

Caractérisation de la diversité des post-larves de poissons en Méditerranée nord-occidentale et la variabilité de leur recrutement

Laura LOZANO^{1,2}, Romain CREC'HRIOU^{1,2*}, Laure-Hélène GARSI³,
Sylvia AGOSTINI³, Philippe LENFANT^{1,2}

¹CNRS, CEFREM, Centre de Formation et de Recherche sur les Environnements Méditerranéens, Perpignan, France.

²Université de Perpignan Via Domitia, CEFREM, Centre de Formation et de Recherche sur les Environnements Méditerranéens, Perpignan, France.

³Plateforme STELLA MARE - UMR SPE 6134 CNRS/UCPP, UM S Stella Mare 3514 CNRS/UCPP Lieu-dit « U CASONE » 20620 Biguglia, France.

*Contact : crecrom@univ-perp.fr

Résumé. Plusieurs études affirment l'importance de la production de larves sur la dynamique des populations locales. Il est admis que le succès du recrutement dans une population de poissons dépend principalement des processus qui se déroulent pendant les premiers stades de vie, où la mortalité est très élevée. La présente étude vise à caractériser la diversité spécifique (richesse en espèces) et d'hétérogénéité (indices de Simpson, de Shannon et de Pielou traduisant la structure d'abondance des espèces) des post-larves dans la Méditerranée nord-occidentale, ainsi que de mieux comprendre la variabilité du recrutement en fonction des processus naturels impliqués dans leur distribution spatiale et temporelle. Sept sites répartis sur l'ensemble du littoral français (Port-Vendres, Leucate, Agde, Port-Cros, Saint-Florent, Bastia et Bonifacio) ont été échantillonnés à l'aide de pièges lumineux (CAREs). Nos résultats sur l'approvisionnement larvaire attestent une variabilité inter-saisons et inter-annuelles marquée de l'abondance et de la composition spécifique du peuplement de post-larves, et une hétérogénéité spatiale entre continent et Corse.

Mots-clés : post-larve, recrutement, Méditerranée nord-occidentale, biodiversité, poisson.

Abstract. Fish post-larval biodiversity in the north-western Mediterranean and their recruitment variability. Several studies have highlighted the importance of fish larvae production in the dynamics of local populations. The success of recruitment in a fish population depends mainly on processes occurring during the early stages of life when mortality is very high. The aim of the present study is to characterize the diversity of post-larvae in the north-western Mediterranean and to understand recruitment variability according to natural processes related to their spatial and temporal distribution. Seven sites located on the French coast (Port-Vendres, Leucate, Agde, Port-Cros, Saint-Florent, Bastia and Bonifacio) were sampled using light traps (CAREs). Our results on larval dispersal exhibit a seasonal and annual effect defined by reproduction rates and spatial heterogeneity between the mainland and Corsica.

Keywords: post-larvae, recruitment, north western Mediterranean, biodiversity, fish.

Introduction

Contexte du projet Life+ SUBLIMO

La mer méditerranée est reconnue par le programme « Censu of Marine life » comme un « hot spot » de la diversité spécifique (Coll *et al.*, 2010). La Méditerranée représente seulement 0,8 % de la surface de l'océan mondial ; cependant elle contient de 8 à 9 % de la diversité spécifique marine. Ce bassin semi-fermé possède à lui seul 650 espèces de poissons dont 570 sont des actinoptérygiens (poissons osseux, hors requins et raies) (Quignard et Tomasini, 2000), ce qui représente environ 5 % des poissons marins du monde (Bianchi et Morri, 2000).

La biodiversité en Méditerranée est particulièrement importante sur les zones côtières et au niveau du plateau continental (Boudouresque, 2004). Les écosystèmes côtiers, extrêmement riches et productifs d'un point de vue biologique, jouent un rôle essentiel pour le renouvellement des ressources halieutiques du plateau continental (Costanza *et al.*, 1997). Il s'agit principalement des petits fonds rocheux, des herbiers de magnoliophytes et du coralligène. De nombreuses espèces de poissons passent notamment au cours de leur cycle biologique, au stade post-larve / juvénile, par des aires de nurseries situées dans ces secteurs (Miller *et al.*, 1984 ; Beck *et al.*, 2001). Les conditions environnementales et les activités humaines influent sur l'état de conservation de la Méditerranée. Les trois principales causes qui conduisent inexorablement à une perte de diversité spécifique sont liées à l'homme : (1) La dégradation des habitats côtiers due à une augmentation importante de l'activité anthropique sur le littoral. La réduction de la surface ou la diminution de la qualité de ces habitats rend plus vulnérable l'installation des post-larves avec une augmentation de la prédation et, par conséquent, affectent le recrutement et la taille des populations adultes. (2) La surexploitation des ressources avec l'accroissement de l'effort de pêche conduit à la fragilisation de certaines populations de poissons, voire l'effondrement de certains stocks (ex : mérout) (Leonart, 2011). (3) Le changement climatique, dû au réchauffement rapide des eaux de la Méditerranée, favorise l'intrusion d'espèces invasives par migration ou via les eaux de ballast liées au trafic maritime (Cochrane *et al.*, 2009 ; Vargas Yañez, 2010).

Afin de préserver et de stopper la perte de biodiversité, la Commission Européenne a élaboré un plan d'action à l'intérieur des frontières de l'Union européenne et au niveau international intitulé : « Enrayer la diminution de la biodiversité à l'horizon 2010 et au-delà - Préserver les services écosystémiques pour le bien-être humain » (COM/2006/216, 2006). L'érosion de la biodiversité en Méditerranée a été classée comme étant inquiétante (Boudouresque, 2003 ; Coll *et al.*,

2010). En effet, son statut de « hot spot » de biodiversité, sa condition de mer presque entièrement fermée et l’anthropisation croissante conduisent à agir vite et de manière efficace (Lejeusne *et al.*, 2010). Dans ce contexte, le projet SUBLIMO, « Suivi de la Biodiversité de post-Larves Ichtyques en Méditerranée Occidentale », s’inscrit dans l’appel à projet Life+ biodiversité comme réponse aux objectifs de la Commission Européenne. Le projet centré sur la sous-région marine Méditerranée Occidentale fait partie de la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM, Directive 2008/56/CE). Le projet SUBLIMO s’intéresse à l’ensemble de la diversité du peuplement ichtyque ayant une phase larvaire planctonique et, plus particulièrement à la diversité de post-larves. Un des principaux aspects du projet SUBLIMO est d’identifier à quelles espèces de poissons, et en quelles quantités, les post-larves reviennent coloniser l’habitat côtier, alimentant et renouvelant ainsi les populations existantes.

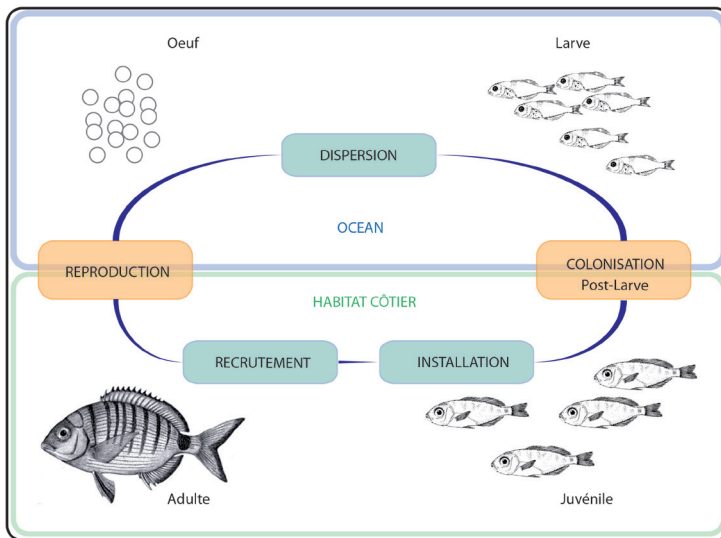


Figure 1. Étapes du cycle de vie des poissons.

Cycle de vie des poissons : le stade post-larve

Le cycle de vie, pour la plupart des poissons, comprend quatre étapes : œuf, larve, juvénile et adulte ; chacune d’elles est marquée par des changements de morphologie, de capacités physiologiques et de comportements (Fig. 1). Pour la majorité des poissons côtiers, le cycle de vie est biparti avec une phase larvaire pélagique pendant

les phases initiales, connue comme ichtyoplancton, et une phase sédentaire pour les juvéniles et les adultes. La durée de la phase larvaire est très variable selon les espèces, d'une vingtaine de jours à plus de quelques centaines de jours (Leis et McCormick, 2002). Cette phase leur permet de coloniser de nouveaux habitats côtiers tout en favorisant ainsi la connectivité entre les populations et donc la sauvegarde de l'espèce (Leis, 1991 ; Cowen *et al.*, 2006). Au dernier stade de la phase océanique, des changements physiologiques et comportementaux vont alors permettre aux post-larves de s'orienter et, par conséquent, les rendre plus actives pour rejoindre l'habitat côtier (Doherty et Williams, 1988 ; Cowen, 2002).

Le terme « post-larve » correspond au dernier stade larvaire pélagique avant la dernière métamorphose en vue de la colonisation. Les post-larves ont, à ce moment-là, une forme assez similaire à celle de leurs parents ; cependant, elles ne sont pas encore totalement colorées et n'ont pas encore démarré les modifications physiologiques intrinsèques relatives aux changements de régime alimentaire qu'elles doivent opérer (Lecaillon *et al.*, 2012).

Le taux de survie dans la phase pélagique est critique en fonction des facteurs biologiques (disponibilité des aliments, abondance des prédateurs, concurrence, mortalité intrinsèque, migrations verticales et horizontales, etc.) et des conditions physico-chimiques de l'environnement (température, courant, intensité du vent, phases de la lune, affleurements, salinité, etc.). Cependant, c'est durant la phase de colonisation que survient une très forte mortalité : plus de 95 % des post-larves disparaissent alors par prédation naturelle dans la semaine suivant leur installation (Planes et Lecaillon, 2001 ; Planes *et al.*, 2002).

Problématique et objectifs

Johan Hjort a été le premier, en 1926, à réaliser que les fluctuations sur les stocks de poissons pourraient être dues aux variations de survie des poissons dans les premières étapes de vie. Le nombre d'individus qui constitue les populations de poissons est soumis à des variations interannuelles naturelles, déterminées par le succès de la reproduction des espèces et donc par le succès du recrutement des jeunes individus dans la population d'adultes (Fuiman et Werner, 2002 ; Cury *et al.*, 2014).

Le succès du recrutement dans une population de poissons dépend principalement des processus qui se déroulent pendant les premiers stades de vie où la mortalité est très élevée, réduisant le potentiel de maintien de la population. En théorie, l'évolution du nombre d'individus, à un âge donné, présente une tendance décroissante

selon un modèle exponentiel (Houde, 2002). Une faible variation dans les taux de mortalité associés aux premiers stades de vie peut donc avoir un effet majeur sur le nombre d'individus qui vont finalement recruter dans la population d'adultes (Fig. 2) (Carassou, 2008).

