêche et expliquent en partie la chute brutale des effectifs sur les côtes méditerranéennes Françaises suite au développement de la chasse sous-marine.

1 - Dynamique des populations, renouvellement et recolonisation

Les résultats apportés par ce travail de thèse nous éclairent sur la dynamique de restauration des effectifs de cette espèce au sein de la RNMCB ainsi que sur ses activités dans le temps et dans l'espace. Les différentes phases du cycle de vie de l'espèce peuvent être bouclées dans le périmètre de la réserve intégrale et/ou de la réserve partielle.

Comme pour le mérou brun (*Epinephelus marginatus*), nous pouvons considérer que les différentes aires marines protégées de Méditerranée française ont engendré un effet refuge au sein de leur périmètre au moment où les effectifs ont diminué dangereusement. Ceci a conduit à la mise en place d'un moratoire pour le mérou brun en 1993 (durée de 10 ans renouvelable) et d'un moratoire expérimental pour le corb en 2013 (durée de 5 ans renouvelable). En 2023, la Direction Interrégionale de la Méditerranée (DIRM) va statuer sur la reconduction ou non des deux moratoires. C'est grâce aux effectifs qui se sont réfugiés dans les AMP que nous avons pu observer une augmentation significative au sein des populations le long des côtes méditerranéennes françaises : RNMCB, Parc National de Port-Cros, Parc Marin des Bouches de Bonifacio... Le premier indicateur du bon état des populations de corbs et de mérous bruns dans la réserve est l'augmentation de la densité (Serranidés - Unsworth et al., 2007) et de la taille des individus (Mérou - Bouchereau et al., 1999). La dynamique de renouvellement des populations d'espèces protégées ou fragiles passe donc par cet effet réserve qui n'est possible que si une gestion efficace est en place avec une réduction totale ou partielle des prélèvements de ces espèces, respectivement comme cela est le cas en réserve intégrale et réserve partielle de la RNMCB.

Ces mécanismes peuvent être longs surtout pour des espèces longévives comme le corb et le mérrou brun. Ceci est d'autant plus vrai que les effectifs étant assez faibles, même s'ils sont en augmentation, la production d'œufs par les géniteurs est d'autant plus limitée. Ceci explique en partie le faible nombre de juvéniles observés pendant les comptages visuels comme cela peut être le cas chez d'autres espèces (Saenz-Agudelo et al., 2015). A cela, s'ajoute un comportement cryptique des juvéniles qui limite l'observation comme pour le mérrou brun. Néanmoins, comme ce dernier, nous avons été capables d'en observer de façon fortuite, surtout lors de nos sorties de nuit pour les phases de marquage en télémétrie des adultes. Même s'il est probable que la population de corbs située sur la RNMCB ne se renouvelle pas uniquement par auto-recrutement, compte tenu de la phase dispersive des œufs et des larves et les transports par les courants, l'arrivée de nouvelles recrues est dépendante d'autres sources qui sont elles aussi dans un état d'appauvrissement important. En effet, les effectifs de corbs sur l'ensemble du pourtour méditerranéen occidental restent très faibles (Groupe d'Étude du Mérrou, com. pers.). La réussite du renouvellement des jeunes classes d'âge sera dépendante du niveau de protection de l'espèce à une grande échelle spatiale qui reste encore inconnue. Il s'agit, comme dans la plupart des espèces de poissons subissant une exploitation par l'Homme, de stocks halieutiques partagés qui nécessitent une gestion durable et harmonisée de la part des différents pays partageant cette ressource. De plus, les espèces rares peuvent souvent supporter des fonctions vulnérables qui ne sont pas portées par les espèces plus communes (Mouillot et al., 2013). Dans ces conditions, le repeuplement et la protection de ces espèces rares devient un enjeu majeur pour le maintien de la biodiversité marine dans sa globalité (diversité spécifique, fonctionnelle, et génétique).

Dans ce contexte, le second fait majeur est que la population de corbs de la RNMCB est en capacité de se reproduire dans les limites de la réserve. Nous avons pu observer des œufs et des larves lors de campagnes en mer à l'aide de filets à plancton. Notre capacité à détecter ces œufs et ces larves de corb confirme bien que la population de cette réserve est en capacité de participer au renouvellement de la population localement (auto-recrutement) mais aussi et surtout, d'alimenter des populations plus distantes (allo-recrutement), certainement au-delà de nos frontières, entre Barcelone et les Baléares (Mouillot D., com. pers.). Les données de télémétrie obtenues pendant la thèse ont permis de décrire les patrons de regroupement

et la dynamique de variation bathymétrique très rapide au coucher du soleil comme cela a pu être décrit chez le mérrou (Hereu et al., 2006). Cela a également été confirmé par des enregistrements sonores où des vocalises de corb ont été assignées à un événement de reproduction (Di Iorio et al., 2020).

Une fois la reproduction effectuée avec succès, la phase larvaire chez les organismes marins est primordiale dans la réalisation du cycle de vie des espèces. Largement étudiée depuis des décennies (Doherty and Fowler, 1994; Planes et al., 2009), c'est surtout avec le développement des outils en génétique des populations (allozymes puis microsatellites) que le rôle de la phase larvaire a été décrypté. Elle est reconnue comme étant le moteur de la connectivité entre populations parfois éloignées dans un milieu marin particulièrement dispersif grâce à ses trois dimensions (Barlow, 1981; Doherty et al., 1995). En milieu tropical insulaire avec des systèmes d'archipel, c'est même le seul moyen qui permet les échanges entre populations. Ils sont bien souvent limités et se réalisent par des mécanismes complexes liés par exemple à la durée de la phase larvaire, la distance géographique (modèle stepping stone) (Doherty et al., 1995). C'est aussi le cas pour tous les organismes marins sessiles tels que les coraux ou les gorgonaires sur les côtes méditerranéennes (Blouet et al., 2022). Dans le cas des poissons et d'un continuum côtier d'habitats, il est possible que la dispersion puisse également s'opérer via/par les individus adultes. Dans le cas du corb, cela semble assez limité puisque ses déplacements journaliers, saisonniers et inter-annuels se sont cantonnés aux limites de la RNMCB. Néanmoins, nous avons observé un événement de mouvement considéré comme extraordinaire, compte tenu de sa rareté : déplacement d'un individu de la RNMCB vers le Parc Marin du Cap de Creus en Espagne, distant d'environ 30 km. Ce résultat montre la capacité de déplacement de cette espèce sur des distances bien plus grandes que les « home ranges » calculés sur les autres individus. Ce déplacement ne se semble pas être attribuable à une nécessité écologique comme cela peut être le cas chez d'autres espèces (requin gris en Nouvelle Calédonie, etc.) qui effectuent des migrations volontaires vers une zone de reproduction ou de nutrition (déplacements dirigés à une certaines périodes de l'année bien au-delà de leur zone d'évolution journalière). Ce phénomène de migrations pouvant, d'ailleurs, parfois ne concerner que des individus d'un des deux sexes (requin en Nouvelle Calédonie - Bonnin et al., 2021). Dans notre cas, il semblerait que l'on soit en

présence d'une autre stratégie qui pourrait s'apparenter à la théorie du Boldness vs Shyness (Wilson et al., 1994; Coleman and Wilson, 1998; Wilson and Stevens, 2005). Des individus de la population, considérés comme les plus téméraires, pourraient à un moment donné quitter leur site de résidence pour coloniser d'autres zones. Cette théorie qui trouve son explication dans une approche évolutive de maintien des populations (en cas d'effondrement de population localement) est, cependant, difficile à valider sur une période aussi courte. Il faudrait envisager un suivi sur le long terme pour déterminer s'il y a eu un effet fondateur dû au déplacement de quelques individus. D'autres questions se posent ensuite pour étayer cette hypothèse : s'agit-il d'un caractère acquis ou inné ? À quel âge se produit ce type de déplacement ? Est-il dirigé par des phénomènes de densité dépendante dans la population source ? Le point d'arrivée est-il conditionné par la présence de congénères ?

2 - Capacité de reconstitution des populations d'espèces menacées

Comme nous l'avons déjà abordé précédemment, dans les différents chapitres, les aires protégées font partie des outils utilisés en milieu terrestre comme en milieu marin. Ce sont même, actuellement, les outils les plus plébiscités par les scientifiques pour préserver le milieu marin aux niveaux national et international (i) vu les très bons résultats atteints par les réserves intégrales (Francini-Filho and Moura, 2008; Lester et al., 2009; Harasti et al., 2018; Mann et al., 2016) et (ii) le pourcentage de zones protégées encore trop faible (Claudet et al., 2021). Cette efficacité est liée à la fois à l'état écologique des habitats, aux mesures de gestion proposées pour une réduction totale ou partielle des pressions (e.g. arrêt des captures). Les moyens de surveillance de la zone de protection sont tout aussi importants que l'état écologique de la zone, puisque, en l'absence de contrôle en mer, le braconnage est alors un frein important à la mise en place de l'effet réserve : on parle alors de "Paper Park" (Rife et al., 2012; Carneiro, 2011).

Il ressort des nombreuses études sur l'effet réserve que les tops prédateurs réagissent surtout à une absence totale d'activité humaine qui, parce qu'elle garantit un niveau de protection totale, permet un effet refuge (Hackradt et al., 2014; Handley et al., 2020). Cela passe également par des mécanismes plus complexes de relation prédateur / proie, certains auteurs

montrent en effet une présence de proies plus faible en zone pêchée suggérant, par-là, une régulation par les poissons piscivores (Graham et al., 2003). Au vu de leurs rôles importants sur les espèces clés, la création de réserves intégrales est actuellement préconisée par la communauté scientifique. D'autant plus que le pourcentage de réserves intégrales en Méditerranée et sur l'ensemble des écosystèmes marins est faible (Claudet et al., 2022). Les réserves permettant un prélèvement (même limité), sur les espèces protégées et/ou top prédateurs de très faible effectif, ne sont pas aussi efficaces que les réserves intégrales (Balmford et al., 2004; Lester et al., 2009; Russ et al., 2004; McClanahan et al., 2007). En plus de supprimer les prélèvements (pêche professionnelle et loisir), les réserves intégrales permettent de réduire voire de supprimer d'autres pressions qu'il est encore difficile d'évaluer : le bruit (des bateaux et des plongeurs), la dégradation des fonds (ancrage, impact des plongeurs) et le dérangement (interactions plongeurs / poissons).

Comme nous l'avons vu, dans le cadre de la RNMCB, l'ensemble des conditions est réuni pour une protection efficace des populations de corbs ou encore de mérus bruns. Néanmoins, il est difficile d'estimer le temps de récupération des espèces même si Claudet et al (2008) démontre que l'âge de l'AMP a un effet significatif sur l'efficacité de l'effet réserve dans sa globalité. Cela met en évidence l'effet synergique des différents facteurs de l'écosystème qui a besoin, pour se restaurer, de retrouver peu à peu l'ensemble des espèces qui le constituent ainsi que les relations trophiques qu'elles entretiennent. Ce processus étant renforcé par la présence d'habitat essentiels de bonne qualité pour l'ensemble de ces espèces. Le retour à un état écologique initial dépend donc d'une combinaison de facteurs écologiques plus ou moins facile à identifier et/ou à quantifier. Nous pouvons citer de façon non exhaustive les critères suivants : (i) une quantité d'habitats essentiels suffisants et en bon état écologique, (ii) une distribution des habitats avec une fragmentation limitée, (iii) une quantité suffisante d'individus des espèces clés présents sur la zone, (iv) un sex-ratio compatible avec une reproduction efficace, (v) une reproduction efficace locale (avec un maximum d'auto-recrutement) et/ou une alimentation extérieure en œufs/larves d'une population source éloignée.

Au-delà de l'absence d'activité au sein de la réserve fortement protégée et de la réglementation générale de la zone, de l'ancienneté de sa création, le facteur majeur est la

taille de la zone mise en protection (Claudet et al., 2008). Il s'agit d'un débat complexe qui croise impératifs écologiques des espèces, efficacité du gestionnaire (moyens humains et techniques adaptés) et maintien des activités humaines. Les exemples de bon fonctionnement d'une AMP concernent à la fois les petites zones (McLaren et al., 2015 - réserve intégrale d'environ 1 km²) et les très grandes AMP (Maggs et al., 2013 - réserve non pêchée de 400 km²). La modélisation permet de tester différents scénarios de réseau d'AMP intégrant plusieurs niveaux de protection (Espinosa-Andrade et al., 2020). Sur le modèle "sar commun", Hussein et al (2011a,b) testent les mesures de gestion à mettre en place dans une AMP de grande taille pour une exploitation durable de la ressource. Les petites AMP montrent aussi un certain intérêt pour des espèces commerciales ayant des domaines vitaux plus faibles comme pour les poissons tropicaux (Lippi et al., 2022) avec des gains importants pour la pêche artisanale (augmentation des prises de 46 à 90%, Roberts et al., 2001). Finalement, la notion d'efficacité des AMP dépend étroitement des objectifs : (i) conservation de la biodiversité intégrant des espèces peu ou très mobiles (approche écosystémique), (ii) conservation d'une espèce patrimoniale ou en danger d'extinction, (iii) une protection de la ressource halieutique (ciblage des espèces commerciales), et (iv) pour une même zone, l'ensemble de ces objectifs. Certaines AMP peuvent également voir leurs objectifs adaptés au fur et à mesure du temps.

Dans le cas du corb, l'intérêt de la RNMCB, avec une taille réduite à quelques centaines d'hectares, est confirmé d'autant plus si elle est intégrée dans un réseau plus large d'AMP interconnectées. C'est l'enjeu du projet Interreg Poctefa RESMED qui a permis de marquer plus de 25 espèces sur la RNMCB, le Parc Marin du Golfe du Lion, le Parc Marin du Cap de Creus et le Parc Marin de Montgri et des Îles Medes (B. Hereu, com. pers.). Les résultats sont en cours d'analyse mais il ressort déjà des déplacements de certains individus entre les Îles Medes et la RNMCB. De plus, le projet d'extension de la RNMCB (doublement de la surface avec l'ajout d'au moins une autre réserve intégrale) et la politique de création de Zone de Protection Forte (ZPF) au sein du Parc Marin du Golfe du Lion, est en faveur d'un modèle mixant de petites réserves intégrales associées à des zones de protection partielle plus grandes. En dehors de ces AMP, et dans le contexte transfrontalier du programme Interreg Poctefa, RESMED a aussi pour objectif de proposer des mesures de gestion de pêche en dehors des zones protégées afin de permettre aux espèces de boucler leur cycle de vie.

Dans le prolongement du choix de la meilleure stratégie à mettre en place, il ressort actuellement un paradoxe sur le déploiement des aires marines protégées : (i) un besoin de création qui est maintenant largement partagé par les scientifiques, les décideurs et le grand public et (ii) parallèlement une difficulté à mettre en place des aires marines protégées et plus particulièrement des réserves intégrales (Schultz et al., 2022). Les auteurs ont relevé un certain nombre de barrières et de leviers (Box 3).

Le travail de concertation est majeur dans la réussite de l'acceptabilité des acteurs locaux comme le montrent Knutsen et al (2022) pour la gestion du homard en Norvège.

Box 3 : Barrières et leviers identifiés pour garantir le succès d'une AMP	
(D'après Schultz et al., 2022) - extrait	
Barrières	Leviers
Lobbying des acteurs économiques de la mer bloquant le processus décisionnel ou bafouant les ambitions initiales	Suivre la feuille de route de développement des AMP pour respecter les engagements initiaux sur le long terme
Les mandats politiques à court terme entravent la prise de décision pour les objectifs à long terme	Dès le départ, mettre en place une dynamique concertée et multi-acteurs
Mauvaise écoute des acteurs de terrain	Travailler sur la façon de convaincre les acteurs économiques des bénéfices à long terme qu'ils pourraient retirer de la protection marine
Imposer des plafonds d'emploi malgré le budget disponible ou le potentiel de ces emplois à lever des fonds supplémentaires	Établir une pondération plus équitable entre les représentants des secteurs économiques et ceux des questions environnementales et sociales au sein des instances de gouvernance nationales et régionales

Pour atteindre les objectifs de l'Agenda 2030 (<https://www.agenda-2030.fr/>) sur la conservation de la biodiversité, Claudet et al (2022) propose de prendre en considération les OECM ("Other effective area-based conservation measures", que l'on peut traduire par "autre

mesure de conservation efficace par zone”). Ce type de mesure, reconnue par l’UICN, correspond à une gestion qui entraîne une diminution de la pression sur le milieu naturel, entre autres, avec une réduction importante des activités extractives comme la pêche. Ces derniers proposent, néanmoins, des voies pour garantir que les OECM permettent d’atteindre les objectifs de conservation comme pour les AMP.

Les résultats de la thèse s’inscrivent dans l’accroissement des connaissances nécessaires pour aider au choix des futures AMP et des potentiels OECM qui pourraient émerger.

Cependant, en dehors de ces deux types de zone, il reste des grandes surfaces marines qui peuvent profiter aux espèces mais qui sont actuellement le lieu d’activités importantes et/ou de dégradations plus ou moins anciennes. C’est dans ce contexte, que nous abordons une partie de la discussion centrée sur les interactions avec les zones anthropisées.

3 - Colonisation des zones non protégées : interaction avec les zones anthropisées

Comme nous l’avons vu précédemment, les AMP sont un outil efficace pour augmenter et renouveler les populations d’espèces particulièrement sensibles à la pêche dans le périmètre des zones protégées. Or, le milieu marin est un espace avec un fort potentiel de dispersion surtout pour les espèces qui possèdent une phase larvaire planctonique dans leur cycle de vie. Cette durée de phase larvaire varie d’une espèce à l’autre, de quelques jours et une centaine de jours (Brothers and Thresher, 1985; Victor, 1986; Thresher et al., 1989). Cela conditionne les capacités de dispersion, si les conditions hydrodynamiques locales ne créent pas de gyre ou autres phénomènes de rétention, piégeant les larves sur la zone d’émission des œufs (Largier, 2003). Le modèle d’Andrello et al (2013) explicite la faible connectivité au sein du réseau de plus de 100 AMP en Méditerranée. Cependant, les auteurs admettent que la connectivité qu’ils ont estimée peut être sous-évaluée par des facteurs tels que le comportement actif des larves ou la présence de zones de reproduction en dehors des AMP. Ce dernier point semble peu probable pour une espèce aussi rare que le corb sur les côtes françaises et où les zones de reproduction connues sont uniquement dans les AMP. En revanche, ils n’abordent pas l’influence des zones anthropisées comme facteurs de renforcement de la connectivité. En effet, les travaux de restauration écologiques menés par

le CEFREM depuis plus de 10 ans montrent que les zones portuaires et les digues artificielles peuvent être considérées comme des nurseries efficaces surtout lorsque des outils de restauration tels que des habitats artificiels sont installés pour protéger les post-larves (Bouchouca et al., 2016; Mercader et al., 2017b). A ce titre, des juvéniles de mérrou ont été observés dans des biohuts à plusieurs reprises le long des côtes méditerranéennes françaises et marocaines (Mercader et al., 2017a; Selfati et al., 2018). Les sites portuaires, exempts de toutes activités de prélèvement et dont la qualité des eaux s'améliore depuis plusieurs années, pourraient apparaître comme des relais en termes d'installation de nouvelles recrues le long du littoral. Cela pourrait être un des moteurs de la recolonisation des espaces non protégés où de plus en plus de plongeurs rapportent la présence, même en faible quantité, de juvéniles de mérous bruns et de corbs. Il est clair que les AMP le long du littoral français ont été créées en partie pour leur richesse en espèces protégées comme le corb ou le mérrou. Mais cela concerne principalement le stade adulte, en ciblant les habitats "nutrition" et "reproduction". Les habitats "nursérie" n'ont pas bénéficié d'une telle protection car peu connus au moment de la création des anciennes AMP, même s'ils peuvent parfois être présents au sein de l'AMP. Dans un réseau d'AMP proches (distantes de 10 à 50 km), il est possible d'obtenir des échanges de larves (Planes et al., 2009). Les zones portuaires, surtout si elles sont en phase de restauration, pourraient abriter des espèces protégées, au moins au stade juvénile, compte tenu du fait qu'une réserve marine, indépendamment de la région où elle se trouve, ne conserve pas toujours les larves produites par les géniteurs sur place (Botsford et al., 2009a). D'autres structures anthropiques sont amenées à abriter des espèces protégées : c'est le cas des récifs artificiels installés au large du Brésil et de la Floride. Suite à la disparition du mérrou goliath (*Epinephelus itajara*) par la surpêche, Koenig et al (2011) indique que les mérous géants sont amenés à utiliser les récifs artificiels comme habitat et Bueno et al (2016) montre même la présence d'une zone de reproduction. Ceci soutient l'intérêt des actions qui peuvent être entreprises en dehors des AMP : actions de restauration écologique, installations de récifs artificiels de façon raisonnée. Il serait intéressant de mesurer l'effet de synergie potentielle de la présence simultanée d'une AMP et d'actions de restauration en périphérie.

4 - Connaissance et gestion des usages au sein des AMP

Au-delà de l'apport de nouvelles connaissances sur les espèces marines permettant, entre autres, de mieux comprendre les conséquences des impacts humains et du rôle des changements globaux, les travaux de recherche centrés sur les AMPs ont vocation à éclairer les gestionnaires : dans la mise en place de leur plan de gestion et des actions concrètes sur le long terme. Les gestionnaires s'appuient le plus souvent sur un Conseil Scientifique pour orienter les thématiques scientifiques réalisées en interne alors que les connaissances fondamentales sont le plus souvent produites par les laboratoires de recherche au travers de projets nationaux ou internationaux comme c'est le cas pour la RNMCB (laboratoires CEFREM et CRIOBE de l'Université de Perpignan, et l'Observatoire Océanologique de Banyuls ; projets européens BIOMEX, EMPAFISH, projet européen Interreg Poctefa RESMED, projet national Liteau PAMPA).

Le comportement du corb, tout au long de l'année et plus particulièrement aux phases critiques du cycle de vie (nursérie, reproduction), pose la question de la gestion des activités en lien avec les espèces fragiles ou sensibles à l'activité humaine. Dans le cas du corb, la période de reproduction coïncide avec l'augmentation de l'activité humaine dans la RNMCB (plongée et nautisme).

Même s'il est connu que les facteurs environnementaux peuvent perturber, voire interrompre une période de reproduction, le dérangement par la présence de l'Homme et/ou par les perturbations sonores émises (e.g. bruit de moteur de bateau, émission de bulle en plongée) ne sont pas à négliger. Chez le mérrou brun en Méditerranée, c'est la température qui est l'élément prépondérant : elle doit avoisiner les 23°C (Louisy and Culioli, 1999; Hereu et al., 2006). La remontée de la thermocline refroidissant les eaux de surface met fin à la reproduction surtout sur les zones de limite de répartition de l'espèce où la température de l'eau est parfois faible même en été.

Si les conditions environnementales sont réunies, les mérours peuvent enclencher les parades nuptiales mais aussi la production de sons par les mâles pour attirer les femelles (Bertucci et al., 2015). Le dérangement des poissons par l'Homme peut entraîner un arrêt de ces productions sonores (Slabbekoorn et al., 2010; Popper and Hawkins, 2019) même si La Manna et al (2016) n'a observé aucunes modifications de sons produit par *Sciaena umbra* vis-à-vis du

bruit des bateaux dans son étude. Certaines études ont été réalisées sur les capacités auditives des poissons avec un protocole d'électrophysiologie non invasif (Kenyon et al., 1998) pour tester des sources de bruits anthropiques (e.g. bateaux, jet ski) (Ladich and Fay, 2013).

C'est dans ce contexte qu'il est important de prendre en considération l'ensemble des activités, de prélèvement (pêche petits métiers et pêche de loisir) et de non prélèvement (nautisme, plongée). Sur la RNMCB, la vitesse est limitée à 8 nœuds dans la réserve partielle et à 5 nœuds dans la réserve intégrale, là où historiquement les corbs et les mérours étaient les plus nombreux. L'efficacité des AMP pourrait être remise en cause ou au moins diminuée par la non prise en considération d'activités humaines non extractives qui pourraient sembler sans effet par leurs pratiquants. Dans ces conditions, nous pouvons émettre les recommandations suivantes en termes de gestion de la RNMCB et de la future zone d'extension (Box 4).

