

# L'ichtyofaune associée aux fonds coralligènes de l'île de Port-Cros (Var, Provence, France) – assemblages et rythmes diurnes

Fanny WITKOWSKI\*, Aurélie VION, Marc BOUCHOUCHA\*

Ifremer, Laboratoire LER/PAC, Zone portuaire de Brégaillon, 83507 La Seyne-sur-Mer, France.

\*Contacts : fanny.witkowski@ifremer.fr ; marc.bouchoucha@ifremer.fr

**Résumé.** Les rythmes diurnes des téléostéens et leur comportement ont été peu étudiés dans les fonds coralligènes et sont difficiles à échantillonner. Dans cette étude, des systèmes vidéo autonomes et programmables ont été utilisés afin d'analyser les variations spatio-temporelles des populations de téléostéens à micro-échelle. L'ichtyofaune a été filmée toutes les heures durant le jour entre 27 et 37 m de profondeur, dans trois stations de fonds coralligènes de l'île de Port-Cros. 62 séquences vidéo ont permis d'identifier 25 espèces de téléostéens (21 genres, 11 familles). Des variations temporelles significatives de la richesse spécifique, de la structure de l'assemblage et des abondances des téléostéens ont été observées à l'échelle des heures, avec des différences intraspécifiques. Le comportement (activité principale, comportement social interspécifique, mobilité) changeait significativement en fonction de l'heure. Un pourcentage plus élevé d'individus mobiles et solitaires de *Coris julis* a été observé le soir par rapport au reste de la journée. L'alimentation avait lieu essentiellement le matin (*Coris julis*) ou en milieu de journée (*Diplodus vulgaris*). Les moteurs principaux des variations du comportement diurne semblent être liés à l'alimentation ainsi qu'aux stratégies d'évitement des prédateurs.

**Mots-clés :** fonds coralligènes, ichtyofaune, rythmes diurnes, comportement, systèmes vidéo sous-marine.

**Abstract.** Fish fauna associated with coralligenous habitats in Port-Cros Island (Var, Provence, France) - assemblages and diurnal rhythms. Diurnal rhythms of fish species and their behaviour have been poorly studied in the coralligenous habitat and are difficult to sample. Within this study, autonomous and programmable video systems were used to analyse spatio-temporal variations of fish populations at micro-scale. Fish fauna was filmed hourly during day time in a depth between 27 and 37 m in three stations in coralligenous habitats around Port-Cros Island (South of France). 62 videos allowed to identify 25 fish species (21 genera, 11 families). Significant temporal variations were observed for the species richness, the assemblage structure and fish abundances at the scale of the hour, with interspecies differences. The behaviour (main activity, interspecific social behaviour and mobility) changed significantly in function of time of day. A greater percentage of mobile and solitary individuals of *Coris julis* were observed at the end of the day compared to the rest of the day. Feeding occurred mainly in the morning (*Coris julis*) or in the middle of the day (*Diplodus vulgaris*). Driving forces of diurnal behavioural variations seem to be linked to feeding and predator-avoiding strategies.

**Keywords:** coralligenous habitat, fish fauna, diurnal rhythms, behaviour, under-water video systems.

## Introduction

L'intensité de la lumière et la photopériode sont les forces motrices des rythmes d'activités des animaux marins, en particulier chez les animaux très mobiles comme les téléostéens (Pulcini *et al.*, 2008). Les changements périodiques, comme l'alternance jour et nuit, sont prévisibles. L'organisme peut donc synchroniser ses activités avec les cycles de la lumière, un concept connu sous le nom d'horloge biologique (Morgan, 2004). Cette synchronisation représente de nombreux avantages métaboliques et physiologiques pour les organismes (Morgan, 2004). Les rythmes d'activité des téléostéens sont bien connus dans des conditions contrôlées en laboratoire, mais ont été peu étudiés en conditions naturelles (Helfman, 1993 ; Azzurro *et al.*, 2013). Cela est en partie dû aux méthodes d'échantillonnage, souvent limitées dans leur possibilité de reproductivité temporelle et généralement restreintes à une certaine profondeur.

Dans un objectif de meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes marins, il est impératif d'acquérir plus d'informations sur les rythmes d'activités des téléostéens en relation avec l'utilisation spatiale de leurs habitats. Cela est d'autant plus important dans des habitats prioritaires peu étudiés, comme les fonds coralligènes. Deuxième habitat benthique le plus diversifié après les herbiers de posidonies, les fonds coralligènes constituent un des «hotspots» de diversité spécifique (voir Boudouresque, 2014, pour le concept de biodiversité) de la Méditerranée. Grâce à sa stratification verticale complexe, cet habitat abrite 20 % des espèces méditerranéennes, dont 315 espèces de macroalgues<sup>1</sup>, 1 241 espèces d'invertébrés et 110 espèces de téléostéens (Ballesteros, 2006). Ce sont des bio-concrétionnements formés par des macroalgues calcaires sciaphiles<sup>2</sup> qui constituent un substrat favorable à l'installation d'organismes dressés ou encroûtants, ainsi qu'aux animaux bio-constructeurs. Ils se développent généralement dans la zone mésophotique côtière entre -20 et -120 m (Ballesteros, 2006), en fonction de la sédimentation (Balata *et al.*, 2005), des nutriments (Piazzi *et al.*, 2011), de la lumière, de la turbidité et de la profondeur (Piazzi et Balata, 2011).

Alors que l'ichtyofaune des écosystèmes adjacents tels que les roches infralittorales à algues photophiles, les herbiers à *Posidonia*

---

<sup>1</sup> Les macroalgues constituent un ensemble polyphylétique, impossible à définir par des caractères génétiques, morphologiques, cytologiques, biochimiques et/ou écologiques. Ici, nous désignons sous le terme coutumier de 'macroalgues' l'ensemble constitué par les chlorobiontes pluricellulaires, les rhodobiontes pluricellulaires (règne des Archaeplastida) et les phéophycées (règne des straménopiles). Voir Boudouresque (2015) et Boudouresque *et al.* (2015).

<sup>2</sup> Ces macroalgues sciaphiles prospèrent à une lumière d'un niveau de 0.05 % et 3 % du niveau d'irradiance de la surface (Ballesteros *et al.*, 2006).

*oceanica* et les fonds meubles sont bien étudiés en Méditerranée (Renones *et al.*, 1997 ; Letourneur *et al.*, 2001 ; La Mesa *et al.*, 2011), les peuplements ichtyologiques associés aux fonds coralligènes sont moins connus. Une partie de l'explication réside dans les difficultés d'accès et d'échantillonnage dans les fonds coralligènes, en particulier à cause de la profondeur. Plusieurs études ont dressé un inventaire des espèces de téléostéens observables dans les fonds coralligènes (Harmelin, 1990 ; Guidetti *et al.*, 2002 ; Casellato et Stefanon, 2008). En revanche, à notre connaissance peu ou pas d'études ont été réalisées sur les variations temporelles de l'ichtyofaune dans cet habitat.

Les rythmes temporels de l'ichtyofaune ont souvent été étudiés à une échelle temporelle large, comme les variations annuelles, saisonnières ou mensuelles (Guidetti *et al.*, 2002 ; Moranta *et al.*, 2006 ; Deudero *et al.*, 2008 ; Condal *et al.*, 2012 ; Koeck *et al.*, 2014). À une échelle plus fine, les variations diurnes et nocturnes des communautés ichtyologiques ont été largement étudiées. Ainsi, en Méditerranée, diverses méthodes d'échantillonnage, comme le chalutage (Letourneur *et al.*, 2001 ; Carpentieri *et al.*, 2005), les systèmes hydroacoustiques (Fabi et Sala, 2002), les recensements visuels (Azzuro *et al.*, 2007 ; Lök *et al.*, 2008) ou la vidéo sous-marine (Aguzzi *et al.*, 2013) ont permis de relever un faible recouvrement des assemblages jour / nuit, ainsi qu'une plus faible abondance la nuit. Par contre, les rythmes diurnes des assemblages demeurent aujourd'hui mal connus. Plusieurs moteurs peuvent expliquer les variations temporelles des assemblages ichtyques à l'échelle de la journée : la recherche de nourriture (Polunin et Klumpp, 1989 ; Piet et Guruge, 1997 ; Carpentieri *et al.*, 2005), le risque de prédation (Nagelkerken *et al.*, 2000 ; Hammerschlag *et al.*, 2010), la recherche d'un abri (Hobson, 1972), les interactions sociales (Freon *et al.*, 1996 ; Begout-Anras *et al.*, 1997) ou la reproduction (Samoilys, 1997).

Compte tenu du manque de connaissances des variations temporelles des téléostéens à courte échelle de temps dans les habitats d'intérêt écologique particulier, cette étude vise à étudier les rythmes diurnes de leurs abondances et de leurs activités dans les fonds coralligènes. Quels sont les assemblages de téléostéens associés aux fonds coralligènes ? Est-ce que leurs compositions spécifiques, leurs abondances et leurs activités varient au cours d'une journée ?

