



**HAL**  
open science

# Vers une approche spatialisée de la planification spatiale marine : cas d'étude pour des populations d'invertébrés sessiles dans le Golfe du Lion

Sylvain Blouet

## ► To cite this version:

Sylvain Blouet. Vers une approche spatialisée de la planification spatiale marine : cas d'étude pour des populations d'invertébrés sessiles dans le Golfe du Lion. Biodiversité et Ecologie. Sorbonne Université, 2023. Français. NNT : 2023SORUS292 . tel-04344114

**HAL Id: tel-04344114**

**<https://theses.hal.science/tel-04344114v1>**

Submitted on 14 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.



# Sorbonne Université

*Ecole doctorale des Sciences de l'Environnement ED 129*

*Laboratoire d'Ecogéochimie des Environnements Benthiques / Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie Marine et Continentale*

## ***Vers une approche spatialisée de la planification spatiale marine***

***Cas d'étude des populations d'invertébrés sessiles dans le golfe du Lion***

Par Sylvain Blouet

Thèse de doctorat de science de l'environnement

Dirigée par Katell Guizien et Anne Chenuil

Présentée et soutenue publiquement le 6 Juillet 2023

Devant un jury composé de :

|                   |   |               |
|-------------------|---|---------------|
| Sylvain PIOCH     | Maitre de conférences, HDR                | Rapporteur    |
| Sergio ROSSI      | Professeur Università del Salento – ITALY | Rapporteur    |
| Marion JARRAYA    | Maitre de conférences, HDR                | Examinatrice  |
| Catherine BOEMARE | Ingénieur de recherche                    | Examinatrice  |
| Eric THIEBAUT     | Professeur                                | Président     |
| Katell GUIZIEN    | Directrice de recherche                   | Co-directrice |
| Anne CHENUIL      | Directrice de recherche                   | Co-directrice |

Cette thèse a fait l'objet d'un financement par l'Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse dans le cadre de l'appel à projet biodiversité, déposé en 2018, pour le projet ICONE (**Impacts actuels et potentiels de la CONnectivité Ecologique ajoutée par les récifs artificiels sur la biodiversité fixée des substrats durs du golfe du Lion**).

Cet appel à projet fait suite à la loi du 8 août 2016 pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages qui élargit les missions confiées aux Agences de l'Eau. En complément de la gestion équilibrée et durable de la ressource en eau et des milieux aquatiques, les agences renforcent leur soutien aux actions sur la biodiversité. Cet appel à projet soutenait des projets traitant de problématiques de restauration et de continuité écologique des milieux aquatiques.

Conditions de réalisation de la thèse :

Les modalités de la mise à disposition\* établies entre Sorbonne Université et la ville d'Agde définissent le temps de travail comme suit : 80% pour la réalisation de la thèse et 20% pour la fonction de chargé de projet pour la ville d'Agde (direction gestion du milieu marin).

*\* La mise à disposition permet au fonctionnaire ou à l'agent contractuel de travailler hors de son administration d'origine sans rompre tout lien avec elle.*

A Stéphanie, gioia mia, merci pour tout et plus encore...

A Léandre et Constance, mes tendres enfants...

A Cathy et Alain, mes chers parents sans qui rien n'aurait commencé et se serait poursuivi...

## Remerciements

Voilà un chapitre qui se ferme avec la rédaction de ce manuscrit de thèse... mais un nouveau chapitre s'ouvre, celui de pouvoir mettre à profit l'enseignement qui m'a été prodigué au cours de cette belle aventure.

Ce travail de thèse n'a pas été sans peine, loin de là ! Quand on démarre une thèse à 40 ans - mieux vaut être thésard que jamais - il faut pouvoir s'entourer, s'appuyer et déléguer à ses collègues pour pouvoir mener à bien la thèse, tout en assurant ses fonctions de directeur adjoint de l'aire marine protégée de la côte agathoise. Je tiens ainsi à remercier chaleureusement tous mes collègues : Edouard Chère, Mélissa Trougan, Florent Keller, Patrick Ramy, Marine Lange, Julie Sanz, sans qui ce travail de thèse n'aurait pu être accompli. Vous avez su, avec tout le professionnalisme qui vous caractérise, me soutenir dans la gestion courante des projets de l'AMP, me permettant de me détacher du temps pour mener à bien mes recherches. C'est un grand plaisir pour moi de travailler au quotidien avec une dream team comme vous !

Renaud Dupuy de la Grandrive, mon directeur, sans qui cette aventure n'aurait pu voir le jour. Quand je parle d'aventure, elle ne commence pas en 2019 avec la thèse, mais en 2004, il y a 19 ans, au retour d'une session de windsurf où tu me proposes de venir travailler avec toi, comme chargé d'étude pour la réalisation du Défi territoriale « ELGA ». Ta confiance et la liberté que tu m'as offerte a développé mes compétences en poursuivant ma quête du « bon biologiste marin » et m'a permis de m'épanouir au cours de toutes ces années à tes côtés. Le parcours a été long pour arriver à construire une AMP connue et reconnue par ses pairs. Nous pouvons être fiers du travail accompli.

Je ne saurais que trop remercier mes deux directrices de Thèse Katell Guizien et Anne Chenuil. Katell, ce fut un véritable plaisir de travailler à tes côtés. Je pense avoir été un doctorant privilégié tant ton accompagnement, ta disponibilité, tes conseils et ton expertise ont été précieux. Tu as su me guider pour que je développe un esprit scientifique, éthique et critique. J'en suis grand et c'est grâce à toi ! Merci pour ta bienveillance qui a contribué au succès de ce travail de thèse. À très vite pour monter de nouveaux programmes d'études ensemble.

Anne, merci pour ton aide et ton regard éclairé sur la mise en perspective des résultats de la thèse, et tes explications sur l'apport de la génétique pour la conservation et la gestion des espèces. J'espère que nous aurons l'occasion de retravailler ensemble.

Je tiens à remercier les membres du comité de thèse, Philippe Lenfant et Sandrine Vaz pour vos conseils avisés qui ont enrichi ma réflexion et mon travail.

Dans les personnes qui ont su enrichir ma réflexion et mes connaissances scientifiques, je souhaite remercier Lorenzo Bramanti. Merci de m'avoir fait partager ta connaissance sur les gorgones.

Merci aux rapporteurs Sylvain Pioch et Sergio Rossi et aux examinateurs Marion Jarraya et Catherine Boemare sous la présidence d'Eric Thiebaut pour avoir évalué le manuscrit mais aussi pour tous vos conseils qui nourrissent encore le pendant de ce travail.

Sans oublier Simon Marchetti pour tes conseils avisés sur QGIS. L'équipe de la réserve marine de Cerbères Banyuls, Frédérique Cadene et Virginie Hartmann et l'équipe du parc marin du golfe du Lion, Grégory Agin, Bruno Ferrari et Noemie Michez pour les moyens logistiques et les autorisations de plongée. Léa Quittet, Sébastien Thorin, Nicolas Dalias, Delphine Marobin pour les données sur la localisation des récifs artificiels. Enfin, Mariana Padron, Thibault Tounadre et Skandar Hentati et Elise Deltour, merci d'avoir contribué à alimenter la thèse par vos travaux respectifs en génétique ou en analyse de la connectivité. Cyril Girard merci pour ces superbes dessins et Mathieu Foulquié pour ces belles photos. Greka, Anna, Adam, Pascale merci pour vos relectures de l'anglais.

Merci à l'agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse qui a subventionné ce travail de thèse au travers du programme ICONE (Impacts actuels et potentiels de la CONnectivité Ecologique ajoutés par les récifs artificiels sur la biodiversité fixée des substrats durs du Golfe du Lion).

## Résumé

La planification spatiale marine est un enjeu d'avenir pour la conservation des ressources marines, mais notre compréhension de l'agencement spatial des zones de conservation et des zones d'aménagement pour favoriser la persistance des populations n'est pas si claire. L'étude des échelles spatiales structurant la distribution des espèces et des processus influençant la dynamique et la persistance des populations marines est donc essentielle pour une approche spatialisée de l'organisation des espaces marins. Ce travail de thèse s'est donc organisé autour de deux objectifs : (i) appréhender les échelles locales et régionales structurant la distribution spatiale des invertébrés sessiles dans les habitats naturels et artificiels (partie 2 et partie 3) et (ii) évaluer comment l'intégration de la connectivité fonctionnelle associée à la dispersion larvaire dans un réseau hybride d'habitats naturels et d'habitats artificiels influencent les schémas prospectifs spatialisés d'extension de la conservation dans le golfe du Lion (partie 4). Les approches choisies combinent des outils de modélisation et des inventaires à haute résolution d'invertébrés sessiles communs sur les habitats naturels et sur les récifs artificiels. La partie 2 examine la distribution spatiale régionale de cinq espèces de gorgones en utilisant un modèle de niche écologique, à partir de prédictors hydrologiques et géomorphologiques (courants de fond, température de surface, turbidité, profondeur, pente, rugosité, orientation des parois). La distribution spatiale de quatre des cinq espèces de gorgones peut s'expliquer par ces facteurs. Dans la partie 3, les effets de facteurs locaux (forme, profondeur et durée d'immersion) et régionaux (zone géographique) ont été évalués en examinant la colonisation de récifs artificiels par cinq espèces aux traits d'histoire de vie contrastés. Le positionnement géographique a été prévalent sur les facteurs locaux dans la colonisation des récifs artificiels. L'approche multi spécifique réalisée dans les parties 2 et 3 a montré des importantes différences du rôle de la dispersion et des facteurs abiotiques sur la distribution spatiale (locale et régionale) des espèces.

Dans la partie 4, un schéma prospectif d'extension de la conservation a été simulé pour évaluer l'intégration de la connectivité fonctionnelle au sein du réseau de substrats rocheux naturels et avec l'ajout du réseau des récifs artificiels. Le réseau d'aires marines protégées est fortement modifié quand la connectivité fonctionnelle au sein de l'habitat naturel rocheux fragmenté est prise en compte. Le réseau des récifs artificiels, ajoutant des points relais dans le réseau des habitats naturels, modifie le schéma prospectif.

Ces résultats soulignent l'importance d'intégrer la connectivité fonctionnelle dans la planification spatiale marine et le potentiel impact de l'installation ou du démantèlement de récifs artificiels.

**Mots clés :** connectivité fonctionnelle, niche écologique, planification spatiale marine, plan de conservation, Marxan, MaxENT, golfe du Lion, aires marines protégées, récifs artificiels, gorgones, bryozoaires, annélides, ascidies, dispersion larvaire, facteurs abiotiques, locale, régionale, métapopulation.

## Abstract

Marine spatial planning is a future issue for the conservation of marine resources, but our understanding of the spatial arrangement of conservation zones and management zones to promote the persistence of populations is not so clear. The study of spatial scales structuring the distribution of species and processes influencing the dynamics and persistence of marine populations is therefore essential for a spatialized approach to the organization of marine spaces. This thesis work is therefore organized around two objectives: (i) to understand the local and regional scales structuring the spatial distribution of sessile invertebrates in natural and artificial habitats (part 2 and part 3) and (ii) to evaluate how the integration of functional connectivity associated with larval dispersal in a hybrid network of natural habitats and artificial habitats influences the spatialized prospective schemes of conservation extension in the Gulf of Lion (part 4). The chosen approaches combine modelling tools and high-resolution inventories of common sessile invertebrates in natural habitats and on artificial reefs. Part 2 examines the regional spatial distribution of five gorgonian species using an ecological niche model, based on hydrological and geomorphological predictors (bottom currents, surface temperature, turbidity, depth, slope, rugosity, wall orientation). The spatial distribution of four of the five species of gorgonians can be explained by these factors. In part 3, the effects of local (shape, depth and duration of immersion) and regional (geographical area) factors were evaluated by examining the colonization of artificial reefs by five species with contrasting life history traits. Geographic location prevailed over local factors in artificial reefs colonization. The multi-specific approach carried out in parts 2 and 3 showed important differences in the role of dispersal and abiotic factors on the spatial structuring (local and regional) of species.

In part 4, a prospective conservation extension design was simulated to assess the integration of functional connectivity within the natural rocky substrate and with the addition of the artificial reef network. The network of marine protected areas is strongly modified when the functional connectivity within the fragmented rocky natural habitat is taken into account. The artificial reef network, adding stepping stones in the network of natural habitats, modifies the prospective design.

These results highlight the importance of integrating functional connectivity into marine spatial planning and the potential impact of installing or dismantling artificial reefs.

**Keywords:** functional connectivity, ecological niche, marine spatial planning, conservation plan, Marxan, MaxENT, gulf of Lion, marine protected areas, artificial reefs, gorgonians, bryozoans, annelids, ascidians, larval dispersal, abiotic factors, local, regional, metapopulation.

## Table des matières

---

|   |           |
|---|-----------|
| <b>Figures</b> .....  | 8         |
| <b>Tables</b> .....   | 11        |
| <b>Partie 1 : Introduction générale</b> .....   | <b>13</b> |
| Les aires marines protégées .....   | 15        |
| Les récifs artificiels .....  | 19        |
| Cycle de vie des invertébrés sessiles .....   | 24        |
| La connectivité en milieu marin .....   | 26        |
| La planification spatiale marine : vers une organisation de l'espace marine .....   | 29        |
| Contexte de la zone d'étude : le golfe du Lion.....   | 32        |
| Description générale des conditions environnementales .....   | 32        |
| La littoralisation du golfe du Lion : entre développement des infrastructures côtières, soutien aux activités et protection de la biodiversité..... | 34        |
| Objectifs et structure de la Thèse .....  | 39        |
| Références .....  | 41        |
| <b>Partie 2 : Habitat suitability modelling for five gorgonian species in the NW Mediterranean sea</b> .....  | <b>50</b> |
| Abstract.....   | 51        |
| Introduction .....  | 52        |
| Materials and methods.....  | 55        |
| Study area.....   | 55        |
| Data collection.....  | 56        |
| Habitat suitability model .....   | 57        |
| Sensitivity of model fitting to potential sampling bias when reducing presence number and their geographical extent .....                           | 61        |
| Model performance assessment .....  | 61        |
| Results .....   | 62        |
| Species presence observations and sampling bias assessment.....   | 62        |
| Environmental predictors contribution to habitat suitability prediction .....   | 73        |
| Model performance and assessment of the predictions.....  | 76        |
| Assessing the influence of the number and location of presence observations used for model training on model fit goodness .....                     | 77        |

|  |            |
|--|------------|
| Discussion.....  | 78         |
| References .....   | 86         |
| <b>Partie 3 : Artificial reefs .....</b>   | <b>119</b> |
| <b>Partie 3.1: Database of the location and typology of artificial reefs in the gulf of Lion.</b>  | <b>121</b> |
| Abstract.....  | 121        |
| References .....   | 123        |
| <b>Partie 3.2 : Artificial reefs geographical location matters more than shape, age and depth for sessile invertebrate colonization in the gulf of Lion (North Western Mediterranean Sea).....</b>                             | <b>125</b> |
| Abstract.....  | 126        |
| Introduction .....   | 127        |
| Methods .....  | 128        |
| Study area and spatially stratified sampling design .....  | 128        |
| Colonization assessment and species selection.....   | 130        |
| Statistical analysis .....   | 134        |
| Results .....  | 135        |
| Artificial reefs colonization by the five target species at regional scale.....  | 135        |
| Shape effect on five target species at local scale .....   | 136        |
| Age and depth effects on five target species at local scale .....  | 137        |
| Geographical effect on five target species at local and regional scales .....  | 140        |
| Discussion.....  | 142        |
| Références .....   | 146        |
| <b>Partie 4 : La connectivité fonctionnelle influence le design d'un réseau d'aires marines protégées. Cas d'étude pour un réseau d'habitats naturels et artificiels dans le golfe du Lion (Méditerranée occidentale).....</b> | <b>160</b> |
| Résumé .....   | 161        |
| Introduction .....   | 162        |
| Matériels et méthodes.....   | 164        |
| Zone d'étude .....   | 164        |
| Conception du réseau d'AMP .....   | 165        |
| Implémentation de Marxan .....   | 166        |
| Implémentation de Marxan Connect : Mesures de la connectivité fonctionnelle.....   | 168        |
| Configurations et simulations avec Marxan.....   | 170        |
| Résultats.....   | 171        |

|  |            |
|--|------------|
| Discussion.....  | 175        |
| Conclusion.....  | 180        |
| Références .....   | 182        |
| <b>Partie 5 : Conclusions et perspectives .....</b>  | <b>195</b> |
| L'influence des échelles spatiales dans la structuration des invertébrés sessiles .....  | 196        |
| et temporelles.....  | 200        |
| Changement climatique, vers quelle structuration spatiale des invertébrés sessiles dans le golfe du Lion ?.....                    | 201        |
| Mise en perspective de l'intégration de la connectivité fonctionnelle dans la planification spatiale marine du golfe du Lion ..... | 203        |
| Vers un réseau d'aires marines protégées mieux connectées.....   | 203        |
| Vers une intégration efficace des récifs artificiels .....   | 206        |
| Références .....   | 208        |

## Figures

|  |    |
|--|----|
| Figure 1 : Cadres potentiels pour placer des récifs artificiels dans le paysage marin sur la base (a) de critères économiques et sociaux et (b) d'une combinaison de considérations économiques, sociales et écologiques. Dans (a), les récifs artificiels sont implantés en grande partie en fonction de considérations économiques et sociales, telles que les routes de navigation, les voies de navigation, les zones d'utilisation du gouvernement et l'accès des parties prenantes. Dans (b), les principes de la gestion locale et les leçons tirées d'évaluations rigoureuses sont appliqués pour inclure des critères écologiques dans les décisions d'implantation, de conception et de construction des récifs artificiels, en plus des critères économiques et sociaux. L'intégration de critères écologiques, tels que la connectivité et la distribution par rapport aux habitats naturels à proximité, peut contribuer à accroître les avantages écologiques des récifs artificiels - Figure 2 dans Paxton <i>et al.</i> , 2022 ..... | 23 |
| Figure 2 : Cycle de vie des invertébrés sessiles .....   | 26 |
| Figure 3 : Dessin schématisé de la connectivité entre des habitats rocheux. Les flèches schématisent les échanges ou les mouvements asymétriques des organismes marins qui peuvent être passifs ou actifs. A : illustration d'une boucle de persistance, B : illustration d'une boucle auto-persistance. Les habitats 1-2-3-4 sont hautement connectés et schématisent une métapopulation. ....  | 28 |
| Figure 4 : Cadre conceptuel des processus et moteurs de la connectivité des populations. La connectivité des populations fait référence à l'échange d'individus résultant de leur dispersion biophysique, de leur rétention et de leur survie après la colonisation. Ce processus en 4 étapes peut avoir un impact sur la démographie des parcelles locales, la dynamique des métapopulations et le flux de gènes et dépend du contexte spatial et temporel. Les pilotes mis en rouge ont été appréhendés dans les différentes parties de la thèse. Modèle conceptuel selon la Figure 1 dans Tremblay <i>et al.</i> , 2015 .....   | 29 |
| Figure 5 : Schéma explicatif des étapes successives dans un processus de mise en œuvre d'une planification spatiale marine (source <a href="http://www.pipap.sprep.org">www.pipap.sprep.org</a> ).....   | 31 |
| Figure 6 : Carte bathymétrique du golfe du Lion, présentant le plateau continental délimité par les lignes des isobathes de 2 à 100 m. Représentation de la direction des vents dominants (Tramontane et Mistral) et du courant liguro-provençal. ....   | 34 |
| Figure 7 : Exemple de récifs artificiels immergés dans le golfe du Lion. (A) Module Comin immergé en 1985, (B) module buse immergé entre 1992 et 2009, (C) module panier acier immergé entre 2006 et 2009 et (D) module rague immergé en 2009 .....  | 35 |

|  |     |
|--|-----|
| Figure 8 : Cartographie de préfiguration des enjeux de développement et de conservation pour la Méditerranée.....  | 38  |
| Figure 9 : Map displaying the number of sampling locations in each of the eight sites of the NW Mediterranean Sea. Black rectangles highlight the sampled sites. The orange circles represent the number of sampling points at each site. ....   | 56  |
| Figure 10 : Presence location (Blue cross) and regional habitat suitability maps predicted using Maxent with all predictors except geographical ones (Latitude / Longitude) (Grid red). The habitat suitability map was calculated by applying a threshold value to obtain binary maps (0-1) from Cloglog output. A close up PNPC, B close up LEU, C close up CVM, D close up AGD, E close up AGM and ARES, F close up VLR, G close up PMCB. Maps for : (1) <i>C. rubrum</i> , (2) <i>P. clavata</i> ,(3) <i>E. cavolini</i> , (4) <i>E. singularis</i> ,(5) <i>L. sarmentosa</i> . .... | 69  |
| Figure 11 : Presence location (Blue cross) and regional habitat suitability maps predicted using Maxent for <i>E. cavolini</i> with all predictors including geographical ones (Latitude / Longitude) (Grid red). The habitat suitability map was calculated by applying a threshold to obtain binary maps (0-1) from Cloglog output. A close up PNPC, B close up LEU, C close up CVM, D close up AGD, E close up AGM and ARES, F close up VLR, G close up PMCB.....   | 71  |
| Figure 12 : Boxplot of the 10 non-correlated predictors (except latitude and longitude) in the 8 sites (CVM, LEU, VLR, AGD, ARES, AGM, PMCB, PNPC), at species presence locations and in the 100m x 100m background grid (A: Umax, B: SST, C: Turbidity, D: Depth, E: Slope, F: Rugosity, G: Northness, H: Eastness, I: Tmax, J: Tmin).....  | 73  |
| Figure 13 : Assessment of the AUC for <i>Eunicella singularis</i> (white triangle) and <i>Leptogorgia sarmentosa</i> (dark cercle) varying the number of presence data (down to 7% of the initial training dataset) and their location in the training dataset while keeping the full presence data in the testing dataset. ....   | 78  |
| Figure 14 : Location of artificial reef areas and number of artificial reefs compiled in the database .....  | 123 |
| Figure 15 : Map showing the layout of the 6 geographical sectors (AGM, AGD, VLR, GRU, LEU, CST) and the 16 sites prospected (indicated in dark blue) for artificial reef sampling. Areas indicated in light blue corresponded to artificial reef deployment areas. Areas indicated in black corresponded to natural hard-substrate areas. Some of the AR shape illustrations were taken from Tessier <i>et al.</i> , 2014.....   | 130 |
| Figure 16 : Photographs of the five species inventoried on AR a) <i>Sabella spallanzanii</i> , b) <i>Eunicella singularis</i> , c) <i>Leptogorgia sarmentosa</i> , d) <i>Halocynthia papillosa</i> and e) <i>Pentapora fascialis</i> ; all ©Blouet sylvain .....   | 133 |

|   |     |
|---|-----|
| Figure 17 : Map showing the five species co-occurrence assemblages inventoried on ARs in the 16 sites (AGM1, AGM2, AGD1, AGD2, AGD3, AGD4, AGD5, VLR1, VLR2, GRU1, GRU2, GRU3, LEU1, LEU2, CST1, CST2) in the gulf of Lion.....   | 136 |
| Figure 18 : Diversity and dissimilarity. Upper part: diversity of species assemblages in the sampling units of the five sites (AGD1, AGD2, AGD3, AGD4, AGD5) in AGD sector together with the type of AR, depth and years of deployment. Lower part: dendrogram obtained by group average clustering based on the Jaccard dissimilarity index using the presence /absence of species (P=0.04 at 62% of dissimilarity). The red dotted line separates the two clusters identified by the analysis.....  | 139 |
| Figure 19 : Dispersion larvaire (probabilité de transfert) dans la zone d'étude pour une durée de vie pélagique des larves de 7 jours du 1 <sup>er</sup> juin au 10 juillet pour <i>Eunicella singularis</i> (A) et du 1 <sup>er</sup> août au 10 septembre pour <i>Leptogorgia sarmentosa</i> (B) durant les 3 étés (2010, 2011 et 2012) dans chacune des 119 unités de planification des habitats rocheux (polygones bleus) et des 19 unités de planification des récifs artificiels (polygones rouges). Les lignes bleues correspondent à la dispersion larvaire des habitats naturels. Les lignes roses correspondent à la dispersion larvaire des récifs artificiels. Les polygones au contour noir délimitent les AMP ayant un fort niveau de protection..... | 169 |
| Figure 20 : Fréquences de sélection des unités de planification obtenues avec Marxan pour une connectivité structurelle (A) et fonctionnelle comme dépendance spatiale asymétrique pour <i>Eunicella singularis</i> (B) et <i>Leptogorgia sarmentosa</i> (C) avec un objectif de conservation de 30 % de conservation de l'habitat rocheux. Les fréquences de sélection obtenues à partir des 100 exécutions ont été classées en 5 catégories : 1-20 (faible), 20-40, 40-60 (moyen), 60-80, 80-100 (fort). .....  | 173 |
| Figure 21 : Proportion de l'abondance d' <i>Eunicella singularis</i> (A) et de <i>Leptogorgia sarmentosa</i> (B) en fonction de la proportion du coût total par portefeuilles (nbr=100) de Marxan pour une connectivité structurelle (* bleu) et une connectivité fonctionnelle comme dépendance spatiale asymétrique pour le réseau d'habitats rocheux (* rouge) et le réseau d'habitats hybrides rocheux et artificiels (* rouge). .....  | 174 |
| Figure 22 : Fréquences de sélection des unités de planification obtenues avec Marxan pour une connectivité fonctionnelle comme dépendance spatiale asymétrique pour <i>Eunicella singularis</i> (A) et <i>Leptogorgia sarmentosa</i> (B) avec un objectif de conservation de 30 % de conservation de l'habitat hybride rocheux et artificiel. Les fréquences de sélection obtenues à partir des 100 exécutions ont été classées en 5 catégories : 1-20 (faible), 20-40, 40-60 (moyen), 60-80, 80-100 (fort). .....  | 174 |

## Tables

|   |     |
|---|-----|
| Table 1: Significant environmental predictors identified for each species by Maxent without geographical predictors (Latitude / Longitude). Percent contribution and permutation importance.....  | 76  |
| Table 2: Assessment of the performance of model and predicted suitability maps trained on 80% of presence data with all predictors except geographical ones (Lat / Lon) : AUC test (average), Standard deviation (STD) of AUC5 models, Accuracy, Sensitivity: true positif, Specificity: true absence. Values in <i>Italic</i> between parentheses corresponds to model trained on sampling in AMPs only..... | 77  |
| Table 3 : Life history traits (spawning period, relative fecundity, life expectancy, age at sexual maturity, larval type, planktonic larval duration (PLD), relative abundance in the GoL) for the five species inventoried on ARs.....   | 132 |
| Table 4 : Results of multivariate NP-Manova testing the effect of the shape between steel cage and pipe on the presence/absence assemblage. Sites tested: VLR1 vs VLR2. Significant ( $P<0.05$ ) values in bold. ....   | 137 |
| Table 5 : Results of multivariate NP-Manova testing the interactive effects of the age (of deployment) and site (nested in Age) on the presence/absence assemblage. Sites tested: AGD1 vs (AGD2 vs AGD3). Significant ( $P<0.05$ ) values in bold.....  | 138 |
| Table 6 : Results of multivariate NP-Manova testing the interactive effects of the depth (of deployment) and site (nested in depth) on the presence/absence assemblage. Sites tested: (AGD2 vs AGD3) vs (AGD4 vs AGD5). Significant ( $P<0.05$ ) values in bold. ....   | 138 |
| Table 7 : Results of univariate Kruskal-Wallis testing the effect of location of deployment on the presence/absence by species. Sites tested: all sites in AGD. Significant ( $P<0.05$ ) values in bold.....  | 138 |
| Table 8 : Results of multivariate NP-Manova testing the interactive effects of geographical sector and site (nested in geographical sector) on the presence/absence assemblage. Sites tested: (AGM1 vs AGM2) vs (AGD2 vs AGD3) vs (VLR1 vs VLR2) vs (GRU1 vs GRU2 vs GRU3) vs (LEU1 vs LEU2). Significant ( $P<0.05$ ) values in bold. ....   | 140 |
| Table 9 : Results of univariate Kruskal-Wallis testing the effects of geographical sector and site on the presence/absence by species. Sites tested: AGM1 vs AGM2 vs AGD2 vs AGD3 vs VLR1 vs VLR2 vs GRU1 vs GRU2 vs GRU3 vs LEU1 vs LEU2. Significant ( $P<0.05$ ) values in bold.....   | 141 |

Table 10 : Résultats (moyenne pour les 100 exécutions) des scores, des coûts et du nombre d'unités de planifications (PU) sélectionnées par espèce et par type de configuration soit avec la connectivité structurelle ou avec la connectivité fonctionnelle..... 172

## Partie 1 : Introduction générale

---



Dessin : Cyril Girard

L'érosion de la biodiversité s'est accélérée ces dernières années, 27% des espèces évaluées par l'union internationale pour la conservation de la nature (IUCN) sont classées comme menacées. Les océans et les mers du globe n'échappent pas à cette réalité.

Les écosystèmes marins côtiers figurent parmi les écosystèmes d'intérêt patrimonial les plus menacés (Hoegh-Guldberg and Bruno, 2010), notamment en raison de leur proximité immédiate avec les menaces anthropiques. 60 % de la population mondiale vit à moins de 100 km des côtes (Vitousek *et al.*, 1997) entraînant un étalement de l'urbanisation et le développement des infrastructures côtières (ports, ouvrages de défense). Dans certaines zones géographique d'Europe, des États-Unis, d'Australie ou d'Asie, cette artificialisation représente 50% du linéaire côtier (Dafforn *et al.*, 2015) et devrait se poursuivre avec une croissance prévue de 50% à 70% dans des secteurs tels que l'énergie ou l'aquaculture dans les 10 prochaines années (Bugnot *et al.*, 2021). A cela s'ajoutent les activités humaines qu'elles soient professionnelles (pêche) ou de tourisme (plaisance, plongée, *etc.*).

Ces impacts sont visibles par des modifications dans les habitats naturels (intégrité de la nature des fonds, qualité des eaux marines) et de la biodiversité, par des changements de composition et d'abondance dans la faune et la flore marine (Bianchi and Morri, 2000). Ces changements conduisent à des dégradations de fonctionnalités écologiques.

Dans un contexte global d'accroissement démographique, notamment dans les zones côtières et de changements climatiques, la conservation des écosystèmes marins côtiers et la persistance des populations d'espèces marines associées sont des défis majeurs pour les prochaines décennies.

Parmi les espèces marines, les invertébrés marins rassemblent plus de 92% (Costello *et al.*, 2010) des espèces marines notamment indispensables dans de nombreux réseaux trophiques, en fournissant une source de nourriture comme pour plusieurs espèces de poissons, ce qui en fait un maillon essentiel dans l'équilibre des écosystèmes marins (Chen, 2021).

Une conservation fiable de la biodiversité marine dépendra de nos capacités à mettre en œuvre des stratégies de gestion, et une meilleure compréhension des échelles spatiales et temporelles qui agissent sur les vecteurs de distribution des populations d'invertébrés marins.

Ceci est particulièrement important pour les invertébrés sessiles qui sont les plus sensibles à ces changements, car contrairement aux espèces mobiles qui peuvent nager, ils ne peuvent pas fuir l'impact. La dégradation de leur habitat peut donc avoir des conséquences irréversibles sur la population locale, en réduisant le nombre d'individus et sa croissance, mais également à une échelle plus large sur la persistance régionale des populations, en réduisant une source potentielle de futures recrues. La réussite de la conservation des principales espèces

d'invertébrés dépend de la conception et de la mise en œuvre appropriées d'AMP entièrement protégées (Chen, 2021). Nous devons également évaluer comment l'impact de l'artificialisation et l'opportunité qu'offrent ces nouveaux supports de colonisation pour des invertébrés sessiles (inféodés aux substrats durs) s'intègrent dans le paysage des habitats durs, ajoutant ou non des populations supplémentaires. Ces nouveaux habitats pourraient donc jouer un rôle dans la persistance des populations.

Malgré la prise de conscience de l'influence de l'étalement de l'urbanisation, notre compréhension de la façon dont les structures artificielles modifient la connectivité (échange ou mouvement) dans les environnements proches et extracôtiers reste incomplète (Bishop *et al.*, 2017).

Les futures stratégies de planification spatiale marine (PSM) devront intégrer dans leur matrice les processus de dynamique spatiale et temporelle entre les milieux naturels et artificiels favorisant la persistance des populations, au même titre que la minimisation des conflits et la maximisation des avantages économiques (Paxton *et al.*, 2022).

## Les aires marines protégées

La mise en place des aires marines protégées\* est aujourd'hui considérée comme un outil de gestion adapté pour protéger et restaurer la biodiversité marine, afin d'en assurer la conservation à long terme et les services écosystémiques associés. Les aires marines protégées (AMP) couvrent près de 7.74% des mer et des océans, ce qui représente une surface de 27 730 122 km<sup>2</sup> (UNEP - WCMC and IUCN, 2020). Elles sont localisées très majoritairement en zones côtières dans les eaux nationales et seulement 1.18% sont situées au-delà des juridictions nationales (haute mer). En Méditerranée, c'est 8.33% des eaux qui sont sous un statut de protection. Les avantages les plus immédiats des AMP sont qu'elles fournissent des îlots de naturalité, un faible stress environnemental et un fonctionnement de l'écosystème marin que l'on qualifierait de normal (Kenchington, Ward and Hegerl, 2000).

Cependant, les AMP mises en œuvre dans le monde comprennent une grande variété de typologie de zonage, tels que les zones uniques ou multiples, mais aussi de gestion et de réglementation avec des zones de protection forte dans lequel l'accès et toutes les activités de prélèvement sont interdites jusqu'à des protections partielles sans régulation d'accès (Watson *et al.*, 2014; Horta e Costa *et al.*, 2016). Il est admis que, plus le niveau de protection est élevé avec une gestion active et effective, avec notamment de la surveillance, meilleurs seront les bénéfices des services écosystémiques et meilleure sera la conservation de la biodiversité.

Cette efficacité se traduit par une augmentation de la biomasse, de la densité, de la taille des individus et de la diversité pour les animaux et les végétaux. Sur les espèces exploitées l'augmentation est encore plus spectaculaire avec des biomasses et des densités 10 fois supérieures aux zones non protégées (Lester *et al.*, 2009).

En éliminant les facteurs de stress tels que les impacts mécaniques ou le dérangement, les zones protégées améliorent également la résilience naturelle des habitats ce qui les rend moins sensibles aux cortèges de facteurs induits par le changement climatique (hausse des températures, propagation d'espèces exotiques, augmentation des tempêtes, élévation du niveau de la mer, *etc.*). En région tropicale, les récifs coralliens blanchissent moins et moins vite à l'intérieur des zones protégées (Mellin *et al.*, 2016). Néanmoins, à l'exception des coraux qui sont les invertébrés les mieux étudiés en raison notamment de leurs intérêts économiques (Spalding *et al.*, 2017), l'évaluation des avantages des AMP sur les populations d'invertébrés est sous-représentée (Sciberras *et al.*, 2013).

Les effets à l'intérieur des zones protégées s'exportent au-delà de leurs frontières. Cette exportation ou débordement dit effet spillover, en dehors des zones protégées, contribue ainsi à assurer l'apport de nouvelles recrues et la diversité génétique des zones dégradées (Cupido *et al.*, 2008, 2009, 2012; Padron *et al.*, 2018).

L'effet spillover peut être actif, notamment pour les espèces mobiles quand l'augmentation des populations conduit certaines espèces aux stades adulte ou juvénile à quitter les zones de protection pour se déplacer vers des zones voisines (Abesamis and Russ, 2005). Mais l'effet spillover est surtout passif, car au cours de la phase larvaire qui est une phase du cycle de vie pour la très grande majorité des organismes marins, les courants marins vont disperser les larves dans l'océan de moins d'un mètre jusqu'à des centaines de kilomètres (Kinlan and Gaines, 2003) ce qui peut les conduire au-delà des limites des zones protégées.

Si les aires marines protégées, notamment les zones de protection fortes sont des réservoirs d'individus et de larves pour le réensemencement naturel des zones soumises à des pressions, leur emplacement dans le réseau d'habitats naturels est essentiel pour garantir la résilience des métapopulations (Hastings and Botsford, 2006). En d'autres termes, la création de réseau d'aires marines protégées connectées entre elles, et assurant des corridors écologiques vers des zones dégradées, est une composante majeure pour une planification spatiale marine efficace (Frazão Santos *et al.*, 2019). Cependant, pour parvenir à un réseau écologiquement cohérent, ou réseau de connectivité, cela suggère que le nombre, l'emplacement et la taille des AMP soient dimensionnés de sorte que le cycle de vie des espèces puissent se faire au sein du réseau, c'est à dire qu'une proportion suffisamment importante d'individus (larves, juvéniles ou

adultes) qui quitte une AMP puisse s'installer dans une autre AMP (Hastings and Botsford, 2006). Aux États-Unis, le Marine Life Protection Act a exigé la création d'un réseau de réserves et d'autres AMP pour protéger les écosystèmes marins en utilisant les données disponibles sur les distances parcourues par les larves et les adultes le long des côtes de la Californie. Depuis 2010, 51 AMP, dont 26 réserves marines, ont été mises en place le long de cette côte (England, 2011). Mora *et al.*, (2006) suggèrent qu'en protégeant 5% des récifs coralliens mondiaux avec un réseau d'AMP de 10 km<sup>2</sup> et espacées de 15 km les unes des autres, cela serait suffisant pour assurer la résilience des récifs coralliens. La création d'un réseau de petites à moyennes AMP avec un fort niveau de protection peut être une alternative à la création d'une grande AMP (Botsford *et al.*, 2003), ce qui peut être un compromis plus facilement acceptable pour l'efficacité de la surveillance et l'adhésion des populations locales. De plus, dans des zones intermédiaires bénéficiant des effets de débordements, de part et d'autre des AMP, les rendements pour les pêcheries locales seraient optimisés (Medoff *et al.*, 2022).

S'ils sont écologiquement cohérents et protègent 30% de chacun des habitats de nos océans, les réseaux d'AMP devraient contribuer significativement à la restauration de la biodiversité marine et de la productivité océanique (Halpern and Warner, 2003; Reuchlin-Hughenoltz *et al.*, 2015; Roberts and Hawkins, 2000). Ces objectifs ont été récemment repris par la convention sur la diversité biologique et déclinés par l'Etat français pour établir sa stratégie nationale pour les aires protégées (<https://www.ecologie.gouv.fr/>). Cette nouvelle feuille de route pour la conservation de la nature fixe comme objectif d'atteindre 10% du territoire national et des espaces maritimes protégés avec des zones sous protection forte, dont 5% en mer Méditerranée, et de renforcer la cohérence et la connectivité du réseau d'aires protégées. Les zones candidates devront donc être issues d'un processus de sélection basé sur des critères de hiérarchisation mettant en avant leur importance particulière pour la biodiversité et leurs contributions aux métapopulations dégradées ou en devenir. Le choix de l'emplacement de ses zones protégées est d'autant plus important pour les invertébrés marins sessiles, qui ne pourront se déplacer activement vers ces zones de protection. La création d'un réseau connecté entre les anciennes et futures zones de protection est donc primordiale pour garantir la conservation des invertébrés marins sessiles qui fournissent une ressource de nourriture essentielle pour les poissons, qui ces derniers sont identifiés comme un critère majeur pour la création d'une AMP.

Les plans de conservation devront tenir compte de l'échelle spatiale des processus pour des aires marines protégées plus résilientes, mais également considérer que bien que les AMPs sous protections fortes puissent être un outil efficace, elles ne peuvent à elles seules résoudre des problèmes tels que la pression de pêche, la pollution ou le changement climatique. D'autres

Vers une approche spatialisée de la planification spatiale marine : cas d'étude pour des populations d'invertébrés sessiles dans le golfe du Lion

---

mesures de gestion dans les zones non protégées devront être appliquées en parallèle telles que les quotas, la régulation des activités, *etc.* sur des pas de temps suffisamment grands pour permettre aux populations de se rétablir (Giménez *et al.*, 2020).

---

\* La définition d'une aire protégée, marine ou terrestre est définie comme : « Un espace géographique clairement défini, reconnu, consacré et géré par des moyens légaux ou d'autres moyens efficaces, visant à assurer la conservation à long terme de la nature et des services écosystémiques et valeurs culturelles qui y sont associés » (IUCN, 2008).

## Les récifs artificiels

Les récifs artificiels font également partie des outils de gestion de la zone côtière qui ont été populaires ces dernières décennies (Baine, 2001). En ciblant plus directement le soutien aux pêcheries locales sans restreindre l'espace maritime aux autres usagers, comme cela peut être le cas dans les AMP, les décideurs et les pouvoirs publics ont fortement encouragé ce mode de gestion. Aujourd'hui les récifs artificiels sont ainsi présents dans tous les océans et presque dans toutes les mers du monde (Seaman, 2000).

Dans cette thèse, nous utiliserons la définition des récifs artificiels de Seaman (2000) « comme des structures constituées d'un ou de plusieurs objets, d'origine naturelle ou humaine, déployées intentionnellement sur le fond marin dans le but d'influer sur les processus physiques, biologiques et/ou socioéconomiques liés aux ressources marines vivantes. ».

Si les récifs artificiels ont été populaires ces dernières années, il n'en demeure pas moins qu'ils existent depuis de nombreux siècles. C'est au Japon au XVIII<sup>ème</sup> siècle sur l'île d'Awaji qu'ils auraient vu le jour, volontairement employés par les pêcheurs pour améliorer leurs captures (Thierry, 1988 dans Riera, 2020). En Europe, les récifs artificiels sont apparus au cours du XX<sup>ème</sup> siècle mais l'essor de leur déploiement a été véritablement engagé au XXI<sup>ème</sup> siècle dans de vastes programmes d'immersion (Tessier *et al.*, 2015).

Bien que les récifs artificiels étaient initialement destinés à des vocations halieutiques, ils sont aujourd'hui déployés pour différents objectifs : buts récréatifs (ex : site de plongée artificiel, pêche récréative, *etc.*) (Chen *et al.*, 2013), restauration écologique, compensation environnementale, ou de dépollution (Pioch *et al.*, 2018; Salaün *et al.*, 2020). La compensation se traduit sous la forme d'un dédommagement visant à améliorer la productivité d'un secteur voisin de celui dégradé (Verron *et al.*, 2008).

Les effets bénéfiques des récifs artificiels ont été largement documentés sur l'amélioration des rendements des captures à proximité (effet récifs), en favorisant l'augmentation de la biomasse de poissons et en créant une zone de protection permettant de restaurer et d'accroître la productivité de la zone (effet réserve) (Bohnsack and Sutherland, 1985; Bortone *et al.*, 1994; Dupont, 2008).

Le soutien aux activités de pêche est l'objectif principal le plus souvent encore avancé pour justifier des nouvelles immersions (Tessier *et al.*, 2013). Les espèces modèles étudiées pour apporter les preuves de l'intérêt des récifs artificiels sont principalement des espèces commerciales, notamment les poissons et certains invertébrés mobiles (Baine, 2001). Les

invertébrés sessiles ont été peu étudiés alors qu'ils jouent un rôle essentiel dans les réseaux trophiques des poissons (Ardizzone *et al.*, 1996; Steimle, 2002; Moura *et al.*, 2007, 2008).

Ces nouveaux supports une fois immergés sont rapidement colonisés et bien que la plupart des études montrent des différences dans la composition et la couverture entre les habitats artificiels et les roches naturelles (Svane and Petersen, 2001), l'idée de copier l'habitat naturel est aujourd'hui plus encore au cœur de l'essor de l'éco-ingénierie (Pioch *et al.*, 2018). De nombreuses études ont été réalisées pour établir les facteurs régissant les processus de colonisation afin de proposer de nouveaux designs, de nouveaux matériaux de construction pour cibler plus spécifiquement une espèce, des assemblages d'espèces (Vivier *et al.*, 2021).

Si les récifs artificiels ont été immergés volontairement pour optimiser la productivité locale, d'autres habitats artificiels (ou structures artificielles) ont été déployés sur le fond des océans afin de répondre au mieux à des besoins sociétaux en progression, résidentiels, commerciaux, industriels, de transport, ou plus récemment pour le tourisme ou l'extraction de matériaux ou d'énergie (Paxton *et al.*, 2022). Depuis la seconde moitié du XX<sup>ème</sup> siècle, ces besoins se sont fortement accrus, provoquant une intensification dans l'aménagement de structures artificielles dans le milieu marin (Dafforn *et al.*, 2015; Paxton *et al.*, 2022), dit phénomène d'« ocean sprawl » (Firth *et al.*, 2016; Bishop *et al.*, 2017). Cette artificialisation est prévue d'augmenter, en réponse à la conjonction entre accroissement de la population, littoralisation, et changements climatiques tels que la montée des eaux ou l'augmentation des événements climatiques extrêmes (Bugnot *et al.*, 2021).

Cet « ocean sprawl » a amené la construction le long des côtes d'une multitude de structures artificielles de tailles et formes diverses : des bâtiments, des quais, des infrastructures liées aux transports terrestres (voie ferrée, routes, ponts, tunnels, *etc.*) ou maritimes (canaux de navigation, ports, rampes de mises à l'eau, bouées d'amarrage, *etc.*) (Bishop *et al.*, 2017; Bugnot *et al.*, 2021). Des ouvrages de défense côtière (jetées, digues, épis, brise-lames, *etc.*) complètent cette artificialisation pour faire face à l'érosion côtière et aux aléas associés (Dugan *et al.*, 2001). Ces structures ont par ailleurs considérablement augmenté et remplacent dans certaines régions plus de 50% du trait de côte naturel (Bulleri and Chapman, 2010; Neumann *et al.*, 2015; Bishop *et al.*, 2017; Bugnot *et al.*, 2021). En mer, depuis quelques décennies, cette artificialisation se retrouve aussi au travers des fermes aquacoles ou encore des parcs éoliens et hydroliens, ainsi que des plateformes pétrolières ou gazières, et leurs pipelines et câbles sous-marins associés. Bugnot *et al.*, (2021) estiment d'ailleurs une augmentation entre 50 à 70% de ces infrastructures en mer liées à l'aquaculture et l'énergie.

Avec au moins une emprise physique de plus de 32 000 km<sup>2</sup> (10 000 fois moins que les AMP) sur les fonds marins (Bugnot *et al.*, 2021), les structures artificielles en mer (récifs artificiels et infrastructures maritimes) peuvent avoir de nombreux impacts sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, que cela soit à une échelle locale comme à de plus grandes échelles (jusqu'à plusieurs centaines de kilomètres) (Bulleri and Chapman, 2010; Adams *et al.*, 2014; Firth *et al.*, 2016; Bishop *et al.*, 2017). De par leur présence, leur disposition, leur design et les matériaux utilisés, ces éléments artificiels peuvent avoir des conséquences écologiques multiples (Dafforn *et al.*, 2015). Toutes les structures artificielles peuvent avoir un impact local : pollutions, perte ou fragmentation d'habitats naturels, introduction d'un nouvel habitat, remplacement des communautés initialement présentes, changement des fonctionnalités associées, augmentation des espèces opportunistes ou non-indigènes, changement des conditions physico-chimiques, protection d'habitats adjacents (en empêchant la présence de certaines activités comme la pêche), qui va impacter le site et les habitats naturels adjacents (Bishop *et al.*, 2017 ; Bulleri and Chapman, 2010 ; Bugnot *et al.*, 2021). Mais les effets des structures artificielles peuvent aussi se propager bien au-delà des sites artificialisés, créant des changements dans la dispersion et la connectivité (Bulleri and Chapman, 2010 ; Bishop *et al.*, 2017, Dugan *et al.*, 2011). Cette connectivité peut être limitée, par la création de barrières physiques ou environnementales aux mouvements d'espèces et de ressources (Dugan *et al.*, 2011; Bishop *et al.*, 2017; Bugnot *et al.*, 2021), ou au contraire augmentée en réduisant les barrières naturelles existantes ou en servant d'habitat tremplin et de corridor (Adams *et al.*, 2014; Bishop *et al.*, 2017; Joop W. P. Coolen *et al.*, 2020). Elle peut altérer ainsi les chaînes trophiques, au travers des interactions prédateur-proie ou de la production de détritiques biologiques, mais aussi la structure et le fonctionnement des systèmes écologiques à différentes échelles biologiques (des gènes aux écosystèmes) (Bishop *et al.*, 2017). Cela peut entraîner des modifications dans la structure génétique et la taille des populations, la distribution des espèces, la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes (Dong *et al.*, 2016).

Pour optimiser l'intérêt de ces structures artificielles sur la biodiversité, des solutions d'éco-ingénierie sont développées, avec la prise en compte des matériaux, du design, de la taille, du substrat des structures pour optimiser leur efficacité biologique, avec un focus récemment sur les invertébrés sessiles (Evans *et al.*, 2021; Vivier *et al.*, 2021; Rouanet *et al.*, 2015). Cependant ces solutions sont expérimentées à des échelles locales et n'intègrent pas l'influence du réseau des habitats naturels, en ignorant la connectivité à des échelles régionales comme une composante pour décrire leur efficacité (Figure 1).

Enfin, il ne faut pas oublier que les structures artificielles sont des constructions temporaires notamment les plateformes offshore et gazières, autorisées à occuper un espace maritime pendant une période déterminée (Birchenough and Degraer, 2020). En France, la durée des concessions pour les récifs artificiels est fixée à 30 ans. Au-delà de cette période, le titulaire se doit de remettre en état le site (décret 2004-308 du 29 mars 2004). Il n'existe pas encore d'exemple de démantèlement bien que certaines concessions aient dépassé la période d'exploitation. Nos connaissances actuelles sur les effets écologiques attendus sur le déclassement sont encore très loin d'être complètes. Comprendre les connexions, à la fois biologiques et physiques, est important pour déterminer les implications de l'enlèvement des structures. Les informations sur la connectivité pourraient être un complément utile à l'évaluation de l'impact environnemental de chaque démantèlement (Fortune and Paterson, 2020).

Malgré la prise de conscience de la capacité de l'artificialisation des fonds marins à influencer la connectivité écologique, nous manquons d'une évaluation complète des effets de ces processus (Bishop *et al.*, 2017).

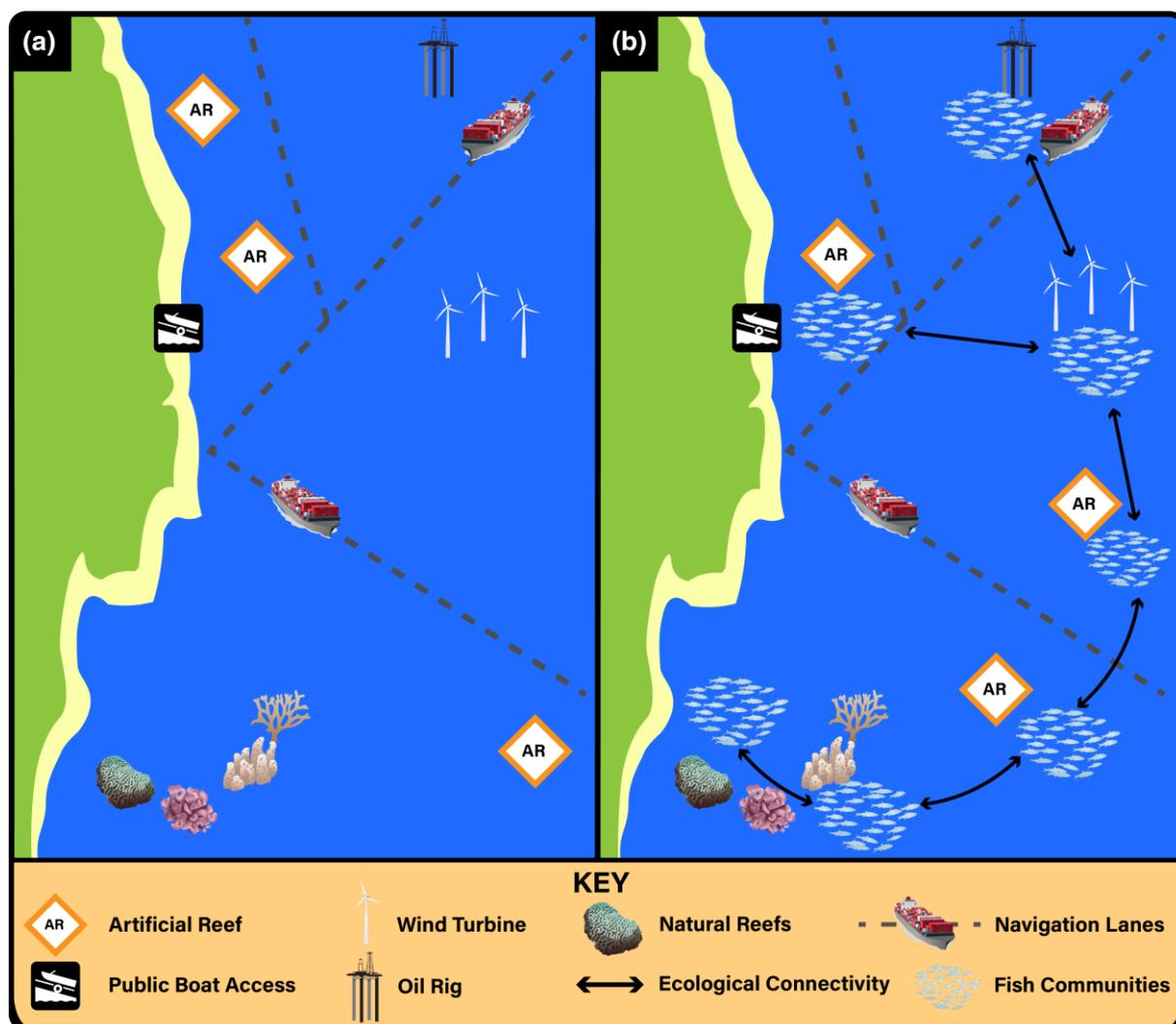


Figure 1 : Cadres potentiels pour placer des récifs artificiels dans le paysage marin sur la base (a) de critères économiques et sociaux et (b) d'une combinaison de considérations économiques, sociales et écologiques. Dans (a), les récifs artificiels sont implantés en grande partie en fonction de considérations économiques et sociales, telles que les routes de navigation, les voies de navigation, les zones d'utilisation du gouvernement et l'accès des parties prenantes. Dans (b), les principes de la gestion locale et les leçons tirées d'évaluations rigoureuses sont appliqués pour inclure des critères écologiques dans les décisions d'implantation, de conception et de construction des récifs artificiels, en plus des critères économiques et sociaux. L'intégration de critères écologiques, tels que la connectivité et la distribution par rapport aux habitats naturels à proximité, peut contribuer à accroître les avantages écologiques des récifs artificiels - Figure 2 dans Paxton *et al.*, 2022

## Cycle de vie des invertébrés sessiles

Les invertébrés marins benthiques ont un cycle de vie complexe (Thorson, 1950) à plusieurs étapes, d'abord pélagique puis benthique. Chez la plupart des invertébrés marins sessiles, les différents stades de vie distincts se décomposent comme suit : les adultes reproducteurs libèrent des gamètes (ovocytes et spermatozoïdes) formant des embryons, après fécondation externe ou interne, qui se développent en larves planctoniques dispersives, qui se fixent et se métamorphosent en juvéniles benthiques (non reproducteurs), pour ensuite poursuivre son développement vers le stade adulte (Pechenik, 1999) (Figure 2). La phase larvaire pélagique est une étape commune du cycle de vie pour la plupart des espèces marines (Cowen and Sponaugle, 2009). Mais à la différence des espèces mobiles, notamment les vertébrés, les invertébrés sessiles, une fois fixés, ne se déplacent pas vers des habitats essentiels (Benaka, 1999) nécessaires à leur survie. Les poissons côtiers par exemple, vont recruter au stade post-larve dans une nurserie (Dahlgren *et al.*, 2006), puis vont ensuite se déplacer au stade juvénile et adulte vers des habitats essentiels pour s'abriter, se nourrir et se reproduire.

Les invertébrés sessiles et plus globalement les invertébrés ne se dispersent qu'au cours de leur phase larvaire pélagique, les larves étant transportées par les courants vers un habitat et seules les plus compétentes d'entre elles s'installeront (Pineda *et al.*, 2009).

Cette première phase de dispersion des larves est variable dans le temps, rythmée par les périodes les plus favorables pour la reproduction (Giese, 1959). Les stratégies de fécondation (fécondation interne ou externe des œufs, hermaphrodisme ou séparation des sexes), au cours d'un ou de plusieurs épisodes de ponte, agiront également sur l'échelle temporelle de la dispersion. Par exemple, chez les gorgones, la période de ponte ne dure que quelques jours et se produit une seule fois dans l'année (Coma *et al.*, 1995; Linares *et al.*, 2007; Rossi and Gili, 2009; Gomez, *et al.*, 2018). Chez d'autres invertébrés sessiles, comme les annélides, la période de ponte peut s'échelonner sur plusieurs mois, élargissant la fenêtre de dispersion, et donc, bénéficier d'une plus large gamme de courants marins (Giangrande, 1997; Qian, 1999). La durée de vie pélagique des larves (PLD) et leurs capacités de nage vont jouer un rôle également majeur dans leur dispersion (Cowen and Sponaugle, 2009). Ainsi, les modèles biophysiques permettant d'estimer les capacités de distance de dispersion entre différentes espèces se sont appuyés sur la PLD (Shanks *et al.*, 2003). Néanmoins, la capacité d'une espèce à atteindre un habitat, ne présume pas pour autant son succès de colonisation. Après la dispersion qui se compose de l'initiation à l'émigration, le transport et l'établissement, le recrutement est une phase clé du cycle de vie des invertébrés sessiles (Figure 2). Au cours de cette phase, certains

facteurs peuvent limiter le recrutement, tels que la nature du substrat, sa topographie et les paramètres environnementaux (température, salinité, turbidité, Chlorophylle a, profondeur, *etc.*). La gamme de tolérance aux facteurs abiotiques définit la niche écologique de l'espèce (Grinnell, 1917).

Les stratégies adaptatives des espèces et leur développement vont également être un facteur structurant dans les processus dynamiques de la colonisation. Il convient de distinguer les espèces pionnières des espèces spécialistes. Leur petite taille, leur forte productivité, leur grande précocité sexuelle et leur grande tolérance aux conditions environnementales (abiotiques) vont permettre aux espèces pionnières d'être les plus compétitives pour coloniser un milieu neuf ou vierge. Néanmoins, leur gaspillage énergétique et leur faible espérance de vie vont limiter leur présence dans le temps, pour être succédées par des espèces de spécialistes, qui à l'inverse, ont une espérance plus longue, sont économes dans l'utilisation de l'énergie mais sont très dépendantes des variations du milieu (Pianka, 1970 ; Blondel, 1975, 1976 dans Faurie *et al.*, 2003).

Les pionnières couvrent donc une large niche écologique, ce qui, associé à de grandes capacités de dispersion, leur permet de coloniser une vaste enveloppe géographique. Sur les substrats neufs ou perturbés, elles sont d'ailleurs très compétitives en couvrant toutes les exigences. A l'inverse, les écosystèmes matures et bien équilibrés sont composés par des espèces spécialistes. La présence de spécialistes de grandes tailles sera le témoin de la stabilité du milieu (Horn, 1974).

La présence d'une espèce est donc contrainte par la disponibilité du substrat, par l'environnement local qui permet à la population de croître, par les interactions avec d'autres espèces locales (prédation, compétition, mutualisme, *etc.*) (Dayton, 1971) et par l'accessibilité du site compte tenu des capacités de dispersion de l'espèce et des courants marins. Ces contraintes déterminent la répartition géographique de l'espèce.

Connaître les exigences écologiques des invertébrés sessiles, établir leurs distributions spatiales, mais aussi comprendre les processus d'établissement et de recrutement des espèces est donc fondamental pour évaluer le potentiel de rétablissement ou de restauration des populations, et aider à concevoir une gestion et une planification de la conservation adaptées aux espèces et ce, à la bonne échelle spatiale (Leibold *et al.*, 2004) .

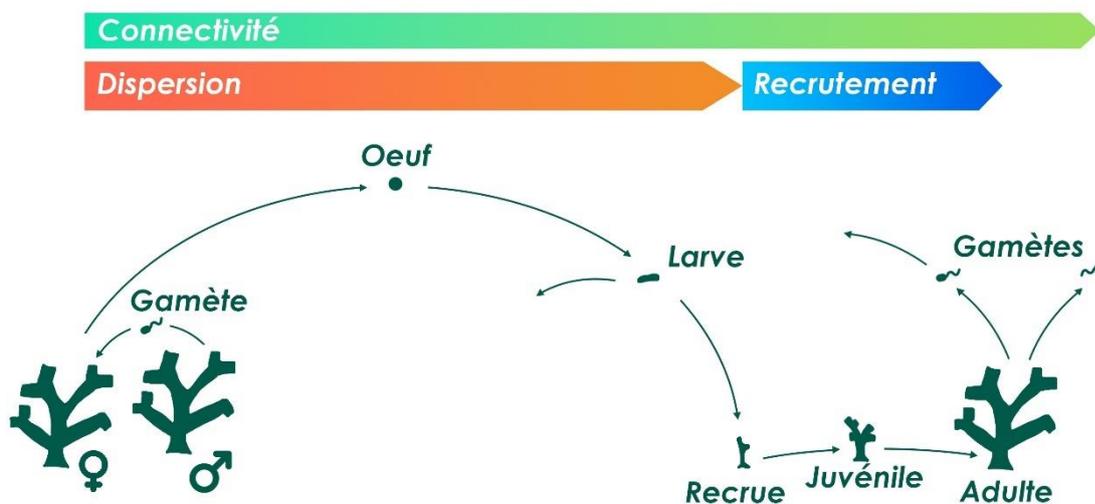


Figure 2 : Cycle de vie des invertébrés sessiles

## La connectivité en milieu marin

Historiquement, la connectivité écologique a été étudiée en milieu terrestre, pour le domaine de la conservation, afin de compenser les effets négatifs de la fragmentation des habitats naturels (Tischendorf and Fahrig, 2000). En milieu terrestre, la fragmentation des habitats est majoritairement associée aux conséquences des phénomènes anthropiques de morcellement (route, zone urbanisée, ligne ferroviaire, agriculture) (Trombulak and Frissell, 2000). Dans le milieu marin, les conditions climatiques -en raison de l'étagement avec la profondeur, de l'effet des courants- ont naturellement fragmenté les habitats marins (herbiers, forêts de kelp, mangroves, récifs coralliens) (Hovel and Lipcius, 2001). Le morcellement des habitats marins peut aussi résulter de phénomènes naturels, tels que les tempêtes, qui peuvent défauner ou détruire physiquement de grandes surfaces d'habitats (par exemple, Sousa, 1985 ; Teixidó *et al.*, 2013). Cette approche fondamentale de l'écologie spatiale est directement liée à la volonté de réduire la vulnérabilité de l'accessibilité d'un habitat, au risque de rompre l'échange d'individus (mouvements = connectivité écologique) (Porro *et al.*, 2019). La connectivité des populations, qui lie spatialement et temporellement les populations entre elles, joue un rôle fondamental dans la persistance de la dynamique locale en assurant un renouvellement de

population (apport de nouveaux individus, c.à.d. dimension démographique), et une diversité génétique (apport de nouveaux génotypes, gènes) (Cowen *et al.*, 2007).

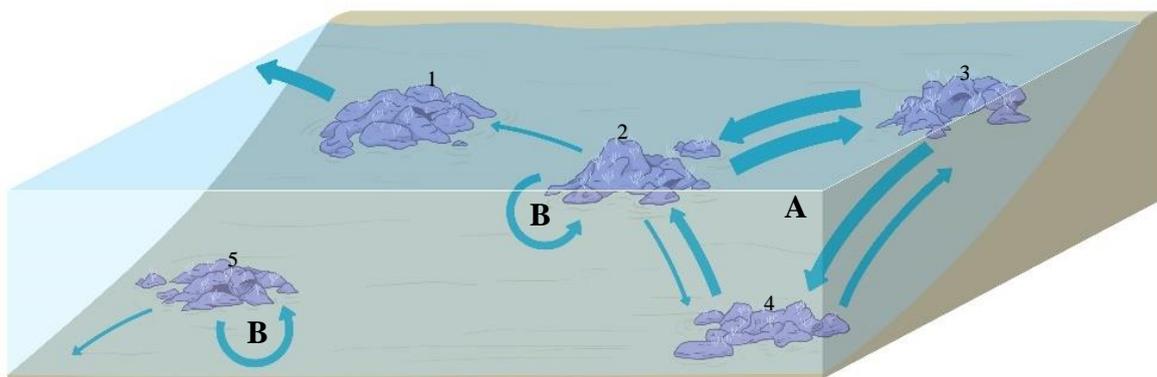
S'il est admis que sans connectivité, les écosystèmes ne peuvent pas fonctionner correctement, mettant en péril la biodiversité (Hilty *et al.*, 2020), son application dans la conservation des espèces est limitée notamment en raison de la difficulté de quantifier/mesurer la connectivité (Beger *et al.*, 2022). Historiquement, le continuum d'habitats (corridors écologiques) pour lesquelles les caractéristiques physico-chimiques forment des plateformes physiquement uniformes pour optimiser le mouvement des organismes (c.à.d. la connectivité structurelle) a été appliqué dans la conservation des espèces (Auffret *et al.*, 2015; Beger *et al.*, 2022). Cependant le rétablissement de la connectivité structurelle ne tient pas des complexités de dispersion et des besoins spécifiques en matière d'habitats des espèces focales, ainsi que des obstacles invisibles au mouvement (Merenlender *et al.*, 2022). Le besoin d'une conservation fonctionnelle de la biodiversité en milieu marin, en raison notamment d'intégrer les courants marins qui permettent aux organismes marins (dispersion larvaire) de passer d'une parcelle d'habitat à une autre parcelle sans qu'elles soient adjacentes, mais aussi la mobilité larvaire, ou encore les barrières écologiques (facteurs biotique et abiotique) a spécifié un besoin d'intégration de la connectivité fonctionnelle pour les plans de conservation (Porter *et al.*, 2021). Chez les espèces marines benthiques, la connectivité fonctionnelle est liée à la dispersion larvaire des populations qui comprend la phase de dispersion depuis la reproduction jusqu'à l'établissement des individus (Cowen and Sponaugle, 2009) (Figure 2).

Il existe encore peu d'applications de la connectivité fonctionnelle entre les habitats du cycle de vie d'une gamme d'espèces marines (Porter *et al.*, 2021) . Il convient donc d'avoir une compréhension plus holistique des moteurs de la connectivité fonctionnelle pour une conservation fonctionnelle de la biodiversité marine (Tremblay *et al.*, 2015; Dunn *et al.*, 2019).

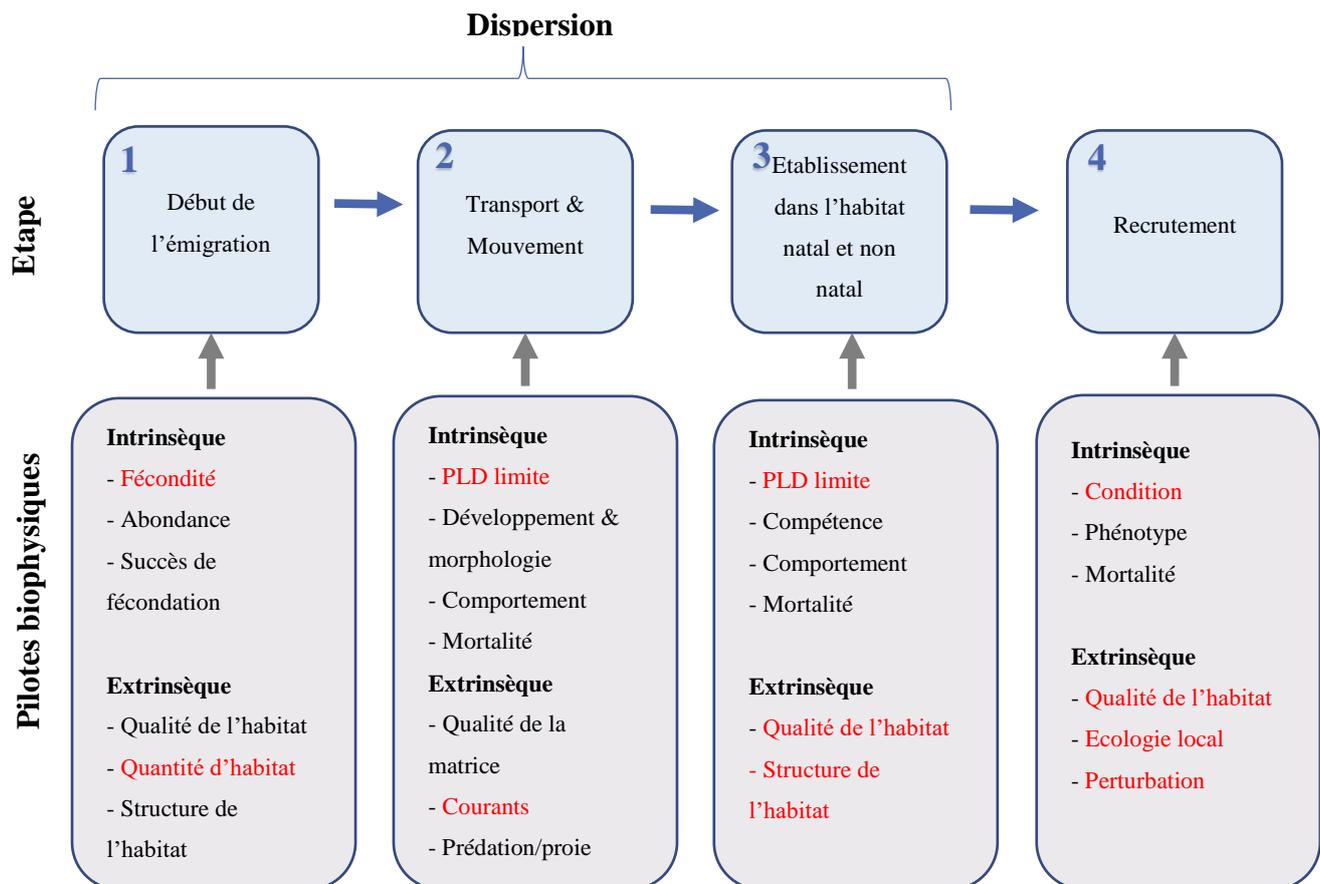
Théoriquement l'intérêt de la connectivité pour améliorer la résilience des populations a été documenté (Hanski, 1998). Empiriquement, l'étude de la connectivité des populations, notamment des invertébrés benthiques, est complexe en raison de notre difficulté à mesurer sur de grandes échelles spatio-temporelles (avec de la variabilité) le déplacement des larves. Historiquement, les déplacements des individus ont été évalués en utilisant des marquages à l'aide de tag (exemple marque spaghetti) ou avec de la télémétrie. Cependant ces techniques ne peuvent être utilisées que sur des individus de taille relativement grande. Récemment des marquages chimiques et de l'analyse de la filiation (au moyen de techniques de type empreintes génétiques) ont permis d'améliorer notre connaissance de la dispersion des larves mais sur de

courtes distances (Beger *et al.*, 2022). Pour une approche à de plus larges échelles spatiale et temporelle, les modèles biophysiques intégrant la capacité de nage des larves, les courants et les durées de vie larvaires permettent de prédire la proportion de larves entre un site de dispersion (source) et un site d'arrivée (puits) (Kool *et al.*, 2013). Les modèles biophysiques permettent également d'explorer les boucles de persistance (population A vers population B et population B vers population A) (Hastings and Botsford, 2006) et d'auto-persistance (population A vers population A) (Gerber *et al.*, 2003; Halpern and Warner, 2003) qui jouent un rôle clé dans la persistance du réseau des populations connectées les unes aux autres (c.à.d. la métapopulation) (Figure 3).