BOX 4 : Mesures de gestion sur les différentes zones

→ Sur la RNMCB actuelle :

- Une limitation des plongées de nuit, surtout en période de reproduction
- Une interdiction (ou limitation) de pêche professionnelle de nuit à certaines périodes (limitation du bruit des bateaux)
- Une interdiction de la pêche loisir au vif pour la protection des top prédateurs (comme cela a été mis en place au Parc Naturel Marin du Cap de Creus)
- Une protection des habitats essentiels du corb (e.g. limitation de l'ancrage par bouée écologique)

→ Sur la future extension de la RNMCB :

- La création de réserve intégrale sur les sites de présence du corb à différents stades de vie (juvénile, adulte)
- Une limitation de la vitesse des engins à moteur

→ Sur les futures Zones de Protection Forte du Parc Naturel Marin du Golfe du Lion :

- Une limitation des plongées de nuit, surtout en période de reproduction

→ Sur les autres zones non protégées de Méditerranée :

- La prolongation du moratoire

Et sur l'ensemble des zones précitées, la remontée d'informations sur la présence de corbs, du stade juvénile au stade adulte, afin de mieux appréhender la dynamique de recolonisation qui semble aussi lente que pour le mérrou.

5 - Conclusions et perspectives

L'utilisation de la télémétrie acoustique sur le corb a participé à améliorer de manière significative les connaissances sur le comportement de cette espèce protégée à plusieurs échelles de temps et d'espace. Cette méthode à, en particulier, permis de mieux comprendre les schémas de déplacements sur un cycle annuel complet au sein d'une Aire Marine Protégée. Les objectifs de la thèse ont été atteints puisque nous distinguons différentes utilisations de la profondeur sur l'année avec un rassemblement pendant la période de reproduction. De plus, la télémétrie montre que les individus trouvent l'ensemble des habitats essentiels (refuge, alimentation, reproduction) sur le territoire de la RNMCB (bien que de petite taille), que ce soit en réserve intégrale ou en réserve partielle. La reproduction est confirmée par l'étude des œufs et des larves réalisée en parallèle. Le suivi des effectifs montre que la population est en constante croissance et que l'on pourrait assister à la colonisation d'espaces extérieurs à la réserve comme cela est observé chez le mérrou. Compte tenu du faible nombre de juvéniles observés in situ, il est fort possible que les mécanismes de recolonisation passent principalement par les mouvements des adultes même si le comportement cryptique des juvéniles ne permet pas de l'affirmer.

La dynamique de recolonisation serait donc favorisée par l'actuel moratoire qui doit être réévalué en 2023. Les données issues de cette thèse ont vocation à alimenter et éclairer les débats sur la nécessité de prolonger ce moratoire. Par ailleurs, la RNMCB se situant à seulement quelques kilomètres de la frontière espagnole, une harmonisation des outils de

protection du point de vue transfrontalier semble nécessaire. En effet, les poissons constituent des stocks partagés qui obligent les États membres à une réflexion commune. Ce point important sera également remonté à la Direction Interrégionale pour la Méditerranée (DIRM) car c'est un axe majeur pour les États membres qui se doivent de répondre aux exigences de la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM).

Le suivi à long terme de cette espèce est primordial pour continuer à alimenter les connaissances et identifier les processus de recolonisation. Il est indispensable que les recherches sur *Sciaena umbra* s'étendent à une plus grande échelle spatiale et ne se concentrent pas uniquement sur les AMP. Le rétablissement des populations de corbs, hors AMP, pourrait se faire via la colonisation de zones anthropisées (digues, ports, enrochements artificiels) qui sont omniprésentes sur les côtes méditerranéennes françaises. Dans ce cadre, le déploiement d'une veille acoustique pourrait s'avérer pertinent pour suivre efficacement l'éventuelle installation de nouvelles populations de corbs sur ces zones.

Références Bibliographiques

- Abdul Malak, D., Livingstone, S., Pollard, D., Polidoro, B., Cuttelod, A., Bariche, M., Bilecenoglu, M., KE, C., Collette, B., Francour, P., Goren, M., Kara, H., Massutí, E., Papaconstantinou, C., & Tunesi, L. (2011). *Overview of the Conservation Status of the Marine Fishes of the Mediterranean Sea*.
- Aburto-Oropeza, O., Ezcurra, E., Danemann, G., Valdez, V., Murray, J., & Sala, E. (2008). Mangroves in the Gulf of California increase fishery yields. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 10456-10459.
- Adams, W., Aveling, R., Brockington, D., Dickson, B., Elliott, J., Hutton, J., Roe, D., Vira, B., & Wolmer, W. (2004). Biodiversity Conservation and the Eradication of Poverty. *Science (New York, N.Y.)*, 306, 1146-1149.
- Allen, A. M., & Singh, N. J. (2016). Linking Movement Ecology with Wildlife Management and Conservation. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3.
- Alós, J., & Cabanellas-Reboredo, M. (2012). Experimental acoustic telemetry experiment reveals strong site fidelity during the sexual resting period of wild brown meagre, *Sciaena umbra*. *Journal of Applied Ichthyology*, 28(4), 606-611.
- Anderson, M., Gorley, R. N., & Clarke, K. (2008). PERMANOVA+ for primer : Guide to software and statistical methods. In *Plymouth : Primer-E*.
- Andrello, M., Guilhaumon, F., Albouy, C., Parravicini, V., Scholtens, J., Verley, P., Barange, M., Sumaila, U. R., Manel, S., & Mouillot, D. (2017). Global mismatch between fishing dependency and larval supply from marine reserves. *Nature Communications*, 8(1), Art. 1.
- Andrello, M., Mouillot, D., Beuvier, J., Albouy, C., Thuiller, W., & Manel, S. (2013). Low connectivity between Mediterranean marine protected areas : A biophysical modeling approach for the dusky grouper *Epinephelus marginatus*. *PLoS One*, 8(7), e68564.
- Andrews, K. S., & Anderson, T. W. (2004). Habitat-dependent recruitment of two temperate reef fishes at multiple spatial scales. *Marine Ecology Progress Series*, 277, 231-244.
- Aburto-Oropeza O, Ezcurra E, Danemann G, Valdez V, Murray J, Sala E. (2008). Mangroves in the Gulf of California increase fishery yields. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 10456-9.
- Armsworth, P. R. (2002). Recruitment Limitation, Population Regulation, and Larval Connectivity in Reef Fish Metapopulations. *Ecology*, 83(4), 1092-1104.
- Artüz, M. L. (2006). *Abundance and growth observations of Sciaena umbra Linnaeus, 1758 in Sea of Marmara*.
- Aspillaga, E., Bartumeus, F., Linares, C., Starr, R. M., López-Sanz, À., Díaz, D., Zabala, M., & Hereu, B. (2016). Ordinary and Extraordinary Movement Behaviour of Small Resident Fish within a Mediterranean Marine Protected Area. *PLOS ONE*, 11(7), e0159813.
- Aspillaga, E., Bartumeus, F., Starr, R. M., López-Sanz, À., Linares, C., Díaz, D., Garrabou, J., Zabala, M., & Hereu, B. (2017). Thermal stratification drives movement of a coastal apex predator. *Scientific Reports*, 7(1), Art. 1.
- Bagenal, T.B. and Tesch, F.W. (1978) Age and Growth. In: Bagenal, T., Ed., Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters, *Blackwell Science Publications*, Oxford.

- Balmford, A., Gravestock, P., Hockley, N., McClean, C. J., & Roberts, C. M. (2004). The worldwide costs of marine protected areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(26), 9694-9697.
- Balon, E. K. (1999). Alternative Ways to Become a Juvenile or a Definitive Phenotype (and on Some Persisting Linguistic Offenses). *Environmental Biology of Fishes*, *56*(1), 17-38.
- Barbier, E., Hacker, S., Kennedy, C., Koch, E., Stier, A., & Silliman, B. (2011). The Value of Estuarine and Coastal Ecosystem Services. *Ecological Monographs*, *81*.
- Barbieri, L., Chittenden, M., & Lowerre-Barbieri, S. (1994). Maturity, Spawning, And Ovarian Cycle Of Atlantic Croaker, *Micropogonias Undulatus*, In The Chesapeake Bay And Adjacent Coastal Waters. *Fishery Bulletin*, *92*(4), 671-685.
- Barlow, G. W. (1981). Patterns of parental investment, dispersal and size among coral-reef fishes. *Ecology and ethology of fishes : Proceedings of the 2nd biennial symposium on the ethology and behavioral ecology of fishes, held at Normal, Ill., U.S.A., October 19-22, 1979* (p. 65-85).
- Barnosky, A. D., Hadly, E. A., Bascompte, J., Berlow, E. L., Brown, J. H., Fortelius, M., Getz, W. M., Harte, J., Hastings, A., Marquet, P. A., Martinez, N. D., Mooers, A., Roopnarine, P., Vermeij, G., Williams, J. W., Gillespie, R., Kitzes, J., Marshall, C., Matzke, N., Smith, A. B. (2012). Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature*, *486*(7401), Art. 7401.
- 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), Art. 7336.
- Barthel, B. L., Cooke, S. J., Suski, C. D., & Philipp, D. P. (2003). Effects of landing net mesh type on injury and mortality in a freshwater recreational fishery. *Fisheries Research*, *63*(2), 275-282.
- Baum, J., & Worm, B. (2009). Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *The Journal of animal ecology*, *78*, 699-714.
- 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. P. (2001). The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates : A better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *BioScience*, *51*(8), 633-641.
- Beckman, D. W., Stanley, A. L., Render, J. H., & Wilson, C. A. (1990). Age and Growth of Black Drum in Louisiana Waters of the Gulf of Mexico. *Transactions of the American Fisheries Society*, *119*(3), 537-544.
- Béné, C., Barange, M., Subasinghe, R., Pinstrip-Andersen, P., Merino, G., Hemre, G.-I., & Williams, M. (2015). Feeding 9 billion by 2050 – Putting fish back on the menu. *Food Security*, *7*(2), 261-274.
- Bennett, R. H., Götz, A., Sauer, W. H., Cowley, P. D., & Palmer, R. M. (2009). Optimisation of underwater visual census and controlled angling methods for monitoring subtidal temperate reef fish communities. *African Journal of Marine Science*, *31*(3), 277-287.
- Bertelsen, R. D. (2013). Characterizing daily movements, nomadic movements, and reproductive migrations of *Panulirus argus* around the Western Sambo Ecological Reserve (Florida, USA) using acoustic telemetry. *Fisheries Research*, *144*, 91-102.
- Bertucci, F., Lejeune, P., Payrot, J., & Parmentier, E. (2015). Sound production by dusky grouper *Epinephelus marginatus* at spawning aggregation sites. *Journal of Fish Biology*, *87*(2), 400-421.

- Bianchi, C. N., & Morri, C. (2000). Marine Biodiversity of the Mediterranean Sea : Situation, Problems and Prospects for Future Research. *Marine Pollution Bulletin*, 40(5), 367-376.
- Biodiversity Hotspots Revisited, Conservation International, 2011 | Data Basin.* (s. d.). <https://databasin.org/datasets/23fb5da1586141109fa6f8d45de0a260/>
- Bizsel, G., Yokes, B., Pollard, D., Kara, M. H., Bariche, M., & Quignard, J. P. (2011). *Sciaena umbra*. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3*.
- Blasiak, R. (2015). Balloon effects reshaping global fisheries. *Marine Policy*, 57, 18-20.
- Blaxter, J. H. S., & Hempel, G. (1963). The Influence of Egg Size on Herring Larvae (*Clupea harengus* L.). *ICES Journal of Marine Science*, 28(2), 211-240.
- Blouet, S., Bramanti, L., & Guizien, K. (2022). Artificial reefs geographical location matters more than shape, age and depth for sessile invertebrate colonization in the Gulf of Lion (NorthWestern Mediterranean Sea). *Peer Community Journal*, 2.
- Bohnsack, J., & Bannerot, S. (1986). A Stationary Visual Census Technique for Quantitatively Assessing Community Structure of Coral Reef Fishes. *NOAA Technical Report NMFS*, 41, 1-15.
- Bolger, D. T., Newmark, W. D., Morrison, T. A., & Doak, D. F. (2008). The need for integrative approaches to understand and conserve migratory ungulates. *Ecology Letters*, 11(1), 63-77.
- Bonacito, C., Costantini, M., Ferrero, E., & Hawkins, A. (2002). Passive Hydrophone Census of *Sciaena umbra* (Sciaenidae) in the Gulf of Trieste (Northern Adriatic Sea, Italy). *Bioacoustics*, 12, 292-294.
- Bonnin, L., Mouillot, D., Boussarie, G., Robbins, W. D., Kiszka, J. J., Dagorn, L., & Vigliola, L. (2021). Recent expansion of marine protected areas matches with home range of grey reef sharks. *Scientific Reports*, 11(1), Art. 1.
- Botsford, L., Brumbaugh, D., Grimes, C., Kellner, J., Largier, J., O'Farrell, M., Ralston, S., Soulanille, E., & Wespestad, V. (2009a). Connectivity, sustainability, and yield : Bridging the gap between conventional fisheries management and marine protected areas. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 19, 69-95.
- Botsford, L. W., White, J. W., Coffroth, M.-A., Paris, C. B., Planes, S., Shearer, T. L., Thorrold, S. R., & Jones, G. P. (2009b). Connectivity and resilience of coral reef metapopulations in marine protected areas : Matching empirical efforts to predictive needs. *Coral Reefs*, 28(2), 327-337.
- Bouchereau, J. L., Body, P., & Chauvet, C. (1999). Growth of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Serranidae), in the Natural Marine Reserve of Lavezzi Islands, Corsica, France. *Scientia Marina*, 63(1), Art. 1.
- Bouchoucha, M., Darnaude, A., Gudefin, A., Neveu, R., Verdoit-Jarraya, M., Boissery, P., & Lenfant, P. (2016). Potential use of marinas as nursery grounds by rocky fishes : Insights from four *Diplodus* species in the Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 547, 193-209.
- Boyce, D. G., Lotze, H. K., Tittensor, D. P., Carozza, D. A., & Worm, B. (2020). Future ocean biomass losses may widen socioeconomic equity gaps. *Nature Communications*, 11(1), Art. 1.
- Bozec, Y.-M., Kulbicki, M., Laloë, 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.
- Braat, L. C., & de Groot, R. (2012). The ecosystem services agenda:bridging the worlds of natural science and economics, conservation and development, and public and private policy. *Ecosystem Services*, 1(1), 4-15.

- Brazo, A., Marques, R., Zimmermann, M., Aspillaga, E., Hereu, B., Saragoni, G., Mercière, A., Crec'Hriou, R., Mercader, M., Verdoit-Jarraya, M., Cadène, F., & Lenfant, P. (2021). Seasonal influence on the bathymetric distribution of an endangered fish within a marine protected area. *Scientific Reports*, *11*(1), Art. 1.
- Brothers E.B. et Thresher R.E., (1985). Pelagic duration, dispersal, and the distribution of Indo-Pacific coral-reef fishes. *Reaka M.L. (ed.), The Ecology of Coral Reefs*, . (3), 53-69.
- Bueno, L., Bertoincini, Á., Koenig, C., Coleman, F., Freitas, M., Leite, J., Souza, T., & Hostim-Silva, M. (2016). Evidence for spawning aggregations of the endangered Atlantic goliath grouper *Epinephelus itajara* in southern Brazil : Reproduction of *epinephelus itajara*. *Journal of Fish Biology*, *89*.
- Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J. P. W., Almond, R. E. A., Baillie, J. E. M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K. E., Carr, G. M., Chanson, J., Chenery, A. M., Csirke, J., Davidson, N. C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., ... Watson, R. (2010). Global biodiversity : Indicators of recent declines. *Science (New York, N.Y.)*, *328*(5982), 1164-1168.
- Caddy, J. F. (1993). Toward a comparative evaluation of human impacts on fishery ecosystems of enclosed and semi-enclosed seas. *Reviews in Fisheries Science*, *1*(1), 57-95.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotnick, N. (2011). Beyond species : Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, *48*(5), 1079-1087.
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R., & Boyce, M. (2010). Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry : A perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, *365*, 2157-2162.
- Caldwell, Z. R., Zgliczynski, B. J., Williams, G. J., & Sandin, S. A. (2016). Reef Fish Survey Techniques : Assessing the Potential for Standardizing Methodologies. *PLOS ONE*, *11*(4), e0153066.
- Caley, M. J., Carr, M. H., Hixon, M. A., Hughes, T. P., Jones, G. P., & Menge, B. A. (1996). Recruitment and the Local Dynamics of Open Marine Populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *27*, 477-500.
- Campana, S. (1999). Chemistry and composition of fish otoliths : Pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER*, *188*, 263-297.
- Capdevila, P., Stott, I., Oliveras Menor, I., Stouffer, D. B., Raimundo, R. L. G., White, H., Barbour, M., & Salguero-Gómez, R. (2021). Reconciling resilience across ecological systems, species and subdisciplines. *Journal of Ecology*, *109*(9), 3102-3113.
- Carneiro, G. (2011). The Luiz Saldanha Marine Park : An overview of conflicting perceptions. *Conservation and Society*, *9*(4), 325.
- Carr, M., & Hixon, M. (1995). Predation effects on early post-settlement survivorship of coral-reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, *124*, 31-42.
- Casella, E., Tepsich, P., Couvelard, X., Caldeira, R. M. A., & Schroeder, K. (2014). Ecosystem dynamics in the Liguro-Provençal Basin : The role of eddies in the biological production. *Mediterranean Marine Science*, *15*(2), Art. 2.
- Caselle, J. E., & Warner, R. R. (1996). Variability in Recruitment of Coral Reef Fishes : The Importance of Habitat at Two Spatial Scales. *Ecology*, *77*(8), 2488-2504.
- Catano, L. B., Rojas, M. C., Malossi, R. J., Peters, J. R., Heithaus, M. R., Fourqurean, J. W., & Burkepille, D. E. (2016). Reefscapes of fear : Predation risk and reef hetero-geneity interact to shape herbivore foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology*, *85*(1), 146-156.

- Ceballos, G., Ehrlich, P., Barnosky, A., Garcia, A., Pringle, R., & Palmer, T. (2015). Accelerated Modern Human-Induced Species Losses : Entering the Sixth Mass Extinction. *Science Advances*, *1*, e1400253.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., & Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(30), E6089-E6096.
- Chakroun, N., Ktari, M. H., & Kamoun, M. N. (1982). *Production des Sciaenidae (Poissons, Téléostéens) des côtes tunisiennes*.
- Chakroun-Marzouk, N., & Ktari, M.-H. (2003). *Le corb des côtes tunisiennes, Sciaena umbra (Sciaenidae) : Cycle sexuel, age et croissance*. 211-225.
- Chambers, R.C., & Waiwood, K.G. (1996). Maternal and seasonal differences in egg sizes and spawning characteristics of captive Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *53*, 1986-2003.
- Chao, L. N., & Trewavas, E. (1990). Check-list of the fishes the eastern tropical Atlantic (CLOFETA). *J. C. Quero, J. C. Hureau, C. Karrer, A. Post and L. Saldanha (Eds.)*, *2*, 813-826).
- Chao, L. (2015). *Sciaena umbra*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015
- Chater, I., Romdhani-Dhahri, A., Dufour, J.-L., Mahe, K., & Chakroun-Marzouk, N. (2018). Age, growth and mortality of *Sciaena umbra* (Sciaenidae) in the Gulf of Tunis. *Scientia Marina*, *82*(1), 17-25.
- Chauvet, C. (1991). Le corb ou brown meagre (*Sciaena umbra* Linnaeus, 1758). Quelques éléments de sa biologie. Les Espèces Marines à Protéger en Méditerranée, *GIS Posidonie*, 229-235.
- Cheminée, A., Feunteun, E., Clerici, S., Cousin, B., & Francour, P. (2014). Management of Infralittoral Habitats : Towards a Seascape Scale Approach. In O. Musard, L. Le Dû-Blayo, P. Francour, J.-P. Beurrier, E. Feunteun, & L. Talassinis (Éds.), *Underwater Seascapes : From geographical to ecological perspectives*, 161-183.
- Chmura, G. L., Anisfeld, S. C., Cahoon, D. R., & Lynch, J. C. (2003). Global carbon sequestration in tidal, saline wetland soils. *Global Biogeochemical Cycles*, *17*(4).
- Christie, M. R., Tissot, B. N., Albins, M. A., Beets, J. P., Jia, Y., Ortiz, D. M., Thompson, S. E., & Hixon, M. A. (2010). Larval Connectivity in an Effective Network of Marine Protected Areas. *PLOS ONE*, *5*(12), e15715.
- Clarke, K.R. and Gorley, R.N. (2006). *PRIMER V6 : User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, 192.
- Claudet, J. (2011). *Marine Protected Areas : A Multidisciplinary Approach*. Cambridge University Press.
- Claudet, J. (2021). The seven domains of action for a sustainable ocean. *Cell*, *184*(6), 1426-1429.
- Claudet, J., Ban, N. C., Blythe, J., Briggs, J., Darling, E., Gurney, G. G., Palardy, J. E., Pike, E. P., Agostini, V. N., Ahmadi, G. N., Campbell, S. J., Epstein, G., Estradivari, Gill, D., Himes-Cornell, A., Jonas, H. D., Jupiter, S. D., Mangubhai, S., & Morgan, L. (2022). Avoiding the misuse of other effective area-based conservation measures in the wake of the blue economy. *One Earth*, *5*(9), 969-974.
- Claudet, J., Campagne, C. S. S., Langridge, J., Mongruel, R., & Thiébaud, E. (2021). What evidence exists on how changes in marine ecosystem structure and functioning affect ecosystem services delivery? A systematic map protocol. *Environmental Evidence*, *10*(1).
- Claudet, J., Loiseau, C., Sostres, M., & Zupan, M. (2020). Underprotected Marine Protected Areas in a Global Biodiversity Hotspot. *One Earth*, *2*(4), 380-384.