## **Matériel et méthodes**

### **La zone d'étude**

La zone d'étude se situe dans la zone du cœur du Parc national de Port-Cros (PC par la suite), au sud-est de l'île de Port-Cros, au niveau de la pointe du Vaisseau (Fig. 1). Cette dernière présente à l'Est des

formations coralligènes, à une profondeur comprise entre 30 et 45 m (Harmelin, 1990). Ces fonds coralligènes sont d'un intérêt écologique remarquable avec une priorité de conservation élevée (Astruch *et al.*, 2012). La plongée, la pêche artisanale et le réchauffement climatique sont les pressions anthropiques principales qui s'exercent sur cet habitat (Astruch *et al.*, 2012). Cette zone est caractérisée par un faciès à « *Lithophyllum / Halimedetum tunae* », une communauté de coralligènes typiques des eaux peu profondes. Elle abrite en moyenne 76 espèces par 10 m<sup>2</sup> (Ballesteros, 2006).

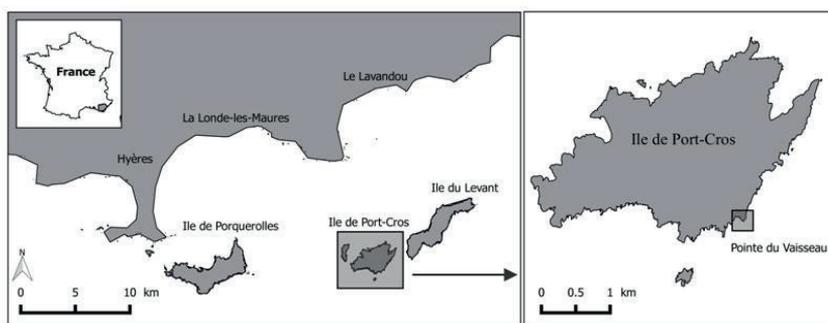


Figure 1. Localisation de la zone d'étude et du site échantillonné.

### Outil d'échantillonnage : le système vidéo MICASTAV

L'échantillonnage de l'ichtyofaune a été effectué par systèmes vidéo sous-marine rotatifs appelés « MICASTAV » (Module d'Imagerie Côtier Autonome et STations Vidéo), développés par l'Ifremer (Pelletier *et al.*, 2012). Le système se compose d'un trépied lesté et d'un caisson étanche contenant une caméra vidéo Haute Définition et un moteur, permettant une rotation séquentielle suivant des angles prédéfinis (Fig. 2). De plus, le système est équipé d'une minuterie pour un allumage automatique de la caméra à des intervalles et pour des durées programmés. A chaque allumage, la caméra effectue trois « rotations » composées de six « secteurs » d'un angle de 60° filmés chacun pendant 30 secondes. La totalité d'une rotation est donc filmée en 3 minutes (six secteurs de 30 secondes) (Pelletier *et al.*, 2012).

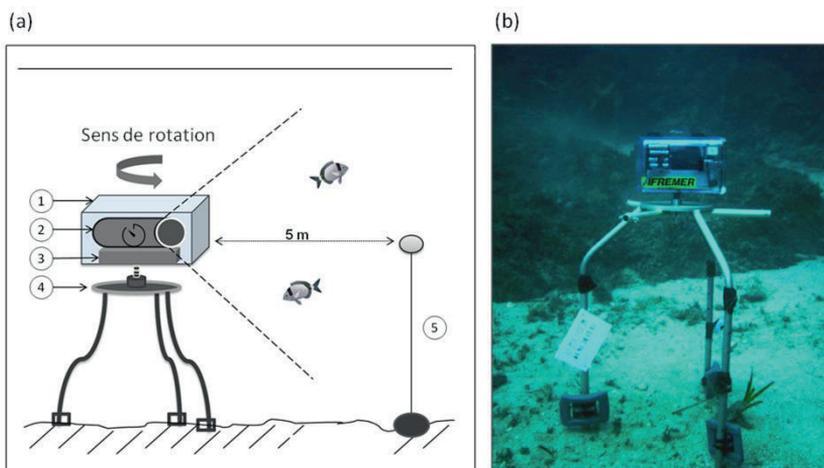


Figure 2. (a) Schéma du système vidéo « MICASTAV ». Il se compose d'un caisson étanche (1), d'une caméra Haute Définition avec une minuterie (2), d'un moteur (3) et d'un trépied lesté (4). Des cibles composées de flotteurs en polyuréthane lestés (5) ont été placées dans un rayon de 5 m autour du système vidéo pour une meilleure estimation de la distance. (b) Photo du système vidéo placé dans la zone d'étude.

### Protocole de mise en place du système

Trois stations ont été étudiées en février 2014 (du 25 au 26 février 2014) et en mars 2014 (du 5 au 7 mars 2014), à 150 m de la Pointe du Vaisseau à PC (données GPS : 42°59.679'N ; 06°24.473'E). Les stations 1 et 2 ont été placées respectivement à -30 m et à -33 m, à proximité du tombant de concrétionnement à pente abrupte, dans un milieu sableux entrecoupé d'éboulis de coralligènes. Il s'agit d'un microhabitat à complexité structurale élevée, avec des peuplements d'espèces dressées (notamment *Eunicella cavolini*, *Eunicella singularis* et *Paramuricea clavata*). La troisième station, à 36 m de profondeur, a été positionnée au niveau d'une pente douce en bas du tombant, à proximité d'un fond sableux, avec des éboulis de concrétionnement, couverts de macroalgues.

A chaque station, un système vidéo a été posé en plongée, de façon stable sur des surfaces horizontales et a été laissé sur place entre 24 (station 3) et 48 heures consécutives (stations 1, 2). Les caméras se sont allumées toutes les heures pendant 9 minutes, de 7:00 à 18:00 (GTM+1) (Tabl. I). A chaque allumage, la caméra a effectué trois rotations complètes (« une séquence horaire »), ce qui représente 9 minutes d'observation par heure. Sur une journée, 12 séquences horaires ont donc été obtenues, permettant un temps d'observation journalier de 108 minutes (12 x 9 minutes). L'effort d'échantillonnage est détaillé dans le tableau I. De plus, des flotteurs en polyuréthane,

attachés à un lest par un fil nylon, ont été placés à deux endroits dans un rayon de 5 m autour du système vidéo afin de faciliter l'estimation de la distance des individus lors des analyses vidéo.

**Tableau I.** Nombre de séquences horaires analysables en fonction des heures par station et nombre total de séquences horaires. A la station 3, les observations ont commencé à 13:00 le premier jour (25/02/2014) et se sont terminées à 12:00 le lendemain (26/02/2014). Aux stations 1 et 2, les observations ont commencé respectivement à 12:00 et à 13:00 le premier jour (5/03/2014) et se sont terminées à 12:00 le troisième jour (7/03/2014).

Horaire	Station 1 du 5 au 7/03/2014	Station 2	Station 3 Du 25 au 26/02/2014	Total
7:00	2	0	0	2
8:00	2	2	1	5
9:00	2	2	1	5
10:00	2	2	1	5
11:00	2	2	1	5
12:00	3	2	1	6
13:00	2	2	2	6
14:00	2	2	2	6
15:00	2	2	2	6
16:00	2	2	2	6
17:00	2	2	2	6
18:00	2	2	0	4
<b>Total</b>	<b>25</b>	<b>22</b>	<b>15</b>	<b>62</b>

### Analyse des vidéos et traitement statistique des données

Pour chaque séquence horaire, chaque individu présent sur l'image a été identifié visuellement par un observateur jusqu'au plus haut niveau de taxonomie possible. L'abondance a été exprimée en nombre d'individus par comptage. Les abondances relatives moyennes sur les trois rotations ont été retenues. Trois groupes d'espèces ont été créés pour les espèces difficiles à identifier à partir d'images vidéo (*Spicara* spp. / *Boops boops* (Linnaeus, 1758) ; *Parablennius rouxi* (Cocco, 1833) / *Gobius vittatus* (Vinciguerra, 1883) et pour les espèces difficiles à quantifier séparément dû à leur agrégation en banc (*Anthias anthias* (Linnaeus, 1758) / *Chromis chromis* (Linnaeus, 1758). Afin d'éviter les doubles comptages des individus, dans la mesure du possible, le sens de rotation de la caméra ainsi que les trajectoires et certaines caractéristiques des individus ont été pris en compte. De plus, le comportement de chaque individu a été identifié selon trois types de comportement (activité principale, comportement social, mobilité). Leurs modalités sont détaillées dans le tableau II. Pour chacun des types de comportement, les pourcentages moyens d'individus ont été calculés par modalité, et cela par séquence horaire et par espèce.

