



HAL
open science

Restauration de population du denti *Dentex dentex* et du corb *Sciaena umbra* en Méditerranée : évaluation des performances individuelles, suivi individuel et populationnel des juvéniles

Salomé Ducos

► To cite this version:

Salomé Ducos. Restauration de population du denti *Dentex dentex* et du corb *Sciaena umbra* en Méditerranée : évaluation des performances individuelles, suivi individuel et populationnel des juvéniles. Océanographie. Université Pascal Paoli, 2023. Français. NNT : 2023CORT0006 . tel-04325807

HAL Id: tel-04325807

<https://theses.hal.science/tel-04325807v1>

Submitted on 6 Dec 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.



UNIVERSITE DE CORSE-PASCAL PAOLI
ECOLE DOCTORALE ENVIRONNEMENT ET SOCIETE
UMR CNRS 6134 SPE
UAR CNRS 3514 STELLA MARE



Thèse présentée pour l'obtention du grade de
DOCTEUR EN PHYSIOLOGIE ET BIOLOGIE DES
ORGANISMES – POPULATIONS – INTERACTIONS
Mention : Biologie des populations et écologie

Soutenue publiquement par

Salomé Ducos

le 03 juillet 2023

Restauration de population du denti *Dentex dentex* et
du corb *Sciaena umbra* en Méditerranée : évaluation
des performances individuelles, suivi individuel et
populationnel des juvéniles

Directeurs :

M Antoine AIELLO, DR, CNRS, Université de Corse
M Eric D. H. DURIEUX, Dr-HDR, Université de Corse

Rapporteurs :

M Philippe LENFANT, Pr, Université de Perpignan
M Fabrice TELETCHÉA, Dr-HDR, Université de Lorraine

Jury

Mme Marie-Laure ACOLAS, CR, INRAE
M Antoine AIELLO, DR, CNRS, Université de Corse
Mme Marie-Laure BÉGOUT, CR-HDR, IFREMER
M Eric D. H. DURIEUX, Dr-HDR, Université de Corse
M Philippe LENFANT, Pr, Université de Perpignan
M Fabrice TELETCHÉA, Dr-HDR, Université de Lorraine

Membres invités :

Mme Jessica GARCIA, CR, IFREMER
Mme Vanina PASQUALINI, Pr, Université de Corse

« We have taken an enormous gamble with our children's heritage. Now we must find out what we are doing to the wild fish stocks, how to preserve and rebuild them »

- Hilborn (1992) -

PRÉFACE

Les travaux de ce projet de doctorat ont été menés au sein de l'UAR (CNRS/Université di Corsica) 3514 STELLA MARE (*Sustainable TEchnologies for Littoral Aquaculture and MARine REsearch* ; stellamare.universita.corsica/) et s'inscrivent au cœur du projet structurant GEM (*Gestion et valorisation des Eaux en Méditerranée*) de l'UMR 6134 SPE (*Sciences Pour l'Environnement*). Ce projet de thèse tisse des liens directs avec les programmes « Denti commun » et « Corb » de la plateforme STELLA MARE, dont les objectifs centraux résident dans l'acquisition de connaissance sur la biologie et la reproduction en captivité de ces espèces dans un contexte de production aquacole et de conservation locale.

Les financements qui ont permis ces travaux de doctorat ont émané de l'Université di Corsica et de la Collectivité de Corse, pour le contrat doctoral, ainsi que du fonds européen de développement régional FEDER 2017-2020 (*via* le projet HAL2) et d'un financement national CPER 2020-2022 (*via* le projet DHAVID), permettant les dépenses de fonctionnement et d'investissement de ce projet.

La direction de ce projet de doctorat a été réalisée par le Docteur Eric Durieux (Université di Corsica) et le Professeur Antoine Aiello (Université di Corsica).

REMERCIEMENTS

Mes remerciements s'adressent, dans un premier temps, et tout naturellement à mes directeurs de thèse : **Antoine Aiello** et **Éric Durieux**. Merci à vous de m'avoir permis de rejoindre la belle équipe de STELLA MARE, qui m'a fait grandir tant scientifiquement que personnellement. Un merci tout particulier à **Éric** pour sa confiance, ses conseils scientifiques avisés, ses réponses à toutes mes questions, malgré un emploi du temps déjà bien chargé, et son aide sur la rédaction.

Je transmets également un grand merci aux membres du jury. Merci au Pr. **Philippe Lenfant** et au Dr. **Fabrice Teletchea** d'avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse. Merci au Dr. **Marie-Laure Acolas** et au Dr. **Marie-Laure Bégout** d'avoir accepté d'être les examinatrices de cette thèse.

Pour leurs conseils scientifiques réfléchis et clairvoyants je remercie également les membres de mon Comité de Suivi de Thèse : **Marie-Laure Bégout**, **Jessica Garcia** et **Bruno Guinand**. Merci d'avoir pris le temps, durant ces réunions, de répondre à mes nombreuses questions.

Je tiens à remercier avec sincérité toute l'équipe de l'École Doctorale et son directeur, **Alain Muselli**. Un merci tout particulier à **David Moungar** pour sa disponibilité et son aide au cours de ces années de thèse.

Je remercie le directeur de l'UMR SPE, **Paul-Antoine Santoni**, et le Président de l'Université, **Dominique Federici**, pour leur accueil. Je remercie également la **Collectivité de Corse** pour le financement de mon contrat doctoral.

Un grand merci au **Parc Naturel Marin du Cap Corse et de l'Agriate** (en particulièrement à **Jean-Laurent Massey** et à sa directrice, **Madeleine Cancemi**), à la **prud'homie des Marins-Pêcheurs de Bastia/Cap Corse** ainsi qu'au **Comité Régional des Pêches Maritimes et des Élevages Marins de Corse** pour leur autorisation et leur soutien concernant la réalisation d'actions expérimentales de relâchés de juvéniles de poissons dans le cantonnement de pêche de Nonza. Merci à la **Mairie de Saint-Florent** et sa **capitainerie** pour leur soutien concernant la réalisation, en 2022, du relâché expérimental de juvéniles de corb.

Merci également aux nombreux fournisseurs (merci, notamment, à **Erik Høy** et **Annette Haugsdal** de Thelma Biotel pour leurs réponses à mes nombreux e-mails) et prestataires (merci, notamment, à **David Schikorski** pour son aide sur les analyses génétiques et à **Damien Muller** pour son aide lors des relâchés de nos petits poissons) dont l'efficacité a facilité le bon déroulement de ces travaux.

J'envoie mon immense reconnaissance à **Marie-Laure Bégout** pour sa gentillesse et la grande disponibilité qu'elle m'a accordée durant ce projet (encore merci pour toute l'aide par téléphone durant le confinement, pour tous ces conseils scientifiques avisés, ces réponses à mes nombreuses questions, les relectures de protocoles, et bien d'autres). Je remercie également **Xavier Cousin**, pour ses conseils et sa précieuse aide dans le maniement d'EthoVision (lors de ma découverte du logiciel à Palavas puis en distanciel), pour ses relectures et sa disponibilité.

Je transmets un grand merci à **Christel Lefrançois** pour son aide dans ma compréhension de la fuite de mes petits poissons, pour sa patience, ses relectures et sa gentille disponibilité.

J'envoie de chaleureux remerciements à **Patrick Berrebi** pour son suivi attentif, rigoureux et pédagogique du chapitre génétique. Merci pour tout ce temps passé à répondre (week-end et jours fériés) patiemment à mes milliards de mails et questions et merci pour cette bonne humeur permanente et communicative.

J'exprime ma profonde gratitude à **tout le personnel de STELLA MARE** : vous avez tous, de près ou de loin, participé et aidés à cette thèse.

Un grand merci à **Estelle** pour sa gentillesse (merci à toi, à ta sœur et à **Pasqua** pour le Riassuntu : un ringrazii di core à voi trè), son efficacité et son aide en toute circonstance (missions terrains, organisation diverse et variée, questions en vrac, et j'en passe).

Un grand merci à **Romain** pour sa compréhension, son soutien, ses conseils et son aide (pour les planif terrain, pour avoir vérifié que je quittais bien Stella Mare en fin de journée pendant le confinement, et bien d'autres).

Un grand merci aux collègues informaticiens : la vérité, vous avez sauvé des vies (spéciale dédicace à **Jean-Charles** : merci pour les réinstallations par TeamViewer du logiciel de capture vidéo le dimanche matin à 8h pendant le confinement, oups et encore désolée).

Un grand merci à **Alex Vela** (merci pour tout ce temps passé sur ce magnifique logiciel APAFIS...) et **Jean-Jo** pour les relectures de protocoles et conseils scientifiques en tout genre.

Merci à **Laurent** pour ses conseils d'expert de petites bêtes marines.

Un immense merci à l'Équipe Poisson, tout particulièrement à **Mika, Sally, Alizée** et **Alban**. Au-delà de la production des juvéniles étudiés dans cette thèse, votre aide a été extrêmement précieuse tout au long de ce projet : entre les coups de main sur les manips (encore merci à Sally pour le tunnel de nage), le terrain, les week-ends d'astreinte, les discussions de protocole et votre patience face à mes milliards de questions, vous avez été au top, merci mille fois.

Merci à l'Équipe **Phyto/Zoo** : sans vous ces petits poissons ne seraient pas devenus grands.

Merci à l'**Équipe Modélisation Comportementale** pour cette intéressante collaboration sur les bouées.
Un remerciement plus particulier à **Johann** pour son aide de pro de R, sur les stats et pour sa zenitude et son indulgence face à toutes mes questions.

Un immense merci à l'**Équipe Terrain** pour avoir plus que sérieusement et efficacement participé à ces travaux : merci à **Antho, Yves, Max** et **Jean-Guy** (merci pour les plongées hydros, les fabrications de décors en béton, les terrains de suivis plongée et les fabrications et bricolages en tout genre), j'aurai été bien perdue (en mer et sur terre...) sans vous tous.

Un grand merci à **Louisa** pour son aide au cours de ce projet durant ses deux années d'alternance.
Merci ton implication dans l'installation des manips, pour ton investissement sur les expés de prédation, sur ton stage et pour ta douceur avec nos petits poissons.

Merci à **Marina** pour son temps (pourtant si précieux) passé sur mes documents en anglais.

Un immense merci (qui traverse l'Atlantique) à **Jess** : merci pour ta bienveillance, tes nombreux conseils, ton aide (par exemple pour m'avoir accueillie chez toi après un ou deux craquages sur R, oups), ta gentillesse, ton soutien et ta bonne humeur quotidienne.

Merci à tous les **copains/copines de STELLA MARE** pour votre bonne humeur, vos blagues et les centaines de pauses cafés partagées ensemble (la liste serait trop longue mais merci à **TOUS**, en espérant que vous saurez y lire votre nom).

Un grand merci à **Ouafa** pour avoir toujours su éclairer notre bureau de son sourire et de sa sincère gentillesse.

Un grandissime merci à el clou du spectacle. **Les filles**, vous m'avez bien plus qu'aidé dans ce travail, vous m'avez épaulé milles fois. Je suis extrêmement reconnaissante d'avoir fait la connaissance de vos belles personnes : **Caro** (incroyable lichen symbiotique gémeaux ; merci pour avoir été le meilleur pilote de covoit de ma vie et merci pour tant d'autres choses), **Léa** (bravo pour avoir reçu la palme des blagues les plus fines, mazette ; merci pour amener ton smile partout où tu vas et merci pour tant d'autres choses), **Marion** (tu manques à notre bureau, et à nous évidemment ; merci pour venir toujours régulièrement nous éclairer de ta sagesse *hihi* et de ta bonne humeur et merci pour tant d'autres choses) et **Vivi** (depuis ce fameux premier trajet dans *il bombo* I knew que ça allait marcher cette histoire-là ; merci pour avoir été la meilleure camarade de galère de la galaxie et merci pour tant d'autres choses).

Un grand merci à **Delphine** pour ta gentillesse et pour avoir pris à cœur de m'aider, durant ces derniers mois, à trouver la sérénité ☀

Ma vie en Corse n'aurait jamais été la même si j'avais manqué de vous rencontrer : **Paulette** et **Francis** je vous transmets mes plus affectueux remerciements pour avoir su rendre mon quotidien bien plus doux par vos nombreuses attentions.

Je ne pourrais manquer de remercier mes proches et ma famille qui, bien que géographiquement loin de ces travaux, y ont plus que contribué. J'envoie mes plus grands remerciements à **mes parents** et **ma sœur** pour leur soutien sans faille, et sans qui je n'en serais pas là. J'espère que vous n'avez pas besoin de cette feuille pour savoir à quel point je vous remercie pour tout. Un immense merci à **Clément** pour avoir réussi à me supporter, moi, mes poissons et mes phrases de cinq lignes : merci pour ta patience et pour tout ce que je ne saurais écrire.

RÉSUMÉ

Le denti, *Dentex dentex*, et le corb, *Sciaena umbra*, sont deux espèces de poissons téléostéens vivants le long des côtes méditerranéennes. Il s'agit de deux espèces emblématiques d'intérêt écologique, économique et patrimonial dans cette région, où ils sont malheureusement considérés comme menacés d'extinction par l'UICN. Au cœur de la mer Méditerranée, la plateforme corse de recherche et de production aquacole STELLA MARE maîtrise actuellement la reproduction et l'élevage de larves et juvéniles de denti et de corb. Suite à l'acquisition de ce savoir-faire zootechnique, ce projet de thèse s'inscrit dans une volonté de tester la faisabilité d'utiliser les juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra*, produits au sein de cette plateforme, à des fins de restauration active de populations autour de la Corse. Dans ce but, divers aspects ont été considérés. Dans un premier temps, des réponses comportementales et des performances individuelles ont été étudiées, en lien avec les conditions d'élevage et la taille des individus testés, chez des juvéniles d'élevage de denti et de corb. Ces tests expérimentaux en bassins ont permis de mettre en évidence un important effet de la taille *i)* sur les comportements et performances de nage, sur les comportements d'audace et d'exploration, sur les performances de fuite et sur les performances de prédation de *S. umbra*, ainsi que *ii)* sur la sensibilité à la manipulation et sur les performances de nage de *D. dentex*. De plus, un entraînement au nourrissage sur proies vivantes durant six jours a permis l'amélioration des performances de prédation de juvéniles des deux espèces. Dans un second temps, des actions expérimentales de relâchés de juvéniles de denti et de corb ont été effectuées *in situ* afin d'étudier la survie, la dispersion et les comportements de ces individus dans le milieu naturel, par le biais *i)* de suivis en plongée (UVC) et *ii)* d'un suivi par télémétrie acoustique. Il a été signalé que les juvéniles doivent être consciencieusement sélectionnés avant les relâchés afin d'éviter de potentielles anomalies morpho-anatomiques, en particulier pour le denti. Ces études ont permis d'atteindre, chez ces deux espèces, un excellent taux de survie (> 99 %) suite au transport, à la manipulation et l'acclimatation dans le milieu, avant le relâché. Le suivi par télémétrie acoustique a mis en évidence que les juvéniles de ces deux espèces semblent être capables d'amorcer leur acclimatation dans le milieu naturel mais se dispersent assez rapidement loin de la zone de relâché. Les juvéniles de corb semblent largement se dissimuler dans l'herbier de posidonie, et les juvéniles de denti n'ont que très peu été ré-observés lors des suivis en plongée. Dans un troisième temps, la diversité génétique des lots de juvéniles d'élevage a été étudiée chez ces deux espèces afin de la comparer avec celle retrouvée dans les populations sauvages. Cette étude a mis en évidence que les lots de géniteurs étudiés présentent une diversité génétique représentative de celle retrouvée *in situ*. Cependant, les lots de juvéniles présentent une différenciation génétique notable d'avec les populations sauvages du fait de la contribution majoritaire de seulement quelques individus, parmi l'ensemble des géniteurs, à la production de juvéniles. Ces travaux ont permis l'acquisition de nouvelles connaissances sur l'utilisation potentielle de juvéniles de *D. dentex* et *S. umbra* d'élevage à des fins de restauration active de populations. Cette thèse correspond ainsi à une approche pluridisciplinaire constituant la base d'un travail expérimental préalable à toute action de repeuplement sur ces deux espèces.

MOTS-CLEFS : Comportements – *Dentex dentex* – Diversité génétique – Expérimentations – Recensements visuels en plongée – *Sciaena umbra* – Télémétrie acoustique

ABSTRACT

The common dentex, *Dentex dentex*, and the brown meagre, *Sciaena umbra*, are two teleost fish inhabiting Mediterranean coastal waters. *Dentex dentex* and *S. umbra* are emblematic species of ecological, economic and cultural interest in the Mediterranean Sea, where they are under threat of extinction and redlisted by the IUCN. Located in the heart of the Mediterranean Sea, the Corsican platform STELLA MARE is a centre of scientific research and aquaculture production that has succeeded in captive breeding *D. dentex* and *S. umbra* and rearing their hatchery-produced juveniles. Following these aquaculture innovations, this project aimed to investigate the feasibility of using hatchery-reared *D. dentex* and *S. umbra* juveniles for restocking efforts in Corsican waters. First, behavioural responses and performance of hatchery-reared *D. dentex* and *S. umbra* juveniles were studied, linked to their rearing conditions and body size. These experiments highlighted a significant effect of body size *i)* on swimming behaviour, swimming performance, exploratory behaviour, boldness, escape performance and feeding performance of *S. umbra* juveniles, and *ii)* on handling sensitivity and swimming performance of *D. dentex* juveniles. Moreover, six days of feeding training led to higher feeding performance on live prey for hatchery-reared *D. dentex* and *S. umbra* juveniles. Second, experimental releases of *D. dentex* and *S. umbra* juveniles were performed in the wild to estimate post-release survival, dispersion and behaviours. These outcomes were investigated through *i)* underwater visual census (UVC) surveys and *ii)* an acoustic telemetry survey. These studies highlighted a high survival rate (> 99%) following transportation, handling and *in situ* acclimation for the two species. The acoustic telemetry survey highlighted that both species seemed to start acclimating to the natural environment and quickly dispersed away from the release site. *Sciaena umbra* juveniles seem to mostly hide in *Posidonia oceanica* meadows, and *D. dentex* juveniles were rarely observed during the UVC surveys. Finally, the genetic diversity of hatchery stocks was studied and compared to the genetic diversity of wild populations. This study highlighted that broodstocks' genetic diversity was fairly representative of wild populations. However, significant genetic differentiation was observed between wild and juvenile samples as well as between juvenile and broodstock samples in both species. This seemed to be due *i)* to a very small effective number of breeders in *S. umbra*, and *ii)* to the presence of a few dominant reproductive breeders producing the majority of juveniles in *D. dentex*. In conclusion, the combination of these results provides new knowledge on the potential use of hatchery-reared *D. dentex* and *S. umbra* juveniles for restocking purposes. This project employs a multi-disciplinary approach and acts as a pilot study, providing a foundation for future potential restocking efforts.

KEYWORDS: Acoustic telemetry – Behaviour – *Dentex dentex* – Experimental tests – Genetic diversity – *Sciaena umbra* – Underwater visual census

RIASSUNTU

U Denti, *Dentex Dentex*, è u Corb, *Sciaena umbra*, sò duie spezie di pesci chì campanu longu à a Costa Mediterranea. Sò duie spezie emblematiche d'interessu ecologicu, economicu è patrimoniale in issa regione, induve sò sfortunatamente considerati minacciati d'estinzione da l'UICN. In u core di u Mediterraniu, u locu di a ricerca è di l'aquacultura corsa STELLA MARE ammaestregghja oghje a riproduzione è l'allevu di larve è gi ghjuvanile di Denti è Corb. Dopu à l'acquisizione di stu sapè fà zootechnicu, stu prughjetu di tesi face parte d'una vulintà di pruvà chi si pò aduprà i ghjuvanili di *D. dentex* è di *S. umbra*, prudutti in issa piattaforma, per a restaurazione attiva di popolazioni ingiru à a Corsica. Hè in questu scopu, è inizialmente, chì risposte cumportamentale è performanze individuale sò state studiate, in leia cù e cundizioni d'allevu è a dimensione di l'individui testati. Sti testi sperimentali in pozzi anu resu pussibile a messa in risaltu d'un effettu impurtante di a dimensione *i)* nantu à i cumportamenti è e performanze di nutera, nant'à u curagiu è a splurazione, nant'à e performanze di fughjita è nant'à i cumportamenti di predaghju di *S. umbra* è *ii)* nant'à a sensibilità à a manipolazione è nant'à a manera di nutà di *D. dentex*. Inoltre, una furmazione à l'alimentazione nant'à prede vive per sei ghjorni hà permessu di migliorà u rendimentu di a predica di ghjuvanile di e duie spezie. In un secondu tempu, azione sperimentale di cappii di i ghjuvanili di denti è di corbu so stati realizzati *in situ* per studià a sopravvivenza, a dispersione è u cumportamentu di questi individui in ambiente naturale, à traversu *i)* cuntrolli d'immersione è *ii)* cuntrolli da telemetria acustica. Sti studii anu ottenutu una percentuale di sopravvivenza assai bona (> 99%) dopu à u trasportu, à a manipolazione è à l'acclimatizzazione à l'ambiente di e duie spezie. Issi studii mostranu chì i ghjuvanili d'isse dui spezie parenu esse capace di principià à sò acclimatisazione in ambiente naturale, ma si spersenu rapidamente luntanu da l'area di liberazione. I ghjuvanili di u Corb parenu largamente piattà si in a Posidonia Herbarium, è i ghjuvanili di i denti sò stati assai pocu osservati durante u cuntrollu in immersione. In un terzu tempu a diversità genetica di assai ghjuvanili hè stata studiata per ste duie spezie per parangunà la cù quella trova ind'è e popolazioni salvatiche. Stu studiu hà evidenziatu chì e squadre di genitori studiate presentanu una diversità genetica rappresentativa da quella trova *un situ*. Eppure, e squadre di ghjuvanili anu una differenziazione genetica notabile da e popolazioni salvatiche per via di a cuntribuzione maiò di solu unepochi individui trà tutti i genitori. Queste opere anu permessu l'acquisizione di nove cunniscenze nantu à l'usu potenziale di ghjuvanili di *D. dentex* è di *S. umbra* d'allevu per a restaurazione attiva di e popolazioni. Issa tesi cusì currisponde à un approccio multidisciplinariu custituandu a basa di un travagliu sperimentale prima di qualsiasi azione di ripopolazione.

PAROLE CHIAVE : Cumportamenti – Cuntrolli d'immersione – *Dentex dentex* – Diversità genetica – Esperimenti – *Sciaena umbra* – Telemetria acustica

PUBLICATIONS & CONFÉRENCES

Publications scientifiques parues

- **Ducos**, S., Pugliese, S., Demolliens, M., Beraud, L., Boussard, A., Delmas, A., Agostini, S., Garcia, J., Aiello, A., Durieux, E. D. H., 2022. Ontogeny of swimming performance of hatchery-reared post-larvae and juvenile fish: a case of two threatened Mediterranean fish species. *Journal of Fish Biology*, 101:4, 846-856. <https://doi.org/10.1111/jfb.15144>
→ (Publication à retrouver dans le **Chapitre 2**)
- **Ducos**, S., Garcia, J., Mourier, J., Aiello, A., Durieux, E. D. H., 2022. Let them go free: Spatial behaviour following the experimental release of hatchery-reared juveniles *Sciaena umbra* and *Dentex dentex*. *Marine Environmental Research*, 181. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105712>
→ (Publication à retrouver dans le **Chapitre 3**)
- Millot, R., Demolliens, M., **Ducos**, S., Pugliese, S., Vanalderweireldt, L., Delmas, A., Boussard, A., Aiello, A., Durieux E. D. H., 2023. Embryonic and larval development of Corsican brown meagre, *Sciaena umbra* (Linnaeus 1758), rearing in captivity from the Mediterranean Sea. *Aquaculture International*, 31, 117-140. <https://doi.org/10.1007/s10499-022-00968-7>
→ (Publication à retrouver dans la section **Annexe** de ce manuscrit)

Publications scientifiques soumises

- **Ducos**, S., Beraud, L., Bégout, M.-L., Cousin, X., Garcia, J., Aiello, A., Durieux, E. D. H.. Training differentially improves feeding on live prey in two marine Mediterranean species reared for restocking. Soumis dans *Animal Behaviour* le 04 mai 2023.
→ (Manuscrit à retrouver dans le **Chapitre 2**)

Publications scientifiques en préparation

- **Ducos**, S., Berrebi, P., Guinand, B., Demolliens, M., Aiello, A., Durieux, E. D. H.. Investigating genetic diversity in hatchery-produced *Dentex dentex* and *Sciaena umbra* juveniles for restocking.
→ (Manuscrit à retrouver dans le **Chapitre 4**)
En préparation pour soumission dans *Aquatic Conservation*

- **Ducos, S., Bégout, M.-L., Lefrançois, C., Cousin, X., Demolliens, D., Aiello, A., Durieux, E. D. H..** Escape performance, boldness and exploration in *Sciaena umbra* hatchery-reared juveniles: the effect of body size and rearing treatment.
→ (Manuscrit à retrouver dans le **Chapitre 2**)
En préparation pour soumission dans *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*

Participation à des conférences et séminaires

- Présentation d'un poster à la Journée des Doctorants (Université de Corse ; Corte, France ; 21 Octobre 2020) :
Ducos, S., Aiello, A., Pugliese, S., Demolliens, M., Boussard, A., Delmas, A., Agostini, S., Bégout, M.-L., Durieux, E. D. H.. Détermination des performances individuelles et de réponses comportementales de juvéniles de denti et de corb produits en éclosérie.
- Communication orale à la Journée des Doctorants (Université de Corse ; Corte, France ; 17 Juin 2021) :
Évaluation des performances comportementales de juvéniles de corb (*Sciaena umbra*) produits en éclosérie dans un but de restauration de population.
- Présentation d'un poster à la conférence Society of Experimental Biology (en visioconférence ; 29 Juin – 8 Juillet 2021) :
Ducos, S., Bégout, M.-L., Garcia, J., Demolliens, M., Pugliese, S., Mourier, J., Lefrançois, C., Cousin, X., Boussard, A., Delmas, A., Agostini, S., Aiello, A., Durieux E. D. H.. Assessing individual performances and behavioural responses of hatchery-reared juveniles *Sciaena umbra* for the purpose of ecological restoration.
- Présentation d'un poster à la Journée des Doctorants (Université de Corse ; Corte, France ; 14 Juin 2022) :
Ducos, S., Beraud, L., Bégout, M.-L., Cousin, X., Aiello, A., Durieux, E. D. H.. Evaluation des performances de prédation de juvéniles de corb (*Sciaena umbra*) et de denti (*Dentex dentex*) produits en éclosérie dans un but de restauration de population.
- Présentation d'un poster aux 5^e Journées Internationales de Limnologie et d'Océanographie (JILO) (Corte, France ; 10 – 13 Octobre 2022) :

Ducos, S., Garcia, J., Bégout, M.-L., Mourier, J., Berrebi, P., Demolliens, M., Pugliese, S., Lefrançois, C., Cousin, X., Boussard, A., Delmas, A., Aiello, A., Durieux, E. D. H.. Multi-disciplinary approaches to investigate the feasibility of releasing hatchery-reared *Sciaena umbra* and *Dentex dentex* juveniles for restocking purposes.

- Présentation d'un poster aux Rencontres Télémétrie (Cestas, France ; 18 – 20 Octobre 2022) : **Ducos, S., Garcia, J., Mourier, J., Aiello, A., Durieux, E. D. H..** Let them go free: Spatial behaviour following the experimental release of hatchery-reared juveniles *Sciaena umbra* and *Dentex dentex*.

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE 1 : CONTEXTE & OBJECTIFS.....	1
1. La biodiversité : notion & conservation	3
2. Le milieu marin : riche mais fragile.....	4
3. La mer Méditerranée : fragile hotspot de biodiversité	6
4. La Corse : territoire d'exception.....	8
5. <i>Dentex dentex</i> et <i>Sciaena umbra</i> : modèles d'étude	10
6. Envisager l'utilisation de juvéniles produits en éclosérie à des fins de restauration de population	14
6.1. Méthode de conservation au grand potentiel.....	14
6.2. ... mais quelque peu controversée.....	15
6.3. Amélioration de la qualité comportementale des individus produits.....	18
6.4. Influence de la taille individuelle sur les performances, les comportements et la survie	19
7. Méthodes utiles pour l'étude de la viabilité de l'utilisation de juvéniles d'élevage à des fins de restauration de population	21
7.1. Contrôles sanitaire et génétique	21
7.2. Tests expérimentaux pour la réalisation d'études comportementales	22
7.3. Études comportementales <i>in situ</i>	24
7.3.1. Télémétrie acoustique.....	25
7.3.2. Suivis en plongée.....	25
8. Objectifs et plan du projet de thèse.....	26
CHAPITRE 2 : ÉVALUATION DES PERFORMANCES INDIVIDUELLES DE JUVÉNILES DE DENTI ET DE CORB PRODUITS EN ÉCLOSERIE.....	33
Avant-propos du chapitre	35
Ontogeny of swimming performance of hatchery-reared post-larvae and juvenile fish: a case of two threatened Mediterranean fish species.....	37
Résumé.....	37
1. Introduction.....	39
2. Materials & methods.....	41
2.1. Fish rearing procedures.....	41
2.2. Experimental protocol.....	41
2.3. Data analysis.....	43
3. Results	44
3.1. Swimming performance	45
3.2. Swimming behaviours	48

4.	Discussion	49
4.1.	Changes in behaviour and swimming performance trajectories through ontogeny in <i>Sciaena umbra</i>	50
4.2.	Increase in swimming performance through ontogeny in <i>Dentex dentex</i>	51
4.3.	Species swimming performance comparison.....	52
4.4.	Perspectives in relation to restocking purposes and conclusion	52

Escape performance, boldness and exploration in <i>Sciaena umbra</i> hatchery-reared juveniles: the effect of body size and rearing treatment.....	55
--	----

Résumé.....	55
-------------	----

1.	Introduction.....	59
2.	Materials & methods.....	61
2.1.	Fish early rearing procedures.....	61
2.2.	Experimental protocols	62
2.2.1.	Z-maze trial.....	63
2.2.2.	Escape performance trial.....	64
2.2.3.	Biometrics.....	65
2.1.	Data treatment and analysis	65
2.1.1.	Z-maze trial.....	66
2.1.2.	Escape performance trial.....	67
3.	Results	69
3.1.	Z-maze trial.....	69
3.2.	Escape performance trial	74
4.	Discussion	78
4.1.	Exploratory and risky behaviours in <i>Sciaena umbra</i> juveniles	78
4.2.	Escape performance in <i>Sciaena umbra</i> juveniles.....	79
4.3.	Effects of rearing environment on performance and behaviours.....	81
4.4.	Link with species restoration purposes and conclusion	82

Training differentially improves feeding on live prey in two marine Mediterranean species reared for restocking	83
---	----

Résumé.....	83
-------------	----

1.	Introduction.....	85
2.	Materials & methods.....	86
2.1.	Fish rearing procedures.....	87
2.2.	Experimental protocol.....	87
2.3.	Data collection and analysis	90
2.4.	Ethical note.....	92
3.	Results	93
4.	Discussion	98
4.1.	Training as a tool to improve feeding efficiency of hatchery-reared fish juveniles	98
4.2.	Interspecies differences in feeding efficiency	99
4.3.	Feeding behaviour and performance in relation to body size	102
4.4.	Restocking perspectives, considerations and conclusions.....	102

5. Supplementary materials	104
----------------------------------	-----

CHAPITRE 3 : RELÂCHÉS EXPÉRIMENTAUX & SUIVIS DE JUVÉNILES DE DENTI ET DE CORB PRODUITS EN ÉCLOSERIE	107
--	------------

Avant-propos du chapitre	109
--------------------------------	-----

Let them go free: Spatial behaviour following the experimental release of hatchery-reared juveniles *Sciaena umbra* and *Dentex dentex* 111

Résumé.....	111
-------------	-----

1. Introduction.....	113
2. Materials & methods.....	115
2.1. Fish rearing and tagging	116
2.2. Study site and acoustic receiver arrays	117
2.3. Range testing of Thelma Biotel TBR 700 receivers.....	118
2.4. Data analysis.....	119
3. Results	120
3.1. Exploration inside the studied area.....	121
3.2. Dispersion outside the studied area.....	125
4. Discussion	126
4.1. Survival	127
4.2. Exploration of the studied zone and acclimation to a new and natural environment.....	128
4.3. Dispersion outside the monitored area	130
4.4. Considerations for population restocking.....	131
5. Appendices	133

Expérimentations de relâchés *in situ* et suivis en plongée de juvéniles de denti (*Dentex dentex*) et de corb (*Sciaena umbra*) produits en écloserie 137

Résumé.....	137
-------------	-----

1. Contexte et objectifs	139
2. Relâché expérimental de l'année 2020.....	143
2.1. Production et élevage.....	143
2.2. Marquages.....	143
2.2.1. Utilisation d'implants d'élastomère (marques VIE).....	143
2.2.2. Tests préliminaires de marquage : emplacements corporels.....	144
2.2.3. Marquage en vue du relâché expérimental	146
2.3. Relâché	149
2.3.1. Transport, transfert et acclimation	149
2.3.2. Ouverture des cages anti-prédation.....	150
2.4. Suivis en plongée.....	151
3. Relâchés expérimentaux de l'année 2021.....	154
3.1. Production, élevage et méthode de tri avant le marquage	154
3.2. Marquages et rétention des implants d'élastomère.....	157

3.2.1.	Choix des couleurs d’implants d’élastomère et marquage	157
3.2.2.	Évaluation de la visibilité et de la rétention des implants d’élastomère.....	158
3.3.	Relâchés.....	159
3.3.1.	Transport, transfert et acclimatation	160
3.3.2.	Ouverture des cages anti-prédation.....	162
3.4.	Suivis en plongée.....	163
3.4.1.	Protocoles de suivi utilisés	163
3.4.2.	Résultats des suivis.....	166
—————	4. Relâché expérimental de l’année 2022	169
4.1.	Production et élevage.....	169
4.2.	Marquages.....	169
4.3.	Relâché	170
4.4.	Suivis en plongée.....	172
—————	5. Discussion générale de l’étude et conclusion	177
5.1.	Méthode de marquage.....	177
5.2.	Relâché et suivis denti	178
5.3.	Relâché et suivis corb	182
5.4.	Conclusion	183
—————	6. Annexes	184

CHAPITRE 4 : ÉTUDE DE LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DE LOTS DE JUVÉNILES DE DENTI ET DE CORB D’ÉLEVAGE.....	191
---	------------

Avant-propos du chapitre	193
--------------------------------	-----

Investigating genetic diversity in hatchery-produced <i>Dentex dentex</i> and <i>Sciaena umbra</i> for restocking	195
---	-----

Résumé.....	195	
—————	1. Introduction.....	197
—————	2. Materials & methods.....	198
2.1.	Rearing and sampling	198
2.2.	Genotyping	201
2.3.	Genetic data analyses.....	203
—————	3. Results	204
3.1.	Gene diversity and population structure	204
3.2.	Parentage analysis.....	207
—————	4. Discussion	209
4.1.	Genetic diversity in the hatchery	210
4.2.	Restoring wild populations.....	212
—————	5. Appendices	214

CHAPITRE 5 : DISCUSSION GÉNÉRALE & PERSPECTIVES	221
--	------------

—————	1. Contexte du projet de thèse.....	223
-------	-------------------------------------	-----

————— 2.	Approche pluridisciplinaire.....	223
————— 3.	Synthèse, discussion et perspectives de ce travail de thèse.....	226
3.1.	Au préalable du transfert en mer : notion de qualité des juvéniles de <i>Dentex dentex</i> et de <i>Sciaena umbra</i> produits en écloserie.....	226
3.1.1.	Étude de la diversité génétique des lots d'élevage : un prérequis essentiel pour de futures actions de restauration.....	226
3.1.2.	La santé des juvéniles d'élevage.....	230
3.1.3.	Performances et comportements individuels : maximiser la survie <i>in situ</i>	232
3.2.	Du milieu captif au milieu naturel : action de relâché et suivi à court terme.....	240
3.3.	Perspectives générales.....	244
3.4.	Conclusion.....	249

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	251
ANNEXE.....	277

CHAPITRE 1



© Thibaut Bernard

CONTEXTE & OBJECTIFS

1. La biodiversité : notion & conservation

La biodiversité est un terme visant à désigner la diversité du monde vivant. Ce terme, créé dans les années 1980 (Wilson, 1988), est un néologisme désormais populairement utilisé par le grand public (Blandin, 2020 ; Meinesz, 2021). Il correspond à la contraction de « diversité biologique ». C'est un concept vaste et complexe (Boudouresque et al., 2017) pouvant être simplifié de la sorte : « *Biodiversity is the variety of life, in all its many manifestations* » (Gaston & Spicer, 2004). La biodiversité peut être évaluable à différentes échelles d'organisation du vivant : *i*) à l'échelle des habitats et des écosystèmes, c'est la diversité écologique, *ii*) à l'échelle des communautés d'organismes, c'est la diversité spécifique, et *iii*) à l'échelle intraspécifique, se rapportant aux variations génétiques entre individus d'une même espèce, c'est la diversité génétique (*e.g.* DeLong, 1996 ; Gaston & Spicer, 2004 ; Lévêque & Mounolou, 2008 ; Blandin, 2020).

Ainsi, **la biodiversité nous entoure, nous englobe et nous compose.**

Comme ont pu le présenter Hunter & Gibbs (2007), il est sensé et juste de considérer que l'Homme est à l'origine des principales menaces, passées et présentes, pesant sur la biodiversité. En effet, la dégradation des habitats, la fragilisation des populations et la disparition d'espèces vivantes peuvent être reliées à de nombreuses pressions anthropiques (*e.g.* pollution de l'air, de l'eau, des sols, surexploitation des ressources, construction d'infrastructures comme des barrages hydrauliques ou des autoroutes) qui induisent l'érosion de la biodiversité terrestre et marine. La considérable rapidité avec laquelle de nombreuses espèces disparaissent laisse, depuis déjà plusieurs années, à penser que la Terre fait face à sa 6^{ème} extinction de masse (Ceballos et al., 2015 ; IPBES, 2019).

De la prise de conscience de notre responsabilité dans cette perte biologique semble émerger la volonté d'action en faveur de la préservation des richesses naturelles. Désormais, **la biodiversité est largement associée aux notions de conservation et de protection des espèces et des écosystèmes** car elle est, par définition, la source d'une richesse biologique qu'il est indéniablement nécessaire de protéger.

C'est sur ce principe central de protection de la biodiversité que s'est construite la discipline de la « biologie de la conservation », qui semble avoir vu le jour au début des années 1980 (Hunter & Gibbs, 2007). Au cœur de la conservation de la biodiversité, deux stratégies peuvent être considérées :

- Une stratégie de conservation *in situ*. Celle-ci s'attache à la conservation, directement dans le milieu, des habitats et des organismes vivants au sein d'un écosystème ciblé (*e.g.* Hunter & Gibbs, 2007 ; Saura & Faria, 2011 ; Braverman, 2014). Cette stratégie regroupe l'utilisation de divers outils comme la création d'aires marines et terrestres protégées (*e.g.* réserves naturelles, parcs nationaux, sites Natura 2000, Parcs Naturels Régionaux, Parcs Naturels

Marins), la limitation des pressions de chasse ou de pêche sur des espèces ciblées (*e.g.* moratoire sur la chasse, chasse sous-marine ou pêche, réglementations sur les tailles minimales de capture et de débarquement autorisées, quota de pêche ou de chasse), l'aménagement de passages à faune sauvages, etc. Ces outils visent ainsi à intervenir directement dans le milieu pour réduire ou supprimer les pressions appliquées aux populations et écosystèmes locaux ;

- Une stratégie de conservation *ex situ*. Cette stratégie résume quant à elle les techniques de conservation de la diversité biologique hors du milieu naturel et est illustrée, par exemple, dans le cas de zoos, de jardins, de banques de graines ou d'aquariums (Hunter & Gibbs, 2007). La conservation de ces organismes en captivité a souvent pour objectif leur reproduction, afin de produire une descendance qui peut être relâchée dans le milieu naturel (« *captive breeding* », en anglais). Cette méthode peut être utilisée pour la réintroduction d'une espèce (*i.e.* lorsqu'elle a disparu d'un écosystème) ou le renforcement artificiel de populations naturelles (*i.e.* lorsque la population est menacée au sein d'un écosystème) (Gauthier-Clerc et al., 2014).

L'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (*i.e.* UICN, en anglais 'IUCN') parle de la restauration écologique et de la conservation *ex situ* comme des appuis utiles à la conservation *in situ* (Keenleyside et al., 2013 ; IUCN/SSC, 2014). Ces deux stratégies de conservation sont, ainsi, parfois considérées comme complémentaires et leur utilisation combinée permettrait, synergiquement, l'élaboration d'actions de conservation plus efficaces (Zegeye, 2017).

2. Le milieu marin : riche mais fragile

Bien que les océans et mers de notre planète dominent la surface de la Terre à plus de 70 % (Levinton, 2017) et qu'ils renferment généralement une plus forte biodiversité que les régions terrestres (Carr et al., 2003 ; Tadesse, 2018), les écosystèmes marins sont plus méconnus que les écosystèmes terrestres (Crouteix, 2021). Les écosystèmes marins et côtiers sont pourtant riches, complexes, variés et d'une grande importance pour l'Homme. Ils sont en effet sources de nombreux services écosystémiques :

- des services de support, notamment par le biais de la production d'oxygène, constituant essentiel au cycle de la vie sur Terre (*i.e.* la production nette d'oxygène par le phytoplancton marin représente quasiment 50 % de la production primaire mondiale d'oxygène ; Naselli-Flores & Padisák, 2022) ;
- des services de régulation, notamment par le biais du maintien du trait de côte (*e.g.* par les herbiers de *Posidonia oceanica*), de la séquestration du CO₂ (*e.g.* consommation du CO₂

comme source de carbone dans la calcification des tests de coccolithophores ; Naselli-Flores & Padišák, 2022), etc. ;

- des services culturels, notamment par le biais des loisirs (*e.g.* sports nautiques), du tourisme, de la valeur éducative et de l'héritage culturel ;
- des services d'approvisionnement, notamment par le biais de la production de nombreuses ressources alimentaires.

En lien avec ce dernier point, l'exploitation halieutique de certaines espèces est, depuis des temps immémoriaux, une source d'alimentation essentielle pour de nombreuses populations humaines.

Cependant, l'effort de pêche mondial s'est considérablement accru depuis l'essor de la pêche industrielle au XX^e siècle (*e.g.* Pauly, 2008), causant depuis lors l'affaiblissement des stocks de nombreuses d'espèces de poissons d'intérêt halieutique (Crain et al., 2009). En 2019, la FAO (*i.e.* l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture) a estimé que plus d'un quart des stocks de poissons marins évalués (*i.e.* 35,4 %) sont « exploités à un niveau biologiquement non durable », soit surexploités (FAO, 2022).

De nombreuses répercussions (*e.g.* économiques, sociétales, alimentaires, écologiques) pourraient être directement ou indirectement induites par cet affaiblissement des ressources. Par exemple, les produits de la pêche représentaient en 2019 environ 17 % des protéines animales consommées dans le monde (FAO, 2022). Ce pourcentage peut atteindre plus de 50 % dans certains pays en développement (comme l'Indonésie, le Bangladesh ou le Ghana) reflétant le fait que les produits issus de la pêche sont d'une grande nécessité alimentaire dans ces régions (FAO, 2022). Ainsi, les mers et océans du monde sont une source d'approvisionnement alimentaire essentielle et précieuse pour de nombreuses populations. Dans un monde où plus de 700 millions de personnes souffrent d'insécurité alimentaire (chiffre de 2021 : FAO et al., 2022), ces ressources se doivent d'être préservées.

De plus, le secteur de la pêche est également source de nombreux emplois dans le monde, notamment en Asie et en Afrique (comprenant, respectivement, environ 80 % et 13 % des pêcheurs mondiaux en 2020 ; FAO, 2022). Ainsi, l'affaiblissement des ressources halieutiques fragilise l'emploi de nombreux travailleurs de par le monde.

Évidemment, l'affaiblissement des stocks halieutiques induit également des conséquences écologiques *via* le bouleversement de l'équilibre des écosystèmes impactés (Crain et al., 2009). La biodiversité se voit directement et indirectement impactée par la surexploitation des stocks halieutiques (*e.g.* destruction des habitats, perturbation des réseaux trophiques, affaiblissement ou disparition de stocks d'espèces halieutiques). L'exploitation des produits de la mer est considérée comme étant actuellement la principale cause affectant l'environnement marin (IPBES, 2019).

À l'échelle globale, **les stocks de poissons sont les ressources les plus impactées par l'exploitation halieutique** devant les autres productions marines de la pêche de capture (e.g. crustacés, mollusques, oursins) avec plus de 66 millions de tonnes de production en 2020 (FAO, 2022). Sur l'ensemble des espèces de poissons vivants dans les mers et les océans du globe recensées sur la liste rouge de l'IUCN (IUCN, 2022), 795 espèces sont répertoriées (à l'échelle globale) dans une des trois catégories d'espèces dites « menacées d'extinction » (**Figure 1**) : *i*) Vulnérable (en anglais : *Vulnerable*, VU) ; *ii*) En danger (en anglais : *Endangered*, EN) ; et *iii*) En danger critique (en anglais : *Critically Endangered*, CR). Parmi ces espèces, 403 sont des Ostéichthyens (dont 2 espèces de Sarcoptérygiens et 401 espèces d'Actinoptérygiens) et 392 sont des Chondrichthyens. Sur ces 795 espèces, environ 73 % (i.e. 577) d'entre elles sont listées comme menacées à cause de leur exploitation (« *Threats : Fishing & harvesting aquatic resources* ») (IUCN, 2022).

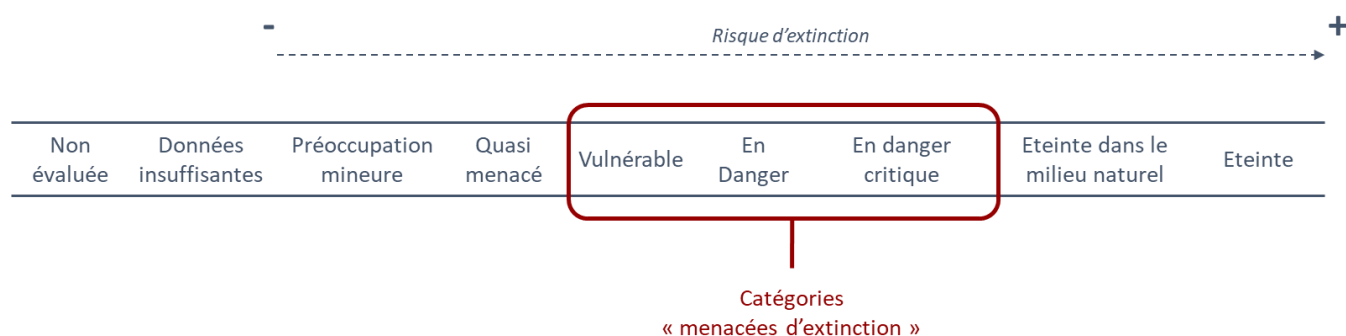


Figure 1 : Liste des neuf catégories de la liste rouge de l'IUCN pour la classification d'une espèce (modifié de IUCN, 2022)

3. La mer Méditerranée : fragile hotspot de biodiversité

Certaines régions marines constituent des écosystèmes complexes marqués par une forte diversité biologique. La mer Méditerranée accueille, par exemple, plus de 6 % des espèces macroscopiques du monde marin (Bianchi & Morri, 2000 ; Boudouresque et al., 2017) au sein d'une surface de moins de 3 millions de km². Une vingtaine de pays bordent cette étendue d'eau salée tempérée qui représente la plus grande mer semi-fermée du Monde (Coll et al., 2012), géographiquement localisée entre les continents asiatique, africain et européen. La mer Méditerranée représente une entité écologique à part entière, remarquable par sa diversité d'habitats, son fort taux d'endémisme (9,2 % de ses espèces de poissons ; Psomadakis et al., 2012) et la présence de très nombreuses espèces marines (> 8 500 espèces marines de macroorganismes ; Bianchi & Morri, 2000). La mer Méditerranée n'échappe cependant pas aux nombreuses pressions anthropiques qui pèsent sur les écosystèmes marins (Boudouresque et al., 2017).

Elle est ainsi consensuellement considérée comme un des 36 « hotspots de biodiversité » qui couvrent le Monde (Coll et al., 2010, 2012 ; Habel et al., 2019), terme visant à qualifier une région où cohabitent un fort taux d'endémisme et de fortes pressions pesant sur les habitats et les espèces (Myers et al., 2000). La mer Méditerranée peut ainsi être considérée comme une zone prioritaire de conservation (Lévêque & Mounolou, 2008).

En mer Méditerranée, la pollution, le transport maritime dense, la dégradation des habitats et la surexploitation des stocks sont des causes directes affectant de nombreuses espèces méditerranéennes (Coll et al., 2012), par exemple des espèces de poissons marins.

Sur un total de 662 espèces de poissons vivants en mer Méditerranée et en mer Noire recensées sur la liste rouge de l'UICN (la mer Méditerranée abritant environ 750 espèces de poissons ; Meinesz, 2021), 46 de ces espèces sont considérées comme régionalement menacées d'extinction à l'échelle de la mer Méditerranée : 36 espèces de Chondrichthyens et 10 espèces d'Actinoptérygiens (Tableau 1 ; Abdul Malak et al., 2011 ; IUCN, 2022).

Tableau 1 : Liste des espèces d'Actinoptérygiens vivants en mer Méditerranée listées dans une des trois catégories d'espèces menacées d'extinction (i.e. CR, EN ou VU) sur la liste rouge UICN à l'échelle méditerranéenne

Nom vernaculaire (français ; MNHN & OFB, 2023)	Nomenclature binomiale	Catégorie (IUCN, 2022)
Corb	<i>Sciaena umbra</i>	Vulnérable
Denti, Dente commun	<i>Dentex dentex</i>	Vulnérable
Gobie des sables, Gobie buhotte	<i>Pomatoschistus minutus</i>	Vulnérable
Mérou brun	<i>Epinephelus marginatus</i>	En danger
Labre vert	<i>Labrus viridis</i>	Vulnérable
Thon rouge de l'Atlantique	<i>Thunnus thynnus</i>	En danger
Ombrine côtière, Ombrine commune	<i>Umbrina cirrosa</i>	Vulnérable
Gobie de Tortonese	<i>Pomatoschistus tortonesei</i>	En danger
Gobie tacheté	<i>Pomatoschistus microps</i>	En danger critique
Merlu européen, Merlu blanc	<i>Merluccius merluccius</i>	Vulnérable

Une protection efficace des habitats et des espèces méditerranéennes semble ainsi être indispensable, mais également communément convenue. En effet, depuis de nombreuses années la protection des écosystèmes marins est au cœur des politiques environnementales mondiales.

A l'échelle de la mer Méditerranée, plusieurs conventions sont les socles historiques de la conservation des habitats et des espèces marines, comme la Convention sur la Protection du Milieu Marin et du littoral de la Méditerranée (Convention de Barcelone ; ayant vu le jour comme 'Convention pour la

Protection de la mer Méditerranée contre la Pollution' en 1976, et amendée en 1995) ou la Convention relative à la Conservation de la vie Sauvage et du Milieu naturel de l'Europe (Convention de Berne ; signée en 1979). Ces textes ont pour objectif principal la protection de l'environnement méditerranéen, marin et côtier, par le biais d'actions (individuelles ou conjointes) des pays du bassin méditerranéen. Plus récemment, la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM ; 2008) avait comme objectif, au niveau européen, d'atteindre le « bon état écologique » des masses d'eaux marines en 2020. La nouvelle stratégie de l'Union Européenne en faveur de la biodiversité à l'horizon 2030 (mise en place en 2020) vise, actuellement, à protéger et restaurer les écosystèmes marins. Au niveau national, le plan Biodiversité (en vigueur depuis 2018) inclut parmi ses 6 axes d'actions un axe exclusivement centré sur la protection et la restauration de la nature (« Axe 3 : Protéger et restaurer la nature dans toutes ses composantes ») dans lequel est mentionnée la biodiversité marine (Comité interministériel biodiversité, 2018).

Comme préalablement mentionné dans ce Chapitre (*cf* section 1), les aires marines protégées (AMPs) sont des outils de conservation dont une des missions premières est la protection et/ou la restauration des écosystèmes, des milieux et des espèces pour conserver ou atteindre le « bon état écologique » (JO, 2006 ; Comité français de l'UICN, 2021). Les AMPs sont des zones maritimes délimitées dans lesquelles la réglementation sur les activités humaines peut être très variable, allant d'une très faible protection à de strictes interdictions (*e.g.* pêche, chasse sous-marine, mouillage des embarcations) (*e.g.* Lester & Halpern, 2008 ; Lubchenco & Grorud-Colvert, 2015).

Cet outil de protection est reconnu comme potentiellement bénéfique pour les habitats et les espèces inféodées à ces aires, mais également pour les zones à proximité (grâce à l'effet « spillover » : Halpern et al., 2009). Cependant, il est à noter que malgré la présence de plus d'un millier d'AMPs au cœur de la mer Méditerranée, moins d'1 % de la surface de cette mer (soit environ 3,5 % de la surface totale protégée) présentait un fort niveau de protection en 2020 (Claudet et al., 2020).

4. La Corse : territoire d'exception

La France compte aujourd'hui 565 AMPs (métropole et territoires outre-mer ; Ministère de la Transition Ecologique, 2022) dont 94 situées en Méditerranée. Parmi ces AMPs méditerranéennes, une trentaine, de différents types, sont abritées dans les eaux corses (Durieux et al., 2020), soit:

- 21 sites Natura 2000 ;
- 1 Parc Naturel Marin (le Parc Naturel Marin du Cap Corse et de l'Agriate, créé en 2016) ;
- 3 réserves naturelles terrestres et marines (la Réserve Naturelle des Bouches de Bonifacio, la Réserve Naturelles des îles du Cap Corse et la Réserve Naturelle de Scandola) ;
- 8 cantonnements de pêche (*e.g.* le cantonnement de pêche de Saint-Florent).

La Corse est une île française de près de 9 000 km² située au nord-ouest de la mer Méditerranée (**Figure 2**). Elle est, sur un total d'environ 200 îles peuplant la mer Méditerranée (Matthieu et al., 2019), la quatrième plus grande île méditerranéenne (après la Sicile, la Sardaigne et Chypre ; Matthieu et al., 2019). Le littoral corse est conséquent, avec plus de 1000 km, et représente la plus longue côte méditerranéenne française devant la France continentale (Marengo, 2016).

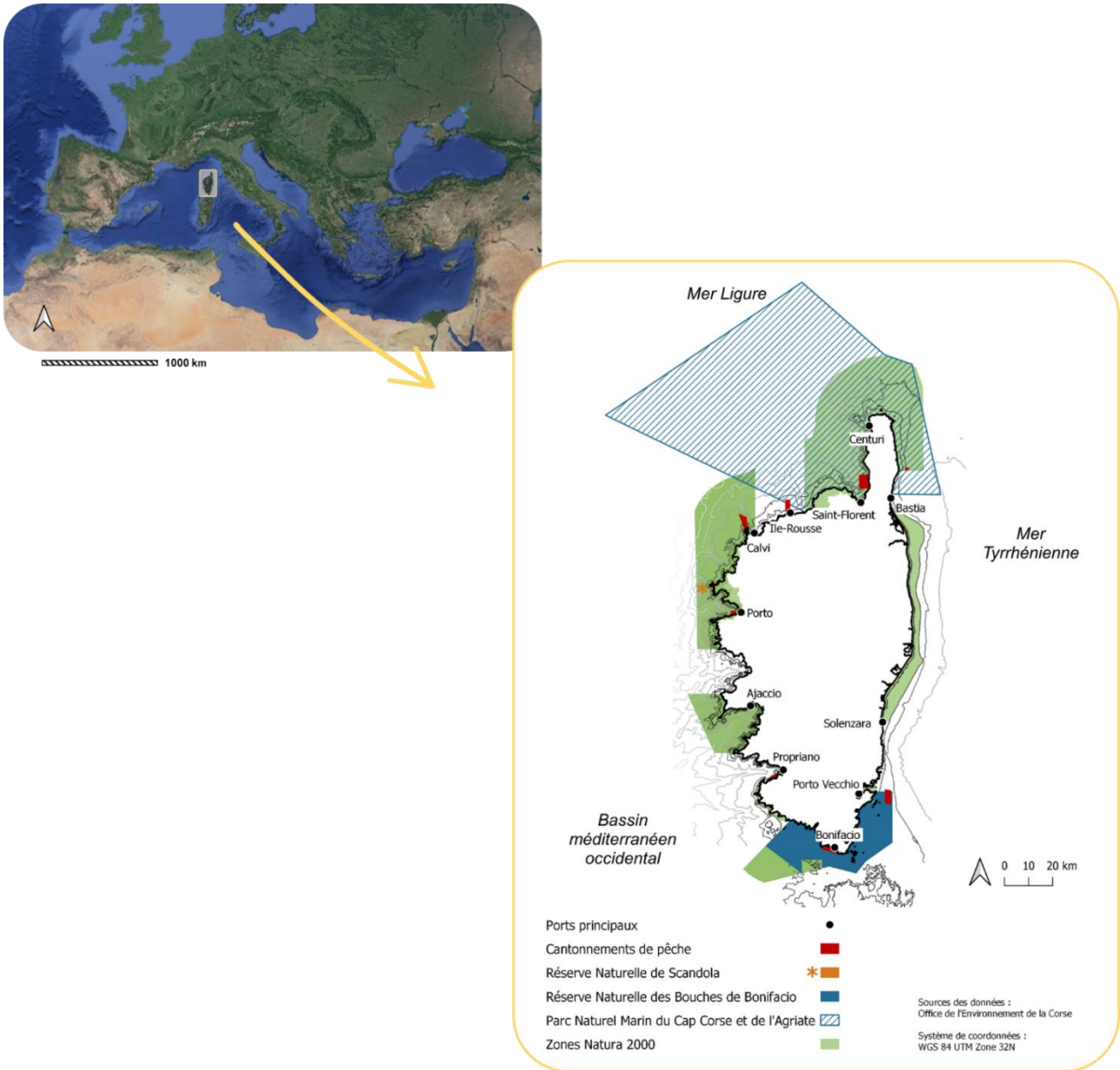


Figure 2 : Localisation de la Corse en mer Méditerranée (image : Google Earth) et carte de la Corse (localisation des AMPs et des principaux ports de pêche ; figure modifiée de Durieux et al., 2020)

La Corse est un territoire méditerranéen abritant une très forte biodiversité marine (poissons, oiseaux marins, invertébrés ; Coll et al., 2012) mais également de nombreuses pressions et menaces anthropiques (*e.g.* urbanisation, pêche, agriculture, tourisme ; Holon et al., 2015 ; Gerigny et al., 2016).

Cette île abrite des espèces emblématiques menacées comme, par exemple, le denti et le corb, deux espèces côtières de poissons marins (**Tableau 1**).

5. *Dentex dentex* et *Sciaena umbra* : modèles d'étude

Le denti, *Dentex dentex* (Linnaeus, 1758 ; **Figure 3a**), et le corb, *Sciaena umbra* (Linnaeus, 1758 ; **Figure 3b**), sont deux espèces démersales de poissons marins retrouvées dans les eaux côtières méditerranéennes. *Dentex dentex* appartient à la famille des Sparidae, comme la bogue *Boops boops*, le sar commun *Diplodus sargus*, la dorade royale *Sparus aurata*, qui sont quelques-unes des 22 espèces de cette famille présentes en mer Méditerranée (Arculeo, 2003). *Sciaena umbra* appartient à celle des Sciaenidae, comme le maigre *Argyrosomus regius* et l'ombrine côtière *Umbrina cirrosa*, qui sont deux des cinq espèces de cette famille retrouvées en mer Méditerranée (Chater et al., 2018).

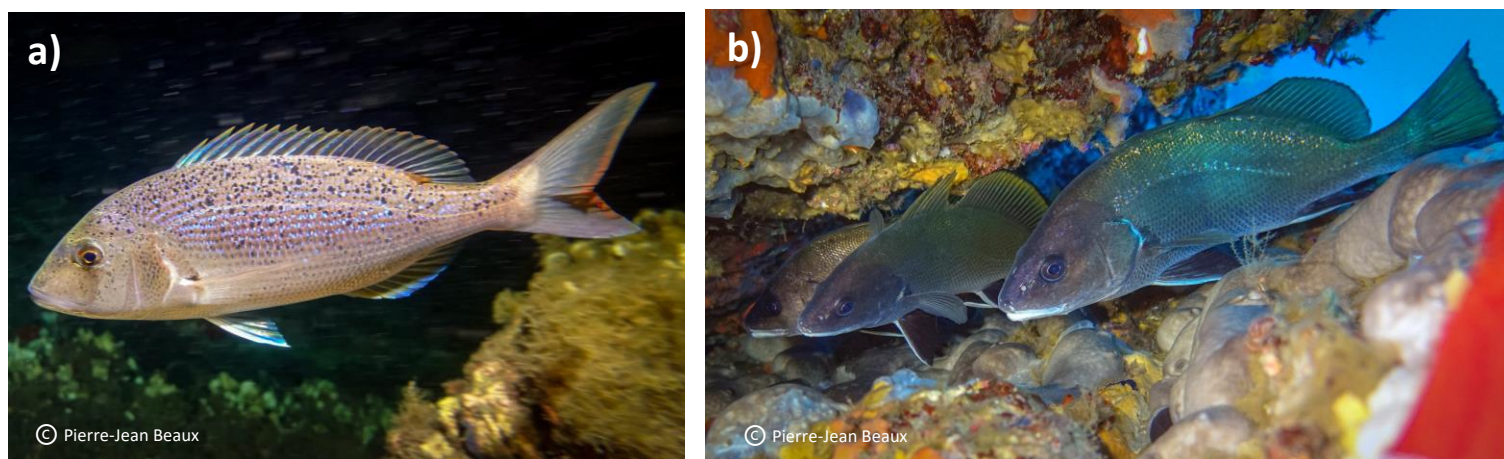


Figure 3 : (a) *Dentex dentex* et (b) *Sciaena umbra* photographiés *in situ*

Le denti et le corb sont retrouvés le long des côtes corses où ils sont très appréciés pour leur chair (Harmelin, 2013 ; Marengo, 2016). Dans cette région, le denti est une espèce ciblée par la pêche récréative et professionnelle (Marengo et al., 2015 ; Marengo, 2016). Elle fait, par exemple, partie des cinq espèces les plus capturées par les palangres benthiques et les filets à poissons des pêcheurs professionnels corses (Bousquet et al., 2022). Tout comme pour le corb, une importante diminution des captures a été recensée en Méditerranée depuis la fin du siècle dernier (M. La Mesa et al., 2008 ; Bizsel et al., 2011b ; Marengo et al., 2014 ; Harmelin-Vivien et al., 2015). Ces deux espèces sont des espèces présentant une espérance de vie relativement longue (jusqu'à 36 ans pour le denti : Baudouin et al., 2016 ; jusqu'à 31 ans pour le corb : Morat et al., 2017), ce qui les rend d'autant plus sensibles aux pressions de pêche exercées sur les stocks sauvages.

Depuis 2007, ces deux espèces sont listées dans la catégorie « Vulnérable » de la liste rouge de l’UICN pour leur évaluation en Méditerranée (Bizsel et al., 2011a, 2011b ; IUCN, 2022 ; **Tableau 1**). **Le denti et le corb sont ainsi considérés comme des espèces menacées d’extinction dans les eaux méditerranéennes.**

Le corb a longtemps été une espèce ciblée par les chasseurs sous-marins, semblant contribuer à l’amenuisement des populations sauvages (*e.g.* Harmelin & Ruitton, 2007 ; Harmelin, 2013 ; Morat et al., 2017 ; Culioli, 2018). Pour lutter contre le déclin des stocks de cette espèce, le corb fait l’objet d’une réglementation interdisant la pêche récréative dans les eaux méditerranéennes françaises depuis décembre 2013 (arrêté préfectoral n°2013357-0007 pour la Méditerranée française continentale et n°2013357-0002 pour les eaux corses) et valable jusqu’en 2023.

Concernant le denti, un arrêté visant à réglementer les actions de la pêche professionnelle et récréative sur cette espèce a vu le jour début 2023. Cet arrêté (n°R20-2023-03-10-00001, publié le 10 mars 2023) correspond à la première réglementation mise en place en Corse pour limiter les captures de denti. Il consiste en *i*) une taille minimale de capture de 40 cm (longueur totale, LT), *ii*) une interdiction des pêches professionnelles (avec captures accidentelles autorisées, voir détails dans l’arrêté) ou récréatives de denti durant un mois de repos biologique (entre le 15 mars et le 15 avril) et *iii*) une limitation du nombre de prise pour la pêche récréative (un denti par personne et par jour dans la limite de deux par bateau ou un denti par personne pour la pêche du rivage).

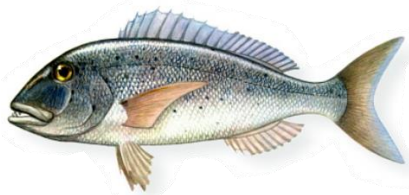
Ces deux espèces sont des espèces emblématiques de la mer Méditerranée, d’intérêt économique, patrimonial et écologique (*i.e.* prédateurs de haut et assez haut niveau trophique pour *D. dentex* et *S. umbra*, respectivement ; Engin & Seyhan, 2009 ; Marengo et al., 2014 ; Vanalderweireldt et al., 2022). De nombreuses connaissances ont récemment été acquises sur les stades adultes de *D. dentex* et *S. umbra* (*e.g.* Grau et al., 2009 ; Marengo et al., 2014, 2015, 2016 ; Marengo, 2016 ; Marengo et al., 2017 ; Brazo et al., 2021 ; Garcia et al., 2022). Certaines des connaissances sur ces deux espèces ont été synthétisées dans la **Figure 4**.

A l’inverse, très peu de connaissances sont disponibles dans la littérature scientifique concernant les jeunes stades de *D. dentex* et *S. umbra* dans le milieu naturel. En effet, les post-larves et juvéniles de l’année de ces deux espèces ne sont généralement pas, ou bien très exceptionnellement, observées *in situ* (Dulčić et al., 2002 ; Cheminée et al., 2013, 2017). Ce sont donc des stades considérés comme très cryptiques, entraînant un manque crucial d’informations concernant, notamment, leur écologie et leurs caractéristiques comportementales dans le milieu naturel.

Depuis de nombreuses années, *D. dentex* fait l’objet d’une grande attention concernant sa reproduction et l’élevage de larves et juvéniles en écloserie (*e.g.* Glamuzina et al., 1989 ; Efthimiou et al., 1994 ; Koumoundouros et al., 1999 ; Abellán, 2000 ; Koumoundouros et al., 2001 ; Pavlidis et al.,

2001 ; Rueda & Martínez, 2001 ; Espinós et al., 2003 ; Koumoundouros et al., 2004 ; Pavlidis et al., 2004 ; Chatzifotis et al., 2005 ; Firat et al., 2005 ; Mihelakakis et al., 2005 ; Giménez & Estévez, 2007, 2008 ; Giménez et al., 2008). Les études publiées concernant la maîtrise aquacole de *D. dentex* ont débuté à la fin des années 1980 (Glamuzina et al., 1989) et constituent aujourd'hui une quinzaine d'articles. À l'inverse, bien qu'une attention grandissante ait également émergé concernant *S. umbra*, les expérimentations de maîtrise aquacole sur cette espèce sont récentes (avec une première publication scientifique en 2006 : Chatzifotis et al., 2006) et peu abondantes (à notre connaissance uniquement trois études : Chatzifotis et al., 2006 ; Hamzaçebi & Can, 2021 ; Millot et al., 2023). La littérature présente ainsi un net déséquilibre entre ces deux espèces.

La maîtrise de la reproduction et de l'élevage de ces deux espèces pourrait ainsi participer à la diversification des espèces aquacoles produites à visée alimentaire, mais également participer au développement d'actions de restauration active de populations.



Dentex dentex

Aire de répartition

- Espèce côtière, présente dans l'océan Atlantique Nord-Est (de la Mauritanie en passant par le golfe de Gascogne jusqu'aux îles Britanniques), en mer Méditerranée, en mer Noire et en mer d'Azov (Kaschner et al., 2019 ; Froese & Pauly, 2022)

Durée de vie

- Espèce à longue espérance de vie : plus de 20 ans (Marengo et al., 2014)
- Plus vieil individu recensé dans la littérature : individu de 36 ans (longueur totale, LT ~75 cm) pêché au large des côtes corses (Baudouin et al., 2016)

Régime alimentaire

- Prédateur de haut niveau trophique (niveau trophique 4,42 dans Vanalderweireldt et al., 2022)
- Plutôt piscivore (84 % dans Chemmam-Abdelkader, 2004 ; 19 % dans El-Fergani & El-Mor, 2014 ; 74 % dans Morales-Nin & Moranta, 1997) mais se nourrit également de crustacés (9 % dans Chemmam-Abdelkader, 2004 ; 35 % dans El-Fergani & El-Mor, 2014) et de céphalopodes (5 % dans Chemmam-Abdelkader, 2004 ; 21% dans El-Fergani & El-Mor, 2014 ; 26 % dans Morales-Nin & Moranta, 1997)

Reproduction

- Espèce gonochorique (Grau et al., 2016)
- Période de reproduction : entre mars et juin (Rueda & Martínez, 2001 ; Marengo et al., 2014 ; Grau et al., 2016)
- Maturité sexuelle pour 50 % des individus atteinte à environ 34-35 cm LT pour les deux sexes (c'est la L50 ; soit dans la 3ème année de vie des mâles et la 4ème année de vie des femelles) le long des côtes de Majorque (Grau et al., 2016), à environ 35 cm LT pour les femelles et 52 cm LT pour les mâles le long des côtes de Majorque (Morales-Nin & Moranta, 1997) et à environ 23 cm LT pour les deux sexes au large des côtes tunisiennes (Chemmam-Abdelkader, 2004)

Comportement & Écologie

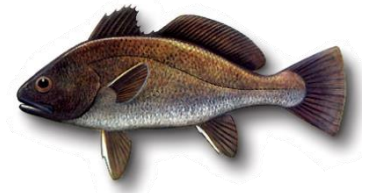
- Individus adultes considérés plutôt solitaires (Marengo et al., 2014) avec, cependant, le recensement d'un comportement plus grégaire durant la période de reproduction (e.g. Aspillaga et al., 2019). Les individus juvéniles sont considérés plus grégaires (Marengo et al., 2014)
- Utilisation verticale de l'habitat qui semble varier en fonction de la taille des individus : individus de petites tailles plutôt observés dans de faibles profondeurs (individus < 15 cm surtout retrouvés jusqu'à 10 m de profondeur ; Chemmam-Abdelkader, 2004), individus de tailles intermédiaires généralement retrouvés entre 15 et 50 m de profondeur (Chemmam-Abdelkader, 2004 ; Marengo et al., 2014) et des individus adultes pouvant habiter un large intervalle de profondeur (de 0 à 200 m ; Marengo et al., 2014)
- Les herbiers de *Posidonia oceanica* jouent un rôle important dans la vie de l'espèce (habitat et nurserie ; Garcia et al., 2022)

Exploitation & Pêche

- Importante diminution des captures en Méditerranée depuis les années 1990 (d'environ 8000 tonnes à un peu plus de 1000 tonnes en 2010 ; Marengo et al., 2014)
- Très appréciée gustativement, cette espèce est ciblée par la pêche professionnelle mais également récréative (Lloret et al., 2008 ; Marengo et al., 2014)
- En Corse, elle fait partie des 5 espèces les plus pêchées par les pêcheurs professionnels via l'utilisation de palangres benthiques et de filets à poissons (Bousquet et al., 2022)

Protection, Réglementation & Statut

- La mise en place d'Aires Marines Protégées (AMPs) semble être nettement bénéfique pour les stocks de cette espèce (Marengo et al., 2014, 2015)
- Réglementations imposant une taille minimale de débarquement dans plusieurs pays méditerranéens (e.g. Croatie, Algérie, Turquie) concernant la pêche professionnelle. En Corse, la pêche (professionnelle et récréative) de cette espèce fait désormais l'objet d'une réglementation récente (arrêté préfectoral n° R20-2023-03-10-00001 ; 2023-2026)
- Espèce classée "Vulnérable" à l'échelle globale et à l'échelle de la mer Méditerranée sur la liste rouge des espèces menacées de l'UICN (IUCN, 2022)



Sciaena umbra

- Espèce côtière, présente dans l'océan Atlantique Nord-Est (du Sénégal en passant par le golfe de Gascogne jusqu'en Mer du Nord), en mer Méditerranée, en mer Noire et en mer d'Azov (Kaschner et al., 2019 ; Froese & Pauly, 2022)

- Espèce à longue espérance de vie : plus de 15 ans (Grau et al., 2009)

- Plus vieil individu recensé dans la littérature : une femelle de 31 ans (LT = 49,7 cm) braconnée au cœur d'une réserve naturelle corse, la réserve de Scandola (Morat et al., 2017)

- Prédateur (niveau trophique 3,16 dans Vanalderweireldt et al., 2022)

- Se nourrit essentiellement de crustacés (décapodes et amphipodes) mais une petite partie de son régime alimentaire peut également être constituée de polychètes, de mollusques et de poissons (Chakroun & Ktari, 1981 ; Fabi et al., 1998, 2006). La composition en poissons semble prendre une place plus conséquente dans le régime alimentaire d'individus de grande taille (> 30 cm LT) au large des côtes turques (Engin & Seyhan, 2009)

- Espèce gonochorique (Grau et al., 2009)

- Période de reproduction : entre mars-mai et août (respectivement au large des îles Baléares, Grau et al., 2009, et au large des côtes tunisiennes, Chakroun-Marzouk & Ktari, 2003)

- Maturité sexuelle pour 50 % des individus atteinte à environ 20-21 cm LS (longueur standard) pour les mâles et les femelles, respectivement (côtes tunisiennes ; Chakroun-Marzouk & Ktari, 2003), et à environ 25 et 30 cm LT pour les mâles et les femelles, respectivement (au large des îles Baléares ; Grau et al., 2009)

- Espèce plutôt grégaire, souvent observée se déplaçant en groupe d'une à plusieurs dizaines d'individus (Harmelin, 1991)

- Utilisation verticale de l'habitat qui peut aller jusqu'à 180 m de profondeur (Harmelin, 1991) mais espèce qui semble préférentiellement habiter les 50 premiers mètres verticaux (Harmelin, 1991 ; Chakroun-Marzouk & Ktari, 2003 ; Harmelin & Ruitton, 2007 ; Brazo et al., 2021)

- Espèce plutôt sédentaire (Alós & Cabanellas-Reboredo, 2012)

- Espèce active durant la nuit (Brazo et al., 2021) et, en journée, est souvent observée dissimulée dans des anfractuosités rocheuses ainsi qu'à proximité d'herbiers de *Posidonia oceanica* (Harmelin-Vivien et al., 2015)

- Espèce émettrice de son, par les individus mâles, durant la période de reproduction (Picciulin et al., 2020)

- Les herbiers de *Posidonia oceanica* jouent un rôle important dans la vie de l'espèce (habitat et nurserie ; Garcia et al., 2022)

- Importante diminution des captures en Méditerranée depuis les années 1980 (entre 1980 et 2005 : réduction d'environ 70 % ; Bizsel et al., 2011 ; Harmelin-Vivien et al., 2015)

- Très appréciée gustativement, cette espèce est notamment très prisée par la chasse sous-marine (Coll et al., 2004 ; Morales-Nin et al., 2005 ; Lloret et al., 2008 ; Harmelin-Vivien et al., 2015 ; Riera-Batle & Grau, 2022)

- La mise en place d'Aires Marines Protégées (AMPs) semble nettement être bénéfique pour les stocks de cette espèce (Harmelin & Ruitton, 2007 ; Harmelin, 2013 ; Di Iorio et al., 2020)

- Réglementation interdisant la pêche récréative dans les eaux méditerranéennes françaises (arrêtés préfectoraux n°2013357-0007 et n°2013357-0002) depuis décembre 2013 et ce jusqu'en 2023 sur cette espèce

- Espèce figurant à l'annexe III de la convention pour la protection du milieu marin et du littoral de la Méditerranée (convention de Barcelone) et à l'annexe III de la convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel d'Europe (convention de Berne, 1977)

- Espèce classée "Quasi menacée" à l'échelle globale et "Vulnérable" à l'échelle de la mer Méditerranée sur la liste rouge des espèces menacées de l'UICN (IUCN, 2022)

Figure 4 : Résumé non exhaustif de connaissances (biologiques, écologique et législatives) sur *Dentex dentex* et *Sciaena umbra*, récoltées dans la littérature (crédit illustrations poissons : Reno Tonna, renotonna.yolasite.com)

6. Envisager l'utilisation de juvéniles produits en éclosion à des fins de restauration de population

Comme évoqué précédemment (*cf* section 1), le relâché d'individus élevés en captivité est une méthode de renforcement artificiel de stocks sauvages. Cette méthode peut être utilisée en mer à trois fins distinctes, différenciables de par leur dénomination :

- le pacage marin (ou lâcher-recapture), appelé '*sea ranching*' en anglais. Ce processus consiste en des relâchés d'individus dans l'unique but de leur recapture. Ces actions n'ont pas pour vocation de participer à un renforcement à long terme des populations sauvages (Bell et al., 2008 ; Leber, 2013). Ce processus peut être considéré comme une méthode de « *stocking for put-grow-and-take food fisheries* » (Leber et al., 2004) ;
- le renforcement des stocks (ou surpeuplement), appelé '*stock enhancement*' en anglais. Ce processus consiste en des relâchés (généralement réguliers) d'organismes dans le but, à terme, d'augmenter la taille du stock exploitable et ainsi accroître la production de la pêche. Ces actions ne sont généralement pas utilisées dans le cas où le stock reproducteur est en déclin mais plutôt lorsque la capacité biotique du milieu est sous-exploitée à cause d'un recrutement naturel limité (Bell et al., 2008 ; Leber, 2013) ;
- le repeuplement, appelé '*restocking*' en anglais. Ce processus consiste en des relâchés d'organismes voués, à terme, à intégrer le stock reproducteur dans le but de palier à l'affaiblissement des stocks sauvages. Ces actions ont ainsi pour but de « restaurer la biomasse reproductrice gravement appauvrie jusqu'à ce qu'elle puisse, de nouveau, produire des rendements réguliers et abondants » (Bell et al., 2008). Des mesures de protection sur l'espèce ciblée (*e.g.* mise en place d'un moratoire sur la pêche) sont généralement utilisées en parallèle de cet outil afin de maximiser le potentiel de restauration de ces stocks (Bell, 2004). Ces actions ont, en plus d'une volonté de soutien des pêcheries, un objectif de conservation de la biodiversité.

Les actions de relâchés *in situ* d'individus produits en élevage ciblent généralement le stade juvénile (Lorenzen et al., 2010). Ce stade de développement est privilégié, car se trouve à mi-chemin entre des individus larvaires très sensibles à la mortalité *in situ* et des individus adultes dont la durée d'élevage en captivité est par définition importante, entraînant de nombreux coûts (*e.g.* matériels, humains) et une plus longue période de domestication.

6.1. Méthode de conservation au grand potentiel...

Dans l'optique du renfort démographique d'espèces menacées, la reproduction en captivité d'individus et le relâché en milieu naturel de leur descendance est considérée comme une des

possibles solutions utilisées depuis plusieurs décennies. Historiquement, des actions de restauration de population comme outils de management pour limiter le déclin de populations sauvages ont de nombreuses fois été utilisées pour des espèces terrestres. La réintroduction ou le renforcement de populations ont contribué à la restauration de plusieurs espèces terrestres (*e.g. Gallirallus owstoni, Mustela nigripes, Oryx leucoryx, Leontopithecus rosalia*, résumé dans Williams & Hoffman, 2009 et Curry et al., 2013), induisant une considération croissante de l'utilisation d'individus captifs à des fins de conservation d'espèces. Cet outil de renforcement artificiel des stocks a également été, depuis bien longtemps, utilisé chez des espèces de poissons d'eau douce (Cowx, 1994).

Depuis plusieurs décennies, cet outil est de plus en plus considéré pour des espèces de poissons marins au vu des menaces grandissantes pesant sur les stocks halieutiques mondiaux. De nombreux pays se sont déjà intéressés au potentiel de renforcement artificiel de nombreuses populations de poissons marins (*e.g. Gadus morhua* en Norvège : Svåsand et al., 2000 ; *Sparus aurata* en Espagne et au Portugal : Sánchez-Lamadrid, 2002 ; Lino, 2012 ; *Diplodus sargus* et *D. cervinus* au Portugal : Lino, 2012 ; *Pagrus major* au Japon : Shishidou, 2002 ; *Paralichthys adspersus* au Chili : Cárcamo et al., 2021 ; *Epinephelus marginatus* en Italie : G. La Mesa et al., 2008 ; de Innocentiis et al., 2008 ; Donadelli et al., 2015). La maîtrise aquacole de la reproduction et de l'élevage d'espèces marines est une réalité grandissante (Lorenzen et al., 2013), et un maillon essentiel pour l'utilisation de juvéniles produits en élevage à des fins de restauration de population.

Le relâché de juvéniles produits en écloserie à des fins de renforcement artificiel des stocks sauvages a, dans le cas de quelques espèces de poissons marins, pu montrer une certaine efficacité : c'est le cas du mulot cabot d'élevage (*Mugil cephalus*) à Hawaï ainsi que de la daurade japonaise (ou pagre du Japon : *Pagrus major*) et de *Paralichthys olivaceus* d'élevage au Japon (Leber & Arce, 1996 ; Kitada & Kishino, 2006). La recapture de ces trois espèces par des pêcheurs professionnels a pu montrer la capacité de ces juvéniles à survivre dans le milieu suite à leur relâché et à grandir avant de finalement constituer un apport aux stocks de la pêche locale (Leber & Arce, 1996 ; Kitada & Kishino, 2006).

6.2. ... mais quelque peu controversée

Cependant, l'utilisation de juvéniles d'élevage à des fins de restauration active de population est aujourd'hui controversée (*e.g. Bell et al., 2006 ; Araki & Schmid, 2010 ; Kitada, 2020*), malgré la présence de quelques exemples de réussite et la pertinence de cette mesure de conservation.

Globalement, deux aspects distincts remettent en cause cette méthode de renforcement artificiel des stocks sauvages : *i)* l'impact potentiel des individus d'élevage sur les populations sauvages et *ii)* le faible taux de réussite généralement atteint par ces programmes de restauration de population.

i) L'impact potentiel des individus d'élevage sur les populations sauvages

Ce premier aspect suppose que les individus d'élevage se doivent d'être parfaitement exempt de pathologies et de parasites pouvant impacter les populations naturelles. Cela correspond alors à la **nécessité de réaliser un contrôle sanitaire** préalablement à chaque action de relâché.

La nécessité d'un contrôle génétique des lots d'élevage à relâcher a également été recommandée de nombreuses fois dans la littérature (*e.g.* Bert et al., 2007). Cette directive est en lien avec l'idée qu'une action de relâché d'individus produits en élevage ne devrait pouvoir entraîner l'altération de la diversité génétique des populations naturelles.

Ces deux types de contrôle doivent ainsi être considérés comme des prérequis pour une action de relâché utilisant des individus produits en éclosion à des fins de conservation.

ii) Le faible taux de réussite généralement atteint par ces programmes de restauration de population

Ce second aspect est essentiellement dû au taux de mortalité généralement élevé après un relâché dans le milieu naturel d'individus nés et élevés en captivité (*e.g.* Olla et al., 1998 ; Brown & Laland, 2001 ; Leber, 2013). Même si cette mortalité peut être corrélée à la présence d'un habitat peu propice lors du relâché (*e.g.* pollution, capacité biotique du milieu, taux de prédation), la production d'individus présentant des déficits comportementaux a souvent été le principal facteur mis en cause (*e.g.* Olla et al., 1998 ; Brown & Laland, 2001 ; Gro Vea Salvanes & Braithwaite, 2006 ; Teletchea, 2017). **Le très faible taux de survie post-relâché de juvéniles produits et élevés en captivité semblerait ainsi être notamment lié à leur incapacité à échapper à des attaques de prédateurs et à se nourrir *in situ*** (Olla et al., 1998), induisant la mort de ces individus inaptes.

Certains mécanismes inhérents aux comportements de nourrissage et de fuite ont été montrés comme innés. Par exemple, des juvéniles de morue d'élevage ont montré une préférence alimentaire pour des proies mobiles, plutôt qu'immobiles, tout comme leurs congénères sauvages (Steingrund & Fernö, 1997). De plus, des juvéniles de saumon royal ont montré un comportement d'évitement en présence d'indices olfactifs d'un potentiel prédateur dont l'espèce leur était inconnue (Berejikian et al., 2003). Cependant, d'autres mécanismes comportementaux ont, eux, plutôt été montrés en lien avec un apprentissage des individus (Brown & Laland, 2001). En effet, des déficits comportementaux d'individus d'élevage ont de nombreuses fois été recensés dans la littérature en ce qui concerne la capacité de juvéniles d'élevage à se nourrir ou à échapper à des attaques de prédateurs (*e.g.* voir synthèse des études dans Huntingford, 2004). Plusieurs études ont pu, par exemple, mettre en évidence *i)* de plus faibles capacités de préhension de proies vivantes (*e.g.* Sundström & Johnsson, 2001), *ii)* de plus faibles quantités de proies ingérées (*e.g.* Munakata et al., 2000 ; Sundström & Johnsson, 2001) ; et *iii)* des réponses anti-prédateur moins marquées (Jackson & Brown, 2011) chez des juvéniles de poissons d'éclosion en comparaison avec leurs congénères sauvages. Ceci suppose

que les performances et capacités comportementales peuvent être modifiées en élevage (Bégout-Anras & Lagardère, 2004).

APARTÉ 1 : Comportement & Personnalité

Le **comportement** d'un animal renvoie à ce que cet individu fait (Davis, 1966 : « *what an animal does* ») en réponse à une stimulation (interne et/ou externe à l'organisme) (Levitis et al., 2009)¹, en lien avec son état de motivation (Budaev & Brown, 2011), son expérience et sa personnalité (Kaiser & Müller, 2021).

Les comportements correspondent ainsi à des actions observables d'un organisme (**Figure 5**). L'observation et la quantification de comportements ciblés permettent la caractérisation de **traits de personnalité** d'un organisme. Kaiser & Müller (2021) énoncent qu'un trait de personnalité peut être finalement considéré comme une disposition individuelle (« *disposition* ») à agir d'une certaine manière, ne s'exprimant que dans certaines conditions (« *manifestation conditions* »), et s'exprimant sous la forme de comportements (« *manifestations* »).

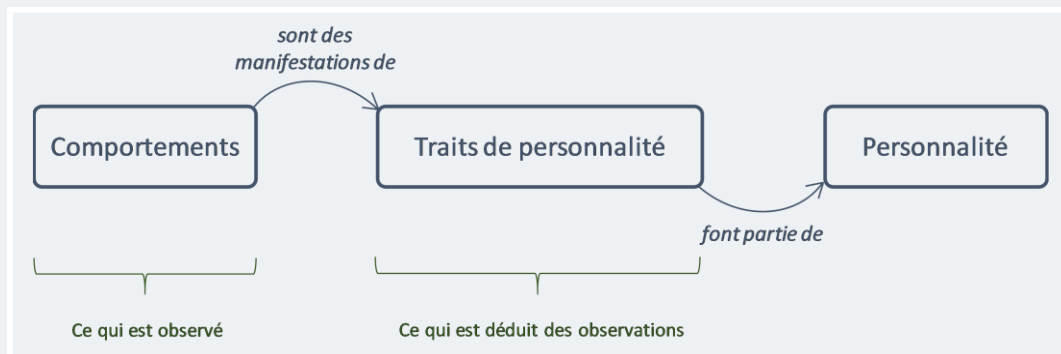


Figure 5 : Liens entre les trois concepts distincts que sont les comportements, les traits de personnalité et la personnalité (figure modifiée de Kaiser & Müller, 2021).

Cinq traits de personnalité sont généralement utilisés pour caractériser la **personnalité** d'un animal : l'audace, l'activité, la sociabilité, l'agressivité et l'exploration (Réale et al., 2007). Le concept de personnalité caractérise les « différences comportementales interindividuelles qui sont relativement stables au cours du temps et à travers différentes situations » (Réale et al., 2010). Ainsi, ce concept inclut, en addition de l'idée d'une stabilité temporelle et d'une constance contextuelle, l'idée que des comparaisons interindividuelles sont nécessaires à l'analyse de la personnalité d'un individu (Kaiser & Müller, 2021).

« *Animals can have a personality only if they behave differently than others* » (Kaiser & Müller, 2021)

Les différences comportementales observables entre poissons sauvages et poissons nés et élevés en éclosion semblent, pour bon nombre d'entre elles, s'expliquer par les conditions dans lesquelles

¹ Levitis et al. (2009) ont défini la notion de comportement animal de la sorte : « *the internally coordinated responses (actions or inactions) of whole living organisms (individuals or groups) to internal and/or external stimuli, excluding responses more easily understood as developmental changes* ».

vivent les individus d'élevage (Brown & Laland, 2001 ; Huntingford, 2004 ; Gro Veia Salvanes & Braithwaite, 2006). En conditions d'élevage standards, les poissons sont généralement nourris avec de l'aliment sec (*i.e.* granulés commerciaux, et non des proies vivantes) dans des conditions de suffisance alimentaire. Ils sont généralement élevés à une température et un courant constants ; et ne sont pas familiarisés à des prédateurs ou à la prédation. Ainsi, les conditions dans lesquelles sont élevées les individus produits en éclosion ne reflètent généralement pas celles du milieu naturel, induisant de potentielles difficultés, pour ces individus, à s'acclimater et survivre en mer.

6.3. Amélioration de la qualité comportementale des individus produits

Les déficits comportementaux des juvéniles d'éclosion ne sont cependant pas une fatalité irrémédiable de tout élevage en captivité. Deux facteurs peuvent notamment avoir des effets bénéfiques sur les performances ou les comportements de juvéniles nés et élevés en éclosion (*e.g.* Olla et al., 1998 ; Brown & Laland, 2001 ; Huntingford, 2004) :

- **L'entraînement (ou l'apprentissage) des individus produits en captivité est un aspect de l'élevage pouvant fortement influencer les performances comportementales des juvéniles.**

L'entraînement au nourrissage consiste à nourrir les juvéniles d'éclosion sur proies vivantes (et non sur aliments secs) avant leur relâché afin de les familiariser aux proies retrouvées *in situ*. De nombreuses études ont montré l'intérêt de ce type d'entraînement pour améliorer les performances de nourrissage (*e.g.* le nombre de proies ingérées, l'efficacité de nourrissage) sur proies vivantes de juvéniles d'élevage (*e.g.* Ellis et al., 2002 ; Donadelli et al., 2015 ; Diana et al., 2018).

L'exposition face à des prédateurs permet de familiariser des individus naïfs à la reconnaissance de potentiels dangers de prédation et à la réponse appropriée à adopter. Ce type d'entraînement semble avoir un effet bénéfique concernant l'identification de prédateurs, leur évitement et ainsi la survie des juvéniles (*e.g.* Olla & Davis, 1989 ; références résumées dans Huntingford, 2004). La substitution d'un prédateur vivant par des signaux chimiques ou visuels est également un moyen permettant un apprentissage efficace de réponse anti-prédation (Olla & Davis, 1989).

L'apprentissage social permet à des individus naïfs à toute forme de prédation ou de nourrissage sur proies vivantes d'améliorer leurs performances comportementales grâce à l'observation de leurs congénères. L'apprentissage du danger que représente un prédateur par le biais de l'apprentissage social a été mis en évidence chez de nombreuses espèces de poissons (références résumées dans Brown & Laland, 2001). Les performances de nourrissage ont également pu être montrées comme influencées par un apprentissage social. Chez le saumon d'Atlantique, par exemple, des individus d'élevage se nourrissent plus efficacement

(i.e. plus rapidement et en plus grande quantité) d'une nouvelle proie vivante après avoir observé un congénère aguerri se nourrir de ce même type de proie (Brown & Laland, 2002) ;

○ **L'enrichissement environnemental des bassins d'élevage a également montré une forte influence sur de nombreuses performances comportementales de juvéniles.**

L'enrichissement environnemental correspond généralement à la complexification des bassins de stabulation, voués à mieux refléter les conditions du milieu naturel. Différents types d'enrichissements peuvent être utilisés, individuellement ou conjointement, comme : une photopériode naturelle, une variabilité des paramètres physico-chimiques de l'eau (e.g. température, vitesse du courant, profondeur) ou la présence de refuges (e.g. roches et végétation). Par exemple, un élevage dans des bassins enrichis en habitat induit de meilleures capacités de nourrissage sur de nouvelles proies vivantes chez le saumon d'Atlantique (Brown et al., 2003), une flexibilité comportementale plus marquée chez la morue d'Atlantique (Salvanes et al., 2007), de meilleures capacités d'apprentissage spatial et de repérage spatial chez le saumon d'Atlantique (Salvanes et al., 2013) et une tendance à la dispersion moins importante chez le sar commun (D'Anna et al., 2012) comparée aux individus élevés dans des bassins d'élevage non enrichis.

Ainsi, un entraînement des individus à relâcher et un enrichissement environnemental de leurs bassins de stabulation peuvent être considérés comme deux conditionnements intéressants à intégrer durant la période d'élevage. Ces conditionnements pourraient être propices à des améliorations comportementales des juvéniles de poissons produits en éclosérie, permettant de maximiser leur survie post-relâché.

6.4. Influence de la taille individuelle sur les performances, les comportements et la survie

Les performances comportementales et la survie *in situ* des juvéniles d'éclosérie peuvent ainsi être influencées par leur conditions d'élevage.

La taille individuelle (ou l'âge) peut également influencer i) la survie post-relâché des individus d'élevage, ii) leurs performances, ainsi que iii) leurs réponses comportementales.

- i) De plus grands juvéniles ont généralement un taux de survie post-relâché plus important (e.g. Leber, 1995 ; Willis et al., 1995 ; Masuda & Tsukamoto, 1998). Cela pourrait être directement relié au fait que, théoriquement, les plus petits juvéniles sont considérés comme plus fortement menacés par la prédation dans le milieu naturel (e.g. Bell et al., 2011). Cependant, des individus de plus grande taille sont conséquemment des individus plus âgés, qui ont donc été plus longtemps gardés en captivité. Or, il est généralement recommandé de conserver le moins longtemps possible en captivité les individus à

relâcher dans le milieu naturel (Philippart, 1995). Ceci permettrait de limiter les modifications comportementales induites par la domestication, et ainsi maximiser leur chance d'acclimatation et de survie *in situ*. En effet, des expérimentations de relâché ont pu mettre en évidence un fort taux de mortalité suite au relâché de grands individus (*e.g.* Ebner & Thiem, 2009). Hutchison et al. (2012) supposent que cette mortalité serait liée aux effets de la domestication qui pourrait, dans certains cas, desservir l'intérêt de relâcher en milieu naturel de grands individus ;

- ii) Certaines performances peuvent être affectées par la taille ou l'âge chez certaines espèces de poissons : c'est le cas des performances de nage (*e.g.* Ojanguren & Brana, 2003 ; Mateus et al., 2008 ; Faria & Gonçalves, 2010) ou de fuite (*e.g.* Domenici & Blake, 1993 ; Hale, 1996 ; Gibb et al., 2006 ; Gerry et al., 2016). Par exemple, le modèle proposé par Gibb et al. (2006) estime que, chez les poissons, les performances de fuite peuvent être considérées comme maximales entre les stades larvaire et juvénile, ce dernier stade étant caractérisé par un déclin de ces performances en lien avec la croissance des individus. En effet, plus la taille individuelle augmente, plus la vitesse de contraction des muscles semble être lente chez les poissons (Altringham & Johnston, 1990) et plus le ratio muscles/masse corporelle diminue ;
- iii) Chez de nombreuses espèces, plusieurs comportements ou traits de personnalité sont affectés par la taille ou bien l'âge des individus. Chez *Salvelinus fontinalis*, *Oncorhynchus kisutch*, *Fundulus diaphanous*, *Brachyrhaphis episcopi* et *Gambusia holbrooki*, l'audace, l'activité ou l'exploration des individus testés sont négativement corrélés à la taille et/ou l'âge des individus (*e.g.* Grant & Noakes, 1987 ; Reinhardt & Healey, 1999 ; Dowling & Godin, 2002 ; C. Brown et al., 2005 ; Durieux et al., 2010 ; Polverino et al., 2016). Ainsi chez ces espèces, les petits individus auraient plus tendances à explorer, à présenter une importante activité de nage ou à être audacieux. Cela pourrait être lié au fait que, théoriquement, de petits individus ont des besoins énergétiques relatifs plus importants (Brett, 1979 ; Weatherley & Gill, 1987). Dans une optique de recherche de nourriture, de plus petits individus auraient ainsi potentiellement plus de nécessité à explorer leur habitat et à prendre des risques (Dowling & Godin, 2002).

Il semble donc important, en lien avec la viabilité et le succès d'un programme de restauration, de trouver un compromis adéquat concernant la taille individuelle d'intérêt lors d'un potentiel relâché de juvéniles en mer.

7. Méthodes utiles pour l'étude de la viabilité de l'utilisation de juvéniles d'élevage à des fins de restauration de population

L'utilisation de juvéniles produits en éclosion à des fins de restauration active de population semble ainsi être une option à considérer dans une optique de conservation (*e.g.* Taylor et al., 2017a). Il est cependant nécessaire d'évaluer scientifiquement la faisabilité et la viabilité de cette méthode pour toutes espèces envisagées. Dans ce but, il semble fondamental de s'intéresser à différents aspects pluridisciplinaires en lien avec ce qui a été évoqué précédemment.

7.1. Contrôles sanitaire et génétique

Comme cela pu être énoncé plus haut, la viabilité d'une action de relâché tient notamment au fait de s'assurer que les populations sauvages ne puissent pas être impactées génétiquement et sanitairelement par les individus relâchés.

Un contrôle sanitaire nécessite, par exemple, des prélèvements externes (*e.g.* raclage cutané et observations au microscope) et internes (*e.g.* recherche de parasites internes) d'individus du lot à relâcher. Ces échantillons sont observés par un professionnel compétent (vétérinaire, laborantin) par le biais d'observations au microscope (*e.g.* des branchies), d'études histologiques, d'analyses virologiques (*e.g.* recherche de Nodavirus par qRT-PCR), d'analyses bactériologiques (*e.g.* par ensemencements).

Le contrôle génétique de lots d'élevage, utilisés lors d'actions de relâché, a pour but d'éviter toute altération génétique des populations sauvages. Ces altérations génétiques pourraient, par exemple, prendre la forme d'une perte de diversité génétique chez les descendants d'individus d'éclosion (par hybridation) provoquant, à terme, une réduction de la valeur adaptative des nouvelles populations sauvages (Kapusinski & Miller, 2007).

Permettre le maintien des populations sauvages ainsi que leur potentiel évolutif sont deux objectifs centraux en biologie de la conservation (Primack et al., 2012). Pour cela, l'utilisation d'individus d'élevage à des fins de restauration de population nécessite *i)* le maintien d'une diversité génétique similaire à celle retrouvée dans les populations sauvages et *ii)* la production d'une population captive non différenciée génétiquement des populations sauvages. Ainsi, à des fins de restauration de population, la gestion génétique des lots d'élevage se base notamment sur l'étude *i)* de la diversité génétique au sein des lots d'élevage et *ii)* de la différenciation génétique entre les lots d'élevage et les populations naturelles.

Différents marqueurs génétiques² (*e.g.* SNP, allozymes, marqueurs mitochondriaux, microsatellites) peuvent être utilisés en biologie de la conservation. Les microsatellites font partie des marqueurs les plus largement utilisés dans cette discipline (Abdul-Muneer, 2014). Ce sont des marqueurs nucléaires codominants et généralement fortement polymorphes, c'est-à-dire présentant de nombreux allèles dans la population étudiée (Guichoux et al., 2011 ; De Meeûs, 2017). Cette dernière caractéristique est pertinente pour la mise en évidence de similarités alléliques interindividuelles permettant, par exemple, des analyses de parentés, des études de différenciation génétique, de structure de populations et de diversité génétique. Les microsatellites sont également considérés comme des marqueurs *a priori* neutres, c'est-à-dire que les allèles présents à un loci donné n'ont pas d'influence phénotypique ou métabolique et qu'ils ne sont ainsi pas soumis à la sélection naturelle, en reflétant donc plutôt des processus démographiques (*i.e.* dérive génétique, migration).

7.2. Tests expérimentaux pour la réalisation d'études comportementales

Comme cela a pu être évoqué précédemment, il semble important de s'intéresser aux performances et aux comportements des juvéniles d'élevage, deux paramètres grandement en lien avec l'acclimatation et la survie de ces individus dans le milieu naturel.

Se nourrir et échapper aux prédateurs peuvent être considérées comme les deux exigences majeures nécessaires à la survie post-relâché de juvéniles nés en écloserie (Olla et al., 1998 ; Brown & Day, 2002 ; Gro Vea Salvanes & Braithwaite, 2006). Il semble ainsi important de placer les comportements et performances en lien avec ces deux nécessités au centre des préoccupations concernant l'étude des juvéniles produits en écloserie à des fins de restauration de population.

Chez ces juvéniles, différentes performances comportementales peuvent donc être étudiées comme, par exemple, *i)* leurs performances de nage, *ii)* leurs performances de fuite, *iii)* leurs performances de nourrissage ainsi que *iv)* leurs comportements d'exploration et d'audace.

- i)* **Les performances de nage** correspondent au lien entre la vitesse de nage d'un individu et sa capacité à maintenir cet effort dans le temps (Plaut, 2001 ; Wolter & Arlinghaus, 2003). Dans le milieu naturel, ces performances peuvent être la cause de la capacité d'un poisson à chasser ou bien à échapper à un prédateur, leur inférant un lien direct avec la survie de cet individu (*e.g.* Plaut, 2001 ; Gui et al., 2014). Chez les poissons, les performances de nage peuvent notamment être évaluées grâce à l'utilisation de chambres de nage (également appelées tunnels de nage) dans lesquelles un organisme est confronté à une vitesse de courant connu.

² Un marqueur génétique correspond à un morceau d'ADN spécifique, détecté grâce à l'utilisation d'une sonde complémentaire qui s'hybride sur le brin étudié

- ii)* **Les performances de fuite** correspondent à une nécessité fondamentale à la survie *in situ* chez les poissons. Concrètement, une réponse de fuite consiste en une réaction vive d'une proie face à un danger, se caractérisant par une forte accélération (*e.g.* Lefrançois et al., 2005). Divers aspects peuvent influencer la survie d'un organisme durant une réponse de fuite ; par exemple, le temps et la distance de réaction, la vitesse de la fuite, l'accélération atteinte lors de la fuite ainsi que la manœuvrabilité de l'animal (Domenici, 2010). Chez les poissons, les performances de fuite d'un individu peuvent notamment être évaluées, en bassins expérimentaux, grâce à un enregistrement vidéo en haute vitesse (*e.g.* à 500 images par seconde dans Lefrançois et al., 2005) de leur réponse de fuite. Cette dernière peut par exemple être induite par l'utilisation d'une stimulation mécanique ou visuelle (Domenici, 2010).
- iii)* **Les comportements d'exploration et d'audace** peuvent théoriquement être, dans le milieu naturel, directement en lien avec la survie d'un individu. En effet, l'audace, en tant que trait de personnalité (voir **Aparté n°1**), peut être vu comme la tendance d'un individu à se livrer à des comportements jugés à risque (Carter et al., 2013). Les comportements audacieux ainsi que la tendance d'un organisme à explorer son environnement peuvent être directement en lien avec la probabilité de trouver de la nourriture mais également un prédateur (Chapman et al., 2010). L'exploration et l'audace font partie des traits de personnalité qui ont été les plus étudiés. Ils sont tous deux généralement considérés comme fortement corrélés (*e.g.* Réale et al., 2007) et peuvent être étudiés par le biais de tests expérimentaux identiques comme, par exemple, l'utilisation de labyrinthes (*e.g.* Ferrari et al., 2016). De tels dispositifs permettent de confronter un poisson à un nouvel environnement et d'y mesurer diverses variables comme la distance parcourue, la tendance à la dissimulation ainsi que la surface du labyrinthe explorée par cet individu. Parmi d'autres, ces variables comportementales permettent ainsi la caractérisation de deux des traits de personnalité d'un individu : l'audace et l'exploration.
- iv)* **Les performances et le comportement de nourrissage** sont en lien avec la capacité d'un organisme à nourrir de proies vivantes disponibles dans le milieu naturel. Ces capacités comportementales sont ainsi nécessaires à la survie *in situ* chez les poissons. Les performances et le comportement de nourrissage sur proies vivantes d'un individu peuvent notamment être évalués, en bassins expérimentaux, grâce à l'enregistrement vidéo de ses attaques. Les performances locomotrices de chaque attaque, le nombre de proies consommées, l'efficacité de capture ainsi que le nombre d'attaques effectuées peuvent par exemple être des variables utilisées dans l'étude des performances de prédation.

L'existence du lien étroit entre les performances comportementales de poissons ainsi que leurs conditions d'élevage et leur taille a été mentionnée et discutée précédemment (cf sections 6.2 et 6.3). Dans le but de placer les conditions d'élevage et de relâché au centre des préoccupations de potentiels programmes de restauration active de population et ainsi d'estimer le protocole d'élevage adéquat et une taille au relâché permettant de maximiser la survie *in situ* des individus relâchés, ces différentes performances comportementales pourraient être étudiées en fonction de différentes conditions d'élevage ainsi qu'en fonction de la taille individuelle.

7.3. Études comportementales *in situ*

Comme évoqué précédemment, **la survie post-relâché de juvéniles produits en élevage est intimement liée à leur état de santé, leur taille individuelle lors du relâché ainsi que leurs performances comportementales.** Ce dernier point peut être influencé par les conditions d'élevage (Braithwaite & Ahlbeck Bergendahl, 2020), plaçant la période de captivité et le protocole pré-relâché au centre des facteurs influençant le succès d'un programme de relâché. Ces facteurs ne sont cependant pas les seuls à jouer un rôle dans le succès d'une action de relâché. **Le relâché en lui-même, soit la phase de transition entre le milieu de captivité et le milieu naturel, est également une étape clef dans la survie des organismes relâchés.**

Cette phase de transition est source de stress, car elle correspond généralement à une succession de phases de manipulation et de transport des individus avant leur découverte d'un nouvel environnement. Suite au relâché de juvéniles d'élevage dans le milieu naturel, leurs premiers instants en mer correspondent, le plus souvent, à la période temporelle la plus décisive pour la survie de ces individus. En effet, un très fort taux de mortalité est généralement observé au moment du relâché et lors des premières heures ou jours qui s'en suivent (Brown & Laland, 2001).