Bien qu'il soit admis que la connectivité est un processus clé pour la conservation fiable des espèces, nous manquons de cas d'étude à des échelles régionales pour informer les parties prenantes et les politiques sur la nécessité de concevoir des plans spatiaux de l'espace maritime intégrant la connectivité fonctionnelle (Beger *et al.*, 2022).



**Figure 3 : Dessin schématique de la connectivité entre des habitats rocheux. Les flèches schématisent les échanges ou les mouvements asymétriques des organismes marins qui peuvent être passifs ou actifs. A : illustration d'une boucle de persistance, B : illustration d'une boucle auto-persistance. Les habitats 1-2-3-4 sont hautement connectés et schématisent une métapopulation.**



**Figure 4 : Cadre conceptuel des processus et moteurs de la connectivité des populations.** La connectivité des populations fait référence à l'échange d'individus résultant de leur dispersion biophysique, de leur rétention et de leur survie après la colonisation. Ce processus en 4 étapes peut avoir un impact sur la démographie des parcelles locales, la dynamique des métapopulations et le flux de gènes et dépend du contexte spatial et temporel. Les pilotes mis en rouge ont été appréhendés dans les différentes parties de la thèse. Modèle conceptuel selon la Figure 1 dans Treml *et al.*, 2015

## La planification spatiale marine : vers une organisation de l'espace marine

Les politiques publiques pour gérer les espaces maritimes, tels que la gestion intégrée des zones côtières (GIZC), se sont principalement limitées, dans la pratique, à la frange littorale terrestre (Trouillet, 2018). L'absence d'outil adapté a conduit à une sectorisation de l'espace maritime, avec d'un côté les politiques publiques encadrant le développement maritime, et de l'autre celles pour la gestion et la conservation de la nature. Le concept de la planification spatiale marine (PSM), encore appelé planification de l'espace marin ou planification des océans, est apparu au début des années 1980 et traite de la répartition spatiale et temporelle des utilisations humaines dans l'océan, en s'efforçant de minimiser les conflits et de favoriser les compatibilités

entre ces utilisations, et entre les utilisations et l'environnement (Ehler *et al.*, 2019). Ce concept est devenu populaire, encourageant tous les pays à mettre en place des politiques maritimes basées sur ce processus.

En Europe, c'est la directive-cadre pour la planification spatiale marine (directive 2014/87/UE dite DCPEM) qui fixe aux États membres la feuille de route pour un développement durable des secteurs énergétiques en mer, du transport maritime, des secteurs de la pêche et de l'aquaculture, ainsi qu'à la préservation, à la protection et à l'amélioration de l'environnement, y compris à la résilience aux incidences du changement climatique. Chacun des États est ensuite libre de son application sur son territoire. En France, cette directive est déclinée au travers des documents stratégiques de façade visant à concilier le développement économique, la planification des usages et la préservation du milieu marin, avec l'impératif fixé par la directive cadre « Stratégie pour le milieu marin », d'atteindre ou de maintenir le bon état écologique des eaux marines.

La PSM permet des débats et des négociations entre les différents acteurs du domaine maritime (pêcheurs, acteurs du tourisme, aménageurs, gestionnaires d'AMP, collectivités *etc.*) sur l'agencement de l'espace maritime, en s'appuyant sur des connaissances scientifiques, sociales et traditionnelles avec les priorités relatives à l'environnement et au développement économique durable. Un certain nombre de phases, d'étapes et de tâches clés allant de l'identification des partenaires en passant par des plans prospectifs de zonage sont nécessaires pour l'adoption d'un plan spatial final (Figure 5).

Parmi ces différentes étapes, une étape clé concerne la définition et l'analyse des conditions présentes et futures à partir de données caractérisant les écosystèmes côtiers (données socio-économiques, océanographiques, ou biologiques) (Frazão Santos *et al.*, 2019). Ces données sont essentielles pour que toutes les parties prenantes puissent avoir une « vision spatiale » de la zone marine et identifier les enjeux. Cependant, la connaissance de la distribution spatiale des habitats et des espèces fait souvent défaut, ce qui a pour conséquence d'engager des plans spatiaux inadaptés. Une autre composante souvent absente de la planification spatiale concerne l'intégration de la connectivité, sous-entendu la persistance des populations, des espèces et des écosystèmes, pourtant essentielle pour des plans spatiaux durables (Balbar and Metaxas, 2019; Bejer *et al.*, 2022).

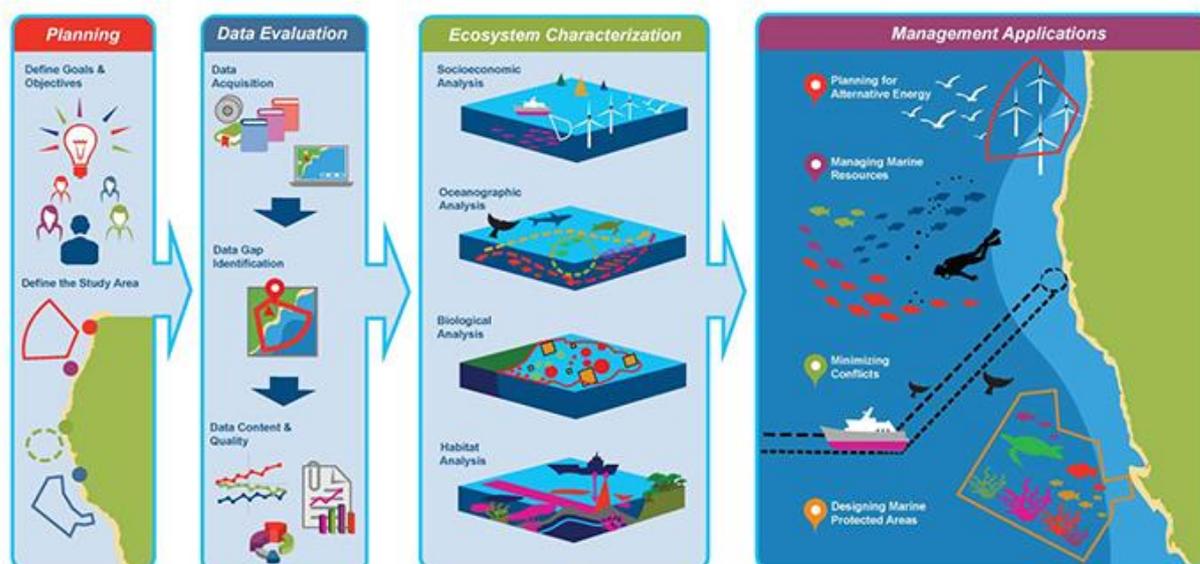


Figure 5 : Schéma explicatif des étapes successives dans un processus de mise en œuvre d'une planification spatiale marine (source [www.pipap.sprep.org](http://www.pipap.sprep.org))

Ce travail de thèse vise à une meilleure connaissance des processus responsables de la distribution spatiale et du maintien des invertébrés sessiles, indispensables aux étapes clés de connaissance et donc d'orientation de la PSM.

Pour une évaluation spatialement cohérente, la zone d'étude a été restreinte au golfe du Lion. En effet, son isolement par le courant liguro-provençal, limite les échanges avec les autres provinces hydrodynamiques (Rossi *et al.*, 2014). Guizien *et al.* (2012) suggèrent que le degré de connectivité dans le golfe du Lion est suffisamment fermé pour définir la métapopulation au sein de cette unité. De plus, les modèles biophysiques haute résolution déjà appliqués dans des modèles de dynamique de population dans le golfe du lion (Guizien *et al.*, 2012 ; Guizien *et al.*, 2014) permettent de mieux appréhender les échelles spatiales et temporelles de la dispersion et des échanges entre les populations.

## Contexte de la zone d'étude : le golfe du Lion

### Description générale des conditions environnementales

Le golfe du Lion est un large plateau continental microtidal situé dans la partie Nord-ouest de la Méditerranée Occidentale, qui s'étend entre le cap Creus (Catalogne) et le cap Couronne (Bouche du Rhône sur plus de 500 km de côte, pour une superficie de 15 000 km<sup>2</sup> (Figure 6).

Le golfe du Lion est l'une des marges continentales les plus larges de la Méditerranée Nord Occidentale. Le plateau continental en croissant atteint une largeur de 80 km dans sa partie centrale au niveau du secteur d'Agde. La pente du plateau est très faible (0.15 à 0.5°) mais assez régulière entre la côte et l'isobathe de 90 m. Au-delà, le talus continental est ciselé par de nombreux canyons sous-marins jusqu'à 2 500 m de profondeur (Tesson and Gensous, 1998).

La circulation des masses d'eau côtières du golfe du Lion sont soumises à différents forçages. Dans une mer sans marée, la circulation sur le plateau est induite principalement par le vent. Les vents dominants (70%) sont le Mistral de secteur Nord et la Tramontane de secteur Nord-Ouest, vents continentaux à l'origine de tourbillons méso-échelle anticycloniques et cycloniques dans les parties Est et Ouest du golfe du Lion respectivement (Estournel, 2003) (Figure 6). En conditions stratifiées, ils entraînent les eaux de surface vers le large, ce qui induit une remontée à la côte des masses d'eaux marines profondes, froides et riches en sels nutritifs, dites « upwellings côtiers ». Ces vents de secteur favorisent aussi la dispersion des panaches fluviaux, en particulier celui du Rhône, qui délivrent de l'eau douce avec l'apport de nutriments et de matière organique (Millot, 1990).

Les vents marins de Sud-Est induisent la formation d'un courant côtier depuis le Nord-Est jusqu'au Sud-Ouest, lieu d'exportation préférentiel du matériel du plateau vers la sortie du golfe du Lion (Ulses *et al.*, 2008). Le plateau est bordé par un courant de pente (courant Liguro-Provençal) qui s'écoule vers le sud-ouest (Millot, 1990).

Le long de ce littoral, l'habitat benthique côtier est principalement constitué de fonds meubles avec quelques petites parcelles de substrats durs rocheux (Aloïsi and Monaco, 1977). A l'image des fonds marins, la zone littorale est principalement constituée par de longs cordons sableux, sauf à ses deux pointes extrêmes qui se caractérisent par une côte rocheuse. Les substrats rocheux abritent une grande biodiversité. Dans le golfe du Lion, comme dans le reste de la mer Méditerranée, l'habitat rocheux est un hotspot de biodiversité composée notamment par une grande diversité d'invertébrés sessiles (Gili and Coma, 1998). Ces invertébrés sessiles, principalement formés d'éponges, de gorgonaires, de bryozoaires, de mollusques, de tuniciers

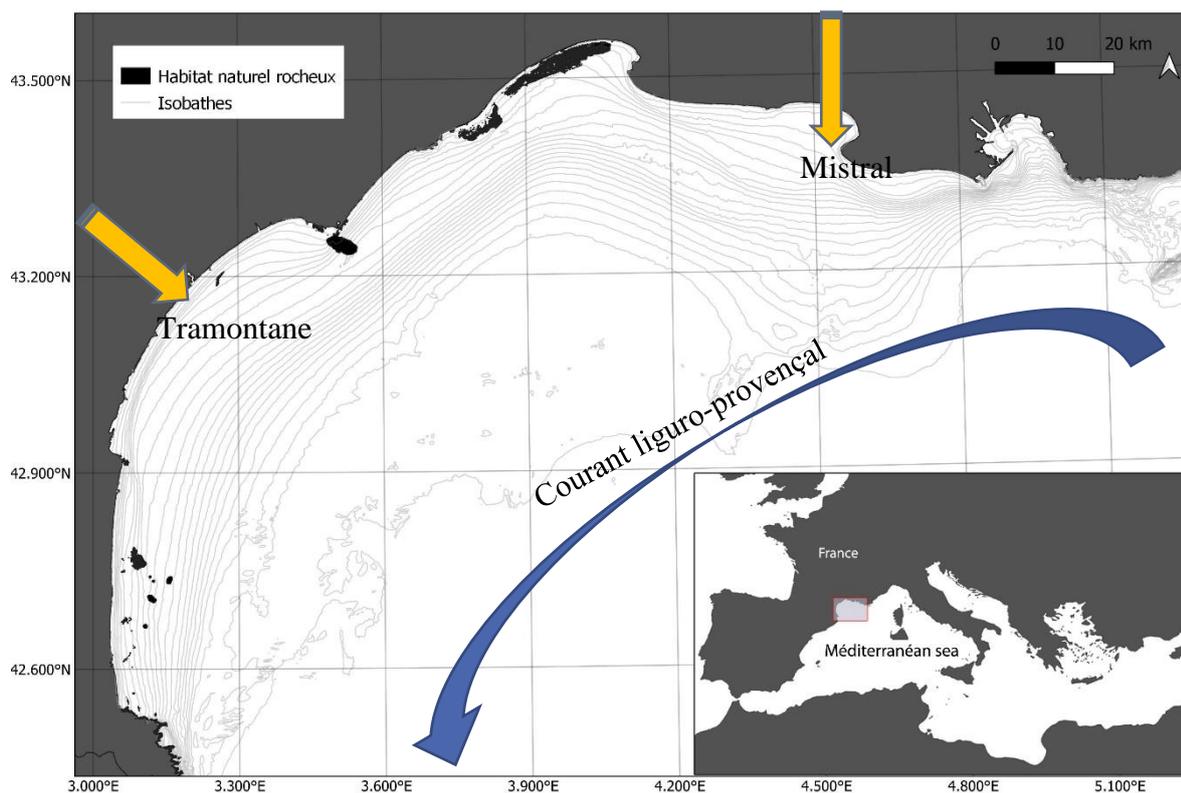
ou d'annélides, de par leur abondance et leur complexité structurale, sont considérés comme les espèces structurantes des communautés des fonds rocheux côtiers (Coppari *et al.*, 2014).

Parmi les invertébrés sessiles, les gorgonaires présentent un intérêt particulier dans la structuration des communautés à fond dur. Leur rôle d'espèce parapluie crée un habitat pour la petite épifaune et un refuge pour plusieurs espèces vagiles, favorisant une augmentation de la biodiversité dans les substrats durs (Ross and Quatrini, 2007).

Dans cette thèse, le choix des espèces sessiles étudiées s'est porté sur plusieurs critères : leur abondance et leur représentativité dans les communautés des habitats rocheux côtiers du golfe du Lion, mais aussi leurs traits de vie à *a priori* contrastés (PLD, périodes de reproduction, durée de reproduction, motilité larvaire, *etc.*) permettant d'avoir une approche multicritère sur la connectivité d'invertébrés fixés.

Il a ainsi été choisi d'étudier les cinq espèces de gorgonaires les plus abondantes dans la zone d'étude : la gorgone orange (*Leptogorgia sarmentosa*), la gorgone blanche (*Eunicella singularis*), la gorgone jaune (*Eunicella cavolini*), la gorgone rouge (*Paramuricea clavata*) et le corail rouge (*Corallium rubrum*). Trois autres espèces ont aussi été étudiées représentant des taxons différents : le bryzoaire *Pentapora fascialis*, l'ascidie *Halocynthia papillosa* et le polychète *Spirographis spallanzanii*. Toutes ces espèces se retrouvent par ailleurs dans des assemblages typiques des fonds rocheux méditerranéens (Laubier, 1966 ; True, 1970 ; Hong, 1980).

Dans le golfe du Lion, la cartographie des fonds marins, notamment la cartographie des biocénoses, est aujourd'hui bien connue suite à des programmes de cartographie réalisés dans la cadre du réseau Natura 2000 en mer. Cependant, la cartographie de la distribution spatiale des espèces est mal connue ou du moins partielle. Les inventaires d'espèces sont bien documentés dans les zones de protection mais en dehors de ces périmètres les données sont partielles. Une connaissance de la distribution spatiale des espèces est pourtant nécessaire pour envisager une planification spatiale du golfe du lion.



**Figure 6 : Carte bathymétrique du golfe du Lion, présentant le plateau continental délimité par les lignes des isobathes de 2 à 100 m. Représentation de la direction des vents dominants (Tramontane et Mistral) et du courant liguro-provençal.**

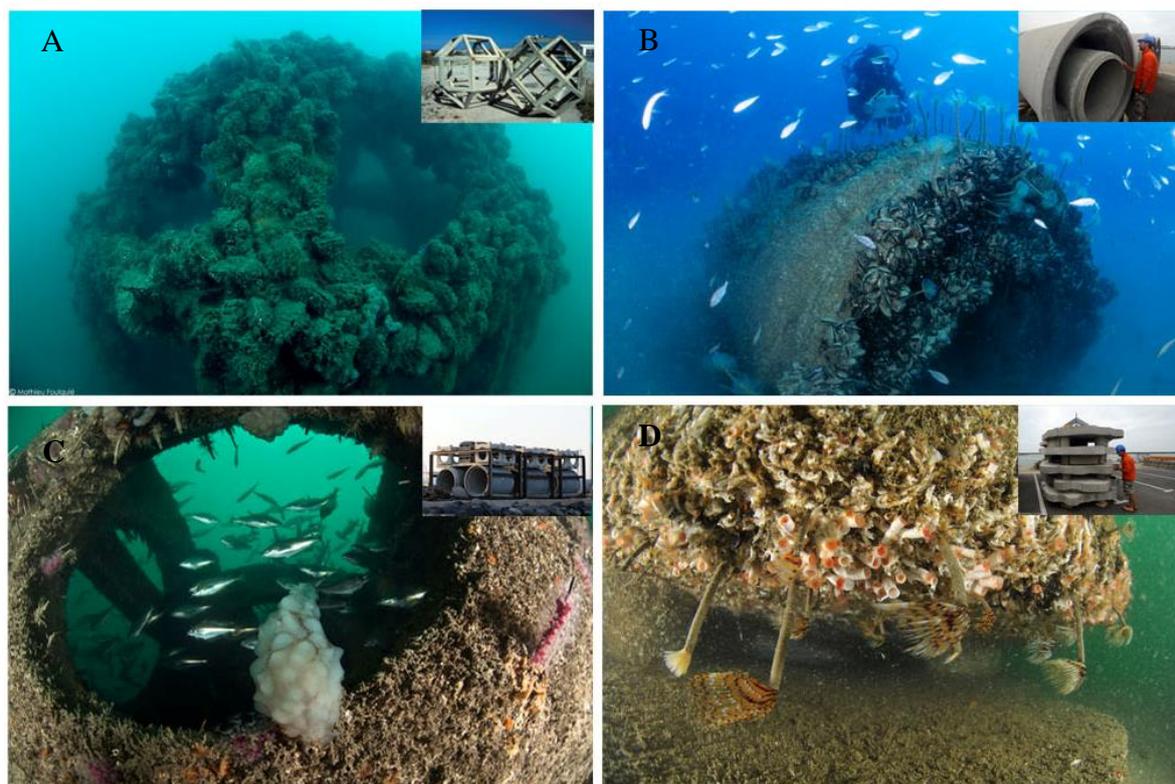
### La littoralisation du golfe du Lion : entre développement des infrastructures côtières, soutien aux activités et protection de la biodiversité

La frange littorale est fortement anthropisée avec une économie tournée sur le tourisme balnéaire.

Les nombreux aménagements (constructions portuaires, complexes touristiques, structures de lutte contre l'érosion marine, parcs conchylicoles, complexe pétrolier, *etc.*) et les usages en mer, qu'ils soient professionnels ou récréatifs avec la plongée sous-marine, la pêche de loisir, sont autant d'éléments pouvant impacter les écosystèmes marins.

L'artificialisation de ce littoral s'est fortement développée à partir des années 1960, au travers de la mission interministérielle d'aménagement touristique du littoral du Languedoc-Roussillon dans le but de développer le tourisme de masse. De nombreux ports et stations balnéaires ont ainsi vu le jour, associés à des ouvrages de défense (épis, brise-lames, digues, enrochements, *etc.*) pour protéger les infrastructures et limiter l'érosion. Avec une trentaine de ports de

plaisance, 44 points de débarquements de pêche, 3 ports de commerce et plus de 200 000 m<sup>3</sup> d'ouvrages de protection (Cepalmar, 2015), le littoral s'est fortement artificialisé ; 17,78 % du trait de côte du golfe du lion étant considéré comme non-naturel ([www.medam.org](http://www.medam.org)). En mer, en plus des quelques infrastructures dédiées à la mytiliculture, c'est surtout par la présence d'un grand nombre de récifs artificiels que cette artificialisation est présente. Immergés par grandes phases depuis 1968, ces récifs étaient voués initialement à protéger les milieux côtiers du chalutage illégal et créer des zones de production halieutique (Figure 7). La surface développée des concessions de récifs artificiels dans la partie Ouest du Golfe du Lion est de 66 km<sup>2</sup> (Cepalmar, 2015). Le déploiement a été effectué au cours de trois périodes principales : 1985, 1992-1999 et 2004-2009. On compte aujourd'hui près de 800 récifs artificiels de formes ou de matériaux différents pour un volume total de 37 575 m<sup>3</sup> déployés le long du littoral entre 10 et 35 m de profondeur (Blouet *et al.*, 2021). Les récifs artificiels déployés dans le golfe du Lion représentent 40 % du volume total des récifs artificiels en France (Tessier *et al.*, 2015).



**Figure 7 : Exemple de récifs artificiels immergés dans le golfe du Lion. (A) Module Comin immergé en 1985, (B) module buse immergé entre 1992 et 2009, (C) module panier acier immergé entre 2006 et 2009 et (D) module rague immergé en 2009**

A partir des années 2010, avec le développement de l'ingénierie écologique, les orientations des récifs artificiels deviennent multi-usages, employant de nouvelles technologies et matériaux de construction (exemple : impression 3D béton, béton coquillé), de nouveaux projets voient le jour. Sur le secteur d'Agde, ont été immergés des récifs artificiels pour du balisage côtier (© XReef), ayant également comme fonction de créer un habitat de type nurserie pour les juvéniles de poissons, et placés entre les habitats rocheux pour créer un corridor écologique. En 2023, un récif a été immergé pour la restauration naturelle des sites de coralligène par délestage de l'activité de plongée sous-marine (programme Recif'Lab, Agde). De nombreux autres projets d'aménagements maritimes sont programmés pour les années à venir, ils concernent notamment le déploiement de l'éolien offshore et de plateformes flottantes avec des panneaux solaires pour répondre aux besoins croissant en énergie. L'extension et le développement de quatre ports de commerce, la protection du littoral avec son endigage, sont autant de projets rajoutant de l'artificialisation sur le littoral du golfe du Lion. A l'inverse, plusieurs concessions de récifs artificiels arrivent en fin de droit (plus de 30 ans). Il convient donc d'établir si ces récifs artificiels doivent être retirés ou non. Les modalités de traitement de la fin d'une concession imposent aux titulaires de la concession de justifier que les objectifs premiers de leurs immersions se poursuivent, et que le bénéfice environnemental global du scénario de maintien total ou partiel des récifs est avéré par rapport à un scénario de retrait des récifs.

En parallèle, pour limiter les pressions anthropiques et restaurer la biodiversité, des aires marines protégées ont été créées. La première d'entre elles, la Réserve naturelle nationale de Cerbères-Banyuls, a été créée en 1974 et plus récemment en 2011 a été inauguré la création du Parc Naturel Marin du golfe du Lion. Dans le golfe du Lion, les aires marines protégées couvrent la quasi-totalité de l'espace maritime, soit près de 88%. Les sites Natura 2000 en mer constituent la majorité des aires marines protégées ([www.medamp.fr](http://www.medamp.fr)). En dehors des sites Natura 2000, la plus grande aire marine protégée, créée en 2011, est le Parc naturel marin du golfe du Lion, qui couvre à lui seul 4 010 km<sup>2</sup>. Il existe une grande diversité de typologies et de niveaux de protection des AMP dans le monde. De même, les AMP du golfe du Lion n'ont pas le même degré de protection, de gestion et de moyens de surveillance. Si l'on se réfère à la classification de Horta e Costa *et al.*, (2016) seulement 0.0005% du golfe du Lion est protégé avec un niveau de protection élevé, ce qui signifie que toutes les activités de prélèvement, professionnelle ou de loisir, sont interdites, avec un accès réglementé pour les autres activités, et que la surveillance et la gestion sont effectives. Il s'agit de la partie intégrale de la Réserve naturelle nationale de Cerbères-Banyuls (69 ha), de la Réserve marine du roc de Brescou de

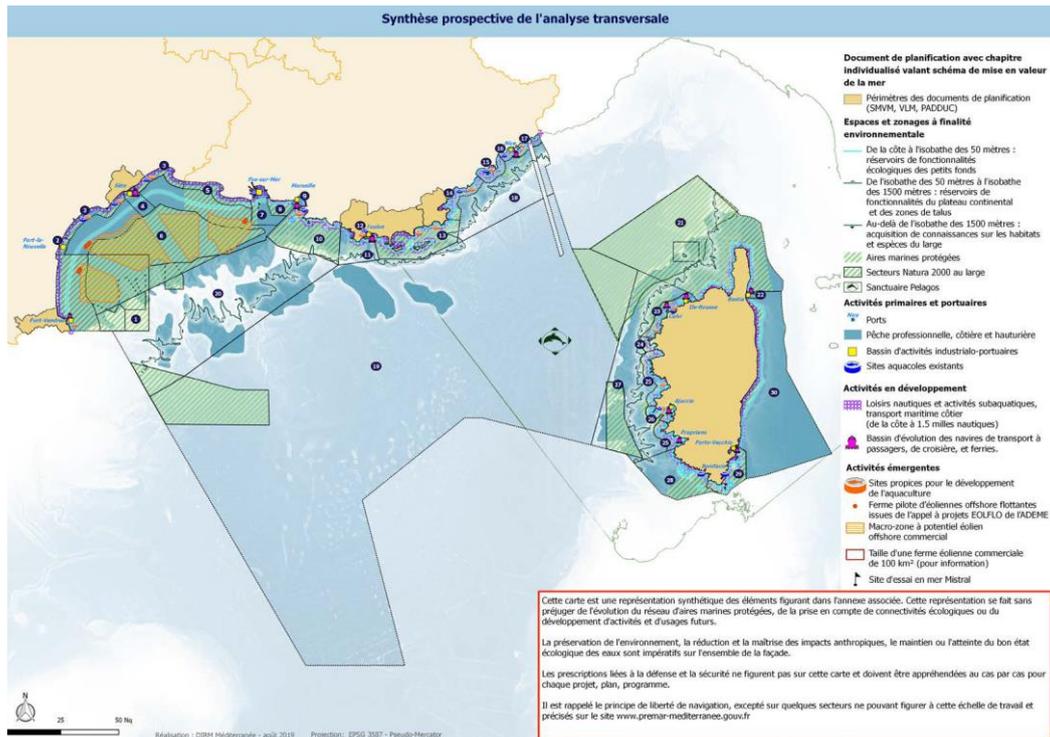
l'Aire marine protégée de la côte agathoise (310 ha), de la Réserve marine de Palavas-Porquières (100 ha), de la Réserve marine du golfe de Beauduc du Parc naturel régional de Camargue (445 ha) et des deux réserves marines du Parc marin de la côte bleue (210 ha et 85 ha).

Pour répondre à la stratégie d'aires marines protégées, et notamment de zones de protection forte, des projets de création ou d'extension sont en cours dans le golfe du Lion. La Réserve naturelle nationale marine de Cerbères-Banyuls a engagé une démarche pour son extension. Le Parc naturel marin du golfe du Lion a pour objectif la création d'une ou plusieurs zones de protection forte. L'Aire marine protégée de la côte agathoise a engagé une démarche pour une évolution de son statut vers celui d'une réserve naturelle nationale marine pour renforcer la protection sur son territoire.

Dans cet espace maritime comme dans bien d'autres, ou s'opposent d'une part un phénomène toujours croissant d'urbanisation du littoral, des besoins de trouver de nouvelles sources d'énergie, de développer et de soutenir les activités de la pêche, et d'autre part le besoin de protéger la biodiversité en créant des sanctuaires pour la biodiversité, définir une PSM cohérente pour une gestion adaptative est un enjeu d'avenir pour contribuer à la pérennité des espaces maritimes.

Dans la Stratégie nationale pour la mer et le littoral (SNML) et sa déclinaison au niveau de la façade, le document stratégique de façade (DSF) a identifié dans le golfe du Lion, 8 secteurs géographiques (<https://www.dirm.mediterranee.developpement-durable.gouv.fr>) (Figure 8). Il convient de s'interroger sur cette sectorisation et la pertinence de leurs échelles spatiales face aux enjeux de conservation.

# Vers une approche spatialisée de la planification spatiale marine : cas d'étude pour des populations d'invertébrés sessiles dans le golfe du Lion



**Figure 8 : Cartographie de préfiguration des enjeux de développement et de conservation pour la Méditerranée.**

## Objectifs et structure de la Thèse

La planification spatiale marine, qui a pour but d'organiser spatialement les différentes activités dans l'espace maritime, telles que les aires marines protégées, les récifs artificiels et autres infrastructures maritimes (éolienne, extension de port, digue, *etc.*) doit réglementairement, depuis 2014, être étayée par l'état de l'art des connaissances scientifiques sur le fonctionnement des écosystèmes marins.

L'un des grands défis de la planification spatiale marine est d'éviter la sectorisation entre protection et aménagement. Il convient de prendre en compte la fonctionnalité des écosystèmes marins, notamment en considérant la connexion entre les zones de protection et les aménagements maritimes, pour contribuer à la résilience des espèces marines.

Dans ce contexte, l'objectif de la thèse vise à caractériser selon une approche spatialisée les processus responsables de la distribution spatiale et du maintien d'invertébrés sessiles à une échelle éco-régionale cohérente : le golfe du Lion.

Pour répondre aux besoins de l'agencement des zones de protection et des aménagements, la notion d'échelle spatiale est donc essentielle. Si la distribution spatiale d'une espèce dépend de sa capacité de dispersion et des conditions environnementales (les facteurs biotiques n'ont pas été testés dans la thèse), il est donc possible en bornant l'un ou l'autre de ces deux composantes, d'évaluer leur influence. Il convient ensuite avec un plan d'échantillonnage suffisamment résolvant, d'en déduire à quelles échelles spatiales ces facteurs agissent. Les études menées durant cette thèse s'articulent autour de deux objectifs principaux : (i) appréhender les échelles locales et régionales structurant la distribution spatiale des invertébrés sessiles dans les habitats naturels et artificiels et (ii) évaluer comment l'intégration de la connectivité fonctionnelle (dispersion larvaire) dans un réseau hybride habitat naturel et habitat artificiel influence les schémas prospectifs spatialisés d'extension de la conservation.

La partie 2 est consacrée à l'étude de la distribution spatiale à haute résolution de 5 espèces de gorgonaires dans l'habitat naturel rocheux. Ces espèces ont été sélectionnées en raison de leur durée de vie planctonique à *priori* similaire ( $PLD > 1$  à 3 semaines), qui n'est aussi à *priori* pas limitant pour assurer la connectivité des populations entre les habitats rocheux fragmentés du golfe du Lion. Si la capacité de dispersion d'une espèce n'est plus censée être un facteur limitant à sa colonisation et en l'absence de barrière de connectivité, les facteurs environnementaux

deviennent ainsi des filtres limitant l'aire de distribution. A l'aide de l'outil de modélisation de la niche écologique « MaxENT », un modèle de la niche écologique a été produit, afin d'examiner les gammes de tolérance à certains facteurs couramment décrits dans la littérature pour expliquer la distribution de ses 5 espèces.

La partie 3 est consacrée à l'étude de la distribution spatiale de 5 invertébrés sessiles sur les récifs artificiels.

La partie 3.1 est un état de référence de la localisation par typologie des récifs artificiels dans le golfe du Lion. Le jeu de données compile le positionnement des récifs artificiels, leur type, leurs dimensions (longueur / hauteur / largeur / diamètre), la profondeur et l'année de déploiement avec un index de la qualité de la donnée.

La partie 3.2 a porté sur la colonisation d'une large typologie de récifs artificiels déployés dans plusieurs emplacements dans le golfe du Lion afin d'examiner les effets de la forme, de la profondeur, de l'âge (temps depuis le déploiement), qui sont parmi les facteurs les plus étudiés pour expliquer la colonisation des communautés d'invertébrés sessiles sur les récifs artificiels. Ces facteurs ont été testés à la fois à l'échelle locale et régionale. Pour démêler les facteurs locaux (forme, profondeur, âge) des facteurs régionaux (position géographique), les espèces ont été sélectionnées avec des dispersions larvaires contrastées.

La partie 4 est consacrée à une étude de planification prospective d'un réseau d'aires marines protégées connectées. Deux espèces largement distribuées dans le golfe du Lion avec des dispersions larvaires équivalentes mais avec des périodes de pontes différentes (juin-juillet et août-septembre) ont été sélectionnées. Cette étude, dans un premier temps, examine comment se comporte le plan d'extension d'aires marines protégées avec ou sans intégration de la dispersion larvaire au sein du réseau de substrats rocheux naturels. Dans un second temps, les récifs artificiels ont été ajoutés au réseau des habitats naturels afin d'examiner si leur présence modifie la connectivité fonctionnelle au sein du réseau d'habitats naturels. Les outils de planification spatiale Marxan et Marxan Connect ont été utilisés pour élaborer des schémas prospectifs des réseaux d'aires marines protégées. Cette étude a combiné des modèles biophysiques, des cartes de distribution des espèces et des données socio-économiques.

## Références

- Abesamis, R.A., Russ, G.R., 2005. Density-Dependent Spillover from a Marine Reserve: Long-Term Evidence. *Ecological Applications* 15, 1798–1812.
- Adams, T.P., Miller, R.G., Aleynik, D., Burrows, M.T., 2014. Offshore marine renewable energy devices as stepping stones across biogeographical boundaries. *J Appl Ecol* 51, 330–338. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12207>
- Aloisi, J.-C., Monaco, A., 1977. Données nouvelles sur le plio-pléistocène du Languedoc. *Géologie Méditerranéenne* 4, 299–306. <https://doi.org/10.3406/geolm.1977.1011>
- Ardizzone, G.D., Belluscio, A., Gravina, M.F., Somaschini, A., 1996. Colonization and Disappearance of *Mytilus galloprovincialis* Lam. on an Artificial Habitat in the Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 43, 665–676. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0095>
- Auffret, A., Plue, J., Cousins, S., 2015. The spatial and temporal components of functional connectivity in fragmented landscapes. *Ambio* 44, 51–59. <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0588-6>
- Baine, M., 2001. Artificial reefs: a review of their design, application, management and performance. *Ocean & Coastal Management* 44, 241–259. [https://doi.org/10.1016/S0964-5691\(01\)00048-5](https://doi.org/10.1016/S0964-5691(01)00048-5)
- Balbar, A.C., Metaxas, A., 2019. The current application of ecological connectivity in the design of marine protected areas. *Global Ecology and Conservation* 17, e00569. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00569>
- Beger, M., Metaxas, A., Balbar, A.C., McGowan, J.A., Daigle, R., Kuempel, C.D., Treml, E.A., Possingham, H.P., 2022. Demystifying ecological connectivity for actionable spatial conservation planning. *Trends in Ecology & Evolution* 37, 1079–1091. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.09.002>
- Benaka, L.R., National Sea Grant College Program (U.S.), American Fisheries Society (Eds.), 1999. Fish habitat: essential fish habitat and rehabilitation, American Fisheries Society symposium. Presented at the Sea Grant Symposium on Fish Habitat, American Fisheries Society, Bethesda, Md.
- Berné, S., Carré D., Loubrieu B., Mazé, P., Morvan, L., Normand, A., 2004. Le golfe du Lion, carte morpho-bathymétrique. ISBN 978-2-84433-140-3
- Bianchi, C.N., Morri, C., 2000. Marine Biodiversity of the Mediterranean Sea: Situation, Problems and Prospects for Future Research. *Marine Pollution Bulletin* 40, 367–376. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(00\)00027-8](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00027-8)
- Birchenough, S.N.R., Degraer, S., 2020. Science in support of ecologically sound decommissioning strategies for offshore man-made structures: taking stock of current knowledge and considering future challenges. *ICES Journal of Marine Science* 77, 1075–1078. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa039>

- Bishop, M.J., Mayer-Pinto, M., Airoidi, L., Firth, L.B., Morris, R.L., Loke, L.H.L., Hawkins, S.J., Naylor, L.A., Coleman, R.A., Chee, S.Y., Dafforn, K.A., 2017. Effects of ocean sprawl on ecological connectivity: impacts and solutions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 492, 7–30. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.01.021>
- Blouet, S., Quittet, L., Agin, G., Thorin, S., Dalias, N., Marobin, D., Lenfant, P., Guizien, K., 2021. Database of the location and typology of artificial reefs in the Gulf of Lion (NW Mediterranean Sea). <https://doi.org/10.17882/81407>
- Bohnsack, J.A., Sutherland, D.L., 1985. Artificial reef research: a review with recommendations for future priorities. *bulletin of marine science* 37, 30.
- Bortone, S.A., Martin, T., Bundrick, C.M., 1994. Factors Affecting Fish Assemblage Development on a Modular Artificial Reef in a Northern Gulf of Mexico Estuary. *Bulletin of Marine Science* 55, 319–332.
- Botsford, L.W., Micheli, F., Hastings, A., 2003. Principles for the design of marine reserves. *Ecological Applications* 13, 25–31. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0025:PFTDOM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0025:PFTDOM]2.0.CO;2)
- Bugnot, A., Mayer-Pinto, M., Airoidi, L., Heery, E., Johnston, E., Critchley, L., Strain, E., Morris, R., Loke, L., Bishop, M., Sheehan, E., Coleman, R., Dafforn, K., 2021. Current and projected global extent of marine built structures. *Nature Sustainability* 4, 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-00595-1>
- Bulleri, F., Chapman, M.G., 2010. The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. *Journal of Applied Ecology* 47, 26–35. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01751.x>
- Chen, E.Y.-S., 2021. Often Overlooked: Understanding and Meeting the Current Challenges of Marine Invertebrate Conservation. *Frontiers in Marine Science* 8.
- Chen, J.-L., Chuang, C.-T., Jan, R.-Q., Liu, L.-C., Jan, M.-S., 2013. Recreational Benefits of Ecosystem Services on and around Artificial Reefs: A Case Study in Penghu, Taiwan. *Ocean & Coastal Management* 85, 58–64. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.09.005>
- Coma, R., Ribes, M., Zabala, M., Giti, J.-M., 1995. Reproduction and cycle of gonadal development in the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 117, 173–183. <https://doi.org/10.3354/meps117173>
- Coolen, J.W.P., Boon, A.R., Crooijmans, R., Pelt, H. van, Kleissen, F., Gerla, D., Beermann, J., Birchenough, S.N.R., Becking, L.E., Luttikhuisen, P.C., 2020. Marine stepping-stones: Connectivity of *Mytilus edulis* populations between offshore energy installations. *Molecular Ecology* 29, 686–703. <https://doi.org/10.1111/mec.15364>
- Costello, M.J., Coll, M., Danovaro, R., Halpin, P., Ojaveer, H., Miloslavich, P., 2010. A Census of Marine Biodiversity Knowledge, Resources, and Future Challenges. *PLOS ONE* 5, e12110. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012110>
- Cowen, R., Gawarkiewicz, G., Pineda, J., Thorrold, S., Werner, F., 2007. Population Connectivity in Marine Systems: An Overview. *Oceanography* 20. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2007.26>

- Cowen, R.K., Sponaugle, S., 2009. Larval Dispersal and Marine Population Connectivity. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 1, 443–466. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163757>
- Cupido, R., Cocito, S., Barsanti, M., Sgorbini, S., Peirano, A., Santangelo, G., 2009. Unexpected long-term population dynamics in a canopy-forming gorgonian coral following mass mortality. *Marine Ecology Progress Series* 394, 195–200. <https://doi.org/10.3354/meps08260>
- Cupido, R., Cocito, S., Manno, V., Ferrando, S., Peirano, A., Iannelli, M., Bramanti, L., Santangelo, G., 2012. Sexual structure of a highly reproductive, recovering gorgonian population: quantifying reproductive output. *Marine Ecology Progress Series* 469, 25–36. <https://doi.org/10.3354/meps09976>
- Cupido, R., Cocito, S., Sgorbini, S., Bordone, A., Santangelo, G., 2008. Response of a gorgonian (*Paramuricea clavata*) population to mortality events: recovery or loss. *Aquatic conservation marine and freshwater ecosystems*.
- Dafforn, K.A., Glasby, T.M., Airoidi, L., Rivero, N.K., Mayer-Pinto, M., Johnston, E.L., 2015. Marine urbanization: an ecological framework for designing multifunctional artificial structures. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13, 82–90. <https://doi.org/10.1890/140050>
- Dahlgren, C., Kellison, G., Adams, A., Gillanders, B., Kendall, M., Layman, C., Ley, J., Nagelkerken, I., Serafy, J., 2006. Marine nurseries and effective juvenile habitats: concepts and applications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 312, 291–295. <https://doi.org/10.3354/meps312291>
- Dayton, P.K., 1971. Competition, Disturbance, and Community Organization: The Provision and Subsequent Utilization of Space in a Rocky Intertidal Community. *Ecological Monographs* 41, 351–389. <https://doi.org/10.2307/1948498>
- Dong, Y., Huang, X., Wang, W., Li, Y., Wang, J., 2016. The marine ‘great wall’ of China: local- and broad-scale ecological impacts of coastal infrastructure on intertidal macrobenthic communities. *Diversity Distrib.* 22, 731–744. <https://doi.org/10.1111/ddi.12443>
- Dugan, J.E., Airoidi, L., Chapman, M.G., Walker, S.J., Schlacher, T., 2011. Estuarine and Coastal Structures, in: *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. Elsevier, pp. 17–41. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374711-2.00802-0>
- Dunn, D.C., Harrison, A.-L., Curtice, C., DeLand, S., Donnelly, B., Fujioka, E., Heywood, E., Kot, C.Y., Poulin, S., Whitten, M., Åkesson, S., Alberini, A., Appeltans, W., Arcos, J.M., Bailey, H., Ballance, L.T., Block, B., Blondin, H., Boustany, A.M., Brenner, J., Catry, P., Cejudo, D., Cleary, J., Corkeron, P., Costa, D.P., Coyne, M., Crespo, G.O., Davies, T.E., Dias, M.P., Douvère, F., Ferretti, F., Formia, A., Freestone, D., Friedlaender, A.S., Frisch-Nwakanma, H., Froján, C.B., Gjerde, K.M., Glowka, L., Godley, B.J., Gonzalez-Solis, J., Granadeiro, J.P., Gunn, V., Hashimoto, Y., Hawkes, L.M., Hays, G.C., Hazin, C., Jimenez, J., Johnson, D.E., Luschi, P., Maxwell, S.M., McClellan, C., Modest, M., Notarbartolo di Sciara, G., Palacio, A.H., Palacios, D.M., Pauly, A., Rayner, M., Rees, A.F., Salazar, E.R., Secor, D., Sequeira, A.M.M., Spalding, M., Spina, F., Van Parijs, S., Wallace, B., Varo-Cruz, N., Virtue, M., Weimerskirch, H., Wilson, L., Woodward, B., Halpin, P.N., 2019. The importance of migratory connectivity for global ocean policy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286, 20191472. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1472>

- Dupont, J.M., 2008. Artificial Reefs as Restoration Tools: A Case Study on the West Florida Shelf. *Coastal Management* 36, 495–507. <https://doi.org/10.1080/08920750802395558>
- Ehler, C., Zaucha, J., Gee, K., 2019. Maritime/Marine Spatial Planning at the Interface of Research and Practice, in: Zaucha, J., Gee, K. (Eds.), *Maritime Spatial Planning: Past, Present, Future*. Springer International Publishing, Cham, pp. 1–21. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-98696-8\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-98696-8_1)
- England, N., 2011. PISCO-The Science of Marine Reserves - PISCO. *Natural England* -
- Estournel, C., 2003. Observation and modeling of the winter coastal oceanic circulation in the Gulf of Lion under wind conditions influenced by the continental orography (FETCH experiment). *J. Geophys. Res.* 108, 8059. <https://doi.org/10.1029/2001JC000825>
- Evans, A.J., Lawrence, P.J., Natanzi, A.S., Moore, P.J., Davies, A.J., Crowe, T.P., McNally, C., Thompson, B., Dozier, A.E., Brooks, P.R., 2021. Replicating natural topography on marine artificial structures – A novel approach to eco-engineering. *Ecological Engineering* 160, 106144. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.106144>
- Firth, L.B., White, F.J., Schofield, M., Hanley, M.E., Burrows, M.T., Thompson, R.C., Skov, M.W., Evans, A.J., Moore, P.J., Hawkins, S.J., 2016. Facing the future: the importance of substratum features for ecological engineering of artificial habitats in the rocky intertidal. *Mar. Freshwater Res.* 67, 131–143. <https://doi.org/10.1071/MF14163>
- Fortune, I.S., Paterson, D.M., 2020. Ecological best practice in decommissioning: a review of scientific research. *ICES Journal of Marine Science* 77, 1079–1091. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy130>
- Frazão Santos, C., Ehler, C.N., Agardy, T., Andrade, F., Orbach, M.K., Crowder, L.B., 2019. Marine Spatial Planning, in: *World Seas: An Environmental Evaluation*. Elsevier, pp. 571–592. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805052-1.00033-4>
- Gerber, L.R., Botsford, L.W., Hastings, A., Possingham, H.P., Gaines, S.D., Palumbi, S.R., Andelman, S., 2003. Population models for marine reserve design: a retrospective and prospective synthesis. *Ecological Applications* 13, 47–64. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0047:PMFMRD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0047:PMFMRD]2.0.CO;2)
- Giangrande, A., 1997. Polychaete reproductive patterns, life cycles and life histories: An overview. *Oceanography and Marine Biology: an annual review*. Vol 35 35, 323–386.
- Giese, A.C., 1959. Comparative Physiology: Annual Reproductive Cycles of Marine Invertebrates. *Annu. Rev. Physiol.* 21, 547–576. <https://doi.org/10.1146/annurev.ph.21.030159.002555>
- Giménez, L., Robins, P., Jenkins, S.R., 2020. Role of trait combinations, habitat matrix, and network topology in metapopulation recovery from regional extinction. *Limnol Oceanogr* 65, 775–789. <https://doi.org/10.1002/lno.11347>
- Gomez, C.G., Gonzalez, A., Guzman, H.M., 2018. Reproductive traits and their relationship with water temperature in three common octocoral (Anthozoa: Octocoralia) species from the tropical eastern Pacific. *Bulletin of Marine Science* 94, 1527–1541. <https://doi.org/10.5343/bms.2017.1051>

- Grinnell, J., 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34, 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Guizien, K., Belharet, M., Marsaleix, P., Guarini, J.M., 2012. Using larval dispersal simulations for marine protected area design: Application to the Gulf of Lions (northwest Mediterranean). *Limnology and Oceanography* 57, 1099–1112. <https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.4.1099>
- Halpern, B.S., Warner, R.R., 2003. Review Paper. Matching marine reserve design to reserve objectives. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270, 1871–1878. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2405>
- Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396, 41–49. <https://doi.org/10.1038/23876>
- Hastings, A., Botsford, L., 2006. Persistence of spatial populations depends on returning home. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 6067–72. <https://doi.org/10.1073/pnas.0506651103>
- Hilty, J., Worboys, G.L., Keeley, A., Woodley, S., Lausche, B.J., Locke, H., Carr, M., Pulsford, I., Pittock, J., White, J.W., Theobald, D.M., Levine, J., Reuling, M., Watson, J.E.M., Ament, R., Tabor, G.M., 2020. Guidelines for conserving connectivity through ecological networks and corridors. IUCN, International Union for Conservation of Nature. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2020.PAG.30.en>
- Hoegh-Guldberg, O., Bruno, J.F., 2010. The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science* 328, 1523–1528. <https://doi.org/10.1126/science.1189930>
- Horn, H.S., 1974. The Ecology of Secondary Succession. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, 25–37. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.000325>
- Horta e Costa, B., Claudet, J., Franco, G., Erzini, K., Caro, A., Gonçalves, E.J., 2016. A regulation-based classification system for Marine Protected Areas (MPAs). *Marine Policy* 72, 192–198. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2016.06.021>
- Hovel, K.A., Lipcius, R.N., 2001. Habitat Fragmentation in a Seagrass Landscape: Patch Size and Complexity Control Blue Crab Survival. *Ecology* 82, 1814–1829. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1814:HFIASL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1814:HFIASL]2.0.CO;2)
- Kenchington, R., Ward, T., Hegerl, E., 2003. The benefits of marine protected areas. p38.
- Kinlan, B.P., Gaines, S.D., 2003. Propagule Dispersal in Marine and Terrestrial Environments: A Community Perspective. *Ecology* 84, 2007–2020.
- Kool, J.T., Moilanen, A., Treml, E.A., 2013. Population connectivity: recent advances and new perspectives. *Landscape Ecol* 28, 165–185. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9819-z>
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology: The metacommunity concept. *Ecology Letters* 7, 601–613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>

- Lester, S., Halpern, B., Grorud-Colvert, K., Lubchenco, J., Ruttenberg, B., Gaines, S., Aíramé, S., Warner, R., 2009. Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 384, 33–46. <https://doi.org/10.3354/meps08029>
- Linares, C., Doak, D.F., Coma, R., Díaz, D., Zabala, M., 2007. Life history and viability of a long-lived marine invertebrate: the octocoral *Paramuricea clavata*. *Ecology* 88, 918–928. <https://doi.org/10.1890/05-1931>
- Medoff, S., Lynham, J., Raynor, J., 2022. Spillover benefits from the world's largest fully protected MPA. *Science* 378, 313–316. <https://doi.org/10.1126/science.abn0098>
- Mellin, C., Aaron MacNeil, M., Cheal, A.J., Emslie, M.J., Julian Caley, M., 2016. Marine protected areas increase resilience among coral reef communities. *Ecology Letters* 19, 629–637. <https://doi.org/10.1111/ele.12598>
- Merenlender, A.M., Keeley, A.T.H., Hilty, J.A., 2022. Ecological corridors for which species? *Therya* 13, 45–55. <https://doi.org/10.12933/therya-22-1162>
- Millot, C., 1990. The Gulf of Lions' hydrodynamics. *Continental Shelf Research* 10, 885–894. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(90\)90065-T](https://doi.org/10.1016/0278-4343(90)90065-T)
- Moura, A., Boaventura, D., Cúrdia, J., Carvalho, S., da Fonseca, L.C., Leitão, F.M., Santos, M.N., Monteiro, C.C., 2007. Effect of depth and reef structure on early macrobenthic communities of the Algarve artificial reefs (southern Portugal). *Hydrobiologia* 580, 173–180. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0455-y>
- Moura, A., Cancela da Fonseca, L., Cúrdia, J., Carvalho, S., Boaventura, D., Cerqueira, M., Leitão, F., Santos, M., Monteiro, C., 2008. Is surface orientation a determinant for colonisation patterns of vagile and sessile macrobenthos on artificial reefs? *Biofouling* 24, 381–91. <https://doi.org/10.1080/08927010802256414>
- Neumann, B., Vafeidis, A.T., Zimmermann, J., Nicholls, R.J., 2015. Future Coastal Population Growth and Exposure to Sea-Level Rise and Coastal Flooding - A Global Assessment. *PLoS ONE* 10, e0118571. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118571>
- Padron, M., Costantini, F., Baksay, S., Bramanti, L., Guizien, K., 2018. Passive larval transport explains recent gene flow in a Mediterranean gorgonian. *Coral Reefs* 37. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-1674-1>
- Paxton, A.B., Steward, D.N., Harrison, Z.H., Taylor, J.C., 2022. Fitting ecological principles of artificial reefs into the ocean planning puzzle. *Ecosphere* 13. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3924>
- Pechenik, J.A., 1999. On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series* 177, 269–297. <https://doi.org/10.3354/meps177269>
- Pineda, J., Reynolds, N.B., Starczak, V.R., 2009. Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Popul Ecol* 51, 17–32. <https://doi.org/10.1007/s10144-008-0118-0>

- Pioch, S., Relini, G., Souche, J.C., Stive, M.J.F., De Monbrison, D., Nassif, S., Simard, F., Allemand, D., Saussol, P., Spieler, R., Kilfoyle, K., 2018. Enhancing eco-engineering of coastal infrastructure with eco-design: Moving from mitigation to integration. *Ecological Engineering* 120, 574–584. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.05.034>
- Porter, E., Ponchon, A., Allgayer, R., Finnegan, S., Travis, J., Layton, K., 2021. Functional Connectivity in Multi-Habitat Marine Species. <https://doi.org/10.20944/preprints202101.0340.v1>
- Qian, P.-Y., 1999. Larval settlement of polychaetes. p 15.
- Reuchlin-Hugenholtz, E., Shackell, N.L., Hutchings, J.A., 2015. The Potential for Spatial Distribution Indices to Signal Thresholds in Marine Fish Biomass. *PLOS ONE* 10, e0120500. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120500>
- Riera, E., 2020. Vers une construction raisonnée d'une nouvelle génération de récifs artificiels : Analyses comparatives des facteurs intrinsèques favorisant leur colonisation de la micro à la macro-échelle. Thèse de doctorat. P 192
- Roberts, C.M., Hawkins, J.P., 2000. Fully-protected marine reserves: a guide.
- Rossi, S., Gili, J.-M., 2009. Reproductive features and gonad development cycle of the soft bottom-gravel gorgonian *Leptogorgia sarmentosa* (Esper, 1791) in the NW Mediterranean Sea. *Invertebrate Reproduction & Development* 53, 175–190. <https://doi.org/10.1080/07924259.2009.9652304>
- Rossi, V., Ser-Giacomi, E., López, C., Hernández-García, E., 2014. Hydrodynamic provinces and oceanic connectivity from a transport network help designing marine reserves. arXiv:1407.6920 [physics]. <https://doi.org/10.1002/2014GL059540>
- Rouanet, E., Astruch, P., Antonioli, A., 2015. how artificial reef design and architectural complexity affect the benthic colonization. *Proceedings of the RECIF*. Caen, France, 27-29.
- Salaün, J., Pioch, S., Dauvin, J.-C., 2020. Description of a theoretical social-ecological approach to manage artificial reefs. *Vie Milieu* 9.
- Sciberras, M., Jenkins, S.R., Kaiser, M.J., Hawkins, S.J., Pullin, A.S., 2013. Evaluating the biological effectiveness of fully and partially protected marine areas. *Environmental Evidence* 2, 4. <https://doi.org/10.1186/2047-2382-2-4>
- Seaman, W. (Ed.), 2000. *Artificial Reef Evaluation: With Application to Natural Marine Habitats*. CRC Press, Boca Raton. <https://doi.org/10.1201/9781420036633>
- Shanks, A.L., Grantham, B.A., Carr, M.H., 2003. Propagule Dispersal Distance and the Size and Spacing of Marine Reserves. *Ecological Applications* 13, 159–169. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0159:PDDATS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0159:PDDATS]2.0.CO;2)
- Spalding, M., Burke, L., Wood, S.A., Ashpole, J., Hutchison, J., zu Ermgassen, P., 2017. Mapping the global value and distribution of coral reef tourism. *Marine Policy* 82, 104–113. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2017.05.014>

- Steimle, F., 2002. Benthic macrofauna productivity enhancement by an artificial reef in Delaware Bay, USA. *ICES Journal of Marine Science* 59, S100–S105. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1268>
- Svane, I., Petersen, J.K., 2001. On the Problems of Epibioses, Fouling and Artificial Reefs, a Review. *Marine Ecology* 22, 169–188. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0485.2001.01729.x>
- Tessier, A., 2013. Caractérisation des Récifs Artificiels du Golfe du Lion : de l'écologie aux usagers 316.
- Tessier, A., Francour, P., Charbonnel, E., Dalias, N., Bodilis, P., Seaman, W., Lenfant, P., 2015. Assessment of French artificial reefs: due to limitations of research, trends may be misleading. *Hydrobiologia* 753, 1–29. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2213-5>
- Tesson, M., Gensous, B., 1998. L'enregistrement des cycles climatiques et eustatiques quaternaires de marges récentes du bassin Nord-Méditerranéen. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* 326, 121–127. [https://doi.org/10.1016/S1251-8050\(97\)87456-3](https://doi.org/10.1016/S1251-8050(97)87456-3)
- Thorson, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews* 25, 1–45. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1950.tb00585.x>
- Tischendorf, L., Fahrig, L., 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90, 7–19. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900102.x>
- Treml, E.A., Ford, J.R., Black, K.P., Swearer, S.E., 2015. Identifying the key biophysical drivers, connectivity outcomes, and metapopulation consequences of larval dispersal in the sea. *Mov Ecol* 3, 17. <https://doi.org/10.1186/s40462-015-0045-6>
- Trombulak, S.C., Frissell, C.A., 2000. Review of Ecological Effects of Roads on Terrestrial and Aquatic Communities. *Conservation Biology* 14, 18–30. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99084.x>
- Trouillet, B., 2018. Les pêches dans la planification spatiale marine au crible des géotechnologies: perspectives critiques sur le `` spatial '' et `` l'environnement ''. 126.
- Ulses, C., Estournel, C., Bonnin, J., Durrieu de Madron, X., Marsaleix, P., 2008. Impact of storms and dense water cascading on shelf-slope exchanges in the Gulf of Lion (NW Mediterranean). *Journal of Geophysical Research: Oceans* 113. <https://doi.org/10.1029/2006JC003795>
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277, 494–499. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>
- Vivier, B., Dauvin, J.-C., Navon, M., Rusig, A.-M., Mussio, I., Orvain, F., Boutouil, M., Claquin, P., 2021. Marine artificial reefs, a meta-analysis of their design, objectives and effectiveness. *Global Ecology and Conservation* e01538. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01538>
- Watson, J.E.M., Dudley, N., Segan, D.B., Hockings, M., 2014. The performance and potential of protected areas. *Nature* 515, 67–73. <https://doi.org/10.1038/nature13947>



## Partie 2 : Habitat suitability modelling for five gorgonian species in the NW Mediterranean sea

---



Dessin : Cyril Girard

Sylvain Blouet<sup>1,2</sup>, Lorenzo Bramanti<sup>1</sup> and Katell Guizien<sup>1</sup>

<sup>1</sup> CNRS-Sorbonne Université, Laboratoire d'Ecogéochimie des Environnements Benthiques, LECOB, Observatoire Océanologique de Banyuls Sur Mer, 66650 Banyuls sur Mer, France.

<sup>2</sup> Ville d'Agde, Aire marine protégée de la côte agathoise, 34300 Agde, France.

Article in review: Mediterranean Marine Science (MMS)

Version post-soutenance

## Abstract

Engineer species, such as gorgonians, provide several ecosystem services and play a significant role in the maintenance of biodiversity. We aimed to test an ecological niche modelling approach in the marine shallow environment and identify the ecological niche of gorgonian species for future conservation actions. We analysed a unique dataset of spatialized inventories on a regular grid (< 800 m) along 450 km of coastline of five gorgonian species commonly found in the Mediterranean shallow habitats (10-50 m deep). We replicated data collection in 2013 and 2020. Ten non-correlated environmental predictors derived from the most advanced geomorphological and hydrological data were used to assess the ecological niche of the five species using maximum entropy (Maxent). The difference in the spatial distribution of the five gorgonian species in the Gulf of Lion enabled us to differentiate the niche of the five species. The model confirmed that depth, rugosity, sea surface and bottom temperatures, flow speed and turbidity are significant drivers for gorgonian's distribution, but in different associations. The reduction of the number of presence observations did not alter the quality of the prediction as long as the observation points were spread over the entire variability range of predictors. The latter can be achieved by only including presence observations from highly protected zones of the marine protected areas of the region. Our results provide a greater understanding of the factors shaping the distribution of five gorgonian species commonly found in Mediterranean shallow areas.

**Key words:** gorgonians; Maxent; marine protected area; distribution; habitat suitability; Mediterranean.

## Introduction

The maintenance of the ecosystem services provided by the ocean that contribute to human welfare is one of the 17 sustainable development goals identified by the General Assembly of the United Nations in 2015 (<https://sdgs.un.org/fr/goals>). Such an objective is encompassed in the European Marine Spatial Planning framework which aims to take into account the interactions between different human activities at sea, including biodiversity protection (DIRECTIVE 2014/89/UE). One-step in marine spatial planning is mapping biodiversity and the ecosystem services it delivers, together with understanding its drivers, in order to be able to forecast its evolution under different development scenarios (Bailey, 2010).

During the last 20 years, In the Mediterranean Sea, several research programs focused on obtaining spatial information on marine habitats and the distribution range of marine species in order to begin implementing marine spatial planning (Gerovasileiou *et al.*, 2019). In this region, marine species inventories, however, have generally been restricted to a limited number of locations, often in Marine Protected Areas (MPAs), although recent citizen science projects attempted to expand this spatial scale (Bramanti *et al.*, 2011; Ponti *et al.*, 2019). Ecological niche modelling (ENM) can be a powerful complementary tool to refine species habitat mapping. It currently relies on correlative approaches, which are based on the assumption that the suitable environment of a species controls its range and allows one to project species distribution range in the geographical space using environmental predictors (Sillero *et al.*, 2021). Early ENMs used statistical modelling such as Generalised Linear Modelling (GLM, McCullagh *et al.*, 1983) relating presence-absence to environmental descriptors. Machine learning models that use presence-only data (Maxent, Phillips *et al.*, 2006, Random Forest, Breiman *et al.*, 2001), together with satellite imaging boosted ecological niche modelling applications at large spatial scale. The performance of various ENM algorithms have been systematically compared, showing species-related performance and suggesting no single algorithm outcompete others strengths and limitations (reviewed in Guisan *et al.*, 2017). An important conclusion about the performance of ENM is their sensitivity to the number of environmental predictors used (Sainz-Villegas *et al.*, 2022). The ensemble averaging of multiple ENM outputs has been proposed to improve species spatial distribution mapping (Achu *et al.*, 2021). Still, this improvement blurs the explanation link of the environmental predictors. Among ENMs, the machine-learning model Maxent is one of the most tested. It displays ecologically meaningful responses to environmental predictors and is less data

(presence-only) demanding than GLM, its statistical counterpart that requires more extended datasets with presence and absence (Elith *et al.*, 2006; Wisz *et al.*, 2008; Sainz-Villegas *et al.*, 2022). Specifically, using presence-only data avoids the assumption that the absence of a species means habitat unsuitability, when in fact it could be the result of either disturbance or ineffective dispersal (Jarnevich *et al.*, 2015). The most commonly reported sampling biases are geographic biases - such as partial distributions and environmental biases - leading to either unreliable results or to niche estimates with underrepresented subsets of the population environmental space (Sillero *et al.*, 2021). The pressures on the habitats can also bias model construction. Indeed, the absence of a species can result from anthropogenic pressures irrespective of the characteristics of the habitat to support this species, that should be disregarded in ENM applications. Highly protected zones within MPAs might therefore be preferred locations for presence observations in order to limit confusion between predictors of the ecological niche and habitats degraded by direct anthropogenic pressures. In the present study, we aimed to develop an ecological niche model for the most common gorgonian species in the NW Mediterranean, using an extensive dataset of presence observations covering a wide range of environmental conditions in the NW Mediterranean Sea, inside and outside of MPAs.

Gorgonians (octocorals with an internal skeletal axis, McFadden *et al.*, 2022) are among the most emblematic species of the Mediterranean Sea, playing an essential role in shaping and structuring the biological diversity on the rocky temperate marine habitats (Gili & Coma, 1998; Bo *et al.*, 2017). A high density of gorgonians visually forms underwater forests (animal forests, *sensu* Rossi *et al.*, 2017) which increase the biodiversity and the biomass of the rocky bottom fauna inside their canopies (Ballesteros, 2006; Rossi *et al.*, 2017). Dense canopies can reduce the impact of mucilaginous algae on understory communities, by trapping them in the upper part of their three-dimensional structures (Piazzi *et al.*, 2018), which also limits the presence of invasive alien species (Ponti *et al.*, 2019). The underwater landscape formed by gorgonian forests attracts scuba divers, providing significant benefits to the coastal economy (Ballesteros, 2006; Bramanti *et al.*, 2011). Most gorgonians have a pluri-decadal life-span with slow population dynamics, slow growths and low recruitment rates. As a result, they are less resilient to frequent disturbances compared to other species (Garrabou *et al.*, 2001; Linares *et al.*, 2008; Sini *et al.*, 2015; Bo *et al.*, 2017). The conservation of gorgonians is thus a major challenge for the maintenance of the biodiversity they shelter and the economic benefits they provide. In the Mediterranean Sea, 20 species of gorgonians have been identified, two of which are endemic (*Paramuricea macrospina*, Von Koch, 1882, and *Spinimuricea klavereni*, Carpine & Grasshoff,

1975). At the international level, four species are classified by the International Union for Conservation of Nature (IUCN) as Critically Endangered (*Isidella elongata*, Esper, 1788), Endangered (*Corallium rubrum*, Linnaeus, 1758) and Vulnerable (*Ellisella paraplexauroides*, Stiasny, 1936, and *Paramuricea clavata*, Risso, 1826). *E. paraplexauroides* and *C. rubrum* are included in a regional legal framework (protocol SPA/BD, Bern Convention and GFCM recommendation). At national level, among the 24 countries and territories bordering the Mediterranean, 13 implemented specific national laws for the protection of gorgonians but they only protect one species (*C. rubrum*), with the exception of Montenegro and Croatia whose national laws also protect *Eunicella cavolini* (Koch, 1887), *Eunicella stricta* (Bertoloni, 1810) and *Eunicella verrucosa* (Pallas, 1766) (Bo *et al.*, 2017).

Among the Mediterranean gorgonian species, five are common in the rocky communities of shallow (0-50 m) coastal waters : *Eunicella singularis* (Esper, 1791), *Leptogorgia sarmentosa* (Esper, 1789), *Eunicella cavolini*, *Paramuricea clavata* and *Corallium rubrum* (Weinberg, 1979a). The five species have a wide Mediterranean Sea distribution but also extend (except *E. cavolini*, López-González *et al.*, 1993) to the Atlantic Ocean on the coasts of Morocco (Zibrowius *et al.*, 1984; Grasshoff *et al.*, 1977) and Portugal (Cúrdia *et al.*, 2013; Boavida *et al.*, 2016)

In the Mediterranean, they have mainly been studied in the northwestern basin (Carpine & Grasshoff, 1975; Charbonnier & Garcia, 1984; Cocito *et al.*, 2002; Linares *et al.*, 2007; Tsounis *et al.*, 2010; Bramanti *et al.*, 2011; Gori *et al.*, 2011; Bo *et al.*, 2012 ; Garrabou *et al.*, 2014; Sini *et al.*, 2015; Ponti *et al.*, 2019; Liconti *et al.*, 2022; for deep observations but see Di Camillo *et al.*, 2018) although their distribution extends to the Tunisian and Sicilian coast of the Ionian basin (Canessa *et al.*, 2023), in the Aegean Sea (Salomidi *et al.*, 2009; Vafidis 2009; Sini *et al.*, 2015; Çinar *et al.*, 2018; Ponti *et al.*, 2019; Canessa *et al.*, 2023) and the Sea of Marmara (Topçu & Öztürk, 2015). No populations were found in the easternmost part of the Mediterranean basin but this absence could be due to a lack of data (Bo *et al.*, 2017). *Paramuricea clavata*, *C. rubrum* and *E. cavolini* have a wide bathymetric distribution from -10 m to >-1000 m (Bo *et al.*, 2012; Angiolillo *et al.*, 2016; Grinyó *et al.*, 2016; Knittweis *et al.*, 2016; Carugati *et al.*, 2022).

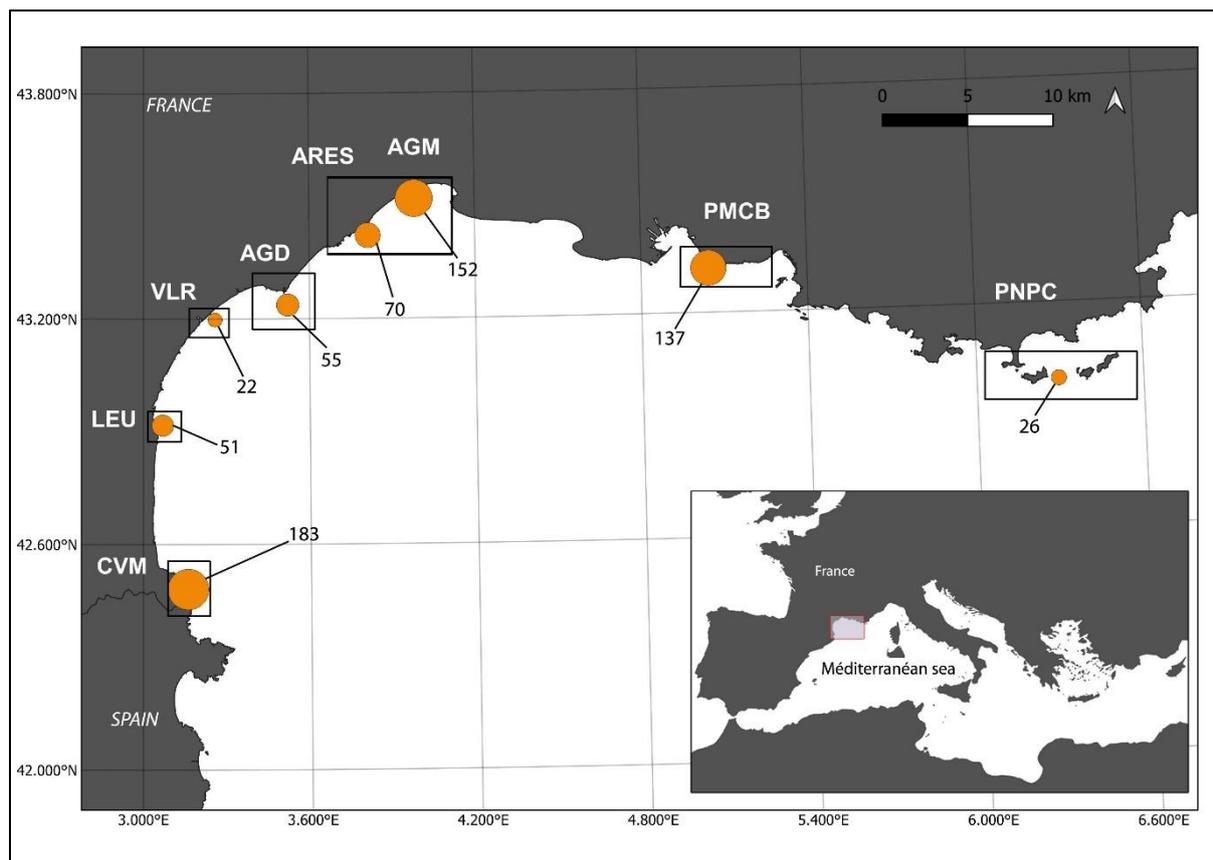
In this study, we analysed the spatial distribution of *E. singularis*, *L. sarmentosa*, *E. cavolini*, *P. clavata* and *C. rubrum* in their shallow bathymetric range (10-50 m) in the eight major rocky habitat spots of the French Mediterranean coasts (spanning 3.5 degrees of longitude, from Toulon to Cerbère), using spatialized inventories performed on a regular grid (< 800 m). The ecological niche and distribution area of suitable habitats were modelled with Maxent software

to identify the main environmental predictors that influence the spatial distribution of the five species. We also assessed whether sampling restricted to the five highly protected zones of the MPAs within the study area (which can be considered free from the main direct anthropogenic pressures impacting the gorgonians such as anchoring, nets, scuba diving, etc.) would affect model predictions. We also tested the sensitivity of the model fit to a reduced number of occurrences and their geographic position.