- Claudet, J., Osenberg, C. W., Benedetti-Cecchi, L., Domenici, P., García-Charton, J.-A., Pérez-Ruzafa, Á., Badalamenti, F., Bayle-Sempere, J., Brito, A., Bulleri, F., Culioli, J.-M., Dimech, M., Falcón, J. M., Guala, I., Milazzo, M., Sánchez-Meca, J., Somerfield, P. J., Stobart, B., Vandeperre, F., ...Planes, S. (2008). Marine reserves : Size and age do matter. *Ecology Letters*, *11*(5), 481-489.
- Cole, J. J. (2005). Communication between terrestrial and marine ecologists : Loud, sometimes abrasive, but healthy and occasionally useful. *Marine Ecology Progress Series*, *304*, 272-274.
- Coleman, K., & Wilson, D. S. (1998). Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish : Individual differences are context-specific. *Animal Behaviour*, *56*(4), 927-936.
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Lasram, F. B. R., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C. N., Corbera, J., Dailianis, T., Danovaro, R., Estrada, M., Frogli, C., Galil, B. S., Gasol, J. M., Gertwagen, R., Gil, J., Guilhaumon, F., Kesner-Reyes, K., ... Voultsiadou, E. (2010). The Biodiversity of the Mediterranean Sea : Estimates, Patterns, and Threats. *PLOS ONE*, *5*(8), e11842.
- Colloca, F., Scarcella, G., & Libralato, S. (2017). Recent Trends and Impacts of Fisheries Exploitation on Mediterranean Stocks and Ecosystems. *Frontiers in Marine Science*, *4*.
- Cooke, S. J., Martins, E. G., Struthers, D. P., Gutowsky, L. F. G., Power, M., Doka, S. E., Dettmers, J. M., Crook, D. A., Lucas, M. C., Holbrook, C. M., & Krueger, C. C. (2016). A moving target—Incorporating knowledge of the spatial ecology of fish into the assessment and management of freshwater fish populations. *Environmental Monitoring and Assessment*, *188*(4), 239.
- Cooke, S., Midwood, J., Thiem, J., Klimley, A., Lucas, M., Thorstad, E., Eiler, J., Holbrook, C., & Ebner, B. (2013). Tracking animals in freshwater with electronic tags : Past, present and future. *Animal Biotelemetry*, *1*.
- Costanza, R., de Groot, R., Sutton, P., van der Ploeg, S., Anderson, S. J., Kubiszewski, I., Farber, S., & Turner, R. K. (2014). Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change*, *26*, 152-158.
- Costello, M. (2014). Long live Marine Reserves : A review of experiences and benefits. *Biological Conservation*, *176*.
- Côté, I. M., & Darling, E. S. (2010). Rethinking Ecosystem Resilience in the Face of Climate Change. *PLOS Biology*, *8*(7), e1000438.
- Crec'Hriou, R., Marinaro, J. Y., & Planes, S. (2015). Advance in identification of pelagic eggs of mediterranean teleostean fish : Development of a new identification key. *Vie et Milieu / Life & Environment*, *65*(1), 47.
- Cruz, A., & Lombarte, A. (2004). Otolith size and its relationship with colour patterns and sound production. *Journal of Fish Biology*, *65*(6), 1512-1525.
- Daily, G., Postel, S., Bawa, K., & Kaufman, L. (1997). Nature's Services : Societal Dependence On Natural Ecosystems. *Bibliovault OAI Repository, the University of Chicago Press*.
- Daniel, L. B. I. I., & Graves, J. (1994). Morphometric and genetic identification of eggs of spring-spawning Sciaenids in lower Chesapeake Bay. *Fishery Bulletin*, *92*, 254-261.
- D'Anna, G., Giacalone, V., 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.
- Danovaro, R., & Pusceddu, A. (2007). Ecomanagement of biodiversity and ecosystem functioning in the Mediterranean Sea : Concerns and strategies. *Chemistry and Ecology - CHEM ECOL*, *23*, 347-360.
- Davidson, A. (1983). *Les poissons de la méditerranée* (Solar publ.).

- De Freslon, I., Martinez-Lopez, B., Belkhiria, J., Strappini, A., & Monti, G. (2019). Use of social network analysis to improve the understanding of social behaviour in dairy cattle and its impact on disease transmission. *Applied Animal Behaviour Science*, 213.
- Dedrick, A. G., Catalano, K. A., Stuart, M. R., White, J. W., Montes Jr., H. R., & Pinsky, M. L. (2021). Persistence of a reef fish metapopulation via network connectivity : Theory and data. *Ecology Letters*, 24(6), 1121-1132.
- de Groot, A. M. (1992). Determinants of word translation. *Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory, and Cognition*, 18, 1001-1018.
- Derbal, F., & Kara, H. (2007). Diet of the brown meagre *Sciaena umbra* (Sciaenidae), from eastern coast of Algeria. *Cybium*, 31, 189-197.
- Dieuzeide, R., Novella, M., Roland, J., (1955). Catalogue des Poissons des Côtes Algériennes. *Bull. Stn. Aquac.*, 1-384.
- Di Franco, A., Thiriet, P., Di Carlo, G., Dimitriadis, C., Francour, P., Gutiérrez, N. L., Jeudy de Grissac, A., Koutsoubas, D., Milazzo, M., Otero, M. del M., Piante, C., Plass-Johnson, J., Sainz-Trapaga, S., Santarossa, L., Tudela, S., & Guidetti, P. (2016). Five key attributes can increase marine protected areas performance for small-scale fisheries management. *Scientific Reports*, 6(1), Art. 1.
- Di Iorio, L., Bonhomme, P., Michez, N., Ferrari, B., Gigou, A., Panzalis, P., Desiderà, E., Navone, A., Boissery, P., Lossent, J., Cadville, B., Bravo-Monin, M., Charbonnel, E., & Gervaise, C. (2020). Spatio-temporal surveys of the brown meagre *Sciaena umbra* using passive acoustics for management and conservation, 131326.
- Di Lorenzo, M., Guidetti, P., Di Franco, A., Calò, A., & Claudet, J. (2020). Assessing spillover from marine protected areas and its drivers : A meta-analytical approach. *Fish and Fisheries*, 21(5), 906-915.
- Diamond, J. M. (1975). The island dilemma : Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, 7(2), 129-146.
- Díaz, J., López-Bueno, J. A., Sáez, M., Mirón, I. J., Luna, M. Y., Sánchez-Martínez, G., Carmona, R., Barceló, M. A., & Linares, C. (2019). Will there be cold-related mortality in Spain over the 2021–2050 and 2051–2100 time horizons despite the increase in temperatures as a consequence of climate change? *Environmental Research*, 176, 108557.
- Dijkgraaf, S. (1947). On the irritation of the distant sense of touch in fish and amphibians. *Experientia*, 3(5), 206-208.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401-406.
- Doherty, P. (1991). *Spatial and temporal patterns in recruitment*. 261-293.
- Doherty, P., & Fowler, T. (1994). An Empirical Test of Recruitment Limitation in a Coral Reef Fish. *Science*, 263(5149), 935-939.
- Doherty, P. J., Planes, S., & Mather, P. (1995). Gene Flow and Larval Duration in Seven Species of Fish from the Great Barrier Reef. *Ecology*, 76(8), 2373-2391.
- Doherty, P. J., & Williams, D. M. (1988). The replenishment of coral reef fish populations. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev*, 26(48), 551.
- Duffy, J. E., Lefcheck, J. S., Stuart-Smith, R. D., Navarrete, S. A., & Edgar, G. J. (2016). Biodiversity enhances reef fish biomass and resistance to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(22), 6230-6235.

- Dugan, J., Airoidi, L., Chapman, G., & Walker, S. (2011). Estuarine and coastal structures : Environmental effects, a focus on shore and nearshore structures. *Treatise on Estuarine and Coastal Science* (8), 17-41.
- Dulčić, J., & Kraljević, M. (1996). Weight-length relationships for 40 fish species in the eastern Adriatic (Croatian waters). *Fisheries Research*, 28(3), 243-251.
- Durazzo, A., Lucarini, M., Plutino, M., Lucini, L., Aromolo, R., Martinelli, E., Souto, E. B., Santini, A., & Pignatti, G. (2021). Bee Products : A Representation of Biodiversity, Sustainability, and Health. *Life*, 11(9), Art. 9.
- Edgar, G. J., Stuart-Smith, R. D., Willis, T. J., Kininmonth, S., Baker, S. C., Banks, S., Barrett, N. S., Becerro, M. A., Bernard, A. T. F., Berkhout, J., Buxton, C. D., Campbell, S. J., Cooper, A. T., Davey, M., Edgar, S. C., Försterra, G., Galván, D. E., Irigoyen, A. J., Kushner, D. J., ... Thomson, R. J. (2014). Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature*, 506(7487), Art. 7487.
- Ehrlich, P., & Ehrlich, A. (1981). *Extinction : The Causes and Consequences of the Disappearance of Species*. Eweb:35542.
- Ellegren, H., & Galtier, N. (2016). Determinants of genetic diversity. *Nature Reviews Genetics*, 17(7), Art. 7.
- Engin, S., & Seyhan, K. (2009). Age, growth, sexual maturity and food composition of *Sciaena umbra* in the south-eastern Black Sea, Turkey. *Journal of Applied Ichthyology*, 25(1), 96-99.
- Espinosa-Andrade, N., Suchley, A., Reyes-Bonilla, H., & Alvarez-Filip, L. (2020). The no-take zone network of the Mexican Caribbean : Assessing design and management for the protection of coral reef fish communities. *Biodiversity and Conservation*, 29(6), 2069-2087.
- Estes, J. A., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond, W. J., Carpenter, S. R., Essington, T. E., Holt, R. D., Jackson, J. B. C., Marquis, R. J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R. T., Pickett, E. K., Ripple, W. J., Sandin, S. A., Scheffer, M., Schoener, T. W., ... Wardle, D. A. (2011). Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science*, 333(6040), 301-306.
- Fabi, G., Manoukian, S., & Spagnolo, A. (2006). Feeding behavior of three common fishes at an artificial reef in the northern Adriatic Sea. *Bulletin of Marine Science*, 78(1), 39-56.
- FAO. (2020). *The State of World Fisheries and Aquaculture 2020 : Sustainability in action*. FAO.
- Ferraro, P. J., & Pattanayak, S. K. (2006). Money for Nothing? A Call for Empirical Evaluation of Biodiversity Conservation Investments. *PLOS Biology*, 4(4), e105.
- Fiorentino, F., Bono, G., Camilleri, M., Bono, G., Gancitano, S., Giusto, G., Ragonese, S., Rizzo, P., & Rosso, B. (2001, janvier 1). *On a spawning aggregation of the brown meagre Sciaena umbra L., 1758 (Sciaenidae, Osteichthyes) in the Maltese waters (Sicilian Channel-Central Mediterranean)*.
- Fischer, W, Bauchot, M. L. & Schneider, M. (1987). Fiches FAO d'identification pour les besoins de la pêche révision 1. Méditerranée et mer Noire. *Zone de pêche* 37, (2), 761-1530.
- Font, T., & Lloret, J. (2014). Biological and Ecological Impacts Derived from Recreational Fishing in Mediterranean Coastal Areas. *Reviews in Fisheries Science*, 22, 73-85.
- Forcada, A., Bayle-Sempere, J. T., Valle, C., & Sánchez-Jerez, P. (2008). Habitat continuity effects on gradients of fish biomass across marine protected area boundaries. *Marine Environmental Research*, 66(5), 536-547.
- Fortin, D., Beyer, H. L., Boyce, M. S., Smith, D. W., Duchesne, T., & Mao, J. S. (2005). Wolves Influence Elk Movements : Behavior Shapes a Trophic Cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*, 86(5), 1320-1330.

- Francini-Filho, R. B., & Moura, R. L. (2008). Evidence for spillover of reef fishes from a no-take marine reserve : An evaluation using the before-after control-impact (BACI) approach. *Fisheries Research*, 93(3), 346-356.
- Fraser, H., Parker, T., Nakagawa, S., Barnett, A., & Fidler, F. (2018). Questionable research practices in ecology and evolution. *PLOS ONE*, 13(7), e0200303.
- Frisch, A., & Anderson, T. (2005). Physiological stress responses of two species of coral trout (*Plectropomus leopardus* and *Plectropomus maculatus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A : Molecular & Integrative Physiology*, 140(3), 317-327.
- Froese, R., Winker, H., Coro, G., Demirel, N., Tsikliras, A. C., Dimarchopoulou, D., Scarcella, G., Probst, W. N., Dureuil, M., & Pauly, D. (2018). A new approach for estimating stock status from length frequency data. *ICES Journal of Marine Science*, 75(6), 2004-2015.
- Garcia, J., Mourier, J., & Lenfant, P. (2015). Spatial behavior of two coral reef fishes within a Caribbean marine protected area. *Marine Environmental Research*, 109, 41-51.
- Garcia, J., Rousseau, Y., Legrand, H., Saragoni, G., & Lenfant, P. (2014). Movement patterns of fish in a Martinique MPA : Implications for marine reserve design. *Marine Ecology Progress Series*, 513, 171-185.
- García-Rubies, A., Hereu, B., & Zabala, M. (2013). Long-Term Recovery Patterns and Limited Spillover of Large Predatory Fish in a Mediterranean MPA. *PLOS ONE*, 8(9), e73922.
- Gaspar, C., & Chateau, O. (2008). *Feeding sites frequentation by the pink whipray Himantura fai in Moorea (French Polynesia) as determined by acoustic telemetry*. 12.
- Gayanilo, F.C. Jr. et Pauly, D. (1997). FAO-ICLARM stock assessment tools (FISAT). *FAO Computerized Information Series (Fisheries)*. (8), 262.
- Gell, F. R., & Roberts, C. M. (2003). Benefits beyond boundaries : The fishery effects of marine reserves. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(9), 448-455.
- Gibson, R. N., Robb, L., Wennhage, H., & Burrows, M. T. (2002). Ontogenetic changes in depth distribution of juvenile flatfishes in relation to predation risk and temperature on a shallow-water nursery ground. *Marine Ecology Progress Series*, 229, 233-244.
- Gjelland, K. Ø., & Hedger, R. D. (2013). Environmental influence on transmitter detection probability in biotelemetry : Developing a general model of acoustic transmission. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(7), 665-674.
- Goetze, J. S., Wilson, S., Radford, B., Fisher, R., Langlois, T. J., Monk, J., Knott, N. A., Malcolm, H., Currey-Randall, L. M., Ierodiaconou, D., Harasti, D., Barrett, N., Babcock, R. C., Bosch, N. E., Brock, D., Claudet, J., Clough, J., Fairclough, D. V., Heupel, M. R., ... Harvey, E. S. (2021). Increased connectivity and depth improve the effectiveness of marine reserves. *Global Change Biology*, 27(15), 3432-3447.
- Grafton, E., Gillespie, B., & Henderson, S. (2010). Resilience : The power within. *Oncology Nursing Forum*, 37(6), 698-705.
- Graham, N. a. J., Evans, R. D., & Russ, G. R. (2003). The effects of marine reserve protection on the trophic relationships of reef fishes on the Great Barrier Reef. *Environmental Conservation*, 30(2), 200-208.
- Grau, A., Linde, M., & Grau, A. M. (2009). Reproductive biology of the vulnerable species *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 (Pisces : Sciaenidae). *Scientia Marina*, 73(1), Art. 1.
- Grüss, A., Kaplan, D. M., Guénette, S., Roberts, C. M., & Botsford, L. W. (2011). Consequences of adult and juvenile movement for marine protected areas. *Biological Conservation*, 144(2), 692-702.

- Guest, W. C., Lasswell, J. L. (1978). A Note on Courtship Behavior and Sound Production of Red Drum. *Copeia*, (2), 337-338.
- Guidetti, G., Monzani, D., Trebbi, M., & Rovatti, V. (2008). Impaired navigation skills in patients with psychological distress and chronic peripheral vestibular hypofunction without vertigo. *Acta Otorhinolaryngologica Italica: Organo Ufficiale Della Societa Italiana Di Otorinolaringologia E Chirurgia Cervico-Facciale*, 28(1), 21-25.
- Hackradt, C. W., García-Charton, J. A., Harmelin-Vivien, M., Pérez-Ruzafa, Á., Diréach, L. L., Bayle-Sempere, J., Charbonnel, E., Ody, D., Reñones, O., Sanchez-Jerez, P., & Valle, C. (2014). Response of Rocky Reef Top Predators (Serranidae : Epinephelinae) in and Around Marine Protected Areas in the Western Mediterranean Sea. *PLOS ONE*, 9(6), e98206.
- Halfyard, E. A., Webber, D., Del Papa, J., Leadley, T., Kessel, S. T., Colborne, S. F., & Fisk, A. T. (2017). Evaluation of an acoustic telemetry transmitter designed to identify predation events. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(9), 1063-1071.
- Halpern, B. (2003). The impact of marine reserves : Do reserves work and does reserve size matter? *Ecological Applications - ECOL APPL*, 13, 117-137.
- Halpern, B. S., Frazier, M., Afflerbach, J., Lowndes, J. S., Micheli, F., O'Hara, C., Scarborough, C., & Selkoe, K. A. (2019). Recent pace of change in human impact on the world's ocean. *Scientific Reports*, 9(1), Art. 1.
- Halpern, B. S., Frazier, M., Potapenko, J., Casey, K. S., Koenig, K., Longo, C., Lowndes, J. S., Rockwood, R. C., Selig, E. R., Selkoe, K. A., & Walbridge, S. (2015). Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. *Nature Communications*, 6(1), Art. 1.
- Halpern, B. S., Lester, S. E., & Kellner, J. B. (2009). Spillover from marine reserves and the replenishment of fished stocks. *Environmental Conservation*, 36(4), 268-276.
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., Fox, H. E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H. S., Madin, E. M. P., Perry, M. T., Selig, E. R., Spalding, M., Steneck, R., & Watson, R. (2008). A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science*, 319(5865), 948-952.
- Halpern, B. S., & Warner, R. R. (2002). Marine reserves have rapid and lasting effects. *Ecology Letters*, 5(3), 361-366.
- Handley, J. M., Pearmain, E. J., Oppel, S., Carneiro, A. P. B., Hazin, C., Phillips, R. A., Ratcliffe, N., Staniland, I. J., Clay, T. A., Hall, J., Scheffer, A., Fedak, M., Boehme, L., Pütz, K., Belchier, M., Boyd, I. L., Trathan, P. N., & Dias, M. P. (2020). Evaluating the effectiveness of a large multi-use MPA in protecting Key Biodiversity Areas for marine predators. *Diversity and Distributions*, 26(6), 715-729.
- Harasti, D., Williams, J., Mitchell, E., Lindfield, S., & Jordan, A. (2018). Increase in Relative Abundance and Size of Snapper *Chrysophrys auratus* Within Partially-Protected and No-Take Areas in a Temperate Marine Protected Area. *Frontiers in Marine Science*, 5.
- Harmelin, J. G., & Marinopoulos, J. (1993). Recensement de la population de corbs (*Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 : Pisces) du Parc national de Port-Cros (Méditerranée, France) par inventaires visuels. *Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park* 15, 265-276.
- Harmelin, J.-G. (1991). Statut du corb (*Sciaena umbra*) en Méditerranée. *Les Espèces Marines à Protéger en Méditerranée*, 219-227.
- Harmelin, J.-G. (2013). Le mérour brun et le corb : Deux Grands Témoins de 50 ans de protection du milieu marin dans le Parc national de Port-Cros (France, Méditerranée). *Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park*, 27, 263-277.

- Harmelin, J.-G., Bachet, F., & Garcia, F. (1995). Mediterranean Marine Reserves : Fish Indices as Tests of Protection Efficiency. *Marine Ecology*, 16(3), 233-250.
- Harmelin, J.-G., & Ruitton, S. (2007). La population de corb (*Sciaena umbra* : Pisces) du Parc national de Port-Cros (France), état en 2005 et évolution depuis 1990. *Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park*, 22, 49-65.
- Harmelin, M., Cottalorda, J.-M., Dominici, J.-M., Harmelin, J.-G., Le Diréach, L., & Ruitton, S. (2015). *Sciaena umbra Global Ecology and Conservation 2015*.
- Harmelin-Vivien, M., Cottalorda, J.-M., Dominici, J.-M., Harmelin, J.-G., Le Diréach, L., & Ruitton, S. (2015). Effects of reserve protection level on the vulnerable fish species *Sciaena umbra* and implications for fishing management and policy. *Global Ecology and Conservation*, 3, 279-287.
- Harrison, H., Williamson, D., Evans, R., Almany, G., Thorrold, S., Russ, G., Feldheim, K., Herwerden, L., Planes, S., Srinivasan, M., Berumen, M., & Jones, G. (2012). Larval Export from Marine Reserves and the Recruitment Benefit for Fish and Fisheries. *Current biology : CB*, 22, 1023-1028.
- Hawkins, A. D., & Rasmussen, K. J. (1978). The calls of gadoid fish. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 58(4), 891-911.
- Hereu, B., Díaz, D., Pasqual, J., Zabala, M., & Sala, E. (2006). Temporal patterns of spawning of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* in relation to environmental factors. *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER*, 325, 187-194.
- Heupel, M., Semmens, J., & Hobday, A. (2006). Automated acoustic tracking of aquatic animals : Scales, design and development of listening station arrays. *Marine and Freshwater Research - MAR FRESHWATER RES*, 57.
- Hilborn, R., & Walters, C. J. (1992). *Quantitative Fisheries Stock Assessment*. Springer US.
- Hilty, J., & Merenlender, A. (2000). Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health—Lessons from the US Forest Service. *Biological Conservation*, 92.
- Hindell, M. A., Bradshaw, C. J. A., Sumner, M. D., Michael, K. J., & Burton, H. R. (2003). Dispersal of female southern elephant seals and their prey consumption during the austral summer : Relevance to management and oceanographic zones. *Journal of Applied Ecology*, 40(4), 703-715.
- Holland, K. N., Meyer, C. G., & Dagorn, L. C. (2009). Inter-animal telemetry : Results from first deployment of acoustic 'business card' tags. *Endangered Species Research*, 10, 287-293.
- Holling, C. S. (1973). Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1), 1-23.
- Hooper, D. U., Chapin III, 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.
- Hughes, C., Jaffee, S. R., Happé, F., Taylor, A., Caspi, A., & Moffitt, T. E. (2005). Origins of Individual Differences in Theory of Mind : From Nature to Nurture? *Child Development*, 76(2), 356-370.
- Hughes, T. P., Kerry, J. T., Álvarez-Noriega, M., Álvarez-Romero, J. G., Anderson, K. D., Baird, A. H., Babcock, R. C., Beger, M., Bellwood, D. R., Berkelmans, R., Bridge, T. C., Butler, I. R., Byrne, M., Cantin, N. E., Comeau, S., Connolly, S. R., Cumming, G. S., Dalton, S. J., Diaz-Pulido, G., ... Wilson, S. K. (2017). Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature*, 543(7645), 373-377.

- Hunter, M., Westgate, M., Barton, P., Calhoun, A., Pierson, J., Tulloch, A., Beger, M., Branquinho, C., Caro, T., Gross, J., Heino, J., Lane, P., Longo, C., Martin, K., McDowell, W. H., Mellin, C., Salo, H., & Lindenmayer, D. (2016). Two roles for ecological surrogacy : Indicator surrogates and management surrogates. *Ecological Indicators*, *63*, 121-125.
- Hussein, C., Verdoit-Jarraya, M., Pastor, J., Ibrahim, A., Saragoni, G., Pelletier, D., Mahévas, 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., Mahévas, 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.
- Hussey, N. E., Kessel, S. T., Aarestrup, K., Cooke, S. J., Cowley, P. D., Fisk, A. T., Harcourt, R. G., Holland, K. N., Iverson, S. J., Kocik, J. F., Mills Flemming, J. E., & Whoriskey, F. G. (2015). Aquatic animal telemetry : A panoramic window into the underwater world. *Science*, *348*(6240), 1255642.
- Hussey, N. E., MacNeil, M. A., McMeans, B. C., Olin, J. A., Dudley, S. F. J., Cliff, G., Wintner, S. P., Fennessy, S. T., & Fisk, A. T. (2014). Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecology Letters*, *17*(2), 239-250.
- Huveneers, C., Simpfendorfer, C. A., Kim, S., Semmens, J. M., Hobday, A. J., Pederson, H., Stieglitz, T., Vallee, R., Webber, D., Heupel, M. R., Peddemors, V., & Harcourt, R. G. (2016). The influence of environmental parameters on the performance and detection range of acoustic receivers. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(7), 825-835.
- Ihde, T. F., & Chittenden, M. E. (2002). Comparison of Calcified Structures for Aging Spotted Seatrout. *Transactions of the American Fisheries Society*, *131*(4), 634-642.
- Jacques, G., Razouls, C., & Thiriou, A. (1968). DONNÉES MÉTÉOROLOGIQUES ET HYDROLOGIQUES DE LA RÉGION DE BANYULS-SUR-MER ANNÉE 1966-1967. *Vie et Milieu*, 185.
- Jadot, C., Donnay, A., Acolas, M. L., Cornet, Y., & Bégout Anras, M. L. (2006). Activity patterns, home-range size, and habitat utilization of *Sarpa salpa* (Teleostei : Sparidae) in the Mediterranean Sea. *ICES Journal of Marine Science*, *63*(1), 128-139.
- 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.
- Jauzien, A. (1953). *Feuilles d'Argelès-sur-Mer et de Cerbère au 1/50 000*. 219-236.
- Johnson, D., & Funicelli, N. (1991). Spawning of the Red Drum in Mosquito Lagoon, East-Central Florida. *Estuaries and Coasts*, *14*, 74-79.
- Jones, C., & Wells, B. (1998). Age, Growth, and Mortality of Black Drum, *Pogonias cromis*, in the Chesapeake Bay Region. *Fishery Bulletin*, *96*(3).
- Jones, G. P., Almany, G. R., Russ, G. R., Sale, P. F., Steneck, R. S., van Oppen, M. J. H., & Willis, B. L. (2009). Larval retention and connectivity among populations of corals and reef fishes : History, advances and challenges. *Coral Reefs*, *28*(2), 307-325.
- Jouffray, J.-B., Blasiak, R., Norström, A. V., Österblom, H., & Nyström, M. (2020). The Blue Acceleration : The Trajectory of Human Expansion into the Ocean. *One Earth*, *2*(1), 43-54.
- Jump, A., Marchant, R., & Penuelas, J. (2009). Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends in Plant Science*, *14*, 51-58.