Ainsi, l'estimation de la survie *in situ* ainsi que l'étude du comportement spatial et temporel à court terme après le relâché sont des paramètres d'intérêt d'un relâché expérimental. Ces paramètres sont précieux pour l'optimisation du protocole de relâché et l'étude de faisabilité de l'utilisation de juvéniles d'élevage à des fins de restauration de population. Ces paramètres sont étudiés grâce au suivi d'individus relâchés dans le milieu.

Afin de suivre des individus relâchés en mer, deux méthodes distinctes de marquages peuvent par exemple être utilisées : un marquage acoustique, permettant un suivi par télémétrie acoustique, et un marquage externe et visuel, permettant un suivi en plongée. Ces deux méthodes de suivi sont brièvement présentées ci-dessous.

7.3.1. Télémétrie acoustique

La télémétrie acoustique est une méthode utilisée depuis le milieu du siècle dernier (Hockersmith & Beeman, 2012) dans le but d'étudier les mouvements (*i.e.* verticaux et horizontaux) de poissons dans le milieu naturel. Cette méthode est basée sur l'implantation interne d'un émetteur acoustique chez les individus à relâcher. Lorsque le poisson se retrouve à proximité de récepteurs acoustiques (également appelés hydrophones ; **Figure 6**) les émissions ultrasonores des émetteurs implantés sont réceptionnées, permettant l'obtention de données de localisation ainsi que de données environnementales (*e.g.* profondeur, salinité) et comportementales (*e.g.* vitesse, accélération). Cet outil de marquage permet donc de caractériser la dynamique spatio-temporelle (*e.g.* déplacements, utilisation de l'habitat, domaines vitaux), la survie et le comportement de nombreuses espèces de poissons (*e.g.* Abecasis et al., 2009 ; Eder et al., 2015 ; Villegas-Ríos et al., 2020 ; Brazo et al., 2021).

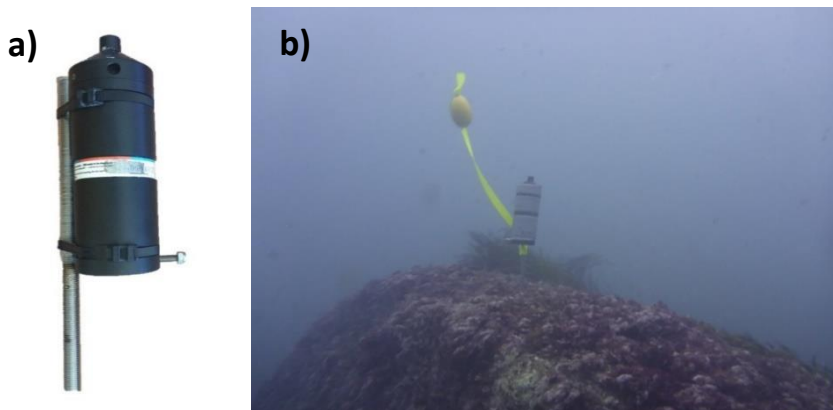


Figure 6 : Hydrophone (de la marque Thelma Biotel ; modèle TBR 700) :
 (a) fixation sur une tige filetée (b) scellée dans le substrat

Cette méthode permet, ainsi, l'acquisition de très nombreuses informations individuelles sans la nécessité d'un suivi direct en plongée. Cependant, une limite principale de cette méthode de suivi est à prendre en compte pour l'étude comportementale d'individus d'élevage à des fins de restauration de population. Cette limite

correspond au fait que, malgré la miniaturisation des émetteurs acoustiques, les juvéniles de petites tailles, généralement ciblées par les actions de restauration de population, ne peuvent pas être marqués avec ce type d'émetteur. En effet, la « règle des 2 % » (Winter, 1983) est généralement appliquée chez les poissons afin de maximiser le bien-être des individus marqués : la masse de l'émetteur se doit de représenter un maximum de 2 % de la masse de l'individu. Ainsi, malgré le fait que cette méthode de suivi permet le marquage de juvéniles de poissons (*e.g.* Wada et al., 2017), elle induit l'existence d'une taille minimale de marquage en lien avec le poids des émetteurs.

7.3.2. Suivis en plongée

Dans le but d'estimer l'abondance et d'étudier le comportement spatial de poissons *in situ*, la méthode de suivis (ou recensements) visuels en plongée (UVC, « *Underwater Visual Census* » en anglais) est une méthode appropriée. Cette méthode a recours à des plongeurs, parcourant une zone

délimitée dans laquelle le nombre d'individus d'espèces ciblées, leur taille ainsi que certains comportements (*e.g.* agrégatif, fuite) peuvent être visuellement recensés.

Dans le cas du suivi *in situ* post-relâché de juvéniles d'élevage, les individus relâchés sont généralement marqués par le biais d'un marquage externe (observable *in situ* par des plongeurs sans nécessité de recapture). Ce marquage permet de différencier les individus d'élevage des individus sauvages potentiellement déjà présents dans la zone étudiée. L'utilisation d'implants d'élastomère comme marquage externe sous-cutané est une méthode fréquemment utilisée au préalable de relâché expérimentaux en milieu naturel (*e.g.* Jonsson et al., 1999 ; D'Anna et al., 2012). Ce marquage a pour avantage d'être peu onéreux, présentant une rétention et une visibilité jusqu'à plusieurs mois après l'injection (*e.g.* Dewey & Zigler, 1996 ; Frederick, 1997 ; Brennan et al., 2007 ; Reeves & Buckmeier, 2009) et applicable à de très petits individus (moins de 10 cm LT : *e.g.* Dewey & Zigler, 1996 ; Frederick, 1997 ; Brennan et al., 2007 ; Leblanc & Noakes, 2012).

Les deux méthodes présentées ci-dessus (*cf* sections 7.3.1 et 7.3.2) peuvent être, dans une certaine mesure, considérées comme complémentaires. En effet, la méthode par suivi actif en télémétrie acoustique peut permettre d'obtenir des informations comportementales assez complexes (*e.g.* valeurs d'accélération, surface du domaine vital) pour chaque individu observé, s'affranchissant de la nécessité de suivis *in situ* en plongée (contraignants et potentiellement vecteurs de biais lors d'études comportementales des individus observés). Cependant, la méthode par marquage aux implants fluorescents et suivis en plongée permet l'observation de juvéniles de très petites tailles, généralement considérées lors de programmes de restauration active de population.

8. Objectifs et plan du projet de thèse

La plateforme STELLA MARE (*Sustainable Technologies for Littoral Aquaculture and Marine REsearch* ; stellamare.universita.corsica/ ; UAR 3514), basée à Biguglia (Haute-Corse, France), mène son activité dans le domaine de l'ingénierie écologique marine et littorale à travers *i)* la maîtrise de la reproduction (grâce à la présence de lots de géniteurs issus du milieu naturel) et de l'élevage, et *ii)* la gestion intégrée de nombreuses espèces locales d'intérêt écologique, patrimonial et halieutique. Ces objectifs ont notamment pour but le transfert de ces technologies aux professionnels locaux (*e.g.* aquaculteurs) ainsi que l'utilisation d'individus produits en captivité à des fins de restauration active de populations locales.

Au sein de cette plateforme marine de recherche et de production aquacole, de nombreuses espèces côtières sont à l'étude, notamment deux espèces de poissons : *D. dentex* et *S. umbra*. Concernant ces dernières, la plateforme STELLA MARE est, depuis plusieurs années, en capacité de produire des larves et juvéniles de ces deux espèces de poissons.

Ce travail de thèse s'intéresse à étudier la faisabilité de l'utilisation de juvéniles de denti et de corb, produits au sein de la plateforme STELLA MARE, à des fins de restauration de population.

Pour ce faire, ce projet a été décliné en trois grands axes (**Figure 7**) permettant :

- D'améliorer les connaissances sur les performances et comportements individuels de juvéniles de denti et de corb produits en éclosérie par le biais d'expérimentations en bassins ;
- De fournir des connaissances concernant les comportements *in situ* (e.g. d'exploration, spatial) de juvéniles de denti et de corb produits en éclosérie à court terme après leur relâché ;
- D'apporter des connaissances sur la diversité génétique de lots de juvéniles de denti et de corb produits en éclosérie.

Au cœur du premier axe (**Chapitre 2 ; Figure 7**), trois études expérimentales ont été réalisées :

- **L'Étude 1 (Figure 7)** a pour but d'évaluer l'effet de la taille individuelle sur les performances de nage de post-larves et de juvéniles de denti et de corb au cours de leur croissance et de leur ontogénie. L'obtention de ces connaissances est d'un grand intérêt dans *i*) l'estimation d'une taille optimale au relâché et *ii*) l'amélioration des connaissances concernant les performances et comportements de juvéniles d'élevage ;
- **L'Étude 2 (Figure 7)** a pour but d'évaluer l'effet de la taille individuelle et de l'enrichissement en habitat dans les bassins d'élevage sur le comportement d'exploration, d'audace et les performances de fuite de juvéniles de corb produits en éclosérie. Dans ce but, deux tests expérimentaux ont été utilisés : les performances de fuite ont été étudiées par le biais d'un test de réponse de fuite, et les comportements d'audace et d'exploration ont été étudiés par le biais d'un test en labyrinthe en Z. L'obtention de connaissances concernant le lien entre ces comportements/performances et la taille individuelle des juvéniles est primordiale dans l'estimation d'une taille optimale au relâché. L'obtention de connaissances concernant le lien entre ces comportements/performances et le type d'enrichissement en habitat présent dans les bassins de stabulation est d'un grand intérêt pour l'estimation d'un conditionnement d'élevage optimal en vue d'un relâché à des fins de restauration de population ;
- **L'Étude 3 (Figure 7)** a pour but d'évaluer l'effet de la taille individuelle et de l'entraînement au nourrissage sur le comportement de prédation sur proies vivantes de juvéniles de denti et de corb produits en éclosérie. L'obtention de connaissances concernant le lien entre ce comportement et la taille individuelle des juvéniles testés est d'un grand intérêt pour l'estimation d'une taille optimale au relâché. L'obtention de connaissances concernant le lien

entre ce comportement et l'entraînement des juvéniles testés est essentielle pour l'estimation de la méthode d'entraînement optimale en vue d'un relâché à des fins de restauration de population.

Ainsi, sur la base d'expérimentations en bassins, ce **Chapitre 2** a pour objectif l'étude des performances et comportements individuels de juvéniles de denti et de corb produits en éclosion, en lien avec leur taille et deux conditions d'élevage : un enrichissement en habitat et un entraînement alimentaire sur proies vivantes. Caractériser l'effet de ces facteurs sur les performances et comportements étudiés permettra, pour chacune des deux espèces, *i)* la possible optimisation de protocoles d'élevage avant le relâché et *ii)* de contribuer à l'estimation d'une taille optimale au relâché, afin de maximiser la survie de ces individus dans le milieu.

Au cœur du second axe (**Chapitre 3 ; Figure 7**), deux études ont été réalisées :

- **L'Étude 4 (Figure 7)** a pour but d'estimer la survie et d'évaluer le comportement spatio-temporel de juvéniles de denti et de corb produits en éclosion, à court terme après un relâché expérimental. Dans ce but, un suivi par télémétrie acoustique active a été réalisé au sein d'un cantonnement de pêche ;
- **L'Étude 5 (Figure 7)** a pour but d'estimer la survie suite aux phases de manipulation, de transport, d'acclimatation et de relâché ainsi que d'évaluer le comportement *in situ* de juvéniles de denti et de corb produits en éclosion, à court terme après le transfert en mer. Dans ce but, des actions expérimentales de relâché de juvéniles de denti et de corb ainsi que des suivis *in situ* en plongée (UVC) ont été réalisés.

Ainsi, ce **Chapitre 3** a pour objectif l'étude *in situ* des performances comportementales et la survie de juvéniles de denti et de corb produits en éclosion, à court terme après leur relâché dans le milieu naturel. Ces aspects sont en lien avec les caractéristiques intrinsèques des individus relâchés mais sont également en lien avec la zone de relâché choisie (*e.g.* disponibilité alimentaire, présence d'habitats propices) ainsi que le transport et la manipulation des individus lors du relâché. Ce chapitre s'intéresse ainsi directement à l'action de relâché en elle-même et à son effet à court terme sur les individus relâchés. Ces études peuvent être considérées comme des études préliminaires *in situ* permettant d'estimer le succès de ce type d'action de relâché.

Ces deux études ont été effectuées au sein du Parc Naturel Marin du Cap Corse et de l'Agriate.

Au cœur du troisième axe (**Chapitre 4 ; Figure 7**), une étude a été réalisée. Cette étude (**Étude 6 ; Figure 7**) a pour objectif de caractériser la diversité génétique de lots de juvéniles de denti et de corb produits en éclosion et de la comparer à la diversité génétique des populations naturelles de ces deux espèces. Cette étude vise également à estimer le nombre effectif de géniteurs participant à la production de juvéniles en éclosion et la part de leur participation dans cette production. Ces travaux ont pour but de parvenir à une gestion optimale des stocks de géniteurs des deux espèces à des fins de restauration de population.

APARTÉ 2 : Résumé des objectifs du projet

En résumé, la viabilité et la réussite d'un programme de relâché reposent sur *i)* des prérequis nécessaires pour la protection du milieu et *ii)* la survie post-relâché des individus relâchés.

Premièrement, les individus à relâcher se doivent d'être exempt de pathologies et de parasites pouvant impacter les populations naturelles. La diversité génétique de ces individus se doit également d'être représentative de celle des populations naturelles, afin que des actions de relâché ne puissent pas impacter à long terme la diversité génétique naturelle → c'est ce à quoi s'intéresse le **Chapitre 4**.

Deuxièmement, la réussite d'un programme de relâché repose en grande partie sur la survie post-relâché des juvéniles produits en éclosion. La survie *in situ* des juvéniles d'élevage est en lien avec deux étapes de leur vie :

- La période d'élevage : influençant, notamment, leurs performances comportementales → c'est ce à quoi s'intéresse le **Chapitre 2** qui aspire à la mise en place d'un protocole pré-relâché (*i.e.* entraînement au nourrissage et enrichissement physique des bassins d'élevage) visant à maximiser la survie des juvéniles dans le milieu ;
- L'étape de relâché et la période à court terme après le relâché : c'est ce à quoi s'intéresse le **Chapitre 3** qui peut être vu comme un prolongement *in situ* du socle d'études comportementales constitué dans le chapitre précédent, et qui permet une visualisation comportementale dans le milieu naturel des individus produits et relâchés afin d'estimer le succès d'un relâché en terme de dispersion et de survie *in situ*.

Finalement, le **Chapitre 5** constitue une synthèse générale des résultats obtenus dans ce projet de thèse, présente leurs limites et discute également de leur lien avec des perspectives de développements futurs.

J'ai également pu contribuer à une étude connexe à ce projet de thèse portant sur l'étude du développement morpho-anatomique de *S. umbra* en élevage durant les phases embryonnaire et larvaire, jusqu'au début du stade juvénile. Cette étude a mené à la publication d'un article scientifique (*i.e.* Millot et al., 2023) qui est à retrouver dans la section **Annexe** de ce manuscrit de thèse.

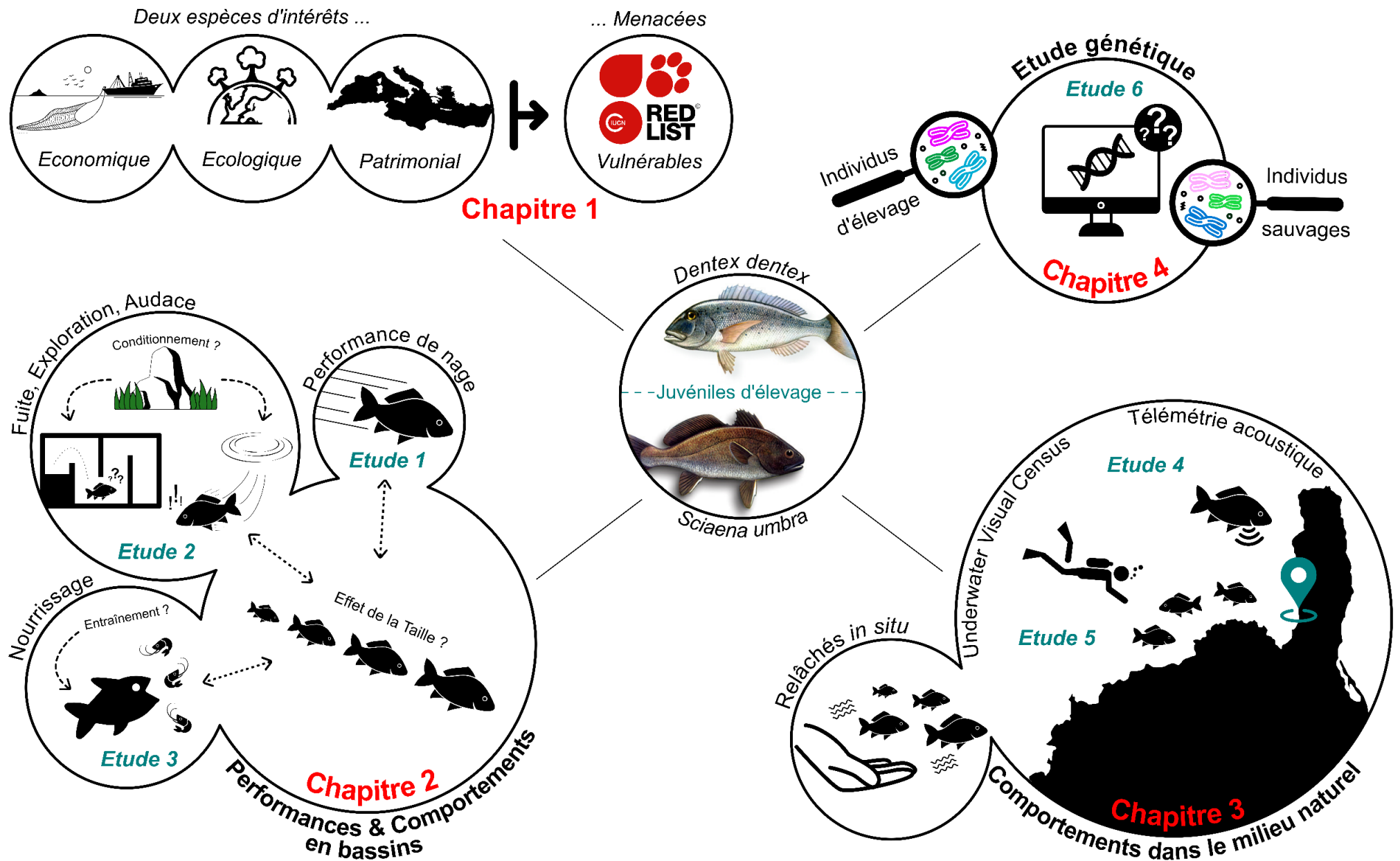


Figure 7 : Bilan illustré de la structure du projet (sources : Reno Tonna pour les deux illustrations de poissons, renotonna.yolasite.com, et thenounproject.com pour les icônes)

CHAPITRE 2



ÉVALUATION DES
PERFORMANCES ET
COMPORTEMENTS
INDIVIDUELS DE JUVÉNILES DE
DENTI ET DE CORB PRODUITS
EN ÉCLOSERIE

AVANT-PROPOS DU CHAPITRE

En lien avec le contexte présenté au cœur du Chapitre 1, **le Chapitre 2** s'intéresse, grâce à des **expérimentations en bassins, à l'évaluation des performances et comportements individuels de juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra* produits en éclosion**. Ces performances et comportements individuels ont été étudiés en lien avec la **taille individuelle** et les conditions d'élevage (*i.e.* **enrichissement en habitat et entraînement au nourrissage**) pour permettre à terme, l'élaboration d'un protocole pré-relâché et d'une stratégie au relâché visant à maximiser la survie *in situ* des juvéniles d'élevage.

Ce chapitre est divisé en trois études :

- **L'Étude 1** vise à étudier l'effet de la taille individuelle sur les **performances de nage** de post-larves et de juvéniles de denti et de corb produits en éclosion ;
- **L'Étude 2** vise à évaluer l'effet de la taille individuelle et de l'enrichissement en habitat des bassins de stabulation sur le **comportement d'exploration, d'audace** ainsi que les **performances de fuite** de juvéniles de denti et de corb produits en éclosion ;
- **L'Étude 3** vise à inspecter l'effet de la taille individuelle et de l'entraînement au nourrissage sur le **comportement et les performances de prédation** sur proies vivantes de juvéniles de denti et de corb produits en éclosion.

Il est à noter que les expérimentations effectuées dans ce chapitre ont fait l'objet d'un avis favorable de la part du comité d'éthique en expérimentation animale n°073 et d'une autorisation de projet de la part du Ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation.

Ontogeny of swimming performance of hatchery-reared post-larvae and juvenile fish: a case of two threatened Mediterranean fish species

Salomé Ducos^{1,2}, Sally Pugliese¹, Mikaël Demolliens¹, Louisa Beraud¹, Alizée Boussard¹, Alban Delmas¹, Sylvia Agostini^{1,2}, Jessica Garcia^{1,2}, Antoine Aiello¹, Eric D. H. Durieux^{1,2}

¹ UMS CNRS 3514 STELLA MARE, Università di Corsica Pasquale Paoli, Biguglia, France

² UMR CNRS 6134 Sciences Pour l'Environnement, Università di Corsica Pasquale Paoli, Corte, France



Ducos, S., Pugliese, S., Demolliens, M., Beraud, L., Boussard, A., Delmas, A., Agostini, S., Garcia, J., Aiello, A., Durieux, E. D. H., 2022. Ontogeny of swimming performance of hatchery-reared post-larvae and juvenile fish: a case of two threatened Mediterranean fish species. *Journal of Fish Biology*, 101:4, 846-856. <https://doi.org/10.1111/jfb.15144>

RÉSUMÉ

Chez les poissons, les performances de nage sont des performances essentielles à leur survie dans le milieu naturel. Chez de nombreuses espèces de poissons, les performances de nage peuvent être influencées par la taille et l'ontogénie des individus. Dans un contexte d'actions de relâchés *in situ* pour de la restauration active de population, il semble alors important de s'intéresser à ces performances et d'évaluer leur lien avec la taille d'individus produits en éclosion. En effet, de telles informations constitueraient des éléments importants dans le choix d'une taille au relâché permettant de maximiser la survie d'individus d'élevage dans le milieu naturel. Ainsi, cette étude s'intéresse aux performances de nage de post-larves et juvéniles de deux espèces de poissons menacés en Méditerranée : le denti, *Dentex dentex* (famille des Sparidae) et le corb, *Sciaena umbra* (famille des Sciaenidae). Cette étude s'est attachée à évaluer les différences intra- et interspécifiques de ces performances de nage pour des longueurs totales (LT) individuelles allant de 8 à 37 mm (correspondant à des individus âgés de 24 à 58 jours après l'éclosion). Les capacités de nage ont été évaluées à l'aide de l'estimation de leur

vitesse de nage critique (U_{crit}), de leur vitesse de nage critique relative (U_{crit}/LT ; U_{crit} relative) et de leur nombre de Reynolds (R_e).

Deux tendances différentes ont pu être observées entre *D. dentex* et *S. umbra*, mettant en évidence un effet distinct de la taille individuelle sur les performances de nage de ces deux espèces de poissons. Chez *S. umbra*, une diminution des valeurs d' U_{crit} relative a été observée au cours de la croissance des individus. À l'inverse, ces valeurs ont montré une corrélation positive avec la taille des individus de *D. dentex* testés. Pour les plus petites tailles testées, *S. umbra* présentait des valeurs plus importantes de U_{crit} relative que *D. dentex*. Cette dernière espèce présentait des valeurs plus importantes de U_{crit} relative que *S. umbra* pour les plus grandes tailles testées dans cette étude.

Chez *S. umbra*, l'évolution des valeurs de U_{crit} en fonction de la longueur totale des individus a pu être décomposée en deux phases : une première phase de fort accroissement, puis une seconde phase caractérisée par une faible décroissance de ces performances. L'apparition d'un comportement de refus de nage a été observée approximativement autour du point de rupture entre ces deux phases. Ce comportement de nage est également retrouvé au sein de toutes les classes de taille testées après ce point de rupture. L'origine de la phase de décroissance des valeurs de U_{crit} a semblé survenir après la fin de la métamorphose larvaire de *S. umbra*. Elle pourrait illustrer l'établissement du comportement sédentaire de cette espèce.

Chez *D. dentex*, des cas de mortalité ont été enregistrés suite au transfert entre le bassin de stabulation et la chambre de nage pour les classes de taille entre 10 et 25 mm LT (± 2.5 mm). Ces expérimentations ont ainsi mis en évidence que les plus petits individus testés étaient très sensibles à la manipulation, ce qui pourrait être liée à la phase de métamorphose de cette espèce. Cette phase est une période sensible de la vie d'un poisson pendant laquelle la vulnérabilité à certains stress environnementaux a notamment été avérée chez la daurade japonaise, une autre espèce de Sparidae.

Rappelons que la taille au relâché peut avoir une influence majeure sur la survie *in situ* d'individus produits en éclosure et donc sur le succès d'une action de relâché. Ainsi, ces résultats semblent être une acquisition essentielle concernant l'étude d'individus d'élevage de ces deux espèces à des fins de conservation. Les résultats de cette étude seront à mettre en lien avec de futures recherches sur les juvéniles de denti et de corb d'élevage, notamment vis-à-vis de leurs comportements de fuite, de nourrissage, d'exploration et d'audace, qui sont d'autres performances individuelles étroitement liées à la survie *in situ*. La totalité de ces travaux permettrait de dresser une vue d'ensemble des performances comportementales de juvéniles de denti et de corb d'élevage afin d'estimer une taille au relâché permettant la mise en place d'actions efficaces de restauration de population.

Mots-clefs : Corb ; Denti ; Nombre de Reynolds ; Restauration de population ; Vitesse de nage critique

1. Introduction

In relation to the decrease in marine stocks and biodiversity, *ex situ* conservation is currently a tool receiving much attention in relation to threatened species whose reproduction and juvenile production have been mastered in captivity (Bell et al., 2008). Such a method has been used for several years on fish species used for exploitation purposes (e.g. salmonids), called “sea ranching,” or for biodiversity conservation purposes (e.g. sturgeon), called “restocking.” Even though restocking is now considered an important tool for fish species conservation, only recent studies have started to focus on fish behaviour and performance as key points to consider for restocking purposes (e.g. D’Anna et al., 2012; Du et al., 2014).

The swimming performance of teleost fishes corresponds to the link between endurance and swimming velocity (Plaut, 2001; Wolter & Arlinghaus, 2003). Thus, knowing the individual swimming speed of a fish and its capacity to maintain this effort over time are essential variables for determining swimming ability (Gui et al., 2014). Swimming performance is important to consider when determining the probability an organism will survive in the natural environment. Indeed, individual swimming performance directly affects the dispersal, predation efficiency and escape performance of an organism, thus establishing a close link between swimming ability and survival (Stobutzki & Bellwood, 1997; Wolter & Arlinghaus, 2003). In addition to survival, habitat colonization is a mechanism linked to swimming performance and must be considered when estimating the success of a restocking programme (Esquivel-Muelbert et al., 2018). Therefore, the swimming performance of targeted species is key and should not be ignored.

Critical swimming speed (U_{crit}) is a category of prolonged swimming speed and is thus a measurement allowing the assessment, over a short duration, of maximum swimming performance of a fish (Plaut, 2001; Gui et al., 2014). This is a measurement commonly reported in the literature, and it makes comparisons between species, ontogenetic stages and environments possible (e.g. Allen et al., 2006; Faria et al., 2009; Rossi et al., 2019). Many studies exploring fish swimming performance have focused on larval or juvenile stages because it is necessary to better understand survival, dispersal, settlement and recruitment in terms of population dynamics and connectivity (e.g. Stobutzki & Bellwood, 1997; Clark et al., 2005).

The Mediterranean Sea is a precious environment containing rich biodiversity and emblematic species (Coll et al., 2010). Nonetheless, some of the latter are considered threatened in the Mediterranean region by the IUCN Red List. Such is the case for the brown meagre *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 (Sciaenidae) and the common dentex *Dentex dentex* Linnaeus, 1758 (Sparidae), both of which are listed as “Vulnerable” in the Mediterranean region (Bizsel et al., 2011a, 2011b,

respectively). They both are fish species of great importance for local small-scale fisheries and are targeted by recreational fisheries. In addition, both species have a long-life span [longer than 15 years for *S. umbra* (Grau et al., 2009) and 20 years for *D. dentex* (Marengo et al., 2014)], which makes them increasingly vulnerable to fisheries activities. In the wild, those two coastal species spawn in the spring, are gonochoristic (Grau et al., 2009; Marengo et al., 2014) and are referred to as demersal species, as, unlike their pelagic larval phase, they live close to the substrate during their juvenile and adult stages. *Sciaena umbra* and *D. dentex* juveniles are found at shallow depths, notably on rocky substrates and in *Posidonia oceanica* meadows (Dulčić et al., 2002; Grau et al., 2009; Marengo et al., 2014), which are threatened by anthropogenic pressures. Juvenile individuals, especially young-of-the-year, of both species are rarely observed *in situ* (Dulčić et al., 2002), which does not allow for a detailed knowledge of their ecology and behaviour. Nonetheless, the ecological and behavioural characteristics of adult individuals are better known (*e.g.* for *D. dentex*: Marengo et al., 2014; Aspillaga et al., 2017; and for *S. umbra*: Alós & Cabanellas-Reboredo, 2012; Brazo et al., 2021). Adult *D. dentex* individuals are mostly seen swimming solitarily in open water, above *P. oceanica* or rocky bottoms (Morales-Nin & Moranta, 1997; Marengo et al., 2014). Adults of *S. umbra* are often observed in groups of several individuals relatively close to the bottom or hiding in rocky substrate (*e.g.* caves, rocks, rocky crevasse) during the daytime (Harmelin & Marinopoulos, 1993). This ecological behaviour of *S. umbra* was related to the demonstration of this species' sedentary behaviour; that is, they have narrow home ranges and high site fidelity (Alós & Cabanellas-Reboredo, 2012).

Although *D. dentex* and *S. umbra* are two species that have been receiving increasing attention in the past 20 years concerning their rearing (*e.g.* Koumoundouros et al., 2004; Chatzifotis et al., 2006), no studies, to the authors' knowledge, have investigated the swimming behaviours or performances of hatchery-reared individuals of both species.

In the present study, the authors aimed to assess the swimming performance of hatchery-reared *D. dentex* and *S. umbra* late-stage larvae and juveniles to determine how the critical swimming speeds of both species are influenced by ontogeny. This main goal was directly connected to the necessity of obtaining a better understanding of both species to benefit restocking and conservation purposes. Indeed, this study could have implications in selecting each species size-at-release to maximize the survival of hatchery-reared individuals after their release in the wild for restocking purposes.

2. Materials & methods

The care and use of experimental fish in this study complied with French animal welfare laws, guidelines and policies as approved by the French National Ethics Committee in Animal Experimentation (CNREEA).

2.1. Fish rearing procedures

All the fish used in this experiment were produced using *D. dentex* and *S. umbra* captive broodstocks. Breeders were fished in the Corsican littoral waters (Mediterranean Sea) between 2015 and 2020. The broodstock used to produce the batch of *S. umbra* eggs that provided the fish of the study was composed of 17 wild individuals. *Dentex dentex* individuals came from the same egg batch produced by a broodstock of 12 wild individuals. Spawning occurred through shifted natural photoperiod and temperature manipulations to advance the spawning period a few months backwards and was never induced through hormone injections.

Sciaena umbra post-larvae and juveniles were raised with controlled parameters (water salinity: 38 psu; water temperature: 19-21°C; oxygen saturation: 75%-100% and pH: 6.9-7.3) in a 200 l black cylindrical-conical tank. Reared individuals were fed *Artemia salina* nauplii, metanaplii, *Tigriopus* spp and dry food (Gemma micro and Gemma wean, SKRETTING; 75 to 800 µm diameter size) until 40 days post-hatch (DPH) and then only with dry food afterwards.

The rearing period of *D. dentex* post-larvae and juveniles was made in a 2290 l black cylindrical-conical tank, and parameters were monitored daily (water salinity: 38 psu; water temperature range: 17-21°C; oxygen saturation range: 75%-100% and pH: 6.9-7.3). The rearing tank was enriched with *Tisochrysis lutea* and *Nannochloropsis oculata* (from hatching to 20 DPH; 100,000 cell.ml⁻¹). The alimentation was composed of dry food (Gemma micro and Gemma wean, SKRETTING; 75–800 µm diameter size) and supplemented with living prey: rotifers (from 3 to 20 DPH) and *A. salina* (from 12 to 50 DPH).

2.2. Experimental protocol

Experimental tests for *S. umbra* took place from May to June 2020 (17 days; from 24 to 58 DPH; n=120). Experimental tests for *D. dentex* took place from February to March 2021 (22 days; from 26 to 57 DPH; n=163). A higher number of *D. dentex* were used due to the high mortality rate of the smallest size classes observed during the experiment.

Experiments were performed between 09.00 and 13.00 hours. Tested fish were not fed since the previous evening, meaning that they had all fasted for approximately 12 h. All fish were tested only once to exclude any training effect. The temperature of the experimental tank water was maintained

at $20.9 \pm 0.5^\circ\text{C}$ (range = 20-21.8°C) for both species, and O_2 saturation was kept around $90.2 \pm 6.3\%$ (range = 80%-100%).

The trial started with the transfer of one individual inside the swimming chamber (170 ml cylindrical chamber) of a Loligo Systems swimming tunnel (model name: SW10000). A 2 min acclimatization time was given to each individual before the trial began. After this time, the same swimming protocol was applied to all the fish tested with the aim of calculating the individual critical swimming speed, U_{crit} , which is commonly described as the maximum swimming velocity at which the fish is no longer capable of retaining its position in the water flow (Brett, 1964). The measurement of U_{crit} is based on imposed water speed increments: the flow speed was gradually increased every 2 min with a speed increment (U_i in the latter formula) corresponding to approximately 0.6 body length per second ($\text{BL}\cdot\text{s}^{-1}$). U_{crit} calculations were acquired using Brett's equation (Brett, 1964): $U_{\text{crit}} = U + [U_i \times (\frac{t}{t_i})]$, where U is the last flow speed at which the fish was able to retain its position in the water flow during the entire 2 min interval ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$), U_i is the speed increment ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$), t is the duration (s) during which the fish maintain its position in the water flow at the last 2 min interval and t_i is the time between two speed increments (120 s). As the studied individuals displayed a wide range of body sizes, relative U_{crit} measurements were used and were calculated by dividing the U_{crit} values by the individual's total lengths.

Inside the swimming chamber, the flow speed ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$) was modified through the use of a controller by varying the turbine rotational speed. The incoming voltage of the turbine was given by a voltmeter wired to the controller and was linked to the flow speed through this calibration equation: $y = 2.4439x - 1.1107$ ($R^2 = 0.9931$), where x is the incoming voltage (V) and y represents the flow speed ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$).

For each single fish, the Reynolds number (R_e) was calculated via the following equation (Webb & Weihs, 1986): $R_e = U_{\text{crit}} \times \text{SL}/\nu$ (where U_{crit} is expressed in $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, SL is the individual fish standard length, in m, and $\nu = 1.03 \times 10^{-6} \text{ m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ and corresponds to seawater kinematic viscosity). This variable indicates the type of fluid forces the fish is undergoing and is often used as an index of fish swimming capacity: the lowest values of R_e (<300) seem to indicate a viscous fluid regime or, in other words, inefficient swimming, whereas R_e values above 1000 seem to be linked to fully effective swimming (Leis, 2006). The range of values between 300 and 1000 is considered an intermediate interval where both inertial and viscous regimes take place. Therefore, viscous losses are considered smaller for fish swimming with a higher R_e value and vice versa.

After each trial, fish were anaesthetized (benzocaine in sea water; 100 ppm), measured (total length, standard length, body height; in millimetres) and weighed (in grams). This means that fish total length (TL) was measured after each trial and was thus visually estimated before each experiment to choose the appropriate U_i value (0.6, 0.9, 1.2, 1.5, 1.8 or 2.1 $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ in relation to the body size class observed). Only fish with a TL that corresponded to the increment applied ± 0.25 cm were kept for the next analysis (same method as Koumoundouros et al., 2002).

During each trial, several behaviours were observed and identified. For instance, fish laying temporarily or permanently their entire body or their caudal fin on the swimming chamber grid with no sign of swimming against the water flow and unrelated to swimming exhaustion were characterized as displaying a refusal to swim. Mortality induced by extreme stress was also quantified with the number of individuals dying before the beginning of the trial (mainly observed during the transfer, *via* a beaker, between the rearing tank and the swimming chamber).

Sciaena umbra and *D. dentex* larval metamorphoses were visually assessed. For *S. umbra*, the end of this transformation from the larval form to the juvenile form was estimated in this study when pigmentation started on the caudal fin and when caudal peduncle was fully pigmented. This approach was consistent with the study of Millot et al. (2023) that assessed larval metamorphosis in hatchery-reared *S. umbra*. For *D. dentex*, the end of metamorphosis was estimated when the caudal peduncle was fully pigmented and when the pigmentation of the fish body was nearly completed (Crec'hriou et al., 2015).

2.3. Data analysis

To evaluate the relationships between individual body length and U_{crit} , or relative U_{crit} , for both species, regression models were implemented.

Linear regressions were computed for the relative U_{crit} and TL relationships for both species and for the U_{crit} and TL relationships for *D. dentex*. As all of these data presented a normal distribution as well as homogeneous variances, Pearson correlation and linear regression models were used.

The relationship between U_{crit} and individual TL of *S. umbra* was computed through a piecewise (segmented) regression model because a classic linear regression was not adequate for those data and a piecewise (segmented) regression was proven to significantly improve the accuracy of the model compared to a linear regression (ANOVA, $P < 0.001$). This method highlights the presence of one or several breakpoints in the relationship between two variables, and the continuous intervals on both sides of the breakpoints are modelled with linear regressions. This regression model was used with the help of the segmented R library.

To estimate differences in relative swimming performance (U_{crit}/TL) between both species, the 95% C.I. for the intercept and slopes of both linear regressions ($y = ax + b$ where a is the slope and b the intercept) was calculated.

As the increments (U_i values, in $cm.s^{-1}$) were directly linked to fish body length, six different size classes were investigated: 10, 15, 20, 25, 30 and 35 mm (± 2.5 mm). Significant differences for the U_{crit} and relative U_{crit} mean values between size classes were investigated for both species separately using Kruskal-Wallis tests, followed by a Dunn's test when a significant difference was found. Significant differences for U_{crit} and relative U_{crit} mean values between both species were conducted for each size class separately using Student's t -tests.

The effect of size classes on different observed behaviours was examined using G-tests, as the contingency tables displayed one or several expected frequencies beneath 5 (Zar, 1984).

All statistical analyses were performed via R software (version 4.1.1).

3. Results

A total of 90 common dentex and 94 brown meagre individuals were used with the correct size increment and were therefore included in the analyses (**Table 1**).

Table 1: Number of *Dentex dentex* and *Sciaena umbra* fish used for U_{crit} calculations in each size class (± 2.5 mm)

Size class (mm)	<i>D. dentex</i>	<i>S. umbra</i>
10	15	18
15	15	14
20	15	13
25	15	15
30	15	17
35	15	17

In this study, the *D. dentex* larval metamorphosis stage occurred between 23 and 38 DPH, which was consistent with previous studies on this species in the literature (e.g. Santamaria, 2001), indicating that swimming measurements were collected from post-larvae and juveniles. The end of the transformation to the juvenile stage corresponded to a mean TL of 18.2 ± 0.3 mm in *D. dentex*.

At 25 DPH, *S. umbra* started metamorphosis from the larval to juvenile stage, which ended for all individuals at approximately 37 DPH at an approximate TL of 15 mm. This was consistent with the study of Millot et al. (2023), where the metamorphosis of *S. umbra* was estimated to occur between 25 and

35 DPH, with an average TL of 16.450 ± 1.012 mm marking the end of metamorphosis. Afterwards, morphological changes continue to occur in this species especially concerning the size of the first dorsal and pectoral fins becoming extremely large and disproportionate (Crec'hriou et al., 2015).

3.1. Swimming performance

Dentex dentex swimming performance (U_{crit}) strongly increased linearly with body size for the interval of sizes tested (from 8.8 to 36.6 mm TL; $U_{crit} = -1.895 + 0.713 \times TL$, $R^2 = 0.80$, $P < 0.001$; **Figure 1a**) and showed increasing relative swimming performance even if the variation range was quite wide, inducing a weak correlation coefficient (relative $U_{crit} = 5.099 + 0.046 \times TL$, $R^2 = 0.06$, $P < 0.01$; **Figure 1c**).

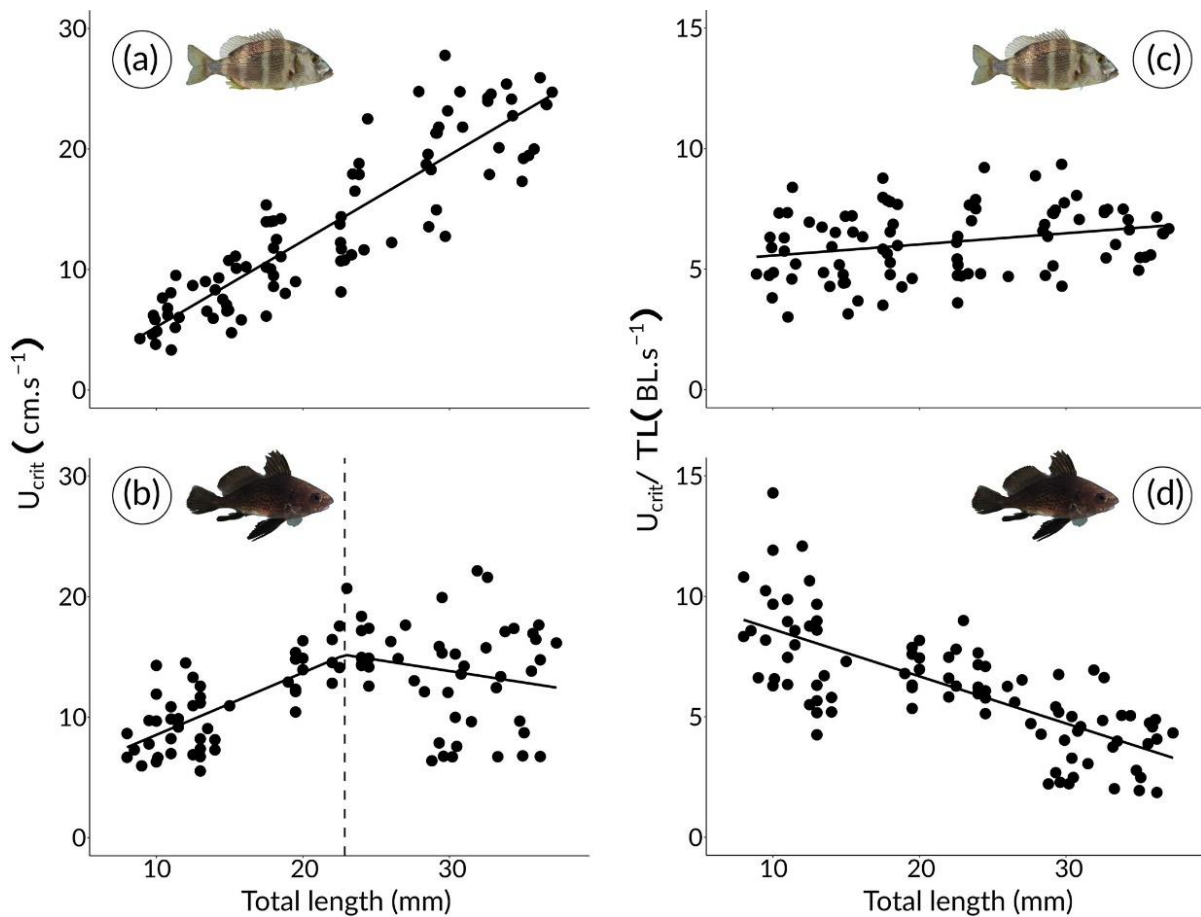


Figure 1: Ontogeny of critical (left side) or relative critical swimming speed (right side) for (a) (c) *Dentex dentex* and (b) (d) *Sciaena umbra* post-larvae and juveniles. Black lines represent the regressions lines, and the dotted line [in (b)] represents the breakpoint in the relationship at total length (TL) = 22.857 mm. Regression lines:

$$\begin{aligned} & (a) \ y = -1.895 + 0.713 \times TL, \ R^2 = 0.80, \ P < 0.001; \\ & (b) \ y = 3.368 + 0.516 \times TL - 0.704 \times (TL - 22.857) \times (TL > 22.857), \ R^2 = 0.31, \ P < 0.001; \\ & (c) \ y = 5.099 + 0.046 \times TL, \ R^2 = 0.06, \ P < 0.01; \ (d) \ y = 10.587 - 0.195 \times TL, \ R^2 = 0.53, \ P < 0.001 \end{aligned}$$

When looking at *S. umbra* individuals, the piecewise regression model showed that the relationship between *S. umbra* body size (range: 8 to 37.3 mm TL) and critical swimming speed differed

between the smallest and the largest individuals tested ($U_{crit} = 3.368 + 0.516 \times TL - 0.704 \times (TL - 22.857) \times (TL > 22.857)$, $R^2 = 0.31$, $P < 0.001$; **Figure 1b**), inducing a nonlinear relationship between these two variables. This segmented regression supported the presence of a breakpoint in the data (pseudo score test, $P < 0.001$) at $TL = 22.857$ mm (95% C.I. [18.783, 26.931] mm). The slope of the segment representing the smallest fish was 0.516 (95% C.I. [0.297, 0.736]). The slope for the second segment was -0.188 (95% C.I. [-0.416, 0.040]). Regarding the relative U_{crit} values of *S. umbra* individuals, its representation with TL showed a linear relationship with a negative slope (relative $U_{crit} = 10.587 - 0.195 \times TL$, $R^2 = 0.53$, $P < 0.001$; **Figure 1d**); that is, relative swimming performance decreased with an increase in body length.

Relative critical swimming speed linear regressions were found to be significantly different between both species (*S. umbra*: $a = -0.195$ with 95% C.I. [-0.233, -0.158]; $b = 10.587$ with 95% C.I. [9.687, 11.487]; and *D. dentex*: $a = 0.046$ with 95% C.I. [0.011, 0.803]; $b = 5.148$ with 95% C.I. [4.343, 5.953]) (**Figure 1c** and **Figure 1d**).

Therefore, individual TL appeared to be a strong predictor of the U_{crit} and relative U_{crit} values in both species ($P < 0.001$ or 0.01; **Figure 1**).

For the range of sizes tested, the *D. dentex* U_{crit} values were between 3.3 and 27.8 $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$. Both of these extreme values corresponded to the bounds of the relative U_{crit} values interval, that is, 3 and 9.3 $\text{BL}\cdot\text{s}^{-1}$, respectively. Concerning *S. umbra* performances, the U_{crit} values were between 5.5 and 22.7 $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$, and the relative U_{crit} values were between 1.9 and 14.2 $\text{BL}\cdot\text{s}^{-1}$.

When investigating the effect of the predefined size classes (i.e., 10 ± 2.5 , 15 ± 2.5 , 20 ± 2.5 , 25 ± 2.5 , 30 ± 2.5 and 35 ± 2.5 mm TL) on *S. umbra* and *D. dentex* swimming performance, the *D. dentex* relative U_{crit} values were not affected by body size class (Kruskal-Wallis test, $P > 0.05$; **Figure 2b**). Nonetheless, the *S. umbra* mean U_{crit} values (Kruskal-Wallis test, $P < 0.001$; **Figure 2a**) and the relative U_{crit} values (Kruskal-Wallis test, $P < 0.001$; **Figure 2b**) and the *D. dentex* mean U_{crit} values (Kruskal-Wallis test, $P < 0.001$; **Figure 2a**) were found to be significantly different between at least two size classes.

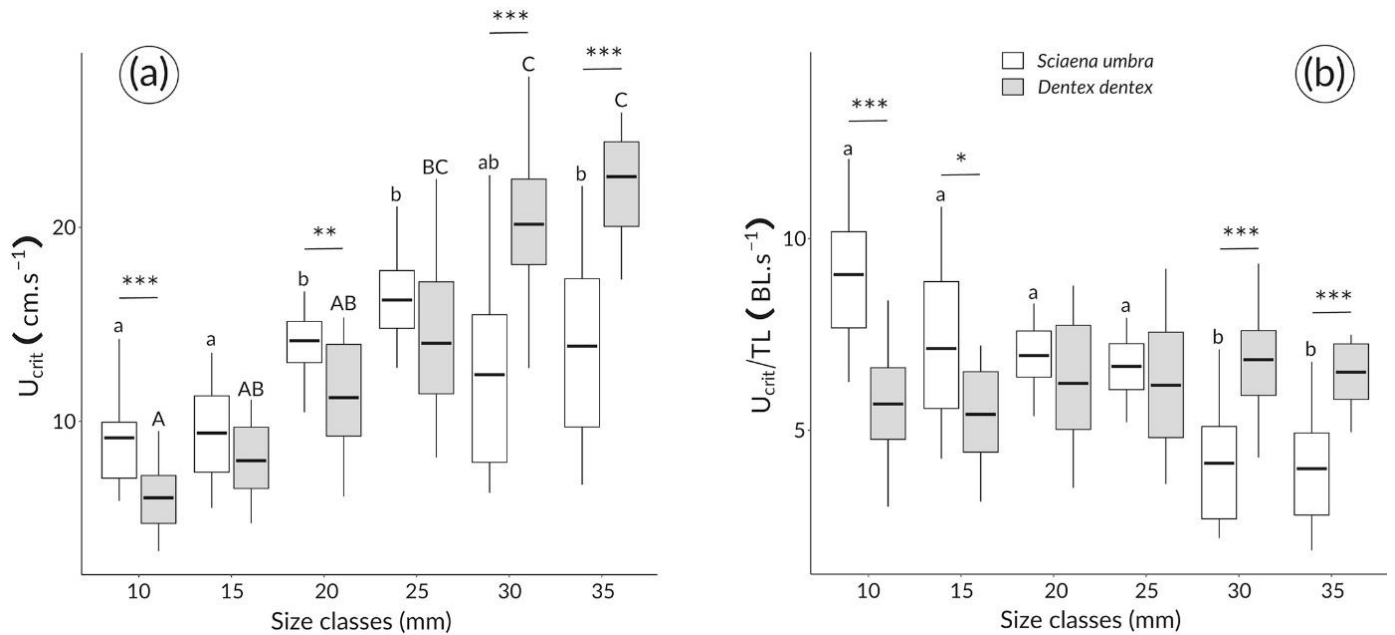


Figure 2: Effect of body length (TL), represented by six size classes (body size class ± 2.5 mm), on (a) U_{crit} (cm.s⁻¹) and (b) relative U_{crit} (in BL.s⁻¹) for both species (white box plots: *Sciaena umbra* □; grey box plots: *Dentex dentex* □). The horizontal black line inside each box plot represents mean values of U_{crit} or U_{crit}/TL for each size class. Above box plots, lower case letters represent the results of Dunn's tests (where similar letters show non-significant differences of mean values between size classes) for *S. umbra* juveniles. Capital letters represent the results of Dunn's tests between size classes for *D. dentex*. No letters were added on *D. dentex* U_{crit}/TL boxplots (b) because relative U_{crit} values were not significantly different between body size classes (Kruskal-Wallis test, $P > 0.05$). Stars highlight significant differences ($P < 0.001$: ***, $P < 0.01$: **, $P < 0.05$: *) between both species mean values for each size classes (Student's *t*-tests)

Moreover, significant differences in the mean U_{crit} and relative U_{crit} values were found between both species (Figure 2). *Sciaena umbra* and *D. dentex* juveniles presented significantly different mean U_{crit} values for the 10, 20, 30 and 35 mm TL size classes (Figure 2a), as well as significantly different mean relative U_{crit} values for the 10, 15, 30 and 35 mm TL size classes (Figure 2b). In brief, the *S. umbra* U_{crit} and relative U_{crit} values were significantly higher than the *D. dentex* values for the smallest size classes and significantly smaller for the largest size classes.

The R_e calculation for each fish showed that none of the *S. umbra* juveniles and only one *D. dentex* individual (TL = 11.02 mm, DPH = 27) displayed a value reflecting swimming that was very energetically costly (values beneath 300; Leis, 2006). Moreover, the juveniles tested showed Reynolds numbers above 1000 as soon as they measured approximately 14.5 mm TL for *D. dentex* and 12.5 mm TL for *S. umbra* (Figure 3).

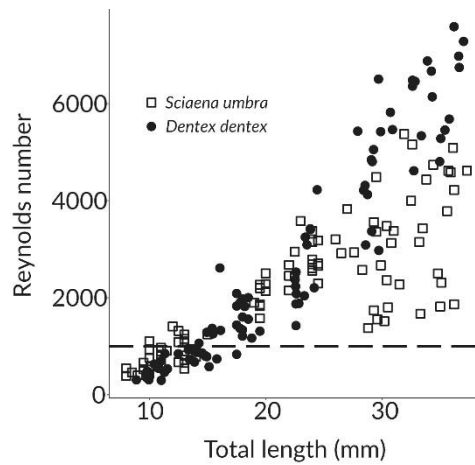


Figure 3: Reynolds number (R_e) of *Dentex dentex* (black dots ●) and *Sciaena umbra* (white squares □) fish vs. total length. The dotted line ($R_e = 1000$) represents the transition in a fully effective inertial environment (above)

3.2. Swimming behaviours

For *S. umbra* individuals, a new behaviour, which was never noticed before, was observed from 43 DPH (included in size class 20 ± 2.5 mm TL) and characterized by individuals who temporarily or permanently refused to swim. These individuals rested on the bottom of the swimming chamber and made no effort to swim against the flow either temporarily (before being motivated to swim by a visual stimulation) or permanently (marking the end of the trial). A significant difference in the presence of this behaviour was detected between size classes (*G*-test, $P < 0.001$; **Table 2**). Indeed, the first two size classes (10 and 15 mm TL) were significantly different from the last four ones (20, 25, 30 and 35 mm TL) from which this behaviour first occurred (**Table 2**).

Table 2: Observed swimming behaviours of *Dentex dentex* and *Sciaena umbra* fish tested for each size class (± 2.5 mm)

Size class (mm)	<i>D. dentex</i>		<i>S. umbra</i>	
	Mortality following transfer (%)	<i>G</i> -test	Refusal to swim behaviour (%)	<i>G</i> -test
10	19	ac	0	a
15	25	ab	0	a
20	44	b	44	b
25	6	cd	28	b
30	0	d	35	b
35	0	d	57	b

Note. The percentages of fish dying during the transfer between the rearing tank and the swimming tunnel were given for *D. dentex* fish and the percentages of fish that displayed refusal to swim behaviour were given for *S. umbra* fish. The results of *G*-tests used to study the effect of size class on both behaviours were showed in the associated columns, where a difference in letters between size classes highlights a significant difference in frequencies.

The experiments carried out on *D. dentex* post-larvae and juveniles highlighted that the small individuals were sensitive to manipulation, leading to extreme stress-induced behaviours and even death. The individuals were removed from the rearing tank and placed in the swimming chamber through the use of a 500 ml glass beaker to avoid manipulating them with a net, as it has already been shown to induce 100% mortality in individuals between 11 and 32 mm TL (Koumoundouros et al., 2004). Nonetheless, in this study, some of the studied individuals between 10 and 25 mm TL (± 2.5 mm) died during the transfer between the rearing tank and the swimming tunnel (**Table 2**). The frequency of this consequence of manipulation appeared to be significantly different between size classes (*G*-test, $P < 0.001$; **Table 2**). Higher frequencies of mortality were found for the 15 and 20 mm TL size classes and were significantly different from the low frequencies found in the 25, 30 and 35 mm TL size classes.

No mortality was recorded in *S. umbra* fish.

4. Discussion

The measurement of individual critical swimming speeds is a widespread tool often used to evaluate fish swimming ability. Indeed, it is considered an easy method (Plaut, 2001) that offers the advantage of being used for intraspecific comparisons (Leis, 2006).

This work represents the first study highlighting *S. umbra* and *D. dentex* hatchery-reared post-larvae and juvenile swimming performance for restocking purposes.

This laboratory study did not directly measure the in situ swimming velocity of individuals but is still considered realistic as this measure can be approximated as half of the U_{crit} and that the use of relative U_{crit} allows comparisons between species and body sizes (Leis, 2006). Indeed, this study allowed the comparison with the swimming performance of two fish species, *S. umbra* and *D. dentex*, assessed as “Vulnerable” in the Mediterranean region (Bizsel et al., 2011a, 2011b). Moreover, this study also allowed comparisons between body sizes. The results showed that individual body size was a good predictor of critical swimming speed, which was consistent with previous studies highlighting as well a strong relationship between both variables (e.g. Clark et al., 2005; Faria et al., 2009).

In this study, the range of critical swimming speed values found for both species was consistent with the values found in the literature for other fish species, notably in coastal Mediterranean species (from 6.3 to 32.9 $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ for TL between 14 and 30 mm in 14 species such as *Apogon imberbis*, *Chromis chromis*, *Diplodus sargus* and *Sparus aurata*; Rossi et al., 2019).

It would be valuable to compare this study's results to the swimming performance of wild *S. umbra* and *D. dentex* juveniles to estimate if hatchery-reared individuals could display naturalistic

swimming abilities and behaviours after they are released into the natural environment. Nonetheless, this experiment would probably be difficult to set up, as juveniles of both species are rarely observed in situ (Dulčić et al., 2002). Several studies comparing the swimming performance of wild and hatchery-reared individuals have been conducted, but have shown contradictory results among them (e.g. Basaran et al., 2007; Faria et al., 2009). Indeed, it is often supposed that the swimming ability and behaviour of hatchery-reared fish might differ from those of wild fish (e.g. Basaran et al., 2007). Nonetheless, for *Sciaenops ocellatus* larvae, Faria et al. (2009) showed that wild and hatchery-reared individuals displayed similar U_{crit} values and thus suggested that this measurement, made on reared fish, could fully represent the swimming performance of wild individuals.

4.1. Changes in behaviour and swimming performance trajectories through ontogeny in *Sciaena umbra*

For brown meagre, *S. umbra*, the U_{crit} measurements through the range of tested sizes showed two phases that were separated at approximately TL = 22.9 mm (95% C.I. [18.8, 26.9] mm), and this change in the absolute swimming performance patterns seemed to follow the end of the post-larval stage (at approximately 15 mm TL). Thus, the size interval presenting the strongly positive increase in absolute swimming performance corresponded to the late-stage larvae (i.e. before the end of the metamorphosis between the larval and the juvenile shape) and was followed by a later phase of a slow post-metamorphosis decrease in performance: the early-juvenile stage. Changes in swimming performance trajectory through ontogeny have already been observed in several species, such as *Myoxocephalus scorpius* (Guan et al., 2008), *Lates calcarifer* (Rossi et al., 2015), and a Sciaenidae: *S. ocellatus* (Faria et al., 2009). These modifications were observed after the end of metamorphosis for the first two species and at the settlement stage for the last one. These three studies submitted the hypothesis that this ontogenetic decline in swimming ability was directly due to settlement, which causes a shift in habitat and therefore a change in behaviour. It has also been shown that spontaneous swimming activity could drastically decrease after settlement, reflecting a transition between an exploratory behaviour characteristic of the period of habitat colonization and the well-established sedentary behaviour of 0-group juveniles in coastal habitats (Durieux et al., 2010). Therefore, the authors hypothesize that the decline in swimming performance through *S. umbra* ontogeny highlighted by the U_{crit} measurements could be linked to settlement and to the changes in habitat and behaviour that are induced by it. The linear decrease in critical swimming speed scaled to body size in *S. umbra* was also consistent with this hypothesis, as pre-settlement individuals leave the pelagic environment and settle in a sustainable habitat, thus inducing higher relative swimming speeds in pre-settlement individuals than in juveniles (Bellwood & Fisher, 2001; Leis, 2006).

Moreover, the sharp decrease in swimming performance after the end of larval metamorphosis in this study coincided with the first observations of refusal to swim behaviours (*i.e.* at 43 DPH), highlighting a strong connection between swimming performance and behavioural modifications through ontogeny. Both ontogenetic changes might therefore reflect the establishment of sedentary behaviour, which is characteristic of this species (M. La Mesa et al., 2008; Alós & Cabanellas-Reboredo, 2012).

4.2. Increase in swimming performance through ontogeny in *Dentex dentex*

Concerning the range of values obtained for *D. dentex*, a previous study on Mediterranean fish larvae measured the U_{crit} of one *D. dentex* individual (15 < TL < 20 mm), producing a value of 17.8 cm.s⁻¹ (Faillettaz et al., 2018). For this size range, this study showed a mean U_{crit} value of approximately 10 cm.s⁻¹, with values ranging between 6.1 and 15.4 cm.s⁻¹. It is known (and observed in this study) that inter-individual variability in swimming performance can be quite important and, thus, this study's values could be considered close to the U_{crit} measurement previously found for *D. dentex* (Faillettaz et al., 2018).

Throughout the entire range of sizes tested in this study, there was no distinct modification of the swimming ability trajectory of *D. dentex*: speed measurements showed the same linear relationship in post-larvae and early juveniles. The U_{crit} values strongly increased with body size, whereas the relationship between relative swimming speeds and body size was less obvious. The relative critical swimming speeds significantly increased with body size even if no significant difference was found in the mean relative U_{crit} between the size classes.

Absolute swimming speed has been shown to increase with body size in other fish species (*e.g.* Fisher et al., 2000). This can certainly be explained by two different mechanisms, which are based on the facts that (*a*) for the same number of tail-beats, the distance covered by a fish is proportional to its body size (Bruslé & Quignard, 2004) and (*b*) this swimming performance is presumably linked to the development of several morpho-anatomical and physiological characteristics that are linked to locomotion (*e.g.* muscles, energy reserves) (Fisher et al., 2000).

Concerning the low handling tolerance of *D. dentex*, the abrupt and significant difference in the percentage of mortality between the size classes above 20 mm TL and the size classes less than or equal to 20 mm might be linked to the larval metamorphosis of the species. Metamorphosis is a phase during which fish undergo many morphological (on which the authors based their identification of the transition between the larval and juvenile stages in this study), physiological, behavioural and metabolic modifications (McMenamin & Parichy, 2013). These modifications are known to be driven,

in part, by hormonal (*e.g.* cortisol, thyroid hormones) and chemical (*e.g.* nucleic acids, amino acids) alterations (Ishibashi et al., 2005). It has been shown in another Sparidae species (*Pagrus major*) that these alterations induce an increase in vulnerability to environmental stressors (*e.g.* temperature, salinity, oxygen level) during metamorphosis (Ishibashi et al., 2005). Thus, late-stage larvae are less able to deal with stressful situations, such as handling, than are juvenile fish.

4.3. Species swimming performance comparison

Previous studies have already highlighted that even ecologically similar (as for *S. umbra* and *D. dentex*) or phylogenetically closely related species can display large differences in swimming performance (*e.g.* Rossi et al., 2019) and the associated link with body size. In this study, interspecific comparisons showed that *S. umbra* had better relative swimming abilities than *D. dentex* for the smallest body sizes tested before both species entered an inertial regime ($R_e = 1000$). Nonetheless, both species were equally efficient swimmers when starting their juvenile life, as relative swimming performance was equivalent after the end of metamorphosis (*i.e.* the 20 and 25 mm TL size classes were the first size classes corresponding to both species in the post-metamorphosis stage). Finally, at body sizes greater than 30 mm TL, the opposite pattern was observed with *D. dentex* being more efficient swimmers than *S. umbra* during the early-juvenile stage. This early-juvenile stage performances pattern could be seen as reflecting adult swimming and ability of both species. Indeed, as adult *S. umbra* display sedentary behaviour (previously mentioned), are predators of benthic prey (Fabi et al., 1998) and are gregarious and slow-swimming individuals, it could be considered that the adults of this fish species do not need high swimming abilities. Adults *D. dentex*, in contrast, are much more mobile and are predators of demersal as well as pelagic prey (*e.g.* Morales-Nin & Moranta, 1997), leading them to have much higher swimming abilities than those of adult *S. umbra*.

The different swimming performance patterns found in both species support the idea that swimming abilities are species dependent, notably due to their difference in morphologies (*e.g.* Rossi et al., 2019), fin shape, ecological behaviour and swimming mode (Wolter & Arlinghaus, 2003). Nonetheless, when considering both species' swimming capacities through the use of the Reynolds number, it appeared that most of the individuals of this experiment had small viscous losses and were thus actively moving in their environment.

4.4. Perspectives in relation to restocking purposes and conclusion

Considering that swimming ability might be closely connected to survival, notably through escape and predation performance, the two species presented two different patterns of survival maximization after potentially being released in the wild. As previously mentioned, *S. umbra* showed maximum

relative swimming performance for the smallest body sizes tested, whereas *D. dentex* showed maximum relative swimming performance for the largest body sizes tested. This result would thus imply that, to maximize the escape and foraging abilities of hatchery-reared individuals for restocking purposes, the largest body sizes for *D. dentex* and the smallest body sizes for *S. umbra* could be considered as the ideal sizes-at-release. Moreover, *D. dentex* that were smaller than 25 mm TL have been shown to be sensitive to handling, which, for some of them, led to mortality. Thus, the use of a larger size-at-release for *D. dentex* juveniles would surely minimize mortality caused by handling stress. In addition, it is important to remember that fish with a larger size-at-release have been shown to present a higher survival rate than smaller fish (e.g. Willis et al., 1995). This result could be linked to the fact that smaller individuals are more likely to be subjected to a higher predation pressure (Bell et al., 2011). Nonetheless, to maximize survival after releasing individuals in the wild, it is recommended to keep them in captivity for as little time as possible, as it affects their adaption capacity to the wild less (Philippart, 1995). Therefore, it induces the necessity of a trade-off between minimizing the effect of domestication by choosing a small size-at-release and minimizing the predation pressure by choosing a larger size-at-release.

This is the first study highlighting *S. umbra* and *D. dentex* hatchery-reared post-larvae and juvenile swimming performance for restocking purposes. Indeed, a better understanding of both species' swimming performances and behaviours seems necessary to consider when estimating, for example, the body size-at-release that is most appropriate for the release of hatchery-reared juveniles in relation to biodiversity conservation purposes.

Drawing a conclusion on the body size-at-release of interest for conservation strategies of both species might require further investigations, notably concerning other targeted behaviours. For instance, understanding the effect of ontogeny on the exploratory behaviours of both *D. dentex* and *S. umbra* hatchery-reared juveniles could provide us with more information for understanding dispersal (Poulsen et al., 2012), and investigating the effect of ontogeny on escape and predatory behaviours might allow us to estimate survival more precisely.

This study is thus a first step towards estimating release protocols, rearing methods and sizes-at-release, which will help us maximize the post-release survival of hatchery-reared *S. umbra* and *D. dentex* individuals in a potential future restocking programme.

Escape performance, boldness and exploration in *Sciaena umbra* hatchery-reared juveniles: the effect of body size and rearing treatment

Salomé Ducos^{1,2}, Marie-Laure Bégout³, Christel Lefrançois⁴, Xavier Cousin³, Mikael Demolliens¹, Antoine Aiello¹, Eric D. H. Durieux^{1,2}

¹ UMS CNRS 3514 STELLA MARE, Università di Corsica Pasquale Paoli, Biguglia, France

² UMR CNRS 6134 Sciences Pour l'Environnement, Università di Corsica Pasquale Paoli, Corte, France

³ MARBEC, Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, INRAE, Palavas-Les-Flots, France

⁴ UMR 7266 LIENSs, La Rochelle Université – CNRS, La Rochelle, France

RÉSUMÉ

La plateforme STELLA MARE, basée en Méditerranée, est depuis plusieurs années en capacité de produire des juvéniles de *Sciaena umbra*, une espèce côtière de poisson. En Méditerranée, cette espèce est considérée « Vulnérable » par l’UICN. En lien avec ce statut menacé et le développement de la maîtrise zootechnique de cette espèce, l’utilisation de juvéniles de *S. umbra* à des fins de repeuplement est actuellement en réflexion. L’utilisation de juvéniles de poissons d’élevage à des fins de repeuplement est un outil de restauration active de plus en plus considéré pour la conservation des stocks. Cependant, cet outil est régulièrement critiqué, principalement à cause du fort taux de mortalité que subissent généralement les individus d’élevage une fois relâchés en mer. Réussir à se nourrir et à échapper aux prédateurs peuvent être considérés comme les deux éléments cruciaux qui impactent directement la survie d’un individu dans le milieu naturel. Les chances des juvéniles d’élevage de se nourrir et d’échapper à la prédation *in situ* peuvent directement être influencées par leur qualité comportementale, notamment par leurs performances de fuite ainsi que leurs tendances à l’exploration et à l’audace. De plus, la taille au relâché ainsi que l’enrichissement physique des bassins d’élevage sont deux facteurs pouvant avoir un effet sur la survie post-relâché ainsi que sur les performances et comportements des individus. Cette étude a alors eu pour objectif de déterminer

l'effet de ces deux facteurs, en lien avec ce contexte et la nécessité de mettre en place un protocole d'élevage ainsi qu'une taille au relâché permettant de maximiser la survie post-relâché de juvéniles d'élevage. Ainsi, l'effet de la taille (*i.e.* entre 30 et 80 mm LT) et d'un enrichissement physique (*i.e.* refuge et végétation artificielle) sur les performances de fuite et les comportements d'exploration et d'audace de juvéniles de *S. umbra* a été étudié.

Cette étude a pu mettre en évidence un effet des tailles testées sur ces performances et comportements. Dans un premier temps, les plus petits individus testés ont présenté de plus fortes tendances à l'exploration et à l'audace que les plus grands individus. Cela pourrait être en lien avec l'idée que les plus petits individus ont théoriquement de plus forts besoins énergétiques, nécessitant de leur part une plus grande tendance à se risquer à partir à la recherche de nourriture. Sachant que les individus adultes de *S. umbra* présentent un caractère relativement sédentaire *in situ*, la diminution de la tendance à l'exploration en fonction de la croissance des individus testés pourrait également être en lien avec le début de l'établissement du caractère sédentaire de l'espèce.

Dans un second temps, les plus grands individus testés ont présenté *i)* un taux de réponse de fuite plus faible, *ii)* des latences plus longues, *iii)* une durée de réponse de fuite plus importante, ainsi *iv)* qu'une distance relative parcourue et *v)* une vitesse maximale relative plus faibles que chez les plus petits individus. Une diminution des performances de fuite de juvéniles de *S. umbra* a ainsi été observée en lien avec leur croissance. En lien avec l'idée qu'une stimulation peut engendrer une perception du risque différente entre les individus, cette diminution des performances de fuite pourrait traduire le fait que les plus petits individus percevaient un risque plus élevé que les grands individus. De plus, après avoir été transférés dans un nouvel environnement sans aucune possibilité de dissimulation (*i.e.* arène expérimentale), un état de stress potentiellement plus accru chez les plus grands juvéniles a également pu entraîner de plus faibles taux de réponse et de plus fortes latences. Enfin, la diminution en fonction de la taille des valeurs de distance relative parcourue et de vitesse maximale relative atteinte pendant la réponse de fuite pourrait être liée à la diminution théorique du ratio muscles/masse corporelle en fonction de la croissance des individus. Dans cette étude, la présence d'un refuge dans les bassins d'élevage n'a pas montré de différences sur les performances et comportements étudiés des individus testés. Cette étude a permis l'acquisition de nouvelles connaissances concernant *i)* des performances et comportements essentiels à la survie de juvéniles d'élevages dans le milieu naturel, ainsi que *ii)* leurs modifications en fonction de la taille. Ces résultats pourront être pris en compte dans le choix d'une taille optimale au relâché lors de potentielles futures actions de repeuplement de *S. umbra*.

Mots-clefs : Comportements ; Corb ; Performances ; Restauration de population ; Poisson méditerranéen

1. Introduction

The brown meagre (*Sciaena umbra*; Linnaeus, 1758) is a coastal and demersal teleost fish inhabiting the Mediterranean littoral. Adult fish of *Sciaena umbra* are sedentary (Alós & Cabanellas-Reboredo, 2012) and display gregarious behaviour, where they are often seen within groups of a few dozen individuals around rocky sites or hidden in caves (Harmelin, 1991; Harmelin & Ruitton, 2007). Brown meagre juveniles appear to inhabit shallower habitats than those in which adults are found, preferring to hide inside seagrass meadows where they can find both protection and food (Grau et al., 2009).

Sciaena umbra is an IUCN red-listed Vulnerable species in the Mediterranean Basin (Bizzel et al., 2011b), presumably due to habitat loss and fishing exploitation (M. La Mesa et al., 2008; Harmelin-Vivien et al., 2015). Moreover, due to its propensity to move in groups and its calm and nonchalant swimming, *S. umbra* is a species highly exposed to spearfishing (Coll et al., 2004; Morales-Nin et al., 2005; Lloret et al., 2008; Harmelin-Vivien et al., 2015; Riera-Batle & Grau, 2022). Therefore, different local management measures have been implemented in order to counter stock depletion, such as a moratorium prohibiting recreational fishing (*i.e.* spearfishing and hook fishing) on *S. umbra* in the French Mediterranean maritime waters since 2013.

Fisheries management is part of the approaches that can be used to enhance fish stocks in the wild. One of the tools that gained interest in recent years is the use of restocking strategies, which correspond to the release of hatchery-reared individuals in the natural environment (*e.g.* Bell et al., 2008; Lorenzen et al., 2013; Taylor et al., 2017a). It is an interesting option to help the recovery of vulnerable populations particularly for long life-span species such as *S. umbra* (that can live longer than 15 years; Grau et al., 2009). However, this type of conservation program is widely discussed, notably due to the fact that post-release survival is generally low *in situ* for hatchery-reared individuals (*e.g.* Brown & Laland, 2001; Leber, 2013).

Predation and lack of behavioural competencies required for surviving at sea are considered as the two most important factors affecting survival of hatchery-reared fish released in the sea (Brown & Laland, 2001; Gro Veá Salvanes & Braithwaite, 2006). Besides, it is known that rearing methods of hatchery-reared individuals can have an effect on their behavioural performances, and that release strategies can be linked to *in situ* survival. For instance, previous studies have already shown that behavioural performances can be correlated with the presence of environmental enrichment during the rearing period (*e.g.* Brown et al., 2003; Braithwaite & Salvanes, 2005; D'Anna et al., 2012), and that *in situ* survival rate of hatchery-reared fish can be correlated to individual body size-at-release (*e.g.*

Willis et al., 1995; Leber et al., 2005). Choosing a species-specific size-at-release and a suitable rearing environment seem thus essential for efficient restocking programs.

Feeding adequately and avoiding predation are the two major necessities for post-release survival of hatchery-reared juveniles (Olla et al., 1998; Gro Vea Salvanes & Braithwaite, 2006). Therefore, this study was intended to evaluate individual escape performance as well as some personality traits that could provide clues about individual competitive abilities for food acquisition and exposure to predation.

First, startled response is a common trait that can be investigated in experimental tests through the assessment of behavioural and locomotor performance of animals. In response to a startling stimulus, such as an approaching predator, the reflex escape response is an innate behaviour displayed by many fish species, which is essential to escape from a predator and therefore to survive. This response corresponds to a sudden acceleration induced by the contraction of lateral muscles in conjunction with a visual or a mechanical stimulation (*e.g.* Domenici & Blake, 1997; Lefrançois et al., 2005; Domenici, 2010).

Preys' escape response performances usually depend on 3 aspects (schematized in Domenici et al., 2007 and Domenici, 2010), which affect their survival: *i)* the responsiveness, *ii)* the reactivity at the start of the response (*e.g.* time and distance of reaction), and *iii)* the locomotor performances and manoeuvrability of the prey (*e.g.* swimming velocity, acceleration, turning rate). Previous studies have shown that escape performance could be affected by several environmental variables such as temperature (Collar et al., 2020), oxygen concentration (Lefrançois et al., 2005), stimulus characteristic (*e.g.* orientation, distance, intensity; Domenici & Blake, 1997) as well as body size (Webb, 1976; Domenici & Blake, 1993a; Domenici, 2001). Escape performance may also depend on the individual ontogenetic stage since entering the juvenile phase seems to mark the beginning of a decrease in escape performance (Gibb et al., 2006). This could be linked to the fact that when juveniles fish grow they gain proportionally more mass than muscles inducing a greater difficulty in propulsion and hence a decrease in escape performance (Gibb et al., 2006). Moreover, escape performance could potentially be linked to the environment the fish used to live in, where complex habitats seem to lead to better escape performance than the ones led through bare environment (Domenici & Blake, 1997). This assumption has been made by Domenici & Blake (1997) through the comparison of several studies focusing on different fish species (*e.g.* Harper & Blake, 1990; Domenici & Blake, 1991; Blake et al., 1995). However, to the best of our knowledge, no experimental study has ever investigated the effect of adding refuges in rearing tanks on the escape response behaviour of individuals of one and the same species.

Second, in order to study the individual competitive abilities for food acquisition and the individual predation risk related to risk taking level, some personality traits were investigated in *S. umbra* hatchery-reared juveniles. Five personality traits are usually used in order to define an animal personality, including “boldness” and “exploration” (e.g. Réale et al., 2007). Boldness has been illustrated in many species and is considered as part of the most widely investigated personality traits (e.g. Conrad et al., 2011; Ferrari et al., 2016; Cabrera et al., 2021). Several experimental tests allow boldness assessment which is often measured following a confrontation between an individual and a new environment or a new object. Boldness is indeed viewed as the disposition of an individual to display risky behavioural responses when facing a unknown situation (Carter et al., 2013). Exploration is, in addition to boldness, also one of the traits that are most frequently investigated to study animal personality. Moreover, it is now known that both of these personality traits *i)* can highly be correlated (e.g. Réale et al., 2007), and *ii)* can be measured *via* the same behavioural tests, such as for instance an open-field test or a maze test.

Previous studies in the literature already showed that, for some fish species, boldness and exploration can be affected by individual body size or by the complexity in habitat of their rearing environment (e.g. Dowling & Godin, 2002; Carrera-García et al., 2016; Polverino et al., 2016).

In this context, it appeared important to determine the rearing methods and the size-at-release that would allow maximizing the success of a restocking action in *S. umbra* juveniles. To start defining suitable conditions for hatchery-reared *S. umbra* juveniles restocking, this work had for objectives to study *i)* the effect of the complexity of the rearing environment (*i.e.* with presence of shelter *versus* bare tanks) and *ii)* the effect of individual body size, on boldness, exploratory behaviour and escape performance. To this end, two separate experimental tests, a Z-maze trial and an escape response trial, were carried out on *S. umbra* juveniles from different size classes (from 30 mm to 80 mm total length) and reared in two contrasted habitats.

2. Materials & methods

All procedures performed in this study involving animals followed European Directive 2010/63 UE. All the practical research activities performed within this study were approved under the reference APAFIS #23731-2020012211568209 v6.

2.1. Fish early rearing procedures

The broodstock consisted of 17 wild adult fish (5 females, 12 males), captured between 2018 and 2019 in the wild, and maintained in a 12 m³ cylindrical tank connected to a recirculation unit. Photoperiod and water temperature were kept as natural conditions.

During the reproduction season, eggs are naturally emitted around sunset, between April and August. The *S. umbra* individuals used in this study were part of one single egg batch collected the 18/04/2020. Viable buoyant eggs were separated from the dead sinking eggs and incubated in two 200 L black cylindrical conical tanks at a density of 160 eggs/L. Tanks were connected to a semi closed circuit, water renewal and temperature increased respectively from 10 to 50%/h and 19 to 21°C during the larval development. Larvae were kept in the dark during the first 3 days post hatch (DPH), light started at 4 DPH (white led, between 30 to 100 Lux, 10L:14D photoperiod) at the time of first feeding. From 4 to 15 DPH, dry food (Gemma Micro 75; SKRETTING, France) was supplied 5 to 10 times a day, *Artemia* nauplii (INVE S.A, Belgium) were given 3 to 8 times a day between 7 to 22 DPH (0.1-2 ind/mL), and enriched *Artemia* metanaupli (DHA Protein Selco, INVE S.A; Belgium) from 19 to 50 DPH (2-7 ind/mL). During all larval and juvenile rearing phase and before their transfer into the experimental room, salinity was kept at 38 psu, oxygen saturation between 70 to 95%, pH at 7.1 ± 0.2 and ammonia and nitrite were kept below 0.01 mg/L.

2.2. Experimental protocols

In order to prevent habituation effects and to minimize stress, fish were only tested once. The behavioural trials performed in this study were carried out during daytime, between 8:30 AM and 5:30 PM. All the fish needed for these two experiments were transferred in the experimental room (10L:14D photoperiod, halogen lighting, 30 Lux) and reared under the experimental rearing conditions for 6 days prior to the beginning of the experiments. In this experimental room, fish were randomly distributed in six tanks (240 L; cylindrical-conical; black walls; flow-through system with an hourly water renewal rate: 15-25%) representing two experimental rearing conditions divided in triplicate. The experimental rearing conditions were either bare tanks or tanks enriched with an artificial habitat (*i.e.* a hollow rock which can serve as a shelter with artificial leaves of *Posidonia oceanica*). All tanks were fed *ad libitum* daily with dry pellets distributed every hour through day time. Temperature and oxygen concentration were monitored daily and maintained around respectively 21.1°C (± 0.8 ; range: 19.6-22.7°C) and 90.5 % (± 5.7) during the entire rearing period.

The two behavioural experiments described below were performed during one month, from June to July 2020. All fish tested were fasted since the previous day (*i.e.* for 14 to 24hrs).

For both experiments, the water of the experimental tanks was entirely changed after each 5-6 tested fish and strongly stirred and aerated between each individual test.

For both the Z-maze and the escape performance trials, the observer was not visible to the fish thanks to an external wall system to avoid any visual interferences. The floor of both experimental tanks was translucent and was placed on top of an infrared (IR) floor. Videos were recorded using cameras

(detailed below) equipped with IR-passing filters in order *i*) to avoid any video bias such as light reflections at the water surface, and *ii*) to allow a neater contrast between the fish and the background (needed for the 2D-tracking stage). Whatever the rearing conditions (*i.e.* bare or enriched tanks), all experimental tanks were bare (no enrichment added).

2.2.1. Z-maze trial

In total, 253 *S. umbra* juveniles were tested from 49 DPH to 84 DPH. According to their total lengths (*i.e.* TL), fish were grouped in 5 different size classes (*i.e.* [30-40[mm TL, corresponding to 49-53 DPH; [40-50[mm TL, corresponding to 56-63 DPH; [50-60[mm TL, corresponding to 61-70 DPH; [60-70[mm TL, corresponding to 70-81 DPH; and [70-80[mm TL, corresponding to 76-84 DPH), and two rearing conditions (**Table 1**).

In order to assess individual exploratory and boldness behaviours in a novel environment, Z-maze trials were individually run on *S. umbra* juveniles. This maze was a 38 x 23 cm experimental arena (filled with a water height of approximately 6.5 cm) comprising 3 arms and a start/refuge area (adapted from Chapman et al., 2010 ; **Figure 1**). Except from the start/refuge area, the maze was virtually divided into 7 zones (identical in size; 9.5 x 11.5 cm) named from “Zone 0” to “Zone 6” (Zone 0 is the nearest zone to the refuge box and Zone 6 is the end of the maze; **Figure 1**).

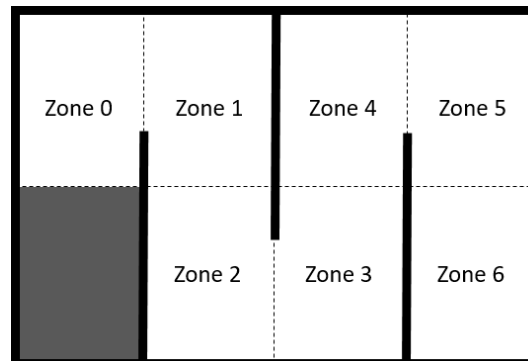


Figure 1: The Z-maze device. The start/refuge area is the grey rectangle at bottom left and the 7 zones are virtually delineated with dotted lines. The solid lines are the walls of the Z-maze (after Chapman et al., 2010)

To start the trial, fish were individually transferred to the start/refuge area, covered on the top and separated from the maze by a door which was removed after 5 min of acclimatization (as in Ferrari et al., 2016). After gently opening the door, the fish was allowed to explore the Z-maze during 10 min after its first apparition out of the refuge area (*i.e.* when detected into the Zone 0) and its movements were recorded from above by a camera that records at 30 frames per s (BASLER ace U, acA1440-220µm). If the fish was not exiting the refuge after 15 min, the end of the trial was pronounced and the fish was assigned a latency to first emerge from the start/refuge area of 900 s (as performed in Ferrari et al., 2016).

The time between the opening of the door and the fish first emergence out of the start/refuge area (*i.e.* latency before leaving the refuge, in s; *e.g.* Dowling & Godin, 2002; Brown et al., 2005; Cote et al., 2010; Ferrari et al., 2016) as well as the time spent inside the refuge area during the trial after the first exit (*e.g.* Chapman et al., 2010; Ferrari et al., 2016) were both considered as indexes of boldness (as in Ferrari et al., 2016). The total distance travelled in the arena during the entire trial duration (Cote et al., 2010), the total number of visited zones (from 1 to 7; Bell & Stamps, 2004; Chapman et al., 2010; Ferrari et al., 2016) and the mean individual swimming speed (Baker et al., 2018) were variables considered as measurements of individual exploratory behaviour. Moreover, the number of exits from the start/refuge area (*i.e.* in the open portion of the Z-maze) during the trial duration was also counted.

2.2.2. Escape performance trial

The same size classes than the one used for the maze task were tested in this behavioural trial, except for the [30-40] mm size class which could not be exploited due to too highly variable distances of stimulation. Therefore, 182 *S. umbra* juveniles from 4 different size classes (*i.e.* [40-50[mm TL, corresponding to 57-63 DPH; [50-60[mm TL, corresponding to 63-71 DPH; [60-70[mm TL, corresponding to 71-80 DPH; and [70-80[mm TL, corresponding to 80-85 DPH) and two rearing conditions were studied (**Table 1**).

An experimental arena of dimensions 35 x 35 cm (with approximately 7 cm water depth) was used. The tested fish were allowed an acclimatization time of approximately 30 to 45 min before stimulation. After acclimatization time, each fish was stimulated through a mechanical stimulation: 2 hex nuts attached together (stainless steel, 2 cm in diameter, 22 g in weight) and hung to an electromagnet at the end of an opaque PVC tube (approximately 100 cm in height and 4 cm in diameter) were suddenly dropped in the water. The low end of the opaque PVC tube was positioned at 10 mm above the water surface, corresponding to the impact zone of the stimulus (after its descent into the tube). This, therefore, ensured that the fish were not visually stimulated as it could not see the stimulus falling from the electromagnet position to the water surface (same reasoning than in Lefrançois et al., 2005; Lefrançois & Domenici, 2006; Millot et al., 2009; Allan et al., 2014). This allowed the precise identification of the time of stimulation which corresponded to the first perceptible wave resulting from the impact of the stimulus on the water surface. The mechanical stimulation was performed through the deactivation of the electromagnet (leading to the fall of the stimulus). Only one stimulation was applied to a same fish. These stimulations were video recorded through an acA720-520µm BASLER camera at 300 frames per s. The stimulation was triggered manually when the fish was located *i)* between 1 body length (*i.e.* BL) and 3.15 BL away from the impact point of the stimulus at the water surface (the fish centre of mass was used to measure this distance) and *ii)* at least 1 BL away

from any arena walls (the fish centre of mass was used to measure this distance) to eliminate any wall effects that could impact an escape response (Eaton & Emberley, 1991).

The mean relative distance (in BL) between the centre of mass (CM) of the fish and the point of stimulation was not significantly different between size classes and between rearing conditions (both factors interaction was also not significant; ANOVA, $P > 0.05$). In addition, the mean angle between (*a*) the line passing through the stimulus impact at the water surface and the fish CM and (*b*) the line passing through the fish CM and the tip of the head (as this variable has already shown to affect escape response ; Eaton & Emberley, 1991) was not significantly different between size classes and between rearing conditions (Kruskal-Wallis tests, $P > 0.05$).

2.2.3. Biometrics

After each trial, fish were individually anesthetized (100 ppm benzocaine) and measured for total length with a graduated calliper (TL, mm; used to classify the tested individuals into size classes). Indeed, this study aimed at evaluating the effect of body size on several behavioural variables.

The end of *S. umbra* larval metamorphosis was estimated for individuals of approximately 15 mm TL (Crec'hriou et al., 2015; Ducos et al., 2022b; Millot et al., 2023). All the individuals tested in the present studied are thus considered juveniles, defined as individuals that acquired their near-adult morphology but continue to grow.

2.1. Data treatment and analysis

Fish movements were 2D-tracked using EthoVision® XT software (Noldus, The Netherlands). Two black rectangles, which were taped to the bottom of the experimental tanks and measured 20 cm in length, were used as calibration scales in EthoVision software for locomotor variables calculations. All statistical analyses were performed with R (4.1.1. version). Only *P*-values below the α threshold of 5% were considered statistically significant in all statistical tests described below.

Table 1: Number of *Sciaena umbra* individuals analysed per size classes and rearing treatments for the Z-maze trial and the escape performance trial

Size class (mm)	Rearing treatment	Number of fish tested for the Z-maze trial	Number of fish tested for the escape performance trial
[30-40[Enriched	25	-
	Bare tank	24	-
[40-50[Enriched	30	20
	Bare tank	25	15
[50-60[Enriched	24	24
	Bare tank	23	15
[60-70[Enriched	25	26
	Bare tank	27	23
[70-80[Enriched	20	30
	Bare tank	21	29

2.1.1. Z-maze trial

Using EthoVision software, the number of visited zones and the time spent inside the refuge were acquired and later both transformed into proportions (*i.e.* number of zones visited divided by the total number of zones, 7; time spent inside the start/refuge area divided by the total duration of the trial, 600 s). The total distance travelled and the mean swimming speed were divided by each corresponding individual TL in order to analyse distance with a BL unit and swimming speed with a BL.s⁻¹ unit. This thus led to relative locomotor values, as all fish tested in this study presented various body sizes.

Individuals that did not leave the start/refuge area during the trial duration were only kept for the analysis concerning the latency to first emerge from the refuge but were removed from all the other analyses.

Nine fish (on a total of 253 tested individuals) were chosen to be removed from all the analyses as they very quickly exited the refuge area (leading to 244 statistically analysed individuals): they were detected in zone 1 on the first frame following the door removing and were thus not initially detected in zone 0. They were thus not included in the **Table 1** that displays all individuals statistically analysed.

As none of the six studied variables (*i.e.* latency before leaving the refuge for the first time, proportion of zones visited, proportion of time spent inside the refuge during the 10 min trial, total distance travelled in BL, swimming speed in BL.s⁻¹ and the number of exits from the start/refuge area) presented a normal distribution or equal variance of residuals, Scheirer-Ray-Hare tests (Scheirer et al., 1976; Sokal & Rohlf, 1998) were used on each of those variables. Scheirer-Ray-Hare tests were performed in order to investigate the effect of size class, of rearing method and of the interaction between both main factors on the six studied variables. This test is a non-parametric method based on

ranks, is employed for 2-way factorial designs and can thus be viewed as a non-parametric alternative to a two-way ANOVA (Dytham, 2011). Considering that the design in this experiment is unbalanced (**Table 1**) and that an interaction effect between size classes and rearing method wanted to be investigated, type III Sums of Squares error was introduced in the Scheirer-Ray-Hare tests ('scheirerRayHare' function from the *rcompanion* library). Following this test, when needed, Dunn's post hoc tests were used (*FSA* library; with a *P*-value adjustment following Benjamini-Hochberg procedure: 'method="bh"') knowing that it is an appropriate test for unbalanced design (Cook & Wheeler, 2000; David, 2019).

To evaluate correlations between the variables previously cited as well as similarities between size classes, a Principal Component Analysis (PCA) was performed (using the 'PCA' function from the *FactoMineR* library and the 'PCAshiny' function from the *Factoshiny* library) on all individuals. As the mean swimming speed is directly calculated from the total distance travelled during a trial and is related to the proportion of time spent in the arena (*i.e.* 1 - proportion of time spent in the refuge), it was decided not to include this variable into the PCA to avoid bias (*i.e.* co-variables). Therefore, the five other variables were chosen as active variables. The size class variable was added as a qualitative illustrative variable. Within the five active variables, the number of exits from the start/refuge area appeared to be a complex variable that did not display clear correlations with the other variables in the PCA. This variable was investigated through its relationship with the proportion of time spent in the start/refuge area. This relation proved to be not merely linear and hence a piecewise regression (*segmented* library) was used to understand the relation between the number of exits from the start/refuge area and the proportion of time spent inside in the start/refuge area during the trial. The existence of a breakpoint in this relationship was significantly tested with a pseudo score test (*segmented* library).

After the breakpoint of this model was determined, Chi-2 tests were used in order to evaluate the difference in frequencies of individuals above and below the breakpoint between all pairs of size class and also between rearing habitats. All expected values in Chi-2 contingency tables were above 5, which corresponds to the recommended threshold to perform this test (Zar, 1984).

2.1.2. Escape performance trial

Several behavioural and locomotor variables were used in order to investigate *S. umbra* escape performance.

After each individual mechanical stimulation, some individuals responded by performing an escape response while others did not. Those two fish categories were respectively defined as "responding" and "non-responding" individuals. The number of responding individuals divided by the total number

of individuals tested was named responsiveness (%). Among the responding juveniles, the interval between the time of stimulation (*i.e.* when the stimulus hit the water surface of the experimental tank) and the start of the escape response was individually assessed (in milliseconds, ms) and defined as the latency before the escape response.

The movements of each responding fish were tracked through the use of the EthoVision “multiple body points” module allowing to track *i)* the tip of the head of an animal and *ii)* its CM. It allowed to directly calculate the angular velocity of the CM-tip of the head alignment (by “Angular velocity - Head direction line” in EthoVision; in $^{\circ}.\text{ms}^{-1}$, also called turning rate: Domenici & Hale, 2019). This variable allowed the determination of stages 1 and 2 escape response through the identification of changes in head turning direction (*e.g.* Domenici & Blake, 1997; Lefrançois et al., 2005; Lefrançois & Domenici, 2006). Indeed, escape responses are usually composed of a stage 1 (*i.e.* the “C-shape” bending of a fish body as a first step to an escape response) and a stage 2 (*i.e.* the bending of the opposite side that bended during stage 1) or, sometimes, only of a stage 1 (*e.g.* Lefrançois et al., 2005). The escape response is considered ended when the CM-tip of the head alignment reverses direction once again (Domenici & Blake, 1997; Lefrançois et al., 2005). Escape response duration was assessed as the sum of the course of stages 1 and 2.

The effects of size class and rearing conditions on the responsiveness were assessed through the use of Chi-2 tests (as expected frequencies were not found beneath 5 in contingency tables; Zar, 1984). The effects of body size class, rearing environment and their interaction on latency and escape response duration were assessed using two-way ANOVAs.

Three locomotor variables were studied (calculated by EthoVision software): cumulative distance covered (D), maximum velocity (V_{\max}) and maximum acceleration (A_{\max}) of fish’s CM. As it has been recommended by several authors to make the assessment of distance-related variables considering a fixed duration (Domenici & Blake, 1993a; Lefrançois et al., 2005; Webb, 1976), those three variables were assessed over the mean escape response duration of all individuals (*i.e.* 24.6 ms). This led to one value of each locomotor variable for every responding fish. Then, values were divided by fish TL, leading to relative values in BL, $\text{BL}.\text{s}^{-1}$ and $\text{BL}.\text{s}^{-2}$, respectively. The relative values are the values that were graphically and statistically analysed here.

The effects of body size class and rearing environment (and their interaction) on D , V_{\max} and A_{\max} values were assessed using three different two-way ANOVAs on all responding individuals. In order to minimize small movements, induced by tracking noise, that can impact distance related measurements, EthoVision software allows the use of a “Smoothing (Lowess)” post-acquisition option. In this study, the three distance-related variables, D , V_{\max} and A_{\max} were studied after smoothing

(Smoothing parameter set on five samples after and before each frame) in order to remove movement noise and refine tracking.

For each two-way ANOVAs performed in this study (*i.e.* on latency, escape response duration, D , V_{max} and A_{max}), the assumptions of normality and homogeneity of variances were visually checked as well as investigated with Shapiro tests ('shapiro.test' function from the *stats* library) and Levene tests ('leveneTest' function from the *car* library) as this statistical tool is a parametric analysis. Only latency values required to be transformed to meet these assumptions: these data were log-transformed. In each ANOVA ('Anova' function from the *car* library), statistical significances for all main factor (*i.e.* SizeClass and RearingCondition) and their interaction (*i.e.* SizeClass*RearingCondition) were assessed using a Type III approach (as it is recommended for unbalanced design, when one wants to investigate the interaction effect; Landsheer & Wittenboer, 2015). Following ANOVA analysis, when needed, Tukey's post hoc tests were used ('HSD.test' function from the *agricolae* library, in which the "unbalanced" option allowed to take into account the unequal number of individuals between the studied groups).

3. Results

3.1. Z-maze trial

Among all the individuals analysed ($n=244$), 10 fish did not go out of the start/refuge area during the 15 min allowed ($n=1$ from the [30-40[mm size class reared in bare tanks, $n=2$ from the [40-50[mm size class reared in enriched tanks, $n=3$ from the [40-50[mm size class reared in bare tanks, $n=2$ from the [50-60[mm size class reared in enriched tanks, $n=1$ from the [50-60[mm size class reared in bare tanks and $n=1$ from the [70-80[mm size class reared in bare tanks).

Whatever the behavioural measures, there was no significant differences between rearing conditions (Scheirer-Ray-Hare tests, $P > 0.05$) and the interaction term between rearing conditions and size classes was not significant (Scheirer-Ray-Hare tests, $P > 0.05$). Data were thus analysed without considering the factor rearing condition; **Figure 2** therefore represents only the variations of behavioural measures according to size classes.

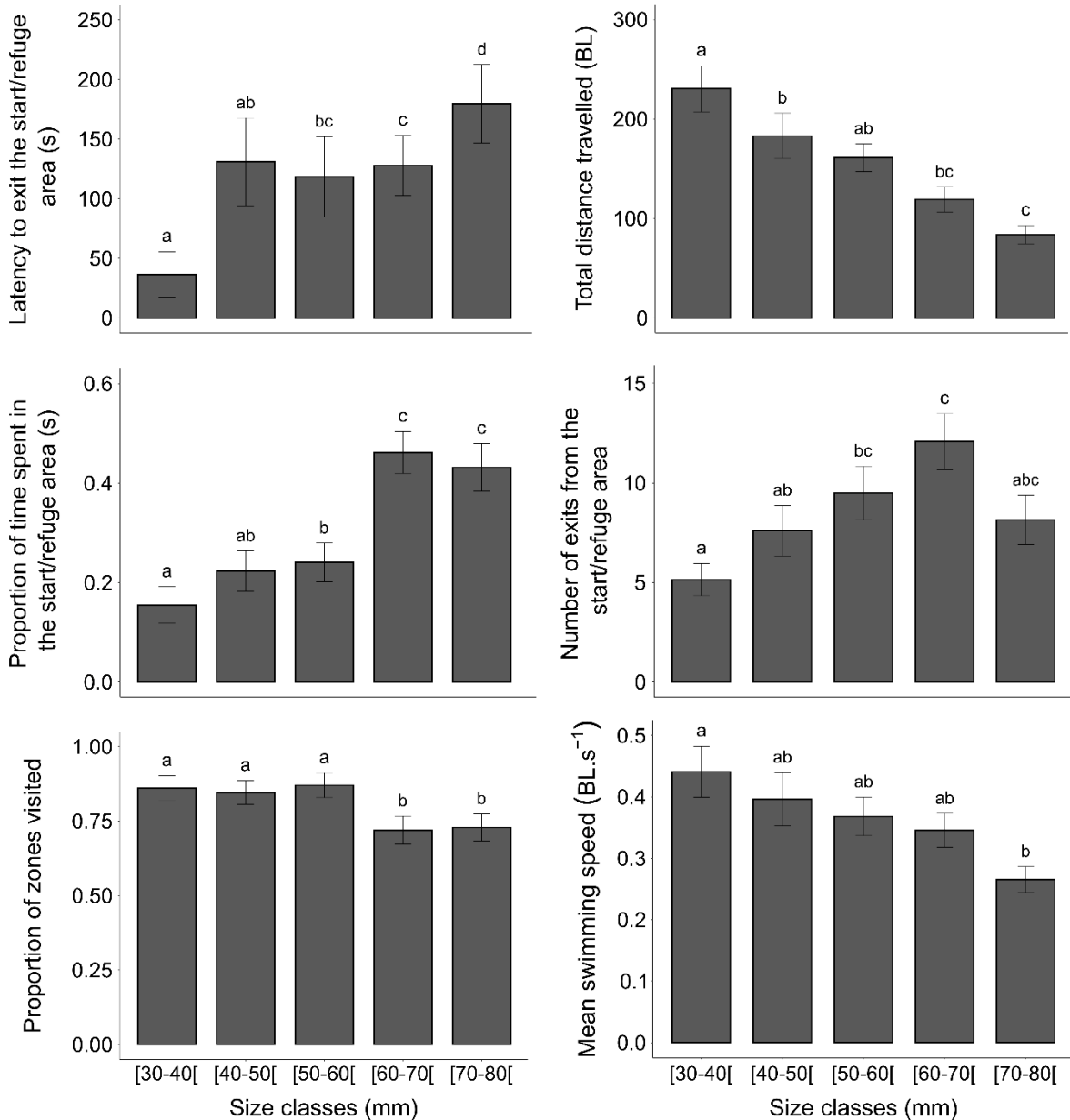


Figure 2: Modification of exploratory and risk-taking behaviours in relation to body size of hatchery-reared *Sciaena umbra* individuals. As no significant effect of rearing conditions and the interaction term were found (Scheirer-Ray-Hare test, $P > 0.05$), both rearing conditions were pooled here and this figure thus displayed only the variations of behavioural measures according to size class. The values displayed in each histogram is the averaged value of the corresponding behavioural trait for the size class of interest (x-axis; for both bare and enriched tanks). And the error bars depict 2 standard errors. The letters shown above histograms were extracted from Dunn’s tests used as post-hoc comparisons for each trait between the studied size classes after non-parametric 2-way ANOVA tests (significant statistical threshold: $\alpha = 0.05$).

The six behavioural measures varied significantly depending on fish body size classes (**Figure 2**). The latency to exit the start/refuge area for the first time (Scheirer-Ray-Hare test, $P < 0.001$), the total distance travelled (in BL) inside the arena (Scheirer-Ray-Hare test, $P < 0.001$), the proportion of time spent in the start/refuge area during the trial duration (*i.e.* 10 min) (Scheirer-Ray-Hare test, $P < 0.001$), the number of exits from the start/refuge area during the 10 min trial (Scheirer-Ray-Hare test, $P <$

0.01), the proportion of zones visited during the entire trial (Scheirer-Ray-Hare test, $P < 0.01$) and the relative mean swimming speed (in $\text{BL}\cdot\text{s}^{-1}$) in the arena (Scheirer-Ray-Hare test, $P < 0.05$) were significantly different in relation to size classes (**Figure 2**).

With increasing body size, *S. umbra* juveniles left the refuge later and spent more time in the start/refuge area with more frequent visits during the trial. Exploration was reduced with increasing size class as revealed by a decrease in the number of visited zones, a shorter distance travelled at a lower speed.

A Principal Component Analysis performed on all individuals (of all size classes and rearing conditions) (**Figure 3**) highlighted correlations between the studied variables along the first axis (explaining 49% of total variance). The latency to exit the start/refuge area for the first time and the time spent in the start/refuge area during the trial displayed a positive correlation. Both these variables displayed a negative correlation with the total distance travelled and the proportion of zones visited that are, both, positively correlated. The size classes represented two blocks (the first three and the last two size classes) that were segregated (based on 95% confidence ellipses) along the first principal component, supporting the idea that the mentioned variables display variations over body size. Thus, the total distance travelled (in BL) and the proportion of zones visited decreased in larger body size classes, whereas the proportion of time in the start/refuge area and the latency to exit the refuge for the first time increased in larger body size classes.