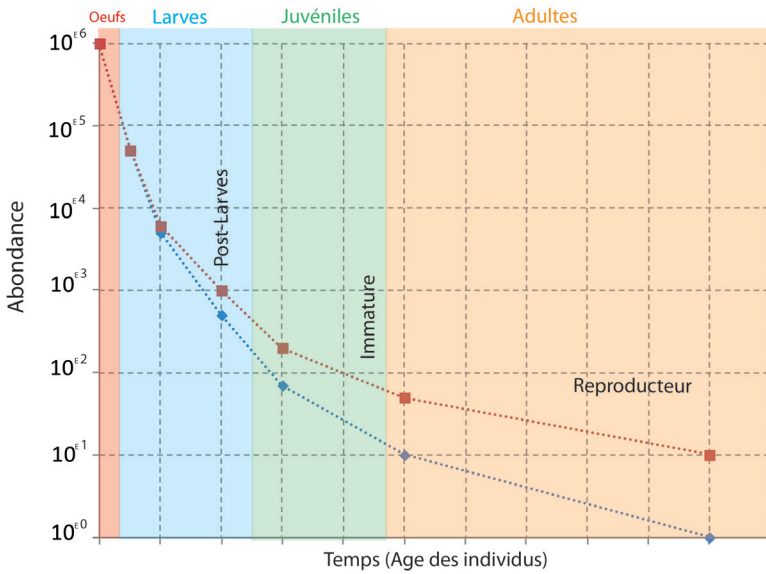


Figure 2. Représentation schématique de la variation du nombre d'individus au cours de la croissance pour une espèce de poissons théorique. Schéma conceptuel adapté du modèle de Houde, 2002.

Dans ce contexte, l'étude des facteurs qui interviennent pour déterminer le succès du recrutement est cruciale. En effet, si des informations sur les peuplements de poissons juvéniles et adultes sont disponibles, il existe peu d'études sur les larves et post-larves en Méditerranée nord-occidentale.

La présente étude vise à caractériser la diversité spécifique et d'hétérogénéité des post-larves en Méditerranée nord-occidentale et à déterminer leur distribution spatiale et temporelle en fonction des processus naturels impliqués durant leur transport afin de mieux comprendre la variabilité du recrutement.

Matériel et méthodes

Zone d'étude

L'étude a été réalisée sur 7 sites répartis sur l'ensemble du littoral français, au nord-ouest de la mer Méditerranée (Fig. 3). Deux types de sites ont été définis, 2 sites prioritaires et 5 sites secondaires.

- Sites prioritaires : Leucate et Bastia, deux sites Natura 2000. Les critères de choix de ces sites sont dus à la proximité des centres de recherche CREM et STELLA MARE équipés d'installations nécessaires à l'élevage et leur localisation assez éloignée l'un de l'autre assurant des conditions environnementales différentes (continuum continent vs Corse).

- Sites secondaires : Les critères de choix de ces sites sont leur situation idéale en termes d'efficacité des pêches de post-larves, leur richesse en espèces ainsi que la complexité des habitats et leur diversité présente un potentiel au niveau post-larvaire important. Ces sites sont Port-Vendres (Proche de la Réserve Naturelle Marine de Cerbère/Banyuls), Agde (site Natura 2000), Port-Cros (Parc national de Port-Cros), Saint Florent (Cantonnement de pêche) et Bonifacio (Réserve Naturelle des Bouches de Bonifacio).



Figure 3. Sites des captures des post-larves sur l'ensemble du littoral français : 2 sites prioritaires (●) et 5 sites secondaires (○).

La capture des post-larves et leur identification

Plusieurs études scientifiques ont montré qu'une grande partie des post-larves présente une attirance vers la lumière appelée phototropisme positif (Chícharo *et al.*, 2009). C'est pour cette raison que l'on utilise des pièges CAREs (Collect by Artificial Reef Eco-friendly) pour la pêche des post-larves, pièges lumineux créés par la société Ecocean (www.ecocean.fr) (Fig. 4). Les pièges CAREs sont constitués par un système de flottaison, un caisson intégrant la source lumineuse et un filet PVC conique anti-retour, fermé du côté étroit par un collecteur, faisant office de récif artificiel. Ce piège est basé sur la tendance des pré-colons à rechercher, au moment de l'établissement, un substrat (le filet illuminé) qui les pousse à explorer le maillage éclairé. De plus, la présence de prédateurs, attirés aussi par la lumière, fait que les post-larves entrent dans le filet pour se réfugier. Prélever ces post-larves avant la phase de colonisation n'engendre pas d'impact sur les stocks ou de dégradation de l'environnement du fait de la forte mortalité (plus de 95 %) à cette étape du cycle de vie par prédation naturelle ou manque d'habitat (Planes *et al.*, 2002). Les pièges sont mis à l'eau par les pêcheurs impliqués dans le projet SUBLIMO le soir et récupérés le lendemain matin. Les pêches sont toujours réalisées de nuit, autour de la nouvelle lune. Pour les 2 sites prioritaires, la capture a été effectuée pendant 6 à 8 nuits tout au long des années 2012 et 2013.



Figure 4. CARE, piège lumineux (©F.C. Félix-hackradt).

Les post-larves capturées ont été ramenées aux centres de recherche pour leur identification et leur élevage en aquarium. Pour les sites secondaires, l'effort a été réduit à 4 jours par mois, 4 mois par an, en 2012 et 2013, à l'exception de Port-Vendres et Agde où les captures des post-larves ont été effectuées pendant 5 mois en 2013. L'échantillonnage a été fait pendant les mois les plus chauds, saison de frai pour la majorité des poissons méditerranéens (Tsikliras *et al.*, 2010). Les post-larves de ces sites ont été ramenées aux Universités de Perpignan et de Corte pour leur identification post-mortem sous binoculaire au niveau taxonomique le plus bas possible à partir de la bibliographie (Alemany, 1997 ; Louisy, 2002; Lecaillon *et al.*, 2012). Des mesures morphométriques (TL : la longueur totale en mm, SL : la longueur standard en mm, sans tenir en compte la nageoire caudale, et W : la masse en g) ont été réalisées pour chaque individu.

Analyse des données

Les captures de post-larves par site ont été ramenées à l'effort d'échantillonnage pour une comparaison inter-sites. En plus des possibles contraintes pour la pêche selon l'état de la mer, l'effort et le nombre d'engins de pêche utilisés diffèrent entre les sites prioritaires et secondaires. En raison de la grande variabilité interannuelle, toutes les analyses ont été faites séparément pour chaque année.

Afin de comprendre les changements de la diversité des post-larves selon la structure du paysage, on a utilisé plusieurs indices de diversité. La diversité spécifique (ou richesse spécifique) se mesure à plusieurs échelles spatiales (Boudouresque, 2014) ; la diversité ponctuelle est le nombre d'espèces dans un échantillon (contenu d'un piège) ; la diversité alpha fait référence ici au nombre cumulé d'espèces pour un site ; la diversité gamma fait référence ici au nombre cumulé d'espèces, tous sites confondus. La diversité d'hétérogénéité mesure la structure d'abondance des espèces au sein d'un peuplement (Boudouresque, 2014). Ici, nous l'avons caractérisée au moyen de 3 indices. L'indice de Simpson, $\lambda = \sum p_i^2$ où p_i = abondance proportionnelle de l'espèce i , reflète la dominance de certaines espèces au sein des captures, sans tenir compte de la contribution des autres espèces (Simpson, 1949). L'indice de Shannon-Wiener, $H' = -\sum p_i \ln p_i$, exprime l'uniformité des valeurs d'importance pour toutes les espèces dans l'échantillon. Il varie de 0 à H_{max} , valeur propre pour chaque site en fonction du nombre d'espèces ($H_{max} = \ln(S)$) (Shannon, 1948). L'indice de Pielou, $J' = H'/H_{max}$, renseigne sur l'équitabilité des abondances entre espèces. Il varie entre 0 et 1, où 1 correspond à des situations où toutes les espèces sont également abondantes et 0 une espèce largement majoritaire (Pielou, 1966). La diversité bêta, qui permet de

comparer la diversité le long d'un gradient environnemental ou entre écosystèmes, est appréhendée à travers une analyse factorielle des correspondances (AFC). L'objectif est de visualiser la similarité inter-sites sur la base des assemblages spécifiques et de cibler les espèces responsables. L'analyse a été réalisée via le package FactoMineR du logiciel R.

Résultats

Assemblage d'espèces recensées sur l'ensemble des sites

Les CAREs ont capturé 14 403 individus sur l'ensemble des sites pendant 18 mois d'échantillonnage, ce qui représente 32 familles et 87 espèces (diversité gamma). Cependant plus de 50 % des espèces est représenté par moins de 10 individus et 18 taxons par un seul individu. Les taxons qui contribuent le plus à l'abondance totale sont *Spicara smaris* (54,77 %), *Mullus surmuletus* (7,78 %), *Chromis chromis* (7,45 %), Mugilidae gen. sp (5,07 %), *Parablennius pilicornis* (4,70 %), *Sarpa salpa* (3,44 %), *Pagellus acarne* (2,62 %) et *Atherina hepsetus* (2,38 %). L'ensemble de ces taxons représente 88,21 % de l'abondance totale. Parmi les familles les plus représentatives des captures, il y a les Sparidae avec 15 taxons, les Syngnathidae avec 11 taxons, les Blenniidae avec 10 taxons et les Serranidae avec 5 taxons.

Sur l'ensemble des espèces recensées, on s'aperçoit entre autres de la présence de 2 espèces emblématiques, le rouget-barbet de roche (*Mullus surmuletus*) et le mérrou brun (*Epinephelus marginatus*).

Le rouget-barbet de roche est le deuxième taxon qui contribue le plus à l'abondance totale avec 1 120 individus. La figure 5 représente la relation taille-masse des rougets capturés en 2012 (bleu) et 2013 (rouge) à Agde (A) et Port-Cros (B) par régression linéaire. Cette relation est calculée en utilisant l'expression : $W = aL^b$, où W représente la masse (g), L la longueur (mm), a l'interception de la droite de régression et b son coefficient (Hayes *et al.*, 1995). Dans tous les cas, les rougets montrent une croissance isométrique. Le coefficient de condition K est calculé à partir de l'indice de Fluton (Ricker, 1975), $K = 100 * (W/L^3)$, ce qui nous permet de connaître l'état des populations. Pour les 2 sites, cet indice montre une homogénéité à l'année : 1,60 pour Agde 2012, 1,62 pour Port-Cros 2012 et 1,71 pour les deux sites en 2013.