## Materials and methods

### Study area

The study area extends along 450 km of the French Mediterranean coastline, from Toulon to Cerbère, and from the coast down to the 50 m isobath. Along this coastline, the seabed mainly consists of a soft bottom with a few small patches of rocky habitat between 76 (VLR) and 3123 hectares (AGM). A set of eight sites (National Park of Port Cros: PNPC, Parc Marin de la Côte Bleue: PMCB, Aigues-Mortes: AGM, Aresquiers: ARES, Agde: AGD, Valras: VLR, Leucate: LEU, Côte Vermeille: CVM; Figure 9) within this fragmented rocky habitat were investigated to assess the niche preferences of the five erect Octocorallia: *Eunicella singularis*, *Eunicella cavolini*, *Paramuricea clavata*, *Leptogorgia sarmentosa* and *Corallium rubrum*. Of the eight sites, five include a high protection zone (according to the classification of Horta e Costa *et al.*, 2016: Fully protected) with different surface areas (PNPC: 1232 ha, AGM:100 ha; AGD: 310 ha, CVM: 69 ha; PMCB: 289 ha; Figure S1).



**Figure 9 :** Map displaying the number of sampling locations in each of the eight sites of the NW Mediterranean Sea. Black rectangles highlight the sampled sites. The orange circles represent the number of sampling points at each site.

## Data collection

### *Species distribution*

The population density of the five species was assessed between 2013 and 2021 in 696 evenly spaced geo-referenced locations covering the hard bottom habitat in all sites except in PNPC where locations were selected based on the known presence of the species *P. clavata* (Guizien *et al.*, 2022; <https://cardobs.mnhn.fr/>; Figure 9 and Figure S1, Supplementary Material). The spacing between sampling points varied from 100 m to 800 m, depending on the bathymetrical steepness of each zone. Using a regular grid in order to avoid the bias of preferential sampling enabled us to estimate that no spatial auto-correlation was observed (Legendre *et al.*, 2002; Merckx *et al.*, 2011). For the five species, a strong nugget effect (Carrasco, 2010) at eight meters distance was observed on empirical variograms (Figure S2, Supplementary Material). In each georeferenced location, all individuals taller than 2 cm (i.e., older than one year) were counted either by direct visual census of autonomous scuba divers or on photographs in four to nine

quadrats of 1 square meter. These surface areas were larger than the minimal area of 2 square meters established for shallow water Octocorallia communities (Weinberg, 1978). The georeferenced database of the five species presence and absence was implemented in GIS software (© QGIS).

## Habitat suitability model

### *The MaxENT model*

Maxent is a machine learning software recognized as the most efficient method in species distribution modelling when presence-only species records are available (Elith *et al.*, 2006; Hernandez *et al.*, 2006, 2008; Bargain *et al.*, 2018). Natively, Maxent estimates Receiving Operator Curve, more explicitly called Relative Occurrence Rate (ROR, Merow *et al.*, 2013) which is defined as the probability for an observed individual to be found in a set of environmental conditions by maximising its entropy probability distribution (i.e., the most spread out or closest to the uniform, Phillips *et al.*, 2006). Hence, Maxent is a niche or habitat suitability model whose predictions, although represented on a spatial grid, relate to environmental predictors only, disregarding spatial locations arrangements except if geographical predictors are explicitly included in the set of environmental descriptors (Elith *et al.*, 2011). The Maxent version 3.4.4 was used.

Setting up the Maxent model requires defining background data, features, regularization multipliers, sampling biases, output types, and diagnostics outputs (see Supplementary Material for details). The quality of Maxent fits is primarily assessed by the Area Under the ROR Curve (AUC). The AUC ranges from 0 (fit worse than random) to 1 (perfect fit). Below 0.5 the prediction is not better than at random, and above 0.7 the prediction is reliable (Zweig & Campbell, 1993).

Background data encompass the definition of a set of grid cells where presence/absence of the species is unknown (a priori with uniform species prevalence is defined) but the type of environmental predictors and their values are known (hereinafter called background grid). The Maxent background grid covered the hard bottom habitat where the five octocoral species exclusively dwell. Data on marine habitats were retrieved from CARTHAM website (<https://geo.data.gouv.fr>). In the eight sites, a large part of the hard bottom habitat was gridded with a set of 8942 georeferenced 100 m x 100 m cells (background grid), according to

availability of environmental predictors data (Figure S1). Overlaying the 8942 background grid cells with the 696 sampling sites (mentioned above) resulted in 444 grid cells where both environmental predictors were defined and the five species presence/absence was assessed. Using 444 regularly spaced grid cells aimed at a priori reducing sampling bias in Maxent fitting, avoiding oversampling in known presence sites. Across the 444 grid cells, *Corallium rubrum* was present in 16 grid cells, *P. clavata* in 18 grid cells, *E. cavolini* in 31 grid cells, *L. sarmentosa* in 62 grid cells and *E. singularis* in 255 grid cells. The implementation of habitats and masks was carried out in © QGIS software.

The environmental predictors were selected within all available geomorphological and hydrological potential predictors, to which were added latitude and longitude as explicit predictors in some modelling test.

Geomorphological predictors were calculated from raw bathymetrical dataset that combined three-dimensional point seedlings from Airborne Laser Imaging Detection and Ranging System (LIDAR) for water depth less than 15 m (LITTO3D, [www.diffusion.shom.fr](http://www.diffusion.shom.fr)) and multibeam echosounder for water depth larger than 15 m, except in PNPC where LIDAR data extended down to 40m water depth. LIDAR data was collected between 2014-2015, except in the CVM zone where it was obtained in 2011. Multibeam echosounder data was assembled from multiple collection periods between 2005 and 2018 and from different operators (Seaview for AGM, ARES and VLR; CEFREM for CVM; Semantic TS for AGD; Copethec and Mesuris for PMCB). Density of LIDAR data decreased from 10 to 0.1 points per square meter, when water depth increased. Density of multibeam echosounder data decreased from 25 to 4 points per square meter. Seven geomorphological metrics commonly used for habitat predictive modelling were computed for each cell of the background grid. These seven metrics describing the seafloor topography were: bottom depth (unit: m), slope (unit: angle degrees), roughness (unit: m), rugosity (no unit), terrain ruggedness index (TRI; unit: m), eastness (no unit) and northness (no unit) orientation (Wilson *et al.*, 2007, see Supplementary Material for details). These metrics were calculated using all raw bathymetrical data within a 20 m x 20 m slab located in the centre of each cell of the background grid.

Hydrological predictors included turbidity and temperature which were measured at the sea surface by satellite imaging (Aquamodis - level-3 global browser : <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/13/>) and simulated temperature and flow speed at the bottom by a coastal ocean circulation model (Briton *et al.*, 2018). Satellite observations came from the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) on board the AQUA satellite. Data

was acquired in 36 spectral bands at three resolutions (250, 500 and 1000 m) and covered all the globe in one to two days. Sea Surface Temperature (SST, unit: °C, 4 µm night time) and turbidity (unit: m<sup>-1</sup>, Diffuse attenuation coefficient at 490 nm) monthly averages at 4 km spatial resolution were extracted between 2003 and 2018 for Turbidity and 2006 and 2018 for SST over the extent of the background grid. For each predictor (SST, Turbidity), the pluri-annual mean was calculated and interpolated at each background grid point using the `griddata` Matlab function with the default linear option. Although Chlorophyll-a concentration is one of the MODIS products (Chla, unit: mg.m<sup>-3</sup>, OCx Algorithm), it was not considered because data was missing in the PMCB site. However, Chlorophyll-a concentration significantly correlated with turbidity in all other sites (Spearman determination coefficient  $R^2 = 0.68$ ,  $p < 0.0001$ ). The coastal ocean circulation simulated data in the NW Mediterranean Sea came from hourly output of a SYMPHONIE 2015, which ran from January 2010 to December 2012 (Briton *et al.*, 2018). The simulation was performed on a 680 x 710 curvilinear horizontal grid and 29 vertical levels of generalised sigma-coordinates covering an area between 3°E and 8°E, 40.5°N and 44°N and from 2 m to 3000 m water depth forced by the three-hourly regional downscaled climate simulations NM12-FREE (Hamon *et al.*, 2016). Monthly statistics of flow speed ( $U_{min} = Q_{10}$  and  $U_{max} = Q_{90}$ , unit: m.s<sup>-1</sup>) and temperature ( $T_{min} = Q_{10}$  and  $T_{max} = Q_{90}$ , unit: degrees Celsius) hourly values at the bottom were computed. Those statistics were then interpolated in each cell of the background grid. As the horizontal resolution at the coast of the ocean circulation model ranged from 80 m to 350 m and water depth was thresholded to 2 m (Briton *et al.*, 2018), the area where ocean circulation was computed was not perfectly overlapping the background grid depicting the rocky habitat near the coast. In this shadow area, ocean variables are undefined and interpolating values on the background grid thus required to define variable values at the coastline. Flow speed values were set to 0 at the coastline, meaning total dissipation of flow energy at the coast. Sea bottom temperature values were set to their average along the 2 m isobath of the ocean circulation model. Inter-annual minimum and maximum at each cell of the background grid were then calculated, taking the minimum and maximum, respectively, of monthly statistics along the three years for bottom flow speed and temperature.

Among those environmental predictors, uncorrelated ones were selected, in order to avoid any identification confusion in Maxent due to their redundancies. Correlations between all possible pairs of predictors were calculated across the background grid range using Spearman's determination coefficient (Figure S3, Supplementary Material), together with Principal Components Analysis (Figure S4, Supplementary Material). When the determination

coefficient of a pair of predictors exceeded 0.7, and their first and second components on the PCA plot were close, one of the two predictors was discarded (Sillero *et al.*, 2021; Figure S4). Among the 13 potential predictors, 10 were not correlated: five geomorphological predictors (Depth, Slope, Rugosity, Eastness and Northness), five hydrological predictors (Umax, annual average SST, Tmin, Tmax and annual average Turbidity). For each of these 10 predictors, their statistical distribution was assessed across the five species' presence location sets, across the entire background grid and on restrictions of the background grid to each of the eight sites to evidence potential sampling bias. All data processing was performed using in-house Matlab© routines.

### *Diagnostics of model fitting*

Model best fit was the average of five replicated probability maps fitted using all predictors under the cross-validate option. For each replicated fit, the presence data was partitioned randomly (random seed option) into a training dataset used to fit the model (75% of presence data) and a testing dataset (25% of presence data). AUC on the training datasets and testing datasets and the relative contribution of each predictor to the replicated fit were calculated to assess the quality of the fit.

The contribution of each predictor in defining each of the five replicated fits was ranked using a jackknife cross-validation procedure (Phillips *et al.*, 2006). To do so, for each of the five presence data partitions, replicated fits were constructed using either a predictor on its own or all predictors except the one in question. Gains and losses of AUC compared to the AUC with all predictors were calculated with and without each predictor, respectively.

Another ranking of the contribution of each predictor to a model was performed using a permutation procedure. For each predictor in turn, the values of that predictor in the training presence and background data were randomly permuted. The model was then re-evaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC indicated that the model depended heavily on that predictor. Values were normalized to give percentages.

Predictor response curves showed how the predicted probability of presence varied with the predictor, holding all other environmental predictors at their mean sample value or using only the corresponding predictor (Supplementary Material).

## Sensitivity of model fitting to potential sampling bias when reducing presence number and their geographical extent

Sampling bias can appear when some environmental conditions are preferentially sampled without respecting the proportion of their availability (Merow *et al.*, 2013). Sampling bias can be the result of geographical or temporal preference in presence exploration or limited presence exploration. Such bias is evident for rare species whose niche is limited in space and requires intensive exploration to be observed. For more widely distributed species, sampling bias is less evident. Among the five gorgonian species, we selected the two species with highest occurrence: *E. singularis* (255 presence data) and *L. sarmentosa* (62 presence data), and assessed the sensitivity of the AUC when decreasing the number of presence data in the training dataset (while still keeping the full presence dataset for testing). To do so, we followed two procedures. In the first procedure, the model was fitted using three training datasets, gradually reducing the number of presence data to an evenly distributed selection of 50%, 20% and 10% of the initial training dataset. In the second procedure, the model was fitted using a reduced number of presence data in the training datasets, corresponding to geographical restrictions to six sites for *E. singularis* (CVM, AGD, ARES, AGM, PMCB and PNPC) and two sites for *L. sarmentosa* (CVM and AGD). For both species, a training dataset including only presence recorded within MPAs was tested as well. Finally, sampling bias was also tested by testing if adding the geographical coordinates as predictors altered the model fitting.

## Model performance assessment

Performance of two models, one using the full presence dataset and the other only using the presence observed in MPAs, were compared. Model performance was assessed by contrasting the habitat suitability predictions with observed presences and absences for each of the five species (the 444 grid cells subset mentioned above).

For each species, regional habitat suitability maps were built after binarizing the mean of the five replicated probability maps. This was done by applying a threshold probability above which the habitat was considered as suitable and below which it was considered as unsuitable. Due to varying prevalence among the five species, the threshold probability was not set to a fixed value but instead was determined using one of the 11 possible thresholding procedures advised in Maxent (Phillips *et al.*, 2017). Deciding which threshold to use is a major consideration when minimizing false positives and false negatives. Its choice, however, is often

arbitrary in studies (Liu *et al.*, 2005). Among these threshold procedures, the 10percentile\_training threshold (maximum error rate of 10% on the presence points of the learning data) was arbitrarily selected because it displayed the highest threshold values when compared to other thresholding procedures, resulting in the less extended and hence more conservative habitat suitability maps (Figure S5, Supplementary Material).

A frequency contingency table was built that compared observed presence and absence with predicted ones in the 444 grid cells. Accuracy (the proportion of correctly predicted presence and absence), sensitivity (the proportion of correctly predicted presences), specificity (the proportion of correctly predicted absences) and true skill statistic (TSS, sensitivity + specificity -1) were calculated. The latter scores the model performance between -1 and 1 with 0 indicating a random model and +1 the perfect agreement. This approach was favoured and used instead of the kappa indicator (Cohen, 1960) which intrinsically depends on the prevalence (Allouche *et al.*, 2006). The significant deviation from a random contingency table was tested with a chi-square statistics (Pearson, 2007).

## Results

### Species presence observations and sampling bias assessment

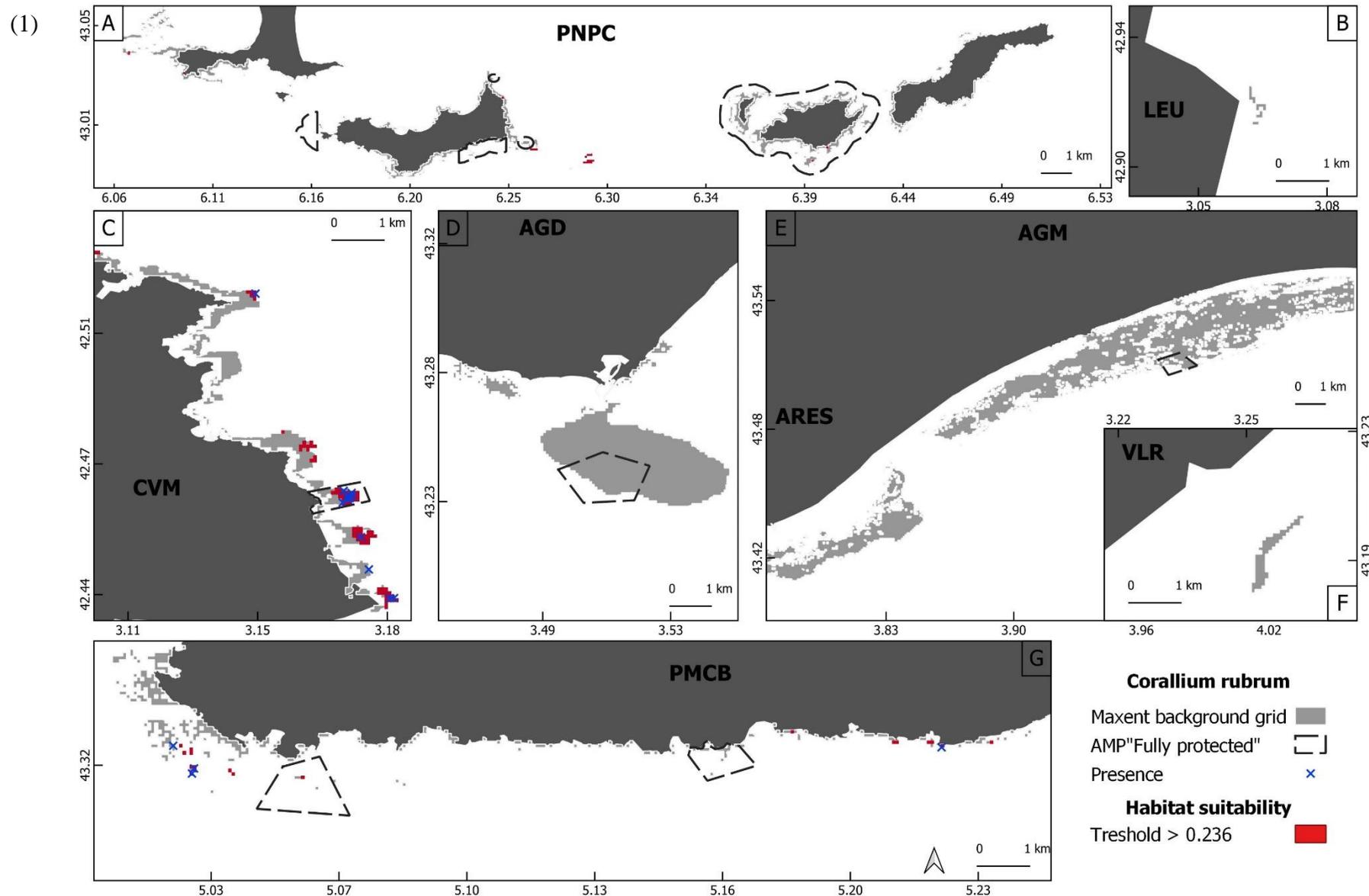
In the study area, the observed spatial distribution varied among the five species. Some species were distributed in a limited number of clustered locations: *C. rubrum* with 39 presences in only two sites (CVM and PMBC, Figure 10), *P. clavata* with 61 presences in three sites (CVM, PMBC and PNPC, Figure 10) and *E. cavolini* with 87 presences distributed in three sites (PNPC, PMCB and ARES, Figure 11).

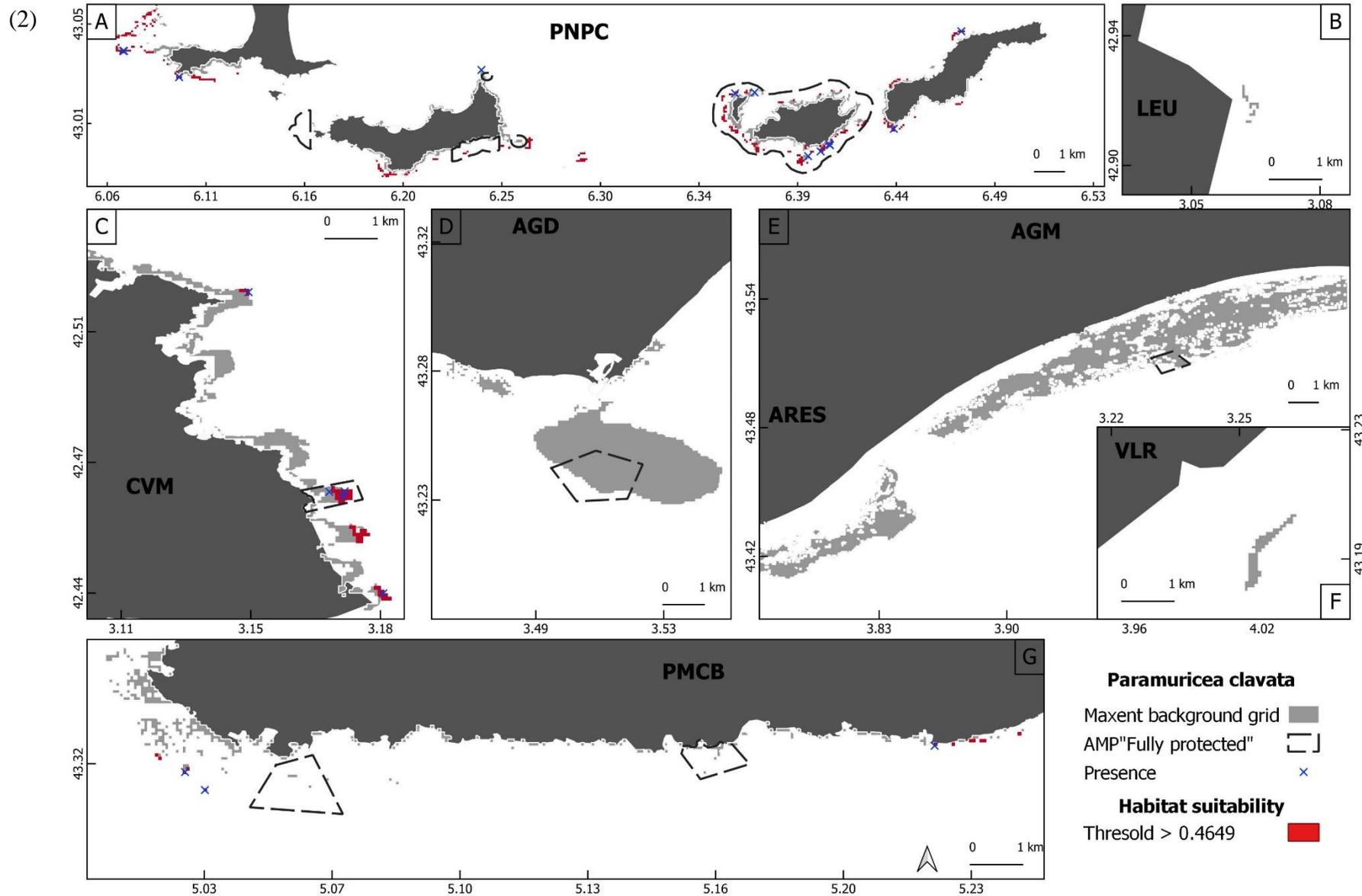
*Leptogorgia sarmentosa* was detected everywhere except in PNPC and AGM (Figure 10). Finally, *E. singularis* was the most widespread species with 479 presences, distributed in all eight sites (Figure 10). The species most frequently associated together were *E. singularis* and *L. sarmentosa* (17.9%).

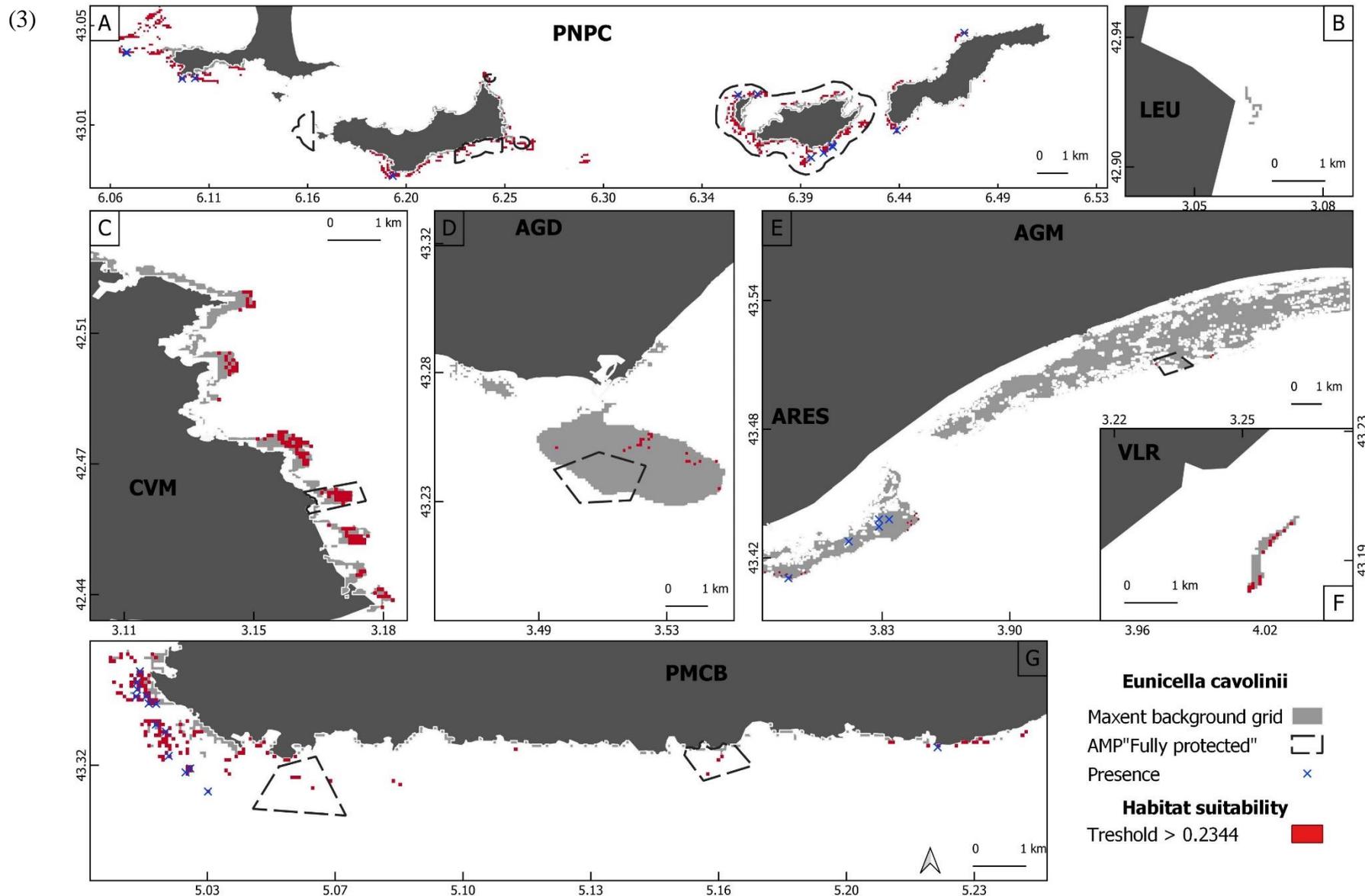
Boxplots that represented the environmental predictors range, showed marked differences among the eight sites forming the background seascape (Figure 12). Depth range was doubled in four out of the eight sites, extending down to 40 m depth (CVM, AGD, PMCB and PNPC, Figure 12 D). Larger slope (Figure 12 E) and rugosity (Figure 12 D) were found in two (PNPC and CVM) out of the eight sites, while seabed orientation (eastness and northness) displayed a

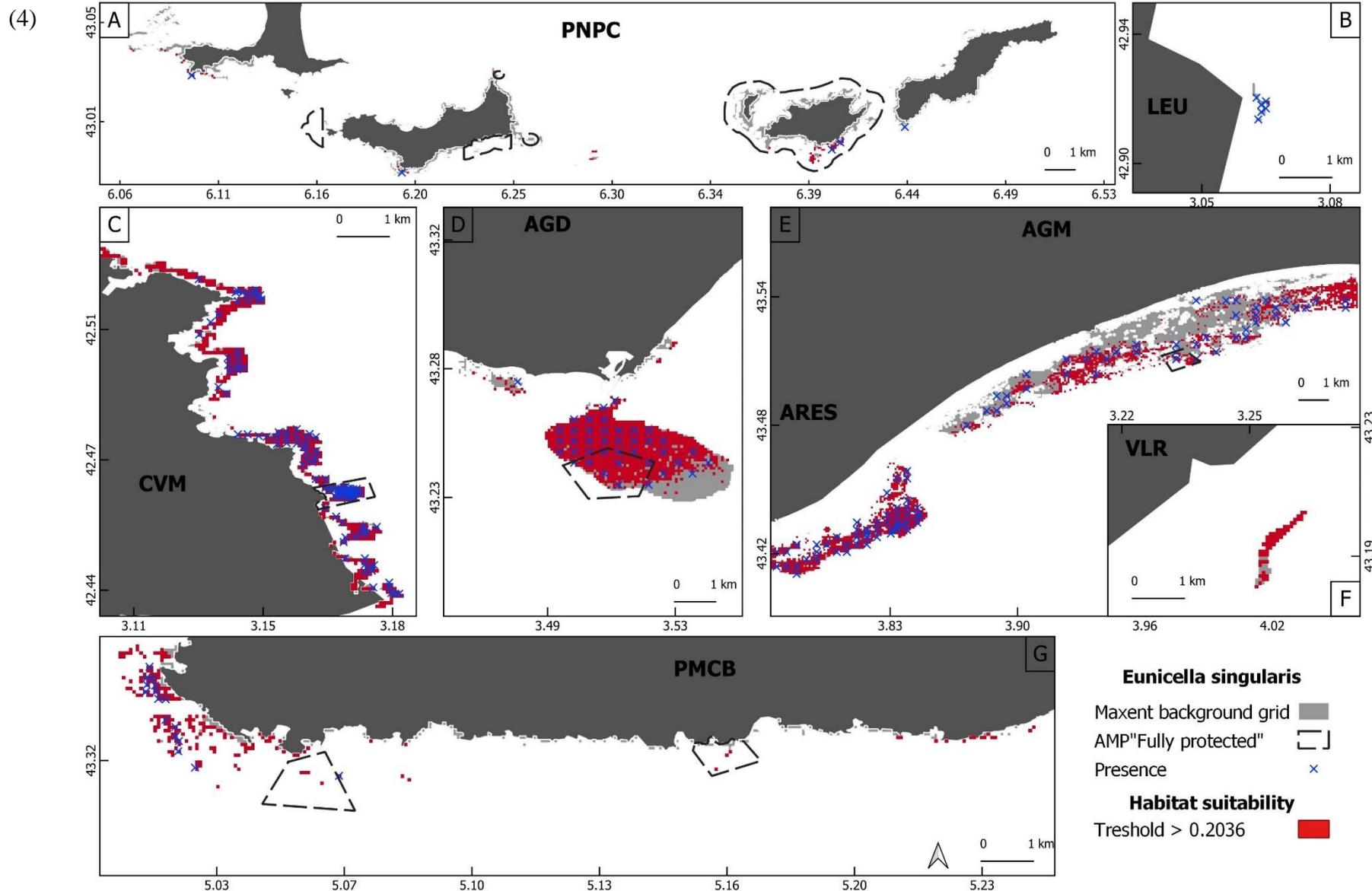
similar range of variability in all eight sites (Figure 12 G and H). Higher annual average SST (Figure 12 B) and Tmin at the seabed (Figure 12 J) and lower annual average turbidity (Figure 12 C) characterised three out of the eight sites (CVM, PMCB and PNPC). Finally, larger Umax at the seabed was frequently found in five out of the eight sites (LEU, VLR, AGD, ARES, AGM, Figure 12 A).

Boxplots that represented environmental predictors range at species presence locations, indicated some differences between species as well. Umax at the seabed was consistently higher at presence locations of *C. rubrum* than of any other species (Figure 12 A). Annual average SST was consistently lower at presence locations of *C. rubrum*, *E. singularis* and *L. sarmentosa* than of *P. clavata* and *E. cavolini* (Figure 12 B). Annual average turbidity was higher at presence locations of *E. singularis* and *L. sarmentosa* (Figure 12 C), while slope was slightly higher at presence locations of *P. clavata* than at other species presence locations (Figure 3 E).

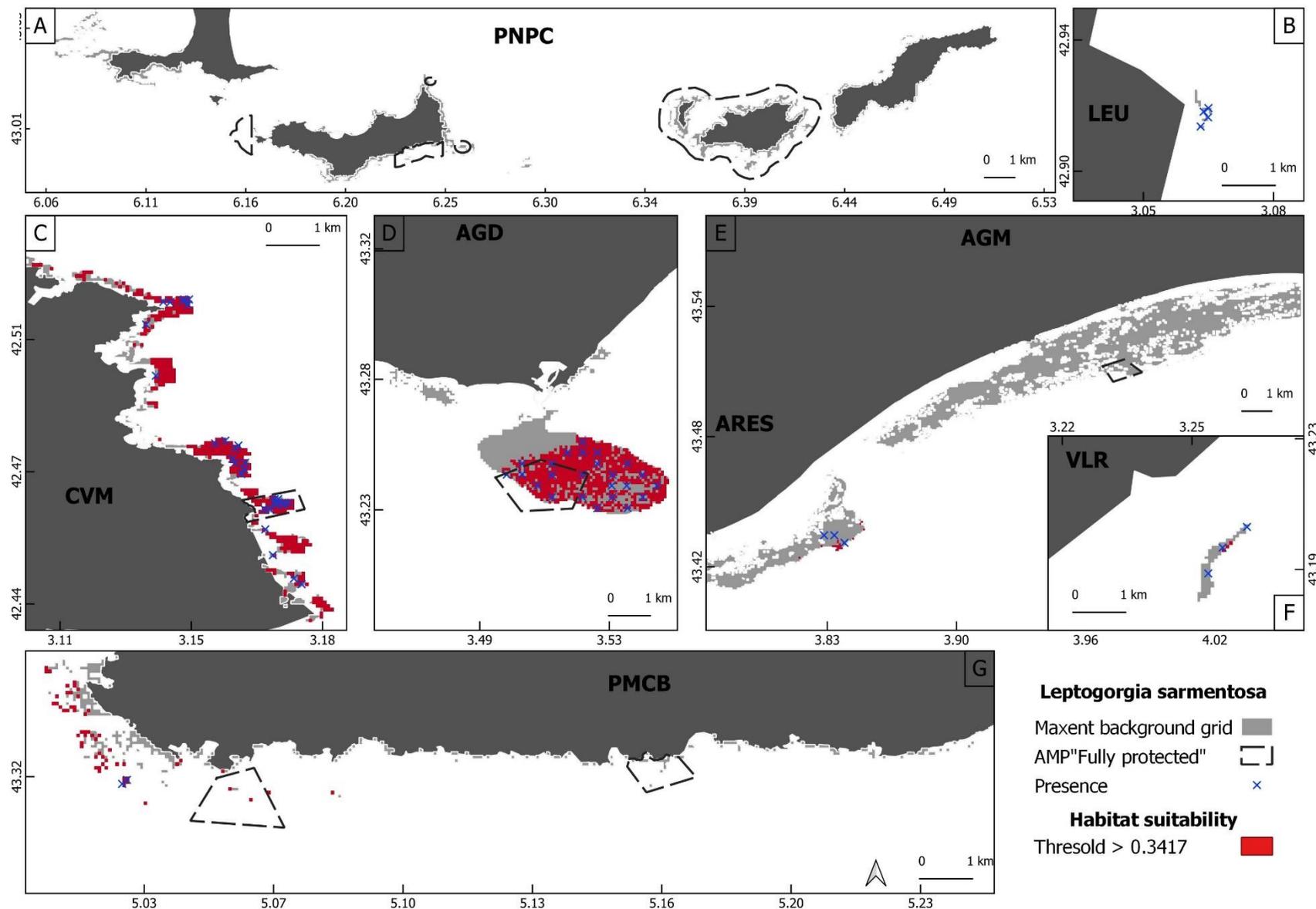




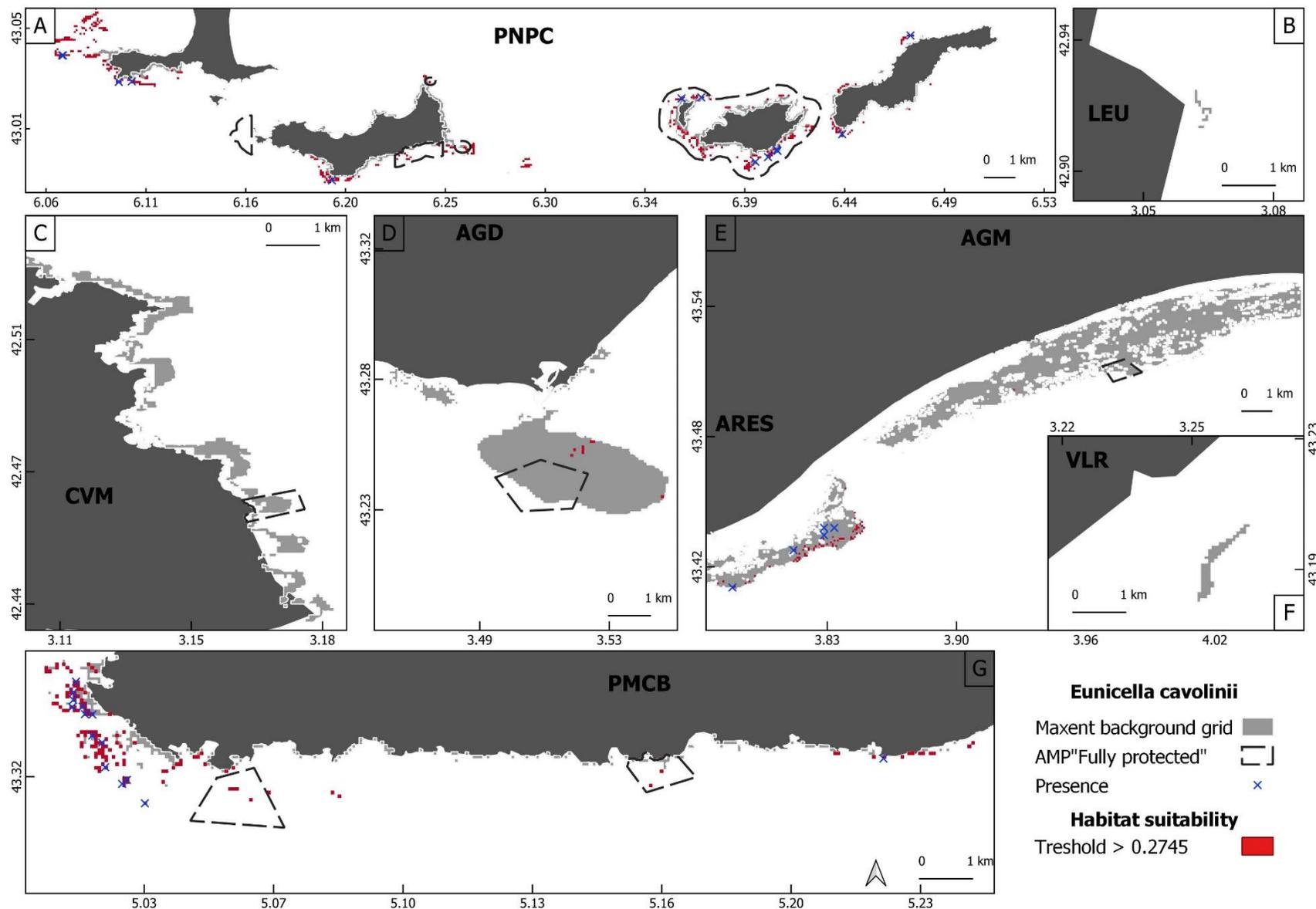




(5)

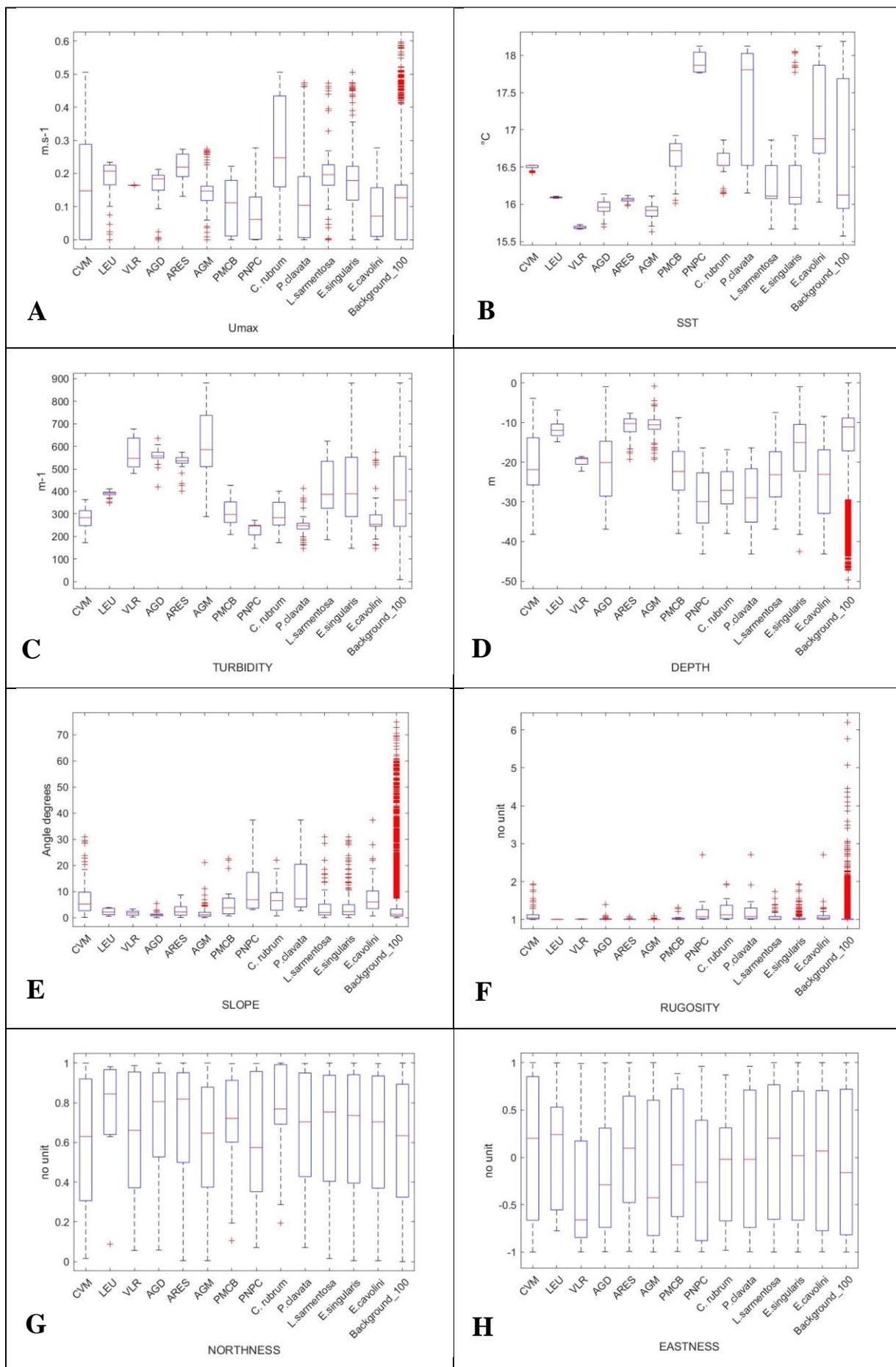


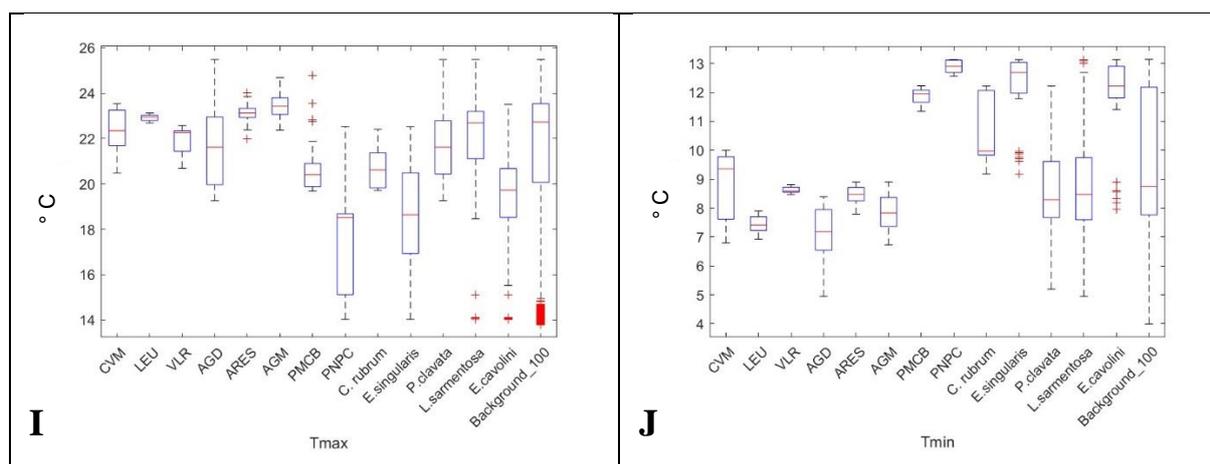
**Figure 10 : Presence location (Blue cross) and regional habitat suitability maps predicted using Maxent with all predictors except geographical ones (Latitude / Longitude) (Grid red). The habitat suitability map was calculated by applying a threshold value to obtain binary maps (0-1) from Cloglog output. A close up PNPC, B close up LEU, C close up CVM, D close up AGD, E close up AGM and ARES, F close up VLR, G close up PMCB. Maps for : (1) *C.rubrum*, (2) *P. clavata*,(3) *E. cavolini*, (4) *E. singularis*,(5) *L. sarmentosa*.**



**Figure 11 : Presence location (Blue cross) and regional habitat suitability maps predicted using Maxent for *E. cavolini* with all predictors including geographical ones (Latitude / Longitude) (Grid red). The habitat suitability map was calculated by applying a threshold to obtain binary maps (0-1) from Cloglog output. A close up PNPC, B close up LEU, C close up CVM, D close up AGD, E close up AGM and ARES, F close up VLR, G close up PMCB.**

Vers une approche spatialisée de la planification spatiale marine : cas d'étude pour des populations d'invertébrés sessiles dans le golfe du Lion





**Figure 12 : Boxplot of the 10 non-correlated predictors (except latitude and longitude) in the 8 sites (CVM, LEU, VLR, AGD, ARES, AGM, PMCB, PNPC), at species presence locations and in the 100m x 100m background grid (A: Umax, B: SST, C: Turbidity, D: Depth, E: Slope, F: Rugosity, G: Northness, H: Eastness, I: Tmax, J: Tmin)**

#### Environmental predictors contribution to habitat suitability prediction

Different environmental predictors contributed to the Maxent model best fit of each gorgonian species in the Gulf of Lion (when only using the presence locations found in the background grid, Figure 10).

For *C. rubrum*, annual average turbidity and Umax at the seabed contributed more than 90% to the suitable habitat prediction (both in percent contribution and permutation percentage, Table 1). Response curves for these two predictors indicated species preference for current speeds greater than 0.25 m.s-1 and annual average turbidity lower than 449 m-1 (Figure S7, Supplementary Material), suggesting that the ecological niche of *C. rubrum* extends beyond the variation range of those predictors within the background grid of the study. Annual average turbidity and Umax were the predictor that, when absent, most decreased the AUC in the model, and Umax at the seabed contributed the most to the AUC in stand-alone mode, followed by depth and rugosity (Jackknife's test, Figure S6, Supplementary Material).

For *P. clavata*, Tmin at the seabed, depth, and Umax combined contributed more than 70% of the prediction of suitable habitat (percentage contribution, Table 1). However, Tmin at the seabed contributed only 6.3% in permutation percentage (Table 1), reflecting the similarity in the range of values of Tmin in the background and in *P. clavata* presence sites (Figure 12 B). Conversely, annual average turbidity was ranked fourth in the percentage of contribution but

second in percentage of permutation (19.5%, Table 1), reflecting the narrow range of annual average turbidity in *P. clavata* presence sites compared to the annual average turbidity range in the background (Figure 12 C). Response curves of the four predictors indicated species preference for T<sub>min</sub> larger than 8.2 °C, water depth greater than 24 m, current greater than 0.14 m.s<sup>-1</sup>, and annual average turbidity less than 357 m<sup>-1</sup> (Figure S8, Supplementary Material). All response curves displayed a plateau when they reached high values, suggesting the species can distribute beyond 50 m water depth and into stronger currents. Depth was the predictor that most decreased the AUC when it was not included in the model (Jackknife's test, Figure S6).

For *E. cavolini*, T<sub>min</sub>, rugosity and depth combined contributed more than 80% to the suitable habitat prediction and 90% in the permutation percentage (Table 1). Response curves indicated that *E. cavolini* had a preference for T<sub>min</sub> above 9.4°C, water depth greater than 12 m and bed rugosity larger than 1 (Figure S9, Supplementary Material). None of these predictors displayed a niche-like optimal range of values. T<sub>min</sub> and the depth were the predictors that most reduced the AUC when removed from the model, and the T<sub>min</sub> contributed the most to the AUC in stand-alone mode (Jackknife's test, Figure S6).

For *E. singularis*, rugosity, annual average SST, depth contributed similarly to the suitable habitat prediction (both in percent contribution and permutation percentage, Table 1), summing to 75%. Response curves indicated that *E. singularis* had a preference for annual average SST ranging from 15.7 and 17.5°C, water depth ranging from 4 to 40 m, with a characteristic niche-like optimal range of values and rugosity larger than 1 (Figure S10, Supplementary Material). Annual average SST was the predictor that most decreased the AUC when removed from the model and contributed the most to the AUC in stand-alone mode (Jackknife's test, Figure S6).

For *L. sarmentosa*, depth, rugosity, annual average SST and turbidity, contributed the most to the suitable habitat prediction, summing up to 80% in percent contribution. However, in permutation percentage, T<sub>min</sub> and T<sub>max</sub> at the seabed replaced annual average SST and depth, and together with rugosity and annual average turbidity contributed to 77% (Table 1). Response curves indicated that a preferential habitat for *L. sarmentosa* would be in areas with water depth greater than 15 m, a temperature below 22.8 °C, and in terrain with rugosity between 1 and 5, and with an annual average turbidity of between 204 and 600 m<sup>-1</sup> (Figure S11, Supplementary Material).

No predictor had a significant influence on AUC when they were absent from the model. Annual average SST, depth and Tmax contributed the most to stand-alone model AUC (Jackknife's test, Figure S6).

In summary, annual average turbidity was identified as a significant environmental predictor for four species. Maximum flow speed at the seabed was the primary predictor for two species out of five. Among geomorphological predictors, rugosity and depth contributed to suitable habitat modelling, while no orientation predictors did. Despite rugosity being a significant predictor for all species, rugosity response curves did not indicate much discrimination between the species, as any rugosity larger than 1 was favourable. Minimum flow speed at the seabed did not contribute to the suitable habitat modelling of any of the five gorgonian species.

**Table 1: Significant environmental predictors identified for each species by Maxent without geographical predictors (Latitude / Longitude). Percent contribution and permutation importance**

|                      | Variables | Percent contribution (%) | Permutation importance (%) |
|----------------------|-----------|--------------------------|----------------------------|
| <i>C. rubrum</i>     | Umax      | 70.5                     | 43.3                       |
|                      | Turbidity | 22.9                     | 49.8                       |
| <i>P. clavata</i>    | Tmin      | 31.1                     | 6.3                        |
|                      | Depth     | 26.1                     | 35.7                       |
|                      | Umax      | 14.6                     | 18.8                       |
|                      | Turbidity | 6.2                      | 19.5                       |
| <i>E. cavolini</i>   | Tmin      | 32.5                     | 45.2                       |
|                      | Rugosity  | 30.3                     | 33                         |
|                      | Depth     | 20.3                     | 13.4                       |
| <i>E. singularis</i> | Rugosity  | 25.9                     | 13.6                       |
|                      | SST       | 22.3                     | 24.6                       |
|                      | Depth     | 14.6                     | 26.9                       |
| <i>L. sarmentosa</i> | Depth     | 37                       | 6                          |
|                      | Rugosity  | 21.6                     | 20.2                       |
|                      | SST       | 10.7                     | 10.3                       |
|                      | Turbidity | 10.7                     | 17.8                       |
|                      | Tmin      | 5.2                      | 18.9                       |
|                      | Tmax      | 4.2                      | 20.2                       |

### Model performance and assessment of the predictions

Average AUC varied from 0.805 to 0.985 (less than 5% standard deviation) across the five species, indicating good to very good fit when learning and testing against replicated random partitions of the presence dataset (Table 2). Maps of suitable habitats that were obtained after applying a thresholding occurrence probability to the five replicated models were highly congruent, with less than 10 % of locations where the five replicated model predictions disagreed for all species except *E. singularis* (20%). Maps of suitable habitats derived from the model best fit demonstrated correct predictions when compared to both presence and absence observations for all species (Figure 10). However, model accuracy was lower for *L. sarmentosa*

and *E. singularis* (70% and 73%, respectively) compared to *P. clavata* and *C. rubrum* (92% for both, Table 2). In all species, TSS differed significantly from a random contingency table (Chi-square;  $P < 0.0001$ ), with values larger than 0.8 for *C. rubrum* and *P. clavata* and larger than 0.4 for *L. sarmentosa* and *E. cavolini* (Table 2). For *E. singularis*, TSS was only 0.33 due to low specificity (43% of absence correctly predicted, Table 2), reflecting the large extension of the suitable habitat predicted for the species.

**Table 2: Assessment of the performance of model and predicted suitability maps trained on 80% of presence data with all predictors except geographical ones (Lat / Lon) : AUC test (average), Standard deviation (STD) of AUC5 models, Accuracy, Sensitivity: true positif, Specificity: true absence. Values in *Italic* between parentheses corresponds to model trained on sampling in AMPs only.**

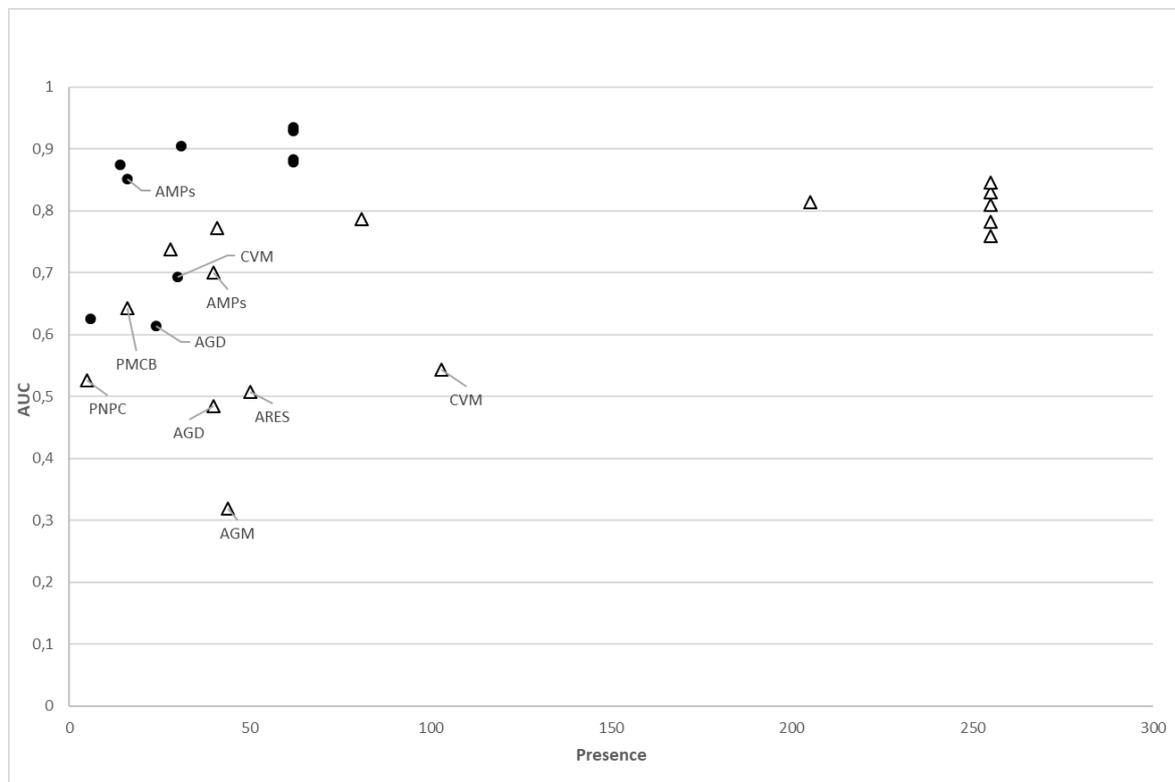
|                      | AUC test     | STD          | Accuracy   | Sensitivity | Specificity | TSS        |
|----------------------|--------------|--------------|------------|-------------|-------------|------------|
| <i>C. rubrum</i>     | 0.985(0.989) | 0.005(0.019) | 0.92(0.94) | 0.90(0.65)  | 0.92(0.95)  | 0.82(0.60) |
| <i>P. clavata</i>    | 0.974(0.936) | 0.007(0.023) | 0.92(0.89) | 0.88(0.88)  | 0.92(0.89)  | 0.81(0.77) |
| <i>E. cavolini</i>   | 0.932(0.965) | 0.045(0.037) | 0.82(0.94) | 0.90(0.10)  | 0.81(1)     | 0.71(0.1)  |
| <i>E. singularis</i> | 0.805(0.932) | 0.034(0.034) | 0.73(0.59) | 0.91(0.44)  | 0.43(0.85)  | 0.33(0.29) |
| <i>L. sarmentosa</i> | 0.911(0.886) | 0.027(0.073) | 0.70(0.78) | 0.77(0.57)  | 0.68(0.83)  | 0.45(0.40) |

#### Assessing the influence of the number and location of presence observations used for model training on model fit goodness

Sensitivity of model AUC to the number and location of presence observations used for model training was carried out on *E. singularis* and *L. sarmentosa* because these species have the widest spatial coverage and the greatest number of presences.

For *E. singularis* and *L. sarmentosa*, model AUC remained within the range of variation of the five replicated model AUCs when the training dataset was reduced by 90% and 80%, respectively, as long as the presence observations of the training dataset were spread in all eight sites (Figure 13). In contrast, model AUC decreased sharply when the number of presence observations was reduced by the same amount but restricted to a single site only (Figure 13). When the number of presence observations was restricted to the highly protected zones of the area, model AUC decreased to 0.7 for *E. singularis* and 0.85 for *L. sarmentosa*. This decrease was, however, less than if the same number of presences had been taken from a single site, although slightly more than if it was evenly distributed in all eight sites. When the number of

presence observations was restricted to the highly protected zones of the area, model AUC decreased only for *P. clavata* and *L. sarmentosa* (0.93 and 0.88 respectively, Table 2) while accuracy decreased for *P. clavata* and *E. singularis* (0.89 and 0.59 respectively, Table 2).



**Figure 13 : Assessment of the AUC for *Eunicella singularis* (white triangle) and *Leptogorgia sarmentosa* (dark circle) varying the number of presence data (down to 7% of the initial training dataset) and their location in the training dataset while keeping the full presence data in the testing dataset.**

Adding latitude and longitude as environmental predictors, the mean test AUC was unchanged for *E. singularis*, *P. clavata* and *C. rubrum*, increased for *E. cavolini* (0.955) and decreased for *L. sarmentosa* (0.890). For *L. sarmentosa*, adding geographical predictors altered predicted distributions, resulting in the loss of a site where the species has been observed (ARES, Figure S12, Supplementary Material). In contrast, the suitable habitat map for *E. cavolini* reduced considerably. Suitable habitat area was removed in CVM and reduced in AGD and AGM with improvement of accuracy and TSS (to 0.96 and 0.86 respectively, Figure 11).

## Discussion

The observations between 10 and 50 m depth across eight rocky sites spanning 450 km along the Gulf of Lion (NW Mediterranean Sea) confirmed that between 2013 and 2020 the hierarchy

in the occurrence of the five gorgonian species was similar to the one previously reported in the same area (Weinberg, 1979a; Weinberg & Weinberg, 1979; Linares *et al.*, 2008; Gori *et al.*, 2011). *Eunicella singularis* was the most abundant gorgonian species with a wide continuous spatial distribution. *Leptogorgia sarmentosa* was the second most abundant gorgonian species, with scattered distribution. *Paramuricea clavata* and *Corallium rubrum* displayed highly patchy distributions and their presence was observed in three rocky sites only. *Eunicella cavolini* was the least abundant species, with marginal presence in a few spots in three rocky sites. Occasional associations between the five gorgonian species were observed but were not frequent, similar to previously reported between 0 and 70 m deep south of the Gulf of Lion (Gori *et al.*, 2011).

Depth is a primary factor that has been used to characterise the niche of benthic species in the shallow environment as both light availability and agitation at sea decrease with depth (Perez, 1961). Depth is used as a basis for the classification of marine benthic communities strata (Odum, 1971). In the present study, depth was identified as a significant predictor for all species distribution except *C. rubrum*, but with different responses according to the species. For *P. clavata*, model predictions corroborated a clear preference for deeper habitats as already mentioned in the literature (Rossi, 1959; Boavida *et al.*, 2016; Fournier *et al.*, 2017). Similarly, model predictions for *E. singularis* which is the only one of the five species hosting *Symbiodiniaceae* (Forcioli *et al.*, 2011) indicated a preference for shallow areas where light is more abundant (between 4 and 32 m). Nevertheless, a different morphotype of the species with extremely low densities of *Symbiodiniaceae* has been reported beyond 50 m depth (Theodor, 1969; Weinberg, 1979a; Bo *et al.*, 2012; Grinyó *et al.*, 2016). Moreover, limited gene flow between the shallow and deep morphotypes was reported at local scale (Costantini *et al.*, 2016). These observations suggest that care should be taken when delineating habitat suitability for this species, as different morphotypes may likely display different niches, hence related to different environmental predictors. For *L. sarmentosa*, depth response did not exclude any depth over the range investigated, confirming the wide distribution of the species that has been observed from shallow harbour areas (Betti *et al.*, 2018) to deeper environments (Bo *et al.*, 2012). For *E. cavolini*, depth response only excluded very shallow environments (shallower than 5 m) in the present study area while in the locality of Kornati (Adriatic Sea), an *E. cavolini* population was found at 5 m depth (Sini *et al.*, 2015). For *C. rubrum*, depth was not identified as a significant predictor, despite the fact that the species preference for low light has been largely reported (Laborel, 1960; Weinberg, 1979b; Bianconi *et al.*, 1988). The presence of *C.*

*rubrum* at shallow depth might, instead, be related to the smaller size of this species, compared to the other four gorgonian species, which would allow the colonization of small crevices (Laborel, 1961; Rossi *et al.*, 2008). In any case, despite the fact that depth is easier to measure than light, direct measurement or modelling of light intensity should be undertaken to improve the delineation of the species niche (Betti *et al.*, 2018).

Seabed orientation is another proxy for light availability that has been used in several studies at small spatial scales (Glasby, 2000; Knott *et al.*, 2004). However, in the present study, orientation was never indicated as a significant predictor. This was, most probably, due to the fact that orientation and light availability are not correlated over a large spatial scale.

Beyond depth, the five gorgonian species have been associated with different preferences in geomorphological features. *Corallium rubrum* is mainly found in overhangs or in caves (Cau *et al.*, 2016). *Paramuricea clavata* and *E. cavolini* are reported to dwell in steep rocky coralligenous bottoms, such as drop-offs, and they are often found in association (Carugati *et al.*, 2021). *Leptogorgia sarmentosa* have been associated to the detritic-muddy benthic community, characterized by boulders and abundance of organic matter (Carpine & Grasshoff, 1975; Mistri & Ceccherelli, 1993). *Eunicella singularis* has been mainly reported on well-lit horizontal and sub-horizontal rocky bottoms (Gori *et al.*, 2011; Weinberg & Weinberg, 1979). The latter two species have also been reported on gently sloping rocky bottoms (Gori *et al.*, 2011).

High-resolution terrain mapping that combines airborne and satellite remote sensing has been an essential data source for determining species habitats when using predictive habitat modelling in terrestrial environments (Wilson *et al.*, 2007). However, high-resolution seabed mapping over large areas is still rare. Vessel-mounted multibeam acoustic sounders can provide seabed maps with a vertical resolution at the cm scale and horizontal resolution at the tens of cm scale, but only over a small surface (Dolan *et al.*, 2008). The cost of acquiring such data has limited its implementation, which is why predictive habitat modelling studies have focused on specific environments such as canyons (Guinan *et al.*, 2009; Bargain *et al.*, 2018; Lo Iacono *et al.*, 2018). The present study aimed to fill a gap in predictive habitat modelling for shallow environments by leveraging advances in bathymetry remote sensing using airborne laser imaging between 2011 and 2015 (LITTO3D, [www.diffusion.shom.fr](http://www.diffusion.shom.fr)), which enable mapping shallow areas along hundreds of kms of coastline, with submetric spatial resolution similar to that of vessel-mounted acoustic sounders. However, our choice to average geomorphological predictors over a 20 m x 20 m square slab to match the decametric scale at which the species

presence was detected, no longer enabled to detect rapid terrain variations with a single variability predictor. This is a frequent dilemma when quantifying geomorphological variations (Wilson *et al.*, 2007), and it explains why we kept two variability predictors (slope and rugosity), as in combination they have the potential to differentiate flat tilted bottom (low slope and large rugosity) from trenches (large slope and low rugosity) and walls (large slope and large rugosity). However, model predictions did not indicate slope as a significant environmental predictor for any of the five species, while slope is often assumed to explain the colonisation of benthic communities, as the deposition of organic matter on flat surfaces could limit the recruitment of some benthic invertebrates (Laborel & Vacelet, 1961; Bianconi *et al.*, 1988; Glasby, 2000). In particular, walls, which have often been described as the ecological niche of the species, may not actually be (Cocito *et al.*, 2002; Boavida *et al.*, 2016; Ponti *et al.*, 2019). This result is consistent with the presence of very big colonies of *P. clavata* on horizontal rocks in the deep environment (Grinyó *et al.*, 2016). Reversely, rugosity differentiated the suitable habitat of *L. sarmentosa*, which is mainly found at a moderate rugosity, and that of other two species (*E. singularis* and *E. cavolini*) which can be found on a wider range of rugosity. Yet, the LIDAR resolution did not enable the detection of crevices smaller than 0.1 m in which *C. rubrum* colonies are often found (True, 1970; Virgilio *et al.*, 2006). This may explain why rugosity was not identified as a significant predictor for the species in the present study.

In addition to geomorphological predictors, hydrological predictors have been put forward as factors regulating the presence of gorgonians. Among these, turbidity is one of the trickiest ones. Sea water turbidity remotely sensed from satellites can indicate sedimentation due to river inputs or to resuspension by waves (Liew *et al.*, 2009; Gohin *et al.*, 2020). High sedimentation is considered a limiting factor for most gorgonians, potentially due to the burial and/or clogging of recently settled polyps, except for *L. sarmentosa* (Bo *et al.*, 2017). The preference of *L. sarmentosa* for turbid seawater would be related to a morphological adaptation, with higher polyp density per branch and finer branches, which reduced surface would limit sediment accumulation in turbid environmental conditions, compared to the other four gorgonian species (Cocito *et al.*, 2002; Rossi *et al.*, 2011). In the present study, annual average turbidity was identified as a significant predictor for all species, except *E. cavolini*. As expected, *C. rubrum* and *P. clavata* were limited to a lower range of turbidity than *L. sarmentosa*, which displayed a well delimited range of intermediate turbidity preference (Weinberg, 1979a; Mistri, 1995). For *E. singularis*, the response to turbidity was unclear with tolerance to both high and low annual average turbidity, which may reflect the presence of two morphotypes in the 10-50 m depth range (with high or low densities of *Symbiodiniacea*, Gori *et al.*, 2012). Indeed,

preference for turbid environments can be expected in heterotrophic suspension feeders and might be related to food requirements while preference for less turbid environments can be expected in autotrophic species relying on photosynthesis. Apart from the broad differentiation between autotrophy and heterotrophy dominance in *E. singularis*, available environmental predictors did not enable distinguishing between living (zooplankton) and non-living (detritic) food preferences of the other four heterotrophic gorgonian species. Moreover, *P. clavata*, *L. sarmentosa* and *C. rubrum* display only subtle differences in the proportions of their trophic sources (Ribes *et al.*, 1999, Ribes *et al.*, 2003, Tsounis *et al.*, 2006).

Sedimentation can be locally reduced by large flow speed values (Hiscock, 1983), the latter being suggested as structuring the distribution of gorgonians (Leversee, 1976; Weinberg, 1979a) and deep-water corals (White *et al.*, 2005). The five studied gorgonian species, being passive suspension feeders, are expected to have a preference for moderate to strong flow speed values (Gori *et al.*, 2011; La Riviere *et al.*, 2021). The present study identified large flow speed as a significant predictor for *C. rubrum* and *P. clavata* only. For *P. clavata*, maximum flow speed at the seabed was a more significant predictor than slope and roughness to describe the spatial distribution of the species, pointing to the need of adding hydrodynamical predictors to avoid confusion of factors when analysing the drivers of species distribution.

Indeed, flow speed at the seabed is not commonly used as a predictor in ecological niche models (but see Bargain *et al.*, 2018). It should be more systematically tested, taking care of using hydrodynamical simulations at adequate resolution (Sciascia *et al.*, 2022).

Finally, temperature appeared as a significant environmental predictor for four of the five species, but never highlighting a limitation due to large maximum temperature at the seabed, while temperature positive anomalies during heat waves have been related to mass mortalities in *E. singularis*, *E. cavolini* and *P. clavata* (Coma *et al.*, 2006; Bally & Garrabou, 2007; Garrabou *et al.*, 2009; Ezzat *et al.*, 2013; Turicchia *et al.*, 2018; Garrabou *et al.*, 2022). Although *L. sarmentosa* is found even inside ports, its tolerance to high water temperature (up to 29°C) was not evidenced either (Betti *et al.*, 2018; personal observation). Actually, temperature predictors for *E. singularis* and *L. sarmentosa* (annual average SST < 17.5°C) and *P. clavata* and *E. cavolini* (Tmin > 8°C) reflect large-scale geographical separation between the Gulf of Lion and PNPC.

In summary, identifying the environmental predictors for marine species still faces limitations and will require both increasing the number of presence observations to deeper areas and including more explicitly factors such as local temperature, light, turbidity, sedimentation,

chlorophyll-a and flow speed. To this aim, the use of high-resolution simulations of circulation and primary production would be an invaluable tool for ecological studies, as they allow projecting the distribution of the future suitable habitats under climate change scenarios and test the deep refugia hypothesis (Bongaerts *et al.*, 2010).

Nevertheless, despite the above-mentioned limitations, Maxent performance was reasonable for *E. singularis* and very good for the other four species (according to AUC rating, Hanley & McNeil, 1982; Sainz-Villegas *et al.*, 2022). Accuracy of predicted suitable habitat maps was good to excellent for all species with TSS larger than 0.3, a criterion used to qualify robust predictions to include in ensemble-averaged (Araujo *et al.*, 2011). The good sensitivity of the models for *E. singularis* and *L. sarmentosa* with few but regularly distributed observations of presence, confirms, on the one hand, that spatial autocorrelation was avoided and that large AUC values could not be attributed to model overfitting (Radosavljevic & Anderson, 2013) and, on the other hand, that a low number of presence data is sufficient to obtain a good performance of the models as long as a wide geographical area is encompassed, to avoid local specificities in the training process. Moreover, in shallow environments, characterised by a diversity of environmental conditions and strong human impacts, we advocate for the use of highly protected zones (such as the Gulf of Lion MPAs) as sentinel sites, to allow for the monitoring of the factors shaping the distribution of gorgonians in coastal areas. Indeed, gorgonians are known to be sensitive to mechanical impacts such as mooring (Broad *et al.*, 2020), bottom fishing (Bavestrello *et al.*, 1997; Betti *et al.*, 2020), scuba diving (Coma & Zabala, 1994) and even direct exploitation (i.e., *C. rubrum* for jewellery; Tsounis *et al.*, 2010, 2013). The small number of presence observations obtained from MPA species inventories, that were repeated over time, provided enough data to understand the habitat preferences of these species. In the present study, true absence and presence data were defined based on repeated inventories obtained between 2013 and 2021 and used to assess model accuracy. Using absence data from observations over a limited time frame should be avoided because transient population accidents may occur, and an absence does not necessarily mean that the habitat is unsuitable. Specifically, in some locations of the present study, *E. singularis*, was observed in 2013 but was absent in 2019, probably due to some disturbance that impacted the populations of this species. Given the slow population dynamics of gorgonians, impacted populations may take several years to recover (Linares *et al.*, 2007). The reiteration of sampling over time is thus essential, in order to assess the ENMs performance. In addition, an observation strategy that is focused on a limited number of locations would improve the measurement of predictors by

equipping sentinel sites with adequate sensors (e.g., seawater temperature measurement networks such as T-MEDNet (Garrabou *et al.*, 2019).

