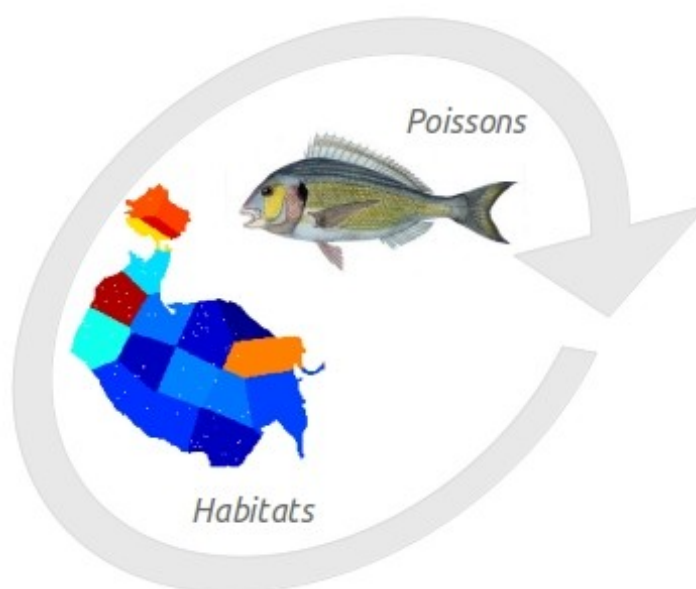


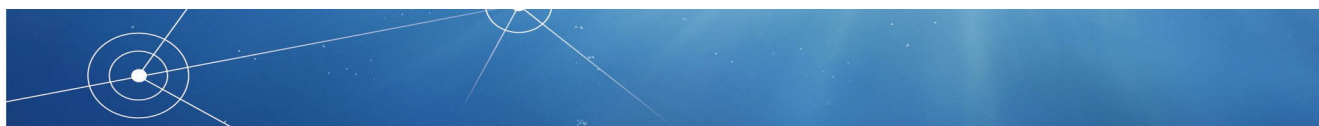
ODE/UL/LER-LR

Ouisse Vincent • Bourjea Jérôme • Iotti Marie • Mignucci Alexandre • Darnaude Audrey

# Rôle des lagunes littorales dans le cycle biologique des poissons méditerranéens : comprendre pour mieux préserver



Projet NURSE – Rapport final





## Fiche documentaire

<b>Titre du rapport :</b> Rôle des lagunes littorales dans le cycle biologique des poissons méditerranéens: comprendre pour mieux préserver	
<b>Référence interne</b> :	<b>Date de publication</b> :
R.ODE/UL/LERLR 22-20	Décembre 2022
<b>Diffusion :</b>	<b>Version</b> : 1.0.0
<input checked="" type="checkbox"/> libre (internet)	<b>Référence de l'illustration de couverture</b>
<input type="checkbox"/> restreinte (intranet) - date de levée d'embargo : AAA/MM/JJ	
<input type="checkbox"/> interdite (confidentielle) - date de levée de confidentialité : AAA/MM/JJ	
<b>Langue(s)</b> : Français/Anglais	
<b>Résumé/ Abstract :</b>	
<p>Les lagunes méditerranéennes sont aujourd'hui décrites comme des habitats essentiels au cycle de vie de nombreuses espèces de poissons côtiers qu'elles soient sédentaires ou migratrices. Ces masses d'eau, relativement confinées, présentes en effet des caractéristiques environnementales permettant de maximiser la croissance des juvéniles et d'optimiser la survie des adultes (abondance en nourriture, température plus élevée, prédation limitée...) mais celles-ci varient spatialement et temporellement au sein même d'une lagune sous l'influence de facteurs naturels et anthropiques. Comprendre le lien entre les habitats et les poissons nécessite donc de qualifier et quantifier ces interactions à ces échelles de temps et d'espace afin d'être en mesure d'adapter in fine la gestion de ces milieux pour renforcer leurs rôles dans le cycle de vie des espèces de poissons lagunaires et côtiers. Au stade juvénile, l'attractivité des habitats lagunaires varieraient selon l'espèce et le stade de vie, aussi bien pour les juvéniles des espèces migratrices que pour ceux des espèces résidentes. La présence de macrophytes et en particulier de macroalgues sur le fond jouerait un rôle essentiel en structurant d'une part les habitats pour les juvéniles (zone de refuge, abris de proies) et en contribuant d'autre part au régime trophique de manière directe ou indirecte. Ces résultats permettent de mieux définir la notion de nurserie en considérant une mosaïque d'habitats qui assure des fonctions complémentaires pour les juvéniles de poissons. Au stade adulte, la dynamique spatiale de trois espèces modèle (<i>Dicentrarchus labrax</i>, <i>Salpa salpa</i> et <i>Sparus aurata</i>) en relation avec les habitats que ces lagunes suivie par télémétrie acoustique illustre le rôle clés de ces habitats lagunaire probablement en fournissant un habitat d'alimentation répondant à leurs besoins en termes de croissance. Pour ces trois espèces, un</p>	

effet saisonnier important dans sa fréquentation, essentiellement durant la phase hivernale en lien avec les basses températures et la phase de reproduction a ainsi pu être démontré avec une forte fidélité d'une année sur l'autre à la lagune. Sur la base de ces nouvelles connaissances, le maintien ou la restauration des fonctions assurées par une mosaïque d'habitats lagunaires semble ainsi être un des futurs enjeux majeurs au vu de la fragilité de ces écosystèmes aux pressions anthropiques an particulier aujourd'hui dans un contexte de changement climatique, de dégradation des habitats et d'absence de mesures de gestions des pêcheries durables.

**Mots-clés/ Key words :**

Habitat, Poissons, Lagunes, Écologie trophique, Macroalgues, Télémétrie acoustique

**Comment citer ce document :**

Ouisse Vincent, Bourjea Jérôme, Iotti Marie, Mignucci Alexandre, Darnaude Audrey (2023). Rôle des lagunes littorales dans le cycle biologique des poissons méditerranéens: comprendre pour mieux préserver. 187p

**Disponibilité des données de la recherche :**

**DOI :**

<b>Commanditaire du rapport</b> : Office Française de la biodiversité	
<b>Nom / référence du contrat</b> :	
<input type="checkbox"/> Rapport intermédiaire (réf. bibliographique : XXX) <input checked="" type="checkbox"/> Rapport définitif	
<b>Projets dans lesquels ce rapport s'inscrit</b> : Projet NURSE (2018-2022)	
<b>Auteur(s) / adresse mail</b>	<b>Affiliation / Direction / Service, laboratoire</b>
<b>Ouisse Vincent</b>	vincent.ouisse@ifremer.fr
<b>Bourjea Jérôme</b>	jerome.bourjea@ifremer.fr
<b>Iotti Marie</b>	marie.iotti@ifremer.fr
<b>Mignucci Alexandre</b>	alexandre.mignucci@ifremer.fr
<b>Darnaude Audrey</b>	audrey.darnaude@cnrs.fr
Destinataire : Office Française de la biodiversité	
<b>Validé par</b> :	

## Table des matières

<b>1 Contexte général et objectifs du projet.....</b>	<b>7</b>
<b>2 Site Atelier.....</b>	<b>9</b>
<b>3 Volet juvénile.....</b>	<b>12</b>
3.1 Contexte.....	12
3.2 Objectifs principaux et structuration de la thèse.....	26
3.3 Comment la diversité des habitats influence la distribution des juvéniles de poissons dans les lagunes.....	27
3.4 Contribution des macroalgues au régime alimentaire des juvéniles de poissons dans les lagunes méditerranéennes.....	32
3.5 Conclusions – Volet Juvénile.....	69
<b>4 Volet adulte.....</b>	<b>71</b>
4.1 Contexte.....	71
4.2 Matériel et Méthodes.....	72
4.3 Principaux résultats.....	74
4.4 Conclusions – Volet Adulte.....	76
4.5 Pistes de projets à développer en lien avec la présente étude.....	77
<b>5 Références bibliographiques.....</b>	<b>78</b>
<b>6 Annexes.....</b>	<b>98</b>
6.1 Spatio temporal Variation of Shallow Microhabitats and Associated Juvenile Fish Assemblages in a Mediterranean Lagoon (2023).....	98
6.2 Differences in juvenile and adult microhabitat preferences for three resident fish species in a Mediterranean lagoon (en préparation).....	143
6.3 Isotopie et Acide Gras : deux traceurs naturels.....	170
6.4 Signature isotopique des sources utilisées dans les modèles de mélange.....	188

## 1 Contexte général et objectifs du projet

Cette action s'inscrit dans le cadre de l'acquisition de connaissance nécessaire au développement et la fiabilisation d'indicateurs DCE permettant de qualifier l'état écologique des masses d'eau lagunaires méditerranéennes. A terme, cette action permettra :

- de hiérarchiser les facteurs naturels et anthropiques influençant la répartition spatiale et temporelle des principales espèces de poissons à leur stade juvénile et adulte.
- de définir une stratégie spatiale et temporelle de travail pour la qualification de ces milieux vis-à-vis des pressions, adaptée aux milieux confinés tels que les lagunes méditerranéennes.