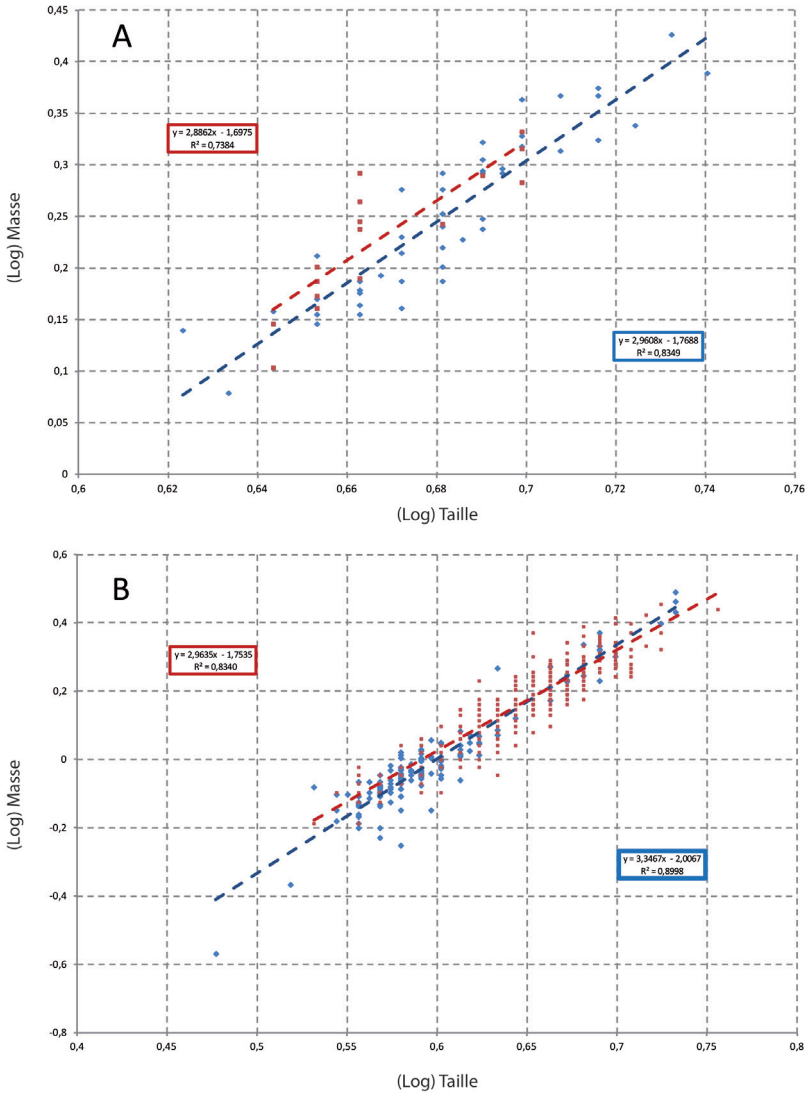


Figure 5. Relation taille-masse (échelle Log) de *Mullus surmuletus* à Agde (A) et Port-Cros (B) en 2012 (bleu) et 2013 (rouge).

La capture de 9 individus de mэрou brun en 2013 à Port-Cros, au stade de post-larve, est un évènement rare à ce jour sur l'ensemble de la Méditerranée. La taille et le poids des individus capturés varient entre 23,5-33 mm et 0,2-0,45 g, respectivement. Selon la bibliographie (Leu *et al.*, 2005), le stade de ces individus correspondrait à l'âge de 30-40 jours (Fig. 6). Ces individus ont été pêchés entre le 5 et 8 septembre

2013. Un retro-calcul permet d'identifier une période de reproduction effective en 2013 entre le 27 juillet et le 9 août. La température de l'eau en surface mesurée à cette période était comprise entre 24,0 et 25,5°C.

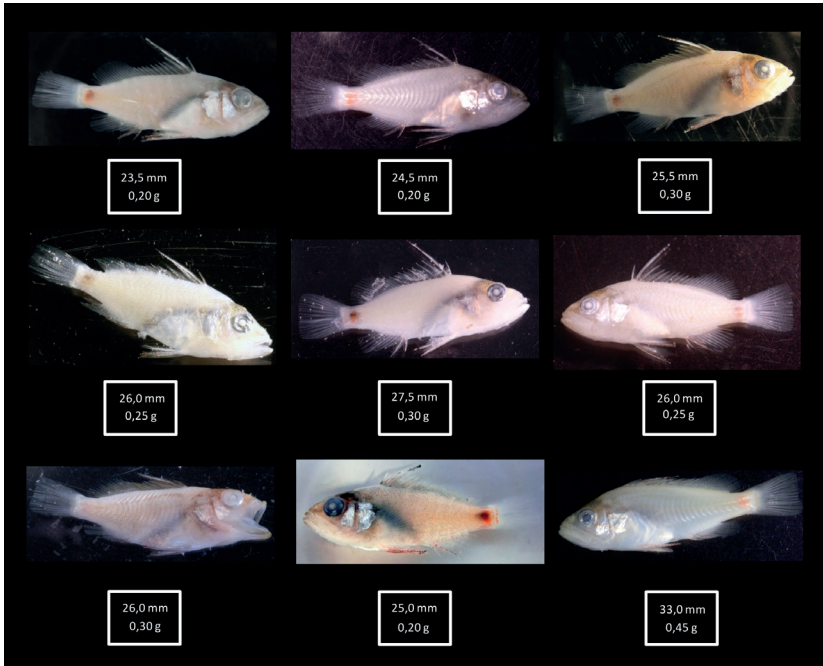


Figure 6. Photos des post-larves d'*Epinephelus marginatus* capturées à Port-Cros, avec leur taille et masse respectives.

Caractérisation des sites par leur diversité spécifique et d'hétérogénéité

Le tableau I montre l'effort de pêche réalisé sur les différents sites auquel s'ajoutent les aléas techniques (perte de matériel, tempêtes, etc.). Suivant le protocole qui prévoit un effort d'échantillonnage plus intense sur les sites prioritaires, Bastia a bénéficié d'un effort de pêche 6,5 fois supérieur comparé à Port-Vendres et Agde ; 7,3 fois supérieur à Port-Cros ; 8,6 fois supérieur à Saint-Florent et 10,1 fois supérieur à Bonifacio. De même, Leucate a bénéficié d'un effort de pêche 6 fois supérieur à Port-Vendres et Agde ; 6,75 fois supérieur à Port-Cros ; 8 fois supérieur à Saint-Florent et 9,4 fois supérieur à Bonifacio. Au sein des sites secondaires, Bonifacio a été le site le moins échantillonné. Ainsi, pour effectuer une comparaison, le total des captures a été rapporté à l'effort d'échantillonnage propre à chaque site.

Tableau I. Effort de pêche réalisé sur les différents sites étudiés.

Site	Nbre de nuits 2012	Nbre de nuits 2013	Nbre d'engins	Effort de pêche 2012	Effort de pêche 2013	Total effort de pêche
Port-Vendres	16	20	5	80	100	180
Leucate	43	77	9	387	693	1 080
Agde	16	20	5	80	100	180
Port-Cros	16	16	5	80	80	160
Saint-Florent	12	15	5	60	75	135
Bastia	46	84	9	414	756	1 170
Bonifacio	13	10	5	65	50	115
Total				1 166	1 854	3 020

Les abondances totales de post-larves par site, non ajustées à l'effort d'échantillonnage, sont utilisées pour le calcul des indices de diversité d'hétérogénéité. Cependant, un effort d'échantillonnage plus intense suppose la capture d'un plus grand nombre d'individus et d'espèces. Les indices de Shannon, de Pielou et de Simpson sont donc comparés entre sites prioritaires et entre sites secondaires.

Pour les sites prioritaires, Leucate montre une abondance totale de post-larves supérieure à celle de Bastia (1 196 vs 355 individus en 2012 et 1 215 vs 1 120 individus en 2013) et il est le site le plus diversifié en termes de familles et d'espèces, le maximum se situant en 2013 avec 17 familles et 37 espèces (diversité spécifique alpha ; Tableau II). Selon les indices testés, Leucate est plus diversifié que Bastia en termes de répartition d'abondances entre espèces (diversité d'hétérogénéité). Cette tendance est plus accentuée pendant l'année 2013. Cependant, en 2012, l'indice de Pielou (équitabilité) montre une tendance inverse par rapport aux deux autres indices, celui-ci étant plus faible à Leucate (0,56) qu'à Bastia (0,61).

Pour les sites secondaires, les résultats diffèrent selon l'année. En 2012, Saint-Florent présente une abondance totale de post-larves supérieure, mais c'est Agde le site le plus diversifié en termes de famille (14 familles) et conjointement avec Port-Cros en termes d'espèces (17 espèces ; diversité spécifique alpha). En 2013, Bonifacio a une abondance totale supérieure à celle des autres sites et Port-Cros est le plus diversifié en termes de famille (17 familles) et d'espèces (24 espèces). Inversement, Bonifacio est le site le moins diversifié (familles et espèces) pendant les 2 années de l'étude.

Selon les indices de Simpson et de Shannon (diversité d'hétérogénéité), Agde est le site plus équitable en 2012 (0,28 et 1,79 respectivement) que les autres sites ; cependant cela ne se voit pas avec l'indice de Pielou qui montre Bonifacio comme le site le plus équitable. Pour l'année 2013, les 3 indices suggèrent que Port-Vendres est le site le plus équitable et qu'il existe une forte dominance d'une espèce (*Spicara smaris*) lors des captures globales de Bonifacio et Saint-Florent.

Tableau II. Indices de diversité alpha (familles et espèces) et d'hétérogénéité (Simpson, Shannon et Pielou) des différents sites étudiés en 2012 et 2013. « Ab.totale » = Nombre total de post-larves récoltées.

2012	Ab. totale	Familles	Espèces	Simpson	Shannon	Hmax	Pielou
Port-Vendres	195	9	14	0,53	1,17	2,64	0,45
Leucate	1 196	15	30	0,24	1,92	3,40	0,56
Agde	96	14	17	0,28	1,79	2,83	0,63
Port-Cros	318	13	17	0,40	1,33	2,83	0,46
Saint-Florent	824	13	16	0,47	1,05	2,77	0,38
Bastia	355	12	21	0,26	1,85	3,04	0,61
Bonifacio	236	7	8	0,31	1,38	2,08	0,67

2013	Ab. totale	Familles	Espèces	Simpson	Shannon	Hmax	Pielou
Port-Vendres	84	10	15	0,14	2,22	2,71	0,82
Leucate	1 215	17	37	0,10	2,65	3,61	0,73
Agde	137	13	15	0,20	2,00	2,71	0,74
Port-Cros	774	17	24	0,27	1,58	3,18	0,50
Saint-Florent	2 842	12	21	0,83	0,49	3,04	0,16
Bastia	1 120	16	30	0,20	2,05	3,40	0,60
Bonifacio	4 924	9	12	0,97	0,10	2,48	0,04

La diversité *bêta*, illustrée par une analyse factorielle des correspondances (AFC), montre un gradient dans la diversité spécifique entre les milieux corses et continentaux (Fig. 7). Les sites corses sont caractérisés entre autre par *Atherina hepsetus*, *Lipophrys trigloides*, *Diplodus sargus*, *Spicara smaris* et *Oblada melanura*. En revanche, la région Provence et Côte d'Azur, dont Port-Cros fait partie, est caractérisée par *Atherina boyeri*, Myctophidae gen. sp., *Mullus surmuletus*, *Epinephelus marginatus*. Les 3 sites restants situés dans la même région sont caractérisés par *Engraulis encrasicolus*, *Parablennius pilicornis*, *Hippocampus hippocampus* et *Anguilla anguilla*. De plus, pour l'année 2013, le statut de site prioritaire, qui permet une pêche de post-larves tout au long de l'année, est marqué par la présence d'espèces comme Mugilidae gen. sp., *Pagrus pagrus*, *Sarpa salpa*, *Pagellus bogaraveo* et *Conger conger*.