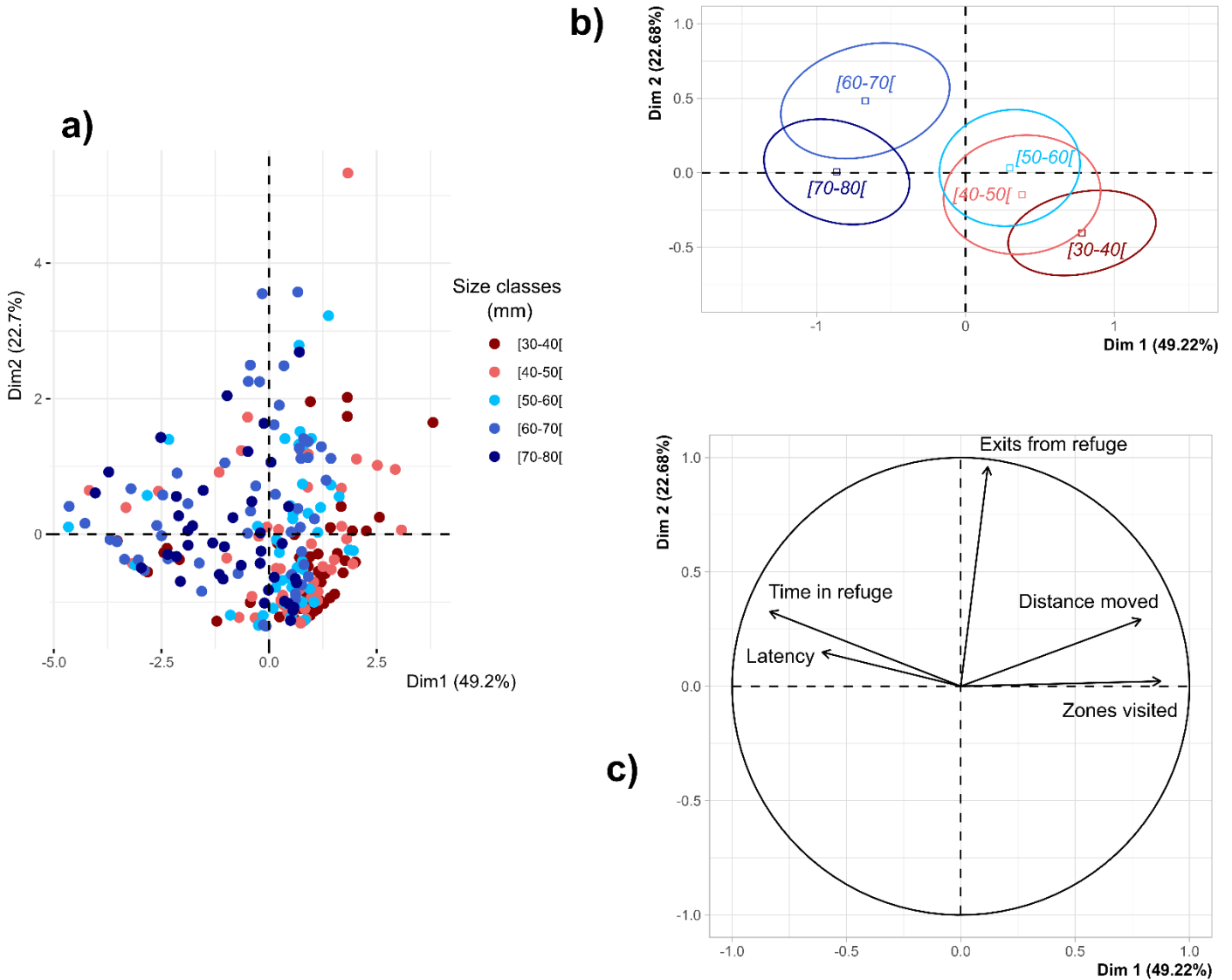


Figure 3: Results of the principal component analysis (PCA) performed on all the hatchery-reared *Sciaea umbra* juveniles tested in the Z-maze trial. **(a)** Individual plot (where colour code corresponds to size classes). **(b)** Ellipses plot: the ellipses correspond to 95% confidence ellipses around the barycentre of each size class. **(c)** Variables plot including the 5 variables used in this analysis (*Latency* and *Time in refuge* in s; *Exits from refuge* and *Zones visited* without unit; *Distance moved* in Body Length, BL)

The number of exits from the start/refuge area only had a significant loading on the second axis (explaining 23% of the total variance) and its relationship with the other variables seemed less clear. For a better comprehension of this variable, its link with the proportion of time spent in the start/refuge area was investigated further (**Figure 4**).

The number of exits from the start/refuge area displayed a relation with the proportion of time spent in the refuge that showed a change in slope directionality ($Y = 1.955 + 45.937 \times X - 76.080 \times (X - 0.392)$, $R^2 = 0.43$, $P < 0.001$; **Figure 4**). The relationship between both variables presented indeed a breakpoint (Pseudo score test, $P < 0.001$) that marked a significant reversal of the trend at $x = 0.392$ (95% CI = 0.341 to 0.442). The first linear regression, before the breakpoint, had a positive slope (45.937; 95% CI

= 37.401 to 54.474) and the linear regression after the breakpoint had a negative slope (-30.142; 95% CI = -37.996 to -22.289).

Thus, the number of exit from the start/refuge area was positively correlated to the time spent inside the refuge until individuals spent approximately 40% of the time inside it, then this correlation became negative.

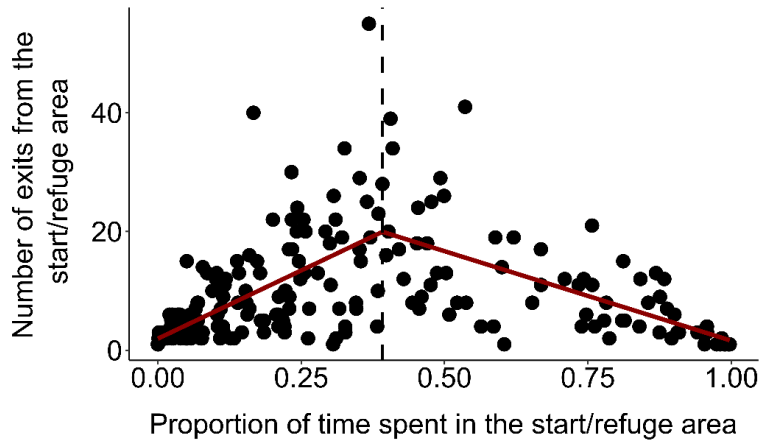


Figure 4: Number of exits from the start/refuge area in relation to the proportion of time spent in the refuge during a trial for all individuals (all sizes and rearing methods combined). The red lines represent the two linear relationships of the fitted piecewise regression, with the change in slope represented by the dotted line

The difference in the proportion of individuals above and beneath the breakpoint in the relationship between the number of exits from the start/refuge area and the proportion of time spent inside the start/refuge area showed no significant difference (Chi-2 test, $P > 0.05$) between the two rearing methods. Therefore, only size classes were represented on the **Figure 5**.

The proportions of those two behavioural tendencies are shown to be affected by body size (**Figure 5**). Indeed, the first 3 size classes and the last 2 ones showed a significantly different percentage of individuals above and beneath the breakpoint of the piecewise regression displayed in **Figure 4** (Chi-2 tests, $P < 0.01$).

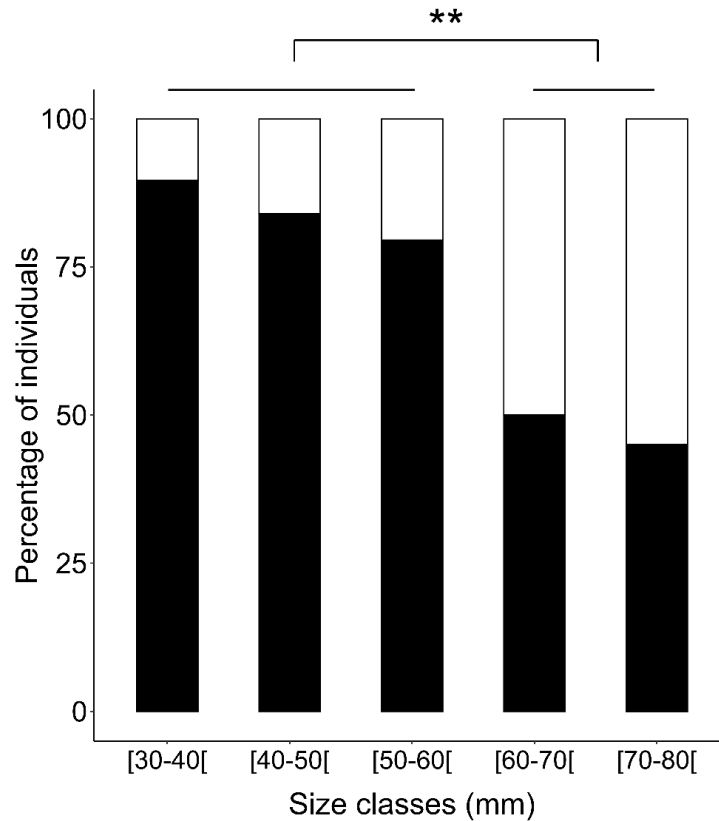


Figure 5: Percentage of individuals found ■ below the breakpoint or □ above the breakpoint in the relationship between the number of exits from the start/refuge area and the proportion of time spent in the start/refuge area for each 5 size classes (both rearing conditions combined). Significant differences between size classes are the result of Chi-2 tests and are represented with ** (for $P < 0.01$)

3.2. Escape performance trial

On the 182 *S. umbra* juveniles tested, 102 performed an escape response. The percentage of responding individuals ranged between 30% ([70-80[mm size class in the enriched tanks) to 80% ([40-50[and [50-60[mm size classes in the bare tanks).

The general pattern observed was similar between bare and enriched tanks, with the proportions of responding and non-responding fish *i*) being significantly affected by size class (Chi-2 tests, $P < 0.05$; **Figure 6**), but *ii*) not significantly different between the two rearing conditions for a given size class (Chi-2 tests, $P > 0.05$; **Figure 6**). The two smallest tested size classes presented a significantly higher proportion of responding juveniles than did the [70-80[mm TL size class for both rearing conditions (Chi-2 tests, $P < 0.05$; **Figure 6**).

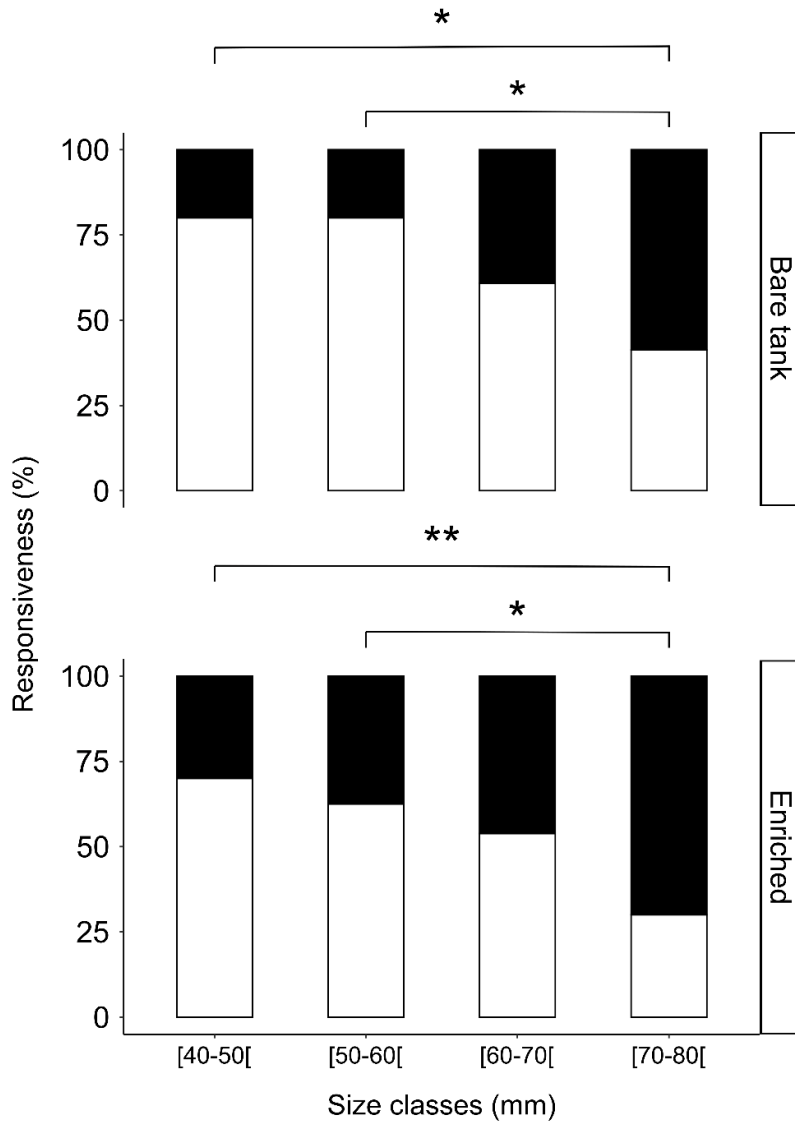


Figure 6: Effect of body size class and environmental rearing condition on responsiveness (%) in *Sciaena umbra* juveniles (with ■ representing the proportion of non-responding fish and □ representing the proportion of responding fish, in %). Significant differences between size classes are the result of Chi-2 tests and are represented with * (for $P < 0.05$) or ** (for $P < 0.01$). No significant differences were found between environmental conditions within each size class

For the responding *S. umbra* juveniles, the latency was significantly affected by body size class (ANOVA, $P < 0.001$; **Figure 7**) while the rearing conditions and the interaction term of both factors were not significant (ANOVA, $P > 0.05$). Fish from the [70-80[mm size class presented a latency significantly higher than the latency of the three smaller size classes (Tukey test, $P < 0.01$).

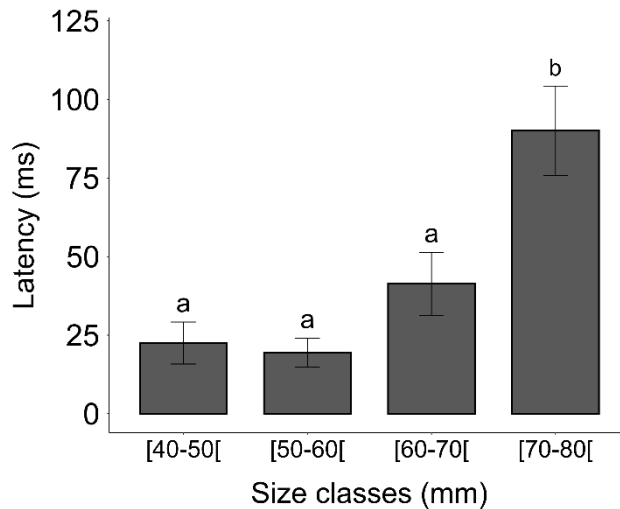


Figure 7: Effect of body size on the mean response latency of *Sciaena umbra* juveniles following a mechanical stimulation. The error bars show ± 2 standard errors from the mean values. A two-way ANOVA was performed completed by a Tukey test. Different letters stand for significant differences between the mean values of groups

No effect of rearing conditions, nor interaction with size, was revealed on escape response duration (ANOVA, $P > 0.05$). In contrast, fish showed mean escape response duration significantly influenced by size class (ANOVA, $P < 0.05$; **Figure 8**). *Sciaena umbra* juveniles from the [70-80[mm size class showed a significantly longer mean escape response than fish from the [40-50[mm size class (Tukey test, $P < 0.05$).

The mean escape response duration of all responding individuals, regardless to size classes and rearing conditions, was found to be 24.6 ms (± 0.4). Mean escape response durations were found between 23.2 (± 0.7) and 26.6 ms (± 0.8) for the [40-50[mm and the [70-80[mm size classes, respectively.

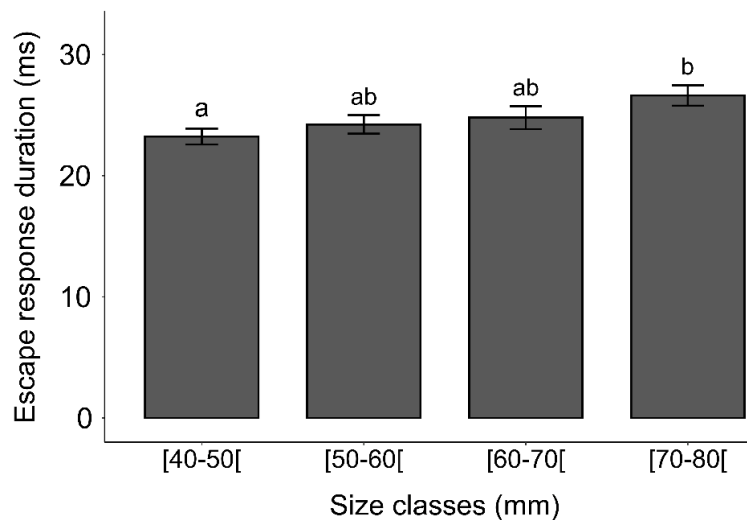


Figure 8: Mean duration of escape responses for the four different body size classes. The error bars show ± 2 standard errors from the mean values. A two-way ANOVA was performed completed by a Tukey test. Different letters stand for significant differences between the mean values of groups

No effect of rearing conditions, nor interaction with size, were revealed on the locomotor variables (D , V_{max} , A_{max} ; ANOVAs, $P > 0.05$). In contrast, relative cumulative distance (D ; ANOVA, $P < 0.001$) and relative maximum velocity (V_{max} ; ANOVA, $P < 0.001$) were significantly influenced by size class. Therefore, the smaller juveniles showed longer D and higher values V_{max} than larger juveniles during escape responses (results of Tukey tests on **Figure 9**). On the other hand, relative maximum acceleration was not significantly influenced by size class (A_{max} ; ANOVA, $P > 0.05$; **Figure 9**).

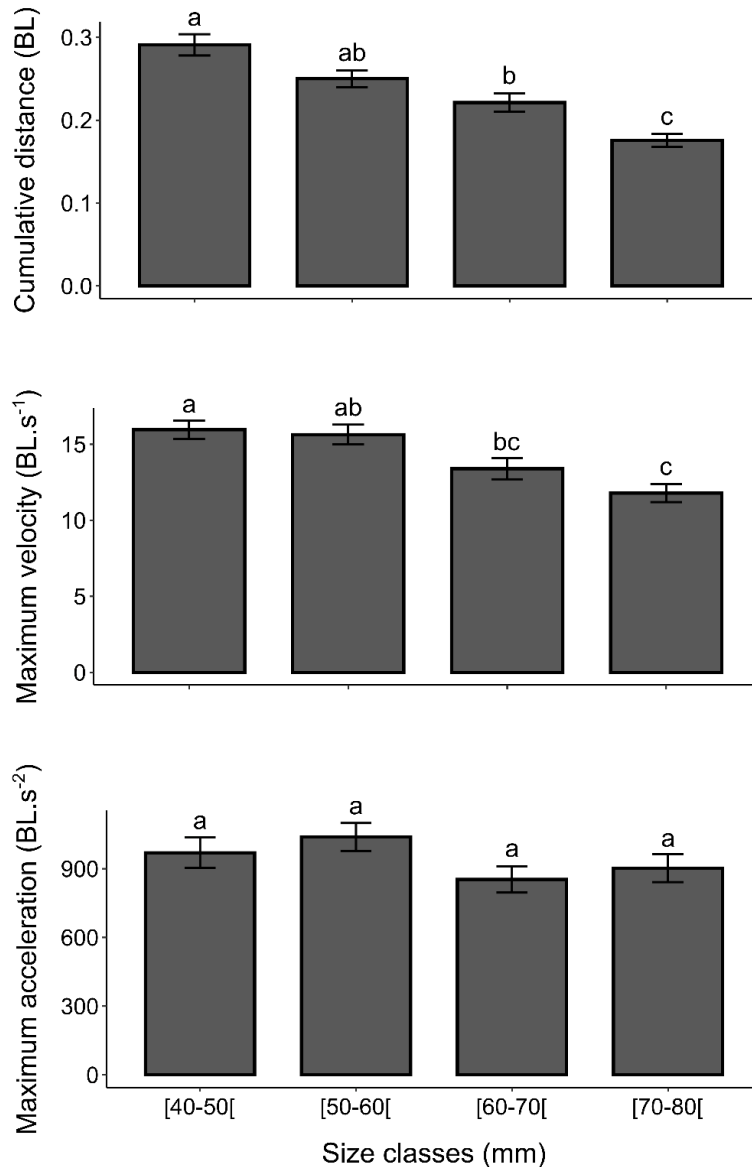


Figure 9: Effect of *Sciaena umbra* juvenile body size on the mean locomotor variables (A_{max} , V_{max} , D) calculated on the mean escape response duration (approximately 0.025 s). The error bars show ± 2 standard errors from the mean value. A two-way ANOVA was performed completed by a Tukey test. Different letters stand for significant differences between the mean values of groups

4. Discussion

The results of our study show strong body size-related variations in boldness, exploratory behaviour and escape performance in *S. umbra* juveniles between 30 and 80 mm TL. To the best of our knowledge, this is the first study examining those behaviours and performance in hatchery-reared *S. umbra* early juvenile life.

4.1. Exploratory and risky behaviours in *Sciaena umbra* juveniles

The larger *S. umbra* juveniles of this study showed lower bold and exploratory tendencies than the smaller juveniles. Both exploratory and risk-taking behaviours seemed thus linked in this study. Such link has also been previously observed in other behavioural studies indicating that bold fish tend to hide less and explore more (e.g. Fraser et al., 2001; Drent et al., 2003; Chapman et al., 2010). Moreover, this study interestingly highlighted that the correlation between the number of exits from the start/refuge area and the proportion of time spent in this area during the trial showed an opposite trend through body size. Indeed, the majority of smaller juveniles appeared to enter the refuge preferentially to explore the whole available surface of the arena, while a higher number of larger juveniles appeared to enter the refuge for a rather dissimulation purpose. Therefore, smaller and therefore younger, *S. umbra* juveniles seemed to be driven by exploratory and bold behaviours during this experiment whereas larger, and therefore older, fish seemed to display a greater tendency to hide rather than to explore their new environment.

The body size-related changes in behavioural tendencies highlighted in our study have already been observed in previous studies. Indeed, several fish species have as well been found to show less risk-taking and exploratory behaviours with increasing body size and/or age (e.g. Grant & Noakes, 1987; Reinhardt & Healey, 1999; Dowling & Godin, 2002; C. Brown et al., 2005; Polverino et al., 2016). For instance, hatchery-reared *Gambusia holbrooki* showed a significant higher dissimulation rate in sub-adults than in juveniles during a 10 min trial (Polverino et al., 2016) and wild *Fundulus diaphanus* showed a significantly lower latency before first exiting a shelter in small fish (35 mm TL) than in larger ones (until approximately 90 mm TL) (Dowling & Godin, 2002).

In addition, *Solea solea* juveniles showed a sharp decrease through ontogeny (between approximately 40 and 60 mm TL) in their swimming activity that has been explained by the authors as indicating the shift from the more marked tendency towards exploration of newly settled fish to the more sedentary behaviour of larger juveniles (Durieux et al., 2010). As previously mentioned, *S. umbra* is a sedentary species well-known by divers and underwater fishermen for the slow swimming movements of adult specimens that are usually found hiding during daytime (Harmelin-Vivien et al., 2015). The transition to less bold and less exploratory behaviours in the larger, and thus the older, *S. umbra* juveniles studied

might be linked to the shift towards a near-adult behaviour and thus the slowly establishment of this species sedentary behaviour.

This is thus a species-specific hypothesis based on the behaviour of adult *S. umbra* individuals observed in the wild. As a matter of fact, it has already been suggested that the effect of body size on exploratory and boldness behaviours might probably be species-specific (Dowling & Godin, 2002). However, several general mechanisms that are valid for most fish species might as well explain the body size-related modification of *S. umbra* risk-taking and exploratory behaviours. This pattern of bolder and smaller *versus* shyer and larger juveniles could notably be related to the metabolism variation between early-stage and larger juveniles (Dowling & Godin, 2002). Indeed, smaller individuals commonly have higher energetic needs as they tend to have higher relative metabolic costs than larger individuals (Brett, 1979; Weatherley & Gill, 1987; Dowling & Godin, 2002). Thus, exploring a new habitat might be more beneficial in smaller individuals than in larger fish for a food research purpose (C. Brown et al., 2005). Indeed, even if the larger surface explored and the less time spent dissimulating the more likely the fish could be noticed by a predator, a bold fish might benefit from its tendency to explore and not to hide notably when searching for food (Chapman et al., 2010). On the face of it, risky behaviours might thus lead to both advantages and risks (Myles-Gonzalez et al., 2015). Therefore, even in view of a potential predation risk, small individuals might be theoretically more inclined than larger ones to explore the maze and quickly emerge from the refuge in order to find food (*e.g.* Grant & Noakes, 1987). However, this relationship between body size and boldness seems not to be so simple in the wild. Indeed, Meuthen et al. (2019) showed that body length negatively correlates with boldness in an environment without any predation pressure but shows no correlation when fish are in a high predation pressure habitat, where smaller fish are more subject to predation pressure than larger individuals. Therefore, it might be possible that fish are capable of adjusting their exploratory and risk-taking behaviours when they perceive any danger as, in addition to escape performance, risk-taking and exploratory behaviours are considered having a closely-related link to fish predation in the wild.

4.2. Escape performance in *Sciaena umbra* juveniles

This study highlighted that escape response in *S. umbra* juveniles varied with individual body size or age (as, here, body size is reflective of juveniles' growth). The smaller (thus younger) *S. umbra* fish were tested *i)* the more likely they tended to escape, *ii)* the shorter response latency they displayed, *iii)* the shorter duration they escaped, *iv)* the higher relative distance covered they displayed and *iv)* the higher maximum relative swimming velocity they reached during escape response. Escape response is an innate and reflex behaviour (McGee et al., 2009) so that even hatchery-reared juveniles that never experienced an encounter with a predator can startle in response to stimulation or an

attack. In the present study, smaller and hence younger *S. umbra* juveniles displayed more efficient escape performance (*i.e.* responsiveness, latency, relative locomotor variables) than did larger (older) ones.

Responsiveness and response latency are the initial factors having an impact on individual survival. Moreover, responsiveness has been demonstrated by Fuiman et al. (2006) to be the principal component of an escape response contributing to survival. As mentioned by Turesson & Domenici (2007), despite the fact that latency is also one crucial measurement to take into account when studying individual escape performance, only a few studies investigated the effect of body length on fish escape latency (*e.g.* Webb, 1980; Levine et al., 2002; Paglianti & Domenici, 2006; Turesson & Domenici, 2007), and even less studied this effect within a same fish species. Some of these previous works pointed out that latency was not influenced by fish body size (Turesson & Domenici, 2007), whereas others showed that latency might be positively related to body size (Levine et al., 2002). In the present study, the link between latency, responsiveness and body size could be a result of sensory threshold, with the smaller fish used in our study potentially having lower sensory thresholds leading to a higher rate of escape response when stimulated and lower latency values. This lower sensory threshold tendency could be linked to the fact that smaller (younger) juveniles might have a higher perceived risk (appraisal) than do larger (older) individuals for the same stimulation. Both modifications in responsiveness and latency linked to body size could as well be connected to the idea that, as discussed above concerning the Z-maze trial, larger *S. umbra* juveniles are less bold, display a less exploratory behaviour and thus tend to dissimulate significantly more. When moved in a new environment without any refuge (*i.e.* the arena of the escape response trial), without any congeners and subjected to a stimulation, single larger juveniles might be more stressed than smaller individuals leading to lower responsiveness and higher latencies.

Some locomotor variables measured during the escape responses were also impacted by body size. For instance, smaller juveniles showed shorter escape response durations than larger fish which is consistent with previous findings where fish have been shown to complete longer escape response duration with increasing body size (*e.g.* Webb, 1976; Domenici & Blake, 1993a, 1997). Moreover, in a given time, the relative distances covered by *S. umbra* juveniles (range: 0.11 - 0.39 BL) during an escape response were found significantly longer in smaller fish that covered more body lengths than did larger *S. umbra*. Relative maximum swimming velocities (range: 5.85 – 21.57 BL.s⁻¹) were found in a range that is consistent with data from previous studies (*e.g.* 9.4 BL.s⁻¹ for 8.2 cm length individuals and 14.4 BL.s⁻¹ for 6.2 cm length individuals, Webb, 1978; 18.8 BL.s⁻¹ for 5.1 cm length individuals, Webb, 1986; all reviewed in Domenici & Blake, 1997). As well as what was highlighted by Domenici & Blake (1997),

larger *S. umbra* individuals reached significantly lower relative swimming speeds than smaller ones during escape response.

The fact that maximum relative acceleration was not impacted by *S. umbra* body length (range: 297.00 – 2153.93 BL.s⁻²), unlike D and V_{max} , could be due to the high variability and sampling error of acceleration data that could have hidden a potential pattern (Harper & Blake, 1989), as hypothesized in Lefrançois et al., 2005.

The decrease in some relative escape locomotor variables (i.e. D and V_{max}) through *S. umbra* body size follows Gibb's model (Gibb et al., 2006). This model states that escape performance attains its highest value at the larval metamorphosis, before declining throughout the juvenile phase due to fish growth, and thus the decrease in the muscle/body mass ratio. It is consistent with the idea that relative swimming speed decreases in relation to body size in fish individuals from the juvenile stage (Bellwood & Fisher, 2001). In conclusion, as modelled by Gibb et al. (2006), we demonstrated that body size impacts escape performance in *S. umbra* juveniles.

4.3. Effects of rearing environment on performance and behaviours

This study did not highlight any effect of rearing environment on the studied behaviours in juveniles. Rearing environment has already been shown influencing exploratory behaviour (e.g. Lee & Berejikian, 2008; Carrera-García et al., 2016), dispersion (e.g. Einfalt et al., 2013), boldness (e.g. C. Brown et al., 2005; Chapman et al., 2010; Roberts et al., 2011) or escape responses (e.g. Berejikian et al., 1999; Einfalt et al., 2013) in fish. However, Chapman et al. (2010) showed that the rearing environment has a more effective impact on guppies behaviour when set up during their early-life rather than during the week preceding the trials. Therefore, our results could be linked to the fact that the experience of enriched tanks (for half the individuals tested) is considered a recent experience. Therefore, they might have not display an adjustment of their behaviours linked to the fact that the addition of refuges in rearing tanks corresponded to a late and short-term environmental modification. The fact that none of the behavioural tendencies studied in the Z-maze trial are significantly different between fish that are reared in tanks with shelters and fish that are reared in bare tanks could as well indicate that *S. umbra* juveniles can innately use shelters put at their disposal, as was suggested by Rae et al. (2020) for *Acanthopagrus australis*. Indeed, for each studied size classes, fish from both rearing methods displayed non-significant mean latencies and mean durations inside the refuge during the whole trial, showing an identical utilization of the refuge available.

4.4. Link with species restoration purposes and conclusion

In this study, the exploratory, risk-taking behaviour as well as the escape performance of *S. umbra* juveniles were investigated for the first time in this fish species, highlighting body size-related modifications of the studied behaviours and performances in hatchery-reared individuals.

As previously mentioned, choosing an optimal size-at-release can be considered a crucial step when attempting to maximize the success of a species-specific release program.

It has been recommended to keep hatchery-reared fish for the shortest time possible in captivity for restoration purposes in order to ease the potential acclimation capacity of these individuals to the wild (Philippart, 1995), and hence to release young individuals. However, in the wild, smaller fish are often suffering from a higher predation pressure than larger ones (*e.g.* Bell et al., 2011). In addition, this study highlighted that smaller *S. umbra* juveniles displayed better relative escape performances but a greater tendency to take risks than larger individuals. The latter were indeed observed as warier, less prone to exploration but displayed less efficient relative escape performances. Considering all these results, intermediate studied body sizes would therefore present the best trade-off for a potential restocking purpose.

Drawing a definite conclusion about the suitable rearing method and the more relevant size-at-release for a potential restoration program on *S. umbra* might however need further considerations. This present study is an initial step to better understand behaviours of hatchery-reared *S. umbra* for a conservation purpose. The importance in the natural environment of the feeding and escaping capacities of hatchery-reared fish could also be further explored through the prism of training. Indeed, training hatchery-fish to avoid predators (*e.g.* Olla & Davis, 1989; D'Anna et al., 2012) and to feed on live preys (*e.g.* Ibrahim & Huntingford, 1992; Donadelli et al., 2015; Diana et al., 2018) have been found efficient in several studies considering species restoration. In this context, a parallel study by the same scientific team focused on the feeding efficiency of hatchery-reared *S. umbra* juveniles towards live preys and the effect of training and body size on their predatory performances. This study will contribute to give us more keys to maximize the efficiency of a potential restocking program on *S. umbra*.

Training differentially improves feeding on live prey in two marine Mediterranean species reared for restocking

Salomé Ducos^{1,2}, Louisa Beraud¹, Marie-Laure Bégout³, Xavier Cousin³, Jessica Garcia^{1,2,4},
Antoine Aiello¹, Eric D. H. Durieux^{1,2}

¹ UMS CNRS 3514 STELLA MARE, Università di Corsica Pasquale Paoli, Biguglia, France

² UMR CNRS 6134 Sciences Pour l'Environnement, Università di Corsica Pasquale Paoli, Corte, France

³ MARBEC, Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, INRAE, Palavas-Les-Flots, France

⁴ Laboratoire Écologie, évolution, interactions des systèmes amazoniens (LEEISA), Université de Guyane, CNRS, IFREMER, Cayenne, Guyane Française

– Manuscrit soumis dans *Animal Behaviour* –

RÉSUMÉ

L'utilisation d'individus produits en élevage à des fins de repeuplement est une méthode pertinente, et de plus en plus envisagée pour la restauration active d'espèces de poissons marins menacées. *Sciaena umbra* et *Dentex dentex* sont deux espèces côtières de poissons, considérés comme « Vulnérable » par l'UICN à l'échelle de la mer Méditerranée. Grâce à la maîtrise de la reproduction et de la production de juvéniles de ces espèces en captivité, le denti et le corb sont aujourd'hui considérés comme de potentiels candidats pour de futures actions locales de restauration de population. Généralement, les individus produits en captivité sont sujets à une forte mortalité suite à leur relâché en mer. Basé sur l'idée que se nourrir dans le milieu naturel est une nécessité pour survivre, cette présente étude a pour objectif d'évaluer les performances de nourrissage de juvéniles de denti et de corb d'élevage, sur des proies vivantes (*i.e.* larves de crustacés). Des tests expérimentaux ont été effectués afin d'examiner les effets *i)* d'un entraînement de 6 jours au nourrissage (tests répétés sur les mêmes individus) et *ii)* de la taille individuelle (avec des corbs entre 40 et 70 mm LT et des dentis entre 50 et 80 mm LT) sur les performances et le comportement de nourrissage.

Cette étude a pu mettre en évidence que l'entraînement au nourrissage a eu un effet positif sur les performances de nourrissage des juvéniles de ces deux espèces : *i)* en augmentant le nombre de proies ingérées ; *ii)* en réduisant la latence avant la première attaque et la première ingestion ; et *iii)* en augmentant l'efficacité d'attaque. Chez *S. umbra*, une augmentation significative du pourcentage de juvéniles se nourrissant (*i.e.* ingèrent au moins une proie) a été constatée au fil des jours d'entraînement : 85-100 % des poissons testés se nourrissent le dernier jour d'expérimentation. Cependant, l'entraînement au nourrissage n'a pas montré d'effet significatif sur le pourcentage de *D. dentex* se nourrissant. Parmi les juvéniles de *D. dentex* testés, deux types de réponses ont pu être distinguées. Certains individus tentaient de se nourrir de ces nouvelles proies vivantes, y arrivaient et présentaient une amélioration de leur efficacité de nourrissage (*i.e.* nombre de proies mangées et latences) au cours de l'entraînement. A l'inverse, certains individus ne chassaient pas et ne se sont pas nourris durant les 6 jours d'expérimentations. Le grand nombre d'individus appartenant à ce second type de réponse pourrait être lié à divers facteurs, comme la peur et le stress, le type de proie utilisé dans cette étude, ou bien la personnalité de ces individus. En effet, les juvéniles de denti sont sensibles au stress (*e.g.* manipulation), et bien que les larves de crustacés (proposées comme proies) soient présentes dans le régime alimentaire des juvéniles de *D. dentex*, cette espèce est majoritairement piscivore.

Chez *D. dentex*, aucun effet de la taille sur les performances de nourrissage n'a été observé, hormis pour l'efficacité d'attaque présentant des valeurs supérieures chez les individus de la classe de taille [70-80[mm LT. Chez *S. umbra*, les individus de la classe de taille [50-60[mm LT ont présenté de meilleures performances de nourrissage que les individus des autres classes de taille. Les individus de cette classe de taille ont montré un plus grand nombre de proies ingérées et une efficacité d'attaque supérieure aux autres tailles. Enfin, cette classe de taille est marquée par un effet plus important de l'entraînement sur la latence avant la première ingestion, par rapport aux autres tailles.

Cette présente étude a mis en évidence des différences comportementales de nourrissage entre les deux espèces et a souligné l'importance de l'entraînement pour l'amélioration des performances de nourrissage. Cette étude est la première à notre connaissance à analyser le comportement de nourrissage de juvéniles de denti et de corb produits en éclosion. Ces résultats devront être pris en considération pour le développement de protocoles pré-relâché à utiliser lors de potentiels futurs programmes de restauration active de population.

Mots-clefs : Comportement de nourrissage ; *Dentex dentex* ; Proies vivantes ; Restauration de population ; *Sciaena umbra*

1. Introduction

For many years, marine biodiversity has been threatened by overexploitation of stocks, pollution and other anthropogenic pressures (Crain et al., 2009; Belim Imtiyaz et al., 2011). One way to replenish threatened marine stocks is to release hatchery-reared juveniles, in a process called 'restocking' (Bell et al., 2006). This conservation approach has been developed over the past several decades, and is being met with increasing interest. However, it has also been criticized due to the recurring low success of some restocking programs, linked to poor fish survival rate after their release at sea (e.g. Brown & Laland, 2001). Several authors have suggested that, in addition to be in good health, released fish should also display behavioural responses necessary for survival in the natural environment (e.g. Olla et al., 1998; Gro Vea Salvanes & Braithwaite, 2006).

After being released in the wild, two factors are key for hatchery-reared fish survival: avoiding predation and feeding adequately (Olla et al., 1998). Feeding in the natural environment can however constitute one of the major difficulties encountered by hatchery reared juveniles post-release for population restoration. Indeed, classical rearing methods often involve feeding strategies that do little to mimic prey availability in the natural environment, for example *ad libitum* feeding with dry pellets. Thus, hatchery-reared juveniles could present post-release behavioural deficits making them less capable and less efficient at feeding than their wild counterparts (e.g. Ibrahim & Huntingford, 1992; Olla et al., 1998; Ellis et al., 2002). Studies suggest that this unfortunate outcome can be avoided with training, which improved hatchery-reared juveniles feeding success with new and live food in the largemouth bass (Diana et al., 2018), dusky grouper (Donadelli et al., 2015), turbot (Ellis et al., 2002), pink salmon (Godin, 1978), three-spined stickleback (Ibrahim & Huntingford, 1992), and coho salmon (Paszkowski & Olla, 1985). Thus, training before the release of hatchery-reared juveniles could potentially enhance their feeding efficiency and directly influence their survival in the wild.

The brown meagre (*Sciaena umbra*, Linnaeus 1758) and the common Dentex (*Dentex dentex*, Linnaeus 1758) are two coastal fish species that live in the Mediterranean Sea where they are considered 'Vulnerable' (IUCN Red List; Bizsel et al., 2011a, 2011b). Both species are subject to severe fishing pressure (Harmelin-Vivien et al., 2015; Marengo et al., 2015; Bousquet et al., 2022; Garcia et al., 2022) because of their commercial value. Moreover, *S. umbra* and *D. dentex* are long-lived fish species (Grau et al., 2009; Marengo et al., 2014; Baudouin et al., 2016) which makes their populations all the more vulnerable to overexploitation. In addition to their economic and cultural importance, *S. umbra* and *D. dentex* are ecologically important, maintaining a key position in the food web as carnivorous species and apex predators (Engin & Seyhan, 2009; Marengo et al., 2014). Studies on both species production and rearing in captivity have flourished in recent years (e.g. Rueda & Martínez,

2001; Koumoundouros et al., 2004; Chatzifotis et al., 2006; Hamzaçebi & Can, 2021; Millot et al., 2023), highlighting the potential that these species hold for aquaculture, and therefore, also, the feasibility of restocking efforts.

Restocking programs require consideration of various factors to minimize the potential negative impact on wild populations (*e.g.* diseases, parasites, genetics) and maximize the survival rate of the released organisms. Care must be taken when selecting the release site (*e.g.* abundance of food and predators) and the released individuals' characteristics (*e.g.* age, size, health, behaviour) (Esquivel-Muelbert et al., 2018). The latter, as previously mentioned, include considering the behavioural capacities of the fish, but also their health (*e.g.* absence of pathogens, parasites, malformations) and other individual features that might impact the success rate of a restocking effort. For instance, body size have already been shown to influence dispersal (*e.g.* Lee et al., 2015), boldness (*e.g.* Grant & Noakes, 1987; Brown & Braithwaite, 2004), swimming performance, sensitivity to stress (*e.g.* Ducos et al., 2022b) and survival (*e.g.* Leber, 1995). Body size and age may also impact the feeding efficiency of hatchery-reared juveniles (*e.g.* Godin, 1978; Meyer, 1988; Donadelli et al., 2015), which suggests that size-at-release could affect the feeding capacities of hatchery-reared juveniles in the wild.

The aim of this study was to assess *i)* if *S. umbra* and *D. dentex* hatchery-reared juveniles are capable of preying on novel live prey (*i.e.* never encountered before), *ii)* if body size influences predation behaviour towards novel live prey and *iii)* if training improves feeding performances towards novel live prey.

To this end, hatchery-reared juveniles of *S. umbra* and *D. dentex* of three size classes per species were tested over six consecutive days in the presence of live prey (*i.e.* mysis stage, larvae, of a crustacean species). Several variables allowing to assess individual feeding performance were measured in each experimental test.

Comparisons between species were undertaken since understanding species-specific performance is fundamental for developing species-specific adaptations and management strategies to maximize post-release survival.

2. Materials & methods

All procedures performed in this study involving animals followed European Directive 2010/63 UE. All the practical research activities performed within this study were approved under the reference APAFIS #23731-2020012211568209 v6.

2.1. Fish rearing procedures

Broodstocks were composed of 12 *S. umbra* (12:5; male:female) and 17 *D. dentex* (5:7; male:female) adult individuals held at the STELLA MARE research facility (stellamare.universita.corsica/).

For *S. umbra*, the juveniles studied here were obtained from the same batch of eggs spawned on 27/03/2021. *Dentex dentex* were obtained from a mix of two egg batches, produced by the same broodstock, spawned on 30/01/2021 and 31/01/2021.

Before transferring juveniles to the experimental room, larvae from both species were reared in 2.29 m³ cylindrical-conical tanks with several parameters recorded daily (salinity = 38 psu; water temperature = 17-22°C; oxygen saturation = 70-95%; pH = 7.7 ± 0.25).

Sciaena umbra larvae were fed with *Artemia salina* nauplii from 7 to 22 days post hatch (DPH) and metanauplii from 19 to 50 DPH. *Dentex dentex* larvae were fed with rotifers from 3 to 20 DPH and *A. salina* nauplii from 12 to 25 DPH and metanauplii from 18 to 50 DPH. From 50 DPH onwards, both species were only fed with dry food (Gemma micro, Gemma Wean; Skretting, Stavanger, Norway).

2.2. Experimental protocol

In order to evaluate the effect of body size on feeding performance, 3 size classes of juveniles were investigated for both species: [40-50[mm (corresponding to 69-76 DPH), [50-60[mm (corresponding to 77-83 DPH), [60-70[mm (corresponding to 102-108 DPH) total length (TL) for *S. umbra* and [50-60[mm (corresponding to 97-103 DPH), [60-70[mm (corresponding to 104-110 DPH) and [70-80[mm TL (corresponding to 114-124 DPH) for *D. dentex*.

The size classes investigated for *S. umbra* correspond to intermediate size classes that were previously studied in relation to exploratory, boldness and escape behaviours in *S. umbra* juveniles (Ducos et al., in prep). These previous experiments were part of the same project assessing individual performances and behaviours of juveniles fish for restocking purposes. This present experiment would thus allow to provide additional results and knowledge regarding *S. umbra* hatchery-reared juveniles' behaviour for those three size classes, which mirror a range of potential size-at-release for this species.

For *D. dentex*, juveniles of TL below 32 mm are known to be delicate to handle: for example in Koumoundouros et al. (2004) some hatchery-reared individuals that were touched with a net soon died. Moreover, previous behavioural observations made in STELLA MARE facility have led us to believe that *D. dentex* juveniles smaller than approximately 50 mm TL were highly sensitive to stress (e.g. handling, light, sounds) (Ducos, pers. obs.). Based on those two observations, three size classes above 50 mm TL were studied here in order to minimize the harm and investigate size classes with an optimal survival rate after release in the wild.

To measure the effect of training on feeding performance of both species, individuals were tested once a day during six consecutive days, where the first day of experimentation (day 1) corresponds to the first encounter with new live prey. Naïve individuals were used for each size class.

The live prey used in this experiment were the mysis stage of *Palaemon varians* (decapod crustacean). Crustaceans are known to be part of *S. umbra* and *D. dentex* diets in the wild, although the specific diet of Young of the Year juveniles for both species is not described in the literature. *Dentex dentex* is a largely piscivorous species (Marengo et al., 2014) that is also recorded to feed on crustaceans (9%, Chemmam-Abdelkader, 2004; 35%, El-Fergani & El-Mor, 2014). Concerning *S. umbra*, the Decapoda order constitutes the major component of this species' diet (Chakroun & Ktari, 1981; Fabi et al., 1998). The prey used in this study measured between 0.64 and 2.09 cm TL and represented on average (\pm standard error, SE) $23.69 \pm 0.13\%$ (range: 10.51-37.76%) and $23.09 \pm 0.11\%$ (range: 11.86-39.77%) of *D. dentex* and *S. umbra* individual TLs, respectively.

To facilitate individual identification of each juvenile tested, and thus longitudinal traceability of performance throughout the six days of experimental tests, each fish was marked under the skin with fluorescent VI-alpha tags (1.2 mm x 2.7 mm; Northwest Marine Technology, Inc.). The tags are coloured and individually numbered, with the identification numbers visible to the naked eye. Tagging took place ten days before the beginning of the first experimental day and the scar induced by the needle of the tag injector was healed before the first trial. Following the tagging session, fish were randomly distributed between six rearing tanks (240 L; cylindrical-conical) organized in duplicate (three batches x two replicates). The three batches corresponded to the three size classes tested for each species.

Temperature and oxygen concentration were monitored daily in each rearing tanks and maintained during the entire rearing period at the optimal value for the species (O_2 saturation in the range 80-100% and 82.1-100% for *S. umbra* and *D. dentex*, respectively; water temperature range: 18.2-20.3 °C and 18.1-19.9 °C for *S. umbra* and *D. dentex*, respectively).

As *D. dentex* hatched before *S. umbra* individuals, the behavioural trials were first carried out on *D. dentex* and then on *S. umbra*; rearing tanks and the experimental room were thus used for one species at a time. Luminosity was set on 30 Lux at the surface of the experimental and rearing tanks.

To account for potential high variability of behaviour upon first encounter with new live prey, an increased sample size was considered for day 1 to increase statistical power: 24 to 29 naïve fish were tested on the first day. Among these individuals, 11 to 15 fish were randomly subsampled and tested during the five following days, which represented a new encounter with known prey. In total, 77 juveniles of *S. umbra* and 76 juveniles of *D. dentex* were individually tested, corresponding to 272 and 271 behavioural trials for *S. umbra* and *D. dentex*, respectively (Table 1).

Table 1: Number of *Sciaena umbra* and *Dentex dentex* individuals tested for each size class and training day

Size class (mm TL)	Training day	n <i>Sciaena umbra</i> tested	n <i>Dentex dentex</i> tested
[40-50[1	29	0
	2	14	0
	3	14	0
	4	14	0
	5	14	0
	6	14	0
[50-60[1	25	25
	2	12	13
	3	12	13
	4	12	13
	5	12	13
	6	12	13
[60-70[1	23	27
	2	13	15
	3	13	15
	4	13	15
	5	13	15
	6	13	15
[70-80[1	0	24
	2	0	11
	3	0	11
	4	0	11
	5	0	11
	6	0	11

Before the beginning of each trial, a fasted (from at least 14h) fish was individually transferred to the experimental tank (35 x 35 cm, water depth of approximately 7 cm). The prey (n=5) were introduced shortly before the fish but separated in a translucent container. Thus, during 10 min of acclimatization, the fish could observe the prey (as in Donadelli et al., 2015). After this time, the container was remotely removed, marking the start of the trial during which prey were available for the fish during 20 min (as in Godin, 1978). During this period, the experimental tank was video recorded at 25 frames per s (as in Steingrund & Fernö, 1997). At the end of each trial, all remaining prey were removed and counted.

Water in the experimental tank was vigorously stirred and aerated between each fish, and changed every five fish.

In order to represent conditions that the fish could face after being released, no food supply (besides prey available during the trials) was offered during the six consecutive days of experimental trials (as

in Ellis et al., 2002; Donadelli et al., 2015). A photoperiod of 10L:14D was used above the rearing and the experimental tanks, and fish were tested during the daytime over the six days.

At the end of the sixth day, each fish was anesthetized (Benzocaine; 150 ppm), weighed (g) and measured with a graduated calliper (total length, in mm).

2.3. Data collection and analysis

Videos from each trial were analysed using EthoVision XT tracking software (version 16, Noldus, The Netherlands).

In each 20-min video, the number of attacks on live prey was counted. An attack was considered to begin when a fish starts propelling itself (in a noticeable acceleration) towards prey, and could end in one of two ways: either the targeted prey disappeared between the fish's jaws and was ingested, corresponding to a successful attack (*i.e.* ingestion), or the fish abandoned (after none, one or several captures), corresponding to an unsuccessful attack. A capture was defined as prey being temporarily seized (entirely or a part of its body) between the fish's jaws (Paszkowski & Olla, 1985), before being released (the prey is not ingested).

The number of successful attacks (*i.e.* number of preys ingested) and the number of unsuccessful attacks were quantified for each trial. The efficiency of attacks was assessed for each trial by dividing the number of ingestions by the total number of attacks.

The latency before the first attack and before the first ingestion were assessed in each trial (for which fish displayed at least one attack and/or one ingestion) by calculating the time between the beginning of the trial and the beginning of the first attack and/or the time the prey disappeared inside the fish's mouth (before being ingested).

During each successful attack, maximum swimming speed and maximum acceleration were calculated by EthoVision (two black rectangles taped to the bottom of the experimental tank, measuring 20 cm in length, were used as calibration scales) and standardised by body length (by dividing the maximum swimming speed value or maximum acceleration value by the corresponding fish TL; leading to $BL \cdot s^{-1}$ or $BL \cdot s^{-2}$ units). These relative values were averaged for each 20 min trial.

The percentage of feeding fish were calculated as the percentage of fish that ingested at least one prey over the total number of fish tested for this particular size class and training day.

In order to investigate if the percentage of feeding fish displayed significant differences between days and between size classes, Fisher's exact tests were used. This test is recommended when samples sizes are small and when expected frequencies in the contingency tables are below 5 (Zar, 1984), which was the case in this study. Multiple comparisons after a significant Fisher's exact test were performed with

the 'fisher.multcomp' function (pairwise comparisons using Bonferroni correction for p-values adjustment) of the *RVAideMemoire* R package (Hervé, 2022).

The main effects of species, size class and training (*i.e.* time in experimental days, considered as a continuous variable) on:

- Number of successful and unsuccessful attacks were evaluated through the use of negative binomial generalized linear mixed models (GLMMs), relevant when investigating count data, with the 'glmmTMB' function (*glmmTMB* R package; Brooks et al., 2017) where family='nbinom1' was specified;
- Efficiency of attacks were evaluated through the use of a binomial GLMM (with the 'glmer' function of the *lme4* R package; Bates et al., 2022) as this family of model is recommended for proportional data (Crawley, 2013);
- Latency before the first attack, on latency before the first ingestion, on mean maximum swimming speed during successful attacks and on mean maximum acceleration during successful attacks were evaluated with 4 different linear mixed models (LMMs; Gaussian family) with the 'lmer' function of the *lmerTest* package (Kuznetsova et al., 2017).

Within each species, the main effects of size class and training as well as their interaction (*i.e.* $X \sim \text{SizeClass} * \text{Training}$, contrasts=list(SizeClass=contr.sum)) on the previously mentioned variables (*i.e.* on the number of successful and unsuccessful attacks, the efficiency of attacks, the latency before the first attack, the latency before the first ingestion, the mean maximal swimming speed and the mean maximal acceleration) were investigated through the same methods (*i.e.* negative binomial GLMM, binomial GLMM or LMM).

Type III Analyses of Variance were performed (Wald *F* tests for Gaussian family models and Wald Chi-2 tests for the other models) on all models containing an interaction term, as this is the type of sums of squares (SS) that is generally recommended for unbalanced designs (as is the case in this study) when there is a presence of an interaction (Landsheer & Wittenboer, 2015).

If an interaction effect was not found significant in the ANOVA outputs, the interaction term was removed from the model (*i.e.* leading to $X \sim \text{SizeClass} + \text{Training}$) and the statistical significance of the two models' main factors were investigated with type II Analyses of Variance (Wald *F* tests for Gaussian family models and Wald Chi-2 tests for the other models). Indeed, type II SS should be preferably used with unbalanced design when there is no significant interaction, as it is more powerful than type III SS in this context (Landsheer & Wittenboer, 2015; Langsrud, 2003). Therefore, in this study, type II Analyses of Variance were performed on all models where only main effects were incorporated.

Whenever a significant effect of size class or of the interaction term (*i.e.* SizeClass*Training) was assessed, post hoc pairwise comparisons were performed with the 'emmeans' function (*emmeans* package; Lenth et al., 2022) in order to investigate significant differences between size classes or within the interaction term.

For each model, model residuals were graphically checked to investigate homoscedasticity and normal distribution (through 'residuals' function from the *stats* R package for lmer models and 'simulatedResiduals' function from the *DHARMA* R package (Hartig, 2020) for the other types of models). Both latency variables were log-transformed (*e.g.* as used in Roesch et al., 2013) in order to meet the normality and homoscedasticity model assumptions. The mean maximal swimming speed values were square root transformed for the same reason.

All models included identification number (ID) as a random effect in order to consider that each fish might have an individual intercept (*i.e.* (1|ID)) (Bates et al., 2015). Statistical analyses were performed on the totality of the tested individuals, not only the fish that were studied on all the six days of experimental trials.

All statistical analyses were performed on the R software (version 4.1.1) and were interpreted with a significance threshold of 5%.

2.4. Ethical note

All procedures performed in this study involving animals followed European Directive 2010/63 UE. All the practical research activities performed within this study were approved under the reference APAFIS #23731-2020012211568209 v6 by the French National Ethics Committee in Animal Experimentation (CNREEA).

All individuals tested in this present study were individually tagged with fluorescent VI-alpha tags. Before this tag injection, all fish were individually anaesthetized (Benzocaine in sea water, 150 ppm). The tagging procedure did not last more than approximately 30 seconds and fish were then directly placed into a strongly stirred clear sea water container for them to quickly wake up.

Transfers between the rearing tanks and the experimental tanks were gently performed with a hand net, in less than 30 seconds in order to minimize the duration of handling and, thus, stress.

In addition to feeding and controlling water parameter in rearing tanks, behaviours (*e.g.* swimming, social interactions, motivation to feed) and fish coloration were checked at least 3 times per day in order to best ensure individual fish welfare.

3. Results

Out of 543 experimental trials carried out in this study (n=272 on *S. umbra* and n=271 on *D. dentex*), 44.0% contained at least one attack (n=171 and n=69 for *S. umbra* and *D. dentex*, respectively). Most experimental trials containing at least one attack resulted in at least one ingestion (88.3% performed by *S. umbra* and 76.8% performed by *D. dentex*).

Only a few individuals were capable of recognising and ingesting live preys at the first encounter (day 1): 17%, 12% and 9% in *S. umbra* (for [40-50[mm, [50-60[mm and [60-70[mm size classes, respectively) and 8%, 15% and 4% in *D. dentex* (for [50-60[mm, [60-70[mm and [70-80[mm size classes, respectively) (**Figure 1A** and **Figure 1B**). However, the majority of *S. umbra* juveniles ingested at least one prey after 6 days of training: 86%, 100% and 85% (for [40-50[mm, [50-60[mm and [60-70[mm size classes, respectively) (**Figure 1A**). Therefore, the percentage of *S. umbra* that ingested at least one prey increased through training (**Figure 1A**). This increase was significant from day 4 for both [40-60[mm and [60-70[mm size classes and from day 3 for the [50-60[mm size class (Post hoc pairwise comparisons using Fisher's exact tests, $P < 0.05$). For *S. umbra* only day 3 displayed a significant difference between size classes (Fisher's exact test, $P < 0.05$) with the [50-60[mm size class showing a significantly higher percentage of feeding fish than the other two (92% versus 46-50%; Post hoc pairwise comparisons using Fisher's exact test, $P < 0.05$).

Among *D. dentex* juveniles there were no significant differences among size classes in the percentage of feeding fish for each day (Fisher's exact tests, $P > 0.05$). Moreover, even though 31%, 27% and 27% of *D. dentex* individuals (for ([50-60[mm, [60-70[mm and [70-80[mm size classes, respectively) ingested at least one prey on day 6 (**Figure 1B**), training did not have a significant effect on the day to day percentage of feeding fish of the three size classes (Fisher's exact tests, $P > 0.05$). Finally, it should be noted that the individuals that fed on live prey at any one point proceeded to eat at least one prey on the final day of training (day 6) (**Appendix 1**).

Additionally, percentages of feeding fish across species (**Figure 1A** and **Figure 1B**) was investigated for all size classes combined, with *S. umbra* juveniles overall displaying significantly higher values than *D. dentex* juveniles from day 3 onwards (Fisher's exact tests, $P < 0.01$).

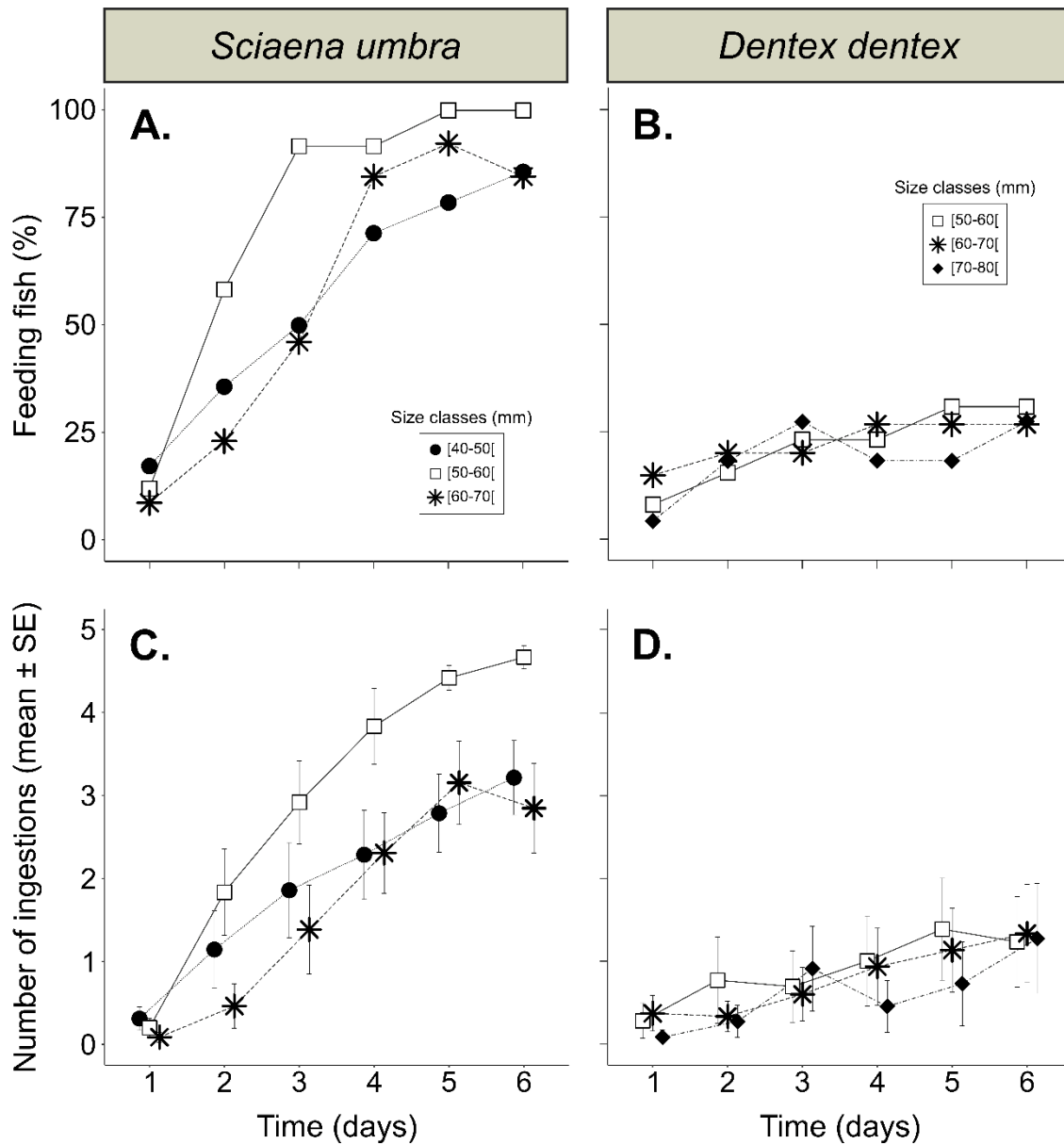


Figure 1: Effect of time (in days) on the percentage of eating fish (A. and B.) and the mean number of ingestions (C. and D.) in three size classes of *Sciaena umbra* (A. and C.) and *Dentex dentex* juveniles (B. and C.). The numbers of fish used in this figure correspond to the totality of fish tested and are summarized in Table 1

The number of ingestions significantly increased over the course of training for both species (**Figure 1C** and **Figure 1D**; GLMMs, $P < 0.001$). However, the number of ingestions was significantly higher for *S. umbra* than for *D. dentex* juveniles (GLMM, $P < 0.001$). *Sciaena umbra* individuals from the [50-60[mm size class displayed significantly higher number of ingestions than individuals from the other two size classes (**Figure 1C**; GLMM followed by post hoc pairwise comparisons, $P < 0.05$).

For trials that displayed at least one attack, latency before the first attack was significantly reduced through training (**Figure 2A** and **Figure 2B**; GLMMs, $P < 0.001$), and did not display significant

differences between size classes and species (GLMMs, $P > 0.05$). The first attack was performed after 663.6 ± 88.3 s (mean \pm SE) and 669.7 ± 103.3 s for *S. umbra* and *D. dentex*, respectively on the first day, and was reduced to 172.3 ± 31.9 s (*S. umbra*) and 81.2 ± 19.8 s (*D. dentex*) on the last day of training. For trials that displayed at least one successful attack, the latency before the first ingestion was also significantly reduced through training (**Figure 2C** and **Figure 2D**; GLMMs, $P < 0.001$), with individuals ingesting sooner with more training. The first prey item was ingested after 728.6 ± 82.5 s and 649.3 ± 138.3 s on the first day and at 237.9 ± 44.7 s and 123.0 ± 30.2 s on the last day of training for *S. umbra* and *D. dentex*, respectively (**Figure 2C** and **Figure 2D**). Latency before the first ingestion was not significantly different between size classes and species (GLMMs, $P > 0.05$). In *S. umbra*, the interaction term of both size class and training variables (*i.e.* SizeClass*Training) was significant (GLMM, $P < 0.05$; **Figure 2C**): training had a significantly stronger negative effect on the latency before the first ingestion in [50-60[mm TL individuals (GLMM followed by post hoc pairwise comparisons; Training[40-50[- Training[50-60[: estimate = 0.459, SE = 0.183, df = 30.2, t.ratio = 2.507, $P < 0.05$; Training[40-50[- Training[60-70[: estimate = -0.003, SE = 0.192, df = 332.8, t.ratio = -0.015, $P > 0.05$; Training[50-60[- Training[60-70[: estimate = -0.462, SE = 0.186, df = 34.5, t.ratio = -2.490, $P < 0.05$).

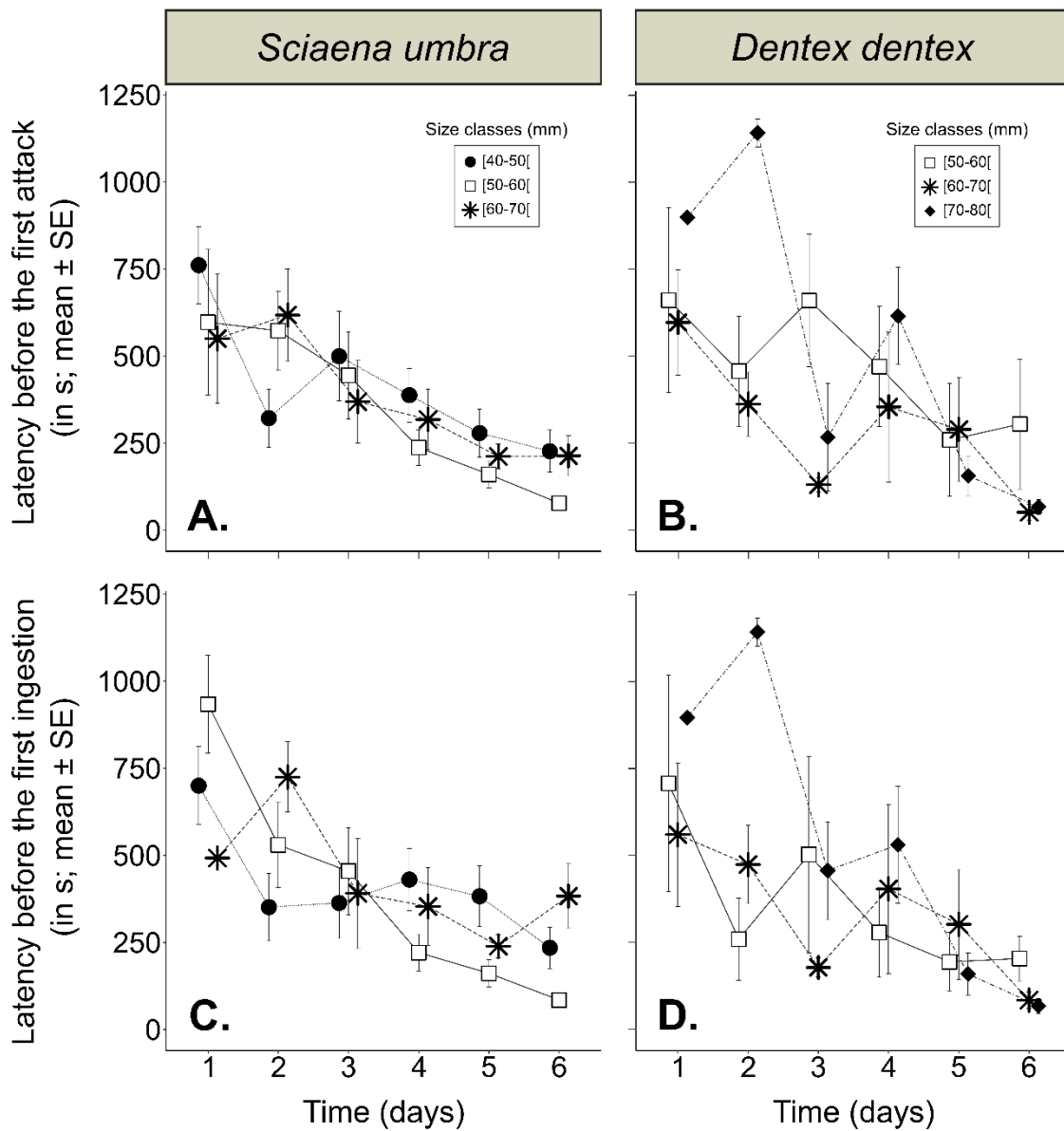


Figure 2: Effect of time (in days) on the mean latency (in s) before the first attack (A. and B.) and before the first ingestion (C. and D.) in three size classes of *Sciaena umbra* (A. and C.) and *Dentex dentex* juveniles (B. and C.). The numbers of fish used in this figure range between 4 and 12 (in A.), 2 and 6 (in B.), 2 and 12 (in C.), 1 and 5 (in D.) (variation according to day and size class).

In addition to the increase in the number of ingestions, the number of unsuccessful attacks also significantly increased through time for *S. umbra* (GLMM, $P < 0.001$) and for *D. dentex* (GLMM, $P < 0.01$). A significantly higher mean number of unsuccessful attacks was recorded for *S. umbra* juveniles than *D. dentex* juveniles (GLMM, $P < 0.01$). Despite this, *S. umbra* displayed higher efficiency of attacks (*i.e.* ratio of number of successful attacks on total number of attacks performed) than did *D. dentex* (Table 2; GLMM, $P < 0.01$) with a mean value (\pm SE) of 0.57 ± 0.03 versus 0.49 ± 0.04 over the entire training period.

The efficiency of attacks was also significantly improved by training (**Table 2**; GLMMs, $P < 0.01$ for *D. dentex* and $P < 0.001$ for *S. umbra*), with size class as a significant factor for both species. Indeed, among *S. umbra* juveniles, individuals from the [50-60[mm size class displayed significantly higher attack efficiencies than individuals from the two other size classes (GLMM followed by post hoc pairwise comparisons, $P < 0.01$). Among *D. dentex* juveniles, individuals from the [70-80[mm size class displayed significantly higher attack efficiencies than individuals from the [50-60[mm size class (GLMM followed by post hoc pairwise comparisons, $P < 0.05$).

Table 2: Efficiency of attacks (*i.e.* number of ingestions divided by the total number of attacks for each 20-min trial) of *Sciaena umbra* and *Dentex dentex* juveniles averaged (mean \pm Standard Error, SE) for each experimental day (from day 1, D1, to day 6, D6) and each size class of interest. The number (n) in brackets refers to the number of individuals used for calculating this variable (*i.e.* the number of individuals displaying at least one attack during the trial)

	<i>Sciaena umbra</i>			<i>Dentex dentex</i>		
	[40-50[mm	[50-60[mm	[60-70[mm	[50-60[mm	[60-70[mm	[70-80[mm
D1	0.308 \pm 0.123 (n=8)	0.240 \pm 0.124 (n=5)	0.375 \pm 0.239 (n=4)	0.700 \pm 0.300 (n=2)	0.377 \pm 0.132 (n=6)	0.333 \pm 0.333 (n=2)
D2	0.359 \pm 0.138 (n=8)	0.516 \pm 0.105 (n=8)	0.272 \pm 0.159 (n=6)	0.267 \pm 0.194 (n=5)	0.417 \pm 0.083 (n=3)	1.000 \pm 0.000 (n=2)
D3	0.528 \pm 0.132 (n=9)	0.727 \pm 0.068 (n=11)	0.437 \pm 0.128 (n=8)	0.209 \pm 0.108 (n=6)	0.533 \pm 0.148 (n=3)	0.667 \pm 0.167 (n=3)
D4	0.556 \pm 0.096 (n=10)	0.771 \pm 0.088 (n=12)	0.629 \pm 0.090 (n=12)	0.227 \pm 0.133 (n=6)	0.611 \pm 0.187 (n=4)	0.347 \pm 0.193 (n=3)
D5	0.484 \pm 0.077 (n=11)	0.723 \pm 0.071 (n=12)	0.605 \pm 0.073 (n=12)	0.425 \pm 0.125 (n=5)	0.515 \pm 0.057 (n=4)	0.750 \pm 0.250 (n=2)
D6	0.624 \pm 0.075 (n=12)	0.815 \pm 0.064 (n=12)	0.658 \pm 0.106 (n=11)	0.443 \pm 0.159 (n=5)	0.651 \pm 0.152 (n=4)	1.000 \pm 0.000 (n=3)

Training and body size did not have any significant effect on the mean maximum swimming speed (in BL.s⁻¹) during successful attacks for either species (GLMMs, $P > 0.05$). *Dentex dentex* mean maximum acceleration (in BL.s⁻²) during successful attacks decreased through training (GLMM, $P < 0.05$) with no significant differences between size classes (GLMM, $P > 0.05$). Despite this apparent decrease over time, *D. dentex* juveniles displayed higher mean maximal swimming speed and mean maximal acceleration values during their successful attacks than did *S. umbra* juveniles (GLMMs, $P < 0.001$). Indeed, during their successful attacks, mean maximal velocities observed (\pm SE) were 3.18 ± 0.11 BL.s⁻¹ and 5.38 ± 0.20 BL.s⁻¹ and mean maximal acceleration values were 59.62 ± 2.47 BL.s⁻² and 90.92 ± 3.75 BL.s⁻² for *S. umbra* and *D. dentex*, respectively.

4. Discussion

Hatchery-reared fish are commonly fed dried food in captivity; their ability to adapt to feeding on live prey in the wild is a key challenge on which restocking success depends.

This study investigated the feeding performance of hatchery-reared juveniles of *S. umbra* and *D. dentex*, both candidates for restocking efforts, in order to evaluate the value of feeding training prior to release and to estimate an optimal size-at-release. This experiment highlighted that feeding performances of all size classes and of both species were improved by training over the six experimental days. Training resulted in a decrease in the mean latency time before the first attack and ingestion of prey, in an increase in the mean attack efficiency, and in an increase in the mean quantity of prey ingested. In addition, both species displayed differences in feeding performance; among them, a higher proportion of *S. umbra* than *D. dentex* juveniles succeeded in ingesting at least one prey item, and overall ingested a higher mean number of prey.

4.1. Training as a tool to improve feeding efficiency of hatchery-reared fish juveniles

In the present study, we observed that training had a positive influence on feeding performance for *S. umbra* and *D. dentex* hatchery-reared juveniles. We recorded a decrease in the mean latency before the first attack and the first ingestion, an increase in the mean number of prey ingested and an increase in the mean attack efficiency. Thus, training improved the abilities of *S. umbra* and *D. dentex* hatchery-reared juveniles to feed efficiently on live prey.

Several studies showed that hatchery-reared fish were capable of ingesting novel and unknown live preys rapidly after their first contact with them (within 1 hour; *e.g.* Paszkowski & Olla, 1985; Donadelli et al., 2015). These results suggest that recognizing and feeding on natural preys are innate capacities in fish. However, this interpretation seems to be more nuanced and species-dependent. For instance, less than half (42%) of tested naive hatchery-reared turbot ingested live preys during a 1 hour experiment and, when given a choice between live preys, inert food and stones, the majority of the attacks were directed towards stones or inert food (Ellis et al., 2002). Moreover, Ellis et al. (2002) highlighted a positive impact of training on the number of prey ingested and on the latency before the first encounter with a prey item which led the authors to hypothesize that, in this species, feeding on an unknown live organism is a learnt, rather than innate, mechanism.

Studies in other species have also noted the impact of training on feeding performance. In the dusky grouper training had a significant and positive effect on the number of prey eaten across all size groups tested (Donadelli et al., 2015). In Atlantic salmon and spotted seatrout, training significantly decreased

feeding latency: the fish ingested available prey faster after the prey had been presented several times (Brown et al., 2003; Jackson et al., 2013).

4.2. Interspecies differences in feeding efficiency

The results of our study showed that *S. umbra* and *D. dentex* hatchery-reared juveniles respond differently to experience.

Despite only a few individuals of *D. dentex* and *S. umbra* juveniles succeeding in ingesting at least one prey item during their first experimental exposure, the majority (85-100%) of *S. umbra* juveniles succeeded in ingesting live prey by the end of the 6 days training period. Meanwhile, *D. dentex* juveniles did not display a significant increase in the percentage of fish that ingested at least one prey over 6 days of training. However, the mean number of prey eaten significantly increased over the training days, which suggests that the *D. dentex* individuals which did eat, did so in larger quantities as training progressed. Moreover, *D. dentex* juveniles that attacked and ingested did so sooner over the course of training. Therefore, despite the fact that only a few *D. dentex* individuals ingested at least a prey on the sixth day (27-38%), *D. dentex* individuals which have eaten on the first experimental day saw their feeding performance increase over experimental days.

In addition, all the *D. dentex* juveniles which fed on live prey at some point, also ate at least one prey on the sixth experimental day (**Appendix 1**). This suggests that once a fish initially succeeds in ingesting a prey item, it will continue to successfully feed in the following days. We surmise that the tested *D. dentex* individuals displayed two divergent behavioural responses: either motivation and feeding success on novel live preys, or no attacks and hence no feeding for the entire training (e.g. for all the 3 size classes combined, two-thirds of the tested *D. dentex* juveniles did not perform any attacks on the sixth experimental day). This is consistent with the findings of Thomas et al. (2010) who emphasized, in three-spined stickleback, the presence of certain fish that, once their initial wariness had been overcome, dare eating a novel prey, and other fish which firmly refused to eat novel prey. None of the *D. dentex* juveniles that refused to eat were given any other food in addition to the live prey provided during the experimental trials (as previously mentioned), so a lack of feeding motivation is unlikely. A study of juvenile turbot showed that one third of the tested hatchery-reared individuals (mean TL ~ 90 mm) did not ingest an available live prey during the entire experimental period (i.e. nine days) while, as in our study, they were not given any other food supply (Ellis et al., 2002). As previously showed in birds and reptiles, this refusal to eat leads to starvation, and eventually death (Curio, 1976). Reluctance to eat has sometimes been explained by fear (Curio, 1976), or personality (e.g. Øverli et al., 2007; Ferrari et al., 2015). In our study, the important percentage of *D. dentex* juveniles that do not eat a single prey, unlike *S. umbra* percentage that drastically decreased over 6 days of training, could

potentially be linked to stress (Olla et al., 1998). Indeed, as previously mentioned, *D. dentex* juveniles are known to be very sensitive to handling, which can even lead to death (Koumoundouros et al., 2004; Ducos et al., 2022b), whereas *S. umbra* are less prone to stress-induced behaviour. Therefore, handling (*i.e.* between the rearing tank and the experimental tank) and being isolated in a novel environment could be factors inducing fear, hence stress, and thus affect feeding behaviour of *D. dentex* juveniles. Isolation has already been shown to be a stressor in juveniles European seabass (Ferrari et al., 2015), that are known to be rather gregarious, unlike adult individuals, which display solitary behaviour (as for *D. dentex*; Marengo et al., 2014).

Moreover, the short experimental duration (10 min acclimatization + 20 min trial) may have been inadequate for the fish to recover from stress. However, in other studies even a longer experimental duration (at least one hour of acclimatization before a 30 min trial) similarly resulted in fish prey refusal even after several days of training, as previously mentioned (Ellis et al., 2002). It is possible that more *D. dentex* juveniles would feed effectively if they had been given several hours in the experimental tank. Other factors, such as environmental enrichment for example, could also be considered for reducing stress. For example, plants and structures were shown to significantly and negatively affect *Sebastes schlegelii* basal stress level (Zhang et al., 2021).

Prey size could also explain the high percentage of *D. dentex* juveniles that did not eat. Indeed, prey size can directly be linked to fish feeding motivation as prey items that are too small provide low energy return whereas too large items could provoke fear or lead to handling difficulties (Gill, 2003; Hart, 1986). In this study, the relative mean sizes of the given preys (23.2 and 23.7% for *S. umbra* and *D. dentex*, respectively) are values commonly found in the literature and could thus be considered appropriate for the individuals tested. Indeed, Scharf et al. (2000) highlighted that marine fish predators mainly consume prey measuring between 10 and 40% of their length. Moreover, experimental studies on feeding behaviour commonly used preys around 20% of predators' total length (25% in turbot, Ellis et al., 2002; between 28 and 41% in largemouth bass juveniles, Diana et al., 2018; up to approximately 20% in three-spined sticklebacks, Ibrahim & Huntingford, 1992; between 17 and 35% in dusky grouper, Donadelli et al., 2015). However, *S. umbra* and *D. dentex* larvae and juveniles display a morphological difference that could have influenced live prey consumption: *D. dentex* juveniles have a smaller mouth size than *S. umbra* juveniles. Indeed, in captivity, *S. umbra* are often fed larger dry pellets than those given to *D. dentex* of the same body length (Ducos, pers. obs.). In this study, only one capture was recorded in all *S. umbra* attacks whereas eight captures were recorded in five different trials of *D. dentex*. It therefore seems that some *D. dentex* individuals might display lower handling efficiency than *S. umbra* fish, which could be linked to their difference in mouth size. A link between differences in mouth gap and feeding performance has previously been

highlighted in two freshwater fish species, walleye and yellow perch, where the species with a larger mouth size displayed higher capture efficiency (Graeb et al., 2005). However, in our study, prey provided to the largest *D. dentex* size class (*i.e.* [70-80[mm TL) was significantly smaller (in relative length) than that given to the *D. dentex* [50-60[mm size class (ANOVA, $P < 0.001$; $19.11 \pm 0.17\%$ versus $27.61 \pm 0.14\%$). Aside from efficiency of attack, with significantly higher values in the [70-80[than in [50-60[mm size class, this did not lead to significantly different feeding performance between size classes (*e.g.* latencies, mean number of preys eaten, percentage of fish that have eaten). Therefore, prey size is probably not the main reason for the high proportion of *D. dentex* juveniles that did not eat after 6 experimental days.

As previously mentioned, although *D. dentex* individuals have been recorded feeding on crustaceans in the wild (Chemmam-Abdelkader, 2004; El-Fergani & El-Mor, 2014), this species is considered mainly piscivorous, feeding essentially on preys located in the water column (Morales-Nin & Moranta, 1997; Marengo et al., 2014), whereas *S. umbra* feeds mainly along the benthos. Thus, *D. dentex* juveniles potentially have innate feeding preferences directed to mobile fish prey rather than to crustaceans. However, after several days of fasting their stomachs were undoubtedly empty which could have led to opportunistic feeding behaviour on the available crustacean larvae. Nevertheless, we believe that the type of prey used in this experiment might be an additional factor contributing to *D. dentex* refusal to feed.

Feeding preference of *D. dentex* for fish, and more generally for more mobile prey than *S. umbra*, may have been reflected in the different strategies employed resulting in successful attacks. *Dentex dentex* juveniles ingested their prey by reaching significantly higher maximal swimming speed and maximal acceleration values than *S. umbra* juveniles. The fact that *D. dentex* individuals were reported to mainly feed on fish (84% in Chemmam-Abdelkader, 2004; 19% in El-Fergani & El-Mor, 2014; 74% in Morales-Nin & Moranta, 1997) and cephalopods (5% in Chemmam-Abdelkader, 2004; 21% in El-Fergani & El-Mor, 2014; 26% Morales-Nin & Moranta, 1997) points to *D. dentex* are generally feeding on highly mobile and large prey that might be hard to capture (Wainwright & Bellwood, 2002). Predators of this kind are presumed to use high-velocity propulsion and high acceleration during their attacks (Wainwright & Bellwood, 2002; Higham, 2007) and are usually considered to use a “ram feeding” strategy (Norton, 1995). In this study, *D. dentex* juveniles were indeed often observed pausing for a short moment after prey recognition, motionless, before explosively lunging towards the larvae. *Sciaena umbra* juveniles, meanwhile, seemed to perform less explosive attacks, which is consistent with the lower maximal swimming speed and acceleration values recorded. Given their natural diet mainly composed of benthic species, most Sciaenids are generally presumed to use a “suction feeding” strategy (Wainwright & Bellwood, 2002). In this study, *S. umbra* juveniles used lower swimming speed

attacks than *D. dentex* for their crustacean larvae prey, which resulted, however, in higher attack efficiency.

4.3. Feeding behaviour and performance in relation to body size

Among *S. umbra* juveniles, individuals from the [50-60[mm size class displayed a higher number of ingestions, a higher attack efficiency as well as a stronger negative effect of training on the latency before the first ingestion.

In hatchery-reared dusky grouper, a strong effect of size and age was shown where larger (and older) juveniles were less capable of recognizing new live preys as food items than smaller juveniles, which displayed really short latencies to first attack (Donadelli et al., 2015). The authors explained these behavioural differences by the fact that individuals from both tested size classes were 1 year apart (3+ and 4+ years fish) and that the individuals from the larger size group underwent captivity and domestication for a longer time, which could have more strongly impacted their performance and behaviours. In our study, the observed size classes were much less spaced (*S. umbra*: 69-76 DPH for [40-50[mm TL, 77-83 DPH for [50-60[mm TL, 102-108 DPH for [60-70[mm TL; *D. dentex*: 97-103 DPH for [50-60[mm TL, 104-110 DPH for [60-70[mm TL, 114-124 DPH for [60-70[mm TL) such that time in captivity should have less effect on fish behaviours across size classes.

Differences in feeding behaviour and performance in relation to body size could also be linked to ontogenetic behavioural or morphological changes. Both of these causes have been hypothesized in a cichlid fish species, where age and size were shown to have a positive influence on the number of attacks and the number of attacks performed during the first 30 s of a trial (Meyer, 1988). Juveniles of *S. umbra* have previously been shown to display changes in exploratory behaviour and boldness between 30 mm TL and 80 mm TL, with smaller individuals being bolder and more explorative than larger individuals (Ducos et al., in prep). This study, however, highlights how *S. umbra* individuals from the [50-60[mm size class displayed higher efficiencies of attack and higher numbers of ingestion for novel prey, suggesting that individuals from this size class seem bolder and are more efficient at feeding.

4.4. Restocking perspectives, considerations and conclusions

In the wild, individuals that do not feed efficiently will inevitably grow less, and potentially die. In this study, we showed that a majority (85-100%) of *S. umbra* juveniles and a minority (27-38%) of *D. dentex* juveniles learnt to feed on live prey after 6 days of training. The results for *D. dentex* are driven by a subset of individuals which refused to feed on novel live prey; a response that could be related to fear and/or personality and the type of prey offered in the experiment. To survive in the wild it is

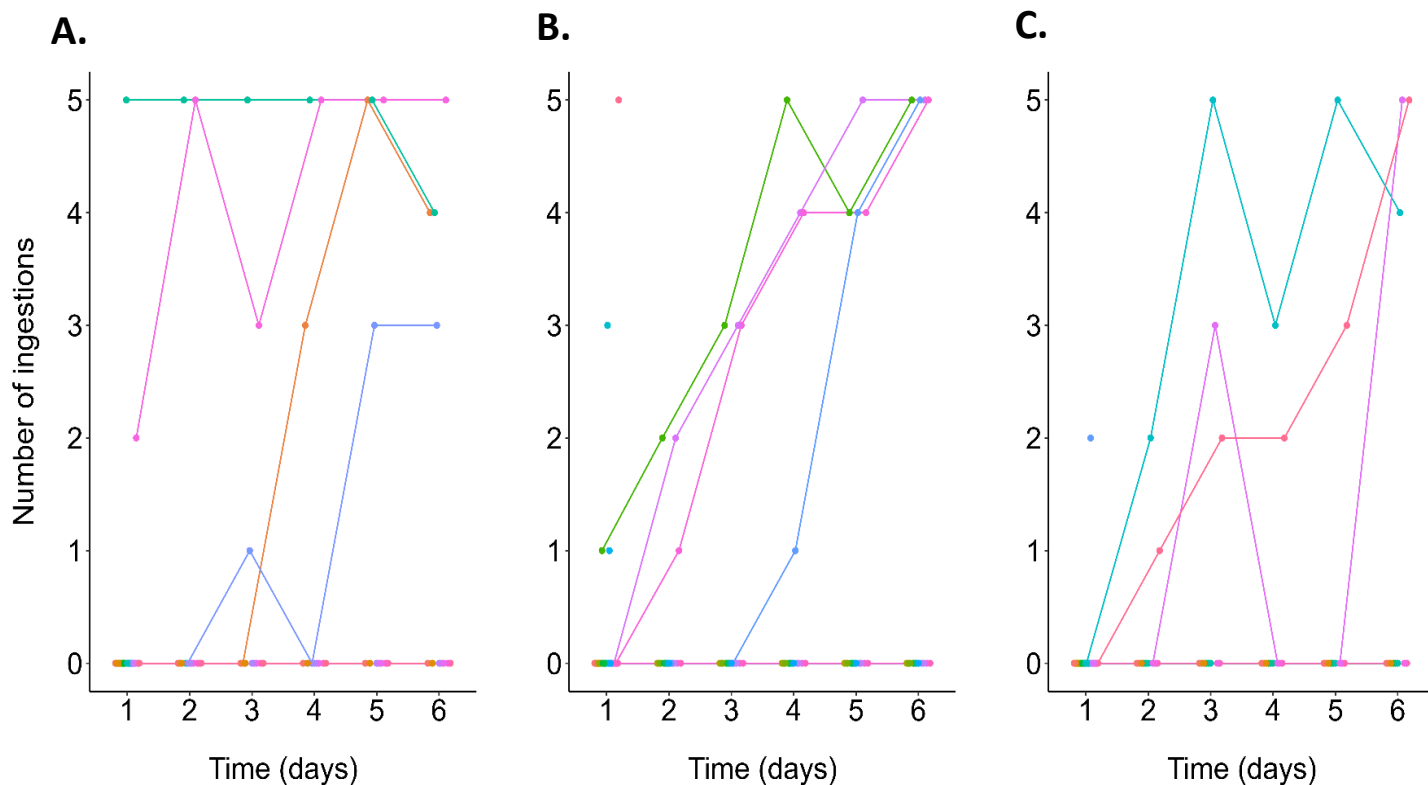
necessary that hatchery-reared fish be bold enough to explore and feed on new live preys, but should wary enough to avoid potential injuries, poisoning or predators (Thomas et al., 2010).

This study contributes to the literature by highlighting how training can be used as a tool to enhance feeding performance of hatchery-reared fish on live prey, and contribute to restocking success (*e.g.* as did Godin, 1978; Ellis et al., 2002; Donadelli et al., 2015; Diana et al., 2018 on other species). The results of Hughes et al. (1992) and Ellis et al. (2002) suggested that a training of 5 to 10 exposures is necessary and sufficient for fish to learn to feed on live preys. Our results from *S. umbra* support these previous recommendations whereas our results on *D. dentex* suggest a more nuanced picture. However, as previously mentioned, the results of this study highlighted that the *D. dentex* juveniles which fed were positively affected by training; leading, for instance, to the same reduction in latency (*i.e.* to first attack and to first ingestion) as *S. umbra* juveniles. The *D. dentex* individuals for which feeding seems less likely to have been affected by stress might better acclimate to the natural environment.

It would be valuable to investigate additional factors (and their interactions) that could help *D. dentex* hatchery-reared juveniles feed more efficiently on novel live prey, to the end of designing an optimal protocol for restocking. As previously mentioned, such factors could include environmental enrichment, such as including shelters and/or plants, during fish rearing. For example, in a study with hatchery-reared Atlantic salmon, enrichment coupled with a prior exposure to live prey improved feeding performance (Brown et al., 2003). Enrichment has also been linked to basal stress reduction in *Sebastes schlegelii* (Zhang et al., 2021) and has shown a positive effect on boldness and the ability on feeding on live prey in bull trout (Brignon et al., 2018). It may also be important to consider social environment during feeding training, as fish from several species were shown to be more effective in feeding when they were part of shoals instead of in isolation (Brown & Laland, 2003). Additionally, it would be interesting to investigate the feeding behaviour of hatchery-reared *D. dentex* juveniles when trained on other species of prey, such as fish.

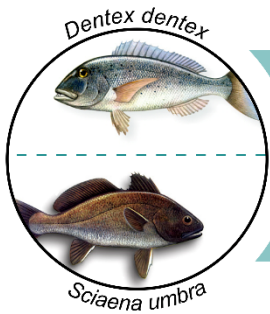
Studying the aforementioned factors would help deepen and extend the findings obtained in the present study, contributing to optimal protocols for a restocking purpose on *D. dentex* and *S. umbra*. We suggest that providing training with live prey to hatchery-reared individuals of *D. dentex* and *S. umbra* will help to maximize post-release feeding effectiveness. In addition, we suggest using *S. umbra* juveniles of [50-60[mm TL for restocking purposes as these hatchery-reared individuals exhibited better feeding performance than the other size classes tested.

5. Supplementary materials



Appendix 1: Effect of time (in days) on the number of ingestions for the (A.) [50-60[, (B.) [60-70[and (C.) [70-80[mm TL size classes of *Dentex dentex* juveniles. Within each plot (either A, B or C) colours are specific to one individual (and the same individual was joined by a continuous line between time points). Individuals were only tested within one size class.

SYNTHÈSE

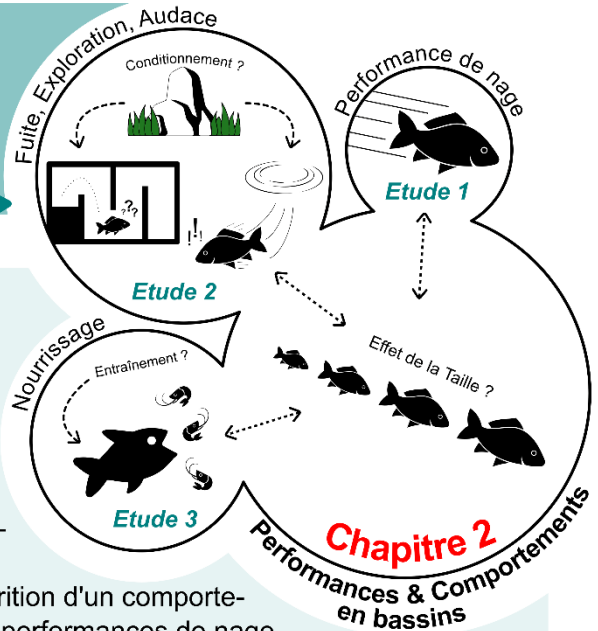


Evaluation des performances et comportements individuels de juvéniles de denti et de corb produits en éclosérie

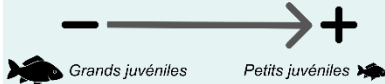


Etude 1

- **Effet de la taille** sur les performances de nage de juvéniles de denti et de corb
- Très forte **sensibilité à la manipulation** des plus petits juvéniles de denti testés → cas de mortalité suite au transfert enregistrés pour des individus < 2,75 cm LT
- Après la fin de la métamorphose *i)* apparition d'un comportement de **refus de nage** et *ii)* **déclin** des performances de nage des juvéniles de corb



Tendance à l'exploration et à l'audace



- **Effet de la taille** sur les comportements d'exploration et audace de juvéniles de corb

Etude 2



- **Effet de la taille** sur les performances de nage de juvéniles de corb → les plus petits individus testés présentent des taux de réponse plus élevés, un temps de réaction plus court ainsi qu'une vitesse max et une distance parcourue relatives plus importantes
- **Pas d'effet de l'enrichissement en habitat** sur les comportements d'exploration, d'audace et de fuite de juvéniles de corb

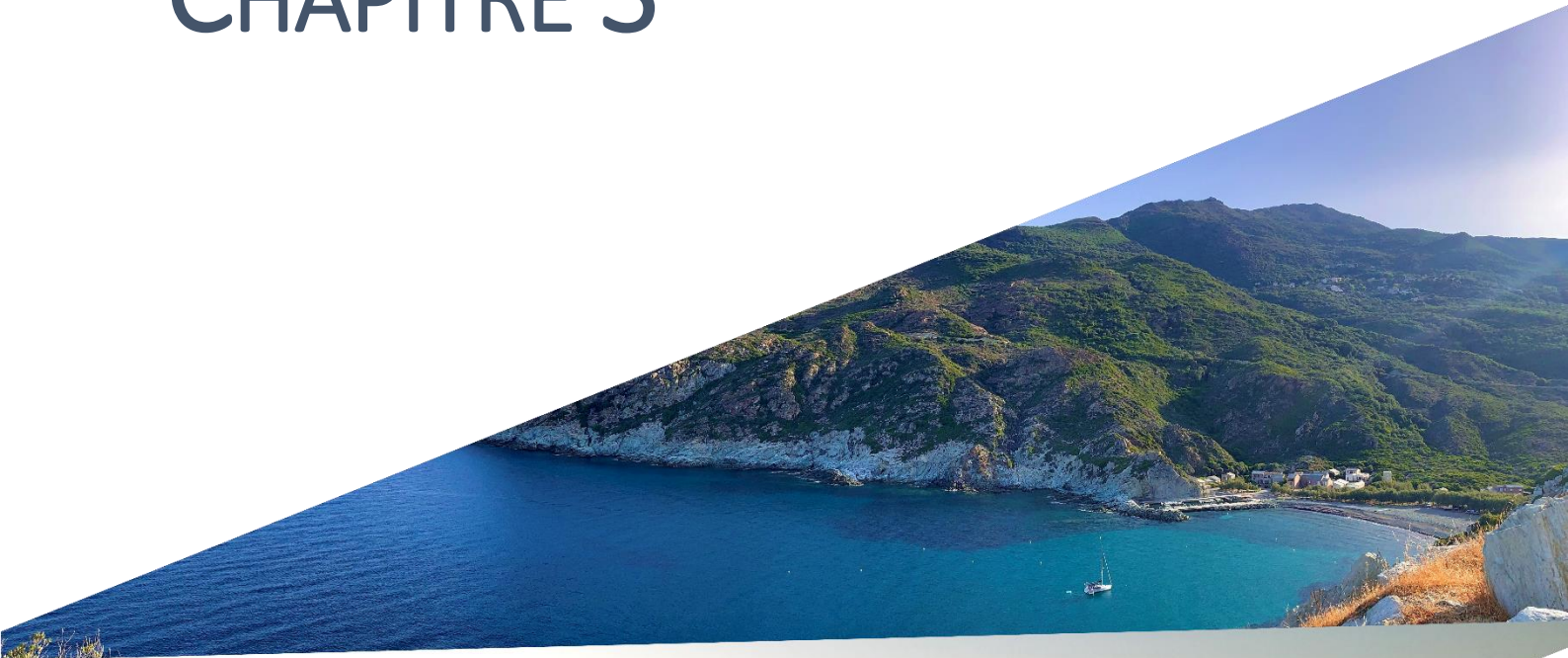


4 - 8 cm LT

Etude 3

- **Effet positif de l'entraînement** sur les performances des juvéniles des 2 espèces : *i)* augmentation du nombre de proies mangées, *ii)* diminution de la latence avant la première attaque et première ingestion, *iii)* augmentation de l'efficacité d'attaque
- **Effet positif de l'entraînement** sur le pourcentage de corbs qui ingèrent des proies vivantes (au 6^{ème} jour d'entraînement : 85 - 100 %)
- Mise en évidence de nombreux juvéniles de denti qui **ne chassent pas et n'ingèrent pas de proies vivantes** durant les 6 jours d'entraînement → potentiellement lié au stress, à la personnalité ou aux préférences alimentaires de ces pré-noms
- Chez les corbs, les individus de **[50-60] mm LT** effectuent de meilleures performances de nourrissage (basées sur le nombre d'ingestions et l'efficacité d'attaque, ainsi qu'un effet plus élevé de l'entraînement sur la réduction de la latence avant la première ingestion de cette classe de taille)

CHAPITRE 3



RELÂCHÉS
EXPÉRIMENTAUX &
SUIVIS DE JUVÉNILES DE
DENTI ET DE CORB
PRODUITS EN
ÉCLOSERIE

© Caroline Bouquet
& Laure Finelli Sandolo

AVANT-PROPOS DU CHAPITRE

Le **Chapitre 3** propose de s'intéresser **aux comportements et à la survie des individus lors du relâché et à court terme après le relâché**. Dans ce but, des expérimentations *in situ* ont été réalisées afin d'étudier l'action de relâché et son effet sur les individus relâchés. Ce **Chapitre 3** peut ainsi être vu comme un prolongement *in situ* du socle d'études comportementales constitué en laboratoire (Chapitre 2), qui permettra une visualisation comportementale dans le milieu naturel des individus produits et relâchés.

Ce chapitre a été découpé en deux études :

- L'**Étude 4** vise à évaluer le comportement à court terme post-relâché de juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra* marqués par le biais d'émetteurs acoustiques (*i.e.* méthode par télémétrie acoustique active) ;
- L'**Étude 5** vise à étudier le comportement, la dispersion et la survie de juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra*, après leur relâché en mer, à l'aide d'implants d'élastomère et de suivis en plongée (*i.e.* méthode UVC, *Underwater Visual Census*). Cette Étude 5 résume le développement méthodologique et les résultats majeurs de trois années de relâchés expérimentaux réalisés de 2020 à 2022.

La totalité de ces expérimentations *in situ* ont été réalisées au cœur du Parc Naturel Marin du Cap Corse et de l'Agriate (**Figure 1**), avec leur accord. Ces expérimentations ont fait l'objet d'un avis favorable de la part du comité d'éthique en expérimentation animale n°073 et d'une autorisation de projet de la part du Ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation.

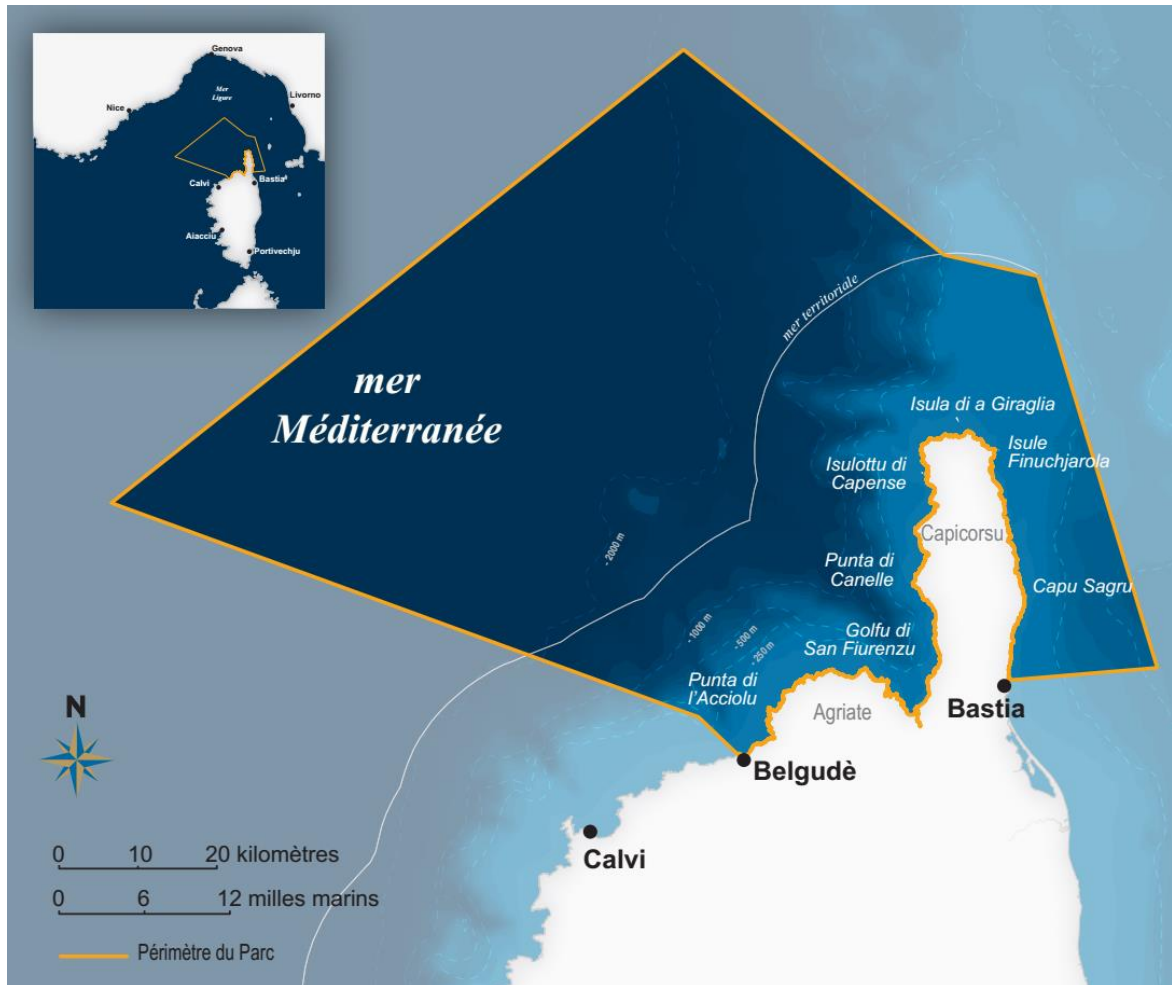


Figure 1 : Périmètre du Parc Naturel Marin du Cap Corse et de l'Agriate (figure tirée de parc-marin-cap-corse-agriate.fr/)

Let them go free: Spatial behaviour following the experimental release of hatchery-reared juveniles *Sciaena umbra* and *Dentex dentex*

Salomé Ducos^{1,2}, Jessica Garcia^{1,2}, Johann Mourier¹, Antoine Aiello¹, Eric D. H. Durieux^{1,2}

¹ UMS CNRS 3514 STELLA MARE, Università di Corsica Pasquale Paoli, Biguglia, France

² UMR CNRS 6134 Sciences Pour l'Environnement, Università di Corsica Pasquale Paoli, Corte, France



Ducos, S., Garcia, J., Mourier, J., Aiello, A., Durieux, E. D. H., 2022. Let them go free: Spatial behaviour following the experimental release of hatchery-reared juveniles *Sciaena umbra* and *Dentex dentex*. *Marine Environmental Research*, 181. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105712>

RÉSUMÉ

Face au constat inquiétant du déclin de la biodiversité et des stocks mondiaux de poissons marins, le relâché d'individus d'élevage est une mesure de conservation intéressante visant à restaurer les stocks sauvages. En mer Méditerranée, de nombreuses espèces de poissons sont considérées comme menacées d'extinction par l'UICN. Le denti, *Dentex dentex*, et le corb, *Sciaena umbra*, sont deux espèces côtières de poissons listées « Vulnérable » sur la liste rouge de l'UICN. Au sein de la plateforme scientifique STELLA MARE (UAR 3514), la maîtrise de la reproduction et de l'élevage larvaire de ces deux espèces permet aujourd'hui la production de juvéniles d'élevage. Cette présente étude a pour objectif d'évaluer pour la première fois le comportement d'exploration post-relâché, ainsi que la survie et la dispersion *in situ* de juvéniles de denti et de corb, produits en éclosion, suite à leur relâché en mer. Dans ce but, vingt individus par espèce ont été marqués à l'aide d'émetteurs acoustiques (Thelma Biotel) avant d'être relâchés dans un cantonnement de pêche corse (France).

La majorité des individus relâchés ont été considérés vivants jusqu'à leur dernière détection (avec des taux de survie estimés à 74 % et 95 %, respectivement, pour les dentis et les corbs). En moyenne, les individus détectés au sein du réseau d'hydrophones ont été suivis jusqu'à 11,3 (± 20,7) et 10,3 (± 10,3)

jours post-relâchés pour les juvéniles de denti et de corb, respectivement. Une dispersion, hors du réseau de récepteurs acoustiques et par la zone côtière sud, a été observée pour la plupart des juvéniles de denti. A l'inverse, des dispersions le long de la côte en direction du sud et nord ont été observées chez les juvéniles de corb. Préalablement à leur rapide dispersion (*i.e.* suite à quelques jours en mer) hors du réseau d'hydrophones, des augmentations de la surface explorée cumulée (MCP) et des profondeurs visitées ont été observées chez les deux espèces. Ces comportements reflètent leur exploration progressive de la zone et de ses profondeurs. Concernant les juvéniles de denti, une diminution des valeurs d'accélération et une augmentation de la variation de ces valeurs d'accélération ont été observées au fil des jours post-relâchés. Ces tendances suggèrent que les juvéniles de denti semblent passer d'un état de stress à un comportement plus naturel, caractérisé par une succession de périodes aux activités variables. L'ensemble de ces résultats ont pu mettre en évidence que les juvéniles de denti et de corb d'élevage ne se sont pas établis au sein de la zone d'étude couverte par le réseau d'hydrophones. Cependant, ces individus semblent présenter un début d'acclimatation au milieu naturel. Cette étude peut être considérée comme le premier relâché expérimental de juvéniles de denti et de corb, produits en éclosion, permettant d'étudier le comportement à court terme post-relâché de ces espèces. Ces résultats s'inscrivent directement dans une étude de la faisabilité de l'utilisation de juvéniles de denti et de corb d'élevage pour de restauration active de population de ces espèces.