Les différences des richesses spécifiques et des abondances relatives des six espèces les plus abondantes (> 0.5 % de l'abondance totale) ont été explorées en fonction des stations et de l'heure à l'aide de PERMANOVAs univariées. Les différences en termes d'assemblages et de comportement (activité principale, comportement social, mobilité) en fonction des stations et de l'heure ont été analysées avec des PERMANOVAs multivariées. Le facteur station (3 modalités : station 1, 2 ou 3) a été traité en tant que facteur aléatoire, tandis que le facteur heure (10 à 12 modalités selon la station : 7:00, 8:00, ..., 18:00) a été traité en tant que facteur fixe. Les données ont subi une transformation racine quatrième, à l'exception des données de pourcentages des comportements qui n'ont pas été transformées. La distance euclidienne a été utilisée comme critère de ressemblance pour les données de richesse spécifique et d'abondance des six espèces les plus abondantes. Pour les autres données (assemblages, types de comportement), l'indice de Bray-Curtis a été choisi pour les calculs de similarité (Clarke et Warwick, 2001). Les p-values ont été calculées avec 9 999 permutations aléatoires sous un modèle réduit de Type III de la somme des carrés (Anderson, 2001). Le seuil de significativité a été fixé à  $p = 0.05$ . Pour les termes qui se révèlent significatifs lors des tests principaux de la PERMANOVA, des comparaisons par paires ont été effectuées (Anderson, 2006). Enfin, les différences des dispersions des groupes issus des facteurs significatifs ont été analysées afin de vérifier si les créations des groupes de données par les facteurs stations et heure sont dues aux différences de dispersion des données. Pour cela, des tests d'homogénéité des dispersions multivariées PERMDISP ont été effectués. Toutes ces analyses ont été réalisées avec le logiciel PRIMER V6 et la PERMANOVA+ add-on (Clarke et Warwick, 2001).

**Tableau II.** Comportements et modalités observés pour chaque individu de toutes les espèces identifiées. Les définitions des modalités des types d'activités ont été définies à partir des travaux de Fulton et Bellwood (2002) et de Milazzo *et al.* (2013).

Comportement	Modalité du comportement
Activité principale	<p><b>Alimentation</b> : l'individu s'alimente ou est observé à la recherche de nourriture.</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Espèces se nourrissant près du substrat (macrophages carnivores, herbivores, etc.) : leur tête est inclinée vers le substrat et les mâchoires sont juste au-dessus, ou en contact avec le substrat.</li> <li>- Espèces planctonophages se nourrissant dans la colonne d'eau : leur bouche s'ouvre et se ferme rapidement, à plusieurs reprises, pendant un intervalle de temps très court.</li> <li>- Prédateurs piscivores : l'individu est observé en train de chasser ou de consommer une proie.</li> </ul> <p><b>Nage / activité non identifiée</b> :</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- L'individu est observé en train de se déplacer avec une vitesse de nage constante. Son corps est orienté parallèlement au substrat.</li> <li>- L'activité principale de l'individu n'a pas pu être identifiée, il peut être au repos, à la recherche de nourriture, en reproduction ou autres.</li> </ul>

Comportement	Modalité du comportement
Comportement social intra-spécifique	<p><b>Solitaire</b> : l'individu est observé seul sans les congénères de son espèce.</p> <p><b>Petit groupe</b> : les individus forment des petits groupes (2 à 10 individus) avec les congénères de leur espèce. Les individus du groupe montrent soit la même activité principale, soit des activités principales différentes.</p> <p><b>Grégaire</b> : les individus sont observés en banc (&gt; 10 individus) avec un comportement homogène grégaire pour l'ensemble des individus du banc.</p>
Mobilité	<p><b>Sédentaire</b> : l'individu est observé constamment sans quitter la zone d'observation du système vidéo à l'échelle d'une rotation. Il semble s'alimenter, chercher de la nourriture ou être au repos (stationnaire avec le corps parallèle au-dessus ou proche du substrat).</p> <p><b>Mobile</b> : l'individu quitte la zone d'observation du système vidéo à l'échelle d'une rotation. Il semble être de passage (vitesse de nage constante et orientation du corps parallèle au substrat), ou alors s'alimenter / chercher de la nourriture.</p>

## Résultats

### Description générale des assemblages

Au total, 62 séquences horaires de 9 minutes ont été analysées, ce qui correspond à un temps d'observation de 9 heures et 18 minutes et à un temps d'analyse de 47 à 62 heures (45-60 minutes d'analyse par séquence horaire). Sur l'ensemble des stations, 25 espèces appartenant à 21 genres et 11 familles ont été recensées. Les Serranidae et les Pomacentridae dominent en abondance. La structure des peuplements est caractérisée par deux espèces fortement abondantes (le groupe des *Chromis chromis* / *Anthias anthias* représente 90 % de l'abondance), une faiblement abondante (*Coris julis* (Linnaeus, 1758) avec 5 % de l'abondance totale) et 22 dont l'abondance ne dépasse pas 5 % de l'abondance totale (Tabl. III). En termes de fréquence d'occurrence, *Coris julis* et *Chromis chromis* / *Anthias anthias* représentent les espèces les plus présentes (observées dans 100 % des séquences vidéo). D'autres espèces fréquentes sont les *Diplodus vulgaris* (Geoffroy Saint Hilaire, 1817), *Serranus cabrilla* et *Dentex dentex* (Linnaeus, 1758), qui ont été recensées respectivement dans 95 %, 82 % et 79 % des séquences vidéo (Tabl. III). Parmi les espèces d'intérêt patrimonial ou commercial, des mérours bruns (*Epinephelus marginatus*) (Lowe, 1834) et des grands prédateurs pélagiques comme les Scombridae (bonites, thons, etc.) et les *Sphyraena* spp. ont également été observés dans respectivement 21 % et 23 % des séquences vidéo.

**Tableau III.** Liste des espèces avec leurs abondances observées totales (somme des abondances moyennes sur les trois rotations par séquence horaire), leurs abondances relatives (pourcentage d'abondance d'une espèce par rapport à la somme de l'abondance observée totale de toutes les espèces) et la fréquence d'occurrence de chaque espèce sur toutes les séquences horaires.

Famille	Genre espèce	Abondance observée totale	Abondance relative	Fréquence d'occurrence
	<i>Coris julis</i>	1 589	5,38 %	100%
	<i>Labrus merula</i>	1	< 0.01 %	3%
Labridae	<i>Symphodus doderleini</i>	61	0.21 %	63%
	<i>Symphodus mediterraneus</i>	5	0.02 %	18%
	<i>Symphodus melanocercus</i>	14	0.05 %	32%
	<i>Symphodus tinca</i>	6	0.02 %	23%
	Mullidae	<i>Mullus surmuletus</i>	27	0.09 %
Phycidae	<i>Phycis phycis</i>	1	< 0.01 %	2%
Scombridae	Scombridae indéterminé	8	0.03 %	15%
Serranidae	<i>Epinephelus marginatus</i>	6	0.02 %	21%
	<i>Serranus cabrilla</i>	61	0.21 %	82%
	<i>Dentex dentex</i>	67	0.23 %	79%
	<i>Diplodus puntazzo</i>	14	0.05 %	31%
	<i>Diplodus sargus</i>	5	0.02 %	16%
Sparidae	<i>Diplodus vulgaris</i>	146	0.49 %	95%
	<i>Oblada melanura</i>	30	0.10 %	13%
	<i>Pagellus erythrinus</i>	4	0.01 %	15%
	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	98	0.33 %	71%
Sphyraenidae	<i>Sphyraena</i> spp.	6	0.02 %	10%
<u>Groupe sp1</u>				
Serranidae	<i>Anthias anthias</i>	26 635	90.14 %	100%
Pomacentridae	<i>Chromis chromis</i>			
<u>Groupe sp2</u>				
Blenniidae	<i>Parablennius rouxi</i>	10	0.03 %	23%
Gobiidae	<i>Gobius vittatus</i>			
<u>Groupe sp3</u>				
Centracanthidae	<i>Spicara</i> spp.	757	2.56 %	50%
Sparidae	<i>Boops boops</i>			
<b>Total</b>		<b>29 550</b>	<b>100 %</b>	<b>-</b>

## La richesse spécifique

En moyenne,  $10.0 \pm 2.1$  (erreur-standard) espèces ont été observées par séquence horaire. Les richesses spécifiques sont significativement différentes entre les stations ( $p = 0.0109$ ) (Tabl. IV). Les stations 1 et 2 ont significativement plus d'espèces (respectivement  $10.9 \pm 2.4$  et  $10.0 \pm 1.6$  espèces) en comparaison à la station 3 ( $8.8 \pm 1.8$  espèces). Des différences significatives de richesse spécifique en fonction des heures de la journée sont également observées ( $p = 0.0053$  ; Tabl. IV). En effet, la richesse spécifique est significativement différente entre 12:00 et les heures crépusculaires (7:00, 17:00, 18:00) ( $p \leq 0.05$  ; Tabl. IV). Il en est de même entre 7:00 et 8:00 ( $p = 0.0167$ ) et entre 7:00 et 14:00 ( $p \leq 0.0393$  ; Tabl. IV). En moyenne, moins d'espèces sont observées en début et fin de la journée par rapport au reste de la journée (Fig. 3a). Les différences des dispersions ne se révèlent pas significatives pour les groupes par station ( $p = 0.095$ ) et par heure ( $p = 0.506$ ). Cela conforte donc les résultats : les richesses spécifiques observées sont différentes en fonction de la station et des heures. Ces regroupements ne sont pas dus à des différences de dispersion des observations.