For all species, the suitable habitat prediction area was greater than the original inventory range. As explained above, suitable habitat is, by definition, expected to extend beyond actual presence observations and repeated observations in time are key to the fine tuning of true absence data and model accuracy. However, in the present study, *E. cavolini* displayed very reduced presence distributions compared with its predicted suitable habitat. Moreover, geographical predictors improved the prediction. A phylogenetic study suggested that differentiation between *E. singularis* and *E. cavolini* may have resulted from isolation in different refugia during the last glaciation (Aurelle *et al.*, 2017). In such a hypothesis, the absence of *E. cavolini* from the Gulf of Lion (except one locality in ARES) could be attributed to a quicker re-colonisation of the shallow suitable habitat by *E. singularis* after the last glaciation, pointing to relatively recent geographical vicariance. Since then, the two species seem to have evolved towards diverging environmental niches as their predictors differ. However, beyond the definition of a suitable habitat based on environmental predictors (potential niche), actual species distribution (realized niche) ultimately depends on efficient colonisation or demographic connectivity, which is a complex process that operates at multiple spatial and temporal scales, resulting from species demography (population size, structure, fecundity) and larval dispersal (larval release timing, ocean currents, pelagic larval duration, larval behaviour). Scenarios using spatially explicit metapopulation modelling can help testing the respective role of the suitable habitat and demographic connectivity in explaining observed species spatial distribution (Guizien *et al.*, 2014).

To conclude, habitat suitability models differentiated the niche of *P. clavata*, *C. rubrum*, *E. singularis*, *E. cavolini* and *L. sarmentosa* using seven predictors (maximum flow speed at the bottom, annual average turbidity, depth, minimum and maximum temperature at the bottom, sea surface temperature and rugosity). The spatial distribution of the suitable habitat was predicted with excellent accuracy and sensitivity for the five species in the Gulf of Lion. These models can be used to complement the delineation of *P. clavata*, *C. rubrum*, *E. singularis*, *E. cavolini* and *L. sarmentosa* suitable habitat in the shallow rocky bottoms in other regions along the Mediterranean basin and guide marine spatial planning, including the establishment of new MPAs. However, observations in the mesophotic and aphotic environments should be added to the models developed here for the shallow rocky bottoms and should be updated to incorporate

more direct predictors (i.e., light, sedimentation rate, organic matter content) in order to avoid the use of proxies such as depth and turbidity.

### **Acknowledgements**

This work was funded by the French National Program LITEAU IV of the Ministère de l'Écologie et de l'Environnement Durable under project RocConnect - Connectivité des habitats rocheux fragmentés du golfe du Lion (PI, K. Guizien, Project Number 12-MUTS-LITEAU-1-CDS-013), by the EC Interreg Marittimo program under project IMPACT - Impatto Portuale su aree marine protette: Azioni Cooperative Transfrontaliere (PI, M. Magaldi; Ecology Task Leader, K. Guizien; CUP B12F17000370005), and by the Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse under project ICONE - Impacts actuels et potentiels de la CONnectivité Ecologique ajoutée par les récifs artificiels sur la biodiversité fixée des substrats durs du golfe du Lion (PI, K. Guizien, AAP 2016). The authors gratefully acknowledge the helpful assistance during sampling of R. Bricout, B. Hesse, L. Lescure, J.-C. Roca, and the staff of the Aire marine protégée de la côte agathoise, the Réserve nationale marine de Cerbère-Banyuls and the Parc marin de la côte bleue. Thanks to the SHOM (<https://diffusion.shom.fr/>) for the LITTO3D lidar data and the OFB, the Aire marine protégée de la côte agathoise, the Réserve nationale de Cerbère-Banyuls and the Parc marin de la côte bleue for the multibeam sonar data and the habitat maps. Thanks to NASA Goddard Space Flight Center, Ocean Ecology Laboratory, Ocean Biology Processing Group; (2018): Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor (SeaWiFS) Ocean Color Data, NASA OB.DAAC. doi: [10.5067/ORBVIEW-2/SEAWIFS/L2/OC/2018](https://doi.org/10.5067/ORBVIEW-2/SEAWIFS/L2/OC/2018). Accessed on 06/06/2017 and 20/05/2022 for AQUAMODIS data.

### **Authors contributions**

SB and KG conceived the study, SB and LB carried out sampling and SB did the statistical analysis. All contributed to manuscript writing.

### **Conflict of interest disclosure**

The authors of this preprint declare that they have no financial conflict of interest with the content of this article

## References

- Achu, A.L., Gopinath, G., Surendran, U., 2021. Landslide susceptibility modelling using deep-learning and machine-learning methods-A study from southern Western Ghats. 360-364. In: International India Geoscience and Remote Sensing Symposium (InGARSS), Ahmedabad, India, 6-10 December 2021. doi: 10.1109/InGARSS51564.2021.9792034
- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS): Assessing the accuracy of distribution models. *Journal of Applied Ecology*, 43 (6), 1223-1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>
- Angiolillo, M., Gori, A., Canese, S., Bo, M., Priori, et al., 2016. Distribution and population structure of deep-dwelling red coral in the Northwest Mediterranean. *Marine Ecology*, 37, 294-310. <https://doi.org/10.1111/maec.12274>
- Araújo, M.B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogués-Bravo, D., Thuiller, W., 2011. Climate change threatens European conservation areas: Climate change threatens conservation areas. *Ecology Letters*, 14, 484-492. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01610.x>
- Aurelle, D., Pivotto, I. D., Malfant, M., Topcu, N. E., Masmoudi, M. B. et al., 2017. Fuzzy species limits in Mediterranean gorgonians (Cnidaria, Octocorallia): Inferences on speciation processes. *Zoologica Scripta*, 46, 767-778pp. <https://doi.org/10.1111/zsc.12245>
- Bailey, M., 2010. Ecosystem-based Management for the Oceans, 44 (2), 304–305. In : Island Press . McLeod, K., & Heather, L., (EDS), Washington, DC, USA. ISBN 9781597261548. <https://doi.org/10.1017/S0030605310000244>
- Ballesteros, E., 2006. Mediterranean coralligenous assemblages: A synthesis of present knowledge. *Oceanography and Marine Biology : An Annual Review*, 44, 123-195.
- Bally, M., Garrabou, J., 2007. Thermodependent bacterial pathogens and mass mortalities in temperate benthic communities: A new case of emerging disease linked to climate change. *Global Change Biology*, 13 (10), 2078-2088. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01423.x>
- Bargain, A., Foglini, F., Pairaud, I., Bonaldo, D., Carniel, S. et al., 2018. Predictive habitat modeling in two Mediterranean canyons including hydrodynamic variables. *Progress in Oceanography*, 169, 151-168. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.02.015>
- Bavestrello, G., Cerrano, C., Zanzi, D., Cattaneo-Vietti, R., 1997. Damage by fishing activities to the Gorgonian coral *Paramuricea clavata* in the Ligurian Sea. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 7 (3), 253-262. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-0755\(199709\)7:3<253::AID-AQC243>3.0.CO;2-1](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-0755(199709)7:3<253::AID-AQC243>3.0.CO;2-1)
- Betti, F., Bavestrello, G., Bo, M., Ravanetti, G., Enrichetti, F. et al., 2020. Evidences of fishing impact on the coastal gorgonian forests inside the Portofino MPA (NW Mediterranean Sea). *Ocean & Coastal Management*, 187, 105105. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2020.105105>

Betti, F., Bo, M., Bava, S., Faimali, M., Bavestrello, G., 2018. Shallow-water sea fans: The exceptional assemblage of *Leptogorgia sarmentosa* (Anthozoa: Gorgoniidae) in the Genoa harbour (Ligurian Sea). *The European Zoological Journal*, 85 (1), 290-298. <https://doi.org/10.1080/24750263.2018.1494219>

Bianconi, C.H., Rivoire, G., Stiller A., Boudouresque C.F., 1988. Le corail rouge *Corallium rubrum* (Lamarck) dans la réserve naturelle de Scandola. *Travaux scientifique du Parc naturel regional et des réserves naturelles de Corse* 16, 1-83

Bo, M., Canese, S., Spaggiari, C., Pusceddu, A., Bertolino, M. et al., 2012. Deep Coral Oases in the South Tyrrhenian Sea. *PLoS ONE*, 7(11), e49870. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049870>

Boavida, J., Assis, J., Silva, I., Serrão, E. A., 2016. Overlooked habitat of a vulnerable gorgonian revealed in the Mediterranean and Eastern Atlantic by ecological niche modelling. *Scientific Reports*, 6 (1), 36460. <https://doi.org/10.1038/srep36460>

Bongaerts, P., Ridgway, T., Sampayo, E.M., Hoegh-Guldberg, O., 2010. Assessing the 'deep reef refugia' hypothesis: Focus on Caribbean reefs. *Coral Reefs*, 29 (2), 309-327. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0581-x>

Bramanti, L., Vielmini I., Rossi, S., Stofa, S., Santangelo, G., 2011. Involvement of recreational scuba divers in emblematic species monitoring: The case of Mediterranean red coral (*Corallium rubrum*). *Journal for Nature Conservation*, 19 (5), 312-318. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2011.05.004>

Breiman, L., 2001. Random Forests. *Machine Learning*, 45, 5-32. <https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>

Briton, F., Cortese, D., Duhaut, T., Guizien, K., 2018. High-resolution modelling of ocean circulation can reveal retention spots important for biodiversity conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28 (4), 882-893. <https://doi.org/10.1002/aqc.2901>

Broad, A., Rees, M. J., Davis, A. R., 2020. Anchor and chain scour as disturbance agents in benthic environments: Trends in the literature and charting a course to more sustainable boating and shipping. *Marine Pollution Bulletin*, 161, 111683. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111683>

Canessa, M., Bavestrello, G., Trainito, E., 2023. *Leptogorgia sarmentosa* (Anthozoa: Octocorallia) in NE Sardinia (Mediterranean Sea): distribution and growth patterns. *Marine Biodiversity*, 53, 13. <https://doi.org/10.1007/s12526-022-01313-0>

Carpine, C., Grasshoff, M., 1975. Les Gorgonaires de la Méditerranée. *Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco*. VOL. 71; NO 1430; 1-14pp.

Carrasco, P.C., 2010. Nugget effect, artificial or natural? *Journal of the Southern African Institute of Mining and Metallurgy*, 110, 299-305.

Carugati, L., Moccia, D., Bramanti, L., Cannas, R., Follesa, M. C. et al., 2022. Deep-Dwelling Populations of Mediterranean *Corallium rubrum* and *Eunicella cavolini*: Distribution,

Demography, and Co-Occurrence. Biology, 11 (2):333. <https://doi.org/10.3390/biology11020333>

Carugati, L., Moccia, D., Cau, A., Bramanti, L., Cannas, R. et al., 2021. *Corallium rubrum* and *Eunicella cavolini*: Distribution, population structure and co-occurrence in the deep Mediterranean Sea. 95-99. In: International Workshop on Metrology for the Sea; Learning to Measure Sea Health Parameters (MetroSea), Reggio Calabria, Italy, 04-06 October 2021. <https://doi.org/10.1109/MetroSea52177.2021.9611596>

Cau, A., Bramanti, L., Cannas, R., Follesa, M. C., Angiolillo, M. et al., 2016. Habitat constraints and self-thinning shape Mediterranean red coral deep population structure: Implications for conservation practice. *Scientific Reports*, 6 (1), 23322. <https://doi.org/10.1038/srep23322>

Charbonnier, D., Garcia, S., 1984. Technical consultation on red coral resources of the Western Mediterranean and their rational exploitation. FAO Fisheries Report, No. 306, 1-142.

Çinar, M.E., Gönülal, O., Öztürk, B., 2018. Wanted dead or alive: *Corallium rubrum* (Cnidaria: Anthozoa) on the coasts of Turkey. *Cahier de biologie marine*, 59: 175-179. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.1043F293>

Cocito, S., Bedulli, D., Sgorbini, S., 2002. Distribution patterns of the sublittoral epibenthic assemblages on a rocky shoal in the Ligurian Sea (NW Mediterranean). *Scientia Marina*, 66 (2), 175-181. <https://doi.org/10.3989/scimar.2002.66n2175>

Cohen, J., 1960. A coefficient of agreement of nominal scales. *Educational and Psychological Measurement*, 20, 37-46 pp. Coma, R., Linares, C., Ribes, M., Diaz, D., Garrabou, J. et al., 2006. Consequences of a mass mortality in populations of *Eunicella singularis* (Cnidaria: Octocorallia) in Menorca (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 327, 51-60. <https://doi.org/10.3354/meps327051>

Coma, R., Zabala, M., 1994. Efecto de la frecuentacion sobre las poblaciones de *Paramuricea clavata* en las illes Medes. p. 170-171. In : VIII Simposio Iberico de Estudios del Bentos Marino, Blanes, Spain. Universitat de Barcelona

Costantini, F., Gori, A., Lopez-González, P., Bramanti, L., Rossi, S. et al., 2016. Limited genetic connectivity between gorgonian morphotypes along a depth gradient. *PLoS ONE* 11 (8): e0160678. doi:10.1371/journal.pone.0160678

Cúrdia, J., Monteiro, P., Afonso, C.M.L., Santos, M.N., Cunha, M.R., Gonçalves, J.M.S., 2013. Spatial and depth-associated distribution patterns of shallow gorgonians in the Algarve coast (Portugal, NE Atlantic). *Helgoland Marine Research*, 67, 521-534. <https://doi.org/10.1007/s10152-012-0340-1>

Di Camillo, C. G., Ponti, M., Bavestrello, G., Krzelj, M., Cerrano, C., 2018. Building a baseline for habitat-forming corals by a multi-source approach, including Web Ecological Knowledge. *Biodiversity and Conservation*, 27 (5), 1257-1276. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1492-8>

Dolan, M.F.J., Grehan, A.J., Guinan, J.C., Brown, C., 2008. Modelling the local distribution of cold-water corals in relation to bathymetric variables: Adding spatial context to deep-sea video data. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 55 (11), 1564-1579. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2008.06.010>

- Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S. et al., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29 (2), 129-151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M. et al., 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17 (1), 43-57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Evans, I. S., 1980. An integrated system of terrain analysis and slope mapping. *An Integrated System of Terrain Analysis and Slope Mapping*, 36, 274-295.
- Ezzat, L., Merle, P.-L., Furla, P., Buttler, A., Ferrier-Pagès, C., 2013. The Response of the Mediterranean Gorgonian *Eunicella singularis* to Thermal Stress Is Independent of Its Nutritional Regime. *PLoS ONE*, 8 (5), e64370. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064370>
- Forcioli, D., Merle, P.-L., Caligara, C., Ciosi, M., Muti, C. et al., 2011. Symbiont diversity is not involved in depth acclimation in the Mediterranean sea whip *Eunicella singularis*. *Marine Ecology Progress Series*, 439, 57-71. <https://doi.org/10.3354/meps09314>
- Fourt, M., Goujard, A., Pérez, T., Chevaldonné, P., 2017. Guide de la faune profonde de la mer Méditerranée : Explorations des roches et canyons sous-marins des côtes françaises. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Patrimoines naturels ; Tome 75 , 184p.
- Garrabou, J., Bensoussan, N., Linares, C., Cebrian, E., Kipson, S., et al., 2014. T-MedNet: a temperature network for high resolution and long term monitoring of Mediterranean coastal waters stratification. 14p. In : *Monitoring for managing Mediterranean Marine Protected Areas - MedPAN network regional experience-sharing workshop* , Tirana, Albania, 25-27 november. <https://doi.org/10.13140/2.1.4672.6723>
- Garrabou, J., Coma, R., Bensoussan, N., Bally, M., Chevaldonné, P. et al., 2009. Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: Effects of the 2003 heat wave. *Global Change Biology*, 15 (5), 1090-1103. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01823.x>
- Garrabou, J., Gómez-Gras, D., Medrano, A., Cerrano, C., Ponti, M., et al., 2022. Marine heatwaves drive recurrent mass mortalities in the Mediterranean Sea. *Global Change Biology*, 28, 5708-5725. <https://doi.org/10.1111/gcb.16301>
- Garrabou, J., Perez, T., Sartoretto, S., Harmelin, J., 2001. Mass mortality event in red coral *Corallium rubrum* populations in the Provence region (France, NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 217, 263-272. <https://doi.org/10.3354/meps217263>
- Garrabou, J., Gómez-Gras, D., Ledoux, J.B., Linares, C., Bensoussan, N., et al., 2019. Collaborative Database to Track Mass Mortality Events in the Mediterranean Sea. *Frontiers in Marine Science*, 6:707. doi: 10.3389/fmars.2019.00707
- Gerovasileiou, V., Smith, C.J., Sevastou, K., Papadopoulou, N., Dailianis, T. et al., 2019. Habitat mapping in the European Seas - is it fit for purpose in the marine restoration agenda? *Marine Policy*, 106, Article 103521, 10.1016/j.marpol.2019.103521.
- Gili, J.-M., Coma, R., 1998. Benthic suspension feeders: Their paramount role in littoral marine food webs. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 316-321. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01365-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01365-2)

- Glasby, T. M., 2000. Surface composition and orientation interact to affect subtidal epibiota. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 248 (2), 177-190. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00169-6](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00169-6)
- Gohin, F., Bryère, P., Lefebvre, A., Sauriau, P.-G., Savoye, N. et al., 2020. Satellite and In Situ Monitoring of Chl-a, Turbidity, and Total Suspended Matter in Coastal Waters: Experience of the Year 2017 along the French Coasts. *Journal of Marine Science and Engineering*, 8 (9), 665. <https://doi.org/10.3390/jmse8090665>
- Gori, A., Bramanti, L., López-González, P., Thoma, J. N., Gili, J.-M. et al., 2012. Characterization of the zooxanthellate and azooxanthellate morphotypes of the Mediterranean gorgonian *Eunicella singularis*. *Marine Biology*, 159 (7), 1485-1496. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1928-3>
- Gori, A., Rossi, S., Berganzo, E., Pretus, J. L., Dale, M. R. T. et al., 2011. Spatial distribution patterns of the gorgonians *Eunicella singularis*, *Paramuricea clavata*, and *Leptogorgia sarmentosa* (Cape of Creus, Northwestern Mediterranean Sea). *Marine Biology*, 158 (1), 143-158. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1548-8>
- López-González, P.J., 1993. Taxonomia y zoogeografía de los antozoos del Estrecho de Gibraltar y áreas proximas. Ph.D. thesis, Universidad Sevilla, Spain.
- Grasshoff, M., 1977. Die gorgonarien des oestlichen nordatlantik und des mittelmeeres. Die familie Paramuriceidae (Cnidaria, Anthozoa). *METEOR Forschungsergebnisse*, herausgegeben von der deutschen Forschungsgemeinschaft, 27, 5-76pp.
- Grinyó, J., Gori, A., Ambroso, S., Purroy, A., Calatayud, C., et al., 2016. Diversity, distribution and population size structure of deep Mediterranean gorgonian assemblages (Menorca Channel, Western Mediterranean Sea). *Progress in Oceanography*, 145, 42-56. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.05.001>
- Guinan, J., Brown, C., Dolan, M.F.J., Grehan, A.J., 2009. Ecological niche modelling of the distribution of cold-water coral habitat using underwater remote sensing data. *Ecological Informatics*, 4 (2), 83-92. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2009.01.004>
- Guisan, A., Thuiller, W., Zimmermann, N.E., 2017. Habitat suitability and distribution models. : With Applications in R (Ecology, Biodiversity and Conservation). In : Cambridge: Cambridge University Press. doi: 10.1017/9781139028271
- Guizien, K., Belharet, M., Moritz, C., Guarini, J.M., 2014. Vulnerability of marine benthic metapopulations: implications of spatially structured connectivity for conservation practice in the Gulf of Lions (NW Mediterranean Sea). *Diversity and Distribution*, 20, 1392-1402. <https://doi.org/10.1111/ddi.12254>
- Guizien, K., Bramanti, L., Roca, J.-C., Hesse, B., Blouet, S. et al., 2022. Database of sea fans spatial distribution in the northwestern Mediterranean Sea. <https://www.seanoe.org/data/00750/86176/>. <https://doi.org/10.17882/86176>
- Hamon, M., Beuvier, J., Somot, S., Lellouche, J.-M. et al., 2016. Design and validation of MEDRYS, a Mediterranean Sea reanalysis over the period 1992–2013. *Ocean Science*, 12 (2), 577-599. <https://doi.org/10.5194/os-12-577-2016>

- Hanley, J.A., McNeil, B.J., 1982. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology*, 143 (1), 29-36. <https://doi.org/10.1148/radiology.143.1.7063747>
- Hernandez, P.A., Franke, I., Herzog, S.K., Pacheco, V., Paniagua, L. et al., 2008. Predicting species distributions in poorly-studied landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 17 (6), 1353-1366. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9314-z>
- Hernandez, P.A., Graham, C.H., Master, L.L., Albert, D.L., 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29 (5), 773-785. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x>
- Hiscock, K., 1983. Water movement. The ecology of the shallow sublittoral benthos. 58-96pp. In: *Sublittoral ecology*. Earll, R., & Erwin, D.G. (Eds). Oxford: Clarendon Press, Oxford.
- Horta e Costa, B., Claudet, J., Franco, G., Erzini, K., Caro, A. et al., 2016. A regulation-based classification system for Marine Protected Areas (MPAs). *Marine Policy*, 72, 192-198. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2016.06.021>
- Jarnevich, C.S., Holcombe, T.R., Thomas, C.C., Frid, L., Olsson, A., 2015. Simulating long-term effectiveness and efficiency of management scenarios for an invasive grass. *AIMS Environmental Science*, 2 (2), 427-447. <https://doi.org/10.3934/environsci.2015.2.427>
- Knittweis, L., Aguilar, R., Alvarez, H., Borg, J.A., Evans, J., 2016. New depth record oh the red coral *Corallium rubrum* for the Mediterranean. *Rapport de La Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée* 41: 467.
- Knott, N.A., Underwood, A.J., Chapman, M.G., Glasby, T.M., 2004. Epibiota on vertical and on horizontal surfaces on natural reefs and on artificial structures. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84 (6), 1117-1130. <https://doi.org/10.1017/S0025315404010550h>
- La Rivière, M., Michez, N., Delavenne, J., Andres, S., Fréjefond, C. et al., 2021. Fiches descriptives des biocénoses benthiques de Méditerranée. UMS PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), 660 pp.
- Laborel, J., 1960. Contribution à l'étude directe des peuplements benthiques sciaphiles sur substrats rocheux en Méditerranée. *Recueil des travaux de la station Marine d'Endoume*, 33 (20), 117-173 pp.
- Laborel, J., 1961. Le concrétionnement algal "coralligène" et son importance géomorphologique en Méditerranée. *Recueil des travaux station marine d'Endoume*, 23, 37-60pp.
- Laborel, J., Vacelet J., 1961. Répartition bionomique du *Corallium rubrum* (Lmck) dans les grottes sous-marines. *Rapport réunion de la commission internationale pour l'exploration scientifique de la Méditerranée*, Monaco 16: 464-469
- Legendre, P., Dale, M. R. T., Fortin, M.-J., Gurevitch, J., Hohn, M. et al., 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography*, 25 (5), 601-615. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250508.x>

- Leversee, G. J., 1976. Flow and feeding in fan-shaped colonies of the gorgonian coral, *Leptogorgia*. *The Biological Bulletin*, 151 (2), 344-356. <https://doi.org/10.2307/1540667>
- Liconti, A., Pittman, S.J., Rees, S.E., Mieszkowska, N., 2022. Identifying conservation priorities for gorgonian forests in Italian coastal waters with multiple methods including citizen science and social media content analysis. *Diversity and Distributions*, 28, 1430-1444. <https://doi.org/10.1111/ddi.13553>
- Liew, S.C., Saengtuksin, B., Kwoh, L.K., 2009. Monitoring turbidity and suspended sediment concentration of coastal and inland waters using satellite data. p.837-839. In : *International Geoscience and Remote Sensing Symposium, IGARSS 2009, July 12-17, 2009, University of Cape Town, Cape Town, South Africa*. <https://doi.org/10.1109/IGARSS.2009.5418225>
- Linares, C., Coma, R., Garrabou, J., Díaz, D., Zabala, M., 2008. Size distribution, density and disturbance in two Mediterranean gorgonians: *Paramuricea clavata* and *Eunicella singularis*. *Journal of Applied Ecology*, 45 (2), 688-699. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01419.x>
- Linares, C., Doak, D.F., Coma, R., Díaz, D., Zabala, M., 2007. Life history and viability of a long-lived marine invertebrate: the octocoral *Paramuricea clavata*. *Ecology*, 88 (4), 918-928. <https://doi.org/10.1890/05-1931>
- Liu, C., Berry, P.M., Dawson, T.P., Pearson, R.G., 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, 28 (3), 385-393. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x>
- Lo Iacono, C., Robert, K., Gonzalez-Villanueva, R., Gori, A., Gili, J.-M. et al., 2018. Predicting cold-water coral distribution in the Cap de Creus Canyon (NW Mediterranean): Implications for marine conservation planning. *Progress in Oceanography*, 169, 169-180. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.02.012>
- McCullagh, P., (Ed.) 1983. *Generalized linear models* (2nd ed.). Routledge, New York, 532 pp. doi: 10.1201/9780203753736
- McFadden, C. S., van Ofwegen, L. P., & Quattrini, A. M., 2022. Revisionary systematics of Octocorallia (Cnidaria: Anthozoa) guided by phylogenomics. *Bulletin of the Society of Systematic Biologists*, 1(3). 79P. <https://doi.org/10.18061/bssb.v1i3.8735>
- Merckx, B., Steyaert, M., Vanreusel, A., Vincx, M., Vanaverbeke, J., 2011. Null models reveal preferential sampling, spatial autocorrelation and overfitting in habitat suitability modelling. *Ecological Modelling*, 222 (3), 588-597.
- Merow, C., Smith, M.J., Silander Jr, J.A., 2013. A practical guide to Maxent for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36 (10), 1058-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- Mistri, M., 1995. Population Structure and Secondary Production of the Mediterranean Octocoral *Lophogorgia ceratophyta* (L. 1758). *Marine Ecology*, 16 (3), 181-188. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1995.tb00404.x>

- Mistri, M., Ceccherelli, V. U., 1993. Growth of the Mediterranean Gorgonian Lophogorgia ceratophyta (L., 1758). *Marine Ecology*, 14 (4), 329-340. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1993.tb00004.x>
- Nikuradse, J., 1950. Stromungsgesetze in rauhen Rohren. *Forschungsheft* 361, 65p.
- Odum, E.P., 1971. An understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature. *Science*, Vol 164, 262-270.
- Otero, M.M., Numa, C., Bo, M., Orejas, C., Garrabou, J., et al., 2017. Overview of the conservation status of Mediterranean Anthozoa. International Union for Conservation of Nature (IUCN), Malaga, Spain, 73 pp. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2017.RA.2.en>
- Pearson, R. G., 2007. Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. Synthesis America Museum of Natural History. American Museum of Natural History, 50 pp.
- Perez, J.M., 1961. Océanographie biologique et biologie marine. Tome premier: la vie benthique. Les Presses Universitaires de France, Collection Euclide, Paris, 541pp.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190 (3-4), 231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips, S.J., Anderson, R., Dudík, M., Schapire, R., Blair, M., 2017. Opening the black box: An open-source release of Maxent. *Ecography*, 40, 887-893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Phillips, S. J., Dudík, M., 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161-175.
- Piazzi, L., Atzori, F., Cadoni, N., Cinti, M.F., Frau, F. et al., 2018. Benthic mucilage blooms threaten coralligenous reefs. *Marine Environmental Research*, 140, 145-151. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.06.011>
- Ponti, M., Turicchia, E., Costantini, F., Gori, A., Bramanti, L. et al., 2019. p. 4-14. Mediterranean gorgonian forests: Distribution patterns and ecological roles. In: Proceedings of the 3rd Mediterranean symposium on the conservation of coralligenous & other calcareous Bioconcretions, Antalya, Turkey, 15-16 January 2019. SPA/RAC, Tunis.
- Radosavljevic, A., Anderson, R., 2013. Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41, 629-643pp. <https://doi.org/10.1111/jbi.12227>
- Ribes, M., Coma, R., Gili, J., 1999. Heterogeneous feeding in benthic suspension feeders: the natural diet and grazing rate of the temperate gorgonian *Paramuricea clavata* (Cnidaria: Octocorallia) over a year cycle. *Marine Ecology Progress Series*, 183, 125-137. <https://doi.org/10.3354/meps183125>
- Ribes, M., Coma, R., Rossi, S., 2003. Natural feeding of the temperate asymbiotic octocoral-gorgonian *Leptogorgia sarmentosa* (Cnidaria: Octocorallia). *Marine Ecology Progress Series*, 254, 141-150. <https://doi.org/10.3354/meps254141>

Rossi, L., 1959. Le specie di Eunicella (Gorgonaria) del golfo di Genova. *Annali del Museo civico di storia naturale Giacomo Doria*, 71, pp. 203-225.

Rossi, S., Bramanti, L., Gori, A., Orejas, C. (Eds.), 2017. *Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots*. Springer, Cham, 505p. <https://www.springer.com/gp/book/9783319210117>

Rossi, S., Gili, J.-M., Garrofé, X., 2011. Net negative growth detected in a population of *Leptogorgia sarmentosa*: Quantifying the biomass loss in a benthic soft bottom-gravel gorgonian. *Marine Biology*, 158 (7), 1631-1643. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1675-x>

Rossi, S., Tsounis, G., Orejas, C., Padrón, T., Gili, J.M., Bramanti, L. et al., 2008. Survey of deep-dwelling red coral (*Corallium rubrum*) populations at Cap de Creus (NW Mediterranean). *Marine Biology*, 154 (3), 533–545. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-0947-6>

Sainz-Villegas, S., De La Hoz, C.F., Juanes, J.A., Puente, A., 2022. Predicting non-native seaweeds global distributions: The importance of tuning individual algorithms in ensembles to obtain biologically meaningful results. *Frontiers in Marine Science*, 9, 1009808.

Salomidi, M., Smith, C., Katsanevakis, S., Panayotidis, P., Papathanassiou, V., 2009. p. 242-245. Some observations on the structure and distribution of gorgonian assemblages in the Eastern Mediterranean Sea. In: *Actes du 1er Symposium sur la Conservation du Coralligène et autres bio concrétions de Méditerranée*, Tabarka, 16-17 Janvier 2009.

Sciascia, R., Guizien, K., Magaldi, M.G., 2022. Larval dispersal simulations and connectivity predictions for Mediterranean gorgonian species: sensitivity to flow representation and biological traits. *ICES Journal of Marine Science*, 79, 2043-2054. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac135>

Sillero, N., Arenas-Castro, S., Enriquez-Urzelai, U., Vale, C.G., Sousa-Guedes, D. et al., 2021. Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling. *Ecological Modelling*, 456, 109671. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109671>

Sini, M., Kipson, S., Linares, C., Koutsoubas, D., Garrabou, J., 2015. The Yellow Gorgonian *Eunicella cavolini*: Demography and Disturbance Levels across the Mediterranean Sea. *PLoS ONE* 10(5): e0126253, 19p.

Theodor, J., 1969. Contribution à l'étude des gorgones (Viii): *Eunicella stricta* aphyta sous espèce nouvelle sans zooxanthelles, proche d'une espèce normalement infestée par ces algues. *Documents faunistiques et écologiques*. *Vie et Milieu*. pp.635-637.

Topçu, E.N., Öztürk, B., 2015. Composition and abundance of octocorals in the Sea of Marmara, where the Mediterranean meets the Black Sea. *Scientia Marina*, 79, 125-135. <https://doi.org/10.3989/scimar.04120.09A>

True, M.A., 1970. Étude quantitative de quatre peuplements sciaphiles sur substrat rocheux dans la région marseillaise. *Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco*, 69 (1401), 1-48.

Tsounis, G., Rossi, S., Bramanti, L., Santangelo, G., 2013. Management hurdles in sustainable harvesting of *Corallium rubrum*. *Marine Policy*, 39, 361-364 pp. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2012.12.010i>

Tsounis, G., Rossi, S., Gili, J.M. et al., 2006. Population structure of an exploited benthic cnidarian: the case study of red coral (*Corallium rubrum* L.). *Marine Biology*, 149, 1059-1070. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0302-8>

Tsounis, G., Rossi, S., Grigg, R., Santangelo, G., Bramanti, L. et al., 2010. The exploitation and conservation of precious corals. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 48, 161-212.

Turicchia, E., Abbiati, M., Sweet, M., Ponti, M., 2018. Mass mortality hits gorgonian forests at Montecristo Island. *Diseases of Aquatic Organisms*, 131 (1), 79-85. <https://doi.org/10.3354/dao03284>

Vafidis, D., 2009. First record of *Leptogorgia sarmentosa* (Octocorallia: Gorgoniidae) from the eastern Mediterranean Sea. *Marine Biodiversity Records* 2, e17. Doi:10.1017/S1755267208000195

Virgilio, M., Airoidi, L., Abbiati, M., 2006. Spatial and temporal variations of assemblages in a Mediterranean coralligenous reef and relationships with surface orientation. *Coral Reefs*, 25 (2), 265-272. <https://doi.org/10.1007/s00338-006-0100-2>

Weinberg, S., 1978. The minimal area problem in invertebrate communities of Mediterranean rocky substrata. *Marine Biology*, 49 (1), 33-40. <https://doi.org/10.1007/BF00390728>

Weinberg, S., 1979a. Autecology of Shallow-Water Octocorallia from Mediterranean Rocky Substrata, I. The Banyuls Area. *Bijdragen Tot de Dierkunde*, 49 (1), 1-15. <https://doi.org/10.1163/26660644-04901001>

Weinberg, S., 1979b. The Light-Dependent Behaviour of Planula Larvae of *Eunicella singularis* and *Corallium rubrum* and its Implication for Octocorallian Ecology. *Bijdragen Tot de Dierkunde*, 49 (1), 16-30. <https://doi.org/10.1163/26660644-04901002>

Weinberg, S., Weinberg, F., 1979. The Life Cycle of a Gorgonian: *Eunicella Singularis* (Esper, 1794). *Contributions to Zoology Bijdragen Tot de Dierkunde*, 48, 127-140. <https://doi.org/10.1163/26660644-04802003>

White, M., Mohn, C., de Stigter, H., Mottram, G., 2005. Deep-water coral development as a function of hydrodynamics and surface productivity around the submarine banks of the Rockall Trough, NE Atlantic. p. 503–514. In : *Cold-Water Corals and Ecosystems*. A. Freiwald & J. M. Roberts (Eds.). Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/3-540-27673-4\\_25](https://doi.org/10.1007/3-540-27673-4_25)

Wilson, M.F.J., O'Connell, B., Brown, C., Guinan, J.C., Grehan, A.J., 2007. Multiscale Terrain Analysis of Multibeam Bathymetry Data for Habitat Mapping on the Continental Slope. *Marine Geodesy*, 30 (1–2), 3-35. <https://doi.org/10.1080/01490410701295962>

Wisz, M.S., Hijmans R.J., Li, J., Peterson, A.T., Graham, C.H, Guisan, A., 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distribution* 14: 763–773.

Zibrowius, H., Marques, V.M., Grasshoff, M., 1984. La répartition du *Corallium rubrum* dans l'atlantique (Cnidaria : Anthozoa : Gorgonaria). *TÉTHYS* 11(2), 163-170.

Vers une approche spatialisée de la planification spatiale marine : cas d'étude pour des populations d'invertébrés sessiles dans le golfe du Lion

---

Zweig, M.H., Campbell, G., 1993. Receiver-operating characteristic (ROC) plots: a fundamental evaluation tool in clinical medicine. *Clinical Chemistry*, 39 (8), 561-577.

## **Materials and Methods**

### **Background grid, features and regularization**

Probability distribution of environmental predictors in the background grid is compared to probability distribution of environmental predictors in presence locations in order to build response curves. Hence, Maxent background grid actually defines the range of environmental conditions on which features will be fitted in order to maximize the species entropy probability distribution, resulting in different features and Maxent predictions according to background extent (Phillips et al., 2006).

Various feature classes can be combined in Maxent to build response curves from environmental predictors. Theoretically, a niche model is expected to be unimodal, pointing at species optimum, which will be best represented by quadratic features. Sometimes the niche range, however, might be truncated in the presence observations. In this situation, linear or hinge features will be more appropriate (Merow *et al.*, 2013). Multiplying feature class possibilities may lead to confusion because complex features created by Maxent are often highly correlated. From a statistical perspective, when Maxent is used to infer environmental drivers of species distribution, feature classes should be selected with parsimony. From a machine-learning perspective, testing as many feature classes as possible will increase the predictive accuracy of the presences. In this study, we adopted an in-between perspective, selecting the default "auto-features" mode of Maxent. This mode increases the tested feature classes to the number of presence observations with all feature classes for more than 80 presence observations (Phillips & Dudík, 2008). This mode enabled Maxent to accommodate the different number of presence observations, which varied from 16 for *C. rubrum* to 255 for *E. singularis*. Regularisation dampens predictors coefficients when predictors variance is high at the presence locations. Regularisation multiplier was varied from 0.1 to 5 and the AUC of model fit varied by less than 1%. Hence, it was set to its default value of 1.

### ***Output type***

The ROR is the relative probability that a cell is contained in a collection of presence samples, assuming individuals have been randomly sampled in the environmental space. A logistic transformation of ROR enables one to predict the probability of presence-only, assuming the the probability of presence in the suitable habitat, namely the prevalence, is 50% (Phillips &

Dudík, 2008). Due to the difficulty of checking this assumption, the safer interpretation of Maxent predictions was using ROR as a habitat suitability index (Merow *et al.*, 2013). As an alternative, the cloglog value calculated as  $1-\exp(-c \cdot r)$  has been proposed in order to estimate the probability of presence ( $c$  is the exponential of the entropy of the Maxent distribution and  $r$  is the ROR value, Phillips *et al.*, 2006). In the present study, however, model fit was not sensitive to the species prevalence value in the background grid. The latter varied from 20 to 80% and resulted in average AUC (Area Under the Curve) variation of 0.6%. Therefore, prevalence was kept to its default value of 50% and the cloglog output type was selected.

### ***Definitions of the seven geomorphological predictors***

- Local bottom depth was the average of bathymetric data within the slab.
- A local digital terrain model (DTM) was defined by fitting all bathymetrical data within the slab with a bivariate quadratic equation (1) (Evans, 1980):

$$Z = aX^2 + bY^2 + c XY + dX + e Y + f \quad (1)$$

with  $Z$  being the bottom depth deviation from the mean bottom depth and  $X, Y$  the cartesian distance to the center of the background grid cell and  $a, b, c, d, e$  and  $f$  are the fitting parameters that defines the local DTM and vary at each background grid cell. These parameters are subsequently used to calculate the slope, roughness, rugosity, ruggedness and orientation in each background grid cell.

- Slope was defined as the average slope of the local DTM:

$$S = \arctan\left(\sqrt{(d^2 + e^2)}\right)$$

- Roughness is length scale (in meter) defined as the difference between the maximum and minimum depth in the slab which is consistent with the hydraulic roughness parameter used to estimate seabed friction by Nikuradse (1933).
- Rugosity is a topological metric (no unit) defined as the ratio between the surface of the local DTM and the slab surface. By definition, rugosity is larger or equal to 1.
- Terrain ruggedness index was defined as the average of absolute deviation of the local DTM with respect to the mean depth.

- Eastness and northness orientation were defined as the sinus and cosinus of the DTM aspect, the latter being defined as:

$$\text{Aspect} = \text{atan}(d/e)$$

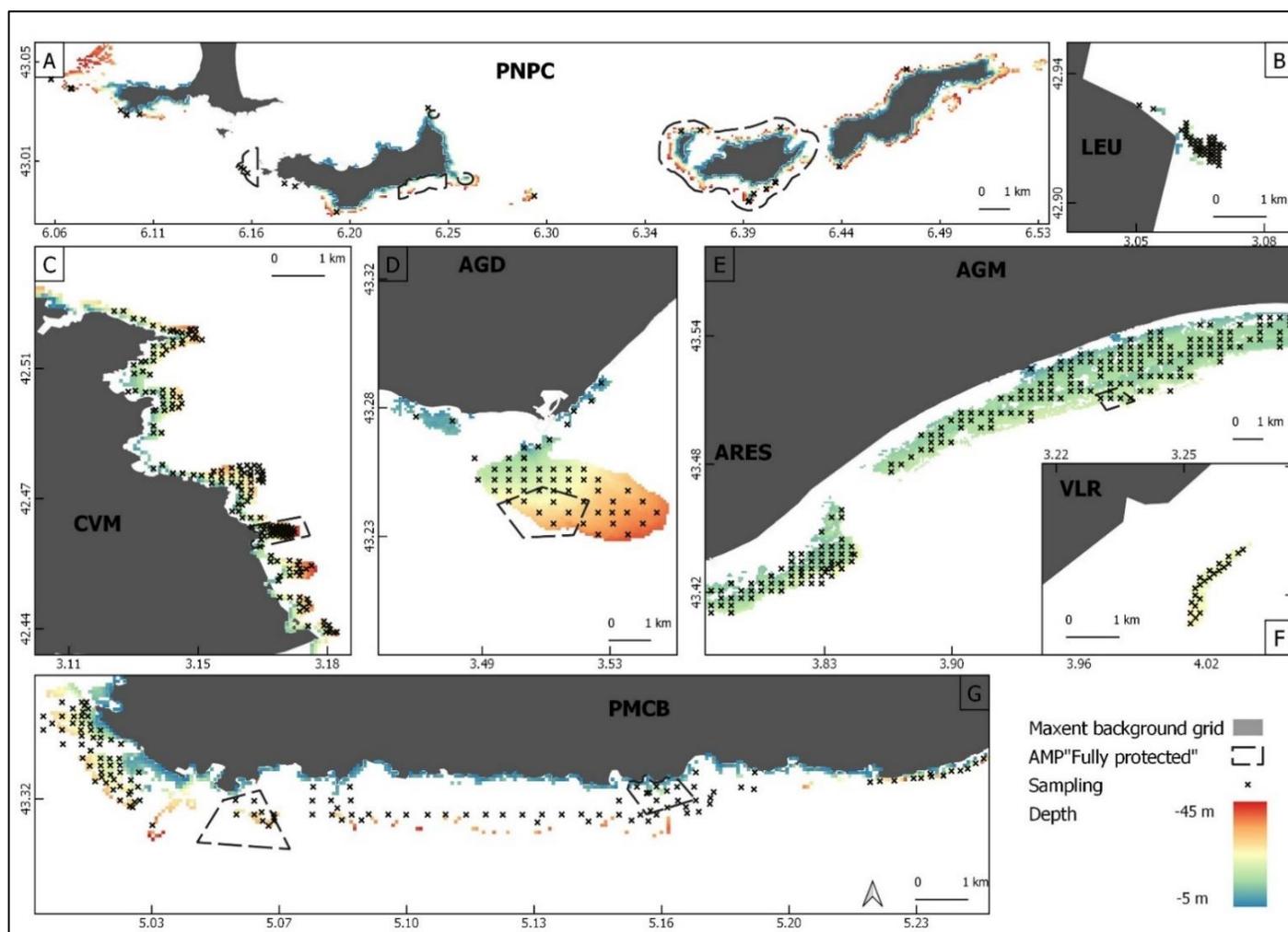
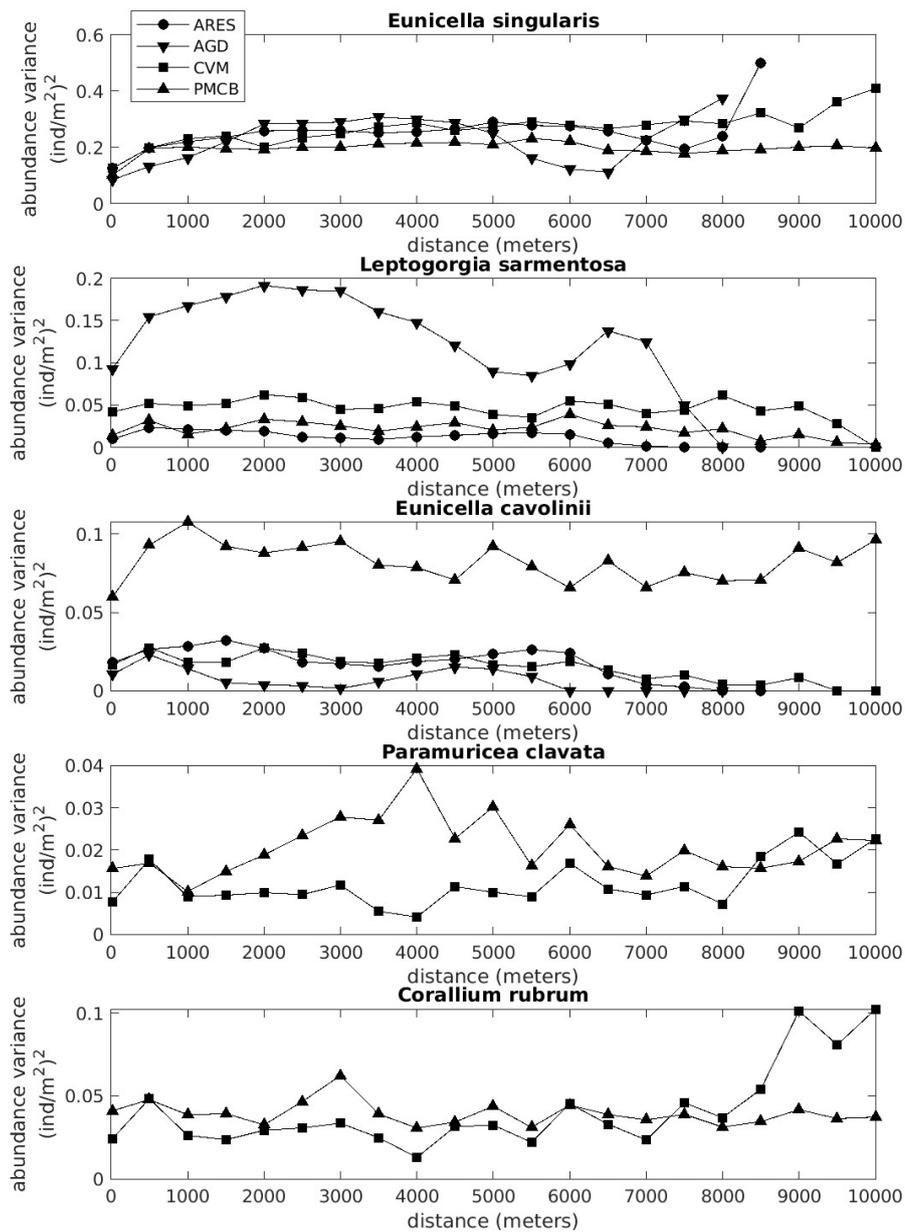


Figure S1: Sampling location and bathymetry in each of the eight sites. A close up PNPC, B close up LEU, C close up CVM, D close up AGD, E close up AGM and ARES, F closeup VLR, G close up PMCB.



**Figure S2: Empirical semivariograms describing the spatial variability of each of the five gorgonian species in the four sites (ARES, AGD, CVM, PMCB) where the species was present. Semivariograms were computed using population spatial density measured in the 696 evenly spaced geo-referenced locations covering the hard bottom habitat and clustering them by distance classes ranging from 500 meters to 10 kms, with a step of 500 meters increment. The nugget of the semivariogram was computed using replicated measurements made at less than 20 meters distance, around each geo-referenced location (Guizien et al., 2022).**

Vers une approche spatialisée de la planification spatiale marine : cas d'étude pour des populations d'invertébrés sessiles dans le golfe du Lion

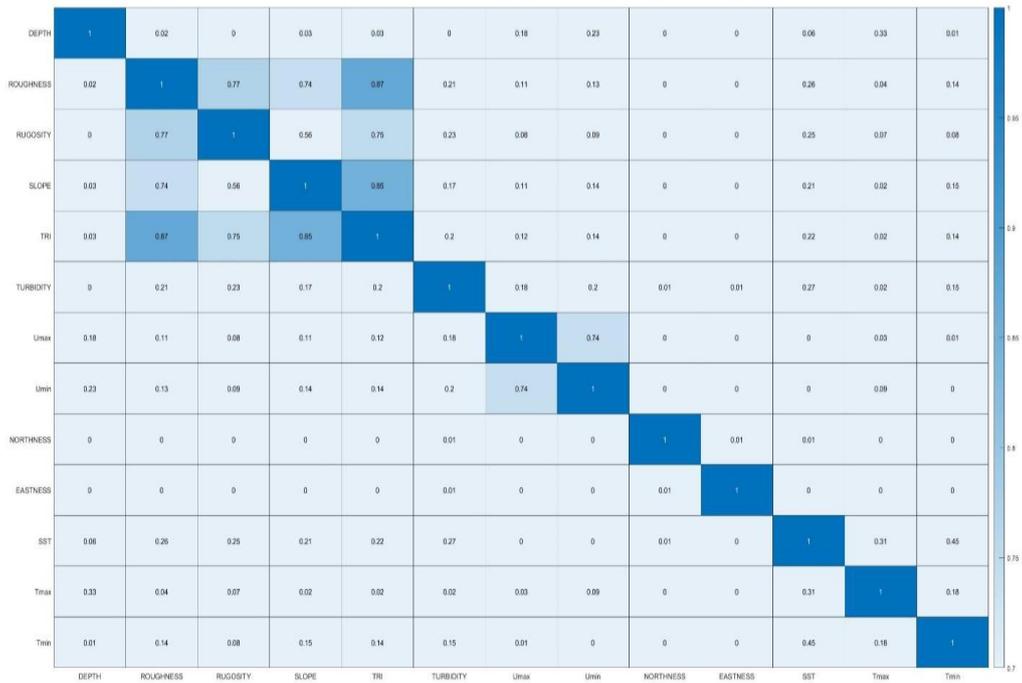


Figure S3 : Spearman determination coefficient among the the 15 initials environmental predictors including latitude and longitude.

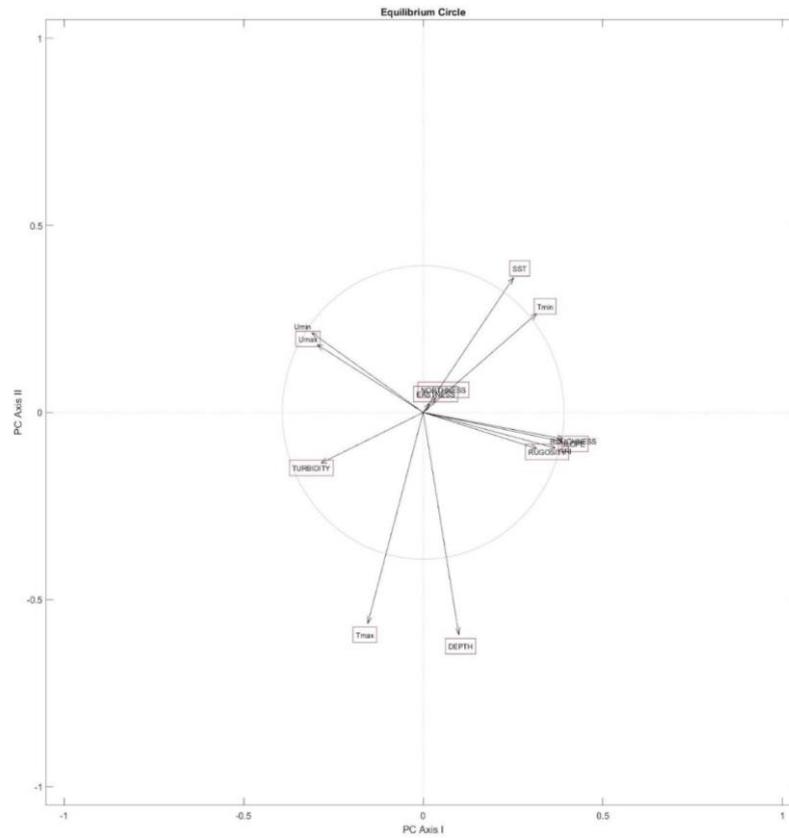
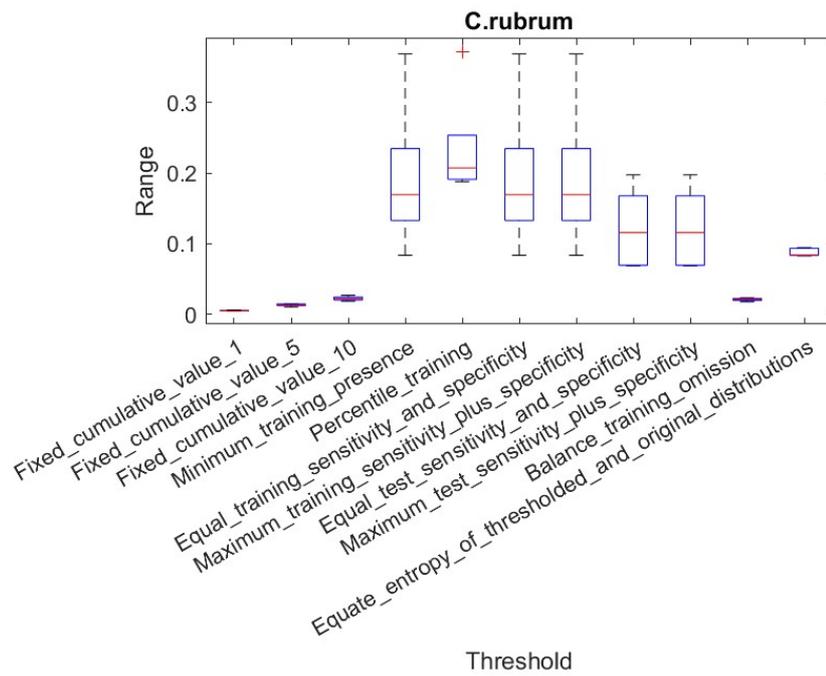
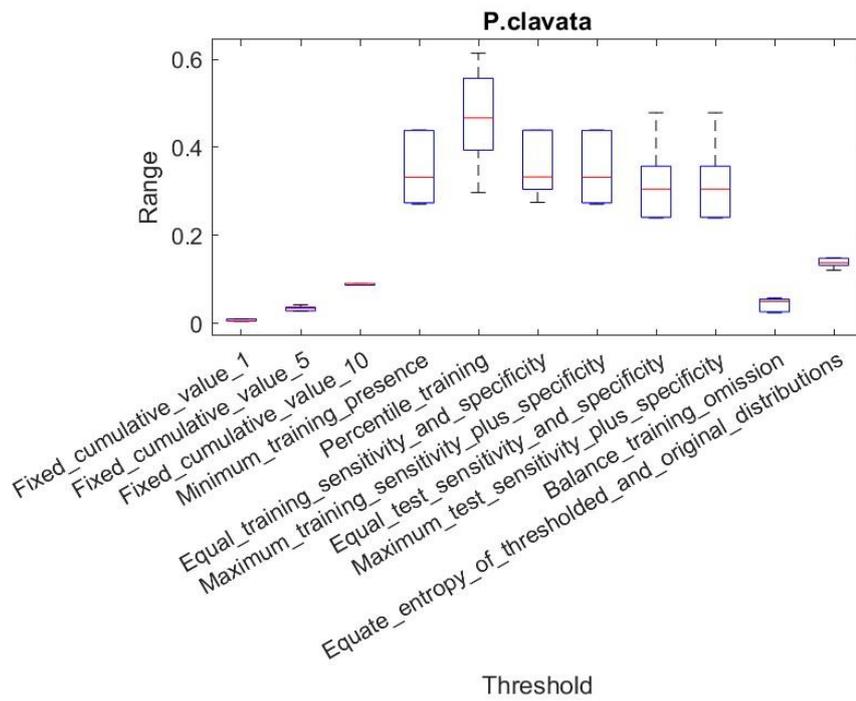


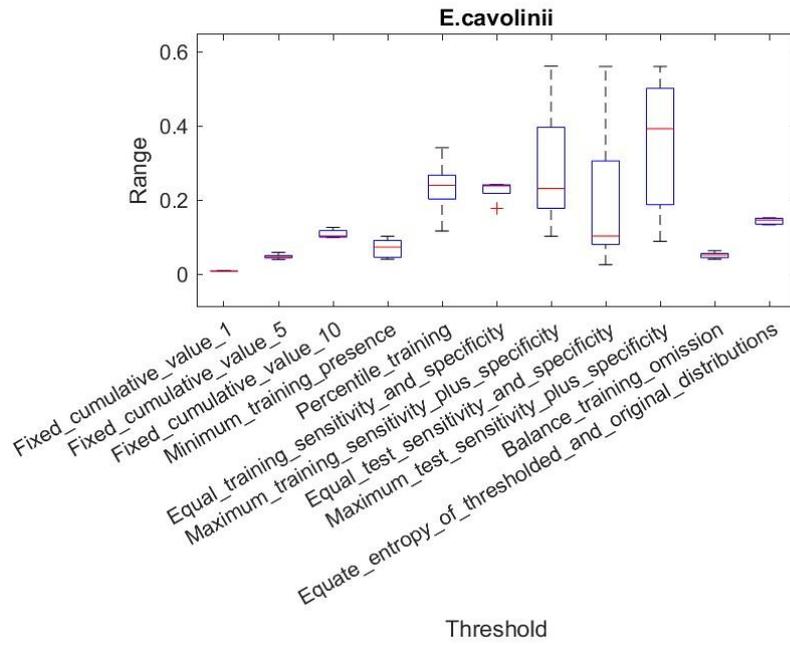
Figure S4 : Principal Components Analysis on the 15 initials environmental predictors including latitude and longitude.



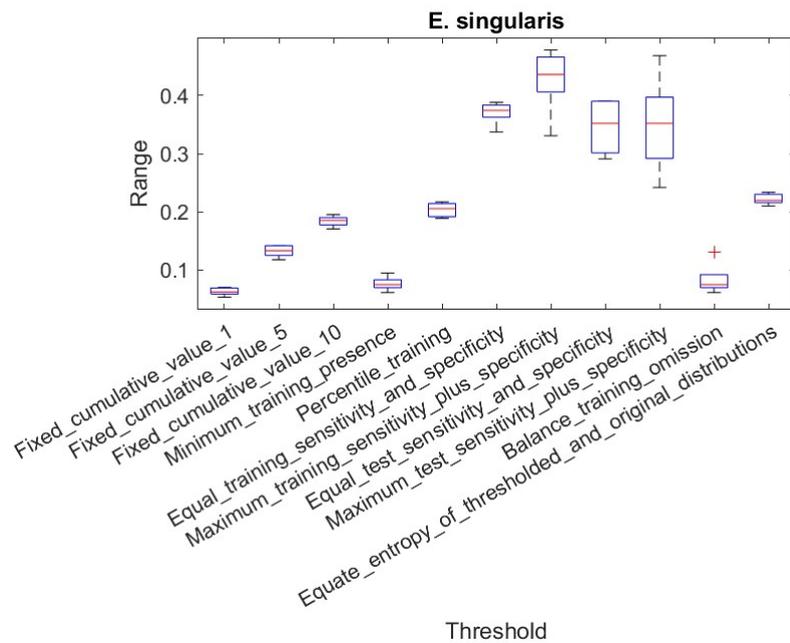
A



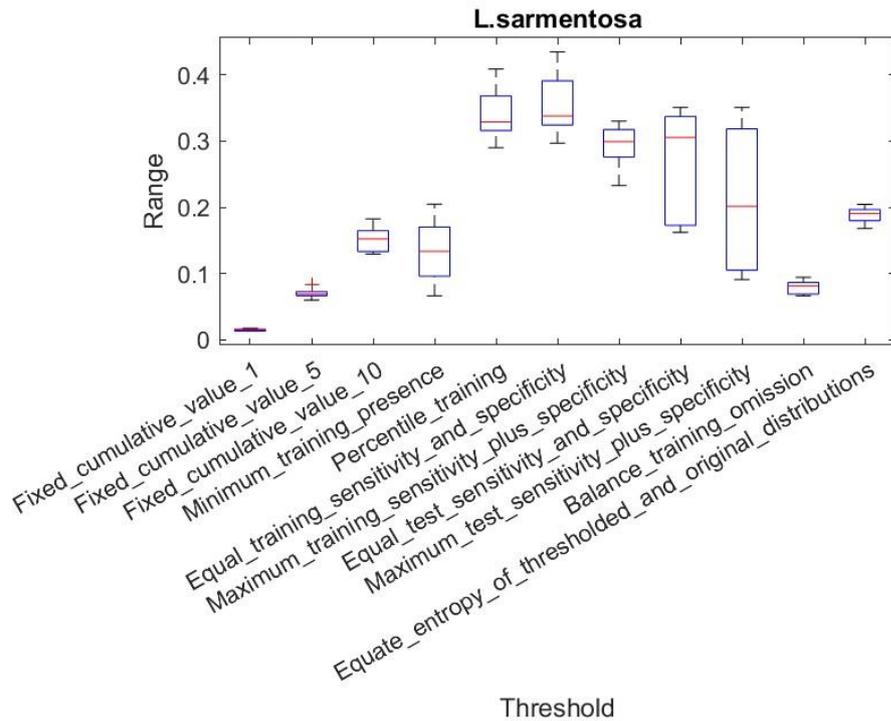
B



**C**



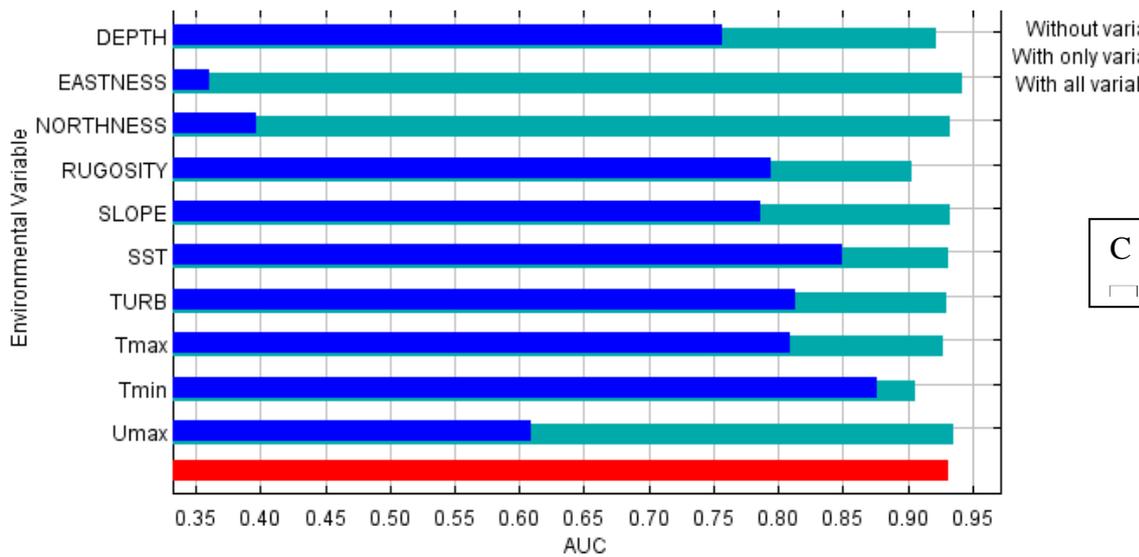
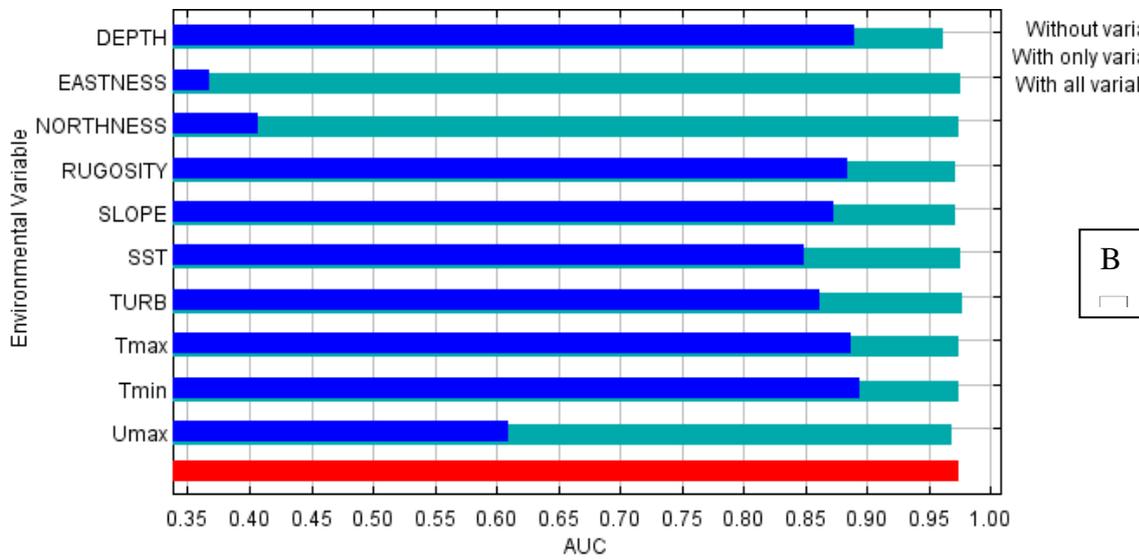
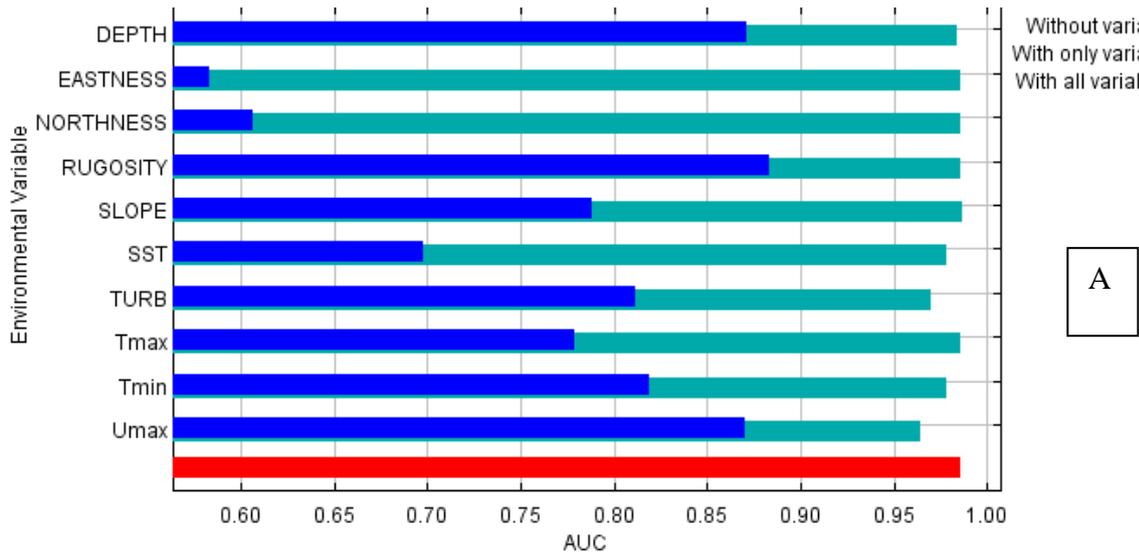
**D**



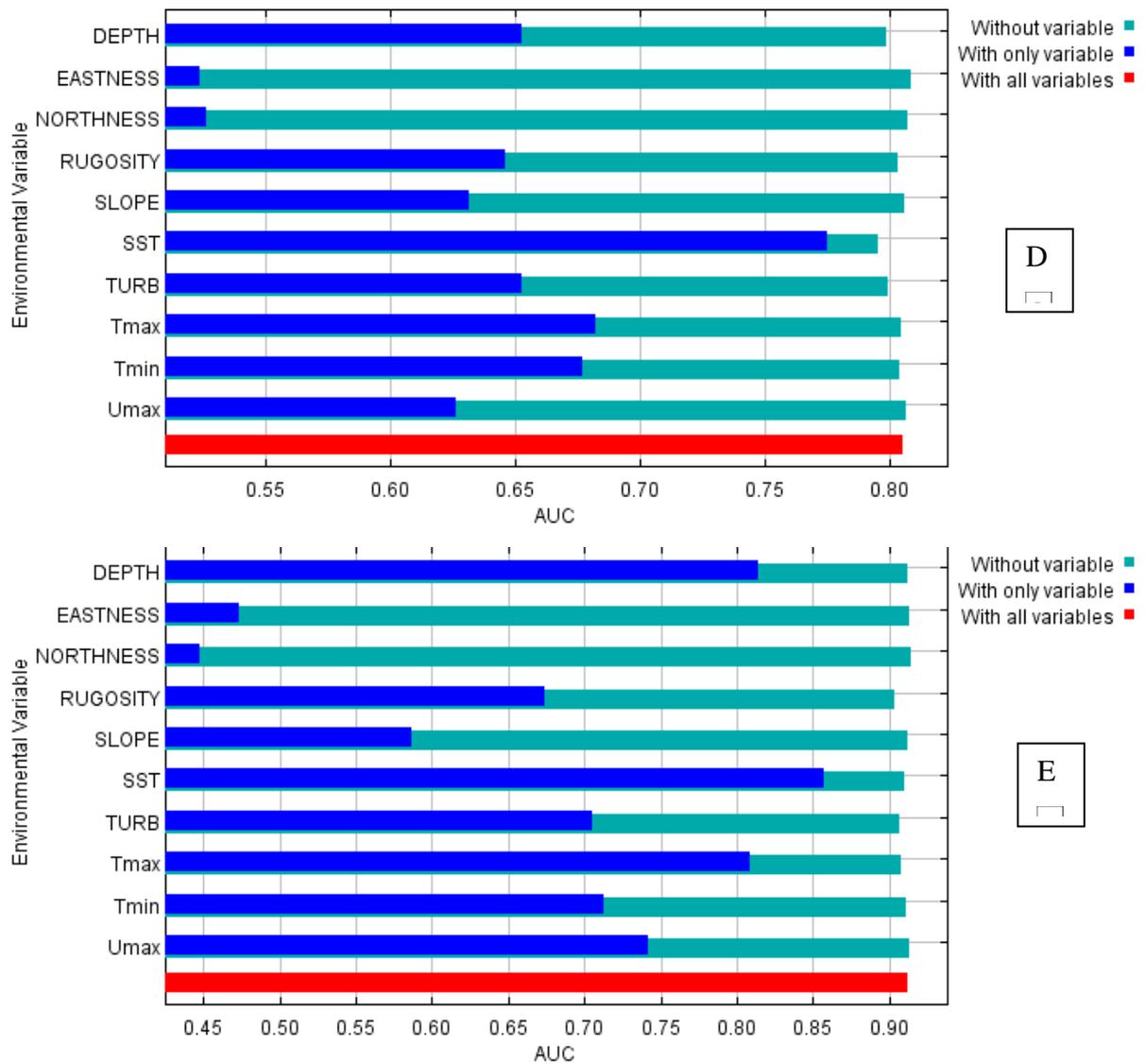
E

**Figure S5: Threshold proposed by Maxent to predict suitability maps for various indices and for each species. Modelling with all predictors except geographical ones (Latitude / Longitude). A: *C. rubrum*, B: *P.clavata*, C: *E. cavolini*, D: *E.singularis*, E: *L. sarmentosa***