Mots-clefs : Comportement ; Conservation ; Écologie marine ; Exploration ; Restauration de population ; Télémétrie acoustique

1. Introduction

The Mediterranean Sea is a rich marine ecosystem, where a wide range of endemic and emblematic species dwell, making this area a biodiversity hotspot (Coll et al., 2010). The biodiversity richness of this geographical region suffers, however, from severe anthropogenic impacts (*e.g.* pollution, fisheries pressure). The latter notably has caused habitat loss and led several marine species becoming threatened (Coll et al., 2010, 2012). For example, ten species of fish belonging to Osteichthyes are nowadays considered threatened in the Mediterranean region, as reflected in the IUCN red list (IUCN, 2022).

The release of hatchery-reared juvenile fish for restocking purposes is a species conservation approach that is increasingly used for threatened species (*e.g.* Brown & Laland, 2001; Taylor et al., 2017a; Esquivel-Muelbert et al., 2018). This *ex situ* conservation strategy has already been applied to numerous freshwater or anadromous fish species (*e.g.* salmonids, sturgeon) but is not a common practice in the marine environment (Brown & Day, 2002). However, as stocks of most marine fish species are declining (Dulvy et al., 2003) and aquaculture of many species is developing (Lorenzen et al., 2013), this conservation tool is becoming an interesting option to consider for marine fish species. This tool should be used with the scientific certainty that the wild populations will not be negatively impacted. Therefore, several parameters such as genetic diversity, parasites or diseases must receive particular attention in hatchery-reared stocks before their release into the wild.

Despite the real relevance and interest of this conservation measure, it is currently controversial, mainly in regards to the high mortality rate of hatchery-reared individuals after their release in the wild (Olla et al., 1998; Leber, 2013).

Recently, several pilot studies in the marine environment aimed to assess the viability of releasing hatchery-reared species for restocking purposes (*e.g.* Lino et al., 2009; Lee et al., 2015). In the wild, the effectiveness of a release experiment, and more broadly the success of a conservation program, depends on a few main factors that include acclimation, habitat colonization and survival of the released organisms, and in the long-term on their ability to reproduce in the wild (Brown & Day, 2002; Esquivel-Muelbert et al., 2018). These factors are known to be closely linked to the natural environment in which they are released (*i.e.* through food availability, predation rate, presence of preferred habitat) and to the released organisms themselves, especially regarding their health, their size-at-release (*e.g.* Lee et al., 2015) and their behaviours and performances (Esquivel-Muelbert et al., 2018). Hatchery-reared fish health, behaviours and performances are individual components known to be strongly influenced by rearing conditions (Braithwaite & Ahlbeck Bergendahl, 2020). However, mastering the larval and juvenile production alone is not sufficient for the success of a species

restocking program. All other components influencing the success of a restocking program are rather linked to the release itself, *i.e.* the transitional stage between the rearing environment and the wild with the discovery of this new environment.

Acoustic telemetry is an appropriate tool to monitor the movements and the presence in a studied area (whenever the fish is within the range of the receiver) of hatchery-produced fish after their release in the wild (Matley et al., 2022). This tool consists in tracking individuals that were tagged with an electronic transmitter allowing the estimation of their survival (Villegas-Ríos et al., 2020), the assessment of behaviours (*e.g.* Gualtieri et al., 2013) and dispersal (*e.g.* Eder et al., 2015). This method has already constituted the experimental strategy of several studies aiming to study hatchery-reared fish behaviour in the wild for restocking purposes (*e.g.* Jordan et al., 2006; Lino et al., 2009; Eder et al., 2015; Lee et al., 2015; Taylor et al., 2017b; Wada et al., 2017; Klinard et al., 2020). Some studies demonstrated acclimation to the natural environment and even settlement (*e.g.* Taylor et al., 2017b), quick dispersion (*e.g.* Klinard et al., 2020), difference of dispersion patterns between sizes-at-release (*e.g.* Lee et al., 2015) and some behavioural differences between wild and hatchery-reared juveniles (*e.g.* Lino et al., 2009).

The brown meagre, *Sciaena umbra* (Linnaeus, 1758), and the common dentex, *Dentex dentex* (Linnaeus, 1758), are two coastal and demersal marine fish species, respectively from the Sciaenidae and Sparidae families, that are found in the Mediterranean Sea. Both species are currently assessed as “Vulnerable” in the Mediterranean region on the IUCN Red List of threatened species (Bizsel et al., 2011a, 2011b). Along Corsican coasts (France), *D. dentex* is among the five most targeted species by fishing nets and bottom longlines of small-scale fisheries (Bousquet et al., 2022). It is also highly targeted by recreational fishery especially trolling by boatfishing (Marengo et al., 2015). However, management policies such as the implementation of Marine Protected Areas (MPAs) can positively affect *D. dentex* stocks (Marengo et al., 2014, 2015). MPAs have also been described as effective for *S. umbra* (Di Iorio et al., 2020) whose stock abundance is declining in the Mediterranean region (Abdul Malak et al., 2011). It is for this reason that this latter species is currently subject to a moratorium on recreational fishery in French Mediterranean waters (2013-2023).

Some field studies have already investigated *D. dentex* and *S. umbra* behavioural ecology of wild adult individuals through the use of passive acoustic telemetry (*e.g.* Picciulin et al., 2005; Alós & Cabanellas-Reboredo, 2012; Aspillaga et al., 2017; Brazo et al., 2021). They emphasized that the common dentex presents preferential depths linked to the location in depth of the thermocline (Aspillaga et al., 2017) and displays a gregarious behaviour pattern during the breeding period (Aspillaga et al., 2019). Regarding *S. umbra*, wild adult individuals are rather sedentary with a limited space use (Alós &

Cabanellas-Reboredo, 2012) and display vertical movements in relation with the seasons (*i.e.* deeper depths visited in the cold season and shallower depths visited in the warm season; Brazo et al., 2021). Two studies assessed the dispersal capacity of *S. umbra* individuals, and presented conflicting results potentially due to the release method used. A very low dispersal tendency was recorded when four wild individuals were released at the same site where they were fished (Alós & Cabanellas-Reboredo, 2012). However, when two translocated wild individuals of this species were studied, they presented quick dispersal, within a few days, from the release site and, more broadly, from the studied zone (Picciulin et al., 2005). Therefore, it has been estimated that translocation in a new habitat could explain the difference of dispersal in both studies.

Thus, monitoring hatchery-reared and produced juveniles that never experienced living in the wild could be another step towards understanding the ecological behaviour of *S. umbra* and *D. dentex*, in combination with acclimation in a novel environment, which could in turn contribute to assess the viability of restocking programs.

Both species are the subject of breeding programs for potential conservation and restocking purposes (*e.g.* Glamuzina et al., 1989; Efthimiou et al., 1994; Koumoundouros et al., 2004; Chatzifotis et al., 2006; Hamzaçebi & Can, 2021). However, no experimental study, as far as we know, has focused on hatchery-reared *S. umbra* and *D. dentex* juvenile behaviours for restocking purposes. This study's main aim was to study the short-term spatial and temporal behaviours, movements and habitat use of *S. umbra* and *D. dentex* hatchery-reared juveniles following their release into the wild. This aim was achieved through the use of two different acoustic telemetry methods (a real-time tracking array at a fine spatial scale and a passive acoustic method at a larger spatial scale) in order to monitor the released individuals around the release site at different resolutions.

Moreover, as both species are known to display behavioural differences in the wild, this study also aimed to compare the post-release behaviour of both species as they can respond differently to this management action and one species could be more suited to restocking programs. Any difference could lead to adapt the release procedure to each species to reach successful management outcomes. This experimental survey was a preliminary study testing the viability of releasing *S. umbra* and *D. dentex* hatchery-reared juveniles for restocking and conservation purposes.

2. Materials & methods

The rearing as well as the surgical and experimental methods used on the fish in this study were approved by the French National Ethics Committee for Animal Experimentation CNREEA).

2.1. Fish rearing and tagging

For each fish species, the individuals used in this study came from the same batch of eggs. *Dentex dentex* and *S. umbra* stocks were hatched in March and in May 2019, respectively. From the juvenile stage, fish individuals were maintained in rearing tanks (open circulation system; volume 4.5 m³) lit by a natural photoperiod and with water at a natural, seasonally fluctuating temperature.

Fish tagging was performed between September and October 2020 for both species, thus on 1-group individuals. Prior to tagging, individuals were individually anaesthetized (Benzocaine, 200 ppm) and a transmitter was then implanted, by a qualified staff member, in each fish's intra-peritoneal cavity *via* a surgical incision. An antibiotic injection was individually carried out after each surgical procedure (Nuflor, 0.1 mL/kg). In order to allow proper healing and to maximise the welfare and survival of tagged individuals, each tagging followed the “2%” rule requiring that a tag must weigh less than 2% of the corresponding fish body weight (Winter, 1983).

Thelma Biotel D-LP7 coded transmitters (W = 1.2 g; L = 21.5 mm; Ø = 7.3 mm) were used for *S. umbra* individuals and Thelma Biotel AD-2LP7 transmitters (W = 1.8 g; L = 27.9 mm; Ø = 7.3 mm) were used for *D. dentex* individuals. Both types of transmitters emit at a frequency of 69 kHz and have an estimated battery life of 6-7 months. Tags recorded depth and acceleration for *D. dentex* and only depth for *S. umbra*. This choice was guided by the fact that *D. dentex* can be considered as a semi-pelagic species in behaviour, predates pelagic fish species (Morales-Nin & Moranta, 1997) and might display high acceleration values, in contrast to *S. umbra* that is a rather slow swimming fish, often found hiding stationary in rocky caves and that might display small acceleration values.

After tagging procedures, individuals were measured (total length, TL; in cm) and weighed (W; in g).

Following this procedure, fish were maintained at least 15 days within the fish rearing facility to monitor optimal healing and surgery recovery. The water temperature as well as the photoperiod were identical to the natural conditions found at the release site in order to minimize stress. For the same purpose, all fish were not fed for 24 h prior to the transport and release.

Finally, 20 individuals of *S. umbra* and 20 individuals of *D. dentex* were released in the wild after complete healing.

All forty individuals were released on the same site (white star in **Figure 1**) but to avoid signal collisions, fish were released in four groups corresponding to distinct days. *Dentex dentex* individuals were released on the 21st of October (n=10; 598 Days Post-Hatch, DPH) and on the 22nd of October, 2020 (n=10; 599 DPH). *Sciaena umbra* individuals were released on the 02nd of November (n=10; 530 DPH) and on the 04th of November 2020 (n=10; 532 DPH).

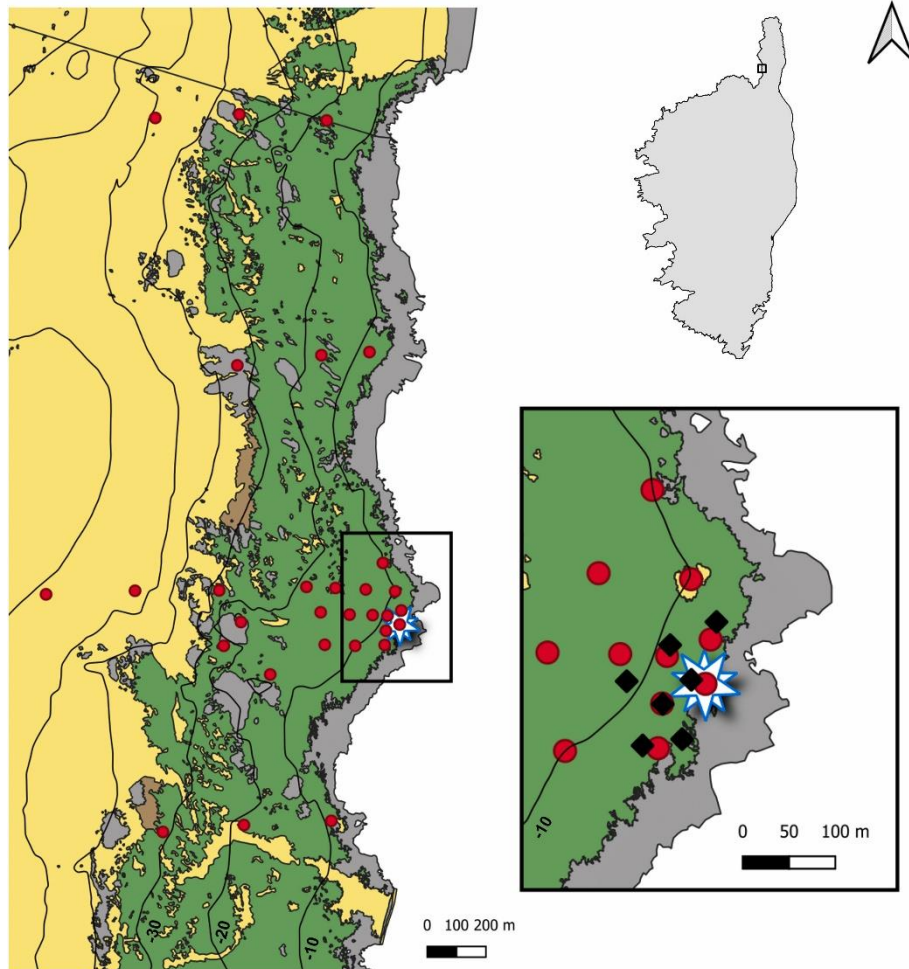


Figure 1: Acoustic receiver array for this study composed of 30 Thelma Biotel receivers (TBR 700 model; red circles) and 7 real-time fine-scale tracking devices (black diamonds). Background colours represent the substrate type (Andromede Oceanologie, 2014) with sandy substrate (yellow), rocky substrate (grey), dead matte (brown) and *Posidonia oceanica* meadow (green)

The total length of *S. umbra* individuals released in this study ranged between 17.5 cm and 24 cm (mean TL = 21.45 ± 1.55 cm; mean body weight = 155.70 ± 34.94 g). The total length of *D. dentex* individuals ranged between 24 cm and 28 cm (mean TL = 25.80 ± 1.33 cm; mean body weight = 315.00 ± 73.14 g). All released individuals were estimated sexually immature and hence considered as juveniles.

2.2. Study site and acoustic receiver arrays

The study area of this coastal field experiment is located in the northwest of Corsica, France (**Figure 1**). This zone is part of a French Marine Natural Park and, at the same time, a no-take zone meaning, among others restrictions, that scuba-diving as well as any type of fishing are prohibited inside the borders of the studied area.

The monitored area in our study is mainly composed of rocky substrate and *Posidonia oceanica* meadows that represent the preferential habitats of both species (*D. dentex*: Marengo et al., 2014; *S. umbra*: M. Harmelin-Vivien et al., 2015). A total of thirty acoustic receivers (Thelma Biotel; TBR 700 model) were deployed in this area (**Figure 1**). The network of receivers allowed a coastal acoustic coverage of approximately 1.5 km², with a distribution of approximately 3 km along the linear coast, ranging between approximately 5 and 50 m depth. The specific localisation where all fish were released (white star on **Figure 1**), corresponds to the position of a Thelma Biotel receiver and was approximately 5.5 m depth on a specific rock that could serve as a shelter. In the surrounding area, the network was dense with receivers 50 m apart from each other in order to survey the fine-scale movements around the release site.

In addition, seven floating real-time tracking devices developed by the lab were also deployed around the release site (black diamonds in **Figure 1**). This prototype technology enables remote tracking of the fine-scale movements of tagged fish by returning in real-time the fine-scale position of fish using Time Difference Of Arrival (TDOA) of the signal and a trilateration algorithm (Manicacci et al., 2022). These devices are autonomous in terms of energy supply. This technology was used to document the short-term fine-scale behaviour of tagged fish just after their release.

2.3. Range testing of Thelma Biotel TBR 700 receivers

In order to assess the detection range of Thelma Biotel TBR 700 receivers when using Thelma Biotel D-LP7 and AD-2LP7 transmitters, range tests were carried out *in situ* within the studied coastal area using two receivers and a Thelma Biotel R-LP7 transmitter. This transmitter has the same range of emissions as the D-LP7 and AD-2LP7 transmitters but allows, through a smaller transmitting interval and a counter of the emissions, easier and more reliable assessment of the range of detections. This range testing procedure consisted in linearly immersing the transmitter during 5 min every 10 m moving away from the receiver (detections at 0, 10, 20, 30, 40 and 50 m away from the receiver position), and then every 50 m from 100 to 250 m away (detections at 100, 150, 200 and 250 m away from the receiver position). This range testing procedure has been conducted both along the coastline, with homogeneous depth, and perpendicularly, with increasing depths. Moreover, in both experiments the transmitter was tested at two depths: immersed 5 m from the surface and immersed 1.5 m above the substrate. The area in which this range testing was performed was mainly composed of a rocky substrate with *P. oceanica* patches. Acoustic signals from the TBR 700 transmitter were detected up to 50 m away from the tested receiver. A detection frequency of 50% was located up to 25 m away from the tested receiver.

Similar range tests were conducted for the real-time acoustic tracking system and provided slightly larger detection ranges with 50% of detections recorded at about 50 m from the device. Therefore, the real-time acoustic devices had overlapping detection ranges allowing positioning using TDOA inference.

2.4. Data analysis

Using the acceleration and depth data, we were able to estimate the survival of each individual during the time they were present in the array (Villegas-Ríos et al., 2020). Indeed, individuals that displayed no vertical movements and, for *D. dentex*, no variations in acceleration values (*i.e.* with a continuous emission of 0 cm.s⁻¹ values or continuously emitting the same value) were considered dead. Careful consideration has been also given to aberrant behaviours (*e.g.* abnormally high swimming speeds, net shift in the pattern of displacements), that would reflect a case of predation and therefore natural mortality. All the analysis described below (*i.e.* on dispersal, exploration behaviour or spatial behaviour) were completed only over the time each individual was estimated alive.

In order to focus on the exploration behaviour of the two species, cumulative minimum convex polygon areas (MCP areas; in km²), Kernel utilization distributions (KUDs), acceleration (in m.s⁻²) and depth (in m) were investigated. Given that the number of detections displayed a strong decrease through time likely due to rapid dispersal out of receiver range, it was decided to sub-sample those variables in order to build reliable models. Thelma Biotel receiver detections were thus sub-sampled until 325 h after release (*i.e.* approximately 14 days post-release) for those variables, after which time threshold the number of detections dropped dramatically making robust modelling difficult. Therefore, the following models and statistical analyses based on the TBR 700 detections were performed during this period.

For each species, MCP areas were cumulated per day for the Thelma Biotel network (or per hour for the real-time tracking system) in order to obtain a measurement of the total area gradually explored by an individual. MCP areas and KUDs are complementary methods for studying habitat use where the MCP area represents the area in which all detections of the animal were recorded and the KUDs represent the probability of finding an animal within a given surface area (Marshall et al., 2011).

For Thelma Biotel receiver detections, cumulative MCP areas and KUDs were calculated from the localisation of centres of activity (COA) computed for each 15 min interval (Simpfendorfer et al., 2002) using the 'ATT' functions (Udyawer et al., 2018) in the *VTrack* package in R (Campbell et al., 2012). MCP areas ('mcp.area' function) and KUDs ('kernelUD' function) were computed using the *adehabitatHR* R library and were calculated per day post-release for detections. The KUDs were estimated for each species (all individuals combined) and were depicted on a map for a geographical overview.

The real-time tracking devices also enabled individual measurement of the cumulative MCP areas directly on the positions returned from the system but, as the spatial grid is much smaller than the Thelma Biotel receiver array resulting in rapid dispersal outside the array, the calculation was made per hour post-release and was examined until a maximum of 10 h post release.

We used two Linear Mixed-Effects Models (LMMs) using the 'lmer' function from the *lme4* R library in order to investigate whether the two species displayed significantly different cumulative areas explored (100% MCP) using both the Thelma Biotel receiver array and the real-time tracking devices array (with individual and time as random effects). Both models were performed on square-root transformed values.

All individual acceleration (for *D. dentex* individuals) and depth data (for both species) were averaged per hour leading to individual-specific hourly values. With these data, Generalized Additive Mixed Models (GAMMs) were used to investigate, in these two species, the effect of time post-release (in hour) on acceleration and depth variables. Those models were constructed with fish ID as a random effect and using a Gaussian family argument. For each model used, normality and homogeneity of variance assumptions were visually checked.

In order to study dispersal, the localisation of the last detection of each individual was used. This geographical coordinate was thus considered as the site where the fish dispersed outside the Thelma Biotel receivers array. All last individual locations allowed calculation of an angle of dispersal between the release site and the exit site. A non-parametric Watson's U^2 test was used (*circular* R library) on all these angular data in order to determine whether the two species presented a significant difference in dispersal distributions. This statistical test is the most widely performed when aiming to assess differences in angular distributions between two samples (Landler et al., 2021).

All data analyses used in this study were conducted *via* the R software (version 4.1.1) and all statistical analysis were considered with the significance threshold of 5%.

3. Results

All the 40 released juveniles, except one *D. dentex* individual, were detected by the Thelma Biotel receivers. Out of 20 *S. umbra* juveniles, nineteen individuals were considered alive until their last detection (95% of the twenty tagged fish). Out of 19 *D. dentex* juveniles, fourteen individuals were estimated alive until their last detection (74% of the nineteen detected individuals). For each fish, all the analyses were conducted for the period they were considered alive.

Dentex dentex juveniles were detected until a mean of 11.3 (\pm 20.7 SD; range: 0 to 90) days post-release. *Sciaena umbra* juveniles last detections corresponded to a mean of 10.3 (\pm 10.3 SD; range: 0 to 35) days post-release.

Some of these variables are individually presented in **Appendix 1**.

3.1. Exploration inside the studied area

Even though inter-individual variation was present in both species, species-specific exploratory patterns were observed (**Figure 2**). During the first hours after release, cumulative MCP areas estimated by the real-time tracking devices significantly differed between species (LMM, $F = 32.1$, $P < 0.001$) with *D. dentex* displaying significantly higher values than *S. umbra* juveniles (**Figure 2a**).

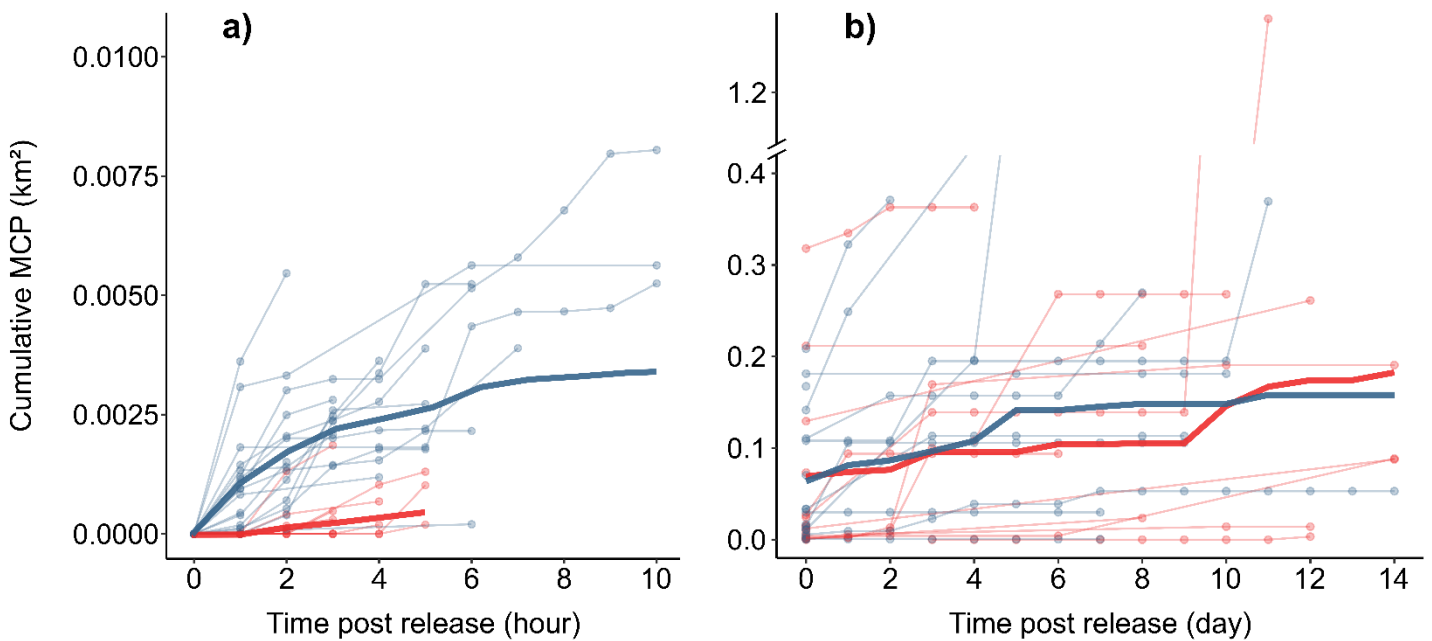


Figure 2: Cumulative MCP areas of *Dentex dentex* (blue) and *Sciaena umbra* (red) through time, calculated using the detections of (a) the real-time tracking devices and (b) the Thelma Biotel receivers. Thin lines represent individual cumulated MCP areas whereas the opaque lines represent the mean cumulative MCP areas per day et per hour for each species.

The real-time tracking devices allowed measurement of the estimation of the high-resolution fish horizontal movements (through trilateration), revealing that *D. dentex* individuals seemed to be more active and explore wider areas around the release site than *S. umbra* during the first hours post-release (**Appendix 2**).

However, when looking at the first 14 days after release, both species displayed no significant differences in cumulative MCP area patterns (LMM, $F = 0.98$, $P > 0.05$) for detections from Thelma Biotel receivers (**Figure 2b**).

In conjunction with the increase of the cumulative MCP areas of the released juveniles through time, KUDs showed changes in space use between days (**Figure 3**) for both species. The first 24 h (referred to as “Day 0” in **Figure 3**) showed intensive use of the area around the release site (in the centre of the receiver array). As the days passed, *D. dentex* juveniles tended to preferentially use the southern part of the array and, conversely, the *S. umbra* juveniles tended to use the northern side of the array.

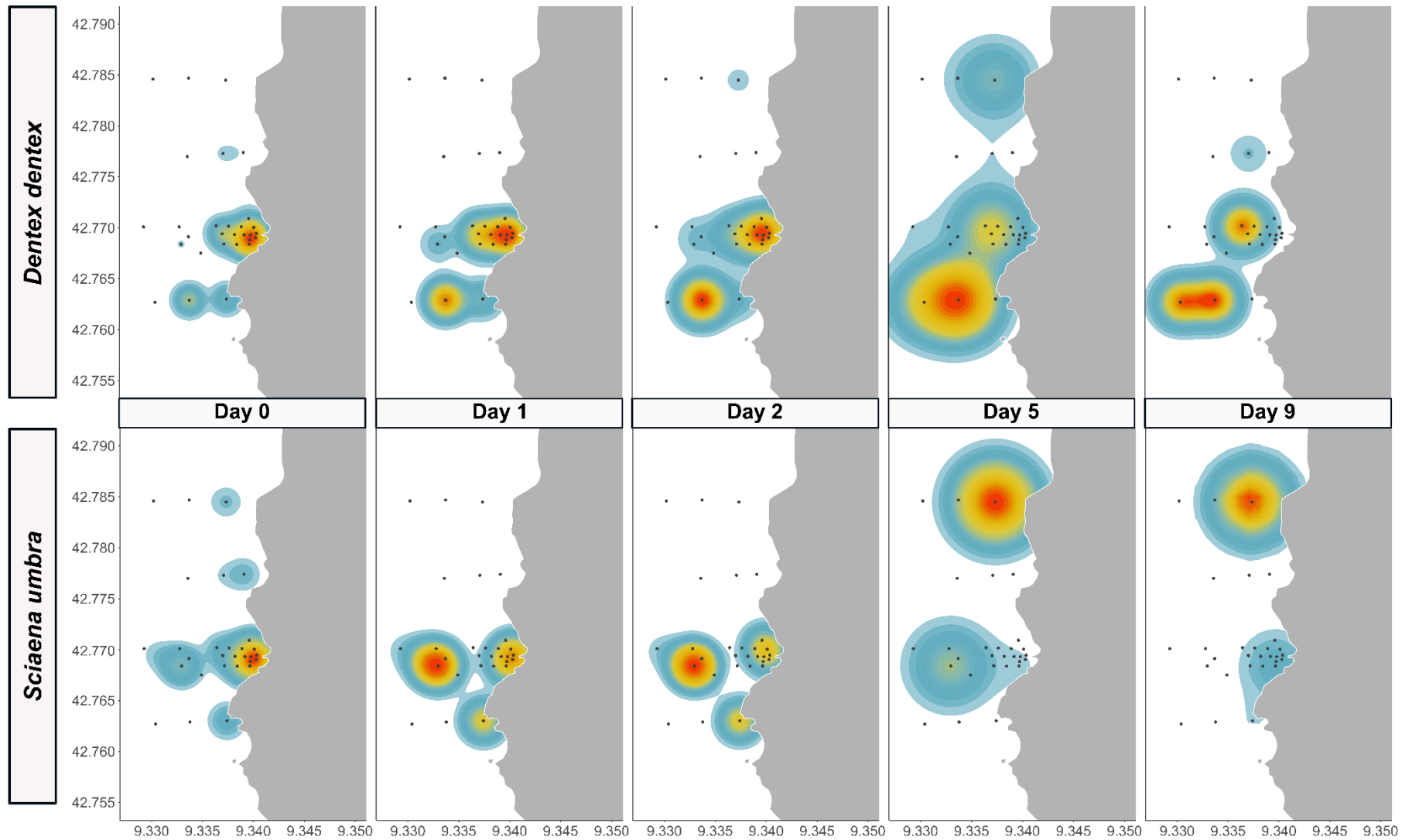


Figure 3: Kernel utilization distributions (KUD) per day after release for each species using Thelma Biotel receiver detections. The darkest red colour stands for 5% KUD, the yellow colour stands for 50% KUD and the brightest blue colour stands for 95% KUD. The black dots represent the localisation of all Thelma Biotel receivers used in this study

In addition, depth and acceleration values were used to study the overall exploratory behaviour during the first 325 h post-release.

Both species showed a significant relationship between depth and time post-release (GAMM, $P < 0.001$; **Figure 4**). The depth used by fish tended to increase through time with the use of deeper habitats from about three days post-release, until reaching approximately 20 m depth at the end of the monitoring period.

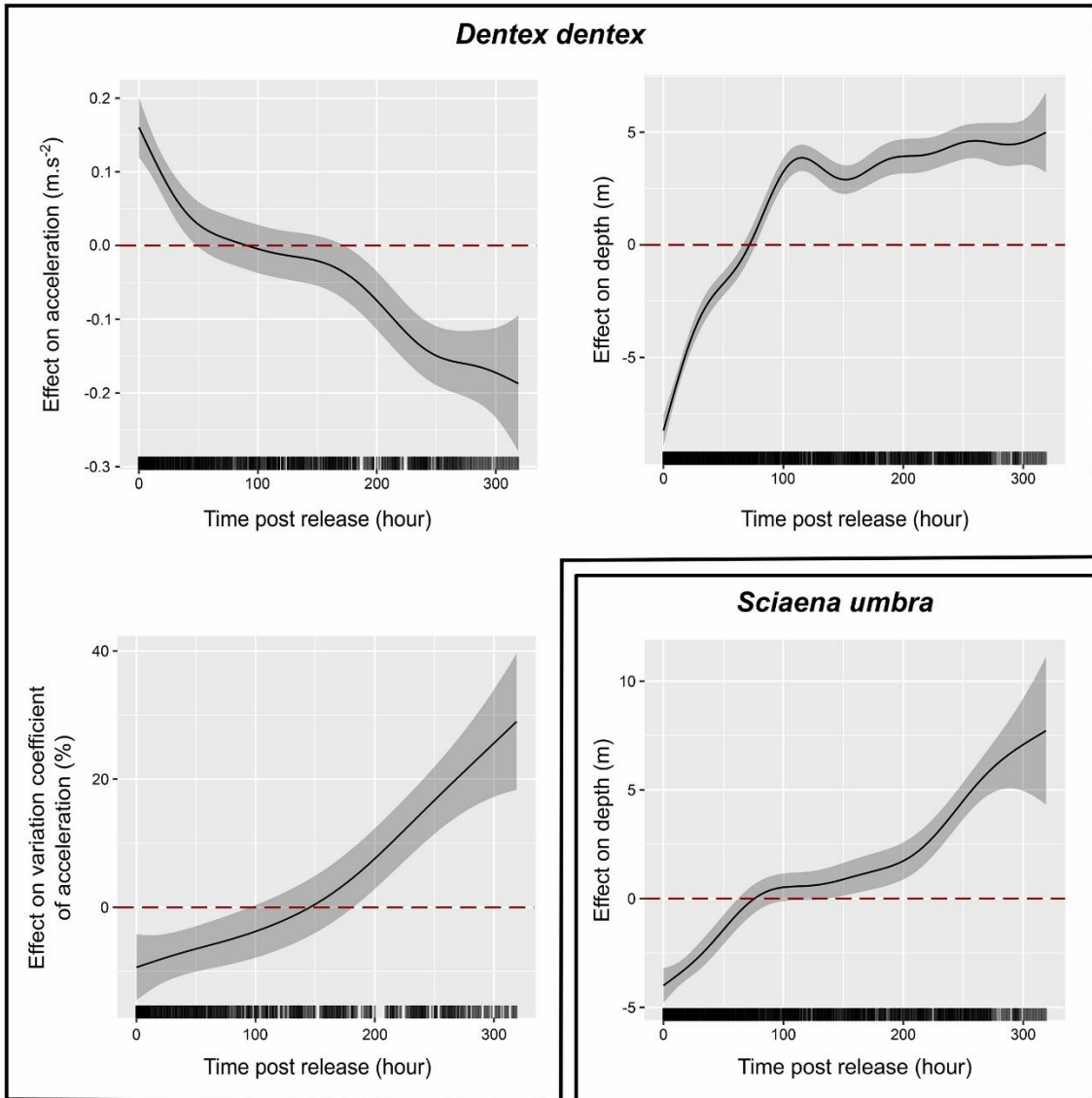


Figure 4: Effect of time post-release (hour) on *Dentex dentex* and *Sciaena umbra* behavioural variables (acceleration and coefficient of variation (CV) of acceleration for *D. dentex* and depth for both) from Thelma Biotel receiver acoustic detections. Results of GAMMs on both species. All y-axes represent the standardized residuals from the corresponding GAMM. Black lines represent the smooth terms. The grey bands represent the 95% confidence intervals around the black line models

Moreover, *D. dentex* show a declining trend in the swimming acceleration values (GAMM, $P < 0.001$; **Figure 4**) after release but an increase of the coefficient of variation of acceleration values

(GAMM, $P < 0.001$; **Figure 4**). This indicates that if average acceleration decreased, the fish may have gradually shifted from high activity behaviour to behaviour characterised by a large number of resting phases and few periods of bursts of activity.

3.2. Dispersion outside the studied area

As the days passed and the juveniles explored the studied area (**Figure 2, Figure 3**), number of detections decreased. For the most part, the last detections of individuals were localized on the periphery of the Thelma Biotel receiver array suggesting that these fish started to explore outside the monitored area and never came back.

Dentex dentex juveniles showed the majority of the last detection angles directed southward (between 180 and 270° from the release site; **Figure 5a**) leading to a median value inferior to that of *S. umbra* individuals (median of *S. umbra* angular data = 263.33°; median of *D. dentex* angular data = 244.66°; **Figure 5b**). *Sciaena umbra* juveniles indeed seemed to be detected for the last time either northward (with 9 individuals having a last detection localized between 315 and 45° from the release site) or in the same direction as *D. dentex* individuals. Both species showed significant different angular distributions (Watson's U^2 , $P < 0.01$). Note too that locations between 0 and 180° from the release site were difficult to reach since it corresponded to the shore (**Figure 1, Figure 5**).

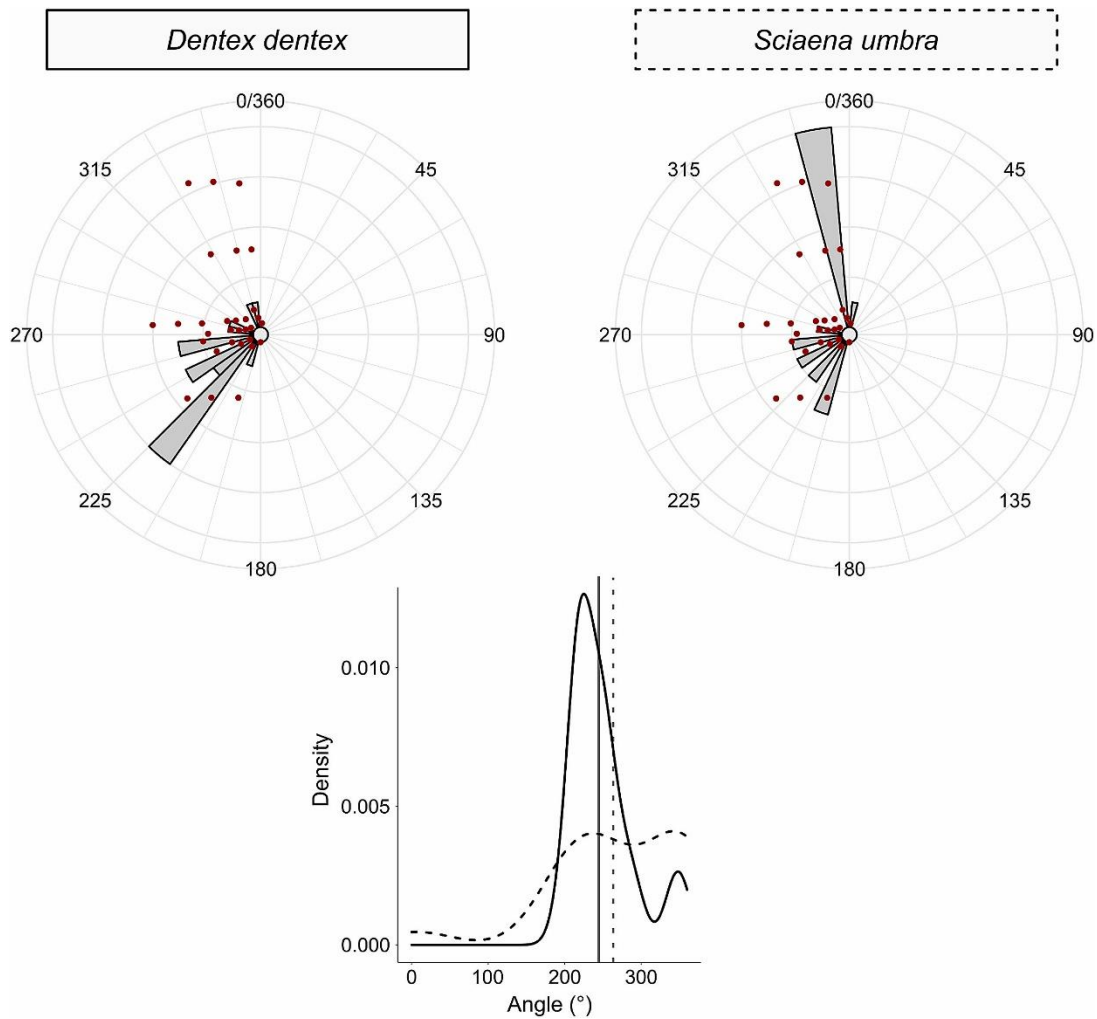


Figure 5: (a) Angular distributions (in degrees) between individual last detection for live *Dentex dentex* and *Sciaena umbra* juveniles and the release site. The y axis (visualized through the length of the bars) represents the number of individuals with the same direction within a 10° range. The red circles represent the localisation of all Thelma Biotel receivers used in this study. (b) Density distribution of individual direction of the last detection for *Dentex dentex* (solid line) and *Sciaena umbra* (dashed line) juveniles. Vertical grey lines represent the median value for each species (*Dentex dentex*: solid line; *Sciaena umbra*: dashed line)

4. Discussion

Acoustic telemetry has been used since the 1950s (Hockersmith & Beeman, 2012) to remotely monitor the horizontal and vertical movements of fishes in their natural environment and is an effective tool allowing the study of the relationship between an organism and its environment (e.g. Aspillaga et al., 2019).

We conducted a preliminary investigation of the behaviour of hatchery-reared juveniles of two targeted emblematic fish species in order to assess the potential of release programs for restocking local populations in Corsica. This study used two combined acoustic telemetry methods to study movements of hatchery-reared *S. umbra* and *D. dentex* juveniles at a fine spatial scale immediately

after release (during the first hours) as well as at a larger spatial scale during the first days after their release. This monitoring revealed that individuals of both species seemed to increasingly explore the studied area while they tended to progressively swim into deeper habitats with decreasing acceleration values (for *D. dentex*). They also tended to quickly disperse outside the studied area with a differentiation of preferential explored areas between both species.

4.1. Survival

In general, *S. umbra* and *D. dentex* juveniles were not detected by acoustic receivers for a long time after their release, on average not more than 10 and 11 days post-release for *S. umbra* and *D. dentex*, respectively. Some individuals of both species were even lost after a few hours post-release and were not detected anymore from the day after their release. The very short monitoring period made the estimation of the survival of these individuals difficult as it required distinguishing between dispersal and mortality to explain the loss of detection. However, post-release mortality of tagged fishes often occurs over the first hours or days after release, especially in hatchery-produced fishes (Brown & Laland, 2001). We therefore relied on several behavioural parameters to estimate mortality (Villegas-Ríos et al., 2020) to infer if and when mortality occurred, and then filter our data accordingly to monitor fish behaviour. Our findings emphasized a good survival rate, as the majority of the released individuals detected (*i.e.* 74% of *D. dentex* and 95% of *S. umbra*) were estimated alive until their last acoustic detection. The high loss of detection, in the Thelma Biotel receiver array, occurring several days after release is thus most likely due to dispersal outside the monitored zone, that does not allow estimation of survival over a longer term.

Hatchery-reared juveniles are usually more susceptible than wild individuals to die after being released in the wild (Larocque et al., 2020). Hatchery-reared individuals are naïve concerning predation pressure, as they have never encountered or been chased by a predator, and concerning natural feeding, as they are usually fed with dry pellets or other inert food during their captivity. Yet predation avoidance and feeding efficiency are two essential requirements for the survival of individuals in the wild. Therefore, our estimated survival rate is quite promising as mortality after release in the wild is generally estimated to be high for hatchery-reared fish (*e.g.* more than 50% of mortality for Salmonidae fish after a few days post-stocking; Klinard et al., 2020).

In restocking programs, individuals used are usually at the juvenile stage. Juvenile individuals display a higher survival rate than larvae in the natural environment and are kept less long in captivity than adult individuals, which is valuable to increase their capacity to adapt to the wild (Philippart, 1995). Wild *D. dentex* individuals from the western Mediterranean (Mallorca) showed the occurrence of 50% maturity at approximately 34 cm total length (Grau et al., 2016). In the same geographical region, *S.*

umbra individuals were estimated as having their first sexual maturity at around 20-21 cm standard length (Chakroun-Marzouk & Ktari, 2003). Previous unpublished work on *S. umbra* juveniles enables an estimation of the standard length (SL) of our individuals on the basis of the measured TL (SL in mm = $0.7878 \times TL - 1,1365$; $R^2 = 0.9974$). A total length of 24 cm might correspond to a standard length of 18.8 cm, which is the length of the largest *S. umbra* individuals in this study. Therefore, all released individuals in this study were assumed to be sexually immature and hence considered as juveniles. However, in restocking programs, sizes-at-release for finfish juveniles are preferentially small, mostly between 3 and 10 cm TL (e.g. Masuda & Tsukamoto, 1998; Li, 1999), and are obviously smaller than the body sizes used in this work. It must be kept in mind that individual sizes- and ages-at-release are known to potentially affect post-release survival (Willis et al., 1995) and colonization (Lee et al., 2015) of hatchery-reared fish. Therefore, the fish used in this study would not be subjected to the same predation pressure as fish of the body size used for usual restocking.

4.2. Exploration of the studied zone and acclimation to a new and natural environment

A few hours after being released in the wild, juveniles of both species moved away from the area surrounding the release site (confirmed by the fine-scale real-time tracking array). Only a few individuals were still detected by the real-time tracking devices located directly around the release point after 5 h post-release whereas the other ones progressively explored the whole studied area.

Both species have been shown to differently explore their novel environment during the first hours: *D. dentex* individuals displayed a higher cumulative rate of MCP areas and were detected for a longer time by real-time tracking devices than *S. umbra*. Moreover, after release, *D. dentex* seemed to be more active than *S. umbra* around the release site. This could be a display of *D. dentex* stress-induced behaviour just after release, driving these individuals to frenetically swim around the release site. This stress-induced behaviour is less noticeable for *S. umbra* individuals.

Then, as *D. dentex* individuals moved away from the release site and were studied through the Thelma Biotel receiver array during the first days after release, the difference in cumulative MPC area patterns between the two species disappeared. This could be a sign that *D. dentex* started to display a more natural exploratory behaviour after several hours, through the decrease of stress-induced behaviours. This hypothesis is supported by *D. dentex* acceleration data demonstrating that average acceleration decreased through time but variation in acceleration increased through time. Thus, these data suggest that fish transited from a stressed state, characterized by continuous high activity, to a more natural behaviour with alternating resting and active phases (which might include predator avoidance and foraging), as individuals progressively acclimated to their novel environment. The alternation between

those resting and active phases does not support the hypothesis of the exhaustion of the individuals who finally might have slowed down their active food search.

As fish progressively moved away from the release site (5.5 m depth), both species seemed to explore deeper habitats. Wild juveniles of the two species are usually found in shallow depths (*S. umbra*: Grau et al., 2009; *D. dentex*: Marengo et al., 2014). *Sciaena umbra* is generally found within the first 20 m depth. For instance, Harmelin & Ruitton (2007) suggested that *S. umbra* with body sizes between 15 and 35 cm (size range of our fish) were most frequently observed in 2-23 m depth. Moreover, a recent study using a passive acoustic method on adult *S. umbra* (39.7 ± 7 cm TL) highlighted the fact that, during the cold months of the year (during which our study was carried out), wild individuals were found at a mean depth of 22.5 m (Brazo et al., 2021). For *D. dentex*, wild individuals show preferential depths according to body size with the smaller juveniles inhabiting shallow depths (fish below 15 cm length mostly found down to 10 m depth; Chemmam-Abdelkader, 2004) and intermediate size fish mostly found between 15 and 50 m depth (Chemmam-Abdelkader, 2004; Marengo et al., 2014). Therefore, increasing depths of the hatchery-reared juveniles in this study, with individuals detected between 15 and 25 m depth after a 300 h period following release, indicates that the individuals who have always lived in shallow tanks and under controlled rearing conditions may have slowly adopted a natural pattern of behaviour and habitat use.

Previous acoustic telemetry studies also investigated acclimation and settlement processes of hatchery-produced fish after their release in the wild (e.g. Yokota et al., 2006; Kawabata et al., 2007; Taylor et al., 2017b). For instance, hatchery-reared *Coregonus hoyi* individuals were monitored at depths similar to findings on wild individuals of this species, indicating that these individuals displayed a natural habitat use some hours after release (Klinard et al., 2020). In addition, Yokota et al. (2006) showed that hatchery-reared fishes from the Malacanthidae family seemed to settle after 10 days in the wild. Using acoustic telemetry, settlement is often estimated when horizontal movements are reduced and when habitat use and spatial niches become narrower. In our study, the juveniles did not seem to settle as their cumulative MCP areas increased until the end of the detection period without reaching an obvious plateau. Thus, this indicates that fish did not settle in the studied area but continued to explore and likely quickly dispersed after their release. However, as previously mentioned, the gradual exploration of deeper habitats, that is consistent with the preferences of these species, and the decrease of *D. dentex* acceleration values suggesting a decrease in stress, could be considered as the first stage of an acclimation period. It is thus likely that juveniles started to acclimate to their natural environment during this period but that the exploration phases before settlement in a

stabilised home range would require a longer period and a larger monitored area (*i.e.* larger network of receivers).

In the wild, the two species tend to display differences in ecological behaviours. For instance, *D. dentex* is known to be, at least for body sizes over 20 cm TL, a piscivorous predator (Morales-Nin & Moranta, 1997) mostly observed swimming in open water, whereas *S. umbra* feeds essentially on benthic crustaceans (Fabi et al., 1998) and is generally observed swimming close to the substrate or hidden in rocky crevices. Despite the differences in behavioural traits, both species quickly dispersed outside the studied area in our study. This rapid dispersal and the extensive horizontal movements of individuals could potentially be linked to the carrying capacity of our studied area. It should be recalled that the studied area is part of a MPA (where any type of fishing is notably forbidden) which could have potentially led to an increase of biomass and abundance of organisms as has already been observed in other protected zones (*e.g.* Rodwell et al., 2003; Edgar et al., 2014). This could thus be another potential factor causing hatchery-reared fish to disperse.

4.3. Dispersion outside the monitored area

Even if they were released at exactly the same spot, the two species clearly showed different strategies in the way they explored their new environment. Juvenile *S. umbra* explored the area northward while *D. dentex* mainly directed their exploration southward.

As *D. dentex* and *S. umbra* juveniles were not released on the same day (*D. dentex* at the end of October and *S. umbra* at the beginning of November), the directions of emigration outside the studied area could be linked to different meteorological and environmental conditions. For example, Klinard et al. (2020) explained their hatchery-reared fish post-release movements to probably be related to the currents prevalent in the area. In the present study, the choice of dividing the number of juveniles to be released between four release days was designed to minimize potential signal collisions leading to data loss (Melnychuk, 2012). Moreover, it has been shown through acoustic telemetry that release density can have an impact on fish dispersal with *Argyrosomus japonicus*, a Sciaenidae fish species, showing a higher tendency to disperse faster and further when they are released at a higher density (Taylor et al., 2013).

Alternatively, the differences in dispersal patterns found in our study could reflect differences in habitat preferences in the two species. For example, numerous detections of *S. umbra* juveniles were obtained on two receivers located approximately at a 270° angle from the release site, corresponding to the location of a big rock. During days 1 and 2, *S. umbra* tended to substantially explore this specific area as this rock might probably provide places to hide for a species that is known to take refuge inside holes in rock formations (Alós & Cabanellas-Reboredo, 2012). As the studied zone is entirely composed

of a mixture of *Posidonia* meadows as well as sandy and rocky substrates and the dispersion distributions only give us movement tendencies, it is difficult to reach a conclusion for both species regarding dispersal patterns linked to the colonization of a specific habitat.

4.4. Considerations for population restocking

Our findings allow better understanding of the short-term movements, spatial behaviour and habitat use of *D. dentex* and *S. umbra* hatchery-reared juveniles released in the wild. They revealed that these juveniles displayed good short-term survival rates, which is a positive outcome for restocking purposes. Moreover, these hatchery-reared juveniles seem to start acclimating to the natural environment and thus showed promising preliminary results for restocking.

However, in the present study, the low number of daily detections did not allow examination of foraging or escape behaviours of *D. dentex* in detail through their acceleration values. Foraging is a critical parameter for survival, especially for fish born in captivity that will have to find food in the wild. In the future, it could be useful to study the foraging performances of *D. dentex* and *S. umbra* hatchery-produced juveniles which have only been fed with dry pellets in captivity, except from the larval stage that required live prey.

Future *in situ* experiments could also benefit from a finer detection coverage in order to obtain a greater number of detections. The small size and associated low power signal output of the Thelma Biotel LP7 transmitters used in this rocky area resulted in short transmission distances and therefore low detection efficiency. In order to cover a sufficiently wide area around the release site, the receivers were deployed in a relatively dense network directly around the release site but as we move away from this location the density of receivers decreased (**Figure 1**). Thus, even if this study allowed the detection of the studied juveniles over a wide area, a denser receiver array could have increased detection rate and monitor fish movement and behaviour at high resolution. Moreover, it could be interesting to assess long-term dispersion and survival data of the released individuals in the wild, our study monitoring period being limited by the short battery life of our small tags. It could thus be very informative to conduct a parallel study aiming to use a capture-recapture method in order to include long-term information in the estimation of dispersion and survival of hatchery-reared *D. dentex* and *S. umbra* juveniles.

Another work, performed by the same lab team, consisted in the release of small juveniles of the two species tagged with fluorescent elastomer tags (Northwest Marine Technology), and highlighted the fact that those juveniles tended to quickly disperse after release and were thus rarely observed again in the area (Ducos, unpublished data), confirming the results from the present study. Ultimately, to

ensure successful conservation replenishment programs, future studies would need to investigate whether released fish are able to feed and reproduce in the wild.

Our findings complement the currently limited knowledge with the aim of better understanding behaviours and performances of hatchery-reared juveniles in the wild for conservation purposes. Through the use of passive acoustic telemetry, post-release movements of released individuals were studied to investigate the potential effectiveness of such restocking programs. Highlighting post-release survival, movements and behaviours of hatchery-produced individuals of the two species is a first step when trying to assess the viability of using those juveniles for restocking purposes and can thus be considered as a first pilot study with the aim of achieving future larger-scale restocking programmes of juvenile hatchery-reared *D. dentex* and *S. umbra*.

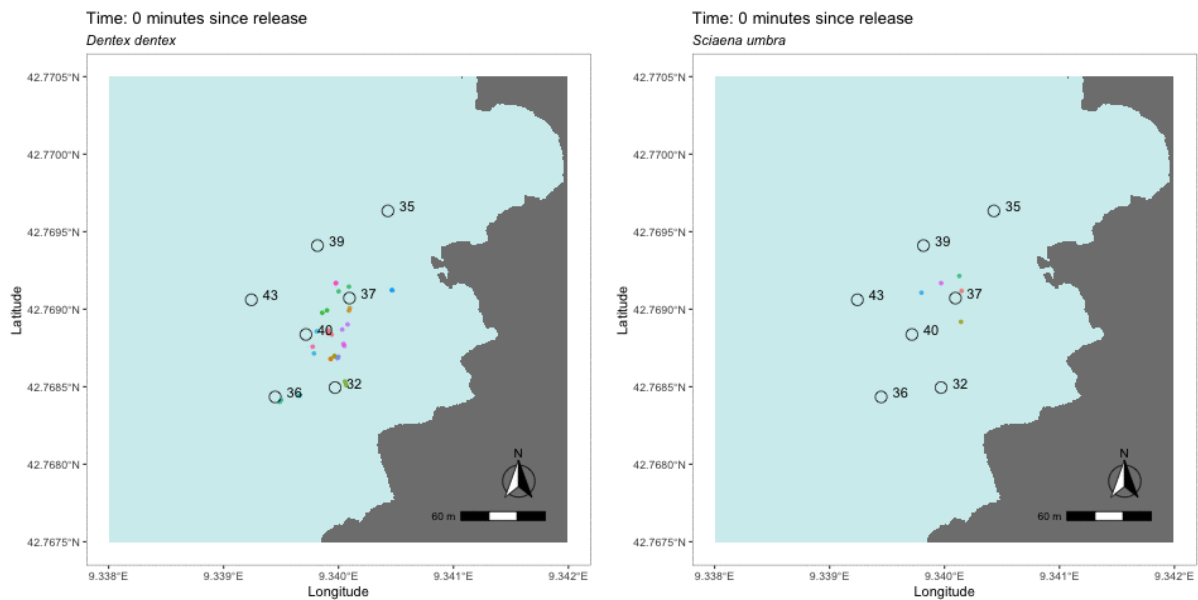
5. Appendices

Appendix 1: Individual biometry, survival and detections (through Thelma Biotel receivers) information on each of forty released juveniles. The Survival column indicates the individuals that were estimated to be alive until the last detection (“Yes”), the individuals that were estimated dead before the last detection (“No”) and the individuals that were complexly identifiable as dead or alive (“?”). One juvenile (i.e. 20352705 ID Tag) was not detected by the Thelma Biotel receivers and was thus noted “-” in the Survival column. The assessments of the Total period of post-release detection (i.e. number of 24 h between the release and the last detection; in days) and the Total of monitoring post-release days were carried out only over the time each individual was estimated alive. The Residence Index (RI column) was calculated as the total of monitoring post-release days divided by the total period of post-release detection (in days).

Species	ID Tag	Total length (cm)	Weight (g)	Release day (dd/mm/yyyy)	Survival	Total period of post-release detection (days)	Total of monitoring post-release days	RI
<i>Sciaena umbra</i>	20352681	20.5	142	02/11/2021	Yes	13	4	0.3077
<i>Sciaena umbra</i>	20352682	20.5	126	02/11/2021	Yes	15	4	0.2667
<i>Sciaena umbra</i>	20352683	23	190	04/11/2021	Yes	1	1	–
<i>Sciaena umbra</i>	20352684	22.5	180	04/11/2021	Yes	1	1	–
<i>Sciaena umbra</i>	20352685	22	168	02/11/2021	Yes	24	3	0.125
<i>Sciaena umbra</i>	20352686	21	144	02/11/2021	Yes	1	1	–
<i>Sciaena umbra</i>	20352687	21	136	04/11/2021	Yes	13	2	0.1538
<i>Sciaena umbra</i>	20352688	21	128	04/11/2021	Yes	1	1	–
<i>Sciaena umbra</i>	20352689	21	148	02/11/2021	Yes	1	1	–
<i>Sciaena umbra</i>	20352690	19	94	04/11/2021	Yes	5	5	1
<i>Sciaena umbra</i>	20352691	23	174	04/11/2021	Yes	7	7	1
<i>Sciaena umbra</i>	20352692	20.5	124	04/11/2021	Yes	1	1	–
<i>Sciaena umbra</i>	20352693	24	222	02/11/2021	Yes	15	6	0.4
<i>Sciaena umbra</i>	20352694	21.5	176	04/11/2021	Yes	9	2	0.2222
<i>Sciaena umbra</i>	20352695	21.5	166	02/11/2021	Yes	30	18	0.6

Species	ID Tag	Total length (cm)	Weight (g)	Release day (dd/mm/yyyy)	Survival	Total period of post-release detection (days)	Total of monitoring post-release days	RI
<i>Sciaena umbra</i>	20352696	21.5	156	02/11/2021	Yes	1	1	–
<i>Sciaena umbra</i>	20352697	22.5	198	02/11/2021	Yes	9	2	0.2222
<i>Sciaena umbra</i>	20352698	24	202	04/11/2021	Yes	35	12	0.3429
<i>Sciaena umbra</i>	20352699	21.5	154	02/11/2021	?	NA	NA	NA
<i>Sciaena umbra</i>	20352700	17.5	86	04/11/2021	Yes	13	10	0.7692
<i>Dentex dentex</i>	20352701	24	230	22/10/2021	No	3	3	1
<i>Dentex dentex</i>	20352703	24	230	22/10/2021	Yes	1	1	–
<i>Dentex dentex</i>	20352705	25.5	264	22/10/2021	–	NA	NA	NA
<i>Dentex dentex</i>	20352707	24.5	252	21/10/2021	Yes	1	1	–
<i>Dentex dentex</i>	20352709	24.5	294	22/10/2021	?	1	1	–
<i>Dentex dentex</i>	20352711	27.5	338	21/10/2021	Yes	12	11	0.9167
<i>Dentex dentex</i>	20352713	28	428	21/10/2021	No	15	14	0.9333
<i>Dentex dentex</i>	20352715	27	320	22/10/2021	Yes	1	1	–
<i>Dentex dentex</i>	20352717	25	214	22/10/2021	No	7	7	1
<i>Dentex dentex</i>	20352719	25	338	22/10/2021	Yes	90	11	0.1222
<i>Dentex dentex</i>	20352721	25,5	228	22/10/2021	Yes	1	1	–
<i>Dentex dentex</i>	20352723	25	254	21/10/2021	Yes	8	7	0.875
<i>Dentex dentex</i>	20352725	28	456	21/10/2021	?	10	10	1
<i>Dentex dentex</i>	20352727	27	328	22/10/2021	Yes	7	4	0.5714

Species	ID Tag	Total length (cm)	Weight (g)	Release day (dd/mm/yyyy)	Survival	Total period of post-release detection (days)	Total of monitoring post-release days	RI
<i>Dentex dentex</i>	20352729	25	324	22/10/2021	Yes	11	8	0.7273
<i>Dentex dentex</i>	20352731	26	368	21/10/2021	Yes	1	1	–
<i>Dentex dentex</i>	20352733	25	294	21/10/2021	Yes	1	1	–
<i>Dentex dentex</i>	20352735	25	304	21/10/2021	Yes	1	1	–
<i>Dentex dentex</i>	20352737	27,5	410	22/10/2021	Yes	34	9	0.2647
<i>Dentex dentex</i>	20352739	27	426	21/10/2021	Yes	10	6	0.6



Appendix 2: Animated trajectories through time post-release (in minutes) of *Dentex dentex* (left) and *Sciaena umbra* (right) juveniles detections of the real-time tracking devices. Each colour corresponds to one fish

Note. Multimedia component available on the following page (on *Marine Environmental Research*):
https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S014111362200157X?casa_token=6rzF9lr_Xm0AAAAA:0Pulm2YOvaEzB_O_xdtM8xN4Lk76X-0qcFTJAXSpUcalxW3r-CP2AOb8oi_D-15LI8Bwk1DobKk#bib15

Expérimentations de relâchés *in situ* et suivis en plongée de juvéniles de denti (*Dentex dentex*) et de corb (*Sciaena umbra*) produits en éclosion

RÉSUMÉ

L'impact néfaste des activités anthropiques sur les stocks naturels de poissons marins n'est désormais plus à prouver. L'élevage et le relâché en mer de poissons marins produits en captivité constituent un outil de restauration active des stocks naturels. Cet outil est depuis de nombreuses années une méthode usitée dans de nombreux pays et concerne de nombreuses espèces menacées. Quantifier le succès d'une telle action de relâché à des fins de conservation des stocks halieutiques est relativement complexe. Cependant, il peut être rationnellement présumé que ce succès réside notamment dans l'acclimatation au milieu naturel et la survie des individus relâchés. Le relâché en tant que tel ainsi que les premiers jours qui s'en suivent semblent constituer la période où se concentre le plus grand taux de mortalité *in situ*. Face à ce constat, l'évaluation à court terme post-relâché des comportements et de la survie des juvéniles d'élevage peut être utilisée comme un premier estimateur du succès d'un relâché. En Méditerranée, le denti (*Dentex dentex*) et le corb (*Sciaena umbra*) sont deux espèces côtières de téléostéens considérées comme menacées d'extinction par l'UICN. Au cœur de la mer Méditerranée, la plateforme scientifique STELLA MARE (UAR 3514) maîtrise actuellement la reproduction en captivité de ces espèces ainsi que la production de larves et de juvéniles. Dans ce contexte, des relâchés expérimentaux ont été réalisés au cours de trois années (de 2020 à 2022). Cette présente étude a pour objectif, grâce à des suivis *in situ* en plongée, d'estimer la survie, la dispersion et les comportements de juvéniles de denti et de corb d'élevage suite à leur relâché en mer.

La totalité des individus relâchés a été marquée à l'aide d'implants d'élastomère. Ces derniers ont montré une très bonne rétention plusieurs dizaines de jours après le marquage lorsqu'implantés entre les rayons de la nageoire caudale chez le denti et au niveau de la zone frontale chez le corb. La visibilité *in situ* de ces marques est améliorée de nuit avec l'utilisation de lampes VI ($\lambda = 405 \text{ nm}$), permettant l'observation de juvéniles de corbs majoritairement dissimulés dans l'herbier de Posidonie. Au fil des trois années d'actions de relâchés expérimentaux, l'amélioration des méthodes de transport, de

manipulation et d'acclimatation *in situ* ont permis d'atteindre un très bon taux de survie au relâché (> 99 %) des juvéniles. Concernant les juvéniles de denti, un très faible nombre d'individus relâchés a été ré-observé *in situ* suite aux deux actions expérimentales de relâchés conduites sur cette espèce (2020 et 2021). Ces faibles taux de ré-observations sembleraient indiquer une mortalité importante ou une forte dispersion des individus relâchés. Concernant les juvéniles de corb, un très faible nombre d'individus relâchés a été ré-observé *in situ* suite aux deux premières actions expérimentales de relâchés conduites sur cette espèce (2020 et 2021). En 2022, l'action expérimentale de relâché effectuée a permis la ré-observation de 20,6 % d'individus lors du premier jour de suivi en plongée post-relâché. Au fil des jours de suivis en plongée, une modification des comportements des juvéniles ré-observés et une diminution significative des ré-observations ont été relevées. Ces résultats pourraient être liés à *i*) la mortalité (prédation), *ii*) la dispersion, ou *iii*) l'acclimatation des juvéniles de *S. umbra* dans le milieu naturel.

Ces trois années d'action de relâché ont permis l'obtention de nouvelles connaissances concernant les méthodes de transport, de manipulation, d'acclimatation et de relâché. Ces connaissances ont ainsi permis d'amorcer une optimisation de ces actions de relâchés afin d'améliorer la survie au relâché des juvéniles d'élevage de denti et de corb, dans le milieu naturel. L'acquisition de connaissances complémentaires sur le comportement post-relâché de ces juvéniles sera nécessaire afin d'estimer leur survie, et ainsi mieux appréhender de potentiels programmes de restauration.

Mots-clefs : Acclimatation ; Comportement ; Implants d'élastomère ; Restauration de population ; Suivis en plongée

1. Contexte et objectifs

Le denti, *Dentex dentex*, et le corb, *Sciaena umbra*, sont deux espèces de téléostéens retrouvées le long des côtes méditerranéennes. Dans cette région du monde, ces deux poissons sont listés sur la liste rouge de l'UICN comme « Vulnérable », et ainsi considérés comme menacés d'extinction. Les connaissances concernant la maîtrise de la production et de l'élevage de juvéniles de denti et de corb sont en acquisition croissante en Méditerranée et notamment au sein de la plateforme scientifique STELLA MARE (UAR 3514), actuellement capable de produire des juvéniles de ces deux espèces. En lien avec le contexte de vulnérabilité dans le milieu naturel et la maîtrise de production aquacole des deux espèces, des juvéniles de *D. dentex* et *S. umbra* sont envisagés pour de potentielles actions de restauration active de populations sauvages.

L'utilisation de poissons d'élevage à des fins de restauration de population implique *i)* la production de juvéniles en éclosérie ainsi que *ii)* leur relâché dans le milieu naturel. Cette seconde étape correspond alors à la phase de transition des individus d'élevage depuis un environnement captif aux conditions stables, vers un environnement naturel complexe. Cette étape, en addition aux phases de manipulation et de transport, constitue ainsi une source de stress chez les individus relâchés, pouvant impacter leur acclimatation, leur survie et donc le succès d'une action de relâché. Il a déjà été mis en évidence, dans la littérature, que les individus relâchés *in situ* sont sujet à un fort taux de mortalité, notamment au moment du relâché et lors des premiers jours qui s'en suivent (Brown & Laland, 2001). Ainsi, l'évaluation de la survie et du comportement *in situ* à court terme après un relâché expérimental semblent être des éléments précieux pour appréhender le succès de ce type de restauration active et optimiser le protocole du relâché.

Cette présente étude s'intéresse alors à évaluer la survie et le comportement *in situ* de juvéniles de denti et de corb produits en éclosérie suite aux étapes de transport, manipulation, acclimatation et relâché, par le biais de relâchés expérimentaux dans le milieu naturel.

Pour ce faire des juvéniles d'élevage ont été marqués à l'aide d'implants d'élastomère, relâchés et suivis en plongée dans le milieu, afin de comptabiliser les ré-observations de ces individus (en lien avec leurs comportements et leur localisation). Ces implants correspondent à des marques sous-cutanées, visibles à une certaine distance et permettant la reconnaissance visuelle *in situ* des individus marqués, sans nécessité de recapture. Ce type de marquage a également le grand intérêt d'être applicable à de très petits individus, généralement ciblées pour des actions de relâché (*e.g.* *Sparus auratus* d'environ 7,5 g, Astorga et al., 2005 ; *Lutjanus campechanus* d'une longueur standard, LS, entre 48 et 107 mm, Brennan et al., 2007 ; *Lepomis macrochirus* de 34-66 mm, Dewey & Zigler, 1996 ; diverses espèces de

poissons récifaux entre 10 et 56 mm LS, Frederick, 1997 ; *Oncorhynchus mykiss* de longueur totale, LT, entre 25 et 40 mm, Leblanc & Noakes, 2012).

En Méditerranée, l'utilisation d'implants d'élastomère pour le suivi *in situ* de juvéniles dans un objectif de restauration de population a déjà été effectué sur plusieurs espèces de poissons. Cela a, par exemple, été le cas le long des côtes italiennes pour *Diplodus sargus* (LT ≈ 63 mm ; D'Anna et al., 2012). Cette étude a eu pour objectif d'évaluer la survie et la dispersion après relâché d'individus produits en écloserie en lien avec leurs conditions d'élevage (*e.g.* enrichissement en habitat et/ou en prédateur des bassins d'élevage). Au cours de la décennie passée, plusieurs projets français de grande ampleur se sont intéressés à la restauration de la biodiversité par le biais du relâché de juvéniles de poissons, capturés au stade post-larvaire dans le milieu naturel, élevés *ex situ* de façon à maximiser leurs chances de survie, puis relâchés en mer. Le projet SUBLIMO (Life + ; Agostini et al., 2013 ; LIFE10 NAT/FR/000200, 2015), le projet GIREL (ecocean.fr/projets-ecocean/projet-girel-3r/) ainsi que le projet CasCioMar (ecocean.fr/projets-ecocean/casciomar/ ; cdc-biodiversite.fr/realisations/casciomar/) sont trois projets appliquant cette méthodologie.

La présente étude correspond à l'ensemble des actions expérimentales de relâché de juvéniles de denti et de corb produits au sein de l'écloserie de la plateforme STELLA MARE, effectuées au cours de trois années consécutives : 2020, 2021 et 2022 (**Figure 1**). Ces expérimentations de relâché sont présentées chronologiquement.

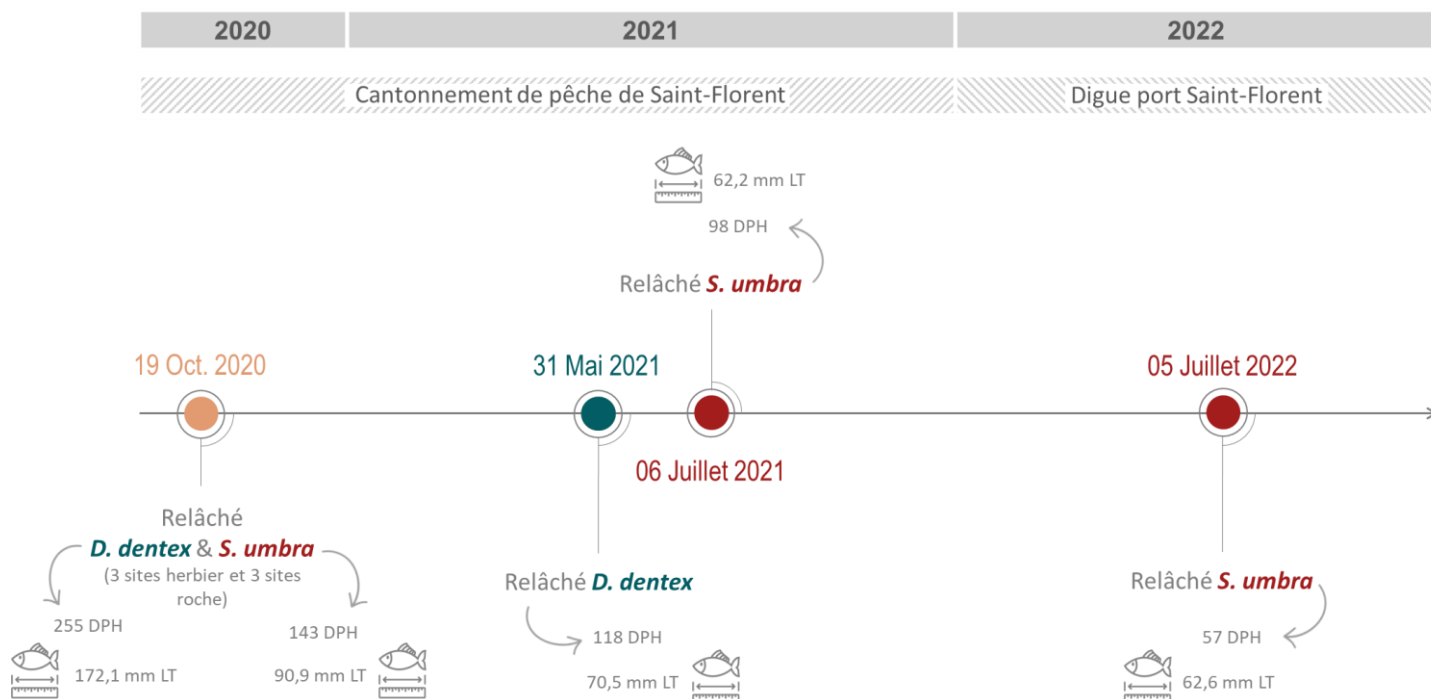


Figure 1 : Frise chronologique des différentes actions de relâchés expérimentaux au cours du projet (2019-2022) (source des icônes : thenounproject.com)

La totalité de ces expérimentations a été effectuée au sein du Parc Naturel Marin du Cap Corse et de l'Agriate (PNMCCA ; **Figure 2**). À l'exception du relâché de juvéniles de corb de 2022, les trois autres actions de relâchés se sont déroulées au sein du cantonnement de pêche de Saint-Florent situé au cœur du PNMCCA (ce cantonnement est visible sur la **Figure 2**, représenté en rouge au-dessus du port de Saint-Florent). Ce cantonnement est une zone d'intérêt pour cette étude du fait des interdictions de pêche et de plongée sous-marine dans cette zone, permettant d'éviter toutes nuisances anthropiques potentielles qui viendraient perturber les expérimentations.

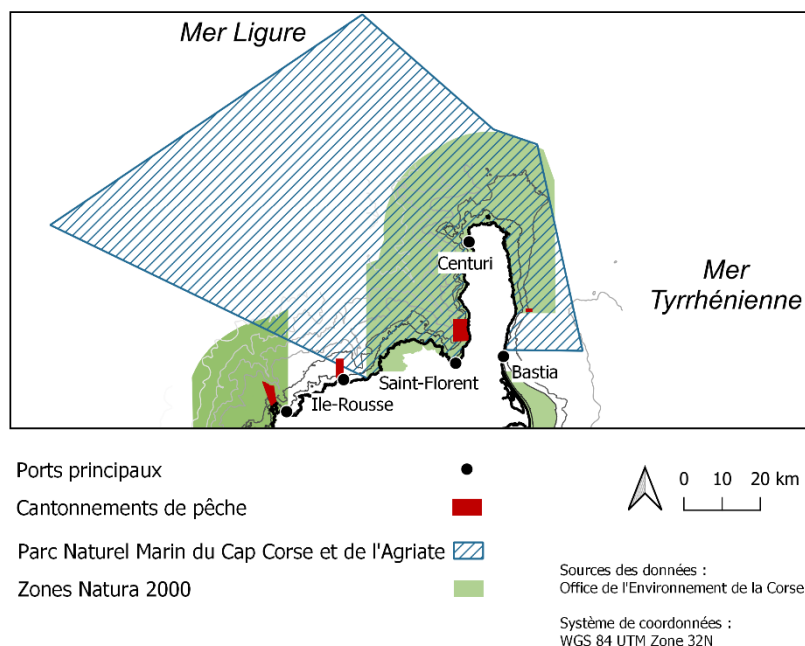


Figure 2 : Étendue géographique du Parc Naturel Marin du Cap Corse et de l'Agriate ainsi que la localisation des AMPs environnantes (figure modifiée de Durieux et al., 2020)

Il est à noter que dans cette étude, le jour d'un relâché expérimental *in situ* est appelé J0 (*Jour 0*). Les suivis en plongée permettant la ré-observation des juvéniles relâchés ont été effectués au cours du mois suivant le relâché, à J0, J1, J2, J3, J7, J14 et J30 (variabilité entre années due aux effectifs techniques et aux conditions météorologiques ; **Tableau 1**).

Tableau 1 : Descriptif des jours de suivi en plongée (en fonction de J0 correspondant au jour du relâché) pour chaque action de relâché au cours du projet (2019-2022)

Année d'expérimentation	Espèce	Jours de suivi en plongée
2020	<i>D. dentex</i> & <i>S. umbra</i>	J1, J2, J3, J7, J14, J30
2021	<i>D. dentex</i>	J1, J2, J3, J7, J14
2021	<i>S. umbra</i>	J1, J2
2022	<i>S. umbra</i>	J0, J1, J2, J3, J7, J14

Au préalable de chaque action de relâché, un contrôle sanitaire a été effectué sur un échantillonnage aléatoire des lots d'individus à relâcher. Des analyses virologiques (*e.g.* recherche de Nodavirus), bactériologiques et parasitologiques ont été effectuées par un cabinet vétérinaire aquacole. Ces résultats sont revenus négatifs (ou considérés, pour les résultats bactériologiques, comme non problématiques pour les individus d'élevage et les individus sauvages par le vétérinaire).

2. Relâché expérimental de l'année 2020

2.1. Production et élevage

Les juvéniles de *D. dentex* utilisés lors de ce relâché expérimental sont issus d'un mix de deux pontes du 8 et 9 février 2020. Les juvéniles de *S. umbra* sont issus d'une seule ponte du 27 mai 2020. Ces pontes ont été récupérées dans un collecteur d'œufs attendant au bassin d'élevage du lot de géniteurs de chacune des deux espèces. Le lot de géniteurs denti inclut 12 individus (5 mâles et 7 femelles) et le lot de géniteurs corbs inclut 17 géniteurs (12 mâles et 5 femelles).

Au préalable des sessions de marquage, une sélection basée sur la morphologie externe (*e.g.* déformations spinales généralement indicatrices de malformations de la vessie natatoire) et l'absence de malformations externes (*e.g.* malformation d'opercules branchiaux, malformation des mâchoires, malformation des nageoires) a été effectuée sur les lots de juvéniles des deux espèces.

Les juvéniles de denti et de corb utilisés lors du relâché de 2020 ont été acclimatés au minimum un mois avant la date de relâché (environ un mois pour les dentis et trois mois pour les corbs) à une photopériode naturelle et à la température de l'eau retrouvée *in situ*, de façon à minimiser leur stress et optimiser leur acclimatation dans le milieu naturel.

2.2. Marquages

2.2.1. Utilisation d'implants d'élastomère (marques VIE)

Afin d'être reconnaissables *in situ*, tous les juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra* utilisés lors du relâché expérimental de l'année 2020 ont été marqués à l'aide d'implants d'élastomère. Ces implants, appelés *Visible Implant Elastomer tags* en anglais (marques VIE; www.nmt.us/visible-implant-elastomer/), sont conçus et commercialisés par Northwest Marine Technology, Inc. (NMT ; www.nmt.us/).

Le marquage s'effectue par injection : l'élastomère, sous forme liquide à l'utilisation, est introduit dans une seringue (V = 0,5 mL ; gauge = 29G ; désinfectée entre chaque individu par une solution de Chlorhexidine 0,04 %) et est injecté sous l'épiderme de l'animal dans une zone où la peau est transparente ou assez claire pour être visible à travers. Plusieurs dizaines de minutes après injection, ce polymère biocompatible durcit pour former une texture caoutchouteuse souple. Ces implants sont disponibles en de nombreuses couleurs (**Figure 5**), dont certaines sont fluorescentes. Ces dernières permettent d'être observées dans le noir grâce à l'utilisation d'une lampe immergeable (lampe VI ; **Figure 3**) diffusant une lumière violette ($\lambda = 405 \text{ nm}$) et permettant la fluorescence de l'élastomère.



Figure 3 : Lampe VI (Northwest Marine Technology), immergeable, diffusant une lumière violette ($\lambda = 405 \text{ nm}$) qui fluoresce les implants d'élastomère

Tous les individus marqués par ces implants d'élastomère ont été anesthésiés avant le marquage afin de limiter le stress et la douleur (Benzocaïne, 150ppm). Pour l'étape de marquage, chaque individu a été maintenu hors de l'eau pendant une durée d'environ 30 secondes. Suite au marquage, les individus ont été disposés dans un bac d'eau de mer fortement brassé et oxygéné afin de faciliter un réveil rapide.

Le protocole de marquage utilisé dans ce projet a intégré les instructions de NMT et suivi le protocole du projet SUBLIMO (Life+), rédigé par ECOCEAN.

2.2.2. Tests préliminaires de marquage : emplacements corporels

Au préalable de la session de marquage associée au relâché en mer de 2020, des tests préliminaires de marquage ont été effectués afin d'évaluer l'emplacement optimal des implants d'élastomère pour chacune des deux espèces. Il existe en effet de nombreuses localisations corporelles possibles pour l'implantation sous-cutanée de marques VIE (exemples dans la **Figure 4** tirée de Brennan et al., 2007).

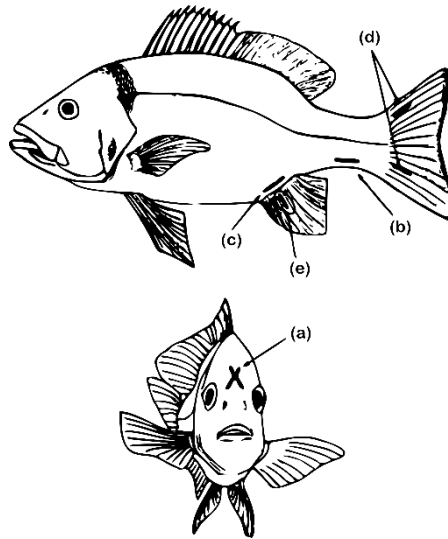


Figure 4 : Exemple d'emplacements corporels pour l'injection d'implants d'élastomère (marques VIE tags) : (a) zone frontale, (b) pédoncule caudale, (c) base de la nageoire anale, (d) entre les rayons de la nageoire caudale et (e) anale (figure modifiée de Brennan et al., 2007)

La visibilité et la rétention des implants d'élastomère ont déjà été montrées dans la littérature comme variables en fonction de l'emplacement corporel et de l'espèce (Reeves & Buckmeier, 2009). L'emplacement des implants d'élastomère a déjà été recensé comme optimal entre les rayons de la nageoire caudale chez différentes espèces de poissons (*e.g.* deux espèces de salmonidés : Bonneau et al., 1995 ; *L. campechanus* : Brennan et al., 2007). En effet, cet emplacement corporel permet l'observation de l'implant des deux côtés du poisson et, lorsque les nageoires sont assez transparentes, une très bonne visibilité *in situ*. Cet emplacement corporel a été étudié, au cours des tests préliminaires de ce projet, sur les deux espèces. Il s'est avéré optimal pour *D. dentex*, qui présente une bonne rétention des implants au niveau de cette zone, ainsi qu'une bonne visibilité du marquage grâce à sa nageoire caudale transparente.

Cependant, les premiers tests d'implantation entre les rayons de la nageoire caudale chez *S. umbra* n'ont pas été concluants du fait d'une rétention quasi nulle (observations 21 jours après le marquage, en lumière ambiante : 13 individus sur 15 dont le marquage n'est plus du tout visible et 2 individus dont le marquage est très faiblement visible, le fond du bassin de stabulation étant recouvert d'implants dès quelques jours après le marquage). Les juvéniles de *S. umbra* présentent une nageoire caudale avec des rayons très souple et une peau fine, facilement déchirage. Ces deux caractéristiques semblent être les raisons du faible taux de rétention de ces implants au niveau de cette zone corporelle.

Les corbs présentent une coloration du corps très sombre, nageoire caudale incluse. Les juvéniles de petite taille (ciblés ici pour ces expérimentations de relâché) sont, eux, moins fortement pigmentés au niveau de la tête. Ainsi, la zone frontale, *a posteriori* des essais au niveau de la zone caudale, a été

envisagée pour les implants d'élastomère. Elle s'est finalement avérée optimale pour cette espèce, en terme de rétention et de visibilité (observations 21 jours après le marquage, en lumière ambiante : 13 individus sur 15 dont le marquage est très visible et 2 dont le marquage est moyennement visible). Comme cela a déjà pu être mentionné (cf **Chapitre 1** - section 5), les juvéniles de corbs sont très cryptiques, difficilement observés *in situ* et, lorsqu'ils le sont, semblent se dissimuler dans des anfractuosités rocheuses (e.g. Dulčić et al., 2002) ou des herbiers de *Posidonia oceanica* (e.g. Grau et al., 2009). Ces juvéniles sont généralement observés au niveau du substrat, et donc généralement repérés d'au-dessus. Un marquage au niveau de la zone frontale permet alors une identification facile et rapide des individus *in situ* par des plongeurs. Ceci rend l'utilisation de cette zone de marquage d'autant plus adéquate pour cette espèce.

Ainsi, **la totalité des juvéniles de denti et de corb a été marquée, respectivement, entre les rayons de la nageoire caudale et au niveau de la zone frontale (Figure 5)** à partir du premier relâché expérimental de 2020.

2.2.3. Marquage en vue du relâché expérimental

Initialement, l'action de relâché expérimental de 2020 était prévue à la fin du printemps afin de relâcher des individus d'une LT comprise entre 50 et 100 mm (tailles généralement ciblées lors d'actions de relâchés ; e.g. Masuda & Tsukamoto, 1998 ; Wada et al., 2010). Or, les confinements et restrictions de déplacements de 2020 n'ont pas permis le maintien du calendrier initial.

Ainsi, les juvéniles de *D. dentex* utilisés ont été marqués au cours de 6 journées (entre le 8 septembre et le 14 octobre 2020) à une LT moyenne (\pm écart type, SD) de $172,1 \pm 75,7$ mm et un poids moyen (\pm SD) de $85,8 \pm 28,7$ g. Les juvéniles de *S. umbra* ont été marqués au cours de 6 journées (entre le 22 septembre et le 13 octobre 2020) à une LT moyenne de $90,9 \pm 10,5$ mm et un poids moyen de $9,1 \pm 3,1$ g.



Figure 5 : Marquages de différentes couleurs par marques VIE (photographies effectuées en lumière ambiante) sur des juvéniles de *Sciaena umbra* (au niveau de la zone frontale) et de *Dentex dentex* (entre les rayons de la nageoire caudale)

En 2020, la survie et la dispersion *in situ* de ces juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra* produits en éclosérie ont été estimées en fonction de l'habitat du site de relâché. Deux habitats différents ont été choisis : un substrat rocheux et un herbier à *P. oceanica* (habitats de prédilection des juvéniles des deux espèces : Dulčić et al., 2002 ; Grau et al., 2009 ; Marengo et al., 2014) sur lesquels la moitié du lot marqué de chaque espèce a été relâchée. Ces relâchés ont été organisés en triplicat, induisant six sites de relâchés différents (**Figure 8** ; triangles bleus ; à moins de 10 m de profondeur) au sein du cantonnement de pêche de Nonza situé dans le Parc Naturel Marin du Cap Corse de de l'Agriate.

Afin d'identifier chaque individu par rapport à son site de relâché et donc d'estimer la distance parcourue entre le site de relâché et le lieu d'observation, un code couleur spécifique de marquage a été créé. Pour chacune des deux espèces, une combinaison spécifique de quatre couleurs d'élastomère a permis d'identifier chacun des six sites de relâché (Figure 6, Figure 7, Figure 8).

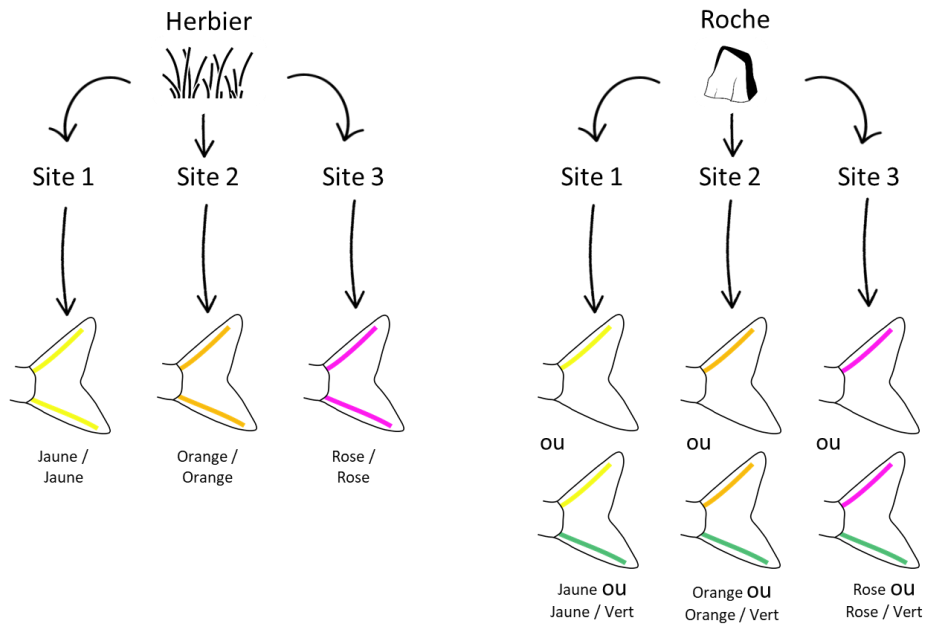


Figure 6 : Codes couleurs utilisés par site par le biais des implants d'élastomère pour *Dentex dentex* (source des icônes : thenounproject.com)

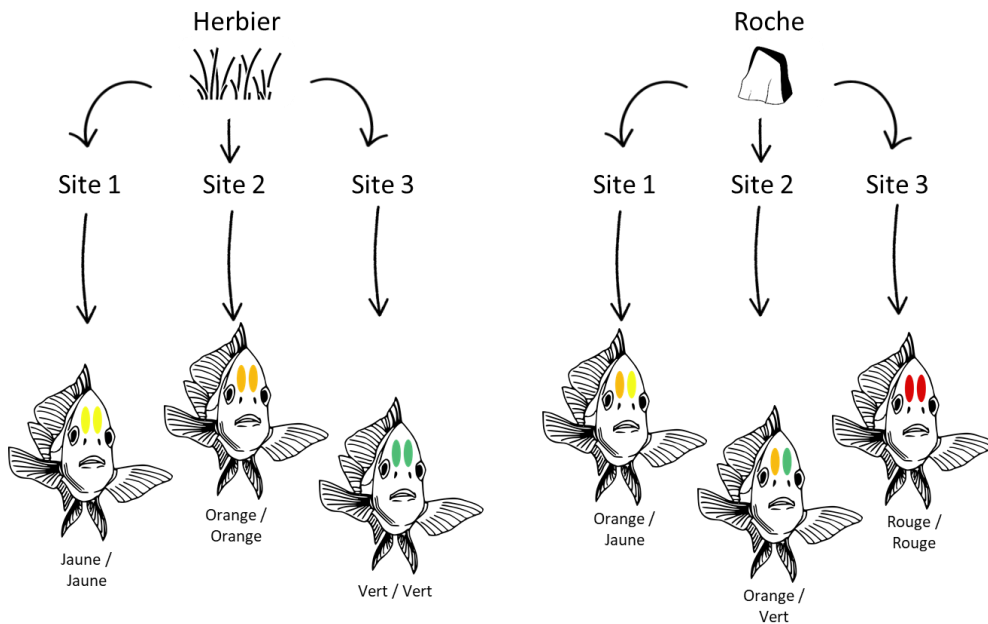


Figure 7 : Codes couleurs utilisés par site par le biais des implants d'élastomère pour *Sciaena umbra* (illustration poisson modifiée d'après Brennan et al., 2007 ; source des icônes : thenounproject.com)

Sur la totalité des individus marqués, un fort taux de mortalité (23,82 %) a été observé, en bassin, dans les jours qui ont suivi le marquage chez les juvéniles de denti. Chez les juvéniles de corb marqués, 5,33 % des juvéniles de corb n'ont pas survécu, en bassin, dans les jours post-marquage.

2.3. Relâché

En 2020, la survie *in situ* et la dispersion de juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra* ont été estimées suite à leur relâché en journée dans le milieu naturel. Ces individus ont été marqués *via* des implants d'élastomère puis 270 dentis et 360 corbs ont été sélectionnés, transportés sur site et acclimatés dans le milieu naturel, pour être relâchés au sein du cantonnement de pêche de Nonza situé dans le Parc Naturel Marin du Cap Corse et de l'Agriate.

Les juvéniles de denti (âgés de 255 days post-hatch, DPH) et de corb (âgés de 143 DPH) ont été relâchés le même jour (i.e. J0) : le 19 octobre 2020.

2.3.1. Transport, transfert et acclimatation

À J0, les juvéniles à relâcher ont été :

i) transportés par la route entre l'écloserie et le port dans une cuve de transport (vivier de V = 1000 L) ;

ii) transférés à l'épuisette entre la cuve de transport du véhicule routier et la cuve de transport de l'embarcation, avant d'être transportés sur site ;

iii) puis distribués (en fonction de leur couleur(s) d'implant d'élastomère utilisée(s) ; **Figure 6**, **Figure 7**) entre six sites de relâchés différents (**Figure 8** ; triangles bleus), soit 60 corbs et 45 dentis relâchés par site, à l'aide de transferts à l'épuisette entre cuve de transport, seaux et nasses d'acclimatation.

Sur chaque site de relâché, les juvéniles ont été acclimatés durant 2 h dans des nasses anti-prédateurs (volume total pour les dentis de 148 L et pour les corbs de 106 L). Une période d'acclimatation dans une structure anti-prédation a déjà été montré comme bénéfique pour la survie d'individus relâchés en mer (*e.g.* Brennan et al., 2006).

Sur la totalité des juvéniles transférés dans les nasses, **1 corb (soit 0,28 %) et 31 dentis (soit 11,48 %) ont été recensés morts à la fin du temps d'acclimatation**, induisant donc le relâché dans le milieu naturel de 359 corbs et 239 dentis.

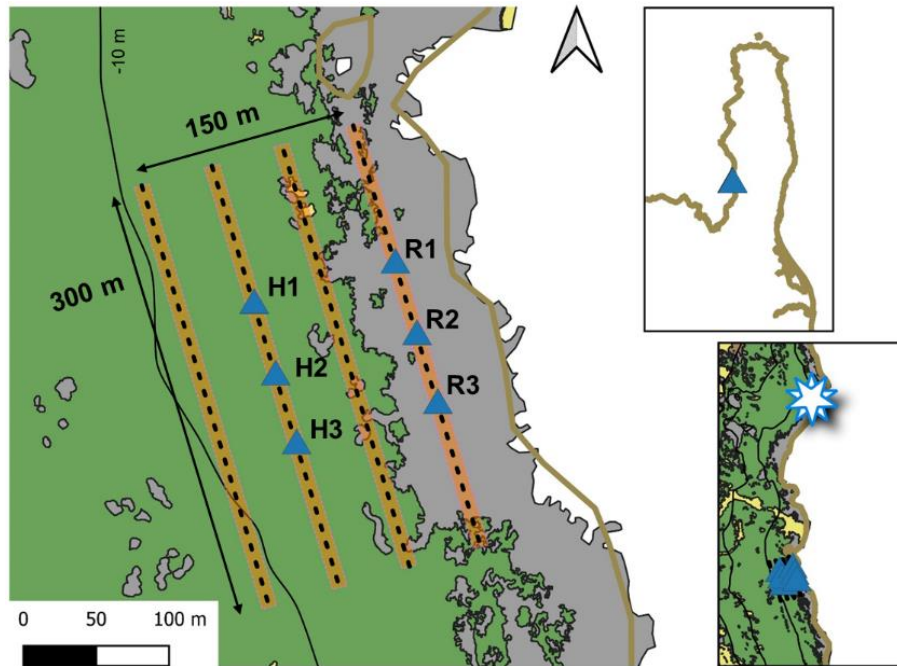


Figure 8 : Sites de relâché (triangles bleus ; “R” pour Roche et “H” pour Herbier) et transects effectués en plongée (centre d’un transect en ligne pointillée et couloirs en orange ; transect 1 le plus près de la côte et transect 4 le plus éloigné) lors des suivis *in situ* de 2020 pour *Dentex dentex* et *Sciaena umbra*. Etoile blanche et bleue = site de relâché du suivi en télémétrie acoustique. Les couleurs du fond représentent le type de substrat (Andromède Oceanologie, 2014) : substrat sableux (jaune), substrat rocheux (gris) et herbier de *Posidonia oceanica* (vert).

2.3.2. Ouverture des cages anti-prédation

Suite aux 2 h d’acclimatation, la porte de chaque nasse a été ouverte manuellement par un plongeur. Suite à l’ouverture des nasses, le comportement des individus a été observé par un binôme de plongeurs (soit un observateur par espèce) sur chaque site et pendant 30 min.

Durant ces observations, les plongeurs se sont attachés à caractériser plusieurs comportements (à l’aide d’une feuille de suivi : **Annexe 2**) comme : la rapidité de sortie (*i.e.* le temps après ouverture et la vitesse de nage), le comportement agrégatif (*i.e.* sorties majoritairement en groupe ou en solitaire) et le comportement d’exploration (*i.e.* exploration à proximité, fuite hors de la zone de visibilité des plongeurs, dissimulation dans l’herbier ou des anfractuosités rocheuses) des juvéniles relâchés.

Les juvéniles de denti ont présenté une grande proportion d’individus solitaires, nageant assez vite lors de leur sortie et quittant rapidement le champ de vision des plongeurs. Les juvéniles de corb, quant à eux, ont présenté une grande proportion d’individus sortant par petits groupes, avec une vitesse de nage assez lente. Suite à leur sortie, la moitié du lot a exploré les alentours proches de la cage (*i.e.* rayon de 2 m) et l’autre moitié s’est immédiatement dissimulée dans les tâches d’herbiers ou les anfractuosités rocheuses environnantes. Pour les six sites de relâché, les derniers juvéniles de corb

restants dans les nasses d'acclimatation ont dû être délicatement poussés vers la sortie cinq minutes avant la fin de la plongée ; certains cherchant à rester dissimulés dans la nasse.

En addition à ces observations effectuées lors de l'ouverture des nasses anti-prédation, **les plongeurs ont recensé de nombreux individus présentant des comportements ou caractéristiques anormales.**

En effet, de nombreux dentis ont été observés (dans les nasses d'acclimatation ou en dehors) couchés sur le flanc, nageant vers la surface ou bien tournant sur eux même. En plus du fort taux de mortalité recensé chez les juvéniles de cette espèce à l'ouverture des nasses (*i.e.* 11,48 %), l'observation de ces comportements anormaux sembleraient indiquer une possible malformation interne ou un état de santé critique, indicateurs d'un lot problématique d'individus.

Concernant les juvéniles de corbs, de nombreux individus ont été observés avec des yeux couverts d'un voile blanc au moment de l'ouverture des nasses d'acclimatation. Ceci semblerait très probablement être la conséquence observable d'une lésion de la cornée appelée « œdème cornéen ». Ce type de lésion peut être le résultat de traumatismes physiques de l'œil (*e.g.* frottements, perforations ou coupures) et/ou d'agressions physico-chimiques (*e.g.* pH, forte concentration en ammoniacque). Dans le cas de ce relâché expérimental, la manipulation et le transport des juvéniles de corbs sembleraient être les causes probables de ces lésions. En addition du fait que ces lésions peuvent induire une infection et entraîner une perte de la vision ou de l'œil, l'opacification visible de la cornée engendre directement une diminution de l'acuité visuelle des individus touchés. L'opacité de la cornée des juvéniles de corbs n'a malheureusement été observée qu'après l'ouverture des nasses anti-prédation, induisant ainsi le relâché de ces individus atteints dans le milieu.

2.4. Suivis en plongée

Suite au relâché, des suivis en plongée à J1, J2, J3, J7, J14 et J30 ont été effectués, en journée, dans la zone de relâché sous la forme de 4 transects (**Figure 8**). Chaque transect a été, au préalable du jour de relâché, balisé par 9 flotteurs numérotés et espacés de 37,5 m. Cette signalisation a permis aux plongeurs *i)* d'être maintenu sur leur cap lors des suivis, et *ii)* de pouvoir signaler les poissons observés en les situant dans un intervalle (*i.e.* entre 2 flotteurs). Chaque transect comprend un couloir de 5 m de part et d'autre de celui-ci (soit 10 m de couloir au total par transect ; estimé à l'œil par les plongeurs), couvert par deux plongeurs nageant côte à côte (chacun regardant son côté de transect). Pour chacune des deux espèces ciblées, le nombre d'individus et la (les) couleur(s) des implants ont été relevés au sein des deux couloirs de chaque transect. Au sein de chaque couloir de 5 m, les plongeurs avaient pour consigne de regarder dans les trous de roches, les anfractuosités, etc., afin de minimiser la sous-estimation des juvéniles de corbs, susceptibles de se cacher près du substrat.

Lors du premier jour de suivi en plongée, au lendemain du relâché (*i.e.* J1), aucun juvénile marqué de *D. dentex* n'a été observé le long des 4 transects. À J2, 2 juvéniles ont été observés, de même à J3. Ensuite, aucun juvénile n'a été observé lors des suivis de J4, J14 et J30. Un seul de ces individus a été observé sur le transect le plus près de la côte, en majorité constitué de substrat rocheux, et les 3 autres individus ont été observés au-dessus de la posidonie, le long des deux transects les plus au large (**Tableau 2**). **Le nombre d'individus observés à J2 et J3 (n=2 pour chaque jour) représente 0,84 %, pour chacun de ces deux jours, des individus relâchés dans le milieu naturel** (239 individus vivants à l'ouverture des cages).

Tableau 2 : Observations visuelles, en plongée, des juvéniles de *Dentex dentex* produits en éclosion (implants d'élastomère de couleurs différentes entre les rayons de la nageoire caudale) le long de 4 transects (*cf* **Figure 7** ; du plus près au plus loin de la côte : transects 1 à 4) au cours des 6 jours de suivi en plongée (J1, J2, J3, J7, J14 et J30) de l'année 2020

	Abondance	Distance au site de relâché (m)	Transect	Environnement	Comportement
J2	1	75 - 112,5	T1	Pleine eau	Fuite proche
	1	120 -140	T3	Pleine eau	Indifférent
J3	1	120 -140	T3	Pleine eau	Attraction au plongeur / Fuite proche
	1	150 - 160	T4		Attraction au plongeur / Changement de position, observation

Concernant les comptages en plongée des juvéniles marqués de *S. umbra*, 9 individus ont été observé le long du transect le plus près de la côte le lendemain du relâché, 8 individus à J2, 2 individus à J3, 1 individu à J7 et aucun individu à J14 et J30 (**Tableau 3**). **Le nombre d'individus observés représente 2,51 % à J1, 2,23 % à J2, 0,56 % à J3, 0,28 % à J7 et 0 % à J14 et J30, des individus relâchés dans le milieu naturel** (359 individus vivants à l'ouverture des cages).

Tableau 3 : Observations visuelles, en plongée, des juvéniles de *Sciaena umbra* produits en éclosion (implants d'élastomère de couleurs différentes au niveau de la zone frontale) le long de 4 transects (*cf* **Figure 7** ; du plus près au plus loin de la côte : transects 1 à 4) au cours des 6 jours de suivi en plongée (J1, J2, J3, J7, J14 et J30) de l'année 2020

	Abondance	Distance au site de relâché (m)	Transect	Environnement	Comportement
J1	1	37,5	T1	Caché	Fuite proche
	8	112,5 - 150	T1	Caché	Indifférents
J2	1	37,5	T1	Caché	
	1	150 - 187,5	T1	Caché	Indifférent
	5	150 - 187,5	T1	Caché	Changement de position, observation
J3	1	0 - 37,5	T1	Caché	Indifférent
	1	0 - 37,5	T1	Caché	Indifférent
J7	1	75	T1	Caché	

SYNTHESE & PERSPECTIVES

DU RELÂCHÉ EXPÉRIMENTAL DE L'ANNÉE 2020

MARQUAGE

Concernant les deux espèces, la méthode (**implants d'élastomère**) et l'**emplacement** du marquage (*D. dentex* : entre les rayons de la nageoire caudale ; *S. umbra* : au niveau de la zone frontale) apparaissent efficaces.

Au vu du taux de **mortalité** des juvéniles de *D. dentex* suite au marquage (23,82 %) et au relâché (11,48 %) ainsi qu'au vu des **comportements anormaux** observés sur de nombreux individus lors du relâché, la sélection des individus à marquer et à relâcher devra être revue. En effet, il sera nécessaire de s'intéresser à la mise en évidence de potentielles malformations internes, potentiellement responsables de cette mortalité et de ces comportements.

RELÂCHÉ

D. dentex

RELÂCHÉ

S. umbra

La présence d'opacités cornéennes au moment du relâché (très probablement des œdèmes cornéens) chez les juvéniles de *S. umbra* semble vraisemblablement liée au transfert et à la **manipulation** de ces juvéniles. Ainsi, le protocole de manipulation se doit d'être revu (*e.g.* transfert à l'époussette, densité dans les seaux de transfert, limitation du temps lors du transfert hors de l'eau) afin de veiller au bon état de santé des individus lors du relâché.

Ces deux espèces présentent des comportements assez distincts au moment du relâché : les juvéniles de *D. dentex* semblent se disperser assez rapidement hors du site de relâché alors que les juvéniles de *S. umbra* ont, eux, plutôt eu tendance à se dissimuler immédiatement (herbier ou anfractuosités rocheuses) ou bien à explorer à proximité du site de relâché. Ainsi, il semblerait nécessaire d'utiliser **deux protocoles de suivis en plongée différents** de façon à prendre en compte les caractéristiques comportementales des deux espèces : une méthode de suivi permettant de maximiser l'observation d'individus cryptiques en fouillant les cachettes qu'offre le substrat (pour les corbs), et une méthode de suivi permettant de parcourir une distance importante afin de ne pas sous-estimer l'effet d'une potentielle dispersion (pour les dentis).

SUIVIS EN

PLONGÉE

3. Relâchés expérimentaux de l'année 2021

Deux relâchés expérimentaux distincts, de juvéniles de *D. dentex* et de juvéniles de *S. umbra* produits en éclosérie, ont été effectués lors de l'année 2021, avec pour but d'étudier les perspectives tirées des résultats du relâché de l'année précédente.