Depuis 2006, un travail a été engagé pour définir un indicateur basé sur les poissons dans le cadre de l'application de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) dans les lagunes méditerranéennes françaises. Pour cela, douze lagunes (1 à 8 stations par lagunes, 2 saisons) ont fait l'objet d'un échantillonnage lors des deux campagnes d'échantillonnage entre 2006 et 2010-2011. Malgré un protocole d'échantillonnage standardisé et des campagnes conséquentes, le traitement des données basé sur les guildes trophiques et écologiques n'a pas permis à ce jour d'aboutir à la définition d'un indicateur pertinent permettant de qualifier l'état de la masse d'eau. Les campagnes se sont révélées relativement complexes et onéreuses. Les résultats sont variables et ne semblent être ni en accord avec les autres indicateurs (colonne d'eau et macrophytes) ni en lien avec les pressions (significativité écologique). Aussi, le suivi du paramètre « poissons » dans les lagunes méditerranéennes françaises est suspendu et la question de la pertinence de cet élément de qualité dans le cadre de la DCE est posée. Au niveau européen, seuls les italiens semblent aujourd'hui disposer d'un indicateur « poissons » pertinent dans leur lagune. Celui-ci est basé sur une approche par habitat. Dans ce contexte, les résultats issus de l'expertise « Habitat et Poissons » menée en 2016 (Ouisse et al., 2017) préconise la mise en place d'actions de recherche centrées sur la cartographie fine des habitats en lagune basée sur classification standardisée et la compréhension du lien entre les différents stades de vie des espèces de poissons (juvéniles et adultes) et les typologies d'habitat définis précédemment. Des travaux sont actuellement menés sur la cartographie des habitats à l'échelle des lagunes méditerranéennes (Projet CHAMILA, Ifremer – AERMC, 2018-2023, Menu et al., 2019). Concernant le lien habitat-poissons, l'acquisition de connaissance doit intégrer les variabilités spatiale et temporelle des interactions en dissociant également le stade juvénile (notion de zone de nurserie) du stade adulte des poissons.

Concernant les juvéniles, un habitat est considéré comme nurserie s'il assure en moyenne une meilleure contribution au recrutement des adultes. Cette contribution se caractérise par la réunion de 4 critères : une abondance, un taux de survie des poissons plus importants ainsi qu'une croissance plus forte et une organisation spatiale qui ne freine pas la migration des juvéniles vers leur habitat d'adultes (Beck et al., 2001). Il a été

observé à travers l'étude des dynamiques de population et des réseaux trophiques des poissons côtiers à l'échelle de la mer Méditerranée, que la fréquentation des lagunes par les juvéniles variait selon les espèces et les conditions environnementales (Lenfant et al., 2015). Cependant peu d'études se sont concentrées sur les caractéristiques de l'habitat qui auraient pu expliquer la variabilité des peuplements de juvéniles présents dans les nurseries. Or une meilleure compréhension de ce lien habitat - poisson en lagune permettrait d'adapter la gestion des milieux côtiers afin de préserver / renforcer leur rôle de nurserie (Brehmer et al., 2011 ; Villeger et al., 2010). Les travaux menés en zone marine côtière soulignent que la complexité de l'habitat et l'abondance de nourriture définissent le rôle de nurserie des milieux (Darnaude *et al.*, 2001 ; Escalas *et al.*, 2015). Il a été montré, en particulier, que les habitats composés de macroalgues sont utilisés comme nurseries par les juvéniles (Beck *et al.*, 2001 ; Blandon and Ermagassen, 2014) et sont caractérisés par une complexité structurelle élevée qui confère un abri aux juvéniles de poissons (Cheminée et al., 2013). De plus, la présence de macroalgues améliorerait le réseau trophique des juvéniles de poissons, en augmentant la biodiversité de leurs proies potentielles, ce qui favorise leur croissance (Thiriet, 2014).

De nombreuses espèces utilisent aussi ces lagunes dans leur phase adulte, parmi lesquelles la daurade royale (*Sparus aurata*), le loup (*Dicentrarchus labrax*), le mullet (*Mugil sp.* et/ou *Liza sp.*), la saupe (*Sarpa salpa*) ou encore l'anguille (*Anguilla anguilla*). Mais la dynamique spatiale de ces espèces en relation avec les habitats que ces lagunes offrent, et leur connectivité saisonnière et les facteurs environnementaux motivant ces migrations avec la mer pour la phase de reproduction, restent très peu étudiées. Plus largement, la compréhension de l'effet de la qualité des habitats, de l'environnement, et plus largement des changements globaux, tels le réchauffement climatique, sur la condition des poissons et sur l'utilisation de l'espace par ces espèces nécessitent de comprendre leurs mouvements migratoires ainsi que les flux d'individus entre les différentes zones qu'elles occupent, que ce soit au sein d'une lagune, entre lagunes et avec la mer. Depuis, 2016, l'Ifremer a développé une étude pilote visant à utiliser la télémétrie acoustique pour comprendre l'utilisation spatio-temporelle des lagunes par la daurade royale. Cette étude a permis de développer et maîtriser les protocoles opératoires maintenant opérationnels d'implantation des marques et d'évaluer la qualité de cette technologie pour répondre à la question de l'utilisation de l'espace lagunaire.

Ainsi, sur le site atelier de la lagune du Prévost (Occitanie), ce projet visera à qualifier et quantifier les interactions entre les habitats et les poissons au sein des lagunes méditerranéennes aussi bien au stade juvénile qu'au stade adulte. Le volet « juvénile » s'attachera à (i) identifier les descripteurs fonctionnels décrivant les habitats en lagune, (ii) évaluer la fréquentation de ces différents habitats par le peuplement des juvéniles de poissons et enfin (iii) évaluer la contribution de ces habitats à la survie et à la croissance des juvéniles de poissons. Ciblant les principales espèces utilisant les lagunes durant leur phase adulte (daurade royale, loup, mullet et saupe), le volet « adulte » s'attachera à décrire et comprendre (i) les patrons d'utilisation des lagunes dans le temps et dans l'espace, (ii) les niveaux de connectivité inter lagunes et mer/lagune et enfin (iii) le rôle joué par les variables environnementales pour façonner ces patrons.



## 2 Site Atelier

Autrefois une seule et même lagune, le complexe lagunaire des étangs palavasiens, situé au Sud de l'agglomération de Montpellier (Occitanie), est aujourd'hui divisé en huit étangs principaux reliés entre eux par le Canal du Rhône à Sète (Figure 2.1). Sur les quatre lagunes qui font face à la mer (Ingril sud, Pierre-Blanche, Prévost et Grec), seules les lagunes du Prévost et de l'Ingril possèdent une communication directe avec la mer.



Figure 2.1: Vue aérienne des principaux étangs palavasiens (Occitanie)

La lagune du Prévost présente une surface de 250 ha. En plus de sa connexion avec la mer dans sa partie Est, cette lagune est également connectée avec le canal du Rhône à Sète au Nord par plusieurs « passes » et au Lez par une « passe » à l'Est (Figure 2.2). La lagune du Prévost est caractérisée par une faible profondeur (1 m en moyenne), une salinité moyenne mensuelle comprise entre 25 en hiver et 39 en été (RSL, 2013), une température variant entre 8 et 24°C.



Figure 2.2: Principales connexions de la lagune du Prévost avec le canal du Rhône à Sète et le Lez (en rouge) et avec la mer. Source : Image IGN BDOrtho

Cette lagune euhaline stable à l’Est, proche du Grau est en revanche variable à l’Ouest. Le substrat y est principalement sablo-vaseux. La profondeur faible permet un pénétration de la lumière jusqu’au fond qui se traduit par un développement d’algues vertes sur le fond (Figure 2.3). Les bordures de la lagunes sont naturels (partie Sud-Est) ou constituées d’enrochements artificiels le long du canal du Rhône à Sète et à l’Est. Des structures fixes installées pour l’élevage conchylicole forment un dernier habitat proche du grau.

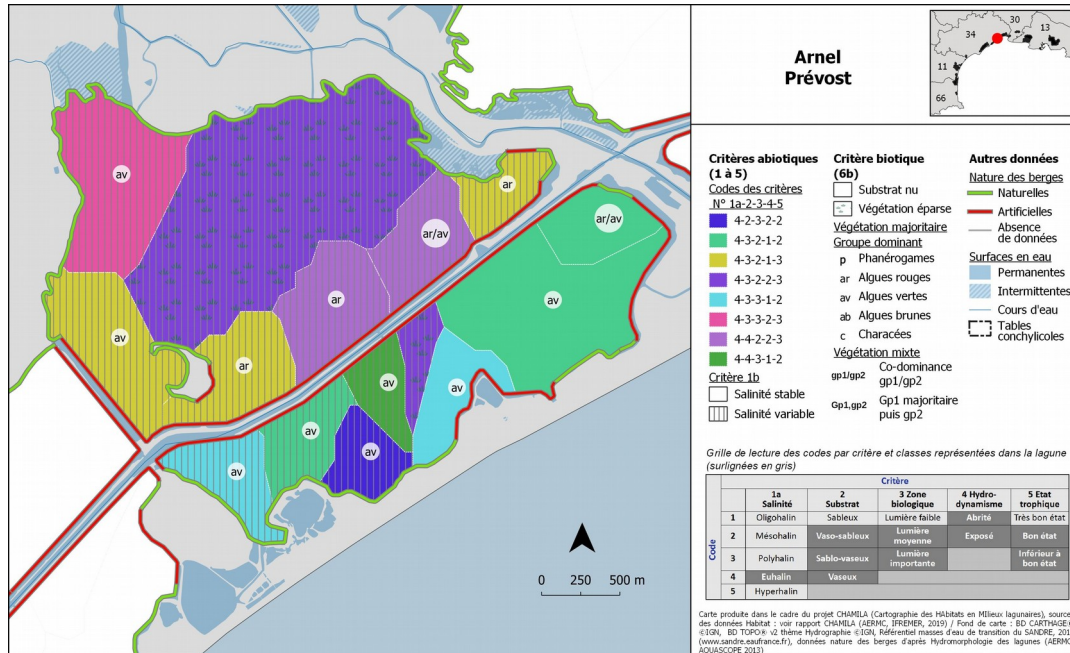


Figure 2.3: Cartographie des habitats sur les lagunes de Prévost et de l’Arnel. Source : Projet CHAMILA (Menu et al., 2019)

Jusqu'en 2006, cette lagune recevait une partie des apports issus du rejet des stations d'épuration de l'agglomération de Montpellier. Depuis la mise aux normes de la station de traitement des eaux usées ainsi que le déplacement du rejet directement dans le golfe d'Aigues Morte en 2006, la lagune du Prévost est en cours de restauration vis-à-vis de l'eutrophisation (Derolez et al. 2019 ; Le Fur et al., 2019). Son état écologique au sens DCE n'atteint aujourd'hui pas les objectifs de bon état (Derolez et al., 2021). Malgré cette dynamique globale de restauration, des épisodes anoxiques sont toujours fréquemment observés, particulièrement durant les mois les plus chauds en été (Bachelet et al. 2000). L'accumulation passée de nutriments dans la lagune a conduit au développement de macroalgues vertes opportunistes (ex. *Chaetomorpha sp.* et *Ulva sp.*) qui dominent encore aujourd'hui le peuplement de macrophytes (Bachelet et al. 2000, Le Fur et al. 2018). Les herbiers ainsi que les macroalgues rouges et brunes y sont également présentes dans certaines zones (Cimiterra et al. 2020).