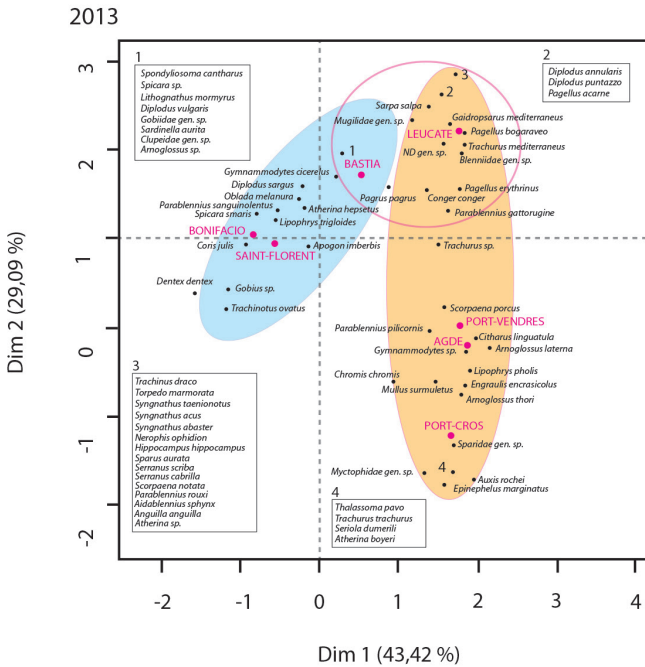
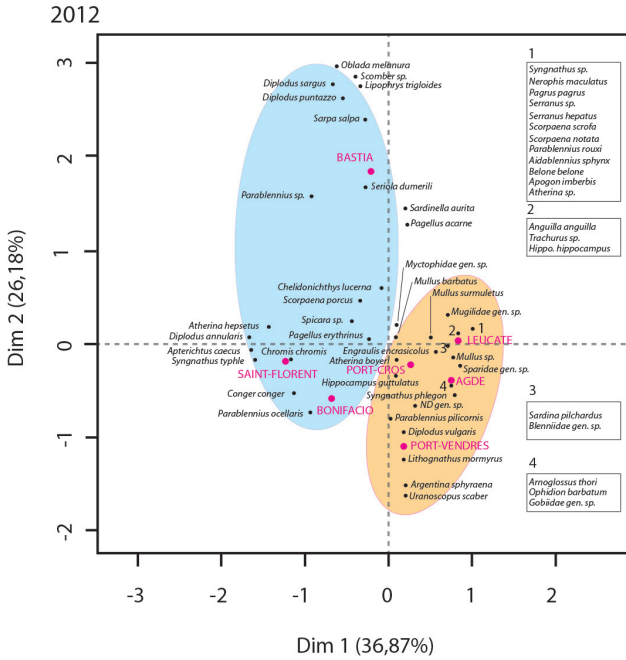


Figure 7. Biplot d'une analyse factorielle des correspondances d'une matrice d'abondances sur les 7 sites étudiés. En bleu les sites corses, en orange les sites continentaux et encadrés en rouge les sites prioritaires.

Distribution spatiale et temporelle des abondances

Les résultats de l'analyse PERMANOVA appliquée à l'abondance d'espèces ont montré des effets significatifs pour le facteur site, le facteur mois et l'interaction de ces deux facteurs (site x mois : sixmo) pour les deux années d'étude (Tabl. III, Fig. 8). Cela signifie que ces paramètres varient différemment dans le temps en fonction de l'emplacement. Les deux valeurs de stress, inférieures à 0,2, expriment une ordination suffisante pour être interprétée en termes écologiques. Sur la figure de l'année 2012, les différences entre les sites corses et les sites continentaux sont visuellement plus marquées ; entre les deux, Port-Cros apparaît comme un site transitoire. Cependant cette différence est moins nette pour l'année 2013. Les sites prioritaires montrent quelques chevauchements entre eux, ceux-ci étant dus aux pêches réalisées pendant les mois les plus froids permettant la capture d'espèces hivernales.

Tableau III. Résultats de l'analyse PERMANOVA sur les facteurs site, mois et réplica appliquée à l'abondance d'espèces de post-larves. Sources de la variance, df (degré de liberté), SS (somme des carrés), MS (moyenne des carrés), pseudo-F (F valeurs par permutations) et P (perm) (P-valeur par permutations). Sixmo = site x mois.

	Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
2012	site	6	31 133	5 189	9,217	0,001
	mois	5	33 714	6 743	11,977	0,001
	sixmo	20	34 723	1 736	3,084	0,001
	re(sixmo)	130	73 186	563	No test	
	Total	161	173 000			
2013	site	6	34 069	5 678	10,088	0,001
	mois	11	44 664	4 060	7,214	0,001
	sixmo	27	59 573	2 206	3,920	0,001
	re(sixmo)	196	110 000	563	No test	
	Total	240	249 000			

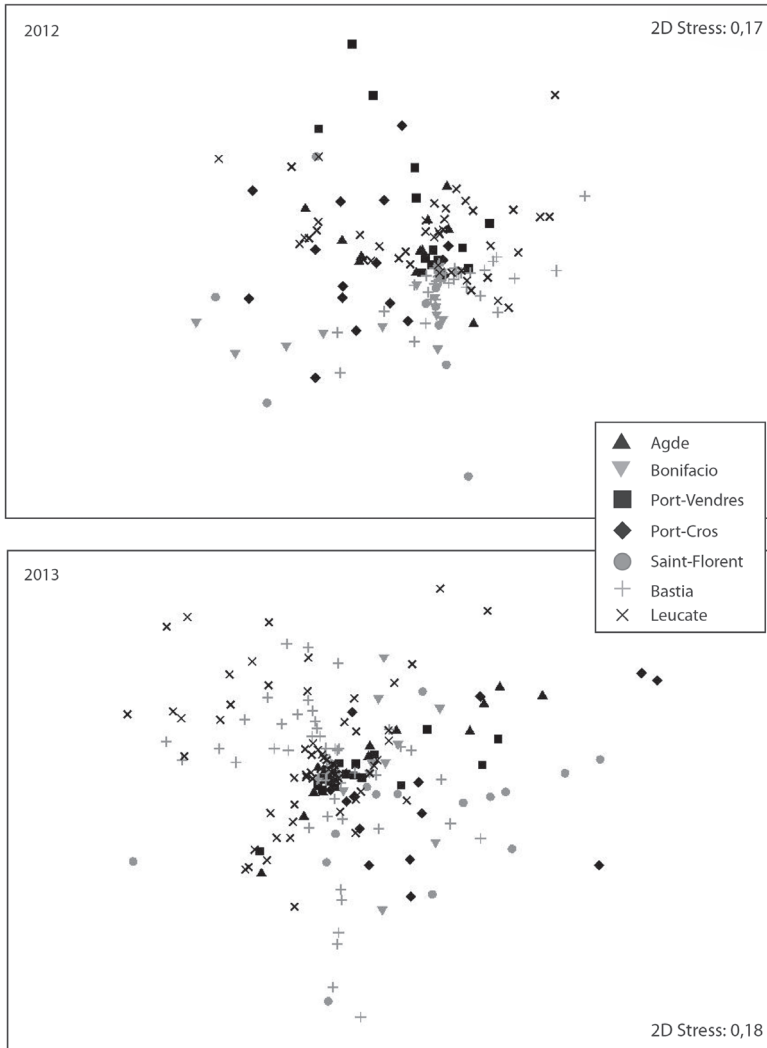


Figure 8. nMDS basé sur une log-transformation (x+1) de l'abondance des espèces.

Les captures moyennes à l'échelle du mois montrent un pic le mois de juin avec plus de 29 post-larves par piège CARE (Fig. 9). Ce pic est dû à une arrivée massive de post-larves de picarels (*Spicara smaris*, une espèce grégaire formant des bancs), sur les CAREs de Bonifacio (4 855 individus) et Saint-Florent (2 575 individus). La pêche de 431 individus de castagnoles (*Chromis chromis*) au cours d'une nuit à Saint-Florent fait grossir la moyenne de juillet en 2012, ce qui le définit comme le deuxième mois avec la moyenne la plus élevée.

On observe une forte arrivée des post-larves à la fin du printemps - début de l'été, puis une deuxième arrivée, plus faible, au cours des mois plus froids (décembre et janvier), avec l'arrivée des saupes (*Sarpa salpa*), pageots (*Pagellus acarne*) et muges (*Mugilidae* gen. sp.) (Fig. 9).

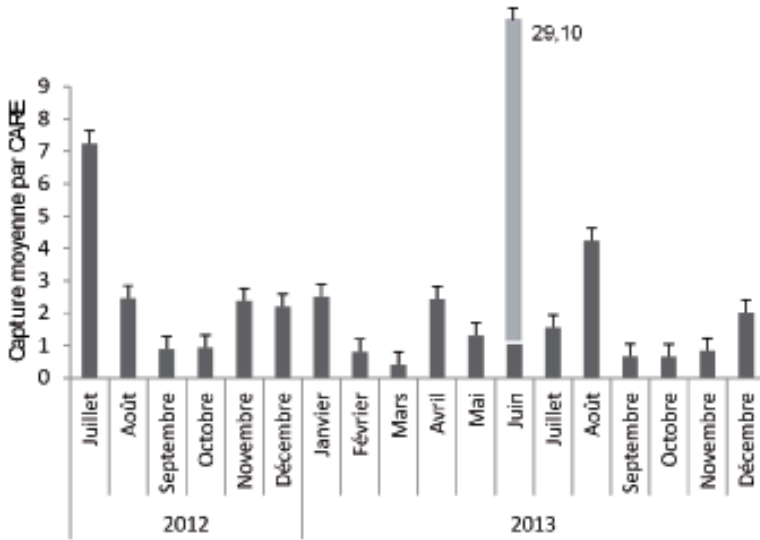


Figure 9. Capture moyenne de post-larves par mois. En gris les valeurs de *Spicara smaris*.