- Kaatz, I. (2002). Multiple sound-producing mechanisms in teleost fishes and hypotheses regarding their behavioral significance. *Bioacoustics*, 12, 230-233.
- Karakulak, F. S., Erk, H., & Bilgin, B. (2006). Length–weight relationships for 47 coastal fish species from the northern Aegean Sea, Turkey. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4), 274-278.
- Kaunda-Arara, B., & Rose, G. A. (2004). Out-migration of Tagged Fishes from Marine Reef National Parks to Fisheries in Coastal Kenya. *Environmental Biology of Fishes*, 70(4), 363-372.
- Kawabata, Y., Okuyama, J., Mitamura, H., Asami, K., Yoseda, K., & Arai, N. (2007). Post-release movement and diel activity patterns of hatchery-reared and wild black-spot tuskfish *Choerodon schoenleinii* determined by ultrasonic telemetry. *Fisheries Science*, 73(5), 1147-1154.
- Keller, J. A., Herbig, J. L., Morley, D., Wile, A., Barbera, P., & Acosta, A. (2020). Grouper Tales : Use of Acoustic Telemetry to Evaluate Grouper Movements at Western Dry Rocks in the Florida Keys. *Marine and Coastal Fisheries*, 12(5), 290-307.
- Kenyon, T. N., Ladich, F., & Yan, H. Y. (1998). A comparative study of hearing ability in fishes : The auditory brainstem response approach. *Journal of Comparative Physiology A*, 182(3), 307-318.
- Kerwath, S., Götz, A., Attwood, C. G., Cowley, P., & Sauer, W. (2007). Movement pattern and home range of Roman *Chrysoblephus laticeps*. *African Journal of Marine Science*, 29, 93-103.
- Kessel, S. T., Cooke, S. J., Heupel, M. R., Hussey, N. E., Simpfendorfer, C. A., Vagle, S., & Fisk, A. T. (2014). A review of detection range testing in aquatic passive acoustic telemetry studies. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24(1), 199-218.
- Kimmel, J. J. (1985). A new species time method for visual assessment of fishes and its comparison with established methods. *Environmental Biology of Fishes*, 12(1), 23-32.
- Knutsen, J. A., Kleiven, A. R., Olsen, E. M., Knutsen, H., Espeland, S. H., Sjørdalen, T. K., Thorbjørnsen, S. H., Hutchings, J. A., Fernández-Chacón, A., Huserbråten, M., Villegas-Ríos, D., Halvorsen, K. T., Nillos Kleiven, P. J., Langeland, T. K., & Moland, E. (2022). Lobster reserves as a management tool in coastal waters : Two decades of experience in Norway. *Marine Policy*, 136, 104908.
- Koeck, B., Alós, J., Caro, A., Neveu, R., Crec'hriou, R., Saragoni, G., & Lenfant, P. (2013). Contrasting Fish Behavior in Artificial Seascapes with Implications for Resources Conservation. *PLOS ONE*, 8(7), e69303.
- Koeck, B., Pastor, J., Saragoni, G., Dalias, N., Payrot, J., & Lenfant, P. (2014). Diel and seasonal movement pattern of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* inside a marine reserve. *Marine Environmental Research*, 94, 38-47.
- Koenig, C. C., Coleman, F. C., & Kingon, K. (2011). Pattern of Recovery of the Goliath Grouper (*Epinephelus itajara*) Population in the Southeastern US. *Bulletin of Marine Science*, 87(4), 891-911.
- Kohn, M. C. 1986 Strategies for computer modeling. *Bull. Math. Biol.* 48 : 417-426
- Kramer, D. L., & Chapman, M. R. (1999). Implications of fish home range size and relocation for marine reserve function. *Environmental Biology of Fishes*, 55(1), 65-79.
- Kulbicki, M., Cornuet, N., Vigliola, L., Wantiez, L., Moutham, G., & Chabanet, P. (2010). Counting coral reef fishes : Interaction between fish life-history traits and transect design. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 387(1), 15-23.
- La Manna, G., Manghi, M., Perretti, F., & Sarà, G. (2016). Behavioral response of brown meagre (*Sciaena umbra*) to boat noise. *Marine Pollution Bulletin*, 110(1), 324-334.
- La Mesa, G., Consalvo, I., Annunziatellis, A., & Canese, S. (2012). Movement patterns of the parrotfish *Sparisoma cretense* in a Mediterranean marine protected area. *Marine Environmental Research*, 82, 59-68.

- La Mesa, G., Louisy, P., & Vacchi, M. (2002). Assessment of microhabitat preferences in juvenile dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) by visual sampling. *Marine Biology*, 140(1), 175-185.
- La Mesa, M., Colella, S., Giannetti, G., & Arneri, E. (2008). Age and growth of brown meagre *Sciaena umbra* (Sciaenidae) in the Adriatic Sea. *Aquatic Living Resources*, 21(2), Art. 2.
- Ladich, F., & Fay, R. R. (2013). Auditory evoked potential audiometry in fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 23(3), 317-364.
- Largier, J. L. (2003). Considerations in Estimating Larval Dispersal Distances from Oceanographic Data. *Ecological Applications*, 13(sp1), 71-89.
- Lecomte Finiger, R. (1999). Otolith : The fish's « black box ». *Annee Biologique (France)*.
- Leis, J. M., Siebeck, U., & Dixon, D. L. (2011). How Nemo Finds Home : The Neuroecology of Dispersal and of Population Connectivity in Larvae of Marine Fishes. *Integrative and Comparative Biology*, 51(5), 826-843.
- Lenfant, P., Louisy, P., & Licari, M.-L. (2003). *Recensement des mérours bruns (Epinephelus marginatus) de la réserve naturelle de Cerbère-Banyuls (France, Méditerranée) effectué en septembre 2001, après 17 années de protection*. 10.
- Lester, S., Halpern, B., Grorud-Colvert, K., Lubchenco, J., Ruttenberg, B., Gaines, S., Airame, S., & Warner, R. (2009). Biological Effects Within No-Take Marine Reserves : A Global Synthesis. *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER*, 384, 33-46.
- Lincoln Smith, M. P. (1989). Improving multispecies rocky reef fish censuses by counting different groups of species using different procedures. *Environmental Biology of Fishes*, 26(1), 29-37.
- Lindenmayer, D., Pierson, J., Barton, P., Beger, M., Branquinho, C., Calhoun, A., Caro, T., Greig, H., Gross, J., Heino, J., Hunter, M., Lane, P., Longo, C., Martin, K., McDowell, W., Mellin, C., Salo, H., Tulloch, A., & Westgate, M. (2015). A new framework for selecting environmental surrogates. *The Science of the total environment*, 538.
- Lino, P. G., Bentes, L., Abecasis, D., Santos, M. N. dos, & Erzini, K. (2009). Comparative Behavior of Wild and Hatchery Reared White Sea Bream (*Diplodus sargus*) Released on Artificial Reefs Off the Algarve (Southern Portugal). In J. L. Nielsen, H. Arrizabalaga, N. Fragoso, A. Hobday, M. Lutcavage, & J. Sibert (Éds.), *Tagging and Tracking of Marine Animals with Electronic Devices*, 23-34.
- Lippi, D. L., Coxey, M. S., Rooker, J. R., Rezende, S. M., Dance, M. A., Gaspar, A. L. B., Maida, M., & Ferreira, B. P. (2022). Use of acoustic telemetry to evaluate fish movement, habitat use, and protection effectiveness of a coral reef no-take zone (NTZ) in Brazil. *Marine Ecology Progress Series*, 688, 113-131.
- Lombarte, A., & Cruz, A. (2007). Otolith size trends in marine fish communities from different depth strata. *Journal of Fish Biology*, 71(1), 53-76.
- Louisy, P., & Culioli, J.-M. (1999). *Synthèse des observations sur l'activité reproductrice du mérour brun Epinephelus marginatus (Lowe, 1834) en Méditerranée nord-occidentale*. 47-57.
- Lowe, C. G., Topping, D. T., Cartamil, D. P., & Papastamatiou, Y. P. (2003). Movement patterns, home range, and habitat utilization of adult kelp bass *Paralabrax clathratus* in a temperate no-take marine reserve. *Marine Ecology Progress Series*, 256, 205-216.
- Lowerre-Barbieri, S. K., Jr, M. E. C., & Jones, C. M. (1994). *A comparison of a validated otolith method to age weakfish, Cynoscion regalis, with the traditional scale method*. 14.
- Lubchenco, J., & Grorud-Colvert, K. (2015). Making waves : The science and politics of ocean protection. *Science (New York, N.Y.)*, 350.

- Luczkovich, J., Mann, D., & Rountree, R. (2008). Passive Acoustics as a Tool in Fisheries Science. *Transactions of The American Fisheries Society - TRANS AMER FISH SOC*, 137, 533-541.
- Luczkovich, J. J., M. W. Sprague, S. E. Johnson, and R. C. Pullinger. 1999. Delimiting spawning areas of weakfish, *Cynoscion regalis* (Family Sciaenidae) in Pamlico Sound, North Carolina using passive hydroacoustic surveys. *Bioacoustics* 10 :143–160.
- Mace, J. T., & Johnston, A. D. (1983). Tagging experiments on blue cod (*Paraperis colias*) in the Marlborough Sounds, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 17(3), 207-211.
- Maggs, J. Q., Mann, B. Q., & Cowley, P. D. (2013). Contribution of a large no-take zone to the management of vulnerable reef fishes in the South-West Indian Ocean. *Fisheries Research*, 144, 38-47.
- Magris, R. A., Andrello, M., Pressey, R. L., Mouillot, D., Dalongeville, A., Jacobi, M. N., & Manel, S. (2018). Biologically representative and well-connected marine reserves enhance biodiversity persistence in conservation planning. *Conservation Letters*, 11(4), e12439.
- Mahé, K., Aumond, Y., Rabhi, K., Elleboode, R., Bellamy, E., Huet, J., Gault, M., & Roos, D. (2017). Relationship between somatic growth and otolith growth : A case study of the ornate jobfish *Pristipomoides argyrogrammicus* from the coast of Réunion (SW Indian Ocean). *African Journal of Marine Science*, 39(2), 145-151.
- Manel, S., Guerin, P.-E., Mouillot, D., Blanchet, S., Velez, L., Albouy, C., & Pellissier, L. (2020). Global determinants of freshwater and marine fish genetic diversity. *Nature Communications*, 11(1), Art. 1.
- Mann, B. Q., Cowley, P. D., & Kyle, R. (2016). Estimating the optimum size for inshore no-take areas based on movement patterns of surf-zone fishes and recommendations for rezoning of a World Heritage Site in South Africa. *Ocean & Coastal Management*, 125, 8-19.
- Mantoura, R. F. C., Martin, J.-M., & Wollast, R. (1991). *Ocean margin processes in global change*. Dahlem Workshop on Ocean Margin Processes in Global Change (1990 : Berlin, Germany).
- March, D., Palmer, M., Alós, 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*.
- Marinaro, J.-Y. (1971). Contribution à l'étude des oeufs et larves pélagiques de poissons méditerranéens. V. Oeufs pélagiques de la baie d'Alger. *Pelagos, Bulletin de l'institut Océanographique d'Alger*, III(1), 1-118.
- Matarese, A.C., and Sandknop, E.M. (1984). Identification of fish eggs. In *Ontogeny and systematics of fishes. American Society of Ichthyologists and Herpetologists*. (1), 27–31.
- Maxwell, S. L., Cazalis, V., Dudley, N., Hoffmann, M., Rodrigues, A. S. L., Stolton, S., Visconti, P., Woodley, S., Kingston, N., Lewis, E., Maron, M., Strassburg, B. B. N., Wenger, A., Jonas, H. D., Venter, O., & Watson, J. E. M. (2020). Area-based conservation in the twenty-first century. *Nature*, 586(7828), Art. 7828.
- McCauley, D. J., Pinsky, M. L., Palumbi, S. R., Estes, J. A., Joyce, F. H., & Warner, R. R. (2015). Marine defaunation : Animal loss in the global ocean. *Science*, 347(6219), 1255-1259.
- McClanahan, T. R., Graham, N. A. J., Calnan, J. M., & MacNeil, M. A. (2007). Toward Pristine Biomass : Reef Fish Recovery in Coral Reef Marine Protected Areas in Kenya. *Ecological Applications*, 17(4), 1055-1067.
- McCormick, M. I., & Kerrigan, B. A. (1996). Predation and its influence on the condition of a newly settled tropical demersal fish. *Marine and Freshwater Research*, 47(3), 557-562.
- McLaren, B. W., Langlois, T. J., Harvey, E. S., Shortland-Jones, H., & Stevens, R. (2015). A small no-take marine sanctuary provides consistent protection for small-bodied by-catch species, but not for large-bodied, high-risk species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 471, 153-163.

- Mercader, M., Fontcuberta, A., Mercière, A., Saragoni, G., Boissery, P., Bérenger, L., Dubas, R., Lecaillon, G., Pastor, J., & Lenfant, P. (2017a). Observation of juvenile dusky groupers (*Epinephelus marginatus*) in artificial habitats of North-Western Mediterranean harbors. *Marine Biodiversity*, *47*(2), 371-372.
- Mercader, M., Mercière, A., Saragoni, G., Cheminée, A., Crec'hriou, R., Pastor, J., Rider, M., Dubas, R., Lecaillon, G., Boissery, P., & Lenfant, P. (2017b). Small artificial habitats to enhance the nursery function for juvenile fish in a large commercial port of the Mediterranean. *Ecological Engineering*, *105*, 78-86.
- Micheli, F., Halpern, B. S., Botsford, L. W., & Warner, R. R. (2004). Trajectories and Correlates of Community Change in No-Take Marine Reserves. *Ecological Applications*, *14*(6), 1709-1723.
- Mittermeier, R., Gil, P., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C., Lamoreux, J., & Fonseca, G. (2004). Hotspots Revisited. Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. In *Conserv. Int.* (Vol. 392).
- Moffitt, E. A., Botsford, L. W., Kaplan, D. M., & O'Farrell, M. R. (2009). Marine reserve networks for species that move within a home range. *Ecological Applications*, *19*(7), 1835-1847.
- Mora, C., Andréfouët, S., Costello, M. J., Kranenburg, C., Rollo, A., Veron, J., Gaston, K. J., & Myers, R. A. (2006). Coral Reefs and the Global Network of Marine Protected Areas. *Science*, *312*(5781), 1750-1751.
- Mora, C., Frazier, A. G., Longman, R. J., Dacks, R. S., Walton, M. M., Tong, E. J., Sanchez, J. J., Kaiser, L. R., Stender, Y. O., Anderson, J. M., Ambrosino, C. M., Fernandez-Silva, I., Giuseffi, L. M., & Giambelluca, T. W. (2013). The projected timing of climate departure from recent variability. *Nature*, *502*(7470), Art. 7470.
- Mora, C., & Sale, P. (2002). Are populations of coral reef fish open or closed? *Trends in Ecology & Evolution*, *17*, 422-428.
- Morales-Nin, B., Moranta, J., García, C., Tugores, M. P., Grau, A. M., Riera, F., & Cerdà, M. (2005). The recreational fishery off Majorca Island (western Mediterranean): Some implications for coastal resource management. *ICES Journal of Marine Science*, *62*(4), 727-739.
- Morat, F., Marschal, C., Dominici, J.-M., & Harmelin-Vivien, M. (2017). A 31-year-old brown meagre female poached in the Scandola marine reserve in Corsica, France. *Cybium : Revue Internationale d'Ichthyologie*, *41*(1), 79-80.
- Moreau, J., & Moreau, I. (1987). Fitting of von Bertalanffy growth function (VBGF) with two growth checks per year. *Journal of Applied Ichthyology*, *3*(2), 56-60.
- Morey, G., Moranta, J., Massutí, E., Grau, A., Linde, M., Riera, F., & Morales-Nin, B. (2003). Weight-length relationships of littoral to lower slope fishes from the Western Mediterranean. *Fisheries Research*, *62*, 89-96.
- Mouillot, D., Culioli, J.-M., & Chi, T. D. (2002). Indicator species analysis as a test of non-random distribution of species in the context of marine protected areas. *Environmental Conservation*, *29*(3), 385-390.
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, *28*(3), 167-177.
- Mouine-Oueslati, N., Romdhani, A., Chater, I., Ktari, M.-H., & Chakroun-Marzouk, N. (2015). Age and growth of *Spondyliosoma cantharus* (Sparidae) in the Gulf of Tunis. *Scientia Marina*, *79*, 319-324.
- Moutopoulos, D. K., & Stergiou, K. I. (2002). Length-weight and length-length relationships of fish species from the Aegean Sea (Greece). *Journal of Applied Ichthyology*, *18*(3), 200-203.
- Mueller, T., & Fagan, W. (2008). Search and navigation in dynamic environments—From individual behaviors to population distributions. *Oikos*, *117*, 654-664.

- Murray, M. J. (2002). Fish surgery. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine*, 11(4), 246-257.
- Myers, N. (1988). Threatened biotas : « Hot spots » in tropical forests. *Environmentalist*, 8(3), 187-208.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), Art. 6772.
- Nagelkerken, I., Sheaves, M., Baker, R., & Connolly, R. M. (2015). The seascape nursery : A novel spatial approach to identify and manage nurseries for coastal marine fauna. *Fish and Fisheries*, 16(2), 362-371.
- Nakagiri, N., Tainaka, K.-I., & Tao, T. (2001). Indirect relation between species extinction and habitat destruction. *Ecological Modelling*, 137, 109-118.
- Nanninga, G. B., Saenz-Agudelo, P., Zhan, P., Hoteit, I., & Berumen, M. L. (2015). Not finding Nemo : Limited reef-scale retention in a coral reef fish. *Coral Reefs*, 34(2), 383-392.
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19052-19059.
- Nieland, D. L., Thomas, R. G., & Wilson, C. A. (2002). Age, Growth, and Reproduction of Spotted Seatrout in Barataria Bay, Louisiana. *Transactions of the American Fisheries Society*, 131(2), 245-259.
- Öhman, M. C., Munday, P. L., Jones, G. P., & Caley, M. J. (1998). Settlement strategies and distribution patterns of coral-reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 225(2), 219-238.
- Oliver, T. H., Isaac, N. J. B., August, T. A., Woodcock, B. A., Roy, D. B., & Bullock, J. M. (2015). Declining resilience of ecosystem functions under biodiversity loss. *Nature Communications*, 6(1), Art. 1.
- Oliver, T.H., Isaac, N.J.B., August, T.A., Woodcock, B.A., Roy, D.B., Bullock, J.M. (2015). Declining resilience of ecosystem functions under biodiversity loss. *Nat Commun*, 6(1), 10122.
- Oxenford, H. A., & Hunte, W. (1999). Feeding habits of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Caribbean. *Scientia Marina*, 63(3-4), Art. 3-4.
- Özgül, A., Lök, A., Ulaş, A., Düzbastılar, F. O., Tanrıkul, T. T., & Pelister, C. (2015). Preliminary study on the use of the Vemco Positioning System to determine fish movements in artificial reef areas : A case study on *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758. *Journal of Applied Ichthyology*, 31(S3), 41-47.
- Pais, M. P., & Cabral, H. N. (2017). Fish behaviour effects on the accuracy and precision of underwater visual census surveys. A virtual ecologist approach using an individual-based model. *Ecological Modelling*, 346, 58-69.
- Pais, M. P., & Cabral, H. N. (2018). Effect of underwater visual survey methodology on bias and precision of fish counts : A simulation approach. *PeerJ*, 6, e5378.
- Palomera, I., Olivar, M. P., Salat, J., Sabatés, A., Coll, M., García, A., & Morales-Nin, B. (2007). Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea : An ecological review. *Progress in Oceanography*, 74(2), 377-396.
- Parsons, D., & Egli, D. (2005). Fish Movement in a Temperate Marine Reserve : New Insights through Application of Acoustic Tracking. *Marine Technology Society Journal*, 39(1), 56-63.
- 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*. 197.
- 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 Cerbère-Banyuls : Informations on the territoriality of this emblematic species. *Comptes rendus biologies*, 332(8), 732-740.
- Pauly, D. (1978). *A preliminary Compilation of fish length growth parameters*. Institut für Meereskunde.

- Pauly, D. (1979). *Gill size and temperature as governing factors in fish growth : A generalization of von Bertalanffy's growth formula*. Institut für Meereskunde.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T. J., Sumaila, U. R., Walters, C. J., Watson, R., & Zeller, D. (2002). Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, *418*(6898), Art. 6898.
- Payne, N., Gillanders, B., Webber, D., & Semmens, J. (2010). Interpreting diel activity patterns from acoustic telemetry : The need for controls. *Marine Ecology Progress Series*, *419*, 295-301.
- Pearson, T., & Rosenberg, R. (1977). Pearson TH, Rosenberg R.. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* *16* : 229-311. *Oceanography and Marine Biology*, *16*.
- Percie du Sert, N., Hurst, V., Ahluwalia, A., Alam, S., Avey, M. T., Baker, M., Browne, W. J., Clark, A., Cuthill, I. C., Dirnagl, U., Emerson, M., Garner, P., Holgate, S. T., Howells, D. W., Karp, N. A., Lázic, S. E., Lidster, K., MacCallum, C. J., Macleod, M., ... Würbel, H. (2020). The ARRIVE guidelines 2.0 : Updated guidelines for reporting animal research. *Experimental Physiology*, *105*(9), 1459-1466.
- Peters, K. M., & McMichael, R. H. (1987). Early life history of the red drum, *Sciaenops ocellatus* (Pisces : Sciaenidae), in Tampa Bay, Florida. *Estuaries*, *10*(2), 92-107.
- Piazzi, L., & Balata, D. (2009). Invasion of alien macroalgae in different Mediterranean habitats. *Biological Invasions*, *11*, 193-204.
- Picciulin, M., Bolgan, M., Codarin, A., Fiorin, R., Zucchetta, M., & Malavasi, S. (2013). Passive acoustic monitoring of *Sciaena umbra* on rocky habitats in the Venetian littoral zone. *Fisheries Research*, *145*, 76-81.
- Picciulin, M., Calcagno, G., Sebastianutto, L., Bonacito, C., Codarin, A., Costantini, M., & Ferrero, E. A. (2012). Diagnostics of nocturnal calls of *Sciaena umbra* (L., fam. Sciaenidae) in a nearshore Mediterranean marine reserve. *Bioacoustics*, *22*(2), 109-120.
- Pimm, S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, *307*(5949), Art. 5949.
- Planes, S., Jones, G. P., & Thorrold, S. R. (2009). Larval dispersal connects fish populations in a network of marine protected areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(14), 5693-5697.
- Planes, S., & Lecaillon, G. (2001). Caging experiment to examine mortality during metamorphosis of coral reef fish larvae. *Coral Reefs*, *20*(3), 211-218.
- Planes, S., Jones, G.P., Thorrold, S.R. (2009). Larval dispersal connects fish populations in a network of marine protected areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(14), 5693-7.
- Polunin, N., & Roberts, C. (1993). Greater biomass and value of target coral-reef fishes in two small Caribbean marine reserves. *Marine Ecology Progress Series*, *100*, 167-176.
- PNMGL. *Suivi du mérout et du corb dans le Parc naturel marin du golfe du Lion entre 2016 et 2020*. (2021).
- Popper, A. N., & Hawkins, A. D. (2019). An overview of fish bioacoustics and the impacts of anthropogenic sounds on fishes. *Journal of Fish Biology*, *94*(5), 692-713.
- Programme, U. N. E. (2007). *UNEP in 2006 : Annual Report*. UNEP.
- Quignard, J. P., & Tomasini, J. A. (2000). *Biodiversity Mediterranean Fish Biodiversity , 2000, Quignard, Tomasini*.
- Ragonese, S., Gancitano, S., Camilleri, M., & Levi, D. (2004). An integrate analysis of size at age data of *Sciaena umbra* L. 1758 (Osteichthyes, Sciaenidae) of the Central Mediterranean Sea. *Biol. Mar. Medit*, *11*, 612-616.