En termes de peuplement de poissons, 61 espèces ont été recensées jusqu'ici dans la lagune. Elles sont pour la plupart communément observées dans les lagunes méditerranéennes, aux stade juvénile comme au stade adulte (Kara and Quignard 2018d). Parmi elles *Atherina boyeri*, *Pomatoschistus microps*, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus,

1758), *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) représentent 90 % de l'abondance totale de poissons (Bouchoucha et al. 2012). Les autres espèces de poissons listées sont essentiellement des espèces migratrices qui occupent la lagune chaque année, au stade juvénile entre le début de printemps et la fin de l'automne (Quignard et al. 1984). Cette lagune privée est exploitée pour la pêche et des activités de conchyliculture.

Cette lagune abritant une mosaïque d'habitats et située au cœur d'un complexe lagunaire en lien direct avec la mer constitue ainsi un cadre idéal pour qualifier et quantifier les interactions entre les habitats et les poissons au sein des lagunes méditerranéennes aussi bien au stade juvénile qu'au stade adulte.

Cette lagune étant privée, les prélèvements et les observations ont été réalisés avec l'accord et en collaboration avec les Compagnons de Maguelone.

### 3 Volet juvénile

Le volet « juvénile » a été mené dans le cadre de la thèse de doctorat de Marie Iotti (Bource FCPR, Ministère de de l’Agriculture et de la Souveraineté alimentaire, encadrement Audrey Darnaude et Vincent Ouisse, 2018-2022). Cette thèse n’a pas été soutenue à ce jour.

*Contributeurs*: A. Bouriat<sup>1</sup>, A. Darnaude<sup>2</sup>, M. Iotti<sup>3,4</sup>, V. Ouisse<sup>3,5</sup>, L. Pichot<sup>6</sup>, G. Schaal<sup>7</sup>

<sup>1</sup> *Ifremer, Laboratoire Environnement Profond, Plouzané*

<sup>2</sup> *MARBEC, Univ. Montpellier, Ifremer, IRD, CNRS, Montpellier*

<sup>3</sup> *ENGREF AgroParisTech, Paris*

<sup>4</sup> *MARBEC, Univ. Montpellier, Ifremer, IRD, CNRS, Sète*

<sup>5</sup> *Ifremer, Laboratoire Environnement Ressources Languedoc Roussillon, Sète*

<sup>6</sup> *Ecole Nationale Supérieure, Lyon*

<sup>7</sup> *Université de Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, Plouzané*

#### 3.1 Contexte

De par la diversité de leurs cycles de vie et de leurs interactions avec l’environnement (fonctions trophique, de bioturbation...), les poissons côtiers supportent de multiples fonctions écologiques. Nombre de ces espèces, de par leur abondance respective et l’accessibilité des zones qu’elles fréquentent, sont également largement exploitées pour les besoins alimentaires et récréatifs humains (Holmlund and Hammer, 1999). Pourtant, les zones littorales qui les abritent (ex. les lagunes, les estuaires), sous influence à la fois terrestre et maritime, subissent de nombreuses pressions anthropiques, qu’elles soient directes ou indirectes. Parmi elles, l’urbanisation grandissante le long du trait de côte, l’augmentation des pollutions et la destruction d’habitats contribuent notamment à la modification de l’environnement fréquenté par les poissons (Jackson et al., 2001 ; Lotze et al. 2006). L’augmentation de la pression de pêche, en lien avec le développement des engins de capture à la fin du 20<sup>e</sup> siècle, a conduit au déclin d’une grande part de ces stocks exploités (Palomares et al., 2020) et à la modification radicale des milieux utilisés par ces espèces (Jackson et al., 2001 ; Airoldi and Beck, 2007). Bien que des mesures de gestion aient été et continuent à être mises en place pour réduire la dégradation des stocks (FAO 1995), leur efficacité est limitée, non seulement du fait d’un manque de données qui rend difficile l’évaluation quantitative des stocks (Leonart, 2005 ; Costello et al., 2012 ; Zeller et al., 2016), mais également par manque de connaissances sur le cycle de vie et la biologie des poissons côtiers (Able, 2016). Si les premières mesures de gestion et les observations scientifiques se sont essentiellement concentrées sur les poissons adultes, il est aujourd’hui reconnu que l’évolution des populations est davantage déterminée par la survie et la croissance des premiers stades de

vie des poissons (Houde and Hoyt, 1987 ; Levin and Stunz, 2005; Fuiman and Werner, 2009). C'est dans ce contexte que s'inscrit ce travail , centré sur les juvéniles et l'identification de leurs besoins en termes d'habitat(s).

### 3.1.1 La vie juvénile: une phase critique et pourtant centrale dans la gestion des populations de poissons côtiers

Le cycle de vie des poissons côtiers, notamment chez les espèces démersales et benthiques, peut être décrit en trois phases : (1) la phase larvaire qui englobe le stade « œuf » et le stade « larve », (2) la phase juvénile comprenant les stades « post-larve » et « juvénile » et (3) la phase adulte (Pittman and McAlpine, 2003, Figure 3.1).

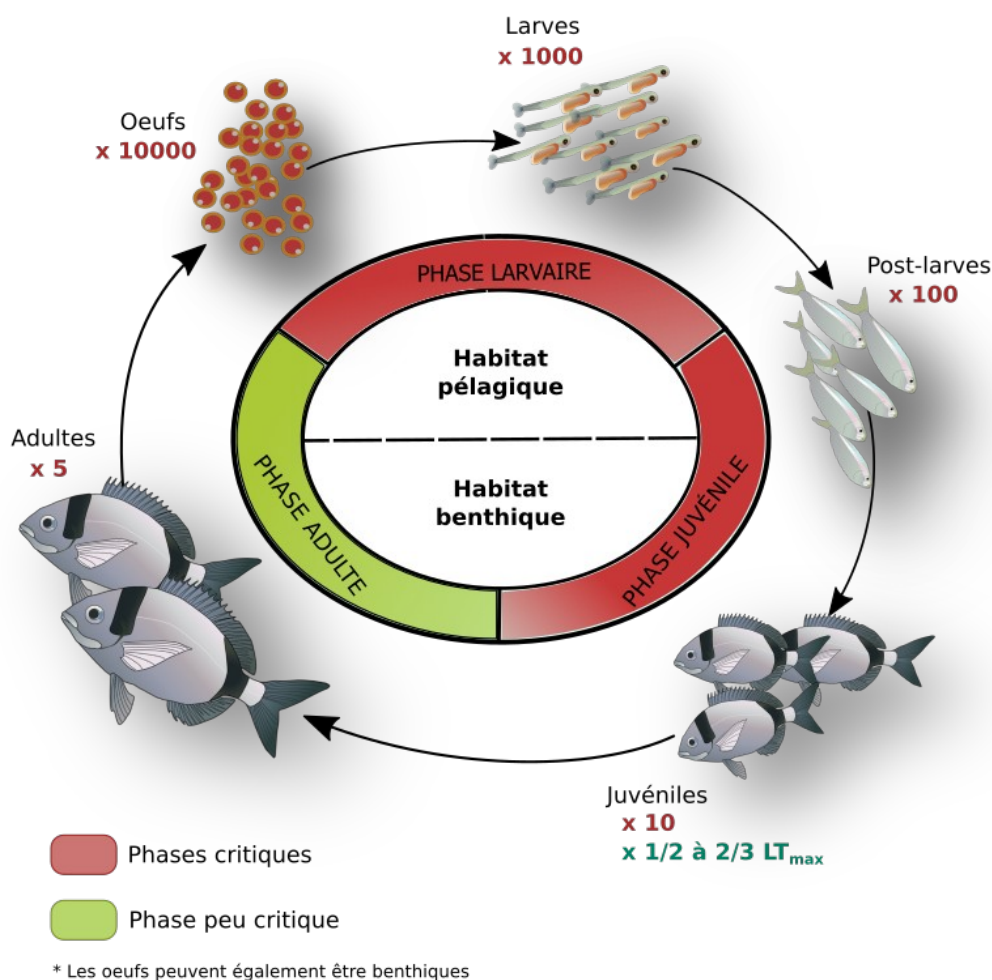


Figure 3.1: Cycle de vie général des poissons côtiers démersaux et benthiques. Les nombres en rouge illustrent le taux de mortalité pour une population initiale de 10 000 individus (œufs). L'information en bleu correspond à la taille atteinte par les juvéniles (âgés au maximum de 1 à 2 ans) par rapport à la taille maximale ( $LT_{max}$ ) des individus en fin de cycle de vie (modifié d'après Pastor, 2008 et Lenfant et al., 2015). Crédit images et symboles : the Integration and Application Network, University of Maryland Center for Environmental Science ([ian.umces.edu/symbols/](http://ian.umces.edu/symbols/)).