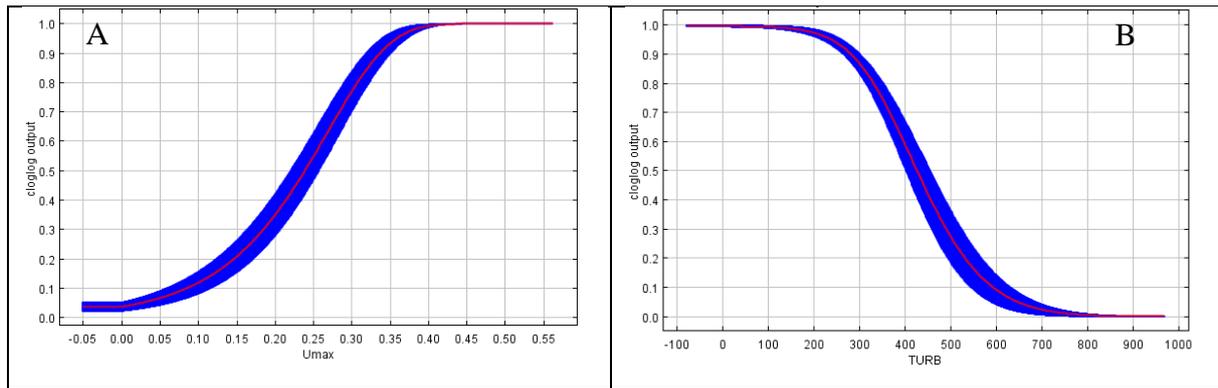
# Vers une approche spatialisée de la planification spatiale marine : cas d'étude pour des populations d'invertébrés sessiles dans le golfe du Lion



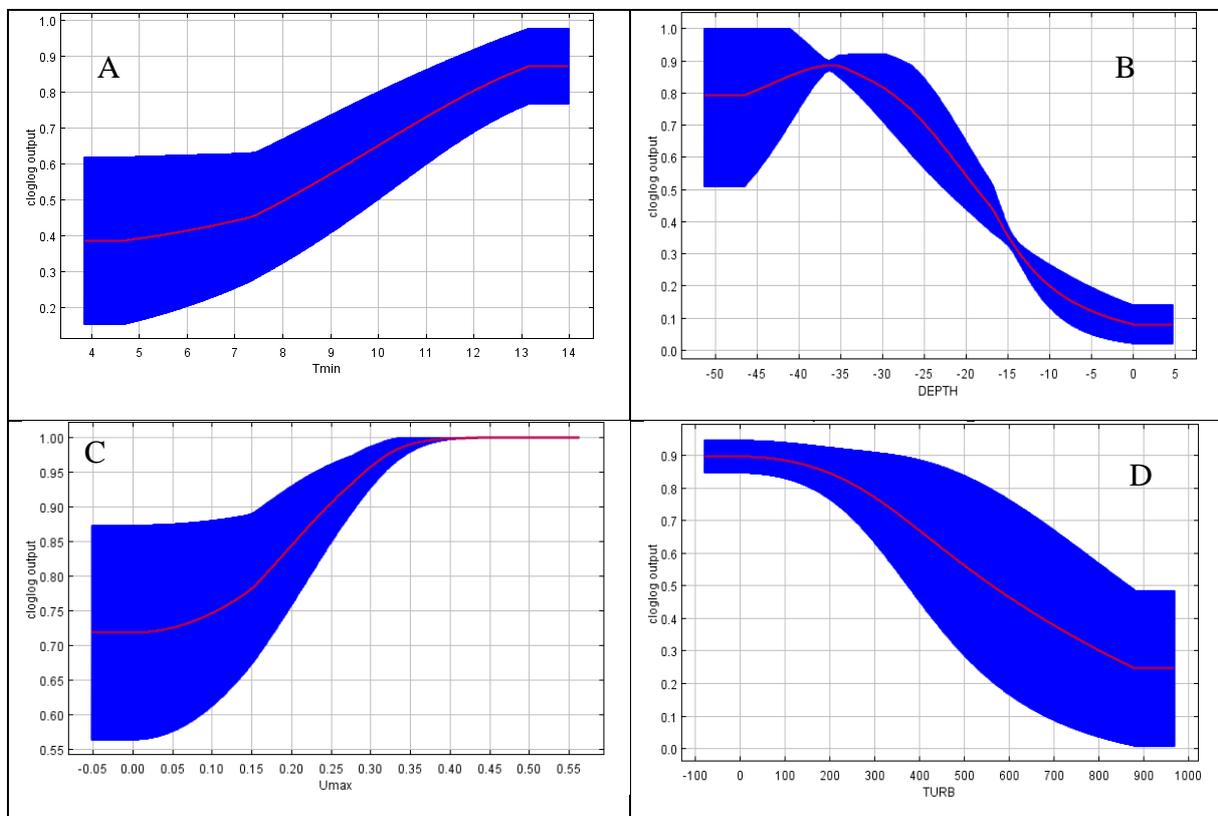
Vers une approche spatialisée de la planification spatiale marine : cas d'étude pour des populations d'invertébrés sessiles dans le golfe du Lion



**Fig S6: Maxent AUC applying two Jackknife procedures across all predictors except geographical ones (Latitude / Longitude). A: *C. rubrum*, B: *P. clavata*, C: *E. cavolini*, D: *E. singularis*, E: *L. sarmentosa*. Without variable (light blue), with only variable (blue), with all variables (red). Variable is the same as predictor.**

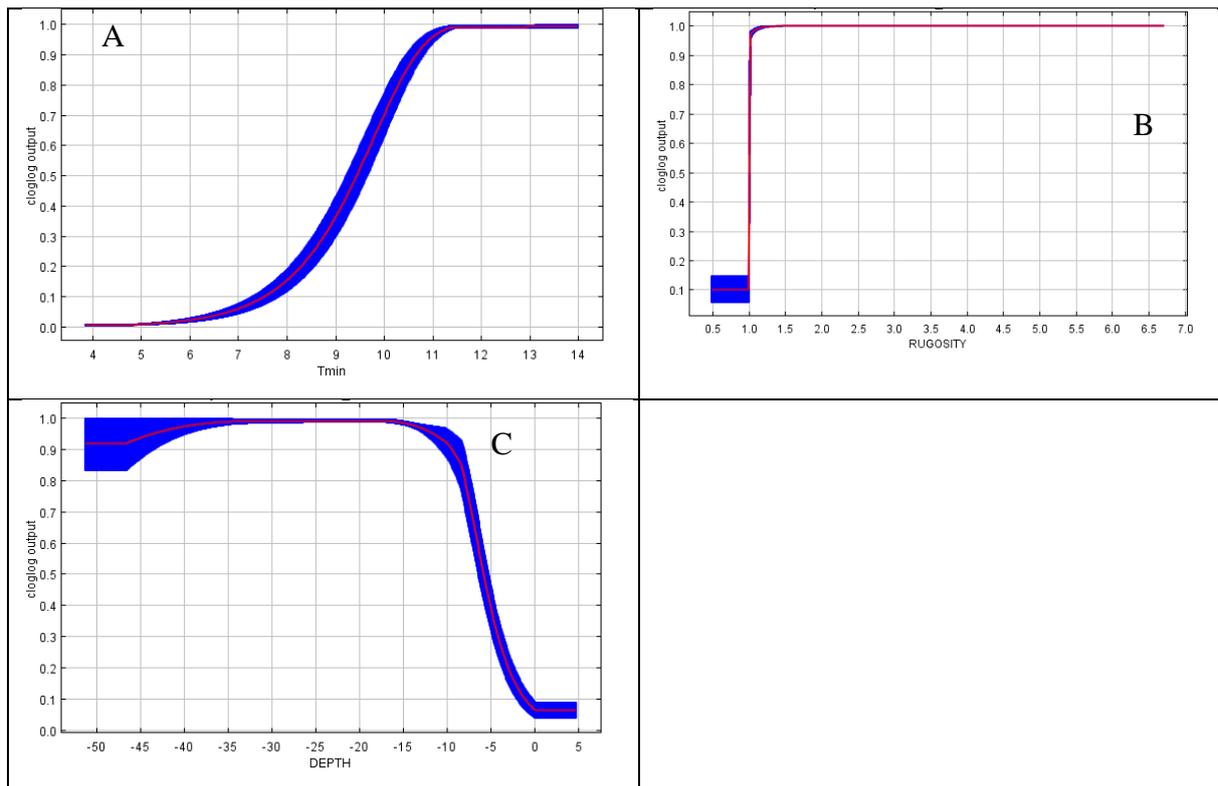


**Figure S7 : Response curves for the two significant predictors in the Maxent model for habitat suitability of *C. rubrum*: A: Umax, B: Turbidity. The red lines indicate the mean values, while blue areas the standard deviation limits, resulting from 5 cross-validation model runs in cloglog output.**

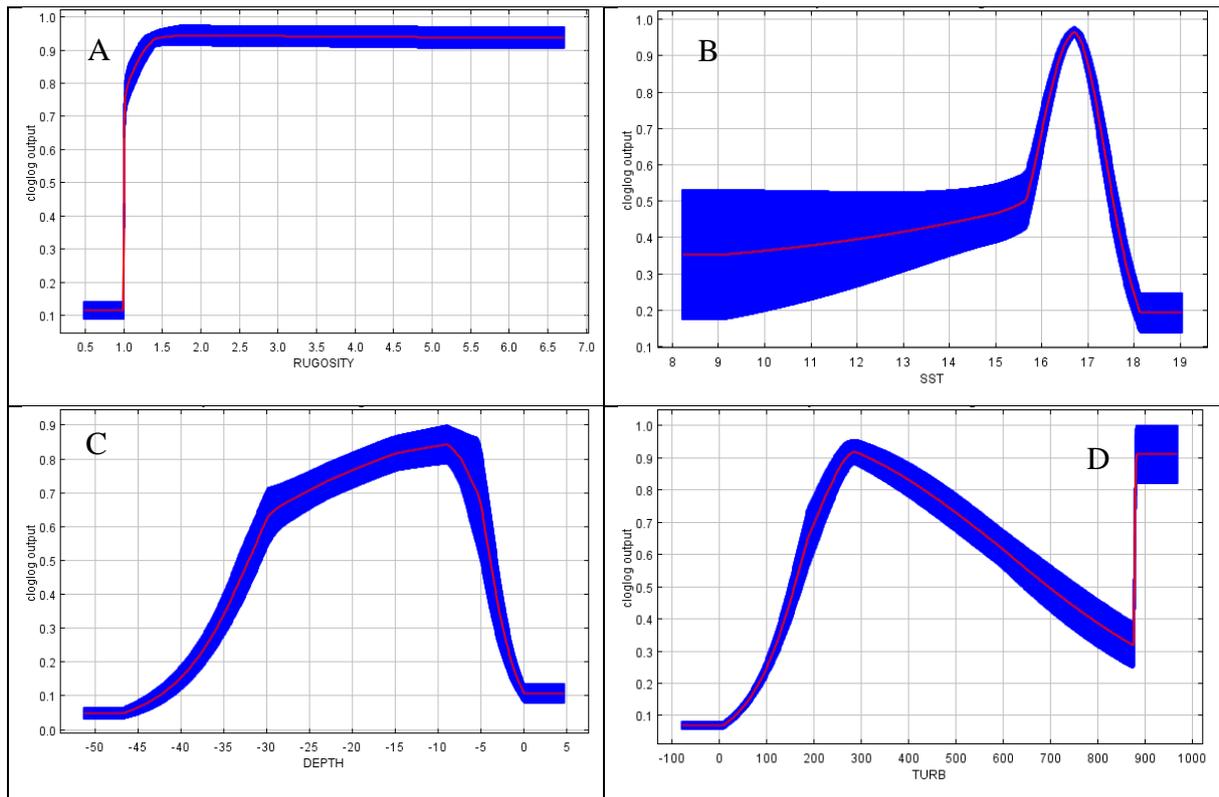


**Figure S8: Response curves for the four significant predictors in the Maxent model for habitat suitability of *P. clavata*. A: Tmin, B: Depth, C: Umax D: Turbidity. The red lines indicate the mean values, while blue areas the standard deviation limits, resulting from 5 cross-validation model runs in cloglog output.**

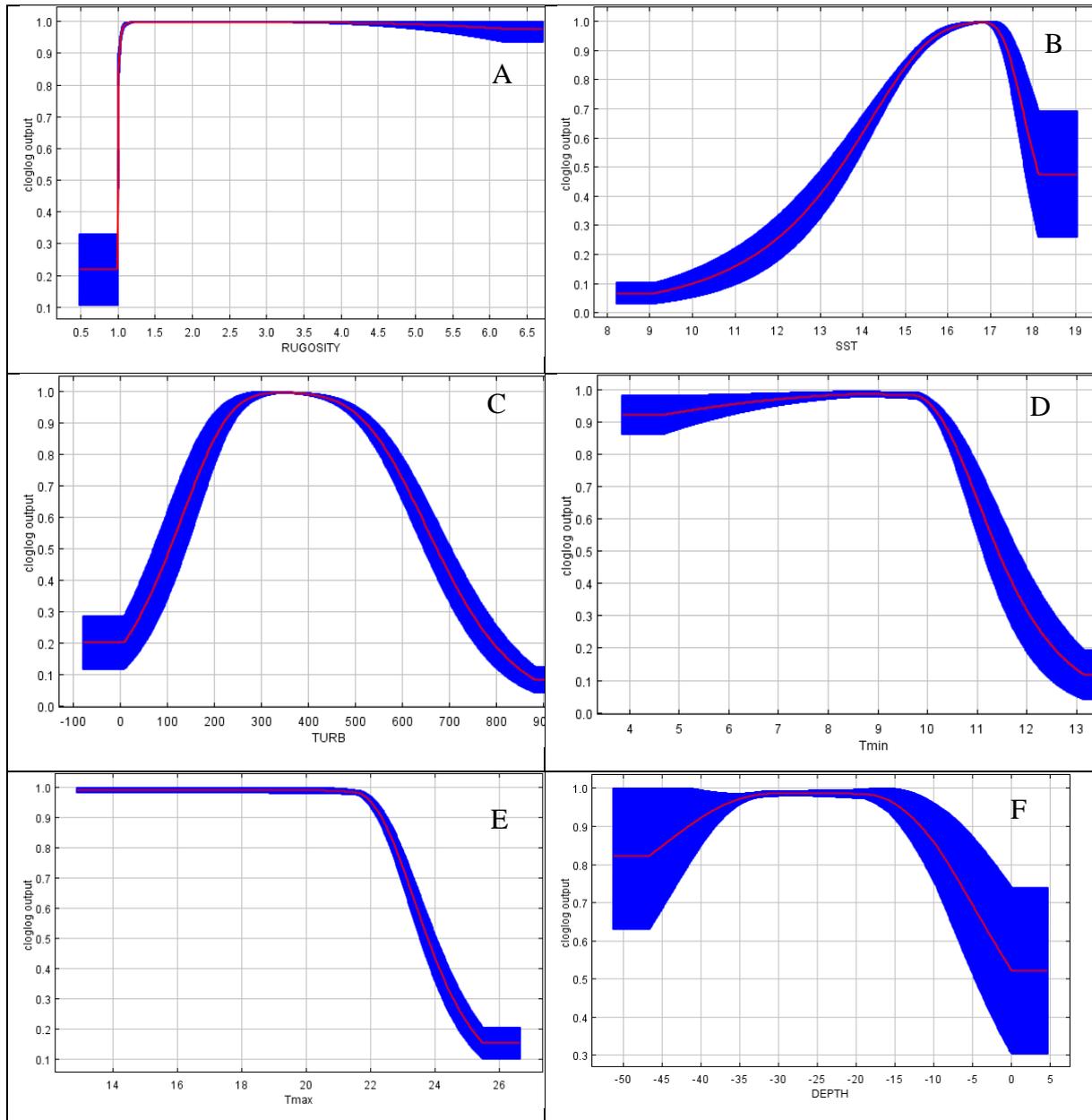
Vers une approche spatialisée de la planification spatiale marine : cas d'étude pour des populations d'invertébrés sessiles dans le golfe du Lion



**Figure S9: Response curves for the three significant predictors in the Maxent model for habitat suitability of *E. cavolini*. A: Tmin, B: Rugosity, C: Depth. The red lines indicate the mean values, while blue areas the standard deviation limits, resulting from 5 cross-validation model runs in cloglog output.**



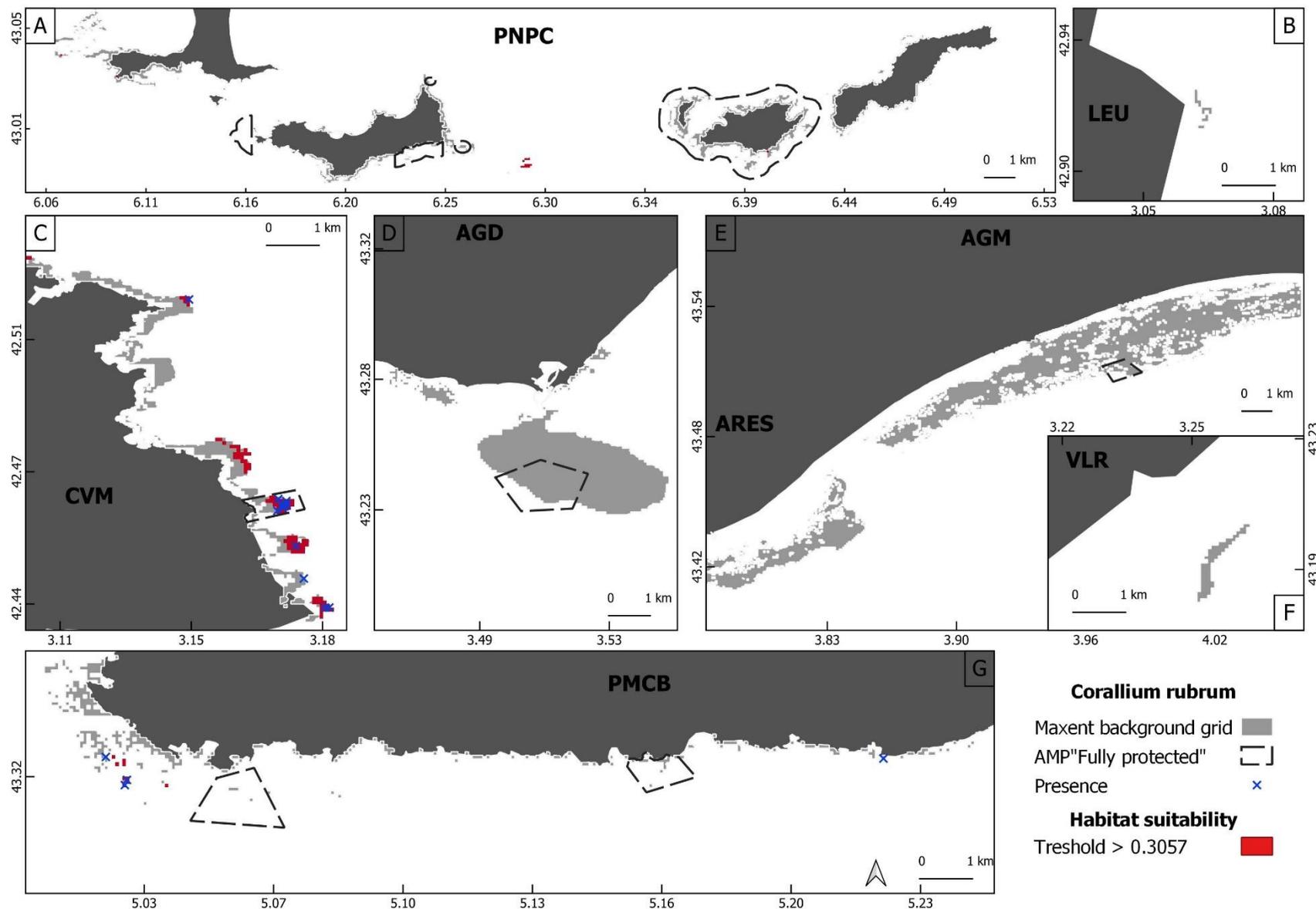
**Figure S10: Response curves for the four significant predictors in the Maxent model for habitat suitability of *E.singularis*. A: Rugosity, B: SST, C: Depth, D: Turbidity. The red lines indicate the mean values, while blue areas the standard deviation limits, resulting from 5 cross-validation model runs in cloglog output.**



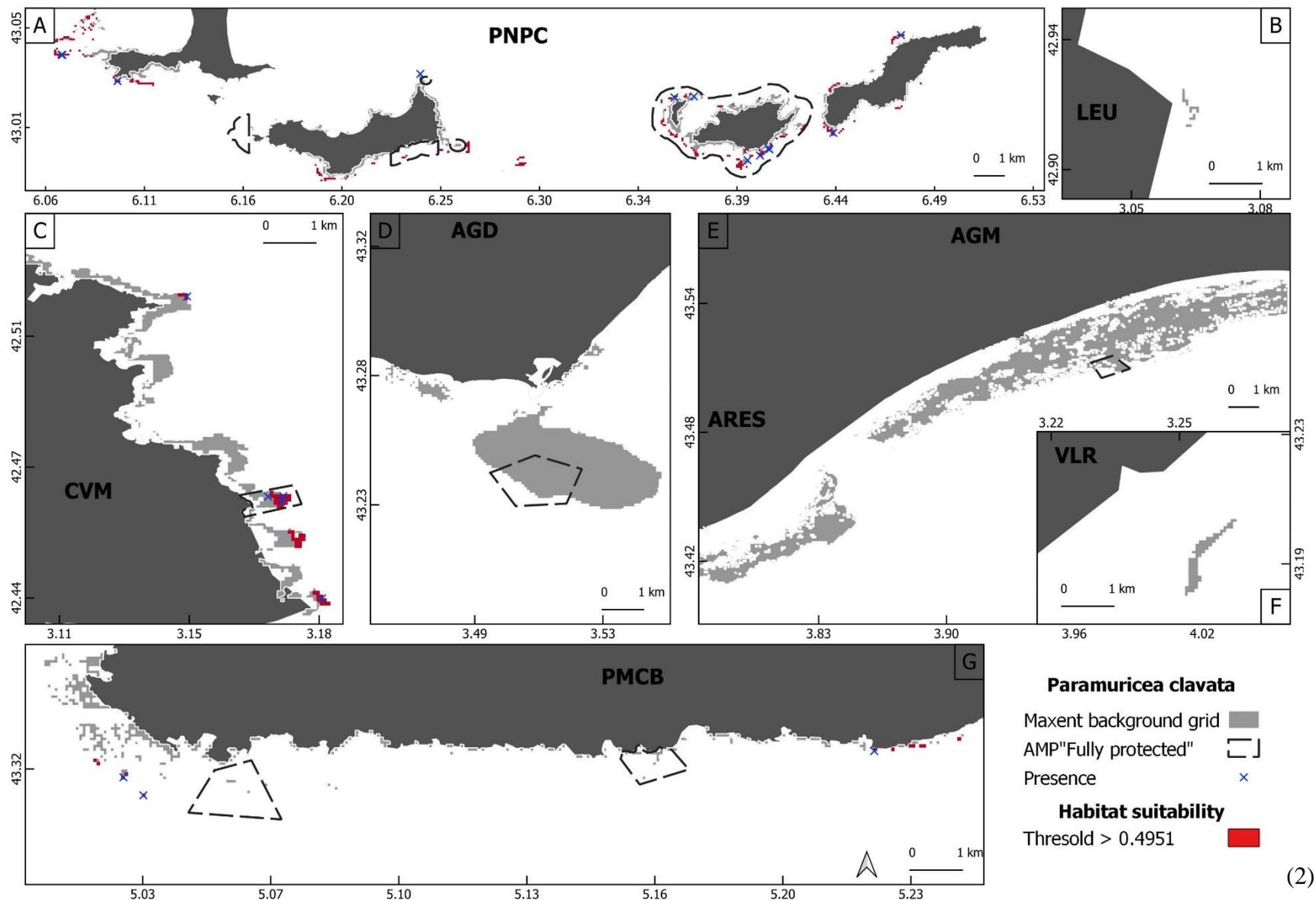
**Figure S11: Response curves for the six significant predictors in the Maxent model for habitat suitability of *L. sarmentosa*. A: Rugosity, B: SST, C: Turbidity, D: Tmin, E: Maximum bottom temperature Tmax, F: Depth. The red lines indicate the mean values, while blue areas the standard deviation limits, resulting from 5 cross-validation model runs in cloglog output.**

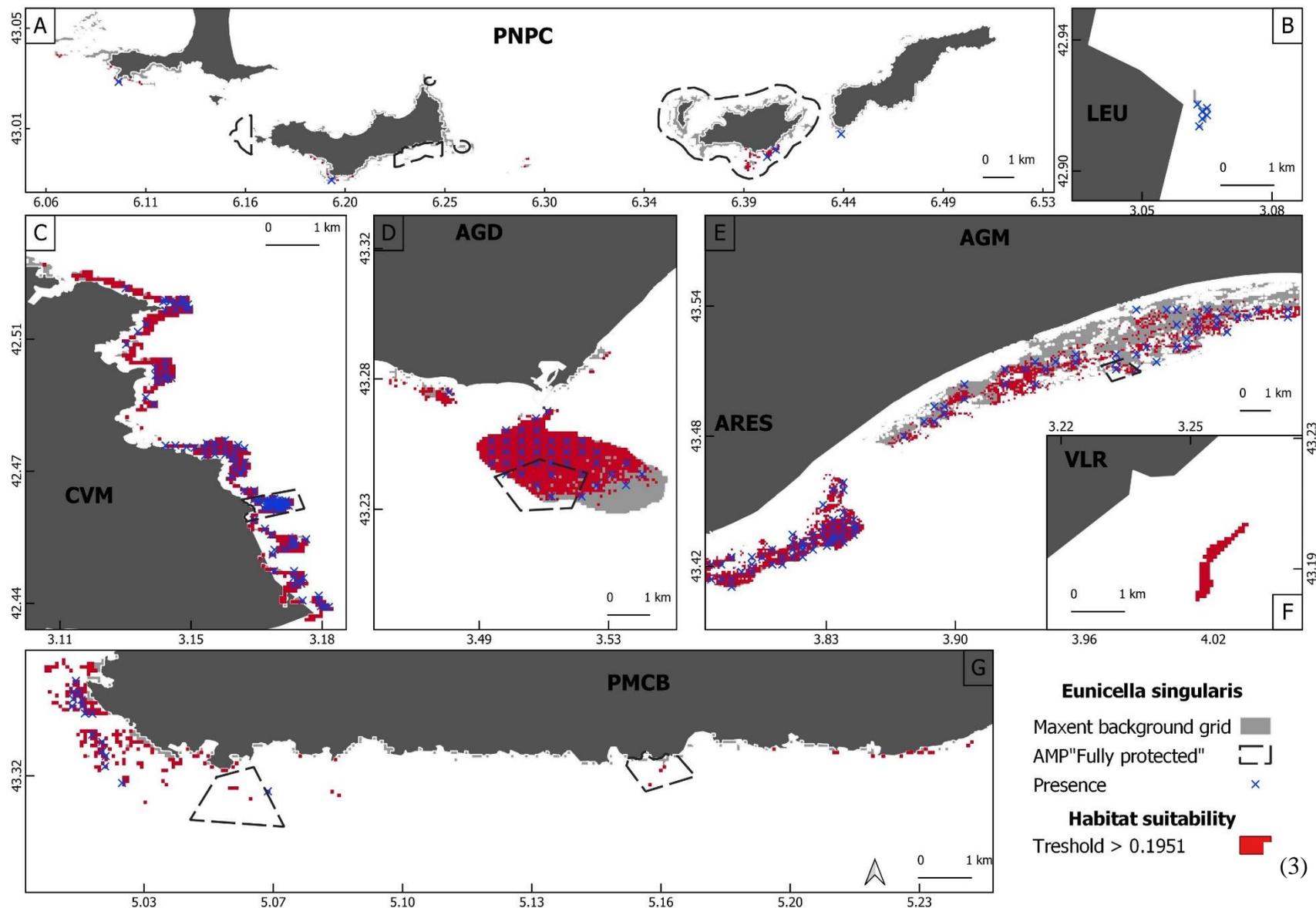
**Table S1: Significant environmental predictors identified for each species by Maxent with geographical predictors (Latitude / Longitude). Percent contribution and permutation importance.**

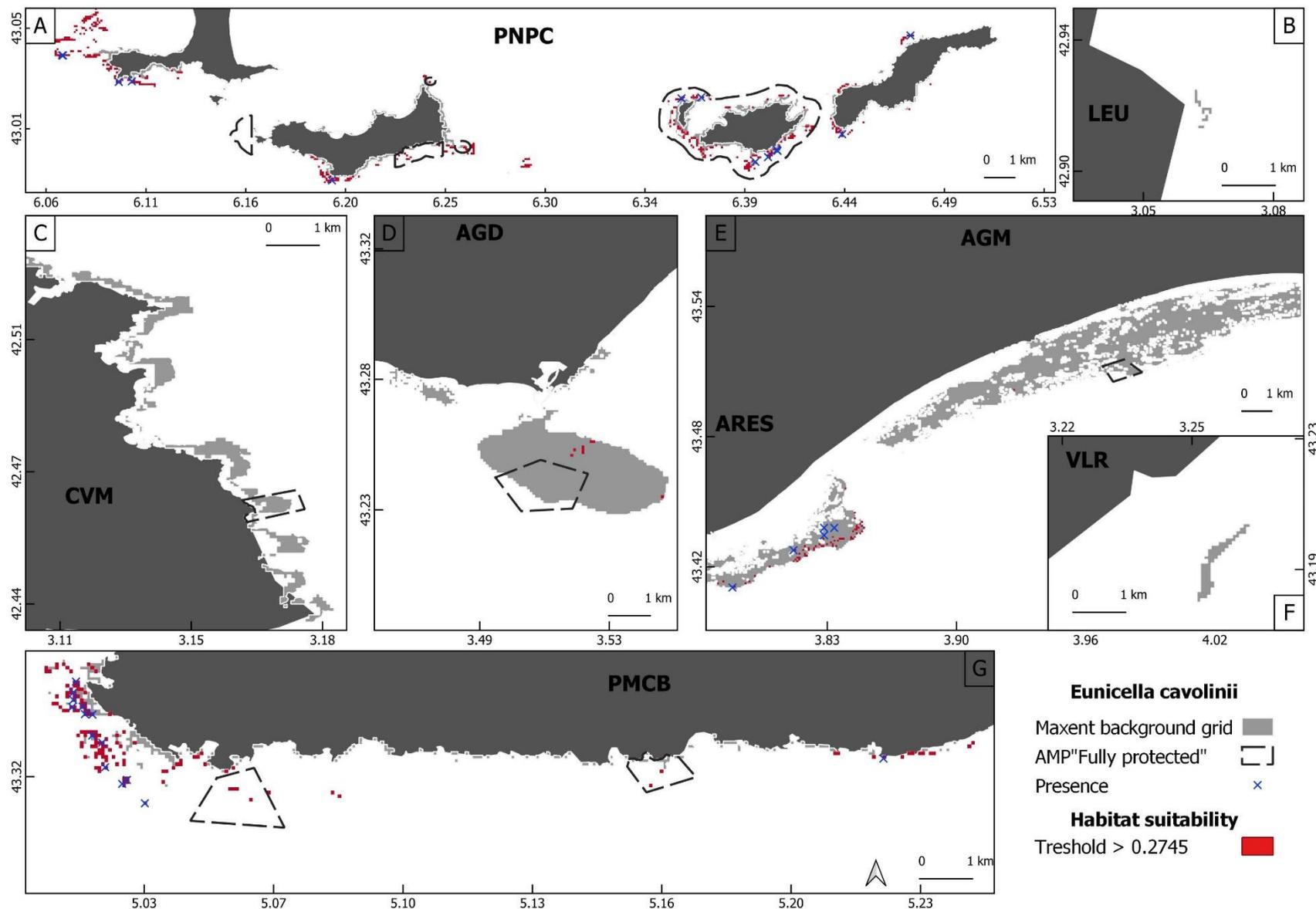
|                      | AUC    | Variables | Percent contribution (%) | Permutation importance (%) |
|----------------------|--------|-----------|--------------------------|----------------------------|
| <i>C. rubrum</i>     | 0.9628 | Umax      | 56.5                     | 21.7                       |
|                      |        | Latitude  | 26.4                     | 0                          |
|                      |        | Turbidity | 6.9                      | 34.8                       |
|                      |        | Tmin      | 4.5                      | 32.6                       |
| <i>P. clavata</i>    | 0.9731 | Tmin      | 30.5                     | 14.6                       |
|                      |        | Depth     | 27.9                     | 32.2                       |
|                      |        | Umax      | 12.8                     | 13                         |
|                      |        | Turbidity | 3.4                      | 14.8                       |
| <i>E. cavolini</i>   | 0.9491 | Rugosity  | 27.5                     | 52.9                       |
|                      |        | Depth     | 20.5                     | 14.8                       |
|                      |        | Latitude  | 5.8                      | 18                         |
| <i>E. singularis</i> | 0.8133 | Latitude  | 56.3                     | 16.4                       |
|                      |        | Longitude | 11.7                     | 23.2                       |
|                      |        | Depth     | 10.3                     | 28.1                       |
| <i>L. sarmentosa</i> | 0.9731 | Longitude | 38.7                     | 65.6                       |
|                      |        | Rugosity  | 5.6                      | 10                         |



(1)







(4)

**Figure S12: Presence location (blue cross) and a regional habitat suitability model maps predicted using maximum entropy (MaxENT) with all predictors with geographical predictors (Latitude / Longitude) (Grid red). The habitat suitability model map was calculated by applying a threshold value to obtain binary maps (0-1) from Cloglog output. A close up PNPC, B close up LEU, C close up CVM, D close up AGD, E close up AGM and ARES, F close up VLR, G close up PMCB. Maps for: (1) *C.rubrum*, (2) *P. clavata*, (3) *E. singularis*,(4) *L. sarmento***



### Partie 3 : Artificial reefs

---



Photo : Mathieu Foulquié

La partie 3 est consacrée à l'étude de la distribution spatiale de 5 invertébrés sessiles sur les récifs artificiels.

Cinq espèces cibles, représentatives des principaux phyla formant la biodiversité des substrats durs du golfe du Lion, connues pour coloniser les récifs artificiels et ayant des dispersions larvaires *a priori* contrastées (courte, moyenne et longue durée de survie larvaire) ont été retenues pour évaluer les effets de facteurs locaux et régionaux sur la distribution spatiale.

Pour réaliser les inventaires sur les récifs artificiels et définir le plan d'échantillonnage, nous avons dû en amont établir un référentiel précis des 800 récifs artificiels qui ont été immergés entre 10 m et 35 m de profondeur le long du littoral du golfe du Lion, de Saint Cyprien au golfe de Beauduc.

Les positionnement et l'identité des modules des récifs artificiels ont été récupérés auprès de toutes les sociétés institutionnelles, bureaux d'études ou organisations professionnelles qui ont contribué à ces déploiements, et des scientifiques qui ont étudié les récifs artificiels depuis leurs déploiements (partie 3.1).

La base de données actualisée de l'inventaire des récifs artificiels dans le golfe du Lion a été ensuite déposée dans la base de données SEANOE (Blouet *et al.*, 2021). Cette base de données est depuis utilisée par le service hydrographique et océanographique de la Marine (SHOM) pour le renseigner sur les épaves et obstructions dans le golfe du lion.

Dans second temps (partie 3.2), des inventaires de la colonisation des 5 espèces cibles ont été réalisés sur les récifs artificiels, afin d'examiner les effets de la forme, de la profondeur, de l'âge (temps depuis le déploiement), qui sont parmi les facteurs les plus étudiées pour expliquer la colonisation des communautés d'invertébrés sessiles sur les récifs artificiels. Ces facteurs ont été testés à la fois à l'échelle locale et régionale.

## Partie 3.1: Database of the location and typology of artificial reefs in the gulf of Lion.

---

**Published 2021-06-29 in SEANOE**

<https://doi.org/10.17882/81407>

<sup>1,8</sup> Blouet Sylvain , <sup>2</sup> Quittet Léa , <sup>3</sup> Agin Grégory , <sup>4</sup> Thorin Sébastien, <sup>5</sup> Dalias Nicolas , <sup>6</sup> Marobin Delphine , <sup>7</sup> Lenfant Philippe , <sup>8</sup> Guizien Katell

<sup>1</sup> Aire marine protégée de la côte agathoise, ville d'Agde, Agde, France

<sup>2</sup> Cépralmar, Sète, France

<sup>3</sup> Parc Naturel Marin du Golfe du Lion, Port-Vendres, France

<sup>4</sup> Créocéan, Montpellier, France

<sup>5</sup> Seaneo, Perpignan, France

<sup>6</sup> Parc Naturel Régional de Camargue, Arles, France

<sup>7</sup> CEFREM, UMR 5110 CNRS-UPVD, Perpignan, France

<sup>8</sup> CNRS-Sorbonne Université, Laboratoire d'Ecogéochimie des Environnements Benthiques, Observatoire Océanologique de Banyuls Sur Mer, Banyuls sur mer, France

### **Keyword(s)**

Artificial reefs, gulf of Lion, locality, typology, years of deployment

### **Abstract**

The gulf of Lion is a 15000 km<sup>2</sup> crescent shaped continental shelf located in the North Western Mediterranean Sea which 400 km long coastline extends from Cap Sicié to Cap Creus. It is mainly covered by soft-bottom substrate extending with a gentle slope from the coast down to 200 m water depth with a few rocky substrate spots of less than 30 km<sup>2</sup> at the coast (Côte des Albères in the Pyrénées-Orientales, Côte Vermeille, Cap Leucate, in Aude and Cap d'Agde, Côte Bleue and the Calanques) and offshore. The gulf of Lion (NW Mediterranean Sea), has suffered from intensive and sometimes poorly managed exploitation of fishery resources (trawling in non-regulated areas, juvenile capture, fishing during the spawning season, *etc.*). The main consequence was a decline in fish resources, leading to a major recession in professional fisheries since 1997 (IFREMER, 2009c). In addition, the area experienced an intensification of coastal urban development and the development of maritime activities like recreational fishing and spearfishing.

The decline of professional fisheries and the demand for recreational fishing led several municipalities to immersing artificial reefs (AR) with the objective of protecting or restoring provisioning services in areas perceived as sensitive or degraded. Some areas of the maritime public domain were conceded to project owners (generally the municipality) for a period of time that can vary from 15 to 30 years for artificial reefs deployments. Artificial reefs deployment effectively covered a small proportion of the surface area of those concessions. However, removal of artificial reefs when the concessions expired has never been done and may conflict with future occupation of the maritime public domain, especially if the information of artificial reefs deployment locations had to be lost, as it is spread among several project owners. Compiling georeferenced data about artificial reefs deployment is essential for future maritime spatial planning and the present database gather this information for a large part of the gulf of Lion (from the Spanish border to Fos).

For more than 40 years, a total of about 800 artificial reefs have been submerged in soft bottom substrate between 10m and 35m water depth along the gulf of Lion coastline from Saint cyprien to the Gulf of Beauduc, summing up to 32,840m<sup>3</sup> of artificial reefs dispersed over 74 km<sup>2</sup> of concessions, most of them having expired. Different phases of immersion can be identified. In 1968, the first experimental immersion took place off the coast of Palavas and included a heterogeneous set of man-made structures (car wrecks, concrete blocks, school tables, *etc.*). In 1985, a large deployment program carried by the Languedoc-Roussillon region, led to the immersion of 14 446 m<sup>3</sup> of artificial reefs spread along the coastline of Gruissan, Saint Cyprien, Canet, Port la nouvelle and Agde. The design of these ARs was inspired by those of Japanese ARs: Bonna modules and Comin modules, with the objective of supporting professional fishing by adding complexity in soft-bottom areas from 1988 to 1999, new kind of artificial reefs (rocks, pipes, poles) were deployed for protection against illegal trawling, starting in the gulf of Beauduc and followed by the gulf of Aigues Mortes and in Agde-Marseillan. Lastly, between 2002 and 2009, a final phase of immersion with dual objectives of protection and production made the site -which has already been subject to immersion such as Agde, Gruissan, Aigues-Mortes- more complex, and new sites such as Valras and Leucate were also created.

The dataset compiles the geographical coordinates (WGS 84 Decimal degree) of 763 of these artificial reefs, their type (among the 18 possible types), their dimension (length / height / width / diameter), deployment depth and year, and initial project owner locality. Data were retrieved from all institutional corporations, project managers, companies or professional organizations

that contributed to these deployments and scientists that studied artificial reefs since their deployment. A three-level quality index of the AR georeferencing has been added to the database with: 1 meaning poor quality (no georeferencing control and old immersion plan) / 2 average quality (no georeferencing control and recent immersion plan) / 3 good quality (georeferencing control). Georeferencing was controlled by different means: multibeam echosounder, single beam echosounder, sonar, LIDAR and scuba diving.

*Acknowledgements.* This study was carried out within the framework of the ICONE project (Current and potential impacts of Ecological Connectivity added by artificial reefs on the fixed biodiversity of the hard substrates of the Gulf of Lion - AP Biodiversité - Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse – PI K. Guizien).

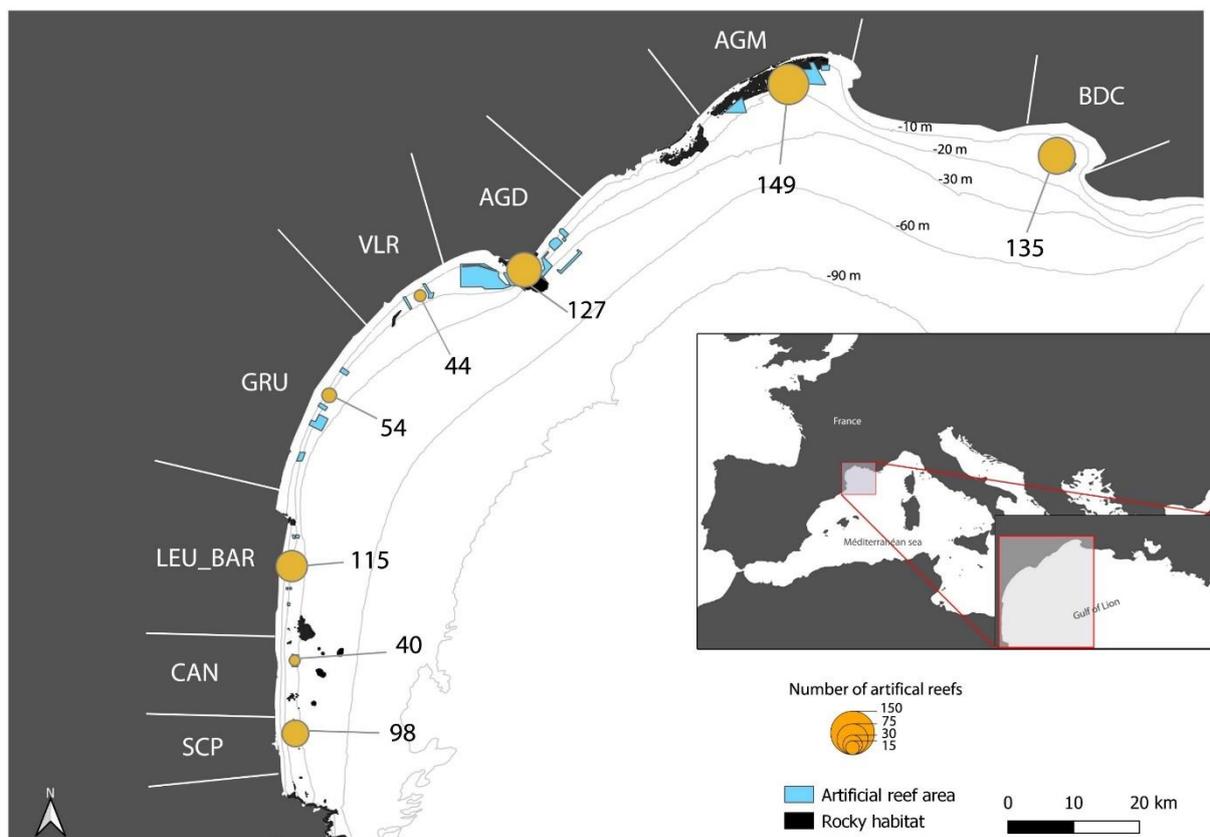


Figure 14 : Location of artificial reef areas and number of artificial reefs compiled in the database

## References

IFREMER, 2009c. Activité 2007 des navires de pêche de la région Languedoc-Roussillon. SIH - Réseau d'observation des ressources halieutiques et des usages. Juin 2009. 10p



### Partie 3.2 : Artificial reefs geographical location matters more than shape, age and depth for sessile invertebrate colonization in the gulf of Lion (North Western Mediterranean Sea)

---

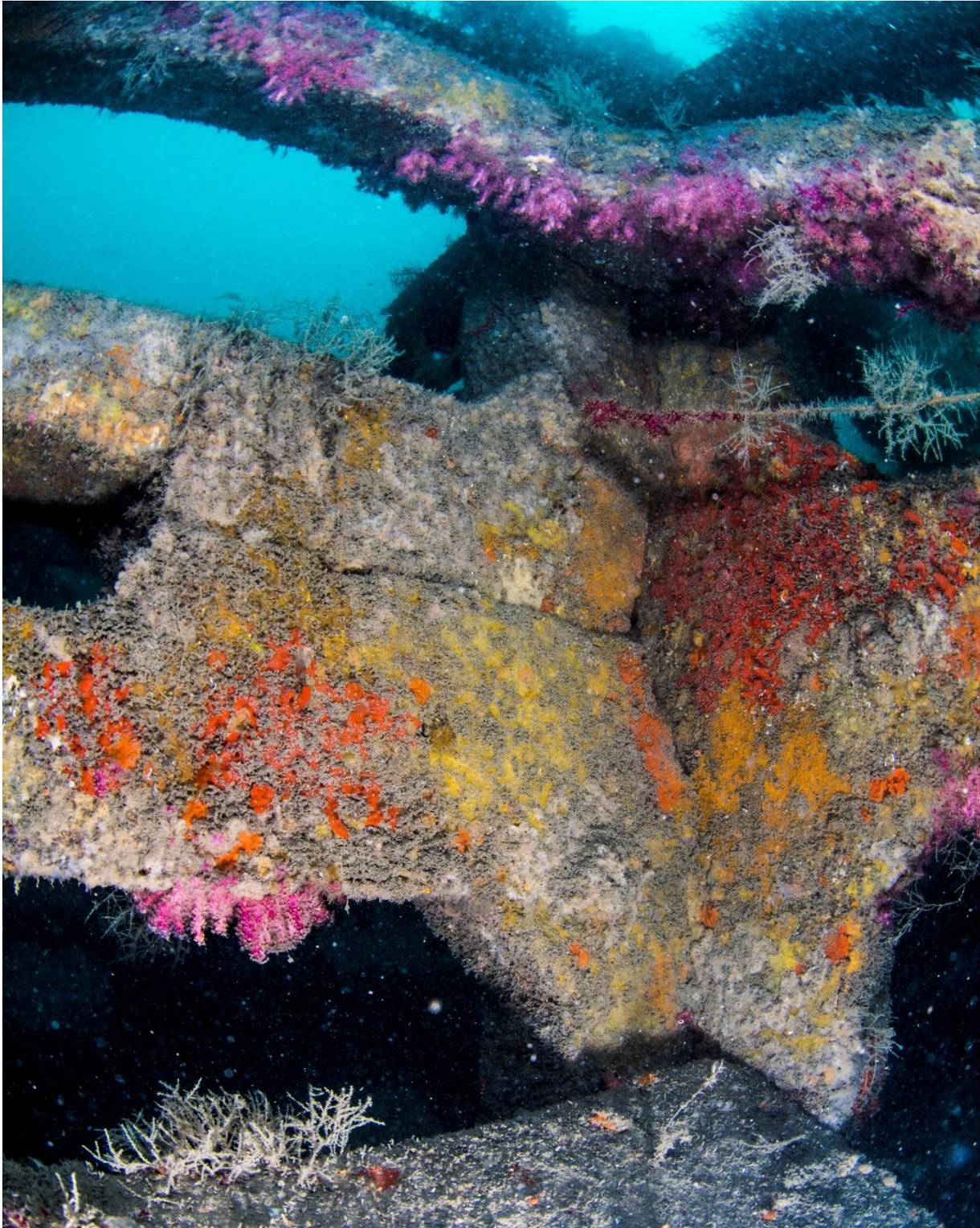


Photo :Sylvain blouet

**Published** 2022-04-11 in Peer Community Journal

<https://doi.org/10.24072/pci.ecology.100093>

Sylvain Blouet<sup>1,2</sup>, Lorenzo Bramanti<sup>1</sup>, Katell Guizien<sup>1</sup>

<sup>1</sup> CNRS-Sorbonne Université, Laboratoire d'Ecogéochimie des Environnements Benthiques, LECOB, Observatoire Océanologique de Banyuls Sur Mer, 66650 Banyuls sur Mer, France.

<sup>2</sup> Ville d'Agde, Aire marine protégée de la côte agathoise, 34300 Agde, France.

## Abstract

Artificial reefs (ARs) have been used to support fishing activities. Sessile invertebrates are essential components of trophic networks within ARs, supporting fish productivity. However, colonization by sessile invertebrates is possible only after effective larval dispersal from source populations, usually in natural habitat. While most studies focused on short term colonization by pioneer species, we propose to test the relevance of geographic location, shape, duration of immersion and depth on the ARs long term colonization by species found in natural stable communities in the Gulf of Lion. We recorded the presence of five sessile invertebrate species, with contrasting life history traits and regional distribution in the natural rocky habitat, on ARs with different shapes deployed during two immersion time periods (1985 and the 2000s) and in two depth ranges (<20 m and >20 m). At the local level (~5 kms), neither shape, depth nor immersion duration differentiated ARs assemblages. At the regional scale (>30 kms), colonization patterns differed between species, resulting in diverse assemblages. This study highlights the primacy of geographical positioning over shape, immersion duration and depth in ARs colonization, suggesting it should be accounted for in marine spatial planning.

**Key words:** Artificial reef, benthic invertebrates, shape, depth, immersion duration, geographical location, life traits

## Introduction

The decline of fish stocks and natural marine habitat degradation resulting from human exploitation have been documented worldwide for decades (Jackson, 2001; Pauly *et al.*, 2002; Claudet and Fraschetti, 2010).

Artificial reefs (ARs) have been primarily implemented to reduce the pressure of fisheries in coastal areas, complementing other management tools such as marine protected areas or regulatory measures such as fishing licenses (Wilson, 2002; Claudet and Pelletier, 2004; Seaman, 2007). Moreover, ARs could provide economic benefits such as recreational and traditional fishing and scuba diving (Chen *et al.*, 2013). Beneficial effects such as increase in fish biomass and capture efficiency near ARs have been reported (reviewed by Bohnsack and Sutherland, 1985; Tessier *et al.*, 2014) but led to a debate on the effects of ARs fishery, opposing attraction vs production (Grossman *et al.*, 1997). The fish attraction argument is based on the quick colonization by fishes and mobile invertebrates (Relini, 2002; Powers *et al.*, 2003; Santos and Monteiro, 2007). The fish production argument is based on the hypotheses of a better protection against predators and an increase in available substrate area for larval establishment thanks to habitat complexification and an increase of available trophic resource (Bohnsack, 1989). In natural rocky habitats, benthic invertebrates play an essential role in fish trophic networks (Ardizzone *et al.*, 1996; Martens *et al.*, 2006). ARs trophic network showed similarity with natural rocky habitat, with dominance of filter-feeders using phytoplanktonic primary production and fish predation on crustacean colonizing the ARs (Cresson *et al.*, 2014). Moreover, AR deployed in sandy areas are expected to enhance fish productivity given that epifauna secondary production per ARs unit surface has been estimated to be 30 times greater than that of natural sandy infauna (Steimle, 2002). However, those estimates were made shortly after immersion and do not prove the long-term fish production in ARs and supporting this argument would require extending data on colonization by benthic invertebrates in the long-term (Svane and Petersen, 2001). Indeed, age since deployment has been described as a key factor to explain ARs coverage by benthic invertebrates (Svane and Petersen, 2001). The assemblages of benthic communities are expected to change over time in a succession between pioneer and specialist species (Connell and Slatyer, 1977). In contrast with pioneer species, specialist ones have slower colonization dynamics, because of their lower fecundity (Fava *et al.*, 2016). However, after colonization, specialists are expected to outcompete pioneer species due to their more efficient use of environmental resources (Connell and Slatyer, 1977). Among these, light availability is an essential factor shaping marine benthic communities across the

water depth gradient (Odum, 1971). Several studies have shown a decrease in the density of benthic invertebrates with depth on ARs (Lewbel *et al.*, 1986; Moura *et al.*, 2007; Shinn and Wicklund, 1989; Van der Stap *et al.*, 2016) explained by the decrease in light intensity (Relini *et al.*, 1994). The structural complexity has also been put forward as important characteristics linked to ARs efficiency in ecological restoration (Strain *et al.*, 2018). Structural complexity increases available surface for colonization and niches diversity with various shelter and light exposure conditions, the latter being related to different benthic assemblage compositions (Glasby, 2000; Glasby, 1999) and higher productivity (Vivier *et al.*, 2021). The recent 3D printing techniques using concrete allow the design of ARs mimicking natural habitats (Ly *et al.*, 2021). However, those studies concerned short-term colonization (<3.5 years) (Wendt *et al.*, 1989) hence based on pioneer species with high dispersal capacities which long term colonization is likely regulated by post-settlement processes such as competition, predation and physical disturbance (Todd, 1998). In contrast to mobile species, sessile benthic invertebrates can only colonize reefs after larval dispersal which is limited by reproduction frequency (Thorson, 1950). Colonization implies thus an effective dispersal between natural areas and ARs, which depends on source population spatial distribution, species fecundity, dispersive larval traits and ocean circulation. Nevertheless, until now dispersal drivers have been disregarded while colonization disparities among ARs may result from differences in both larval connectivity (which in turn depends on fecundity, dispersal capacities and adult distribution in the natural habitat) and post-recruitment processes.

The objective of the present study was to test the hypothesis that the geographical location of ARs deployment with respect to the natural habitat can condition ARs colonization after more than 10 years. To this aim, we investigated the effects of local (shape, depth and immersion duration) and regional (geographic area) factors on the presence of five species of sessile invertebrates with different life history traits, endemics to the gulf of Lion (GoL) (North Western Mediterranean Sea) and frequently found on natural hard substrates.

## Methods

### Study area and spatially stratified sampling design

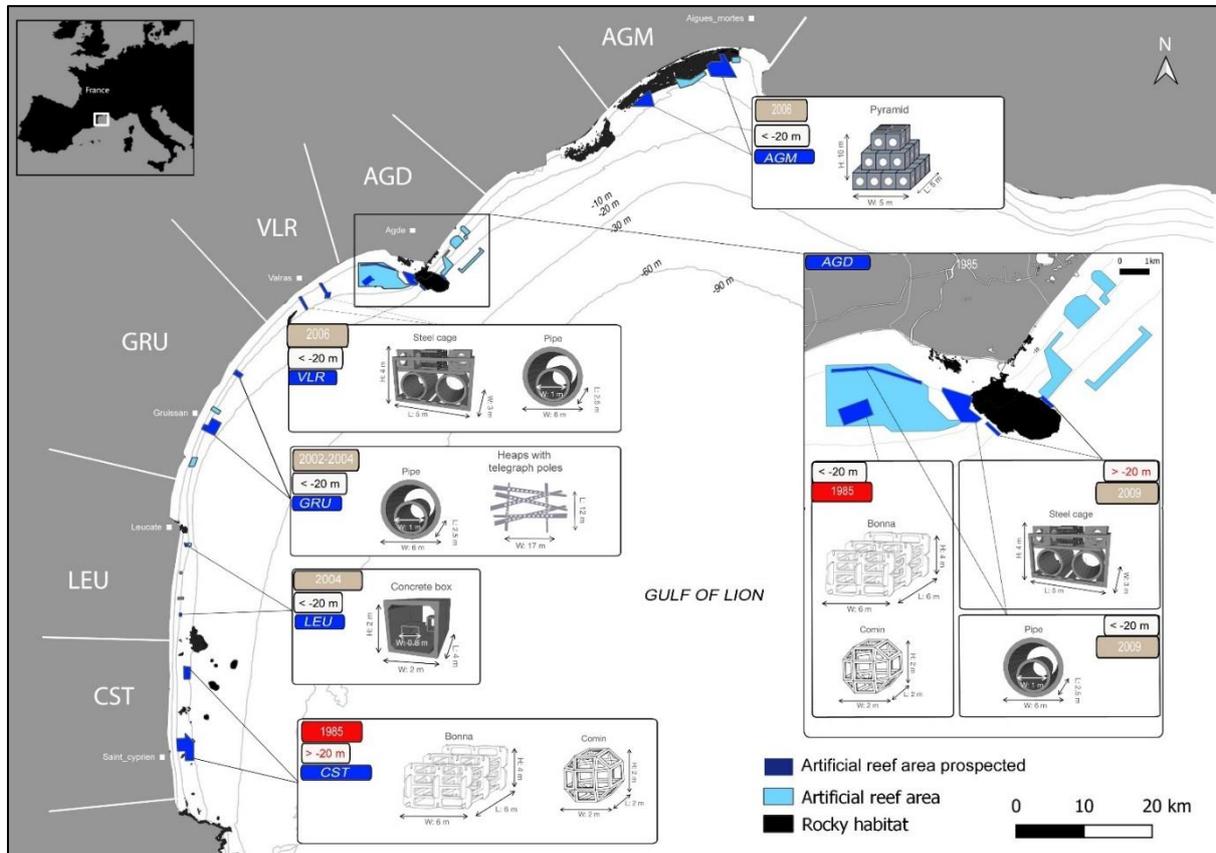
The study area extended along 160 km of the GoL coastline (Figure 15). The GoL is a wide micro-tidal continental shelf dominated by soft-bottom habitat with few small rocky habitat patches of less than 20 km<sup>2</sup>. The GoL is a homogeneous and isolated hydrodynamic unit (Rossi *et al.*, 2014), delimited by the northern current (Millot, 1990).

Between 1985 and 2009, 763 ARs with different shapes or material for a total volume of 37 575 m<sup>3</sup> (Tessier *et al.*, 2015) have been deployed along the GoL coastline over 66 km<sup>2</sup> of state concessions (Cepralmar, 2015) between 10 and 35 m depth (Figure 15, Blouet *et al.*, 2021). The ARs deployed in GoL represent 40% of the total AR volume in France (Tessier *et al.*, 2015).

In the present study we examined the oldest (in the 80s) and the youngest (in the 2000s) ARs with the most common shapes (namely pipe, steel cage, Bonna, Comin, pyramid, heap of telegraph poles, and concrete box, (Figure 15). For the analysis of data, we followed a stratified sampling design.

To this aim, the GoL coastline was regularly divided into 6 geographical sectors separated by a distance ranging from 12 to 117 km, with a median value of 49 km (AGM referring to Aigues-Mortes, AGD to Agde, VLR to Valras, GRU to Gruissan, LEU to Leucate, CST to Canet/Saint-Cyprien sectors) (Figure 15). Each sector included ARs deployed during either the first (1985, CST geographical sector), the last (2002-2009, AGM, VLR, GRU, LEU geographical sectors) or both deployment periods (AGD), and of different shapes. In each geographical sector, two sites were defined except in AGD (5 sites, AGD1, AGD2, AGD3, AGD4, AGD5) and GRU (3 sites, GRU1, GRU2, GRU3). To test for location effect, sites were separated by a distance ranging from 2.1 to 11.7 km (median value of 7.5 km) except in GRU, where two of the three sites (GRU1 and GRU2) were defined in the same location to account for different shapes. Hence, depending on the geographical sector, sites may differ either by AR shape, immersion depth or immersion duration (Figure 15). Due to this set up, the effect of these three factors was only tested locally (see Statistical analysis). In each site (except in the geographical sector GRU), three sampling units separated by a distance between 4 m and 3.6 km (median distance of 251 m) were set out by pooling neighbouring ARs reaching a minimum surface of 89 m<sup>2</sup> per sampling unit and totalling a minimum developed surface of 306 m<sup>2</sup> per site (Table 1: Supplementary Material). In the geographical sector GRU, GRU2 and GRU3 included only one sampling unit because the surface of a single AR in these sites already yielded 459 m<sup>2</sup> (heap of telegraph poles; Table 1: Supplementary Material). Such large continuous sampling units in each site aimed at limiting the effect of recruitment spatial variability over distances from 100s meters to kilometers arising from the non-uniformity of the flow of larvae (Glasby, 2000; Smale, 2012; Daigle *et al.*, 2014; Simpson *et al.*, 2017). Such a spatial scale is consistent with the spatial scale of flow homogeneity obtained in simulations over GoL soft-bottom habitat (Briton *et al.*, 2018). This inventory methodology enabled us to test for the existence of structuring factors at the local and regional scales. Developed reef surface was

calculated on the basis of technical specifications data present in the state concession documents taking into account only the colonizable surface (surfaces in contact with the sediment were excluded).



**Figure 15 : Map showing the layout of the 6 geographical sectors (AGM, AGD, VLR, GRU, LEU, CST) and the 16 sites prospected (indicated in dark blue) for artificial reef sampling. Areas indicated in light blue corresponded to artificial reef deployment areas. Areas indicated in black corresponded to natural hard-substrate areas. Some of the AR shape illustrations were taken from Tessier *et al.*, 2014.**

### Colonization assessment and species selection

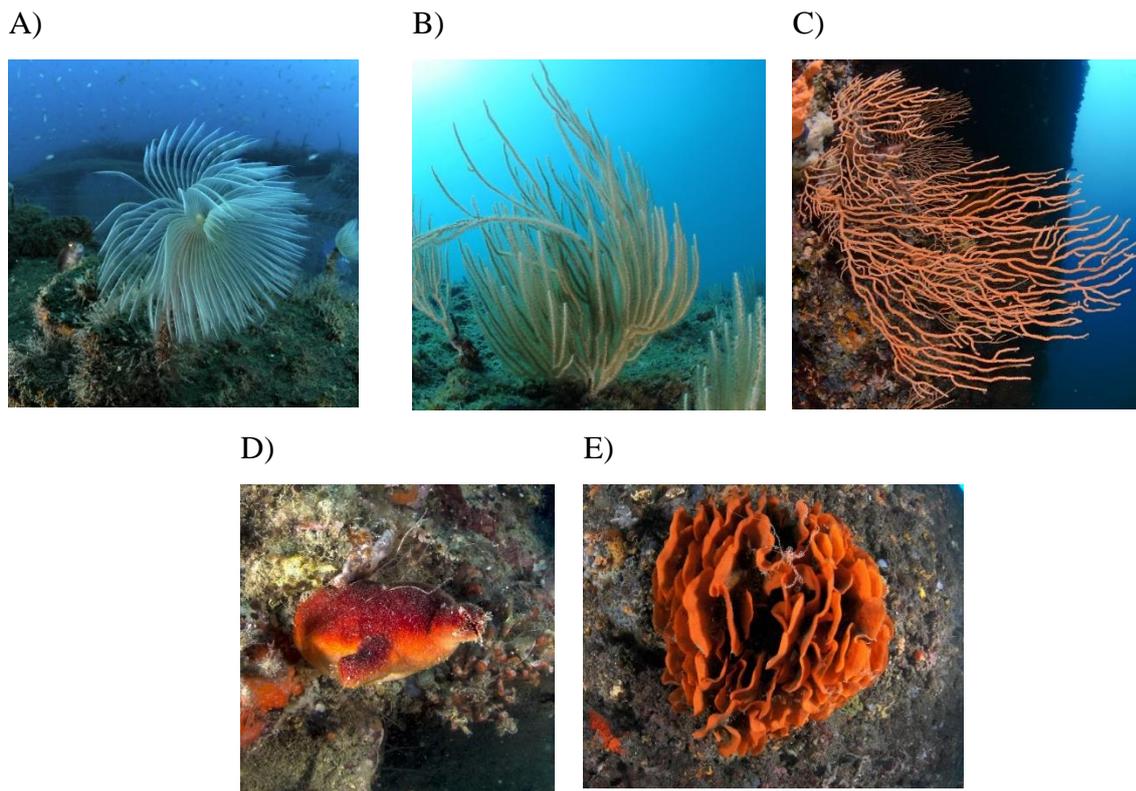
Assessment of ARs colonization was carried out by autonomous scuba-diving in 2020 by direct visual census counting the number of individuals of the five target species on the entire surface of ARs (7295 m<sup>2</sup>; Table 1: Supplementary Material). On the ARs, all individuals older than one year (size > 2 cm) have been recorded. Among the species listed in previous ARs inventories in the GoL, we selected five species that were present in most inventories, easy to identify by direct visual census and spanning different phyla with contrasting life-history traits (Créocan, 2003, 2004; Table 3). We selected two gorgonians *Eunicella singularis* (Esper, 1791) and *Leptogorgia sarmentosa* (Esper, 1789), one bryozoan *Pentapora fascialis* (Pallas, 1766), one

annelida *Sabella spallanzanii* (Gmelin, 1791) and one ascidian *Halocynthia papillosa* (Linnaeus, 1797) (Figure 16). The five species have a similar wide natural repartition area along European coasts ranging from 1 m to 250 m depth (Weinberg and Weinberg, 1979; Turon, 1990; Giangrande *et al.*, 2005; Gori *et al.*, 2011b; Ponti *et al.*, 2019b). In addition, *S. spallanzanii* has been recorded along the coasts of Brazil, Australia and New Zealand where it is classified as an invasive non-indigenous species (Currie *et al.*, 2000). The five species are present in the rocky habitat of the NW Mediterranean Sea (Laubier, 1966; True, 1970; Hong, 1980). However, in the GoL, where natural rocky habitat covers uneven surfaces within the 6 geographical sectors (from 3,123 10<sup>7</sup> m<sup>2</sup> for the AGM sector to 5 10<sup>5</sup> m<sup>2</sup> for the LEU sector), the five species display different spatial distributions (Dutrieux *et al.*, 2005; Dalias *et al.*, 2011; Guizien *et al.*, 2022; S. Blouet personal observation). *E. singularis* is frequently observed and abundant throughout the GoL (from the AGM sector to the CST sector), while *L. sarmentosa*, less abundant, is present mainly in the center of the GoL (AGD, VLR, LEU, CST). *P. fascialis* is abundant in the west of the GoL (AGD, LEU, CST, and south of CST). The distribution of *H. papillosa* is not well known, however the species has been observed in all the rocky areas of the GoL. *S. spallanzanii* is present but rare in natural rocky habitat. Nevertheless, *S. spallanzanii* is very abundant in lagoons, ports and marinas of the GoL (S. Blouet personal observation) which has been indicated as preferred habitat of the species (Currie *et al.*, 2000).

**Table 3 : Life history traits (spawning period, relative fecundity, life expectancy, age at sexual maturity, larval type, planktonic larval duration (PLD), relative abundance in the GoL) for the five species inventoried on ARs.**

| Species                       | Spawning period     | Fecundity                               | Life expectancy | Age at sexual maturity                    | Larval type                                     | Planktonic larval duration (PLD)            | Abundance in the GoL |
|-------------------------------|---------------------|---|-----------------|---|---|---|----------------------|
| <i>Leptogorgia sarmentosa</i> | August-september    | **                                      | 20 years        | 2-3 years                                 | Lecithotrophic                                  | 1-4 weeks (estimated from other gorgonians) | **                   |
| <i>Eunicella singularis</i>   | July - August       | *                                       | 25-30 years     | 6 years                                   | Lecithotrophic                                  | 1-4 weeks (in aquarium)                     | ***                  |
| <i>Pentapora fascialis</i>    | June                | **                                      | 10 years        | 2 years                                   | Lecithotrophic                                  | <1 day                                      | **                   |
| <i>Sabella spallanzani</i>    | January - February  | ***                                     | 5 years         | 1 years                                   | Lecithotrophic                                  | 21 days (in aquarium)                       | *                    |
| <i>Halocynthia papillosa</i>  | September - October | ***<br>(estimated from other ascidians) | unknow          | 2 months (estimated from other ascidians) | lecithotrophic (estimated from other ascidians) | <12 hours (estimated from other ascidians)  | **                   |

Symbol legend: \* = low, \*\*=medium \*\*\*=strong



**Figure 16 : Photographs of the five species inventoried on AR a) *Sabella spallanzanii*, b) *Eunicella singularis*, c) *Leptogorgia sarmentosa*, d) *Halocynthia papillosa* and e) *Pentapora fascialis*; all ©Blouet sylvain**

The five species display different life-history traits. All five species reproduce once a year in different seasons and with different strategies (Table 3).

*S. spallanzani* reproduces in January-February, when water temperature is the coldest. The species displays multiple reproductive strategies: internal fertilization, with larvae brooded either inside or outside the mineral tube secreted around the body, and external fertilization broadcast spawning (Giangrande *et al.*, 2000). In addition, asexual reproduction by fission has been reported (Read *et al.*, 2011). *S. spallanzanii* releases lecithotrophic larvae with a planktonic larval duration (PLD) of about 4 weeks (Giangrande *et al.*, 2000). Its life span can exceed 5 years, with sexual maturity after one year (Giangrande and Petraroli 1994; Giangrande *et al.*, 2000).

Like most gorgonians, *E. singularis* releases lecithotrophic larvae in early summer (June to August). Even though larval competency period can reach up to 2 months (Guizien *et al.*, 2020; Zelli *et al.*, 2020), PLDs ranging from 7 to 14 days best explained gene flow among *E. singularis* natural populations dwelling in the fragmented rocky habitat of the GoL (Padron *et al.*, 2018). *E. singularis* life span can reach 25-30 years with sexual maturity before 6 years (Weinberg and Weinberg, 1979; Gori *et al.*, 2007).

The other gorgonian, *L. sarmentosa* also releases lecithotrophic larvae but in the late summer (September to October) and the PLD is unknown (Rossi and Gili, 2009). *L. sarmentosa* life span can reach 20 years with female sexual maturity within 2-3 years after settlement (Rossi and Gili, 2009).

*H. papillosa* is a simultaneous hermaphrodite which releases larvae in late summer (September to October; Becerro and Turon, 1992), presumably lecithotrophic. The PLD of *H. papillosa* larvae is unknown but PLD shorter than 12 hours has been consistently reported for other solitary ascidian species (Ayre *et al.*, 1997). We did not find any data about the age at sexual maturity and the life span of *H. papillosa*. However, the ascidians are considered as highly invasive, particularly because of their rapid growth and early sexual maturity (Zhan *et al.*, 2015), with some species such as *Ciona intestinalis* complex and *Ciona savignyi*, reaching sexual maturity at the age of 2 months (Zhan *et al.*, 2015) and continuous spawning (Carver *et al.*, 2003).

*P. fascialis* displays both sexual and asexual reproduction. During sexual reproduction, most bryozoans release lecithotrophic larvae which settle after a few minutes or a few hours, rarely beyond several days (Keough, 1983). *P. fascialis* larval release has been inferred to happen in June based on recruitment observations (Cocito *et al.*, 1998a). Asexual reproduction happens by colony fragmentation or budding extension (Cocito *et al.*, 1998b). Individual life span is estimated to be about 10 years with early sexual maturity after 2 years (Cocito *et al.*, 1998b).

### Statistical analysis

We examined to which extent ARs colonization measured by the presence/absence of the five species and on the dissimilarity between their co-occurrence assemblages is affected by the AR shape, location and timing of deployment (age). Due to the GoL AR deployment set up, the effect of some factors was tested only locally. We first verified that shape was not affecting colonization, by testing the effect of shape in one geographical sector where different shapes were deployed at same depth and time (VLR1/VLR2, Table 1: Supplementary Material). Second, the effect of factors age (2 levels: 1985 and the 2000s) and depth (2 levels, >20 m, <20 m depth) was tested within the AGD geographical sector only. Factor age was tested in 3 sites at <20 m (AGD1/ AGD2 & AGD3) and factor depth was tested in 4 sites deployed in 2009 (AGD2&AGD3 / AGD4&AGD5). Third, factor location was tested both at regional and local levels (geographical sector being the regional factor, site being the local factor). To avoid any confounding effect due to age or depth, the regional factor vs the local factor were tested on the

5 geographical sectors where AR were deployed during the 2000s immersion phase and at <20 m depth only (AGM, AGD, VLR, GRU, LEU: 5x2 levels).