À l'échelle du jour (Fig. 10), une forte capture de *Mugilidae* en une nuit sur Leucate produit un éventuel pic pendant la saison d'automne en 2012. L'arrivée de *Spicara smaris* est visible sur 4 jours à la fin du printemps. Cependant, c'est dans la nuit du 8 juin que l'on trouve le plus haut niveau de capture, la montée vers le nord des post-larves entraînant un pic majeur à Bonifacio (186 post-larves/piège CARE), puis un deuxième pic élevé de *S. smaris* dans la nuit du 10 juin à Saint-Florent, avec une capture moyenne de 63 post-larves/piège CARE. L'influence de la nouvelle lune sur le retour des post-larves à la côte n'est pas très claire : uniquement 2 pics au sein des captures coïncident avec la nouvelle lune (Fig. 10).

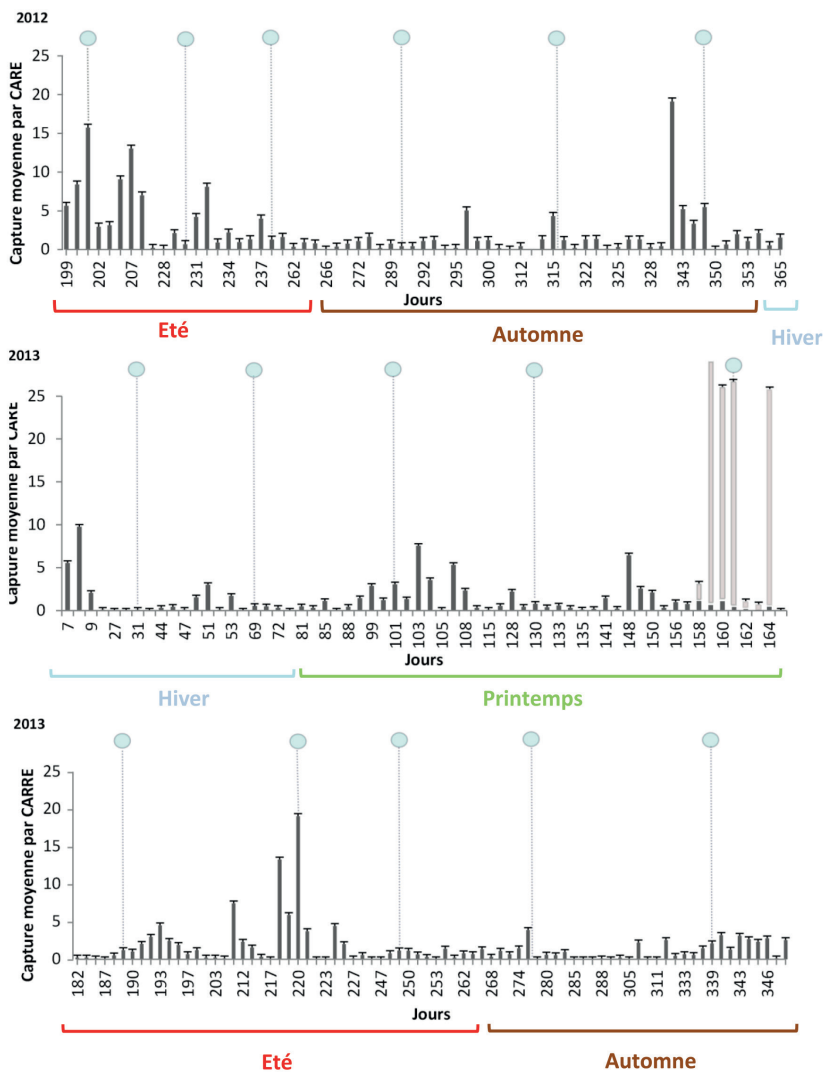


Figure 10. Capture moyenne par jour en présence de la nouvelle lune. En gris les valeurs de *Spicara smaris*. Les ● représentent les jours de nouvelle lune.

Saint-Florent est le site où a été observée la capture moyenne de post-larves la plus élevée en 2012, suivi de près par Port-Cros (Fig. 11). Si on ne prend pas en compte les *Spicara smaris* qui grossissent énormément la moyenne de Bonifacio, le patron de 2012 se répète pour l'année 2013. Les moyennes des post-larves/piège CARE ont

été augmentées en 2013 par rapport à 2012 pour Port-Cros (22 vs 12), Saint-Florent (38 vs 14), Bastia (1,4 vs 0,9) et Bonifacio (98 vs 4). Agde est le seul site qui reste avec la même moyenne les deux années. Cependant, Port-Vendres et Leucate subissent une baisse dans les captures l'année 2013. Donc, on s'aperçoit qu'il y a une augmentation des arrivées des post-larves à l'est du bassin nord-occidental en 2013.

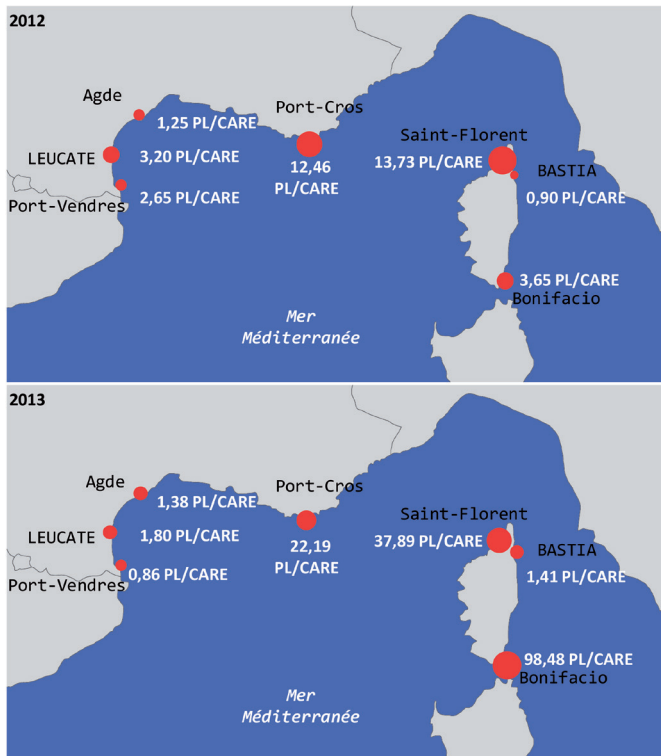


Figure 11. Capture moyenne de post-larves par site et par piège lumineux « PL/CARE », en 2012 et 2013.

Discussion

Caractérisation de la diversité des post-larves et de leur distribution spatiale et temporelle

La capture de post-larves est un formidable outil pour étudier et mieux comprendre la partie peu visible et difficilement accessible du cycle de vie des espèces marines côtières de téléostéens. Cependant, de nos jours, une grande incertitude demeure sur la description et l'écologie des post-larves. La présente étude vise à répondre à cette lacune et à approfondir nos connaissances en termes de diversité des post-larves dans la Méditerranée nord-occidentale ainsi que de mieux

comprendre la variabilité du recrutement en fonction des processus naturels impliqués dans leur distribution spatiale et temporelle.

La pêche des post-larves a montré un recrutement fortement saisonnier avec 2 saisons de reproduction claires : été (*Parablennius pilicornis*, *Chromis chromis*, *Mullus barbatus*) et hiver (*Sardina pilchardus*, *Sarpa salpa*, *Pagellus acarne*), la saison estivale étant la plus marquée. Pour la majorité des espèces de téléostéens de Méditerranée, leur période de reproduction commence à la fin du printemps/début d'été, avec des pics en juin/juillet (Tsikliras *et al.*, 2010). Cette saison garantit une source de nourriture pour les larves à partir de blooms de zooplancton. Par ailleurs, le développement de la thermocline empêche le déplacement vertical, ce qui peut renforcer la croissance des larves et leur stabilité dans la colonne d'eau (Sabatés *et al.*, 2007). Cette saisonnalité s'explique également par le problème de l'utilisation synchrone d'une niche écologique spécifique en termes de nurserie, située dans les petits fonds côtiers. Afin d'éviter la compétition entre leurs descendants pour l'espace ou la source de nourriture, les espèces avec la même niche écologique présentent une stratégie de succession, c'est-à-dire qu'elles affichent des décalages spatiaux ou temporels lors de leur reproduction (Sparidae) et par conséquent lors de l'arrivée des post-larves (Tsikliras *et al.*, 2010).

La pêche des post-larves a également montré une hétérogénéité spatiale dans l'afflux larvaire. Durant l'année 2012, *Chromis chromis* a été l'espèce la plus abondante à Bonifacio (92 individus) et Saint-Florent (518 individus). Cette espèce forme des petits bancs à mi-profondeur de 3 à 35 m, au-dessus des rochers ou des herbiers à *Posidonia oceanica*, lesquels sont bien développés en Corse (Pasqualini et Clabaut, 2000). Leur reproduction a lieu en été et le mâle garde activement le nid, ce qui représente un avantage pour la survie des œufs. Cependant, Bastia a été caractérisée par l'arrivée de *Sarpa salpa* (168 individus), une espèce grégaire qui vit près des fonds rocheux sableux ou sablo-vaseux couverts d'algues et de prairies de magnoliophytes marines, jusqu'à 20 m de profondeur. Leur reproduction a lieu au printemps et en automne. Durant l'année 2013, la diversité d'espèces a été dominée par l'arrivée massive de picarels *Spicara smaris* en Corse (7 887 sur les 11 096 individus capturés en 2013). Le premier pic de recrutement de picarels s'est fait à Bonifacio, puis ensuite, peut-être entraînés par le courant liguro-provençal, ils semblent gagner le nord-ouest de la Corse, jusqu'à Saint-Florent. Seulement un individu a été capturé la même année en eaux continentales (Port-Cros). Cette espèce grégaire peut être localement abondante ; elle vit sur des fonds d'herbiers à *P. oceanica*, ou sur des fonds vaseux de 15 à 170 m. Sa reproduction se situe entre février à mai et les œufs sont déposés dans des nids d'algues (Harmelin et

Harmelin-Vivien, 1976 ; Fisher *et al.*, 1987). L'assemblage d'espèces sur le continent diffère : l'année 2012, *Mullus surmuletus*, qui vit sur les fonds de rochers et de graviers, a été l'espèce qui a contribué le plus à Agde (47 individus), Leucate (410 individus) et Port-Cros (184 individus). Leur reproduction se déroule de mai à juillet, leurs œufs et larves sont pélagiques. Cependant, à Port-Vendres, l'espèce la plus abondante a été *Parablennius pilicornis* (140 individus). Son biotope se situe sur les fonds rocheux avec de nombreuses anfractuosités, de 3 à 40 m de profondeur, leur reproduction a lieu en mai-août et le mâle garde les œufs collés au substrat pendant le temps d'incubation qui varie en fonction de la température de l'eau (de l'ordre de 2 semaines à 19 °C) (Almada et Serrão Santo, 1995). À l'éclosion, les larves sont planctoniques. Le même patron se répète l'année 2013 à Port-Vendres et Port-Cros, tandis qu'à Agde, l'espèce dominante devient *Parablennius pilicornis* (52 individus) et qu'à Leucate, c'est *Pagellus acarne* (191 individus), poisson démersal qui habite sur des fonds variés, principalement le sable, le sable vaseux et les herbiers à *Posidonia oceanica*, avec une reproduction intermittente de juin à septembre et de septembre à novembre. Par conséquent, on peut estimer que le caractère corse ou continental se reflète au sein des assemblages d'espèces.