## L'assemblage

Une différence hautement significative de la structure des peuplements ichthyologiques a été observée entre les stations ( $p = 0.0001$ ) ainsi qu'entre les heures ( $p = 0.0164$  ; Tabl. IV). En revanche, l'interaction entre ces facteurs n'est pas significative ( $p = 0.8573$  ; Tabl. IV), l'heure agit donc de la même façon quelle que soit la station. Les assemblages montrent des différences significatives entre 7:00 et 8:00 / 12:00 / 14:00 ( $p \leq 0.0325$ ), ainsi qu'entre le soir (18:00) et 13:00 / 14:00 ( $p \leq 0.0147$ ). Aucune différence de dispersion n'a été constatée entre les trois groupes des stations ( $p = 0.6372$ ) et entre les groupes horaires ( $p = 0.1726$ ). Cela confirme les résultats de la PERMANOVA : les abondances relatives et les assemblages diffèrent en fonction de la station ou de l'heure, et ces regroupements ne sont pas dus à des différences de dispersion des observations.

Tableau IV. PERMANOVA basée (a) sur la distance euclidienne des données de la richesse spécifique et (b) sur l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis des données d'assemblage en réponse aux facteurs heure et station, et leurs interactions. Les p-values en gras sont statistiquement significatives ( $p \leq 0.05$ ). « Df » = degré de liberté, « MS » = somme moyenne des carrés, « F » = Pseudo-F, « p » = p-value issue des permutations.

Source	(a) Richesse spécifique				(b) Assemblage		
	df	MS	F	p	MS	F	p
Heure (H)	11	0.017	3.80	<b>0.0053</b>	540	1.58	<b>0.0164</b>
Station (S)	2	0.039	5.50	<b>0.0109</b>	2 268	5.52	<b>0.0001</b>
H x S	19	0.004	0.61	0.8743	340	0.83	0.8573
Résidus	29	0.007			411		
Total	61						

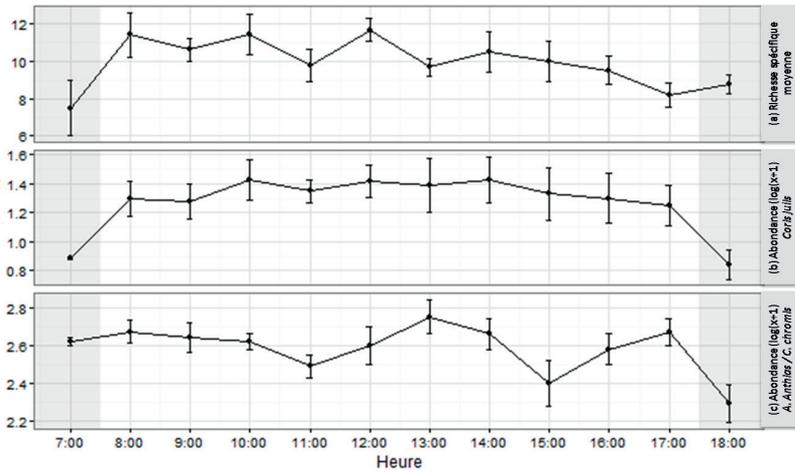


Figure 3. Rythme diurne (a) de la richesse spécifique moyenne et erreurs standards (barres verticales), des abondances (Log (moyenne + 1)) et erreurs standards (b) de *Coris julis* et (c) du groupe *Anthias anthias* / *Chromis chromis*.

### Rythmes diurnes des espèces les plus abondantes

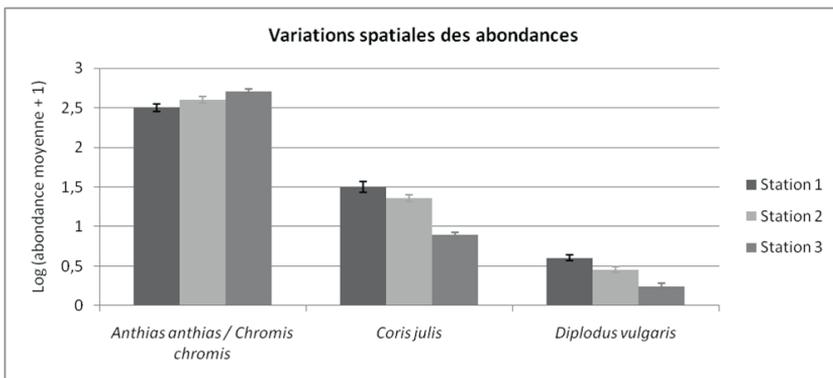
En ce qui concerne les variations temporelles, pour les six espèces constituant au moins 0.5 % de l'abondance (Tabl. IV), l'heure représente uniquement une source de variabilité des abondances de trois espèces : de *Coris julis* ( $p = 0.0004$ ) et du groupe *Anthias anthias* / *Chromis chromis* ( $p = 0.0308$ ) (Tabl. V).

Les abondances de *Coris julis* sont significativement différentes entre 7:00 et toutes les autres heures de la journée ( $p \leq 0.0327$ ), à l'exception de 18:00 ( $p = 0.5566$ ). Les abondances de *Coris julis* suivent une courbe en cloche : elles augmentent progressivement dans la journée, et diminuent en fin d'après-midi (Fig. 3b). Les abondances du groupe *Anthias anthias* / *Chromis chromis* diffèrent de façon significative entre le soir (18:00) et 13:00 / 14:00 / 17:00 ( $p \leq 0.0040$ ), ainsi qu'entre le matin (7:00) et 16:00 ( $p = 0.0378$ ) (Fig. 3c).

Au niveau des variations spatiales, les abondances relatives des *Anthias anthias* / *Chromis chromis*, *Coris julis* et *Diplodus vulgaris* sont significativement différentes entre les stations ( $p \leq 0.0320$ ) (Tabl. V). Les deux dernières espèces montrent des abondances moyennes faibles à la station 3 par rapport aux stations 1 et 2 (Fig. 4).

**Tableau V.** Résumé des résultats de la PERMANOVA basée sur la distance euclidienne des données des espèces avec une abondance relative > 0.5 % en réponse aux facteurs heure, station et leurs interactions. « df » = degré de liberté, « MS » = somme moyenne des carrés, « F » = Pseudo-F, « p » = p-value issue des permutations.

Source	df	(a) <i>Coris julis</i>			(b) <i>Diplodus vulgaris</i>			(c) <i>Anthias anthias / Chromis chromis</i>			(d) <i>Spicara spp. / Boops boops</i>		
		MS	F	p	MS	F	p	MS	F	p	MS	F	p
Heure (H)	11	0.3850	8.42	<b>0.0004</b>	0.0583	2.81	<b>0.0308</b>	0.4354	0.51	0.9005	1.3759	1.53	0.2032
Station (S)	2	3.2761	79.87	<b>0.0001</b>	0.9929	3.82	<b>0.0320</b>	0.8878	13.91	<b>0.0040</b>	0.1330	0.10	0.9074
H x S	19	0.0457	1.12	0.3908	0.1139	0.66	0.8168	0.1537	1.60	0.1436	0.8918	0.66	0.8383
Résidus	29	0.0410			0.0714			0.2325			1.3610		
Total	61												



**Figure 4.** Abondances moyennes sur les stations et erreurs standard (barres verticales) des *Anthias anthias / Chromis chromis*, *Coris julis* et de *Diplodus vulgaris* par station (stations 1 et 2 : du 5 au 7/03/2014 ; station 3 : du 25 au 26/02/2014).

### Rythmes diurnes d'activités

Le comportement a été analysé pour les espèces les plus fréquentes : *Coris julis*, *Anthias anthias / Chromis chromis* et *Diplodus vulgaris*. Compte tenu du faible nombre d'observations, le comportement des espèces dont la fréquence était inférieure à 95 % n'a pas été analysé.

Quand on analyse les différents types de comportements de *Coris julis*, *Anthias anthias / Chromis chromis* et *Diplodus vulgaris*, on constate que les heures crépusculaires (7:00, 18:00) correspondent à une période de changements du comportement, avec une diminution du pourcentage d'individus en phase d'alimentation et davantage d'individus solitaires et mobiles (Fig. 5).

**Tableau VI.** Résumé des résultats de la PERMANOVA des données de pourcentages d'individus des espèces observées par catégories en réponse aux facteurs heure, station et leurs interactions pour (a) *Anthias anthias* / *Chromis chromis*, (b) *Coris julis* et (c) *Diplodus vulgaris*. Types de comportement : AP = activité principale (alimentation, nage / autres comportements) ; CS = comportement social intraspécifique (solitaire, petit groupe, grégaire) ; MS = mobile ou sédentaire. Ns :  $p \geq 0.05$  ; \* :  $p < 0.05$  ; \*\* :  $p \leq 0.01$  ; \*\*\* :  $p \leq 0.001$ .