3.1. Production, élevage et méthode de tri avant le marquage

Les juvéniles de *D. dentex* utilisés lors de ce relâché expérimental sont issus d'un mix de deux pontes du 30 et du 31 janvier 2021. Les juvéniles de *S. umbra* sont, eux, issus d'une ponte du 27 mars 2021. Ces pontes ont été récupérées dans un collecteur d'œufs attendant au bassin d'élevage du lot de géniteurs de chacune des deux espèces. Le lot de géniteurs denti inclut 12 individus (5 mâles et 7 femelles) et le lot de géniteurs corbs inclut 17 géniteurs (12 mâles et 5 femelles).

Les juvéniles de denti et de corb utilisés lors des relâchés de 2021 ont été acclimatés au minimum 10 jours avant la date de relâché (10 jours pour les dentis et 20 jours pour les corbs) à une photopériode naturelle et à la température de l'eau retrouvée *in situ*, de façon à minimiser leur stress et optimiser leur acclimatation dans le milieu naturel.

Au vu des nombreuses observations de juvéniles de denti présentant des positions anormales dans la colonne d'eau et des comportements anormaux durant le relâché 2020, **une attention toute particulière a été portée sur la recherche de malformation ou d'absence de la vessie natatoire durant la sélection des individus à marquer en 2021.**

La méthode de tri des années précédentes s'attachait à observer la morphologie externe des individus, potentiellement indicatrice d'une absence ou dysplasie de la vessie natatoire, grâce à l'observation de déformations spinales. En effet, une absence de vessie natatoire (ou une absence de vessie natatoire fonctionnelle) induit chez les individus malformés une flottabilité négative, nécessitant de leur part une nage active vers la surface pour se maintenir dans la colonne d'eau. Ceci résulte généralement en une déformation de la colonne vertébrale (généralement une lordose) (Sawada et al., 2021). La conséquence de cette malformation anatomique, engendrant cette malformation morphologique, a déjà été mis en évidence chez le denti (Pastor et al., 1995).

Cependant, un premier tri effectué en 2021 et basé sur la méthode de sélection des années précédentes (*i.e.* basée sur la morphologie externe : déformations spinales, malformations operculaires, des mâchoires, des nageoires, etc.) a mis en évidence que ce protocole ne permettait pas de repérer la totalité des individus malformés. En effet, des analyses comportementales effectuées en bassins expérimentaux sur des juvéniles de denti du lot après tri (décrit ci-dessus) ont révélé la présence de comportements anormaux, rappelant ceux observés *in situ* lors du relâché de 2020 (*e.g.*

individus nageant sur le flanc, nageant la tête en l'air ou allongés sur le flanc). L'euthanasie et la dissection de ces individus a révélé la présence d'une vessie natatoire vide (membrane de la vessie natatoire bien visible mais organe non gonflé) malgré l'absence de déformation spinale visible morphologiquement. Étant donné que les tris d'individus sont effectués sur des juvéniles de très petites tailles (approximativement entre 30 et 60 mm LT), il serait possible que de ces malformations de la vessie natatoire ne transparaissent pas encore morphologiquement à ces tailles.

En plus des tris sur des critères de déformations morphologiques déjà examinés auparavant (opercules, nageoires, mâchoires, etc.), une nouvelle méthode de tri a été mise en place au sein de la plateforme afin de ne sélectionner que des individus présentant une vessie natatoire bien formée. Celle-ci repose sur une **observation individuelle par transillumination** (*i.e.* observation par transparence de l'intérieur d'un poisson anesthésié, couché sur le flanc) grâce à l'utilisation d'un faisceau lumineux éclairant intensément le flanc opposé aux yeux de l'observateur. Cette méthode permet, chez les juvéniles de corb et de denti, d'observer facilement la présence d'une vessie natatoire gonflée qui, par transparence et en vue latérale, correspond à une poche blanche (organe laissant passer la lumière) entre la colonne vertébrale et les viscères abdominaux.

Ainsi, en 2021, le lot de juvéniles de *D. dentex* et le lot de juvéniles de *S. umbra* ont été triés une seconde fois sur la base d'un protocole combinant des observations morphologiques (tri des déformations operculaires, de la mâchoire, de la colonne vertébrale, etc.) et des observations de la vessie natatoire par transillumination.

Concernant les juvéniles de corb, aucun individu n'a été signalé comme présentant une vessie natatoire non gonflée lors du tri du lot de juvéniles. Au sein de ce lot d'individus considérés sans malformations, 77 individus ont été prélevés et une vérification par dissection (suite à une euthanasie par surdosage de Benzocaïne) a permis de mettre en évidence la présence d'une vessie natatoire gonflée chez la totalité de ces individus (soit 100 % de bonne assignation).

Concernant les juvéniles de denti, la méthode par transillumination a permis de détecter de nombreux individus sans vessie natatoire gonflée. Au sein de ce lot d'individus malformés, 30 individus ont été prélevés et, de la même façon, une vérification par dissection (**Figure 9**) a pu mettre en évidence la présence d'une vessie natatoire non gonflée, ou absente, chez la totalité de ces individus (soit 100 % de bonne assignation). Dans le lot des individus considérés sans malformations, 122 individus ont été prélevés et, de la même façon, une vérification par dissection a pu mettre en évidence la présence d'une vessie natatoire gonflée chez la totalité de ces individus (soit 100 % de bonne assignation).

Cette méthode de tri semble alors être efficace, fiable et possède l'avantage d'être non intrusive.

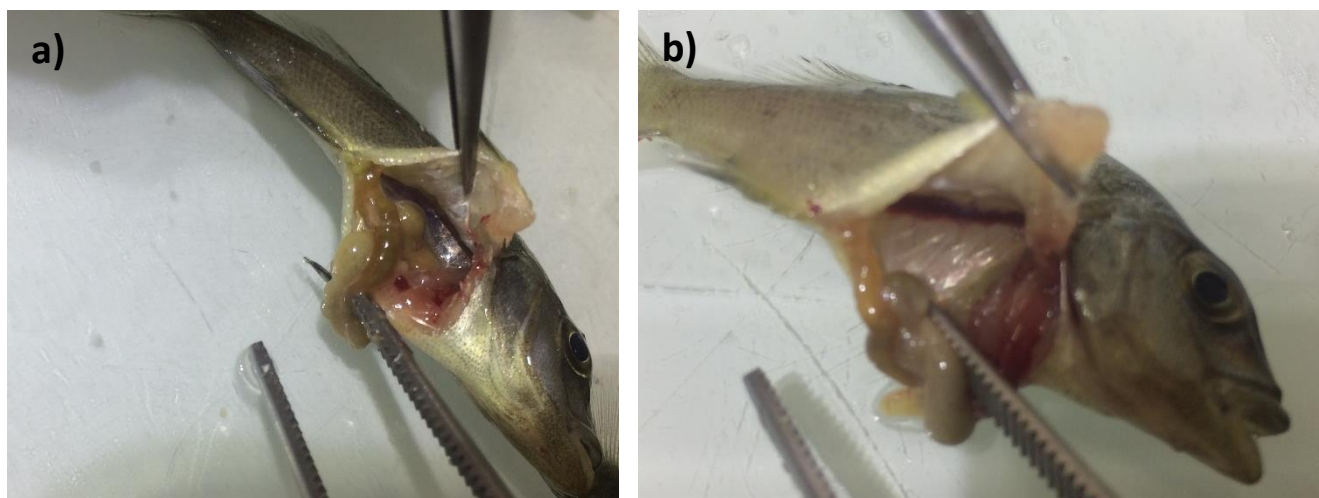


Figure 9 : Juvéniles de *Dentex dentex*, après dissection : **(a)** présence d'une vessie natatoire gonflée (membrane gonflée grise et brillante au-dessus des viscères abdominaux de l'animal) et **(b)** absence de vessie natatoire

Il a déjà été mis en évidence que des individus présentant des déformations spinales semblaient présenter une sensibilité plus accrue au stress (*e.g.* manipulation) que les individus non-malformés (Branson, 2008). Chez le dentu, l'absence ou la malformation de la vessie natatoire sont considérées comme des causes d'une forte mortalité des larves et post-larves en élevage (*e.g.* Abellan, 2000).

Au cœur de ce présent projet, les juvéniles de *D. dentex* de 2021 ont ainsi pu être séparés en deux groupes distincts suite au tri final décrit plus haut : des individus présentant ou ne présentant pas de vessie natatoire gonflée grâce à la méthode par transillumination. Le lendemain de ce tri, des mortalités respectives de 0,2 % et de 4,5 % ont été comptabilisées pour le groupe de dentus considérés sans malformations et le groupe de dentus malformés. Ainsi, une mortalité significativement plus élevée (Chi-2 test, $P < 0,001$) pour le groupe des individus présentant une malformation de leur vessie natatoire a découlé de ce processus de tri (*i.e.* englobant une étape d'anesthésie, puis de manipulation à l'époussette et à la main des individus).

L'absence d'une vessie natatoire gonflée semblerait, chez les juvéniles de *D. dentex*, être à l'origine de comportements anormaux ainsi que d'un taux de mortalité significativement plus important que chez des individus bien formés. Une grande proportion de dentus malformés pourrait être une cause probable de l'observation *i)* d'un fort taux de mortalité lors du marquage et du relâché de 2020 et *ii)* d'un fort taux de comportements anormaux lors du relâché de 2020.

3.2. Marquages et rétention des implants d'élastomère

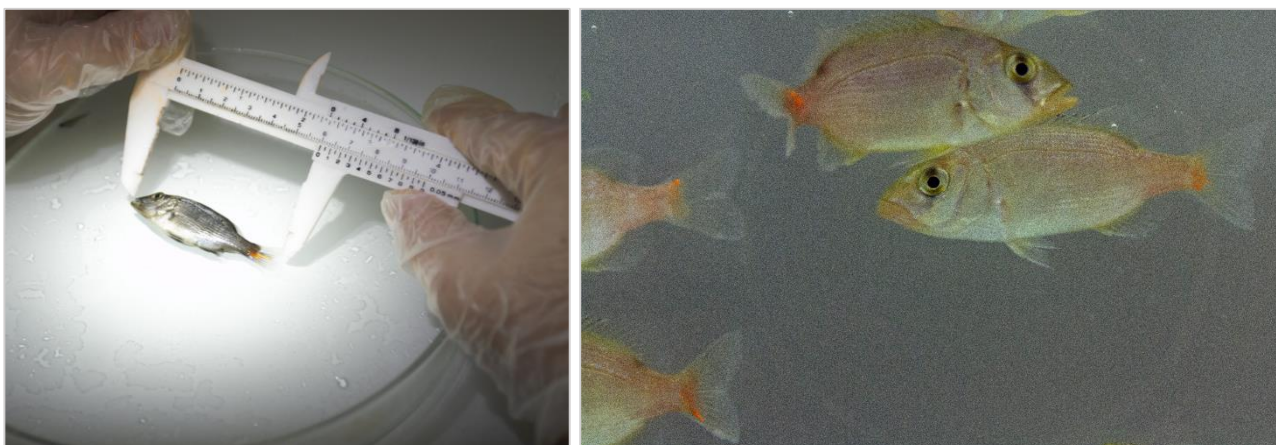


Figure 10 : Marquages par marques VIE (orange) sur des juvéniles de *Dentex dentex*

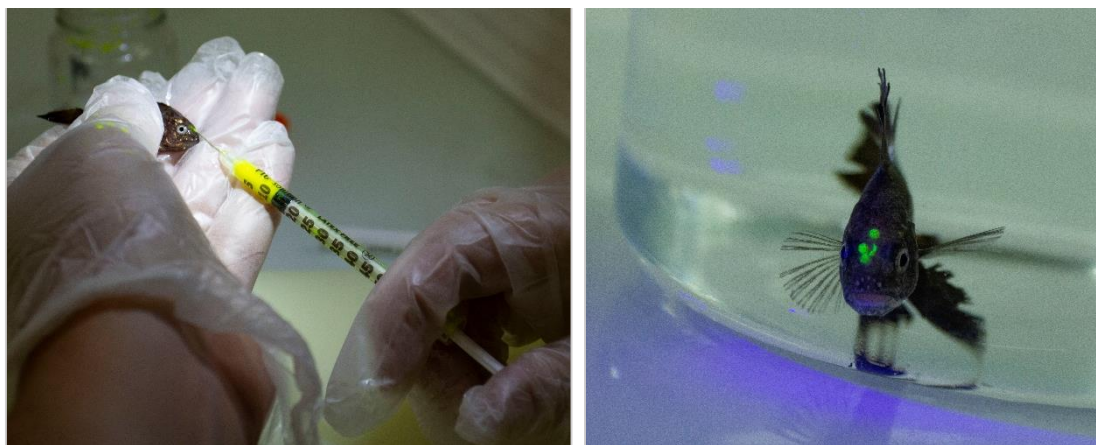


Figure 11 : Marquages par marques VIE (jaune) sur des juvéniles de *Sciaena umbra*

3.2.1. Choix des couleurs d'implants d'élastomère et marquage

L'implantation de marques VIE de différentes couleurs lors du relâché expérimental de 2020 (Figure 5) a permis de distinguer les juvéniles en fonction de leur site de relâché. Tester différentes couleurs d'implants d'élastomère a également permis de déterminer, pour chacune des deux espèces, les couleurs permettant une meilleure visibilité *in situ*.

Les implants d'élastomère de couleur jaune sont les plus visibles au niveau de la zone frontale des juvéniles de *S. umbra* (Figure 11). C'est la couleur qui apparaît comme la plus vive à travers la coloration sombre de la peau des individus de cette espèce. Les implants d'élastomère de couleur orange sont les plus visibles sur les juvéniles de *D. dentex*, lorsqu'injectés entre les rayons de la nageoire caudale (Figure 10). En effet, les couleurs jaune et orange sont les couleurs les plus vives, or la robe des dentis est teintée de jaune au niveau des nageoires et du corps des juvéniles (Marengo et al., 2014). Ceci a induit des incertitudes *in situ* lors des suivis en plongée de 2020 (*i.e.* les plongeurs ont eu des difficultés

à savoir si un individu était marqué ou bien s'il s'agissait d'une confusion avec sa coloration naturelle). Pour cette raison la couleur orange a été préférée au jaune chez les juvéniles de denti.

En 2021, les juvéniles de *D. dentex* ont été marqués (marques VIE orange entre les rayons de la caudale ; **Figure 10**) au cours de deux journées (le 6 et 7 mai 2021) à une LT de $60,9 \pm 5,0$ mm.

Les juvéniles de *S. umbra* ont été marqués (marques VIE jaune ; au niveau de la zone frontale ; **Figure 11**) au cours de deux journées (le 14 et 15 juin 2021) à une LT de $49,8 \pm 5,3$ mm. La totalité des individus marqués des deux espèces ont été sélectionnés sur la base d'un tri (cf section 3.1) visant à ne conserver que des individus ne présentant pas de malformations.

Sur la totalité des individus marqués, 0,19 % et 1,01 % de mortalité ont été observées dans les jours suivants le marquage, respectivement, chez les juvéniles de denti et de corb marqués en 2021.

3.2.2. Évaluation de la visibilité et de la rétention des implants d'élastomère

Suite aux marquages, un lot témoin de 100 *S. umbra* et un lot témoin de 100 *D. dentex* ont été aléatoirement constitués afin de conserver, après le relâché, quelques individus au sein de la plateforme. Sur ces deux lots témoins des tests de visibilité et de rétention des implants d'élastomère suivant la méthode de Reeves & Buckmeier (2009) ont été effectués.

Cette méthode consiste à observer chaque individu du lot témoin en lumière ambiante puis avec une lampe VI (cf section 2.2.1 ; **Figure 16b**) et de classer la visibilité de son marquage dans une des 4 catégories suivantes :

Catégorie 1 - pas visible ;

Catégorie 2 - pas visible en lumière ambiante mais visible grâce à la lampe VI ;

Catégorie 3 - faiblement ou modérément visible en lumière ambiante mais très visible grâce à la lampe VI ;

Catégorie 4 - très visible en lumière ambiante et grâce à la lampe VI.

Pour chacun des deux lots témoins, ces observations ont été effectuées 2 fois après le marquage : 27 et 48 jours après la fin du marquage pour les juvéniles de *D. dentex* (**Tableau 4**) ; 20 et 34 jours après la fin du marquage pour les juvéniles de *S. umbra* (**Tableau 5**).

Il est à noter que lors des sessions de marquage, les injections d'implants d'élastomère ont été effectuées sans lampes VI et donc que les individus des deux lots témoins présentaient tous un marquage visible en lumière ambiante le jour du marquage.

Tableau 4 : Observations visuelles de la visibilité des marques VIE selon la méthode de Reeves & Buckmeier (2009) pour les juvéniles de *Dentex dentex* (nombre d'individus par catégorie et pourcentage correspondant au total d'individus observés)

Catégories pour l'observation de la visibilité des marques VIE

Date	DPH	Jour après la fin du marquage	Catégorie 1	Catégorie 2	Catégorie 3	Catégorie 4
02/06/2021	120	27	0 (0 %)	2 (2 %)	34 (35 %)	62 (63 %)
23/06/2021	141	48	1 (1 %)	13 (15 %)	38 (45 %)	33 (39 %)

Au 48^{ème} jour post-marquage, la majorité des *D. dentex* marqués présentait un implant visible en lumière ambiante (84 % : catégories 3 et 4) et 99 % des individus présentaient des implants visibles par le biais de la lampe VI (catégories 2, 3 et 4) (**Tableau 4**).

Tableau 5 : Observations visuelles de la visibilité des marques VIE selon la méthode de Reeves & Buckmeier (2009) pour les juvéniles de *Sciaena umbra* (nombre d'individus par catégorie et pourcentage correspondant au total d'individus observés)

Catégories pour l'observation de la visibilité des marques VIE

Date	DPH	Jour après la fin du marquage	Catégorie 1	Catégorie 2	Catégorie 3	Catégorie 4
05/07/2021	97	20	0 (0 %)	29 (29 %)	33 (33 %)	38 (38 %)
19/07/2021	111	34	1 (1 %)	28 (28,3 %)	37 (37,3 %)	33 (33,3 %)

Chez les corbs, environ 71 % des individus observés présentaient un marquage visible à la lumière ambiante (catégories 3 et 4) 34 jours après la fin du marquage, et 99 % des individus présentaient des implants visibles par le biais de la lampe VI (catégories 2, 3 et 4) (**Tableau 5**).

Ainsi, malgré que la visibilité de ces marques VIE a semblé diminuer au fil du temps, **quasiment aucun individu ne présentait une disparition totale de son marquage**. Une diminution du taux de visibilité conjointement associée à un taux de rétention stable pourrait être en lien avec un épaissement de la chair et de la peau autour de l'implant (Reeves & Buckmeier, 2009).

L'utilisation *in situ* d'une lampe VI permettrait une meilleure visibilité des implants d'élastomère suite au marquage.

3.3. Relâchés

En 2021, la survie *in situ* et la dispersion de juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra* ont été estimées suite à leur relâché en journée dans le milieu naturel. Ces individus ont été marqués *via* des marques VIE, puis 1055 dentis et 1057 corbs ont été sélectionnés, transportés sur site et acclimatés dans le milieu naturel, pour être relâchés au sein du cantonnement de pêche de Nonza situé dans le Parc Naturel Marin du Cap Corse et de l'Agriate.

Les juvéniles de denti ont été relâchés le 31 mai 2021 (âgés de 118 DPH ; approximativement 3 semaines post-marquage) à une LT de 70,5 ± 5,1 mm et un poids de 6,1 ± 1,2 g. Les juvéniles de corbs

ont été relâchés le 6 juillet 2021 (âgés de 98 DPH ; approximativement 3 semaines post-marquage) à une LT de $62,2 \pm 6,8$ mm et un poids de $3,1 \pm 1,3$ g.

3.3.1. Transport, transfert et acclimatation

La méthode de transfert des poissons entre la cuve de transport du véhicule routier (pour le transport entre l'écloserie et le port) et la cuve de transport de l'embarcation utilisée (pour le transport entre le port et le site de relâché en mer) a été modifiée depuis le relâché de l'année précédente. Lors du relâché 2020, le transfert des deux espèces a été effectué à l'épuisette entre les deux cuves de transport. Afin de limiter la manipulation des juvéniles, de minimiser le stress et d'éviter de potentielles lésions (comme les œdèmes cornéens observés en 2020), ce transfert à l'épuisette a été supprimé lors des relâchés de 2021. A la place, l'utilisation d'une grue a permis le transfert de la cuve de transport (vivier de 800 L) directement entre le véhicule routier et l'embarcation utilisée. Ainsi, **la durée et le nombre de manipulation à l'épuisette ont été réduites lors de ces relâchés 2021.**

Les dispositifs anti-prédation ont également été modifiés depuis le relâché de l'année précédente. En effet, les nombreux comportements anormaux observés chez les juvéniles de denti ont laissé penser, en addition à de potentielles malformations, à la conséquence d'un fort état de stress. Dans le but de minimiser le stress lié à l'enfermement dans ces dispositifs, les nouvelles cages anti-prédation ont été modifiées de façon à constituer un volume bien plus important ($V = 6000$ L), pouvant induire une densité bien plus faible et conduisant à une nage moins entravée des juvéniles. Ce dispositif correspond à un cylindre maillé rigidifié grâce à une structure en tubes polyéthylène (**Figure 12**). Celle-ci possède une ouverture sur la face supérieure, permettant le transfert des individus depuis le bateau (vivier sur le bateau) vers la cage lorsque celle-ci est maintenue à la surface. Les poissons sont transférés à l'épuisette dans la cage qui est ensuite fermée puis descendue lentement par un plongeur et fixée au substrat. Lorsque la cage est remplie, la descente est entamée seulement si les poissons sont observés explorant l'espace ou nageant dans la profondeur de la cage.

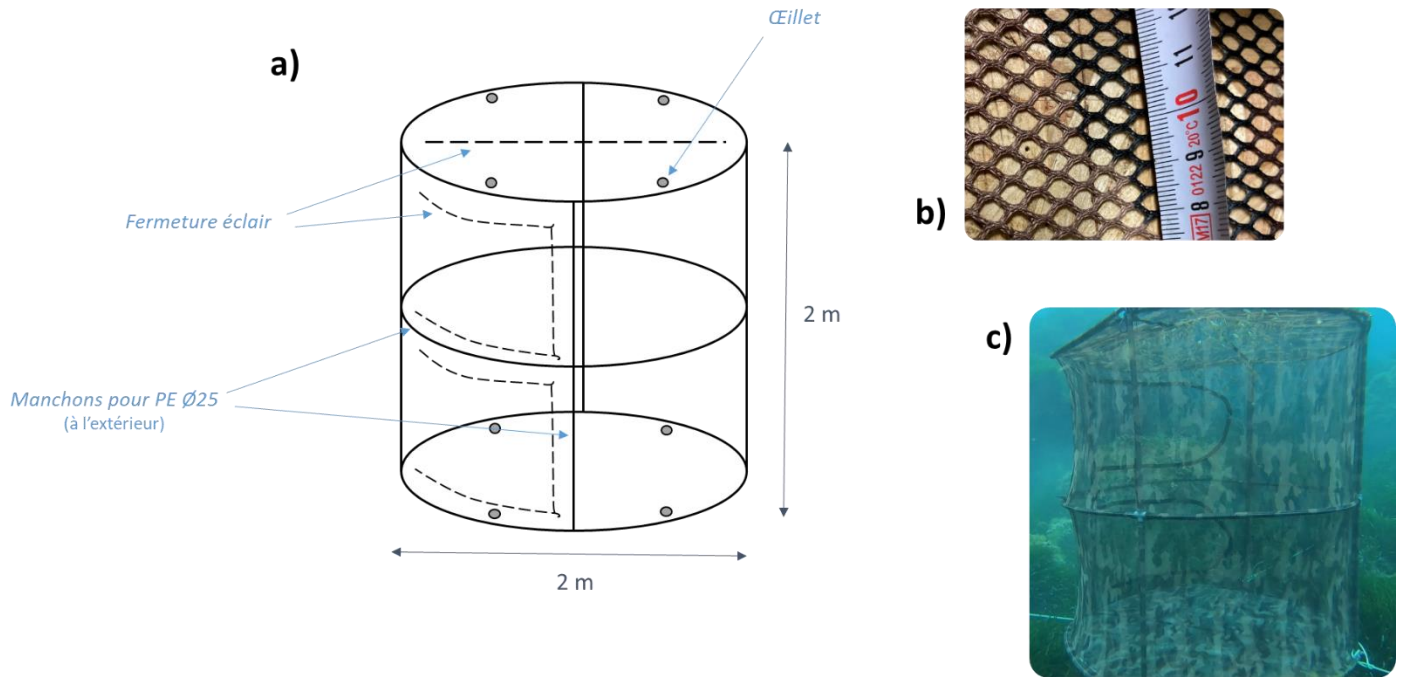


Figure 12 : Cage anti prédation ($V = 6000$ L) : **(a)** schématisation du dispositif, **(b)** maille utilisée ($5,5 \times 4$ mm) et **(c)** cage installée *in situ*

Préalablement au relâché (*i.e.* 15 jours avant), le bassin de stabulation des juvéniles de corbs a été enrichi avec des refuges artificiels (cachettes cylindriques opaques) permettant leur dissimulation. Ces refuges ont été utilisés comme habitats d'apprentissage afin d'habituer les juvéniles de corbs à se dissimuler. Durant la période d'acclimatation dans le milieu naturel, ces refuges ont été transférés dans les deux cages anti-prédation afin de fournir, aux juvéniles de corbs, la possibilité de se dissimuler (**Figure 13**).

La période d'acclimatation a duré approximativement 8 h pour les deux espèces et a nécessité l'utilisation de deux cages anti-prédation pour chacun des deux relâchés (volume individuel de 6000 L ; **Figure 12**).

L'herbier de posidonie et le substrat rocheux sont des habitats de prédilection pour les stades adultes de ces deux espèces. Un seul site a été sélectionné pour les deux espèces, en 2021. Celui-ci a été choisi peu profond (environ 5 m de profondeur ; triangle bleu de la **Figure 14** et de la **Figure 15**), dans une zone offrant un herbier de posidonie à proximité immédiate de substrat rocheux. Ces deux cages anti-prédation ont été espacées entre elles de quelques mètres et installées à l'endroit du site de relâché.



Figure 13 : Cage anti prédation (V = 6000 L) lors de l'ouverture avec présence des refuges au fond de la cage (relâché expérimental des juvéniles de corbs de l'année 2021)

Suite aux étapes de transport, de transfert et d'acclimatation, **0,76 % de mortalité a été recensée chez les juvéniles de *D. dentex*** (sur 1055 individus sélectionnés pour le relâché : 1 mort dans le vivier de transport et 7 morts au sein des deux cages d'acclimatation). Suite aux étapes de transport, de transfert et d'acclimatation, **0,28 % de mortalité a été recensée chez les juvéniles de *S. umbra*** (sur 1057 individus sélectionnés pour le relâché : 3 morts au sein des deux cages d'acclimatation). Lors des relâchés de 2021, le taux de survie suite aux étapes de transport, de transfert et d'acclimatation est ainsi nettement supérieur qu'en 2020 pour les dentis (11,48 % de mortalité en 2020) et identique pour les corbs (0,28 % de mortalité en 2020).

3.3.2. Ouverture des cages anti-prédation

Suite à l'ouverture des deux cages anti-prédation pour chacun des deux relâchés, l'observation des comportements des individus a été effectuée durant une plongée de 30 minutes (un binôme de plongeur par cage).

Durant ces observations, les plongeurs se sont attachés à regarder, de la même façon que lors du relâché expérimental de l'année 2020, la rapidité de sortie (le temps après ouverture et la vitesse de nage), le comportement agrégatif (s'ils sortent en groupe ou plutôt en solitaire) et le comportement d'exploration (s'ils explorent à proximité, s'ils fuient hors de la zone de visibilité des plongeurs, s'ils se dissimulent dans l'herbier ou des anfractuosités rocheuses) des juvéniles relâchés (**Annexe 3**).

Contrairement au relâché expérimental de 2020, **aucun comportement anormal** (e.g. nage la tête en l'air, sur le flanc) **et aucune lésions externes** (e.g. œdèmes cornéens) **n'ont été constatés sur les deux**

espèces. Par ailleurs, des observations générales insistant sur le comportement calme, lors de l'ouverture des cages, des juvéniles de denti et leur bel aspect (*e.g.* coloration) ont été recensées.

Pour une majorité d'individus, les juvéniles de *D. dentex* présentaient un comportement grégaire à leur sortie des deux cages anti-prédation. Les plongeurs ont estimé approximativement 25 % des individus présentant une sortie des cages avec une vitesse de nage assez rapide et 75 % avec une vitesse de nage relativement lente. Suite à l'ouverture des deux cages, le premier individu est sorti entre la 1^{ère} et la 5^{ème} minute, la moitié des individus est sortie entre 6 et 13 minutes et la totalité des individus était hors des deux cages entre la 24^{ème} et la 25^{ème} minute. Suite à leur sortie, ces juvéniles présentaient des comportements de dissimulation autour des cages et d'exploration de l'habitat à proximité des cages (*i.e.* rayon de 2 m), avant leur fuite au-delà de la distance de visibilité des plongeurs pour la majorité des individus.

En outre, un des plongeurs a observé la fuite réussie d'un denti : attaqué par un serran le juvénile lui a échappé en fuyant.

Concernant les juvéniles de *S. umbra*, le premier individu est sorti entre la 9^{ème} et la 12^{ème} minute suite à l'ouverture des cages et la grande majorité des individus (90-95 %) a été poussée vers la sortie 10 minutes avant la fin de la plongée (*i.e.* 25 minutes d'observation après ouverture des cages). Les plongeurs ont estimé que la majorité des individus présentaient une sortie des cages avec une vitesse de nage relativement lente (50 % d'individus sortant en groupe et 50 % en solitaire), suivi de comportements d'exploration de l'habitat à proximité des cages (*i.e.* rayon de 2 m) et de dissimulation (dans l'herbier ou anfractuosités rocheuses). Aucun cas de « fuite lointaine », soit hors de la distance de visibilité des plongeurs, n'a été observé durant les 30 minutes d'observation.

3.4. Suivis en plongée

3.4.1. Protocoles de suivi utilisés

Outre la mortalité et la dispersion, le faible taux de ré-observations *in situ* des juvéniles relâchés en 2020 pourrait être lié à la méthode de suivi non-optimale utilisée durant ce premier relâché expérimental. Cette méthode a pu sous-estimer le nombre d'individus toujours vivants et présents dans la zone lors des suivis. En effet, malgré une similitude de leurs préférence d'habitats, *D. dentex* et *S. umbra* présentent des différences dans leurs comportements écologiques. Ainsi, utiliser une seule et même méthode de suivi pour les deux espèces a pu induire une sous-estimation de l'abondance des juvéniles des deux espèces.

Dentex dentex est une espèce piscivore, mentionnée comme une espèce démersale mais dont le comportement peut être considéré comme « semi-pélagique » au vu de l'observation fréquente

d'individus adultes nageant en pleine eau (*e.g.* au-dessus d'herbiers de *P. oceanica*, de substrats rocheux ou sableux ; Marengo et al., 2014) et se nourrissant de poissons pélagiques (Morales-Nin & Moranta, 1997). *Sciaena umbra*, quant à elle, est une espèce se nourrissant préférentiellement d'organismes benthiques, notamment des crustacés et quelques poissons (Chakroun & Ktari, 1981 ; Fabi et al., 1998, 2006), et qui est généralement observée s'abritant en journée au cœur d'anfractuosités rocheuses et à proximité d'herbiers de posidonie (Harmelin-Vivien et al., 2015). De plus, au vu des quelques observations effectuées lors des suivis en plongée de 2020, les corbs ont toujours été observés cachés (*e.g.* sous un bloc rocheux, dans une anfruosité) et les dentis ont été observés nageant au-dessus du substrat.

Ainsi, malgré la correspondance du site de relâché entre les deux espèces, **il a été choisi d'effectuer deux relâchés temporellement distincts (un pour chaque espèce), et donc deux suivis en plongée distincts, afin de permettre un suivi adapté au comportement de chaque espèce.**

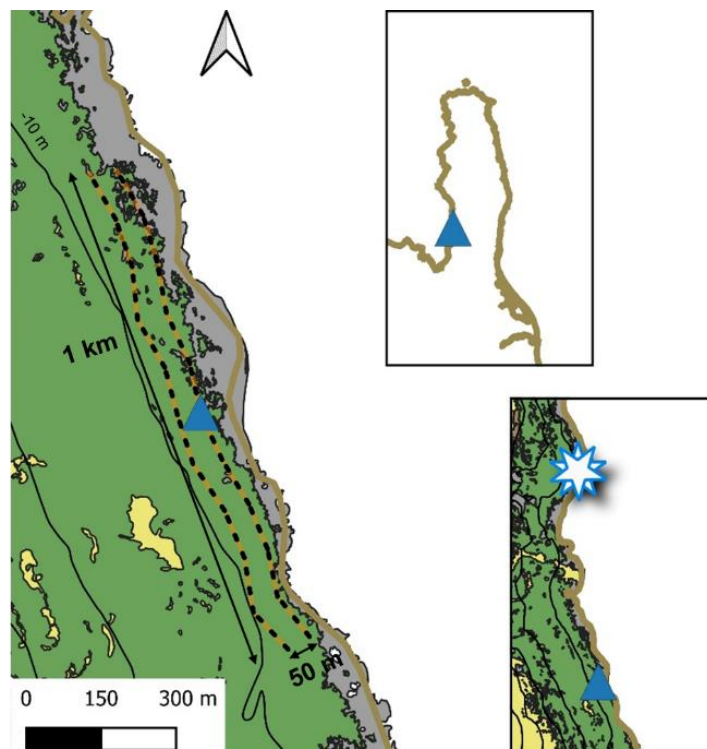


Figure 14 : Site de relâché (triangle bleu) et transects effectués en plongée (centre d'un transect en ligne pointillé et couloirs en orange) lors des suivis *in situ* de 2021 pour *Dentex dentex*. Etoile blanche et bleue = site de relâché du suivi en télémétrie acoustique. Les couleurs du fond représentent le type de substrat (Andromède Océanologie, 2014) : substrat sableux (jaune), substrat rocheux (gris) et herbier de *Posidonia oceanica* (vert)

Pour *D. dentex*, les suivis en plongée ont été effectués, en journée, de part et d'autre de la zone de relâché sous la forme de 2 transects de 1000 m parallèles à la côte à J1, J2, J3, J7 et J14 (**Figure 14**). Ces transects s'échelonnaient environ entre 4 et 10 m de profondeur et étaient espacés entre eux de 50 m. Des flotteurs ont été installés au début, à la fin et tous les 50 m le long de chaque transect afin

de maintenir les plongeurs sur leur cap et de signaler les poissons observés durant les suivis en les situant dans un intervalle de distance entre deux flotteurs. Ainsi, 21 flotteurs ont été mis en place par transect. Chaque transect comprend un couloir de 5 m de part et d'autre de celui-ci (soit 10 m de couloir au total par transect). L'estimation de la largeur du couloir a été établie à l'œil par les plongeurs. Deux plongeurs nageaient côte à côte, chacun regardant son côté de transect. Au sein des deux couloirs de chaque transect, l'observation de tout individu marqué ainsi que son comportement face au plongeur (*e.g.* indifférent, fuite proche, fuite lointaine) et dans son environnement (caché ou nageant en pleine eau) a été réalisée. Sur chaque couloir de 5 mètres, les plongeurs ont grandement été invités à regarder dans les trous de roches, les anfractuosités, etc., afin de minimiser la sous-estimation de ces juvéniles qui pourraient également se dissimuler suite au relâché.

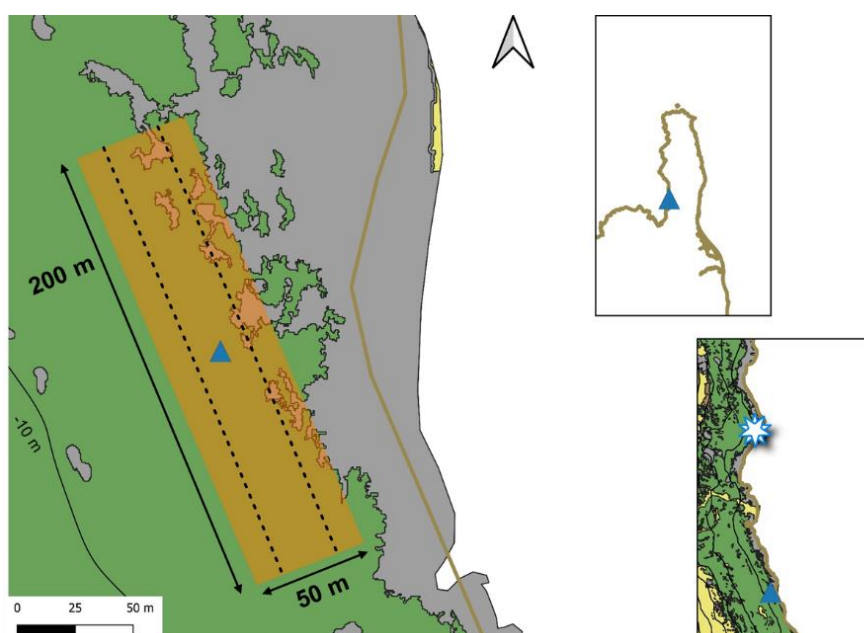


Figure 15 : Sites de relâché (triangle bleu) et transects effectués en plongée (centre d'un transect en ligne pointillée et couloirs en orange ; transect le plus près de la côte nommé « transect de la côte » et transect le plus éloigné nommé « transect du large » dans le texte descriptif ci-dessous) lors des suivis *in situ* de 2021 pour *Sciaena umbra*. Etoile blanche et bleue = site de relâché du suivi en télémétrie acoustique. Les couleurs du fond représentent le type de substrat (Andromède Océanologie, 2014) : substrat sableux (jaune), substrat rocheux (gris) et herbier de *Posidonia oceanica* (vert)

Pour *S. umbra*, les suivis en plongée ont été effectués, en journée à J1 et J2, au sein de deux zones rectangulaires, couvrant au total un rectangle de 10 000 m² (50 m × 200 m), dont le centre de symétrie correspond au site de relâché (**Figure 15**). Cette zone est composée d'habitats propices à l'installation de juvéniles de corbs (environnement peu profond, présence de trous de roches, d'anfractuosités, etc.). La méthode de comptage utilisée pour le suivi des corbs en plongée a été inspirée de la méthode de Gilbert et al. (2005), adéquate pour des individus cryptiques et dissimulés dans des anfractuosités rocheuses (dans cette étude : des murènes). Celle-ci a pour but de minimiser la sous-estimation de ces individus, susceptibles de se cacher près du substrat. C'est une méthode modifiée de la technique

d'UVC de « belt transect » dans laquelle le plongeur nage en zig-zags pour chercher dans les trous, les anfractuosités du substrat et l'herbier au sein de son couloir attribué.

Dans la présente étude, un couloir d'environ 6 m de large (3 m de chaque côté) a été attribué à chaque plongeur. Ce couloir a été parcouru en zig-zags pour couvrir une large surface et regarder dans les refuges qu'offre l'herbier de posidonie et le substrat rocheux. Tous les jours de suivi, quatre plongeurs s'immergeaient en ligne, à l'extrémité sud du transect de la côte, couvrant ensemble une largeur de 25 m. Au bout des 200 m de linéaire du transect de la côte, arrivant à l'extrémité nord, les plongeurs se repositionnaient en ligne de part et d'autre du transect du large pour parcourir le restant de la zone d'étude (50 × 200m ; **Figure 15**). De chaque côté des deux couloirs de 25 m de large, un flotteur (numéroté) a été installé tous les 10 m, permettant de maintenir les plongeurs sur leur cap et de signaler les poissons marqués observés en les situant dans un intervalle de distance entre deux flotteurs.

3.4.2. Résultats des suivis

Lors de ces suivis en plongée, 10 juvéniles marqués de *D. dentex* ont été observés le long des deux transects le lendemain du relâché (J1), 3 individus à J2, 1 individu à J3 et aucun individu n'a été observé au cours des suivis du J7 et du J14. **Le nombre d'individus observés représente 0,96 % à J1, 0,29 % à J2, 0,10 % à J3 et 0 % à J7 et J14, des individus relâchés dans le milieu naturel** (sur les 1047 individus vivants à l'ouverture des cages)

Tableau 6 : Observations visuelles, en plongée, des juvéniles de *Dentex dentex* produits en éclosion le long de deux transects (cf **Figure 12**) au cours des 5 jours de suivi en plongée (J1, J2, J3, J7 et J14) de l'année 2021

	Abondance	Distance au site de relâché (m)	Transect	Environnement	Comportement
J1	1	150 - 200	Large		Indifférent
	1	50	Large		
	1	100 - 150	Large		Fuite lointaine
	1	50 - 75	Large		Fuite proche
	1	250 - 300	Côte	Caché	Fuite proche
	1	250 - 300	Côte	Caché	Fuite proche
	1	250 - 300	Côte		Indifférent
	1	350 - 400	Côte	Caché	Indifférent
	1	0 - 50	Côte		Fuite lointaine
	1	310 - 360	Côte		Indifférent
J2	1	220	Large		Indifférent
	1	50 - 100	Côte		Fuite lointaine
	1	50 - 100	Côte		Fuite proche
J3	1	100	Large		

Concernant les comptages en plongée des juvéniles marqués de *S. umbra*, **aucun individu (0 % sur la totalité des 1054 individus vivants à l'ouverture des cages) n'a été aperçu au cours des deux journées de suivis** : J1 et J2. Au vu de l'investissement humain et matériel que nécessite ce type de suivi, il a été décidé d'arrêter les suivis *in situ* après J2 cette année-là.

Au cours de ces deux jours de suivi *in situ*, les plongeurs ont souligné la difficulté à pouvoir observer ce qui se cache dans l'herbier de *P. oceanica*, très dense notamment le long du transect du large (**Figure 15**). Au vu de la robe de coloration très sombre de *S. umbra* et de la très petite taille utilisée lors de ce relâché, il semble alors possible que des individus relâchés aient toujours été présents dans la zone durant les suivis, mais qu'ils étaient difficilement repérables malgré une méthode plus adaptée aux suivis d'individus cryptiques et peu mobiles (Gilbert et al., 2005). Ainsi, les juvéniles de corb relâchés ont pu, au cours de ces suivis, être dissimulés dans l'herbier de posidonie, connu pour leur offrir habitat, nourriture et protection (Grau et al., 2009).

Afin de pouvoir repérer les individus dissimulés dans l'herbier de posidonie, il semblerait intéressant de pouvoir exploiter la fluorescence des implants d'élastomère par le biais de l'utilisation *in situ* des lampes VI.

SYNTHESE & PERSPECTIVES

DES RELÂCHÉS EXPÉRIMENTAUX DE L'ANNÉE 2021

METHODE DE TRI

Méthode de tri non intrusive et fiable pour les deux espèces, basée sur l'observation par **transillumination** des juvéniles pour évaluer la présence de **vessie natatoire** gonflée.

Concernant les implants d'élastomère (*D. dentex* : entre les rayons de la nageoire caudale ; *S. umbra* : au niveau de la zone frontale), les deux espèces montrent une **très bonne rétention** des marques (99 %) plusieurs dizaines de jours après la fin du marquage (48 et 34 jours pour, respectivement, *D. dentex* et *S. umbra*). Cependant, la visibilité semble un peu s'estomper : 15 % et 28,3 % des individus (respectivement, *D. dentex* et *S. umbra*) ont un implant qui est uniquement visible avec la lampe VI. Ainsi, l'**utilisation in situ d'une lampe VI** devra être considérée afin d'améliorer la visibilité des implants d'élastomère lors des suivis UVC.

MARQUAGES

RELÂCHÉS

D. dentex & *S. umbra*

Suite au transport, à la manipulation (e.g. transfert entre bassins, vivier et cages) et aux 8 h d'acclimatation en cage anti-prédation, un **très bon taux de survie** (> 99%) a été observé pour les deux espèces. Ces étapes du protocole pourront ainsi être considérées comme optimales pour maximiser la survie au relâché des juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra* produits en éclosion.

Aucun juvénile de *S. umbra* ré-observé durant les suivis *in situ* post-relâché (J1 et J2). Concernant les suivis *in situ* des juvéniles de *S. umbra*, un recensement de ces individus dans l'herbier de *P. oceanica* pourrait être effectué avec l'**utilisation de lampes VI** pour permettre la fluorescence des implants d'élastomère dans un environnement sombre et dense.

SUIVIS EN

PLONGÉE

S. umbra

SUIVIS EN

PLONGÉE

D. dentex

Très faible nombre d'individus ré-observés durant les suivis *in situ* de juvéniles de *D. dentex* (au maximum 0,96 % d'individus ré-observés à J1). Évaluer finement la dispersion de ces juvéniles immédiatement au relâché pourrait permettre la mise en place d'une méthode de suivi plus adéquate pour cette espèce.

4. Relâché expérimental de l'année 2022

Au vu de la synthèse des relâchés expérimentaux de l'année 2021 et des perspectives qui en ont résulté, un relâché expérimental de juvéniles de *D. dentex* et un relâché expérimental de juvéniles de *S. umbra* produits en éclosérie ont été prévus lors de l'année 2022. Cependant, des contraintes techniques et organisationnelles ont contraint à la nécessité de n'effectuer qu'une seule action de relâché expérimental. Ainsi, **seul un relâché expérimental de juvéniles de *S. umbra* a été réalisé en 2022**, afin d'étudier les perspectives tirées des résultats du relâché de corbs de l'année précédente.

4.1. Production et élevage

Les juvéniles de *S. umbra* utilisés lors de ce relâché expérimental sont issus d'une ponte du 7 mai 2022. Cette ponte a été récupérée dans un collecteur d'œufs attendant au bassin d'élevage du lot de géniteurs corbs qui inclut 24 géniteurs (12 mâles et 12 femelles).

Au préalable des sessions de marquage, une sélection basée sur la méthode de tri utilisée en 2021 a été effectuée sur les lots de juvéniles des deux espèces.

Les juvéniles de corb utilisés lors du relâché de 2022 ont été acclimatés environ une semaine avant la date de relâché à une photopériode naturelle et à la température de l'eau retrouvée *in situ*, de façon à minimiser leur stress et optimiser leur acclimatation dans le milieu naturel.

4.2. Marquages

En 2022, les juvéniles de *S. umbra* ont été marqués au cours de 2 journées (le 28 et 29 juin 2022). La méthode de marquage et la couleur du marquage ont été conservées identiques à l'année précédente : les juvéniles de corb ont été marqués à l'aide d'implants d'élastomère de couleur jaune (fluorescente sous lampe VI ; **Figure 16b**) au niveau de la zone frontale.

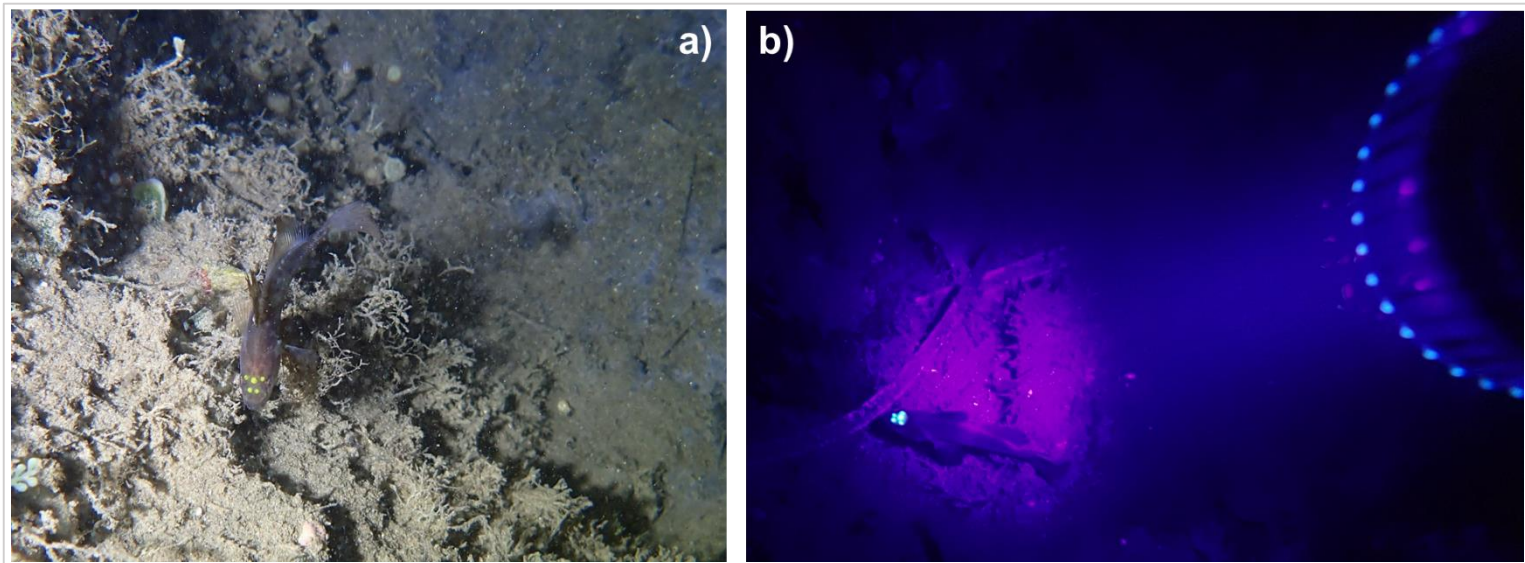


Figure 16 : Juvéniles de *Sciaena umbra* produits en éclosion observés *in situ* lors du suivi de l'année 2022 (lors du suivi à J0): (a) sans lampe VI et (b) avec lampe VI

4.3. Relâché

Le relâché expérimental de juvéniles de corbs, produits en éclosion, de l'année 2022 s'est effectué le long de la digue (ouvrage anti-affouillement : enrochement ; **Figure 17**) côté nord du port de Saint-Florent, à proximité de tâches de *P. oceanica*.

Au vu de l'absence de ré-observations de juvéniles de corb lors des suivis en plongée en 2021, un changement d'habitat a été effectué lors du relâché expérimental de 2022. Des connaissances locales à travers des observations de plongeurs de loisir ont indiqué la présence de juvéniles de corb autour des digues du port de Saint-Florent. Ces observations supposent que cet habitat, potentiellement de par l'enrochement dont il est constitué ou de par l'herbier dont il est entouré, est un habitat favorable pour les juvéniles de cette espèce. La proximité du port a également constitué un avantage pour la mise en place d'un protocole de plongée de nuit (*cf* section suivante : 4.4. Suivis en plongée).



Figure 17 : Digue nord du port de Saint-Florent vue du large : zone de relâché des juvéniles de corb de l'année 2022

Le jour précédent le relâché, un suivi préliminaire de la zone a été effectué. Ce suivi a notamment consisté en un comptage des corbs sauvages présents le long du transect prévu pour les suivis des juvéniles à relâcher (ligne jaune, **Figure 18**). Au total, cinq corbs sauvages (estimations de leur LT : trois individus de 10-15 cm, un individu de 20-25 cm, un individu de 30-35 cm) ont été observés le long des 150 m de transect, dont quatre individus présents le long des 50 m les plus à l'ouest (entre l'extrémité ouest du transect et la cage la plus à l'ouest). Parmi ces cinq individus, deux ont été aperçus hors de la digue et les trois autres ont été aperçus cachés dans des anfractuosités de l'enrochement. Cet environnement semble ainsi présenter des conditions favorables à l'établissement de juvéniles et d'adultes sauvages de cette espèce.

Les juvéniles de corbs ont été relâchés le 5 juillet 2022 (âgés de 57 DPH) à une LT de $62,6 \pm 4,7$ mm et un poids de $3,1 \pm 0,8$ g.

Au cours du relâché expérimental, 2100 juvéniles marqués de *S. umbra* ont été aléatoirement distribués entre trois cages anti-prédation ($V = 6000$ L ; **Figure 12**), installées le long de la digue (à une distance de 3 m de la jetée) et espacées entre elles de 50 m (**Figure 18**). L'utilisation de ces trois cages a permis de réduire la densité au relâché, pouvant impacter la vitesse et la distance de dispersion des individus relâchés (Taylor et al., 2013). **Les juvéniles ont été maintenus durant 5 h dans les cages anti-prédation** contenant, comme lors du relâché de corb de l'année 2021, un refuge opaque par cage (cachette cylindrique opaque) permettant la dissimulation des juvéniles. Ces refuges avaient, au préalable, été placés dans le bassin de stabulation.

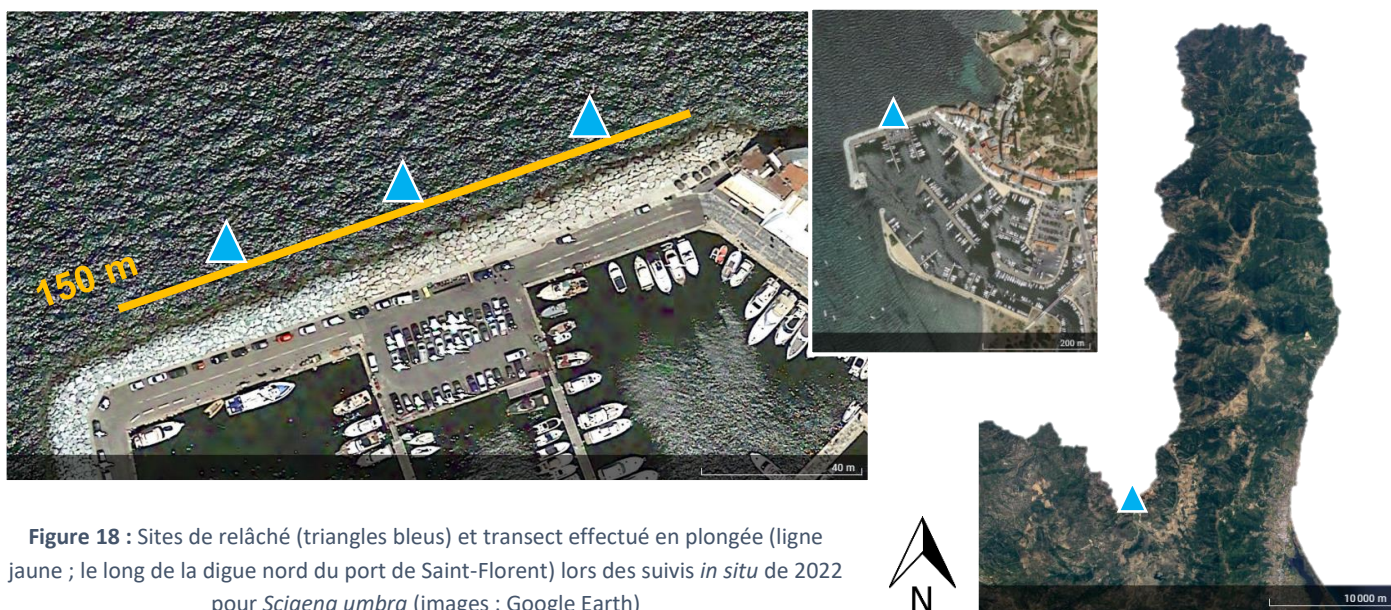


Figure 18 : Sites de relâché (triangles bleus) et transect effectué en plongée (ligne jaune ; le long de la digue nord du port de Saint-Florent) lors des suivis *in situ* de 2022 pour *Sciaena umbra* (images : Google Earth)

Aucune mortalité (0 %) n'a été observée durant le transport et le temps d'acclimatation (observations après l'ouverture des 3 cages). Ainsi, la totalité des 2100 juvéniles de *S. umbra* ont été relâchés dans le milieu naturel.

Suite à l'ouverture des trois cages anti-prédation, l'observation des comportements des juvéniles de corbs a été effectuée durant une plongée de 30 minutes (**Annexe 4**). La grande majorité (> 99 %) des individus étudiés a été poussée vers la sortie environ 25 minutes après l'ouverture des cages. Lors de leur sortie, plus de 75 % des individus ont été estimés comme présentant une sortie avec une vitesse de nage relativement lente (50 % d'individus sortant en groupe et 50 % en solitaire). Ces individus ont montré un comportement d'exploration (*i.e.* dans un rayon de 2 m) ou de dissimulation à proximité des cages. Aucun cas de « fuite lointaine », hors de la distance de visibilité des plongeurs, n'a été observé durant les 30 minutes d'observation.

4.4. Suivis en plongée

Lors des suivis *in situ* en plongée, un plongeur (N.B. le même pour tous les jours de suivis) a effectué le comptage des ré-observations de juvéniles de *S. umbra* le long d'un transect d'environ 150 m (ligne jaune, **Figure 18**). Ce transect, constitué de deux couloirs d'environ 3 m de large, longeait la digue nord du port de Saint-Florent afin de matérialiser une zone rectangulaire de suivi autour des 3 cages anti-prédation (triangles bleus, **Figure 18**). Le couloir côté sud du transect contenait l'enrochement de la digue et nécessitait donc la recherche des juvéniles dans les anfractuosités rocheuses de l'ouvrage.

Lors de chaque suivi (effectués à J0, J1, J2, J3, J7 et J14), l'immersion s'est effectuée autour de 21h30, horaire correspondant approximativement au crépuscule en cette saison. Cette année-ci, les suivis se sont donc effectués de nuit de façon à maximiser les chances de ré-observation des juvéniles de corb, espèce communément considérée comme nocturne (*e.g.* Harmelin, 1991 ; Harmelin-Vivien et al., 2015). Les suivis de nuit ont également permis l'utilisation *in situ* de lampes VI permettant la fluorescence des marques d'élastomère (**Figure 16b**).

Lors de ces suivis, 433 juvéniles de *S. umbra* marqués ont été observés le soir même du relâché (J0, environ 4 heures après l'ouverture des cages), 252 individus lors du suivi de J1, 137 individus lors du suivi de J2, 41 individus lors du suivi de J3, 1 individu lors du suivi de J7 et aucun individu lors du suivi de J14 (**Figure 19** et **Annexe 1**), sur les 2100 individus vivants à l'ouverture des cages. Ainsi, une diminution significative des ré-observations a été relevée au cours du temps (Chi-2 test, $P < 0,001$) avec, respectivement, **20,62 % des individus relâchés ré-observés à J0, 12 % à J1, 6,52% à J2, 1,95 % à J3, 0,05 % à J7 et 0 % à J14 (Figure 19)**.

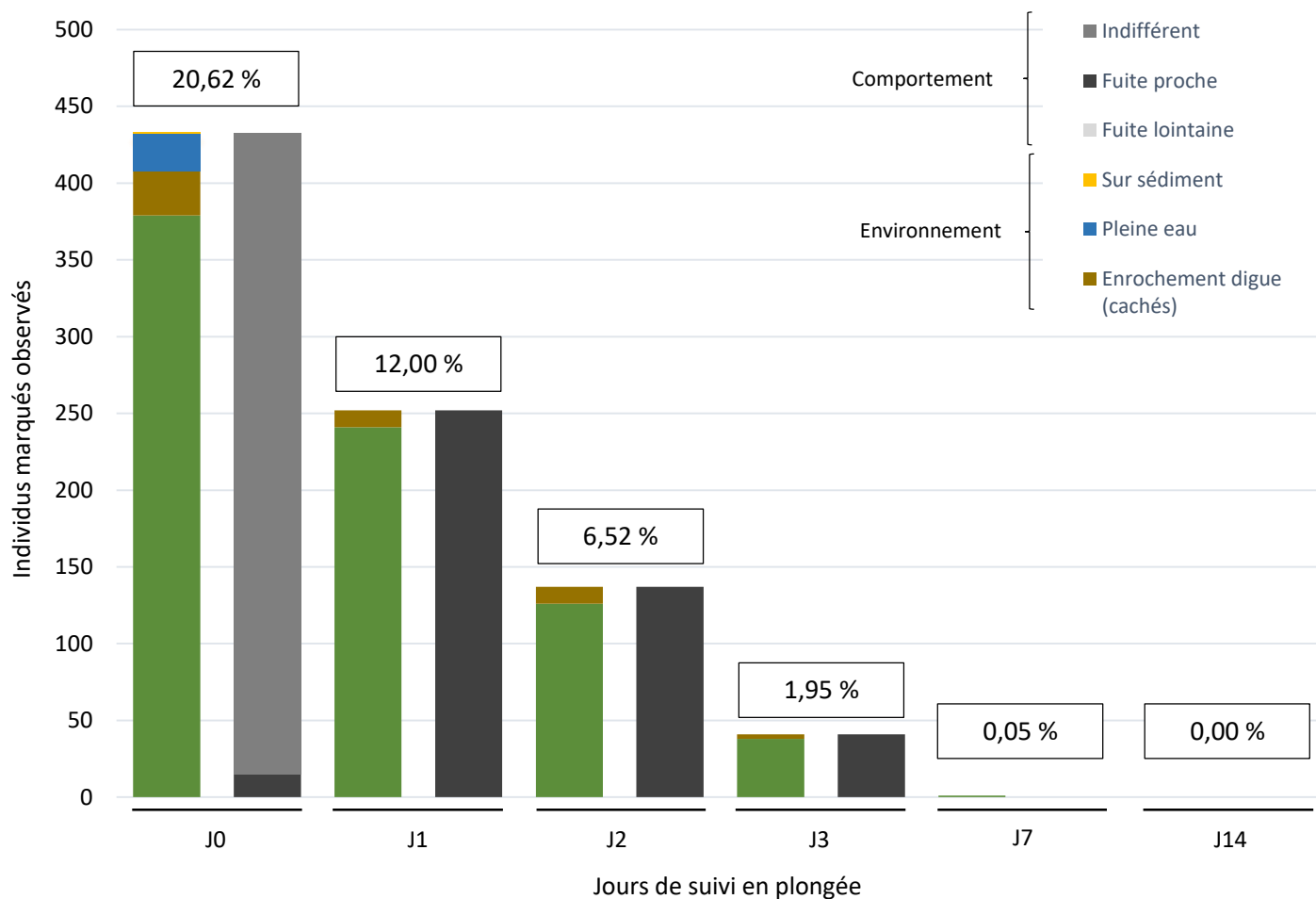


Figure 19 : Observations visuelles, en plongée (résultats schématisés de l'**Annexe 1**), des juvéniles de *Sciaena umbra* produits en éclosion (relâché expérimental de l'année 2022 : 2100 individus relâchés à J0) au cours des 6 jours de suivi en plongée (J0, J1, J2, J3, J7 et J14) en fonction des comportements observés et de l'environnement dans lequel ils sont aperçus. Les pourcentages mentionnés dans les rectangles correspondent au pourcentage d'individus ré-observés par jour sur la totalité des 2100 individus vivants à l'ouverture des cages

L'utilisation *in situ* des lampes VI a permis le repérage, dans l'herbier de Posidonie, de nombreux individus (**Figure 16** et **Figure 19**). Les juvéniles de corbs n'avaient pu être repérés au sein de cet habitat dense et sombre au cours du suivi de 2021, durant lequel aucune lampe VI n'avait été utilisée *in situ*. Lors des suivis de 2022, les plongeurs ont rapporté l'immense intérêt qu'apportait l'utilisation *in situ* de ces lampes. En effet, la fluorescence des marques d'élastomère est visible à travers les feuilles de *P. oceanica* et permet le dénombrement des juvéniles présent sous le couvert végétal grâce au comptage des petites tâches jaunes sur fond noir. Cette lampe semble être indispensable au repérage, dans un herbier de *P. oceanica*, d'individus marqués par des implants d'élastomère fluorescents.

Lors des suivis, certaines grandes tâches de Posidonie semblaient renfermer un grand nombre de juvéniles marqués (jusqu'à 150 individus estimés dans une même zone). **Une quantité nettement plus importante de juvéniles de corb a été recensée dans l'herbier de posidonie** (avec un total de 785 individus) **par rapport à l'enrochement de la digue** (avec un total de 54 individus) (**Figure 19**).

Posidonia oceanica, espèce endémique de la Mer Méditerranée, compose à elle seule un habitat majeur dans la survie de post-larves et juvéniles de nombreuses espèces de poissons (e.g. Francour, 1997 ; Kalogirou et al., 2010), offrant protection et nourriture en son sein. *Sciaena umbra* fait partie de ces espèces dont les juvéniles semblent occuper l'herbier de Posidonie (Grau et al., 2009). Nos observations semblent indiquer que les juvéniles produits en éclosion qui s'établissent dans cet habitat sembleraient développer un comportement naturel, caractéristique des juvéniles de cette espèce.

Parmi tous les individus ré-observés, seuls les individus aperçus le jour du relâché présentent un comportement 'indifférent', désignant le fait que ces individus ne fuient pas et ne sont pas attirés par le plongeur (Figure 19). Ce comportement disparaît à partir du lendemain du relâché (i.e. J1) et laisse place uniquement à des comportements de fuite à l'approche du plongeur (Figure 19). De la même façon, seuls 25 individus, sur la totalité des ré-observations (i.e. 864), ont été observés non-dissimulés (en pleine eau ou au-dessus du substrat), et la totalité de ces 25 individus a été recensée lors du suivi à J0 (Figure 19). Les suivis des jours suivants ont uniquement recensé des individus dissimulés dans les anfractuosités de l'enrochement ou dans la posidonie le long de ce transect (Figure 19).

Cette **modification des comportements observés, vers des individus qui ont tendance à fuir et à se dissimuler** pourrait être liée à :

- i) une acclimatation des juvéniles de corbs suite à leur relâché dans le milieu naturel. Plusieurs heures (> 4 h) après leur relâché, ces individus ont pu finir par trouver et utiliser un refuge, ainsi que développer un comportement plus craintif, de circonstance dans un nouvel environnement, contenant de potentiels prédateurs. Au cours du temps, les juvéniles de corbs relâchés deviendraient potentiellement plus cryptiques, ce qui correspond au comportement naturel des juvéniles sauvages de cette espèce ;
- ii) une mortalité, induite par la prédation, des juvéniles les plus audacieux et les moins craintifs (qui avaient moins tendance à se dissimuler et à fuir). La survie des individus présentant un comportement plus timide aurait pu être avantagée face à la pression de prédation.

Rappelons que le jour précédant le relâché, un suivi préliminaire de la zone a été effectué. Celui-ci a par exemple permis le comptage d'espèces potentiellement prédatrices de juvéniles de *S. umbra*. Au total, un mérou brun et onze serrans (aucun barracuda, loup, denti ou sériole) ont été observés le long du transect (ligne jaune, **Figure 18**) lors de cette plongée. Au cours des plongées de suivi post-relâché, d'autres espèces ont été signalées et/ou photographiées (e.g. des poulpes, seiches (**Figure 20**) et rascasses).



Figure 20 : Juvénile de corb (entouré) produit en éclosion à proximité d'une seiche (observation lors du suivi à J0 de l'année 2022)

Ainsi, la présence de prédateurs potentiels de *S. umbra* dans la zone de relâché a pu avoir un effet sur la diminution du taux de ré-observations au fil des jours, entraînant la mortalité (par prédation) ou la dispersion des individus relâchés. La dispersion de ces individus peut également être en lien avec la capacité biotique du milieu. Cette dernière notion est complexe à mesurer, mais est cependant souvent considérée comme un paramètre important à prendre en compte dans l'étude de la faisabilité d'un programme de restauration au sein d'un habitat précis (Lino, 2012). Une faible disponibilité en nourriture peut notamment être un paramètre poussant les juvéniles relâchés à s'aventurer hors de la zone de relâché et réduire leur temps de résidence dans la zone étudiée.

Il serait alors pertinent d'affiner le protocole de suivi afin d'estimer au plus près le taux de mortalité et le taux de dispersion, afin de comprendre au mieux les taux de ré-observations *in situ*.

SYNTHESE & PERSPECTIVES

DU RELÂCHÉ EXPÉRIMENTAL DE L'ANNÉE 2022

RELÂCHÉ

S. umbra

Suite au transport, à la manipulation (e.g. transfert entre bassins, vivier et cages) et aux 5 heures d'acclimatation en cage anti-prédation, **aucune mortalité** n'a été observée chez les juvéniles relâchés.

Le repérage *in situ* (notamment dans l'herbier de *P. oceanica*) de juvéniles marqués par des implants d'élastomère fluorescents (couleur jaune) est extrêmement facilité grâce à l'utilisation, dans l'**obscurité**, d'une **lampe VI**.

MARQUAGE

SUIVIS EN

PLONGÉE

S. umbra

Au cours du temps, une **diminution** significative **des ré-observations** (20,62 % à J0, 12 % à J1, 6,52% à J2, 1,95 % à J3, 0,05 % à J7 et 0 % d'individus ré-observés à J14) ainsi qu'une **modification des comportements** des individus ré-observés ont été relevées (à partir de J1, les corbs sont *uniquement observés dissimulés et présentant des comportements de fuite face aux plongeurs*). Ces observations pourraient être liés à la mortalité de ces individus (prédation), à leur dispersion ou à leur acclimatation au milieu naturel.

Les juvéniles de corb semblent être bien plus présents au sein de l'**herbier de Posidonie** (n=785) que dans l'enrochement de la digue (n=54).

5. Discussion générale de l'étude et conclusion

L'ensemble des relâchés expérimentaux effectués au cours de ces trois années de projet ont permis de lever de nombreux verrous concernant l'étude du comportement et l'estimation de la survie de juvéniles de denti et de corb d'élevage à court terme après un relâché.

5.1. Méthode de marquage

La méthode de marquage par le biais d'implants d'élastomère s'est tout d'abord montrée efficace pour un suivi *in situ* à court terme après un relâché de juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra*.

Le marquage de juvéniles de denti entre les rayons de la nageoire caudale et de juvéniles de corb au niveau de la zone frontale semble correspondre aux emplacements optimaux pour chacune de ces deux espèces. Cette méthode de marquage permet, *in situ*, de différencier visuellement (observation externe) les juvéniles d'élevage de potentiels juvéniles sauvages, sans nécessité de recapture. La propriété de fluorescence de cette méthode de marquage permet également une visualisation accrue des individus marqués, notamment lors de suivis nocturnes. Ces deux aspects rendent ainsi cette méthode très pertinente pour étudier la survie, la dispersion et les comportements *in situ*.

Dans cette **Étude 5**, ce marquage a montré (en 2021) un très bon taux de rétention (*i.e.* 99 %) plus d'un mois après le marquage (48 et 34 jours après le marquage, respectivement, pour les dentis et les corbs). Ainsi, **ce marquage semble être pertinent pour un suivi comportemental *in situ* à court terme après un relâché.**

Cependant, la rétention et la visibilité à long-terme de ces implants reste encore un point à éclaircir chez ces deux espèces. En effet, ces deux aspects semblent grandement être variables, notamment en fonction de l'espèce et de la zone d'injection. Dans la littérature, plusieurs auteurs ont étudié l'efficacité à long-terme des implants d'élastomère. Chez des juvéniles de brochet (LT \approx 24 cm) marqués entre les rayons des nageoires caudales ou anales, le taux de rétention de ce type de marque est supérieur à 80 % un an après le marquage (Brennan et al., 2005). Chez des juvéniles de maigre (LT \approx 20 cm) marqués au niveau de la zone operculaire, un bien plus faible taux de rétention a été observé avec seulement 48 % des individus encore marqués quatre mois (139 jours) après le marquage (Gil et al., 2017). Ces résultats plutôt discordants laissent à penser qu'il est inenvisageable d'extrapoler le taux de rétention à long terme de ces marques à une espèce qui n'a pas été étudiée dans ce but. À notre connaissance il n'existe actuellement aucune étude publiée qui s'est intéressée à l'efficacité à long terme du marquage par implants d'élastomère sur *D. dentex* ou *S. umbra*. Il serait alors pertinent

d'envisager une estimation de la rétention et de la visibilité à long terme de ce type d'implants chez ces deux espèces.

La capacité à reconnaître, longtemps après le relâché, les individus issus d'élevage permettrait d'estimer le taux de survie à long terme et la dispersion *in situ*, suite à des ré-observations dans le milieu ou à des captures de pêche. L'obtention de ces informations sur du long terme permettrait d'appréhender plus finement le succès d'une action de relâché. Dans un potentiel objectif de suivi à long-terme, un autre type de marquage pourrait être envisagé : le marquage en masse des otolithes. Cette méthode de marquage s'effectue par balnéation des individus à marquer et crée chimiquement une marque sur les otolithes de ces poissons. Cette marque est indélébile et peut ainsi être ré-observée tout au long de la vie de l'individu étudié (Campana, 1999). Cette méthode de marquage permet ainsi de réaliser un suivi sur plusieurs années post-relâché, et correspond donc aux marques les plus adaptées pour estimer l'intégration des individus dans la population naturelle et donc la contribution du relâché à la population ciblée.

Ce type de marquage interne permet uniquement l'identification des individus marqués par recapture et euthanasie. Cette méthode pourrait être intéressante pour l'estimation du taux de survie de ces individus, pêchés après une période de croissance en mer. De ce fait, cette méthode de marquage est adéquate pour le suivi à long terme d'individus relâchés en mer à des fins de restauration de population (Warren-Myers et al., 2018). De plus, elle est nettement moins chronophage que l'utilisation d'implants d'élastomère, qui nécessite une injection individuelle, et serait donc plus adapté pour le marquage d'un nombre conséquent d'individus.

L'utilisation d'un marquage des otolithes serait ainsi à envisager lors du relâché d'un grand nombre d'individus, avec pour objectif leur suivi à long-terme sans nécessité de les distinguer *in situ*. Au sein de la plateforme STELLA MARE, des expérimentations de ce type de marquage sur des juvéniles de denti et de corb *via* l'utilisation d'alizarine ou de calcéine constituent des perspectives proches, et ont même fait l'objet d'essais sur les juvéniles de corb.

5.2. Relâché et suivis denti

Les méthodes couplées de tri, de transport, de manipulation ainsi que d'acclimatation *in situ* ont permis, entre les deux années de relâchés expérimentaux de denti, de nettement améliorer le taux de survie au relâché de ces juvéniles.

L'utilisation de la transillumination semble être un ajout pertinent au protocole de tri pré-marquage, notamment pour les juvéniles de denti. Dans les lots actuels d'élevage de denti au sein de la plateforme, des individus présentant une malformation de la vessie natatoire sont encore largement présents aux tailles ciblées pour les relâchés (approximativement 33 % d'individus présentant des

malformations de la vessie natatoire sur un lot produit de plus de 4000 individus en 2021). Le tri de ces individus se doit d'être consciencieux afin de ne pas relâcher d'individus malformés dans le milieu, ces derniers étant bien plus sujet à une mortalité post-manipulation et post-relâché (cf section 3.1).

En 2021, la mise en place de cette méthode de tri et l'amélioration des étapes de manipulation et d'acclimatation ont permis l'obtention d'un très bon taux de survie suite au marquage, au transport et à l'acclimatation dans le milieu (cf sections 3.2 et 3.3).

Cependant, un très faible nombre d'individus (*i.e.* 0,96 % à J1) a été ré-observé *in situ* suite au relâché. Ce faible taux de ré-observations pourrait être lié à un des facteurs suivants ou une combinaison de ces facteurs :

- La mortalité des individus relâchés
- La dispersion des individus relâchés
- La méthodologie des suivis en plongée utilisée

Concernant la mortalité *in situ* de juvéniles produits en éclosion, diverses causes peuvent en être responsables. Dans leur étude sur des juvéniles de sar commun (*Diplodus sargus*) produits en éclosion, D'Anna et al. (2004) ont pu mettre en évidence deux principaux facteurs de mortalité post-relâché : la pêche (professionnelle et récréative) ainsi que la prédation.

Dans notre étude, le fait *i)* que le relâché de denti de 2021 ait été effectué dans un cantonnement de pêche où toute activité de pêche y est proscrite et *ii)* que ces individus aient été relâchés à des tailles sans intérêt halieutique, induit une très faible probabilité que les individus relâchés aient été pêchés. Cependant, ces juvéniles, naïfs à toute forme de prédation durant leur élevage en bassin, ont certainement rencontré des prédateurs suite à leur relâché *in situ*. Par exemple, D'Anna et al. (2004) ont estimé, 24h post-relâché, que 10 % du taux de mortalité de juvéniles de sar produits en éclosion (LT ≈ 11,5 cm) était due à la prédation (étude des contenus stomacaux de prédateurs).

Une autre cause potentielle de mortalité post-relâché, affectant des juvéniles produits en éclosion, peut être leur incapacité ou leur inefficacité à se nourrir dans le milieu naturel. Les individus utilisés dans cette étude ont été nourris avec de l'aliment sec tout au long de leur période d'élevage. Seul leur stade larvaire a été marqué par un nourrissage aux proies vivantes (*i.e.* rotifères et artémias), correspondant cependant à une période lointaine dans leur histoire de vie. Rappelons qu'un entraînement au nourrissage sur proies vivantes a déjà montré l'amélioration des performances de nourrissage de nombreuses espèces de poissons (voir la littérature citée au sein de l'**Étude 3** de ce manuscrit). Des juvéniles de *Thymallus thymallus*, nourris sur proies vivantes plusieurs semaines avant leur relâché, présentent un taux de survie *in situ* environ deux fois supérieur à leurs congénères nourris uniquement sur aliments secs (Czerniawski et al., 2015).

Une dispersion au-delà de la zone recensée lors des suivis peut, comme mentionné précédemment, être une cause induisant un faible taux de ré-observations des juvéniles *in situ*. Le fait que les juvéniles de denti se dispersent loin du site de relâché, et relativement rapidement, pourrait être une hypothèse envisageable. Une tendance à la dispersion a pu être mise en évidence chez les juvéniles ($\approx 8,7$ cm LT) d'élevage d'une autre espèce de Sparidae, *D. sargus*, suite à leur relâché en mer (D'Anna et al., 2012). Environ un mois après leur relâché, quasiment la moitié des individus a été ré-observée au-delà d'un kilomètre du site de relâché, avec des juvéniles ré-observés jusqu'à 11 km.

Une forte tendance à la dispersion pourrait être mise en lien avec l'idée que les juvéniles relâchés découvrent pour la première fois un environnement complexe dans lequel, par exemple, toute notion de refuge leur est encore inconnu. Différents auteurs ont émis l'hypothèse que des individus d'élevage sans précédente expérience d'un environnement naturel pourraient ne pas être en capacité de reconnaître des stimuli environnementaux (*e.g.* refuges) nécessaires à la colonisation de leur nouvel habitat (Olla, 1994 ; Santos et al., 2006). Dans l'étude de D'Anna et al. (2012), mentionnée précédemment, une plus faible dispersion a été enregistrée chez les juvéniles de sar élevés dans des bassins enrichis avec des refuges contrairement à leurs congénères qui n'avaient pas l'accès à des refuges durant leur stabulation (respectivement 2,4 et 3,7 km parcourus en moyenne, un mois après le relâché). De façon à limiter la dispersion *in situ* des individus relâchés, il pourrait être pertinent d'acclimater, dans les bassins de stabulation, les juvéniles de denti à relâcher à la présence de refuges, propices à la protection de petits juvéniles dans le milieu naturel.

Les deux transects d'un kilomètre de long, mis en place en 2021, avaient pour objectif d'étendre le suivi des juvéniles de denti sur une distance côtière conséquente afin d'appréhender une potentielle tendance à la dispersion de ces individus. Cependant, cette méthode de suivi ne s'est pas montrée optimale pour appréhender les comportements, la survie et la dispersion des juvéniles relâchés.

Lors du relâché, la majorité des juvéniles de denti se sont dispersés rapidement hors de la zone de relâché, c'est-à-dire hors du champ de vision des plongeurs observant le comportement des individus sortant des cages. Il semble alors important de mettre l'accent sur cette étape d'ouverture des cages afin d'étudier la tendance à la dispersion des juvéniles de denti en s'intéressant à la problématique suivante : est-ce qu'à cette étape les individus s'enfuient immédiatement loin ou s'éloignent-ils seulement en périphérie de la zone de relâché ? L'estimation de la dispersion des individus relâchés pourrait se concrétiser par la mise en place de plongeurs, éloignés de plusieurs dizaines et centaines de mètres des cages, afin de quantifier le nombre d'individus qui parcourraient de telles distances à la suite immédiate de l'ouverture des cages.

Ainsi, une meilleure compréhension de la dispersion immédiate de ces juvéniles permettrait la mise en place d'une méthode de suivi plus adéquate pour cette espèce.

Comme mentionné précédemment, le taux de ré-observations d'un lot relâché peut également être influencé par la méthodologie des suivis en plongée. En effet, le nombre de poissons observés dépend à la fois de la surface et de l'habitat prospecté mais aussi de la méthode de prospection utilisée. Ces paramètres se doivent d'être adaptés à l'espèce ciblée de façon à obtenir une estimation au plus juste de l'abondance de ces organismes dans la zone. Les caractéristiques et tendances comportementales de l'espèce jouent un rôle important sur la quantification de ces organismes (Pais & Cabral, 2018). Des organismes cryptiques, craintifs ou bien très mobiles sont, par exemple, bien moins aisément repérables *in situ* et par conséquent plus aisément sous-estimés (Harmelin-Vivien et al., 1985 ; Tessier et al., 2013 ; Pais & Cabral, 2018).

En 2021, il a été choisi d'effectuer deux suivis distincts pour permettre un suivi adapté à chacune des deux espèces. Cependant, la méthode de suivi utilisée a quelque peu été dictée par les connaissances du comportement d'individus adultes. En effet, tout comme les juvéniles de corb, les juvéniles de denti d'aussi petites tailles sont très peu observés *in situ* (e.g. Dulčić et al., 2002 ; Cheminée et al., 2017). L'écologie et le comportement naturel des petits juvéniles de ces deux espèces sont par conséquent relativement ignorés. Le très faible taux de ré-observations des juvéniles de denti lors des suivis de 2021 pourrait laisser à penser que leurs comportements écologiques ne correspondent pas à ceux considérés lors de la mise en place des protocoles de suivi. Suite à l'estimation d'une très faible densité de juvéniles de denti dans des zones considérées comme propices à l'établissement de juvéniles de poissons d'espèces necto-benthiques (habitats sableux et rocheux), Cheminée et al. (2017) avaient déjà émis l'idée que ces zones pourraient finalement ne pas correspondre aux habitats préférentiels des juvéniles de denti.

La difficulté à observer ce qui se cache dans l'herbier de *P. oceanica* a déjà été mentionné lors du suivi des juvéniles de corb en 2021. Lors de ce suivi, aucun corb n'a pu être aperçu. Or en 2022, la majorité (i.e. environ 91 %) des individus observés se dissimulait dans des tâches d'herbier de posidonie. Ainsi, le faible taux de ré-observation de juvéniles de denti en 2021 pourrait être lié au comportement cryptique de ceux-ci, dissimulés dans de l'herbier de posidonie. En exploitant la fluorescence des implants d'élastomère, **une recherche plus approfondie dans l'herbier à *P. oceanica* serait à envisager pour de futurs suivis post-relâché de juvéniles de denti.**

Les dentis adultes ont un rythme d'activité diurne (Francescangeli et al., 2022) mais semblent être plus fréquemment observés au crépuscule (Condal et al., 2012). Le comportement nyctéméral des juvéniles de denti pouvant être similaire à celui des adultes, des observations en plongée au crépuscule pourrait être envisagés pour de futurs suivis.

5.3. Relâché et suivis corb

Au cours de ces trois années de relâchés expérimentaux, les méthodes couplées de transport, de manipulation ainsi que d'acclimatation *in situ* ont permis de nettement améliorer le taux de survie au relâché des juvéniles de corb produits en éclosérie. **Plus de 99 % des individus sélectionnés pour partir en mer ont été estimés vivants au moment de l'ouverture des cages lors des relâchés de juvéniles de corb en 2021 et 2022.**

Lors de l'étape d'ouverture des cages en 2021 et 2022, la majorité des juvéniles de corb a été observée restant dissimulée à l'intérieur des cages d'acclimatation pendant les 25 min d'observation. De façon à prendre en considération leur tendance à la dissimulation, il serait intéressant d'utiliser un autre design d'abri anti-prédation, afin de limiter toute manipulation des individus et donc de limiter leur stress. La nécessité de pousser délicatement ces individus hors de la cage lors des précédents relâchés résidait dans le fait que les cages cylindriques utilisées avaient une face fermée au niveau du substrat, et ne pouvaient donc pas être soulevées. Un abri anti-prédation sous forme de cloche, pouvant être soulevée pour libérer les poissons, limiterait les interactions avec ceux-ci et serait plus adapté aux juvéniles de corb. Ce type d'abri anti-prédation a, par exemple, été utilisé lors du projet CasCioMar (Cdc biodiversité & Ecocean ; projets-ecocean/casciomar/).

Au centre de cette cloche, les juvéniles de corb pourrait avoir accès à un habitat d'émancipation. Ce dernier serait constitué de cachettes leur permettant de se dissimuler avant de, progressivement, pouvoir coloniser les espaces environnants. Au préalable, ces habitats d'émancipation devraient pouvoir être installés dans les bassins d'élevage pour permettre un transfert de ces juvéniles avec leur habitat.

Le suivi en plongée de 2022 a permis pour la première fois un taux de ré-observations significatif à court terme après le relâché des juvéniles de corb, contrairement aux actions expérimentales de relâché précédentes.

Le taux de ré-observation de juvéniles de corb en 2022 a décru au fil des jours (de 433 observés le soir du relâché à 0 individus observés à J14, respectivement, 20,62 % et 0 %). Comme cela a pu être discuté précédemment, cette diminution temporelle pourrait être liée à la mortalité ou à la dispersion des individus relâchés (*cf* section 4.4).

En lien avec la mortalité des individus relâchés en mer l'hypothèse d'une vulnérabilité accrue à la prédation des juvéniles marqués à l'aide d'implants d'élastomère pourrait être posée. Cependant, Reeves & Buckmeier (2009) ont montré, chez trois espèces de poissons, que l'injection d'implants d'élastomère n'influait pas le risque de se faire ingérer par un prédateur. Ainsi, ce type de marquage n'aurait pas rendu les juvéniles de corb plus susceptibles de se faire chasser. Cependant,

tout comme pour les juvéniles de denti, les juvéniles de corb relâchés en mer sont naïfs à toute forme de prédation. Un conditionnement dans un environnement où est présent un prédateur a déjà montré des améliorations du taux de survie post-relâché de juvéniles à relâcher en mer (D'Anna et al., 2012). Il serait intéressant de tester l'effet d'un tel entraînement sur le taux de survie post-relâché de juvéniles de corb, et également de denti. Dans un bassin contenant un refuge permettant leur dissimulation et leur survie, un lot de corb pourrait être mis en présence d'un prédateur dans un bassin. Ce lot ainsi qu'un lot témoin, naïf aux dangers de la prédation, pourraient être marqués différemment et relâchés en mer. La potentielle différence de taux de ré-observation post-relâché des individus de chacun des lots permettrait d'estimer si le taux de survie de ces juvéniles peut être amélioré *via* un entraînement à la prédation.

5.4. Conclusion

L'obtention de nouvelles connaissances concernant les étapes de marquage, transport, manipulation, acclimatation et relâché pour la maximisation de la survie de juvéniles de denti et de corb produits en éclosérie a assurément été amorcée. L'acquisition de futures et nouvelles connaissances sur le comportement de ces juvéniles *in situ*, après leur relâché dans le milieu naturel, seront nécessaires pour l'estimation de leur survie et ainsi, plus largement, pour mieux appréhender un potentiel programme de restauration.

6. Annexes

Annexe 1 : Observations visuelles, en plongée, des juvéniles de *Sciaena umbra* d'élevage le long de la digue du port de Saint-Florent (cf **Figure 19**) au cours des 6 jours de suivi en plongée (J0, J1, J2, J3, J7 et J14) de l'année 2022

	Abondance	Environnement	Comportement
J0	1	Caché / Enrochement digue	Indifférent
	1	Caché / Enrochement digue	Indifférent
	1	Caché / Enrochement digue	Indifférent
	1	Caché / Enrochement digue	Indifférent
	1	Caché / Enrochement digue	Indifférent
	2	Caché / Enrochement digue	Indifférent
	1	Caché / Enrochement digue	Indifférent
	1	Pleine eau	Indifférent
	2	Caché / Posidonie	Fuite proche
	10	Caché / Posidonie	Fuite proche
	1	Pleine eau	Fuite proche
	1	Pleine eau	Indifférent
	150	Caché / Posidonie	Indifférent
	5	Pleine eau	Indifférent
	3	Pleine eau	Indifférent
	1	Caché / Enrochement digue	Indifférent
	1	Caché / Enrochement digue	Indifférent
	2	Pleine eau	Fuite proche
	5	Pleine eau	Indifférent
	60	Caché / Posidonie	Indifférent
	10	Caché / Posidonie	Indifférent
	2	Caché / Enrochement digue	Indifférent
	75	Caché / Posidonie	Indifférent
	3	Caché / Enrochement digue	Indifférent
	50	Caché / Posidonie	Indifférent
	20	Caché / Posidonie	Indifférent
	2	Caché / Posidonie	Indifférent
	1	Pleine eau	Indifférent
	10	Caché / Enrochement digue	Indifférent
	5	Pleine eau	Indifférent
	1	Sur sédiment	Indifférent
	3	Caché / Enrochement digue	Indifférent
1	Caché / Enrochement digue	Indifférent	
J1	10	Caché / Posidonie	Fuite proche
	20	Caché / Posidonie	Fuite proche
	10	Caché / Posidonie	Fuite proche
	20	Caché / Posidonie	Fuite proche

	80	Caché / Posidonie	Fuite proche
	10	Caché / Posidonie	Fuite proche
	1	Caché / Posidonie	Fuite proche
	10	Caché / Posidonie	Fuite proche
	40	Caché / Posidonie	Fuite proche
	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	40	Caché / Posidonie	Fuite proche
	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	2	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	10	Caché / Posidonie	Fuite proche
	10	Caché / Posidonie	Fuite proche
	5	Caché / Posidonie	Fuite proche
	42	Caché / Posidonie	Fuite proche
	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
J2	40	Caché / Posidonie	Fuite proche
	5	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	2	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	15	Caché / Posidonie	Fuite proche
	4	Caché / Posidonie	Fuite proche
	5	Caché / Posidonie	Fuite proche
	15	Caché / Posidonie	Fuite proche
	8	Caché / Posidonie	Fuite proche
J3	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	1	Caché / Enrochement digue	Fuite proche
	10	Caché / Posidonie	Fuite proche
J7	1	Caché / Posidonie	Fuite lointaine

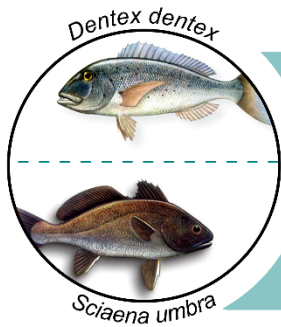
Annexe 3 : Feuille de suivi de l'observation en plongée des comportements de juvéniles de denti et de corb lors de l'ouverture des cages anti-prédation en 2021

FEUILLE D'OBSERVATIONS PLONGEE RELÂCHÉ JUVENILES 2021																			
Binôme plongeurs :																			
Cage : N°1		N°2		Acclimatation (h) :				Mortalité (nb) :											
Date / heure :				Profondeur (m) :				Temps total plongée :											
Visibilité: 1		2		3		4		5		Courant : 1		2		3		4		5	
Tps de plongée avant l'ouverture de la cage	Temps de plongée (en min) avant sortie...						Temps poussé sortie												
	... du 1 ^{er} individu		... de 50%		... de 100%														
							Nb individus												
Nb d'individus	Sortie rapide		Sortie lente (exploration)				Majorité de sortie ...												
	[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]	En groupe												
]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]	Solitaire												
Temps après la sortie du premier individu	Dissimulation (herbier, trou de roche)		Fuite lointaine (distance de visibilité)		Exploration proche (rayon de 2 m)		Nb de groupes												
	Nb ind / groupe																		
	10 min	[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]												
]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]												
	20 min	[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]												
]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]												
30 min	[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]													
]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]													
Remarques :																			

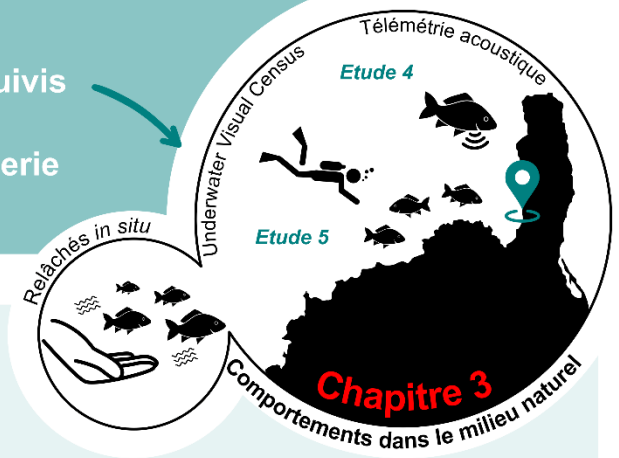
Annexe 4 : Feuille de suivi de l'observation en plongée des comportements de juvéniles de corb lors de l'ouverture des cages anti-prédation en 2022

FEUILLE D'OBSERVATIONS PLONGEE									
Suivi Ouverture Cage Corbs 2022									
Binôme plongeurs :									
Cage : OUEST MILIEU EST			Acclimatation (h) :			Mortalité (nb) :			
Date / heure :			Profondeur (m) :			Temps total plongée :			
Visibilité: 1 2 3 4 5					Courant : 1 2 3 4 5				
Tps de plongée avant l'ouverture de la cage	Temps de plongée (en min) avant sortie...						Temps poussé sortie		
	... du 1 ^{er} individu		... de 50%		... de 100%		Nb individus		
Nb d'individus	Sortie rapide		Sortie lente (exploration)				Majorité de sortie ...		
	[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]	En groupe Solitaire		
]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]			
Temps après la sortie du premier individu	% ind sortis	Dissimulation (herbier, trou de roche)		Fuite lointaine (distance de visibilité)		Exploration proche (rayon de 2 m)		Nb de groupes Nb ind / groupe	
		[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]		
10 min]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]		
		[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]		
20 min]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]		
		[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]		
30 min]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]]50 – 75%]]75 – 100%]		
		[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]	[0 – 25%]]25 – 50%]		
Remarques :									

SYNTHÈSE



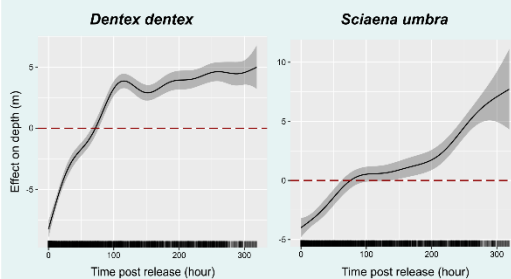
Relâchés expérimentaux & suivis de juvéniles de denti et de corb produits en éclosérie



17,5 - 28 cm LT

Etude 4

- **Rapide dispersion** hors de la zone d'étude des juvéniles de denti et de corb



- Au fil des heures après relâché, les juvéniles de denti et de corb s'aventurent à de plus grandes profondeurs

- Les juvéniles de denti et de corb ne s'établissent pas au sein de la zone d'étude mais semblent **commencer à s'acclimater** au milieu naturel

Etude 5

- **Très bonne rétention** d'implants d'élastomère plusieurs dizaines de jours post-marquage, entre les **rayons de la nageoire caudale** de dentis et au niveau de la **zone frontale** de corbs
- Mise en évidence d'importants taux de **malformations de la vessie natatoire** chez les **dentis** → impact sur le comportement et la mortalité



~ 6 - 17 cm LT



- Juvéniles de **corb** largement dissimulés dans l'herbier de **Posidonia oceanica**

- **Très bon taux de survie** au moment (suite au transport, à la manipulation et l'acclimatation post-relâché ; *Etude 5*) et à court-terme après le relâché (*Etude 4*)

CHAPITRE 4



ÉTUDE DE LA DIVERSITÉ
GÉNÉTIQUE DE LOTS DE
JUVÉNILES DE DENTI ET
DE CORB D'ÉLEVAGE

AVANT-PROPOS DU CHAPITRE

Le Chapitre 4, constitué de l'**Étude 6**, a pour objectif de **caractériser la diversité génétique de lots de juvéniles de denti et de corb produits en éclosion** et de la **comparer à la diversité génétique des populations naturelles** de ces deux espèces. Cette étude vise également à estimer le nombre effectif de géniteurs participant à la production de juvéniles en éclosion et la part de leur participation dans cette production. Ces travaux ont pour but de parvenir à une **gestion optimale des stocks de géniteurs des deux espèces à des fins de restauration de population**.

Il est à noter que les expérimentations effectuées dans ce chapitre ont fait l'objet d'un avis favorable de la part du comité d'éthique en expérimentation animale n°073 et d'une autorisation de projet de la part du Ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation.

Investigating genetic diversity in hatchery-produced *Dentex dentex* and *Sciaena umbra* for restocking

Salomé Ducos^{1,2}, Patrick Berrebi³, Bruno Guinand⁴, Mikaël Demolliens¹, Antoine Aiello¹, Eric D. H. Durieux^{1,2}

¹ CNRS-UMS 3514 STELLA MARE, University of Corsica Pasquale Paoli, Biguglia, France

² CNRS-UMR 6134 Sciences Pour l'Environnement, University of Corsica Pasquale Paoli, Corte, France

³ Genome - Research & Diagnostic, Saint-Just, France

⁴ CNRS, IRD, EPHE, ISEM, University of Montpellier, Montpellier, France

RÉSUMÉ

Dentex dentex et *Sciaena umbra* sont deux espèces de poissons vivants dans les eaux côtières de la mer Méditerranée, où elles sont considérées « Vulnérable » sur la liste rouge de l'UICN. Avec l'accroissement des connaissances sur la reproduction et l'élevage en captivité de ces deux espèces, ces dernières peuvent être envisagées comme de potentielles espèces candidates à de la restauration active de population autour de la Corse. Cependant, l'utilisation de juvéniles produits en éclosérie, pour de la restauration de population, nécessite l'analyse génétique de ces individus de façon à s'assurer qu'un relâché dans le milieu naturel n'affecterait pas la diversité génétique des populations sauvages. Cette présente étude a ainsi comme objectif principal d'évaluer la diversité génétique de juvéniles de denti et de corb produits en éclosérie et de la comparer à celle de populations sauvages corses. La diversité génétique a été étudiée par le biais de marqueurs microsatellite (n=8 pour *D. dentex* et n=11 pour *S. umbra*).

Pour chaque espèce, la diversité génétique des lots de géniteurs a été montrée comme étant représentative de celle retrouvée chez les populations sauvages. Ce résultat constitue la première étape fondamentale à la production de juvéniles dans un but de conservation de la diversité génétique naturelle. Cependant, cette étude a mis en évidence *i)* un excès d'hétérozygotes au sein des lots de juvéniles des deux espèces et *ii)* une différenciation génétique significative entre les lots de juvéniles et les lots sauvages. Ces résultats semblent liés à un succès reproducteur inégal des individus

composants les lots de géniteurs. Chez *S. umbra*, 29 % du lot de géniteur a participé à la production des juvéniles étudiés. Chez *D. dentex*, le lot de juvéniles étudiés est en grande partie issu de reproducteurs dominants (un couple de géniteurs a produit, ensemble, 45 % du lot). Les individus constituant les lots de géniteurs ont tous été pêchés dans le milieu naturel. Cependant, il est illustré dans cette étude que l'utilisation de géniteurs sauvages peut ne pas permettre d'assurer le maintien de la diversité génétique des populations sauvages. Cette étude met en lumière l'idée que la production d'individus en captivité peut être la source de distorsions génétiques. Ainsi, le contrôle génétique des lots de juvéniles produits en écloserie est essentiel à des fins de restauration active de population.

Mots-clefs : Conservation ; Corse ; Espèces menacées ; Marqueurs microsatellites ; Poissons méditerranéens

1. Introduction

Since several decades, marine biodiversity is challenged by incessant anthropogenic activities (O'Hara et al., 2021). The Mediterranean Sea is a biodiversity hotspot (Coll et al., 2010) that does not escape such pressures, including pollution and fisheries overexploitation that have induced a weakening of several habitats and fish stocks (Coll et al., 2010). Therefore, numerous marine species are nowadays considered threatened in this region (IUCN, 2022).

This is the case of the common dentex, *Dentex dentex* (Linnaeus, 1758), and the brown meagre, *Sciaena umbra* (Linnaeus, 1758), two patrimonial coastal fish species that can be found in the Mediterranean Sea, where stocks of both species are considered vulnerable, as listed in the IUCN Red List (Bizsel et al., 2011a, 2011b). Both are considered long-lived species (Grau et al., 2009; Marengo et al., 2014) making them all the more fragile to fishing pressure.

As both species are of potential interest to marine aquaculture production, some barriers have been removed concerning their reproduction in captivity, rearing and survival in hatchery (e.g. for *D. dentex*: Koumoundouros et al., 2004; Giménez et al., 2008; for *S. umbra*: Chatzifotis et al., 2006; Hamzaçebi & Can, 2021; Millot et al., 2023). In addition, a few recent studies took an interest in studying individual performances and behaviours of hatchery-produced *D. dentex* and *S. umbra* juveniles (e.g. Ducos et al., 2022a, 2022b). All these improvements of knowledge on both species allowed envisaging *D. dentex* and *S. umbra* as potential candidate species in restocking programs using hatchery-produced juveniles.

Restocking actions (i.e. releasing hatchery-reared organisms to the natural environment in the purpose of restoring depleted wild populations; *sensu* Leber, 2013) have increasingly been considered as a potential management tool to fight or limit the depletion of marine fish stocks. The early 90s marked the beginning of published scientific papers focusing on the effectiveness of releasing hatchery-produced marine fish (reviewed in Leber, 2013). Since then, numerous countries worldwide started to focus on the restocking potential of several marine fish species (e.g. *Pagrus major* in Japan: Shishidou, 2002; *Paralichthys adspersus* in Chile: Cárcamo et al., 2021), including countries surrounding the Mediterranean Sea (e.g. *Sparus aurata* in Spain: Sanchez-Lamadrid, 2001; *Epinephelus marginatus* in Italy: G. La Mesa et al., 2008; Donadelli et al., 2015). Capacities to efficiently produce fish juveniles is an essential step for restoration goals (Lorenzen et al., 2013). However, many other aspects should be taken into account for reaching successful and viable restocking actions for conservation settings. For instance, numerous experts have alerted on the necessity of improving post-release survival of hatchery-reared individuals in the wild (e.g. by selecting an optimal size-at-release, or a feeding training period before the release; Brown & Day, 2002), and on the necessity of performing genetic

controls of hatchery stocks (*e.g.* Bert et al., 2007). The latter wishes to emphasize that releasing hatchery fish must not alter wild genetic diversity in order not to impact evolutionary potential of wild populations (Primack et al., 2012). The monitoring of genetic diversity in hatchery-produced individuals is therefore mandatory before developing a restocking programme.

In Corsica - the largest French Mediterranean island - the STELLA MARE laboratory has succeeded in captive breeding *D. dentex* and *S. umbra* and rearing their hatchery-produced larvae and juveniles. Juveniles have been the subject of scientific experiments aimed at understanding their performances and behaviours (*e.g.* predation, escape, exploration) for a potential restocking purpose (Ducos et al., 2022a, 2022b). Hatchery-reared fish of both species must now be studied more closely regarding broodstock fecundity together with the genetic diversity of juveniles that could be released at sea. Several assessments of genetic parameters have been performed in *D. dentex*, in both the wild (using allozyme markers: Bargelloni et al., 2003; using microsatellite markers: Marengo et al., 2017; Viret et al., 2018) and the hatchery environments (using microsatellite markers: Borrell et al., 2008). In the wild, Bargelloni et al. (2003), Marengo et al. (2017) and Viret et al. (2018) reported not significant genetic differentiation between *D. dentex* populations across Mediterranean Sea. To our knowledge, only a single study investigating the genetic differentiation among wild populations from the Black and the eastern Mediterranean Sea was carried out in *S. umbra* (using *Cytb* and 16S rRNA genes; Firdin, Eroglu & Altinok, 2016). Whatever, each species appears as data deficient regarding the levels of gene diversity of hatchery-produced individuals before their release in the wild for conservation purposes.

Microsatellites are nuclear DNA markers that are largely used in conservation biology to estimate gene diversity within- and among population differentiation, inbreeding, as well as parentage (Saura & Faria, 2011; Abdul-Muneer, 2014). The present study aims to investigate microsatellite gene diversity of hatchery-produced *D. dentex* and *S. umbra* juveniles compared to the wild Corsican populations that were used to seed the hatchery broodstock. Another goal is to estimate the effective number of individuals that contributed to juvenile production in the hatchery, both findings that could help hatchery management for a restocking purpose.

2. Materials & methods

2.1. Rearing and sampling

At STELLA MARE laboratory, one *D. dentex* and one *S. umbra* broodstocks were used to produce larvae which became the studied juveniles of this experiment. Individuals that seeded *D. dentex* broodstock were fished in the wild between 2015 and 2019 in waters around Corsica (in geographical zones around Bastia and Macinaggio; **Figure 1**) and kept in captivity ever since. Individuals from *S.*

umbra broodstock were also fished in Corsican waters (in geographical zones around Canari; **Figure 1**), in 2018 and 2019. Broodstocks were composed of 12 and 17 individuals for *D. dentex* and *S. umbra*, respectively. Individuals from each species broodstock were maintained together in a 12 m³ cylindrical tank. Individual information on each broodstock is summarized in **Table 1**. Sexing was performed through stripping or ultrasonography.

In contrast to *S. umbra* spawning that occurred during the natural breeding period (*i.e.* spring), *D. dentex* spawning occurred a few months in advance due to artificially shifted natural photoperiod and temperature manipulations. The *S. umbra* juveniles genotyped in this study (n=100) were part of a stock that spawned in March 2021. The *D. dentex* juveniles genotyped in this study (n=98) were part of a stock that, unlike the *S. umbra* juvenile stock, was a mix of two egg batches that have been laid in January and February 2021.

The *D. dentex* wild genotypes included in this study (n=134 individuals) came from the pool of genotypes analysed in Viret et al. (2018). Twenty dentex analysed in 2018 were reanalysed among the samples from 2021 to ensure the homogeneity of the genotypings. The *D. dentex* wild genotypes used in this present study came from wild fish that were fished in six different geographical zones in Corsican waters close to Bonifacio, Ajaccio, Galéria, Saint-Florent, Giraglia and Bastia (**Figure 1**). Information on sampling locations, tissue preservation, DNA extraction and molecular data acquisition for dentex can be found in Viret et al. (2018). The *S. umbra* wild individuals used in this study (n=99) were also fished around Corsican coasts (in geographical zones around Sari-Solenzara, Centuri and Canari; **Figure 1**) between 2017 and 2021 by local artisanal fisheries.