Au-delà de cet aspect continent/Corse, il ressort globalement des données d'abondance, des valeurs faibles par rapport à ce qui peut se capturer en zones tropicales ou plus au sud de la Méditerranée, puisque l'on atteint dans ces cas plusieurs dizaines d'individus par piège CARE et par nuit (voire plusieurs centaines) (Félix-Hackradt *et al.*, 2013). Excepté pour *Spicara smaris*, les autres espèces étaient en nombre réduit. Sauf problème lors de l'échantillonnage, cela signifie que l'abondance des post-larves dans le milieu est limitée. Les données des débarquements locaux des pêches professionnelles montrent également une diminution de la ressource depuis 5 ans (Caro *et al.*, 2012). Nos données confirmeraient l'état critique du renouvellement des populations de poissons exploités, et la nécessité d'entamer une phase de gestion voire de restauration des stocks. Ceci a été initié avec l'immersion de récifs artificiels dans la région de Leucate/Barcarès. Des actions de lâchers de juvéniles ont été effectuées dans le cadre du projet SUBLIMO en 2014 (sites prioritaires).

Les indices de diversité qui tiennent compte de l'équitabilité et de la richesse spécifique de l'afflux larvaire ont montré que, entre les sites prioritaires, Leucate est plus diversifiée que Bastia. Pour les sites secondaires, en 2012, Agde est plus diversifié que Port-Vendres, Port-Cros, Saint-Florent et Bonifacio. En revanche, en 2013, Port-Vendres est le site le plus diversifié. Cependant, en termes d'abondance, Saint-Florent et Bonifacio sont les sites qui

présentent la plus grande abondance de post-larves en 2012 et 2013, respectivement. D'autre part, Port-Cros est le site qui présente un nombre d'espèces supérieur pour les 2 années. Pour les sites prioritaires, dans les deux cas, Leucate est supérieur à Bastia pour les 2 années. Les études menées dans les Aires Marines Protégées (AMPs) concordent sur le fait qu'elles déterminent une augmentation de la diversité d'espèces et de l'abondance (Harmelin *et al.*, 1995), ce qui entraîne le « débordement » (sortie des adultes de la réserve, ou *spill over*) et l'exportation des œufs et des larves (Boudouresque *et al.*, 2005 ; Crec'hriou *et al.*, 2010). Néanmoins, on connaît très peu de choses sur l'installation et le recrutement des post-larves dans les Aires Marines Protégées (Sabatés *et al.*, 2003). Nos résultats suggèrent que l'abondance et la richesse spécifique de post-larves sont élevées à Port-Vendres, près de la réserve marine de Cerbère-Banyuls et dans le Parc national de Port-Cros. Un effet est visible aussi dans des zones côtières relativement éloignées (Leucate, Saint-Florent) ; compte tenu de leur éloignement et du sens des courants habituels, un effet des AMPs de Cerbère-Banyuls et Biguglia, respectivement, sur l'approvisionnement en post-larves n'y est pas évident. En plus d'une composante importante d'espèces côtières (*Chromis chromis*, *Parablennius pilicornis*, *Diplodus vulgaris*), les résultats montrent un afflux important d'espèces pélagiques (*Sardina pilchardus*, *Trachurus* sp., *Spicara smaris*) et, par conséquent, on peut conclure que l'effet de protection n'est pas le seul facteur responsable des différences enregistrées. Les effets de transport des masses d'eau caractérisées par la température et la salinité, ainsi que la disponibilité des proies près du rivage, pourraient également jouer un rôle important dans la distribution des post-larves.

Si l'on compare l'abondance obtenue par rapport à l'effort de pêche avec d'autres études, les captures d'individus ont été inférieures à celles obtenues sur les côtes de Murcia en 2010, au sud-est de l'Espagne (Félix-Hackradt, 2012) et beaucoup plus faibles que celles de la Polynésie Française en 2004 (Malpot *et al.*, 2007). Cette différence avec le milieu tropical était attendue, car la saison chaude (période de frai pour la majorité d'espèces) est plus large dans les tropiques que dans la zone tempérée. Toutefois, les différences d'abondances entre le nord et le sud de la Méditerranée sembleraient être dues à la température de l'eau ; la température influe en effet fortement sur la durée du stade œuf et la croissance des individus est plus rapide lorsque la température augmente, ce qui réduit indirectement le taux de mortalité par prédation (Petereit *et al.*, 2004). Cette hypothèse est connue sous le nom de « *bigger is better* » (Litvak et Leggett, 1992). De plus, pour les espèces qui se reproduisent au printemps-été, la ponte commence dans la zone sud, où la température de surface augmente

plus tôt et s'étend progressivement vers le nord (Martin et Sabatés, 1991). Pour la même raison, la reproduction de ces espèces se termine plus tôt dans la zone nord, puisque la température de surface diminue plus tôt que dans le sud. Par conséquent, pour ces espèces, la ponte est plus longue dans le sud que dans le nord. Cette tendance est inversée dans le cas des espèces qui se reproduisent à l'automne (*Sardina pilchardus*) dans des eaux plus froides : la ponte commence plus tôt dans la zone nord et s'étend vers le sud plus tard. Cependant, la majorité de l'effort de pêche s'est concentrée pendant les mois les plus chauds, période de frai pour la majorité des espèces de la Méditerranée.

Espèces indicatrices de l'état des populations

Un focus sur les post-larves dites « proxy » de l'état des populations nous a semblé important à explorer à partir d'une espèce commercialement exploitable (le rouget *Mullus surmuletus*) et d'une espèce menacée et classée comme « en danger » (*endangered*) sur la liste rouge mondiale de l'IUCN (le mérout *Epinephelus marginatus*) (IUCN, 2014). L'objectif est d'avoir une perception de la dynamique des populations adultes, d'extrapoler les résultats sur les autres espèces et, par conséquent, de connaître l'état de santé du bassin méditerranéen.

Le rouget de roche, *Mullus surmuletus* Linnaeus, 1758, est une espèce grégaire, surtout au stade juvénile. Sa distribution s'étend le long de l'Atlantique Est, en Méditerranée et en mer Noire et il est très recherché par les professionnels de la pêche démersale à cause de son importance commerciale. La température de l'eau influe sur sa répartition bathymétrique. Pendant toute la saison chaude (saison où est comprise leur période de frai, en mai-juillet), les rougets séjournent près des côtes et dans les zones de faible profondeur, pour après, en automne, atteindre des eaux plus profondes (Hassani Smail, 2010). Toutefois, un réchauffement des eaux pourrait entraîner un changement dans leur répartition.

La majorité des captures de post-larves de cette espèce ont été faites en août, quelques mois après l'éclosion (Menu, 1977) avec une taille moyenne de 45 mm TL. Des rougets aussi grands ont été observés dans la colonne d'eau lors d'études antérieures (Deudero, 2002 ; Catalán *et al.*, 2014). Ainsi, nous pensons que cette espèce doit s'installer à une taille plus grande que la plupart des autres espèces littorales, ou, comme *Trachurus* sp., utiliser la colonne d'eau pendant la nuit. Un pic d'arrivée a été observé à Port-Cros en 2013, doublant presque le nombre d'individus de l'année antérieure. Cette forte arrivée de post-larves est en concordance avec un indice de condition plus

élevé en 2013 ; une grande disponibilité de proies, qui pourrait réduire ainsi le taux de mortalité, est envisagée dans la zone. Cette forte abondance devrait se refléter sur les populations adultes d'ici un an ou deux. Les captures de *M. surmuletus* par unité d'effort (CPUE), par les pêcheurs artisanaux de Port-Cros, ont été relativement stables ou en déclin entre 2001 et 2011 (Cadiou *et al.*, 2009 ; Bonhomme *et al.*, 2012). Il sera donc intéressant de noter une éventuelle augmentation des CPUEs. Dans ce contexte, l'identification des stocks potentiellement exploitables et leur structure spatiale fournissent une base pour la compréhension de la dynamique des populations adultes et fournit une évaluation fiable de la ressource pour la gestion de la pêche (Reiss *et al.*, 2009).

Le mérou brun, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) est une espèce emblématique des fonds rocheux côtiers de la Méditerranée. Proie facile des pêcheurs et en particulier des chasseurs sous-marins, ses populations avaient beaucoup diminué (Coll *et al.*, 2004). Cependant, grâce à un moratoire qui interdit sa chasse depuis 1993 le long des côtes continentales de la Méditerranée française, les populations présentes dans les Aires Marines Protégées ont pu se reconstituer. Depuis fin 2002, cette interdiction a été étendue à toutes formes de pêche à l'hameçon. La double protection offerte par le Parc national de Port-Cros et le moratoire sur *E. marginatus* a permis de constater une évolution régulière et spectaculaire des effectifs de mérours dans les eaux du Parc (Harmelin et Robert, 2001 ; Harmelin *et al.*, 2007, 2010 ; Harmelin, 2013). Le même patron a été observé sur la Réserve Naturelle de Cerbère-Banyuls (Pastor, Com. Pers.).

Comme d'autres grands serranidés, le mérou est une espèce hermaphrodite, de croissance lente, qui peut atteindre 60 ans et plus d'un mètre de longueur. Les mérours changent de sexe au cours de leur vie, femelles pendant leurs premières années (jusqu'à 80 cm), ils deviennent mâles vers environ 9-12 ans. Les données disponibles antérieures à 1985-1990 sur la structure démographique des peuplements d'*Epinephelus marginatus* le long des côtes françaises montraient que les peuplements étaient surtout constitués d'individus de grande taille, majoritairement des mâles (Chauvet *et al.*, 1991). Des expériences de marquage *in situ*, réalisées dans le Parc national de Port-Cros et la Réserve Naturelle Marine de Cerbère/Banyuls, ont montré que les mérours de taille moyenne (40 à 50 cm) changeaient plus fréquemment d'abris et de territoire que les mérours de plus grande taille (Port-Cros : Chauvet et Francour, 1989 - Banyuls : Pastor *et al.*, 2009). Ceci fait penser à un déplacement du sud vers le nord des mérours de taille moyenne, ce qui a permis la colonisation de la Méditerranée nord-occidentale. De plus, l'analyse génétique et l'étude de la parasitofaune branchiale des mérours tunisiens et de ceux

des côtes françaises montrent des affinités entre eux (Gilles *et al.*, 2000) dues à des échanges, réguliers mais non permanents, entre les populations sud et nord méditerranéennes (Chauvet et Francour, 1989).