Source	(a) <i>Anthias anthias</i> / <i>Chromis chromis</i>			(b) <i>Coris julis</i>			(c) <i>Diplodus vulgaris</i>		
	AP	CS	MS	AP	CS	MS	AP	CS	MS
Heure (H)	ns	ns	ns	*	*	***	*	ns	ns
Station (S)	ns	ns	*	ns	***	***	ns	ns	ns
S x H	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns

L'activité principale (alimentation ou nage / autres comportements) diffère de façon significative en fonction de l'heure pour *Coris julis* ( $p = 0.0471$ ) et *Diplodus vulgaris* ( $p = 0.0540$ ) (Tabl. VI). Pour ces espèces, l'alimentation est l'activité dominante dans la matinée, alors qu'elle devient minoritaire en fin de journée (Fig. 5). Ainsi,  $75 \pm 10$  % des individus de *Coris julis* sont observés en train de s'alimenter à 9:00, alors que seulement  $8 \pm 4$  % des individus s'alimentent vers 18:00 (Fig. 5). Il est de même pour *Diplodus vulgaris* :  $88 \pm 6$  % des individus s'alimentent vers 11:00, comparés à  $34 \pm 20$  % vers 18:00 (Fig. 5). En revanche, aucune différence significative de l'activité principale n'a été observée en fonction de la station ( $p \geq 0.3587$ ) (Tabl. VI).

Le comportement social intraspécifique des *Coris julis* (solitaires ou en petit groupe) est impacté par le moment de la journée ( $p = 0.0118$ ), ainsi que par la station ( $p = 0.0001$ ) (Tabl. VI). Alors que les individus forment des petits groupes pendant la journée (entre 65 à 82 % entre 7:00 et 17:00), la majorité des individus ( $74 \pm 9$  %) devient solitaire à la fin de la journée (18:00) (Fig. 5). Pour les autres espèces, aucune différence significative n'a été observée pour le comportement social intraspécifique (heure :  $p \geq 0.086$  ; station :  $p \geq 0.2328$ ).

Enfin, la mobilité et la sédentarité montrent des variations temporelles et spatiales pour *Coris julis* (heure :  $p = 0.0004$ ; station :  $p = 0.0001$ ) et les *Anthias anthias* / *Chromis chromis* (station :  $p = 0.0247$ ) (Tabl. VI). Pour ces espèces, les individus restent plutôt sédentaires pendant la journée (entre 71 et 99 % des individus), alors qu'ils se montrent très mobiles en début de journée ( $47 \pm 9$  % des *Anthias anthias* / *Chromis chromis* sont mobiles vers 7:00) et en fin de journée ( $82 \pm 6$  % des *Coris julis* et  $46 \pm 21$  % des *Anthias anthias* / *Chromis chromis* sont mobiles vers 18:00) (Fig. 5).

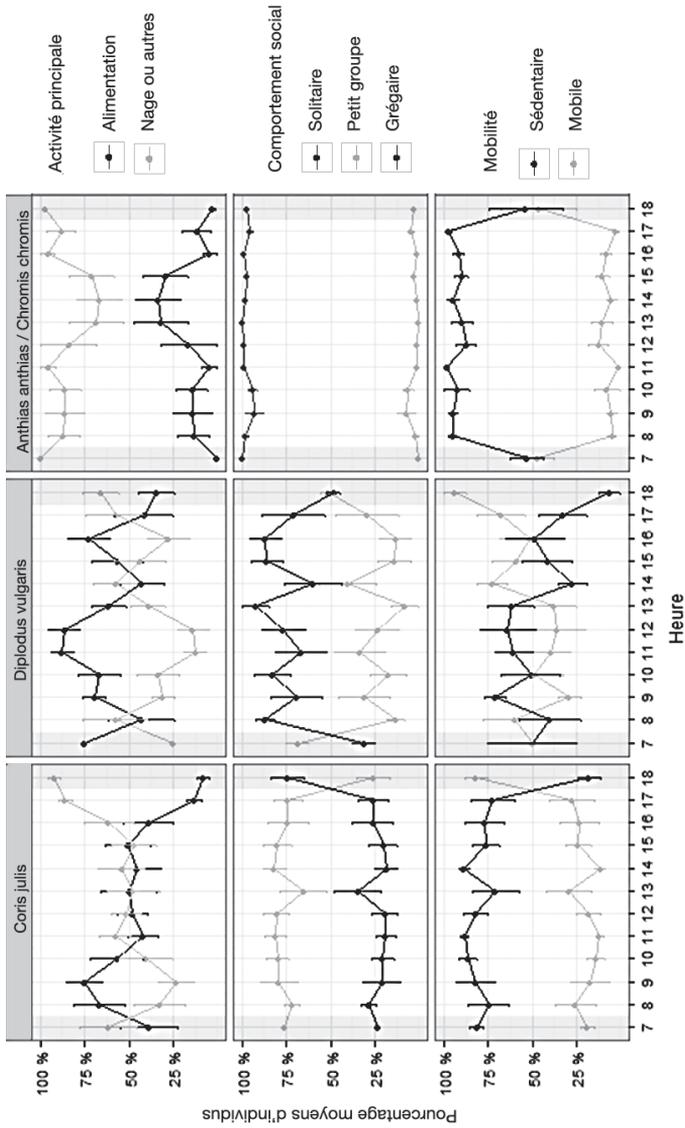


Figure 5. Rythme diurne des trois types de comportement pour *Coris julis*, *Diplodus vulgaris* et *Anthias anthias / Chromis chromis*. Pourcentages moyens et erreurs standards (barres verticales) d'individus en alimentation ou en nage / ou autres (comportement non identifié) ; d'individus solitaires, en petits groupes ou grégaires, d'individus sédentaires ou mobiles.

## Discussion

Pour cette étude, la méthode d'observation en vidéo a été choisie afin d'analyser l'assemblage de l'ichtyofaune au cours de la journée au sein de l'habitat complexe des fonds coralligènes entre 30 et 36 m de profondeur. L'observation en vidéo permet un grand nombre de réplifications spatiales et temporelles, et cela même à des profondeurs importantes (Hannah et Blume, 2012 ; Pelletier *et al.*, 2012 ; Mallet et Pelletier, 2014 ; Mallet *et al.*, 2014). Cette haute reproductibilité représente des avantages non négligeables par rapport aux outils d'échantillonnage non destructifs conventionnels, comme les comptages visuels en plongée (UVC par la suite ; Harmelin-Vivien *et al.*, 1985). En effet, il aurait été difficile de reproduire nos observations en plongée, à la même fréquence, à la même profondeur et avec le même observateur. Dans notre étude, 12 comptages vidéo de 9 minutes ont été réalisés par jour. Jusqu'à présent, les études similaires sur les rythmes diurnes des téléostéens présentent une fréquence d'échantillonnage plus faible, de l'ordre de 3 à 8 comptages par jour (Colton et Alevizon, 1981 ; Spyker et van den Berghe, 1995 ; Santos *et al.*, 2002 ; Willis *et al.*, 2006 ; Azzurro *et al.*, 2013). Ainsi, même si elle a été réalisée sur un nombre limité de stations, notre étude représente une réelle avancée. De plus, la structure statique et discrète du système vidéo permet de s'affranchir du biais dû à la présence d'un plongeur (Chapman *et al.*, 1974 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 1985 ; Kulbicki, 1998 ; Dickens *et al.*, 2011). Le comportement de l'ichtyofaune peut donc être observé avec une perturbation moindre (Mallet *et al.*, 2014). Grâce à cette méthode, nous avons observé des variations significatives de la richesse spécifique, des assemblages et abondances de téléostéens en fonction de l'heure de la journée. De plus, une rythmicité des activités de certaines espèces a été observée. A l'inverse, des paramètres récoltés grâce aux recensements visuels en plongée sous-marine, tels que l'abondance par unité de surface, la taille des individus et l'identification précise des espèces sont inaccessibles avec les techniques vidéo.