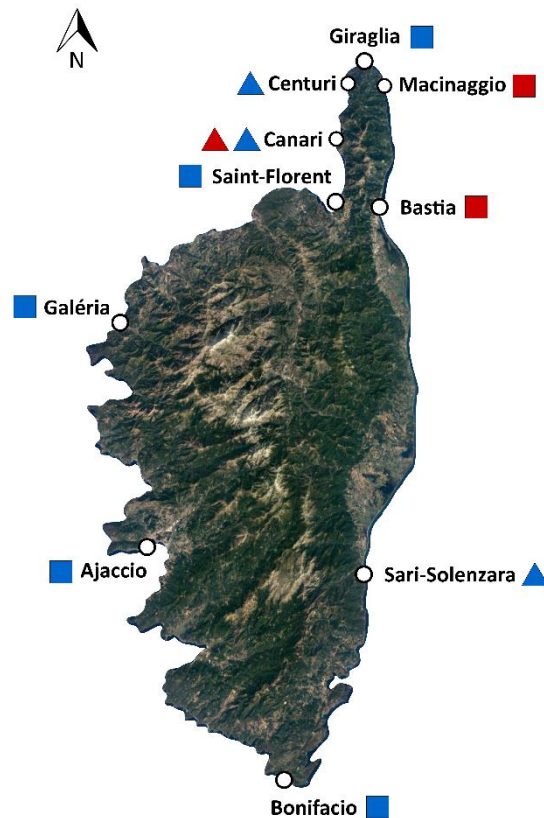


Figure 1: Geographical Corsican locations mentioned in this study. The geometric shapes indicate the sampling of wild (blue) or broodstock (red) *Dentex dentex* (square) or *Sciaena umbra* (triangle) individuals in geographical zones around the listed locations (background image: Google Earth)

Except for wild individuals that were collected dead after professional fisheries catches, sampling of a small fragment of caudal fin was performed on anaesthetized fish (Benzocaine, 150 ppm for broodstock and juveniles). All biological materials were individually conserved in ethanol (NORMAPUR, 96%) before DNA extraction.

Table 1: Individual information on *Dentex dentex* and *Sciaena umbra* broodstocks. Question mark at the “sex” column means that sex was unknown before the statistical analyses

Species	ID analysis	Tag number	Sex	Weight (g)	Total length (cm)
<i>Dentex dentex</i>	BS01	12689	Female	2506	54
	BS02	12683	?	2706	58
	BS03	12656	Female	4080	62
	BS04	13073	Female	5304	70
	BS05	13072	Female	5390	68
	BS06	12660	Male	6150	68
	BS07	12659	Male	7196	75
	BS08	12654	Female	3850	62
	BS09	12655	Female	5416	68
	BS10	13063	Male	4274	65
	BS11	13074	Female	2928	59
	BS12	13078	Male	5566	69
<i>Sciaena umbra</i>	BS01	12677	Male	806	37
	BS02	13082	Male	1060	43
	BS03	13081	Male	862	37,5
	BS04	13052	Male	654	36
	BS05	13097	Male	754	36
	BS06	13057	Male	758	37
	BS07	13094	Male	608	34
	BS08	13060	?	384	30
	BS09	13056	Male	558	33
	BS10	13058	Male	546	32,5
	BS11	12667	Female	1332	44
	BS12	13093	Female	668	35,5
	BS13	13099	Female	686	34
	BS14	13059	Male	598	34
	BS15	13053	Male	812	37
	BS16	13091	Female	636	34
	BS17	13096	Male	1286	44

2.2. Genotyping

Microsatellites markers used in this study were 8 and 11 in number for *D. dentex* and *S. umbra* respectively (**Table 2**). The 8 loci used for the genotyping of *D. dentex* were previously used by the STELLA MARE laboratory on the same species in Marengo et al. (2017) and Viret et al. (2018) after

being developed on several Sparidae species (e.g. Batargias, 1999; Launey et al., 2003; R. C. Brown et al., 2005; De la Herrán et al., 2005; Vogiatzi et al., 2011). Except for the SaGT41b locus that was initially used on *D. dentex*, the 11 loci used for the genotyping of *S. umbra* were set up on other Sciaenidae species (cross-priming: Batargias, 1999; Saillant et al., 2004; Karlsson et al., 2008) and, to our knowledge, this is the first time they have been used in the brown meagre.

Fin clips were cleared of ethanol, and a piece of each fin was used for DNA extraction following the Chelex method (Estoup et al., 1996). All genotyping procedure (from PCR amplifications, sequencing of amplified PCR products to alleles sizes assessment) followed the exact same method used in Viret et al. (2018), described in their method section. Only annealing temperature differed from Viret et al. (2018): in the present study annealing step was performed at 52 to 62°C (as listed in **Table 2**). For more information, sequence of primers can all be found in studies that initially described the loci used in this study (**Table 2**).

Table 2: Microsatellites markers used for genotyping both species in this study, and their amplification conditions

Species	Locus	Repeat motif	Annealing temperature (° C)	References
<i>Dentex dentex</i>	Ds33	(GT) ₁₇ C(GT) ₂	56	De la Herrán <i>et al.</i> (2005)
	Dxd16	(GT) ₁₅ (GA) ₁₈	56	De la Herrán <i>et al.</i> (2005)
	SaGT41b	(AC) ₁₃	56	Batargias <i>et al.</i> (1999)
	CL1014	(CA) ₁₆	58	Vogiatzi <i>et al.</i> (2011)
	CL168	(CTA) ₉	58	Vogiatzi <i>et al.</i> (2011)
	Sai19	(GT) ₂₅	56	Brown <i>et al.</i> (2005)
	SauE82	(CA) ₁₂ AA(CA) ₇	56	Launey <i>et al.</i> (2003)
	SauI41INRA	(CA) ₉ CG(CA) ₄ CG(CA) ₁₃	56	Launey <i>et al.</i> (2003)
<i>Sciaena umbra</i>	SaGT41b	(AC) ₁₃	56	Batargias <i>et al.</i> (1999)
	Soc35	(CT) ₅ (CA) ₉	62	Saillant <i>et al.</i> (2004)
	Soc44	(CA) ₂₂ (GT) ₅	62	Saillant <i>et al.</i> (2004)
	Soc156	(CCT) ₆ (TCC) ₄	58	Saillant <i>et al.</i> (2004)
	Soc204	(CTG) ₁₂	58	Saillant <i>et al.</i> (2004)
	Soc418	(TG) ₂₄	52	Saillant <i>et al.</i> (2004)
	Soc421	(TG) ₃₄	56	Saillant <i>et al.</i> (2004)
	Soc424	(CA) ₁₅	56	Saillant <i>et al.</i> (2004)
	Soc430	(TG) ₂₃	52	Saillant <i>et al.</i> (2004)
	Soc524	(CA) ₂₅	52 – 58	Karlsson <i>et al.</i> (2008)
	Soc526	(CA) ₁₆	52 – 58	Karlsson <i>et al.</i> (2008)

2.3. Genetic data analyses

In order to minimize potential statistical bias that could be provoked by missing data, all *D. dentex* individuals displaying more than one missing monolocus genotype (on a total of 8 loci) and *S. umbra* individuals displaying more than two missing monolocus genotype (on a total of 11 loci) were removed from the analyses.

GENETIX software (version 4.05.2; Belkhir et al., 2004) was used to calculate the average number of alleles per locus (A), the observed heterozygosity (H_o) and the expected unbiased heterozygosity (H_{nb} ; Nei, 1978). The fixation index (F_{IS}) values (significance calculated with 5000 permutations of alleles within each sample) and the F_{ST} values (5000 permutations of individuals between samples) among the three samples of each species were estimated as proposed by Weir & Cockerham (1984). The latter values were compared by Wilcoxon tests (performed in the R software, version 4.1.1) to investigate significant differences in mean values between samples pairs of each species.

As the samples did not display equivalent number of individuals in the two species, a rarefaction method was applied using the HP-RARE software (Kalinowski, 2005) to assess the allelic richness (A_R), each sample reduced to the smallest number of single-locus genotype for each individual (7 and 9 for *D. dentex* and *S. umbra*, respectively). This variable can be seen as an unbiased estimation of the number of allele for a standardized population size. It has been calculated for each of the three samples of both species (as an averaged value over all loci), as well as for each locus. The latter values were checked using Wilcoxon tests to investigate significant differences in mean values between samples pairs for each species.

Factorial correspondence analyses (FCA) were performed on each species, using the GENETIX software (graphical options in GENETIX: directly on individuals). Such analysis allows for a graphical representation of individual allelic similarities. Contrary to principal component analysis performed on continuous values, FCA is well suited to qualitative variables and thus to genetic data composed of discrete alleles. For each species, two FCA were performed: one using all the individuals from the wild and the broodstock samples and one using all the individuals from the wild, broodstock and juvenile samples.

In each species, the genetic structure was also assessed using Bayesian assignment (STRUCTURE software version 2.3.4; Pritchard et al., 2000). The objective is to split samples into K subgroups (named clusters hereunder) the closer possible to populations in Hardy-Weinberg and linkage equilibrium. Ten iterations were performed for each values of K (from 1 to 5). Each iteration was performed after a burn-in of 100000 steps, then 200000 Markov chain Monte Carlo steps. Results were visualized through STRUCTURE HARVESTER (Earl & vonHoldt, 2012) that aimed to retrieve the best value of K in

terms of likelihood, and thus the likely number of clusters. This number was assessed with the use of two indexes for each K value: ΔK and the mean likelihood $L(K)$ (*i.e.* $\ln P(D)$) (Evanno et al., 2005).

To study how broodstock individuals of each species contributed to their respective progenies, parental assignments were assessed using the COLONY software (*using the Full-Likelihood analysis method (high likelihood precision), female and male polygamy for both dioecious and diploid species, with inbreeding and without clone*; version 2.0.6.8; Jones & Wang, 2010), CERVUS software (version 3.0.7; Marshall et al., 1998), and the APIS package in R (Griot et al., 2020). In CERVUS software, broodstock individuals' sex was not implemented, contrary to COLONY and APIS analyses that both used prior assumption of parents' sex for parental assignment. In addition, the three programs were also used to determine the sex of the two individuals whose sex was undetermined (BS08 in *S. umbra* and BS02 in *D. dentex*; **Table 1**).

3. Results

Out of a total of 460 genotyped individuals, 417 individuals (90.7%) were kept in the statistical analyses on the basis of non-missing data. Concerning *D. dentex* individuals, 117 wild individuals (on the 134 genotyped; 87.3%), 95 juveniles (on the 98 genotyped; 96.9%) and 12 broodstock individuals (on the 12 genotyped; 100%) were used in the statistical analyses. Concerning *S. umbra* individuals, 77 wild individuals (on the 99 genotyped; 77.8%), 99 juveniles (on the 100 genotyped; 99%) and 17 broodstock individuals (on the 17 genotyped; 100%) were used in the statistical analyses.

3.1. Gene diversity and population structure

Parental broodstock, wild and juvenile samples of *D. dentex* did not display any significant difference in average A_R (Wilcoxon tests, $P > 0.05$) and in average H_{nb} (Wilcoxon tests, $P > 0.05$). In *S. umbra*, juveniles showed a significantly lower A_R value (Wilcoxon tests, $P < 0.05$) and a significantly lower H_{nb} value (Wilcoxon tests, $P < 0.05$) than the two other samples.

As displayed in the **Table 3**, the juvenile and the wild populations of both species showed significant deviations from the panmictic expectations (*i.e.* Hardy-Weinberg equilibrium; HWE). Both wild populations displayed a significant heterozygote deficit ($F_{IS} = 0.10295$ and 0.07803 , $P < 0.001$) and both juvenile samples displayed a significant heterozygote excess ($F_{IS} = -0.04451$ and -0.18830 , $P < 0.05$ and 0.001 ; **Table 3**). However, according to F_{IS} values over all loci, broodstock samples did not display significant deviations from panmictic expectations ($P > 0.05$; **Table 3**) and could be considered at HWE in each species.

Table 3: Average number of alleles per locus (A), allelic richness (A_R), observed heterozygosity (H_o), expected unbiased heterozygosity (H_{nb}) and fixation index values (F_{IS}) for the studied samples of *Dentex dentex* ($n=8$ microsatellite markers), and *Sciaena umbra* ($n=11$ microsatellite markers). P represents the significance of the F_{IS} statistics (*i.e.* deviation of the Hardy-Weinberg equilibrium) with: *** = $P < 0.001$; * = $P < 0.05$; ns = non significant.

Species	Sample	A	A_R	H_o	H_{nb}	F_{IS}	P
<i>Dentex dentex</i>	Wild	13.50	3.89	0.63 (± 0.22)	0.70 (± 0.25)	0.10295	***
	Juvenile	5.88	3.35	0.66 (± 0.28)	0.64 (± 0.24)	-0.04451	*
	Broodstock	6.50	3.84	0.74 (± 0.22)	0.72 (± 0.22)	-0.02622	ns
<i>Sciaena umbra</i>	Wild	13.09	4.74	0.68 (± 0.24)	0.73 (± 0.23)	0.07803	***
	Juvenile	3.82	2.71	0.62 (± 0.30)	0.53 (± 0.24)	-0.18830	***
	Broodstock	8.45	4.59	0.71 (± 0.23)	0.71 (± 0.25)	0.01043	ns

According to F_{ST} estimates, significant genetic differentiation was observed between the wild and the juvenile samples as well as between the juvenile and the broodstock samples in both species (**Table 3**). However, broodstock and wild samples were not showed significantly genetically different in both species based on F_{ST} values ($P > 0.05$).

Table 4: F_{ST} values for all sample pairs of *Dentex dentex* and *Sciaena umbra*. Significant F_{ST} values are highlighted: *** = $P < 0.001$; ** = $P < 0.01$. Negative values can be considered equivalent to zero

	<i>Dentex dentex</i>		<i>Sciaena umbra</i>	
	Juvenile	Broodstock	Juvenile	Broodstock
Wild	0.0615***	-0.0020	0.11881***	0.00687
Juvenile	-	0.0314**	-	0.09828***

All the analyses presented in the **Figure 2**, displayed a significant variability along their first two axes (as these axes express more than $100/df\%$ inertia, where df is the degrees of freedom). The FCA based on the wild and the broodstock samples revealed similar genetic structure than the F_{ST} -based analysis as ellipses representing the 95% confidence intervals for broodstock individuals in each species overlapped with the ellipse of wild fish, revealing similar genotypes – therefore allelic distributions – between both samples for each species (**Figure 2a** and **Figure 2b**). Similarly, the FCA based on the three samples revealed similar genetic structure than the F_{ST} -based analysis between the wild and juvenile samples: the large majority (for *D. dentex*) or all (for *S. umbra*) juvenile individuals are not found inside the ellipse of wild fish, revealing quite distinct genotypes between both samples for each species (**Figure 2c** and **Figure 2d**).

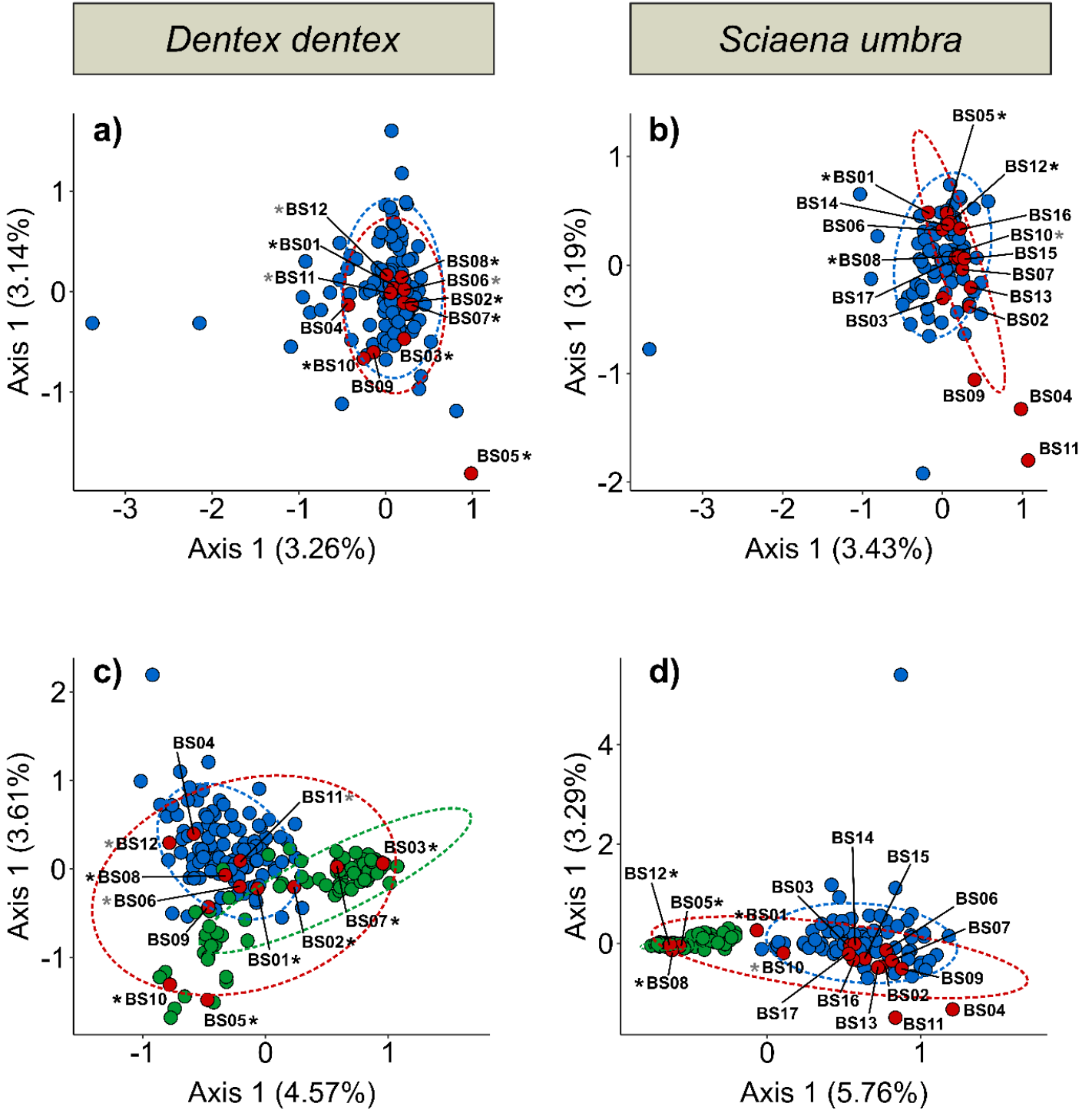


Figure 2: Factorial correspondence analyses for *Dentex dentex* (a, c) and *Sciaena umbra* (b, d). All the individuals from the wild (blue) and broodstock (red) samples are represented on the upper line. All the individuals from the wild (blue), broodstock (red) and juvenile (green) samples are represented on the bottom line. The 95% confidence intervals (CI) of the three samples are represented through the ellipses: blue dotted line = wild sample; red dotted line = broodstock sample; green dotted line = juvenile sample. For each species, the names of the broodstock individuals are mentioned to link each individual to its graphical location. For both species, the broodstock individuals found to have participated in juveniles' production are identified by an asterisk (grey in colour for individuals that contributed in less than 5% in juveniles' production; black in colour for the others)

Almost all juveniles are logically found in the broodstock ellipses, however, a few broodstock individuals are contained inside the 95% confidence ellipses of the juvenile sample: BS01, BS02, BS03

and BS07 for *D. dentex*, as well as BS05, BS08 and BS12 for *S. umbra* (Figure 2c and Figure 2d).

The STRUCTURE software showed that both datasets can be divided in 2 genetically differentiated clusters (K=2 for both species, based on the Evanno et al. method (2005); Appendix 1; Appendix 2; Table 5 ; Appendix 3). In the common dentex, individuals from the juvenile sample were distributed among Cluster 1 (n= 29 individuals) and Cluster 2 (n=66). All wild individuals were assigned to Cluster 1 (all the 117 fish), that includes as well the majority of the broodstock individuals (9 among 12; 75%). The broodstock individuals assigned to Cluster 1 included most individuals except BS02, BS03 and BS07 that were assigned to Cluster 2. According to STRUCTURE, all *S. umbra* juvenile individuals were assigned to Cluster 2 whereas individuals from the wild population were all assigned to Cluster 1. The majority of the broodstock individuals were assigned to Cluster 1 (13 among 17 individuals; 76.5%) whereas the remaining BS01, BS05, BS08 and BS12 individuals were assigned to Cluster 2.

Table 5: Percentage of individuals assigned to each cluster highlighted by STRUCTURE (K=2), *Sciaena umbra* and *Dentex dentex*

Species	Sample	Cluster 1	Cluster 2
<i>Dentex dentex</i>	Wild	100%	0%
	Juvenile	30.5%	69.5%
	Broodstock	75%	25%
<i>Sciaena umbra</i>	Wild	100%	0%
	Juvenile	0%	100%
	Broodstock	76.5%	23.5%

3.2. Parentage analysis

In both species, the jointly use of the three programs (COLONY, APIS and CERVUS) allowed the assignment of the two parents for a majority of juveniles. However, the contribution of breeders in juveniles' production is unbalanced as not all breeders participate in juveniles' production.

In *D. dentex*, the three programs allowed for the assignment of the two parents to 93 over the 95 statistically analysed hatchery-reared juveniles (98%). Programs led to homogenous results, except for 3 juveniles displaying differences in their assigned parents. These 3 juveniles were manually investigated (*i.e.* following allele transmission on the data matrix) and the most probable assignments were kept. The sex of BS02 in *D. dentex* has not been recorded (Table 1), but was always paired to a female by parentage programs. This broodstock individual was then considered as a male. On a total of 12 broodstock individuals of *D. dentex*, 10 fish (5 males and 5 females) were shown to participate in juveniles' production (Table 6), which corresponds to approximately 83% of breeders in the broodstock. However, one male (BS07) and one female (BS03) appeared to have contributed to the

majority of the studied hatchery juveniles (50.54% and 68.82%, respectively) (**Table 6**). Moreover, these parents produced together 42 juveniles of the 93 considered for assignment (approximately 45%).

In *S. umbra*, the three programs allowed for the assignment of the two parents to the totality of the 99 statistically analysed juvenile individuals (100%). However, on the total number of *S. umbra* studied juveniles, 20 individuals displayed differences of parental assignment according to the software used. Among these 20 individuals, the most probable parental pair was manually clarified for 9 of them following alleles transmission on the data matrix. Eleven juveniles displayed two equally probable females: BS08 and BS12. Therefore, the number of *S. umbra* juveniles produced by BS08 and BS12 were estimated between 8 and 19, and between 80 and 91, respectively (**Table 6**), as the real mother of 11 juveniles could not be more precisely assigned.

Among the 17 *S. umbra* broodstock individuals, 5 of them (*i.e.* 3 males and 2 females) were shown to participate in juveniles' production (**Table 6**), which corresponds to approximately 29% of broodstock individuals. The *S. umbra* broodstock individual whose sex had not been identified by stripping or ultrasonography (BS08, **Table 1**) was considered as a female by parentage analyses. Indeed, several juveniles displayed a unique most probable parent pair as BS08 paired with a male breeder (BS05 or BS01). One male (BS05) and one female (BS12) appeared to have produced the majority of the studied hatchery juveniles (76.77% and 80.81-91.92%, respectively) (**Table 6**). Moreover, both these parents produced together 64 to 72 juveniles on the 99 considered for assignment (approximately 65-73%).

Table 6: Estimated number and percentage of juveniles produced by each broodstock *Dentex dentex* and *Sciaena umbra* individuals (each juvenile was assigned to one mother and one father)

Species	ID analysis	Parent sex	Number of juveniles assigned	Percentage of juveniles assigned
<i>Dentex dentex</i>	BS01	Dam	11	11.83
	BS02	Sir	21	22.58
	BS03	Dam	64	68.82
	BS04	Dam	0	0
	BS05	Dam	9	9.68
	BS06	Sir	3	3.23
	BS07	Sir	47	50.54
	BS08	Dam	7	7.53
	BS09	Dam	0	0
	BS10	Sir	21	22.58
	BS11	Dam	2	2.15
	BS12	Sir	1	1.08
<i>Sciaena umbra</i>	BS01	Sir	21	21.21
	BS02	Sir	0	0
	BS03	Sir	0	0
	BS04	Sir	0	0
	BS05	Sir	76	76.77
	BS06	Sir	0	0
	BS07	Sir	0	0
	BS08	Dam	8 - 19	8.08 - 19.19
	BS09	Sir	0	0
	BS10	Sir	2	2.02
	BS11	Dam	0	0
	BS12	Dam	80 - 91	80.81 - 91.92
	BS13	Dam	0	0
	BS14	Sir	0	0
	BS15	Sir	0	0
	BS16	Dam	0	0
	BS17	Sir	0	0

4. Discussion

Restoring depleted populations by releasing hatchery-reared organisms is based on an *ex situ* conservation method that requires several precautions in order to maximize its success and viability.

For instance, preserving genetic diversity of wild populations is a major concern in any restocking program (Saura & Faria, 2011). Through the use of microsatellite loci, genetic differentiation investigation between hatchery and wild *D. dentex* and *S. umbra* samples is a preliminary requirement for further monitoring of a restocking project in these species that are vulnerable in the Mediterranean Sea as rated by the IUCN (Bizsel et al., 2011a, 2011b).

4.1. Genetic diversity in the hatchery

As it has already been mentioned, Marengo et al. (2017) and Viret et al. (2018) reported panmixia in Mediterranean *D. dentex*. Moreover, panmixia of wild *D. dentex* populations is well-documented in Corsican waters and wild samples used in this study came from a previous study that established this pattern (Viret et al., 2018). In the present study, panmixia is clearly reflected in the distribution of wild and breeders individuals onto the FCA scatterplots for both *D. dentex* and *S. umbra*. However, to the best of our knowledge, spatial genetic structure has never been published for *S. umbra*. A genetic description of Corsican and Mediterranean populations could thus be needed for brown meagre in order to better understand wild genetic diversity to initiate a restocking program.

In both species of this present study, genetic diversity of broodstock samples seem to be similar to that of wild populations, based on H_{nb} , A_R and F_{ST} values, which can be considered as a first requirement for a consistent hatchery management approach with conservation purposes.

However, the results of this study highlighted that, for both species, juvenile samples were found to be genetically significantly different (based on F_{ST} values) from broodstock as well as from wild populations. Difference between juvenile sample and both wild and broodstocks samples is all the more pronounced in *S. umbra* which, on the contrary to *D. dentex*, displayed a significant lower genetic diversity level in the juvenile sample. Therefore, *S. umbra* juvenile sample displayed a significant loss of genetic diversity compared to the wild and broodstock samples. In fact, very few *S. umbra* broodstock individuals (*i.e.* only 29% of the broodstock population) participated in producing the studied juveniles. In *D. dentex*, despite the fact that a majority of broodstock individuals participated in reproduction (*i.e.* 83% of the broodstock population), an unequal reproductive success of breeders was demonstrated with one male and one female producing separately more than half of the studied juveniles (and almost half of the juvenile sample together). This reproductive ascertainment had already been observed in a previous hatchery study on common dentex that highlighted the existence of dominant breeders (Borrell et al., 2008). In this experiment, the broodstock individuals that participated in the reproduction were shown varying within a breeding period, so that reproductive success of each broodstock individual might vary through time. The presence of dominant parents in

a captive broodstock has also been highlighted in a Sciaenidae species: *Argyrosomus regius* (Nousias et al., 2020).

In both species, juvenile samples are not considered at HWE (based on F_{IS} values) as they displayed a significant heterozygote excess. This latter might illustrate the fact that, in both species, the individuals from the juvenile samples were produced by a small effective number of breeding parents inducing a family structure in the produced juveniles.

In the face of these results evidencing that broodstock genetic diversity is representative of the wild populations but that juvenile stocks have lost a part of this diversity, it seems important that we consider the assessment of the effective number of breeders necessary to preserve the natural genetic diversity of *D. dentex* and *S. umbra* for conservation purposes. Indeed, efficient broodstock management for a genetic conservation purpose is known to be, among other things, related to the use of a sufficient number of effective breeders. In our study, *D. dentex* broodstock ($n=12$) displayed a lower number of individuals than *S. umbra* broodstock ($n=17$). However, a higher effective number of breeders has been found in *D. dentex* ($n=10$) than in *S. umbra* broodstock population ($n=5$). Thus, and notably for *S. umbra*, the effective number of breeders has found to be really inferior to the census population size. It seems common that, in fish species from hatchery systems, the number of broodstock individuals is greater than the number of parents participating in producing juveniles, such as in *Engraulis encrasicolus* (where 23 to 60 of 183 individual breeders participated in progeny production; Borrell et al., 2011) and in *Salvelinus namaycush* (where 9 to 41% of broodstock individuals participated in progeny production; Page et al., 2005). This supports the fact that for genetic management, census population size might not be a sufficient variable of interest but that the effective number of breeding parents should rather be investigated.

In a hatchery stock, the effective number of breeders can notably be influenced by several causes:

(i) For instance, sex ratio generally lowers effective number of breeders and effective population size when unequal (e.g. Lande & Barrowclough, 1987; Frankham, 1995; Scribner et al., 1997). In our study, broodstocks' sex ratio was unequal (5:7 and 12:5 for *D. dentex* and *S. umbra*, respectively; male:female), especially for *S. umbra* broodstock composed of twice as much males as females in the rearing tank. The very small *S. umbra* effective number of breeders could thus be linked to the very unequal sex ratio in the broodstock tank, and might therefore be enhanced by rebalancing towards a 1:1 sex ratio. Concerning *D. dentex*, a previous study emphasized, for this species, that the spawning success of a broodstock in hatchery is largely influenced by the broodstock's sex ratio (Pavlidis et al., 2004). Indeed, in this latter study, a sex ratio of 1:1 seemed to be the optimal broodstock configuration leading, for instance, to a highest quantity of eggs spawned, a highest proportion of viable eggs spawned and a highest quantity of spawns. Therefore, in addition to the necessity to consider the sex

ratio of broodstocks when investigating genetic controls of hatchery stocks, it should be borne in mind that sex ratio might as well be linked to spawning quality in hatchery (*e.g.* Pavlidis et al., 2004);

(ii) Moreover, concerning broodstock management in hatchery, it has often been recommended to prioritize using individuals from the natural environment (Kapuscinski & Miller, 2007), that can regularly be extended with novel wild-caught fish (*e.g.* Aho et al., 2006). However, it can sometimes be difficult to do it in hatchery as, for some species, fishing may turn out to be delicate and complex. This can, for instance, apply to threatened species that are inherently not commonly found in the wild (Witzenberger & Hochkirch, 2011), or to species that hardly survive the traditional fishing methods after being fished in the wild (which can be the case for *D. dentex* or *S. umbra*). Moreover, transferring directly wild fish from the sea to the breeding tanks can result in inactive reproducers for a while.

4.2. Restoring wild populations

Previous genetic studies linked to species conservation *via ex-situ* breeding have already warned about the necessity of considering genetic diversity and inbreeding issues, and alerted about the fact that those two components can directly be controlled by adequate broodstock management (*e.g.* Witzenberger & Hochkirch, 2011). It is interesting to learn that a systematic consideration of genetic controls and management for hatchery appears to generally be a well apprehended necessity (*e.g.* in the US: Fisch et al., 2015), which is linked to advices already made in the literature for restoration purpose (*e.g.* Miller & Kapuscinski, 2003; Bert et al., 2007).

The care of not impacting wild populations through restocking actions should, in addition to genetic controls, also involve health controls (*e.g.* parasites, virus) of fish that are about to be released. Those two control aspects are of great importance to the preservation of wild populations (Blankenship & Leber, 1995).

The broodstock individuals used in the present study were fished in the wild making the studied juveniles the first generation produced in captivity (*i.e.* F1 fish). As previously mentioned, the use of wild breeders is recommended, which is a positive aspect in our study where breeders were not individuals that arose from selection by domestication.

However, this study highlighted the idea that even when using wild broodstock individuals, husbandry production and reproduction could provoke genetic distortion. This supports the idea that it is therefore indispensable to carry out genetic controls on juveniles in order to be able to use them for restocking actions.

To prevent such genetic distortion in the future, certain management issues should be better investigated in the future in *D. dentex* and *S. umbra* in order to increase juveniles' genetic diversity and overcome genetic differentiation between wild and juvenile stocks. To this end, it seems that *i)* the

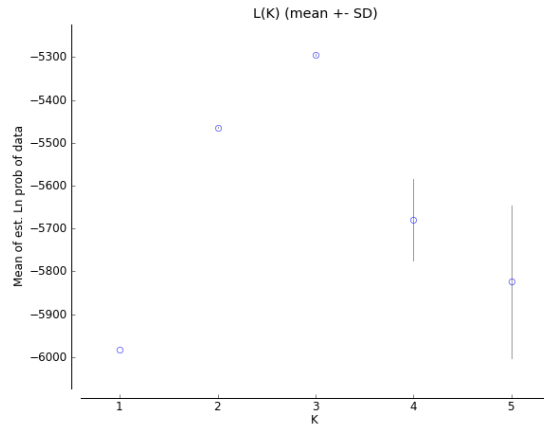
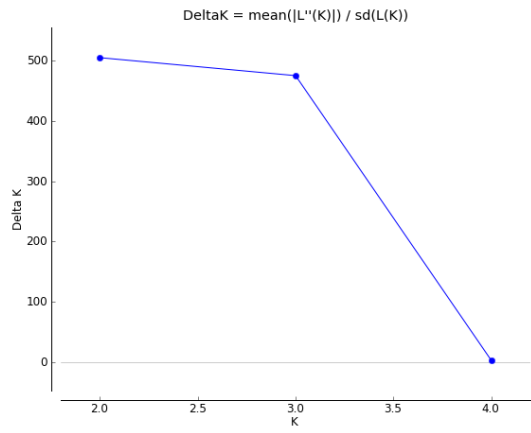
number of effective breeders should be increased (in parallel with rebalancing towards a 1:1 sex ratio in broodstocks) and *ii*) future new broodstock individuals' genetic diversity should be monitored in order to ensure that broodstock is still best mimicking wild genetic diversity.

Moreover, contrary to *S. umbra*, it must be recalled that the studied *D. dentex* juveniles originated from a two egg batches mix, which potentially could be related to the fact that *D. dentex* juveniles displayed a genetic diversity more similar to those from the natural environment than did *S. umbra* juveniles. If the quantity of breeders, their identity and their reproductive success are variables depending on the period, combining different batches of eggs could increase the number of effective breeders. Thus, combining different batches of eggs with the purpose of enhancing genetic diversity might possibly be an option for future experimentations. Understanding the reproductive contribution of each broodstock individual across the breeding period for both species could lead us to better understand their reproduction dynamic and potentially to spot a period where the number of effective breeders and an equal reproductive success are maximized.

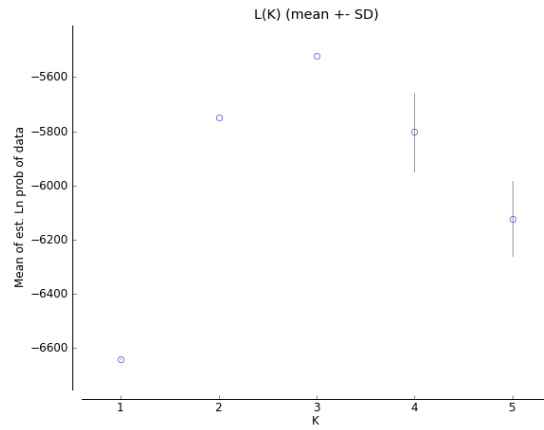
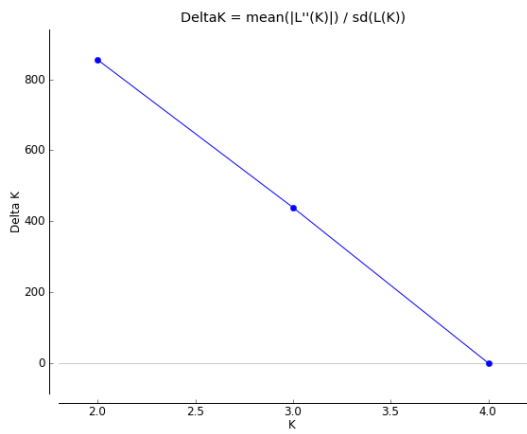
Mention should be made of the fact that, at STELLA MARE laboratory, breeders spawn naturally. Consideration could be given to techniques for artificially inducing eggs emission and fertilization, in order to increase the number of effective breeders and thus enhance the genetic diversity. Such techniques could be based on *i*) hormonal induction (Mylonas et al., 2010), *ii*) manual collection of eggs and sperm (*i.e.* stripping method) and manual fertilization (Mylonas et al., 2010; Migaud et al., 2013), and *iii*) reproductive sounds. This latter is related to the idea that, as *S. umbra* individuals emit communication sounds during the spawning period (*e.g.* Picciulin et al., 2020), it could be interesting to consider the possibility of using sound signals to trigger gametes emission.

The present study allowed the characterization of the genetic diversity of hatchery-produced juveniles of *D. dentex* and *S. umbra* using microsatellites markers. Compared to both species' wild genetic diversity, these results, in addition to the estimation of effective number of breeders, allowed to better understand the conditions of efficiency of this production and thus allowed to adjust future hatchery management for a restocking purpose.

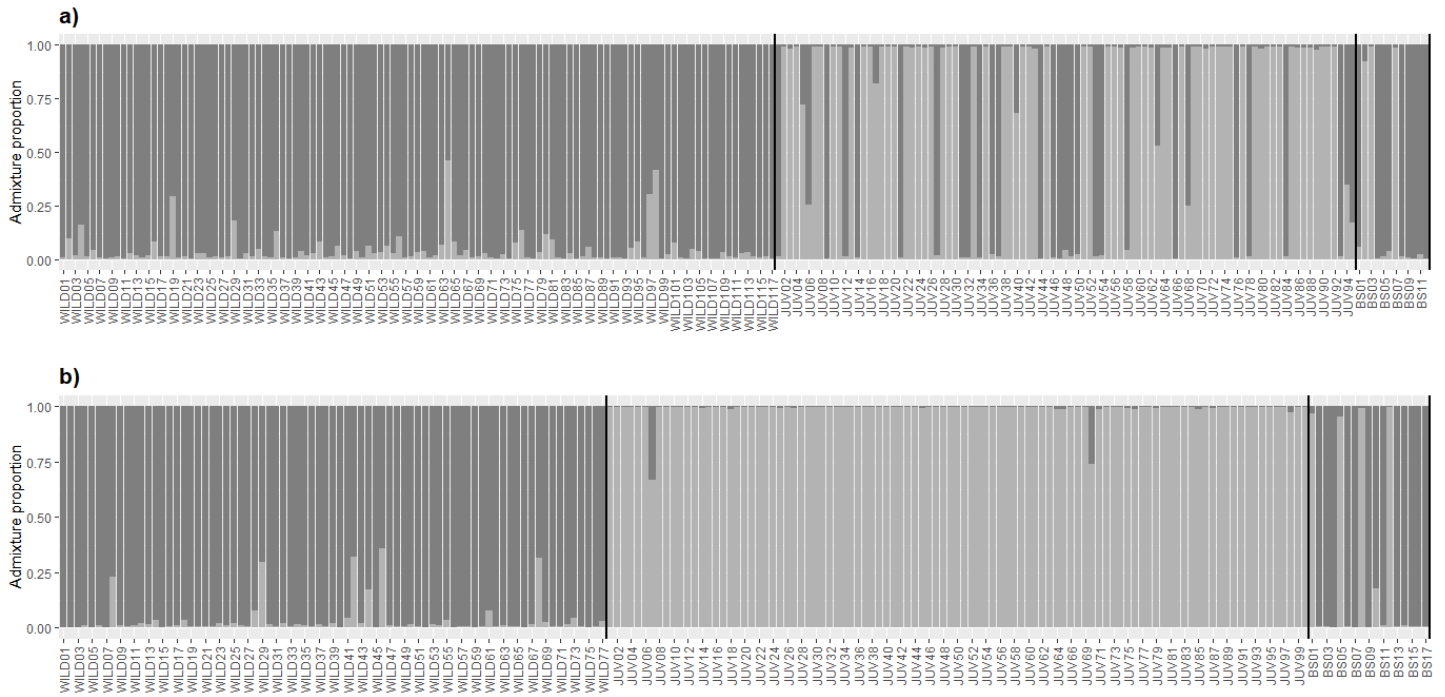
5. Appendices



Appendix 1: STRUCTURE HARVESTER outputs for *Dentex dentex* STRUCTURE analysis



Appendix 2: STRUCTURE HARVESTER outputs for *Sciaena umbra* STRUCTURE analysis



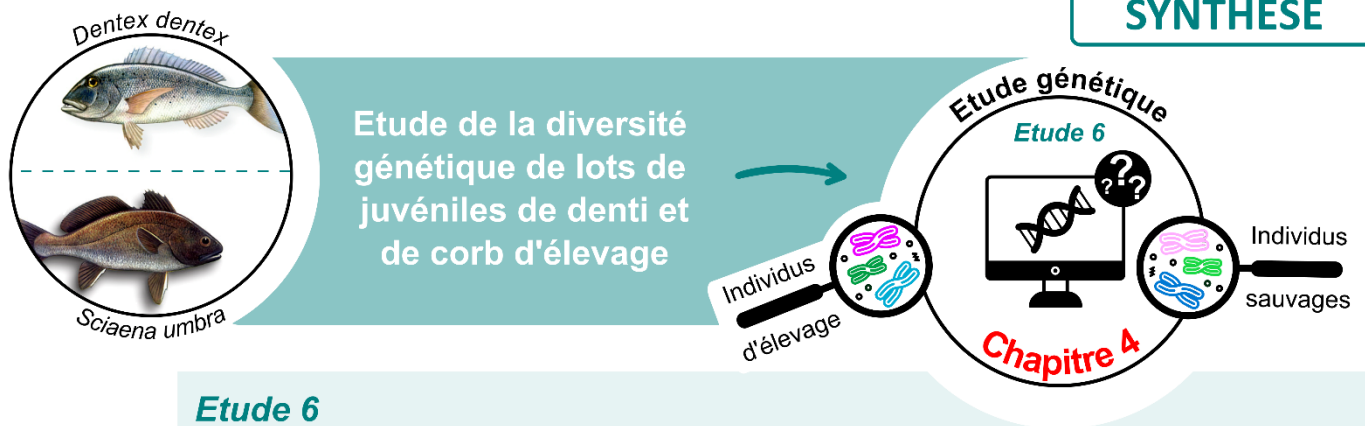
Appendix 3: Admixture proportions (Cluster 1 = dark grey; Cluster 2 = light grey) for each *Dentex dentex* (a) and *Sciaena umbra* (b) individuals (resulting from STRUCTURE analyses; K=2). The vertical black lines delimit the samples (first: Wild; second: Juvenile; third: Broodstock)

Appendix 4: Number of alleles per locus (N_a), allelic richness (A_R), observed heterozygosity (H_o), expected unbiased heterozygosity (H_{nb}) and fixation index values (F_{IS} ; Weir & Cockerham, 1984) per locus of the three studied samples of *Sciaena umbra*

Stock	Locus	N_a	A_R	H_o	H_e	H_{nb}	F_{IS}
Wild	Soc204	8	4.1366	0.5890	0.7392	0.7443	0.210
	Soc430	9	4.6275	0.4355	0.7893	0.7957	0.455
	Soc418	5	2.5871	0.6479	0.5321	0.5359	-0.211
	SaGT41b	2	1.7243	0.2078	0.2260	0.2275	0.087
	Soc524	13	5.4652	0.6351	0.8472	0.8529	0.257
	Soc526	11	4.5989	0.9211	0.7835	0.7887	-0.169
	Soc421	24	6.7304	0.9610	0.9104	0.9163	-0.049
	Soc424	10	5.5605	0.7922	0.8587	0.8643	0.084
	Soc044	34	7.6249	0.8831	0.9504	0.9566	0.077
	Soc156	3	2.4664	0.4805	0.4674	0.4705	-0.021
	Soc035	25	6.6392	0.8904	0.9100	0.9163	0.028
Juvenile	Soc204	3	2.9034	0.8061	0.6539	0.6573	-0.228
	Soc430	4	2.9040	0.6818	0.6276	0.6312	-0.081
	Soc418	3	2.8133	0.7283	0.5999	0.6032	-0.209
	SaGT41b	1	1.0000	0.0000	0.0000	0.0000	NA
	Soc524	5	2.8648	0.5960	0.6029	0.6060	0.017
	Soc526	4	1.8176	0.2222	0.2036	0.2046	-0.086
	Soc421	7	4.4489	0.9899	0.7947	0.7987	-0.241
	Soc424	3	2.3694	0.5960	0.5352	0.5379	-0.109
	Soc044	5	3.5369	0.9684	0.7065	0.7103	-0.366
	Soc156	3	1.9771	0.5152	0.3850	0.3870	-0.334
	Soc035	4	3.1597	0.7576	0.6403	0.6436	-0.178
Broodstock	Soc204	7	4.1659	0.8235	0.7266	0.7487	-0.052
	Soc430	5	4.2904	0.7143	0.7730	0.8016	0.113
	Soc418	5	2.8934	0.5333	0.5778	0.5977	0.111
	SaGT41b	2	1.4652	0.1176	0.1107	0.1141	-0.032
	Soc524	12	5.7648	0.8235	0.8478	0.8734	0.059
	Soc526	8	4.2105	0.7059	0.6730	0.6934	-0.019
	Soc421	14	6.3828	0.9412	0.8651	0.8913	-0.058
	Soc424	7	4.6226	0.7647	0.7751	0.7986	0.044
	Soc044	17	7.6196	0.8235	0.9308	0.9590	0.145
	Soc156	3	2.5263	0.5882	0.4516	0.4652	-0.275
	Soc035	13	6.5961	0.9412	0.8858	0.9127	-0.032

Appendix 5: Number of alleles per locus (N_a), allelic richness (A_R), observed heterozygosity (H_o), expected unbiased heterozygosity (H_{nb}) and fixation index values (F_{IS} ; Weir & Cockerham, 1984) per locus of the three studied samples of *Dentex dentex*

Stock	Locus	N_a	A_R	H_o	H_e	H_{nb}	F_{IS}
Wild	CL168	6	1.4492	0.1111	0.1303	0.1309	0.152
	CL1014	15	4.0830	0.6638	0.7774	0.7808	0.150
	Ds33	8	3.5178	0.6068	0.7140	0.7170	0.154
	Dxd16	14	4.7174	0.7241	0.8473	0.8509	0.150
	SaGT41b	8	3.0299	0.6239	0.6022	0.6047	-0.032
	Sai19	21	4.9416	0.7826	0.8576	0.8623	0.093
	SauE82	16	3.7272	0.6897	0.7292	0.7323	0.058
	Saul41IN	20	5.6466	0.8276	0.9213	0.9253	0.106
Juvenile	CL168	2	1.4888	0.1809	0.1654	0.1654	-0.094
	CL1014	6	4.2443	0.9684	0.8194	0.8237	-0.177
	Ds33	3	2.4337	0.5532	0.4994	0.5020	-0.102
	Dxd16	7	3.3933	0.4681	0.6852	0.6888	0.322
	SaGT41b	5	3.6373	0.8526	0.7460	0.7500	-0.138
	Sai19	8	4.1869	0.7789	0.7918	0.7960	0.022
	SauE82	5	2.5331	0.5263	0.4844	0.4869	-0.081
	Saul41IN	11	4.8446	0.9785	0.8644	0.8691	-0.127
Broodstock	CL168	3	1.7989	0.2500	0.2257	0.2355	-0.065
	CL1014	6	3.9929	0.6667	0.7604	0.7935	0.166
	Ds33	4	2.7780	0.7500	0.6007	0.6268	-0.207
	Dxd16	8	4.5265	0.7500	0.7917	0.8261	0.096
	SaGT41b	5	3.4452	0.8182	0.7025	0.7359	-0.118
	Sai19	9	5.0136	0.9167	0.8472	0.8841	-0.039
	SauE82	6	3.5549	0.7500	0.6979	0.7283	-0.031
	Saul41IN	11	5.6273	1.0000	0.8889	0.9275	-0.082



Etude 6

- Chez les deux espèces, la **diversité génétique des lots de géniteurs est représentative** de celle des populations naturelles
 - Les assignations parentales ont montré que *i)* seuls **29 % des géniteurs corb ont participé à la production de juvéniles**, et *ii)* malgré le fait que 83% du lot de géniteurs denti ont participé à la production de juvéniles, ce lot est composé de **reproducteurs dominants** (un mâle et une femelle ont produit la majorité du lot de juvéniles)
 - Chez les deux espèces, **différenciation génétique observée** (valeurs significatives de F_{ST}) **entre *i)* lot de juvéniles et lot de géniteurs, et *ii)* lot de juvéniles et lot d'individus sauvages**
 - Chez les deux espèces, les lots de juvéniles présentent un excès significatif d'hétérozygotes (valeurs négatives de F_{IS})
- causant

CHAPITRE 5



DISCUSSION GÉNÉRALE & PERSPECTIVES

1. Contexte du projet de thèse

Bien que l'Homme soit une espèce fondamentalement terrestre, elle n'a cessé depuis ses origines d'explorer, d'exploiter et de tenter de coloniser les océans et mers. De par la surexploitation des ressources marines, les dégradations d'habitat, la pollution et les espèces invasives, auxquels se surimpose le changement climatique, l'Humanité met grandement en péril la biodiversité marine (Belim Imtiyaz et al., 2011). Trop souvent mué par un anthropocentrisme certain, l'Homme semble cependant progressivement appréhender l'importance de la protection et de la restauration de la biodiversité ainsi que sa part de responsabilité dans le déclin de cette richesse. Face au constat de l'état dégradé de nombreux écosystèmes, des outils de protection seuls ne semblent pas suffisants, et la restauration écologique active se positionne alors comme une approche complémentaire essentielle à la conservation de la diversité biologique (Lenfant et al., 2015 ; Boissery et al., 2023). La restauration écologique peut être scindée en deux grandes catégories d'actions portant sur : les habitats ou les populations. Le relâché de juvéniles de poissons d'élevage dans le milieu naturel correspond à une méthode de restauration active de populations (Lorenzen et al., 2013). Cet outil vise à renforcer artificiellement les populations naturelles menacées, en palliant au manque de reproducteurs dans le milieu naturel ainsi qu'en améliorant la survie pendant les phases les plus critiques du cycle de vie des poissons (*i.e.* œufs, larves et post-larves ; Boissery et al., 2023).

Espèces côtières emblématiques, *Dentex dentex* et *Sciaena umbra*, sont deux poissons menacés d'extinction en mer Méditerranée. Aujourd'hui, la production en captivité de juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra* est maîtrisée par la plateforme scientifique corse STELLA MARE, ce qui constitue la levée du premier verrou scientifique à l'utilisation de ces juvéniles pour la restauration locale de ces populations.

2. Approche pluridisciplinaire

Dans leur étude de 2010, Lorenzen et al. ont proposé divers outils à mettre en place afin de permettre une « approche responsable » (originellement définie par Blankenship & Leber, 1995) lors du développement de programmes de renforcement artificiel de stock de poissons. Ces outils sont au nombre de quinze, ont été divisés en trois grandes étapes et ont pour but de maximiser la viabilité et le succès de programmes de relâchés (**Tableau 1** issu de Lorenzen et al., 2010). La seconde section de ce **Tableau 1** met en avant l'importance de l'utilisation d'études pilotes (*i.e.* préalables à toute action de relâché en masse) pour le développement d'actions efficaces de restauration de population (Lorenzen et al., 2010 ; Lorenzen, 2014). Comme recommandé par Lorenzen et al. (2010), ces études pilotes nécessitent d'examiner des aspects pluridisciplinaires, désignés par les outils 6 à 11 du **Tableau 1**.

Tableau 1 : « Approche responsable » proposée par Lorenzen et al. (2010) pour le développement de programmes de renforcement de stocks (tableau issu et modifié de Lorenzen et al., 2010)

Étape I: Évaluation initiale et définition des objectifs
(1) Comprendre le rôle du programme de renforcement artificiel des stocks
(2) Impliquer les parties prenantes du programme et mettre en place un processus de prise de décisions rigoureux et responsable
(3) Évaluer quantitativement les contributions du programme aux objectifs de gestion de la pêche
(4) Prioriser et sélectionner des espèces cibles et des stocks cibles
(5) Évaluer les avantages et coûts économiques et sociaux d'un renforcement artificiel
Étape II: Initiatives de développement de technologies et de recherche, incluant les études pilotes
(6) Définir les designs de programme de renforcement artificiel appropriés aux objectifs des pêches et de gestion
(7) Développer des systèmes d'aquaculture et des pratiques d'élevage appropriées
(8) Mettre en place une gestion des ressources génétiques pour maximiser l'efficacité du renforcement artificiel et éviter tout effet délétère sur les populations sauvages
(9) Mettre en place une gestion sanitaire
(10) S'assurer que les poisons d'élevage puissent être identifiés <i>in situ</i> après leur relâché
(11) Utiliser un processus empirique pour définir les stratégies optimales de relâché
Étape III: Mise en œuvre opérationnelle et gestion adaptative
(12) Élaborer des systèmes de gouvernance efficaces
(13) Définir un plan de gestion de pêche avec des objectifs clairs, des mesures de réussite et des règles de décision
(14) Évaluer et gérer les impacts écologiques
(15) Utiliser une gestion adaptée

Ce projet de thèse s'inscrit directement dans la seconde étape de l'« approche responsable » pour le développement d'un programme de repeuplement définie par Lorenzen et al. (2010) : « *Initiatives de développement de technologies et de recherche, incluant les études pilotes* » (**Tableau 1**). En effet, **ce travail de thèse i) peut être considéré comme une étude pilote**, soit la base d'un travail préliminaire à toute action locale de restauration de population de ces deux espèces, **et ii) est constitué de six études pluridisciplinaires** caractérisées par divers objectifs et méthodologies (cf **Chapitre 1** - section 7).

À ce jour, il s'avère que ce travail de thèse réuni les six outils recommandés par Lorenzen et al. (2010) lors d'expérimentations pilotes (Étape II du **Tableau 1**) :

- « *Définir les designs de programme de renforcement artificiel appropriés aux objectifs des pêches et de gestion* » induit la **caractérisation des objectifs adaptés aux objectifs d'exploitation et de gestion** d'un programme de renforcement artificiel des populations (e.g. conservation de la diversité génétique, accroissement de la production de pêche,

renforcement à long terme des stocks de reproducteurs). Ces objectifs sont discernables de par le type de programme ciblé : pacage marin, surpeuplement ou repeuplement (cf **Chapitre 1** - section 6). Ici, il est à noter que ce projet de thèse cible un objectif de restauration à long terme des populations naturelles et des pêcheries, en lien avec l'importance de la conservation de la diversité génétique naturelle, pour de potentiels relâchés de repeuplement ;

- « *Développer des systèmes d'aquaculture et des pratiques d'élevage appropriées* » désigne la **mise en place de méthodes de production et d'élevage de juvéniles** permettant un fort rendement ainsi qu'un important taux de survie *in situ* des individus produits. Il est à noter que la survie *in situ* peut grandement être influencée par les performances et comportements des juvéniles relâchés (e.g. Olla et al., 1998 ; Fuiman et al., 2006), pouvant eux-même être impactés par les conditions d'élevage (e.g. Brown et al., 2003 ; Braithwaite & Salvanes, 2005 ; Strand et al., 2010). Dans ce présent projet, l'effet des conditions d'élevage, comme l'enrichissement en habitat ainsi que l'entraînement au nourrissage, a été étudié en lien avec diverses performances et capacités comportementales de juvéniles de denti et de corb (cf **Chapitre 2 - Études 2 et 3**) ;
- « *Mettre en place une gestion des ressources génétiques pour maximiser l'efficacité du renforcement artificiel et éviter tout effet délétère sur les populations sauvages* » désigne la **nécessité de l'étude génétique des lots d'élevage** de façon à ne pas impacter génétiquement les populations naturelles suite à des actions de repeuplement. Dans ce présent projet, la diversité génétique de lots de juvéniles produits en écloserie et des lots de géniteurs a été étudiée et comparée à celle des populations naturelles corses (cf **Chapitre 4 - Étude 6**) ;
- « *Mettre en place une gestion sanitaire* » induit la mise en place de **contrôles sanitaires préalables à tout relâché** dans le milieu naturel. Dans le présent projet, la présence d'agents pathogènes, de parasites (analyses vétérinaires) ou de malformations (tri morpho-anatomique) a été recherchée dans les lots d'individus à relâcher, préalablement à leur transfert en mer (cf **Chapitre 3 - Études 4 et 5**). Bien *i*) qu'une recherche de pathologies et malformations ait été effectuée sur les individus utilisés au cours de ce projet, et *ii*) qu'une optimisation de la méthode de tri morpho-anatomique ait été concrétisée (cf **Étude 5**), cette notion de contrôle sanitaire n'a pas constitué un objectif central de ces travaux de thèse ;
- « *S'assurer que les poissons d'élevage puissent être identifiés in situ après leur relâché* » induit de veiller à **marquer la totalité des individus d'élevage relâchés** en mer afin de pouvoir les reconnaître, et ainsi quantifier le succès d'une action de relâché. Dans le présent projet, deux méthodes distinctes de marquage ont été étudiées afin d'acquérir des connaissances sur la survie et le comportement de ces individus à court terme suite au relâché (cf **Chapitre 3 - Études 4 et 5**) ;

- « *Utiliser un processus empirique pour définir les stratégies optimales de relâché* » souligne l'importance de la stratégie de relâché dans la survie *in situ* des individus d'élevage. Dans le présent projet, l'influence de la taille sur les performances de nage et sur diverses performances comportementales a été étudiée de façon à acquérir de nouvelles connaissances à prendre en compte pour l'estimation d'une taille optimale au relâché (cf **Chapitre 2 - Études 1, 2 et 3**). Des actions expérimentales de relâché ont également été effectuées de façon à estimer la survie après les étapes de marquage, transport, manipulation, acclimatation et relâché dans le milieu naturel (cf **Chapitre 4 - Étude 5**).

Les résultats obtenus au cours de ce projet de thèse seront discutés dans la suite de ce Chapitre, en lien avec la littérature et les six outils brièvement présentés ci-dessus. Cette discussion est articulée autour des étapes structurantes de la vie de juvéniles produits à des fins de restauration : leur élevage et leur relâché en mer, correspondant toutes deux à des phases décisives dans le succès d'une action de relâché.

3. Synthèse, discussion et perspectives de ce travail de thèse

3.1. Au préalable du transfert en mer : notion de qualité des juvéniles de *Dentex dentex* et de *Sciaena umbra* produits en éclosion

La période ainsi que le protocole d'élevage de poissons produits en captivité peuvent influencer leur survie post-relâché (e.g. Czerniawski et al., 2015 ; Mes et al., 2019). La qualité des individus produits en élevage est en lien direct avec leurs capacités d'adaptation et de survie *in situ*, et semble ainsi être un aspect capital pour le succès d'une action de relâché. Fushimi (2001) a considéré la qualité de poissons d'élevage produits à des fins de restauration de population comme étant une combinaison de leur état de santé et de leurs caractéristiques comportementales (**Figure 4**).

Ces deux aspects ont alors été étudiés chez les juvéniles de denti et de corb d'élevage, et considérés au niveau individuel. En plus de ces deux aspects évoqués par Fushimi (2001), la diversité génétique des lots d'élevage a été considérée, dans ce présent projet, comme une troisième composante de la qualité des juvéniles à examiner pour de la restauration active de population (et a été considérée au niveau populationnel).

3.1.1. Étude de la diversité génétique des lots d'élevage : un prérequis essentiel pour de futures actions de restauration

Bien que le succès d'un programme de repeuplement réside dans la survie des individus relâchés, permettant le renforcement des stocks naturels, il repose également sur la viabilité à long terme des

populations sauvages (Casimiro et al., 2022). Cette viabilité peut notamment être compromise si le potentiel d'adaptation des populations naturelles est altéré. Ces deux notions sont directement en lien avec la diversité génétique des populations sauvages (Booy et al., 2000), d'importance directe pour la conservation des populations.

À l'aide de marqueurs microsatellites, ce projet de thèse s'est penché sur l'étude de la diversité génétique de deux lots de juvéniles de denti ($n=8$ marqueurs) et de corb ($n=11$ marqueurs) produits en 2021 au sein de la plateforme STELLA MARE (cf **Étude 6**). À notre connaissance, ce projet est le premier à s'être intéressé à l'étude de la diversité génétique chez le corb *via* l'utilisation de marqueurs microsatellites. Bien que les marqueurs utilisés pour cette espèce aient été développés chez d'autres espèces de Sciaenidae (à l'exception du locus SaGT41b, utilisé chez le denti et testé chez le corb), l'**Étude 6** de ce projet est la première étude à avoir utilisé et validé ces onze marqueurs microsatellites chez *S. umbra*. Pour le denti, les marqueurs développés et utilisés précédemment pour caractériser la structuration génétique à l'échelle de l'aire de répartition de l'espèce (Viret et al., 2018) et à l'échelle de la Corse (Marengo et al., 2017) ont été repris dans cette étude.

La totalité des géniteurs impliqués dans la production de juvéniles proviennent du milieu naturel, ce qui est généralement recommandé pour des programmes de repeuplement (*e.g.* Miller & Kapuscinski, 2003 ; Kapuscinski & Miller, 2007). L'utilisation de géniteurs du milieu naturel avait pour objectif *i*) de limiter le niveau de domestication des espèces en production (Teletchea, 2017, 2021) et *ii*) d'utiliser des lots de géniteurs possédant une diversité génétique au plus proche de celle retrouvée dans le milieu naturel. Concernant ce dernier point, l'objectif a été atteint puisqu'il a été montré, dans l'**Étude 6**, que **la diversité génétique des lots de géniteurs utilisés** (un lot de géniteurs denti et un lot de géniteurs corb) **était représentative de celle retrouvée chez les populations sauvages** (valeurs de F_{ST} non significatives). Ce résultat constitue la première étape fondamentale à une production en élevage de juvéniles dans un but de conservation de la diversité génétique naturelle.

Cependant, bien que les géniteurs des deux espèces proviennent du milieu naturel et que leur diversité génétique soit représentative de celle retrouvée dans les populations sauvages, les lots de juvéniles des deux espèces étudiées (*i.e.* produits en 2021) ont montré une différenciation génétique significative lorsque comparés avec les populations naturelles (valeurs de F_{ST} significatives), et un excès en hétérozygotes (valeurs de F_{IS} négatives et significatives). Ces résultats sembleraient être la conséquence directe *i*) d'un faible nombre de géniteurs de *S. umbra* participant à la production de juvéniles (à peine plus d'un quart du lot), et *ii*) d'un lot de géniteurs de *D. dentex* composé de reproducteurs dominants (des géniteurs présentant une contribution plus importante à la production de juvéniles a déjà observé chez *D. dentex* : Borrell et al., 2008), avec notamment un mâle et une femelle ayant produit, séparément, plus de la moitié des juvéniles. Ainsi, en conséquence du faible

nombre effectif de géniteurs, les lots de juvéniles de denti et de corb génétiquement étudiés au cœur de l'**Étude 6** ne présentaient pas les caractéristiques génétiques permettant leur utilisation à des fins de repeuplement à grande échelle.

Cette étude appuie ainsi l'idée de Bert et al. (2007) sur l'importance d'effectuer des contrôles génétiques de lots d'élevage au préalable d'actions de restauration active de populations. En effet, les résultats de l'**Étude 6** illustrent remarquablement l'idée que **le prélèvement dans le milieu naturel d'individus sauvages n'est pas une condition suffisante à la production d'une descendance présentant une diversité génétique représentative de celle retrouvée *in situ***. Le fait qu'un faible nombre d'individus constitue les lots de géniteurs d'élevage et qu'un nombre encore plus restreint participe à la production de juvéniles (en tant que géniteurs effectifs) semble être le facteur principal engendrant une perte de diversité génétique chez la descendance d'élevage.

En résumé, les deux espèces présentent un pattern relativement analogue : la diversité génétique des lots de géniteurs est représentative de celle retrouvée dans le milieu naturel mais les lots de juvéniles sont génétiquement différenciés des populations sauvages. Cependant, la distorsion génétique, comme conséquence de la production en captivité, semble moins prononcée chez les juvéniles de *D. dentex* que chez les juvéniles de *S. umbra*. Ces derniers présentent en effet des valeurs de richesse allélique ($A_R = 3.82$) et d'hétérozygotie attendue non biaisée ($H_{nb} = 0.53$) significativement plus faibles que celles retrouvées chez les lots de géniteurs et d'individus sauvages, ce qui n'est pas le cas chez *D. dentex*. Ce contraste entre les deux espèces pourrait être lié au fait que :

- malgré la présence de reproducteurs dominants chez les dentis, le nombre d'individus participant à la production de juvéniles est plus important chez *D. dentex* ($n=10$) que chez *S. umbra* ($n=5$) ;
- par rapport au sex-ratio d'équilibre (1:1 ; mâle:femelle), le lot de géniteurs denti présente une déviation du sex-ratio bien plus faible (5:7) que le lot de géniteurs corb (12:5) ;
- contrairement au lot de juvéniles de corb, le lot de juvéniles de denti étudié correspond à un mix de deux pontes (*i.e.* du 31 janvier et du 01 février 2021), pouvant laisser supposer un cumul de différents reproducteurs et ainsi une augmentation du nombre effectif de géniteurs.

Un ou une combinaison de ces facteurs auraient pu induire une perte moins importante de la diversité génétique chez les juvéniles de denti que chez les juvéniles de corb.

Sur la base des résultats apportés par l'**Étude 6** et des interprétations qui ont pu être proposées, il est primordial d'améliorer la diversité génétique des futurs lots de juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra* produits au sein de la plateforme STELLA MARE.

Dans ce but, **le nombre d'individus participant à la reproduction se devra d'être augmenté**. Pour cela, plusieurs perspectives pourraient être envisagées pour les dentis comme pour les corbs, comme par exemple :

- l'augmentation du nombre d'individus constituant les lots de géniteurs ;
- équilibrer le sex-ratio (vers un ratio 1:1) de chaque lot de géniteurs. Dans ce but, et également en lien avec le point précédent, des prélèvements d'individus sauvages ont été effectués en 2022 conduisant, pour les géniteurs de *S. umbra*, à obtenir un lot de géniteurs de 24 individus : 12 mâles et 12 femelles ;
- l'utilisation d'hormones pour permettre la synchronisation temporelle des pontes, et ainsi maximiser le nombre de géniteurs participant à la production de juvéniles d'un même lot. À ce jour, la plateforme STELLA MARE se base sur l'unique action de la température et de la photopériode comme déclencheurs de pontes des gamètes, et n'utilise pas d'hormones ;
- l'acquisition de connaissances concernant le comportement reproductif des deux espèces. Comme c'est le cas de plusieurs espèces de Sciaenidae, *S. umbra* est notamment connue pour la production de sons spécifiques (« tambourinements »), par les mâles, durant la période de reproduction (Picciulin et al., 2020). Étudier la possibilité d'utiliser des signaux sonores pour déclencher des pontes et, ainsi, induire leur synchronisation temporelle chez *S. umbra* serait à considérer. Pour la reproduction en captivité de cette espèce, une telle méthode pourrait être une perspective attrayante afin d'augmenter le nombre effectif de reproducteurs, sans utiliser d'induction hormonale (généralement source d'œufs de moins bonne qualité que ceux produits suite à des pontes spontanées ; Sarih et al., 2018). Une telle perspective a déjà été proposée par Bolgan et al. (2020) suite à l'étude des caractéristiques acoustiques de trois autres espèces de Sciaenidae (*Argyrosomus regius*, *Umbrina cirrosa*, *Sciaenops ocellatus*).

Il est important de rappeler ici que, contrairement à *D. dentex* dont la structure génétique des populations naturelles a plusieurs fois été étudiée (à l'aide de marqueurs allozymes : Bargelloni et al., 2003 ; et à l'aide de marqueurs microsatellites : Marengo et al., 2017 ; Viret et al., 2018), la structure génétique de populations sauvages de *S. umbra* n'a, à notre connaissance, pas été étudiée autour de la Corse, ni de manière large sur son aire de répartition. Il est désormais admis que les populations de denti peuvent être considérées comme génétiquement non différenciées (Marengo et al., 2017 ; Viret et al., 2018) dans les eaux corses, or de telles informations ne sont pas disponibles chez *S. umbra*.

Il serait avisé de s'intéresser à la structure génétique des populations de *S. umbra* autour de la Corse, et plus largement en mer Méditerranée, pour acquérir une meilleure description génétique des populations sauvages et ainsi disposer de meilleures connaissances préalables pour des finalités de repeuplement local responsable et viable pour l'espèce.

Cette **Étude 6** s'inscrit ainsi complètement au cœur de la notion de « *[mise] en place [d']une gestion des ressources génétiques* » recommandée par Lorenzen et al. (2010) pour une « approche

responsable » permettant le développement de programmes de renforcement de stocks (**Tableau 1 : 8^{ème} outil**).

3.1.2. La santé des juvéniles d'élevage

Rappelons que, bien que la notion de contrôle sanitaire n'ait pas constitué un objectif central de ces travaux de thèse, des recherches de pathologies (par le biais d'un cabinet vétérinaire) et malformations (au sein de la plateforme) ont été effectuées sur les individus utilisés au cours de ce projet. Des analyses morpho-anatomiques ont constituées, ici, le cœur de la recherche de malformations chez les juvéniles de *D. dentex* et *S. umbra*.

Ces analyses morpho-anatomiques ont mis en évidence que la principale problématique compromettant la bonne santé des juvéniles de *D. dentex* produits en élevage résidait dans la présence d'un important taux de malformation de la vessie natatoire, et notamment son non-gonflement, chez les juvéniles de cette espèce (*cf Étude 5*).

En parallèle de ce projet de thèse, une étude réalisée sur des œufs, larves et post-larves de *S. umbra* produits au sein de la plateforme STELLA MARE a permis la description précise du développement embryonnaire et larvaire de cette espèce (Millot et al., 2023 - document **Annexe** du manuscrit). En caractérisant le développement morpho-anatomique des premiers stades de vie de *S. umbra*, cette étude offre de nouvelles connaissances sur cette espèce. Ces nouvelles connaissances pourraient permettre de cibler et de mettre en place des techniques d'élevage appropriées à cette espèce, et également de permettre la détection de malformations fréquentes chez *S. umbra* au cours de la croissance. Les malformations de la vessie natatoire n'ont que très rarement été rencontrés dans l'élevage de *S. umbra* au sein de la plateforme STELLA MARE, ne constituant ainsi pas une préoccupation majeure lors de l'élevage de cette espèce.

Ce type de malformation a, cependant, pu être recensé comme problématique lors de l'élevage larvaire de denti, car semble être une des principales causes de la mortalité observée en élevage durant ce stade (Abellán, 2000). Chez les poissons avec vessie natatoire, le gonflement de cet organe s'effectue généralement au cours des premiers jours de vie durant lesquels les larves montent en surface ingérer de l'air (Chatain & Ounais-Guschemann, 1990 ; Chatain, 1994). Une absence ou une malformation de la vessie natatoire semble alors principalement pouvoir être reliée à cette action, largement dépendante de l'accès des larves à la surface des bassins. Chez la sériole du Japon, la présence d'une surface propre, dépourvue de tout film gras pouvant empêcher un accès à l'air durant les premiers stades de vie, augmente de près de 10 fois la probabilité qu'une larve présente une vessie natatoire gonflée (Sawada et al., 2021). Divers facteurs abiotiques du milieu d'élevage, comme la température, la salinité, la photopériode (étudiée chez le denti par Abellán et al., 2000) ou l'intensité

lumineuse (étudiée chez le denti par Yildirim et al., 2013), ont également pu être corrélés au gonflement de la vessie natatoire chez les poissons (Divanach et al., 1996).

La présence de vessie natatoire non fonctionnelle peut être la source d'une croissance réduite (e.g. Crespo et al., 2001), d'un fort taux de mortalité durant les premiers stades de vie (e.g. Chatain & Dewavrin, 1989), de déformations de la colonne vertébrale (Pastor et al., 1995) ainsi que d'une sensibilité plus accrue au stress (e.g. Chatain & Dewavrin, 1989). Au cours de l'**Étude 5** de ce projet de thèse, la mise en évidence de comportements de nage anormaux (e.g. nage la tête en l'air, nage sur le flanc) et de ventilations respiratoires excessives a semblé pouvoir être reliée à l'absence de vessie natatoire fonctionnelle chez les juvéniles de denti. Durant la même Étude, les juvéniles présentant une vessie natatoire non fonctionnelle ont montré une sensibilité importante à la manipulation (i.e. anesthésie, pêche à l'épuisette et manipulation à la main) induisant un taux de mortalité significativement supérieur que celui recensé chez les individus ne présentant pas de malformations morpho-anatomiques. Ainsi, les individus anatomiquement malformés présentent des réponses comportementales anormales et sont plus sujets au stress, pouvant entraîner leur mort.

Bien que les juvéniles de denti d'élevage présentant une vessie natatoire non fonctionnelle semblent être capables de se nourrir et de survivre en élevage, leurs chances de survie dans le milieu naturel paraissent être très nettement compromises (hypothèse similaire pour *Dicentrarchus labrax* : Chatain & Dewavrin, 1989). Ces individus ne constituent évidemment pas de bons candidats à relâcher lors d'actions de restauration active de populations. Il semble alors essentiel de placer l'étude des conditions propices au développement correct de la vessie natatoire des larves de *D. dentex* au cœur des considérations d'élevage. En effet, la lumière doit être faite sur les potentielles améliorations à mettre en place lors de l'élevage de *D. dentex* permettant un fort rendement ainsi qu'une importance qualité des individus produits. Ceci est directement en lien avec la recommandation de Lorenzen et al. (2010) sur le « [développement] des systèmes d'aquaculture et des pratiques d'élevage appropriées » pour le développement de programmes de renforcement artificiel de stocks (**Tableau 1** : 7^{ème} outil).

Au cours de cette thèse, une optimisation de la méthode de tri morpho-anatomique permettant de sélectionner des juvéniles de denti et de corb ne présentant pas de malformations a été concrétisée (cf **Étude 5**). En effet, la méthode de tri basée sur la transillumination pour permettre de visualiser le non-gonflement de la vessie natatoire semble être un outil propice à la sélection de juvéniles de *D. dentex* dénués de malformations de la vessie natatoire. Cette méthode de tri pourrait s'inscrire au cœur de la « [mise] en place d'une gestion sanitaire » recommandée par Lorenzen et al. (2010) pour une « approche responsable » permettant le développement de programmes de renforcement de stocks (**Tableau 1** : 9^{ème} outil).

Utilisée lors de l'élevage de plusieurs espèces de poissons (*e.g. Epinephelus fasciatus* : Kawabe & Kohno, 2012 ; *Seriola dorsalis* : Schwebel et al., 2018 ; *Seriola quinqueradiata* : Sawada et al., 2021), une méthode consistant en la sursalinisation du milieu permet de mettre en évidence, par différence de flottabilité, les individus présentant une vessie natatoire bien gonflée (*i.e.* ceux qui flottent), des autres (*i.e.* ceux qui coulent). Cette méthode permet de rapidement trier une grande quantité d'individus comparé à la méthode, relativement chronophage, utilisée au cours de ce projet de thèse. Ceci pourrait être à envisager pour de futurs tris au sein de la plateforme STELLA MARE. Cependant, du fait que la méthode par transillumination nécessite une observation individuelle, elle permet la détection de malformations externes (*e.g.* de la mâchoire, des opercules branchiaux, de la colonne vertébrale), contrairement à la méthode par sursalinisation, ce qui lui confère un avantage certain sur la qualité des individus sélectionnés.

3.1.3. Performances et comportements individuels : maximiser la survie *in situ*

Reposant sur l'idée que de nombreux comportements et performances influent sur la survie *in situ* des juvéniles d'élevage (*e.g.* Olla et al., 1998 ; Fushimi, 2001 ; Fuiman et al., 2006) et que l'étude du comportement est un atout majeur pour les programmes de repeuplement (*e.g.* Curio, 1996 ; Olla et al., 1998 ; Brown & Laland, 2001 ; Brown & Day, 2002), le potentiel de survie post-relâché a été appréciée par le prisme de performances et comportements essentiels des juvéniles de denti et de corb d'élevage.

Il paraît important de rappeler ici qu'un moins grand nombre d'expérimentations sur les juvéniles de denti que sur les juvéniles de corb a pu être effectué dans ce projet. Ceci a été dû à la difficulté rencontrée, avant l'année 2021, de réussir à sélectionner des juvéniles de denti ne présentant pas de malformations de la vessie natatoire. Ainsi, au sein du **Chapitre 2**, seules les expérimentations d'évaluation des performances de nage (*cf* **Étude 1**) et de prédation (*cf* **Étude 3**), réalisées en 2021, ont pu être effectuées sur les juvéniles de *D. dentex*.

QUELS SONT LES EFFETS DE L'ELEVAGE ?

Le **Chapitre 2** de ce manuscrit a permis d'étudier l'effet d'un ENRICHISSEMENT EN HABITAT (**Figure 1**) dans les bassins de stabulation des juvéniles de corb sur leurs performances de fuite, ainsi que leurs comportements d'exploration et d'audace (*cf* **Étude 2**).

Ces comportements et performances n'ont pas été affectés par la présence d'un refuge dans les bassins (Figure 1). Durant les expérimentations en labyrinthe, les juvéniles de corb ont en effet utilisé ce nouvel environnement et la zone de refuge (également zone d'acclimatation avant le début du test



Figure 1 : Refuge utilisé comme l'enrichissement en habitat de l'Étude 2 (rocher creux et imitations de Posidonie)

expérimental) mis à leur disposition indifféremment à la condition d'enrichissement utilisée dans leurs bassins de stabulation. Ces résultats peuvent suggérer que les juvéniles de corb sont capables, de façon innée, d'utiliser un refuge qu'ils rencontrent pour la première fois (comme suggéré par Rae et al., 2020 chez *Lutjanus argentimaculatus*). Une seconde hypothèse serait de considérer que ces résultats suggéreraient plutôt que la durée d'élevage en présence de cet enrichissement physique a été trop courte pour permettre une modification des réponses comportementales des individus testés. En effet, l'enrichissement en habitat effectué dans cette étude a été ajouté une semaine avant le début des expérimentations (qui ont approximativement

duré un mois et demi), constituant ainsi une modification très récente et relativement courte des conditions d'élevage. Il a déjà été suggéré, en condition expérimentale *ex situ*, qu'une expérience relativement longue et ayant eu lieu tôt dans la vie de poissons engendre une plus grande flexibilité comportementale que celle induite par une expérience récente et courte (Chapman et al., 2010).

En lien avec cette précédente notion et l'idée que la phase larvaire de *S. umbra* et de *D. dentex* est pélagique, il pourrait être envisagé de mettre en place, à partir de l'établissement des juvéniles et ce jusqu'au relâché, un enrichissement physique dans les bassins d'élevage de *S. umbra* et *D. dentex* afin d'acclimater ces individus aux stimulus environnementaux qu'ils trouveront dans le milieu naturel. De plus, il est à noter que l'enrichissement physique des bassins d'élevage a déjà permis de réduire le niveau de stress basal chez une espèce de poisson (*Sebastes schlegelii* ; Zhang et al., 2021), ce qui pourrait s'avérer être un point positif au regard du bien-être en élevage de nos deux espèces d'intérêt. Au vu de tout ceci, il pourra sembler pertinent et important par la suite d'appréhender l'effet de la présence de refuges au cours du stade juvénile dans les bassins d'élevage de denti et de corb sur leur bien-être et leur qualité comportementale.

Le **Chapitre 2** de ce manuscrit a également permis d'étudier l'effet d'un ENTRAÎNEMENT AU NOURRISSAGE (basé sur six expositions successives) sur le comportement et les performances de nourrissage de juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra* (cf **Étude 3**).

Les résultats de cette étude suggèrent qu'un **entraînement au nourrissage sur de nouvelles proies vivantes a un effet positif sur les performances de nourrissage de juvéniles de denti et de corb d'élevage** (larves de crustacées : stade mysis de *Palaemon varians* ; **Figure 2**). En effet, les juvéniles des deux espèces ont montré qu'un entraînement de six expositions leur permettait, en moyenne, de se nourrir *i)* plus rapidement, *ii)* d'une plus grande quantité de proies, et *iii)* à l'aide d'attaques plus efficaces.

Ces résultats constituent ainsi des observations très positives en lien avec la qualité comportementale de juvéniles de denti et de corb dans un objectif de restauration de population : des individus élevés en captivité et nourris sur aliments secs sont capables, suite à six rencontres successives avec des proies vivantes, de s'en nourrir plus efficacement.

Cependant, les deux espèces étudiées présentent des résultats très distincts quant à l'effet de l'entraînement sur le nombre d'individus qui réussissent à se nourrir. Les juvéniles de *S. umbra* ont été de plus en plus nombreux à se nourrir de mysis (*i.e.* à ingérer au moins une proie), au fil des six jours d'entraînement (85-100 % de ces individus se nourrissent lors du dernier jour). A l'inverse, le pourcentage de juvéniles de *D. dentex* qui réussissaient à se nourrir n'a significativement pas fluctué tout au long des six jours (27-31 % lors du dernier jour). En effet, malgré le fait que l'entraînement a un effet positif sur les performances de prédation des juvéniles de denti qui réussissent à se nourrir, plus de la moitié des dentis testés n'ont ni attaqué ni réussi à se nourrir durant les six jours d'entraînement.

Savoir qu'un entraînement au nourrissage de six jours induit, chez les juvéniles de corbs, le développement d'un nourrissage plus efficace chez la quasi-totalité des individus testés est un aspect en faveur de l'utilisation de ce type d'entraînement à des fins de restauration de population de cette espèce. Or, une telle déduction est plus complexe pour les dentis au vu de l'importante proportion d'individus qui ne s'essaye pas et n'arrive pas à se nourrir de ces proies vivantes. Ce refus de s'alimenter pourrait être lié *i)* au stress et la peur, *ii)* au fait que les préférences alimentaires des dentis soient plutôt tournées vers un régime piscivore (Morales-Nin & Moranta, 1997 ; Marengo et al., 2014), induisant une potentielle faible appétence pour ces larves de crustacées, et potentiellement *iii)* à la personnalité de ces individus. L'hypothèse d'un lien direct entre le facteur de stress/peur et un refus de s'alimenter a déjà été avancée chez le turbot (Ellis et al., 2002) et chez de nombreux taxons (Curio, 1976). Il est important de rappeler ici que les juvéniles de denti peuvent fortement être impactés par



Figure 2 : Stade mysis (larves) de crustacés (image modifiée et issue de www.aquaterra-diffusion.f)

le stress. Koumoundouros et al. (2004) ont pu montrer une faible tolérance à la manipulation d'individus de moins de 32 mm (LT), et ce présent projet a pu mettre en évidence des cas de mortalité chez des dentis entre 7,5 et 27,5 mm (LT) suite à leur transfert entre deux bassins (sur courte distance) à l'aide d'un bécot (cf **Étude 1** ; Ducos et al., 2022b). Au cours de ce projet, des comportements semblant être induits par le stress ont également pu être observés suite à la manipulation de plus grands juvéniles, comme des états de « freezing », des nages erratiques, mais également des colorations pâles (ou l'observation d'une robe striée) ainsi qu'une forte ventilation respiratoire. Ainsi, le transport des juvéniles de denti vers le bassin expérimental, et l'isolement dans un nouvel environnement qui en résulte, sont des éléments vecteurs de stress qui auraient pu agir sur le refus de s'alimenter des juvéniles de cette espèce. Rappelons également ici que, bien que *D. dentex* puisse se nourrir de crustacés (à 9 % dans Chemmam-Abdelkader, 2004 ; à 35 % dans El-Fergani & El-Mor, 2014), c'est une espèce se nourrissant préférentiellement de grandes proies mobiles comme des poissons (à 84 % dans Chemmam-Abdelkader, 2004 ; à 19 % dans El-Fergani & El-Mor, 2014 ; 74 % dans Morales-Nin & Moranta, 1997) et des céphalopodes (à 26 % dans Morales-Nin & Moranta, 1997 ; à 5 % dans Chemmam-Abdelkader, 2004 ; 21 % dans El-Fergani & El-Mor, 2014). Ainsi, au vu des préférences alimentaires de *D. dentex*, le type de proie utilisé dans cette expérimentation (*i.e.* larves de crustacé) pourrait être considéré comme un facteur supplémentaire contribuant au refus de s'alimenter des juvéniles de denti. Malgré le fait qu'il nous a paru intéressant d'utiliser une proie commune aux deux espèces durant cette expérimentation, il pourrait sembler pertinent de, désormais, envisager l'évaluation des performances de nourrissage de juvéniles de denti sur d'autres types de proies (*e.g.* larves de poissons), constituant ainsi une future perspective de recherche.

Il semblerait intéressant de déterminer la part du stress, de l'appétence alimentaire et de la personnalité dans le refus de se nourrir des juvéniles de denti.

Dans le cas où la réticence des juvéniles de denti à se nourrir des mysis vivantes ait principalement été animée par le stress, considérer la mise en place d'un apprentissage social (cf **Chapitre 1** - section 6.3) et examiner son effet sur les performances de nourrissage de ces individus pourrait être pertinent. Chez le saumon Atlantique d'élevage, un plus grand nombre de juvéniles d'élevage ont été montrés enclins à se nourrir d'une nouvelle proie vivante, si ceux-ci étaient en face d'un congénère familier de cette proie (suite à six jours d'entraînement : 100 % de ces individus *versus* 73 % de ceux qui sont seuls ; Brown & Laland, 2002). Il serait possible qu'en fonction des espèces considérées, les méthodes d'entraînement optimales puissent être différentes et que, bien que la méthode réalisée dans l'**Étude 3** semble être efficace pour permettre à la quasi-totalité des juvéniles de corb d'élevage de basculer sur proies vivantes, un entraînement social puisse être plus pertinent dans ce but pour les juvéniles de denti (et potentiellement sur un autre type de proie).

Chez le saumon Atlantique, la combinaison des deux conditions d'élevage étudiées dans ce présent projet (*i.e.* un ENTRAÎNEMENT AU NOURRISSAGE sur proies vivantes et un ENRICHISSEMENT EN HABITAT) permet une amélioration notable des performances de nourrissage d'individus d'élevage (Brown et al., 2003). En effet, les saumons élevés dans des bassins enrichis et précédemment exposés à une autre espèce de proies vivantes présentent une latence d'attaque plus faible que les individus élevés dans les trois autres configurations (*i.e.* bassins nus + expérience de proies vivantes ; bassins enrichis + uniquement nourris avec des granulés ; bassins nus + uniquement nourris avec des granulés). La combinaison de ces deux conditions d'élevage induit également, chez cette espèce, une plus grande quantité de poissons qui réussissent à se nourrir. Les auteurs ont suggéré qu'un élevage dans un environnement physiquement enrichi pouvait induire une amélioration *i)* de la flexibilité comportementale et *ii)* des capacités d'apprentissage de ces individus, agissant ainsi en synergie avec l'entraînement au nourrissage sur proies vivantes pour l'amélioration de leurs performances de prédation (Brown et al., 2003).

En lien avec cet exemple de la littérature et ce qui a pu être discuté précédemment concernant l'effet de l'entraînement au nourrissage et l'effet d'un enrichissement en habitat, il semblerait intéressant d'étudier, chez les juvéniles de *D. dentex* et *S. umbra* d'élevage, l'effet combiné de ces deux facteurs sur, notamment, leurs performances de prédation.

QUELS SONT LES EFFETS DE LA TAILLE ?

Le **Chapitre 2** de ce manuscrit a permis de mettre en évidence un effet de la taille

- sur les performances de nage de juvéniles de denti et de corb (*cf Étude 1*) ;
- sur le comportement de nage de juvéniles de corb (*cf Étude 1*) ;
- sur la sensibilité à la manipulation de juvéniles denti (*cf Étude 1*) ;
- sur les comportements d'audace et d'exploration de juvéniles de corb (*cf Étude 2*) ;
- sur les performances de fuite de juvéniles de corb (*cf Étude 2*) ;
- et sur les performances de prédation de juvéniles de corb (*cf Étude 3*).

Il semble nécessaire de rappeler ici que les individus étudiés dans le but d'évaluer l'effet de la taille sur les performances et réponses comportementales de ces deux espèces (*cf Études 1, 2 et 3*) ont été étudiés au long de leur croissance. L'étude de la taille au cours de la croissance ne peut ainsi se départir de la notion d'âge au sein d'un même lot ; les plus petits juvéniles ont été étudiés temporellement avant les plus grands, induisant logiquement que les petits individus sont les plus jeunes et que les plus grands sont les plus âgés.

Bien qu'une partie des tailles étudiées au cœur de l'**Étude 1** (*i.e.* de 8 à 37 mm LT) sont inférieures aux tailles généralement ciblées par des actions de restauration, cette étude a permis d'acquérir une meilleure compréhension de l'effet de la taille sur les performances de nage et les comportements de jeunes stades de *D. dentex* et *S. umbra* d'élevage.

Concernant les dentis par exemple, cette étude a pu mettre en évidence un effet notable du stress chez les plus petits individus testés (< 27,5 mm LT), pouvant même entraîner la mort de certains poissons suite à leur manipulation. Cette forte sensibilité au stress pourrait être liée à la phase de métamorphose larvaire de cette espèce, qui s'avère se terminer à environ 38 DPH pour une longueur totale d'approximativement 18 mm (*cf Étude 1*). La métamorphose est une période sensible durant laquelle la vulnérabilité à de nombreux stress environnementaux a notamment été avérée chez une autre espèce de Sparidae (la daurade japonaise : Ishibashi et al., 2005). ***Dentex dentex* semble ainsi présenter un important effet de la taille et du stade de développement sur la sensibilité au stress.** Il semblerait ainsi important de ne pas utiliser, dans une action de relâché, des dentis trop petits qui présenteraient une sensibilité accrue au stress, induisant la difficulté de les manipuler (*e.g.* transferts à l'épuisette, marquages pré-relâché, transport jusqu'au site de relâché).

Afin de pouvoir estimer une taille optimale au relâché des juvéniles de *D. dentex* produits en éclosion, il semblerait important d'acquérir d'autres connaissances sur les performances individuelles et les comportements de cette espèce en fonction de la taille des individus. À l'image des travaux réalisés sur *S. umbra*, l'acquisition de connaissances sur le comportement d'exploration, d'audace et les performances de fuite (*cf Étude 2*) des juvéniles de *D. dentex* semble importante.

Concernant les juvéniles de *S. umbra*, les plus petits individus étudiés (30 mm LT) présentent de meilleures performances de fuite (*i.e.* taux de réponse, latence, variables locomotrices relatives), et sont également plus audacieux et explorateurs que les plus grands individus (80 mm LT ; *cf Étude 2*). La diminution de la tendance à l'exploration des juvéniles de *S. umbra* observée au cours de la croissance pourrait être interprétée en parallèle de la diminution des vitesses de nage critique observée dans l'**Étude 1**. Dans cette dernière étude, les vitesses absolues de nage critique (U_{crit}) de *S. umbra* commencent à diminuer après la fin de la métamorphose larvaire. De plus, certains individus commencent à présenter des comportements de refus de nage. Ces deux observations pourraient être en lien avec la phase d'établissement de ces individus, suite à laquelle sont généralement observées des valeurs de vitesses de nage relatives plus faibles (Bellwood & Fisher, 2001 ; Leis, 2006). Ces deux observations pourraient également être en lien avec le début de la mise en place d'un comportement sédentaire, naturellement retrouvé chez les individus adultes et sauvages de *S. umbra* (*e.g.* Alós & Cabanellas-Reboredo, 2012). Ainsi, l'observation d'une diminution des valeurs de U_{crit} relative (*cf Étude 1*) et de vitesse de nage relative moyenne (dans le labyrinthe ; *cf Étude 2*), ainsi qu'un déclin de la

tendance à l'exploration et l'audace au cours de la croissance (cf **Étude 2**) pourraient être en lien avec l'amorce de la transition comportementale de ces juvéniles vers une tendance à la sédentarité du stade adulte.

Bien qu'une forte propension à l'audace et l'exploration induise, théoriquement, une probabilité plus importante de trouver de la nourriture, elle induit également une plus forte probabilité de rencontrer un prédateur. Ainsi, une forte tendance à l'exploration et à l'audace semblerait être un aspect positif pour l'acquisition de proies, mais également une grande source de risques *in situ* (Myles-Gonzalez et al., 2015). Face au fait que les plus petits (soit les plus jeunes) juvéniles de corb présentent de meilleures performances relatives de fuite que de plus grands juvéniles, mais également une plus grande tendance à prendre des risques, les classes de taille intermédiaires étudiées pourraient ainsi être considérées comme un compromis intéressant à considérer pour le choix d'une taille au relâché. La classe de taille médiane à celles étudiées dans l'**Étude 2** (*i.e.* [30-40[, [40-50[, [50-60[, [60-70[et [70-80[mm LT) correspond à la classe de taille [50-60[mm LT. Malgré le fait que, sur l'intervalle de tailles étudiées, cette dernière classe de taille soit considérée comme intermédiaire quant aux performances de fuite relative, ces individus font tout de même partie des classes de taille présentant le taux de réponse à une stimulation le plus important (avec les individus de [40-50[mm LT) et le taux de latence le plus faible (avec les individus de [40-50[et [60-70[mm LT). Lorsque l'on considère les performances de nourrissage, les individus compris entre 50 et 60 mm de LT affichent, en moyenne, un plus grand nombre de proies ingérées et une plus grande efficacité d'attaque, dans l'**Étude 3**. De plus, l'entraînement au nourrissage a un effet significativement plus important sur la réduction de la latence avant la première ingestion chez les individus de cette classe de taille, par rapport aux individus des deux autres classes de taille.

Sur la base *i)* d'un intervalle de taille entre 30 et 80 mm de LT et *ii)* des performances et réponses comportementales étudiées, il semblerait que **des juvéniles de *S. umbra* entre 50 et 60 mm (LT) puissent être envisagés comme des individus présentant de meilleures aptitudes comportementales pour un relâché en mer**. Ce sont, pour rappel, quasiment les tailles qui ont été utilisées lors des actions expérimentales de relâché de 2021 et 2022 (respectivement 62,2 mm et 62,6 mm LT).

Les trois études du **Chapitre 2** ont permis, notamment pour les juvéniles de *S. umbra*, d'acquérir une meilleure compréhension de leurs performances et de leurs comportements en fonction de leur taille individuelle. Ces études sont en lien avec l'appréhension d'une taille au relâché permettant de maximiser la survie *in situ* et s'inscrivent ainsi au cœur de la volonté de mettre en place une stratégie optimale de relâché. Bien que la survie *in situ* repose, en partie sur les performances de fuite, de nourrissage, de nage ainsi que sur les comportements d'exploration et d'audace, il serait intéressant d'étayer le choix théorique d'une taille au relâché en évaluant, directement dans le milieu naturel,

l'effet de cette taille sur la survie post-relâché à court et long terme. Une telle expérimentation pourrait être une perspective à envisager afin de s'assurer, au préalable d'une action de repeuplement, de la pertinence du choix théorique d'une taille au relâché. L'importance de la stratégie de relâché dans la survie *in situ* des individus d'élevage a été soulignée par Lorenzen et al. (2010) qui recommande, entre autre, « [l'utilisation d']un processus empirique pour définir les stratégies optimales de relâché » (**Tableau 1** : 11^{ème} outil).

À Hawaii, Leber (1995) a estimé le taux de survie post-relâché de *Mugil cephalus* d'élevage par le biais de leur taux de recapture, pour cinq classes de taille différentes entre 45 et 130 mm de LT. Cette étude a pu mettre en évidence un important effet de la taille au relâché sur la probabilité de recapture chez cette espèce de mulot, considérée comme positive à partir de 70 mm LT. L'utilisation d'actions de recapture suite à des relâchés expérimentaux de juvéniles d'une taille ciblée, permet ainsi l'estimation du succès d'un relâché et souligne véritablement l'importance d'études pilotes pour valider des stratégies optimales de relâché.

Bien que la taille optimale au relâché dépende du taux de survie des individus relâchés dans le milieu à une taille donnée, cette notion inclut également les coûts de production nécessaires pour les amener à cette taille et correspond ainsi à la taille permettant la rentabilité maximale d'une action de relâché (Leber, 1995 ; Lorenzen, 2000). En effet, la survie post-relâché des individus d'élevage et leur intégration dans les populations sauvages constitue le fondement du succès d'une action de repeuplement. Cependant au vu du fait que de telles actions sont onéreuses, il est généralement recommandé de prendre en compte les aspects économiques de production pour l'estimation de l'efficacité d'un programme de restauration. Pour illustrer cette idée avec un exemple qui utiliserait une de nos deux espèces d'intérêt, considérons que des juvéniles de corb de 50 mm LT et de 90 mm LT présentent un taux de survie à long terme et un taux de croissance post-relâché identiques. Une plus longue période d'élevage et un poids individuel plus important (**Figure 3a**) sont immanents aux plus grands individus, induisant des coûts de nourrissage et de production plus élevés. Au regard de ces aspects, considérer l'utilisation de juvéniles de 50 mm LT permettrait la maximisation de la rentabilité d'un programme de repeuplement.

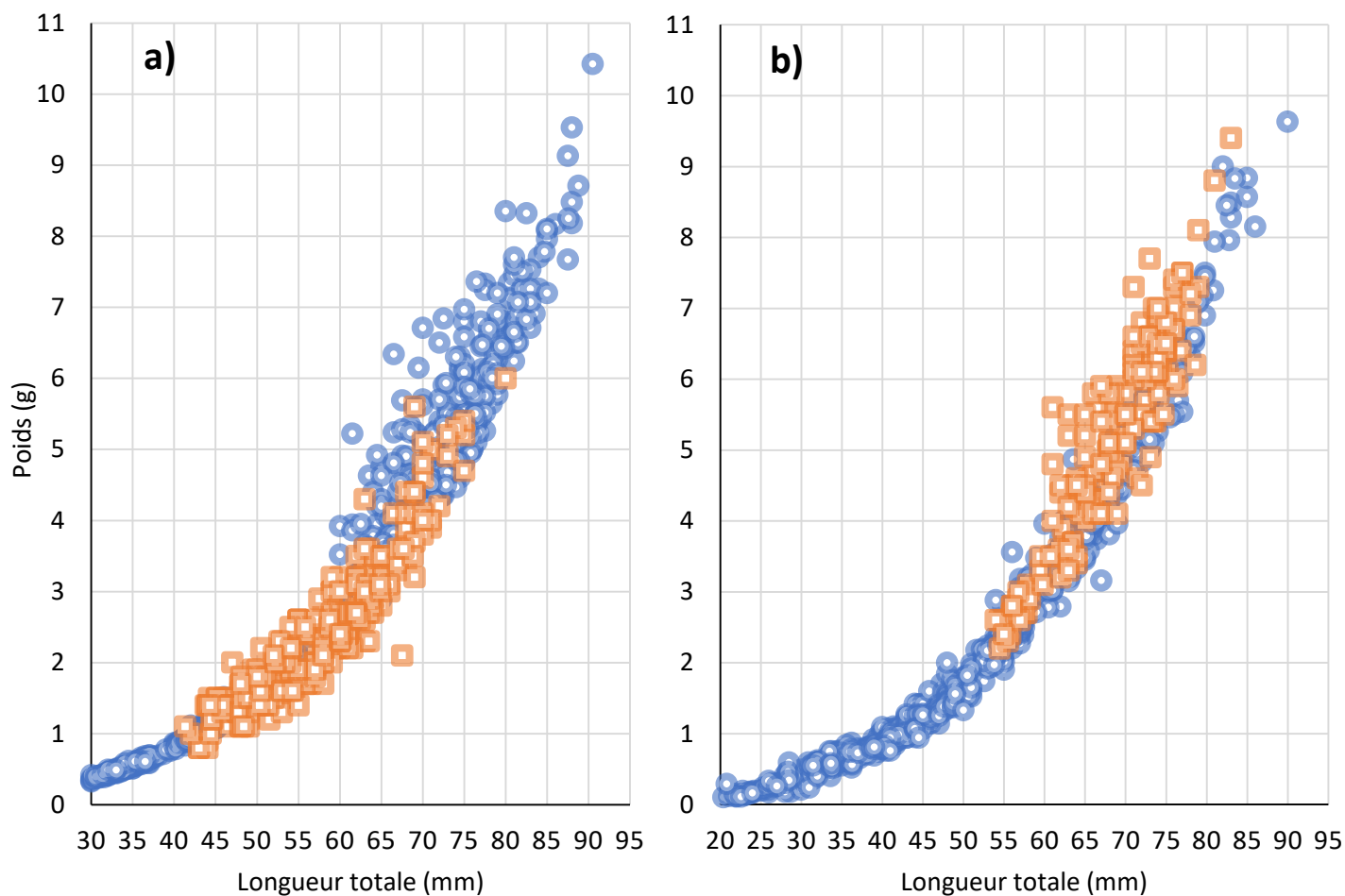


Figure 3 : Relations biométriques individuelles entre la longueur totale et le poids de juvéniles de *Sciaena umbra* (a) et de *Dentex dentex* (b) effectuées lors d'expérimentations de ce projet de thèse (lots de 2020 : ronds bleus ; lots de 2021 : carrés oranges)

Les résultats obtenus au cœur du **Chapitre 2** et du **Chapitre 4** ont permis d'acquérir de nombreuses et nouvelles connaissances concernant la qualité des juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra* produits au sein de la plateforme STELLA MARE (entre 2020 et 2022). La qualité de ces juvéniles (considérée par le prisme de leurs réponses comportementales, de leurs performances, de leur état de santé et de la diversité génétique des lots d'élevage) a été étudiée en laboratoire, au préalable de tout relâché expérimental dans le milieu naturel. Dans la section suivante de ce Chapitre, les expérimentations effectuées en mer, constituant ainsi la phase du relâché et la période à court terme après le relâché, seront discutées.

3.2. Du milieu captif au milieu naturel : action de relâché et suivi à court terme

Comme cela a déjà pu être énoncé en introduction (*cf* **Chapitre 1**), la période d'élevage et le protocole pré-relâché ne sont pas les seuls facteurs influençant la survie post-relâché des juvéniles

d'élevage. L'action de relâché en elle-même, ainsi que la période de liberté qui s'en suit, sont également des éléments centraux et décisifs dans le succès d'une action de relâché.

Dans les différents outils d'une « approche responsable » proposée par Lorenzen et al. (2010) pour le développement d'un programme de repeuplement, il est recommandé, au cours d'études pilotes, d'« *utiliser un processus empirique pour définir les stratégies optimales de relâché* » (**Tableau 1 : 11^{ème}** outil). Cet outil traduit l'importance de la mise en place d'un protocole de relâché optimal permettant la maximisation du taux de survie des individus relâchés en mer. Rappelons ici que les relâchés expérimentaux de l'**Étude 5** ont permis l'obtention d'un très bon taux de survie (> 99 %) suite aux phases de transport, de manipulation et d'acclimatation pré-relâché des juvéniles de *D. dentex* et *S. umbra*. **Ceci correspond à l'acquisition de nouvelles connaissances majeures qui permettent la survie de la quasi-totalité des individus, de leur capture au sein des bassins de stabulation à leur mise en liberté en mer.**

Concernant les stratégies de relâché optimales, d'autres éléments que l'acclimatation au relâché, le transport ainsi que le stress associé au transfert en mer semblent grandement influencer la survie post-relâché de juvéniles d'élevage. Lorenzen et al. (2010) recensent par exemple la saison de relâché (e.g. Leber et al., 1997), ainsi que le choix de l'habitat ou de la zone de relâché (Leber et al., 1998). Ces aspects pourraient, ainsi, être considérés comme des perspectives d'investigation concernant l'étude de la faisabilité de l'utilisation de denti et de corb d'élevage à des fins de restauration de population.

D'après Lorenzen et al. (2010), il est nécessaire de « *s'assurer que les poissons d'élevage puissent être identifiés in situ après leur relâché* » (**Tableau 1 : 10^{ème}** outil). Ceci traduit l'importance du marquage des individus à relâcher dans le milieu naturel de façon à être capable de les distinguer des individus sauvages et ainsi de pouvoir estimer leur survie et le succès d'un relâché.

L'utilisation d'implants élastomère s'est avérée être une méthode de marquage efficace et fiable (lorsque placés au niveau de la zone frontale chez les corbs et entre les rayons de la nageoire caudale chez les dentis) chez des juvéniles marqués à une LT d'environ 50-60 mm (cf **Chapitre 3 - Étude 5**). En effet, ces marques présentaient une bonne visibilité *in situ* (surtout lors d'observations de nuit grâce à l'éclairage d'une lampe violette, VI ; $\lambda = 405 \text{ nm}$) et un très fort taux de rétention (99 %) plus d'un mois après le marquage, chez ces deux espèces. Un des avantages majeurs de cette méthode de marquage réside dans la possible distinction entre des individus marqués et des individus non-marqués par des plongeurs, sans nécessité ni de recapture ni de dissection. L'utilisation de ce type de marquage rend possible l'acquisition *i)* de données comportementales *in situ* ainsi que *ii)* de taux de ré-observations post-relâchés, par le biais de suivis en plongée.

Suite aux deux premières actions expérimentales de relâchés conduites sur les deux espèces (années 2020 et 2021 ; cf **Chapitre 3 - Étude 5**), un très faible nombre d'individus relâchés a été ré-observé *in*

situ lors des suivis en plongée. En 2021, une diminution des ré-observations de juvéniles de denti a été relevée au cours du temps (de 0,96 % à J1 à 0 % à J14 ; dernière observation à J3). En 2022, la troisième action expérimentale de relâché de juvéniles de corb a été effectuée, pour la première fois, de nuit et avec l'utilisation de lampes permettant la fluorescence de l'élastomère. La modification du protocole de suivi semble avoir permis, cette année-là, la ré-observation d'un nombre bien plus important de juvéniles de corb que lors des expérimentations précédentes. La plupart des individus ré-observés ont été aperçus dissimulés dans l'herbier de Posidonie, habitat central à la survie de post-larves et juvéniles de nombreuses espèces de poissons (*e.g.* Francour, 1997 ; Kalogirou et al., 2010). **Cela semble indiquer l'importance de *Posidonia oceanica* pour les juvéniles de corb et confirme la grande crypticité des juvéniles de cette espèce.** Lors de cette troisième année de suivi, une diminution significative des ré-observations de juvéniles de corb a été relevée au cours du temps (de 20,62 % à J0 à 0 % à J14 ; dernière observation à J7).