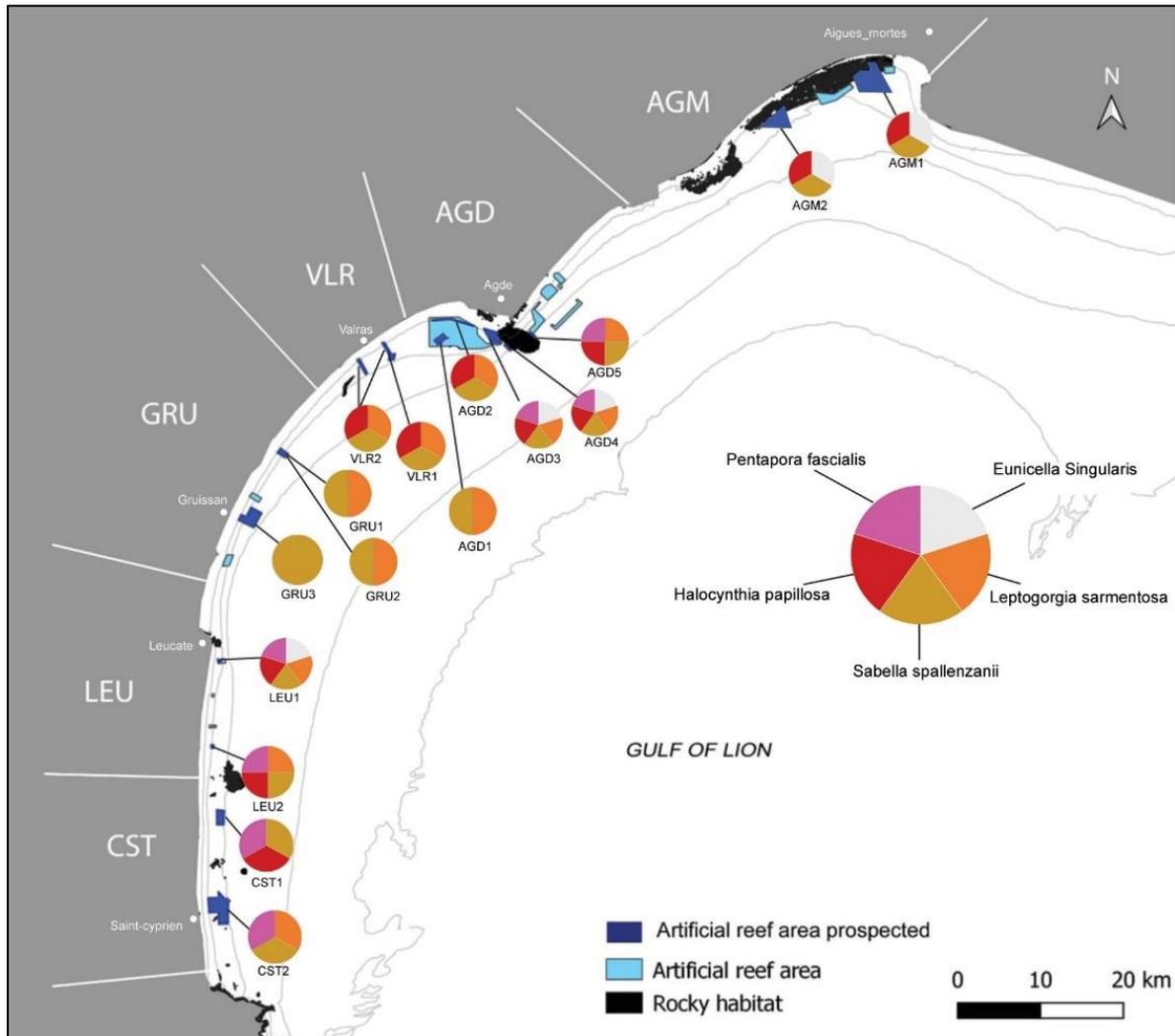
A Jaccard similarity matrix was built on presence/absence data across all pairwise sampling units used in each test (Table 2: supplementary material). Two multivariate analyses were performed. Non-parametric multivariate analysis of variance with permutation was applied to test for the effects of shape, age, depth and geographical sector on species assemblages (NP-manova: Anderson, 2001; Zar, 1999). Site was considered as a random factor, nested either in depth, age or the geographical sector. Another multivariate analysis was performed to cluster most similar species assemblages in the sector of AGD (SIMPROF: Clarke *et al.*, 2008) (Table 2: supplementary material).

When significant differences between the five species co-occurrence assemblages were detected for a factor, a non-parametric univariate analysis (Kruskall-Wallis) was performed for each species independently to detect the species driving the difference (Table 2: supplementary material). Fisher post-hoc test was used to identify the site where the difference arose. A same p-value of 0.05 was taken for detecting significant differences. Analyses were performed with Matlab software using the Fathom package for multivariate analyses (Jones, 2014) and the Matlab statistics toolbox for univariate analyses.

## Results

### Artificial reefs colonization by the five target species at regional scale

Among the five target species, *S. spallanzanii* was the only one whose presence was recorded in all the sampling units and geographical sectors (Figure 17). In only one out of the 16 sites, it was the only species detected. *H. papillosa* and *L. sarmentosa* were detected in five of the six geographical sectors (not present in GRU and AGM respectively). *P. fascialis* and *E. singularis* were detected in 3 of the 6 geographical sectors (CST, LEU, and AGD for *P. fascialis* and AGM, AGD and LEU for *E. singularis*). Finally, *E. singularis* was the least frequently observed species, being detected in only 5 out of the 16 sites. In all geographical sectors, at least three of the five target species were detected, except GRU where only two of the five species were detected. Assemblages of two species were found in two sites out of the 16 (sectors AGD and GRU), assemblages of three species were found in 7 sites, assemblages of four species were found in 2 sites and assemblages of five species were found in 3 sites.



**Figure 17 :** Map showing the five species co-occurrence assemblages inventoried on ARs in the 16 sites (AGM1, AGM2, AGD1, AGD2, AGD3, AGD4, AGD5, VLR1, VLR2, GRU1, GRU2, GRU3, LEU1, LEU2, CST1, CST2) in the gulf of Lion.

#### Shape effect on five target species at local scale

No difference in species assemblages was found in VLR between pipe and steel cage (NP-MANOVA,  $F=9.08 e^{-19}$ ,  $P>0.05$ ; Table 4).

Similarly, in the geographical sector GRU, the same assemblages were detected on sites differing by ARs shape (pipes and a heap of telegraphical poles) in the same location (GRU1 and GRU2). Conversely, different assemblages were detected between two sites (GRU2 and GRU3) separated by 9 km although ARs shape was the same (heaps of telegraphical poles). Due to the absence of replication in unit samplings, it was not possible to perform a statistical test on the effect of shape in this geographical sector.

**Table 4 : Results of multivariate NP-Manova testing the effect of the shape between steel cage and pipe on the presence/absence assemblage. Sites tested: VLR1 vs VLR2. Significant (P<0.05) values in bold.**

| Multivariate measures |    |                        |                        |                        |        |
|-----------------------|----|------------------------|------------------------|------------------------|--------|
| SOURCE                | Df | SS                     | Ms                     | F                      | Pvalue |
| <b>ASSEMBLAGE</b>     |    |                        |                        |                        |        |
| Shape                 | 1  | 3.6408e <sup>-19</sup> | 3.6408e <sup>-19</sup> | 9.8301e <sup>-18</sup> | 0.6090 |
| Residual              | 4  | 0.1481                 | 0.0370                 |                        |        |
| Total                 | 5  | 0.1481                 |                        |                        |        |

### Age and depth effects on five target species at local scale

Despite all five target species being detected on ARs in the AGD sector, assemblage composition among sites differed (Figure 17). Clustering of sampling units within the 5 sites (AGD1, AGD2, AGD3, AGD4, AGD5) in AGD identified 2 clusters (SIMPROF: P<0.05; Figure 18). The two sites (AGD2 and AGD3) with same age (2009), depth range (less than 20 m) and reef shape (pipe) were attributed to different clusters.

In fact, one cluster grouped ARs of different ages at a same depth (1985 in site AGD1 and 2009 in site AGD2) while the other cluster grouped ARs of the same age but at different depths (less than 20 m in site AGD3 and more than 20 m in sites AGD4 and AGD5). In both clusters, different AR shapes were found (steel cage and pipes in one cluster, pipes, Comin and Bonna in the other cluster) (Figure 18). The geographic distance between the two clusters (AGD4-AGD5) and (AGD3-AGD4-AGD5) was 7.5 km and the median value of the intra-cluster geographic distance was 3 km.

Multivariate analysis of variance confirmed that neither age (NP-MANOVA, F=1.43 P<0.05; Table 5) nor depth (NP-MANOVA, F=1.37 P<0.05; Table 6) explained site differences in the five species assemblages found on ARs in AGD (P<0.05; Table 5 and Table 6).

Differences among the five sites in AGD were due to different ARs colonization by three species (Kruskall-Wallis: *E. singularis*, *P. fascialis*, *H. papillosa*; all P<0.05; Table 7). Site AGD3 differed from sites AGD5, AGD1 and AGD2 by the presence of *E. singularis*, sites AGD4 and AGD5 differed from sites AGD1 and AGD2 due to the presence of *P. fascialis* and the site AGD1 differed from sites AGD5, AGD3 and AGD4 by the presence of *H. papillosa* (Post-hoc tests, Table 3: supplementary material).

**Table 5 : Results of multivariate NP-Manova testing the interactive effects of the age (of deployment) and site (nested in Age) on the presence/absence assemblage. Sites tested: AGD1 vs (AGD2 vs AGD3). Significant (P<0.05) values in bold.**

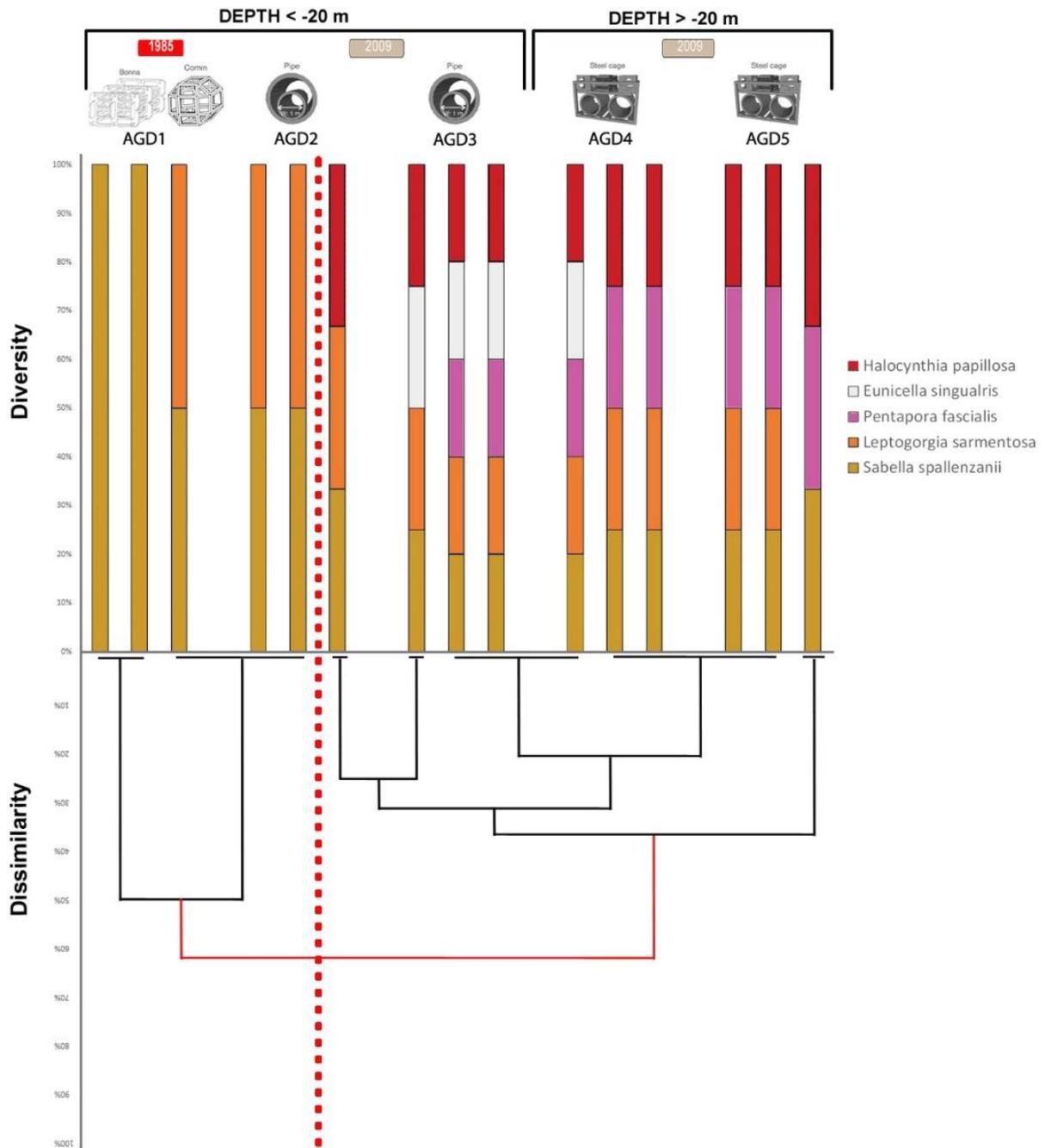
| Multivariate measures |    |        |        |        |               |
|-----------------------|----|--------|--------|--------|---------------|
| SOURCE                | Df | SS     | Ms     | F      | Pvalue        |
| <b>ASSEMBLAGE</b>     |    |        |        |        |               |
| <i>Age</i>            | 1  | 0.4825 | 0.4825 | 1.4330 | 0.3330        |
| <i>Site (Age)</i>     | 1  | 0.3367 | 0.3367 | 7.5551 | <b>0.0130</b> |
| <i>Residual</i>       | 6  | 0.2674 | 0.0446 |        |               |
| <i>Total</i>          | 8  | 1.0866 |        |        |               |

**Table 6 : Results of multivariate NP-Manova testing the interactive effects of the depth (of deployment) and site (nested in depth) on the presence/absence assemblage. Sites tested: (AGD2 vs AGD3) vs (AGD4 vs AGD5). Significant (P<0.05) values in bold.**

| Multivariate measures |    |        |        |        |              |
|-----------------------|----|--------|--------|--------|--------------|
| SOURCE                | Df | SS     | Ms     | F      | Pvalue       |
| <b>ASSEMBLAGE</b>     |    |        |        |        |              |
| <i>Depth</i>          | 1  | 0.2491 | 0.2491 | 1.3715 | 0.3280       |
| <i>Site(Depth)</i>    | 2  | 0.3633 | 0.1816 | 8.5969 | <b>0.001</b> |
| <i>Residual</i>       | 8  | 0.1690 | 0.0211 |        |              |
| <i>Total</i>          | 11 | 0.7816 |        |        |              |

**Table 7 : Results of univariate Kruskal-Wallis testing the effect of location of deployment on the presence/absence by species. Sites tested: all sites in AGD. Significant (P<0.05) values in bold.**

| Univariate measures           |    |       |        |        |               |
|-------------------------------|----|-------|--------|--------|---------------|
| SOURCE                        | Df | SS    | Ms     | Chi_sq | Pvalue        |
| <b>SPECIES</b>                |    |       |        |        |               |
| <i>Eunicella singularis</i>   | 4  | 127.5 | 31.875 | 10.82  | <b>0.0287</b> |
| <i>Leptogorgia sarmentosa</i> | 4  | 60    | 15     | 6.22   | 0.1832        |
| <i>Pentapora fascialis</i>    | 4  | 172.5 | 43.125 | 11.5   | <b>0.0215</b> |
| <i>Sabella spallanzanii</i>   | 4  | 0     | 0      | nan    | nan           |
| <i>Halocynthia papillosa</i>  | 4  | 150   | 37.5   | 11.2   | <b>0.0244</b> |



Geographical effect on five target species at local and regional scales

The five species co-occurrence assemblages on ARs deployed in the same period and at the same depth were significantly different at both regional and local scales (NP-MANOVA): geographical sector  $F=5.09$   $P<0.05$ ; site (geographical sector)  $F=2.78$   $P<0.05$ ; Table 8). These differences were due to different colonization of ARs by three of the five species, *E. singularis*, *L. sarmentosa* and *P. fascialis*. For the latter two species, regional differences (Kruskall-Wallis: geographical sector  $P=0.0002$ ) were more significant than local differences (Kruskall-Wallis: site  $P=0.001$  for *L. sarmentosa* and  $P=0.005$  for *P. fascialis*; Table 9). Both species were not detected in the north of the GoL (AGM). In contrast, for *E. singularis*, local differences (Kruskall-Wallis: site  $P=0.017$ ) were more significant than regional ones (geographical sector  $P=0.036$ ; Table 9), the species being detected in geographical sectors in the north, center and south of GoL.

**Table 8 : Results of multivariate NP-Manova testing the interactive effects of geographical sector and site (nested in geographical sector) on the presence/absence assemblage. Sites tested: (AGM1 vs AGM2) vs (AGD2 vs AGD3) vs (VLR1 vs VLR2) vs (GRU1 vs GRU2 vs GRU3) vs (LEU1 vs LEU2). Significant ( $P<0.05$ ) values in bold.**

| SOURCE                            | Multivariate measures |        |        |        |              |
|-----------------------------------|-----------------------|--------|--------|--------|--------------|
|                                   | Df                    | SS     | Ms     | F      | Pvalue       |
| <b>ASSEMBLAGE</b>                 |                       |        |        |        |              |
| <b>Geographical sector</b>        | 4                     | 2.1671 | 0.5418 | 5.0994 | <b>0.005</b> |
| <b>Site (Geographical sector)</b> | 6                     | 0.6375 | 0.1062 | 2.7812 | <b>0.007</b> |
| <b>Residual</b>                   | 18                    | 0.6876 | 0.0382 |        |              |
| <b>Total</b>                      | 28                    | 3.4921 |        |        |              |

**Table 9 : Results of univariate Kruskal-Wallis testing the effects of geographical sector and site on the presence/absence by species. Sites tested: AGM1 vs AGM2 vs AGD2 vs AGD3 vs VLR1 vs VLR2 vs GRU1 vs GRU2 vs GRU3 vs LEU1 vs LEU2. Significant (P<0.05) values in bold.**

| Univariate measures                  |    |         |        |        |               |
|--------------------------------------|----|---------|--------|--------|---------------|
| SOURCE                               | Df | SS      | Ms     | Chi_sq | Pvalue        |
| <b><i>Eunicella singularis</i></b>   |    |         |        |        |               |
| Geographical sector                  | 4  | 447.08  | 111.77 | 10.28  | <b>0.036</b>  |
| Site                                 | 9  | 937.66  | 93.76  | 21.56  | <b>0.0175</b> |
| <b><i>Leptogorgia sarmentosa</i></b> |    |         |        |        |               |
| Geographical sector                  | 4  | 965.7   | 241.42 | 22.2   | <b>0.0002</b> |
| Site                                 | 9  | 1116.5  | 11.65  | 28     | <b>0.0018</b> |
| <b><i>Pentapora fascialis</i></b>    |    |         |        |        |               |
| Geographical sector                  | 4  | 937.66  | 234.41 | 21.56  | <b>0.0002</b> |
| Site                                 | 9  | 1077.83 | 107.78 | 24.78  | <b>0.0058</b> |
| <b><i>Sabella spallanzanii</i></b>   |    |         |        |        |               |
| Geographical sector                  | 4  | 0       | 0      | nan    | nan           |
| Site                                 | 9  | 0       | 0      | nan    | nan           |
| <b><i>Halocynthia papillosa</i></b>  |    |         |        |        |               |
| Geographical sector                  | 4  | 323.59  | 80.89  | 6.01   | 0.1985        |
| Site                                 | 9  | 681.5   | 68.15  | 12.53  | 0.2509        |

## Discussion

The resilience of marine natural biodiversity, including benthic invertebrates, is essential to ensure the sustainability of ecosystem functions. Increasing habitat surface is key to support the natural biodiversity resilience, which in the case of the rocky habitat can be achieved by effectively integrated ARs. The effective integration of ARs into the rocky habitat network starts with their colonization by species from the natural habitat. In the present study the five species selected from the natural rocky habitat of the GoL colonized differently the ARs spread along the GoL coastline ten years after their deployment. Locally, neither age, immersion, depth or shape of the ARs significantly affected colonization patterns.

Colonization of ARs are expected to evolve toward a stable state comparable to that of the natural environment, through the succession of opportunistic species (wide dispersal, high fertility, low tolerance of reduced resource levels, short life-spans, minimal dietary specialisation) followed by specialized species (limited dispersal, slow growth to a large size at maturity, delayed and limited reproduction, optimization to reduced resources and long life spans; Platt and Connell, 2003; Faurie *et al.*, 2003). Monitoring of ARs short-term colonization (<3 years) have indeed shown a dominance of pioneer species (hydroids, serpulids, barnacles and bivalves), most of them having life history traits typical of opportunistic species (Fariñas-Franco *et al.*, 2013; Glasby, 1999; Moura *et al.*, 2007; Pamintuan and Ali, 1994; Ponti, 2015; Relini *et al.*, 1994; Spagnolo *et al.*, 2014; Toledo *et al.*, 2020).

Long-term studies confirmed successions in ARs colonization (Whomersley and Picken, 2003; Perkol-Finkel and Benayahu, 2005; Nicoletti *et al.*, 2007; Burt *et al.*, 2011), but none have described saturation (Svane and Petersen, 2001). In the Tyrrhenian Sea, Nicolletti *et al.*, (2007) described colonization in 5 distinct phases: (i) a first recruitment by pioneer species (hydroids, serpulids, barnacles and bivalves) during the firsts months after immersion, followed by phases of (ii) cover dominance, (iii) regression and (iv) absence of *Mytilus galloprovincialis* for more than 10 years. The installation of diverse bio-builders bryozoans characteristic of the natural environment was recorded after 20 years only (v). Our study shows that bio-builder engineering species such as bryozoans (*P. fascialis*) and gorgonians (*E. singularis*, *L. sarmentosa*) colonized ARs as early as 10 years after their deployment, without significant difference between 10 years and 35 years old ARs. However, the presence of *S. spallanzanii* described as an opportunistic species (sexual precocity, various reproduction modes, rapid growth, short lived; Giangrande *et al.*, 2000) on all ARs independently of their age of deployment suggests that ARs did not yet reach a stable state comparable to the natural environment. Thus, the

presence of bio-builders is not a sufficient indicator of the ARs naturalization to the local biodiversity.

The GoL's ARs being located in the sandy coastal zone are likely regularly disturbed by sediment deposits due to river delivery or/and their resuspension by either trawling activities or the mechanical action of the swell (Durrieu de Madron *et al.*, 2005; Ulses *et al.*, 2008; Dufois *et al.*, 2014). Testing the impact of swell and sediment deposit on ARs requires exploring the colonization of ARs along a gradient of depth and distance from the coast (Van der Stap *et al.*, 2016). However, current ARs deployment in the GoL ranged from 15 to 30 m depth and within 3 miles from the coast and did not allow testing for differential effect of sediment disturbances as swell impact occurs every year in this area (Guizien, 2009). Testing the impact of sediment disturbance on ARs colonization would require exploring reefs deployed deeper than 50 m, such as the anchorages of the floating wind farm that will be placed in the GoL in the next future (<https://info-efgl.fr/le-projet/le-parc/#>). Light is also expected to be an important factor structuring benthic assemblages, along a depth gradient in natural and artificial environments (Glasby, 1999a; Glasby, 1999b; Svane and Petersen, 2001). Absence of depth effect in the present study, although in the GoL light intensity strongly attenuates within the upper 30 m of the water column (Durrieu de Madron *et al.*, 2011), was potentially a bias due to the five species selected in the present study whose distributions are not strongly structured by light intensity. Another factor which has been shown to drive the intensity of ARs colonization is structural complexity (see Bohnsack and Sutherland, 1985 for a review). Nevertheless, there is no consensus about the relationship between complexity and subtidal benthic invertebrates abundance, due to potential bias in controlling the surface and scale in ARs of different complexity (Rouse *et al.*, 2019; Strain *et al.*, 2018). The similarity in the 5 species co-occurrence between different reef shapes at the same depth and of the same age found in the present study suggests that shape is less important than the geographical location in AR colonization by benthic invertebrates when controlling the colonized surface. However, shape is an imprecise measure of structural complexity. The latter is rarely assessed quantitatively and can be described by different metrics which may be similar for apparently different shapes (such as steel cages and pipes; Riera, 2020).

Benthic invertebrate assemblages result from complex processes that operate at multiple spatial and temporal scales (Smale, 2012). At the regional scale, larval availability can become a major factor explaining colonization success (Padron *et al.*, 2018). Change in the composition of assemblages during the early colonization of artificial substrates by benthic invertebrates has been attributed to the availability and abundance of larvae during the seasons rather than a

sequence of distinct succession (Turner and Todd, 1993; Bramanti *et al.*, 2003). The larval behaviour (buoyancy and motility) and the characteristics of the biological cycle of the species (spawning timing and PLD) can play a key role in determining the dispersal distance (Todd, 1998), and consequently the possibility to reach habitat suitable for settlement. Dispersion distance is generally correlated with PLD, thus a species with a long PLD is supposed to colonize habitats further away than species with a shorter PLD (Shanks, 2009). In this study, the five species were chosen among different phyla known for their contrasting planktonic durations, swimming abilities and larval dispersal periods, although these larval traits are only known accurately for *E. singularis* (Guizien *et al.*, 2020; Zelli *et al.*, 2020). *P. fascialis* and *H. papillosa*, the two species with short PLD (<24 h and <12 h, respectively) colonized ARs located close to the natural habitat where they are present (<4.8 km and <10 km, respectively). The coastal circulation of the GoL allows such dispersal distance over periods of a few days (Guizien *et al.*, 2012b). *S. spallanzanii*, which has a PLD larger than 3 weeks, colonized all the inventoried ARs, in line with a dispersal distance of 40 km after 3 weeks (Guizien *et al.*, 2012b). In contrast, *E. singularis* did not colonize all ARs within geographical sectors of 30 km width where the species is present in the natural habitat, although a 2 week PLD was expected to enable such dispersal (Padron *et al.*, 2018). The other gorgonian species, *L. sarmentosa* colonized more ARs located within distances of less than 30 km from its natural habitat than *E. singularis* while the PLD of the two species are presumably the same. This suggests that other factors influence the colonization failure of *E. singularis*.

Reproductive traits are another key to the success in colonising new settings (Stearns, 2000). In this regard, *E. singularis* colonization potential could be limited by its low fecundity (~25-40 larvae.cm<sup>-1</sup> of colony branch; Ribes *et al.*, 2007; Theodor, 1967) compared to that of *L. sarmentosa* (~75 larvae.cm<sup>-1</sup> of colony branch; Rossi *et al.*, 2011; Rossi and Gili, 2009). The wide colonization of ARs by *S. spallanzanii* is in line with its reproductive traits typical of opportunistic species (early sexual maturity, high fecundity with more than 50 000 eggs per female, Currie *et al.*, 2000, a fertilization close to 100%, Giangrande *et al.*, 2000). Since arriving in the Pacific Ocean, *S. spallanzanii* has been declared one of the ten priority pest species in the marine environment by the Australian authorities and classified as an invasive species (Hayes *et al.*, 2005). Similarly to *S. spallanzanii*, *H. papillosa* colonized nearly all ARs located within its 10 km dispersal distance from the natural habitat. Within the ascidian class, a wide disparity in species fecundity has been reported (Pandian, 2018). This suggests *H. papillosa* reproductive traits would be close to those of invasive ascidians (Zhan *et al.*, 2015).

Ultimately, understanding ARs colonization requires a precise mapping of source populations in the natural environment. To this respect, the abundance of *S. spallanzani* on ARs is surprising, as the species is not abundant in the natural rocky habitat of the GoL. For this species, other sources of larval supply than natural settings should be considered, such as the numerous ports and marinas along the coast of the GoL, as *S. spallanzanii* is very tolerant to environmental conditions (Currie *et al.*, 2000). In this case of intense colonization by an endemic benthic invertebrate species, ARs apparently extended its metapopulation, acting as stepping stones for further larval dispersal beyond its natural current colonization limits (Bishop *et al.*, 2017; Wang *et al.*, 2020).

In the GoL, the 14 500 m<sup>3</sup> of ARs deployed 30 years ago are now decommissioned and the relevance of their removal is currently debated. Connectivity between natural populations has been shown to support species resilience after disturbances in fragmented habitat, and could be extended to ARs (Fahrig, 2003). However, ARs may also facilitate the spread of non-indigenous species introduced with maritime traffic in ports (Glasby *et al.*, 2007).

The present study advocates accounting for the geographical arrangement in planning ARs deployment to extend the habitat of hard bottom benthic invertebrate natural populations.

#### **Data accessibility**

Data are available online: <https://doi.org/10.5281/zenodo.5567023>

#### **Acknowledgements**

This work was funded by the Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse under project ICONE - Impacts actuels et potentiels de la CONnectivité Ecologique ajoutée par les récifs artificiels sur la biodiversité fixée des substrats durs du golfe du Lion (PI, K. Guizien, AAP 2016). The authors gratefully acknowledge the helpful assistance during sampling of the staff of the Aire marine protégée de la côte agathoise. A preprint version of this article has been reviewed and recommended by Peer Community In Ecology (<https://doi.org/10.24072/pci.ecology.100093>).

#### **Authors contribution**

SB and KG conceived the study, SB carried out sampling and statistical analysis. All contributed to manuscript writing.

### Conflict of interest disclosure

The authors of this article declare that they have no financial conflict of interest with the content of this article.

### Références

- Anderson, M., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26, 32–46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Ardizzone, G.D., Belluscio, A., Gravina, M.F., Somaschini, A., 1996. Colonization and Disappearance of *Mytilus galloprovincialis* Lam. on an Artificial Habitat in the Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 43, 665–676. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0095>
- Ayre, D.J., Davis, A.R., Billingham, M., Llorens, T., Styan, C., 1997. Genetic evidence for contrasting patterns of dispersal in solitary and colonial ascidians. *Marine Biology* 130, 51–61. <https://doi.org/10.1007/s002270050224>
- Becerro, M.A., Turon, X., 1992. Reproductive Cycles of the Ascidians *Microcosmus sabatieri* and *Halocynthia papillosa* in the Northwestern Mediterranean. *Marine Ecology* 13, 363–373. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1992.tb00360.x>
- Bishop, M.J., Mayer-Pinto, M., Airoidi, L., Firth, L.B., Morris, R.L., Loke, L.H.L., Hawkins, S.J., Naylor, L.A., Coleman, R.A., Chee, S.Y., Dafforn, K.A., 2017. Effects of ocean sprawl on ecological connectivity: impacts and solutions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 492, 7–30. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.01.021>
- Blouet, S., Quittet, L., Agin, G., Thorin, S., Dalias, N., Marobin, D., Lenfant, P., Guizien, K., 2021. Database of the location and typology of artificial reefs in the Gulf of Lion (NW Mediterranean Sea). <https://doi.org/10.17882/81407>
- Bohnsack, J.A., 1989. Are High Densities of Fishes at Artificial Reefs the Result of Habitat Limitation or Behavioral Preference? *Bulletin of marine science* 44, 15.
- Bohnsack, J.A., Sutherland, D.L., 1985. Artificial reef research. A review with recommendations for future priorities. *Bulletin of marine science* 37, 30.
- Bramanti, L., Magagnini, G., Santangelo, G., 2003. Settlement and recruitment: The first stages in the life cycle of two epibenthic suspension feeders ( *Corallium rubrum* and *Anomia ephippium*). *Italian Journal of Zoology* 70, 175–178. <https://doi.org/10.1080/11250000309356512>
- Briton, F., Cortese, D., Duhaut, T., Guizien, K., 2018. High-resolution modelling of ocean circulation can reveal retention spots important for biodiversity conservation. *Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst* 28, 882–893. <https://doi.org/10.1002/aqc.2901>
- Burt, J., Bartholomew, A., Sale, P.F., 2011. Benthic development on large-scale engineered reefs: A comparison of communities among breakwaters of different age and natural reefs. *Ecological Engineering* 37, 191–198. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2010.09.004>

Carver, CE., Chisholm, A., Mallet, AL., 2003. Strategies to mitigate the impact of *Ciona intestinalis* (L.) biofouling on shellfish production. *J Shellfish Res* 22:621–631

Cépralmar, Région Languedoc-Roussillon., 2015. Guide pratique d'aide à l'élaboration, l'exploitation et la gestion des récifs artificiels en Languedoc-Roussillon : 236 pages.

Chen, J.-L., Chuang, C.-T., Jan, R.-Q., Liu, L.-C., Jan, M.-S., 2013. Recreational Benefits of Ecosystem Services on and around Artificial Reefs: A Case Study in Penghu, Taiwan. *Ocean & Coastal Management* 85, 58–64. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.09.005>

Clarke, K.R., Somerfield, P.J., Gorley, R.N., 2008. Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366, 56–69. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.009>

Claudet, J., Fraschetti, S., 2010. Human-driven impacts on marine habitats: A regional meta-analysis in the Mediterranean Sea. *Biological Conservation* 143, 2195–2206. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.06.004>

Claudet, J., Pelletier, D., 2004. Marine protected areas and artificial reefs: A review of the interactions between management and scientific studies. *Aquat. Living Resour.* 17, 129–138. <https://doi.org/10.1051/alr:2004017>

Cocito, Silvia, Ferdeghini, F., Sgorbini, S., 1998a. *Pentapora fascialis* (Pallas) [Cheilostomata: Ascophora] colonization of one sublittoral rocky site after sea-storm in the northwestern Mediterranean, in: Baden, S., Phil, L., Rosenberg, R., Strömberg, J.-O., Svane, I., Tiselius, P. (Eds.), *Recruitment, Colonization and Physical-Chemical Forcing in Marine Biological Systems*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 59–66. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-2864-5\\_5](https://doi.org/10.1007/978-94-017-2864-5_5)

Cocito, S., Sgorbini, S., Bianchi, C.N., 1998b. Aspects of the biology of the bryozoan *Pentapora fascialis* in the northwestern Mediterranean. *Marine Biology* 131, 73–82. <https://doi.org/10.1007/s002270050298>

Connell, J.H., Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist* 111, 1119–1144. <https://doi.org/10.1086/283241>

CREOCEAN., 2003. Impact des récifs artificiels sur le milieu marin et la pêche professionnelle dans le golfe d'Aigues-Mortes, CREOCEAN, France, 53 pp.

CREOCEAN., 2004. Suivi scientifique des récifs artificiels immergés au large de Gruissan—Rapport Annuel 2003—Peuplements benthiques, CREOCEAN, France, 32 pp.

Currie, D.R., McArthur, M.A., Cohen, B.F., 2000. Reproduction and distribution of the invasive European fanworm *Sabella spallanzanii* (Polychaeta: Sabellidae) in Port Phillip Bay, Victoria, Australia. *Marine Biology* 136, 645–656. <https://doi.org/10.1007/s002270050724>

Daigle, R.M., Metaxas, A., deYoung, B., 2014. Fine-Scale Distribution and Spatial Variability of Benthic Invertebrate Larvae in an Open Coastal Embayment in Nova Scotia, Canada. *PLOS ONE* 9, e106178. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106178>

Dalias, N., Astruch, P., Foulquié, M., Rouanet, E., 2012. Suivi à long terme de l'impact potentiel de la plongée sous-marine sur les peuplements d'invertébrés benthiques au sein de la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls (2007 - 2011) – Rapport final. Contrat Conseil Général des Pyrénées Orientales & SEANEO - GIS Posidonie. SEANEO - GIS Posidonie publ. Fr. : 136 P

Dufois, F., Verney, R., Le Hir, P., Dumas, F., Charmasson, S., 2014. Impact of winter storms on sediment erosion in the Rhone River prodelta and fate of sediment in the Gulf of Lions (North Western Mediterranean Sea). *Continental Shelf Research* 72, 57–72. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2013.11.004>

Durrieu de Madron, X., Ferré, B., Le Corre, G., Grenz, C., Conan, P., Pujo-Pay, M., Buscaill, R., Bodirot, O., 2005. Trawling-induced resuspension and dispersal of muddy sediments and dissolved elements in the Gulf of Lion (NW Mediterranean). *Continental Shelf Research* 25, 2387–2409. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2005.08.002>

Durrieu de Madron, X., Guieu, C., Sempéré, R., Conan, P., Cossa, D., D'Ortenzio, F., Estournel, C., Gazeau, F., Rabouille, C., Stemmann, L., Bonnet, S., Diaz, F., Koubbi, P., Radakovitch, O., Babin, M., Baklouti, M., Bancon-Montigny, C., Belviso, S., Bensoussan, N., Bonsang, B., Bouloubassi, I., Brunet, C., Cadiou, J.-F., Carlotti, F., Chami, M., Charmasson, S., Charrière, B., Dachs, J., Doxaran, D., Dutay, J.-C., Elbaz-Poulichet, F., Eléaume, M., Eyrolles, F., Fernandez, C., Fowler, S., Francour, P., Gaertner, J.C., Galzin, R., Gasparini, S., Ghiglione, J.-F., Gonzalez, J.-L., Goyet, C., Guidi, L., Guizien, K., Heimbürger, L.-E., Jacquet, S.H.M., Jeffrey, W.H., Joux, F., Le Hir, P., Leblanc, K., Lefèvre, D., Lejeusne, C., Lemé, R., Loÿe-Pilot, M.-D., Mallet, M., Méjanelle, L., Mélin, F., Mellon, C., Mérigot, B., Merle, P.-L., Migon, C., Miller, W.L., Mortier, L., Mostajir, B., Mousseau, L., Moutin, T., Para, J., Pérez, T., Petrenko, A., Poggiale, J.-C., Prieur, L., Pujo-Pay, M., Pulido-Villena, Raimbault, P., Rees, A.P., Ridame, C., Rontani, J.-F., Ruiz Pino, D., Sicre, M.A., Taillandier, V., Tamburini, C., Tanaka, T., Taupier-Letage, I., Tedetti, M., Testor, P., Thébault, H., Thouvenin, B., Touratier, F., Tronczynski, J., Ulses, C., Van Wambeke, F., Vantrepotte, V., Vaz, S., Verney, R., 2011. Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Progress in Oceanography* 91, 97–166. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.02.003>

Dutrieux, E., Thorin, S., Jouvenel, J.-Y., 2005. 100 belles plongées en Languedoc-Roussillon, Edition GAP, 336 p.

Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>

Fariñas-Franco, J.M., Allcock, L., Smyth, D., Roberts, D., 2013. Community convergence and recruitment of keystone species as performance indicators of artificial reefs. *Journal of Sea Research* 78, 59–74. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.10.008>

Fava, F., Ponti, M., Abbiati, M., 2016. Role of Recruitment Processes in Structuring Coralligenous Benthic Assemblages in the Northern Adriatic Continental Shelf. *PLOS ONE* 11, e0163494. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163494>

Giangrande, A., Petraroli, A., 1994. Observations on reproduction and growth of *Sabella spallanzanii* (Polychaeta, Sabellidae) in the Mediterranean Sea. In: Dauvin JC, Laubier L, Reish DJ (eds) Actes de la 4<sup>ème</sup> Conférence Internationale des Polychètes. Mus Hist nat Paris 162: 51±56

Giangrande, A., Cavallo, A., Licciano, M., Mola, E., Pierri, C., Trianni, L., 2005. Utilization of the filter feeder polychaete *Sabella*. *Aquacult Int* 13, 129–136. <https://doi.org/10.1007/s10499-004-9025-3>

Giangrande, A., Licciano, M., Pagliara, P., Gambi, M.C., 2000. Gametogenesis and larval development in *Sabella spallanzanii* (Polychaeta: Sabellidae) from the Mediterranean Sea. *Marine Biology* 136, 847–861. <https://doi.org/10.1007/s002279900251>

Glasby, T.M., 1999a. Interactive effects of shading and proximity to the seafloor on the development of subtidal epibiotic assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 190, 113–124. <https://doi.org/10.3354/meps190113>

Glasby, T.M., 1999b. Effects of shading on subtidal epibiotic assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 234, 275–290. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00156-7](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00156-7)

Glasby, T.M., Connell, S., Holloway, M., Hewitt, C., 2007. Nonindigenous biota on artificial structures: Could habitat creation facilitate biological invasions? *Marine Biology* 151, 887–895. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0552-5>

Glasby, T.M., 2000. Surface composition and orientation interact to affect subtidal epibiota. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 248, 177–190. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00169-6](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00169-6)

Gori, A., Linares, C., Rossi, S., Coma, R., Gili, J.-M., 2007. Spatial variability in reproductive cycle of the gorgonians *Paramuricea clavata* and *Eunicella singularis* (Anthozoa, Octocorallia) in the Western Mediterranean Sea. *Mar Biol* 151, 1571–1584. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0595-7>

Gori, A., Rossi, S., Berganzo, E., Pretus, J.L., Dale, M.R.T., Gili, J.-M., 2011. Spatial distribution patterns of the gorgonians *Eunicella singularis*, *Paramuricea clavata*, and *Leptogorgia sarmentosa* (Cape of Creus, Northwestern Mediterranean Sea). *Mar Biol* 158, 143–158. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1548-8>

Grossman, G.D., Jones, G.P., Seaman, W.J., 1997. Do Artificial Reefs Increase Regional Fish Production? A Review of Existing Data 22, 7.

Guizien, K., 2009. Spatial variability of wave conditions in the Gulf of Lions (NW Mediterranean Sea). *Vie Milieu* 11.

Guizien, K., Belharet, M., Marsaleix, P., Guarini, J.M., 2012. Using larval dispersal simulations for marine protected area design: Application to the Gulf of Lions (northwest Mediterranean). *Limnology and Oceanography* 57, 1099–1112. <https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.4.1099>

Guizien, K., Viladrich, N., Martínez-Quintana, Á., Bramanti, L., 2020. Survive or swim: different relationships between migration potential and larval size in three sympatric Mediterranean octocorals. *Scientific Reports* 10, 18096. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-75099-1>

Hayes, K.R., Australia, Department of the Environment and Heritage, CSIRO (Australia), Division of Marine Research, 2005. National priority pests. Part II, Part II.. Australian Government Dept. of the Environment and Heritage, Parkes A.C.T.

- Hong, J.S., 1980. Étude faunistique d'un fond de concrétionnement de type coralligène soumis à un gradient de pollution en Méditerranée nord-occidentale (Golfe de Fos). Thèse de Doctorat. Université d'Aix -Marseille II. 134 pp.
- Jackson, J.B.C., 2001. Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science* 293, 629–637. <https://doi.org/10.1126/science.1059199>
- Jones, D. L., 2014. The Fathom Toolbox for Matlab: multivariate ecological and oceanographic data analysis. College of Marine Science, University of South Florida, St. Petersburg, Florida, USA. Available from: <http://www.marine.usf.edu/user/djones/>
- Keough, M.J., 1983. Patterns of recruitment of sessile invertebrates in two subtidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 66, 213–245. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(83\)90162-4](https://doi.org/10.1016/0022-0981(83)90162-4)
- Laubier, L., 1966. Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique. *Ann. Inst. Océanogr.* : 137-316.
- Lewbel, G.S., Howard, R.L., Gallaway, B.J., n.d. Zonation of Dominant Fouling Organisms on Northern Gulf of Mexico Petroleum Platforms 26.
- Ly, O., Yoris-Nobile, A.I., Sebaibi, N., Blanco-Fernandez, E., Boutouil, M., Castro-Fresno, D., Hall, A.E., Herbert, R.J.H., Deboucha, W., Reis, B., Franco, J.N., Teresa Borges, M., Sousa-Pinto, I., van der Linden, P., Stafford, R., 2021. Optimisation of 3D printed concrete for artificial reefs: Biofouling and mechanical analysis. *Construction and Building Materials* 272, 121649. <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2020.121649>
- Martens, K., Queiroga, H., Cunha, M.R., Cunha, A., Moreira, M.H., Quintino, V., Rodrigues, A.M., Seroôdio, J., Warwick, R.M. (Eds.), 2006. *Marine Biodiversity: Patterns and Processes, Assessment, Threats, Management and Conservation*. Springer Netherlands, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/1-4020-4697-9>
- Millot, C., 1990. The Gulf of Lions' hydrodynamics. *Continental Shelf Research* 10, 885–894. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(90\)90065-T](https://doi.org/10.1016/0278-4343(90)90065-T)
- Moura, A., Boaventura, D., Cúrdia, J., Carvalho, S., da Fonseca, L.C., Leitão, F.M., Santos, M.N., Monteiro, C.C., 2007. Effect of depth and reef structure on early macrobenthic communities of the Algarve artificial reefs (southern Portugal). *Hydrobiologia* 580, 173–180. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0455-y>
- Nicoletti, L., Marzialetti, S., Paganelli, D., Ardizzone, G.D., 2007. Long-term changes in a benthic assemblage associated with artificial reefs, in: Relini, G., Ryland, J. (Eds.), *Biodiversity in Enclosed Seas and Artificial Marine Habitats, Developments in Hydrobiology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 233–240. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6156-1\\_20](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6156-1_20)
- Odum, E.P., 1971. An understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature. 164, 9.
- Padron, M., Costantini, F., Baksay, S., Bramanti, L., Guizien, K., 2018. Passive larval transport explains recent gene flow in a Mediterranean gorgonian. *Coral Reefs* 37. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-1674-1>

- Pamintuan, I.S., Ali, P.M., 1994. Early Successional Patterns of Invertebrates in Artificial Reefs Established at Clear and Silty Areas in Bolinao, Pangasinan, Northern Philippines 11.
- Pandian, T.J., 2018. Reproduction and Development in Echinodermata and Prochordata. CRC Press, Boca Raton. <https://doi.org/10.1201/9780815364733>
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, U.R., Walters, C.J., Watson, R., Zeller, D., 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418, 689–695. <https://doi.org/10.1038/nature01017>
- Perkol-Finkel, S., Benayahu, Y., 2005. Recruitment of benthic organisms onto a planned artificial reef: shifts in community structure one decade post-deployment. *Marine Environmental Research* 59, 79–99. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2004.03.122>
- Platt, W.J., Connell, J.H., 2003. Natural Disturbances and Directional Replacement of Species. *Ecological Monographs* 73, 507–522. <https://doi.org/10.1890/01-0552>
- Ponti, M., 2015. Benthic assemblages on artificial reefs in the northwestern Adriatic Sea: Does structure type and age matter? *Marine Environmental Research* 10.
- Ponti, M., Turicchia, E., Costantini, F., Gori, A., Bramanti, L., Di Camillo, C., Linares, C., Rossi, S., Abbiati, M., Garrabou, J., Cerrano, C., 2019. Mediterranean gorgonian forests: Distribution patterns and ecological roles.
- Powers, S., Grabowski, J., Peterson, C., Lindberg, W., 2003. Estimating enhancement of fish production by offshore artificial reefs: uncertainty exhibited by divergent scenarios. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 264, 265–277. <https://doi.org/10.3354/meps264265>
- Read, G., Inglis, G., Stratford, P., Ah Yong, S., 2011. Arrival of the alien fanworm *Sabella spallanzanii* (Gmelin, 1791) (Polychaeta: Sabellidae) in two New Zealand harbours. *AI* 6, 273–279. <https://doi.org/10.3391/ai.2011.6.3.04>
- Relini, G., 2002. Trophic relationships between fishes and an artificial reef. *ICES Journal of Marine Science* 59, S36–S42. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1212>
- Relini, G., Zamboni, N., Tixi, F., Torchia, G., 1994. Patterns of Sessile Macrobenthos Community Development on an Artificial Reef in the Gulf of Genoa (Northwestern Mediterranean) 27.
- Ribes, M., Coma, R., Rossi, S., Micheli, M., 2007. Cycle of gonadal development in *Eunicella singularis* (Cnidaria: Octocorallia): trends in sexual reproduction in gorgonians: Gametogenic cycle in a temperate gorgonian. *Invertebrate Biology* 126, 307–317. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2007.00101.x>
- Rossi, S., Gili, J.-M., 2009. Reproductive features and gonad development cycle of the soft bottom-gravel gorgonian *Leptogorgia sarmentosa* (Esper, 1791) in the NW Mediterranean Sea. *Invertebrate Reproduction & Development* 53, 175–190. <https://doi.org/10.1080/07924259.2009.9652304>
- Rossi, S., Gili, J.-M., Garrofé, X., 2011. Net negative growth detected in a population of *Leptogorgia sarmentosa*: quantifying the biomass loss in a benthic soft bottom-gravel gorgonian. *Mar Biol* 158, 1631–1643. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1675-x>

- Rossi, V., Ser-Giacomi, E., López, C., Hernández-García, E., 2014. Hydrodynamic provinces and oceanic connectivity from a transport network help designing marine reserves. arXiv:1407.6920 [physics]. <https://doi.org/10.1002/2014GL059540>
- Rouse, S., Porter, J.S., Wilding, T.A., 2019. Artificial reef design affects benthic secondary productivity and provision of functional habitat 9.
- Santos, M.N., Monteiro, C.C., 2007. A fourteen-year overview of the fish assemblages and yield of the two oldest Algarve artificial reefs (southern Portugal) 7.
- Seaman, W., 2007. Artificial habitats and the restoration of degraded marine ecosystems and fisheries, in: Relini, G., Ryland, J. (Eds.), *Biodiversity in Enclosed Seas and Artificial Marine Habitats, Developments in Hydrobiology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 143–155. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6156-1\\_13](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6156-1_13)
- Shanks, A., 2009. Barnacle settlement versus recruitment as indicators of larval delivery. II. Time-series analysis and hypothesized delivery mechanisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 385, 217–226. <https://doi.org/10.3354/meps08002>
- Shinn, E.A., Wicklund, R.I., 1989. Artificial Reef Observations from a Manned Submersible off Southeast Florida 10.
- Simpson, T.J.S., Smale, D.A., McDonald, J.I., Wernberg, T., 2017. Large scale variability in the structure of sessile invertebrate assemblages in artificial habitats reveals the importance of local-scale processes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 494, 10–19. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.05.003>
- Smale, D.A., 2012. Extreme spatial variability in sessile assemblage development in subtidal habitats off southwest Australia (southeast Indian Ocean). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 438, 76–83. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.10.002>
- Spagnolo, A., Cuicchi, C., Punzo, E., Santelli, A., Scarcella, G., Fabi, G., 2014. Patterns of colonization and succession of benthic assemblages in two artificial substrates. *Journal of Sea Research* 88, 78–86. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.01.007>
- Stearns, S.C., 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects 11.
- Steimle, F., 2002. Benthic macrofauna productivity enhancement by an artificial reef in Delaware Bay, USA. *ICES Journal of Marine Science* 59, S100–S105. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1268>
- Strain, E.M.A., Olabarria, C., Mayer-Pinto, M., Cumbo, V., Morris, R.L., Bugnot, A.B., Dafforn, K.A., Heery, E., Firth, L.B., Brooks, P.R., Bishop, M.J., 2018. Eco-engineering urban infrastructure for marine and coastal biodiversity: Which interventions have the greatest ecological benefit? *J Appl Ecol* 55, 426–441. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12961>
- Svane, I., Petersen, J.K., 2001. On the Problems of Epibioses, Fouling and Artificial Reefs, a Review. *Marine Ecology* 22, 169–188. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0485.2001.01729.x>
- Tessier, A., Francour, P., Charbonnel, E., Dalias, N., Bodilis, P., Seaman, W., Lenfant, P., 2015. Assessment of French artificial reefs: due to limitations of research, trends may be misleading. *Hydrobiologia* 753, 1–29. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2213-5>

Tessier, A., Verdoit-Jarraya, M., Blouet, S., Dalias, N., Lenfant, P., 2014. A case study of artificial reefs as a potential tool for maintaining artisanal fisheries in the French Mediterranean Sea. *Aquat. Biol.* 20, 255–272. <https://doi.org/10.3354/ab00563>

Theodor, J., 1967. Contribution à l'études des gorgones (VII): écologie et comportement de la planula. *Vie Milieu*, 18 (2A): 291-301.

Thorson, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews* 25, 1–45. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1950.tb00585.x>

Todd, C.D., 1998. Larval supply and recruitment of benthic invertebrates: do larvae always disperse as much as we believe? *Hydrobiologia* 375, 1–21. <https://doi.org/10.1023/A:1017007527490>

Toledo, M.-I., Torres, P., Díaz, C., Zamora, V., López, J., Olivares, G., 2020. Ecological succession of benthic organisms on niche-type artificial reefs. *Ecol Process* 9, 38. <https://doi.org/10.1186/s13717-020-00242-9>

True, M.A., 1970. Étude quantitative de quatre peuplements sciaphiles sur substrat rocheux dans la région marseillaise. *Bulletin Institut Océanographique Monaco*, 69(1401): 1- 48.

Turner, S.J., Todd, C.D., 1993. The early development of epifaunal assemblages on artificial substrata at two intertidal sites on an exposed rocky shore in St. Andrews Bay, N.E. Scotland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 166, 251–272. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(93\)90223-B](https://doi.org/10.1016/0022-0981(93)90223-B)

Turon, X., 1990. Distribution and Abundance of Ascidiens from a Locality on the Northeast Coast of Spain. *Marine Ecology* 11, 291–308. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1990.tb00385.x>

Ulses, C., Estournel, C., Durrieu de Madron, X., Palanques, A., 2008. Suspended sediment transport in the Gulf of Lions (NW Mediterranean): Impact of extreme storms and floods. *Continental Shelf Research* 28, 2048–2070. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2008.01.015>

van der Stap, T., Coolen, J.W.P., Lindeboom, H.J., 2016. Marine Fouling Assemblages on Offshore Gas Platforms in the Southern North Sea: Effects of Depth and Distance from Shore on Biodiversity. *PLoS ONE* 11, e0146324. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146324>

Vivier, B., Dauvin, J.-C., Navon, M., Rusig, A.-M., Mussio, I., Orvain, F., Boutouil, M., Claquin, P., 2021. Marine artificial reefs, a meta-analysis of their design, objectives and effectiveness. *Global Ecology and Conservation* e01538. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01538>

Wang, W., Wang, J., Choi, F.M.P., Ding, P., Li, X., Han, G., Ding, M., Guo, M., Huang, X., Duan, W., Cheng, Z., Chen, Z., Hawkins, S.J., Jiang, Y., Helmuth, B., Dong, Y., 2020. Global warming and artificial shorelines reshape seashore biogeography. *Global Ecol Biogeogr* 29, 220–231. <https://doi.org/10.1111/geb.13019>

Weinberg, S., Weinberg, F., 1979. The Life Cycle of a Gorgonian: *Eunicella Singularis* (Esper, 1794). *Contributions to zoology Bijdragen tot de dierkunde* 48, 127–140. <https://doi.org/10.1163/26660644-04802003>

Wendt, P.H., Knott, D.M., Dolah, R.F.V., 1989. Community structure of the sessile biota on five artificial reefs of different ages 18.

Whomersley, P., Picken, G.B., 2003. Long-term dynamics of fouling communities found on offshore installations in the North Sea. *J. Mar. Biol. Ass.* 83, 897–901. <https://doi.org/10.1017/S0025315403008014h>

Wilson, K., 2002. Restoration of Hong Kong fisheries through deployment of artificial reefs in marine protected areas. *ICES Journal of Marine Science* 59, S157–S163. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1186>

Zar, J., 1999. *Biostatistical analysis*.

Zelli, E., Quéré, G., Lago, N., Di Franco, G., Costantini, F., Rossi, S., Bramanti, L., 2020. Settlement dynamics and recruitment responses of Mediterranean gorgonians larvae to different crustose coralline algae species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 530–531, 151427. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151427>

Zhan, A., Briski, E., Bock, D.G., Ghabooli, S., MacIsaac, H.J., 2015. Ascidians as models for studying invasion success. *Mar Biol* 162, 2449–2470. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2734-5>

Scripts and codes are available online: <https://doi.org/10.1101/2021.10.08.463669>

**Table 1 : Stratified sampling design descriptors. Sector, site, latitude and longitude of the sampling unit centroid, depth of immersion, year of deployment, type, number and surface of AR inventoried per sampling unit.**

| Sector / Surface of rocky natural habitat in the sector (hectare) | Site / Total sampled surface (m2) | Latitude (WGS 84) | Longitude (WGS 84) | Depth (m) | Year of deployment | AR shape     | Number of ARs inventoried | Sampling unit surface (m <sup>2</sup> ) |
|---|-----------------------------------|-------------------|--------------------|-----------|--------------------|--------------|---------------------------|---|
| Golfe d'Aigues Mortes (AGM) / 3123                                | AGM1 / 720                        | 43.5242           | 4.03964            | 16        | 2006               | Pyramid      | 1                         | 240                                     |
|   |                                   |                   |                    |           |                    |              | 1                         | 240                                     |
|   |                                   |                   |                    |           |                    |              | 1                         | 240                                     |
|   | AGM2 / 720                        | 43.4851           | 3.9042             | 16        | 2006               | Pyramid      | 1                         | 240                                     |
|   |                                   |                   |                    |           |                    |              | 1                         | 240                                     |
|   |                                   |                   |                    |           |                    |              | 1                         | 240                                     |
| Agde (AGD)/ 1168  | AGD1 / 434                        | 43.2465           | 3.4052             | 17        | 1985               | Bonna        | 1                         | 160                                     |
|   |                                   |                   |                    |           | 1                  | 160          |                           |   |
|   |                                   |                   |                    |           | 1985               | Comin        | 2                         | 114                                     |
|   | AGD4 / 405                        | 43.2400           | 3.4969             | 28        | 2009               | Steel basket | 1                         | 135                                     |
|   |                                   |                   |                    |           |                    |              | 1                         | 135                                     |
|   |                                   |                   |                    |           |                    |              | 1                         | 135                                     |
|   | AGD5 / 405                        | 43.2535           | 3.5356             | 27        | 2009               | Steel basket | 1                         | 135                                     |
|   |                                   |                   |                    |           |                    |              | 1                         | 135                                     |
|   |                                   |                   |                    |           |                    |              | 1                         | 135                                     |
|   | AGD2 / 306                        | 43.2689           | 3.4114             | 10        | 2009               | Pipe         | 3                         | 102                                     |
|   |                                   |                   |                    |           |                    |              | 3                         | 102                                     |
|   |                                   |                   |                    |           |                    |              | 3                         | 102                                     |
|   | AGD3 / 544                        | 43.2551           | 3.47375            | 10        | 2009               | Pipe         | 4                         | 136                                     |
|   |                                   |                   |                    |           |                    |              | 4                         | 136                                     |
|   |                                   |                   |                    |           |                    |              | 4                         | 136                                     |
| Valras (VLR) / 76   | VLR1 / 405                        | 43.2299           | 3.3264             | 20        | 2006               | Steel basket | 1                         | 135                                     |
|   |                                   |                   |                    |           |                    |              | 1                         | 135                                     |

Vers une approche spatialisée de la planification spatiale marine : cas d'étude pour des populations d'invertébrés sessiles dans le golfe du Lion

|   |            |         |        |    |      |                          |   |     |
|---|------------|---------|--------|----|------|--------------------------|---|-----|
|   |            |         |        |    |      |                          | 1 | 135 |
|   | VLR2 / 374 | 43.2330 | 3.3004 | 12 | 2006 | Pipe                     | 4 | 136 |
|   |            |         |        |    |      |                          | 4 | 136 |
|   |            |         |        |    |      |                          | 3 | 102 |
| Gruissan (GRU) / 0                        | GRU1 / 306 | 43.1253 | 3.1615 | 14 | 2004 | Pipe                     | 3 | 102 |
|   |            |         |        |    |      |                          | 3 | 102 |
|   |            |         |        |    |      |                          | 3 | 102 |
|   | GRU2 / 459 | 43.1253 | 3.1615 | 14 | 2004 | heaps of telegraph poles | 1 | 459 |
|   | GRU3 / 459 | 43.055  | 3.1033 | 12 | 2002 | heaps of telegraph poles | 1 | 459 |
| Leucate Barcarès (LEU) / 50               | LEU1 / 445 | 42.8941 | 3.0696 | 17 | 2004 | Concrete box             | 2 | 178 |
|   |            |         |        |    |      |                          | 2 | 178 |
|   |            |         |        |    |      |                          | 1 | 89  |
|   | LEU2 / 445 | 42.8237 | 3.0577 | 18 | 2004 | Concrete box             | 2 | 178 |
|   |            |         |        |    |      |                          | 2 | 178 |
|   |            |         |        |    |      |                          | 1 | 89  |
| St cyprien-Canet (CST) / 1249 (756 + 493) | CST1 / 434 | 42.7243 | 3.0723 | 29 | 1985 | Bonna                    | 1 | 160 |
|   |            |         |        |    |      |                          | 1 | 160 |
|   |            |         |        |    |      | Comin                    | 2 | 114 |
|   | CST2 / 434 | 42.6253 | 3.0707 | 30 | 1985 | Bonna                    | 1 | 160 |
|   |            |         |        |    |      |                          | 1 | 160 |
|   |            |         |        |    |      | Comin                    | 2 | 114 |

**Table 2 : Factors and sites used for multivariate and univariate testing.**

| Factors and sites testing |         |  |
|---------------------------|---------|--|
| Multivariate measures     |         |  |
| Factor1                   | Factor2 | Tested sites   |
| Shape                     |         | VLR1 vs VLR2   |
| Age                       | Site    | AGD1 vs (AGD2 vs AGD3)   |
| Depth                     | Site    | (AGD2 vs AGD3) vs (AGD4 vs AGD5)   |
| Geographical sector       | Site    | (AGM1 vs AGM2) vs (AGD2 vs AGD3) vs (VLR1 vs VLR2) vs (GRU1 vs GRU2 vs GRU3) vs (LEU1 vs LEU2) |
| Univariate measures       |         |  |
| Location                  |         | AGD1 vs AGD2 vs AGD3 vs AGD4 vs AGD5   |
| Geographical sector       |         | AGM AGD VLR GRU LEU  |
| Site                      |         | AGM1 vs AGM2 vs AGD2 vs AGD3 vs VLR1 vs VLR2 vs GRU1 vs GRU2 vs GRU3 vs LEU1 vs LEU2           |

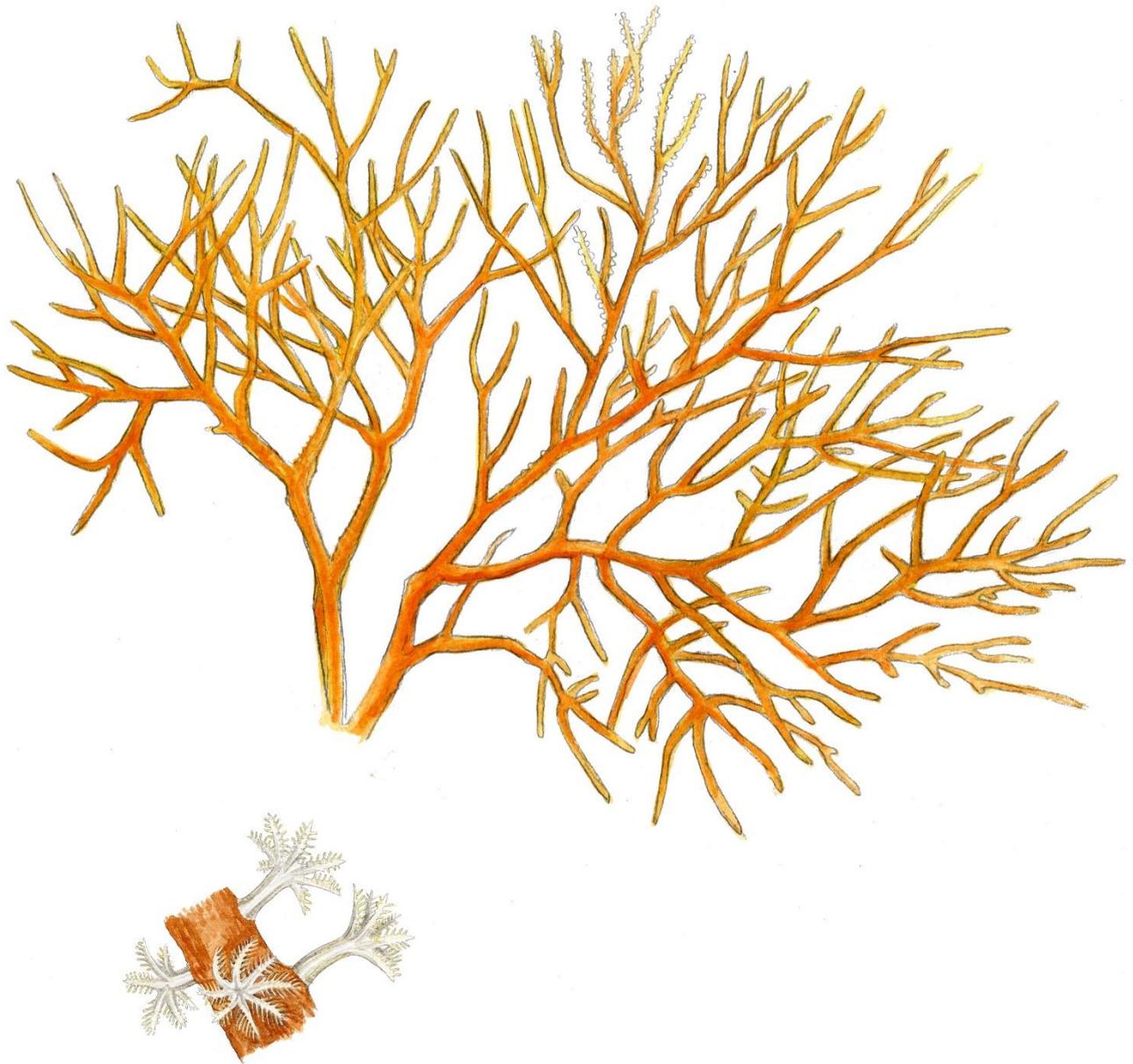
**Table 3 : Results of post-hoc test of univariate Kruskal-wallis testing the effect of location of deployment on the presence/absence for *E. singularis*, *L. sarmentosa*, *H. papillosa*. Sites tested: all site in AGD. Significant (P<0.05) values in bold.**

| Univariate measures          |      |                 |           |             |
|------------------------------|------|-----------------|-----------|-------------|
| Post-hoc                     |      |                 |           |             |
| SITE                         | SITE | Mean difference | Std.error | Pvalue      |
| <i>Eunicella singularis</i>  |      |                 |           |             |
| AGD5                         | AGD4 | -7,99           | 2,99      | 0,37        |
| AGD5                         | AGD3 | -12,99          | -2,01     | <b>0,01</b> |
| AGD5                         | AGD2 | -5,49           | 5,49      | 1,00        |
| AGD5                         | AGD1 | -5,49           | 5,49      | 1,00        |
| AGD4                         | AGD3 | -10,49          | 0,49      | 0,07        |
| AGD4                         | AGD2 | -2,99           | 7,99      | 0,37        |
| AGD4                         | AGD1 | -2,99           | 7,99      | 0,37        |
| AGD3                         | AGD2 | 2,01            | 12,99     | <b>0,01</b> |
| AGD3                         | AGD1 | 2,01            | 12,99     | <b>0,01</b> |
| <i>Pentapora fascialis</i>   |      |                 |           |             |
| AGD5                         | AGD4 | -7,99           | 6,20      | 1,00        |
| AGD5                         | AGD3 | -12,99          | 8,70      | 0,43        |
| AGD5                         | AGD2 | -5,49           | 13,70     | <b>0,02</b> |
| AGD5                         | AGD1 | -5,49           | 13,70     | 0,02        |
| AGD4                         | AGD3 | -10,49          | 8,70      | 0,43        |
| AGD4                         | AGD2 | -2,99           | 13,70     | <b>0,02</b> |
| AGD4                         | AGD1 | -2,99           | 13,70     | <b>0,02</b> |
| AGD3                         | AGD2 | 2,01            | 11,20     | 0,11        |
| AGD3                         | AGD1 | 2,01            | 11,20     | 0,11        |
| AGD2                         | AGD1 | -5,49           | 6,20      | 1,00        |
| <i>Halocynthia papillosa</i> |      |                 |           |             |
| AGD5                         | AGD4 | -5,86           | 5,86      | 1,00        |
| AGD5                         | AGD3 | -5,86           | 5,86      | 1,00        |
| AGD5                         | AGD2 | -0,86           | 10,86     | 0,09        |
| AGD5                         | AGD1 | 1,64            | 13,36     | <b>0,01</b> |
| AGD4                         | AGD3 | -5,86           | 5,86      | 1,00        |
| AGD4                         | AGD2 | -0,86           | 10,86     | 0,09        |
| AGD4                         | AGD1 | 1,64            | 13,36     | <b>0,01</b> |
| AGD3                         | AGD2 | -0,86           | 10,86     | 0,09        |
| AGD3                         | AGD1 | 1,64            | 13,36     | <b>0,01</b> |
| AGD2                         | AGD1 | -3,36           | 8,36      | 0,40        |
| AGD5                         | AGD4 | -5,86           | 5,86      | 1,00        |
| AGD5                         | AGD3 | -5,86           | 5,86      | 1,00        |



Partie 4 : La connectivité fonctionnelle influence le design d'un réseau d'aires marines protégées. Cas d'étude pour un réseau d'habitats naturels et artificiels dans le golfe du Lion (Méditerranée occidentale)

---



Sylvain Blouet<sup>1,2</sup>, Tournadre Thibault<sup>1</sup>, Hentati Skandar<sup>1</sup>, Katell Guizien<sup>1</sup>

1 CNRS-Sorbonne Université, Laboratoire d'Ecogéochimie des Environnements Benthiques, LECOB, Observatoire Océanologique de Banyuls Sur Mer, 66650 Banyuls sur Mer, France

2 Ville d'Agde, Aire marine protégée de la côte agathoise, 34300 Agde, France.

**NB :** Article non soumis. Traduction en anglais en cours

## Résumé

La création de réseaux d'aires marines protégées connectées entre elles est une solution pour augmenter la résilience des populations et enrayer la perte de la biodiversité à long terme dans les océans. Cependant, le déploiement de récifs artificiels pour soutenir, protéger ou restaurer localement les écosystèmes marins modifie le paysage des habitats sous-marins dont les effets sur la connectivité des populations sont mal connus.

Dans cette étude, nous proposons des schémas prospectifs spatialisés d'extension de la conservation ciblant deux espèces parapluies, les gorgones *Eunicella singularis* et *Leptogorgia sarmentosa* sur la base des pressions s'exerçant dans le golfe du Lion. Les schémas de conservation ont été établis sur la base de la connectivité structurelle pour commencer, puis en y intégrant la connectivité fonctionnelle par dispersion larvaire au sein de l'habitat naturel et enfin avec les zones de concessions de récifs artificiels. L'efficacité de ces schémas pour protéger les populations du golfe du Lion a ensuite été évaluée face aux observations de la distribution spatiale des deux espèces dans l'habitat naturel. Le réseau d'aires marines protégées est fortement modifié quand la connectivité fonctionnelle au sein de l'habitat naturel rocheux fragmenté est prise en compte et permet pour les deux espèces de protéger une plus grande partie de la métapopulation du golfe du Lion à coût moindre. Nous avons également montré que la prise en compte des récifs artificiels ayant été colonisés par ces espèces modifie le schéma prospectif, justifiant une réflexion intégrant la connectivité fonctionnelle sur l'impact de l'installation ou du démantèlement de récifs artificiels.

Enfin, nous apportons des preuves complémentaires de l'intérêt de favoriser les sites du centre du golfe du Lion pour des extensions ou de nouvelles créations d'aires marines protégées pour un réseau connecté.