### Assemblage de téléostéens dans les fonds coralligènes

Au cours de notre étude, 25 espèces ont été observées. Cette richesse spécifique est inférieure à ce qui a été recensé dans le même habitat des fonds coralligènes dans d'autres études en Méditerranée : une richesse spécifique de 27 à 33 espèces est reportée en UVC (Harmelin, 1990 (33 sp. dans le même site) ; Tunesi et Vacchi, 1993 (27 sp. à Portofino, Italie) ; Guidetti *et al.*, 2002 (32 sp. dans les Pouilles, SE Italie) ; Soldo et Glavicic, 2013 (32 sp. en Adriatique)). Quand on compare les assemblages, on constate que les espèces supplémentaires des autres études par rapport à la nôtre sont surtout

des espèces cryptiques peu mobiles, comme les gobies et les blennies. En effet, les systèmes vidéo sont adaptés pour détecter efficacement les espèces visibles en pleine eau ou au-dessus du fond et les espèces cibles de grande taille, alors que les espèces cryptiques et les espèces de petite taille sont mieux observées en UVC (Willis, 2001 ; Hannah et Blume, 2012 ; Mallet et Pelletier, 2014 ; Mallet *et al.*, 2014). Une richesse spécifique et une abondance moindre en vidéo par rapports aux UVC a déjà été reportée (Francour *et al.*, 1999 ; Pelletier *et al.*, 2010 ; Burge *et al.*, 2012), surtout pour des espèces de petite taille (Mallet *et al.*, 2014). L'orientation fixe de la caméra dans la colonne d'eau, comparée au champ de vision plus large d'un plongeur, explique en partie cette différence.

### Variations temporelles

Les fonds coralligènes représentent un écosystème complexe, proposant un large choix de micro-habitats pour les téléostéens et invertébrés et abritent une richesse spécifique élevée. Dans ce type d'environnement, un partitionnement du temps entre les espèces est généralement observé (Letourneur *et al.*, 2001). En effet, la création de niches écologiques temporelles permet d'éviter la compétition intra- ou interspécifique pour les ressources alimentaires (Kronfeld-Schor et Dayan, 2003). La majorité des espèces présente un partitionnement diurne, nocturne ou crépusculaire de leurs niches écologiques (Hobson, 1972 ; Kronfeld-Schor et Dayan, 2003). Dans notre étude, les espèces diurnes principales sont représentées par les *Anthias anthias* / *Chromis chromis*, *Coris julis*, *Serranus cabrilla*, *Diplodus vulgaris* et *Dentex dentex*. Elles ont été observées tout au long de la journée, quelle que soit la station, et cela avec une fréquence d'occurrence élevée ( $\geq 79$  %).

Des variations des abondances en fonction de l'heure ont été observées pour certaines espèces (*Coris julis*, *Diplodus vulgaris*). Des variations intra-journalières de l'abondance ont déjà été observées dans d'autres études (Azzurro *et al.*, 2013). Une courbe en cloche des abondances est généralement observée pour les espèces diurnes, avec des faibles abondances le matin et le soir et un pic au milieu de la journée (Spyker et van den Berghe, 1995 ; Santos *et al.*, 2002 ; Aguzzi *et al.*, 2013). Les courbes d'évolution temporelle des abondances de *Coris julis* observées dans notre étude confirment ces observations. En revanche, ces observations ne sont pas les mêmes pour les autres espèces diurnes (*Diplodus vulgaris*, *Anthias anthias* / *Chromis chromis*, *Spicara* spp. / *Boops boops*). Cela concorde avec d'autres études, qui montrent que les rythmes des espèces diurnes sont très diversifiés entre les espèces (Colton et Alevizon, 1981 ; Spyker et van den Berghe, 1995). Chaque espèce adapte différemment son rythme d'activités

en fonction de ses besoins. A l'échelle des heures, les moteurs des variations temporelles sont principalement liés à l'utilisation de l'habitat, qui varie en fonction des rythmes d'alimentation (Burrows *et al.*, 1994 ; Piet et Guruge, 1997) et en fonction de la stratégie d'évitement des prédateurs (Burrows *et al.*, 1994 ; Gibson *et al.*, 1998 ; Arrington et Winemiller, 2003).

Nos résultats révèlent des heures préférentielles pour l'alimentation de certaines espèces. L'alimentation est généralement limitée à la période de la journée pendant laquelle la nourriture est abondante, le risque de prédation réduit et le rapport mortalité / alimentation est minimisé (Clark et Levy, 1988 ; Lóopez-Olmeada *et al.*, 2006). Dans notre étude, l'alimentation a eu essentiellement lieu le matin (*Coris julis*) ou en milieu de journée (*Diplodus vulgaris*), alors que le pourcentage d'individus qui s'alimentent diminue progressivement dans l'après-midi. Le poisson s'alimente pendant les heures de la journée durant lesquelles la conversion énergétique de la nourriture est la plus efficace (Begout-Anras, 1995) et l'accessibilité aux proies optimale. Cette adaptation des rythmes d'activité se fait en fonction des variations de gammes de longueurs d'ondes de la lumière au cours de la journée (Begout-Anras *et al.*, 1997) mais aussi de l'accessibilité des proies.

Lors de notre étude, les abondances des *Coris julis*, *Diplodus vulgaris* et *Anthias anthias* / *Chromis chromis* chutent progressivement dans l'après-midi avant d'atteindre de faibles valeurs d'abondance le soir. De plus, un changement net des activités a été constaté pour ces espèces pendant les périodes crépusculaires, avec une diminution du pourcentage d'individus en train de s'alimenter et une augmentation du pourcentage d'individus mobiles et solitaires. Le soir, les espèces diurnes migrent des zones d'alimentation exposées où elles ont passé la journée vers les zones sécurisées de repos pour y passer la nuit (Nagelkerken *et al.*, 2000), ou s'abritent dans les anfractuosités après le coucher du soleil (Harmelin, 1987). *Coris julis*, par exemple, quitte sa zone d'alimentation juste avant le coucher du soleil et y revient au lever (entre 10 et 20 minutes après) (Azzurro *et al.*, 2013). La nuit, elle s'abrite dans le sable et les anfractuosités (Videler, 1986). Ces changements sont typiquement observés pour les espèces diurnes (Hobson, 1972). Il y aurait une période de transition d'une durée de 20 minutes le soir, pendant laquelle les espèces diurnes se dispersent, accélèrent leur vitesse de nage et descendent afin de rejoindre leurs abris, tandis que les espèces nocturnes montent dans la colonne d'eau (Hobson, 1972). Nos observations confirment ces résultats.

## Variations spatiales à l'échelle des trois stations

Malgré la proximité des stations (située entre 10 et 20 m l'une de l'autre), des variations spatiales de la richesse spécifique, de la composition, des abondances relatives de certaines espèces et de certains types de comportements ont été constatées entre les trois stations. Ces variations spatiales peuvent s'expliquer par des degrés de complexité de l'habitat différents en fonction des stations. La zone d'étude est en effet globalement caractérisée par des encombres profonds du concrétionnement biogénique dont la complexité topographique et la porosité varient fortement à l'échelle de la dizaine de mètres. Or, diverses études soulignent que la richesse spécifique et les abondances des téléostéens évoluent en fonction du degré de complexité de l'habitat (Garcia-Charton et Perez-Ruzafa, 1998 ; Charbonnel *et al.*, 2002 ; Brokovich *et al.*, 2006 ; La Mesa *et al.*, 2011). Une forte hétérogénéité de la distribution et de l'abondance des espèces de macrophytes et d'invertébrés à l'échelle de la dizaine de mètres a également été démontrée dans les fonds coralligènes (Ferdeghini *et al.*, 2000 ; Bedini *et al.*, 2014). Ces observations peuvent expliquer les variations de la structure de l'ichtyofaune entre les stations.

## Limites de l'étude

Dans notre étude, une seule zone, la pointe du Vaisseau, a été échantillonnée pendant une seule période (hiver). Afin de confirmer les rythmes d'activités des téléostéens, il faudrait réaliser l'étude à des saisons différentes, dans les fonds coralligènes d'autres zones, ou alors comparer les rythmes d'activités des espèces dans d'autres types d'habitat, comme les herbiers à *Posidonia oceanica* ou les fonds rocheux infralittoraux. Il faudrait également tenir compte des classes de taille des espèces, car les besoins en nourriture et en abris diffèrent en fonction du stade de vie de l'animal. Lors de nos observations, les grands individus de *Coris julis* par exemple sont davantage observés seuls en fin de journée, alors que les jeunes adultes de petite taille ont tendance à s'agrèger en petits groupes et ne sont quasiment pas observés en fin d'après-midi.

Enfin, il est important de souligner que cette étude ne concerne que les variations des peuplements ichtyologiques au cours de la journée. Or, un échantillonnage nocturne aurait apporté des informations complémentaires. Un faible recouvrement des assemblages journaliers et nocturnes a été constaté dans d'autres études (Azzurro *et al.*, 2013). Les associations espèce-habitat, que l'on peut échantillonner le jour, ne sont pas forcément maintenues la nuit (Harvey *et al.*, 2012). Des échantillonnages nocturnes seraient une approche plus holistique et pourraient constituer un prolongement à cette étude.

## Conclusion

Cette étude a permis de valider l'intérêt de l'utilisation de la vidéo pour l'étude des variations spatio-temporelles à micro-échelle de l'ichtyofaune et de son comportement, notamment à des profondeurs importantes. Son utilisation sur les fonds coralligènes autour de l'île de Port-Cros a permis de recenser 25 espèces formant des assemblages similaires à ceux des fonds rocheux infralittoraux.