La transition entre la phase larvaire et la phase juvénile correspond à l'installation benthique des jeunes individus jusqu'alors pélagiques sur un substrat donné, et à une augmentation notable de leur capacité à se déplacer et s'alimenter (Bardin and Pont, 2002,

Locatello et al., 2017). Cette transition s'accompagne de métamorphoses physiques (couleurs, forme du corps, forme des nageoires) et de changements écologiques, comportementaux et physiologiques pour s'adapter à la vie benthique (Vigliola and Harmelin-Vivien, 2001; Beldade et al., 2006; Shen and Tzeng, 2002). Au cours de la phase juvénile, les individus continuent d'acquérir progressivement les caractéristiques morphologiques (poids, taille, écailles), écophysiologiques et comportementales des adultes. Si pour de nombreuses espèces la majeure partie de ces changements interviennent dès la première année de vie, la maturité sexuelle, qui est définie comme la présence d'organes reproducteurs matures, et qui marque la fin de la phase juvénile, apparaît à des échelles de temps très variables selon l'espèce, allant de quelques mois à plusieurs années (Tsikliras and Stergiou, 2014).

Les facteurs influençant la mortalité des poissons sont multiples et interviennent au cours des trois phases décrites précédemment (Figure 3.1). Cependant, c'est lors des premières phases de vie que les taux de mortalités sont les plus élevés (Kamler, 2012). Bien que cela dépende de l'espèce et des conditions environnementales, il est estimé que le taux de mortalité est de 80 à 95 % entre chaque stade (œufs, larves, postes larves et juvéniles) des phases larvaires et juvéniles (Doherty et al., 2004, Planes et al., 1998), tandis qu'il est autour de 50 % pour la phase adulte (Houde, 2002). La mortalité est maximale pendant les premières phases de vie (œufs et larves), principalement sous l'influence de facteurs physiques tels que les variations climatiques (saisonniers et journalières) et les conditions hydrodynamiques (Houde, 2002). En effet, ces facteurs contrôlent le transport des œufs et des larves peu mobiles et donc leurs conditions de vie, déterminant ainsi non-seulement la survie, mais aussi la croissance et la condition des individus. La phase juvénile chez les poissons côtiers est quant-à-elle caractérisée par les taux de croissance les plus importants du cycle de vie (Levin and Stunz, 2005) puisque l'investissement énergétique pendant cette période est essentiellement dirigé vers la croissance (Kozłowski and Teriokhin, 1999). Pendant cette phase, des facteurs densité-dépendants et taille-dépendants rentrent en jeu. En effet, la prédation et la difficulté pour certains juvéniles de s'alimenter sont les principales causes de mortalité (Sogard, 1997; Houde, 2002). Dans les premiers stades de la phase juvénile, la petite taille des individus, leur faible capacité de nage ainsi que la compétition pour l'espace et notamment pour des abris contribuent à augmenter la pression de prédation pour les plus petits individus (Sogard, 1997, Houde, 2002). Sur cet aspect, les individus les plus grands auraient ainsi de meilleures chances de survie. Dans l'environnement, la qualité et quantité des ressources d'un milieu sont souvent limitantes et ne permettent pas de soutenir les différentes populations de juvéniles de poissons qui les exploitent (Nunn et al., 2012). L'effet de cette limitation se traduit par des croissances individuelles moins importantes et des conditions physiques non optimales qui réduisent les chances de survie de juvéniles face aux contraintes abiotiques (température, salinité, oxygène dissous) et biotiques (maladies, parasites, Ronnestad et al., 1999, Sargent et al., 1999). Ici encore, les individus les plus grands seraient les plus à même de s'alimenter de manière efficace (Miller et al., 1988). Tous ces éléments indiquent qu'une croissance rapide améliore de manière non négligeable la survie des juvéniles (Sogard, 1997, Meekan et al., 2006). **La capacité de**

**ces individus à exploiter les ressources du milieu, tant en termes de qualité que de quantité, est donc déterminante pour la survie et la croissance des juvéniles.** C'est également pendant la phase juvénile que la taille et la condition finale des adultes reproducteurs sont déterminées (Jonsson and Jonsson, 2014). En effet, de mauvaises conditions environnementales pendant la phase de vie juvénile réduisent la taille et les réserves énergétiques des individus adultes (Taborsky, 2006). Ceci diminue la compétitivité des individus et affecte leur succès reproducteur et leur fitness (Arendt, 2000; Lummaa and Clutton-Brock, 2002) et par conséquent, menace la capacité des populations à se renouveler et se maintenir.

Les conditions environnementales dans lesquelles évoluent les juvéniles de poissons côtiers influencent donc directement le nombre d'individus qui alimentent le stock d'adultes reproducteurs ainsi que leur taille et leur fitness (Brown et al., 2017), faisant de la phase juvénile l'une des plus critiques du cycle de vie de ces espèces (Levin and Stunz, 2005). La caractérisation et la compréhension des processus impliqués dans la survie et la croissance des juvéniles de poissons représentent donc aujourd'hui de réels leviers d'action pour la gestion des stocks exploités et le maintien des populations côtières (Kamler, 2012).

### 3.1.2 Le concept central de Nurserie pour les poissons côtiers

Les besoins des poissons évoluent au cours de leur vie. Pour chaque stade ou phase du cycle de vie, il est ainsi possible d'identifier une combinaison optimale des paramètres environnementaux, offrant le meilleur compromis entre maximiser l'alimentation et limiter la mortalité (Poff and Huryn, 1998). Ainsi, depuis de nombreuses années les travaux de recherche se focalisent sur l'identification et la protection de zones clés pour les juvéniles de poissons, appelées « zones de nurserie » (Beck et al., 2001 ; Heck et al., 2003 ; Vasconcelos et al., 2011 ; Archambault et al., 2018). Ces zones spécifiques présentant une abondance particulièrement élevée de juvéniles, et la croissance et la survie des individus y sont maximisées du fait notamment d'une densité réduite de prédateurs et d'une abondance accrue de nourriture (Beck et al., 2001). Le concept de nurserie s'applique généralement aux espèces dites "migratrices", c'est à dire présentant des zones de vie clairement disjointes entre les phases juvénile et adulte (Beck et al., 2001). En Méditerranée, c'est notamment le cas du loup (*Dicentrarchus labrax*, L. 1758), de la daurade royale (*Sparus aurata*, L. 1758) ou encore la sole commune (*Solea solea*, L. 1758). Ces espèces de poissons ont un cycle de vie complexe, bipartite, durant lequel différentes zones sont utilisées selon la phase de vie (Doherty et al., 2004). La phase larvaire est pélagique, tandis que les phases juvénile et adulte sont benthiques (Figure 3.2). La transition entre ces deux milieux s'effectue au stade de post-larve pendant lequel les individus, encore pélagiques, colonisent activement les eaux peu profondes. Cette colonisation est communément appelée « installation benthique ». Une fois installés, les individus, alors considérés comme juvéniles, évoluent et grandissent dans ces zones côtières jusqu'à atteindre une taille suffisante pour effectuer à nouveau une migration vers les zones de vie adultes, qui sont plus étendues voire différentes de celles des juvéniles. C'est le "recrutement halieutique". Les différentes migrations qui caractérisent ce cycle

de vie impliquent ainsi que les zones identifiées comme « nurseries » présentent une organisation spatiale qui ne freine pas la migration ultérieure des poissons vers les zones fréquentées par les adultes (Beck et al., 2001). Les estuaires, lagunes ou encore les mangroves font souvent partie des zones littorales et côtières identifiées comme telles et ont un intérêt primordial pour la gestion des stocks de poissons côtiers migrateurs (Nagelkerken et al., 2000 ; Beck et al., 2001 ; Levin and Stunz, 2005, Litvin et al., 2018).

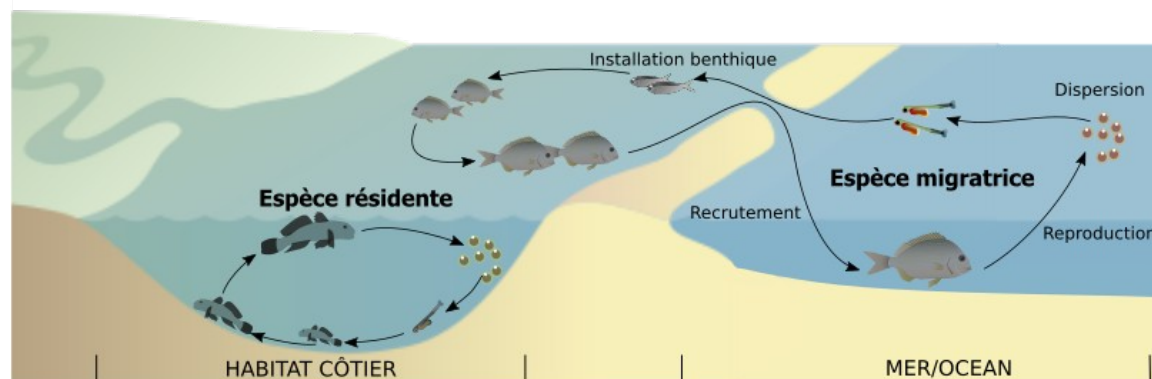


Figure 3.2: Modèles d'utilisation des habitats côtiers par les espèces de poissons résidentes et migratrices. Crédit images et symboles: the Integration and Application Network, University of Maryland Center for Environmental Science ([ian.umces.edu/symbols/](http://ian.umces.edu/symbols/)).