- Ramcharitar, J., Gannon, D. P., & Popper, A. N. (2006). Bioacoustics of Fishes of the Family Sciaenidae (Croakers and Drums). *Transactions of the American Fisheries Society*, 135(5), 1409-1431.
- Ramcharitar, J., Higgs, D., & Popper, A. (2006). A study of audition in Sciaenid fishes with different swim bladder–inner ear configurations. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 119, 439-443.
- Raventos, N., & Planes, S. (2008). Maternal size effects on early life traits of the temperate fish *Symphodus roissali*. *Aquatic Biology - AQUAT BIOL*, 4, 1-6.
- Riebesell, U. (2008). Acid test for marine biodiversity. *Nature*, 454(7200), Art. 7200.
- Riebesell, U., Bellerby, R. G. J., Engel, A., Fabry, V. J., Hutchins, D. A., Reusch, T. B. H., Schulz, K. G., & Morel, F. M. M. (2008). Comment on « Phytoplankton calcification in a high-CO₂ world ». *Science (New York, N.Y.)*, 322(5907), 1466.
- Rife, A. N., Erisman, B., Sanchez, A., & Aburto-Oropeza, O. (2013). When good intentions are not enough ... Insights on networks of “paper park” marine protected areas. *Conservation Letters*, 6(3), 200-212.
- Rijnsdorp, A. D., Daan, N., van Beek, F. A., & Heessen, H. J. L. (1991). Reproductive variability in North Sea plaice, sole, and cod 1. *ICES Journal of Marine Science*, 47(3), 352-375.
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., Schmitz, O. J., Smith, D. W., Wallach, A. D., & Wirsing, A. J. (2014). Status and Ecological Effects of the World’s Largest Carnivores. *Science*, 343(6167), 1241484.
- Roberts, C., Bohnsack, J., Gell, F., Hawkins, J., & Goodridge, R. (2001). Effect of Marine Reserves on Adjacent Fisheries. *Science (New York, N.Y.)*, 294, 1920-1923.
- Rojo, I., Anadón, J. D., & García-Charton, J. A. (2021). Exceptionally high but still growing predatory reef fish biomass after 23 years of protection in a Marine Protected Area. *PLOS ONE*, 16(2), e0246335.
- Roloson, S. D., Landsman, S. J., Tana, R., Hicks, B. J., Carr, J. W., Whoriskey, F., & van den Heuvel, M. R. (2020). Otolith microchemistry and acoustic telemetry reveal anadromy in non-native rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Prince Edward Island, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 77(7), 1117-1130.
- Ross, J. L., Stevens, T. M., & Vaughan, D. S. (1995). Age, Growth, Mortality, and Reproductive Biology of Red Drums in North Carolina Waters. *Transactions of the American Fisheries Society*, 124(1), 37-54.
- Russ, G. R., Alcalá, A. C., Maypa, A. P., Calumpong, H. P., & White, A. T. (2004). Marine Reserve Benefits Local Fisheries. *Ecological Applications*, 14(2), 597-606.
- Sabatés, A., Olivar, M. P., Salat, J., Palomera, I., & Alemany, F. (2007). Physical and biological processes controlling the distribution of fish larvae in the NW Mediterranean. *Progress in Oceanography*, 74(2), 355-376.
- Saenz-Agudelo, P., Jones, G. P., Thorrold, S. R., & Planes, S. (2015). Mothers matter : Contribution to local replenishment is linked to female size, mate replacement and fecundity in a fish metapopulation. *Marine Biology*, 162(1), 3-14.
- Sala, E., Ballesteros, E., Dendrinós, P., Franco, A. D., Ferretti, F., Foley, D., Frascchetti, S., Friedlander, A., Garrabou, J., Güçlüsoy, H., Guidetti, P., Halpern, B. S., Hereu, B., Karamanlidis, A. A., Kizilkaya, Z., Macpherson, E., Mangialajo, L., Mariani, S., Micheli, F., ... Zabala, M. (2012). The Structure of Mediterranean Rocky Reef Ecosystems across Environmental and Human Gradients, and Conservation Implications. *PLOS ONE*, 7(2), e32742.
- Sala, E., & Giakoumi, S. (2018). No-take marine reserves are the most effective protected areas in the ocean. *ICES Journal of Marine Science*, 75(3), 1166-1168.

- Sala, E., Mayorga, J., Costello, C., Kroodsma, D., Palomares, M. L. D., Pauly, D., Sumaila, R., & Zeller, D. (2018). The economics of fishing the high seas. *Science Advances*, 4, eaat2504.
- Sala, O. E., Stuart Chapin, F., III, 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). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287(5459), 1770-1774.
- Sala, & Zabala, Z. (1996). Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 140, 71-81.
- Sale, P. F., Danilowicz, B. S., Doherty, P. J., & Williams, D. M. (2005). The Relation of Microhabitat to Variation in Recruitment of Young-of-Year Coral Reef Fishes. *Bulletin of Marine Science*, 76(1), 123-142.
- Sale, P. F., & Sharp, B. J. (1983). Correction for bias in visual transect censuses of coral reef fishes. *Coral Reefs*, 2(1), 37-42.
- Schmitz, O. J., & Suttle, K. B. (2001). Effects of Top Predator Species on Direct and Indirect Interactions in a Food Web. *Ecology*, 82(7), 2072-2081.
- Schultz, M., Brun, V., Wingate, M., Cury, P., Gaill, F., Sicre, M.-A., & Claudet, J. (2022). A framework to identify barriers and levers to increase the levels of protection of marine protected areas. *One Earth*, 5(9), 987-999.
- Selfati, M., El Ouamari, N., Lenfant, P., Fontcuberta, A., Lecaillon, G., Mesfioui, A., Boissery, P., & Bazairi, H. (2018). Promoting restoration of fish communities using artificial habitats in coastal marinas. *Biological Conservation*, 219, 89-95.
- Selkoe, K., D'Aloia, C., Crandall, E., Iacchei, M., Liggins, L., Puritz, J., von der Heyden, S., & Toonen, R. (2016). A decade of seascape genetics : Contributions to basic and applied marine connectivity. *Marine Ecology Progress Series*, 554, 1-19.
- Shapiro, D. Y. (1987). Differentiation and Evolution of Sex Change in Fishes. *BioScience*, 37(7), 490-497.
- Siddig, A., Ellison, A., Ochs, A., Villar-Leeman, C., & Lau, M. (2016). How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in Ecological Indicators. *Ecological Indicators*, 60, 223-230.
- 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.
- Slabbekoorn, H., Bouton, N., Opzeeland, I. van, Coers, A., Cate, C. ten, & Popper, A. N. (2010). A noisy spring : The impact of globally rising underwater sound levels on fish. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(7), 419-427.
- Stange, M., Barrett, R. D. H., & Hendry, A. P. (2021). The importance of genomic variation for biodiversity, ecosystems and people. *Nature Reviews Genetics*, 22(2), 89-105.
- Stelzenmüller, V., Maynou, F., Bernard, G., Cadiou, G., Camilleri, M., Crec'hriou, R., Criquet, G., Dimech, M., Esparza, O., Higgins, R., Lenfant, P., & Perez-Ruzafa, A. (2008). Spatial assessment of fishing effort around European marine reserves : Implications for successful fisheries management. *Marine pollution bulletin*, 56, 2018-2026.
- Stobart, B., Warwick, R., Gonzalez, C., Mallol Martínez, S., Díaz, D., Reñones, O., & Goñi, R. (2009). Long-term and spillover effects of a marine protected area on an exploited fish community. *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER*, 384, 47-60.

- 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.
- Terrasson, G., Llarra, A., Marra, A., & Voaden, S. (2016). Accelerometer based solution for precision livestock farming : Geolocation enhancement and animal activity identification. *IOP Conference Series: Materials Science and Engineering*, 138, 012004.
- Thilsted, S. H., Thorne-Lyman, A., Webb, P., Bogard, J. R., Subasinghe, R., Phillips, M. J., & Allison, E. H. (2016). Sustaining healthy diets : The role of capture fisheries and aquaculture for improving nutrition in the post-2015 era. *Food Policy*, 61, 126-131.
- Thomas, L., Buckland, S. T., Rexstad, E. A., Laake, J. L., Strindberg, S., Hedley, S. L., Bishop, J. R. B., Marques, T. A., & Burnham, K. P. (2010). Distance software : Design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 5-14.
- Thorsteinsson, L. (2002). The quality of nursing care as perceived by individuals with chronic illnesses : The magical touch of nursing. *Journal of clinical nursing*, 11, 32-40.
- Thresher, R.E., Colin, P., & Bell, L.J. (1989). Planktonic Duration, Distribution and Population Structure of Western and Central Pacific Damselfishes (Pomacentridae). *Copeia*, 1989, 420-434.
- Tomkiewicz, S. M., Fuller, M. R., Kie, J. G., & Bates, K. K. (2010). Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550), 2163-2176.
- 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.
- Ulses, C., Estournel, C., Bonnin, J., Durrieu de Madron, X., & Marsaleix, P. (2008). Impact of storms and dense water cascading on shelf-slope exchanges in the Gulf of Lion (NW Mediterranean). *Journal of Geophysical Research*, 113(C2), C02010.
- Unsworth, R. K. F., Powell, A., Hukom, F., & Smith, D. J. (2007). The ecology of Indo-Pacific grouper (Serranidae) species and the effects of a small scale no take area on grouper assemblage, abundance and size frequency distribution. *Marine Biology*, 152(2), 243-254.
- Van Moorter, B., Visscher, D., Herfindal, I., Basille, M., & Mysterud, A. (2014). *Van Moorter et al 2013 Ecography Supplementary material*.
- Victor, B. C. (1986). Duration of the planktonic larval stage of one hundred species of Pacific and Atlantic wrasses (family Labridae). *Marine Biology*, 90(3), 317-326.
- Warren, R. (2011). The role of interactions in a world implementing adaptation and mitigation solutions to climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 369(1934), 217-241.
- Wearmouth, V. J., & Sims, D. W. (2008). Chapter 2 Sexual Segregation in Marine Fish, Reptiles, Birds and Mammals : Behaviour Patterns, Mechanisms and Conservation Implications. In *Advances in Marine Biology* (54), 107-170.
- Williams, I. D., Walsh, W. J., Claisse, J. T., Tissot, B. N., & Stamoulis, K. A. (2009). Impacts of a Hawaiian marine protected area network on the abundance and fishery sustainability of the yellow tang, *Zebrasoma flavescens*. *Biological Conservation*, 142(5), 1066-1073.
- Willis, T. J. (2001). Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *Journal of Fish Biology*, 59(5), 1408-1411.

- Wilson, A. D. M., & Stevens, E. D. (2005). Consistency in Context-specific Measures of Shyness and Boldness in Rainbow Trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Ethology*, *111*(9), 849-862.
- Wilson, D. S., Clark, A. B., Coleman, K., & Dearstyne, T. (1994). Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution*, *9*(11), 442-446.
- Wolanski, E. (2007). Mazda, Y., Wolanski, E., Ridd, P.V. (2007). *The role of physical processes in mangrove environments. A manual for the preservation and conservation of mangrove ecosystems*. Terrapub, 593.
- Woodcock, P., O'Leary, B. C., Kaiser, M. J., & Pullin, A. S. (2017). Your evidence or mine? Systematic evaluation of reviews of marine protected area effectiveness. *Fish and Fisheries*, *18*(4), 668-681.
- 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.
- Xuereb, A., D'Aloia, C. C., Daigle, R. M., Andrello, M., Dalongeville, A., Manel, S., Mouillot, D., Guichard, F., Côté, I. M., Curtis, J. M. R., Bernatchez, L., & Fortin, M.-J. (2020). Marine Conservation and Marine Protected Areas. In M. F. Oleksiak & O. P. Rajora (Éds.), *Population Genomics : Marine Organisms* (p. 423-446). Springer International Publishing.
- Zacharias, M. A., & Roff, J. C. (2001). Use of focal species in marine conservation and management : A review and critique. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *11*(1), 59-76.

Annexes

ANNEXE A

SEASONAL INFLUENCE ON THE BATHYMETRIC DISTRIBUTION OF AN ENDANGERED FISH WITHIN A MARINE PROTECTED AREA



OPEN

Seasonal influence on the bathymetric distribution of an endangered fish within a marine protected area

A. Brazo^{1,2,3}, R. Marques^{1,2,3,10}, M. Zimmermann^{1,2,3}, E. Aspillaga⁴, B. Hereu⁵, G. Saragoni^{1,2,3}, A. Mercière⁶, R. Crec'Hriou⁷, M. Mercader^{1,2,3,8}, M. Verdoit-Jarraya^{1,2,3}, F. Cadène⁹ & P. Lenfant^{1,2,3}✉

The spatio-temporal variability of fish distribution is important to better manage and protect the populations of endangered species. In this sense, the vertical movements of a vulnerable and protected species, *Sciaena umbra*, were assessed in a marine protected area (the *Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls*, south of France) to study the variability of their bathymetric distribution at different time scales. Twenty adults were marked with acoustic transmitters and acoustically monitored over 2.5 years. This revealed that some individuals remained at shallow waters (< 8 m) all year round, while others presented vertical segregation at deeper waters during the cold months (mean depth of 22.5 ± 0.04 m) and all aggregated in shallow waters during the warm months. The brown meagre was more active during the night, except in June and July when peaks of activity were observed at dusk. These patterns are likely associated with foraging and reproductive behavior during the cold and warm periods, respectively, and likely regulated by water temperature and the depth of the thermocline. Here, we provide valuable information on when and where in the water column critical periods of *S. umbra* life cycle are expected to occur, which should be considered in management and protection plans.

The Mediterranean Basin is a biodiversity hotspot with conservation priorities due to its high number of endemic and endangered species, but also due to the anthropogenic pressure that it has suffered for centuries¹. According to IUCN Red List of Threatened Species (<https://www.iucnredlist.org/regions/mediterranean>), over 20% of the studied Mediterranean species are endangered, which stresses the importance of marine protected areas (MPAs) for the conservation of marine biodiversity in this region. MPAs are among the most applied and effective marine conservation strategies². Their main purpose is often the protection of habitats that represent important areas for focal species (usually endangered), such as their residence, nursery, spawning or feeding areas, to ultimately protect the local biodiversity³. However, one of the major challenges in conservation biology is to understand when and where each critical phase of the targeted species life cycle occurs (e.g. feeding activity, spawning behavior, and site fidelity) to facilitate the development of effective management strategies through MPAs.

¹Centre de Formation et de Recherche sur les Environnements Méditerranéens, UMR 5110, Université de Perpignan Via Domitia, 66860 Perpignan, France. ²CNRS, UMR 5110, Centre de Formation et de Recherche SUR LES Environnements Méditerranéens, 66860 Perpignan, France. ³Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Marins – Plateforme Intervention et Expertise en Environnement Marin (CREM-IEEM), impasse du solarium, 66420 Le Barcares, France. ⁴Department of Marine Ecology, Institut Mediterrani d'Estudis Avançats, IMEDEA (CSIC-UIB), C/Miquel Marquès 21, 07190 Esporles, Balearic Islands, Spain. ⁵Department of Evolutionary Biology, Ecology and Environmental Sciences, Institut de Recerca de La Biodiversitat (IRBIO), University of Barcelona (UB), Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona, Spain. ⁶PSL Université - EPHE-UPVD-CNRS, USR 3278 CRIOBE (Papetoai), Perpignan, France. ⁷Station Biologique CNRS-Sorbonne Université - Service Observation, Place Georges Teissier CS90074, 29688 Roscoff, France. ⁸Marine Eco-Evo-Devo Unit, Okinawa Institute of Science and Technology, Onna-son, Okinawa, Japan. ⁹Réserve Naturelle Marine de Cerbère Banyuls, 5 rue Roger David, 66650 Banyuls-sur-Mer, France. ¹⁰German Center for Marine Biodiversity Research (DZMB), Senckenberg am Meer, Martin-Luther-King Platz 3, 20146 Hamburg, Germany. ✉email: lenfant@univ-perp.fr

Critical periods on a species life cycle might be recognized by specific behaviors or movements of individuals within the local population in terms of habitat use in space and time. One of the best examples is the migration of most grouper species to specific spawning areas all around the world^{4–6}. These critical periods are usually synchronized with environmental conditions, as it has been observed for many living organisms such as birds⁷, plankton⁸, and fish⁹. Mechanisms that trigger life cycle events seem to be regulated by complex physiological reactions, like hormone secretion or gene expression^{10–12}, which are in turn linked to some cyclical and predictable environmental factors (e.g. seasons, semi-lunar and circadian cycles)¹³. These seasonal, circannual and circadian biological rhythms are not only immediate responses to the environmental variations but constitute some anticipation of these events driven by endogenous factors, corresponding to the internal biological clock inscribed in their genes⁷. The anticipation of seasonal and daily changes constitutes one of the foundations for a successful adaptation of the organisms to the environmental conditions of a given geographic site and play a major complementary role in the success of an ecological function. This is the case of the reproduction period of some temperate fish, which is seasonally controlled by neuroendocrine regulation in relation to the photo-periodic cycle¹⁰.

In addition to the consistent seasonal and daily patterns of some environmental factors, the marine organisms are also under the effect of fluctuating factors, such as seawater temperature¹⁴ and salinity¹⁵, which might vary with wind conditions over short periods. Temperature is one of the most important factors influencing all biological activities¹⁶ and, in particular, ectothermic organisms, such as fish, can tolerate a very narrow range of temperature. Thus, these organisms must search areas where the temperature is within their thermal optimum to ensure their best physiological performance during growth, reproduction, foraging activity^{17–19} and, more globally, to attain better fitness²⁰. The vertical distribution of temperature in aquatic ecosystems will, therefore, control the distribution of the organisms through the water column, which is particularly important for ectothermic fish²¹.

The brown meagre (*Sciaena umbra*) is very vulnerable to fishing (spearfishing, recreational and commercial), due to its high commercial value, its highly accessible habitats, its gregarious character, and its peace behavior, which make it an easy target^{22–24}. Heavy exploitation caused such a decrease in *S. umbra* populations that the species is currently classified as endangered in the Mediterranean region^{25–27}. MPAs have proven to be beneficial to this species, effectively contributing to increase its abundance and biomass within the protected areas^{28,29}. Due to the persistent decrease in the number of individuals and scarcity of brown meagre on the French Mediterranean coasts, a moratorium was approved, which bans the capture of *S. umbra* over the entire French Mediterranean coast until 2023³⁰. However, further improvement in the knowledge of this little known species is required to sustain the persistence of this protection measure³¹. Several studies on the biology of the brown meagre have been made in the Eastern Mediterranean^{32–34}, but key aspects are still unknown, such as their spatial and temporal movement patterns, which are imperative for proper management of the species³⁵. Temperature is recognized as one of the most important factors affecting the maturation of the gonads of the brown meagre, determining the efficiency of the species reproduction¹⁸ and exceeding warmer waters might, therefore, influence this success¹⁷. Therefore, considering that this species has high site fidelity³⁶, vertical movements at specific periods of its life-cycle might be expected, as observed for other species (e.g. Furukawa et al. 2014; Aspillaga et al. 2017). Identifying such movements and the potential association with temperature is of high importance, not only to improve the effectiveness of protection measures but also to understand the potential impact of climate change on the spatial distribution of this species and its reproductive activity.

The development of acoustic telemetry, including small acoustic transmitters, has enabled researchers to conduct studies on fish movements to model the spatial and temporal activity^{37–39}, to determine site fidelity^{40,41} and to specify habitat use^{37,42,43}. Acoustic telemetry offers many advantages for monitoring fish movements compared to traditional methods such as mark-recapture or visual observation^{44,45}. Passive tracking techniques that use networks of acoustic receivers allow to continuously monitor the movements of several individuals at high spatial and temporal resolutions and without human interference^{44,45}. Indeed, several studies have successfully used acoustic telemetry to elucidate the movement patterns of fish in MPAs^{39,46–49}, including in the Mediterranean Sea^{37,43,50–52}. However, very few studies have been carried out on the movements of the brown meagre^{36,53} and those were performed on few individuals and over short periods of less than 1 year. Furthermore, acoustic telemetry studies are predominantly focused on their spatial distribution and fish vertical movements are typically ignored. This potentially masks important behavior that might help us understand fish ecology and contribute to their successful protection.

In this study, although we recognize that further spatial investigations should be performed, we focused on the little known bathymetric distribution of endangered species at different time scales and over more than 2 years of survey, in order to better understand when and where in the water column critical periods of the brown meagre life cycle occur. We used acoustic telemetry to uncover seasonal and daily variations of their vertical movements within an MPA and highlight the environmental factors influencing these patterns. The impact of anthropogenic activities on the behavior of this fish was also tested through the influence of the MPA protection level. Here, we provide useful information to managers to find appropriate and more effective protection measures for this endangered species, which might be potentially implemented at national and European scales.