Des variations spatiales à l'échelle du micro-habitat ont été observées. Elles peuvent s'expliquer par des degrés différents de complexité et la porosité des fonds coralligènes. Des variations temporelles à l'échelle des heures de la richesse spécifique, de la structure de l'assemblage et des abondances des téléostéens ont été constatées avec des différences interspécifiques.

Cette étude a également permis d'analyser le comportement des espèces les plus fréquentes associées à cet habitat particulier. L'alimentation ainsi que la stratégie d'évitement des prédateurs semblent être les moteurs principaux du comportement diurne de l'ichtyofaune. Cependant, cette étude n'offre que des résultats préliminaires. En effet, compte tenu des variations observées, sa répétition dans le temps et l'espace permettrait de conforter ses conclusions.

**Remerciements.** Nous tenons à remercier l'équipe du Parc national de Port-Cros de nous avoir permis l'accès à la zone d'étude. Nous remercions également l'équipe scientifique du Parc et les reviewers pour la relecture, ainsi que Jennifer Greer (Ifremer) pour la vérification de l'abstract en anglais. Enfin, nous remercions Christophe Ravel, Benoist De Vogüé et Fabienne Chavanon de l'Ifremer pour le travail de pose et de récupération des caméras. Merci également à Stéphane Sartoretto (Ifremer) pour son implication sur le terrain et pour la relecture de cet article, ainsi qu'à Danielle L'Hostis (Ifremer) pour la relecture.

## Références

- AGUZZI J., SBRAGAGLIA V., SANTAMARIA G., DEL RIO J., SARDA F., NOGUERAS M., MANUEL A., 2013. - Daily activity rhythms in temperate coastal fishes: insights from cabled observatory video monitoring. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 486: 223-236.
- ANDERSON M.J., 2001. - A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.*, 26: 32-46.
- ANDERSON M.J., 2006. - Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 62: 245-253.
- ARRINGTON D.A., WINEMILLER K.O., 2003. - Diel changeover in sandbank fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *J. Fish. Biol.*, 63: 442-459.
- ASTRUCH P., BOUDOURESQUE C.F., BONHOMME D., GOJJARD A., ANTONIOLI P. A., BONHOMME P., PEREZ T., RUITTON S. DE SAINT-MARTIN T., VERLAQUE M., 2012. - Mapping and state of conservation of benthic marine habitats and assemblages of Port-Cros national Park (Provence, France, northwestern Mediterranean Sea). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 26: 45-90.

- AZZURRO E., PAIS A., CONSOLI P., ANDALORO F., 2007. - Evaluating day-night changes in shallow Mediterranean rocky reef fish assemblages by visual census. *Mar. Biol.*, 151: 2245-2253.
- AZZURRO E., AGUZZI J., MAYNOU F., CHIESA J.J., SAVINI d., 2013. - Diel rhythms in shallow Mediterranean rocky-reef fishes: a chronobiological approach with the help of trained volunteers. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 93(2): 461-470.
- BALATA D., PIAZZI L., CECCHI E., CINELLI F., 2005. - Variability of Mediterranean coralligenous assemblages subject to local variation in sediment deposition. *Mar. Environ. Res.*, 60: 403-421.
- BALLESTEROS E., 2006. - Mediterranean coralligenous assemblages: a synthesis of present knowledge. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 44: 123-195.
- BEDINI R., BONECHI L., PIAZZI L., 2014. - Spatial and temporal variability of mobile macro-invertebrate assemblages associated to coralligenous habitat. *Mediterr. Mar. Sci.*, 15(2): 302-312.
- BEGOUT-ANRAS M.L., 1995. - Demand-feeding behaviour of sea bass kept in ponds: diel and seasonal patterns, and influences of environmental factors. *Aquacult. Int.*: 186-195.
- BEGOUT-ANRAS M.L., Lagardere J. P., Lafaye J. Y., 1997. - Diel activity rhythm of sea-bass tracked in a natural environment: group effects on swimming patterns and amplitudes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 162-168.
- BOUDOURESQUE C.F., 2014. - Insights into the diversity of the biodiversity concept. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 28: 65-86.
- BOUDOURESQUE C.F., 2015. - Taxonomy and phylogeny of unicellular eukaryotes. In : *Environmental microbiology : fundamentals and applications. Microbial ecology.* Bertrand J.C., Caumette P., Lebaron P., Matheron R., Normand P., Sime-Ngando T. (éds.), Springer publ. : 191-257.
- BOUDOURESQUE C.F., CAUMETTE P., BERTRAND J.C., NORMAND P., SIME-NGANDO T., 2015. -Systematic and evolution of microorganisms : general concepts. In : *Environmental microbiology: Fundamentals and applications. Microbial ecology.* Bertrand J.C., Caumette P., Lebaron P., Matheron R., Normand P., Sime-Ngando T. (éds.), Springer publ.: 107-144.
- BROKOVICH E., BARANES A., GOREN M., 2006. - Habitat structure determines coral reef fish assemblages at the northern tip of the Red Sea. *Ecol. Indic.*, 6: 494-507.
- BURGE E.J., ATACK J.D., ANDREWS C., BINDER B.M., HART Z.D., WOOD A.C., BOHRER L.E., JAGANNATHAN K., 2012. - Underwater Video Monitoring of groupers and the associated hard-bottom reef fish assemblage of North Carolina. *B. Mar. Sci.*, 88: 15-38.
- BURROWS M.T., GIBSON R.N., ROBB L., COMELY C.A., 1994. - Temporal patterns of movement in juvenile flatfishes and their predators: underwater television observations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 177(2): 251-268.
- CARPENTIERI P., COLLOCA F., ARDIZZONE G.D., 2005. Day-night variations in the demersal nekton assemblage on the Mediterranean shelf-break. *Estuar. Coast. Shelf. S.*, 63: 577-588.
- CASELLATO S., STEFANON A., 2008. - Coralligenous habitat in the northern Adriatic Sea: an overview. *Mar. Ecol.*, 29: 321-341.
- CHARBONNEL E., SERRE C., RUITTON S., HARMELIN J.G., JENSEN A., 2002. - Effects of increased habitat complexity on fish assemblages associated with large artificial reef units (French Mediterranean coast). *ICES J. Mar. Sci.*, 59: 208-213.

- CHAPMAN C.J., JOHNSTONE A.D.F., DUNN J.R., CREASEY D.J., 1974. - Reactions of fish to sound generated by divers' open-circuit underwater breathing apparatus. *Mar. Biol.*, 27: 357-366.
- COLTON D.E., ALEVIZON W.S., 1981. - Diurnal variability in a fish assemblage of a Bahamian coral reef. *Env. Biol. Fish.*, 6(3/4): 341-345.
- CONDAL F., AGUZZI J., SARDA F., NOGUERAS M., CADENA J., COSTA C., DEL RIO J., MANUEL A., 2012. - Seasonal rhythm in a Mediterranean coastal fish community as monitored by a cabled observatory. *Mar. Biol.*, 159: 2809-2817.
- CLARK C.W., LEVY D.A., 1988. - Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the anti-predation window. *Am. Nat.*, 131: 271-290.
- CLARKE K.R., WARWICK R.M., 2001. - *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 2nd edition. PRIMER-E, Plymouth.
- DEUDERO S., MOREY G., FRAU A., MORANTA J., MORENO I., 2008. - Temporal trends of littoral fishes at deep *Posidonia oceanica* seagrass meadows in a temperate coastal zone. *J. Marine Syst.*, 70: 182-195.
- DICKENS L., GOATLEY C.H.R., TANNER J.K., BELLWOOD D.R., 2011. - Quantifying relative diver effects in underwater visual censuses. *Plos One*, 6: e18965. doi:10.1371/journal.pone.0018965.
- FABI G., SALA A., 2002. - An assessment of biomass and diel activity of fish at an artificial reef (Adriatic Sea) using a stationary hydroacoustic technique. *ICES J. Mar. Sci.*, 59: 411-420.
- FERDEGHINI F., ACUNTO S., COCITO S., CINELLI F., 2000. - Variability at different spatial scales of a coralligenous assemblage at Giannutri Island (Tuscan Archipelago, northwest Mediterranean). *Hydrobiologia*, 440: 27-36.
- FRANCOUR P., LIRET C., HARVEY E., 1999. - Comparison of fish abundance estimates made by remote underwater video and visual census. *Naturalista Sicil.*, 23: 155-168.
- FREON P., GERLOTTO F., SORIA M., 1996. - Diel variability of school structure with special reference to transition periods. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 459-464.
- FULTON C.J., BELLWOOD D.R., 2002. - Patterns of foraging in Labrid fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 226: 135-142.
- GARCIA-CHARTON J.A., PEREZ-RUZAF A., 1998. - Correlation between habitat structure and a rocky reef fish assemblage in the Southwest Mediterranean. *Mar. Ecol.*, 19(2): 111-128.
- GIBSON R.N., PIHL L., BURROWS M.T., MODIN J., WENNHAGE H., NICKELL L.A., 1998. - Diel movements of juvenile plaice *Pleuronectes platessa* in relation to predators, competitors, food availability and abiotic factors on a microtidal nursery ground. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 165: 145-159.
- GUIDETTI P., TERLIZZI A., FRASCHETTI S., BOERO F., 2002. - Spatio-temporal variability in fish assemblages associated with coralligenous formations in south eastern Apulia (SE Italy). *Ital. J. Zool.*, 69(4): 325-331.
- HAMMERSCHLAG N., HEITHAUS M.R., SERAFY J.E., 2010. - The influence of predation risk and food supply on nocturnal fish foraging distributions along a subtropical mangrove-seagrass ecotone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 414: 223-235.
- HANNAH R.W., BLUME M.T.O., 2012. - Tests of an experimental unbaited video lander as a marine fish survey tool for high-relief deepwater rocky reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 430-431: 1-9.