De la même façon que face au très faible taux de ré-observations des juvéniles de denti, il nous est actuellement impossible de déterminer la part d'une dispersion hors de la zone d'étude et la part de la mortalité des individus dans la diminution du taux de ré-observations des juvéniles de corb. Or, bien que la méthode de suivi par télémétrie acoustique ne permette pas le marquage de juvéniles correspondant aux tailles ciblées par des actions de relâché (à cause du poids de l'émetteur acoustique), cette méthode est un outil puissant qui nous a permis, dans l'**Étude 4**, d'estimer la dispersion depuis le site de relâché et la survie à court terme post-relâché de juvéniles de *D. dentex* (LT entre 24 et 28 cm) et de *S. umbra* (LT entre 17,5 et 24 cm). Cette étude a mis en évidence un bon taux de survie de juvéniles de *D. dentex* (74 %) et *S. umbra* (95 %) à court terme après le relâché, et leur rapide dispersion (en moyenne, après approximativement 10 jours en mer) hors de la zone de suivi. Cette forte tendance à la dispersion pourrait, par exemple, être liée :

- i)* à la densité d'individus au relâché. En effet, il a déjà été montré chez une espèce de Sciaenidae (*i.e.* le maigre du Japon) étudiée par le biais d'un suivi en télémétrie acoustique, qu'une plus forte densité au relâché entraînait une dispersion plus rapide et plus importante (Taylor et al., 2013) ;
- ii)* à l'incapacité des juvéniles relâchés à concevoir certains stimuli environnementaux (*e.g.* refuges, nourriture) comme propices à leur installation dans ce nouvel habitat. Plusieurs auteurs ont déjà émis cette hypothèse au regard de l'absence d'expérience d'un environnement naturel par ces juvéniles d'élevage (Olla, 1994 ; Santos et al., 2006) ;
- iii)* à la capacité biotique de la zone dans laquelle ces individus ont été relâchés. Rappelons que cette zone de relâché est située au cœur du Parc Naturel Marin du Cap Corse et de l'Agriate, et plus précisément au cœur d'un cantonnement de pêche, impliquant une interdiction de toute forme de pêche et de plongée sous-marine. Au regard d'études ayant

précédemment montré que la mise en place d'aires marines protégées induisait une augmentation de la biomasse des poissons en leur sein (*e.g.* Rodwell et al., 2003 ; Garcia, 2012 ; Edgar et al., 2014), il se pourrait que la zone étudiée présentait en conséquence une compétition plus importante causant une capacité biotique restreinte et ainsi la dispersion de nos juvéniles. Actuellement, et ce depuis plusieurs années, des recensements visuels des populations de poissons sont effectués au sein de cette zone. Ces données pourront permettre une meilleure compréhension de la dynamique populationnelle de dentis et de corbs sauvages présents dans cette AMP (Fournier et al., 2022 ; Garcia & Durieux, 2023).

Malgré le rapide départ des individus étudiés hors de la zone d'étude, les résultats obtenus au sein de l'**Étude 4** ont semblé mettre en évidence les premiers signes reflétant le début d'une acclimatation au milieu naturel des juvéniles de denti et de corb suivis par marquage acoustique.

Ainsi les juvéniles produits au sein de la plateforme STELLA MARE sembleraient pouvoir en majorité i) survivre durant les étapes de transport et de manipulation pré-relâché (cf Étude 5) et ii) survivre durant leurs premiers instants en mer (cf Étude 4), période décisive sur le taux de survie *in situ* (Brown & Laland, 2001).

Cependant, compte tenu du fait qu'il nous a été impossible d'estimer le taux de survie et la tendance à la dispersion des juvéniles relâchés à des tailles potentiellement ciblées par de futures actions de relâchés (*cf* **Étude 5**), il semblerait important de pouvoir, dans le futur, s'attaquer à quantifier ces informations à l'aide de nouveaux relâchés expérimentaux de juvéniles de denti et de corb d'élevage. Cette étude pourrait prendre la forme d'un suivi à long terme impliquant un marquage chimique des otolithes (*e.g.* à l'alizarine, à la calcéine ; marquage à vie du poisson, Campana, 1999), permettant la distinction des individus relâchés par rapport aux individus sauvages lors de futures captures par la pêche professionnelle, récréative ou scientifique. Ces recaptures permettraient i) d'estimer le taux de survie post-relâché à long terme des juvéniles d'élevage en lien avec leur intégration aux populations sauvages, et ii) de quantifier leurs capacités de dispersion (grâce à la localisation géographique des opérations de pêche). Actuellement, des expérimentations de marquage chimique des otolithes *via* l'utilisation d'alizarine ou de calcéine sont en cours au sein de la plateforme STELLA MARE sur les juvéniles de corb (et en prévision sur les juvéniles de denti). Ces expérimentations ont pour but i) de permettre la mise en place d'un protocole de marquage optimal (*e.g.* concentration utilisée, temps de balnéation) et ii) d'évaluer le taux de survie des poissons ainsi que le taux de rétention du marquage. En plus de la grande facilité opératoire que représente la méthode par balnéation (aucune nécessité d'anesthésie et d'injection individuelle, contrairement au marquage par implant d'élastomère), il semblerait, au vu des tests préliminaires effectués récemment sur des juvéniles de corb, que cette méthode de marquage des otolithes induise également le marquage de pièces calcifiées externes (*e.g.*

écailles, rayons épineux de nageoires. Cela a déjà été observé chez d'autres espèces (Crook et al., 2007, 2009 ; Ibáñez et al., 2013). Contrairement au marquage chimique des otolithes qui est observable tout au long de la vie du poisson (Campana, 1999), la visibilité externe de ce marquage semble être variable en fonction de l'espèce, du milieu de vie et de la taille au marquage (Warren-Myers et al., 2018). Ainsi, cette méthode pourrait donner lieu à un usage double de ce marquage : par observations externes, à court terme, afin de permettre des suivis comportementaux *in situ*, et par observations internes, à long terme, grâce au caractère immuable du marquage des otolithes.

Au sein de la plateforme STELLA MARE, le suivi post-relâché à long terme de l'intégration d'individus d'élevage dans les populations naturelles est étudié chez *Paracentrotus lividus*. Ces suivis sont effectués par le biais d'analyses de parenté entre des individus prélevés dans le milieu naturel et les lots de géniteurs présents dans l'écloserie. Ces analyses de parenté permettent d'identifier les juvéniles d'élevage recapturés et d'estimer leur taux de présence dans les zones étudiées. Cette méthode pourrait également être envisagée pour les juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra*. Cependant, cette méthode induit le génotypage de nombreux individus, nécessitant des analyses onéreuses, un matériel spécifique et un personnel expérimenté.

3.3. Perspectives générales

Ce travail de thèse a permis l'acquisition de nouvelles connaissances concernant les performances, les comportements, la diversité génétique et les méthodes de marquage de juvéniles de *D. dentex* et *S. umbra* produits en écloserie. Il est important de rappeler ici que ces résultats ont intrinsèquement mis en évidence de nombreuses différences entre espèces : que ce soit au niveau de leurs performances de nage, de leurs performances de prédation sur proies vivantes, de leur sensibilité au stress, des zones optimales de marquage par implants d'élastomère, etc.

Bien que les dentis et les corbs partagent naturellement le même biotope, il est important de garder à l'esprit la présence de différences comportementales, et autres, entre ces deux espèces. En effet, considérer finement les caractéristiques propres à chaque espèce permet d'adapter spécifiquement les procédures d'élevage et de relâché pour permettre de maximiser le succès de relâché de chacune de ces espèces. Des adaptations spécifiques sont alors à prendre en compte pour chaque espèce d'intérêt.

Dans le déroulé de ce Chapitre de nombreuses perspectives évoquant de futures pistes de travail ont pu être abordées, au regard des éléments de résultats et de discussion associés. La présente section de ce dernier Chapitre propose un focus sur de larges perspectives, dans la continuité scientifique de ce projet de thèse.

Perspective 1 : Étude de la réponse au stress chez *Dentex dentex*

Au cours de ce projet de thèse, divers aspects laissent à penser que les juvéniles de *D. dentex* sont fortement sensibles au stress :

- les plus petits juvéniles testés présentaient des cas de mortalité suite à leur manipulation (*i.e.* transport en béccher ; cf **Étude 1**) ;
- certains plus grands juvéniles présentaient des cas de nage erratique, des états de « freezing », de fortes ventilations respiratoires et des colorations pâles suite à leur manipulation ;
- suite au relâché en mer de juvéniles marqués à l'aide d'émetteurs acoustiques, ces individus semblent présenter, durant quelques heures, un comportement stressé (cf **Étude 4**) ;
- la majorité des individus testés au cours du test de prédation (cf **Étude 3**) n'ont ni essayé ni réussi à se nourrir de nouvelles proies malgré un état de faim certain.

Il avait été prévu de quantifier le taux de cortisol suite à un stress, chez les juvéniles d'élevage de denti et de corb *via* des mesures de concentrations plasmatiques de cortisol et les taux de libération de cortisol dans l'eau. D'après Fanouraki et al. (2008), le cortisol présent dans l'eau reflète fidèlement les concentrations plasmatiques et constitue donc une mesure fiable et non-invasive.

Cette étude avait pour but *i)* d'étudier la réponse au stress de juvéniles des deux espèces et *ii)* de pouvoir effectuer une comparaison interspécifique.

Par manque de temps au cours de ce projet, cette étude n'a pu être réalisée. Cependant, pour la suite, **il semblerait important d'acquérir de plus fines connaissances concernant la réponse au stress de juvéniles de denti suite à leur manipulation, la durée de cette réponse et sa comparaison avec celle quantifiée chez *S. umbra***. La réponse au stress de juvéniles des deux espèces pourrait être évaluée en fonction *i)* de la taille/de l'âge des individus (qui peut avoir un effet sur la réponse au stress : Barcellos et al., 2012 ; Koakoski et al., 2012 ; Fatira et al., 2014) et *ii)* de leurs conditions d'élevage (l'enrichissement physique des bassins peut avoir un effet sur le taux de cortisol basal de poisson d'élevage ; Näslund et al., 2013 ; Zhang et al., 2021).

Perspective 2 : Effet du protocole d'élevage sur les comportements et la survie *in situ*

Rappelons que les études effectuées en laboratoire au cours de ce projet de thèse ont eu pour but d'acquérir des connaissances concernant les performances et les comportements de juvéniles de denti et de corb, en lien avec leur taille et leurs conditions d'élevage, afin d'étudier comment, théoriquement, maximiser la survie de ces individus *in situ*. Suite à l'acquisition de ces nouvelles connaissances, il serait désormais intéressant de faire le lien entre les conditions d'élevage et la taille au relâché sur la survie post-relâché des individus. Ceci aurait pour but de s'intéresser, en mer, à

vérifier les aspects théorisés en laboratoire, pour permettre la validation de protocoles pré-relâchés et de taille choisie au relâché.

Le travail de D'Anna et al. (2012) pourrait être une source d'inspiration pour cette idée de perspective. Dans cette étude, les auteurs se sont intéressés à estimer l'effet *i)* d'un enrichissement en habitat des bassins de stabulation et *ii)* d'un entraînement face à des prédateurs avant le relâché, sur le taux de ré-observations post-relâché et la dispersion *in situ* de juvéniles de *Diplodus sargus* d'élevage. Ces auteurs ont conclu que l'utilisation conjointe de ces deux conditionnements d'élevage pré-relâché permettait une meilleure survie post-relâché de ces juvéniles.

En lien avec l'idée de mener des actions expérimentales de relâché pour valider les protocoles d'élevage, **il semblerait intéressant par la suite d'étudier l'effet *i)* de la taille au relâché, *ii)* d'un enrichissement en habitat durant l'élevage et *iii)* de l'entraînement au nourrissage, sur les comportements et la survie *in situ* de juvéniles de denti et de corb.**

Perspective 3 : Choix de la saison de relâché

Rappelons ici que la totalité des relâchés expérimentaux de *D. dentex* effectués au cours de ce projet ont utilisé des individus produits par un lot de géniteurs dont la période de ponte est avancée de plusieurs semaines, par le biais de décalages temporels de la température et de la photopériode. Il a déjà été mentionné dans ce manuscrit et résumé par Lorenzen et al. (2010) que, lors du relâché, plusieurs facteurs peuvent influencer la survie post-relâché des individus comme par exemple la taille au relâché, un temps d'acclimatation *in situ* et la saison du relâché. Concernant ce dernier facteur, Leber et al. (1997) ont pu montrer un effet de la saison au relâché sur la survie post-relâché de juvéniles de mullets d'élevage. Ces auteurs ont mis en évidence un plus important taux de recapture des plus petits individus relâchés (45-60 mm LT) lorsque ceux-ci avaient été relâchés au printemps, en comparaison avec ceux relâchés en été. Willis et al. (1995) ont, eux, mis en évidence que la production en période avancée de *Sciaenops ocellatus* d'élevage et leur relâché en mer (en Septembre) à une saison où ils présentent un décalage avec les cohortes sauvages a induit un taux de recaptures bien plus faibles que ceux obtenus suite au relâché d'individus produits (en Mars) durant la période de reproduction naturelle.

En lien avec la production et le relâché de juvéniles de *D. dentex*, **l'utilisation de juvéniles de denti produits durant la période de reproduction naturelle serait à considérer** à des fins de restauration de population. De plus, en parallèle d'étudier le taux de survie post-relâché de juvéniles de denti et de corb d'élevage en fonction de la taille au relâché, il serait intéressant **d'étudier leur survie en lien avec la saison au relâché.**

Perspective 4 : Acquisition de nouvelles connaissances comportementales sur les juvéniles sauvages

Comme cela a déjà pu être évoqué précédemment, *D. dentex* et *S. umbra* sont des espèces qui, à de petites tailles, peuvent être relativement cryptiques induisant une connaissance très limitée de l'écologie spatiale, du comportement social, du comportement exploratoire, etc., des juvéniles de ces espèces. L'acquisition de telles connaissances serait à réaliser, dans le but d'une meilleure compréhension des comportements naturels de juvéniles sauvages de denti et de corb.

La comparaison des performances et réponses comportementales entre juvéniles sauvages et juvéniles d'élevage pourrait permettre d'étudier l'effet *i*) de la domestication et *ii*) de différentes conditions d'élevage sur les réponses naturelles de ces deux espèces. Diverses études se sont déjà intéressées à comparer le comportement anti-prédateur et les performances de fuite (*e.g. Salvanes, 2017*), la réponse au stress (*e.g. Wassink et al., 2022*), le comportement et les performances de nourrissage (*e.g. Steingrund & Fernö, 1997*) ainsi que les performances de nage (*e.g. Pedersen et al., 2008*) de juvéniles entre individus d'élevage et sauvages. Ces études expérimentales citées ont permis, grâce à la capture de juvéniles sauvages, une meilleure compréhension des capacités comportementales et physiologiques de juvéniles d'élevage à des fins de renforcement artificiel des stocks sauvages.

Afin de mieux appréhender la qualité comportementale de nos juvéniles de denti et de corb produits en élevage, **une comparaison des comportements (*e.g.* anti-prédateur, de prédation) et des performances (*e.g.* de nage, de fuite) de juvéniles sauvages et d'élevage pourrait être envisagée grâce à des tests expérimentaux en laboratoire.**

Perspective 5 : Étude du régime alimentaire de juvéniles sauvages

Comme énoncé dans la perspective précédente, les connaissances concernant les juvéniles sauvages de *D. dentex* et de *S. umbra* dans le milieu naturel sont très minces. Cela est notamment vrai concernant leur régime alimentaire. Bien que les préférences alimentaires d'individus adultes soient relativement connues (*e.g. Chakroun & Ktari, 1981 ; Fabi et al., 1998 ; Chemmam-Abdelkader, 2004 ; El-Fergani & El-Mor, 2014 ; Marengo et al., 2014*), aucune étude, à notre connaissance, ne s'est intéressée au régime alimentaire de très petits juvéniles de denti et de corb.

En lien avec les travaux effectués au cours de ce projet de thèse, **une meilleure compréhension des préférences alimentaires naturelles de ces juvéniles pourrait permettre la mise en place d'un entraînement pré-relâché au nourrissage plus adéquat pour chaque espèce.**

De plus, d'après Fushimi (2001) le succès d'une action de relâché utilisant des juvéniles de poissons d'élevage peut être résumé comme reposant sur trois facteurs principaux (mis en évidence en rouge dans la **Figure 4**) : *i*) la qualité des individus relâchés, *ii*) la technique de relâché utilisée, et *iii*) les conditions environnementales du milieu dans lequel ces individus sont relâchés. Ce projet de thèse a permis l'acquisition de nouvelles connaissances concernant les deux premiers éléments mentionnés ci-dessus : la qualité de juvéniles de denti et de corb ainsi que leurs stratégies de relâché, tous deux discutés précédemment dans ce Chapitre. En lien avec nos deux espèces d'intérêt, il serait désormais à envisager de porter un intérêt aux conditions environnementales, également facteur majeur du succès d'une action de relâché. Parmi les conditions environnementales qui permettent la survie *in situ* et la croissance des juvéniles relâchés, la disponibilité alimentaire est généralement considérée comme l'élément principal déterminant la capacité biotique d'un habitat (Lino, 2012 ; Le Pape & Bonhommeau, 2015). En lien avec cette idée, il semble nécessaire de se pencher sur l'amélioration des connaissances sur le régime alimentaire naturel de juvéniles de denti et de corb sauvages. Ces connaissances pourraient permettre **la sélection d'habitats de relâché plus propices à ces deux espèces, en lien avec la présence et la disponibilité de proies ciblées.**

Dans le but de caractériser le régime alimentaire naturel de juvéniles de *D. dentex* et *S. umbra*, des individus sauvages devront être prélevés dans le milieu naturel. L'**analyse des contenus stomacaux** (par dissection et observation à la loupe binoculaire ; *e.g.* Chakroun & Ktari, 1981 ; El-Fergani & El-Mor, 2014) et/ou l'**analyse d'isotopes stables** (par estimation des rapports d'isotopes stables du carbone et de l'azote ; *e.g.* Plass-Johnson et al., 2013 qui ont montré une modification du régime alimentaire d'espèces de poissons-perroquets au cours de la croissance) pourraient être utilisées.

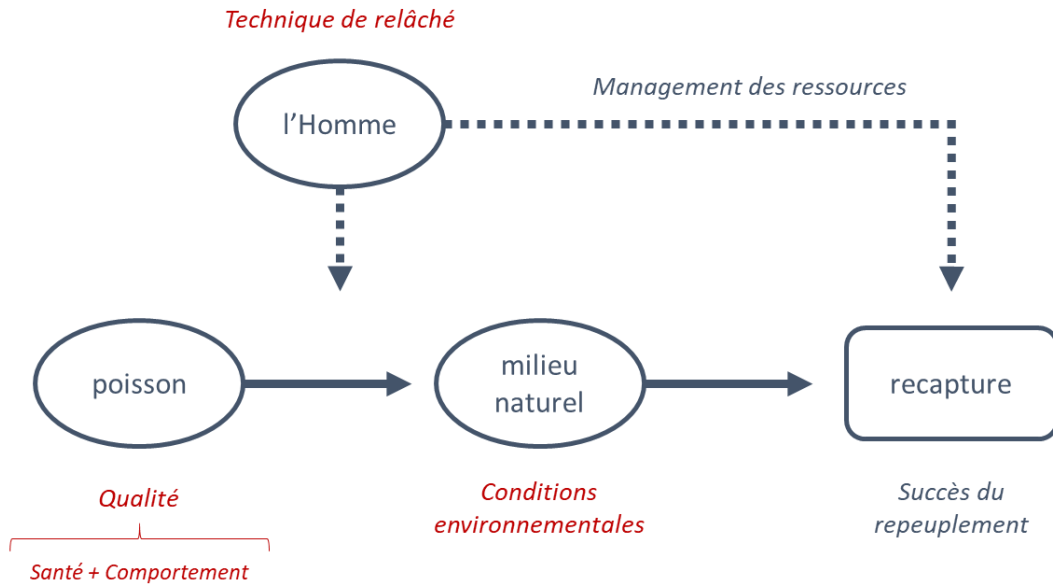


Figure 4 : Trois facteurs (en rouge) déterminant le succès d'une action de repeuplement de poissons (figure modifiée de Fushimi, 2001, d'après Tsukamoto, 1997)

L'acquisition de connaissances sur le régime alimentaire de juvéniles de denti et corb serait également un élément important qui pourrait permettre une étude à l'échelle de l'écosystème (par le biais d'outils de modélisation : *e.g.* modèle ECOPATH) en prenant en compte les stades juvéniles de ces espèces. Ceci pourra être utilisé dans un objectif d'étude de la capacité biotique des zones à repeupler pour *D. dentex* et *S. umbra*.

3.4. Conclusion

Ce projet de thèse est à considérer comme un travail préliminaire à toute action locale de repeuplement de *D. dentex* et *S. umbra*, et comme une étude pilote visant à tester la faisabilité d'utiliser des juvéniles d'élevage de ces deux espèces à des fins de restauration active de populations. En lien avec cet objectif, ce projet a permis d'acquérir de nouvelles connaissances concernant la biologie, le comportement et la génétique de juvéniles de *D. dentex* et de *S. umbra* d'élevage, dans un but de conservation.

Il paraîtrait important de rappeler ici qu'il est nécessaire d'allier protection et gestion à une action de restauration active de population. En effet, la restauration active de population se doit d'avancer main dans la main avec la réduction des pressions qui pèsent, *in situ*, sur l'espèce ciblée afin de pouvoir mener à un résultat efficace. En Corse, une première réglementation sur la pêche du denti a vu le jour cette année (en 2023), comprenant différentes mesures de limitations des captures pour la pêche récréative et professionnelle, et ce pour une durée de 3 ans (arrêté n°R20-2023-03-10-00001). Concernant *S. umbra*, cette espèce a été concernée par une réglementation, depuis 2013, interdisant toute pêche de loisir sur cette espèce en Méditerranée française (arrêtés n°2013357-0007 et

n°2013357-0002). Cette réglementation arrive à échéance à la fin de cette année (en 2023). Sa reconduction pour une durée de 10 ans est recommandée (Durieux, 2023). Ainsi, ces deux espèces profitent actuellement de statuts privilégiés de protection et de gestion, qui pourraient être des atouts cruciaux à un potentiel futur programme de restauration active des populations locales de *D. dentex* et *S. umbra*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abdul Malak, D., Livingstone, S.R., Pollard, D., Polidoro, B.A., Cuttelod, A., Bariche, M., Bilecenoglu, M., Carpenter, K.E., Collette, B.B., Francour, P., Goren, M., Kara, M.H., Massutí, E., Papaconstantinou, C., Tunesi, L., 2011. Overview of the conservation status of the marine fishes of the Mediterranean Sea (The IUCN Red List of Threatened Species), Regional Assessment.
- Abdul-Muneer, P.M., 2014. Application of Microsatellite Markers in Conservation Genetics and Fisheries Management: Recent Advances in Population Structure Analysis and Conservation Strategies. *Genetics Research International* 2014, 1–11. <https://doi.org/10.1155/2014/691759>
- Abecasis, D., Bentes, L., Erzini, K., 2009. Home range, residency and movements of *Diplodus sargus* and *Diplodus vulgaris* in a coastal lagoon: Connectivity between nursery and adult habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85, 525–529. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.09.001>
- Abellán, E., 2000. Culture of common dentex (*Dentex dentex* L.): present knowledge, problems and perspectives. *Cahiers Options Méditerranéennes, Zaragoza : CIHEAM Recent advances in Mediterranean aquaculture finfish species diversification (47)*, 157–168.
- Abellán, E., García-Alcázar, A., Arizcun, M., Nortés, M.D., García-Alcázar, S., 2000. Effect of the photoperiod on growth, survival and inflation of the swim bladder in dentex larvae (*Dentex dentex* L.). *Cahiers Options Méditerranéennes Recent advances in Mediterranean aquaculture finfish species diversification (47)*, 177–180.
- Agostini, S., Lenfant, P., Lecaillon, G., Crec'hriou, R., Garsi, L.-H., Bisgambiglia, P.-A., Aiello, A., 2013. Life+ SUBLIMO: How to reduce the loss of marine biodiversity?
- Aho, T., Rönn, J., Piironen, J., Björklund, M., 2006. Impacts of effective population size on genetic diversity in hatchery reared Brown trout (*Salmo trutta* L.) populations. *Aquaculture* 253, 244–248. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.09.013>
- Allan, B.J.M., Miller, G.M., McCormick, M.I., Domenici, P., Munday, P.L., 2014. Parental effects improve escape performance of juvenile reef fish in a high-CO₂ world. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, 20132179. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2179>
- Allen, P.J., Hodge, B., Werner, I., Cech, J.J., 2006. Effects of ontogeny, season, and temperature on the swimming performance of juvenile green sturgeon (*Acipenser medirostris*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63, 1360–1369.
- 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*: Spatial and temporal patterns in marine coastal fishes. *Journal of Applied Ichthyology* 28, 606–611. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2012.01955.x>
- Altringham, J.D., Johnston, I.A., 1990. Scaling effects on muscle function: power output of isolated fish muscle fibres performing oscillatory work. *Journal of Experimental Biology* 151, 453–467.
- Andromède Oceanologie, 2014. La Méditerranée dévoile ses dessous - Cartographie continue des habitats marins. Partenariat Agence de l'eau RMC - Andromède.
- Araki, H., Schmid, C., 2010. Is hatchery stocking a help or harm? *Aquaculture* 308, S2–S11. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.05.036>
- Arculeo, M., 2003. The stock genetic structure of two Sparidae species, *Diplodus vulgaris* and *Lithognathus mormyrus*, in the Mediterranean Sea. *Fisheries Research* 63, 339–347. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(03\)00102-4](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(03)00102-4)
- 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, 526. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00576-z>

- Aspillaga, E., Safi, K., Hereu, B., Bartumeus, F., 2019. Modelling the three-dimensional space use of aquatic animals combining topography and Eulerian telemetry data. *Methods in Ecology and Evolution* 10, 1551–1557. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13232>
- Astorga, N., Afonso, J.M., Zamorano, M.J., Montero, D., Oliva, V., Fernández, H., Izquierdo, M.S., 2005. Evaluation of visible implant elastomer tags for tagging juvenile gilthead seabream (*Sparus auratus* L.); effects on growth, mortality, handling time and tag loss. *Aquaculture Research* 36, 733–738. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2004.01178.x>
- Baker, M.R., Goodman, A.C., Santo, J.B., Wong, R.Y., 2018. Repeatability and reliability of exploratory behavior in proactive and reactive zebrafish, *Danio rerio*. *Scientific Reports* 8, 12114. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30630-3>
- Barcellos, L.J.G., Kreutz, L.C., Koakoski, G., Oliveira, T.A., da Rosa, J.G.S., Fagundes, M., 2012. Fish age, instead of weight and size, as a determining factor for time course differences in cortisol response to stress. *Physiology & Behavior* 107, 397–400. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2012.09.008>
- Bargelloni, L., Alarcon, J.A., Alvarez, M.C., Penzo, E., Magoulas, A., Reis, C., Patarnello, T., 2003. Discord in the family Sparidae (Teleostei): divergent phylogeographical patterns across the Atlantic–Mediterranean divide. *Journal of Evolutionary Biology* 16, 1149–1158. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00620.x>
- Basaran, F., Ozbilgin, H., Ozbilgin, Y.D., 2007. Comparison of the swimming performance of farmed and wild gilthead sea bream, *Sparus aurata*. *Aquaculture Research* 38, 452–456. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01670.x>
- Batargias, C., 1999. Characterization of six polymorphic microsatellite markers in gilthead sea bream, *Sparus aurata* (Linnaeus 1758). *Molecular Ecology* 8, 897–899.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using **lme4**. *Journal of Statistical Software* 67. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R.H.B., Singmann, H., Dai, B., Scheipl, F., Grothendieck, G., Green, P., Fox, J., Bauer, A., Krivitsky, P.N., 2022. Package “lme4”: Linear Mixed-Effects Models using “Eigen” and S4.
- Baudouin, M., Marengo, M., Pere, A., Culioli, J.-M., Santoni, M.-C., Marchand, B., Durieux, E.D.H., 2016. Comparison of otolith and scale readings for age and growth estimation of common dentex *Dentex dentex*: age and growth of *Dentex dentex*. *Journal of Fish Biology* 88, 760–766. <https://doi.org/10.1111/jfb.12816>
- Bégout-Anras, M.L., Lagardère, J.P., 2004. Domestication et comportement chez les poissons téléostéens. *INRA Productions Animales* 17, 211–215. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2004.17.3.3594>
- Belim Imtiyaz, B., Dhone Sweta, P., Kaba Prakash, K., 2011. Threats to marine biodiversity, in: Santhanam, P., Perumal, P. (Eds.), *Marine Biodiversity: Present Status and Prospects*. pp. 21–26.
- Belkhir, K., Borsa, P., Bonhomme, F., 2004. GENETIX 4.05: Logiciel sous Windows pour la génétique des populations. Laboratoire Génome et Population, CNRS-UPR, Université de Montpellier II: Montpellier, France.
- Bell, A.M., Dingemanse, N.J., Hankison, S.J., Langenhof, M.B.W., Rollins, K., 2011. Early exposure to nonlethal predation risk by size-selective predators increases somatic growth and decreases size at adulthood in threespined sticklebacks. *Journal of Evolutionary Biology* 24, 943–953. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02247.x>
- Bell, A.M., Stamps, J.A., 2004. Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour* 68, 1339–1348. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.05.007>
- Bell, J.D., 2004. Management of Restocking and Stock Enhancement Programs: The Need for Different Approaches, in: Leber, K.M., Kitada, S., Blankenship, H.L., Svåsand, T. (Eds.), *Stock Enhancement and Sea Ranching: Developments, Pitfalls and Opportunities*. Blackwell Publishing, Oxford.

- Bell, J.D., Bartley, D.M., Lorenzen, K., Loneragan, N.R., 2006. Restocking and stock enhancement of coastal fisheries: Potential, problems and progress. *Fisheries Research* 80, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.03.008>
- Bell, J.D., Leber, K.M., Blankenship, H.L., Loneragan, N.R., Masuda, R., 2008. A New Era for Restocking, Stock Enhancement and Sea Ranching of Coastal Fisheries Resources. *Reviews in Fisheries Science* 16, 1–9. <https://doi.org/10.1080/10641260701776951>
- Bellwood, D., Fisher, R., 2001. Relative swimming speeds in reef fish larvae. *Marine Ecology Progress Series* 211, 299–303. <https://doi.org/10.3354/meps211299>
- Berejikian, B.A., Smith, R.J.F., Tezak, E.P., Schroder, S.L., Knudsen, C.M., 1999. Chemical alarm signals and complex hatchery rearing habitats affect antipredator behavior and survival of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) juveniles. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56, 830–838.
- Berejikian, B.A., Tezak, E.P., LaRae, A.L., 2003. Innate and enhanced predator recognition in hatchery-reared chinook salmon. *Environmental Biology of Fishes* 67, 241–251. <https://doi.org/10.1023/A:1025887015436>
- Bert, T.M., Crawford, C.R., Tringali, M.D., Seyoum, S., Galvin, J.L., Higham, M., Lund, C., 2007. Genetic Management of Hatchery-Based Stock Enhancement, in: Bert, T.M. (Ed.), *Ecological and Genetic Implications of Aquaculture Activities*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 123–174. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6148-6_8
- Bianchi, C.N., Morri, C., 2000. Marine Biodiversity of the Mediterranean Sea: Situation, Problems and Prospects for Future Research. *Marine Pollution Bulletin* 40, 10.
- Bizsel, C., Kara, M.H., Pollard, D., Yokes, B., Goren, M., Francour, P., 2011a. *Dentex dentex* (Mediterranean assessment). The IUCN Red List of Threatened Species. <https://doi.org/e.T170245A6731474>
- Bizsel, C., Yokes, B., Pollard, D., Kara, M.H., Barich, M., Quignard, J.P., 2011b. *Sciaena umbra* (Mediterranean assessment). The IUCN Red List of Threatened Species. <https://doi.org/e.T198707A9080239>
- Blake, R.W., Chatters, L.M., Domenici, P., 1995. Turning radius of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in unsteady swimming manoeuvres. *Journal of Fish Biology* 46, 536–538. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb05994.x>
- Blandin, P., 2020. Biodiversité - L'avenir du vivant. Albin Michel.
- Blankenship, H.L., Leber, K.M., 1995. A responsible approach to marine stock enhancement. *American Fisheries Society Symposium* 15, 167–175.
- Boissery, P., Lenfant, P., Lecaillon, G., Gudéfin, A., Fonbonne, S., Selfati, M., El Ouamari, N., Brunet, R., Espinosa, F., Bazairi, H., 2023. Chapter 7 - The ecological restoration: A way forward the conservation of marine biodiversity, in: Espinosa, F. (Ed.), *Coastal Habitat Conservation*. Academic Press, pp. 171–191. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85613-3.00002-5>
- Bolgan, M., Crucianelli, A., Mylonas, C.C., Henry, S., Falguière, J.C., Parmentier, E., 2020. Calling activity and calls' temporal features inform about fish reproductive condition and spawning in three cultured Sciaenidae species. *Aquaculture* 524, 735243. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735243>
- Bonneau, J.L., Thurow, R.E., Scarneccia, D.L., 1995. Capture, Marking, and Enumeration of Juvenile Bull Trout and Cutthroat Trout in Small, Low-Conductivity Streams. *North American Journal of Fisheries Management* 15, 563–568. [https://doi.org/10.1577/1548-8675\(1995\)015<0563:CMAEOJ>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(1995)015<0563:CMAEOJ>2.3.CO;2)
- Booy, G., Hendriks, R.J.J., Smulders, M.J.M., Van Groenendael, J.M., Vosman, B., 2000. Genetic Diversity and the Survival of Populations. *Plant Biology* 2, 379–395. <https://doi.org/10.1055/s-2000-5958>
- Borrell, Y.J., Alvarez, J., Blanco, G., de Murguía, A.M., Lee, D., Fernández, C., Martínez, C., Cotano, U., Álvarez, P., Prado, J.A.S., 2011. A parentage study using microsatellite loci in a pilot project for aquaculture of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* L. *Aquaculture* 310, 305–311. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.10.025>

- Borrell, Y.J., Blanco, G., Vázquez, E., Piñera, J.A., Gimenez, G., Estévez, A., Sánchez, J.A., 2008. Assessing the spawning season in common dentex (*Dentex dentex*) using microsatellites. *Aquaculture Research* 39, 1258–1267. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.01988.x>
- Boudouresque, C.F., Blanfuné, A., Fernandez, C., Lejeusne, C., Pérez, T., Ruitton, S., Thibault, D., Thibaut, T., Verlaque, M., 2017. Marine Biodiversity - Warming vs. Biological Invasions and overfishing in the Mediterranean Sea: Take care, 'One Train can hide another.' *MOJ Ecology & Environmental Sciences* 2. <https://doi.org/10.15406/mojes.2017.02.00031>
- Bousquet, C., Bouet, M., Patrissi, M., Cesari, F., Lanfranchi, J.-B., Susini, S., Massey, J.-L., Aiello, A., Culioli, J.-M., Marengo, M., Lejeune, P., Dijoux, J., Duchaud, C., Santoni, M.-C., Durieux, E.D.H., 2022. Assessment of catch composition, production and fishing effort of small-scale fisheries: the case study of Corsica Island (Mediterranean Sea). *Ocean & Coastal Management* 218, 105998. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2021.105998>
- Braithwaite, V.A., Ahlbeck Bergendahl, I., 2020. The Effects of Early Life Experience on Behavioural Development in Captive Fish Species, in: Kristiansen, T.S., Fernö, A., Pavlidis, M.A., van de Vis, H. (Eds.), *The Welfare of Fish, Animal Welfare*. Springer International Publishing, Cham, pp. 111–127. https://doi.org/10.1007/978-3-030-41675-1_5
- Braithwaite, V.A., Salvanes, A.G.V., 2005. Environmental variability in the early rearing environment generates behaviourally flexible cod: implications for rehabilitating wild populations. *Proc. R. Soc. B* 272, 1107–1113. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3062>
- Branson, E.J., 2008. *Fish Welfare*. John Wiley & Sons.
- Braverman, I., 2014. Conservation without nature: The trouble with *in situ* versus *ex situ* conservation. *Geoforum* 51, 47–57. <https://doi.org/10.1016/j.geoforum.2013.09.018>
- 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, 13342. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-92633-x>
- Brennan, N.P., Darcy, M.C., Leber, K.M., 2006. Predator-free enclosures improve post-release survival of stocked common snook. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 335, 302–311. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.04.001>
- Brennan, N.P., Leber, K.M., Blackburn, B.R., 2007. Use of coded-wire and visible implant elastomer tags for marine stock enhancement with juvenile red snapper *Lutjanus campechanus*. *Fisheries Research* 83, 90–97. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.08.021>
- Brennan, N.P., Leber, K.M., Blankenship, H.L., Ransier, J.M., DeBruler, R., 2005. An Evaluation of Coded Wire and Elastomer Tag Performance in Juvenile Common Snook under Field and Laboratory Conditions. *North American Journal of Fisheries Management* 25, 437–445. <https://doi.org/10.1577/M04-003.1>
- Brett, J.R., 1979. Environmental factors and growth, in: *Fish Physiology*. Academic Press, pp. 599–675.
- Brett, J.R., 1964. The Respiratory Metabolism and Swimming Performance of Young Sockeye Salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 21, 1183–1226. <https://doi.org/10.1139/f64-103>
- Brignon, W.R., Pike, M.M., Ebbesson, L.O.E., Schaller, H.A., Peterson, J.T., Schreck, C.B., 2018. Rearing environment influences boldness and prey acquisition behavior, and brain and lens development of bull trout. *Environmental Biology of Fishes* 101, 383–401. <https://doi.org/10.1007/s10641-017-0705-z>
- Brooks, M., E., Kristensen, K., Benthem, K., J., van, Magnusson, A., Berg, C., W., Nielsen, A., Skaug, H., J., Mächler, M., Bolker, B., M., 2017. glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal* 9, 378. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Brown, C., Braithwaite, V.A., 2004. Size matters: a test of boldness in eight populations of the poeciliid *Brachyraphis episcopi*. *Animal Behaviour* 68, 1325–1329. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.04.004>

- Brown, C., Davidson, T., Laland, K., 2003. Environmental enrichment and prior experience of live prey improve foraging behaviour in hatchery-reared Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 63, 187–196. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2003.00208.x>
- Brown, C., Day, R.L., 2002. The future of stock enhancements: lessons for hatchery practice from conservation biology. *Fish Fisheries* 3, 79–94. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2002.00077.x>
- Brown, C., Jones, F., Braithwaite, V., 2005. *In situ* examination of boldness–shyness traits in the tropical poeciliid, *Brachyrhaphis episcopi*. *Animal Behaviour* 70, 1003–1009. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.12.022>
- Brown, C., Laland, K., 2002. Social enhancement and social inhibition of foraging behaviour in hatchery-reared Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 61, 987–998. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01857.x>
- Brown, C., Laland, K., 2001. Social learning and life skills training for hatchery reared fish. *Journal of Fish Biology* 59, 471–493. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb02354.x>
- Brown, C., Laland, K.N., 2003. Social learning in fishes: a review. *Fish and Fisheries* 4, 280–288. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00122.x>
- Brown, R.C., Tsalavouta, M., Terzoglou, V., Magoulas, A., Mcandrew, B.J., 2005. Additional microsatellites for *Sparus aurata* and cross-species amplification within the Sparidae family. *Molecular Ecology Notes* 5, 605–607. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01007.x>
- Bruslé, J., Quignard, J.-P., 2004. *Les poissons et leur environnement: écophysiologie et comportements adaptatifs*, Tec&Doc. ed.
- Cabrera, D., Nilsson, J.R., Griffen, B.D., 2021. The development of animal personality across ontogeny: a cross-species review. *Animal Behaviour* 173, 137–144.
- Campana, S., 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series* 188, 263–297. <https://doi.org/10.3354/meps188263>
- Campbell, H.A., Watts, M.E., Dwyer, R.G., Franklin, C.E., 2012. V-Track: software for analysing and visualising animal movement from acoustic telemetry detections. *Marine and Freshwater Research* 63, 815. <https://doi.org/10.1071/MF12194>
- Cárcamo, P.F., Henríquez-Antipa, L.A., Galleguillos, F., Figueroa-Fábrega, L.D., 2021. Marine stocking in Chile: a review of past progress and future opportunities for enhancing marine artisanal fisheries. *Bulletin of Marine Science* 97, 729–748. <https://doi.org/10.5343/bms.2020.0052>
- Carr, M.H., Neigel, J.E., Estes, J.A., Andelman, S., Warner, R.R., Largier, J.L., 2003. Comparing Marine and Terrestrial Ecosystems: Implications for the Design of Coastal Marine Reserves. *Ecological Applications* 13, 90–107. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0090:CMATEI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0090:CMATEI]2.0.CO;2)
- Carrera-García, E., Rochard, E., Acolas, M.-L., 2016. European sturgeon (*Acipenser sturio* L.) young of the year performance in different rearing environments –study within a stocking program. *Environ Biol Fish* 99, 887–901. <https://doi.org/10.1007/s10641-016-0531-8>
- Carter, A.J., Feeney, W.E., Marshall, H.H., Cowlshaw, G., Heinsohn, R., 2013. Animal personality: what are behavioural ecologists measuring? *Biological Reviews* 88, 465–475. <https://doi.org/10.1111/brv.12007>
- Casimiro, A.C.R., Vizintim Marques, A.C., Claro-Garcia, A., Garcia, D.A.Z., de Almeida, F.S., Orsi, M.L., 2022. Hatchery fish stocking: case study, current Brazilian state, and suggestions for improvement. *Aquaculture International* 30, 2213–2230. <https://doi.org/10.1007/s10499-022-00898-4>
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Chakroun, N., Ktari, M.H., 1981. Régime alimentaire des Sciaenidae (Poissons Téléostéens) du golfe de Tunis. *Bulletin de l'Institut National Scientifique et Technique d'Océanographie et de Pêche de Salammbô*.

- Chakroun-Marzouk, N., Ktari, M.-H., 2003. Le corb des cotes tunisiennes, *Sciaena umbra* (Sciaenidae): cycle sexuel, age et croissance. *Cybiurn: International Journal of Ichthyology* 27, 211–225.
- Chapman, B.B., Morrell, L.J., Krause, J., 2010. Unpredictability in food supply during early life influences boldness in fish. *Behavioral Ecology* 21, 501–506. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq003>
- Chatain, B., 1994. Abnormal swimbladder development and lordosis in sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and sea bream (*Sparus auratus*). *Aquaculture* 119, 371–379.
- Chatain, B., Dewavrin, G., 1989. Influence des Anomalies de Développement de la Vessie Natatoire sur la Mortalité de *Dicentrarchus labrax* au Cours du Sevrage. *Aquaculture* 78, 55–61.
- Chatain, B., Ounais-Guschemann, N., 1990. Improved rate of initial swim bladder inflation in intensively reared *Sparus auratus*. *Aquaculture* 84, 345–353. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(90\)90099-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(90)90099-9)
- Chater, I., Romdhani-Dhahri, A., Dufour, J.L., Mahé, K., Chakroun-Marzouk, N., 2018. Age, growth and mortality of *Sciaena umbra* (Sciaenidae) in the Gulf of Tunis. *Scientia Marina* 82, 17. <https://doi.org/10.3989/scimar.04679.21A>
- Chatzifotis, S., Papadakis, I.E., Divanach, P., 2005. Effect of dietary water on growth of dentex *Dentex dentex*. *Fisheries Science* 71, 1243–1248. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2005.01089.x>
- Chatzifotis, S., Villamor Martin-Prat, A., Limberis, N., Papandroulakis, N., Divanach, P., 2006. First data on growth of cultured brown meagre *Sciaena umbra* using diets with different protein and fat contents. *Fisheries Science* 72, 83–88. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2006.01120.x>
- Cheminée, A., Rider, M., Lenfant, P., Zawadzki, A., Mercière, A., Crec’hriou, R., Mercader, M., Saragoni, G., Neveu, R., Ternon, Q., Pastor, J., 2017. Shallow rocky nursery habitat for fish: Spatial variability of juvenile fishes among this poorly protected essential habitat. *Marine Pollution Bulletin* 119, 245–254. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.03.051>
- Cheminée, A., Sala, E., Pastor, J., Bodilis, P., Thiriet, P., Mangialajo, L., Cottalorda, J.-M., Francour, P., 2013. Nursery value of Cystoseira forests for Mediterranean rocky reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 442, 70–79. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.02.003>
- Chemmam-Abdelkader, B., 2004. Les Dentés (poissons Sparidés) des côtes tunisiennes : Étude écologique et dynamique des populations. Université de Tunis el Manar.
- Chemmam-Abdelkader, B., Kraïem, M.M., El Abed, A., 2004. Etude de l’âge et de la croissance de deux espèces de dentés (*Dentex dentex* et de *Dentex maroccanus*) des cotes tunisiennes. *Bulletin de l’Institut National des sciences et technologies de la mer de Salammbô* 31, 9.
- Clark, D., Leis, J., Hay, A., Trnski, T., 2005. Swimming ontogeny of larvae of four temperate marine fishes. *Marine Ecology Progress Series* 292, 287–300. <https://doi.org/10.3354/meps292287>
- Claudet, J., Loiseau, C., Sostres, M., Zupan, M., 2020. Underprotected Marine Protected Areas in a Global Biodiversity Hotspot. *One Earth* 2, 380–384. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.03.008>
- Coll, J., Linde, M., García-Rubies, A., Riera, F., Grau, A.M., 2004. Spear fishing in the Balearic Islands (west central Mediterranean): species affected and catch evolution during the period 1975–2001. *Fisheries Research* 70, 97–111. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2004.05.004>
- Coll, M., Piroddi, C., Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Cheung, W.W.L., Christensen, V., Karpouzi, V.S., Guilhaumon, F., Mouillot, D., Paleczny, M., Palomares, M.L., Steenbeek, J., Trujillo, P., Watson, R., Pauly, D., 2012. The Mediterranean Sea under siege: spatial overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine reserves. *Global Ecology and Biogeography* 21, 465–480. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00697.x>
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram, F., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C.N., Corbera, J., Dailianis, T., Danovaro, R., Estrada, M., Froggia, C., Galil, B.S., Gasol, J.M., Gertwagen, R., Gil, J., Guilhaumon, F., Kesner-Reyes, K., Kitsos, M.-S., Koukouras, A., Lampadariou, N., Laxamana, E., López-Fé de la Cuadra, C.M., Lotze, H.K., Martin, D., Mouillot, D., Oro, D., Raicevich, S., Rius-Barile, J., Saiz-Salinas, J.I., San Vicente, C., Somot, S., Templado, J., Turon, X., Vafidis, D., Villanueva, R., Voultziadou, E., 2010. The Biodiversity of the

- Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. PLoS ONE 5, e11842. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011842>
- Collar, D.C., Thompson, J.S., Ralston, T.C., Hobbs, T.J., 2020. Fast-start escape performance across temperature and salinity gradients in mummichog *Fundulus heteroclitus*. Journal of Fish Biology 96, 755–767. <https://doi.org/10.1111/jfb.14273>
- Comité français de l'UICN, 2021. Tableau de bord des aires protégées françaises 2021.
- Comité interministériel biodiversité, 2018. Plan Biodiversité.
- Condal, F., Aguzzi, J., Sardà, F., Nogueras, M., Cadena, J., Costa, C., Del Río, J., Mànuel, A., 2012. Seasonal rhythm in a Mediterranean coastal fish community as monitored by a cabled observatory. Marine Biology 159, 2809–2817. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2041-3>
- Conrad, J.L., Weinersmith, K.L., Brodin, T., Saltz, J.B., Sih, A., 2011. Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. Journal of Fish Biology 78, 395–435. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02874.x>
- Cook, P.A., Wheeler, P., 2000. Using Statistics to Understand the Environment. Routledge, London. <https://doi.org/10.4324/9780203977286>
- Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T., Sih, A., 2010. Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). Proc. R. Soc. B 277, 1571–1579. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2128>
- Cowx, I.G., 1994. Stocking strategies. Fisheries Management and Ecology 1, 15–30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.1970.tb00003.x>
- Crain, C.M., Halpern, B.S., Beck, M.W., Kappel, C.V., 2009. Understanding and Managing Human Threats to the Coastal Marine Environment. Annals of the New York Academy of Sciences 1162, 39–62. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2009.04496.x>
- Crawley, M.J., 2013. The R book, Second edition. ed. Wiley, Chichester, West Sussex, UK.
- Crec'hriou, R., Garsi, L.-H., Laurie, L., Laura, L., Pastor, J., Lecaillon, G., Durieux, E., Gaël, S., Ternengo, S., Jérémy, B., Lisa, B., Verdoit-Jarraya, M., Gilles, S., Séverine, P., Romain, B., Agostini, S., Lenfant, P., 2015. Atlas of Post-Larval Fish of the Northwestern Mediterranean Sea. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4580.1441>
- Crespo, S., de Mateo, M.M., Santamaria, C.A., Sala, R., Grau, A., Pastor, E., 2001. Histopathological observations during larval rearing of common dentex *Dentex dentex* L. (Sparidae). Aquaculture 192, 121–132.
- Crook, D.A., O'Mahony, D., Gillanders, B.M., Munro, A.R., Sanger, A.C., 2007. Production of External Fluorescent Marks on Golden Perch Fingerlings through Osmotic Induction Marking with Alizarin Red S. North American Journal of Fisheries Management 27, 670–675. <https://doi.org/10.1577/M06-053.1>
- Crook, D.A., O'Mahony, D.J., Sanger, A.C., Munro, A.R., Gillanders, B.M., Thurstan, S., 2009. Development and Evaluation of Methods for Osmotic Induction Marking of Golden Perch *Macquaria ambigua* with Calcein and Alizarin Red S. North American Journal of Fisheries Management 29, 279–287. <https://doi.org/10.1577/M07-224.1>
- Crouteix, O., 2021. Protéger la biodiversité marine : regard sur la Méditerranée au prisme des outils de l'UICN. Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement. <https://doi.org/10.4000/vertigo.30674>
- Culioli, J.-M., 2018. Contribution à la connaissance du statut du Corb *Sciaena umbra* dans la Riserva naturale di i Bucchi di Bunifaziu : évolution des abondances *in situ* et des captures de la pêche artisanale depuis 35 ans. Collectivité de Corse.
- Curio, E., 1996. Conservation needs ethology. Trends in Ecology & Evolution 11, 260–263. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)20046-1](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)20046-1)
- Curio, E., 1976. The Ethology of Predation. Berlin: Springer-Verlag.
- Curry, B., Ralls, K., Brownell, R., 2013. Prospects for captive breeding of poorly known small cetacean species. Endangered Species Research 19, 223–243. <https://doi.org/10.3354/esr00461>
- Czerniawski, R., Domagała, J., Krepski, T., Pilecka-Rapacz, M., 2015. The Effect of the Live Diet Given to Hatchery-Reared Fry of the European Grayling (*Thymallus thymallus*) on Their Survival and

- Growth in the Wild. Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 15. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v15_3_07
- D'Anna, G., Giacalone, V.M., Badalamenti, F., Pipitone, C., 2004. Releasing of hatchery-reared juveniles of the white seabream *Diplodus sargus* (L., 1758) in the Gulf of Castellammare artificial reef area (NW Sicily). Aquaculture 233, 251–268. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.10.024>
- D'Anna, G., Giacalone, V.M., Vega Fernández, T., Vaccaro, A.M., Pipitone, C., Mirto, S., Mazzola, S., Badalamenti, F., 2012. Effects of predator and shelter conditioning on hatchery-reared white seabream *Diplodus sargus* (L., 1758) released at sea. Aquaculture 356–357, 91–97. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.05.032>
- David, V., 2019. Statistics in Environmental Sciences. John Wiley & Sons.
- de Innocentiis, S., Longobardi, A., Marino, G., 2008. Molecular Tools in a Marine Restocking Program for the Endangered Dusky Grouper, *Epinephelus marginatus*. Reviews in Fisheries Science 16, 269–277. <https://doi.org/10.1080/10641260701678348>
- De la Herrán, R., Magoulas, A., Garrido-Ramos, M., Ruiz-Rejon, M., Zouros, E., 2005. Desarrollo de microsatélites en tres especies de espáridos con interés en acuicultura. Presented at the Congreso Nacional de Acuicultura, Consejería de Agricultura y Pesca.
- De Meeûs, T., 2017. Qu'est-ce qu'un marqueur génétique ?, in: Initiation à La Génétique Des Populations Naturelles : Applications Aux Parasites et à Leurs Vecteurs, Didactiques. IRD Éditions, Marseille, pp. 19–28.
- DeLong, D.C., 1996. Defining Biodiversity. Wildlife Society Bulletin 24, 738–749.
- Dewey, M.R., Zigler, S.J., 1996. An Evaluation of Fluorescent Elastomer for Marking Bluegills in Experimental Studies. The Progressive Fish-Culturist 58, 219–220.
- 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. bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2020.06.03.131326>
- Diana, M.J., Diffin, B.J., Einfalt, L.M., Wahl, D.H., 2018. Effect of Rearing Experience on the Survival, Growth, and Behavior of Hatchery-Reared Largemouth Bass. North American Journal of Fisheries Management 38, 794–802. <https://doi.org/10.1002/nafm.10175>
- Divanach, P., Boglione, C., Menu, B., Koumoundouros, G., Kentouri, M., Cataudella, S., 1996. Abnormalities in finfish mariculture: an overview of the problem, causes and solutions. Presented at the Handbook of Contributions Presented at the International Workshop on Seabass and Seabream Culture: Problems and Prospects, Verona, Italy, pp. 45–66.
- Domenici, P., 2010. Context-dependent variability in the components of fish escape response: integrating locomotor performance and behavior. Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology 313A, 59–79. <https://doi.org/10.1002/jez.580>
- Domenici, P., 2001. The scaling of locomotor performance in predator–prey encounters: from fish to killer whales. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology 131, 169–182. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(01\)00465-2](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(01)00465-2)
- Domenici, P., Blake, R.W., 1997. The kinematics and performance of fish fast-start swimming. The Journal of Experimental Biology 200, 1165–1178.
- Domenici, P., Blake, R.W., 1993a. The effect of size on the kinematics and performance of angelfish (*Pterophyllum eimekei*) escape responses. Canadian Journal of Zoology 71, 2319–2326. <https://doi.org/10.1139/z93-325>
- Domenici, P., Blake, R.W., 1993b. Escape trajectories in angelfish (*Pterophyllum eimekei*). Journal of Experimental Biology 177, 253–272.
- Domenici, P., Blake, R.W., 1991. The kinematics and performance of the escape response in the angelfish (*Pterophyllum eimekei*). Journal of Experimental Biology 156, 20.
- Domenici, P., Hale, M.E., 2019. Escape responses of fish: a review of the diversity in motor control, kinematics and behaviour. Journal of Experimental Biology 222, jeb166009. <https://doi.org/10.1242/jeb.166009>

- Domenici, P., Lefrançois, C., Shingles, A., 2007. Hypoxia and the antipredator behaviours of fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362, 2105–2121. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2103>
- Donadelli, V., Longobardi, A., Finoia, M.G., Marino, G., 2015. Feeding hatchery-reared dusky grouper *Epinephelus marginatus* juveniles on live prey: implications for restocking. *Environmental Biology of Fishes* 98, 1757–1766. <https://doi.org/10.1007/s10641-015-0395-3>
- Dowling, L.M., Godin, J.-G.J., 2002. Refuge use in a killifish: influence of body size and nutritional state. *Canadian Journal of Zoology* 80, 782–788.
- Drent, P.J., Oers, K. van, Noordwijk, A.J. van, 2003. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 270, 45–51. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2168>
- Du, H., Wei, Q., Xie, X., Shi, L. -L, Wu, J. -M, Qiao, X. -M, Liu, Z., 2014. Improving swimming capacity of juvenile Dabry's sturgeon, (*Acipenser dabryanus* Duméril, 1869) in current-enriched culture tanks. *Journal of Applied Ichthyology* 30. <https://doi.org/10.1111/jai.12591>
- Ducos, S., Garcia, J., Mourier, J., Aiello, A., Durieux, E.D.H., 2022a. Let them go free: Spatial behaviour following the experimental release of hatchery-reared juveniles *Sciaena umbra* and *Dentex dentex*. *Marine Environmental Research* 181, 105712. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105712>
- Ducos, S., Pugliese, S., Demolliens, M., Beraud, L., Boussard, A., Delmas, A., Agostini, S., Garcia, J., Aiello, A., Durieux, E.D.H., 2022b. Ontogeny of swimming performance of hatchery-reared post-larvae and juvenile fish: a case of two threatened Mediterranean species. *Journal of Fish Biology*. <https://doi.org/10.1111/jfb.15144>
- Dulčić, J., Matić, S., Kraljević, M., 2002. Shallow coves as nurseries for non-resident fish: a case study in the Eastern Middle Adriatic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82, 991–993. <https://doi.org/10.1017/S0025315402006501>
- Dulvy, N.K., Sadovy, Y., Reynolds, J.D., 2003. Extinction vulnerability in marine populations. *Fish Fisheries* 4, 25–64. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00105.x>
- Durieux, E.D.H., 2023. Avis sur la reconduction de la réglementation de la pêche du corb en Corse. Avis scientifique pour la Direction de la Mer et du Littoral de Corse.
- Durieux, E.D.H., Bouet, M., Bousquet, C., Patrissi, M., Lanfranchi, J.-B., Susini, S., Cesari, F., Massey, J.-L., Aiello, A., Culioli, J.-M., Lejeune, P., Dijoux, J., Duchaud, C., Santoni, M.-C., 2020. Rapport scientifique final - projet Données hAliéutiques CORses (DACOR) 2017 – 2019 - FEAMP mesure 28 partenariat scientifiques – pêcheurs.
- Durieux, E.D.H., Le Duigou, M., Millot, S., Sasal, P., Bégout, M.-L., 2010. Sedentary behaviour establishment in O-group common sole *Solea solea*: a laboratory video-tracking study. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90, 1257–1262. <https://doi.org/10.1017/S0025315409991159>
- Dytham, C., 2011. *Choosing and Using Statistics: A Biologist's Guide*. John Wiley & Sons.
- Earl, D.A., vonHoldt, B.M., 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4, 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- Eaton, R.C., Emberley, D.S., 1991. How stimulus direction determines the trajectory of the Mauthner-initiated escape response in a Teleost fish. *Journal of Experimental Biology* 161, 469–487.
- Ebner, B.C., Thiem, J.D., 2009. Monitoring by telemetry reveals differences in movement and survival following hatchery or wild rearing of an endangered fish. *Marine and Freshwater Research* 60, 45. <https://doi.org/10.1071/MF08027>
- Eder, B.L., Steffensen, K.D., Haas, J.D., Adams, J.D., 2015. Short-term survival and dispersal of hatchery-reared juvenile pallid sturgeon stocked in the channelized Missouri River. *Journal of Applied Ichthyology* 31, 991–996. <https://doi.org/10.1111/jai.12881>
- 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., Moura, R., Parnell, P.E., Shears, N.T., Soler, G., Strain, E.M.A., Thomson, R.J., 2014. Global conservation outcomes depend on

- marine protected areas with five key features. *Nature* 506, 216–220. <https://doi.org/10.1038/nature13022>
- Efthimiou, S., Divanach, P., Rosenthal, H., 1994. Growth, food conversion and agonistic behaviour in common dentex (*Dentex dentex*) juveniles fed on pelleted moist and dry diets. *Aquatic Living Resources* 7, 267–275. <https://doi.org/10.1051/alr:1994029>
- Einfalt, L.M., Wojcieszak, D.B., Wahl, D.H., 2013. Behavior, Growth and Habitat Selection of Hatchery Esocids Reared with Artificial Vegetation. *Transactions of the American Fisheries Society* 142, 345–352. <https://doi.org/10.1080/00028487.2012.741552>
- El-Fergani, E.S., El-Mor, M., 2014. Feeding habits of the common Dentex, *Dentex dentex* (Linnaeus, 1758) (Teleostei: Sparidae) from Benghazi Coast, Eastern Libya. *International Journal of Bioassays* 3, 3517–3522.
- Ellis, T., Hughes, R.N., Howell, B.R., 2002. Artificial dietary regime may impair subsequent foraging behaviour of hatchery-reared turbot released into the natural environment. *Journal of Fish Biology* 61, 252–264. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01750.x>
- 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, 96–99. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01173.x>
- Espinós, F.J., Tomás, A., Pérez, L.M., Balasch, S., Jover, M., 2003. Growth of dentex fingerlings (*Dentex dentex*) fed diets containing different levels of protein and lipid. *Aquaculture* 218, 479–490. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00313-7](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00313-7)
- Esquivel-Muelbert, J.R., Fontoura, L., Zardo, É., Streit Jr., D.P., Esquivel-Muelbert, A., Garcia, J.R.E., 2018. Assessing the Viability of Reintroduction of Locally Extinct Migratory Fish *Brycon orbignyanus*: Successful Growth, Dispersal and Maturation. *Fishes* 3, 39. <https://doi.org/10.3390/fishes3040039>
- Estoup, A., Largiader, C.R., Perrot, E., Chourrout, D., 1996. Rapid one-tube DNA extraction for reliable PCR detection of fish polymorphic markers and transgenes. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 5, 295.
- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J., 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology* 14, 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- 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, 18.
- Fabi, G., Panfili, M., Spagnolo, A., 1998. Note on feeding of *Sciaena umbra* L. (Osteichthyes: Sciaenidae) in the central Adriatic sea (35e Congrès de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la mer Méditerranée).
- Faillettaz, R., Durand, E., Paris, C.B., Koubbi, P., Irisson, J.-O., 2018. Swimming speeds of Mediterranean settlement-stage fish larvae nuance Hjort's aberrant drift hypothesis: Larval swimming nuances aberrant drift hypothesis. *Limnology and Oceanography* 63, 509–523. <https://doi.org/10.1002/lno.10643>
- Fanouraki, E., Papandroulakis, N., Ellis, T., Mylonas, C.C., Scott, A.P., Pavlidis, M., 2008. Water cortisol is a reliable indicator of stress in European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Behaviour* 145, 1267–1281. <https://doi.org/10.1163/156853908785765818>
- FAO, 2022. La Situation mondiale des pêches et de l'aquaculture 2022. Vers une transformation bleue. FAO, Rome.
- FAO, IFAD, UNICEF, WFP, WHO, 2022. The State of Food Security and Nutrition in the World 2022. Repurposing food and agricultural policies to make healthy diets more affordable. FAO, Rome. <https://doi.org/10.4060/cc0639en>
- Faria, A., Gonçalves, E., 2010. Ontogeny of swimming behaviour of two temperate clingfishes, *Lepadogaster lepadogaster* and *L. purpurea* (Gobiesocidae). *Marine Ecology Progress Series* 414, 237–248. <https://doi.org/10.3354/meps08692>

- Faria, A., Ojanguren, A., Fuiman, L., Gonçalves, E., 2009. Ontogeny of critical swimming speed of wild-caught and laboratory-reared red drum *Sciaenops ocellatus* larvae. *Marine Ecology Progress Series* 384, 221–230. <https://doi.org/10.3354/meps08018>
- Fatira, E., Papandroulakis, N., Pavlidis, M., 2014. Diel changes in plasma cortisol and effects of size and stress duration on the cortisol response in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Fish Physiology and Biochemistry* 40, 911–919. <https://doi.org/10.1007/s10695-013-9896-1>
- Ferrari, S., Leguay, D., Vergnet, A., Vidal, M.-O., Chatain, B., Bégout, M.-L., 2016. Unpredictability in food supply during early life influences growth and boldness in European seabass, *Dicentrarchus labrax*. *Applied Animal Behaviour Science* 180, 147–156. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2016.04.017>
- Ferrari, S., Millot, S., Leguay, D., Chatain, B., Bégout, M.-L., 2015. Consistency in European seabass coping styles: A life-history approach. *Applied Animal Behaviour Science* 167, 74–88. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.03.006>
- Firat, K., Saka, S., Coban, D., 2005. Early life history of cultured Common Dentex (*Dentex dentex* L. 1758). *The Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences* 29, 735–741.
- Firidin, S., Eroglu, O., Altinok, I., 2016. Genetic characterization of brown meagre (*Sciaena umbra*) and Shi Drum (*Umbrina cirrosa*) populations. *Biochemical Systematics and Ecology* 68, 200–209. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2016.07.023>
- Fisch, K.M., Kozfkay, C.C., Ivy, J.A., Ryder, O.A., Waples, R.S., 2015. Fish Hatchery Genetic Management Techniques: Integrating Theory with Implementation. *North American Journal of Aquaculture* 77, 343–357. <https://doi.org/10.1080/15222055.2014.999846>
- Fisher, R., Bellwood, D., Job, S., 2000. Development of swimming abilities in reef fish larvae. *Marine Ecology Progress Series* 202, 163–173. <https://doi.org/10.3354/meps202163>
- Fournier, M., Vanalderweireldt, L., Durieux, E.D.H., 2022. Suivi des populations de mérours bruns (*Epinephelus marginatus*) et de corbs (*Sciaena umbra*) par recensement visuel dans le Parc Naturel Marin du Cap Corse et de l'Agriate (PNMCCA). CONVENTION n°2021-DIRM-MICO-01. Rapport préliminaire.
- Francescangeli, M., Sbragaglia, V., del Rio Fernandez, J., Trullols, E., Antonijuan, J., Massana, I., Prat, J., Nogueras Cervera, M., Mihai Toma, D., Aguzzi, J., 2022. Long-Term Monitoring of Diel and Seasonal Rhythm of *Dentex dentex* at an Artificial Reef. *Frontiers in Marine Science* 9, 837216. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.837216>
- Francour, P., 1997. Fish Assemblages of *Posidonia oceanica* Beds at Port-Cros (France, NW Mediterranean): Assessment of Composition and Long-Term Fluctuations by Visual Census. *Marine Ecology* 18, 157–173. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1997.tb00434.x>
- Frankham, R., 1995. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetical Research* 66, 95–107. <https://doi.org/10.1017/S0016672300034455>
- Fraser, D.F., Gilliam, J.F., Daley, M.J., Le, A.N., Skalski, G.T., 2001. Explaining Leptokurtic Movement Distributions: Intrapopulation Variation in Boldness and Exploration. *The American Naturalist* 158, 124–135. <https://doi.org/10.1086/321307>
- Frederick, J.F., 1997. Evaluation of fluorescent elastomer injection as a method for marking small fish. *Bulletin of Marine Science* 61, 399–408.
- Fuiman, L.A., Rose, K.A., Cowan, J.H., Smith, E.P., 2006. Survival skills required for predator evasion by fish larvae and their relation to laboratory measures of performance. *Animal Behaviour* 71, 1389–1399. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.11.013>
- Fushimi, H., 2001. Production of juvenile marine finfish for stock enhancement in Japan. *Aquaculture, Advanced Biotechnology in Hatchery Production* 200, 33–53. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00693-7](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00693-7)
- García, J., 2012. Influence des facteurs anthropiques et environnementaux sur les capacités de déplacements des poissons coralliens : implications dans le design des Aires Marines Protégées.

- Garcia, J., Durieux, E.D.H., 2023. Rapport scientifique final 2018–2022 : Projet MoPaMFish Monitoring of Patrimonial Mediterranean Fishes. Projet co-financé par l’Agence de l’Eau Rhône Méditerranée Corse et l’Université de Corse Pasquale Paoli.
- Garcia, J., Pasqualini, V., Vanalderweireldt, L., Bisgambiglia, P.A., Marengo, M., Lejeune, P., Aiello, A., Durieux, E.D.H., 2022. Global patterns and environmental drivers of suitable habitat for *Dentex dentex* and *Sciaena umbra* along the Corsican coast. ICES Journal of Marine Science fsac184. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac184>
- Gaston, K.J., Spicer, J.I., 2004. Biodiversity: an introduction, 2nd ed. ed. Blackwell Publishing, Malden, MA.
- Gauthier-Clerc, Mesléard, Blondel, 2014. Sciences de la conservation, De Boeck. ed.
- Gerigny, O., Delaugerre, M., Cesarini, C., 2016. Love is a losing game. Loggerhead turtle in Corsica vs. Tourism = Nesting Failure. Marine Turtle Newsletter.
- Gerry, S.P., Belden, J., Bisaccia, M., George, K., Mahoney, T., Ellerby, D.J., 2016. Scaling of the fast-start escape response of juvenile bluegills. Zoology 119, 518–525. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2016.05.006>
- Gibb, A.C., Swanson, B.O., Wesp, H., Landels, C., Liu, C., 2006. Development of the escape response in teleost fishes: do ontogenetic changes enables improved performance? Physiological and Biochemical Zoology 79, 7–19.
- Gil, M. del M., Palmer, M., Grau, A., Massutí, E., Pastor, E., 2017. Comparing tagging strategies: Effects of tags on retention rate, mortality rate and growth in hatchery-reared juvenile meagre, *Argyrosomus regius* (Pisces: Sciaenidae). Scientia Marina 81, 171–178. <https://doi.org/10.3989/scimar.04583.26B>
- Gilbert, M., Rasmussen, J.B., Kramer, D.L., 2005. Estimating the density and biomass of moray eels (Muraenidae) using a modified visual census method for hole-dwelling reef fauna. Environmental Biology of Fishes 73, 415–426. <https://doi.org/10.1007/s10641-005-2228-2>
- Gill, A.B., 2003. The dynamics of prey choice in fish: the importance of prey size and satiation. Journal of Fish Biology 63, 105–116. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2003.00214.x>
- Giménez, G., Estévez, A., 2008. Effects of two culturing techniques on the growth, survival and larval quality of *Dentex dentex* Linnaeus, 1758. Aquaculture Res 39, 354–361. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01726.x>
- Giménez, G., Estévez, A., 2007. Effect of larval and prey density, prey dose and light conditions on first feeding common dentex (*Dentex dentex* L.) larvae. Aquaculture Research 39, 77–84. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01875.x>
- Giménez, G., Estévez, A., Henderson, R. j., Bell, J. g., 2008. Changes in lipid content, fatty acid composition and lipid class composition of eggs and developing larvae (0–40 days old) of cultured common dentex (*Dentex dentex* Linnaeus 1758). Aquaculture Nutrition 14, 300–308. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2007.00530.x>
- Glamuzina, B., Jug-Dujaković, J., Katavić, I., 1989. Preliminary studies on reproduction and larval rearing of common dentex, *Dentex dentex* (Linnaeus 1758). Aquaculture 77, 75–84. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(89\)90023-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90023-9)
- Godin, J.-G.J., 1978. Behavior of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) toward novel prey: influence of ontogeny and experience. Environmental Biology of Fishes 3, 261–266. <https://doi.org/10.1007/BF00001451>
- Graeb, B.D.S., Galarowicz, T., Wahl, D.H., Dettmers, J.M., Simpson, M.J., 2005. Foraging behavior, morphology, and life history variation determine the ontogeny of piscivory in two closely related predators. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62, 2010–2020.
- Grant, J., Noakes, D., 1987. Escape Behaviour and Use of Cover by Young-of-the-Year Brook Trout, *Salvelinus fontinalis*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 44, 1390–1396. <https://doi.org/10.1139/f87-167>
- Grau, A., Linde, M., Grau, A.M., 2009. Reproductive biology of the vulnerable species *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 (Pisces: Sciaenidae). Scientia Marina 73, 67–81. <https://doi.org/10.3989/scimar.2009.73n1067>

- Grau, A., Saborido-Rey, F., Pastor, E., Palmer, M., Massutí-Pascual, E., Quetglas, A., Riera, I., Morales-Nin, B., 2016. Reproductive strategy of common dentex *Dentex dentex*: management implications. *Mediterranean Marine Science* 17, 552. <https://doi.org/10.12681/mms.1156>
- Griot, R., Allal, F., Brard-Fudulea, S., Morvezen, R., Haffray, P., Phocas, F., Vandeputte, M., 2020. APIS: An auto-adaptive parentage inference software that tolerates missing parents. *Molecular Ecology Resources* 20, 579–590. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13103>
- Gro Vea Salvanes, A., Braithwaite, V., 2006. The need to understand the behaviour of fish reared for mariculture or restocking. *ICES Journal of Marine Science* 63, 345–354. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.11.010>
- Gualtieri, J.-S., Aiello, A., Antoine-Santoni, T., Poggi, B., DeGentili, E., 2013. Active Tracking of *Maja squinado* in the Mediterranean Sea with Wireless Acoustic Sensors: Method, Results and Prospectives. *Sensors* 13, 15682–15691. <https://doi.org/10.3390/s131115682>
- Guan, L., Snelgrove, P.V.R., Gamperl, A.K., 2008. Ontogenetic changes in the critical swimming speed of *Gadus morhua* (Atlantic cod) and *Myoxocephalus scorpius* (shorthorn sculpin) larvae and the role of temperature. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 360, 31–38. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.03.006>
- Gui, F., Wang, P., Wu, C., 2014. Evaluation approaches of fish swimming performance. *Agricultural Sciences* 05, 106–113. <https://doi.org/10.4236/as.2014.52014>
- Guichoux, E., Lagache, L., Wagner, S., Chaumeil, P., Léger, P., Lepais, O., Lepoittevin, C., Malausa, T., Revardel, E., Salin, F., Petit, R. j., 2011. Current trends in microsatellite genotyping. *Molecular Ecology Resources* 11, 591–611. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03014.x>
- Habel, J.C., Rasche, L., Schneider, U.A., Engler, J.O., Schmid, E., Rödder, D., Meyer, S.T., Trapp, N., Sos del Diego, R., Eggermont, H., Lens, L., Stork, N.E., 2019. Final countdown for biodiversity hotspots. *Conservation Letters* 12, e12668. <https://doi.org/10.1111/conl.12668>
- Hale, M.E., 1996. The Development of Fast-Start Performance in Fishes: Escape Kinematics of the Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *American Zoologist* 36, 695–709.
- Halpern, B., Lester, S., Kellner, J., 2009. Spillover from marine reserves and replenishment of fished stocks. *Environmental Conservation* 36. <https://doi.org/10.1017/S0376892910000032>
- Hamzaçebi, S., Can, E., 2021. First Results on Spawning and Larval Rearing of the Brown Meagre (*Sciaena umbra*). *Acta Natura et Scientia* 2, 22–28.
- Harmelin, J.-G., 2013. 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). *Scientific reports of the Port-Cros national park*.
- Harmelin, J.-G., 1991. Statut du corb (*Sciaena umbra*) en Méditerranée, in: Boudouresque, C.F., Avon, M., Gravez, V. (Eds.), *Les Espèces Marines à Protéger En Méditerranée*. GIS Posidonie publication, pp. 219–227.
- 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. *Scientific reports of the Port-Cros national park* 15, 265–276.
- Harmelin, J.-G., Ruitton, S., 2007. La population de corb (*Sciaena umbra* : Pisces) du Parc national de Port-Cors (France), état en 2005 et évolution depuis 1990 : un indicateur halieutique et biogéographique pertinent (*Scientific reports of the Port-Cros national park*).
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.12.005>
- Harmelin-Vivien, M.L., Harmelin, J.G., Chauvet, C., Duval, C., Galzin, R., Lejeune, P., Barnabé, G., Blanc, F., Chevalier, R., Duclerc, J., Lasserre, G., 1985. Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons : méthodes et problèmes. *Revue d'écologie – la Terre et la Vie* 40.
- Harper, D.G., Blake, R.W., 1990. Fast-start performance of rainbow trout *Salmo gairdneri* and northern pike *Esox lucius*. *Journal of Experimental Biology* 150, 22.

- Harper, D.G., Blake, R.W., 1989. On the error involved in high-speed film when used to evaluate maximum accelerations of fish. *Can. J. Zool.* 67, 1929–1936. <https://doi.org/10.1139/z89-276>
- Hart, P.J.B., 1986. Foraging in Teleost fishes, in: *The Behaviour of Teleost Fishes*. Tony J. Pitcher.
- Hartig, F., 2020. Package ‘DHARMA’: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models (Version 0.3.0).
- Hervé, M., 2022. Package ‘RVAideMemoire’: Testing and Plotting Procedures for Biostatistics (Version 0.9-81-2).
- Higham, T.E., 2007. The integration of locomotion and prey capture in vertebrates: Morphology, behavior, and performance. *Integrative and Comparative Biology* 47, 82–95. <https://doi.org/10.1093/icb/icm021>
- Hilborn, R., 1992. Hatcheries and the Future of Salmon in the Northwest. *Fisheries* 17.
- Hockersmith, E., Beeman, J., 2012. A History of Telemetry in Fishery Research, in: Adams, N.S., Beeman, J.W., Eiler, J.H. (Eds.), *Telemetry Techniques-A User Guide for Fisheries Research*. American Fisheries, pp. 7–19.
- Holon, F., Mouquet, N., Boissery, P., Bouchouca, M., Delaruelle, G., Tribot, A.-S., Deter, J., 2015. Fine-Scale Cartography of Human Impacts along French Mediterranean Coasts: A Relevant Map for the Management of Marine Ecosystems. *PLOS ONE* 10, e0135473. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135473>
- Hughes, R.N., Kaiser, M.J., Mackney, P.A., Warburton, K., 1992. Optimizing foraging behaviour through learning. *Journal of Fish Biology* 41, 77–91. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb03870.x>
- Hunter, M.L., Gibbs, J.P., 2007. *Fundamentals of conservation biology*, 3rd ed. ed. Blackwell Pub, Malden, MA.
- Huntingford, F.A., 2004. Implications of domestication and rearing conditions for the behaviour of cultivated fishes. *Journal of Fish Biology* 65, 122–142. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00562.x>
- Ibáñez, A.L., Rodríguez Canto, A., Cortés Martínez, J., García Calderón, J.L., 2013. Evaluation of marking efficiency of different alizarin red S concentrations on body fish structures in *Oreochromis niloticus* (Perciformes: Cichlidae) juveniles. *Revista de Biología Tropical* 61. <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i1.10946>
- Ibrahim, A.A., Huntingford, F.A., 1992. Experience of natural prey and feeding efficiency in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Journal of Fish Biology* 41, 619–625. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb02688.x>
- IPBES, 2019. *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science- Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*.
- Ishibashi, Y., Inoue, K., Nakatsukasa, H., Ishitani, Y., Miyashita, S., Murata, O., 2005. Ontogeny of tolerance to hypoxia and oxygen consumption of larval and juvenile red sea bream, *Pagrus major*. *Aquaculture* 244, 331–340. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.11.019>
- IUCN, 2022. *The IUCN Red List of Threatened Species* [WWW Document]. The IUCN Red List of Threatened Species. URL <https://www.iucnredlist.org>
- IUCN/SSC, 2014. *IUCN Species Survival Commission Guidelines on the Use of ex situ Management for Species Conservation*. IUCN Species Survival Commission.
- Jackson, C.D., Brown, G.E., 2011. Differences in antipredator behaviour between wild and hatchery-reared juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) under seminatural conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68, 2157–2166. <https://doi.org/10.1139/f2011-129>
- Jackson, L.A., Rakocinski, C.F., Blaylock, R.B., 2013. Feeding performance of juvenile hatchery-reared spotted seatrout *Cynoscion nebulosus*. *Journal of Fish Biology* 82, 1032–1046. <https://doi.org/10.1111/jfb.12052>
- JO, 2006. LOI no 2006-436 du 14 avril 2006 relative aux parcs nationaux, aux parcs naturels marins et aux parcs naturels régionaux.

- Jones, O.R., Wang, J., 2010. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources* 10, 551–555. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02787.x>
- Jonsson, S., Brännäs, E., Lundqvist, H., 1999. Stocking of brown trout, *Salmo trutta* L.: effects of acclimatization. *Fisheries Management and Ecology* 6, 459–473. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2400.1999.00176.x>
- Jordan, G.R., Klumb, R.A., Wanner, G.A., Stancill, W.J., 2006. Poststocking Movements and Habitat Use of Hatchery-Reared Juvenile Pallid Sturgeon in the Missouri River below Fort Randall Dam, South Dakota and Nebraska. *Transactions of the American Fisheries Society* 135, 1499–1511. <https://doi.org/10.1577/T05-201.1>
- Kalinowski, S.T., 2005. hp-rare 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Molecular Ecology Notes* 5, 187–189. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00845.x>
- Kalogirou, S., Corsini-Foka, M., Sioulas, A., Wennhage, H., Pihl, L., 2010. Diversity, structure and function of fish assemblages associated with *Posidonia oceanica* beds in an area of the eastern Mediterranean Sea and the role of non-indigenous species. *Journal of Fish Biology* 77, 2338–2357. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02817.x>
- Kapuscinski, A., Miller, L., 2007. Genetic guidelines for fisheries management, University of Minnesota Sea Grant Program. ed.
- Karlsson, S., Renshaw, M.A., Iii, C.E.R., Gold, J.R., 2008. Microsatellite primers for red drum. *Fishery Bulletin* 7.
- 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, 1147–1154. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2007.01446.x>
- Kawabe K., Kohno H., 2012. Gravimetric Method for Sorting Blacktip Grouper *Epinephelus fasciatus* Juveniles with and without Swimbladder Inflation. *Aquaculture Science* 60, 421–425.
- Keenleyside, K., Dudley, N., Cairns, S., Hall, C.M., Stolton, S., 2013. Restauration écologique pour les aires protégées : Principes, lignes directrices et bonnes pratiques. UICN, Gland, Suisse.
- Kitada, S., 2020. Lessons from Japan marine stock enhancement and sea ranching programmes over 100 years. *Reviews in Aquaculture* 12, 1944–1969. <https://doi.org/10.1111/raq.12418>
- Kitada, S., Kishino, H., 2006. Lessons learned from Japanese marine finfish stock enhancement programmes. *Fisheries Research* 80, 101–112. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.03.019>
- Klinard, N.V., Matley, J.K., Halfyard, E.A., Connerton, M., Johnson, T.B., Fisk, A.T., 2020. Post-stocking movement and survival of hatchery-reared bloater (*Coregonus hoyi*) reintroduced to Lake Ontario. *Freshwater Biology* 65, 1073–1085. <https://doi.org/10.1111/fwb.13491>
- Koakoski, G., Oliveira, T.A., da Rosa, J.G.S., Fagundes, M., Kreutz, L.C., Barcellos, L.J.G., 2012. Divergent time course of cortisol response to stress in fish of different ages. *Physiology & Behavior* 106, 129–132. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2012.01.013>
- Koumoundouros, G., Carrillo, J., Divanach, P., Kentouri, M., 2004. The rearing of common dentex *Dentex dentex* (L.) During the hatchery and on-growing phases. *Aquaculture* 240, 165–173. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.01.038>
- Koumoundouros, G., Divanach, P., Kentouri, M., 2001. The effect of rearing conditions on development of saddleback syndrome and caudal fin deformities in *Dentex dentex* (L.). *Aquaculture* 200, 285–304.
- Koumoundouros, G., Divanach, P., Kentouri, M., 1999. Ontogeny and allometric plasticity of *Dentex dentex* (Osteichthyes: Sparidae) in rearing conditions. *Marine Biology* 135, 561–572. <https://doi.org/10.1007/s002270050657>
- Koumoundouros, G., Sfakianakis, D.G., Divanach, P., Kentouri, M., 2002. Effect of temperature on swimming performance of sea bass juveniles. *Journal of Fish Biology* 60, 923–932. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb02418.x>

- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B., Christensen, R.H.B., 2017. ImerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *J. Stat. Soft.* 82. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- La Mesa, G., Longobardi, A., Sacco, F., Marino, G., 2008. First release of hatchery juveniles of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Serranidae: Teleostei) at artificial reefs in the Mediterranean: results from a pilot study. *Scientia Marina* 72, 743–756. <https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72n4743>
- 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, 153–161. <https://doi.org/10.1051/alr:2008029>
- Lande, R., Barrowclough, G.F., 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management, in: Soulé, M.E., Gilpin, M. (Eds.), *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press, pp. 87–124. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511623400.007>
- Landler, L., Ruxton, G.D., Malkemper, E.P., 2021. Advice on comparing two independent samples of circular data in biology. *Scientific Reports* 11, 20337. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-99299-5>
- Landsheer, J.A., Wittenboer, G. van den, 2015. Unbalanced 2 x 2 Factorial Designs and the Interaction Effect: A Troublesome Combination. *PLOS ONE* 10, e0121412. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121412>
- Langsrud, Ø., 2003. ANOVA for unbalanced data: Use Type II instead of Type III sums of squares. *Statistics and Computing* 13, 163–167. <https://doi.org/10.1023/A:1023260610025>
- Larocque, S.M., Johnson, T.B., Fisk, A.T., 2020. Survival and migration patterns of naturally and hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in a Lake Ontario tributary using acoustic telemetry. *Freshwater Biology* 65, 835–848. <https://doi.org/10.1111/fwb.13467>
- Launey, S., Krieg, F., Haffray, P., Bruant, J.-S., Vannier, A., Guyomard, R., 2003. Twelve new microsatellite markers for gilted seabream (*Sparus aurata* L.): characterization, polymorphism and linkage. *Molecular Ecology Notes* 3, 457–459. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2003.00482.x>
- Le Pape, O., Bonhommeau, S., 2015. The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. *Fish and Fisheries* 16, 373–398. <https://doi.org/10.1111/faf.12063>
- Leber, K.M., 2013. Marine Fisheries Enhancement: Coming of Age in the New Millennium, in: Christou, P., Savin, R., Costa-Pierce, B.A., Misztal, I., Whitelaw, C.B.A. (Eds.), *Sustainable Food Production*. Springer Science, New York. https://doi.org/10.1007/SpringerReference_308709
- Leber, K.M., 1995. Significance of fish size-at-release on enhancement of striped mullet fisheries in Hawaii. *Journal of the World Aquaculture Society* 26, 143–153.
- Leber, K.M., Arce, S.M., 1996. Stock enhancement in a commercial mullet, *Mugil cephalus* L., fishery in Hawaii. *Fisheries Management and Ecology* 3, 261–278. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.1996.tb00153.x>
- Leber, K.M., Blankenship, H.L., Arce, S.M., Brennan, N.P., 1997. Influence of release season on size-dependent survival of cultured striped mullet, *Mugil cephalus*, in a Hawaiian estuary. *Fishery Bulletin* 95, 267–279.
- Leber, K.M., Brennan, N.P., Arce, S.M., 1998. Recruitment patterns of cultured juvenile pacific threadfin, *Polydactylus sexfilis* (Polynemidae), released along sandy marine shores in Hawaii. *Bulletin of Marine Science* 62, 389–408.
- Leber, K.M., Cantrell, R.N., Leung, P.S., 2005. Optimizing Cost-Effectiveness of Size at Release in Stock Enhancement Programs. *North American Journal of Fisheries Management* 25, 1596–1608. <https://doi.org/10.1577/M04-093.1>
- Leber, K.M., Kitada, S., Blankenship, H.L., Svåsand, T. (Eds.), 2004. *Stock enhancement and sea ranching: developments, pitfalls and opportunities*, Second Edition. ed. Blackwell Publishing, Oxford.
- Leblanc, C.A., Noakes, D.L., 2012. Visible Implant Elastomer (VIE) Tags for Marking Small Rainbow Trout. *North American Journal of Fisheries Management* 32, 716–719. <https://doi.org/10.1080/02755947.2012.683234>

- Lee, J.S.F., Berejikian, B.A., 2008. Stability of behavioral syndromes but plasticity in individual behavior: consequences for rockfish stock enhancement. *Environ Biol Fish* 82, 179–186. <https://doi.org/10.1007/s10641-007-9288-4>
- Lee, K.A., Huvneers, C., Peddemors, V., Boomer, A., Harcourt, R.G., 2015. Born to be free? Assessing the viability of releasing captive-bred wobbegongs to restock depleted populations. *Frontiers in Marine Science* 2. <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00018>
- Lefrançois, C., Domenici, P., 2006. Locomotor kinematics and behaviour in the escape response of European sea bass, *Dicentrarchus labrax* L., exposed to hypoxia. *Marine Biology* 149, 969–977. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0261-0>
- Lefrançois, C., Shingles, A., Domenici, P., 2005. The effect of hypoxia on locomotor performance and behaviour during escape in *Liza aurata*. *Journal of Fish Biology* 67, 1711–1729. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2005.00884.x>
- Leis, J.M., 2006. Are Larvae of Demersal Fishes Plankton or Nekton?, in: *Advances in Marine Biology*. Elsevier, pp. 57–141. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(06\)51002-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(06)51002-8)
- Lenfant, P., Gudefin, A., Fonbonne, S., Lecaillon, G., Aronson, J., Blin, E., Lourie, S.M., Boissery, P., Loeuillard, J.-L., Palmaro, A., Herrouin, G., Person, J., 2015. Restauration écologique des nurseries des petits fonds côtiers de Méditerranée. *Orientations et principes*.
- Lenth, R.V., Buerkner, P., Herve, M., Jung, M., Love, J., Miguez, F., Riebl, H., Singmann, H., 2022. Package ‘emmeans’: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means (Version 1.8.3).
- Lester, S., Halpern, B., 2008. Biological responses in marine no-take reserves versus partially protected areas. *Marine Ecology Progress Series* 367, 49–56. <https://doi.org/10.3354/meps07599>
- Lévêque, C., Mounolou, J.-C., 2008. Biodiversité - Dynamique biologique et conservation, 2e édition. ed. Dunod.
- Levine, R.P., Standen, E., Brainerd, E.L., Domenici, P., 2002. Effect of body size on fast-start performance in the Pacific staghorn sculpin, *Leptocottus armatus*. *Integrative and Comparative Biology* 42.
- Levinton, J.S., 2017. *Marine biology: function, biodiversity, ecology*, Fifth edition. ed. Oxford University Press, New York.
- Levitis, D.A., Lidicker, W.Z., Freund, G., 2009. Behavioural biologists don’t agree on what constitutes behaviour. *Animal behaviour* 78, 103–110. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.03.018>
- Li, J., 1999. An appraisal of factors constraining the success of fish stock enhancement programmes. *Fisheries Management and Ecology* 6, 161–169. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2400.1999.00145.x>
- LIFE10 NAT/FR/000200, 2015. Rapport final - Programme LIFE+ SUivi de la Biodiversité de post-Larves Ichtyques en Méditerranée Occidentale.
- Lino, P.G., 2012. Potential of fisheries restocking off the Algarve coast using aquaculture produced marine fish. Universidade do Algarve.
- 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: Nielsen, J.L., Arrizabalaga, H., Fragoso, N., Hobday, A., Lutcavage, M., Sibert, J. (Eds.), *Tagging and Tracking of Marine Animals with Electronic Devices*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 23–34. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9640-2_2
- Lloret, J., Zaragoza, N., Caballero, D., Font, T., Casadevall, M., Riera, V., 2008. Spearfishing pressure on fish communities in rocky coastal habitats in a Mediterranean marine protected area. *Fisheries Research* 94, 84–91. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.07.002>
- Lorenzen, K., 2014. Understanding and managing enhancements: why fisheries scientists should care. *Journal of Fish Biology* 85, 1807–1829. <https://doi.org/10.1111/jfb.12573>
- Lorenzen, K., 2000. Allometry of natural mortality as a basis for assessing optimal release size in fish-stocking programmes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57, 2374–2381.
- Lorenzen, K., Agnalt, A.-L., Blankenship, H.L., Hines, A.H., Leber, K.M., Loneragan, N.R., Taylor, M.D., 2013. Evolving Context and Maturing Science: Aquaculture-Based Enhancement and

- Restoration Enter the Marine Fisheries Management Toolbox. *Reviews in Fisheries Science* 21, 213–221. <https://doi.org/10.1080/10641262.2013.837358>
- Lorenzen, K., Leber, K.M., Blankenship, H.L., 2010. Responsible Approach to Marine Stock Enhancement: An Update. *Reviews in Fisheries Science* 18, 189–210. <https://doi.org/10.1080/10641262.2010.491564>
- Lubchenco, J., Grorud-Colvert, K., 2015. Making waves: The science and politics of ocean protection. *Science* 350. <https://doi.org/10.1126/science.aad5443>
- Manicacci, F.-M., Mourier, J., Babatounde, C., Garcia, J., Broutta, M., Gualtieri, J.-S., Aiello, A., 2022. A Wireless Autonomous Real-Time Underwater Acoustic Positioning System. *Sensors* 22, 8208. <https://doi.org/10.3390/s22218208>
- Marengo, M., 2016. Exploitation, biologie et structure de la population du denti, *Dentex dentex*, en Corse (Méditerranée Nord Occidentale). Université de Corse Pascal Paoli.
- Marengo, M., Baudouin, M., Viret, A., Laporte, M., Berrebi, P., Vignon, M., Marchand, B., Durieux, E.D.H., 2017. Combining microsatellite, otolith shape and parasites community analyses as a holistic approach to assess population structure of *Dentex dentex*. *Journal of Sea Research* 128, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.07.003>
- Marengo, M., Culioli, J.-M., Santoni, M.-C., Marchand, B., Durieux, E.D.H., 2015. Comparative analysis of artisanal and recreational fisheries for *Dentex dentex* in a Marine Protected Area. *Fisheries Management and Ecology* 22, 249–260. <https://doi.org/10.1111/fme.12110>
- Marengo, M., Durieux, E.D.H., Marchand, B., Francour, P., 2014. A review of biology, fisheries and population structure of *Dentex dentex* (Sparidae). *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 24, 1065–1088. <https://doi.org/10.1007/s11160-014-9363-9>
- Marengo, M., Pere, A., Marchand, B., Lejeune, P., Durieux, E.D., 2016. Catch variation and demographic structure of common dentex (Sparidae) exploited by Mediterranean artisanal fisheries. *Bulletin of Marine Science* 92, 191–206. <https://doi.org/10.5343/bms.2015.1041>
- Marshall, T.C., Slate, J., Kruuk, L.E.B., Pemberton, J.M., 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology* 7, 639–655. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00374.x>
- Marshall, A., Mills, J.S., Rhodes, K.L., McIlwain, J., 2011. Passive acoustic telemetry reveals highly variable home range and movement patterns among unicornfish within a marine reserve. *Coral Reefs* 30, 631–642. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0770-2>
- Masuda, R., Tsukamoto, K., 1998. Stock Enhancement in Japan: Review and Perspective. *Bulletin of Marine Science* 62, 22.
- Mateus, C.S., Quintella, B.R., Almeida, P.R., 2008. The critical swimming speed of Iberian barbel *Barbus bocagei* in relation to size and sex. *Journal of Fish Biology* 73, 1783–1789. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02023.x>
- Matley, J.K., Klinard, N.V., Barbosa Martins, A.P., Aarestrup, K., Aspillaga, E., Cooke, S.J., Cowley, P.D., Heupel, M.R., Lowe, C.G., Lowerre-Barbieri, S.K., Mitamura, H., Moore, J.-S., Simpfendorfer, C.A., Stokesbury, M.J.W., Taylor, M.D., Thorstad, E.B., Vandergoot, C.S., Fisk, A.T., 2022. Global trends in aquatic animal tracking with acoustic telemetry. *Trends in Ecology & Evolution* 37, 79–94. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.09.001>
- Matthieu, G., Franck, L., Jan, B., Laurent, L., Sylvian, F., 2019. Introduction générale : Géoarchéologie des îles de Méditerranée, in: Ghilardi, M. (Ed.), *Géoarchéologie Des Îles de La Méditerranée*, CNRS Alpha. CNRS Éditions, Paris, pp. 9–20.
- McGee, M.R., Julius, M.L., Vajda, A.M., Norris, D.O., Barber, L.B., Schoenfuss, H.L., 2009. Predator avoidance performance of larval fathead minnows (*Pimephales promelas*) following short-term exposure to estrogen mixtures. *Aquatic Toxicology* 91, 355–361. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2008.12.002>
- McMenamin, S.K., Parichy, D.M., 2013. Metamorphosis in Teleosts. *Current topics in developmental biology* 103, 127–165. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385979-2.00005-8>
- Meinesz, A., 2021. Protéger la biodiversité marine, Odile Jacob. ed.

- Melnychuk, M., 2012. Detection efficiency in telemetry studies: Definitions and evaluation methods, in: Adams, N., Beeman, J., Eiler, J. (Eds.), *Telemetry Techniques: A User Guide for Fisheries Research*. American Fisheries Society, pp. 339–357.
- Mes, D., van Os, R., Gorissen, M., Ebbesson, L.O.E., Finstad, B., Mayer, I., Vindas, M.A., 2019. Effects of environmental enrichment on forebrain neural plasticity and survival success of stocked Atlantic salmon. *Journal of Experimental Biology* 222, jeb.212258. <https://doi.org/10.1242/jeb.212258>
- Meuthen, D., Ferrari, M.C.O., Lane, T., Chivers, D.P., 2019. Plasticity of boldness: high perceived risk eliminates a relationship between boldness and body size in fathead minnows. *Animal Behaviour* 147, 25–32. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.11.003>
- Meyer, A., 1988. Influence of Age and Size on the Response to Novel Prey by Fry of the Cichlid Fish *Cichlasoma managuense* (Pisces: Cichlidae). *Ethology* 78, 199–208.
- Migaud, H., Bell, G., Cabrita, E., McAndrew, B., Davie, A., Bobe, J., Herráez, M. p., Carrillo, M., 2013. Gamete quality and broodstock management in temperate fish. *Reviews in Aquaculture* 5, S194–S223. <https://doi.org/10.1111/raq.12025>
- Mihelakakis, A., Tsoikas, C., Yoshimatsu, T., 2005. Early development of laboratory-reared Common Dentex, *Dentex dentex* (L.). *Aquaculture Science* 53, 367–376.
- Miller, L., Kapuscinski, A., 2003. Genetic guidelines for hatchery supplementation programs. *Population Genetics: Principles and Applications for Fisheries Scientists* 329–355.
- Millot, R., Demolliens, M., Ducos, S., Pugliese, S., Vanalderweireldt, L., Delmas, A., Boussard, A., Aiello, A., Durieux, E.D.H., 2023. Embryonic and larval development of Corsican brown meagre, *Sciaena umbra* (Linnaeus 1758), rearing in captivity from the Mediterranean Sea. *Aquaculture International* 31, 117–140. <https://doi.org/10.1007/s10499-022-00968-7>
- Millot, S., Bégout, M.-L., Chatain, B., 2009. Exploration behaviour and flight response toward a stimulus in three sea bass strains (*Dicentrarchus labrax* L.). *Applied Animal Behaviour Science* 119, 108–114. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2009.03.009>
- Ministère de la Transition Ecologique, 2022. Aires Marines Protégées Françaises. Brest.
- MNHN, OFB, 2023. Inventaire national du patrimoine naturel (INPN) [WWW Document]. Inventaire National du Patrimoine Naturel. URL <https://inpn.mnhn.fr> (accessed 1.20.23).
- Morales-Nin, B., Moranta, J., 1997. Life history and fishery of the common dentex (*Dentex dentex*) in Mallorca (Balearic Islands, western Mediterranean). *Fisheries Research* 30, 67–76. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(96\)00560-7](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(96)00560-7)
- 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, 727–739. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.01.022>
- 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. *Cybiu: international journal of ichthyology* 41, 79–80.
- Munakata, A., Björnsson, B.T., Jönsson, E., Amano, M., Ikuta, K., Kitamura, S., Kurokawa, T., Aida, K., 2000. Post-release adaptation processes of hatchery-reared honmasu salmon parr. *Journal of Fish Biology* 56, 163–172. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02092.x>
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Myles-Gonzalez, E., Burness, G., Yavno, S., Rooke, A., Fox, M.G., 2015. To boldly go where no goby has gone before: boldness, dispersal tendency, and metabolism at the invasion front. *Behav Ecol* 26, 1083–1090. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv050>
- Mylonas, C.C., Fostier, A., Zanuy, S., 2010. Broodstock management and hormonal manipulations of fish reproduction. *General and Comparative Endocrinology, Fish Reproduction* 165, 516–534. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.03.007>
- Naselli-Flores, L., Padisák, J., 2022. Ecosystem services provided by marine and freshwater phytoplankton. *Hydrobiologia*. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04795-y>

- Näslund, J., Rosengren, M., Del Villar, D., Gansel, L., Norrgård, J.R., Persson, L., Winkowski, J.J., Kvingedal, E., 2013. Hatchery tank enrichment affects cortisol levels and shelter-seeking in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 70, 585–590. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0302>
- Nei, M., 1978. Estimation of Average Heterozygosity and Genetic Distance from a Small Number of Individuals. *Genetics* 89, 583–590.
- Norton, S.F., 1995. A functional approach to ecomorphological patterns of feeding in cottid fishes. *Environmental Biology of Fishes* 44, 61–78.
- Nousias, O., Tsakogiannis, A., Duncan, N., Villa, J., Tzokas, K., Estevez, A., Chatziplis, D., Tsigenopoulos, C.S., 2020. Parentage assignment, estimates of heritability and genetic correlation for growth-related traits in meagre *Argyrosomus regius*. *Aquaculture* 518, 734663. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734663>
- O’Hara, C.C., Frazier, M., Halpern, B.S., 2021. At-risk marine biodiversity faces extensive, expanding, and intensifying human impacts. *Science* 372, 84–87. <https://doi.org/10.1126/science.abe6731>
- Ojanguren, A.F., Brana, F., 2003. Effects of size and morphology on swimming performance in juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology Freshwater Fish* 12, 241–246. <https://doi.org/10.1046/j.1600-0633.2003.00016.x>
- Olla, B.L., 1994. Behavioural deficits in hatchery-reared fish: potential effects on survival following release. *Aquaculture and Fisheries Management* 25, 19–34.
- Olla, B.L., Davis, M.W., 1989. The role of learning and stress in predator avoidance of hatchery-reared coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) juveniles. *Aquaculture* 76, 209–214. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(89\)90075-6](https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90075-6)
- Olla, B.L., Davis, M.W., Ryer, C.H., 1998. Understanding how the Hatchery Environment Represses or Promotes the Development of Behavioral Survival Skills. *Bulletin of Marine Science* 62, 20.
- Øverli, Ø., Sørensen, C., Pulman, K.G.T., Pottinger, T.G., Korzan, W., Summers, C.H., Nilsson, G.E., 2007. Evolutionary background for stress-coping styles: Relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 31, 396–412. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2006.10.006>
- Page, K.S., Scribner, K.T., Bast, D., Holey, M.E., Burnham-Curtis, M.K., 2005. Genetic Evaluation of a Great Lakes Lake Trout Hatchery Program. *Transactions of the American Fisheries Society* 134, 872–891. <https://doi.org/10.1577/T04-074.1>
- Paglianti, A., Domenici, P., 2006. The effect of size on the timing of visually mediated escape behaviour in staghorn sculpin *Leptocottus armatus*. *J Fish Biology* 68, 1177–1191. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.00991.x>
- 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. <https://doi.org/10.7717/peerj.5378>
- Pastor, E., Riera, F., Pou, S., Grau, A., Pittman, K., Batty, R., Verreth, J., 1995. Summary of investigations on reproduction and larval rearing of common dentex (*Dentex dentex* (L.)). *ICES marine science symposia* 201, 148–152.
- Paszkowski, C.A., Olla, B.L., 1985. Foraging Behavior of Hatchery-Produced Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) Smolts on Live Prey. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42, 1915–1921. <https://doi.org/10.1139/f85-237>
- Pauly, D., 2008. Global fisheries: a brief review. *Journal of Biological Research-Thessaloniki* 9, 3–9.
- Pavlidis, M., Greenwood, L., Scott, A.P., 2004. The role of sex ratio on spawning performance and on the free and conjugated sex steroids released into the water by common dentex (*Dentex dentex*) broodstock. *General and Comparative Endocrinology* 138, 255–262. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2004.06.004>
- Pavlidis, M., Keravec, S., Greenwood, L., Mourot, B., Scott, A.P., 2001. Reproductive performance of common dentex, *Dentex dentex*, broodstock held under different photoperiod and constant temperature conditions. *Fish Physiology and Biochemistry* 25, 171–180.

- Pedersen, L.-F., Koed, A., Malte, H., 2008. Swimming performance of wild and F1-hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) smolts. *Ecology of Freshwater Fish* 17, 425–431. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00293.x>
- Philippart, J.C., 1995. Is captive breeding an effective solution for the preservation of endemic species? *Biological Conservation* 72, 281–295. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)00090-D](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)00090-D)
- Picciulin, M., Fiorin, R., Facca, C., Malavasi, S., 2020. 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. <https://doi.org/10.1002/aqc.3340>
- Picciulin, M., Umani, M., Costantini, M., Spoto, M., Ferrero, E.A., 2005. Preliminary results from an exploratory translocation study at the Natural Marine Reserve of Miramare (Trieste, Italy). Presented at the Aquatic telemetry: advances and applications. Proceedings of the Fifth Conference on Fish Telemetry held in Europe, Spedicato, M.T.; Lembo, G.; Marmulla, G., Ustica, Italy.
- Plass-Johnson, J.G., McQuaid, C.D., Hill, J.M., 2013. Stable isotope analysis indicates a lack of inter- and intra-specific dietary redundancy among ecologically important coral reef fishes. *Coral Reefs* 32, 429–440. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0988-7>
- Plaut, I., 2001. Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 131, 41–50.
- Polverino, G., Cigliano, C., Nakayama, S., Mehner, T., 2016. Emergence and development of personality over the ontogeny of fish in absence of environmental stress factors. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 70, 2027–2037. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2206-z>
- Poulsen, S.B., Jensen, L.F., Schulz, C., Deacon, M., Meyer, K.E., Jäger-Kleinicke, T., Schwarten, H., Svendsen, J.C., 2012. Ontogenetic differentiation of swimming performance and behaviour in relation to habitat availability in the endangered North Sea houting (*Coregonus oxyrinchus*). *Aquatic Living Resources* 25, 241–249. <https://doi.org/10.1051/alr/2002019>
- Primack, R.B., Sarrazin, F., Lecomte, J., 2012. *Biologie de la conservation*, Sciences sup. Dunod, Paris.
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155, 945–959.
- Psomadakis, P.N., Giustino, S., Vacchi, M., 2012. Mediterranean fish biodiversity: an updated inventory with focus on the Ligurian and Tyrrhenian seas. *Zootaxa* 3263, 1–46. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3263.1.1>
- Rae, D.L., Mos, B., Scott, A., Dworjanyn, S.A., 2020. Training fish for restocking: refuge and predator training in the hatchery has limited benefits for a marine fish. *Journal of Fish Biology* 97, 172–182. <https://doi.org/10.1111/jfb.14345>
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemanse, N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82, 291–318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>
- Reeves, K.S., Buckmeier, D.L., 2009. Mortality, Predation, and Tag Visibility of Fish Marked with Visible Implant Elastomer Tags. *North American Journal of Fisheries Management* 29, 323–329. <https://doi.org/10.1577/M08-086.1>
- Reinhardt, U.G., Healey, M.C., 1999. Season- and size-dependent risk taking in juvenile coho salmon: experimental evaluation of asset protection. *Animal Behaviour* 57, 923–933. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.1051>
- Riera-Batle, I., Grau, A.M., 2022. Spearfishing in the Balearic Islands (western Mediterranean): affected species and yield. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears* 65, 185–205.
- Roberts, L., Taylor, J., Garcia de Leaniz, C., 2011. Environmental enrichment reduces maladaptive risk-taking behavior in salmon reared for conservation. *Biological Conservation* 7, 1972–1979. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.04.017>
- Rodwell, L.D., Barbier, E.B., Roberts, C.M., McClanahan, T.R., 2003. The importance of habitat quality for marine reserve – fishery linkages. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60, 171–181.