Les espèces de poissons dites "résidentes" se distinguent des espèces "migratrices" puisque les trois phases de leur cycle de vie se déroulent dans la même zone (Figure 3.2). C'est le cas par exemple de nombreuses espèces de gobies (ex : *Pomatoschistus microps*, Krøyer 1838), de l'athérine (*Atherina boyeri*, Risso 1810), ou encore de l'hippocampe moucheté (ex : *Hippocampus guttulatus*, Cuvier 1829). Dans leur cas, le concept de "nurserie" n'est que très rarement appliqué (Baltz et al., 1993). Pourtant, certains habitats au sein des lagunes et des estuaires (par exemple les marais ou les criques) peuvent former des zones clés pour les juvéniles de ces espèces, et différer en partie des habitats fréquentés par les adultes (Franco et al., 2012 ; Cavraro et al., 2017). On parle alors d'habitats essentiels pour le cycle de vie de ces espèces.

### 3.1.3 Les lagunes méditerranéennes : des habitats côtiers productifs mais complexes et menacés

Un habitat est défini comme un « environnement particulier qui peut être distingué par ses caractéristiques abiotiques et ses assemblages biologiques associés, fonctionnant à des échelles spatiales et temporelles spécifiques mais dynamiques, dans un secteur géographique reconnaissable » (Guillaumont et al., 2009). Il est non seulement défini par sa biocénose mais également par la structure physique qui l'héberge. En Méditerranée, les lagunes littorales, définies comme des masses d'eau de transition à l'interface entre les domaines terrestres et marins (European Commission DG Environment, 2013), sont des écosystèmes naturellement riches et reconnus pour être fréquentés par de nombreuses espèces de poissons côtiers, aussi bien au stade adulte qu'au stade juvénile (Franco et al., 2008 ; Pérez-Ruzafa et al., 2004, Kara and Quignard, 2018d). À ce jour, un peu moins de



200 espèces (migratrices ou résidentes, surtout marines, mais aussi estuariennes et dulcicoles) y ont été recensées (Pérez-Rufaza et al., 2004, Pérez-Rufaza et al., 2011). Cependant, les lagunes Méditerranéennes sont surtout caractérisées par de fortes abondances et biomasses ichthyiques, en lien avec le caractère fortement productif de ces milieux (Kara and Quignard, 2018d). Elles produiraient ainsi entre 90 et 160 t.km<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> de poissons (Nixon, 1995 ; Oczkowski and Nixon, 2008).

En Méditerranée, 290 lagunes de superficies supérieures à 50 ha sont aujourd'hui dénombrées, ce qui représente au total environ 600 000 ha du littoral méditerranéen (Kara and Quignard 2018d). Les lagunes sont, par définition, des masses d'eau côtières peu profondes séparées de la mer par un cordon littoral appelé lido (Figure 3.3). Bien que le renouvellement des eaux par la mer soit relativement faible dans ces milieux semi-fermés (Fiandrino et al., 2012), les échanges entre la mer et la lagune se font par une ou plusieurs entrées naturelles ou artificielles appelées « graus » (Figure 3.3), alors que l'eau douce des lagunes est issue principalement des apports du bassin versant, des nappes phréatiques souterraines et de la pluie. Selon le degré de confinement des lagunes, l'eau douce se mélange à l'eau de mer salée de manière variable dans le temps et l'espace (Fiandrino et al., 2017). Ainsi, les caractéristiques physico-chimiques de chaque lagune, en particulier la salinité, résulte de sa connexion avec la mer, des caractéristiques de son bassin versant (superficie, topographie, couverture des sols, réseau hydrographique) ainsi que des conditions climatiques (Barnes, 1980; Alongi, 1998; Tagliapietra et al., 2009). La salinité moyenne des lagunes méditerranéennes varie ainsi entre celle des eaux oligohalines (salinité entre 0,5 et 5) et celle des eaux hyperhalines (supérieure à 40).

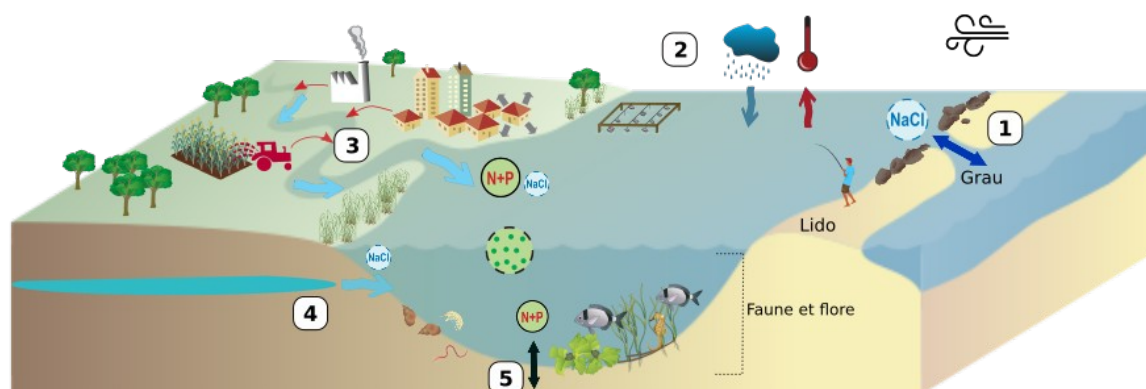


Figure 3.3: Schéma d'une lagune et des différents flux déterminant la salinité, température et apports en nutriments. (1) Échanges d'eau salée avec la mer selon les conditions climatiques (courants entrants ou sortants influencés par les vents des vents). (2) Échanges atmosphériques d'eau douce via la pluie et l'évaporation. (3) Apports en eau douce et en nutriments (N, P) issus du bassin versant. (4) Apports en eau douce issus de nappes phréatiques (5) Échanges de nutriments (N, P) entre les sédiments et la colonne d'eau. Modifié d'après Le Fur (2018), Crédit images et symboles : the Integration and Application Network, University of Maryland Center for Environmental Science ([ian.umces.edu/symbols/](http://ian.umces.edu/symbols/)).

À ceci s'ajoute également une variabilité spatiale et temporelle forte des conditions environnementales au sein même d'une lagune. Spatialement, les variations de salinité peuvent créer des gradients intra-lagunaires progressifs, mais aussi définir des zones très contrastées, notamment dans le cas de lagunes caractérisées par un fort confinement

(Fiandrino et al., 2017). Sur l'année les salinités les plus basses sont observées entre l'automne et le printemps lorsque les fortes pluies apportent de l'eau douce, alors que les salinités les plus fortes sont mesurées en été, lorsque ces apports sont minimaux et l'évaporation de l'eau maximale (Ifremer, 2014, Casamitjana et al., 2019). En termes de température, ces milieux confinés et peu profonds ont des eaux en moyenne plus chaudes l'été et plus froides l'hiver que celles de la Méditerranée (Tagliapietra et al., 2009 ; Ifremer, 2014 ; Nameche and Vassel, 1999 ; Kennish et al., 2014). Là aussi, des gradients intra-lagunaires peuvent être observés, les zones les plus brassées, souvent localisées à proximité des entrées d'eau douce ou d'eau de mer, ayant des températures moins élevées que les zones où l'eau est peu renouvelée (Smith, 1994). Des différences de profondeur peuvent également expliquer des différences spatiales de température (Kjerfve et al., 1996). Enfin, l'hydrologie des lagunes conditionne les apports et la concentration en nutriments dans la colonne d'eau, ce qui génère des variations spatio-temporelles en termes de productivité primaire, pélagique ou benthique (Figure 3.3). Les lagunes font partie des milieux marins les plus productifs au monde (Kennish and Paerl, 2010), ce qui explique les fortes densités de poissons qu'elles abritent (Levin et al., 2001 ; Elliott and Hemingway, 2002). Cette forte productivité s'explique par la disponibilité élevée des nutriments dans la colonne d'eau, *via* les apports du bassin versant ou par relargage sédimentaire (Ouisse et al., 2013 ; Ouisse et al., 2014, Figure 3.3). Cette particularité des lagunes supporte le développement et la croissance des tous les compartiments biotiques lagunaires, depuis les producteurs primaires (phytoplancton, végétaux aquatiques) et les procaryotes (bactéries) à la faune (invertébrés, vertébrés). Cette productivité est cependant variable d'une lagune à l'autre (Pérez-Ruzafa et al., 2007). Dans la plupart des lagunes, les substrats sont meubles et constitués principalement de particules fines (vase à sable fin) dont la granulométrie varie selon la lagune ou les différentes zones qui la composent (Menu et al., 2019). Sur les bordures de certaines lagunes ou au niveau des graus, les aménagements liés à l'urbanisation du littoral, notamment la mise en place de digues et d'enrochements, créent des substrats durs artificiels, mais leur surface reste néanmoins faible à l'échelle de la lagune (Menu et al., 2019, Figure 3.3).

La répartition spatio-temporelle des communautés biotiques lagunaires dépend de l'ensemble des caractéristiques abiotiques décrites ci-dessus, et suit les variations de ces dernières. Parmi les espèces structurantes au sein des lagunes méditerranéennes, les macrophytes benthiques, incluant aussi bien les macroalgues (rouges, vertes ou brunes) que les phanérogames marines (Figure 3.4), sont utilisées dans la description des habitats (Menu et al., 2019). Elles jouent un rôle essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes lagunaires, en limitant les nutriments dans la colonne d'eau issus du relargage sédimentaire (Le Fur, 2018 ; Ouisse et al., 2013, Ouisse et al., 2014), en créant une structure physique tridimensionnelle et en entrant directement ou indirectement dans certaines chaînes trophiques. Ces macrophytes contribuent ainsi à créer une mosaïque d'habitats contrastés au sein de chaque lagune (Menu et al., 2019).