- HARME LIN J.G., 1987. - Structure et variabilité de l'ichtyofaune d'une zone rocheuse protégée en Méditerranée (Parc national de Port-Cros, France). *Mar. Ecol.*, 8: 263-284.
- HARME LIN J.G., 1990. - Ichtyofaune des fonds rocheux de Méditerranée: structure du peuplement du coralligène de l'île de Port-Cros (Parc national, France). *Mésogée*, 50: 23-30.
- HARME LIN-VIVIEN M.L., HARME LIN J.G., CHAUVET C., DUVAL C., GALZIN R., LEJEUNE P., BARNABÉ G., BLANC F., CHEVALIER R., DUCLERC J., LASSERRE G., 1985. - The underwater observation of fish communities and fish populations: methods and problems. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 40(44): 467-539.
- HARVEY E.S., BUTLER J.J., MCLEAN D.L., SHAND J., 2012. - Contrasting habitat use of diurnal and nocturnal fish assemblages in temperate Western Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 426-427: 78-86.
- HELFMAN G.S., 1993. - Fish behaviour by day, night and twilight. *Behaviour of teleost Fishes*. Pitcher T.J. (ed.), London: Chapman & Hall: 479-512.
- HOBSON E.S., 1972. - Activity of Hawaiian reef fishes during the evening and morning transitions between daylight and darkness. *Fishery Bulletin. B.-NOAA*, 70(3): 715-740.
- KOECK B., PASTOR J., SARAGONI G., DALIAS N., PAYROT J., LENFANT P., 2014. - Diel and seasonal movement pattern of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* inside a marine reserve. *Mar. Environ. Res.*, 94: 38-47.
- KRONFELD-SCHOR N., DAYAN T., 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annu. Rev. of Ecol. Evol. Syst.*, 34: 153-181.
- KULBICKI M., 1998. - How the acquired behaviour of commercial reef fishes may influence the results obtained from visual censuses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 222: 11-30.
- LA MESA G., MOLINARI A., GAMBACCINI S., TUNESI L., 2011. - Spatial pattern of coastal fish assemblages in different habitats in North-western Mediterranean. *Mar. Ecol.*, 32: 104-114.
- LETOURNEUR Y., DARNAUDE A., SALEN-PICARD C., HARME LIN-VIVIEN M., 2001. Spatial and temporal variations of fish assemblages in a shallow Mediterranean softbottom area (Gulf of Fos, France). *Oceanologica Acta*, 24(3): 273-285.
- LÓPEZ-OLMEDA J.F., MADRID J.A., SÁNCHEZ-VÁZQUEZ F.J., 2006. - Melatonin effects on food intake and activity rhythms in two fish species with different activity patterns: Diurnal (goldfish) and nocturnal (tench). *Comp. Biochem. Phys. A*, 144: 180-187.
- LÖK A., GÜL B., ULAS A., OZAN DÜZBASTILAR F., METIN C., 2008. - Diel variations on the fish assemblages at artificial reefs in two different environments of the Aegean Sea (Western coast of Turkey). *Turk. J. Fish. Aquat. Sci.*, 8: 79-85.
- MALLET D., PELLETIER D., 2014. - Underwater video techniques for observing coastal marine biodiversity: A review of sixty years of publications (1952-2012). *Fish. Res.*, 154: 44-62.
- MALLET D., WANTIEZ L., LEMOUELLIC S., VIGLIOLA L., PELLETIER D., 2014. - Complementarity of rotating video and underwater visual census for assessing species richness, frequency and density of reef fish on coral reef slopes. *Plos One*, 9(1): e84344. doi:10.1371/journal.pone.0084344.

- MILAZZO M., MIRTO S., DOMENICI P., GRISTINA M., 2013. - Who's hot and who's not: ocean warming alters species dominance through competitive displacement. *J. Anim. Ecol.*, 82: 287–289. doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.02034.x
- MORANTA J., PALMER M., MOREY G., RUIZ A., MORALES-NIN B., 2006. - Multi-scale spatial variability in fish assemblages associated with *Posidonia oceanica* meadows in the Western Mediterranean Sea. *Estuar. Coast. Shelf. S.*, 68(3): 579-592.
- MORGAN E., 2004. - Ecological significance of biological clocks. *Biol. Rhythm Res.*, 35: 3-12. doi: 10.1080/09291010412331313205.
- NAGELKERKEN I., DORENBOSCH M., VERBERK W.C.E.P., Cocheret de la Moriniere E., Van der Velde G., 2000. - Day-night shifts of fishes between shallow-water biotopes of a Caribbean bay, with emphasis on the nocturnal feeding of Haemulidae and Lutjanidae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 194: 55-64.
- PELLETIER D., LELEU K., MOU-THAM G., GUILLEMOT N., CHABANET P., 2010. - Comparison of visual census and high definition video transects for monitoring coral reef fish assemblages. *Fish. Res.*, 107: 84-93.
- PELLETIER D., LELEU K., MALLET D., MOU-THAM G., HERVE G., BOUREAU M., GUILPART N., 2012. - Remote high-definition rotating video enables fast spatial survey of marine underwater macrofauna and habitats. *Plos One*, 7(2): e30536. doi:10.1371/journal.pone.0030536.
- PIAZZI L., BALATA D., 2011. - Coralligenous habitat: patterns of vertical distribution of macroalgal assemblages. *Sci. Mar.*, 75(2): 399-406.
- PIAZZI L., GENNARO P., BALATA D., 2011. - Effects of nutrient enrichment on macroalgal coralligenous assemblages. *Mar. Polut. Bull.*, 62: 1830-1835.
- PIET G.J., GURUGE W.A.H.P., 1997. - Diel variation in feeding and vertical distribution of ten co-occurring fish species: consequences for resource partitioning. *Environ. Biol. Fish.*, 50: 293-307.
- POLUNIN N.V.C., klumpp D.W., 1989. - Ecological correlates of foraging periodicity in herbivorous reef fish of the Coral Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 126: 1-20.
- PULCINI D., COSTA C., AGUZZI J., CATAUDELLA S., 2008. - Light and shape: a contribution to demonstrate morphological differences in diurnal and nocturnal teleosts. *J. Morphol.*, 269: 375-385.
- RENONES O., MORANTA J., COLL J., MORALES-Jin B., 1997. - Rocky bottom fish communities of Cabrera Archipelago National Park (Mallorca, Western Mediterranean). *Sci. Mar.*, 61(4): 495-506.
- SAMOILYS M.A., 1997. - Periodicity of spawning aggregations of coral trout *Plectropomus leopardus* (Pisces: Serranidae) on the northern Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 160: 149-159.
- SANTOS M.N., MONTEIRO C.C., GASPAS M.B., 2002. - Short communication, Diurnal variations in the fish assemblage at an artificial reef. *ICES J. Mar. Sci.*, 59: 32-35.
- SOLDO A., Glavicic I., 2013. - Fish communities and their depth distribution at vertical coralligenous reefs in the Adriatic. *Prépublication Rapp. Comm. Intl. Mer Mediterr.*, 40 : 776.
- SPYKER K.A., VAN DEN BERGHE E.P., 1995. - Diurnal abundance patterns of Mediterranean fishes assessed on fixed transects by scuba divers. *T. Am. Fish. Soc.*, 124(2): 216-224. doi:10.1577/1548-8659(1995)124<0216:DAPOM-F>2.3.CO;2.

- TUNESI L., Vacchi M., 1993. - Indagini visuali in immersione nell'area marina di Portofino: applicazione di un metodo per lo studio dei popolamenti ittici. *Biol. Mar.*, 1: 355-360.
- VIDELER J.J., 1986. - Sleep under sand cover of the Labrid fish *Coris julis*. *Sleep '86*, W.P. Koella, F. Obal, H. Schulz and P. Visser, eds., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 145-147.
- WILLIS T.J., 2001. - Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *J. Fish Biol.*, 59: 1401-1408.
- WILLIS T.J., BADALAMENTI F., MILAZZO M., 2006. - Diel variability in counts of reef fishes and its implications for monitoring. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 331: 108-120.