Material and methods

Study site. The vertical distribution of the brown meagre (*Sciaena umbra*) was studied within an MPA (the *Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls*, RNMCB), between June 2016 and December 2018. Created in 1974, this MPA is located in the North-Western Mediterranean Sea (Fig. 1). It covers 6.5 km of coastline and up to 1.5 nautical miles offshore, for a total area of 650 ha⁵⁴. The RNMCB includes two areas with different levels of protection: the Totally Protected Area (TPA), with 65 hectares nearby Cap Rédéris, whereonly recreational navi-

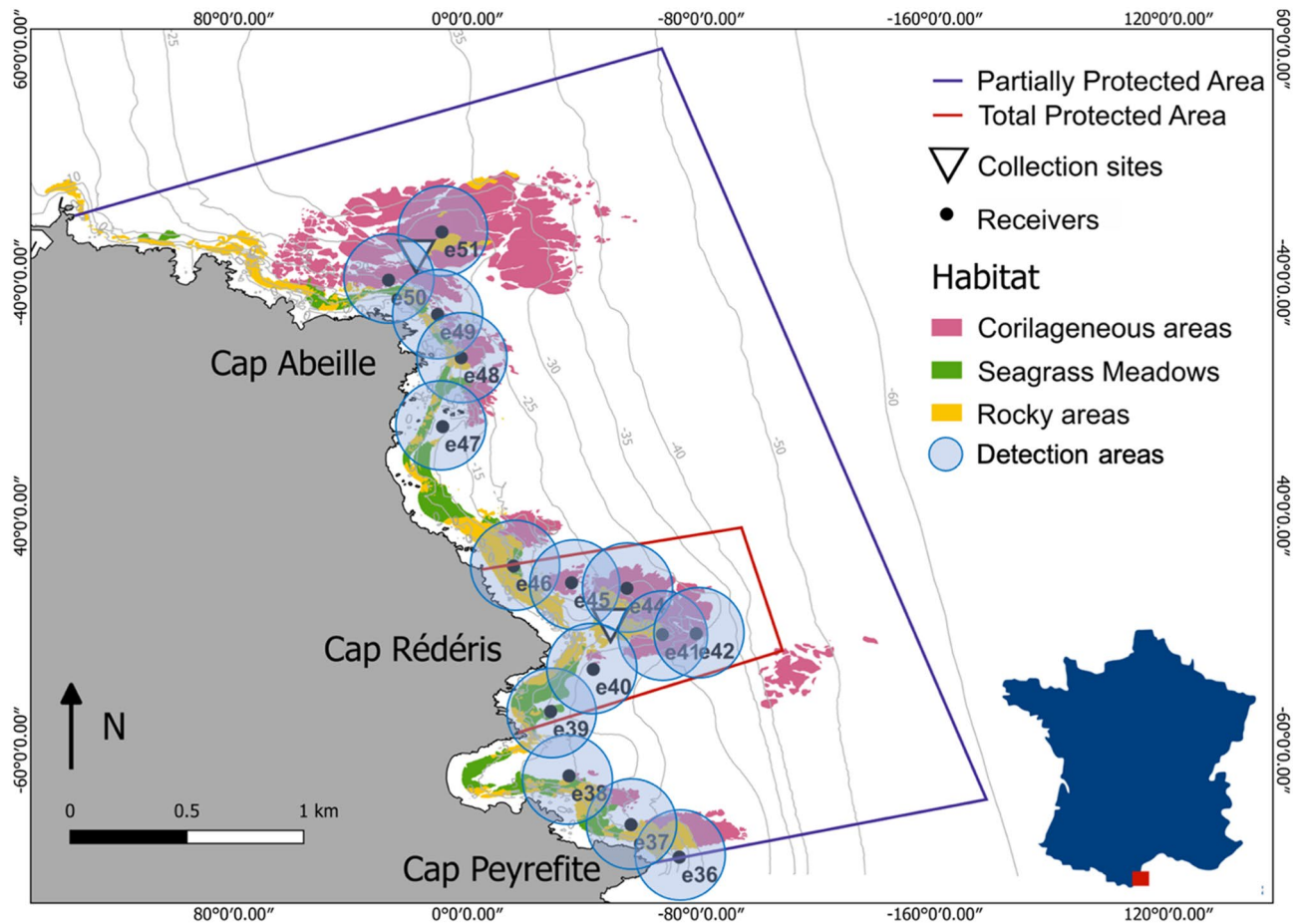


Figure 1. Study area and the acoustic receiver array within the RNMBCB (Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls), indicating the areas with different protection levels, the two collection sites (Close to Cap Abeille and Cap Rédéris), the receivers and their detection range (200 m) and the distribution of the main habitats types. Grey lines are bathymetric contours. The basic cartographic map and bathymetric data were provided by RNMBCB.

gation, surface swimming, and scientific diving are authorized; and the Partially Protected Area (PPA), located in the surrounding zone (585 hectares), where human activities are allowed under regulation (e.g. boat circulation, fishing and diving). This protected area has a great diversity of habitats (e.g. rock and boulder bottoms, coralligenous outcrops, and seagrass meadows), providing a suitable environment for the brown meagre^{31,54}. Indeed, the RNMBCB harbors several individuals of this species, with an apparent increasing trend in abundance (from 175 in 2001 to 321 in 2017, Cadéne, personal communication) and, therefore, it represents an ideal study site to investigate the ecology of the species.

Fish sampling, tagging and acoustic telemetry experimental design. Twenty brown meagres were collected at two different areas of the RNMBCB: within the TPA (Cap Rédéris) and within the PPA (Cap Abeille) (Table 1, Fig. 1). Sampling was performed at three different periods (June–July 2016, October 2016 and June–August 2017), using dip nets (CAPERLAN, diameter 50 cm, mesh 3 mm), during the night and at a maximum depth of 10 m^{50,55}. The individuals were brought slowly to the surface to avoid decompression injuries and stress. Once in the boat, the individuals were transferred to an anesthesia tank of 100 l, filled with in situ seawater and 15 ml of anesthetic solution (70% alcohol and 30% clove oil). Fish were measured, placed inverted, and tagged with V13P-1H acoustic transmitters (VEMCO, Nova Scotia, Canada, dimensions: 45 mm long by 13 mm in diameter). Transmitters were equipped with a pressure sensor and were programmed to emit signals every ca. 2 min. Only individuals over 30 cm total length were tagged in order to respect the welfare of the fish, since the weight of the transmitter should not exceed 2.6% of the fish weight³⁷. The transmitters were placed in the coelomic cavity of the fish after a standard surgical procedure^{55,56}. Tagging was conducted by trained and licensed scientists working under the authority and approval of the *certificat d'expérimentation sur les animaux vertébrés vivants* (experimental live animal certificate) number 66.0801 (Elisabeth Faliex) of the CEFREM, University of Perpignan. The departmental council of the Pyrénées Orientales and the scientific council of the *Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls* have granted us the authorizations to capture, mark and release the brown meagre individuals within this marine protected area. The manipulation of live vertebrate animals was also approved by the Ethic Committee on Animal Experimentation of the University of Barcelona (*Comitè*

Fish ID	Total length (cm)	Capture site	Tagging date	Tracking period (days)	Days detected	Residence index	Total detections	Detection/day	
419	33	Cap Abeille	08/06/2016	504	364	0.72	39,904	79	
424	37		08/06/2016	379	316	0.83	19,030	50	
429	39		08/06/2016	367	229	0.62	12,350	34	
3039	56		11/07/2016	482	279	0.58	39,932	83	
3031	36		16/06/2017	506	497	0.98	57,262	113	
3038	34		16/06/2017	506	492	0.97	43,683	86	
3037	35		20/07/2017	365	339	0.93	66,705	183	
455	37		21/07/2017	506	504	1	63,186	125	
456	38		21/07/2017	21	21	1	2150	102	
462	45		22/08/2017	100	59	0.59	2623	26	
3032	35		Cap Réderis	04/10/2016	373	371	0.99	105,739	286
3033	35			04/10/2016	506	488	0.96	169,896	336
3034	33	04/10/2016		360	355	0.99	36,868	10	
3035	32	04/10/2016		11	11	1	2415	220	
3036	46	21/06/2017		506	505	1	43,946	87	
459	36	21/06/2017		506	460	0.91	45,532	90	
457	42	03/08/2017		506	506	1	51,455	102	
458	47	03/08/2017		506	506	1	164,591	325	
460	43	03/08/2017		506	505	1	66,404	131	
461	55	03/08/2017		506	506	1	70,416	139	

Table 1. Summary of the sampling and acoustic detection information of the studied fish (non-averaged data). Residence index represents the proportion of days that each individual remained within the detection array. *Fish ID* fish identification number.

d'Ètica d'Experimentació Animal de la Universitat de Barcelona) and accredited by the Government of Catalonia (*Generalitat de Catalunya, Departament de Territori i Sostenibilitat, Direcció General de Polítiques Ambientals i Medi Natural*), under the licence no 11218, granted to Bernat Hereu. All operations were performed ensuring the minimum stress of the fish and were in compliance with the regulations expressed in the aforementioned licence and the ARRIVE guidelines⁵⁷. The brown meagre is an iteroparous and gonochoristic species, but due to the lack of sexual dimorphism⁵⁸, the sex of the individuals could not be determined. However, all individuals were bigger than the reported size at first maturity (20–30 cm^{34,58}), indicating that they were all mature adults. The individuals were released at the same place of capture and followed by divers to monitor their swimming behavior and confirm their welfare. A fixed network of 17 submerged acoustic receivers (VR2W, VEMCO, Nova Scotia, Canada) was used to detect and record the movements of the brown meagre individuals within the RNMCB. Nine receivers were placed inside the TPA and the remaining in the PPA. The receivers had a detection range of about 200 m radius, depending on environmental conditions (e.g. turbidity, temperature, current and ambient noise), and they were recovered and changed every 6 months to recharge and recover the data.

Data analysis. Acoustic telemetry data were retrieved from the receivers and gathered in a single integrated database by the VUE software (VEMCO, Nova Scotia, Canada). The depth of each fish was then averaged by hour, in order to homogenize the data over time. The residence index was calculated for each individual as the proportion of days at which individuals were detected in relation to the total number of days monitored³⁶. The time of day (day/night) was determined according to the local sunrise and sunset times based on solar ephemeris calculation methods¹⁹.

Seawater temperature data were provided by the MPA managers recovered from several thermometers placed within the MPA (8 thermometers placed between 5 and 40 m depth in intervals of 5 m). The depth of the thermocline, when present, was calculated using a four-parameter nonlinear regression, fitted to the vertical profile of temperature^{19,59}. Using the output of the model, the temperature was estimated for every 0.1 m depth and the mid-depth of the thermocline was defined as the point at which the first derivative of the model corresponded to the fastest range of temperature change. Thermocline depth was only calculated for the profiles where the total temperature difference between the surface and the deepest measures was higher than 3 °C¹⁹.

In order to uncover general patterns of depth segregation among individuals and over time, fish depth was analyzed in a standardized and non-dimensional form (i.e. zero mean and unit variation), calculated with the “scale” function of the base R package. A cluster analysis was performed on the total averaged Z-scores per fish using the “factoextra” R package⁶⁰, to identify distinct groups of fish that presented different overall mean of standardized depth (SS: shallow/shallow and DS: deep/shallow). The standard scores (or Z-scores) were then averaged by month for each fish and two intra-annual periods (warm and cold) were identified based on the data of the DS group: months with at least 3 fish showing positive mean Z-scores were included in the warm period. Differences of mean depth between individuals, groups, and periods were assessed by ANOVA or Kruskal–Wallis tests (when parametric assumptions were not verified).

To detect significant seasonal and nyctemeral variation of fish depth according to their group, as well as the effect of collection site and fish size, a linear mixed-effect model (LMEM) was applied to the log-transformed ($\ln(x + 1)$) fish depth data⁶¹. The fish identification number (ID) was included as a random effect, while collection site, fish size, and interaction of the period, day/night time, and group were included as fixed factors. The collection site was used to test the effect of the MPA protection level, assuming that each individual remained at the same MPA area since the brown meagre is recognized as a sedentary species that lives within a small home range area ($< 1\text{ km}^{236}$). The year was not included in the model because different fish were tagged in different years. To cope with heterogeneity, a variance structure was added to the model, which assumed heterogeneity of variances per fish (i) but homogeneity within fish over temperature (j). The significant effect of each fixed factor was obtained by likelihood-ratio tests of the full model against the model without the effect in question. The final model was selected according to Akaike information criterion (AIC). Generalized additive mixed models (GAMM) were used to assess the effect of temperature and thermocline depth on fish depth (*Depth*) since they are more flexible than parametric models and let non-linear patterns appear in the data⁶¹. The model was fitted to the log-transformed fish depth ($\ln(x + 1)$), using the entire data set, to assess the effect of temperature (fixed effect), with one intercept (α) and fish ID as a random effect (a_i) with different variances (σ_i^2), as in Eq. (1).

$$Depth_{ij} = \alpha + a_i + f(Temp_j) + \varepsilon_{ij} \quad \varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_i^2). \quad (1)$$

To assess the effect of thermocline depth (*Thermo*) on the fish depth, a second generalized additive mixed model was fitted to the log-transformed fish depth ($\ln(x + 1)$), using only data when thermocline was detected. As in the previous model, a random effect (fish ID, a_i) was also included in the model, following Eq. (2).

$$Depth_{ij} = \alpha + a_i + f(Thermo_j) + \varepsilon_{ij} \quad \varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_i^2). \quad (2)$$

The variance of depth per day/night time was used as a proxy of fish activity (*Activity*), assuming that higher variance reflected bigger ranges of vertical movements, and therefore, higher activity levels¹⁹. A linear mixed model was fitted to the log-transformed variance of fish depth ($\ln(x + 1)$), in order to uncover significant variation of fish activity over time, including the interaction of day/night time and fish group, as well as the collection site and fish size as fixed effects and fish ID as a random effect. The significant effect of each fixed factor was obtained as described above. Effect of temperature (fixed effect) was tested by a generalized additive mixed model (GAMM), following the Eq. (3), fitted to all data of the log-transformed variance ($\ln(x + 1)$), including fish ID as a random effect:

$$Activity_{ij} = \alpha + a_i + f(Temp_j) + \varepsilon_{ij} \quad \varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_i^2). \quad (3)$$

The effect of thermocline depth (*Thermo*) on fish activity (log-transformed) was also tested by a GAMM (Eq. (4)), using only data when thermocline was detected and including fish ID as a random effect:

$$Activity_{ij} = \alpha + a_i + f(Thermo_j) + \varepsilon_{ij} \quad \varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_i^2). \quad (4)$$

The performance of all models was visually evaluated by the inspection of fitted vs residuals and fitted vs fixed factors values. The models were fitted using the functions “lme” from the R package “nlme”⁶² and “gamm” from the R package “mgcv”⁶³. All data treatment was performed in R software⁶⁴.

Results

Among the 20 fish tagged in this study, three (fish no 456, 462, and 3035) were not included in the analysis, since they disappeared from the study site few days after release (Table 1). The remaining individuals stayed within the detection array and were monitored over long tracking periods (minimum of 359 days). The analyzed fish showed a high residence index (minimum of 58%, Table 1), with 13 out of 17 fish spending more than 90% of the monitoring period within the RNMCB.

The depth of the analyzed fish varied between surface waters to a maximum registered at 41.8 m (Fig. 2). Some fish revealed intra-annual variability in their depth, occupying different layers of the water column at different times of the year.

The intra-annual variability of fish depth appeared to be individual dependent (Fig. 3). This variability allowed us to identify two fish groups (SS: shallow/shallow and DS: deep/shallow) and two periods (warm and cold), based on the total and monthly mean Z-scores of fish depth over time. The SS group included the fish that showed depths above the annual population mean (0 standard score) during all year round. The DS group was composed of the fish that showed a transition from deeper waters during the cold period (September to March) to shallow waters during the warm period (from April to August). The SS group included 47% of the individuals and presented an overall mean depth of 8.02 ± 0.01 and 7.53 ± 0.03 during the cold and warm periods, respectively, while the DS group (53% of the individuals) changed from 22.5 ± 0.04 m during the cold periods to 12 ± 0.05 m during the warm period. The overall mean depth between and among groups and periods were significantly different (two-way ANOVA, p -value < 0.001). During the cold period, a stratification of depth among individuals of the DS group was evident, with a significant difference of monthly mean depth between individuals (Kruskal–Wallis test, p -value < 0.001), with values ranging from 27.2 ± 0.5 m to 37.2 ± 0.03 m (Fig. 4).

The individuals of *S. umbra* appeared also to vary their depth between day and night with a general pattern of increasing depth during the day (Fig. 5). In June and July, the vertical movement of both groups was evident, remaining at shallow waters during the night and diving into deeper waters especially just before sunset. In August and September, the pattern of vertical movements contrasted between groups, with the SS fish increasing their depth during the day, while the DS fish showed the opposite vertical movements. The results from the

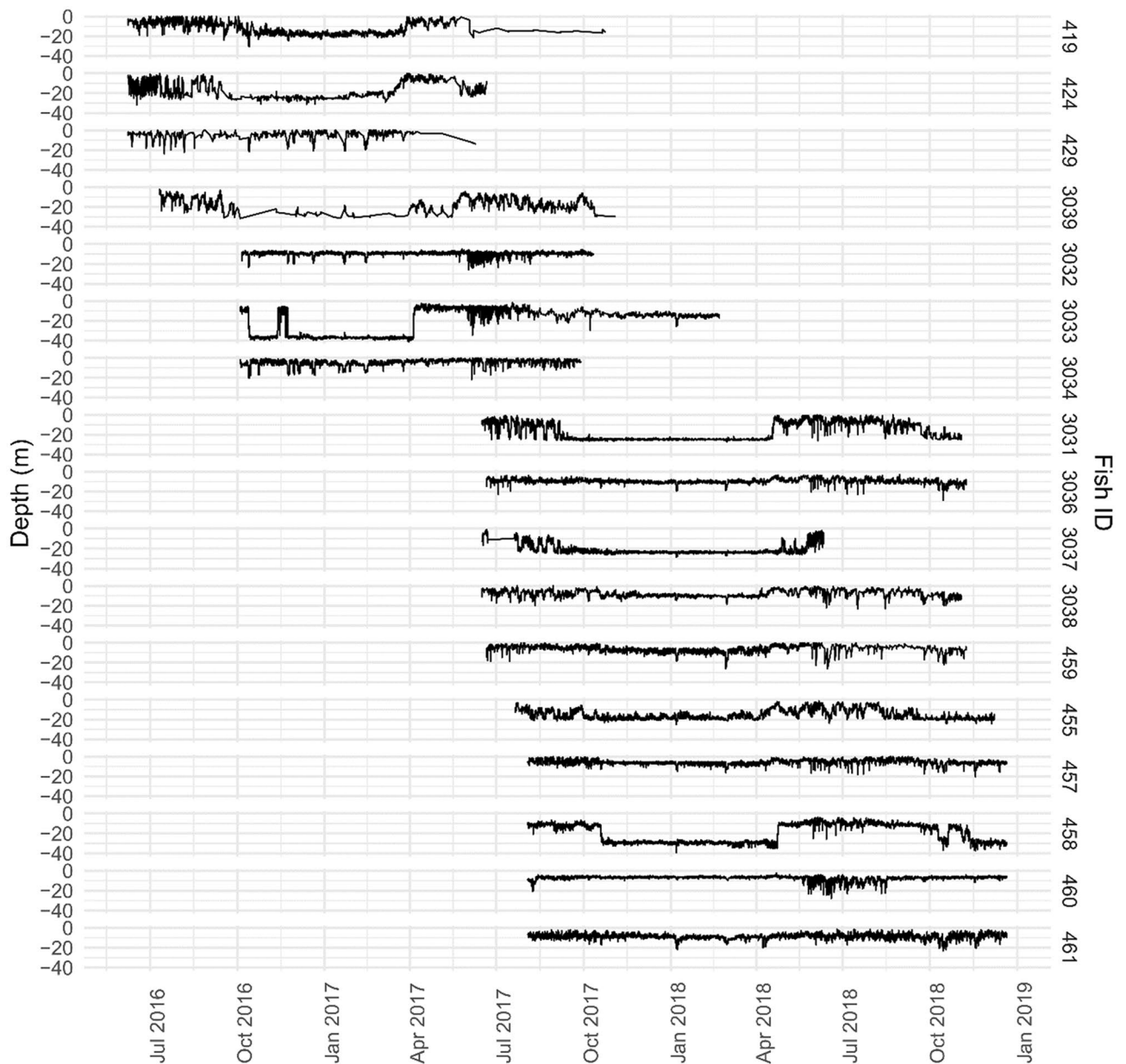


Figure 2. Individual depth during the study period. Mean depth per hour of each fish ID (identification number) over time.

linear mixed-effects model (LMEM) confirmed the significant seasonality and daily patterns of depth, which are dependent on the group (expressed by the significant effect of the interaction between group, period and day/night time, LMEM, $F = 15,362$, $p\text{-value} \leq 0.001$). This temporal variation of fish depth though, was not affected by the collection site or fish size (LMEM, $F = 1.72$, $p\text{-value} = 0.19$ and $F = 1.97$, $p\text{-value} = 0.16$, respectively). The final model (Table 2), confirmed the significant overall higher depth of the DS fish, especially during the cold period, as well as during night time. Differences between day/night time appeared to be dependent on the group but not on the period (LMEM, $p\text{-value} = 0.17$, Table 2), confirming the general utilization of shallower waters during the night over the whole study period.

The temperature at 15 m depth varied seasonally over the study period (Fig. 6), with higher values (monthly mean > 20 °C) between August and September and minimum values (monthly mean < 12 °C) in February and March. The temporal variability of fish depth appeared to be significantly affected by temperature (GAMM, $F = 1527$, $p\text{-value} < 0.001$), indicating that fish decrease their depths at temperatures between 15 and 20 °C, but return to deeper waters at both colder and warmer temperatures (Fig. 7a). The thermocline was only detected between June and November, with a range between 5.2 and 50 m depth (Fig. 6). When present, the thermocline positively affected the depth of the fish (GAMM, $F = 1359$, $p\text{-value} < 0.001$), and appeared to limit the maximum depth of the fish, in particular between June and August (Figs. 6, 7b).

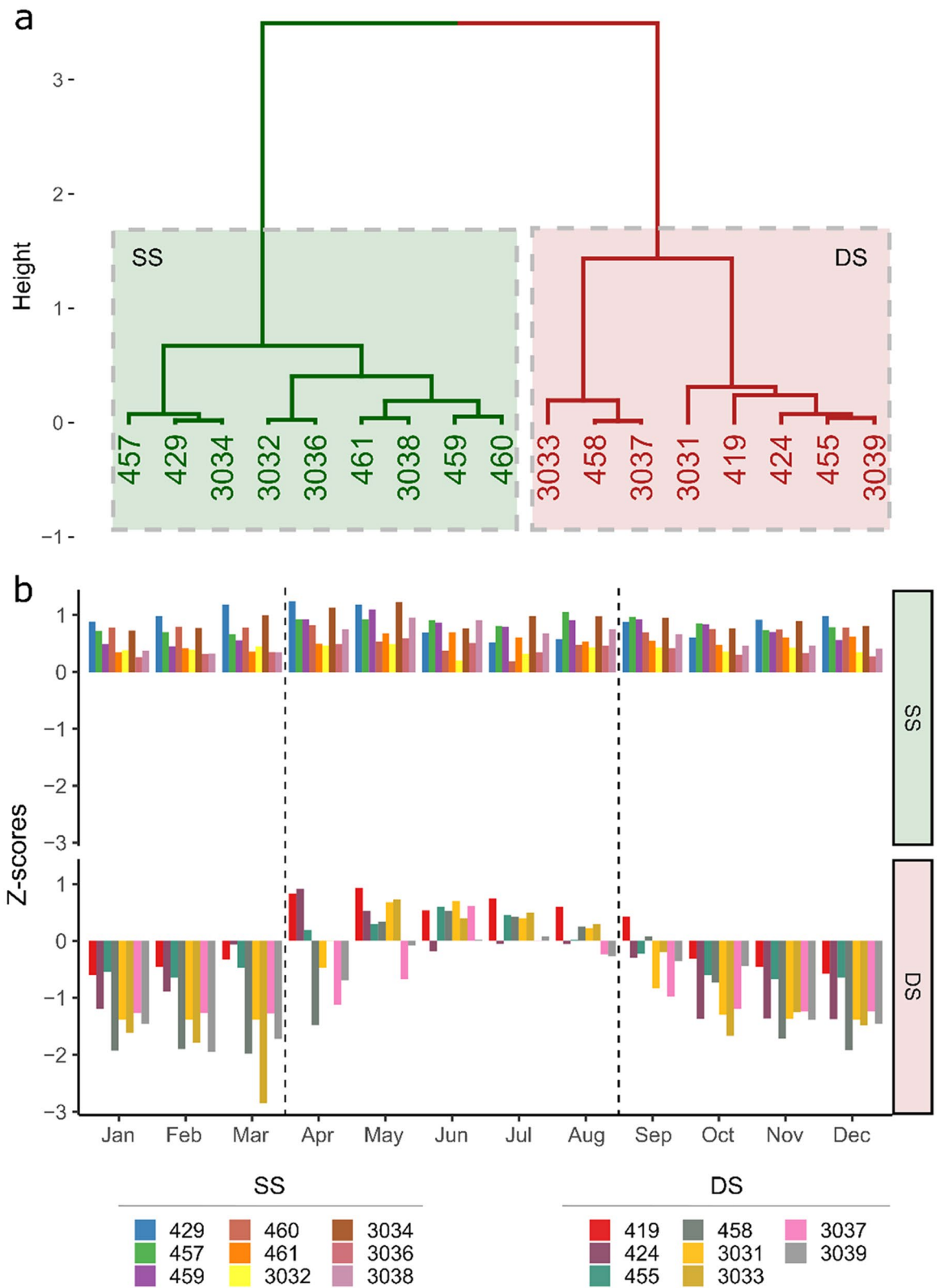


Figure 3. Definition of fish groups and periods. (a) Clustering analysis on the total mean fish depth Z-scores, identifying two fish groups (SS shallow/shallow, DS deep/shallow) and (b) monthly mean of fish depth Z-scores (all years included) to define two periods, delimited by dashed lines (Warm: April to August and Cold: January to March and September to December). Numbers represent the fish identification number.