**Mots clés :** connectivité, récif artificiel, planification spatiale marine, conservation, habitat rocheux, Marxan

## Introduction

Face aux constats sans appel de l'effondrement de la biodiversité marine (Diaz *et al.*, 2019), il devient nécessaire de créer de nouvelles aires marines protégées (AMP) représentatives afin d'assurer à long terme la conservation de la nature ainsi que les services écosystémiques et les valeurs culturelles qui lui sont associés (Halpern *et al.*, 2012, 2019). Cependant, il n'est pas pensable de pouvoir protéger l'ensemble des territoires maritimes que ce soit pour des raisons d'acceptabilité mais aussi de coût. Le cadre mondial pour la biodiversité a adopté lors de la COP15 que ces nouveaux espaces devront couvrir au moins 30% des mers à l'échéance 2030. Les zones candidates devront donc être issues d'un processus de sélection basé sur des critères de hiérarchisation mettant en avant leurs importances particulières pour la biodiversité et leurs contributions aux populations. Ces nouveaux espaces devront également former un réseau connecté (Goetze *et al.*, 2021). En effet, il est admis que ce sont les échanges d'individus entre des populations séparées géographiquement décrit par le concept de métapopulation qui joue un rôle fondamental pour améliorer les résultats de conservation en favorisant la persistance et la résilience des populations et leur diversité génétique (Hanski, 1998 ; Cowen and Sponaugle, 2009 ; Hastings and Harrison, 1994). La viabilité d'une métapopulation dépendra également de la distribution et de la taille des populations au sein du réseau (Gaggiotti and Hanski, 2004 ; Hanski and Gaggiotti, 2004). Ainsi plus une espèce est rare avec une distribution spatiale étroite et plus le degré de connectivité du réseau sera essentiel à sa persistance (Gaines and Gaylord, 2007). La prise en compte de la connectivité des populations dans les stratégies de création des AMP est essentielle pour répondre à la durabilité de la biodiversité car elle favorise la recolonisation des populations dégradées directement par l'homme (Guizien *et al.*, 2014) ou par les anomalies climatiques (Andrello *et al.*, 2015 ; Padron *et al.*, 2018). Néanmoins, l'intégration de la connectivité des populations dans les plans de conservation fait encore défaut en raison notamment de la difficulté de capturer les flux des organismes dans un milieu si vaste et difficile d'accès que sont les mers et les océans (Beger *et al.*, 2022).

La connectivité des populations est un processus complexe qui agit à diverses échelles spatiales et temporelles (Cowen and Sponaugle, 2009). Chez les invertébrés sessiles, ce processus résulte de la dispersion larvaire par les courants marins et est donc liée à la reproduction. Les stratégies de reproduction (incubations internes ou externes des œufs, hermaphrodisme ou séparation des sexes), au cours d'un ou de plusieurs épisodes de ponte agissent sur le nombre de larves émises (Pineda *et al.*, 2009). Le moment de la ponte, la durée du stade pélagique des larves (PLD), leurs capacités de nage mais surtout les courants marins agissent sur la dispersion et donc les

connexions potentielles (Pineda *et al.*, 2007). Les modèles biophysiques permettent d'explorer ces connexions potentielles en combinant les courants marins avec les paramètres biologiques des espèces (Lett *et al.*, 2008; Paris *et al.*, 2013). Dans ces modèles, la différenciation entre espèces opère dès le choix des lieux et périodes de ponte ainsi que de la PLD (Shanks *et al.*, 2003). Néanmoins, la capacité d'une espèce à atteindre un habitat, ne présume pas pour autant son succès de colonisation. D'autres facteurs peuvent aussi limiter son recrutement tel que sa tolérance aux conditions environnementales (c'est-à-dire sa niche écologique), la disponibilité et le type de substrat ou encore la présence de prédateurs. De plus, si l'approvisionnement d'un site en larve contribue favorablement à la persistance de la biodiversité du site, cela ne signifie pas pour autant qu'il pourra contribuer à approvisionner d'autres sites du réseau et ne garantit donc pas un approvisionnement durable dans le temps (Guizien *et al.*, 2014 ; White *et al.*, 2014). L'auto-persistance d'un site et les boucles de persistances entre les sites sont donc des critères majeurs pour désigner des clusters d'AMP dans le but de former un réseau connecté (Botsford *et al.*, 2001).

Ces dernières décennies l'intensification de l'urbanisation des océans (Dafforn *et al.*, 2015) avec l'introduction volontaire de structures artificielles pour protéger, soutenir ou diversifier l'économie côtière (défense côtière, le tourisme, l'aquaculture, la pêche, les plateformes offshore) à artificialiser les paysages sous-marins, ainsi la connectivité ne se produit plus exclusivement entre les habitats naturels mais également avec et entre les habitats artificiels (Paxton *et al.*, 2022). La prolifération de ces nouveaux substrats durs artificiels modifie la biodiversité locale et régionale (Firth *et al.*, 2016) avec des effets positifs mais également négatifs sur les populations naturelles. Il a été rapporté que les structures artificielles peuvent élargir la distribution spatiale des espèces au-delà de leurs habitats naturels natifs (Sammarco *et al.*, 2004 ; Adams *et al.*, 2014 ; Hannah *et al.*, 2014 ; Coolen *et al.*, 2020). Dong *et al.*, (2016) ont par exemple montré que les populations d'invertébrés sessiles colonisant les structures artificielles au nord de l'estuaire du fleuve Yangtze provenaient de la migration des rives rocheuses naturelles au sud de l'estuaire du fleuve Yangtze. L'artificialisation des rives avait ainsi favorisé la transition phylogéographique et biogéographique pour les espèces intertidales le long du littoral chinois. Par ailleurs, ces nouveaux corridors peuvent servir de tremplin pour des espèces indigènes et exotiques (Cannizzo *et al.*, 2020). Les structures artificielles peuvent également modifier voire interrompre la connectivité en créant des barrières physiques entre des milieux naturels comme les barrages ou les digues (Bishop *et al.*, 2017). L'élévation du niveau des mers obligeant les zones côtières à se protéger (Charlier *et al.*, 2005) et les besoins grandissant en énergie et matériaux qui vont densifier les infrastructures énergétiques en

multipliant les plateformes offshore ou les câbles sous-marins (Bugnot *et al.*, 2021) sont autant de structures artificielles qui vont impacter la connectivité des milieux naturels sur de larges échelles spatiales (Adams *et al.*, 2014 ; Dong *et al.*, 2016) . Il devient donc urgent d'évaluer les effets de l'étalement de l'urbanisation des océans sur la connectivité fonctionnelle des paysages marins pour permettre aux aménageurs une intégration efficace et minimiser leurs impacts dans une planification spatiale cohérente de l'espace maritime (Paxton *et al.*, 2022). Dans cette étude nous avons exploré des schémas prospectifs spatialisés d'extension de la conservation, en évaluant les effets de la connectivité fonctionnelle dans un paysage sous-marin composé d'habitats naturels et de structures artificielles. Le cas d'étude se focalise sur les substrats rocheux naturels et les récifs artificiels immergés du golfe du Lion en Méditerranée Occidentale et s'appuie sur deux espèces de gorgones, *Eunicella singularis* et *Leptogorgia sarmentosa*, qui colonisent ces deux types d'habitats (Blouet *et al.*, 2022 ; Guizien *et al.*, 2022).

Trois configurations ont été construites dans l'outil de planification spatiale Marxan (Ball *et al.*, 2009) pour évaluer comment se comportait le plan d'extension d'AMP avec (i) la connectivité structurelle (i.e. favoriser les frontières communes entre les espaces de conservation) et avec (ii) la connectivité fonctionnelle (i.e. favoriser les échanges larvaires entre les espaces de conservation) au sein du réseau de substrats rocheux naturels et avec (iii) l'ajout des récifs artificiels. Pour comprendre l'influence de la connectivité fonctionnelle sur des schémas prospectifs d'aires marines protégées, nous avons dans un premier temps comparé les sites priorités en considérant la connectivité structurelle et la connectivité fonctionnelle au sein des habitats naturels. Nous avons dans un second temps comparé les sites priorités en considérant la connectivité fonctionnelle au sein de l'habitat naturel et au sein du réseau hybride formé par l'habitat naturel et les récifs artificiels.

## Matériels et méthodes

### Zone d'étude

Le linéaire côtier du golfe du Lion (GDL) s'étend sur 350 km, de Marseille à Cerbère. Le long de ce littoral, l'habitat benthique côtier est principalement constitué de fonds meubles avec quelques petites parcelles de substrats durs rocheux dont la surface est comprise entre 50 et 31 230 km<sup>2</sup>. Depuis les années 1985 et jusqu'à 2009, une extension des substrats durs a été favorisée avec le déploiement de récifs artificiels (RA) dans un objectif de soutien à la petite pêche artisanale côtière. 37 575 m<sup>3</sup> de récifs artificiels (Tessier *et al.*, 2015) de formes ou de

matériaux différents (Figure S1, Blouet *et al.*, 2021) ont été déployés sur 66 km<sup>2</sup> de concessions domaniales (Cépralmar, 2015). Les RA dans le GDL représentent 40 % du volume total de RA en France (Tessier *et al.*, 2015).

La zone d'étude comprend un ensemble de neuf sites (Parc Marin de la Côte Bleue : PMCB, Aigues Mortes : AGM, Aresquiers : ARES, Agde : AGD, Valras : VLR, Gruissan : GRU, Leucate : LEU, Saint-Cyprien : CST, Côte Vermeille : CVM ; Figure S1) dont la majorité est composée d'habitats naturels rocheux et de récifs artificiels, à l'exception de CVM qui est composé uniquement d'habitats naturels rocheux et GRU et CST uniquement de récifs artificiels. Cinq sites comprennent une zone de protection forte (selon la classification de (Horta e Costa *et al.*, (2016) : Entièrement protégé) avec des superficies différentes (PMCB : 289 ha, AGM : 100 ha ; AGD : 310 ha, CVM : 69 ha ; Figure S1).

### Conception du réseau d'AMP

Nous avons utilisé les logiciels Marxan (V 4.0.6) et Marxan Connect (V 1.0.0) pour la conception d'un réseau d'aires de conservation. Ces deux logiciels optimisent un plan d'implantation d'aires de conservation en réseau parmi un ensemble d'unités spatiales (PU, planning unit) en fonction d'objectifs et de cibles de conservation, en minimisant les coûts d'implantation et en intégrant un type de connectivité. Les deux logiciels Marxan requièrent deux types d'informations pour chacune des PU : des données écologiques (densité de population d'espèces, biomasse d'espèces, surface d'habitats, *etc.*) et des données sur les coûts de mise en œuvre (coûts d'action, coûts indirects, coût d'opportunité).

Alors que Marxan intègre la connectivité structurelle entre les PU, Marxan Connect intègre la connectivité fonctionnelle. Pour réaliser des plans spatiaux rentables, Marxan combine la conservation d'une certaine quantité de chaque élément de conservation avec la minimisation de l'impact des contraintes sur les autres utilisateurs de l'espace tout en concevant des zones de conservation compactes. En compactant les frontières, Marxan réduit la fragmentation du paysage et augmente la continuité géographique qui est définie comme la connectivité structurelle (Ball *et al.*, 2009). Cette connectivité favorise les frontières communes entre les PU pour former des clusters et des corridors reliant ces clusters à travers le paysage. Cette connectivité semble adaptée aux espèces se déplaçant en suivant l'habitat et surtout diminue le coût de la surveillance (Ardron *et al.*, 2010). Marxan connect substitue le critère de connectivité structurelle par la connectivité fonctionnelle (Daigle *et al.*, 2020), permettant ainsi de conserver des sites qui peuvent être éloignés spatialement mais écologiquement connectés. Marxan

Connect traite la connectivité fonctionnelle de deux façons. Une première façon est d'intégrer la connectivité fonctionnelle (symétrique ou asymétrique) par les liens entre les PU (flux, migration, probabilité de transfert) en créant des pénalités élevées dans les plans de conservation qui ne parviennent pas à protéger une paire d'unités de planification fortement connectées (Beger *et al.*, 2010). Une deuxième façon est d'intégrer la connectivité fonctionnelle sous forme d'une caractéristique hiérarchisant les PU suivant leur influence dans le réseau de connectivité (par exemple, le degré d'entrée, la centralité intermédiaire, la rétention locale, Google pagerank, <https://marxanconnect.ca/>). Dans notre cas, la connectivité fonctionnelle est définie par la probabilité de transfert de larves par dispersion par les courants marins entre les PU.

Les deux versions de Marxan utilisent un algorithme de recuit simulé testant à chaque itération un portefeuille d'unités de planification atteignant l'objectif de conservation, en visant à diminuer le score du portefeuille après un nombre fini d'itérations (nombre d'itérations). Ce score est la somme du coût des unités de planification lié aux pressions, du coût de la connectivité (longueur totale des bords des PU pour la connectivité structurelle) et d'une pénalité si l'objectif de conservation n'est pas atteint. Ainsi, un réseau de réserves ayant une distribution plus connectée (par exemple, longueur totale des bords des unités de planification sélectionnées la plus faible pour la connectivité structurelle (Ball and Possingham, 2000) sera favorisé. L'algorithme de recuit simulé est répété plusieurs fois (nombre d'exécutions) pour obtenir plusieurs portefeuilles ou plans prospectifs de conservation optimaux.

Deux types de sorties sont produites, soit la "meilleure solution" qui est la solution avec le score le plus bas parmi les portefeuilles optimaux, soit la fréquence cumulée de sélection des unités de planification dans l'ensemble des portefeuilles optimaux.

### Implémentation de Marxan

Deux gorgones *Eunicella singularis* (Esper, 1791) et *Leptogorgia sarmentosa* (Esper, 1789) ont été choisies comme espèces modèles pour ce cas d'étude.

Ces espèces sont communes dans l'habitat rocheux du nord-ouest de la Méditerranée (True, 1970 ; Hong, 1980). Les deux espèces présentent des répartitions spatiales différentes dans l'habitat rocheux et les récifs artificiels (Blouet *et al.*, 2022 ; Guizien *et al.*, 2022). *E. singularis* est fréquemment observée et abondante dans tout l'habitat naturel rocheux du GDL, mais sa colonisation des récifs artificiels est limitée à quelques récifs artificiels dans les sites AGM, AGD et LEU (Figure S2). A l'inverse, *L. sarmentosa* est huit fois moins abondante qu'*E.*

*singularis* dans l'habitat naturel rocheux, mais sa colonisation des récifs artificiels s'étend d'AGD jusqu'à CST (Figure S2). On notera également qu'elle est absente du site AGM pour les deux habitats.

Dans l'habitat naturel rocheux, la densité de population des deux espèces provient d'inventaires entre 2013 et 2021 dans 601 stations géoréférencées et régulièrement espacées couvrant l'habitat naturel rocheux dans tous les sites (Guizien *et al.*, 2022 ; <https://cardobs.mnhn.fr/> ; Figure S1). L'espacement entre les points d'échantillonnage variait de 100 m à 800 m, selon la pente bathymétrique de chaque zone. Dans les récifs artificiels, la densité de population des deux espèces provient des inventaires réalisés en 2020 (Blouet *et al.*, 2022). Dans chacune des unités de planification, la plus forte densité de population observée lors des inventaires à chaque station a été retenue pour l'analyse de l'efficacité de conservation du réseau par Marxan. L'abondance de chaque espèce dans les PU a été calculée en multipliant cette densité de population par la surface effective de substrat dans chaque PU sachant que la surface des récifs artificiels couvre en moyenne 0.4% de la surface totale des unités de planification.

Nous avons retenu comme unités de planification (PU) des parcelles de 1 km<sup>2</sup>, ce qui correspond à l'échelle actuelle des zones de protection forte et une échelle cohérente avec la variabilité de la rétention locale liée aux courants marins dans le golfe du Lion (Briton *et al.*, 2018). Au total, les 9 sites ont été décrits par les PU où l'inventaire des espèces a été réalisé, soit 119 PU dans l'habitat naturel et 19 PU où des récifs artificiels sont présents.

Les données socio-économiques permettant de calculer les coûts par PU ont été extraites d'IMPACTS (Modélisation des pressions anthropiques côtières et des seuils de vulnérabilité ; résolution de 20 x 20 m) ; <https://medtrix.fr/>, Holon *et al.*, 2015). Nous avons sélectionné les activités pour lesquelles la conservation pourrait entraîner une baisse des revenus ou des conflits d'usage. Quatre activités ont été retenues : le mouillage des petits bateaux (<24 m) et le mouillage des gros bateaux (>24 m), la pêche artisanale et le tourisme balnéaire. La valeur maximale pour chaque activité a été extraite pour chaque unité de planification.

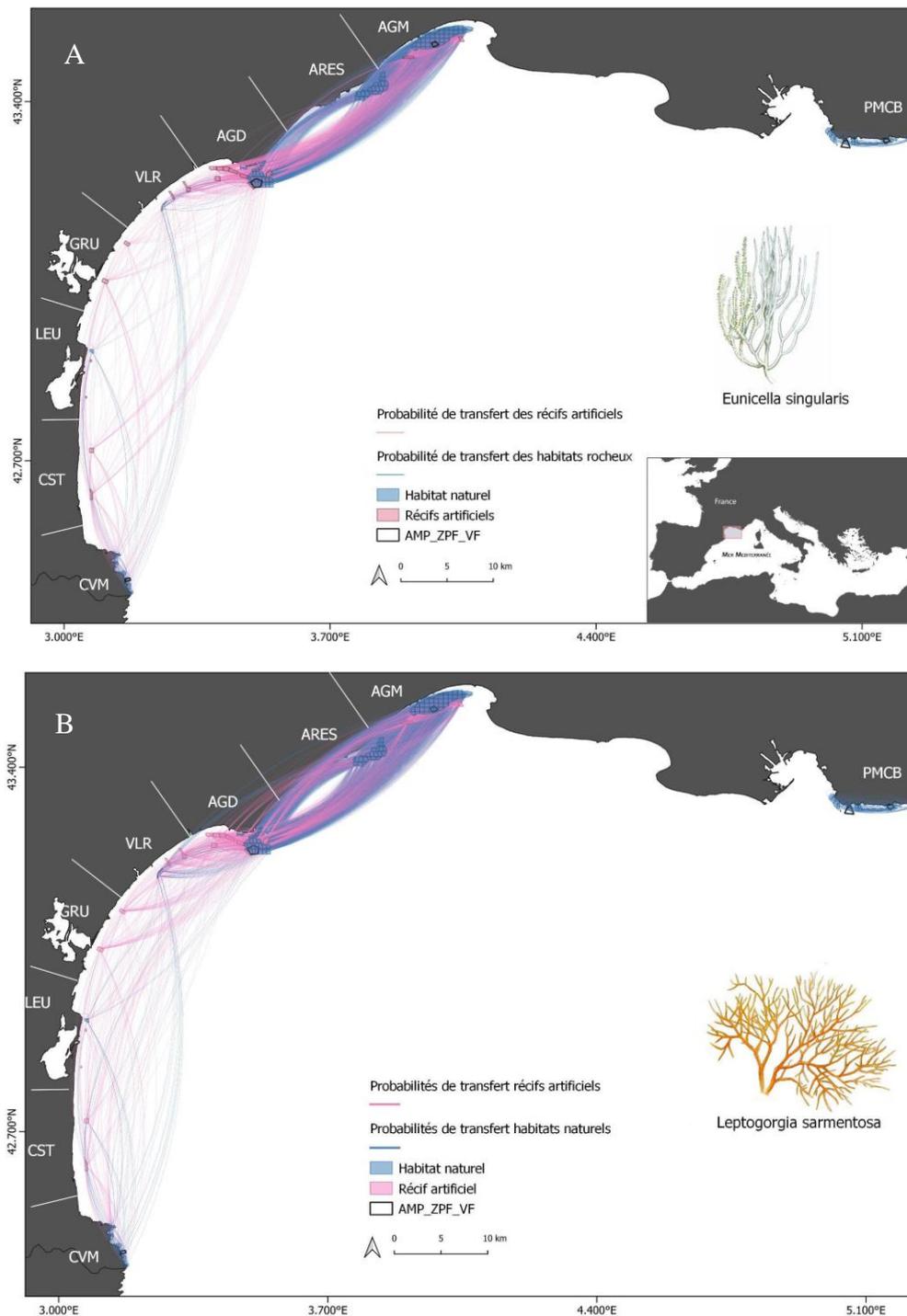
Cependant, cette cartographie des impacts anthropiques obtenue en interpolant la pression en fonction de la distance, entre des sites avérés de pression (100%) et les limites de l'habitat (0%), ne prend pas en compte les zones de régulation des activités comme les aires marines protégées et leurs zones de protection forte. Pour éviter ce lissage au niveau des zones de protection forte, les pressions de la pêche et du tourisme balnéaire ont été mises à zéro dans les PU situées dans les zones de protection fortes ([www.medamp.org](http://www.medamp.org)). Pour les unités de planification qui chevauchent deux types de zonage (protégé et non protégé), la valeur des pressions est proportionnelle à la superficie du type de zonage.

Le coût final a été calculé en additionnant les valeurs des pressions des activités (Figure S2).

### Implémentation de Marxan Connect : Mesures de la connectivité fonctionnelle

La connectivité fonctionnelle par dispersion larvaire entre les populations d'*E. singularis* et *L. sarmentosa* est décrite comme une probabilité de transfert larvaire entre les PU après une durée de dispersion pélagique (PLD). La dispersion larvaire est simulée par une méthode Lagrangienne intégrant le déplacement de particules virtuelles de flottabilité neutre (Guizien *et al.*, 2020) lâchées à 1 m au-dessus du fond, toutes les 16 s (pas de temps interne du modèle hydrodynamique) dans leur transport par les courants. Les courants ont été simulés sur une grille curviligne à haute résolution spatiale (de 80 m à 300 m près des côtes) et temporelle (toutes les 1h) dans le GDL durant 3 périodes estivales consécutives (de juin à octobre, en 2010-2011 et 2012, Briton *et al.* 2018). Une particule virtuelle est lâchée toutes les heures et tous les 100 m dans les PU du 1<sup>er</sup> juin au 10 juillet pour *E. singularis* et du 1<sup>er</sup> août au 10 septembre pour *L. sarmentosa*, durant les 3 étés (2010, 2011 et 2012, Figure 19). La probabilité de transfert larvaire d'une PU source vers une PU destination est la médiane pour plusieurs périodes de reproduction de la proportion des particules lâchée dans la PU source qui arrive dans la PU destination après leur dispersion par les courants.

Pour *E. singularis*, une PLD d'une semaine a été retenue car les larves de cette espèce se fixent massivement à partir de cette durée (Zelli *et al.*, 2020) et cette durée de dispersion larvaire explique le mieux le flux de gènes parmi les populations naturelles d'*E. singularis* vivant dans l'habitat rocheux fragmenté du GDL (Padron *et al.*, 2018). Pour *L. sarmentosa*, l'absence de connaissance de la PLD (Rossi and Gili, 2009) nous conduit à formuler l'hypothèse d'une PLD d'une semaine et permet d'évaluer l'effet du seul moment de la reproduction sur les plans prospectifs de conservation. En fin d'été, le nombre de PU connectées est plus important qu'en début d'été (Figure 19).



**Figure 19 : Dispersion larvaire (probabilité de transfert) dans la zone d'étude pour une durée de vie pélagique des larves de 7 jours du 1<sup>er</sup> juin au 10 juillet pour *Eunicella singularis* (A) et du 1<sup>er</sup> août au 10 septembre pour *Leptogorgia sarmentosa* (B) durant les 3 étés (2010, 2011 et 2012) dans chacune des 119 unités de planification des habitats rocheux (polygones bleus) et des 19 unités de planification des récifs artificiels (polygones rouges). Les lignes bleues correspondent à la dispersion larvaire des habitats naturels. Les lignes roses correspondent à la dispersion larvaire des récifs artificiels. Les polygones au contour noir délimitent les AMP ayant un fort niveau de protection.**

## Configurations et simulations avec Marxan

Les simulations ont été réalisées en considérant un objectif de conservation de 30% de l'habitat. Cette valeur est généralement appliquée dans les études de planification de la conservation (Schill *et al.*, 2015 ; Chen *et al.*, 2022), car selon la théorie neutre de la distribution de la biodiversité qui relie la surface d'une aire et le nombre d'espèces présentes, 30 % d'un habitat serait suffisant pour protéger entre 60 et 80% des espèces (Hubbell, 2001). L'État français a également retenu cette valeur dans ses objectifs d'aires protégées à l'horizon 2030 ([www.ecologie.gouv.fr](http://www.ecologie.gouv.fr)).

Trois configurations de Marxan ont été testées. Dans chaque configuration, les modèles ont été préalablement calibrés afin de trouver le facteur d'échelle entre coût et mesure de la connectivité, permettant d'optimiser la sensibilité du score par rapport à ces deux grandeurs. La calibration des valeurs de référence a été exécutée à l'aide du logiciel <sup>®</sup>Qmarxan.

Dans la configuration 1, la planification est simulée dans l'habitat rocheux avec la connectivité structurelle. Dans cette configuration, la pondération du coût aux frontières est contrôlée par un multiplicateur appelé « modificateur de longueur de frontière » ou BLM. Plus la valeur BLM est élevée, plus le poids accordé au coût aux frontières est important et plus les solutions de l'algorithme sont compactes. Le compromis entre le coût et les longueurs de limite a été obtenu pour un BLM de 0.004 (Figure S3). Dans la configuration 2, la planification est simulée dans l'habitat rocheux avec la connectivité fonctionnelle. Dans la configuration 3, la planification est simulée dans le réseau hybride formé par l'habitat naturel rocheux et les récifs artificiels avec la connectivité fonctionnelle. Dans la configuration 2 et 3, la connectivité fonctionnelle est retenue comme dépendance spatiale avec une connectivité asymétrique. A l'instar du BLM, le modificateur de la force de connectivité (CSM) qui permet d'ajuster l'importance de la connectivité par rapport aux coûts unitaires de planification et aux pénalités en cas de non-respect des objectifs de conservation (Watts *et al.*, 2009) a été fixé à 3. Cette valeur est un compromis raisonnable entre le coût et la connectivité (Stewart and Possingham, 2005).

Dans les trois configurations, le nombre d'exécutions a été fixé à 100 fois avec 10 millions d'itérations (Figure S3), générant ainsi 100 portefeuilles. Les fréquences de sélection obtenues à partir des 100 exécutions ont été classées en 5 catégories : 1-20 (faible), 20-40, 40-60 (moyen), 60-80, 80-100 (fort). Pour chacun des portefeuilles, la proportion de la métapopulation totale de *L. sarmentosa* et de *E. singularis* et la proportion du coût totale dans les PU considérées a été calculée.

Il a été retenu de comparer les fréquences de sélection des 119 PU composant le réseau des habitats rocheux dans les 3 configurations.

Pour chacune des espèces, nous avons comparé la configuration 1 et la configuration 2 pour tester sur le réseau l'effet de la connectivité fonctionnelle par opposition à la connectivité structurelle. Ensuite, en ne considérant que la connectivité fonctionnelle, nous avons comparé la configuration 2 et la configuration 3 pour tester l'effet sur le réseau de l'ajout des récifs artificiels.

Le coefficient de Pearson a été calculé entre les fréquences de sélection des PU par paire de configurations et par espèce. Les cartographies des fréquences de sélection ont été réalisées à l'aide du logiciel SIG (<sup>®</sup>QGIS).

## Résultats

Les objectifs de conservation ont été presque toujours atteints à l'exception de quelques portefeuilles avec un taux de conservation minimum de l'habitat de 29.6%. Avec la connectivité structurelle (configuration 1), les PU sont discriminées par leurs coûts et regroupées pour former un réseau compact. Les PU avec des fréquences de sélection supérieures à 80 (Fort) sont principalement localisées dans le site de PMCB avec 5 PU et 1 PU sur CVM (Figure 20A) et correspondant aux zones de protection forte existantes.

Quand la connectivité structurelle est remplacée par la connectivité fonctionnelle (configuration 2) la priorisation des PU constituant le réseau prospectif est remaniée pour les deux espèces tout en conservant les zones de protection forte existantes (configuration 1 vs configuration 2 :  $r^2 < 0.45$ ). Avec la connectivité fonctionnelle, les PU fortement priorisés sont majoritairement localisés sur les sites AGD (6 PU), AGM (3 PU), PMCB (2 PU) et CVM (1 PU) (Figure 20B et Figure 20\_C). Les plans prospectifs de planification toutes fréquences confondues sont très similaires entre les deux espèces ( $r^2=0.86$ ).

Le coût moyen des plans prospectifs de conservation avec la connectivité fonctionnelle est toujours inférieur à ceux de la connectivité structurelle (Table 10 : Résultats (moyenne pour les 100 exécutions) des scores, des coûts et du nombre d'unités de planifications (PU) sélectionnées par espèce et par type de configuration soit avec la connectivité structurelle ou avec la connectivité fonctionnelle.). Pour les deux espèces, la connectivité fonctionnelle entraîne des coûts moindres pour un effet de protection similaire (Figure 21).

Quand la connectivité fonctionnelle des récifs artificiels est ajoutée à la connectivité fonctionnelle des habitats naturels (configuration 3), le réseau prospectif est remanié pour les

Vers une approche spatialisée de la planification spatiale marine : cas d'étude pour des populations d'invertébrés sessiles dans le golfe du Lion

deux espèces (configuration 2 vs configuration 3 :  $r^2 < 0.49$  ; Figure 20\_B vs Figure 22\_A ; Figure 20\_C vs Figure 22\_B). Pour les deux espèces, la probabilité de transfert par dispersion larvaire ajoutée par les récifs artificiels modifie la priorisation des PU situées au niveau des sites AGD, ARES et AGM. Les PU contenant les récifs artificiels sont également sélectionnées comme des PU prioritaires mettant en évidence leur influence dans la connectivité fonctionnelle du réseau (Figure 20\_B vs Figure 22\_A et Figure 20\_C vs Figure 22\_B).

L'intégration de la connectivité fonctionnelle avec les récifs artificiels actuels augmenterait les coûts avec peu d'effet sur l'effet de protection (Figure 21).

**Table 10 : Résultats (moyenne pour les 100 exécutions) des scores, des coûts et du nombre d'unités de planifications (PU) sélectionnées par espèce et par type de configuration soit avec la connectivité structurelle ou avec la connectivité fonctionnelle.**

|                                      |                 |                            | Score | Coût  | PU    |
|--------------------------------------|-----------------|----------------------------|-------|-------|-------|
| Habitat naturel                      | Configuration 1 | Connectivité structurelle  | 36.89 | 34.81 | 32.2  |
| <b><i>Eunicella singularis</i></b>   |                 |                            |       |       |       |
| Habitat naturel                      | Configuration 2 | Connectivité fonctionnelle | 21.99 | 21.50 | 26.97 |
| Habitat naturel + récif artificiel   | Configuration 3 | Connectivité fonctionnelle | 25.39 | 24.95 | 30.73 |
| <b><i>Leptogorgia sarmentosa</i></b> |                 |                            |       |       |       |
| Habitat naturel                      | Configuration 2 | Connectivité fonctionnelle | 21,34 | 20,32 | 26,05 |
| Habitat naturel + récifs artificiel  | Configuration 3 | Connectivité fonctionnelle | 25,63 | 25,08 | 30,82 |

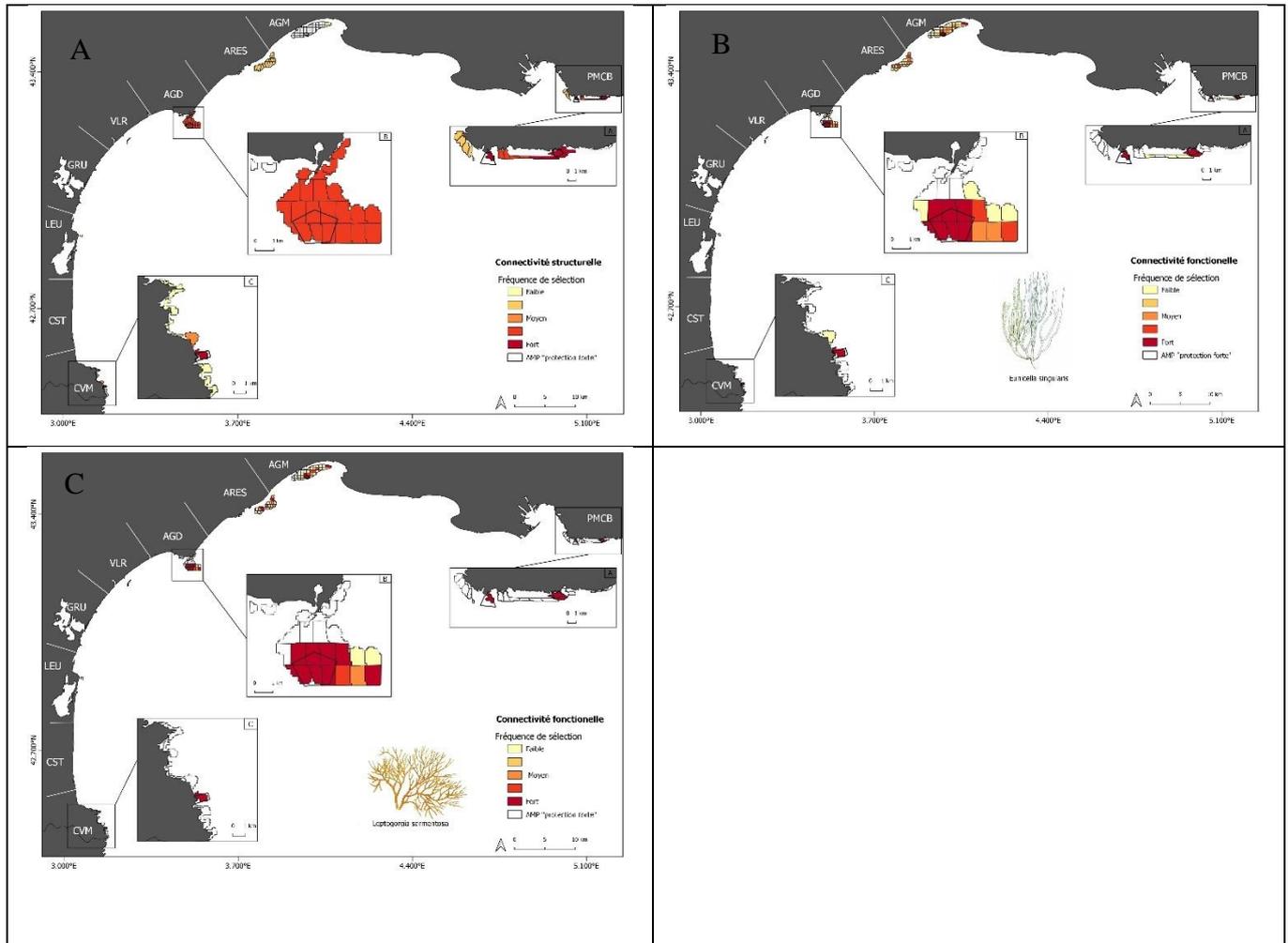
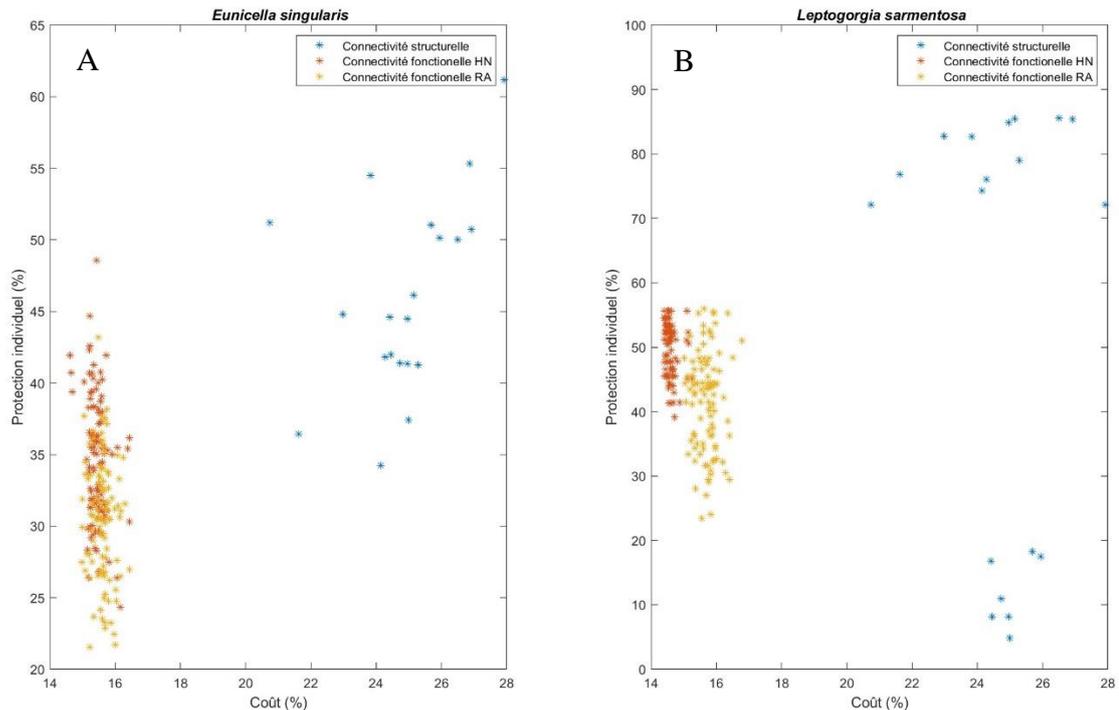
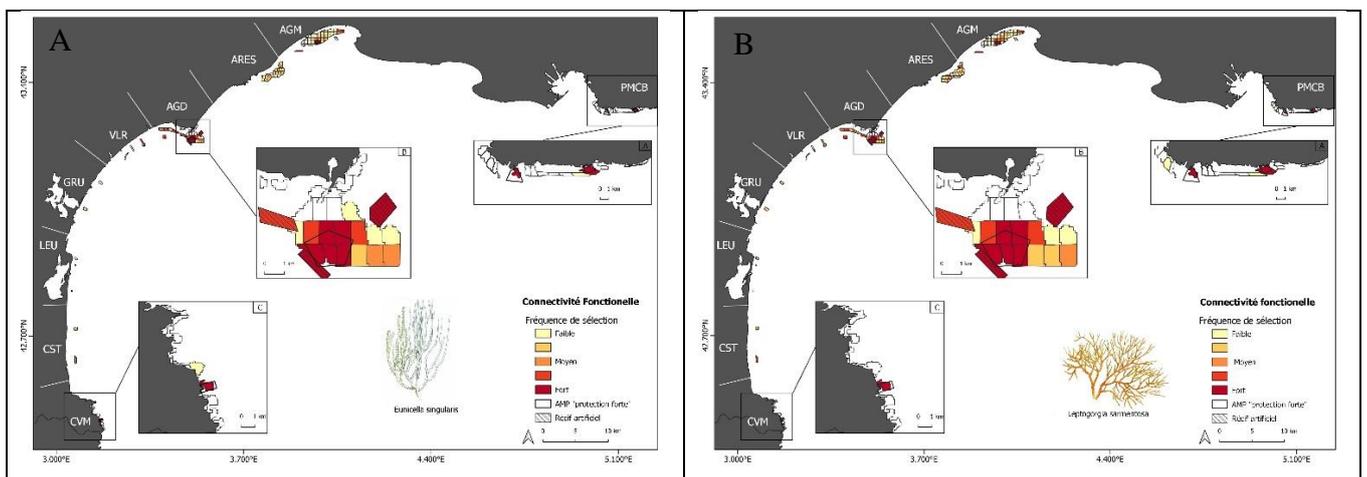


Figure 20 : Fréquences de sélection des unités de planification obtenues avec Marxan pour une connectivité structurelle (A) et fonctionnelle comme dépendance spatiale asymétrique pour *Eunicella singularis* (B) et *Leptogorgia sarmentosa* (C) avec un objectif de conservation de 30 % de conservation de l'habitat rocheux. Les fréquences de sélection obtenues à partir des 100 exécutions ont été classées en 5 catégories : 1-20 (faible), 20-40, 40-60 (moyen), 60-80, 80-100 (fort).



**Figure 21 : Proportion de l'abondance d'*Eunicella singularis* (A) et de *Leptogorgia sarmentosa* (B) en fonction de la proportion du coût total par portefeuilles (nbr=100) de Marxan pour une connectivité structurale (\* bleu) et une connectivité fonctionnelle comme dépendance spatiale asymétrique pour le réseau d'habitats rocheux (\* rouge) et le réseau d'habitats hybrides rocheux et artificiels (\* rouge).**



**Figure 22 : Fréquences de sélection des unités de planification obtenues avec Marxan pour une connectivité fonctionnelle comme dépendance spatiale asymétrique pour *Eunicella singularis* (A) et *Leptogorgia sarmentosa* (B) avec un objectif de conservation de 30 % de conservation de l'habitat hybride rocheux et artificiel. Les fréquences de sélection obtenues à partir des 100 exécutions ont été classées en 5 catégories : 1-20 (faible), 20-40, 40-60 (moyen), 60-80, 80-100 (fort).**

## Discussion

La création de réseaux d'AMP connectées est un enjeu d'avenir pour favoriser la résilience des populations aux changements globaux (Carr *et al.*, 2017) mais dans un contexte mondial d'« urbanisation marine » (Dafforn *et al.*, 2015) ou « d'étalement sur les océans » (Bishop *et al.*, 2017), l'intégration des habitats artificiels dans les réseaux habitats naturels et leur influence sur les schémas de planification spatiale de création d'aires marines protégées sont encore mal comprises (Paxton *et al.*, 2022).

Nous avons démontré au travers de notre étude que les schémas prospectifs de planification axés sur des objectifs de conservation tout en minimisant les coûts et les conflits avec les utilisateurs des ressources ou de l'espace étaient modifiés quand la connectivité fonctionnelle induite par la dispersion larvaire remplace la connectivité structurelle au sein d'un réseau d'habitat naturel fragmenté. Sans augmenter le coût, elle permet de protéger une proportion plus importante de la métapopulation des deux espèces cibles dans le plan de conservation. Les schémas prospectifs seraient encore modifiés si la connectivité fonctionnelle liée à la dispersion larvaire au sein du réseau élargi aux récifs artificiels était prise en compte. Nous avons également montré l'influence des sites naturels et artificiels au centre du golfe du Lion sur le réseau et cela pour les deux espèces cibles.

L'intégration de la connectivité comme un critère écologique au même titre que la présence d'espèces patrimoniales, endémiques ou protégées ou encore d'habitats à hautes valeurs écosystémiques dans les décisions de création ou de gestion d'espaces maritimes tels que les AMP fait encore défaut (Balbar and Metaxas, 2019). Balbar and Metaxas (2019) ont recensé seulement 11% d'AMP sur 749 ayant intégré la connectivité comme un critère écologique. Pourtant, l'intérêt de la connectivité pour améliorer la résilience des populations en abaissant le seuil de persistance a été largement théoriquement démontré (Hanski, 1998 ; Hanski and Gaggiotti, 2004 ; Hastings and Harrison, 1994).

Malgré des avancées sur les outils de mesure *in situ* de la connectivité comme par exemple la télémétrie pour le suivi de la migration ou du déplacement des espèces, les modèles biophysiques pour évaluer les flux larvaires ou encore la filiation avec la génétique pour définir les liens de parenté entre des populations, il n'en demeure pas moins que l'adoption et la transférabilité de ces méthodes vers des décideurs reste encore limitée (Beger *et al.*, 2022).

Parmi les gestionnaires ayant considéré la connectivité dans leurs objectifs de gestion, le lien spatial entre les habitats, soit la distance entre les habitats en vue de favoriser un continuum ou corridor écologique (c.a.d connectivité structurelle) favorable aux échanges de populations, a été le plus souvent considéré (Balbar *et al.*, 2019). L'importance de limiter l'isolement en favorisant des corridors de continuité d'habitats pour justifier des plans spatiaux de conservation a été documentée sur son intérêt dans la persistance des populations terrestres (McRae, 2006). Cependant, dans le milieu marin, compte tenu du déplacement dominant des espèces à un moment de leur cycle de vie au moins dans la colonne d'eau (Cheminée *et al.*, 2014), la fragmentation des habitats limite moins la continuité des déplacements mais l'identification de corridors écologiques dans l'océan en 3 dimensions est moins évidente. Pour les invertébrés benthiques dont la grande majorité ont un stade larvaire libre, les courants marins structurent et dessinent des corridors écologiques entre populations dans un habitat fragmenté (Villamor *et al.*, 2014; Padron *et al.*, 2018; Schunter *et al.*, 2019).

Ainsi deux habitats proches géographiquement n'auront pas pour autant une probabilité d'échange plus forte que deux habitats plus éloignés géographiquement. Ainsi la connectivité structurelle, qui est basée sur la continuité géographique des sites afin de limiter la fragmentation du paysage pour optimiser les échanges, ne peut être appliquée *sensu stricto* pour la conservation des invertébrés sessiles marins. Les résultats de cette étude complètent et confirment que les plans spatiaux de conservation avec la connectivité fonctionnelle par dispersion larvaire sont différents de ceux avec la connectivité structurelle. Nous montrons également qu'en tenant compte de la connectivité fonctionnelle le coût et le nombre de PU sélectionnées pour établir les plans spatiaux de conservation étaient moins élevés qu'avec la connectivité structurelle, même avec une connectance élevée entre les habitats naturels. S'il est évident que l'agrandissement d'une AMP favorise l'auto-persistance par une augmentation de la récupération des larves produites localement et retournant dans l'AMP pour assurer le renouvellement des générations (Hastings and Botsford, 2006), l'extension de la protection peut devenir inacceptable socialement et non soutenable économiquement pour les espèces très dispersives (Gerber *et al.*, 2003). A l'inverse, des réseaux d'AMP de petite à moyenne taille atteignant la persistance en mutualisant leur progéniture par échange entre AMP et limitant ainsi les pertes, est une alternative plus acceptable socialement et plus rentable (Halpern and Warner, 2003). Cette approche nécessite d'identifier des circuits fermés d'échanges dite de boucle de persistance (Hastings and Botsford, 2006). L'intérêt de la connectivité sur la rétention a été évaluée dans des cas réalistes d'application de la théorie des métapopulations en milieu marin (Moffitt *et al.*, 2011; Guizien *et al.*, 2014). Mora *et al.* (2006) suggèrent qu'en protégeant

5% des récifs coralliens mondiaux avec un réseau d'AMP de 10 km<sup>2</sup> et espacées de 15 km les unes des autres serait suffisant pour assurer la résilience des récifs coralliens. Au-delà de l'abaissement du seuil de persistance, la connectivité entre AMP permet aussi la récupération de populations impactées comme montré théoriquement entre des populations (Hanski and Gaggiotti, 2004) et empiriquement (Cupido *et al.*, 2008, 2009, 2012 ; Padron *et al.*, 2018 ; Giménez *et al.*, 2020). Un autre intérêt de la connectivité est de promouvoir un brassage génétique des populations, évitant l'effondrement de la diversité génétique et finalement de la démographie dans des populations isolées de petite taille (Allee, 1931). Cet effet de la connectivité sur le maintien de la diversité génétique est d'autant plus efficace que les transferts au sein du réseau sont variables dans le temps et relient des populations abondantes (Padron, no date).

Il est donc primordial que le plan de conservation puisse conserver un maximum d'individus de la métapopulation. Muenzel *et al.* (2022) ont montré que la méthode de dépendance spatiale comme mesure de la connectivité fonctionnelle, qui consiste à prioriser les clusters de parcelles d'habitats hautement connectés, pourrait être une approche de priorisation souhaitable pour reconstruire et maintenir les populations. Dans cette étude nous montrons que cette méthode a en effet ciblé une plus forte proportion d'individus qui *in fine* pourrait résulter des meilleurs échanges entre les parcelles d'habitats hautement connectés. Dans la stratégie de création d'aires protégées dont les objectifs prévoient à l'horizon 2030 parmi les 30% d'aires protégées 10% en zones de protection forte, nous montrons que la connectivité fonctionnelle comme dépendance spatiale peut de plus optimiser le coût de la conservation vers des plans spatialisés incluant une plus forte proportion de la métapopulation des espèces cibles.

Les stratégies de conception de réseaux d'AMP nécessitent de définir un objectif de conservation commun à plusieurs espèces. L'approche de la théorie neutre selon laquelle 30% de conservation de l'habitat permettrait de protéger 60-70% des espèces de cet habitat a été le plus largement employée dans la conception de réseau d'AMP (Zhao *et al.*, 2020). Des récentes études sur la planification spatiale de la conservation à partir de modèles de dispersion larvaire d'une ou de plusieurs espèces ont également ciblé l'habitat comme objectif de conservation sans tenir compte de la distribution effective des espèces ciblées (White *et al.*, 2014 ; Schill *et al.*, 2015 ; Magris *et al.*, 2016 ; D'Aloia *et al.*, 2017 ; Krueck *et al.*, 2017 ; Muenzel *et al.*, 2022 ; Muenzel *et al.*, 2022). Nous montrons que le critère seul de l'habitat peut conduire à des biais dans les plans de conservation. Pour *E. singularis* comme pour *L. sarmentosa*, certaines unités de planification fortement priorisées n'abritaient aucun individu. Même si ces deux espèces de gorgones sont communes des paysages sous-marins des habitats naturels rocheux du golfe du

Lion, leur distribution spatiale n'en est pas pour autant homogène sur l'ensemble des sites (Partie 2 de la thèse). Il existe une forte variabilité de densité de population observée même à des petites échelles spatiales (Guizien *et al.*, 2022). L'aire de répartition d'une espèce dépend de ces compétences intrinsèques à coloniser un milieu (compétitivité d'installation, fécondité, trait larvaire, *etc.*) mais également de ses tolérances aux conditions environnementales. Chaque espèce évolue ainsi au sein de sa niche écologique qui définit si un habitat lui est favorable ou non. Les méthodes de modélisation des niches écologiques, qui reposent sur des approches corrélatives sur l'hypothèse que l'environnement durable d'une espèce contrôle son aire de répartition et permet de projeter l'aire de répartition des espèces dans l'espace géographique à l'aide de prédicteurs environnementaux (Sillero *et al.*, 2021), pourraient être appliquées dans les études de planification afin d'optimiser la relation spatiale habitat-espèce.

La conservation d'une plus forte proportion d'une seule population peut aussi avoir des avantages sur la biodiversité, notamment avec les espèces parapluies. C'est le cas pour les gorgones lorsque leur densité est suffisamment élevée, elles forment des forêts animales (Rossi *et al.*, 2017) qui augmentent la biodiversité et la biomasse de la faune des fonds rocheux à l'intérieur de leurs canopées (Ballesteros, 2006 ; Rossi *et al.*, 2017). Les canopées denses peuvent réduire certains impacts comme l'étouffement des communautés benthiques qu'elles abritent par les algues mucilagineuses (Piazzini *et al.*, 2018). Le paysage sous-marin formé par les forêts de gorgones attire les plongeurs, apportant des avantages significatifs à l'économie côtière (Ballesteros, 2006 ; Lorenzo *et al.*, 2011b). La présence de gorgones sur les récifs artificiels permet également d'envisager une meilleure efficacité de leurs objectifs de restauration ou de soutien aux pêcheries locales avec une plus grande diversité et biomasse d'invertébrés source de nourriture pour les poissons. Ainsi le choix de simuler un réseau d'AMP basé sur des espèces parapluies telles que les gorgones permet de supporter des pistes pour une planification de la conservation de l'habitat réalistes (Keeley *et al.*, 2021).

Dans le golfe du Lion, comme dans d'autres zones marines de Méditerranée, les récifs artificiels sont immergés sur la base de plans d'action locaux dérivés de financements territorialisés dans le but de soutenir les pêcheries locales sans tenir compte de l'échelle régionale des interactions écologiques avec les caractéristiques marines du paysage marin ou d'autres récifs. Chez les vertébrés notamment les poissons, il a été montré que la connectivité écologique associée aux récifs artificiels avait des effets structurants tels que l'élargissement de l'aire de répartition (Sammarco *et al.*, 2004) dans les zones où les habitats naturels sont limités ou encore en créant des tremplins entre les habitats naturels (Adams *et al.*, 2014 ; Hannah *et al.*, 2014 ; Dong *et al.*,

2016 ; Coolen *et al.*, 2020). Nos résultats apportent des éléments de réponse sur la connectivité écologique ajoutée par les récifs artificiels chez les invertébrés, et leurs intégrations dans le réseau, renforçant l'intérêt de considérer les récifs artificiels dans la planification spatiale des zones marines. Le choix de l'emplacement des récifs artificiels ne doit donc pas tenir compte seulement de critères socio-économiques locaux mais de critères fonctionnels géographiques pour favoriser leurs connectances avec le réseau des habitats naturels et augmenter la résilience du réseau.

Comme dans d'autres espaces maritimes, la pertinence de la suppression des récifs artificiels arrivés en fin d'exploitation (plus de 30 ans) est actuellement débattue. Si certains effets écologiques du démantèlement sont attendus tels que l'élimination des communautés de substrats durs, l'augmentation de la turbidité pendant la phase de travaux ou encore le bruit sous-marin, d'autres effets- notamment sur les systèmes écologiques associés, l'habitat benthique des récifs artificiels, les réseaux trophiques associés aux récifs- sont encore très loin d'être connus (Birchenough and Degraer, 2020). Comprendre les connexions, à la fois biologiques et physiques, est important pour déterminer les implications de l'enlèvement des structures artificielles (Fortune and Paterson, 2020).

Nous montrons ainsi que la connectivité ajoutée par les récifs artificiels devrait être considérée dans les futurs plans de démantèlement du golfe du Lion pour soutenir la résilience des espèces dans l'habitat fragmenté (Fahrig, 2003) mais également pour lutter contre la diffusion des espèces non indigènes invasives (Glasby *et al.*, 2007).

Parmi les quatre recommandations sur l'incorporation de la connectivité pour la conception d'AMP, Balbar et Metaxas (2009) préconisent qu'il est essentiel d'identifier le rôle que chaque AMP joue dans la prise en charge de la connectivité. Les AMP contenant des populations sources, auto-reconstituantes et les populations centrales sont considérées comme essentielles au réseau (Magris *et al.*, 2018)

Les sites localisés au centre du golfe du Lion sont apparus comme des sites prioritaires pour maintenir ou influencer la connectivité dans l'ensemble du réseau. Sur la base d'une analyse de la dynamique de populations locales (Guizien *et al.*, 2012a) et des métapopulations d'espèces de substrats meubles ayant des PLD de 1 à 6 semaines (Guizien *et al.*, 2014), les zones du centre du golfe du Lion entre VLR et AGM avaient été suggérées comme des sites favorables pour des mesures de conservation en raison de leurs rôles de sites sources et auto-persistants importants pour la résilience régionale. Sur les cinq AMP actuelles dans le golfe du Lion, l'AMP du site d'AGD a donc un rôle clé dans le réseau pour la conservation des populations

d'*E. singularis* mais aussi de *L. sarmentosa*, et devrait être élargie dans sa partie sud-est pour optimiser leurs conservations. Enfin, le site des ARES apparait aussi comme un candidat majeur pour la création d'une nouvelle aire marine protégée notamment pour *E. singularis*. Guizien *et al.* (2014) recommandait des zones de protection d'une taille comprise entre 10 et 20 km et qui produirait des retombées de progéniture importantes pour les pêcheries régionales (80%).

## Conclusion

La simulation d'un réseau d'AMP tenant compte de la connectivité écologique a eu pour effet de changer la priorisation des sites permettant d'atteindre les objectifs de conservation ciblés. Nos résultats confortent l'impact de la connectivité dans les plans spatiaux de planification (Dunn *et al.*, 2019). Les habitats artificiels peuvent également influencer le comportement du réseau en ajoutant des points de relais dans le réseau et élargissant les échanges vers des habitats auparavant isolés. La multiplication des projets d'urbanisation marine- avec l'extension des villes sur les océans, le développement de plateformes offshore pour l'extraction des ressources naturelles ou encore les plateformes éoliennes- vont agir sur les réseaux actuels d'habitats naturels et modifier les échanges. Si nous voulons que ces nouveaux habitats soient des outils de gestion efficace de la bande côtière optimisant leur potentiel écologique dans les paysages marin alors l'intégration de critères écologiques, tels que la connectivité écologique et leur distribution dans le réseau des habitats naturels, devront être des critères de choix au même titre que les matériaux, le design ou les bénéfices économiques.

## Remerciements

Ce travail a été financé par le Programme National Français LITEAU IV du Ministère de l'Ecologie et de l'Environnement Durable dans le cadre du projet RocConnect - Connectivité des habitats rocheux fragmentés du golfe du Lion (PI, K. Guizien, Project Number 12-MUTS-LITEAU-1-CDS-013) et par l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse dans le cadre du projet ICONÉ - Impacts actuels et potentiels de la CONnectivité Ecologique ajoutés par les récifs artificiels sur la biodiversité fixée des substrats durs du Golfe du Lion (PI, K. Guizien, AAP 2016 ). Les auteurs tiennent à remercier R. Bricout, B. Hesse, L. Lescure, J.-C. Roca, et le personnel de l'Aire marine protégée de la côte agathoise, de la Réserve nationale marine de Cerbère-Banyuls et du Parc marin de la côte bleue.

**Contributions des auteurs**

SB et KG ont conçu l'étude et rédigé le manuscrit, SB a réalisé les simulations Marxan et TT, HS et KG ont réalisé les simulations biophysiques de dispersion larvaire et établi les matrices de connectivité écologique.

**Divulgence des conflits d'intérêts**

Les auteurs de cette pré-publication déclarent n'avoir aucun conflit d'intérêt financier avec le contenu de cet article.

## Références

- Adams, T.P., Miller, R.G., Aleynik, D., Burrows, M.T., 2014. Offshore marine renewable energy devices as stepping stones across biogeographical boundaries. *J Appl Ecol* 51, 330–338. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12207>
- Andrello, M., Mouillot, D., Somot, S., Thuiller, W., Manel, S., 2015. Additive effects of climate change on connectivity between marine protected areas and larval supply to fished areas. *Diversity Distrib.* 21, 139–150. <https://doi.org/10.1111/ddi.12250>
- Balbar, A.C., Metaxas, A., 2019. The current application of ecological connectivity in the design of marine protected areas. *Global Ecology and Conservation* 17, e00569. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00569>
- Ball, I., Possingham, H., 2000. Marine Reserve Design using Spatially Explicit Annealing.
- Ball, I.R., Possingham, H.P., Watts, M.E., 2016. Marxan and Relatives: Software for Spatial Conservation Prioritization 12.
- Ballesteros, E., 2006. Mediterranean coralligenous assemblages: A synthesis of present knowledge. *Oceanography and Marine Biology* 44, 123–195.
- Beger, M., Linke, S., Watts, M., Game, E., Treml, E., Ball, I., Possingham, H.P., 2010. Incorporating asymmetric connectivity into spatial decision making for conservation. *Conservation Letters* 3, 359–368. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2010.00123.x>
- Beger, M., Metaxas, A., Balbar, A.C., McGowan, J.A., Daigle, R., Kuempel, C.D., Treml, E.A., Possingham, H.P., 2022. Demystifying ecological connectivity for actionable spatial conservation planning. *Trends in Ecology & Evolution* 37, 1079–1091. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.09.002>
- Birchenough, S.N.R., Degraer, S., 2020. Science in support of ecologically sound decommissioning strategies for offshore man-made structures: taking stock of current knowledge and considering future challenges. *ICES Journal of Marine Science* 77, 1075–1078. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa039>
- Bishop, M.J., Mayer-Pinto, M., Airoidi, L., Firth, L.B., Morris, R.L., Loke, L.H.L., Hawkins, S.J., Naylor, L.A., Coleman, R.A., Chee, S.Y., Dafforn, K.A., 2017. Effects of ocean sprawl on ecological connectivity: impacts and solutions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 492, 7–30. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.01.021>
- Blouet, S., Bramanti, L., Guizien, K., 2022. Artificial reefs geographical location matters more than shape, age and depth for sessile invertebrate colonization in the Gulf of Lion (NorthWestern Mediterranean Sea). *Peer Community Journal* 2. <https://doi.org/10.24072/pcjournal.107>
- Blouet, S., Quittet, L., Agin, G., Thorin, S., Dalias, N., Marobin, D., Lenfant, P., Guizien, K., 2021. Database of the location and typology of artificial reefs in the Gulf of Lion (NW Mediterranean Sea). <https://doi.org/10.17882/81407>

Botsford, L.W., Hastings, A., Gaines, S.D., 2001. Dependence of sustainability on the configuration of marine reserves and larval dispersal distance. *Ecology Letters* 4, 144–150. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00208.x>

Briton, F., Cortese, D., Duhaut, T., Guizien, K., 2018. High-resolution modelling of ocean circulation can reveal retention spots important for biodiversity conservation. *Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst* 28, 882–893. <https://doi.org/10.1002/aqc.2901>

Bugnot, A., Mayer-Pinto, M., Airoidi, L., Heery, E., Johnston, E., Critchley, L., Strain, E., Morris, R., Loke, L., Bishop, M., Sheehan, E., Coleman, R., Dafforn, K., 2021. Current and projected global extent of marine built structures. *Nature Sustainability* 4, 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-00595-1>

Cannizzo, Z.J., Lang, S.Q., Benitez-Nelson, B., Griffen, B.D., 2020. An artificial habitat increases the reproductive fitness of a range-shifting species within a newly colonized ecosystem. *Sci Rep* 10, 554. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56228-x>

Carr, M.H., Robinson, S.P., Wahle, C., Davis, G., Kroll, S., Murray, S., Schumacker, E.J., Williams, M., 2017. The central importance of ecological spatial connectivity to effective coastal marine protected areas and to meeting the challenges of climate change in the marine environment. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 27, 6–29. <https://doi.org/10.1002/aqc.2800>

Charlier, R.H., Chaineux, M.C.P., Morcos, S., 2005. Panorama of the History of Coastal Protection. *coas* 2005, 79–111. <https://doi.org/10.2112/03561.1>

Cheminée, A., Feunteun, E., Clerici, S., Cousin, B., Francour, P., 2014. Management of Infralittoral Habitats: Towards a Seascape Scale Approach, in: *Underwater Seascapes: From Geographical to Ecological Perspectives*. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-03440-9\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-319-03440-9_11)

Chen, Z., Zhang, H., Xu, M., Liu, Y., Fang, J., Yu, X., Zhang, S., 2022. A study on the ecological zoning of the Nantong coastal zone based on the Marxan model. *Ocean & Coastal Management* 229, 106328. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2022.106328>

Coolen, Joop W. P., Boon, A.R., Crooijmans, R., Pelt, H. van, Kleissen, F., Gerla, D., Beermann, J., Birchenough, S.N.R., Becking, L.E., Luttikhuizen, P.C., 2020. Marine stepping-stones: Connectivity of *Mytilus edulis* populations between offshore energy installations. *Molecular Ecology* 29, 686–703. <https://doi.org/10.1111/mec.15364>

Coolen, Joop W P, van der Weide, B., Cuperus, J., Blomberg, M., Van Moorsel, G.W.N.M., Faasse, M.A., Bos, O.G., Degraer, S., Lindeboom, H.J., 2020. Benthic biodiversity on old platforms, young wind farms, and rocky reefs. *ICES Journal of Marine Science* 77, 1250–1265. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy092>

Cowen, R.K., Sponaugle, S., 2009. Larval Dispersal and Marine Population Connectivity. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 1, 443–466. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163757>

Cupido, R., Cocito, S., Barsanti, M., Sgorbini, S., Peirano, A., Santangelo, G., 2009. Unexpected long-term population dynamics in a canopy-forming gorgonian coral following mass mortality. *Marine Ecology Progress Series* 394, 195–200. <https://doi.org/10.3354/meps08260>

- Cupido, R., Cocito, S., Manno, V., Ferrando, S., Peirano, A., Iannelli, M., Bramanti, L., Santangelo, G., 2012. Sexual structure of a highly reproductive, recovering gorgonian population: quantifying reproductive output. *Marine Ecology Progress Series* 469, 25–36. <https://doi.org/10.3354/meps09976>
- Cupido, R., Cocito, S., Sgorbini, S., Bordone, A., Santangelo, G., 2008. Response of a gorgonian (*Paramuricea clavata*) population to mortality events: recovery or loss. *Aquatic conservation marine and freshwater ecosystems*.
- Dafforn, K.A., Glasby, T.M., Airoidi, L., Rivero, N.K., Mayer-Pinto, M., Johnston, E.L., 2015. Marine urbanization: an ecological framework for designing multifunctional artificial structures. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13, 82–90. <https://doi.org/10.1890/140050>
- Daigle, R.M., Metaxas, A., Balbar, A.C., McGowan, J., Treml, E.A., Kuempel, C.D., Possingham, H.P., Beger, M., 2020. Operationalizing ecological connectivity in spatial conservation planning with Marxan Connect. *Methods Ecol Evol* 11, 570–579. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13349>
- D'Aloia, C.C., Daigle, R.M., Côté, I.M., Curtis, J.M.R., Guichard, F., Fortin, M.-J., 2017. A multiple-species framework for integrating movement processes across life stages into the design of marine protected areas. *Biological Conservation* 216, 93–100. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.10.012>
- Díaz, S., et al. (eds.) (2019). IPBES: Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES secretariat, Bonn, Germany. 56 pages.
- Dong, Y., Huang, X., Wang, W., Li, Y., Wang, J., 2016. The marine 'great wall' of China: local- and broad-scale ecological impacts of coastal infrastructure on intertidal macrobenthic communities. *Diversity Distrib.* 22, 731–744. <https://doi.org/10.1111/ddi.12443>
- Dunn, D.C., Harrison, A.-L., Curtice, C., DeLand, S., Donnelly, B., Fujioka, E., Heywood, E., Kot, C.Y., Poulin, S., Whitten, M., Åkesson, S., Alberini, A., Appeltans, W., Arcos, J.M., Bailey, H., Ballance, L.T., Block, B., Blondin, H., Boustany, A.M., Brenner, J., Catry, P., Cejudo, D., Cleary, J., Corkeron, P., Costa, D.P., Coyne, M., Crespo, G.O., Davies, T.E., Dias, M.P., Douvère, F., Ferretti, F., Formia, A., Freestone, D., Friedlaender, A.S., Frisch-Nwakanma, H., Froján, C.B., Gjerde, K.M., Glowka, L., Godley, B.J., Gonzalez-Solis, J., Granadeiro, J.P., Gunn, V., Hashimoto, Y., Hawkes, L.M., Hays, G.C., Hazin, C., Jimenez, J., Johnson, D.E., Luschi, P., Maxwell, S.M., McClellan, C., Modest, M., Notarbartolo di Sciarra, G., Palacio, A.H., Palacios, D.M., Pauly, A., Rayner, M., Rees, A.F., Salazar, E.R., Secor, D., Sequeira, A.M.M., Spalding, M., Spina, F., Van Parijs, S., Wallace, B., Varo-Cruz, N., Virtue, M., Weimerskirch, H., Wilson, L., Woodward, B., Halpin, P.N., 2019. The importance of migratory connectivity for global ocean policy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286, 20191472. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1472>
- Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Firth, L.B., White, F.J., Schofield, M., Hanley, M.E., Burrows, M.T., Thompson, R.C., Skov, M.W., Evans, A.J., Moore, P.J., Hawkins, S.J., 2016. Facing the future: the importance of

substratum features for ecological engineering of artificial habitats in the rocky intertidal. *Mar. Freshwater Res.* 67, 131–143. <https://doi.org/10.1071/MF14163>

Fortune, I.S., Paterson, D.M., 2020. Ecological best practice in decommissioning: a review of scientific research. *ICES Journal of Marine Science* 77, 1079–1091. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy130>

Gaggiotti, O.E., Hanski, I., 2004. 14 - Mechanisms of Population Extinction, in: Hanski, I., Gaggiotti, O.E. (Eds.), *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Academic Press, Burlington, pp. 337–366. <https://doi.org/10.1016/B978-012323448-3/50016-7>

Gaines, S.D., Gaylord, B., 2007. *The Ecological Consequences* 20.

Gerber, L.R., Botsford, L.W., Hastings, A., Possingham, H.P., Gaines, S.D., Palumbi, S.R., Andelman, S., 2003. Population models for marine reserve design: a retrospective and prospective synthesis. *Ecological Applications* 13, 47–64. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0047:PMFMRD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0047:PMFMRD]2.0.CO;2)

Giménez, L., Robins, P., Jenkins, S.R., 2020. Role of trait combinations, habitat matrix, and network topology in metapopulation recovery from regional extinction. *Limnol Oceanogr* 65, 775–789. <https://doi.org/10.1002/lno.11347>

Glasby, T., Connell, S., Holloway, M., Hewitt, C., 2007. Nonindigenous biota on artificial structures: Could habitat creation facilitate biological invasions? *Marine Biology* 151, 887–895. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0552-5>

Goetze, J.S., Wilson, S., Radford, B., Fisher, R., Langlois, T.J., Monk, J., Knott, N.A., Malcolm, H., Currey-Randall, L.M., Ierodiaconou, D., Harasti, D., Barrett, N., Babcock, R.C., Bosch, N.E., Brock, D., Claudet, J., Clough, J., Fairclough, D.V., Heupel, M.R., Holmes, T.H., Huveneers, C., Jordan, A.R., McLean, D., Meekan, M., Miller, D., Newman, S.J., Rees, M.J., Roberts, K.E., Saunders, B.J., Speed, C.W., Travers, M.J., Treml, E., Whitmarsh, S.K., Wakefield, C.B., Harvey, E.S., 2021. Increased connectivity and depth improve the effectiveness of marine reserves. *Glob Change Biol* 27, 3432–3447. <https://doi.org/10.1111/gcb.15635>

Guizien, K., Belharet, M., Marsaleix, P., Guarini, J.M., 2012. Using larval dispersal simulations for marine protected area design: Application to the Gulf of Lions (northwest Mediterranean). *Limnology and Oceanography* 57, 1099–1112. <https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.4.1099>

Guizien, K., Belharet, M., Moritz, C., Guarini, J.M., 2014. Vulnerability of marine benthic metapopulations: implications of spatially structured connectivity for conservation practice in the Gulf of Lions (NW Mediterranean Sea). *Diversity Distrib.* 20, 1392–1402. <https://doi.org/10.1111/ddi.12254>

Guizien, K., Bramanti, L., Roca, J.-C., Hesse, B., Blouet, S., Charbonnel, E., Payrot, J., Ferrari, B., Bricout, R., Lescure, L., Chere, E., Hartmann, V., Rivoal, R., Planque, J.-F., Cadene, F., Laffon, J.-F., Monin, M., Bretton, O., Dumontier, M., Labrune, C., Fanfard, S., Cornette, F., 2022. Database of sea fans spatial distribution in the northwestern Mediterranean sea. <https://doi.org/10.17882/86176>

Guizien, K., Viladrich, N., Martínez-Quintana, Á., Bramanti, L., 2020. Survive or swim: different relationships between migration potential and larval size in three sympatric

Mediterranean octocorals. *Scientific Reports* 10, 18096. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-75099-1>

Halpern, B., Walbridge, S., Selkoe, K., Kappel, C., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J., Casey, K., Ebert, C., Fox, H., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H., Madin, E., Perry, M., Selig, E., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2012. Halpern et al 2008 Science SOM.

Halpern, B.S., Frazier, M., Afflerbach, J., Lowndes, J.S., Micheli, F., O'Hara, C., Scarborough, C., Selkoe, K.A., 2019. Recent pace of change in human impact on the world's ocean. *Sci Rep* 9, 11609. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47201-9>

Halpern, B.S., Warner, R.R., 2003. Review Paper. Matching marine reserve design to reserve objectives. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270, 1871–1878. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2405>

Hannah, L., Flint, L., Sypard, A.D., Moritz, M.A., Buckley, L.B., McCullough, I.M., 2014. Fine-grain modeling of species' response to climate change: holdouts, stepping-stones, and microrefugia. *Trends in Ecology & Evolution* 29, 390–397. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.04.006>

Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396, 41–49. <https://doi.org/10.1038/23876>

Hanski, I., Gaggiotti, O., 2004. 1 - Metapopulation Biology: Past, Present, and Future, in: Hanski, I., Gaggiotti, O.E. (Eds.), *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Academic Press, Burlington, pp. 3–22. <https://doi.org/10.1016/B978-012323448-3/50003-9>

Hastings, A., Botsford, L., 2006. Persistence of spatial populations depends on returning home. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 6067–72. <https://doi.org/10.1073/pnas.0506651103>

Hastings, A., Harrison, S., 1994. Metapopulation dynamics and genetics. *Annu. Rev. Ecol. syst.*25:167-88.