- Roesch, C., Lundsgaard-Hansen, B., Vonlanthen, P., Taverna, A., Seehausen, O., 2013. Experimental evidence for trait utility of gill raker number in adaptive radiation of a north temperate fish. *Journal of Evolutionary Biology* 26, 1578–1587. <https://doi.org/10.1111/jeb.12166>
- Rossi, A., Levaray, M., Paillon, C., Durieux, E.D.H., Pasqualini, V., Agostini, S., 2019. Relationship between swimming capacities and morphological traits of fish larvae at settlement stage: a study of several coastal Mediterranean species. *Journal of Fish Biology* 95, 348–356. <https://doi.org/10.1111/jfb.13955>
- Rossi, T., Nagelkerken, I., Simpson, S.D., Pistevo, J.C.A., Watson, S.-A., Merillet, L., Fraser, P., Munday, P.L., Connell, S.D., 2015. Ocean acidification boosts larval fish development but reduces the window of opportunity for successful settlement. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282, 20151954. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1954>
- Rueda, F.M., Martínez, F.J., 2001. A review on the biology and potential aquaculture of *Dentex dentex*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 11, 57–70.
- Saillant, E., Cizdziel, K., O'Malley, K.G., Turner, T.F., Pruett, C.L., Gold, J.R., 2004. Microsatellite Markers for Red Drum, *Sciaenops ocellatus*. *Gulf of Mexico Science* 22. <https://doi.org/10.18785/goms.2201.10>
- Salvanes, A.G.V., 2017. Are antipredator behaviours of hatchery *Salmo salar* juveniles similar to wild juveniles? *Journal of Fish Biology* 90, 1785–1796. <https://doi.org/10.1111/jfb.13268>
- Salvanes, A.G.V., Moberg, O., Braithwaite, V.A., 2007. Effects of early experience on group behaviour in fish. *Animal Behaviour* 74, 805–811. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.02.007>
- Salvanes, A.G.V., Moberg, O., Ebbesson, L.O.E., Nilsen, T.O., Jensen, K.H., Braithwaite, V.A., 2013. Environmental enrichment promotes neural plasticity and cognitive ability in fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280, 20131331. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1331>
- Sánchez-Lamadrid, A., 2002. Stock enhancement of gilthead sea bream (*Sparus aurata*, L.): assessment of season, fish size and place of release in SW Spanish coast. *Aquaculture* 210, 187–202. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00134-5](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00134-5)
- Sánchez-Lamadrid, A., 2001. Effectiveness of four methods for tagging juveniles of farm-reared gilthead sea bream, *Sparus aurata*, L. *Fisheries Manage* 8, 271–278. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2400.2001.00249.x>
- Santamaria, C.A., 2001. Desarrollo de la larva de dentón, *Dentex dentex* (Linnaeus, 1758): Estudio cuantitativo del crecimiento, aspectos histológicos y organogénesis. Departament de Biologia Animal, de Biologia Vegetal i d'Ecologia. Universitat Autònoma de Barcelona.
- Santos, M.N., Lino, P.G., Pousão-Ferreira, P., Monteiro, C.C., 2006. Preliminary results of hatchery-reared seabreams released at artificial reefs off the Algarve coast (southern Portugal): a pilot study. *Bulletin of Marine Science* 78, 9.
- Sarih, S., Djellata, A., La Barbera, A., Fernández-Palacios Vallejo, H., Roo, J., Izquierdo, M., Fernández-Palacios, H., 2018. High-quality spontaneous spawning in greater amberjack (*Seriola dumerili*, Risso 1810) and its comparison with GnRH α implants or injections. *Aquaculture Research* 49, 3442–3450. <https://doi.org/10.1111/are.13808>
- Saura, M., Faria, R., 2011. Genetic tools for restoration of fish populations: Conservation of fish populations. *Journal of Applied Ichthyology* 27, 5–15. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01834.x>
- Sawada, Y., Mizushima, Y., Sera, T., Honryo, T., Kurata, M., Agawa, Y., 2021. Requirement of access to an air–water interface for initial swim bladder inflation and ontogenetic and day-night change of body-specific gravity in Japanese amberjack, *Seriola quinqueradiata*, larvae. *Aquaculture Research* 52, 15516. <https://doi.org/10.1111/are.15516>
- Scharf, F.S., Juanes, F., Rountree, R.A., 2000. Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series* 20.
- Scheirer, C.J., Ray, W.S., Hare, N., 1976. The Analysis of Ranked Data Derived from Completely Randomized Factorial Designs. *Biometrics* 32, 429–434. <https://doi.org/10.2307/2529511>

- Schwebel, L.N., Stuart, K., Lowery, M.S., Wegner, N.C., 2018. Swim bladder inflation failure affects energy allocation, growth, and feed conversion of California Yellowtail (*Seriola dorsalis*) in aquaculture. *Aquaculture* 497, 117–124. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.07.050>
- Scribner, K.T., Arntzen, J.W., Burke, T., 1997. Effective number of breeding adults in *Bufo bufo* estimated from age-specific variation at minisatellite loci. *Molecular Ecology* 6, 701–712. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1997.00238.x>
- Shishidou, H., 2002. Stocking effectiveness of red sea bream, *Pagrus major*, in Kagoshima Bay, Japan. *Fisheries science* 68, 904–907. https://doi.org/10.2331/fishsci.68.sup1_904
- Simpfendorfer, C.A., Heupel, M.R., Hueter, R.E., 2002. Estimation of short-term centers of activity from an array of omnidirectional hydrophones and its use in studying animal movements. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59, 23–32. <https://doi.org/10.1139/f01-191>
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1998. *Biometry: The Principles And Practice of Statistics In Biological Research*, Third Edition. ed. WH Freeman & Co., New York, NY.
- Steingrund, P., Fernö, A., 1997. Feeding behaviour of reared and wild cod and the effect of learning: two strategies of feeding on the two-spotted goby. *Journal of Fish Biology* 51, 334–348. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01670.x>
- Stobutzki, I., Bellwood, D., 1997. Sustained swimming abilities of the late pelagic stages of coral reef fishes. *Marine Ecology Progress Series* 149, 35–41. <https://doi.org/10.3354/meps149035>
- Strand, D., Utne-Palm, A., Jakobsen, P., Braithwaite, V., Jensen, K., Salvanes, A., 2010. Enrichment promotes learning in fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 412, 273–282. <https://doi.org/10.3354/meps08682>
- Sundström, L.F., Johnsson, J.I., 2001. Experience and social environment influence the ability of young brown trout to forage on live novel prey. *Animal Behaviour* 61, 249–255. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1593>
- Svåsand, T., Kristiansen, T.S., Pedersen, T., Salvanes, A.G.V., Engelsen, R., Nævdal, G., Nødtvedt, M., 2000. The enhancement of cod stocks. *Fish and Fisheries* 1, 173–205. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2000.00017.x>
- Tadesse, S.A., 2018. Why are marine ecosystems biologically more diversified than their equivalent terrestrial ecosystems? *IJAWB* 3. <https://doi.org/10.15406/ijawb.2018.03.00105>
- Taylor, M.D., Chick, R.C., Lorenzen, K., Agnalt, A.-L., Leber, K.M., Blankenship, H.L., Haegen, G.V., Loneragan, N.R., 2017a. Fisheries enhancement and restoration in a changing world. *Fisheries Research* 186, 407–412. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.10.004>
- Taylor, M.D., Fairfax, A.V., Suthers, I.M., 2013. The Race for Space: Using Acoustic Telemetry to Understand Density-Dependent Emigration and Habitat Selection in a Released Predatory Fish. *Reviews in Fisheries Science* 21, 276–285. <https://doi.org/10.1080/10641262.2013.796813>
- Taylor, M.D., Laffan, S.W., Fairfax, A.V., Payne, N.L., 2017b. Finding their way in the world: Using acoustic telemetry to evaluate relative movement patterns of hatchery-reared fish in the period following release. *Fisheries Research* 186, 538–543. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.07.003>
- Teletchea, F., 2021. Fish domestication in aquaculture: 10 unanswered questions. *Animal Frontiers* 11, 87–91. <https://doi.org/10.1093/af/vfab012>
- Teletchea, F., 2017. Wildlife Conservation: Is Domestication a Solution?, in: Lameed, G.A. (Ed.), *Wildlife Conservation*. IntechOpen, London (UK), pp. 1–22. <https://doi.org/10.5772/65660>
- Tessier, A., Pastor, J., Francour, P., Saragoni, G., Crec’hriou, R., Lenfant, P., 2013. Video transects as a complement to underwater visual census to study reserve effect on fish assemblages. *Aquat. Biol.* 18, 229–241. <https://doi.org/10.3354/ab00506>
- Thomas, R.J., King, T.A., Forshaw, H.E., Marples, N.M., Speed, M.P., Cable, J., 2010. The response of fish to novel prey: evidence that dietary conservatism is not restricted to birds. *Behavioral Ecology* 21, 669–675. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq037>
- Turesson, H., Domenici, P., 2007. Escape latency is size independent in grey mullet. *J Fish Biology* 71, 253–259. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01490.x>

- Udyawer, V., Dwyer, R.G., Hoenner, X., Babcock, R.C., Brodie, S., Campbell, H.A., Harcourt, R.G., Huveneers, C., Jaime, F.R.A., Simpfendorfer, C.A., Taylor, M.D., Heupel, M.R., 2018. A standardised framework for analysing animal detections from automated tracking arrays. *Animal Biotelemetry* 6, 17. <https://doi.org/10.1186/s40317-018-0162-2>
- Vanalderweireldt, L., Albouy, C., Le Loc'h, F., Millot, R., Blestel, C., Patrissi, M., Marengo, M., Garcia, J., Bousquet, C., Barrier, C., Lefur, M., Bisgambiglia, P.-A., Donnay, A., Ternengo, S., Aiello, A., Lejeune, P., Durieux, E.D.H., 2022. Ecosystem modelling of the Eastern Corsican Coast (ECC): Case study of one of the least trawled shelves of the Mediterranean Sea. *Journal of Marine Systems* 235, 103798. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2022.103798>
- Villegas-Ríos, D., Freitas, C., Moland, E., Thorbjørnsen, S.H., Olsen, E.M., 2020. Inferring individual fate from aquatic acoustic telemetry data. *Methods in Ecology and Evolution* 11, 1186–1198. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13446>
- Viret, A., Tsaparis, D., Tsigenopoulos, C.S., Berrebi, P., Sabatini, A., Arculeo, M., Fassatoui, C., Magoulas, A., Marengo, M., Morales-Nin, B., Caill-Milly, N., Durieux, E.D.H., 2018. Absence of spatial genetic structure in common dentex (*Dentex dentex* Linnaeus, 1758) in the Mediterranean Sea as evidenced by nuclear and mitochondrial molecular markers. *PLoS ONE* 13, e0203866. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203866>
- Vogiatzi, E., Lagnel, J., Pakaki, V., Louro, B., V.M. Canario, A., Reinhardt, R., Kotoulas, G., Magoulas, A., Tsigenopoulos, C.S., 2011. In silico mining and characterization of simple sequence repeats from gilthead sea bream (*Sparus aurata*) expressed sequence tags (EST-SSRs); PCR amplification, polymorphism evaluation and multiplexing and cross-species assays. *Marine Genomics* 4, 83–91. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2011.01.003>
- Wada, T., Kamiyama, K., Mitamura, H., Arai, N., 2017. Horizontal movement and emigration of juvenile spotted halibut *Verasper variegatus* released in a shallow brackish lagoon: Matsukawa-ura, northeastern Japan, revealed by acoustic telemetry. *Fisheries Science* 83, 573–585. <https://doi.org/10.1007/s12562-017-1099-8>
- Wada, T., Yamada, T., Shimizu, D., Aritaki, M., Sudo, H., Yamashita, Y., Tanaka, M., 2010. Successful stocking of a depleted species, spotted halibut *Verasper variegatus*, in Miyako Bay, Japan: evaluation from post-release surveys and landings. *Marine Ecology Progress Series* 407, 241–253. <https://doi.org/10.3354/meps08553>
- Wainwright, P.C., Bellwood, D.R., 2002. Ecomorphology of Feeding in Coral Reef Fishes, in: *Coral Reef Fishes*. Elsevier, pp. 33–55. <https://doi.org/10.1016/B978-012615185-5/50004-9>
- Warren-Myers, F., Dempster, T., Swearer, S.E., 2018. Otolith mass marking techniques for aquaculture and restocking: benefits and limitations. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 28, 485–501. <https://doi.org/10.1007/s11160-018-9515-4>
- Wassink, L., Huerta, B., Larson, D., Li, W., Scribner, K., 2022. Hatchery and wild larval lake sturgeon experience effects of captivity on stress reactivity, behavior and predation risk. *Conservation Physiology* 10, coac062. <https://doi.org/10.1093/conphys/coac062>
- Weatherley, A.H., Gill, H.S., 1987. *The biology of fish growth*. Academic Press, New York, NY.
- Webb, P.W., 1986. Effect of Body Form and Response Threshold on the Vulnerability of Four Species of Teleost Prey Attacked by Largemouth Bass (*Micropterus salmoides*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43, 763–771. <https://doi.org/10.1139/f86-094>
- Webb, P.W., 1980. Does schooling reduce fast-start response latencies in teleosts? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 65, 231–234. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(80\)90230-3](https://doi.org/10.1016/0300-9629(80)90230-3)
- Webb, P.W., 1978. Fast-start performance and body form in seven species of Teleost fish. *Journal of Experimental Biology* 74, 211–226.
- Webb, P.W., 1976. The effect of size on the fast-start performance of Rainbow Trout *Salmo gairdneri*, and a consideration of piscivorous predator-prey interactions. *Journal of Experimental Biology* 65, 157–177.
- Webb, P.W., Weihs, D., 1986. Functional Locomotor Morphology of Early Life History Stages of Fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* 115, 115–127.

- Weir, B.S., Cockerham, C.C., 1984. Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution* 38, 1358–1370. <https://doi.org/10.2307/2408641>
- Williams, S.E., Hoffman, E.A., 2009. Minimizing genetic adaptation in captive breeding programs: A review. *Biological Conservation* 142, 2388–2400. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.05.034>
- Willis, S.A., Falls, W.W., Dennis, C.W., Roberts, D., Whitchurch, P.G., 1995. Assessment of season of release and size at release on recapture rates of hatchery-reared Red Drum. *American Fisheries Society Symposium* 15, 354–365.
- Wilson, E.O. (Ed.), 1988. *Biodiversity*. National Academies Press, Washington, D.C.
- Winter, J.D., 1983. Underwater biotelemetry, in: *Fisheries Techniques*. L. A. Nielsen; D. L. Johnson, pp. 371–395.
- Witzenberger, K.A., Hochkirch, A., 2011. *Ex situ* conservation genetics: a review of molecular studies on the genetic consequences of captive breeding programmes for endangered animal species. *Biodiversity and Conservation* 20, 1843–1861. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0074-4>
- Wolter, C., Arlinghaus, R., 2003. Navigation impacts on freshwater fish assemblages: the ecological relevance of swimming performance. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 13, 28.
- Yıldırım, Ş., Suzer, C., Çoban, D., Kamacı, H.O., Fırat, K., Saka, Ş., 2013. Effects of Illumination Intensity on Growth Parameters and Swim Bladder Development in Common dentex (*Dentex dentex*, L.) Larvae. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 13. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v13_4_11
- Yokota, T., Mitamura, H., Arai, N., Masuda, R., Mitsunaga, Y., Itani, M., Takeuchi, H., Tsuzaki, T., 2006. Comparison of behavioral characteristics of hatchery-reared and wild red tilefish *Branchiostegus japonicus* released in Maizuru Bay by using acoustic biotelemetry. *Fisheries Sci* 72, 520–529. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2006.01180.x>
- Zar, J.H., 1984. *Biostatistical Analysis*, 2nd edition. ed. Prentice Hall.
- Zegeye, H., 2017. *In situ* and *ex situ* conservation: Complementary approaches for maintaining biodiversity. *International Journal of Research in Environmental Studies* 4, 1–12.
- Zhang, Z., Fu, Y., Guo, H., Zhang, X., 2021. Effect of environmental enrichment on the stress response of juvenile black rockfish *Sebastes schlegelii*. *Aquaculture* 736088. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.736088>

ANNEXE

Le document annexe présenté ci-dessous correspond à l'article scientifique suivant (publié chez *Aquaculture International* en 2023) :



Millot, R., Demolliens, M., **Ducos**, S., Pugliese, S., Vanalderweireldt, L., Delmas, A., Bousard, A., Aiello, A., Durieux E. D. H., 2023. Embryonic and larval development of Corsican brown meagre, *Sciaena umbra* (Linnaeus 1758), rearing in captivity from the Mediterranean Sea. *Aquaculture International*, 31, 117-140. <https://doi.org/10.1007/s10499-022-00968-7>



Embryonic and larval development of Corsican brown meagre, *Sciaena umbra* (Linnaeus 1758), rearing in captivity from the Mediterranean Sea

Rémi Millot¹ · Mikaël Demolliens¹ · Salomé Ducos^{1,2} · Sally Pugliese¹ · Lucie Vanalderweireldt² · Alban Delmas¹ · Alizée Bousard¹ · Antoine Aiello^{1,2} · Eric D. H. Durieux^{1,2}

Received: 2 March 2022 / Accepted: 25 August 2022 / Published online: 13 September 2022
© The Author(s), under exclusive licence to Springer Nature Switzerland AG 2022

Abstract

The brown meagre, *Sciaena umbra*, is a Sciaenid fish of patrimonial and fisheries interest in the Mediterranean and North East Atlantic. Sciaenids species are new to aquaculture and present high potential for aquaculture, demonstrating fast growth and an efficient feed conversion. Hence, this study documents early ontogeny from fertilized eggs to 40 days post-hatching (DPH) in order to assess the culture potential of brown meagre. Eggs were collected from spontaneous spawning of captive broodstocks and incubated at 18.5 ± 0.5 °C and 38 ppt of salinity for about 42 h post fertilization (hpf). Fertilized eggs were pelagic, transparent, and spherical, measuring 1.254 ± 0.026 mm. The eggs were characterized by a narrow perivitelline space, smooth and thin chorion and carried a non-segmented yolk with a single lipid globule. Embryonic development consisted of four consecutive periods: the cleavage period (0–2:38 hpf), the blastula period (2:38–3:52 hpf), the gastrulation period (3:52–17:20 hpf), and the segmentation period (17:20–41:20 hpf). Thereafter, the eggs hatched (41:20–43:20 hpf) into yolk sac larvae, measuring from 3.139 ± 0.132 mm (total length, TL). Larval development of brown meagre was divided into four periods: yolk sac until complete absorption (0–3 DPH, $TL_{3DPH} = 3.649 \pm 0.119$ mm), pre-flexion (4–14 DPH, $TL_{14DPH} = 4.996 \pm 0.300$ mm), flexion (15–17 DPH, $TL_{17DPH} = 5.387 \pm 0.381$ mm), and post-flexion (18–35 DPH, $TL_{35DPH} = 16.450 \pm 1.012$ mm). After 35 DPH, the larval metamorphosis was complete as larvae were transformed into juveniles. Our results emphasize the high potential of brown meagre for aquaculture either in restocking programs or mariculture projects.

Keywords Sciaenidae · *Sciaena umbra* · Embryogenesis · Larval development · Aquaculture

Handling Editor: Gavin Burnell

✉ Rémi Millot
milot02@hotmail.fr

✉ Eric D. H. Durieux
durieux_e@univ-corse.fr

Extended author information available on the last page of the article

Introduction

The brown meagre (*Sciaena umbra*, L. 1758), is a member of the Sciaenidae family (croakers and drums) encompassing 70 genera and 270 marine, brackish, and freshwater species distributed worldwide (Nelson et al. 2016). The brown meagre is a coastal nectobenthic fish species present from the eastern Atlantic Ocean (from the English Channel to Senegal, including the Canary Islands) to the Mediterranean Basin, the Black Sea, and Sea of Azov (Chao 1986). It is generally a sedentary and gregarious fish, gathering in schools, living in shelters on rocky bottoms, or hidden within seagrass meadows (Mayol et al. 2000; Grau et al. 2009). The adults are found in inshore waters down to about 180 m depth, while juveniles, more cryptic, seem to inhabit shallower habitats (0–30 m depth; Harmelin 1991; Grau et al. 2009). This gonochoristic species reaches sexual maturity at age 3 to 4 years, equivalent to 20–30 cm of total length (TL) (Chakroun-Marzouk and Ktari, 2003; Grau et al. 2009; Harmelin-Vivien et al. 2015) and spawning occurs during the summer, between May and August (Fiorentino et al. 2001; Ragonese et al. 2002; Grau et al. 2009).

Brown meagre is a valuable commercial fish species in the Mediterranean harvested by artisanal fishery using gill net and trammel net. It does not constitute an important component of the catches except for Southern and Eastern regions (i.e., Algeria, Tunis, Egypt, Turkey) (Harmelin 1991; Chakroun et al. 1982). One of the main fishing pressures on brown meagre is recreational fishing through spearfishing. Currently, due to its biological and behavioral characteristics, the brown meagre is considered a near threatened species (IUCN red list for the Mediterranean) (Chao 2020) for which protection measures have been proposed (Harmelin 1991; Mayol et al. 2000). The brown meagre can therefore be the object of fishing regulations, for instance in France there is a regulation banning recreational fishing on since 2013.

Sciaenids are generally considered efficient aquaculture species because they prove to be relatively easy to raise considering their high fecundity, their fast growth rate, their high food conversion rate, their adaptation to salinity variations, and the quality of food preservation on the market (Silberschneider and Gray 2008). Thus, the rearing of brown meagre could provide a source of commercial food as well as could support conservative actions of enhancement and restocking.

In aquaculture, gathering knowledge of the early development of a species is a main issue to understand physiological features and to provide useful clues for developing rearing techniques (Divanach et al. 1996). For example, developing accurate knowledge is an essential prerequisite to detect and remove early morphological abnormalities that can be common under rearing conditions and, hence, can significantly reduce the effectiveness of hatcheries. Furthermore, a detailed knowledge of the early development of a species is very important also for fisheries biology and aquaculture and not only from the embryological point of view. For example, the identification of the early life stages in ichthyoplankton surveys is based on a developmental series of specimens, particularly in the case of families or species with close morphology and overlapping spawning seasons and habitat (Blaxter 1984).

Despite its potential aquaculture value, the early development of brown meagre is poorly documented, except for Chatzifotis et al. (2006) who documented brown meagre growth under culture conditions using different diets and for Hamzaçebi and Can (2021) who investigated larval rearing using green water technique. The majority of related studies describe a few biological features of brown meagre into the wild such as the reproductive biology, age and growth, the diet, or movements (Harmelin 1991; Chakroun-Marzouk

and Ktari 2003; Derbal and Kara 2007; Grau et al. 2009; Alós and Cabanellas-Reboredo 2012). Until this work, current articles were carried out on other Scianidae species such as shi drum *Argyrosomus hololepidotus* (Battaglione and Talbot 1994), mullo way *Argyrosomus japonicus* (Musson and Kaiser 2014), *Atractoscion nobilis* (Orhun 1989; Moser et al. 1983), and meagre *Argyrosomus regius* (Pastor et al. 2013).

The aim of this study is to provide a detailed documentation of brown meagre embryonic development and to characterize its early life stages. Knowledge regarding the embryonic and larval development metamorphosis is essential to develop appropriate and specific techniques and procedures in aquaculture production. To this end, our experiment investigated the embryonic and larval development of brown meagre under hatchery conditions where, first, eggs were fertilized and hatched under artificial conditions and then, larvae were reared and fed in captivity until the juvenile stage.

Material and methods

Broodstock maintenance

The eggs used in this study were obtained by spontaneous spawning of the broodstocks kept in captivity at the Stella Mare platform (In Corsica Northwestern Mediterranean). The broodstock was composed of seventeen wild breeders captured between 2018 and 2019 (4 females: 775.5 ± 375.0 g; 13 males: 714.8 ± 265.9 g (mean \pm SD)) and stocked under natural photoperiod and temperature condition in a 12 m³ circular tank connected to a recirculation unit. Dry fish food, frozen shrimp (*Penaeus notialis*), and frozen clam (*Ruditapes philippinarum*) were provided three times a week as primary food source. To collect the eggs immediately after fertilization, the collector was checked every 2 min between 1 h before and after sunset. Following the spawning, buoyant (viable) eggs were collected from the collector with 100 μ m net; dead sinking eggs were used later for the egg viability value.

Eggs incubation conditions

Fertilized eggs were collected and incubated, immediately after spawning, in complete darkness into two 0.2 m³ black cylindrical-conical tanks connected to an open circulation system (10–15% water exchange per day) with initial concentration of 170 eggs·L⁻¹. During incubation, water temperature was 18.5 ± 0.5 °C, oxygen saturation was over 80%, salinity was 38 ppt, pH was around 7.1 ± 0.2 , and ammonia never exceeded 0.05 mg·L⁻¹.

Larval rearing

After hatching, larvae were transferred into two 0.2 m³ black cylindrical-conical tanks at a density of 150 larvae·L⁻¹. During larval rearing, tanks connected in a semi closed circuit were supplied from 10 to 50% of filtered seawater. Water temperature was 20 ± 1 °C, oxygen saturation ranged from 65 to 95%, salinity remained stable at 38 ppt, pH was 7.1 ± 0.2 , and ammonia never exceeded 0.05 mg·L⁻¹. Illumination was first set up on dark until 3 days post-hatching (DPH), and then, supplied by white led power at 30 lx for 10 h a day until 40 DPH. From day 4, food was supplied into the larval tank and food size was adjusted gradually in accordance with the fish development, from micro-diet to small

crustaceans (Gemma micro 75 grain size 50–100 μm ; Gemma micro 150 (100–200 μm); Gemma micro 300 (200–500 μm); Gemma wean 0.3 (350–500 μm); and Gemma wean 0.5 (500–800 μm) SKRETTING, France)). Brown meagre were fed with both dry food and living food. Living food concentration was adjusted two to six times a day: (i) *Artemia* nauplii were supplied from the 7 to 20 DPH, (ii) *Artemia* enriched metanauplii were used from 18 to 30 DPH.

Sampling

During embryonic stages, subsamples of eggs ($n=10$) were randomly collected from the tank every hour into a beaker (1 L). Eggs were characterized and photographed every 15 min during the first 24 h and every hour thereafter under a ZEISS Discovery V.20 stereomicroscope coupling with a color video camera Sony XCD-U100CR. The embryonic stages of eggs were identified using Kimmel et al. (1995). Next, the diameters of eggs and lipid globules ($n=100$) were measured based on the photographs using an image-analysis system (ImageJ software, v.1.52). Based on these diameters, the volume of eggs and lipid globules were estimated, using the equation of the sphere $(4/3) \pi (LD/2)^3$.

During larval stage, subsamples of larvae ($n=10$) were randomly collected from the tank into a beaker (1 L) every day from 0 to 15 DPH and then, at 17, 20–21, 23, 25–26, 30, 35, and 40 DPH. All samples of larvae were first anaesthetized (ethylenglycol-monophenylether), then observed and photographed under a ZEISS Discovery V.20 stereomicroscope coupling with a color video camera Sony XCD-U100CR. Early life stages of brown meagre were characterized according to Kendall et al. (1984) and separated into five stages I: yolk sac larva, II: pre-flexion larva, III: flexion larva, IV: post-flexion larva and V: juvenile. Next, larvae were measured using an image-analysis system (ImageJ software, v.1.52). Four measurements were made on brown meagre larvae: the total length (TL), yolk sac length, width and lipid globule diameter.

Data analysis

The growth pattern during the developmental stages of brown meagre was estimated as power function of the TL (Fuiman 1983; Koumoundouros et al. 1999; Peña and Dumas 2009) using log-transformed data: $TL = a \cdot e^{SGR \cdot DPH}$ (Gisbert et al. 2002), where TL is the mean total length of each sample of 10 larvae (mm), a is the TL at the onset of the stage occurring (mm), SGR is the specific growth rate (d^{-1}), and DPH the number of days post hatch.

Results

Brown meagre eggs

Newly released and fertilized eggs

Details of embryonic development stages of brown meagre, *S. umbra*, are given in Table 1 and Figs. 1 and 2. The fertilization rate and hatching rate of *S. umbra* eggs were 95% and 64%, respectively. The newly released and fertilized eggs of brown meagre

Table 1 Embryonic development of *Sciaena umbra* at 18.5 °C

Development stage	Time post fertilization	Characteristics	Figure
Zygote period			
1 cell	30 min	One-cell stage, cytoplasm accumulated at animal pole and forms the blastodisc	a
Cleavage period			
2 cells	50 min	First mitotic division, blastodisc divided via meridional cleavage to form two equal blastomeres	b
4 cells	1 h 15 min	Second cleavage, blastodisc divided into four blastomeres arranged horizontally	c
8 cells	1 h 37 min	Third cleavage, division parallel to the second to form eight blastomeres	d
16 cells	1 h 58 min	4th cleavage, 16 blastomeres	e
32 cells	2 h 19 min	5th cleavage, 32 blastomeres	f
64 cells	2 h 38 min	Sixth cleavage, 64 blastomeres and the end of the cleavage period	g
Blastula period			
128 cells	2 h 59 min	Early blastula period (5 tiers of blastomeres)	h
256 cells	3 h 18 min	Blastomeres continued to divide but they were less synchronously and between the periblast the yolk syncytial layer was discernible (7 blastomere tiers)	i
512 cells	3 h 34 min	Yolk syncytial layer more visible (9 blastomere tiers)	j
1024 cells	4 h 30 min	11 tiers of blastomeres	k
High stage	5 h 20 min	The end of period during which the blastodisc perches « high» upon the yolk cell (> 11 tiers of blastomeres)	l
Dome or start gastrulation	8 h 15 min	Yolk cell bulging toward animal pole as epiboly begins	m
Gastrula period			
30% epiboly	10 h 20 min	Epiboled 30% of yolk sac	n
Germ ring	11 h 20 min	Germ ring visible from animal pole	o
50% epiboly	12 h 29 min	Epiboled 50% of yolk sac	a
60% epiboly	13 h 26 min	Epiboled 60% of yolk sac and beginning the neurulation	b
80% epiboly	14 h 25 min	Epiboled 80% of yolk sac	c
Bud stage	16 h 34 min	Vitelline cell completely covered by the blastoderm	d

Table 1 (continued)

Development stage	Time post fertilization	Characteristics	Figure
Segmentation period			
4 somites	17 h 20 min	Beginning of the segmentation, optic vesicle was clearly visible	e
5 somites	18 h 20 min	Kupffer's vesicle and pigmentation appeared	f
11 somites	21 h 20 min	Heart appeared	g
14 somites	23 h 20 min	The formation of the primordial fin	h
15 somites	24 h 20 min	Kupffer's vesicle disappeared, lenses appeared	i
19 somites	27 h 20 min	First muscle contraction observed in embryos, otic vesicle appeared	j
Heartbeat	28 h 20 min	Weak heartbeat observed	k
Embryo 3/4	30 h 20 min	Embryo occupied approximately 3/4 of the vitellus circumference	l
Increasing pigmentation	35 h 20 min	The pigmentation expanded	m
Hatching period			
Start hatching (20%)	41 h 20 min	Embryo began to spin	n
End hatching (100%)	43 h 20 min	Newly hatched larvae with a huge yolk sac, a single lipid globule	o

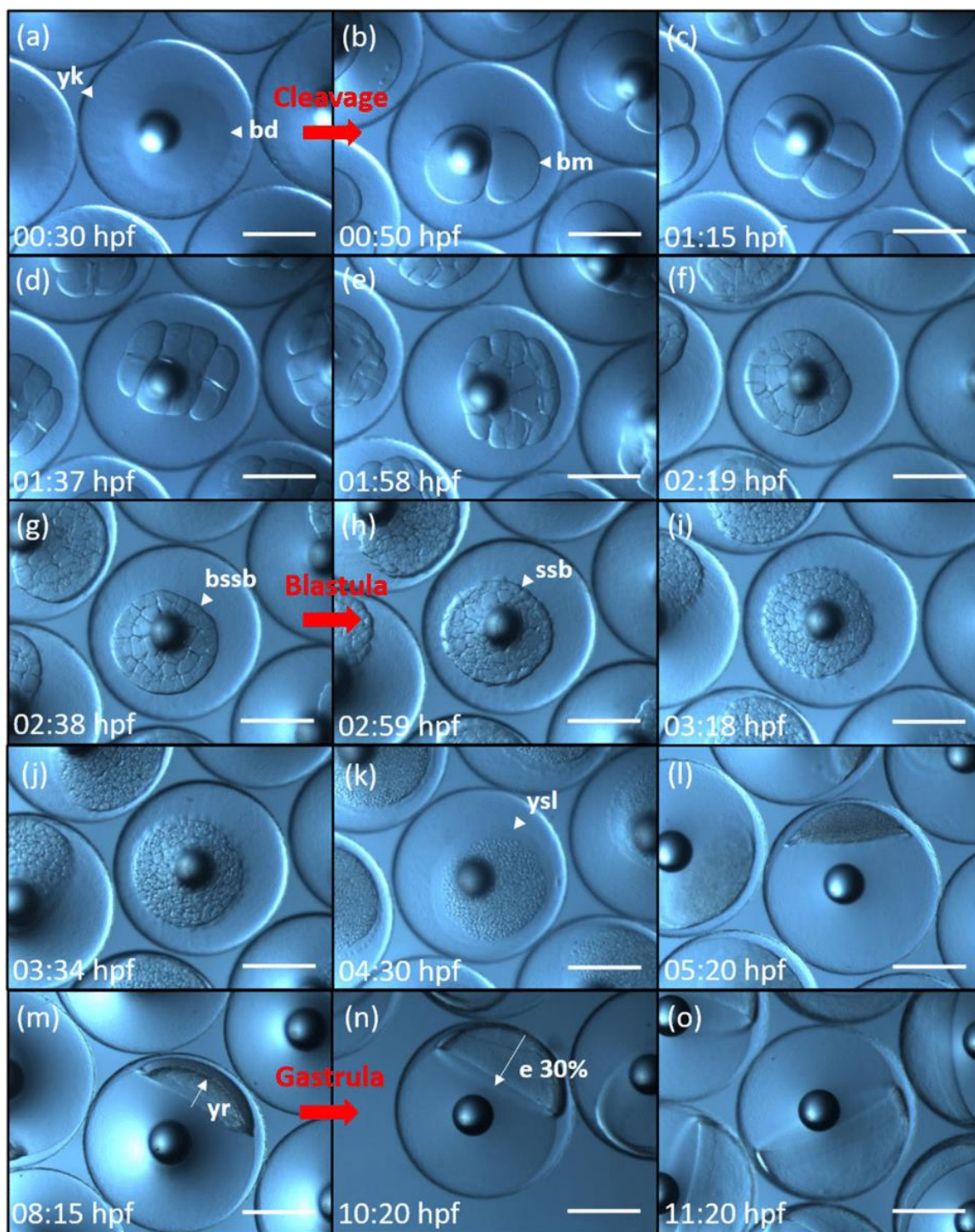


Fig. 1 *Sciaena umbra* embryonic developmental stages at 18.5 °C. hpf, hours post fertilization. Scales 500 micron (×50). (a) 1-cell stage; (b) 2-blastomere stage; (c) 4-blastomere stage; (d) 8-blastomere stage; (e) 16-blastomere stage; (f) 32-blastomere stage; (g) 64-blastomere stage; (h) 128-blastomere stage; (i) 256-blastomere stage, (j) 512-blastomere stage; (k) 1024-blastomere stage; (l) high stage; (m) dome or start gastrulation; (n) 30% epiboly; (o) germ ring. bd, blastodisc; bm, blastomere; bssb, beginning spherical shape blastodisc; e 30%, epiboly 30%; ssb, spherical-shape blastodisc; yr, yolk rise in animal pole; ysl, yolk syncytial layer. The red arrows indicate the transition periods

exhibited a transparent outer shell, a spherical structure, a homogenous (unsegmented) vitellus that fills the shell completely and a smooth and thin chorion. Fertilized eggs had a diameter of 1.254 ± 0.026 mm (mean \pm SD), with a volume of 1.033 ± 0.064 mm³

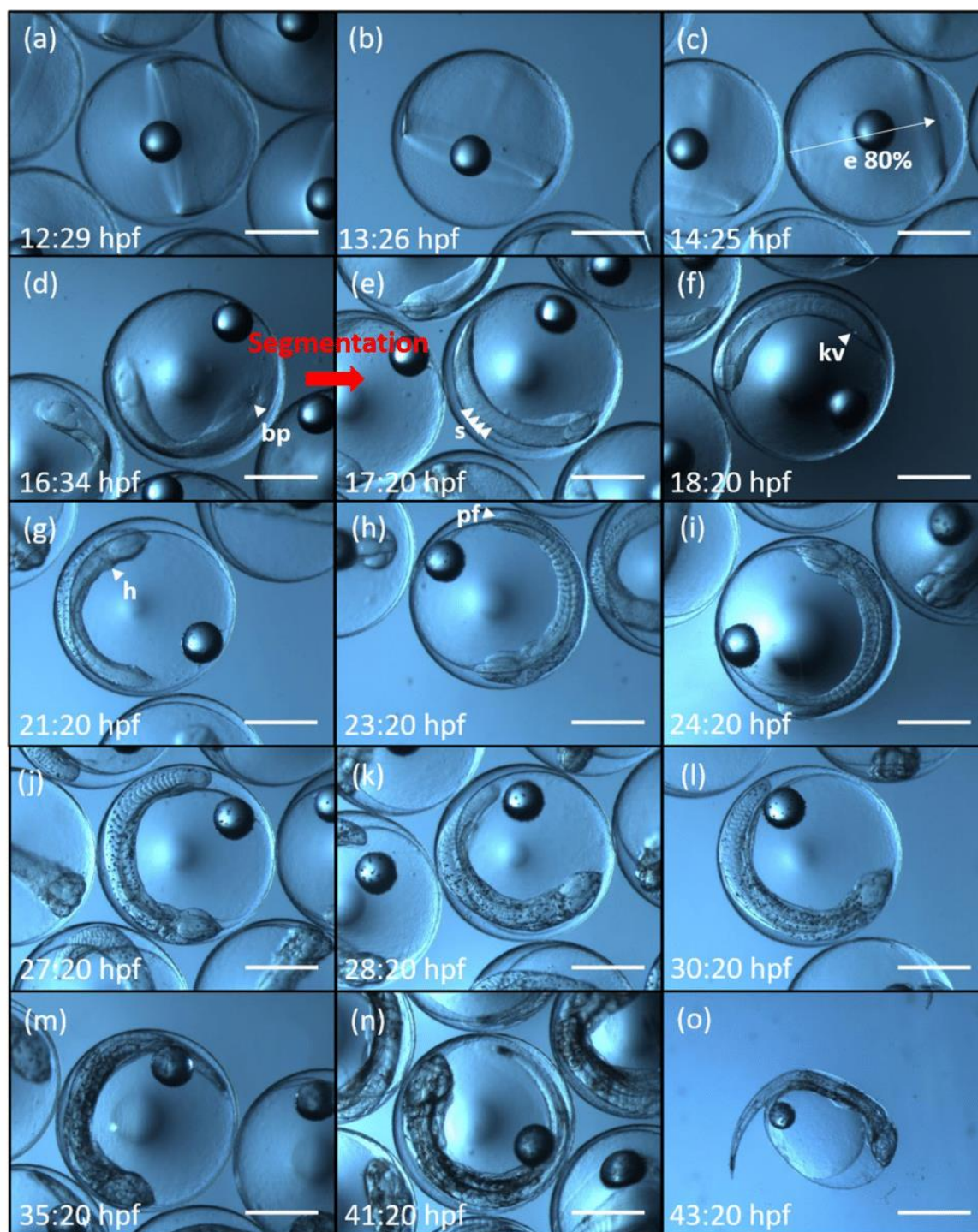


Fig. 2 *Sciaena umbra* embryonic developmental stages at 18.5 °C. hpf, hours post fertilization. Scales 500 micron ($\times 50$). (a) 50% epiboly; (b) 60% epiboly; (c) 80% epiboly; (d) bud stage; (e) 4-somite embryo stage; (f) 5-somite embryo stage; (g) 11-somite embryo stage; (h) 14-somite embryo stage; (i) 15-somite embryo stage; (j) 19-somite embryo stage; (k) heartbeat stage; (l) embryo $\frac{3}{4}$ stage; (m) increasing pigmentation; (n) 20% hatching; (o) 100% hatching. bp, blastopore; e 80%, epiboly 80%; h, heart; kv, Kupffer's vesicle; pf, primordial fin; s, somites. The red arrows indicate the transition periods

($n = 100$). All newly fertilized eggs usually contained a single and unpigmented lipid globule positioned at the center of the egg. The mean diameter of the globule measured 0.278 ± 0.015 mm, i.e., a volume of 0.011 ± 0.002 mm³. Unfertilized eggs were opaque and settled at the bottom.

The zygote period

At 00:30 h after fertilization (hpf), the fertilized egg initiated the zygote period until the first cleavage occurred (Fig. 1a). The one-cell zygote showed visible cytoplasmic movements. The formative cytoplasm began to accumulate toward the animal pole, forming the blastodisc and the perivitelline space. The accumulation of formative cytoplasm continued during early cleavage stages.

The cleavage period

The cleavage period is defined as the phase of embryogenesis consisting in a cascade of mitotic divisions from one-cell zygote egg until reaching the morula stage. During the cleavage period, the cells or blastomeres divided sequentially so, for each division, the cell numbers double until the blastodisc was formed of 64 cells (Fujimoto et al. 2004). The telolecithal eggs of brown meagre exhibited meroblastic discoidal cleavage as the common pattern of other Teleost embryos. The first cleavage occurred 00:50 hpf, culminating in two large equal cells located at the animal pole (Fig. 1b). During the second cleavage of cells, the blastomere divided meridionally into four equal cells (01:15 hpf, Fig. 1c). During the third cleavage (01:37 hpf), we observed eight cells which were arranged horizontally in a 2×4 formation (Fig. 1d). During the fourth cleavage, the embryo was divided into 16 cells, arranged in 4×4 formation (01:58 hpf, Fig. 1e). The fifth cleavage took place at 02:19 hpf when the meridionally cleavage of blastoderm formed 32 cells. From this stage, the cell divisions pattern became irregular (Fig. 1f). At 02:38 hpf, the sixth cleavage led to the formation of 64 cells (i.e., morula stage) (Fig. 1g). Then, the next mitotic division led to the beginning of the blastula period.

The blastula period

The blastula period is the phase of embryogenesis when the blastodisc begins to look sphere-like in the animal pole (Fujimoto et al. 2004; Kimmel et al. 1995). This period began from the seventh cleavage when 128 cells were formed until the time of the onset of gastrulation (Fig. 1h). During the blastula period, important processes occurred: the yolk syncytial layer formation and the start of the epiboly (Kimmel et al. 1995). For brown meagre, it is more appropriate to use the term of “stereoblastula” as the blastula presented no clear cavity, contrasting to the usual blastula shape. Each stage was distinguished from the previous stage based on the tiers number of blastomere. We observed 128 cells and 5 blastomere tiers at 02:59 hpf (Fig. 1h), 256 cells and 7 blastomere tiers at 03:18 hpf (Fig. 1i). At 03:34 hpf, we observed 512 cells and 9 blastomere tiers and the yolk syncytial layer formation between the periblast border and the blastodisc border was already visible (Fig. 1j). At 04:30 hpf, we observed 1024 cells and 11 blastomere tiers (Fig. 1k). At 05:20 hpf, we observed more than 11 tiers of blastomeres corresponding to the end of the blastula period during which the blastodisc perches “high” upon the yolk cell. This shape is called the “high stage” (Fig. 1l). The blastula period was completed at 08:15 hpf when the yolk rises toward the animal pole to form the dome marking the beginning of epiboly (Fig. 1m).

The gastrula period

The gastrula period consists of a set of movements of cells which set up the layers of the embryo during morphogenesis. The start of involution defines the onset of gastrulation, starting at about 10:20 hpf for brown meagre. At this stage, the process of epiboly was still engaged leading to the blastoderm spreading and to the covering of nutritive cytoplasm (or yolk) approximately 30% (Fig. 1n). Then, the blastoderm approximately covered: 40% of the yolk at 11:20 hpf and the germ ring appeared clearly (Fig. 1o), 50% at 12:29 hpf (Fig. 2a), 60% at 13:26 hpf and neurulation began leading to the establishment of the neural plate (Fig. 2b). At 14:25 hpf, 80–90% of epiboly was achieved and the bit of uncovered yolk cell protruding in the vegetal pole formed a yolk plug (Fig. 2c). Blastoderm was thicker on the dorsal side compared to the ventral side. At 16:34 hpf, the yolk was fully covered, marking the end of epiboly (i.e., 100% of the epiboly) and the closure of the blastopore. This state of embryonic development was defined as the bud stage (Fig. 2d). At this stage, embryos presented a thickened neural plate along the embryonic axis which was more prominent in the animal pole where the head will form. The bud stage marked the end of gastrulation stage and the onset of the segmentation period.

The segmentation period

The segmentation period consists of a wide variety of morphogenetic movements related to the establishment of the somites, the rudiments of the primary organs, the tail-bud development and the elongation of embryo (Kimmel et al. 1995). Thus, the appearance of the somites marked the beginning of the segmentation period during which process of somitogenesis continued until hatch. For brown meagre, the segmentation period began at 17:20 hpf with the closure of the blastopore and the development of four pairs of somites located in the middle of the future vertebral column (Fig. 2e). At this state, the embryo occupied approximately half of the circumference of the vitellus and the contrast between the cephalic and caudal tail regions of the embryonic axis became clearer. Furthermore, the optic vesicle appeared for the first time as two rounded vesicles located in the cephalic region. The first signs of embryonic pigmentation appeared after 18:20 hpf at the dorsal anterior of the body (Fig. 2f). At this state, we also observed five pairs of somites and the Kupffer's vesicle near the base of the tail. After 21:20 hpf, embryos were characterized by 11 pairs of somites, pigments on the lipid globule and the heart first appeared (Fig. 2g). At 23:20 hpf, embryos displayed 14 pairs of somites and first signs of the primordial fin (Fig. 2h). After 24:20 hpf, the lenses vesicles were formed and the Kupffer's vesicle disappeared (Fig. 2i). About 27:20 hpf, the muscle contraction of embryos was observed for the first time (Fig. 2j). At this state, the otic vesicle emerged and held pairs of otoliths in the posterior position of the optic primordium. At 28:20 hpf, the rudimentary heart displayed peristaltic movements, which promoted the axial artery dilation, suggesting that the embryos were on the verge of hatching (Fig. 2k). At 30:20 hpf, the embryo was surrounded approximately by three quarters of the circumference of the vitellus (Fig. 2l). Just before hatching, the embryo pigmentation and size developed until the embryo was integrally surrounded by the circumference of the vitellus (Fig. 2m). The hatching of brown meagre eggs occurred from 41:20 hpf to 43:20 hpf. The spontaneous myotomal contractions produced dechoriation responsible for the hatching (Fig. 2n and o).

Brown meagre larvae

Complete exogenous feeding

At 0 DPH, the average length of yolk sac was 1.257 ± 0.070 mm. From 0 to 1 DPH, the average length of yolk sac was halved: 0.586 ± 0.032 mm, decreasing to 0.430 ± 0.062 mm at 2 DPH until the sac was completely resorbed at 3DPH. Similarly, the average length of lipid globule was 0.269 ± 0.010 mm at 0 DPH, 0.127 ± 0.015 mm at 4 DPH, and completely absorbed at 7 DPH (Table 2).

Larval development

The onset of hatching initiated from 41:20 hpf and all larvae were hatched in the 2 h following. TL of newly hatched larvae was 3.139 ± 0.132 mm ($n = 10$). Brown meagre larvae floated in the surface layer and were transparent, laterally compressed and initially elongated (Fig. 3a). Larvae were characterized by a huge ovoid yolk sac extending from the tip of the snout to the middle of the body which usually contained a single lipid globule pigmented located at the posterior end of the yolk sac. Thus, at this early stage, brown meagre larvae fed exclusively on endogenous reserve of nutrients containing in the yolk sac and lipid globule. Newly hatched larvae were primitive and surrounded by a transparent primordial fin. This primordial fin extended from the dorsal part of the head to the ventral limit of the stomach and was cut locally at the anus. Yolk sac larvae of brown meagre showed unpigmented eyes and both mouth and anus were closed. Besides, the acoustic vesicles were distinguished regarding the held otoliths forming two blackish spots. At the yolk sac stage, the digestive tract was still an undifferentiated tube and the notochord straight. The yolk sac larvae had a pigmentary pattern, with dendritic melanophores distributed on the ventral surface from the back of the eye to the anus, distributed on the head, thus at notochord tip. Also, three characteristic spots appeared on the 1–3 somites, at 9–11 somites and 21–22 somites.

At one-day post hatching (1 DPH), the average TL was 3.575 ± 0.076 mm and their yolk sacs were still resorbing, represented 20% of the TL of larvae (Fig. 3b). The pectoral fin bud began to form by 24 h of post-hatch but remained difficult to observe because of its transparency, except from ventral and dorsal viewing angle. One-day larvae showed first retinal pigmentation and both mouth and anus remained closed. Their digestive systems

Table 2 Consumption of the yolk sac and lipid globule (mean \pm SD) in *Sciaena umbra* reared at 20 °C

Days post-hatching	Yolk sac length (mm)	Lipid globule length (mm)
0	1.257 ± 0.070	0.269 ± 0.010
1	0.586 ± 0.032	0.236 ± 0.013
2	0.430 ± 0.062	0.217 ± 0.019
3	Yolk sac resorbed	0.178 ± 0.015
4	/	0.127 ± 0.015
5	/	0.100 ± 0.012
6	/	0.021 ± 0.035
7	/	Lipid globule resorbed

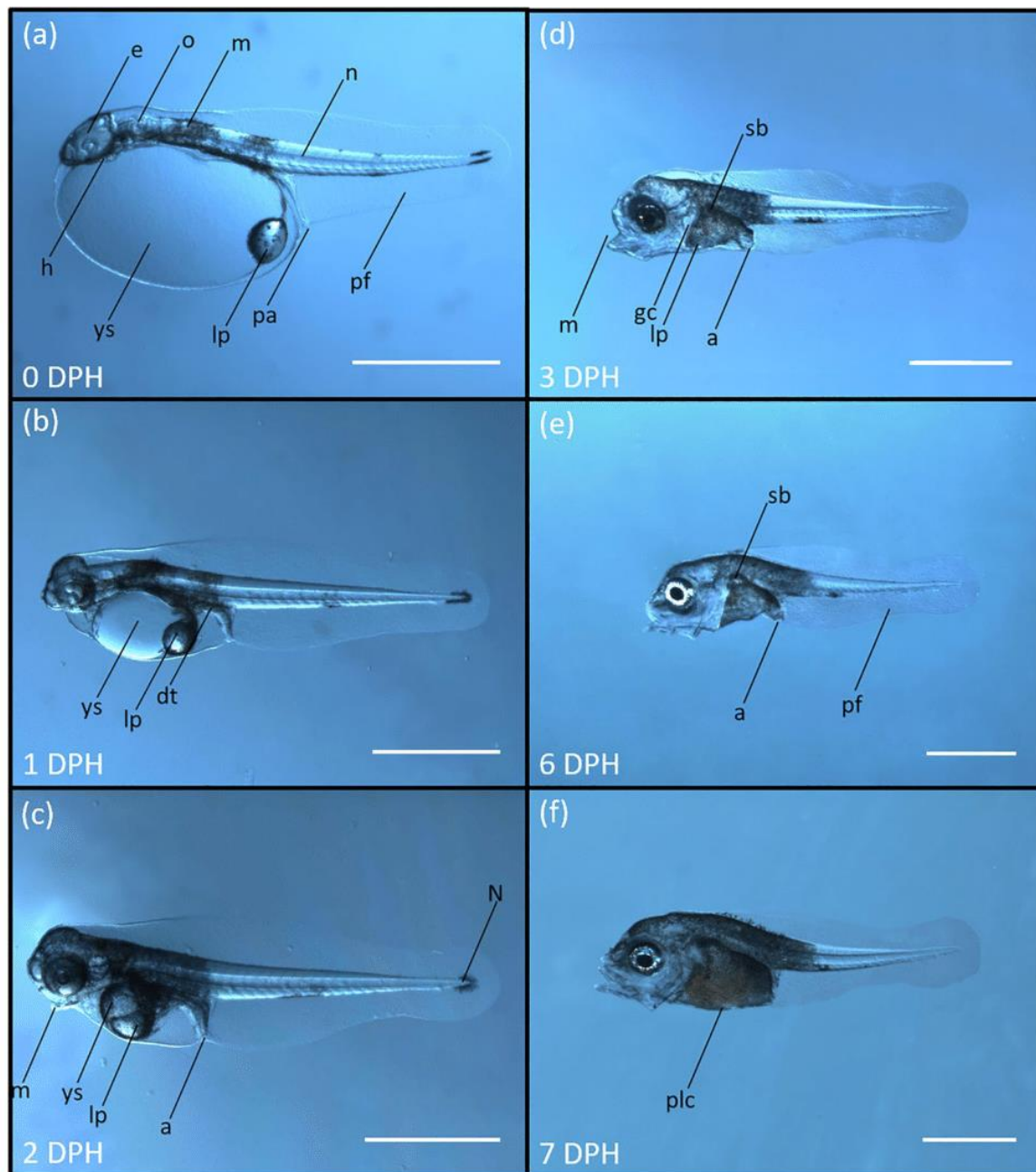


Fig. 3 *Sciaena umbra* larval developmental stages reared at 20 °C. DPH, days post-hatching. Scale 1 mm. **(a)** Larva (0 DPH, $\times 32$), 2 h after hatching; **(b)** pigmentation started in the eyes and pectoral bud appeared (1 DPH, $\times 32$); **(c)** retinal pigmentation completed and mouth opened (2 DPH, $\times 32$); **(d)** swim bladder occurred and the yolk sac is completely consumed (3 DPH, $\times 20$); **(e)** lipid globule disappeared (6 DPH, $\times 20$); **(f)** pigment body evolved (7 DPH, $\times 20$). a, anus; dt, digestive tract; e, eye; gc, gill-cover; lp, lipid globule; m, mouth; mp, melanophore pigments; n, notochord; N, tip of notochord; o, otocyst and otoliths; pa, primordial anus; pf, primordial fin; sb, swim bladder; ys, yolk sac

could be thought of as a differentiated straight tube. The pigment pattern remained the same as before.

At 2 DPH, larvae had almost completely resorbed their yolk sacs and the ratio between the yolk sac length and TL decreased to 10%. Besides, the retinal pigmentation of larvae was completed, the mouth started to open and the anus to become functional (Fig. 3c). Indeed, the digestive tract was opened to the exterior via the anus. The pigment pattern distinguished in the area of the two vertical anterior spots (1–3 and 9–11 somites): a kind

of homogenization had taken place forming a unique spot and the pigmentation at the tip of the notochord decreased until disappearing. The tip of notochord was not flexed.

At 3 DPH, the average TL was 3.649 ± 0.119 mm and larvae had begun exogenous feeding as yolk sac was resorbing and the pre-flexion period started (Fig. 3d). However, larvae continued to feed on endogenous reserve contained in the remaining lipid globule. The mouth was functional, and small crustaceans (*Artemia* spp.) were even observed along the digestive tract of some larvae. Furthermore, the swim bladder of larvae was inflated and gill-cover appeared. Although the primordial fin was still undifferentiated, the pectoral fins were completely shaped and functional.

At 6 DPH, the average TL was 3.729 ± 0.094 mm and the lipid globule was completely absorbed at 6–7 DPH (Fig. 3e). Hence, we identified the critical period of feeding transition after larvae completely absorbed their yolk and initiated exogenous feeding from 3 to 7 DPH. Larvae showed an undifferentiated primordial fin and a swim bladder elongated toward the posterior. The pigmentation of larvae evolved beyond the anus and larvae displayed a straight notochord.

At 7 DPH, the average TL was 3.922 ± 0.118 mm and the width of larvae' head, trunk and mouth began to increase (Fig. 3f). Their pigmentation continued to increase as the two third of the body was now pigmented, reaching the third vertical spot.

At 10 DPH, although the pelvic fin bud began to shape, both the dorsal, caudal, and anal fins remained undifferentiated. The pigmentation of brown meagre was still expanding.

At 11 DPH, larvae started to widen and we observed the emergence of caudal fin rays in the ventral region of the notochord tip (4.277 ± 0.165 mm; Fig. 4a). Furthermore, the head and trunk became relatively robust and teeth were developed on the upper maxilla.

At 13 DPH, the average TL was 4.709 ± 0.372 mm (Fig. 4b). The state of larva development was close to the beginning of the flexion of the notochord and primordial fins began to evolve to dorsal, anal and caudal fins. The pelvic fins were still developing but remained transparent. Brown pigments started to be visible at the end pigmentation.

At 15 DPH, the melanophores began to exhibit a typical “honey-comb” structure on the body and a pigmentation on the pelvic fin was observed for the first time.

At 17 DPH, the average TL was 5.387 ± 0.381 mm and dorsal, anal and caudal fins rays became more perceptible. The pigmentation was still increased, covering three quarter of larva's body. In our experiment, the complexion of notochord flexion was observed from 15 to 17 DPH (Fig. 4c).

At 20 DPH, the average TL was 6.585 ± 0.749 mm (Fig. 4d). Larvae reached the post-flexion stage and notochord was bended in the caudal region. The primordial fin of 20 DPH larvae was almost resorbed. Thus, dorsal, anal and caudal fins with rays were readily distinguishable compared to previous days. However, the pelvic fin was still developing and now completely pigmented. Brown pigments were more noticeable along the body, especially in the tail area.

At 21 DPH, pigments were found for the first time on the first dorsal and the pigmentation of pelvic fins was completed. Although the primordial fin had almost disappeared, caudal fin was not fully separated from the median primordial fin.

At 22–23 DPH, the average TL was 9.228 ± 0.472 mm (Fig. 5a). At this stage, resorption of the primordial fin was completed and hence, the dorsal, anal and caudal fins fully shaped. The first dorsal and pelvic fins exhibited pigmentation while other fins remained transparent. Fin formula of the larvae was: D_XI+25; A_II+7–8. The structure of melanophores organized in “Honey-comb” was more pronounced.

At 25–30 DPH, larvae began metamorphosis into the juvenile shape, i.e., into small adult (Fig. 5b) and by 35 DPH, larvae had metamorphosed. This last transformation marked the

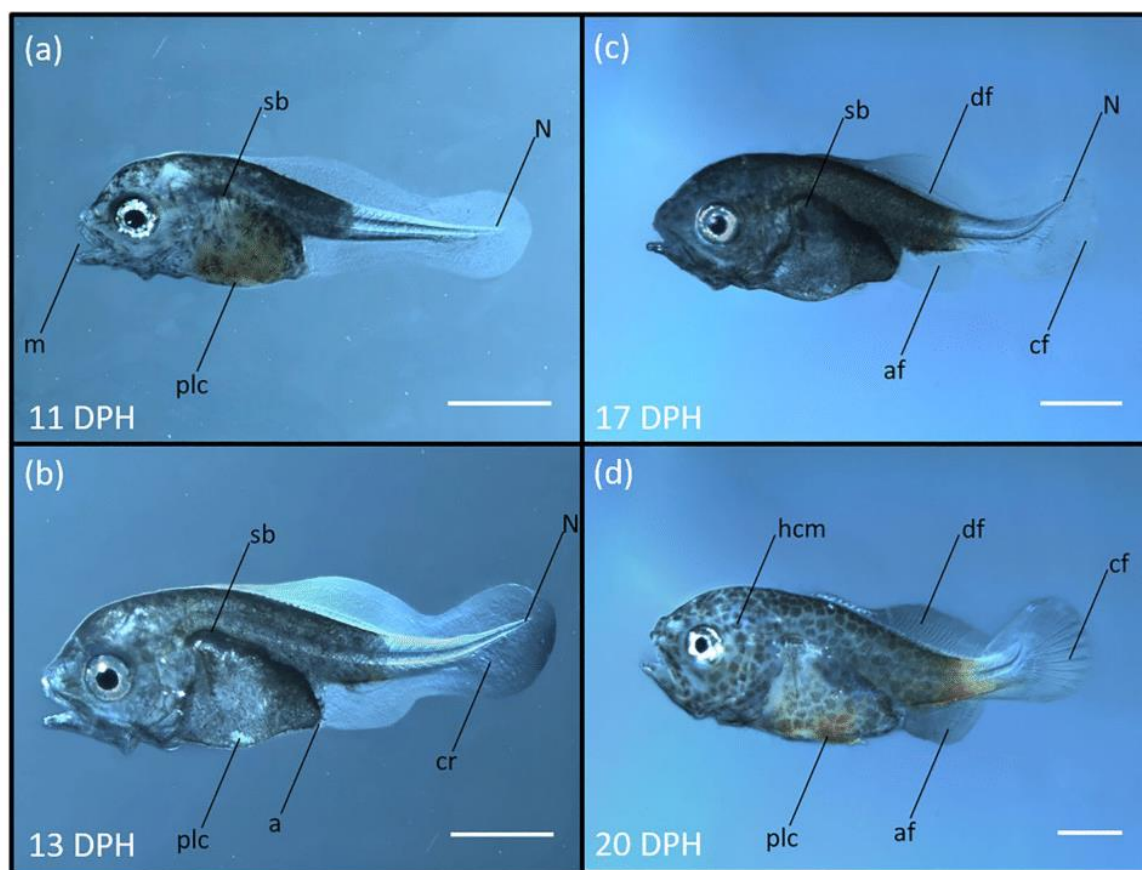


Fig. 4 *Sciaena umbra* larval developmental stages reared at 20 °C. DPH, days post-hatching. Scale 1 mm. (a) Emergence of caudal fin rays (11 DPH, $\times 20$); (b) primordial fins began to evolve to dorsal, anal, and caudal fins (13 DPH, $\times 20$); (c) flexion completion (17 DPH, $\times 16$); (d) the post-flexion stage reached (20 DPH, $\times 12.5$). a, anus; af, anal fin; cf, caudal fin; cr, caudal rays; df, dorsal fin; hcm, honey-comb melanophore; m, mouth; N, tip of notochord; plc, pelvic fins; sb, swim bladder

end of the larval phase at about 35 DPH for an average TL of 16.450 ± 1.012 mm. Brown meagre was colored in brown-yellow, except for anal and second dorsal fin areas, had a hyper-development of the first dorsal and their pelvic fins were disproportionate, contrasting with younger translucent larvae (Fig. 5c). Afterwards, few morphological changes will continue to occur for *S. umbra* juveniles (Crec'hriou et al. 2015). Key steps highlighted during the larval development of *S. umbra* are synthesized in Fig. 6.

Growth

Brown meagre measured in average 3.139 ± 0.132 mm following hatch and grew fast to 19.720 ± 1.656 mm after 40 DPH. Growth rate followed an exponential rate described by the equation of $TL = 2.5757e^{0.0515DPH}$ ($R^2 = 0.9619$) (Fig. 7).

Discussion

This study aims to describe the full sequential events of embryonic and larval development of the brown meagre, *Sciaena umbra*, reared in controlled laboratory conditions. Embryonic development of brown meagre eggs was completed after 43 h 20 min following the

fertilization and led to the hatch of yolk sac larvae. Metamorphosis, corresponding to the transition from larvae to the juvenile stage, occurred at 25–30 DPH.

Spawning of brown meagre began straightaway after sunset as observed in many egg fish scatterers. In aquaculture, eggs development is an important stage as its size mainly reflect the quality of the eggs and its potential for larval survival (Hinckley 1990; Ojanguren et al. 1996). Larger eggs of larger yolk sac are able to allocate more energy for growth and development (Hempel 1979) and hence, are able to produce larvae of higher survival potential compared to lower-sized eggs. These larvae from larger eggs hold a competitive advantage under unfed conditions (Hempel 1979; Hunter 1981; Lagomarsino et al. 1988), because their endogenous reserve allow them to extend their search of preys before starvation (Hinckley 1990). In natural environment, it is known that egg stage encompasses a critical period in the life-history of fish subject to a high mortality rate during early life (Hirst and López-Urrutia 2006). In this study, the egg diameter of brown meagre measured 1.254 ± 0.026 mm and ranged from 1.200 to 1.310 mm. Brown meagre eggs were larger compared to other Sciaenidae species, except for *Atractoscion nobilis* which measured 1.270 ± 0.020 mm, ranging from 1.240 to 1.320 mm (Moser et al. 1983). As summarized in Table 3, the egg diameters of the other Sciaenidae species are smaller and fluctuated between 0.800 and 1.100 mm (for *Argyrosomus hololepidotus*, Battaglione and Talbot 1994; for *A. regius*, Gamsiz and Neke 2008; Klimogianni et al. 2013; Pastor et al. 2013; for *Leiostomus xanthurus*, Powel and Gordy 1980; for *Sciaenops ocellata*, Holt et al. 1981; for *Genyonemus lineatus*, Watson 1982; for *Totoaba macdonaldi*, Escuredo-Vielba et al. 2018).

Moreover, several studies highlighted the influence of salinity on the size of the eggs (Thomas et al. 1995; Pastor et al. 2013). Most of Sciaenidae are euryhaline species, and hence, their eggs are suitable to be exposed to a wide fluctuation of salinities (Silberschneider and Gray 2008). In captivity, eggs of *A. regius* incubated at 39 ppt measured 0.857 ± 0.010 mm while eggs incubated at 37 ppt salinity measured 0.904 ± 0.049 (Pastor et al. 2013, Table 3). Similarly, Thomas et al. (1995) observed in laboratory conditions that the size of *S. ocellatus* egg decreased with salinity, having diameter of 1.001 mm at 24 ppt salinity and 0.920 mm at 37 ppt salinity.

In this study, the completion of embryonic development of brown meagre that corresponds to eggs hatching after fertilization until the beginning of the larval stage lasted for 41–43 h at 18.5 ± 0.5 °C and 38 ppt salinity. Other Scianidae species exhibits similar hatching times, ranging from 24 to 72 h (Table 3). Several studies emphasized that water temperature influence the metabolic rate of Teleost fishes (Clarke and Johnston 1999) and then, that water temperature also affects the hatching development times (Kupren et al. 2008). In captivity, eggs of *A. regius* incubated at 19–23 °C hatched approximately after 33 h of incubation, while the eggs kept at 21–25 °C hatched at 27 h (Pastor et al. 2013; Table 3). Thus, the duration of embryonic development is greatly influenced by water temperature (Kupren et al. 2008; Table 3). In the present study, the cleavage, blastula, and gastrula periods of brown meagre at similar hpf compared to *A. regius* (Gamsiz and Neke 2008, respectively at 02:30, 04:15, and 03:25 hpf), *T. macdonaldi* (Escuredo-Vielba et al. 2018, at 02:00, 04:00, and 6:30 hpf), *A. hololepidotus* (Battaglione and Talbot 1994, at 02:18, 05:10, and 07:05 hpf), and *S. ocellata* (Holt et al. 1981, at 02:30, 03:30, and 06:00 hpf). In addition, embryonic period occurred during the same range of times among Sciaenidae species, i.e., during 2–3 h for the cleavage period, during 4–6 h for the blastula period and during approximately 3–8 h for the gastrula period. However, the segmentation period differed among Sciaenidae species. Indeed, the segmentation period lasted for 25 h for brown meagre while Gamsiz and

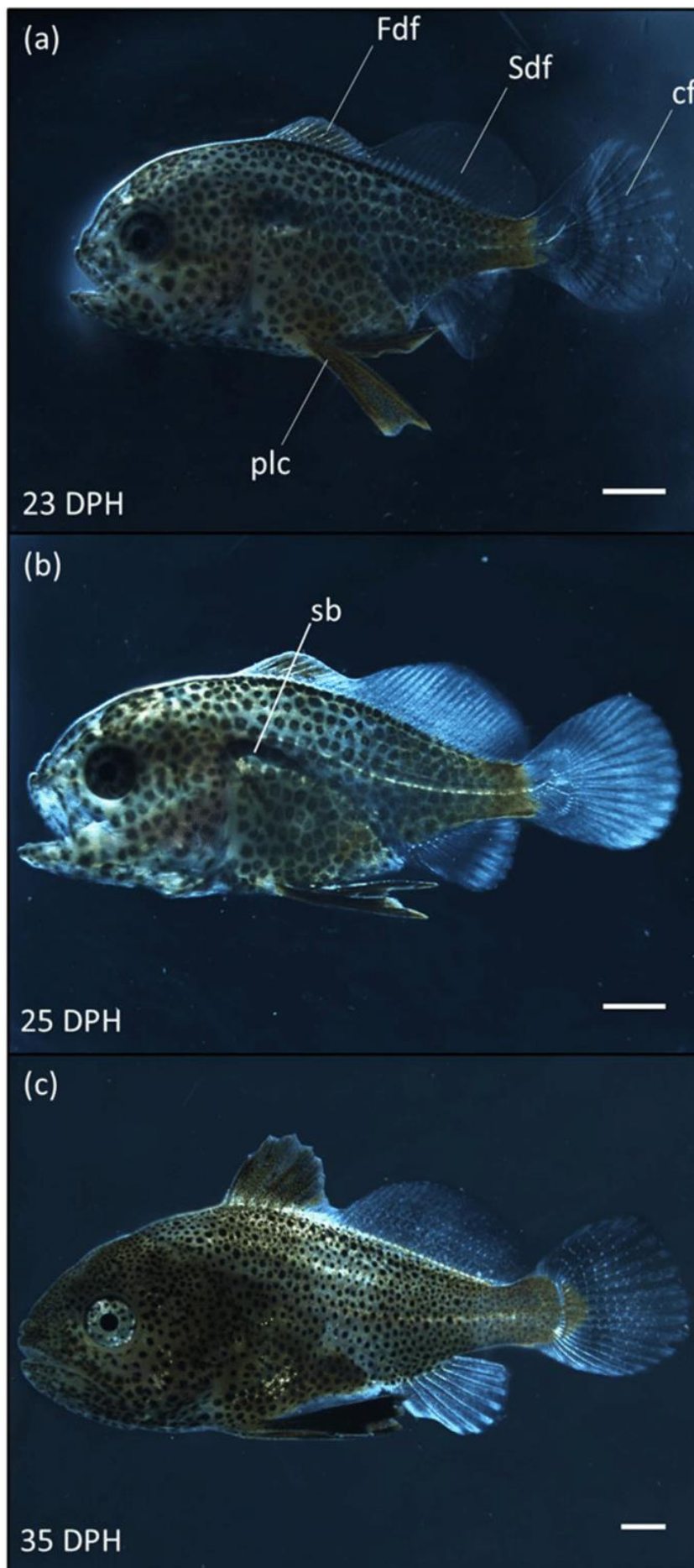
Fig. 5 *Sciaena umbra* larval developmental stages reared at 20 °C. Scale 1 mm. (a) Resorption of the primordial fin was completed (23 DPH, × 10); (b) metamorphosis began (25 DPH, × 10); (c) juvenile stage (35 DPH, × 7.5). af, anal fin; cf, caudal fin; Fdf, first dorsal fin; hcm, honey-comb melanophore; plc, pelvic fins; sb, swim bladder; Sdf, second dorsal fin

Neke (2008), Escuredo-Vielba et al. (2018), Holt et al. (1981) and Battaglione and Talbot (1994) reported that the period occurred from 12 to 17 h. In addition, our results suggest that the cell division pattern and the further embryonic development stages are mostly similar among Sciaenidae species.

During the resorption of the yolk sac, the pattern of larval development we observed for brown meagre was similar to other Mediterranean aquaculture species such as the common dentex (*Dentex dentex*, Jug-Dujaković et al. 1995; Koumoundouros et al. 1996), common pandora (*Pagellus erythrinus*, Klimogianni et al. 2004), or red porgy (*Pagrus pagrus*, Mihelakakis et al. 2001). In agreement with the other marine larvae carrying visible lipid globule (Koumoundouros et al. 1999; Williams et al. 2004; Bustos et al. 2007; Mendonça et al. 2019), larvae of brown meagre are characterized by a faster consumption of vitelline reserve allocated for early growth compared to the consumption of lipid globule. After resorption of the yolk sac, energy contained in the lipid globule promotes the transition from the endogenous feeding to the onset of exogenous feeding (Parra and Yúfera 2000; Moteki et al. 2001; Klimogianni et al. 2013). The yolk sac consumption pattern we observed for brown meagre was similar to other Sciaenidae species (Holt et al. 1981; Watson 1982; Moser et al. 1983; Orhun 1989; Battaglione and Talbot 1994; Gamsız and Neke 2008; Klimogianni et al. 2013; Pastor et al. 2013; Escuredo-Vielba et al. 2018; Table 3).

Mouth opening was completed at 3 DPH, which also corroborates with the observations for *A. regius* (Gamsız and Neke 2008; Papadakis et al. 2013; Pastor et al. 2013), *G. lineatus* (Watson 1982), *S. ocellata* (Holt et al. 1981) and *U. cirrosa* (Cardellini et al. 1998; Zaiss et al. 2006). However, this action occurred slightly earlier than other Mediterranean aquaculture fishes except for the common pandora (*Pagellus erythrinus*) which also occurred at 3 DPH (18.5–20 °C) (Micale et al. 2006) or the greater amberjack (*Seriola dumerili*) which occurred at 2 DPH (23.5 °C) (Papandroulakis et al. 2005). The mouth opening occurs for the common dentex (*Dentex dentex*) at 4 DPH (16–20 °C) (Koumoundouros et al. 1996; Santamaría et al. 2004) similarly to the gilthead seabream (18–20 °C) (*Sparus aurata*) (Elbal et al. 2004) and at 4–5 DPH for the turbot (16–20 °C) (*Psetta maxima*) (Segner et al. 1994) and the European seabass (19.5 °C) (*Dicentrarchus labrax*) (Deplano et al. 1991). Simultaneously with the opening of the mouth, the yolk sac absorption is depleted and the larvae start to feed.

The length of newly hatched larvae of brown meagre was similar to *A. regius* larvae observed at IFAPA with the average TL of 3.19 ± 0.09 mm (Pastor et al. 2013). Brown meagre displayed a larval development in rearing conditions that fulfill many prerequisites of aquaculture species: easy to reproduce, having a large mouth, a fast growth and a high rate of survival (Hamzaçebi and Can 2021). These characteristics are common for a numerous Sciaenidae species farmed in aquaculture as *A. regius* (Pastor et al. 2013) and *U. Cirrosa* (Cardellini et al. 1998; Mylonas et al. 2000; Zaiss et al. 2006). The growth rate of brown meagre was similar to *A. nobilis* (Moser et al. 1983; Orhun 1989), but slightly lower compared to other aquaculture Sciaenidae species. For example, at 30 DPH, brown meagre measured 13.050 ± 1.189 mm whereas *A. regius* reached 15.11 ± 3.49 mm (Pastor et al. 2013). Yet, 30-day brown meagre were larger compared to gilthead seabream (Zaki et al. 2007) or seabass (Hatziathanasiou et al. 2002).



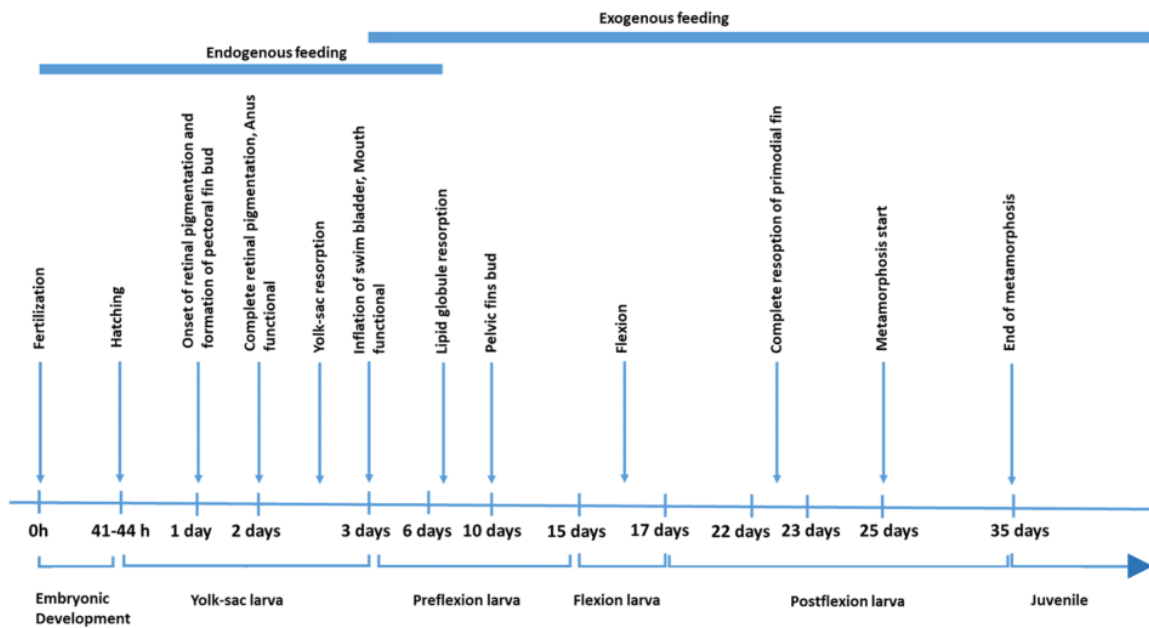


Fig. 6 Principal steps during the larval development of *Sciaena umbra* at 20 °C

Furthermore, in the present study, brown meagre is one of the few Sciaenidae species along with weakfish (*Cynoscion squamipinnis*; Abarca et al. 2017) which spawn spontaneously in captivity. On the contrary, the reproduction of most Scianidae species, despite excellent aquaculture conditions, requires hormonal injections (Thomas and Boyd 1988; Thomas et al. 1995; Tucker 2000; Koumoundouros et al. 2005; Duncan et al. 2008; Mylonas et al. 2013a, b; Musson and Kaiser 2014) and hand stripping to collect eggs and sperm (Battaglione and Talbot 1994). These different techniques are time-consuming, difficult to achieve and stressful for the fish because it also requires to examine males for free milt and to perform an ovarian biopsy on females. Moreover, hand stripping significantly influences the success of fertilization and the eggs viability (Bromage et al. 1994; Cejko et al. 2016).

Fig. 7 Growth and development of *Sciaena umbra* larvae in TL (mean ± SD) during larval rearing a 20 °C, in relation to time (days post-hatching). The type and relative amount of different feeding items offered during rearing are shown schematically below the graph. The vertical dashed lines on the graph indicate the four periods of larval development

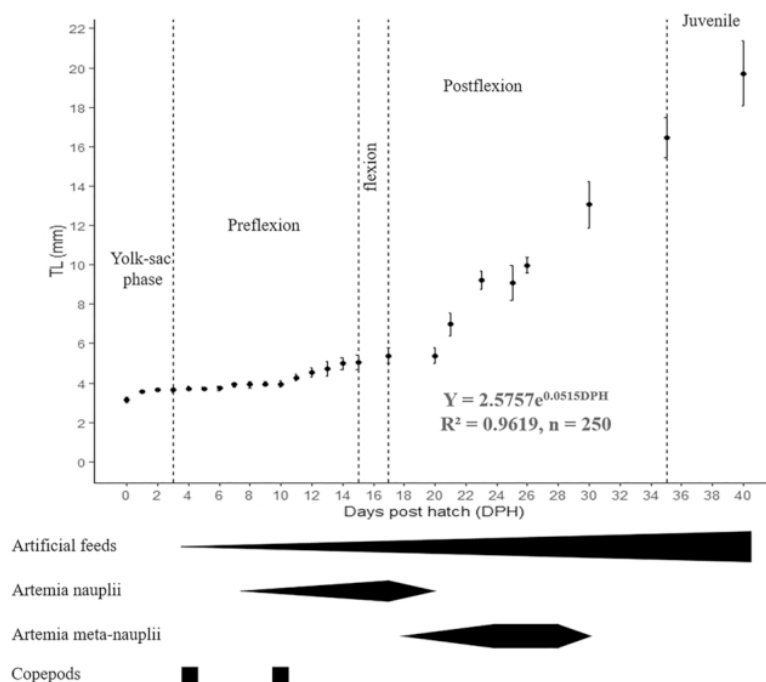


Table 3 Comparison of egg and larva characteristics with Sciaenidae species. *LT* total length, *SL* standard length

Species	Egg diameter (mm)	Time of hatching (water temperature and salinity)	Length of newly hatched larvae (mm)	Yolk sac completion (day)	References
<i>Sciaena umbra</i>	1.254 ± 0.026 (1.200–1.310)	41–43 h (18.5 ± 0.5 °C, 38 ppt)	TL: 3.139 ± 0.132	3	Our study
<i>Sciaena umbra</i>	1.457 ± 0.047 (1.380–1.530)	39–40 h (20.5 ± 0.5 °C)	TL: 4.860 ± 0.260	-	Hamzaçebi and Can (2021)
<i>Argyrosomus hololepidotus</i>	0.938 ± 0.024	28–30 h (23 ± 0.5 °C, 35 ppt)	TL: 2.250 ± 0.090	3	Battaglene and Talbo (1994)
<i>Atractoscion nobilis</i>	1.270 ± 0.020 (1.240–1.320)	72 h (16–20 °C, 30 ppt)	TL: 2.490	3–6	Mosser et al. (1983); Orhun (1989)
<i>Argyrosomus regius</i>	At IFAPA: 0.850 ± 0.020 At LIMIA: 0.904 ± 0.049	At IFAPA: 27 h (21–25 °C, 39 ppt) At LIMIA: 33 h (19–23 °C, 37 ppt)	At IFAPA, TL: 3.190 ± 0.090 At LIMIA, TL: 2.200 ± 0.020	3	Pastor et al. (2013)
<i>Argyrosomus regius</i>	0.857 ± 0.010 (0.825–0.910)	24 h (22.5 °C, 38 ppt)	TL: 2.593 ± 0.055 TL	3	Gamsiz and Neke (2008)
<i>Argyrosomus regius</i>	1.056 ± 0.010	27 h (19 ± 0.2 °C, 35 ppt)	TL: 2.621 ± 0.037	3	Klimogianni et al. (2013)
<i>Leistomus xanthurus</i>	0.800 (0.720–0.870)	48 h (20 °C, 30–35 ppt)	SL: 1.600–1.700	5	Powel and Gordy (1980)
<i>Scianops ocellata</i>	0.950	28–29 h (22–23 °C)	SL: 1.710–1.790	3	Holt et al. (1981)
<i>Genyomus lineatus</i>	0.850 ± 0.020	52 h (20 °C)	SL: 1.570	3	Watson (1982)
<i>Totoaba macdonaldi</i>	0.800–0.900	28 h (21 °C)	-	-	Escuredo-Vielba et al. (2018)

Brown meagre larvae exhibit an ontogenic development similar to *A. regius*, *A. hololepidotus*, *A. nobilis*, and *S. Ocellatus* (Holt et al. 1981; Moser et al. 1983; Battaglene and Talbot 1994; Papadakis et al. 2013). Hence, these similarities will assist in the development of aquaculture techniques for *S. umbra* by allowing the adaptation of techniques developed for other sciaenids. Since 2019, the brown meagre larvae reared at Stella Mare platform show a survival rate which range from 20% in the 0.2 m³ tank with 100 larvae·L⁻¹ to 63% in the 2 m³ tank with 25 larvae·L⁻¹ at 45 DPH. This difference between rates might be induced by an effect of larval density. Indeed, intensive aquaculture production of larvae enhances both interspecific competition and cannibalism (Soletchnik et al. 1988; Orhun 1989; Hamzaçebi and Can 2021), reducing significantly the survival rate and increasing the size heterogeneity of larvae (Soletchnik et al. 1988). Although larval mortality is not assessed in this study, cannibalism issue appeared since day 30 onwards when reducing (then stop) the living prey feeding. This problem may be reduced by either increasing the density of preys or by reducing the concentration of larvae (Soletchnik et al. 1988; Dou et al. 2000). For example, the rate of cannibalism for *S. Ocellatus* was reduced by a reduction in density (Soletchnik et al. 1988).

In conclusion, the present study emphasizes that brown meagre is an easy species to rear and has the advantage, over the other Sciaenidae species, of spontaneous spawn. Thus, brown meagre species is a relevant species to farm in captivity for restocking programs regarding its declining stocks list (Abdul Malak et al. 2011; Chao 2020) or for mariculture as a productive alternative for fishermen (Abarca et al. 2017). Following this study, we recommend to conduct further experiments in order to assess the optimal condition in terms of abiotic and biotic factors to enhance brown meagre rearing.

Acknowledgements Thanks are expressed to L. Piacentini for improving the pictures of larvae and we are also grateful to the professional fishermen C. Gena for broodstock captures. The authors are also thankful to all the staff members of Stella Mare.

Author contribution All authors contributed to the study conception and design. Material preparation, data collection, and analysis were performed by Rémi Millot, Mikael Demolliens, Sally Pugliese, Alban Delmas, and Alizée Boussard. The conceptualization of the research and the writing of the original manuscript were carried out by Salomé Ducos, Lucie Vanalderweireldt, Antoine Aiello, and Eric Dominique Henri Durieux. The first draft of the manuscript was written by Rémi Millot and all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Funding Financial support for this study has been provided by HAL2(PO-FEDER).

Data availability The datasets generated during and/or analyzed during the current study are available from the corresponding authors, Rémi Millot and Dr Eric Dominique Henri Durieux, on reasonable request.

Declarations

Ethics approval The authors confirm that the ethical policies of the journal, as noted on the journal's author guidelines page, have been adhered to and the appropriate ethical review committee approval has been received. The European Directive 2010/63/EU guidelines for the Care and Use of Laboratory Animals were followed. Reference of ethics committee file: APAFIS23731-2020012211568209v3 and UMS 3514 Stella Mare-UCPP-CNRS animal health approval number: A.2B.001.

Conflict of interest The authors declare no competing interests.

References

- Abarca JB, Alvarado MR, Vargas EC, Artavia KB (2017) Spontaneous spawning in captivity of the first generation hatchery-produced weakfish, *Cynoscion squamipinnis* (Perciformes: Sciaenidae). *J Mar Coast Sci* 9:9–21. <https://doi.org/10.15359/revmar.9-1.1>
- Abdul Malak D, Livingstone SR, Pollard D, Polidoro BA, Cuttelod A, Bariche M, Bilicenoglu M, Carpenter KE, Collette BB, Francour P, Goren M, Kara MH, Massuti E, Papaconstantinou C, Tunesi L (2011) Overview of the conservation status of the marine fishes of the Mediterranean Sea. IUCN, Gland, Malaga
- 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*. *J Appl Ichthyol* 28:606–611. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2012.01955.x>
- Battaglione SC, Talbot RB (1994) Hormone induction and larval rearing of mulloway, *Argyrosomus hololepidotus* (Pisces: Sciaenidae). *Aquac* 126:73–81. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(94\)90249-6](https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)90249-6)
- Blaxter JHS (1984) Early life history stages of fishes and their characters. In: Moser HG, Richards WJ, Cohen DM, Fahay MP, Kendall AW, Richardson SL (eds) *Ontogeny and systematics of fishes*, 1st edn. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Allen Press Inc, Lawrence, pp 1–6
- Bromage N, Bruce M, Basavaraja N, Rana K, Shields R, Young C, Dye J, Smith P, Gillespie M, Gamble J (1994) Egg quality determinants in Finfish, the role of overripening with special reference to the timing of stripping in the Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus*. *J World Aquac Soc* 25:13–21. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1994.tb00799.x>
- Bustos CA, Landaeta MF, Bay-Schmith E, Lewis R, Moraga X (2007) Effects of temperature and lipid droplet adherence on mortality of hatchery-reared southern hake *Merluccius australis* larvae. *Aquac* 270:535–540. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.03.032>
- Cardellini P, Zanella S, Francescon A, Cordenonsi M, Barbaro A (1998) Differentiation of the digestive tract in the shi drum, *Umbrina cirrosa* (L.), a new fish recently reared in Mediterranean aquaculture. *New Species for Mediterranean Aquaculture*. Elsevier, Amsterdam
- Cejko BI, Sarosiek B, Krejszef S, Judycka S, Szczepkowski M, Szczepkowska B, Kowalski RK (2016) Effects of different stripping methods of female and activation medium on fertilization success in Northern pike *Esox lucius*. *Czech J Anim Sci* 61:481–486. <https://doi.org/10.17221/19/2016-CJAS>
- Chakroun N, Ktari MH, Kamoun MN (1982) Production des Sciaenidae (Poissons, Téléostéens) des côtes tunisiennes. *Bull Inst Natl Sci Tech Oceanogr Peche Salammbô* 9:121–126
- Chakroun-Marzouk N, Ktari MH (2003) Le corb des côtes tunisiennes, *Sciaena umbra* (Sciaenidae): cycle sexuel, âge et croissance. *Cybium* 27:211–225
- Chao LN (1986) Sciaenidae. In: Whitehead PJP, Bauchot ML, Hureau JC, Nielsen J, Tortonese E (eds) *Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean*, 1st edn. Unesco, Paris, pp 865–874
- Chao LN (2020) *Sciaena umbra*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T198707A130230194. IUCN Red List. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T198707A130230194.en>. Accessed 23 February 2022
- Chatzifotis S, Martin-Prat AV, Limberis N, Papandroulakis N, Divanach P (2006) First data on growth of cultured brown meagre *Sciaena umbra* using diets with different protein and fat contents. *Fish Sci* 72:83–88
- Clarke A, Johnston NM (1999) Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in Teleost fish. *J Anim Ecol* 68:893–905. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00337.x>
- Crec'hriou R, Garsi L, Laurie L, Laura L, Pastor J, Lecaillon G, Durieux E, Gaël S, Ternengo S, Jeremy B, Lisa B, Verdoit-Jarraya M, Gilles S, Séverienne P, Romain B, Agostini S, Lenfant P (2015) Atlas of Post-Larval Fish of the Northwestern Mediterranean Sea. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.4580.1441>
- Deplano M, Diaz JP, Connes R, Kentouri-Divanach M, Cavalier F (1991) Appearance of lipid-absorption capacities in larvae of the sea bass *Dicentrarchus labrax* during transition to the exotrophic phase. *Mar Biol* 108:361–371. <https://doi.org/10.1007/BF01313645>
- Derbal F, Kara MH (2007) Régime alimentaire du corb *Sciaena umbra* (Sciaenidae) des côtes de l'Est algérien. *Cybium* 31:189–197
- Divanach P, Boglione C, Menu B, Koumoundouros G, Kentouri M, Cataudella S (1996) Abnormalities in finfish mariculture: an overview of the problem, causes and solutions. In: Boglione C, Cataudella S (eds) *International Workshop on sea bass and sea bream culture: problems and prospects*, 1st edn. European Aquaculture Society, Verona, pp 45–66

- Dou S, Seikai T, Tsukamoto K (2000) Cannibalism in Japanese flounder juveniles, *Paralichthys olivaceus*, reared under controlled conditions. *Aquac* 182:149–159. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00256-2](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00256-2)
- Duncan N, Estevez A, Padros F, Aguilera C, Montero FE, Norambuena F, Carazo I, Carbo R, Mylonas CC (2008) Acclimation to captivity and GnRH α -induced spawning of meagre (*Argyrosomus regius*). *Cybium* 32:332–333
- Elbal MT, García HernándezLozanoAgulleiro MPMTB (2004) Development of the digestive tract of gilt-head sea bream (*Sparus aurata* L.) Light and electron microscopic studies. *Aquac* 234:215–238. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.11.028>
- Escuredo-Vielba R, Del Río-Portilla MA, Mata-Sotres JA, Barón-Sevilla B, Guerrero-Rentería Y, Paniagua-Chávez CG (2018) Characterization and localization of primordial germ cells in *Totoaba macdonaldi*. *Comp Biochem Physiol b, Biochem Mol Biol* 225:29–37. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2018.07.001>
- Fiorentino F, Camilleri M, Bono G, Gancitano S, Giusto GB, Ragonese S, Rizzo P, Rosso B (2001) On a spawning aggregation of the brown meagre *Sciaena umbra* L. 1758 (Sciaenidae, Osteichthyes) in the Maltese waters (Sicilian Channel—Central Mediterranean). *Rapp Comm Int Mer Médit* 36:266
- Fuiman LA (1983) Growth gradients in fish larvae. *J Fish Biol* 23:117–123. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1983.tb02886.x>
- Fujimoto T, Kataoca T, Otani S, Saito T, Aita T, Yamaha E, Arai K (2004) Embryonic stages from cleavage to gastrula in the loach *Misgurnus anguillicaudatus*. *Zool Sci* 21:747–755
- Gamsız K, Neke M (2008) Embryonic development stages of meagre *Argyrosomus regius* Asso 1801 under rearing conditions. 8th Larval Biology Symposium 6: 6–11
- Gisbert E, Merino G, Muguet JB, Bush D, Piedrahita RH, Conklin DE (2002) Morphological development and allometric growth patterns in hatchery-reared California halibut larvae. *J Fish Biol* 61:1217–1229. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb02466.x>
- Grau A, Linde M, Grau AM (2009) Reproductive biology of the vulnerable species *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 (Pisces: Sciaenidae). *Sci Mar* 73:67–81. <https://doi.org/10.3989/scimar.2009.73n1067>
- Hamzaçebi S, Can E (2021) First results on spawning and larval rearing of the brown meagre *Sciaena umbra*. *Acta Nat Sci* 2:22–28. <https://doi.org/10.29329/actanatsci.2021.314.4>
- Harmelin JG (1991) Statut du corb (*Sciaena umbra*) en Méditerranée. Les espèces marines à protéger en Méditerranée, 219–227
- Harmelin-Vivien M, Cottalorda JM, Dominici JM, Harmelin JG, 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. *Glob Ecol Conserv* 3:279–287. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.12.005>
- Hatziathanasiou A, Paspatis M, Houbart M, Kestemont P, Stefanakis S, Kentouri M (2002) Survival, growth and feeding in early life stages of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) intensively cultured under different stocking densities. *Aquac* 205:89–102. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00672-X](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00672-X)
- Hempel G (1979) Early life history of marine fish: the egg stage. University of Washington Press, Seattle and London
- Hinckley S (1990) Variation in egg size of walleye pollock *Theragra chalcogramma* with a preliminary examination of the effect of egg size on larval size. *Fish Bull US* 88:471–483
- Hirst A, López-Urrutia A (2006) Effects of evolution on egg development time. *Mar Ecol Prog Ser* 326:29–35. <https://doi.org/10.3354/meps326029>
- Holt J, Johnson AG, Arnold CR, Fable WA, Williams TD (1981) Description of eggs and larvae of laboratory reared red drum. *Sciaenops Ocellata* Copeia. 751–756. <https://doi.org/10.2307/1444174>
- Hunter JR (1981) Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In: Lasker R (ed) marine fish larvae, 1st edn. Washington Sea Grant Program, Seattle, pp 33–77
- Jug-Dujaković J, Dulčić J, Katavić I (1995) Embryonic and yolk-sac larval development of the sparid *Dentex dentex* (Linnaeus, 1758). *Fish Res* 24:91–97. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(95\)00372-H](https://doi.org/10.1016/0165-7836(95)00372-H)
- Kendall AW, Ahlstrom EH, Moser HG (1984) Early life history stages of fishes and their characters. In: Moser HG, Richards WJ, Cohen DM, Fahay MP, Kendall AW, Richardson SL (eds) Ontogeny and systematics of fishes: American Society of Ichthyologists and Herpetologists, 1st edn. Allen Press Inc, Lawrence, pp 11–22
- Kimmel CB, Ballard WW, Kimmel SR, Ullmann B, Schilling TF (1995) Stages of embryonic development of the zebrafish. *Dev Dyn* 203:253–310. <https://doi.org/10.1002/aja.1002030302>
- Klimogianni A, Koumoundouros G, Kaspiris P, Kentouri M (2004) Effect of temperature on the egg and yolk-sac larval development of common pandora, *Pagellus erythrinus*. *Mar Biol* 145:1015–1022. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1382-y>
- Klimogianni A, Pagoulatou M, Trageli M, Hotos GN (2013) Investigation on early development, the feeding ability and larval survival under starvation in common meagre, *Argyrosomus regius* (Asso 1801). *J Aquat Sci* 1:1–6
- Koumoundouros G, Divanach P, Kentouri M (1996) Embryonic and yolk-sac larval development of *Dentex dentex* Linnaeus 1758 (Osteichthyes, Sparidae). *Mar Life* 6:41–50


- Koumoundouros G, Divanach P, Kentouri M (1999) Ontogeny and allometric plasticity of *Dentex dentex* (Osteichthyes: Sparidae) in rearing conditions. *Mar Biol* 135:561–572. <https://doi.org/10.1007/s002270050657>
- Koumoundouros G, Kouttouki S, Georgakopoulou E, Papadakis I, Maingot E, Kaspiris E, Kiriakou Y, Georgiou G, Divanach P, Kentouri M, Mylonas C (2005) Ontogeny of the shi drum *Umbrina cirrosa* (Linnaeus 1758), a candidate new species for aquaculture. *Aquac Res* 36:1265–1272. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2005.01314.x>
- Kupren K, Mamcarz A, Kucharczyk D, Prusińska M, Krejszeff S (2008) Influence of water temperature on eggs incubation time and embryonic development of fish from genus *Leuciscus*. *Pol J Nat Sci* 23:461–481. <https://doi.org/10.2478/v10020-008-0036-9>
- Lagomarsino IV, Francis RC, Barlow GW (1988) The lack of correlation between size of egg and size of hatchling in the midas cichlid, *Cichlasoma citrinellum*. *Copeia* 1988:1086–1089. <https://doi.org/10.2307/1445742>
- Mayol J, Grau A, Riera F, Oliver J (2000) Llista Vermella dels Peixos de les Balears. *Quaderns De Pesca* 4:1–126
- Mendonça R, Ikebata S, Araújo-Silva S, Manhães J, Tsuzuki M (2019) Effect of temperature on hatching success of flameback pygmy angelfish *Centropyge aurantonotus* eggs. *Aquac Res* 51:1303–1306. <https://doi.org/10.1111/are.14443>
- Micale V, Garaffo M, Genovese L, Spedicato MT, Muglia U (2006) The ontogeny of the alimentary tract during larval development in common pandora *Pagellus erythrinus* L. *Aquac* 251:354–365. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.05.048>
- Mihelakakis A, Yoshimatsu T, Tsolkas C (2001) Spawning in captivity and early life history of cultured red porgy, *Pagrus pagrus*. *Aquac* 199:333–352. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00560-9](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00560-9)
- Moser HG, Ambrose DA, Busby MS, Butler JL, Sandknop EM, Sumida BY, Stevens EG (1983) Description of early stages of white seabass, *Atractoscion nobilis*, with notes on distribution. *CalCOFI Rep* 24:182–193
- Moteki M, Yosedo K, Sahin T, Ustundag C, Kohno H (2001) Transition from endogenous to exogenous nutritional sources in larval black sea turbot *Psetta maxima*. *Fish Sci* 67:571–578. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2001.00292.x>
- Musson M, Kaiser H (2014) Development of the digestive system in dusky kob, *Argyrosomus japonicus*. *Aquac Int* 22:783–796. <https://doi.org/10.1007/s10499-013-9706-x>
- Mylonas CC, Georgiou G, Stephanou D, Attack T, Afonso A, Zohar Y (2000) Preliminary data on the reproductive biology and hatchery production of the shi drum (*Umbrina cirrosa*) in Cyprus. *Cah Options Méditerran* 47:303–312
- Mylonas CC, Mitrizakis N, Castaldo CA, Cerviño CP, Papadaki M, Sigelaki I (2013a) Reproduction of hatchery-produced meagre *Argyrosomus regius* in captivity II. Hormonal induction of spawning and monitoring of spawning kinetics, egg production and egg quality. *Aquac* 414–415:318–327. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.09.008>
- Mylonas CC, Mitrizakis N, Papadaki M, Sigelaki I (2013b) Reproduction of hatchery-produced meagre *Argyrosomus regius* in captivity I. Description of the annual reproductive cycle. *Aquac* 414–415:309–317. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.09.009>
- Nelson JS, Grande TC, Wilson MV (2016) *Fishes of the world*, 5th edn. John Wiley & Sons, Hoboken
- Ojanguren AF, Reyes-Gavilán FG, Braña F (1996) Effects of egg size on offspring development and fitness in brown trout, *Salmo trutta* L. *Aquac* 147:9–20. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(96\)01398-1](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(96)01398-1)
- Orhun RM (1989) Early life history of white seabass *Atractoscion nobilis*. Master of science doctoral thesis, San Diego State University, San Diego
- Papadakis IE, Kentouri M, Divanach P, Mylonas CC (2013) Ontogeny of the digestive system of meagre *Argyrosomus regius* reared in a mesocosm, and quantitative changes of lipids in the liver from hatching to juvenile. *Aquac* 388:76–88. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.01.012>
- Papandroulakis N, Mylonas CC, Maingot E, Divanach P (2005) First results of greater amberjack (*Seriola dumerili*) larval rearing in mesocosm. *Aquac* 250:155–161. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.02.036>
- Parra G, Yúfera M (2000) Feeding, physiology and growth responses in first-feeding gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) larvae in relation to prey density. *J Exp Mar Biol Ecol* 243:1–15. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00106-9](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00106-9)
- Pastor E, Rodríguez-Rúa A, Grau A, Jiménez MT, Durán J, del Mar GM, Cárdenas S (2013) Hormonal spawning induction and larval rearing of meagre, *Argyrosomus regius* (Pisces: Sciaenidae). *Boll Soc Hist Nat Balears* 56:111–127
- Peña R, Dumas S (2009) Development and allometric growth patterns during early larval stages of the spotted sand bass *Paralabrax maculatofasciatus* (Percoidei: Serranidae). *Sci Mar*. 73:183–189. <https://doi.org/10.3989/scimar.2009.73s1183>

- Powell AB, Gordy HR (1980) *Leiostomus xanthurus* (Sciaenidae). Fish Bull 78:701
- Ragonese S, Camilleri M, Gancitano S, Rizzo P, Bono G, Fiorentino F (2002) Evaluating age at sexual maturity in *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 (Osteichthyes, Sciaenidae) on the basis of otolith microstructure. Biol Mar Medit 9:789–791
- Santamaría CA, Marín de Mateo M, TravesetSalaGrauPastorSarasqueteCrespo RRAECS (2004) Larval organogenesis in common dentex *Dentex dentex* L. (Sparidae): histological and histochemical aspects. Aquac 237:207–228. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.03.020>
- Segner H, Storch V, Reinecke M, Kloas W, Hanke W (1994) The development of functional digestive and metabolic organs in turbot, *Scophthalmus maximus*. Mar Biol 119:471–486. <https://doi.org/10.1007/BF00347544>
- Silberschneider V, Gray CA (2008) Synopsis of biological, fisheries and aquaculture-related information on mullet *Argyrosomus japonicus* (Pisces: Sciaenidae), with particular reference to Australia. J Appl Ichthyol 24:7–17. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.00913.x>
- Soletchnik P, Thouard E, Goyard E, Yvon C, Baker P (1988) First larval rearing trials of red drum (*Sciaenops ocellatus*) in Martinique (French West Indies). Contrib Mar Sci 30:125–128
- Thomas P, Boyd N (1988) Induced spawning of spotted seatrout, red drum and orangemouth corvina (Family: Sciaenidae) with luteinizing hormone-releasing hormone analog injection. Contrib Mar Sci 30:43–48
- Thomas P, Arnold CR, Holt GJ (1995) Red drum and other sciaenids. Broodstock management and egg and larval quality, 118–137
- Tucker JW Jr (2000) Marine fish culture, 2nd edn. Springer Science, Business Media Dordrecht, Norwell
- Watson W (1982) Development of eggs and larvae of the white croaker, *Genyonemus lineatus* Ayres (Pisces: Sciaenidae) off the Southern California coast. Fish Bull 80:403–419
- Williams K, Papanikos N, Phelps RP, Shardo JD (2004) Development, growth, and yolk utilization of hatchery-reared red snapper *Lutjanus campechanus* larvae. Mar Ecol Prog Ser 275:231–239. <https://doi.org/10.3354/meps275231>
- Zaiss MM, Papadakis IE, Maingot E, Divanach P, Mylonas CC (2006) Ontogeny of the digestive tract in shi drum (*Umbrina cirrosa* L.) reared using the mesocosm larval rearing system. Aquac 260:357–368. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.06.001>
- Zaki MI, Aziz FK, El-Absawy MELG (2007) Induce spawning and larval rearing of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) collected from fish farms. Egypt Egypt J Aquat Res 33:418–433

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

Springer Nature or its licensor holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.

Authors and Affiliations

Rémi Millot¹  · Mikaël Demolliens¹ · Salomé Ducos^{1,2} · Sally Pugliese¹ · Lucie Vanalderweireldt² · Alban Delmas¹ · Alizée Boussard¹ · Antoine Aiello^{1,2} · Eric D. H. Durieux^{1,2}

¹ UMS 3514 CNRS-UCPP Plateforme Marine Stella Mare, Université de Corse Pascal Paoli,, 20620 Biguglia, France

² UMR 6134 CNRS-UCPP Sciences Pour L'Environnement, Université de Corse Pascal Paoli, 20250 Corte, France