Selon les séries de données enregistrées à l'Estartit (Catalogne), Hyères (Provence) et Villefranche-sur-mer (Côte d'Azur), la température des eaux de surface de la Méditerranée nord-occidentale aurait augmenté d'environ 1°C en moyenne, au cours du dernier tiers du XX^e siècle (Francour *et al.*, 1994 ; Romano *et al.*, 2000 ; Salat et Pascual, 2006). Le réchauffement climatique pourrait jouer un rôle important sur la distribution d'espèces thermophiles, comme le mérrou, qui auraient une aire de répartition plus large et sur leur lieu de ponte. La reproduction des mérrous se fait à partir d'un rassemblement progressif à long terme (2 à 4 mois), établissant des structures sociales, pendant la période estivale. Leur densité augmente de 5 à 12 fois par rapport à la population hivernale (Louisy et Culioli, 1999). Cependant, des épisodes de refroidissement de l'eau dus aux forts vents (tramontane et mistral), caractéristiques des côtes françaises, se produisent souvent très tôt en automne. Dans ces conditions, les larves nées durant le mois d'août se trouvent confrontées à des conditions hydrologiques difficiles (chutes de température, courants de surface vers le large) avant même d'avoir atteint la phase critique de colonisation. Il n'est donc pas étonnant que la présence de post-larves de mérrou soit un phénomène aléatoire et rarement observé en Méditerranée nord-occidentale.

Conclusions

Les assemblages de post-larves échantillonnées à l'échelle de la Méditerranée nord-occidentale révèlent des contrastes entre les différents sites au niveau de leur abondance et de leur richesse taxonomique. Certaines espèces dominent largement dans une pêche et, en fonction leur identité taxonomique, il est mis en évidence une différence des espèces capturées entre le continent et la Corse. On observe que les larves qui arrivent sur la côte sont produites de façon prévisible, déterminée par l'histoire de vie de chaque espèce, et sont dispersées par des mécanismes océanographiques. Dans les régions tempérées comme la mer Méditerranée, il existe deux saisons de reproduction bien définies (été et hiver), mais la grande majorité des espèces se reproduisent lors de températures élevées. Comme prévu, un grand nombre de post-larves a été capturé par les pièges CAREs au cours du printemps et de l'été, coïncidant avec la période maximale de productivité phyto et zooplanctonique. Les principales forces qui déterminent la répartition des larves ont été le courant du nord-ouest,

mais surtout les vents. Cependant, la grande variabilité inter-sites et inter-annuelles des pêches serait due à la capacité de s'orienter et de choisir activement leur l'habitat préférentiel pour s'installer grâce aux changements physiologiques et comportementaux que les larves subissent.

Les résultats ont montré une variabilité, entre 2012 et 2013, du nombre d'individus capturés par site, des espèces pêchées, et l'influence des facteurs environnementaux, ce qui suggère une dynamique changeante de la mer Méditerranée. La poursuite des pêches de post-larves nous permettra de comparer les résultats obtenus, de mieux connaître les facteurs les plus influents sur leur distribution, ainsi que de déterminer des proxys de suivi de certaines populations.

Remerciements. Ce travail a été réalisé dans le cadre du projet européen LIFE10 NAT/FR/000200 - Sublimo (SUivi de la Biodiversité de post-Larves Ichtyques en Méditerranée Occidentale), financé par l'outil LIFE+ Nature et Biodiversity. Le travail de terrain a été réalisé par l'Université de Corse (laboratoire SPE UMR 6134 CNRS et UMS STELLA MARE 3514 CNRS) sur la Région Corse et l'Université de Perpignan (laboratoire CEFREM UMR 5110 CNRS) sur les Régions Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Côte d'Azur. Un grand remerciement aux pêcheurs qui se sont impliqués dès le départ dans le projet ainsi que toute les personnes impliquées dans l'échantillonnage, le tri, la détermination des échantillons (Carole THOMAS, Florine EVEN, Victoria GREENHALGH, Thomas MIARD et Damien KIRCHHOFER de l'Institut Océanographique Paul Ricard). Un merci tout spécial pour les agents du Parc national de Port-Cros et du Parc Marin des Bouches de Bonifacio qui nous ont soutenu dès le début du projet, à la fois sur le terrain et dans notre réflexion, et à Charles-François Boudouresque, qui a corrigé et révisé le manuscrit. Michael Paul, dont la langue maternelle est l'anglais, a corrigé l'abstract.

Références

- ALEMANY F.X., 1997. - *Ictioplancton del Mar Balear*. Thèse de doctorat. University of Illes Balears, Palma de Mallorca, Spain. 496 pp.
- ALMADA V. C., SERRÃO SANTOS, R., 1995. - Parental care in the rocky intertidal: a case study of adaptation and exaptation in Mediterranean and Atlantic blennies. *Rev. Fish Biol. Fisher.* Volume 5 (1): 23-37.
- BECK M.W., HECK K.L., ABLE K.W., CHILDERS D.L., EGGLESTON D.B., GILLANDERS B.M., HALPERN B., HAYS C.G., HOSTINO K., MINELLO T.J., ORTH R.J., SHERIDAN P., WEINSTEIN M.P., 2001. - The role of nearshore ecosystems as fish and shellfish nurseries. *Bioscience* 51: 633-641.
- BIANCHI C. N., MORRI C., 2000. - Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: situation, problems and prospects for future research. *Mar. Poll. Bull.*, 40 (5): 367-376.
- BONHOMME P., LIGER P., LE DIRÉACH L., BOUDOURESQUE C.F., 2012. - *Suivi de l'effort de pêche professionnelle dans les eaux du Parc national de Port-Cros*. Année 2011. Parc national de Port-Cros et GIS Posidonie publ., Marseille : 1-57.
- BOUDOURESQUE C.F., 2003. - The erosion of Mediterranean biodiversity. In: *The Mediterranean Sea: an overview of its present state and plans for future protection*, Rodríguez-Prieto C., Pardini G. édés., Servei de Publicacions de la Universitat de Girona: 53-112.

- BOUDOURESQUE C.F., 2004. - Marine biodiversity in the Mediterranean: status of species, populations and communities. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 20 : 97-146.
- BOUDOURESQUE C.F., 2014. - Insights into the diversity of the biodiversity concept. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 28: 65-86.
- BOUDOURESQUE C.F., CADIOU G., LE DIRÉAC'H L., 2005. - Marine protected areas: a tool for coastal areas management. In: *Strategic management of marine ecosystems*, Levner E., Linkov I., Proth J.M. édés., Springer publ., Dordrecht: 29-52.
- CADIOU G., BOUDOURESQUE C.F., BONHOMME P., LE DIRÉAC'H L., 2009. - The management of artisanal fishing within the Marine Protected Area of the Port-Cros National Park (northwest Mediterranean Sea) : a success story? *ICES J. Mar. Sci.*, 66: 41-49.
- CARASSOU L., 2008. - *Les assemblages de larves de poissons dans le lagon de Nouvelle-Calédonie : structure spatio-temporelle et relations avec les facteurs abiotiques et biotiques de l'environnement*. Thèse de doctorat EPHE, Paris : 1-290.
- CARO A., NEVEU R., GUDEFIN A., MISSA A., LENFANT P., 2012. - *Suivi et évaluation des débarquements de la pêche artisanale au sein du Parc naturel marin du golfe du Lion (rapport 2012)*. Rapport CEFREM pour Agence des Aires Marines Protégées, Brest : 1-93.
- CATALÁN I.A., DUNAND A., ÁLVAREZ I., ALÓS J., COLINAS N., NASH R.D.M., 2014. - An evaluation of sampling methodology for assessing settlement of temperate fish in seagrass meadows. *Mediterr. Mar. Sci.*, 15 (2): 338-349.
- CHAUVET C. et FRANCOUR P., 1989. - Les mérours *Epinephelus guaza* du Parc national de Port-Cros (France): Aspects socio-démographiques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 114 (4) : 5-13.
- CHAUVET C., BARNABÉ G., BAYLE SEMPÈRE J., BIANCONI C.H., BINCHE J.L., FRANCOUR P., GARCIA RUBIES A., HARMELIN J.G., MINICONI R., PAIS A., ROBERT P., 1991. - Recensement du mérour *Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) dans les réserves et parcs marins des côtes méditerranéennes françaises. Les espèces marines à protéger en Méditerranée, C.F. Boudouresque, M. Avon, V. Gravez édés., GIS Posidonie Publ., Marseille : 277-290.
- CHÍCHARO L., FARIA A., MORAIS P., AMARAL A., MENDES C., CHÍCHARO M.A., 2009. - How to sample larval fish for taxonomical and ecophysiological studies in shallower temperate coastal ecosystems? *Cah. Biol. Mar.*, 50 : 311-318.
- COCHRANE K., DE YOUNG C., SOTO D., BAHRI T.(édés.), 2009. - Climate change implications for fisheries and aquaculture: overview of current scientific knowledge. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*, 530: 1-212.
- COLL J., LINDE M., GARCIA-RUBIES A., RIERA F., GRAU A.M., 2004. - Spear fishing in the Balearic Islands (west central Mediterranean): species affected and catch evolution during the period 1975-2001. *Fish. Res.*, 70: 97-111.
- COLL M., PIRODDI C., STEENBEEK J., KASCHNER K., BEN RAIS LASRAM F., AGUZZI J. et al., 2010. - The biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, patterns, and threats. *PLoS ONE*, 5(8): e11842.
- COM/2006/216 final, 2006. - Enrayer la diminution de la biodiversité à l'horizon 2010 et au-delà. Préserver les services écosystémiques pour le bien-être humain. Communication de la commission des communautés européennes. Bruxelles, le 22.5.2006.