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>

Horta e Costa, B., Claudet, J., Franco, G., Erzini, K., Caro, A., Gonçalves, E.J., 2016. A regulation-based classification system for Marine Protected Areas (MPAs). *Marine Policy* 72, 192–198. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2016.06.021>

Hubbell, S.P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (MPB-32). Princeton University Press.

Keeley, A.T.H., Beier, P., Jenness, J.S., 2021. Connectivity metrics for conservation planning and monitoring. *Biological Conservation* 255, 109008. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109008>

Krueck, N.C., Ahmadiya, G.N., Green, A., Jones, G.P., Possingham, H.P., Riginos, C., Treml, E.A., Mumby, P.J., 2017. Incorporating larval dispersal into MPA design for both conservation and fisheries. *Ecol Appl* 27, 925–941. <https://doi.org/10.1002/eap.1495>

- Lett, C., Verley, P., Mullon, C., Parada, C., Brochier, T., Penven, P., Blanke, B., 2008. A Lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. *Environmental Modelling & Software* 23, 1210–1214. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2008.02.005>
- Lorenzo, B., Ilaria, V., Sergio, R., Stefano, S., Giovanni, S., 2011. Involvement of recreational scuba divers in emblematic species monitoring: The case of Mediterranean red coral (*Corallium rubrum*). *Journal for Nature Conservation* 19, 312–318. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2011.05.004>
- Magris, R.A., Treml, E.A., Pressey, R.L., Weeks, R., 2016. Integrating multiple species connectivity and habitat quality into conservation planning for coral reefs. *Ecography* 39, 649–664. <https://doi.org/10.1111/ecog.01507>
- McRae, B.H., 2006. Isolation by Resistance. *Evolution* 60, 1551–1561. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb00500.x>
- Moffitt, E.A., Wilson White, J., Botsford, L.W., 2011. The utility and limitations of size and spacing guidelines for designing marine protected area (MPA) networks. *Biological Conservation* 144, 306–318. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.008>
- Muenzel, D., Critchell, K., Cox, C., Campbell, S., Jakub, R., Chollett, I., Krueck, N., Holstein, D., Treml, E., Beger, M., 2022a. Comparing spatial conservation prioritization methods with site versus spatial dependency-based connectivity. *Conservation Biology*. <https://doi.org/10.1111/cobi.14008>
- Muenzel, D., Critchell, K., Cox, C., Campbell, S., Jakub, R., Suherfian, W., Sara, L., Chollett, I., Treml, E., Beger, M., 2022b. Integrating larval connectivity into the marine conservation decision-making process across spatial scales. *Conservation Biology*. <https://doi.org/10.1111/cobi.14038>
- Padron, M., n.d. Evaluation of conservation efficiency for gorgonian species at a regional scale based on an existing Marine Protected Area network and modeling scenarios accounting for hydrodynamical connectivity 195.
- Padron, M., Costantini, F., Baksay, S., Bramanti, L., Guizien, K., 2018. Passive larval transport explains recent gene flow in a Mediterranean gorgonian. *Coral Reefs* 37. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-1674-1>
- Paris, C.B., Helgers, J., van Sebille, E., Srinivasan, A., 2013. Connectivity Modeling System: A probabilistic modeling tool for the multi-scale tracking of biotic and abiotic variability in the ocean. *Environmental Modelling & Software* 42, 47–54. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2012.12.006>
- Paxton, A.B., Steward, D.N., Harrison, Z.H., Taylor, J.C., 2022. Fitting ecological principles of artificial reefs into the ocean planning puzzle. *Ecosphere* 13. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3924>
- Piazzì, L., Atzori, F., Cadoni, N., Cinti, M.F., Frau, F., Ceccherelli, G., 2018. Benthic mucilage blooms threaten coralligenous reefs. *Marine Environmental Research* 140, 145–151. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.06.011>

Pineda, J., Hare, J., Sponaugle, S., 2007. Larval Transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences for Population Connectivity. *Oceanog.* 20, 22–39. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2007.27>

Pineda, J., Reynolds, N.B., Starczak, V.R., 2009. Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Popul Ecol* 51, 17–32. <https://doi.org/10.1007/s10144-008-0118-0>

Rossi, S., Bramanti, L., Gori, A., Orejas, C. (Eds.), 2017. *Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots*. Springer International Publishing.

Rossi, S., Gili, J.-M., 2009. The cycle of gonadal development of the soft bottom-gravel gorgonian *Leptogorgia sarmentosa* in the NW Mediterranean sea. *Invertebr Reprod Dev. Invertebrate Reproduction and Development* 53, 175–190. <https://doi.org/10.1080/07924259.2009.9652304>

Sammarco, P., Atchison, A., Boland, G., 2004. Expansion of coral communities within the Northern Gulf of Mexico via offshore oil and gas platforms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 280, 129–143. <https://doi.org/10.3354/meps280129>

Schill, S.R., Raber, G.T., Roberts, J.J., Treml, E.A., Brenner, J., Halpin, P.N., 2015. No Reef Is an Island: Integrating Coral Reef Connectivity Data into the Design of Regional-Scale Marine Protected Area Networks. *PLoS ONE* 10, e0144199. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144199>

Schunter, C., Pascual, M., Raventos, N., Garriga, J., Garza, J.C., Bartumeus, F., Macpherson, E., 2019. Seascape genetics at its finest: dispersal patchiness within a well-connected population (preprint). *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/530451>

Shanks, A.L., Grantham, B.A., Carr, M.H., 2003. Propagule Dispersal Distance and the Size and Spacing of Marine Reserves. *Ecological Applications* 13, 159–169. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0159:PDDATS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0159:PDDATS]2.0.CO;2)

Sillero, N., Arenas-Castro, S., Enriquez-Urzelai, U., Vale, C.G., Sousa-Guedes, D., Martínez-Freiría, F., Real, R., Barbosa, A.M., 2021. Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling. *Ecological Modelling* 456, 109671. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109671>

Stewart, R.R., Possingham, H.P., 2005. Efficiency, costs and trade-offs in marine reserve system design. *Environ Model Assess* 10, 203–213. <https://doi.org/10.1007/s10666-005-9001-y>

Tessier, A., Francour, P., Charbonnel, E., Dalias, N., Bodilis, P., Seaman, W., Lenfant, P., 2015. Assessment of French artificial reefs: due to limitations of research, trends may be misleading. *Hydrobiologia* 753, 1–29. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2213-5>

Villamor, A., Costantini, F., Abbiati, M., 2014. Genetic Structuring across Marine Biogeographic Boundaries in Rocky Shore Invertebrates. *PLoS ONE* 9, e101135. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101135>

Watts, M.E., Ball, I.R., Stewart, R.S., Klein, C.J., Wilson, K., Steinback, C., Lourival, R., Kircher, L., Possingham, H.P., 2009. Marxan with Zones: Software for optimal conservation

based land- and sea-use zoning. *Environmental Modelling & Software*, Special issue on simulation and modelling in the Asia-Pacific region 24, 1513–1521. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2009.06.005>

White, J.W., Schroeger, J., Drake, P.T., Edwards, C.A., 2014. The Value of Larval Connectivity Information in the Static Optimization of Marine Reserve Design. *Conservation Letters* 7, 533–544. <https://doi.org/10.1111/conl.12097>

Zelli, E., Quéré, G., Lago, N., Di Franco, G., Costantini, F., Rossi, S., Bramanti, L., 2020. Settlement dynamics and recruitment responses of Mediterranean gorgonians larvae to different crustose coralline algae species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 530–531, 151427. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151427>

Zhao, Q., Stephenson, F., Lundquist, C., Kaschner, K., Jayathilake, D., Costello, M.J., 2020. Where Marine Protected Areas would best represent 30% of ocean biodiversity. *Biological Conservation* 244, 108536. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108536>

Matériel supplémentaire - PARTIE 4

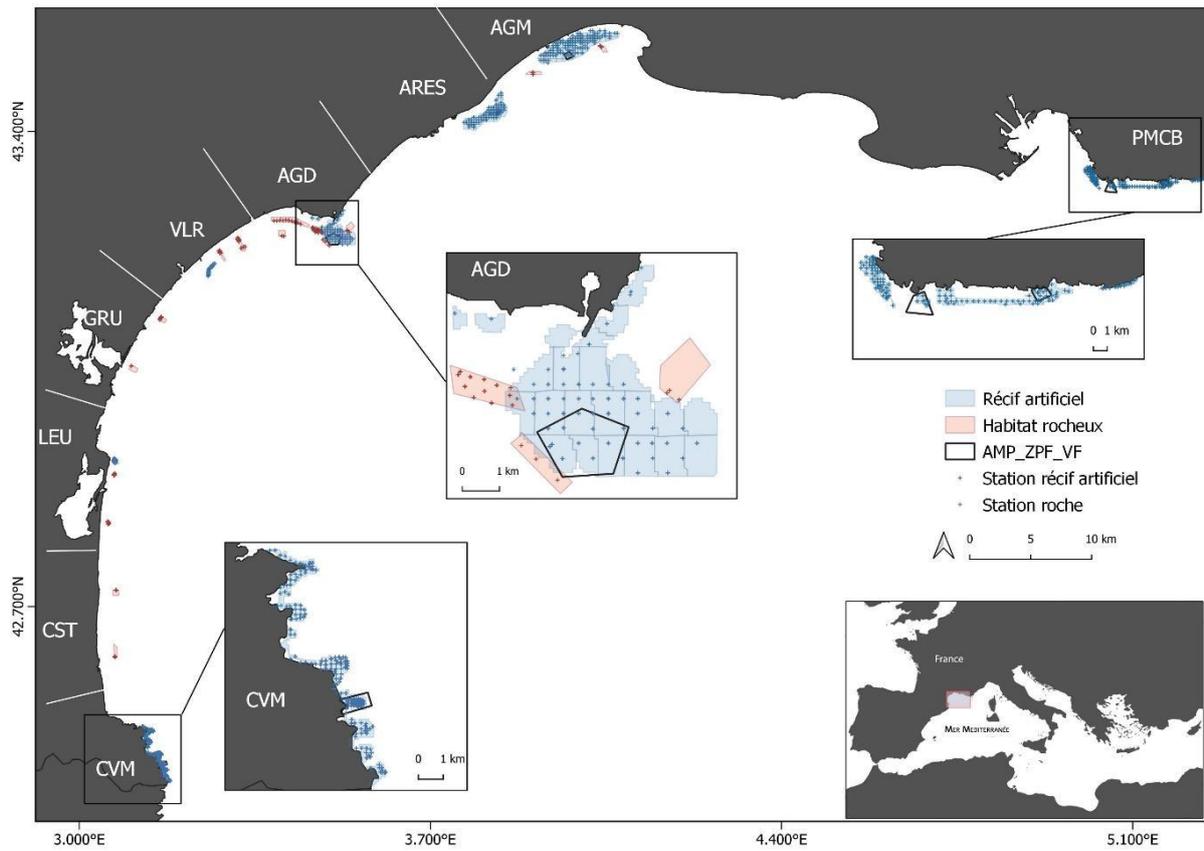


Figure S1 : Cartographie des stations d'échantillonnage dans la zone d'étude

Vers une approche spatialisée de la planification spatiale marine : cas d'étude pour des populations d'invertébrés sessiles dans le golfe du Lion

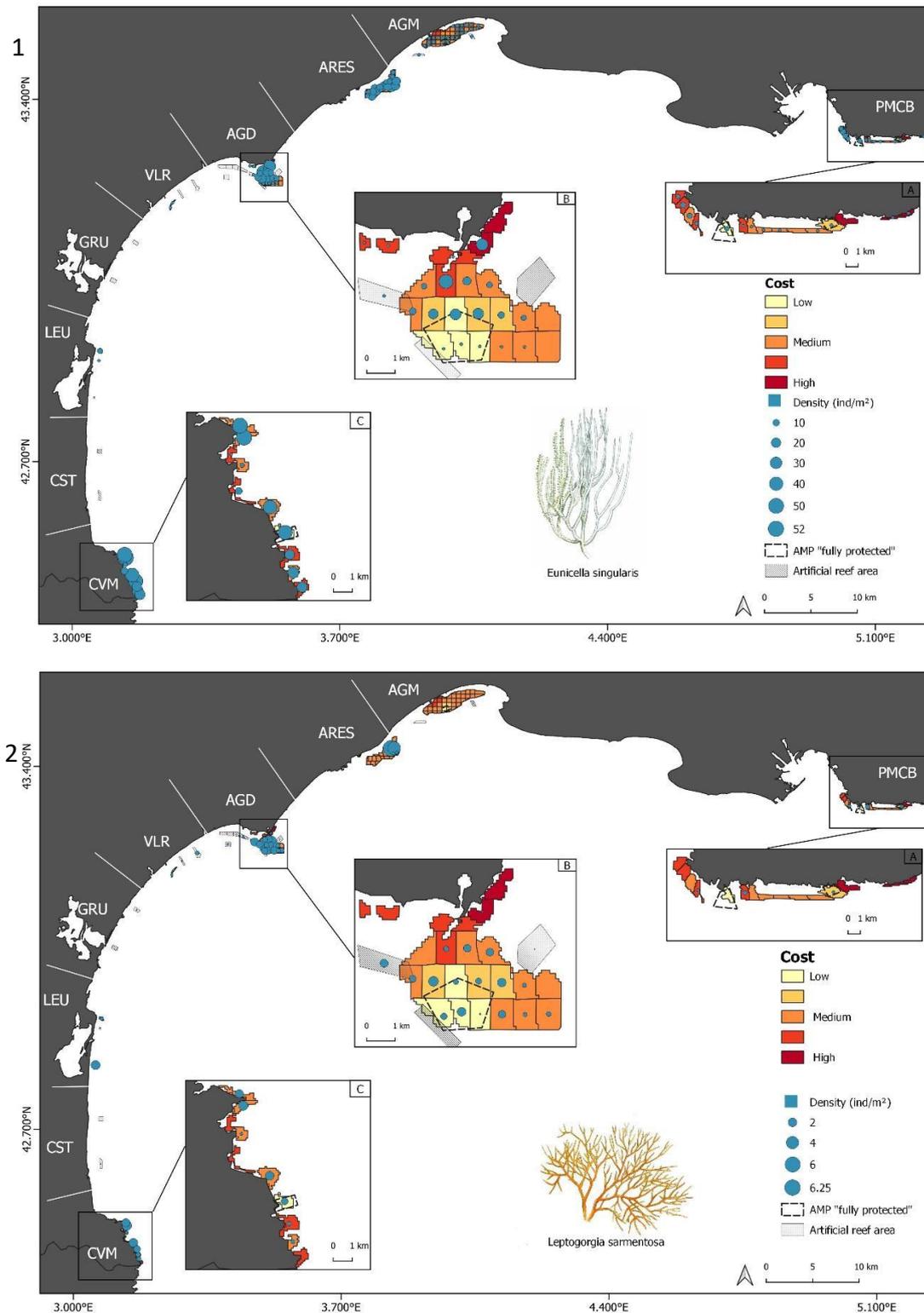


Figure S2 : Cartographie par unité de planification des coûts unitaires (somme des coûts pour les usages de mouillage des bateaux, de pêche artisanale et de tourisme balnéaire) et des densités maximales de (1) *Eunicella singularis* et (2) *Leptogorgia sarmentosa*

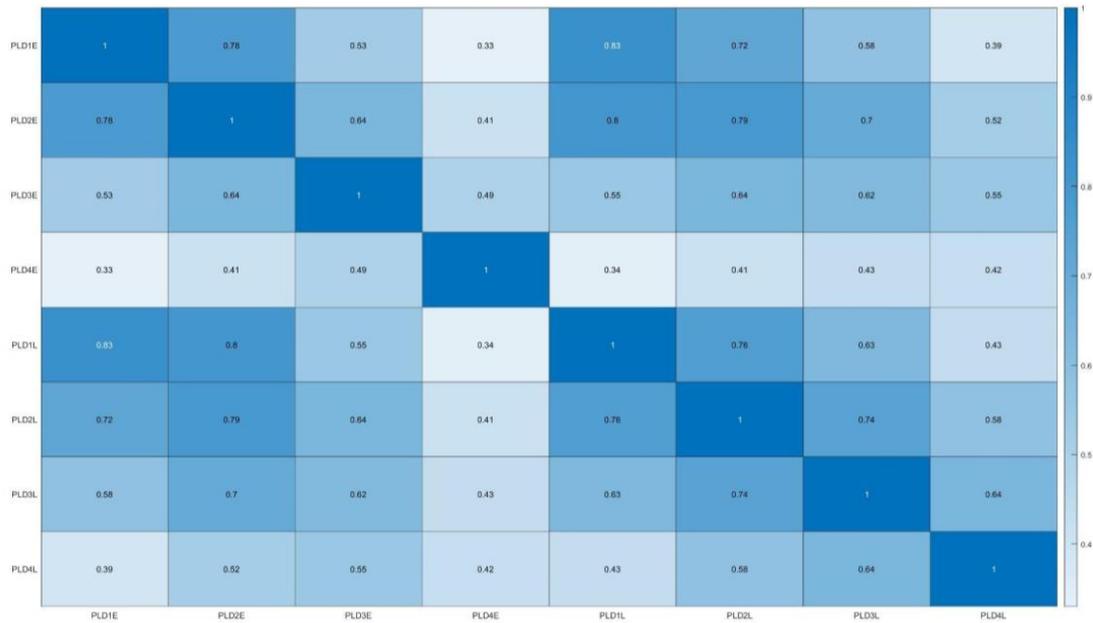


Figure S3 : Matrice de colinéarité (coefficient de Spearman,  $Rho^2$ ) des probabilités de dispersion larvaire pour une durée de vie pélagique des larves de 3.5 jours (PLD1), 7 jours (PLD2), 10.5 jours (PLD2) et 14 jours sur 4 années consécutives (2009-2010-2011-2012) dans les 119 unités de planification pour *Eunicella singularis* (E) et *Leptogorgia sarmentosa* (L) dans la zone d'étude

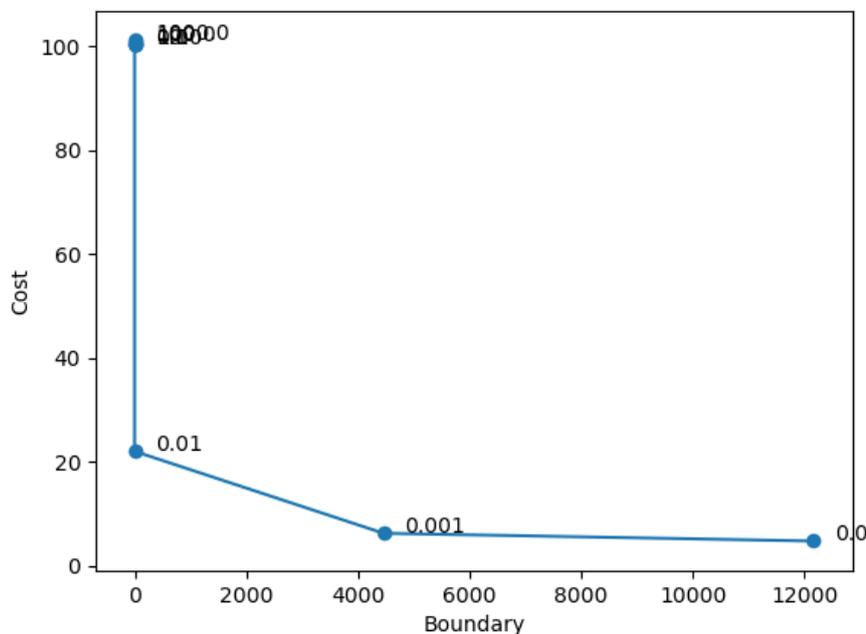
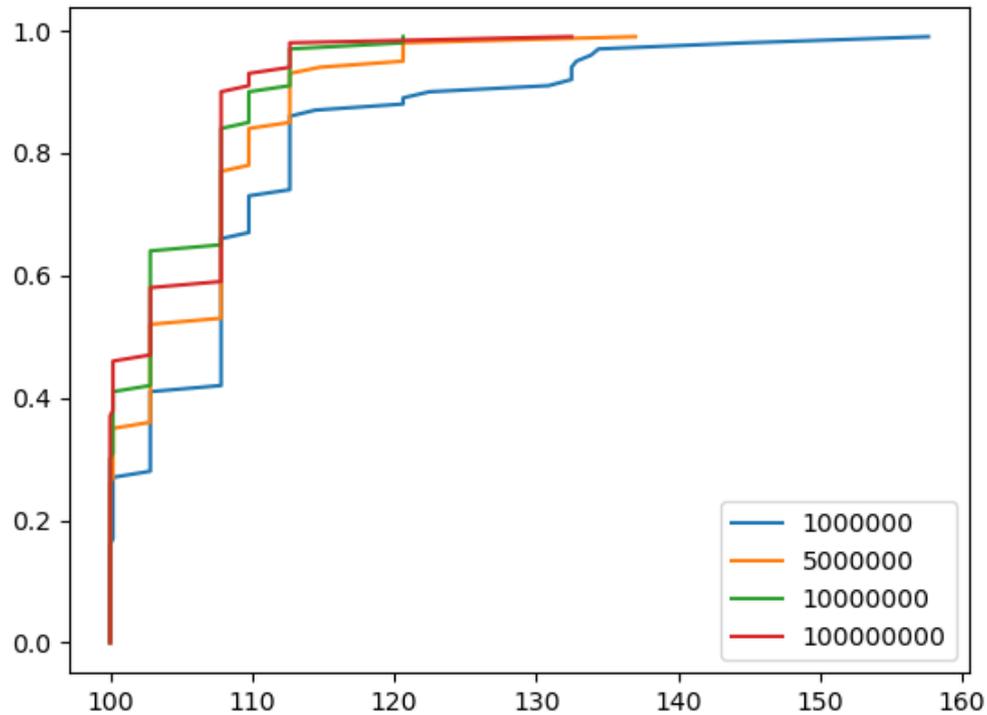


Figure S4 : Évolution du coût en fonction de la longueur des limites. L'estimation du point médian de BLM est de 0.004 soit un coût de 19.6 pour une longueur des limites de 530 mètres. Figure et valeurs obtenues à l'aide du logiciel ©Qmarxan



**Figure S5 : Nombre cumulé de solutions qui ont une valeur supérieure à celle de la meilleure solution. Les solutions obtenues avec 10 millions d'itérations montrent une réduction de la variance ce qui correspond à plus de solutions proches de la solution optimale. L'axe d'abscisse (x) correspond au pourcentage de meilleures solutions basées sur le score des solutions et l'axe des ordonnées (y) correspond au nombre d'itérations.**

Figure et valeurs obtenues à l'aide du logiciel ©Qmarxan



## Partie 5 : Conclusions et perspectives

---



Dessin : Cyril Girard

Ce travail de thèse s'organisait autour de deux objectifs principaux : (i) appréhender les échelles locales et régionales structurant la distribution spatiale des invertébrés sessiles dans les habitats naturels et artificiels (partie 2 et partie 3) et (ii) évaluer comment l'intégration de la connectivité fonctionnelle (dispersion larvaire) dans un réseau hybride habitat naturel et habitat artificiel (partie 4) influence les schémas prospectifs spatialisés d'extension de la conservation (partie 4).

Les deux objectifs ont été réalisés à une échelle géographique pertinente (Reygondeau *et al.*, 2013 ; Rossi *et al.*, 2014 ; Mayot *et al.*, 2016) : le golfe du Lion.

Les inventaires réalisés sur l'habitat naturel et artificiel à haute résolution ont permis de mettre en évidence à l'échelle régionale, la variabilité spatiale des assemblages des populations d'invertébrés sessiles dans le golfe du Lion.

L'approche multi spécifique réalisée dans les parties 2 et 3 a montré d'importantes différences du rôle de la dispersion et des facteurs abiotiques sur la distribution spatiale des populations suivant les espèces.

L'évaluation des schémas prospectifs d'extension de la conservation simulés en intégrant la connectivité fonctionnelle liée à la dispersion larvaire ou pas suggère que le réseau actuel des AMP dans le golfe du Lion n'est pas optimal pour la conservation d'*E. singularis* et *L. sarmentosa*. La prise en compte de la connectivité fonctionnelle permet de proposer à coût équivalent un plan qui augmente la proportion de la métapopulation sous protection. Enfin, il a également été montré que la prise en compte des récifs artificiels modifie le schéma prospectif, justifiant une réflexion intégrant la connectivité fonctionnelle sur l'impact de l'installation ou du démantèlement de récifs artificiels.

Ces résultats soulignent l'importance de la connectivité fonctionnelle pour établir des réseaux de zones de conservation et de récifs artificiels favorisant la persistance des populations dans le golfe du Lion.

Cette dernière partie de la thèse vise à synthétiser les résultats des parties 2, 3 et 4 dans un contexte global et prospectif, afin d'orienter les futurs planificateurs pour une intégration biogéographique des critères écologiques dans la planification spatiale marine du golfe du Lion.

## L'influence des échelles spatiales dans la structuration des invertébrés sessiles

L'importance des échelles spatiales dans l'étude de l'écologie des communautés est largement reconnue depuis des décennies (Weins, 1989). Définir l'échelle spatiale d'étude est une question clé à laquelle les écologistes sont sans cesse confrontés. La diversité ou l'abondance

des espèces dans les assemblages des communautés, par exemple, varie souvent au sein d'un site (échelle locale), entre les sites d'une région (échelle régionale) et entre les régions (échelle biogéographique globale) (Menge and Olson, 1990). En règle générale, la présence ou l'absence d'organismes au sein d'une communauté peut dépendre d'événements de dispersion à grande échelle, des conditions environnementales ou « climatiques » (par exemple, la température) tandis que l'abondance locale est davantage fonction de processus fréquents à petite échelle, tels que les interactions biotiques (prédateurs, compétition) et l'hétérogénéité de l'habitat (Ricklefs, 1987). Si l'importance de l'échelle spatiale est reconnue dans les processus clés pour décrire les facteurs responsables de l'estimation de la variabilité spatiale de la distribution des espèces et des communautés (Miyazawa *et al.*, 2020), différencier l'échelle régionale de l'échelle locale ou du micro-habitat reste complexe. Pourtant, la notion d'échelle est essentielle pour cibler et définir des périmètres des actions de gestion (Poiani *et al.*, 2000).

Il est difficile de hiérarchiser ces facteurs a priori et le choix de l'échelle spatiale d'étude est alors crucial pour éviter la confusion des facteurs (Voelker and Swan, 2021). Ainsi, de façon à étudier la niche écologique des 5 espèces de gorgones les plus fréquentes en Méditerranée occidentale, nous avons choisi le golfe du Lion. En effet, dans cette zone géographique, l'habitat rocheux bien que fragmenté est régulièrement réparti (33 km), et n'est a priori pas limitant pour assurer la connectivité des populations de ces espèces de gorgones. Bien que le comportement larvaire de seulement 3 sur les 5 espèces ait été étudié (Linares *et al.*, 2008 ; Martínez-Quintana *et al.*, 2015a ; Guizien *et al.*, 2020), pour ces 3 espèces, la génétique des populations a confirmé que ces comportements conduisent à des connexions pouvant dépasser 30 km (Linares *et al.*, 2008 ; Mokhtar-Jamaï *et al.*, 2011 ; Martínez-Quintana *et al.*, 2015b ; Padron *et al.*, 2018 ; Padron *et al.*, 2018a).

A l'échelle du golfe du Lion (régionale), les résultats sur la modélisation prédictive de la niche écologique (partie 2) ont montré que la distribution spatiale de la présence de 4 des 5 espèces de gorgones pouvait s'expliquer par les facteurs abiotiques : courants de fond, température de surface, turbidité, profondeur, pente, rugosité, orientation des parois et une niche abiotique pouvait être identifiée. Ainsi, la distribution large d'*E. singularis* et de *L. sarmentosa* s'explique par l'abondance des surfaces correspondant à la niche de l'espèce alors que pour *C. rubrum* et *P. clavata*, la niche de ces espèces est peu abondante dans le golfe du Lion et limitée aux deux extrémités géographiques du golfe du Lion. Cette distribution des espaces correspondant à la niche de l'espèce, avec des séparations d'une distance de 180 km, peut être un frein à la connectivité des populations qui expliquerait la différenciation génétique des populations entre ces deux zones (Padron *et al.*, 2018b). Des études expérimentales complémentaires devraient

cependant être conduites pour tester dans quelle mesure des facteurs biotiques agissant à l'échelle locale (compétition, prédation) se superposent aux facteurs abiotiques pour expliquer la distribution des densités de populations de ces espèces. Enfin, la présence singulière (< 1 km<sup>2</sup>) de la population d'*E. cavolinii* sur le secteur du plateau des Aresquiers interroge sur l'interaction entre des phénomènes de dispersion stochastique et la niche abiotique sur la structuration spatiale des espèces.

Considérant les facteurs étudiés dans cette thèse, il est possible de distinguer 4 sous-biorégions : la côte Vermeille, le cap Couronne, le secteur centre ouest (Leucate - Agde) et le secteur est (golfe d'Aigues-Mortes). Le sud-ouest (côte Vermeille) et le nord-est (cap Couronne) offrent des reliefs avec des pentes plus abruptes, une forte rugosité et de plus larges gammes de profondeur. La température de surface y est plus élevée, et les courants de fond moins forts avec une turbidité plus faible que dans le reste du golfe du Lion. Dans la partie centrale, la partie est (golfe d'Aigues-Mortes et plateau des Aresquiers) se distingue de la partie ouest (Leucate et Agde) par sa turbidité plus élevée.

L'approche réalisée dans la partie 2 pourrait être une première étape (voir les discussions partie 2 pour les recommandations de mise en œuvre) afin d'appréhender les patrons des structurations spatiales des espèces et des assemblages à l'échelle régionale par les facteurs abiotiques, avant une étude de connectivité (dispersion larvaire, déplacement) de la structuration des populations. L'approche par biorégion est suggérée par Spalding *et al.* (2007) et Beger *et al.* (2010) pour définir les unités pour les plans de conservation.

Toutefois, nous manquons encore d'acquisition ou d'accessibilité (défense, exploration minière, géologie, pêche commerciale, *etc.*) des données à haute résolution spatiale notamment pour la bathymétrie dans d'autres régions de la Méditerranée mais aussi de mesures *in situ* pour les paramètres environnementaux. Des campagnes LIDAR et des mesures des paramètres environnementaux pourraient être généralisées respectivement sur les côtes méditerranéennes et à l'ensemble de AMP.

A l'échelle régionale, les associations de cinq espèces cibles représentatives de différents phylas et traits d'histoire de vie colonisant les RA ont également montré une distribution différente selon leurs localisations, bien que le design des RA n'explique pas la colonisation (partie 3). Des similarités ont été observées dans les patrons de distribution entre les habitats naturels et les récifs artificiels pour trois des cinq espèces cibles. Cette structuration spatiale suggère une dispersion de type diffusive sur des distances limitées depuis l'habitat naturel. Des études basées sur la structuration génétique et l'isolement par la distance sont en cours pour tester cette

hypothèse (Guizien comm pers.). Par contre, pour deux des cinq espèces, la colonisation des récifs se différencie de celle de l'habitat naturel, encourageant à considérer les traits importants pour la dispersion (fécondité, stratégies reproductives, durée de dispersion, période de ponte), dans les études sur les assemblages et la structure spatiale des communautés d'espèces.

Il est suggéré que ces traits importants pour la dispersion soient pris en compte dans la stratégie des plans de conservation ou de restauration écologique. Par exemple, pour des espèces à faible fécondité, les outils de conservation ou de restauration devraient cibler une plus forte densité de population que pour des espèces à forte fécondité, afin de s'assurer d'une quantité de larves suffisamment importante pour assurer la persistance de la population.

Cette structuration spatiale des espèces, qui résulte de l'hydrodynamisme du golfe du Lion, doit être mieux intégrée par les aménageurs locaux quand les zones d'immersion sont choisies, notamment si l'aménagement a des objectifs de restauration écologique. A titre d'exemple, le programme Récif'Lab que j'ai coordonné sur Agde avait pour objectif la reconquête de la biodiversité dans l'aire marine protégée de la côte agathoise. Dans ce programme, un récif artificiel paysager a été immergé à une distance de moins de 5 km (échelle locale obtenue pour le secteur d'Agde, partie 3) d'un des secteurs rocheux qui abrite une grande diversité de phyla. Les résultats de suivi de la colonisation permettront d'évaluer la diversité des communautés benthiques.

En s'appuyant sur les conclusions et résultats sur les échelles de dispersion larvaire des milieux naturels vers de nouveaux artificiels, on peut anticiper que la dispersion des espèces avec des PLD < 48 h étant limitée, leur abondance sera limitée sur les structures artificielles qui composeront les supports immergés (corps morts et flotteurs) des éoliennes offshore situées à près de 20 km de la zone rocheuse du cap Leucate. Les bryozoaires pourraient donc être sous représentés, limitant le développement d'une strate basale (5-20 cm) complexe formant un habitat de choix pour les invertébrés mobiles, source de nourriture pour les poissons.

Il est suggéré aux aménageurs, en cas d'absence de connaissance sur la composition des assemblages des substrats naturels et des patrons de connectivité dans la ou les futures zones d'immersion, d'immerger des supports récepteurs (type plaquette en terre cuite) pour évaluer la diversité des taxons recrutant dans la zone.

La variabilité spatiale induite par la dispersion larvaire devrait également être prise en compte par les bureaux d'études dans l'évaluation des communautés sessiles de substrat rocheux. Les études d'impacts, qui ont pour objectif d'évaluer les changements dans les communautés animales ou végétales, utilisent généralement des protocoles dont le degré d'impact de la zone

d'étude est évalué en s'appuyant sur une zone témoin (de contrôle) (Green, 1979; Underwood, 1991). Les résultats obtenus dans cette thèse suggèrent que ces deux zones (impact-contrôle) soient les plus rapprochés, mais cette distance peut être variable selon les localités.

Dans un autre cas de figure, depuis une dizaine d'années, des indices de qualité écologiques ont été proposés pour évaluer la qualité écologique des habitats côtiers, s'appuyant sur la composition et l'abondance d'espèces indicatrices (faune et flore) principalement benthiques (Borja *et al.*, 2000). A titre d'exemple, plusieurs indices ont récemment été développés pour détecter la qualité écologique du coralligène (ESCA : Ecological Status of Coralligenous Assemblages, Piazzì *et al.*, 2017 ; CAI : Coralligenous Assessment Index, Deter *et al.*, 2012; COARSE : COralligenous Assessment by ReefScape Estimate, Gatti *et al.*, 2015, Gatti *et al.*, 2012 ; INDEX-COR, Sartoretto *et al.*, 2017). Ces indices sont ensuite employés dans les programmes de surveillance, pour établir à l'échelle d'une façade maritime la qualité des habitats côtiers, ou des masses d'eau. Ces indices sont donc appliqués sans tenir compte des échelles spatiales régionales et locales. Les résultats obtenus dans cette thèse tendent également à suggérer que ces indices doivent être interprétés avec certaines précautions. En effet, à la différence de la présence, l'absence d'une espèce indicatrice peut résulter d'un manque de connectivité par absence de dispersion larvaire ou de facteurs biotiques et abiotiques défavorables sans pour autant être la conséquence de pressions anthropiques (pollution, impact mécanique, *etc.*).

Une meilleure connaissance des traits d'histoire de vie des espèces indicatrices, des facteurs abiotiques et des connectivités hydrologiques (rade, golfe, baie, bassins, *etc.*) pourrait guider les réseaux de surveillance dans leurs stratégies d'échantillonnage (Dubois *et al.*, 2016 ; Rossi, 2020).

Pour conclure, l'approche multi spécifique réalisée dans la partie 2 et 3 de la thèse montre des pondérations différentes suivant les espèces du rôle de la dispersion et des facteurs abiotiques sur la structuration spatiale des espèces.

### et temporelles...

Si les assemblages d'invertébrés sessiles résultent de processus complexes qui opèrent à de multiples échelles spatiales, les échelles temporelles sont tout aussi structurantes (Bulleri, 2005 ; Smale, 2012 ; Teagle *et al.*, 2018). Les récifs artificiels ont notamment été un support expérimental apprécié pour étudier les échelles temporelles dans l'établissement et le recrutement des communautés benthiques des espèces (Anderson and Underwood, 1994 ;

Bourget *et al.*, 1994 ; Svane and Petersen, 2001 ; Nicoletti *et al.*, 2007 ; Perkol-Finkel and Benayahu, 2009). La dynamique temporelle des invertébrés sessiles a été associée à la variabilité saisonnière et annuelle des apports larvaires, suivie, après établissement par des processus d'interactions biotiques (compétition, mutualisme, parasitisme, *etc.*) et de successions entre les pionnières et les spécialistes, pour tendre vers un peuplement mature (Connell and Slatyer, 1977). Cependant, les résultats ont montré qu'à l'échelle locale, l'âge de déploiement des récifs artificiels n'a pas différencié les assemblages de RA (partie 3). Il a également été montré que les récifs artificiels n'ont pas atteint un état stable. Nous formulons l'hypothèse que la perturbation continue du milieu par les dépôts et la remise en suspension des sédiments limiterait l'installation des spécialistes, libérant de l'espace aux espèces pionnières tel que *S. spallanzanii*.

Des suivis sur le long terme de la colonisation (diversité des assemblages) en intégrant une analyse de la structure démographique (classe de taille) des populations sur les récifs artificiels permettraient d'évaluer les changements dans la structuration des communautés suite à des perturbations ainsi que la variabilité des apports larvaires.

Dans l'habitat naturel, de fortes variations de densité, notamment pour *E. singularis* et *L. sarmentosa* (résultats non présentés dans cette thèse) ont été constatées à partir des données des inventaires réalisés en 2013-2014 (Programme Roconnect) et en 2021 (Programme ICONE). Dans le secteur d'Agde, notamment dans certaines stations, l'espèce a totalement disparu.

Cet accident démographique confirme la nécessité d'initier des suivis à long terme avec des inventaires répétés dans le temps. Ces suivis permettront également de déconvoluer la tendance liée au changement climatique de la variabilité interannuelle dans la dynamique spatio-temporelle des invertébrés sessiles.

### Changement climatique, vers quelle structuration spatiale des invertébrés sessiles dans le golfe du Lion ?

De nombreux invertébrés marins sont menacés directement par le changement climatique (Sydeman *et al.*, 2015). La diversité des habitats que forment les invertébrés maintient un équilibre écosystémique stable, et leurs pertes auront des répercussions écologiques, économiques et sociologiques en cascade (Clark *et al.*, 2017 ; Chen, 2021). De nombreux changements sont attendus en mer Méditerranée (hausse de la température, de la salinité, de

l'acidification et du niveau de la mer) en raison de sa nature semi fermée, de sa taille relativement petite, de sa grande biodiversité et de son climat tempéré (Otero *et al.*, 2013).

Les effets du changement climatique vont modifier la répartition spatiale des espèces marines. Pour fuir les conditions qui ne leur seront pas favorables, les espèces peuvent migrer vers des sites refuges en profondeur (Soares *et al.*, 2020 ; Beauvieux *et al.*, 2023) ou dans d'autres régions climatiques. Pour les invertébrés sessiles qui ne peuvent se déplacer activement, les changements d'aires de répartition des espèces seront limités par leur connectivité fonctionnelle par dispersion larvaire à chaque reproduction entre l'aire de la niche actuelle et l'aire de la niche future. L'évolution des conditions atmosphériques attendues dans le golfe du Lion, avec la diminution de l'intensité des vents dominants (tramontane et mistral) (Obermann-Hellhund *et al.*, 2018), l'augmentation de la température et de la salinité, pourrait impacter la courantologie de la région. Les transports larvaires entre les habitats fragmentés dans le golfe du Lion pourraient donc être modifiés dans les années à venir. Il est difficile de prédire si l'évolution de la connectivité entre les habitats permettra de garantir la persistance des populations.

Les périodes de ponte (Shanks *et al.*, 2020), la durée de la PDL (O'Connor *et al.*, 2007) ou encore le comportement larvaire (Whalan *et al.*, 2008) sont également susceptibles d'être modifiés et sont autant de facteurs susceptibles aussi de modifier la connectivité des habitats dans le futur (Harley *et al.*, 2006; Lett *et al.*, 2010 ; Gerber *et al.*, 2014).

Dans le golfe du Lion, qui est une des zones les plus froides de la Méditerranée, la hausse de la température va modifier la répartition spatiale des espèces marines notamment les espèces adaptées au froid (Otero *et al.*, 2013). Les refuges profonds (mésophotique > -50 m) sont limités aux têtes de canyons et à quelques roches profondes en bordure (pierre de Sète, le mammoth, *etc.*). Situés dans le courant liguro-provençale, leur contribution en apport larvaire semble donc limitée pour approvisionner les habitats côtiers moins profonds.

Des évolutions des autres facteurs abiotiques comme la salinité, le pH, la chlorophylle *a*/production primaire, la turbidité, la concentration en oxygène dissous et la montée du niveau de la mer sont attendues (Otero *et al.*, 2013), ce qui aura également des répercussions sur les aires de distribution spatiale des espèces.

Des approches multidisciplinaires sont nécessaires pour comprendre les effets du changement climatique sur la connectivité marine, avec la modélisation de la circulation océanique à différentes échelles spatiales et temporelles, en y intégrant les scénarios d'évolution des traits de vie importants des espèces pour la dispersion larvaire (fécondité, période de ponte, PLD, recrutement). Une évaluation de la biodiversité à des niveaux génétiques et spécifiques est

importante pour une gestion qui se doit adaptative afin d'accroître la résilience des écosystèmes (Aurette *et al.*, 2022).

En complément des réseaux d'observation à long terme existant (réseau Somlit), des mesures *in situ* des facteurs abiotiques (turbidité, chl a, salinité, oxygène dissous) pourraient être généralisées à l'ensemble de AMP, comme avec le réseau T-Mednet (Garrabou *et al.*, 2014) et couplées avec des protocoles de suivi temporel des communautés benthiques.

En effet, l'étude de sensibilité de la modélisation de la niche écologique de cinq espèces de gorgones a montré qu'un nombre restreint d'observations judicieusement localisées dans les AMP du golfe du Lion permettait de définir la niche écologique et de modéliser l'aire de répartition des espèces dans le golfe du Lion. Une approche de suivi à long terme coordonné entre toutes les AMP, de la biodiversité et des facteurs abiotiques permettant de définir une niche écologique, permettrait ainsi d'observer les effets du changement climatique sur la niche des espèces et d'évaluer si la niche est stable dans le temps (acclimatation/adaptation), avant d'envisager des projections de la niche dans le climat futur.

Si les aires marines protégées apparaissent comme une solution pour soutenir la résilience des espèces face aux changements climatiques, leurs positionnements les uns par rapport autres pour former un réseau connecté est essentiel pour permettre aux populations d'invertébrés de maximiser leurs potentiels adaptatifs, en permettant le rétablissement démographique, l'adaptation génétique et phénotypique, et le réensemencement des sites perturbés (Sala *et al.*, 2002 ; Magris *et al.*, 2018 ; Aurette *et al.*, 2022).

## Mise en perspective de l'intégration de la connectivité fonctionnelle dans la planification spatiale marine du golfe du Lion

### Vers un réseau d'aires marines protégées mieux connectées

L'intégration de la connectivité sur diverses échelles spatiales pour créer des réseaux d'AMP soutenant la persistance pour un large éventail d'espèces est un défi majeur pour la science de la conservation (Balbar and Metaxas, 2019). Les résultats de la thèse (partie 4) montrent un exemple d'intégration de la connectivité fonctionnelle par dispersion larvaire pour la planification spatiale d'un réseau d'AMP dans une région biogéographique de la mer Méditerranée, le golfe du Lion. Ces résultats montrent notamment que les réseaux d'AMP existants ne constituent pas des réseaux écologiques connectés (au sens de la connectivité fonctionnelle), suggérant la création de nouvelles AMP dans le secteur du plateau des

Aresquiers et d'Aigues-Mortes pour compléter le réseau actuel, ce qui pourrait favoriser des paires de parcelles connectées (boucles de persistance : Agde/plateau des Aresquiers/Aigues-Mortes).

Toutefois, si la priorisation des zones de conservation dans le centre du golfe du Lion concorde avec les zonages de conservation de Guizien *et al.* (2012, 2014) préconisés pour des invertébrés de substrats meubles, les lignes directrices pour la planification d'un réseau, telles que la taille des AMP ou le nombre d'AMP doivent être précisées. En effet, ces précisions sont essentielles pour orienter les pouvoirs publics dont l'objectif est fixé à 10% de la mer Méditerranéenne française en zones de protection forte (<https://www.ecologie.gouv.fr/>). Dans une première étape, l'approche prédictive réalisée avec Marxan pourrait être améliorée en utilisant les flux larvaires (probabilité de transfert par le produit du nombre total de larves de la population), ce qui permettrait de cibler plus précisément les populations connectées entre elles. En effet, il a été montré dans la partie 4 que bien que la connectivité fonctionnelle permette de prédire des plans spatiaux ciblant une plus forte proportion d'individus qu'avec la connectivité structurelle, des limites existent. Par exemple, dans le cas de la modélisation de *L. sarmentosa*, des parcelles avaient été priorisées alors que l'espèce n'avait pas été recensée. Dans un second temps, une analyse de l'optimisation de la viabilité de la métapopulation pourrait être utilisée pour évaluer la persistance de la métapopulation. Cette approche pourrait être réalisée en utilisant un modèle de métapopulation basé sur le succès des reproducteurs. En faisant varier la taille de la population en fonction du nombre de sites priorisés, il serait possible d'évaluer le réseau optimal pour garantir l'équilibre démographique autour duquel la métapopulation va se maintenir et persister (Hastings and Harrison, 1994). Cette connaissance permettrait de maximiser l'approche spatiale de priorisation des zones de conservation, mais également d'orienter la stratégie de restauration (exemples de technique de restauration : transplantation, bouturage, réensemencement, *etc.*) avec des objectifs quantifiés du nombre d'individus à restaurer (nombre de géniteurs optimal). Toutefois, nous devons améliorer notre compréhension sur la biologie des espèces notamment la fécondité, le taux de croissance, le ratio mâle-femelle ainsi que les facteurs responsables du succès de recrutement.

La création d'un réseau d'AMP dans le golfe du Lion doit aussi être appréhendée en considérant le maintien de la diversité génétique, qui est également un facteur clé de la persistance de la métapopulation (Hellberg *et al.*, 2002 ; Gerber *et al.*, 2003 ; Munroe *et al.*, 2012). Cependant, l'état actuel des connaissances ne permet pas d'évaluer la quantité de flux larvaire nécessaire pour maintenir une diversité génétique. Toutefois, des évaluations génétiques dans des populations dans les AMP et à l'extérieur des AMP permettraient d'alerter les gestionnaires en

cas d'appauvrissement de la diversité génétique (baisse du flux génique) qui pourrait conduire à l'affaiblissement de la population.

La connectivité potentielle prédite par les différentes approches présentées comme complémentaires aux résultats de la partie 4 de la thèse pourraient être confrontées à la connectivité réelle, établie à partir d'approches *in situ*, notamment à partir d'approches génétiques. Une étude de la structure génétique des populations de *L. sarmentosa* dans le golfe du Lion permettrait d'évaluer si Agde et Frontignan constituent effectivement une boucle de persistance (absence d'individus sur Aigues-Mortes). L'étude de Padron *et al.* (2018a) sur *E. singularis* pourrait être complétée avec un échantillonnage des populations d'Aigues-Mortes, afin d'identifier le rôle réel d'Aigues-Mortes dans le réseau. Enfin, parce que les AMPs ont comme finalité de maintenir les fonctionnalités écosystémiques des milieux, une approche multi-spécifique, en analysant la structure génétique des populations d'une plus large gamme d'espèces aux traits de vie contrastés et à faible mobilité (invertébrés mobiles, vertébrés, et autres invertébrés benthiques), pourrait être menée pour apprécier la responsabilité de la zone centrale pour le maintien de la biodiversité dans le golfe du Lion.

Simuler des réseaux d'AMP en se focalisant sur des espèces ingénieures, telles que les gorgones qui fournissent plusieurs services écosystémiques, pourrait être élargi à tous les animaux forêts (éponges, bryozoaires, cnidaires, ascidies) et les algues ingénieures (notamment les corallines CCA) qui ont une structure tridimensionnelle favorable au maintien de la biodiversité marine. Cependant, ils sont le plus souvent absents dans les plans de stratégie de conservation, comme par exemple dans le volet enjeu environnemental du document stratégique de façade pour la Méditerranée (déclinaison française de la DCSMM et de DCPem). Globalement, les invertébrés sessiles sont sous-représentés dans la planification de la conservation (Chen, 2021). La création de réseaux d'AMP, s'appuyant sur les invertébrés sessiles, devrait être reconsidérée car il faut garder à l'esprit que les invertébrés sont aussi des maillons essentiels des réseaux trophiques. Ainsi, protéger durablement cette ressource permettrait de garantir notamment la durabilité des pêcheries dans et à l'extérieur des AMP (Guizien *et al.*, 2014) qui est aussi une finalité dans les plans de gestion. Nous devons également reconsidérer notre approche de la conservation. La diversité des organismes et la complexité de leur dynamique spatiale et temporelle rendent difficilement applicable de figer dans le temps et dans l'espace les plans de conservation. Nous ne devons pas tout miser sur les zones de protection forte interdisant toutes les activités, mais adopter une gestion adaptative comme favoriser des techniques de pêche moins impactantes pour les communautés benthiques, réguler l'ancrage, sensibiliser les plongeurs sur l'impact de leurs activités sur le milieu, *etc.*

Au-delà de la création d'un réseau d'AMP écologiquement connectées, les gestionnaires de ces espaces doivent également créer des connexions, en partageant leurs connaissances, en améliorant la coopération et en coordonnant leurs actions. Un volet "responsabilité" de chacune des AMP au sein du réseau pourrait figurer dans le document de planification des AMP du golfe du Lion mais plus largement dans chaque région géographiquement pertinente (ex : mer ligure). Enfin, pour une intégration efficace de la connectivité fonctionnelle dans les plans de gestion, il est essentiel que les scientifiques fournissent des exemples et des tendances du fonctionnement de la connectivité comme réalisé dans ce travail de thèse pour que les gestionnaires puissent apprécier leurs rôles dans le réseau. Par la suite, les gestionnaires et les scientifiques devraient collaborer pour identifier les objectifs de conservation qui devraient prendre en compte la connectivité (Balbar and Metaxas, 2019)

### Vers une intégration efficace des récifs artificiels

Les récifs artificiels ont été principalement immergés pour enrichir les populations locales de poissons afin de soutenir les activités de pêches professionnelles et récréatives (Baine, 2001 ; Seaman, 2007). Les stratégies d'aménagement pour l'implantation des récifs artificiels ont donc été principalement débattues pour favoriser l'abondance et la biomasse des poissons (Svane and Petersen, 2001). L'approche fonctionnelle a été préconisée ces dernières années pour favoriser l'intégration écosystémique avec les zones naturelles et rompre avec l'isolement géographique (Layman and Allgeier, 2020 ; Raoux *et al.*, 2022). Il a notamment été recommandé pour faciliter le déplacement des poissons de relier les complexes récifaux entre eux, de positionner à proximité les RA des nurseries ou de relier les sites naturels entre eux par des RA pour créer des corridors écologiques (pas japonais). Ses stratégies ont été pensées pour des déplacements actifs et ne prennent pas en compte les déplacements passifs pendant la phase larvaire, et s'intéressent encore moins aux invertébrés sessiles. D'après les résultats obtenus (partie 4), il a été montré, à partir des matrices de probabilité de transfert de larves des récifs artificiels vers les habitats naturels et inversement, la formation de boucles de persistance entre certaines parcelles. L'ajout de ces points de relais (RA) dans le réseau pourraient influencer la connectivité fonctionnelle des populations de l'habitat naturel. Cette connectivité potentielle ajoutée par les RA, suggère que, dans l'approche fonctionnelle des RA qui est préconisée, la dispersion larvaire soit un critère écologique dans l'élaboration des stratégies d'immersion. Toutefois, la connectivité potentielle ajoutée par les récifs artificiels ne présume pas pour autant qu'ils contribuent à soutenir la persistance de la métapopulation. L'approche qui a été réalisée

dans la thèse n'a testé que la relation de dépendance spatiale entre les parcelles d'habitats naturels et artificiels connectées, sans tenir compte de la taille des populations, ni du flux larvaire (nombre de migrants). Une étude intégrant une modélisation de la métapopulation permettrait d'évaluer si la taille actuelle des populations des RA (à partir des inventaires de la thèse combinés aux traits de vie et aux matrices de connectivité larvaire) est suffisante pour soutenir la persistance des métapopulations. Un scénario basé sur le succès minimum de recrutement pourrait évaluer la taille suffisante de la population sur les RA pour permettre une récupération suite à une perturbation sur le milieu naturel (effet de sauvetage) (Guizien *et al.*, 2014). Il pourrait également en être déduit la surface de RA pour atteindre cet objectif. En effet, l'augmentation de la surface de l'habitat est essentielle pour soutenir la résilience des populations. Dans le cas de l'habitat rocheux, on pourrait atteindre cet objectif grâce à des RA intégrés efficacement, et les envisager comme des outils de restauration. En parallèle, une étude prédictive s'appuyant sur les modèles biophysiques existants, élargie à toute la zone sableuse côtière, permettrait d'identifier les secteurs géographiquement les plus favorables à l'immersion de RA, ajoutant de la connectivité aux populations du réseau. Dans le cas où la taille des populations sur les RA serait insuffisante, et/ou que la surface à déployer serait trop importante ou limitée par manque de nouveaux secteurs, le choix entre de nouvelles immersions ou le démantèlement des anciennes structures pourraient être discuté sur la base de cette nouvelle approche. Enfin, même si l'ajout de RA intégrés efficacement pourrait être bénéfique, les RA pourraient aussi être des vecteurs de diffusion d'espèces invasives avec des conséquences négatives sur les populations indigènes. Pour tester l'hypothèse que les individus de *S. spallanzanii* proviennent de population dans les ports, deux études pourraient être réalisées : La première étude pourrait établir, à partir des modèles biophysiques, les flux potentiels entre les zones portuaires et les concessions de récifs artificiels, afin d'évaluer le degré de connectivité entre ses deux milieux. La deuxième étude consisterait à évaluer le flux génique entre les ports, les RA et les zones naturelles, à partir du génotypage des individus récoltés dans chacun des secteurs.

Pour finir, l'intégration possible des récifs artificiels dans le réseau connecté des habitats naturels témoigne qu'il existe une opportunité d'équilibrer davantage les résultats écologiques avec les résultats sociaux et économiques, si la connectivité fonctionnelle était considérée comme un critère écologique dans les schémas de planification. En effet, si les avantages sociaux et économiques des récifs artificiels sont connus comme un vecteur de la cohésion des acteurs maritimes autour de la gestion du milieu marin (Pioch, 2008 ; Tessier *et al.*, 2014 ; Salaün *et al.*, 2022), leur rôle pour la gestion intégrée de la bande côtière fait encore débat.

## Références

- Anderson, M.J., Underwood, A.J., 1994. Effects of substratum on the recruitment and development of an intertidal estuarine fouling assemblage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 184, 217–236. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(94\)90006-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)90006-X)
- Aurelle, D., Thomas, S., Albert, C., Bally, M., Bondeau, A., Boudouresque, C., Cahill, A.E., Carlotti, F., Chenuil, A., Cramer, W., Davi, H., De Jode, A., Ereskovsky, A., Farnet, A., Fernandez, C., Gauquelin, T., Mirleau, P., Monnet, A., Prévosto, B., Rossi, V., Sartoretto, S., Van Wambeke, F., Fady, B., 2022. Biodiversity, climate change, and adaptation in the Mediterranean. *Ecosphere* 13. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3915>
- Baine, M., 2001. Artificial reefs: a review of their design, application, management and performance. *Ocean & Coastal Management* 44, 241–259. [https://doi.org/10.1016/S0964-5691\(01\)00048-5](https://doi.org/10.1016/S0964-5691(01)00048-5)
- Balbar, A.C., Metaxas, A., 2019. The current application of ecological connectivity in the design of marine protected areas. *Global Ecology and Conservation* 17, e00569. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00569>
- Beauvieux, A., Merigot, B., Luyer, J.L., Fromentin, J.-M., Couffin, N., Brown, A., Bianchimani, O., Hocde, R., Aurelle, D., Ledoux, J.-B., Bertile, F., Schull, Q., 2023. Mesophotic zone as refuge: acclimation and in-depth physiological response of yellow gorgonians in the Mediterranean Sea (preprint). *Preprints*. <https://doi.org/10.22541/au.167896294.48105379/v1>
- Beger, M., Linke, S., Watts, M., Game, E., Treml, E., Ball, I., Possingham, H.P., 2010. Incorporating asymmetric connectivity into spatial decision making for conservation. *Conservation Letters* 3, 359–368. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2010.00123.x>
- Borja, A., Franco, J., Pérez, V., 2000. A Marine Biotic Index to Establish the Ecological Quality of Soft-Bottom Benthos Within European Estuarine and Coastal Environments. *Marine Pollution Bulletin* 40, 1100–1114. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(00\)00061-8](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00061-8)
- Bourget, E., DeGuise, J., Daigle, G., 1994. Scales of substratum heterogeneity, structural complexity, and the early establishment of a marine epibenthic community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 181, 31–51. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(94\)90102-3](https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)90102-3)
- Bulleri, F., 2005. Experimental evaluation of early patterns of colonisation of space on rocky shores and seawalls. *Marine Environmental Research* 60, 355–374. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2004.12.002>
- Chen, E.Y.-S., 2021. Often Overlooked: Understanding and Meeting the Current Challenges of Marine Invertebrate Conservation. *Frontiers in Marine Science* 8.
- Clark, M.S., Sommer, U., Sihra, J.K., Thorne, M.A.S., Morley, S.A., King, M., Viant, M.R., Peck, L.S., 2017. Biodiversity in marine invertebrate responses to acute warming revealed by a comparative multi-omics approach. *Glob Change Biol* 23, 318–330. <https://doi.org/10.1111/gcb.13357>

- Connell, J.H., Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist* 111, 1119–1144. <https://doi.org/10.1086/283241>
- Deter, J., 2012. A preliminary study toward an index based on coralligenous assemblages for the ecological status assessment of Mediterranean French coastal waters 8.
- Dubois, M., Rossi, V., Ser-Giacomi, E., Arnaud-Haond, S., López, C., Hernández-García, E., 2016. Linking basin-scale connectivity, oceanography and population dynamics for the conservation and management of marine ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 25, 503–515. <https://doi.org/10.1111/geb.12431>
- Garrabou, J., Bensoussan, N., Linares, C., Cebrian, E., Kipson, S., Teixidó, N., Romano, J., Espla, A.A., Kersting, D., Arago, V., Payrot, J., Blouet, S., Bachet, F., Charbonnel, E., Zuberer, F., Pairaud, I., Sartoretto, S., Bergere, H., Houard, T., Kızılkaya, Z., 2014. T-MedNet: a temperature network for high resolution and long term monitoring of Mediterranean coastal waters stratification. <https://doi.org/10.13140/2.1.4672.6723>
- Gatti, G., Bianchi, C.N., Morri, C., Montefalcone, M., Sartoretto, S., 2015. Coralligenous reefs state along anthropized coasts: Application and validation of the COARSE index, based on a rapid visual assessment (RVA) approach. *Ecological Indicators* 52, 567–576. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.12.026>
- Gerber, L.R., Botsford, L.W., Hastings, A., Possingham, H.P., Gaines, S.D., Palumbi, S.R., Andelman, S., 2003. Population models for marine reserve design: a retrospective and prospective synthesis. *Ecological Applications* 13, 47–64. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0047:PMFMRD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0047:PMFMRD]2.0.CO;2)
- Gerber, L.R., Mancha-Cisneros, M.D.M., O'Connor, M.I., Selig, E.R., 2014. Climate change impacts on connectivity in the ocean: Implications for conservation. *Ecosphere* 5, art33. <https://doi.org/10.1890/ES13-00336.1>
- Guizien, K., Belharet, M., Moritz, C., Guarini, J.M., 2014. Vulnerability of marine benthic metapopulations: implications of spatially structured connectivity for conservation practice in the Gulf of Lions (NW Mediterranean Sea). *Diversity Distrib.* 20, 1392–1402. <https://doi.org/10.1111/ddi.12254>
- Guizien, K., Viladrich, N., Martínez-Quintana, Á., Bramanti, L., 2020. Survive or swim: different relationships between migration potential and larval size in three sympatric Mediterranean octocorals. *Scientific Reports* 10, 18096. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-75099-1>
- Harley, C.D.G., Randall Hughes, A., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L., Williams, S.L., 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9, 228–241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>
- Hastings, A., Harrison, S., 1994. Metapopulation dynamics and genetics.
- Hellberg, M.E., Burton, R.S., Neigel, J.E., Palumbi, S.R., 2002. Genetic assessment of connectivity among marine populations. *Bull. Mar. Sci.* 70, 273–290.

- Layman, C.A., Allgeier, J.E., 2020. An ecosystem ecology perspective on artificial reef production. *J Appl Ecol* 57, 2139–2148. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13748>
- Lett, C., Ayata, S.-D., Huret, M., Irisson, J.-O., 2010. Biophysical modelling to investigate the effects of climate change on marine population dispersal and connectivity. *Progress in Oceanography*, 3rd GLOBEC OSM: From ecosystem function to ecosystem prediction 87, 106–113. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.09.005>
- Linares, C., Coma, R., Mariani, S., Díaz, D., Hereu, B., Zabala, M., 2008. Early life history of the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*: implications for population dynamics. *Invertebrate Biology* 127, 1–11. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2007.00109.x>
- Magris, R.A., Andrello, M., Pressey, R.L., Mouillot, D., Dalongeville, A., Jacobi, M.N., Manel, S., 2018. Biologically representative and well-connected marine reserves enhance biodiversity persistence in conservation planning. *Conservation Letters* 11, e12439. <https://doi.org/10.1111/conl.12439>
- Martínez-Quintana, A., Bramanti, L., Viladrich, N., Rossi, S., Guizien, K., 2015a. Quantification of larval traits driving connectivity: the case of *Corallium rubrum* (L. 1758). *Mar Biol* 162, 309–318. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2599-z>
- Martínez-Quintana, A., Bramanti, L., Viladrich, N., Rossi, S., Guizien, K., 2015b. Quantification of larval traits driving connectivity: the case of *Corallium rubrum* (L. 1758). *Mar Biol* 162, 309–318. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2599-z>
- Mayot, N., D'Ortenzio, F., Ribera d'Alcalà, M., Lavigne, H., Claustre, H., 2016. Interannual variability of the Mediterranean trophic regimes from ocean color satellites. *Biogeosciences* 13, 1901–1917. <https://doi.org/10.5194/bg-13-1901-2016>
- Menge, B.A., Olson, A.M., 1990. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology & Evolution* 5, 52–57. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90048-I](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90048-I)
- Miyazawa, E., Montilla, L.M., Agudo-Adriani, E.A., Ascanio, A., Mariño-Briceño, G., Croquer, A., 2020. On the importance of spatial scales on beta diversity of coral assemblages: a study from Venezuelan coral reefs. *PeerJ* 8, e9082. <https://doi.org/10.7717/peerj.9082>
- Mokhtar-Jamaï, K., Pascual, M., Ledoux, J.-B., Coma, R., Féral, J.-P., Garrabou, J., Aurelle, D., 2011. From global to local genetic structuring in the red gorgonian *Paramuricea clavata*: the interplay between oceanographic conditions and limited larval dispersal. *Molecular Ecology* 20, 3291–3305. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05176.x>
- Munroe, D.M., Klinck, J.M., Hofmann, E.E., Powell, E.N., 2012. The role of larval dispersal in metapopulation gene flow: Local population dynamics matter. *J mar res* 70, 441–467. <https://doi.org/10.1357/002224012802851869>
- Nicoletti, L., Marzialetti, S., Paganelli, D., Ardizzone, G.D., 2007. Long-term changes in a benthic assemblage associated with artificial reefs, in: Relini, G., Ryland, J. (Eds.), *Biodiversity in Enclosed Seas and Artificial Marine Habitats, Developments in Hydrobiology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 233–240. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6156-1\\_20](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6156-1_20)

- Obermann-Hellhund, A., Conte, D., Somot, S., Torma, C.Z., Ahrens, B., 2018. Mistral and Tramontane wind systems in climate simulations from 1950 to 2100. *Clim Dyn* 50, 693–703. <https://doi.org/10.1007/s00382-017-3635-8>
- O'Connor, M.I., Bruno, J.F., Gaines, S.D., Halpern, B.S., Lester, S.E., Kinlan, B.P., Weiss, J.M., 2007. Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 1266–1271. <https://doi.org/10.1073/pnas.0603422104>
- Otero, M., Garrabou, J., Vargas, M., 2013. Les AMP méditerranéennes et le changement climatique: guide dédié au suivi régional et opportunités d'adaptation. Malaga, Spain : IUCN. 52 pages.
- Padron, M., Costantini, F., Baksay, S., Bramanti, L., Guizien, K., 2018a. Passive larval transport explains recent gene flow in a Mediterranean gorgonian. *Coral Reefs* 37. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-1674-1>
- Padron, M., Costantini, F., Bramanti, L., Guizien, K., Abbiati, M., 2018b. Genetic connectivity supports recovery of gorgonian populations affected by climate change. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 28, 776–787. <https://doi.org/10.1002/aqc.2912>
- Perkol-Finkel, S., Benayahu, Y., 2009. The role of differential survival patterns in shaping coral communities on neighboring artificial and natural reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 369, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.09.016>
- Piazzini, L., Gennaro, P., Cecchi, E., Serena, F., Nike Bianchi, C., Morri, C., Montefalcone, M., 2017. Integración de el índice ESCA por medio de los macro-invertebrados sésiles. *Sci. Mar.* 81, 283. <https://doi.org/10.3989/scimar.04565.01B>
- Pioch, S., 2008. Les « habitats artificiels » : élément de stratégie pour une gestion intégrée des zones côtières ? Essai de méthodologie d'aménagement en récifs artificiels adaptés à la pêche artisanale côtière 280.
- Poiani, K.A., Richter, B.D., Anderson, M.G., Richter, H.E., 2000. Biodiversity Conservation at Multiple Scales: Functional Sites, Landscapes, and Networks. *BioScience* 50, 133. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0133:BCAMSF\]2.3.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0133:BCAMSF]2.3.CO;2)
- Raoux, A., Salaun, J., Pezy, J.P., Pioch, S., Dauvin, J.C., 2022. Ecosystem approach of artificial reef through trophic web modelling. *IOP Conf. Ser.: Mater. Sci. Eng.* 1245, 012004. <https://doi.org/10.1088/1757-899X/1245/1/012004>
- Reygondeau, G., Longhurst, A., Martinez, E., Beaugrand, G., Antoine, D., Maury, O., 2013. Dynamic biogeochemical provinces in the global ocean: DYNAMIC BIOGEOCHEMICAL PROVINCES. *Global Biogeochem. Cycles* 27, 1046–1058. <https://doi.org/10.1002/gbc.20089>
- Ricklefs, R.E., 1987. Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science* 235, 167–171. <https://doi.org/10.1126/science.235.4785.167>
- Rossi, V., 2020. Small-scale connectivity of coralligenous habitats: insights from a modeling approach within a semi-opened Mediterranean bay. *Vie Milieu*.

Rossi, V., Ser-Giacomi, E., López, C., Hernández-García, E., 2014. Hydrodynamic provinces and oceanic connectivity from a transport network help designing marine reserves. arXiv:1407.6920 [physics]. <https://doi.org/10.1002/2014GL059540>

Sala, E., Aburto-Oropeza, O., Paredes, G., Parra, I., Barrera, J.C., Dayton, P.K., 2002. A General Model for Designing Networks of Marine Reserves. *Science* 298, 1991–1993. <https://doi.org/10.1126/science.1075284>

Salaün, J., Pioch, S., Dauvin, J.-C., 2022. Les récifs artificiels, un outil évolutif pour l'aménagement du milieu marin : approche géographique en France métropolitaine. *norois* 7–29. <https://doi.org/10.4000/noroi.12029>

Sartoretto, S., Schohn, T., Bianchi, C., Morri, C., Garrabou, J., Ballesteros, E., Ruitton, S., Verlaque, M., Daniel, B., Charbonnel, E., Blouet, S., David, R., Féral, J.-P., Gatti, G., 2017. An integrated method to evaluate and monitor the conservation state of coralligenous habitats: The INDEX-COR approach. *Marine Pollution Bulletin* 120. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.05.020>

Seaman, W., 2007. Artificial habitats and the restoration of degraded marine ecosystems and fisheries, in: Relini, G., Ryland, J. (Eds.), *Biodiversity in Enclosed Seas and Artificial Marine Habitats, Developments in Hydrobiology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 143–155. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6156-1\\_13](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6156-1_13)

Shanks, A.L., Rasmuson, L.K., Valley, J.R., Jarvis, M.A., Salant, C., Sutherland, D.A., Lamont, E.I., Hainey, M.A.H., Emler, R.B., 2020. Marine heat waves, climate change, and failed spawning by coastal invertebrates. *Limnology and Oceanography* 65, 627–636. <https://doi.org/10.1002/lno.11331>

Smale, D.A., 2012. Extreme spatial variability in sessile assemblage development in subtidal habitats off southwest Australia (southeast Indian Ocean). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 438, 76–83. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.10.002>

Soares, M. de O., Araújo, J.T. de, Ferreira, S.M.C., Santos, B.A., Boavida, J.R.H., Costantini, F., Rossi, S., 2020. Why do mesophotic coral ecosystems have to be protected? *Science of The Total Environment* 726, 138456. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138456>

Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C.A., Robertson, J., 2007. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience* 57, 573–583. <https://doi.org/10.1641/B570707>

Svane, I., Petersen, J.K., 2001. On the Problems of Epibioses, Fouling and Artificial Reefs, a Review. *Marine Ecology* 22, 169–188. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0485.2001.01729.x>

Sydeman, W.J., Poloczanska, E., Reed, T.E., Thompson, S.A., 2015. Climate change and marine vertebrates. *Science* 350, 772–777. <https://doi.org/10.1126/science.aac9874>

Teagle, H., Moore, P.J., Jenkins, H., Smale, D.A., 2018. Spatial variability in the diversity and structure of faunal assemblages associated with kelp holdfasts (*Laminaria hyperborea*) in the northeast Atlantic. *PLoS ONE* 13, e0200411. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200411>

Tessier, A., Verdoit-Jarraya, M., Blouet, S., Dalias, N., Lenfant, P., 2014. A case study of artificial reefs as a potential tool for maintaining artisanal fisheries in the French Mediterranean Sea. *Aquat. Biol.* 20, 255–272. <https://doi.org/10.3354/ab00563>

Underwood, A.J., 1991. Beyond BACI: Experimental designs for detecting human environmental impacts on temporal variations in natural populations. *Mar. Freshwater Res.* 42, 569–587. <https://doi.org/10.1071/mf9910569>

Voelker, N., Swan, C.M., 2021. The interaction between spatial variation in habitat heterogeneity and dispersal on biodiversity in a zooplankton metacommunity. *Science of The Total Environment* 754, 141861. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141861>

Weins, J.A., 1989. Spatial scaling ecology. *Essai review. Functional Ecology*, 3, 385-397

Whalan, S., Ettinger-Epstein, P., de Nys, R., 2008. The effect of temperature on larval pre-settlement duration and metamorphosis for the sponge, *Rhopaloeides odorabile*. *Coral Reefs* 27, 783–786. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0400-9>