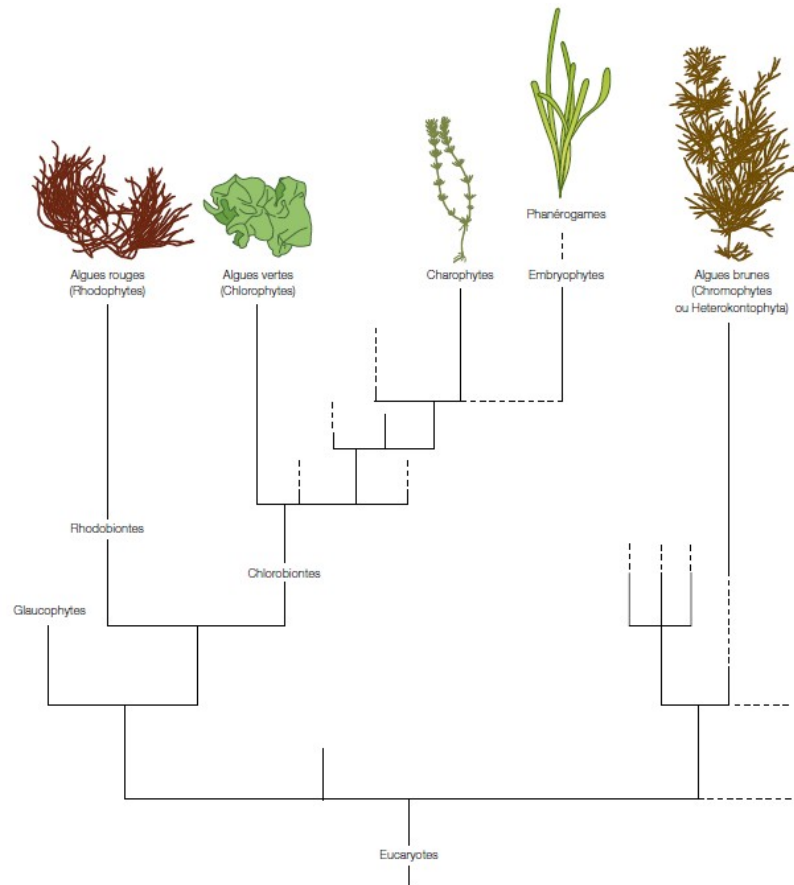


Figure 3.4: Arbre phylogénétique simplifié des macrophytes présentes dans les lagunes méditerranéennes. (RSL 2013 d'après Lecointre and Le Guyader (2001).

En ce qui concerne l'ichtyofaune, les gradients physico-chimiques marqués et la forte variabilité temporelle de l'environnement en lagune suppose diverses adaptations physiologiques pour faire face au caractère extrême de ces milieux (Cognetti and Maltagliati, 2000). Les espèces sédentaires qui occupent ces milieux sont ainsi toutes euryvalentes, c'est à dire capables de tolérer de grandes variations des paramètres de leur environnement, aussi bien pour la température que pour la salinité, la turbidité et l'oxygène (Paris and Quignard, 1971). L'euryvalence est moins marquée chez les poissons marins migrateurs qui les utilisent, ce qui ne les empêche pas de coloniser régulièrement tout ou une partie des lagunes, notamment au stade juvénile (e.g. Franco et al., 2006b ; Verdiell-Cubedo et al., 2013 ; Tournois et al., 2015 ; Selfati et al., 2019). En effet, les lagunes méditerranéennes font partie des écosystèmes identifiés comme zones de nurserie pour de nombreuses espèces de poissons marins migrateurs (Franco et al., 2006a ; Dufour et al., 2009 ; Grati et al., 2013 ; Isnard et al., 2015), Pour la plupart des poissons côtiers migrateurs méditerranéens, la période de présence des juvéniles en lagune est limitée à quelques mois; seules de rares espèces comme l'anguille (*Anguilla anguilla*, Linnaeus 1758) ont des juvéniles y séjournant pendant plusieurs années (Panfili et al., 2012). L'entrée des post-larves de poissons migrateurs en lagune serait induite par des besoins forts en termes d'alimentation et de protection contre les prédateurs marins (Whitehead et al., 1984). Du fait de la productivité élevée des lagunes, les juvéniles de poissons y trouvent de nombreuses proies (crustacés de tailles diverses, gastéropodes,

petits poissons...) répondant à leurs besoins énergétiques, qui sont particulièrement élevés pendant cette phase de vie pour soutenir la croissance (Gibson et al., 1994; Levin and Stunz, 2005; Escalas et al., 2015). Ce phénomène de migration est d'autant plus accentué dans la zone méditerranéenne du fait du caractère oligotrophe et donc moins productif de la mer Méditerranée. La plupart des espèces colonisent ainsi les lagunes après l'hiver, lorsque la productivité y augmente, mais certaines y arrivent à la fin de l'automne et doivent faire face dès leur arrivée à des conditions thermiques et trophiques peu optimales (Kara and Quignard, 2018a ; Kara and Quignard 2018b). C'est notamment le cas de l'anguille, du mulot doré (*Liza aurata*, Risso 1810), du mulot cabot (*Mugil cephalus*, Linnaeus 1758) et la sole commune (*Solea solea*, Linnaeus 1758). Le départ des juvéniles des lagunes serait contraint soit par les conditions thermiques, soit par des raisons génésiques c'est à dire liées à la reproduction (Katselis et al., 2003), les conditions lagunaires ne permettant pas aux gonades d'atteindre la maturité (Kara and Quignard, 2018d).

De même que pour les poissons migrateurs, les juvéniles des espèces résidentes peuvent être observés sur une longue période de l'année dans les lagunes méditerranéennes (Kara and Quignard, 2018c) car ces espèces présentent une période de reproduction étalée pendant laquelle elles peuvent pondre plusieurs fois (Bouchereau et al., 1989 ; Mazzoldi and Rasotto, 2001). Néanmoins les pics d'abondances de juvéniles sont en général observés autour de l'été pour bon nombre d'entre elles (Kara and Quignard, 2018a ; Kara and Quignard, 2018b).

### 3.1.4 Quand la complexité des conditions environnementales maximise la croissance et la survie des juvéniles de poissons

Si les patterns d'utilisation des lagunes méditerranéennes précédemment décrits pour les poissons côtiers sont aujourd'hui communément reconnus ils ne permettent pas à l'heure actuelle de clairement identifier les leviers d'action pour la gestion de ces populations et de leurs habitats. Il existe en effet un certain flou autour du lien habitat-poisson qui est particulièrement complexe en lagune. Sa complexité réside dans le fait que les poissons, notamment au stade juvénile, répondent à une combinaison de facteurs multiples qui les influencent à différentes échelles spatiales et temporelles. Parmi ces facteurs, les paramètres physico-chimiques de la colonne d'eau tels que la température, la salinité et le taux d'oxygène ont une influence majeure sur la physiologie des juvéniles (Beitinger and Fitzpatrick, 1979) et contrôlent directement leur survie, leur condition physique et leur croissance. Dans des conditions environnementales favorables, une augmentation de la température du milieu accélère le métabolisme des poissons (Biro et al., 2007 ; Ferreira et al., 1998) et permet dans certains cas une croissance plus rapide des juvéniles (Russel et al., 1996). Cependant de trop fortes températures entraînent l'altération des enzymes impliquées dans le métabolisme menant rapidement à la mort des poissons (Jobling, 1997). Le métabolisme reposant aussi sur la consommation d'oxygène, l'effet de la température dépend de l'oxygénation du milieu et devient d'autant plus critique que la quantité d'O<sub>2</sub> dissous dans l'eau est basse (Fry, 1947). La salinité est également un facteur prépondérant de la répartition spatiale et temporelle des poissons

dans beaucoup de milieux (Gordo and Cabral, 2001 ; Maci et Basset, 2010 ; Rodríguez-Climent et al., 2013). Dans certaines lagunes cette croissance serait optimisée par la dessalure des eaux lagunaires qui limite les dépenses énergétiques en lien avec l'osmorégulation *i.e.* l'ensemble des processus intervenant dans la régulation de la concentration en sels dissous des fluides d'un organisme (Potter et al., 1990 ; Cyrus and Martin, 1991). La recherche de la dessalure est ainsi rapportée pour plusieurs espèces migratrices au stade juvénile telles que la sole (Koutsikopoulos et al., 1989) et certaines espèces de mulets (Cardona et al., 2008). De nombreuses expériences en laboratoire ainsi que l'observation des répartitions spatio-temporelle des espèces selon les gradients de salinité *in situ* ont permis de déterminer les gammes de salinité pour lesquelles les capacités d'osmorégulation des juvéniles sont optimales (e.g. Varsamos et al., 2001 ; Crean et al., 2005 ; Cardona et al., 2006 ; Bodinier et al., 2010). En dehors de ces gammes, les poissons doivent fournir davantage d'énergie pour maintenir les concentrations en sels dissous dans leurs fluides interne à une valeur proche du seuil optimal, et ce au détriment de leur croissance. De plus, une exposition trop longue à des salinités extrêmes peut constituer un stress et devenir létale pour certaines espèces. Il faut noter que l'influence de ces paramètres physico-chimiques peut varier selon la tolérance des différentes espèces de poissons (Rigal et al., 2008 ; Madeira et al., 2012) et de leurs stades de vie face aux variations de ces facteurs (Varsamos et al., 2001 ; Moyano et al., 2017).