- COSTANZA R., D'ARGE R., DE GROOT R., FARBER S., GRASSO M., HANNON B., NAEEM S., LIMBURG K., PARUELO J., O'NEILL R.V., et al. 1997. - The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387: 253-60.
- COWEN R.K., 2002. - Oceanographic Influences on larval dispersal and retention and their consequences for population connectivity. *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Sale P.F. (éd). Academic Press, San Diego: 149-170.
- COWEN R.K., PARIS C.B., SRINIVASAN A., 2006. - Scaling of connectivity in marine populations. *Science*, 311: 522-527.
- CREC'HRIOU R., ALEMANY F., ROUSSEL E., CHASSANITE A., MARINARO J., MADER J., ROCHEL E., PLANES, S., 2010. - Fisheries replenishment of early life taxa: potential export of fish eggs and larvae from a temperate marine protected area. *Fish. Oceanogr.*, 19: 135-150.
- CURY P.M., FROMENTIN J.M., FIGUET S., BONHOMMEAU S., 2014. - Resolving Hjort's dilemma: how is recruitment related to spawning stock biomass in marine fish? *Oceanography*, 27 (4): 42-47.
- DEUDERO S., 2002. - Unexpected large numbers of *Mullus surmuletus* juveniles in open waters of the Mediterranean sampled with light attraction device. *J. Fish Biol.*, 61: 1639-1642.
- DOHERTY P.J., WILLIAMS D.M.B, 1988. - The replenishment of coral reef fish populations. *Oceanogr. Mar. Biol*, 26: 487- 551.
- FÉLIX-HACKRADT F.C., 2012. - *Ecology of Mediterranean reef fish early life history stages, population connectivity and implications for marine protected areas design*. Thèse de doctorat, Université de Murcia, 1-210.
- FÉLIX-HACKRADT F.C., HACKRADT C.W., TREVIÑO-OTÓN J., SEGOVIA-VIADERO M., PÉREZ-RUZAFÁ A., GARCÍA-CHARTON J.A., 2013. - Environmental determinants on fish post-larval distribution in coastal areas of south-western Mediterranean Sea. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 129: 59-72.
- FISCHER, W., BAUCHOT, M.-L., SCHNEIDER, M. 1987. - Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. (Révision 1). Méditerranée et mer Noire. Zone de pêche 37. FAO, Rome, 2 : 761-1530.
- FRANCOUR P., BOUDOURESQUE C. F., HARMELIN J. G., HARMELIN-VIVIEN M. L., QUIGNARD J. P., 1994. - Are the Mediterranean waters becoming warmer? Information from biological indicators. *Mar. Pollut. Bull.*, 28 (9): 523-526.
- FUIMAN L.A., WERNER R.G. (eds.), 2002. - Fishery science: the unique contribution of early life stages. Blackwell Publishing, Oxford.
- GILLES A., MIQUELISA A, QUIGNARD J.P, FAURE É., 2000. - Molecular phylogeography of western Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus*. *C. R. Acad. Sci., Life Sci.*, 323: 195-205.
- HARMELIN J.G., 2013. - Le mérrou brun et le corb : deux Grands Témoins de 50 ans de protection du milieu marin dans le Parc national de Port-Cros (France, Méditerranée). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 27 : 263-277.
- HARMELIN J. G., BACHET F., GARCÍA F., 1995. - Mediterranean Marine reserves: fish indices as tests of protection efficiency. *Mar. Ecol.*, 16, 1-18.
- HARMELIN J.G., HARMELIN-VIVIEN M.L., 1976. - Observation « in situ » des aires de ponte de *Spicara smaris* (L) (Pisces, Perciformes, Centranchthidae) dans les eaux de Port-Cros. *Sci. Rep. Port-Cros natl Park*, 2: 115-120.

- HARME LIN J.G., ROBERT P., 2001. - Evolution récente de la population du M érou Brun (*Epinephelus marginatus*) dans le Parc national de Port-Cros (France, Méditerranée). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 18 : 149-161.
- HARME LIN J.G., ROBERT P., CANTOU M., HARME LIN-VIVIEN J.G., 2007. - Long term changes in the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) population from a NW Mediterranean marine protected area, the national park of Port-Cros (France). *Second symposium on Mediterranean groupers*, Francour P., Gratiot J. édit., Nice University publ., Nice: 87-89.
- HARME LIN J.G., RUITTON S., GEM, 2010. - Statut du m érou brun (*Epinephelus marginatus*) dans le Parc national de Port-Cros (France, Méditerranée) : état 2008 et évolution en 15 ans. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 24 : 147-159.
- HASSANI SMAIL M.M., 2010. - Identification des nematodes et aspects écologiques des parasites du rouget de roche *Mullus surmuletus* (Linné, 1758) de la baie de kristel (littoral oranais). Thèse de doctorat, Université d'Oran : 1-112.
- HAYES D.B., BRODZIAK J.K.T., O'GORMAN J.B., 1995. - Efficiency and bias of estimators and sampling designs for determining length-weight relationships of fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52: 84-92.
- HJORT J., 1926. - Fluctuations in the year classes of important food fishes. *J. Cons. Intl. Explor. Mer*, 1 : 1-38.
- HOUDE E. D., 2002. - Chapter 3. Mortality. In: Fuiman, L. A. et R. G. Werner (eds.), *Concepts in Fisheries Sciences: The Unique Contribution of Early Life Stages*. Blackwell Scientific Publishing, Oxford.
- IUCN, 2014. - The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 28 January 2015.
- LECAILLON G., MURENU M., HACKRADT F., LENFANT P., 2012. - Guide d'identification des post larves de Méditerranée. Ecocean publ., Montpellier : 1-64.
- LEIS J., 1991. - The pelagic stage of reef fishes: the larval biology of coral reef fishes. In *The ecology of fishes on coral reefs*, Sale P.F. éd., Elsevier publ.: 183-230.
- LEIS J., McCORMICK M., 2002. - The biology, behavior, and ecology of the pelagic, larval stage of coral reef fishes. In *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem*, Sales P.F. éd. Academic Press, San Diego: 171-200.
- LEJEUSNE C., CHEVALDONNÉ P., PERGENT-MARTINI C., BOUDOURESQUE C.F., PEREZ T., 2010. Climate change effects on a miniature ocean: the highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. *Trends Ecol. Evol.*, 25 (4): 250-260.
- LEU M.Y., LIOU C. H., FANG L. S., 2005. - Embryonic and larval development of the malabar grouper, *Epinephelus malabaricus* (Pisces: Serranidae). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 85: 1249-1254.
- LITVAK M.K., LEGGETT W.C., 1992. - Age and size-selective predation on larval fishes: the bigger-is-better hypothesis revisited. *Mar. Ecol-Prog. Ser.* 81 (1): 13-24.
- LLEONART J., 2011. - Los recursos pesqueros del Mediterráneo. *Quaderns de la Mediterrània Cuadernos del Mediterráneo*, 16: 246-51.
- LOUISY P., CULIOLI J., 1999. - Synthèse des observations sur l'activité reproductrice du m érou brun *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) en Méditerranée nord-occidentale. *Mar. Life*. 9 (1): 47-57.
- LOUISY P., 2002. - *Guide d'identification des poissons marins : Europe de l'ouest et Méditerranée*. Eugen Ulmer, Paris : 1-430.

- MALPOT E., GALZIN R., GRIGNON J., REMOISSONET G., 2007. - Utilisation des larves de poissons des récifs coralliens : synthèse des travaux menés en Polynésie française. *Bull. CPS*, 18 : 29-38.
- MARTÍN P., SABATÉS, A., 1991. - Spatio-temporal distribution pattern of the red band-fish *Cepola rubescens* Linnaeus at different stages of its life cycle in the northwestern Mediterranean. *J. Fish Biol.*, 39 : 549-557.
- MENU B., 1977. - Approche expérimentale de la croissance et de la morphogenèse de la larve de rouget *Mullus surmuletus*. Rapport de DEA, Université Paris VI : 1-63.
- MILLER J.M., REED J.P., PIETRAFESA L.J., 1984. - Patterns, mechanisms and approaches to the study of migrations of estuarine dependent fish larvae and juveniles. In *Mechanisms of migration in fishes*, J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson, W.H. Neill, eds. Plenum Press, New York: 209-225.
- PASQUALINI V., CLABAUT P., 2000. - Contribution of side scan sonar to the management of Mediterranean littoral ecosystems. *Int. J. Remote Sens.*, 21: 367-378.
- PASTOR J, VERDOIT-JARRAYA M., ASTRUCH P., DALIAS N., NELVA P. J.S., SARAGONI G., LENFANT P., 2009. - Acoustic telemetry survey of the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) in the Marine Reserve of Cerbère-Banyuls: informations on the territoriality of this emblematic species. *C. R. Biol.*, 332: 732-740.
- PETEREIT C., CLEMMESSEN C., KRAUS G.S.D., 2004. - High resolution temperature influences on egg and early larval development of Baltic cod (*Gadus morhua*). *Proceeding of International Council for the Exploration of the Sea. Theme Session on the Life History, Dynamics and Exploitation of Living Marine Resources: Advances in Knowledge and Methodology*. 1p.
- PIELOU E., 1966. - Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and misuse. *Am. Nat.* 463-465.
- PLANES S., LECAILLON G., 2001. - Caging experiment to examine mortality during metamorphosis of coral reef fish larvae. *Coral Reef*, 20: 211-218.
- PLANES S., LECAILLON G., LENFANT P., MEEKAN M., 2002. - Genetic and demographic variation in new recruits of *Naso unicornis*. *J. Fish Biol.*, 61: 1033-1049.
- QUIGNARD J.P., TOMASINI J.A. 2000. - Mediterranean fish biodiversity. *Biol. Mar. Mediterr.*, 7 (1): 1-66.
- REISS H., HOARAU G., DICKEY-COLLAS M., WOLF W.J., 2009. - Genetic population structure of marine fish: mismatch between biological and fisheries management units. *Fish Fish.*, 10: 361-395.
- RICKER W.E., 1975. - Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *B. Fish. Res. Board. Can.* 191: 1-382.
- ROMANO J.C., BENSOUSSAN N., YOUNES W. A.N., ARLHAC D., 2000. - Anomalies thermiques dans les eaux du golfe de Marseille durant l'été 1999. Une explication partielle de la mortalité d'invertébrés fixés. *C. R. Acad. Sci.*, 323 : 415-427.
- SABATÉS A., ZABALA M., GARCÍA-RUBIES A., 2003. - Larval fish communities in the Medes Islands Marine Reserve (North-west Mediterranean). *J. Plank. Res.*, 25: 1035-1046.
- SABATÉS A., OLIVAR M.P., SALAT J., PALOMERA I., ALEMANY F., 2007. - Physical and biological processes controlling the distribution of fish larvae in the NW Mediterranean. *Prog. Oceanogr.*, 74 (2): 355-376.

- SALAT J., PASCUAL J., 2006. - Principales tendencias climatológicas en el Mediterráneo Noroccidental, a partir de más de 30 años de observaciones oceanográficas y meteorológicas en la costa catalana. En: *Clima, sociedad y medio ambiente. Publicaciones de la Asociación Española de Climatología*, Zaragoza: 283-290.
- SHANNON C.E., 1948. - A mathematical theory of communication. *Bell Sys. Tech. J.*, 27: 379-423.
- TSIKLIRAS A.C., ANTONOPOULOU E., STERGIU K.I., 2010. - Spawning period of Mediterranean marine fishes. *Rev. Fish. Biol. Fisheries.*, 20: 499-538.
- VARGAS YÁÑEZ M., 2010. - *Cambio climático en el Mediterráneo español*. Inst. Español de Oceanografía publ.: 1-177.