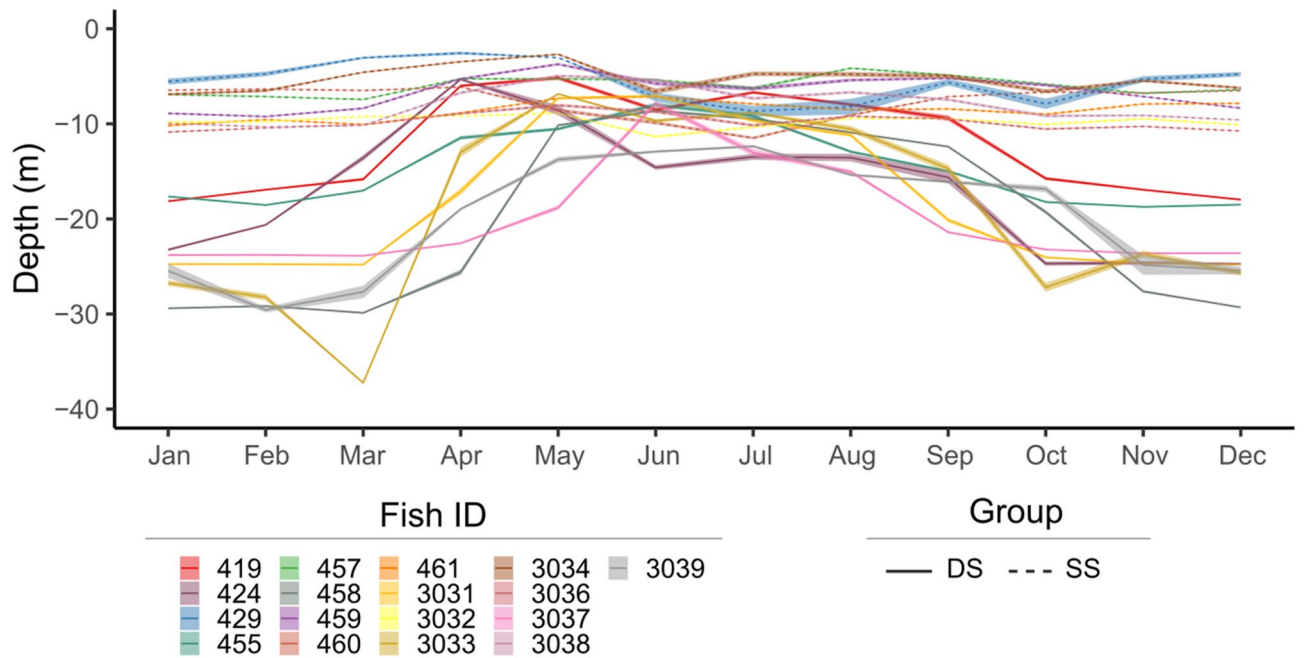


Figure 4. Monthly individual depth. Mean (\pm SE) depth of each fish identified by their identification number (Fish ID) and by group (SS shallow/shallow, DS deep/shallow), over the study period (all years included).

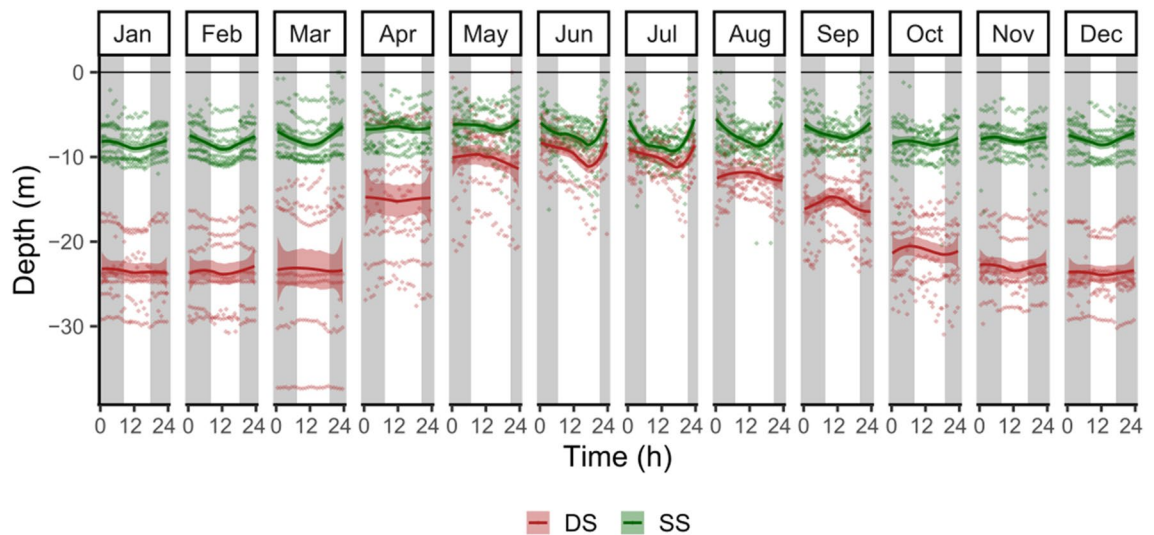


Figure 5. Variation pattern of daily and seasonal vertical movements. Each point is the hourly mean depth of each fish, identified by group (SS shallow/shallow, DS deep/shallow). Lines represent Locally Weighted Least Squares Regression (LOESS) fit model. White and grey areas represent day and night periods, respectively.

Fish activity. The activity of the fish varied over time with conspicuous peaks of night activity during the cold period and of day activity during warm periods (Fig. 8). Differences in activity between day and night times were confirmed by the model (Table 3) and this temporal pattern appeared to be similar for both groups (LMEM, p -value = 0.984). Fish were significantly more active during the warm periods, but this pattern differed between groups, with the DS group showing higher discrepancy between periods than the SS group (Fig. 8, Table 3).

Like for depth, fish activity was not affected either by the collection site or fish size (LMEM, $F = 0.09$, p -value = 0.77 and $\chi^2 = 1.02$, p -value = 0.31, respectively). Fish activity was significantly positively affected by temperature and negatively affected, when present, by the depth of the thermocline (GAMM, t -value = 209.7, p -value < 0.001, t -value = 18.79, p -value < 0.001, respectively, Fig. 9).

	Estimate	Std. error	df	t value	p-value
(Intercept)	3.049	0.080	107,804	38.198	< 0.001
Period warm	-0.602	0.005	107,804	-129.581	< 0.001
DN night	0.018	0.004	107,804	4.151	< 0.001
Group SS	-0.928	0.110	15	-8.460	< 0.001
Period warm: DN night	0.010	0.007	107,804	1.368	0.171
Period warm: group SS	0.541	0.006	107,804	96.541	< 0.001
DN night: group SS	-0.108	0.005	107,804	-21.418	< 0.001
Period warm: DN night: group SS	-0.021	0.008	107,804	-2.551	0.011

Table 2. Results of the linear mixed effects model testing the effect of period (warm and cold), day/night time (DN), and group (SS shallow/shallow, DS deep/shallow) on the fish depth.

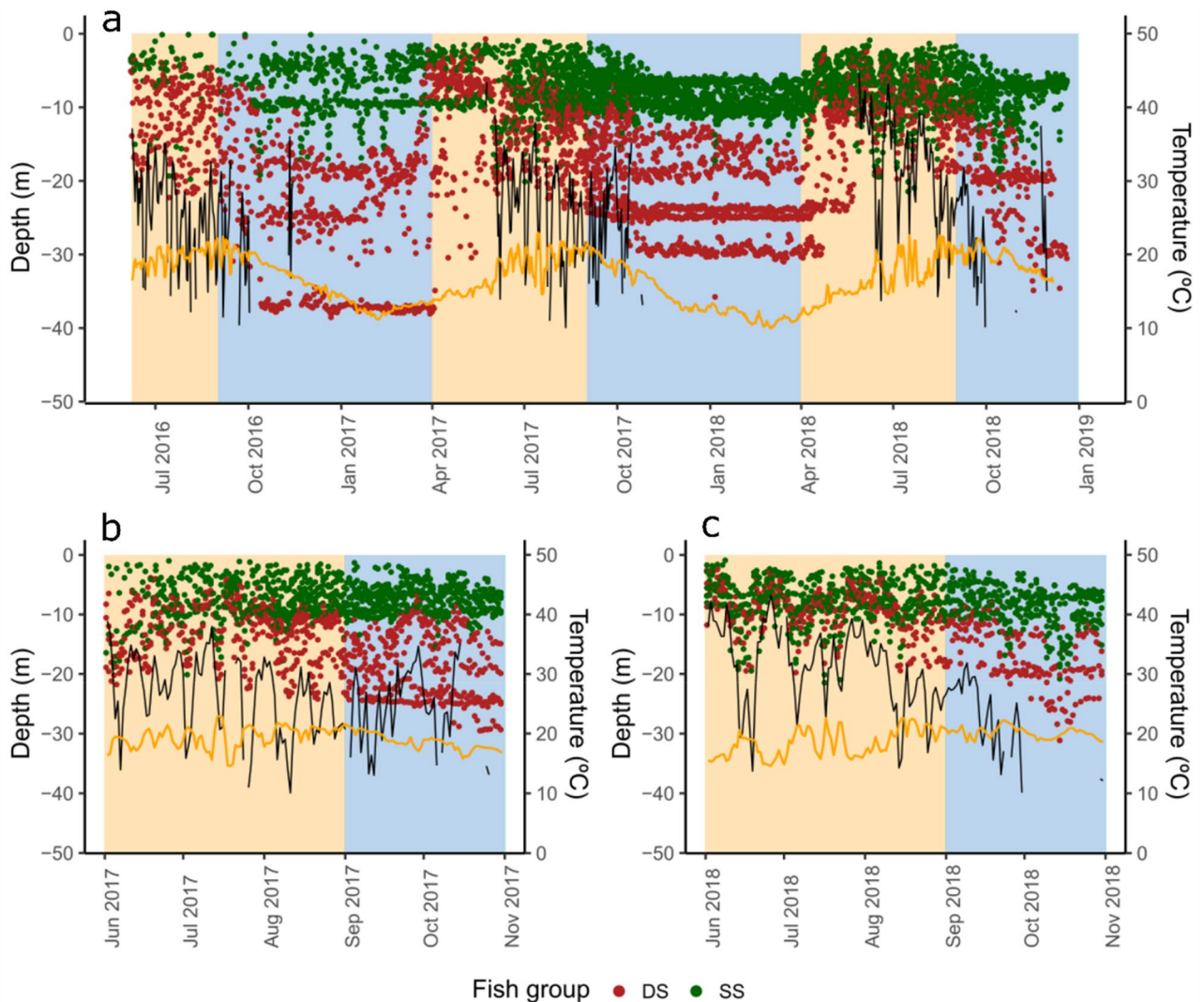


Figure 6. Fish depth over the study period. Points represent the daily mean depth of all fish identified by group (SS shallow/shallow in green, DS deep/shallow in red), over the whole study period (a) and a subset of data when the thermocline is present in 2017 (b) and 2018 (c). Black lines represent thermocline depth and orange lines represent temperature ($^{\circ}\text{C}$) at 15 m depth. Background colors represent cold and warm periods in blue and light orange, respectively.

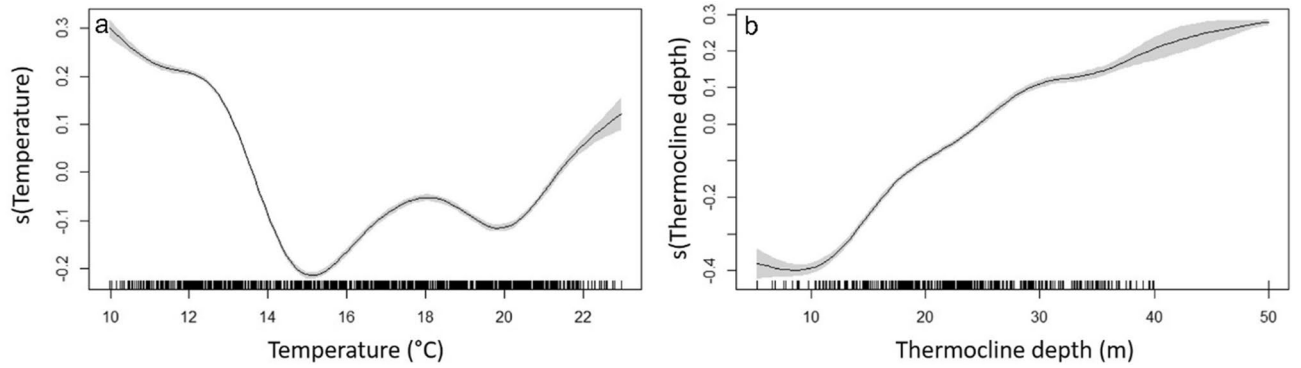


Figure 7. Results of the GAMM models on the fish depth during the study period. Effect of seawater temperature (at 15 m depth) (a) and thermocline depth (b). Lines represent the estimated smoothing curves from each model and shaded areas represent the 95% confidence interval for the mean shape of the effect.

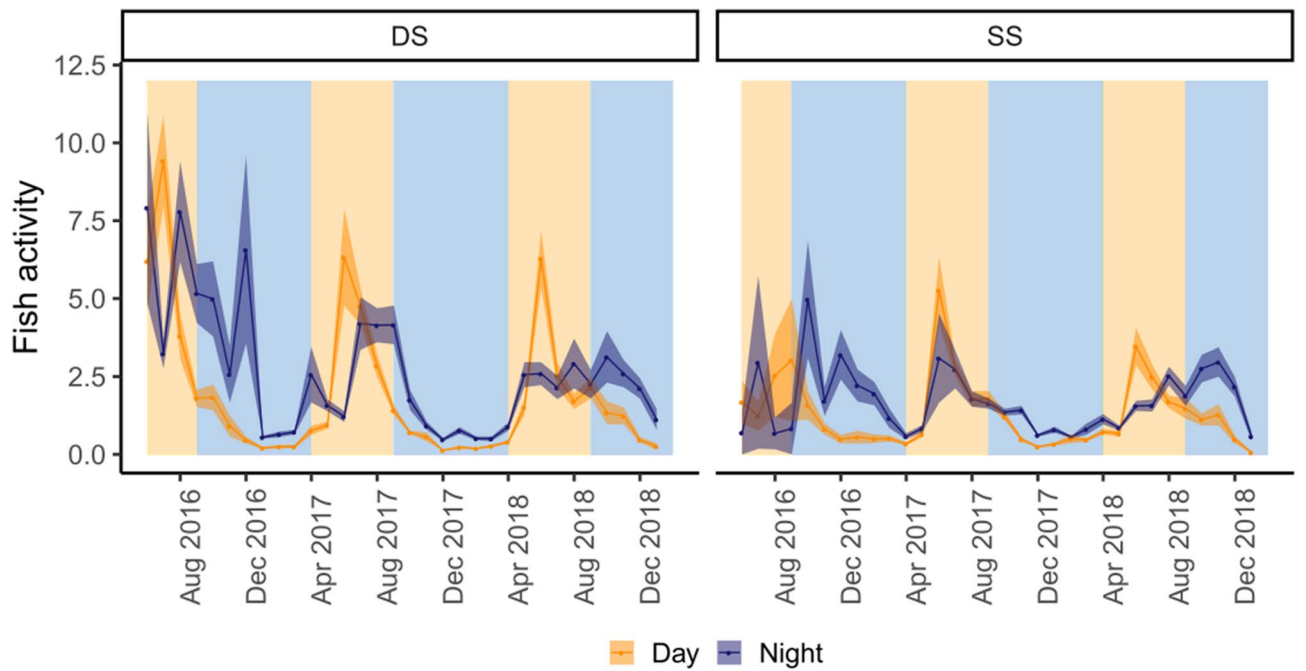


Figure 8. Monthly mean fish activity of each group per day and night, over the study period. SS shallow/shallow, DS deep/shallow. Background colors represent cold and warm periods in blue and light orange, respectively.

	Estimate	Std. error	df	t value	p-value
(Intercept)	0.147	0.016	20	9.040	<0.001
Period warm	0.255	0.010	13,540	24.349	<0.001
DN night	0.115	0.009	13,530	12.167	<0.001
Group SS	0.009	0.022	20	0.414	0.683
Period warm: DN night	-0.090	0.015	13,530	-6.136	<0.001
Period warm: group SS	-0.105	0.014	13,540	-7.345	<0.001
DN night: group SS	0.000	0.013	13,530	-0.033	0.974
Period warm: DN night: group SS	-0.032	0.020	13,530	-1.608	0.108

Table 3. Results of the linear mixed effects model testing the effect of period (warm and cold), day/night time (DN), and group (SS shallow/shallow, DS deep/shallow) on the vertical activity of the fish (variance of depth per each day/night time).

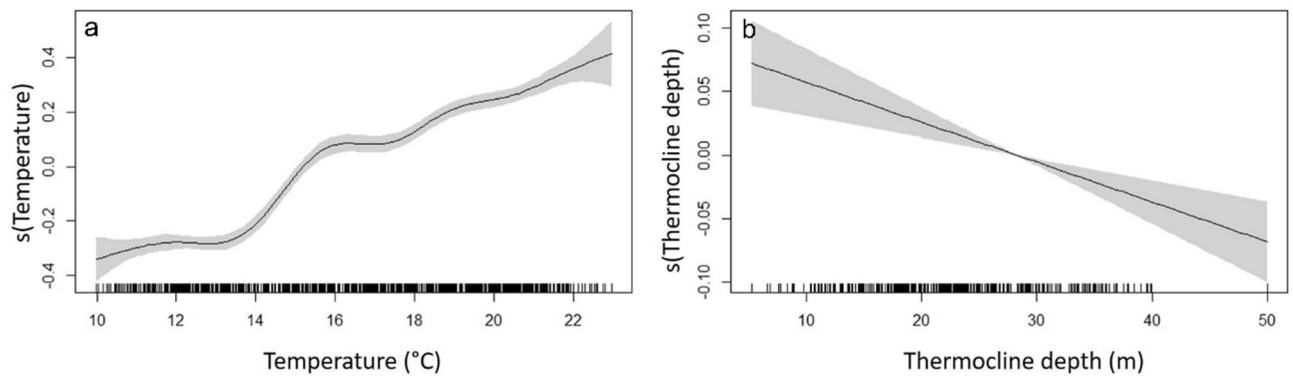


Figure 9. Results of the GAMM models on the fish activity during the study period. Effect of seawater temperature (at 15 m depth) (a) and thermocline depth (b). Lines represent the estimated smoothing curves from each model and shaded areas represent the 95% confidence interval for the mean shape of the effect.

Discussion

The acoustic telemetry system used in this study provided valuable information regarding the behaviour of the brown meagre, *Sciaena umbra*, in one of the oldest MPAs in the Mediterranean Sea (the *Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls*, RNMCB), increasing our understanding of the ecology of this species. This technique provided detailed information on the fish vertical movements over a long time period, confirming their high site fidelity (most of the individuals remained within the MPA more than 90% of the monitoring time), as suggested in previous studies³⁶. Furthermore, the results allowed to uncover seasonal and nyctemeral patterns, that show not only individual-based behaviour (foraging and reproductive) but also population-based behaviour (segregation or aggregation of individuals).

Seasonal variability in depth uses. The population of brown meagre, at least in our study site, was composed of two main groups of individuals showing different seasonal patterns of depth use: the individuals that live constantly in shallow water (the SS group) and the individuals that shift from deeper waters (up to 50 m depth) during the cold months to shallow waters during the warmer months (the DS group), when all individuals gathered close to the surface.

Individual segregation (or aggregation) might be generally included in two main types: habitat segregation and social segregation⁶⁵. Habitat segregation refers to the use of different physical environments, influenced by trophic factors, habitat type, vulnerability to predation, and abiotic environmental conditions. Social segregation is the tendency for a species to form groups, for instance, by age, sex, and/or size^{65–67}.

During the cold period, our results revealed a stratified distribution of *S. umbra* individuals through different depth ranges, in particular within the DS group. The cold period represents the time when the brown meagre shows higher foraging activity³² and, therefore, the observed segregation likely reduces the intra-specific competition for food and space, such as previously suggested for other species⁶⁸. In the warm period, the aggregation of *S. umbra* individuals at shallow waters is likely a reflection of social aggregation, stimulated by their reproductive activity.

In our study, the ecological drivers that explain the separation of the individuals in SS and DS groups, are difficult to unveil and confirm. Size and age may affect the depth distribution of fish, often leading to, for instance, an aggregation of individuals of the same age^{66,67}. However, these factors have probably little effect on the vertical distribution of the brown meagre in our study since all individuals were mature adults and no significant effect of size was shown in our results. The two contrasting patterns could also reflect the effect of human activities on the behaviour of the brown meagre collected at different areas of the MPA. For instance, boat engine noise has been already shown to significantly affect the behaviour of various fish species, including the brown meagre^{69–72}, with significant effects on fish vertical movements⁶⁹. Here, the effect of human activities was tested by the influence of the MPA protection level, assuming that fish collected within the totally protected area (where all human activities, including boat traffic, are restricted) are under lower anthropogenic pressures than those collected within the partially protected area (where boat traffic is allowed, especially linked to the high level of diving activity during summer period). Our results indicate that this factor did not influence the observed fish segregation pattern, rejecting this hypothesis. Still, since both collection sites were under some level of protection, the significant impact of anthropogenic activities on brown meagre behaviour cannot be excluded in areas outside the MPA. A possible explanation for the two distinctive intra-annual patterns of fish depth observed in our study is sex-dependent depth distribution. This hypothesis could not be confirmed in our study and this type of sexual-dependent contrasting behaviour has never been reported, so far, for *S. umbra*. However, sex-dependent segregation is known for many species of teleosts and elasmobranchs⁶⁵. For instance, the male and female dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) have different dietary preferences, which affect their foraging behaviour and the associated habitat preference⁶⁸. Although this might be possible for *S. umbra*, to our knowledge, sex-dependent diet has never been reported for this species. The speculative sex-dependent depth segregation of the brown meagre could, therefore, be linked to their reproductive behaviour, as reported for other species. For instance, male cod (*Gadus morhua*) dominate the spawning aggregation sites and females migrate in

and out of these areas during the reproduction season⁷³. If this was true for the brown meagre, it was possible that males represent the SS group, inhabiting caves and protected shelters^{22–24}, which, in RNMCB, are more common in the shallow rocky areas. During the spawning season, males could be visited by females that would migrate from deeper waters, probably attracted by their spawning calls⁵³. Indeed, our results reveal that the two groups gathered during the typical reproduction season reported for the brown meagre, which is recognized to form breeding aggregations between May and August^{34,53,58,74}. If the hypothesis of sex-dependent group behaviour was true, it is evident that both sexes would have to aggregate for reproduction purposes. Still, although possible, the sex-dependent group behaviour hypothesis would require further confirmation.

The reproduction of the brown meagre occurs during the warmer months which represent the season with better conditions for the survival of offsprings⁵⁸. Our results show a significant effect of temperature on the intra-annual pattern of the vertical distribution of *S. umbra*, which matches with the reported spawning season and highlights the potential role of temperature in controlling the timing and success of their reproduction. In addition, we further uncover the importance of the thermocline, which appeared to control the maximum depth of the brown meagre between June and August. Similar suprathemoclinal depth selection was also reported for the common dentex, *Dentex dentex*¹⁹, and for the Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*⁷⁵. However, these authors have hypothesized that the effect of the thermocline in the fish thermal niche selection is likely related to their foraging activity, whether by increasing their physiological capacity for predation (the effect of temperature on fish swimming speed¹⁹, or indirectly by increasing food availability⁷⁵). The brown meagre decrease their feeding activity during the reproduction season³⁴ and therefore, we consider that these hypotheses are less likely for this species. We believe that this preference for suprathemoclinal hot water during the peak of the active reproductive season might be related to a physiological optimization strategy^{76,77}, in this case, to increase reproductive success. The spawning activity of the brown meagre is triggered when temperatures exceed 18 °C³⁴, the approximate temperature at which the thermocline occurs in our study site. This suggests that the thermocline might represent the depth limit at which fish have to remain to attain a successful reproduction by increasing, for instance, egg quality⁷⁸ and/or the probability of egg survival^{79,80}. In the light of the expected extension of summer conditions in the Mediterranean Sea⁸¹, it is possible that the reproductive behaviour of this species might be affected by the forecasted climate change. Its potential effects on the reproductive efficiency are still unknown with possible positive or negative consequences on, for instance, sexual aggregation synchronization, gonadal maturation, fish fecundity, egg quality, and survival, which, ultimately controls the population productivity^{17,82}. This stresses the need for further behavioural and physiological studies that can be integrated into ecological models. This would improve our knowledge of the future response of this species to climate change and provide insights for its management and conservation⁸³.