À ceci s'ajoute la dynamique des besoins des espèces pour qui les efforts engagés dans la survie et la croissance évoluent au cours du développement (Dahlgren and Eggleston, 2000). Ainsi, les **plus petits stades favoriseraient la survie** en sélectionnant des **habitats où ils peuvent davantage se protéger des prédateurs** au détriment de leur croissance, alors que les **stades plus âgés** (et donc de taille supérieure) présenteraient un signal inverse et sélectionnent préférentiellement **les habitats où ils peuvent optimiser leur croissance** par une plus grande abondance de proies. Sur ce point, les conditions environnementales contraignantes ainsi que la faible profondeur de certaines lagunes excluent un certain nombre de poissons marins piscivores, responsables de la prédation sur les post-larves et juvéniles en pleine mer. D'autre part, les variations spatio-temporelles des conditions abiotiques déterminent la répartition spatio-temporelle des organismes lagunaires servant de proies aux juvéniles de poissons. Ainsi, au sein du complexe lagunaire palavasien situé au sud de Montpellier, différents domaines paraliques, définis par leur salinité et confinement vis-à-vis de la mer, ont été identifiés et impactent la composition et l'abondance de faune benthique, avec notamment un appauvrissement de la diversité pour les zones à plus faible influence marine (Guelorget and Perthuisot, 1992). Cet appauvrissement s'accompagne d'une augmentation de la densité des invertébrés mais également d'une diminution de leur taille et de leur biomasse, menant à une productivité moindre. D'importantes chutes d'abondance des invertébrés lagunaires peuvent également être observées de manière épisodique au cours de l'année, notamment lors de crises dystrophiques. Les fortes températures, les faibles quantités d'oxygène dissous dans l'eau et la libération de sulfure d'hydrogène qui caractérisent ces évènements constituent des conditions critiques pour la plupart des

populations benthiques menant à un appauvrissement du milieu en proies exploitables par les juvéniles (Schmidt et al., 2017 ; Magni et al., 2008).

En parallèle, la structure tridimensionnelle de l'habitat (définie par la nature, la forme, la complexité et l'arrangement spatial des composantes qui créent un habitat dans les lagunes) conditionne également la présence et la quantité de proies disponibles pour les juvéniles de poissons. La présence d'une structure dans l'eau a ainsi pour effet, quelle que soit sa nature, d'attirer les organismes aquatiques épibenthiques et pélagiques qui les utilisent comme support de vie et abri (McCoy and Bell, 1991). Une observation faite en pleine mer montre ainsi que les macroalgues dérivantes (ex. sargasses) agissent comme un récif flottant où se concentrent les invertébrés, et par conséquent des juvéniles de poissons qui viennent s'y alimenter (Robertson and Hansen, 1982). Au contraire, les proies endogées, c'est à dire vivant dans les sédiments, ne pourront pas être efficacement exploitées par les juvéniles si le sol est recouvert par des macroalgues, cailloux ou débris (Wennhage and Pilh, 1994). Par ailleurs, la structure tridimensionnelle des habitats est aussi impliquée dans la survie des juvéniles. Certaines espèces favorisent ainsi des habitats ayant une forte complexité structurale et offrant des abris contre les prédateurs. Selon leur forme, les structures tridimensionnelles peuvent être utilisées comme de réelles cavités, dans lesquelles certaines espèces, notamment les blennies, vont s'insérer. Dans d'autres cas, ces structures auront pour effet de gêner la vision des prédateurs (ex : les herbiers) et ainsi limiter l'efficacité de leurs attaques sur les juvéniles (Thiriet, 2014 ; Whitfield, 2017). Enfin, certaines espèces, comme les syngnathes, ont la capacité de se camoufler par mimétisme, en imitant la forme ou la couleur de ces structures (Malavasi et al., 2007 ; Selfati et al., 2019). Au contraire, d'autres espèces (ex : gobies, sole commune) préféreront utiliser des habitats essentiellement constitués de sédiment (sable ou vase) du fait de leur capacité à se camoufler sur ce type de substrat (Anne-Marie et al., 1980). Enfin, la présence de juvéniles con-spécifiques ou d'autres espèces fait également partie des facteurs jouant sur la survie et croissance des juvéniles de poissons par un effet de compétition pour l'espace et les ressources alimentaires (Nunn et al., 2012 ; Souza et al., 2013).

Ainsi, bien que les conditions biotiques et abiotiques en lagune soient souvent reconnues comme favorisant la croissance et la survie de juvéniles de poissons migrateurs et le cycle de vie complet des espèces résidentes, il manque encore des connaissances sur la contribution effective des divers habitats lagunaires au maintien de ces populations de poissons. Cela découle d'une part de la difficulté à évaluer la production des lagunes en juvéniles capables de recruter dans la population adulte, mais aussi de lacunes quant à la compréhension de l'utilisation de ces habitats côtiers par les juvéniles de poissons (Vasconcelos et al., 2007).

### 3.1.5 Dégradation des conditions environnementales et qualité de nurserie en milieu lagunaire

Les milieux côtiers en Méditerranée sont classés parmi les plus menacés au monde (Coll et al., 2010). Les lagunes méditerranéennes n'y font pas exception et sont exposés à

de nombreuses pressions anthropiques, globales (e.g. élévation du niveau de la mer, hausse des températures et des événements extrêmes, Durreau et al., 2021), mais également locales (e.g. intensification des activités sur les bassins versants, l'urbanisation grandissante du littoral, Meinesz et al., 2013). Ces changements environnementaux conduisent à une modification du fonctionnement de ces écosystèmes, avec des conséquences fortes, en particulier vis-à-vis des juvéniles de poissons (Blaber et al., 2000). Parmi les pressions identifiées au sein des lagunes méditerranéennes, l'eutrophisation apparaît comme une des causes majeures de dégradation du milieu (Derolez et al., 2013). Elle est définie comme une « augmentation du taux de production primaire et une accumulation de matière organique due à des apports excessifs de nutriments » (modifiée de Nixon et al. 1995). Ces nutriments (azote, phosphore) sont essentiellement d'origine terrigène mais proviennent aussi de la dégradation de la matière organique présente en lagune. L'excès de ces éléments dans la colonne d'eau favorise le développement d'organismes autotrophes à croissance rapide tels que le phytoplancton et les macroalgues opportunistes au détriment de ceux à croissance lente et pérennes, comme les phanérogames (Bachelet et al., 2000 ; Viaroli et al., 2008 ; Schraam and Nienhuis, 1996, Figure 3.5).

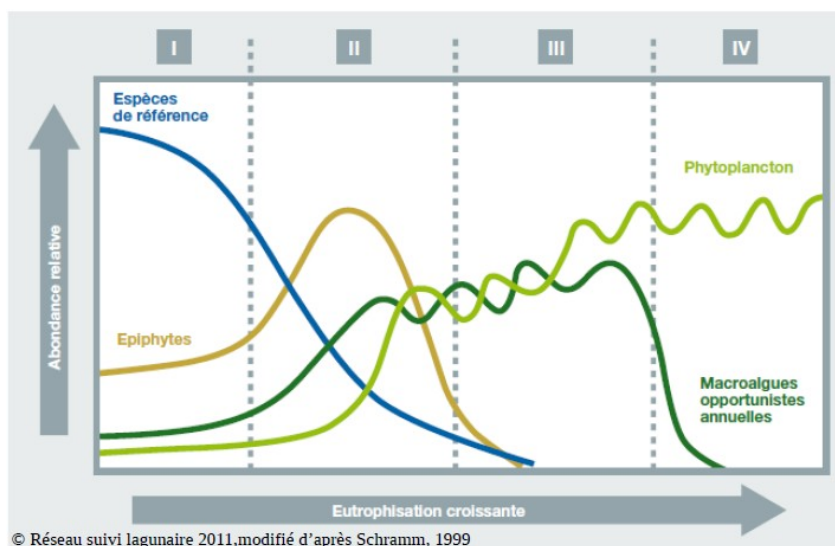


Figure 3.5: Succession des producteurs primaires durant les phases d'eutrophisation. Les espèces de référence désignent les phanérogames. Source : Lauret et al. (2011), modifié d'après Schramm (1999)

Nombre de lagunes méditerranéennes françaises sont aujourd'hui eutrophes. Elles sont ainsi caractérisées par le développement important de phytoplancton et de macroalgues opportunistes (Le Fur et al., 2018). Parmi les principales espèces de macroalgues présentes dans ces lagunes, les genres *Ulva*, *Chaetomorpha* et *Cladophora* pour les algues vertes et le genre *Gracilaria* pour les algues rouges sont les plus représentées (Le Fur et al., 2018). La forte productivité au sein de ces lagunes s'accompagne en général d'une augmentation forte de la quantité de matière organique vivante et détritique dans le système. Dans ces conditions, la consommation d'oxygène par les organismes hétérotrophes et en particulier par les bactéries qui dégradent la matière devient plus importante et peut conduire à une hypoxie voire une anoxie du

sédiment et de la colonne d'eau. Ce phénomène, appelé crise dystrophique (ou *malaïgue* localement), induit dans les cas extrêmes une production de sulfure d'hydrogène, substance toxique pour les organismes (Schraam and Nienhuis, 1996 ; Bachelet et al., 2000).