Nyctemeral variability in depth uses. At the scale of the 24 h cycle, all individuals used deeper layers of the water column during the day and shallower layers during the night, which is probably linked to their foraging activity. The diet of this species is composed mainly of crustaceans^{34,84,85} but fish prey becomes more important in the diet of adult individuals³⁴. In this study, only *S. umbra* adults were monitored and, therefore, it is possible that the use of shallower waters indicated an active search for pelagic fish prey rather than benthic crustaceans. The nocturnal foraging behaviour might be also perceived in activity results, which indicate an overall higher activity of the fish during the night time, regardless of the group. According to previous studies, the Sciaenidae family and, in particular, the brown meagre, have relatively large otoliths⁸⁶, which has been suggested as an adaptive strategy for acoustic communication and indicates a more active behaviour during the night^{31,70,87}. Our results are in agreement with the aforementioned studies, but they further suggest different day/night activities depending on the time of the year. Here, we show that during the warm period (in particular in June and July), the activity is higher during the day than the night. This is likely the reflection of the conspicuous peak in depth variation of the brown meagre at dusk, which might be associated with the spawning behaviour of this species. At dusk, the brown meagre emit sounds associated with the courtship behaviour, indicating a peak of reproductive activity during this particular time of day^{86,88}. Just before courtship, males of sciaenid family remain calm close to the bottom, emitting sounds. When one female is receptive, both individuals rise towards the surface, where gametes are released⁸⁶, which matches the peak of depth variation observed in our results. This has particular relevance since it suggests that the dusk hours, especially in June and July, are of paramount importance for the reproductive success of the brown meagre and should be considered as periods of high vulnerability, with interest for the protection of the species within the MPA.

Protection and management implications. The brown meagre is an endangered species and very vulnerable to spearfishing and recreational fishing activities due to their indolent behaviour and accessibility^{23,24}. This is why MPAs and fishing restrictions are critical for their protection, which promotes the recovery of their populations³¹. However, we advocate that further preservation measures are required during critical moments of their life cycle, such as social spawning aggregations. Our results suggest that the peak of the brown meagre aggregations in the RNMCB occur mainly in shallow waters, during the dusk hours between June and July, presumably associated with their breeding activity. Although this reproductive timing should be confirmed in other MPAs, we believe that this information should be considered when developing mitigation strategies for the protection of *S. umbra*. This study provides new insights into the potential effect of human activities that might indirectly affect the population of the brown meagre. Indeed, not only the direct impact of the fishing activity on their abundance but other pressures, like diving and boat traffic, might reduce the reproductive success of this species and ultimately reduce their abundance. Boat noise is likely to affect the acoustic communication between *S. umbra* individuals^{70,71}, which are of paramount importance during the spawning season^{86,88}. Likewise, diving might lead to a modification of their behaviour, potentially preventing the aggregation of individuals⁸⁹.

This is all the more important for an endangered species in the process of recolonization, as is the case in several marine protected areas in the Mediterranean. Reproductive success is complementary to the protective effect for adult populations. A modeling study shows that protection is all the more effective as the home range of the species is reduced and the size of the reserve is significant⁹⁰.

Although further studies should be performed to quantify the effect of these human activities on the behaviour of the brown meagre, we advocate that diving and boat traffic restrictions should be implemented within MPAs during these critical periods, which would certainly contribute to the protection and recovery of the populations of the brown meagre within and possibly outside MPAs.

Conclusion

Overall, this study uncovers previously unnoticed variability in the bathymetric distribution of brown meagre at different time scales, which are likely associated with their trophic (during cold months) and reproductive (during warm months) activities. Furthermore, we identify where and when vulnerable periods of its life cycle occur, in shallow waters, in particular the dusk hours in June and July, when the spawning activity of the brown meagre appear to be in its maximum. Such information is of great importance to improve the protection measures for this species and to mitigate the impact of human activities that might disturb their behaviour during these periods. Preliminary results on their spatial distribution confirmed the previously reported high site fidelity³⁶: most of the individuals remained within the MPA more than 90% of the monitoring time, they occupy small home ranges (< 1 km²), and they reside nearby their collection site (Marques et al., unpublished data). However, this study was only focused on the little known bathymetric distribution of the brown meagre and, therefore, further detailed investigations on the horizontal distribution of this species should be performed to uncover finer spatial movements within the RNMCB. Likewise, complementary studies addressing movements of *S. umbra* (and other endangered species) in both dimensions would be of great value to better understand their ecology and assist to define better management actions to protect them and help their future population recovery in other MPAs.

Data availability

The datasets generated and analysed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Received: 31 August 2020; Accepted: 12 May 2021

Published online: 25 June 2021

References

1. Lejeune, C., Chevaldonné, P., Pergent-Martini, C., Boudouresque, C. F. & Pérez, T. Climate change effects on a miniature ocean: The highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. *Trends Ecol. Evol.* **25**, 250–260 (2010).
2. Fulton, E. A. *et al.* Modelling marine protected areas: Insights and hurdles. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **370**, 20140278 (2015).
3. Roff, J. & Zacharias, M. *Marine Conservation Ecology* (Earthscan, 2011).
4. Mitcheson, Y. S. D. *et al.* A global baseline for spawning aggregations of reef fishes. *Conserv. Biol.* **22**, 1233–1244 (2008).
5. Salinas-de-León, P., Rastoin, E. & Acuña-Marrero, D. First record of a spawning aggregation for the tropical eastern Pacific endemic grouper *Mycteroperca olfax* in the Galapagos Marine Reserve. *J. Fish Biol.* **87**, 179–186 (2015).
6. Bueno, L. S. *et al.* Evidence for spawning aggregations of the endangered Atlantic goliath grouper *Epinephelus itajara* in southern Brazil. *J. Fish Biol.* **89**, 876–889 (2016).
7. Kumar, V. *et al.* Biological clocks and regulation of seasonal reproduction and migration in birds. *Physiol. Biochem. Zool.* **83**, 827–835 (2010).
8. van Haren, H. & Compton, T. J. Diel vertical migration in deep sea plankton is finely tuned to latitudinal and seasonal day length. *PLoS ONE* **8**, e64435 (2013).
9. Horký, P. & Slavík, O. Diel and seasonal rhythms of asp *Leuciscus aspius* (L.) in a riverine environment. *Ethol. Ecol. Evol.* **29**, 449–459 (2017).
10. Falcón, J., Besseau, L., Sauzet, S. & Boeuf, G. Melatonin effects on the hypothalamo–pituitary axis in fish. *Trends Endocrinol. Metab.* **18**, 81–88 (2007).
11. Oliveira, C. *et al.* Monthly day/night changes and seasonal daily rhythms of sexual steroids in Senegal sole (*Solea senegalensis*) under natural fluctuating or controlled environmental conditions. *Comp. Biochem. Physiol. A: Mol. Integr. Physiol.* **152**, 168–175 (2009).
12. Wuitchik, D. M. *et al.* Seasonal temperature, the lunar cycle and diurnal rhythms interact in a combinatorial manner to modulate genomic responses to the environment in a reef-building coral. *Mol. Ecol.* **28**, 3629–3641 (2019).
13. Sanchez-Cardenas, C. *et al.* Pituitary growth hormone network responses are sexually dimorphic and regulated by gonadal steroids in adulthood. *PNAS* **107**, 21878–21883 (2010).
14. Stock, C. A. *et al.* Seasonal sea surface temperature anomaly prediction for coastal ecosystems. *Prog. Oceanogr.* **137**, 219–236 (2015).
15. Bisagni, J. J. Salinity variability along the eastern continental shelf of Canada and the United States, 1973–2013. *Cont. Shelf Res.* **126**, 89–109 (2016).
16. Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M. & West, G. B. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* **85**, 1771–1789 (2004).
17. Dorts, J. *et al.* Evidence that elevated water temperature affects the reproductive physiology of the European bullhead *Cottus gobio*. *Fish Physiol. Biochem.* **38**, 389–399 (2012).
18. Arfuso, F. *et al.* Water temperature influences growth and gonad differentiation in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L. 1758). *Theriogenology* **88**, 145–151 (2017).
19. Aspillaga, E. *et al.* Thermal stratification drives movement of a coastal apex predator. *Sci. Rep.* **7**, 526 (2017).
20. Martin, T. L. & Huey, R. B. Why, “suboptimal” is optimal: Jensen’s inequality and ectotherm thermal preferences. *Am. Nat.* **171**, E102–E118 (2008).
21. Freitas, C., Olsen, E. M., Moland, E., Ciannelli, L. & Knutsen, H. Behavioral responses of Atlantic cod to sea temperature changes. *Ecol. Evol.* **5**, 2070–2083 (2015).
22. Harmelin, J.-G. & Marinopoulos, J. *Recensement de la Population de corbs (Sciaena umbra, Linnaeus 1758: Pisces) du Parc National de Port-Cros (Méditerranée, France) par Inventaires Visuels 265–275* (1993).

23. Coll, J., Linde, M., García-Rubies, A., Riera, F. & Grau, A. M. Spear fishing in the Balearic Islands (west central Mediterranean): Species affected and catch evolution during the period 1975–2001. *Fish. Res.* **70**, 97–111 (2004).
24. Lloret, J. *et al.* Spearfishing pressure on fish communities in rocky coastal habitats in a Mediterranean marine protected area. *Fish. Res.* **94**, 84–91 (2008).
25. Harmelin, J.-G. Statut du corb (*Sciaena umbra*) en méditerranée. In *Les Espèces Marines à Protéger en Méditerranée* (eds Boudouresque, C. F. *et al.*) 219–227 (Gis Posidonie Publ., 1991).
26. Mayol, J., Grau, A. M., Riera, F. & Oliver, J. *Llista Vermella dels Peixos de les Balears* (2000).
27. Chao, L. *The IUCN Red List of Threatened Species 2020*: e.T198707A130230194*Sciaena umbra* (2020). <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T198707A130230194.en>.
28. Forcada, A. *et al.* Effects of habitat on spillover from marine protected areas to artisanal fisheries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **379**, 197–211 (2009).
29. Franco, A. D., Bussotti, S., Navone, A., Panzalis, P. & Guidetti, P. Evaluating effects of total and partial restrictions to fishing on Mediterranean rocky-reef fish assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **387**, 275–285 (2009).
30. Le Préfet de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur, Préfet de la zone de défense et de sécurité Sud, Préfet des Bouches-du-Rhône. http://www.dirm.mediterranee.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/ap_corb_med_continentale_20_dec_2018-2.pdf (Accessed 20 December 2018).
31. Harmelin-Vivien, M. *et al.* Effects of reserve protection level on the vulnerable fish species *Sciaena umbra* and implications for fishing management and policy. *Glob. Ecol. Conserv.* **3**, 279–287 (2015).
32. Chakroun-Marzouk, N. & Ktari, M.-H. *Le Corb des côtes Tunisiennes, Sciaena umbra (Sciaenidae): Cycle Sexuel, Age et Croissance* 15 (2003).
33. Derbal, F. & Kara, M. H. *Régime Alimentaire du corb Sciaena umbra (Sciaenidae) des côtes de l'est Algérien* 9 (2007).
34. Engin, S. & Seyhan, K. Age, growth, sexual maturity and food composition of *Sciaena umbra* in the south-eastern Black Sea, Turkey. *J. Appl. Ichthyol.* **25**, 96–99 (2009).
35. Botsford, L. W. *et al.* Connectivity, sustainability, and yield: Bridging the gap between conventional fisheries management and marine protected areas. *Rev. Fish Biol. Fish.* **19**, 69–95 (2009).
36. Alós, J. & Cabanellas-Reboredo, M. Experimental acoustic telemetry experiment reveals strong site fidelity during the sexual resting period of wild brown meagre, *Sciaena umbra*. *J. Appl. Ichthyol.* **28**, 606–611 (2012).
37. Jadot, C., Donnay, A., Acolas, M. L., Cornet, Y. & Béguot Anras, M. L. Activity patterns, home-range size, and habitat utilization of *Sarpa salpa* (Teleostei: Sparidae) in the Mediterranean Sea. *ICES J. Mar. Sci.* **63**, 128–139 (2006).
38. Jorgensen, S. J. *et al.* Limited movement in blue rockfish *Sebastes mystinus*: Internal structure of home range. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **327**, 157–170 (2006).
39. Kerwath, S. E., Götz, A., Attwood, C. G., Sauer, W. H. H. & Wilke, C. G. Area utilisation and activity patterns of roman *Chrysoblephus laticeps* (Sparidae) in a small marine protected area. *Afr. J. Mar. Sci.* **29**, 259–270 (2007).
40. Collins, A. B., Heupel, M. R. & Motta, P. J. Residence and movement patterns of cownose rays *Rhinoptera bonasus* within a south-west Florida estuary. *J. Fish Biol.* **71**, 1159–1178 (2007).
41. Abecasis, D. & Erzini, K. Site fidelity and movements of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) in a coastal lagoon (Ria Formosa, Portugal). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **79**, 758–763 (2008).
42. Afonso, P. *et al.* A multi-scale study of red porgy movements and habitat use, and its application to the design of marine reserve networks. In *Tagging and Tracking of Marine Animals with Electronic Devices* (eds Nielsen, J. L. *et al.*) 423–443 (Springer, 2009).
43. March, D., Palmer, M., Alós, J., Grau, A. & Cardona, F. Short-term residence, home range size and diel patterns of the painted comber *Serranus scriba* in a temperate marine reserve. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **400**, 195–206 (2010).
44. Zeller, D. C. Ultrasonic telemetry: Its application to coral reef fisheries research. *Fish. Bull.* **97**, 1058–1065 (1999).
45. Heupel, M. R., Semmens, J. M. & Hobday, A. J. Automated acoustic tracking of aquatic animals: Scales, design and deployment of listening station arrays. *Mar. Freshw. Res.* **57**, 1–13 (2006).
46. Lowe, C. G., Topping, D. T., Cartamil, D. P. & Papastamatiou, Y. P. Movement patterns, home range, and habitat utilization of adult kelp bass *Paralabrax clathratus* in a temperate no-take marine reserve. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **256**, 205–216 (2003).
47. Kaunda-Arara, B. & Rose, G. A. Homing and site fidelity in the greasy grouper *Epinephelus tauvina* (Serranidae) within a marine protected area in coastal Kenya. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **277**, 245–251 (2004).
48. Parsons, D. & Egli, D. Fish movement in a temperate marine reserve: New insights through application of acoustic tracking. *Mar. Technol. Soc. J.* **39**, 56–63 (2005).
49. Topping, D. T., Lowe, C. G. & Caselle, J. E. Home range and habitat utilization of adult California sheephead, *Semicossyphus pulcher* (Labridae), in a temperate no-take marine reserve. *Mar. Biol.* **147**, 301–311 (2005).
50. Pastor, J. *et al.* Acoustic telemetry survey of the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) in the Marine Reserve of Cerbère-Banyuls: Informations on the territoriality of this emblematic species. *C.R. Biol.* **332**, 732–740 (2009).
51. D'Anna, G., Giacalone, V. M., Pipitone, C. & Badalamenti, F. Movement pattern of white seabream, *Diplodus sargus* (L., 1758) (Osteichthyes, Sparidae) acoustically tracked in an artificial reef area. *Ital. J. Zool.* **78**, 255–263 (2011).
52. La Mesa, G., Consalvo, I., Annunziatellis, A. & Canese, S. Movement patterns of the parrotfish *Sparisoma cretense* in a Mediterranean marine protected area. *Mar. Environ. Res.* **82**, 59–68 (2012).
53. Picciulin, M. *et al.* Passive acoustic monitoring of *Sciaena umbra* on rocky habitats in the Venetian littoral zone. *Fish. Res.* **145**, 76–81 (2013).
54. Lenfant, P., Louisy, P. & Licari, M.-L. *Recensement des Méroux bruns (Epinephelus marginatus) de la Réserve Naturelle de Cerbère-Banyuls (France, Méditerranée) Effectué en Septembre 2001, après 17 Années de Protection* 10 (2003).
55. Koeck, B., Gudefin, A., Romans, P., Loubet, J. & Lenfant, P. Effects of intracelomic tagging procedure on white seabream (*Diplodus sargus*) behavior and survival. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **440**, 1–7 (2013).
56. Garcia, J., Mourier, J. & Lenfant, P. Spatial behavior of two coral reef fishes within a Caribbean marine protected area. *Mar. Environ. Res.* **109**, 41–51 (2015).
57. Percie du Sert, N. *et al.* The ARRIVE guidelines 2.0: Updated guidelines for reporting animal research. *PLoS Biol.* **18**(7), e3000410. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000410> (2020).
58. Grau, A., Linde, M. & Grau, A. M. Reproductive biology of the vulnerable species *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 (Pisces: Sciaenidae). *Sci. Mar.* **73**, 67–81 (2009).
59. McKinzie, M. K., Jarvis, E. T. & Lowe, C. G. Fine-scale horizontal and vertical movement of barred sand bass, *Paralabrax nebulifer*, during spawning and non-spawning seasons. *Fish. Res.* **150**, 66–75 (2014).
60. Kassambara, A. & Mundt, F. *factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses* (2017).
61. Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A. & Smith, G. M. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R* (Springer, 2009).
62. Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & R Core Team. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models* (2018).
63. Wood, S. N. *Generalized Additive Models: An Introduction with R* 2nd edn. (Chapman and Hall/CRC, 2017).
64. R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. (R Foundation for Statistical Computing, 2018).
65. Wearmouth, V. J. & Sims, D. W. Chapter 2 sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals: Behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. *Adv. Mar. Biol.* **54**, 107–170 (2008).

66. Haraldstad, Ø. & Jonsson, B. Age and sex segregation in habitat utilization by brown trout in a Norwegian Lake. *Trans. Am. Fish. Soc.* **112**, 27–37 (1983).
67. L'Abée-Lund, J. H., Langeland, A., Jonsson, B. & Ugedal, O. Spatial segregation by age and size in Arctic Charr: A trade-off between feeding possibility and risk of predation. *J. Anim. Ecol.* **62**, 160–168 (1993).
68. Oxenford, H. A. & Hunte, W. Feeding habits of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Caribbean. *Sci. Mar.* **63**, 303–315 (1999).
69. Sarà, G. *et al.* Effect of boat noise on the behaviour of bluefin tuna *Thunnus thynnus* in the Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **331**, 243–253 (2007).
70. Codarin, A., Wysocki, L. E., Ladich, F. & Picciulin, M. Effects of ambient and boat noise on hearing and communication in three fish species living in a marine protected area (Miramare, Italy). *Mar. Pollut. Bull.* **58**, 1880–1887 (2009).
71. Picciulin, M., Sebastianutto, L., Codarin, A., Calcagno, G. & Ferrero, E. A. Brown meagre vocalization rate increases during repetitive boat noise exposures: A possible case of vocal compensation. *J. Acoust. Soc. Am.* **132**, 3118–3124 (2012).
72. McCormick, M. L., Allan, B. J. M., Harding, H. & Simpson, S. D. Boat noise impacts risk assessment in a coral reef fish but effects depend on engine type. *Sci. Rep.* **8**, 3847 (2018).
73. Robichaud, D. & Rose, G. A. Sex differences in cod residency on a spawning ground. *Fish. Res.* **60**, 33–43 (2003).
74. Fiorentino, F. *et al.* On a spawning aggregation of the brown meagre *Sciaena umbra* L. 1758 (Sciaenidae, Osteichthyes) in the Maltese waters (Sicilian Channel—Central Mediterranean). *Rapp. Commun. Int. Mer Médit.* **36**, 266 (2001).
75. Furukawa, S. *et al.* Vertical movements of Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) and dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) relative to the thermocline in the northern East China Sea. *Fish. Res.* **149**, 86–91 (2014).
76. Claireaux, G., Webber, D., Kerr, S. & Boutilier, R. Physiology and behaviour of free-swimming Atlantic cod (*Gadus morhua*) facing fluctuating temperature conditions. *J. Exp. Biol.* **198**, 49–60 (1995).
77. Armstrong, J. B. *et al.* Diel horizontal migration in streams: Juvenile fish exploit spatial heterogeneity in thermal and trophic resources. *Ecology* **94**, 2066–2075 (2013).
78. Bobe, J. & Labbé, C. Egg and sperm quality in fish. *Gen. Comp. Endocrinol.* **165**, 535–548 (2010).
79. Pepin, P. Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**, 503–518 (1991).
80. Guevara-Fletcher, C., Alvarez, P., Sanchez, J. & Iglesias, J. Effect of temperature on the development and mortality of European hake (*Merluccius merluccius* L.) eggs from southern stock under laboratory conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **476**, 50–57 (2016).
81. Dubrovský, M. *et al.* Multi-GCM projections of future drought and climate variability indicators for the Mediterranean region. *Reg. Environ Change* **14**, 1907–1919 (2014).
82. Pankhurst, N. W. & Munday, P. L. Effects of climate change on fish reproduction and early life history stages. *Mar. Freshw. Res.* **62**, 1015–1026 (2011).
83. McKenzie, D. J. *et al.* Conservation physiology of marine fishes: State of the art and prospects for policy. *Conserv. Physiol.* **4**, 046 (2016).
84. Fabi, G., Panfili, M. & Spagnolo, A. Note on feeding of *Sciaena umbra* L. (Asteichthyes:Sciaenidae) in the central Adriatic Sea. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* **35**, 426 (1998).
85. Fabi, G., Manoukian, S. & Spagnolo, A. Feeding behavior of three common fishes at an artificial reef in the northern Adriatic Sea. *Bull. Mar. Sci.* **78**, 39–56 (2006).
86. Ramcharitar, J., Gannon, D. P. & Popper, A. N. Bioacoustics of fishes of the family Sciaenidae (croakers and drums). *Trans. Am. Fish. Soc.* **135**, 1409–1431 (2006).
87. Mesa, M. L., Colella, S., Giannetti, G. & Arneri, E. Age and growth of brown meagre *Sciaena umbra* (Sciaenidae) in the Adriatic Sea. *Aquat. Living Resour.* **21**, 153–161 (2008).
88. Picciulin, M. *et al.* Diagnostics of nocturnal calls of *Sciaena umbra* (L., fam. Sciaenidae) in a nearshore Mediterranean marine reserve. *Bioacoustics* **22**, 109–120 (2013).
89. Schmidt, M. B. & Gassner, H. Influence of scuba divers on the avoidance reaction of a dense vendace (*Coregonus albula* L.) population monitored by hydroacoustics. *Fish. Res.* **82**, 131–139 (2006).
90. Moffitt, E. A., Botsford, L. W., Kaplan, D. M. & O'Farrell, M. R. Marine reserve networks for species that move within a home range. *Ecol. Appl.* **19**, 1835–1847 (2009).

Acknowledgements

We would like to thank to the *Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls* for allowing us to carry out this study within the protected areas and for all the field assistance provided during the project. Many thanks to the *Union Sportive Arlequins Perpignanais* for providing A.B. the conditions to complete this study. This study was funded by the National Rugby League/Provale as well as by the University of Perpignan Via Domitia Foundation through its support program for high level athletes.

Author contributions

A.B., P.L. and B.H. contributed to the study conception and design. Material preparation and data collection were provided by A.B., G.S., P.L., F.C., A.M., R.C. and M.M. Firsts analysis were done by A.M., E.A., A.B. and M.Z. and were finalized by R.M. and M.J. The first draft of the manuscript was written by A.B., R.M., P.L. and A.M. and all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Competing interests

The authors declare no competing interests.

Additional information

Correspondence and requests for materials should be addressed to P.L.

Reprints and permissions information is available at www.nature.com/reprints.

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

© The Author(s) 2021