Les modifications des conditions environnementales en lagune ont souvent été reportées comme ayant un effet négatif sur le fonctionnement de l'écosystème, que ce soit par la perte d'habitats (notamment d'herbiers) ou d'espèces, notamment celles servant de proies aux poissons benthiques (Pinay et al., 2017). Si ces conditions peuvent paraître néfastes pour les juvéniles de poissons, il est important de noter que la notion d'habitat dégradé est relative à l'indicateur ciblé. En effet, les rendements de pêche seraient souvent supérieurs au sein des lagunes eutrophes, même si cela s'accompagne d'une diminution de la richesse spécifique des captures. Les juvéniles de poissons, dans certaines conditions relativement favorables, tireraient profit de la forte productivité qui caractérise les milieux eutrophes (Nixon and Buckley, 2002), ce qui permettrait à certains poissons migrateurs tels que la daurade ou la sole d'y maximiser leur croissance (Escalas et al., 2015 ; Isnard et al., 2015 ; Brehmer et al., 2013). D'un point de vue trophique il semblerait que les juvéniles de poissons puissent dans certaines conditions, toujours relativement favorables, tirer profit de la forte productivité qui caractérise les milieux eutrophisés (Nixon and Buckley, 2002).

### 3.1.6 Importance de la présence de macroalgues pour les juvéniles de poissons

De manière générale, les macroalgues peuvent représenter une grosse part de la production primaire globale des lagunes, notamment en cas d'eutrophisation du milieu. Entre 1980 et 1990, alors que la lagune de Venise était hypertrophique la production brute annuelle de macroalgues atteignait ainsi 1500-5000 g.m<sup>-2</sup> (soit l'équivalent de 500-1500 gC.m<sup>-2</sup>) par an. En comparaison, la production issue du phytoplancton était négligeable (Sfriso et al., 1989 ; Sfriso et al., 2003). Un pattern similaire a été observé dans la lagune eutrophisée de Sacca di Goro également en Italie (Zaldivar et al., 2008). Les macroalgues occupent donc une place centrale dans le fonctionnement et la structure des écosystèmes lagunaires. De par leur rôle dans la production primaire, elles contribuent à la production d'oxygène (O<sub>2</sub>) ainsi qu'aux cycles de la matière, notamment ceux du carbone, de l'azote et du phosphore (Viaroli et al., 2008). En tant que producteurs primaires, les macroalgues ont également un rôle trophique important en milieu côtier (Vizzini and Mazzola, 2008). Elles pourraient donc contribuer de manière directe ou indirecte à la croissance et la condition physique des juvéniles de poissons qui occupent les lagunes. Même si très peu d'espèces de poissons strictement herbivores sont observées dans les lagunes méditerranéennes (Franco et al., 2008), l'ingestion occasionnelle de macroalgues peut constituer une part non-négligeable du régime alimentaire chez certains poissons comme les sars (*Diplodus sp.*) ou les muges (*Liza sp.*, Rosecchi, 1987 ; Koussoroplis, 2010). Si certaines études mettent en avant la présence dans certaines macroalgues de toxines anti-herbivores qui réduisent leur palatabilité (Van Alstyne et al., 2001), la matière organique produite par les macroalgues serait quand même largement assimilée (environ 30%) par la



macrofaune benthique et en particulier par les crustacés (amphipodes, isopodes, crevettes) et les gastéropodes (Sfriso and Marcomini, 1996 ; Balducci et al., 2001 ; Mancinelli and Rossi, 2001). Le reste, soit environ 70 % de la production en macroalgues rejoindrait le compartiment détritique sédimentaire (Duarte and Cebrián, 1996) où la matière est exploitée par les organismes décomposeurs et détritivores (Mancinelli et al., 2007 ; Koussoropolis, 2010 ; Mascart et al., 2018). Bien que cette dernière voie d'assimilation de la matière organique des macroalgues n'a pas encore été éclaircie (Koussoropolis, 2010), elle pourrait contribuer à la qualité trophique des milieux lagunaires pour les juvéniles de poissons. Ainsi, le transfert trophique des macroalgues vers les juvéniles de poissons pourraient suivre plusieurs voies et impliquer de nombreux organismes (Figure 3.6).

Au-delà de leur intérêt trophique, les macroalgues assureraient également une fonction support non-négligeable. En effet, elles serviraient à la fois d'habitat et d'abri pour de nombreuses espèces d'invertébrés, parmi lesquelles on compte de nombreuses proies potentielles pour les juvéniles de poissons (Diehl and Kornijów, 1998; Mistri et al., 2000 ; Nohrén and Odelgård, 2010). Enfin, elles pourraient contribuer à la protection des les juvéniles face aux prédateurs (Adams et al., 2004 ; Woodland et al., 2019), que ce soit de par leur forme (à thalles plats, filamenteuses, ramifiées), leur densité ou leur couleur. Tous ces éléments laissent ainsi penser que les macroalgues pourraient jouer un rôle central dans la fonction de nurserie des lagunes pour les juvéniles de poissons (Vierdiell-Cubedo et al., 2013). Pourtant, c'est une qualité qui leur est rarement attribuée (McDevitt-Irwin et al., 2016 ; Whitfield, 2017).

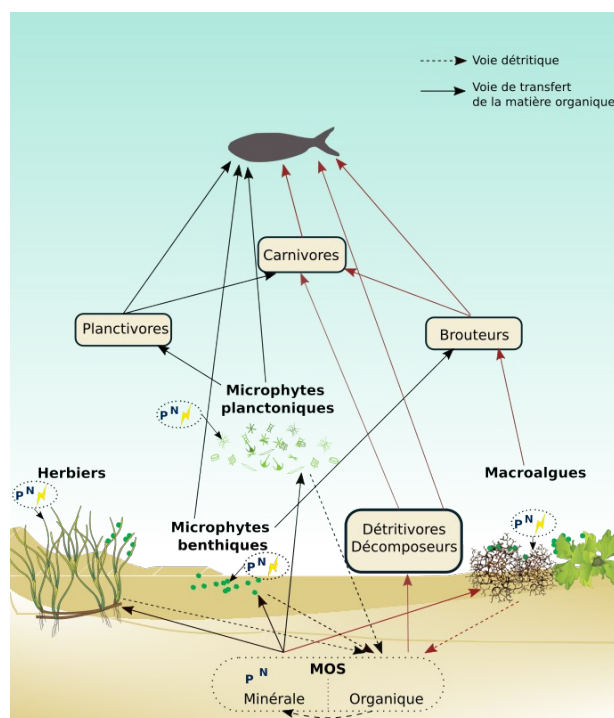


Figure 3.6: Schéma simplifié des potentielles voies d'assimilation de la matière organique issue des différents producteurs primaire dans un système lagunaire. Les flèches en rouge désignent les potentielles voies d'assimilation des macroalgues par les juvéniles de poissons. Les lettres N et P désignent les formes dissoutes des composés azotés et phosphorés exploités par les différents compartiments du réseau trophique lagunaire

## 3.2 Objectifs principaux et structuration de la thèse

Ce projet de thèse s'inscrit dans la caractérisation de **la contribution des macroalgues à la qualité des habitats lagunaires pour les juvéniles de poissons** au travers de l'exemple d'une lagune méditerranéenne, la lagune du Prévost. Dans ce contexte aujourd'hui bien défini, le projet vise plus particulièrement à :

1. décrire et comprendre le lien entre la distribution des habitats et celle des juvéniles de poissons que sein d'une lagune méditerranéenne
2. qualifier et quantifier le(s) rôle(s) des macroalgues pour ces juvéniles de poisson, et enfin
3. estimer la contribution des macroalgues pour la croissance et la condition des juvéniles de poissons

Cette thèse est constituée de deux chapitres complémentaires :

Le chapitre 1, basé sur un suivi mensuel des micro-habitats lagunaires et du peuplement de juvéniles associé, précise le lien entre les habitats et les juvéniles de poissons. Il identifie les micro-habitats lagunaires préférentiels pour les juvéniles de poissons ainsi que les facteurs influençant la répartition spatio-temporelle des différentes espèces pour chacun de leur stade de vie. Ce travail a donné lieu à une publication scientifique dans la revue *Estuaries and Coast* intitulé « *Spatio-temporal variation of shallow micro-habitats and associated juvenile fish assemblages in a Mediterranean lagoon.* » (Annexe 1 – Partie 6.1). En se focalisant sur la répartition spatio-temporelle de trois espèces résidentes au cours de leur cycle de vie, un deuxième manuscrit aujourd'hui en préparation intitulé « *Differences in juvenile and adult micro-habitat preferences for three resident fish species in a Mediterranean lagoon* » teste l'applicabilité du concept de nurserie aux espèces résidentes à l'échelle du micro-habitat (Annexe 2 – Partie 6.2). La partie 3.3 correspond à la synthèse des résultats obtenus dans le chapitre 1 de la thèse.

Le chapitre 2 porte sur l'insertion des macroalgues dans le réseau trophique lagunaire et leur contribution à la condition physique des juvéniles de trois espèces de poissons ayant des régimes alimentaires différents : *Diplodus sargus* (Linnaeus 1758), *Liza aurata* (Risso 1810), *Sparus aurata* (Linnaeus 1758). Au travers d'analyses isotopiques (istopes stables du carbone et de l'azote) et de biomarqueurs lipidiques, nous avons ainsi quantifié la contribution des macroalgues au régime alimentaire de chaque stades de vie des juvéniles de poisson et comparé la condition physique des individus selon les sources primaires exploitées. La partie 3.4 correspond au chapitre 2 de la thèse.

### 3.3 Comment la diversité des habitats influence la distribution des juvéniles de poissons dans les lagunes

Parmi les 233 types d'habitats naturels identifiés à l'échelle de l'Europe dans le cadre de la Directive Habitat européenne (European Commission DG Environment 2013), les lagunes sont définies comme « *des masses d'eau littorales peu profondes, de salinité et volume d'eau variables, entièrement ou partiellement séparées de la mer par des bancs de sable ou de galets, ou plus rarement par des rochers* ». Les lagunes sont ainsi considérées comme des habitats homogènes et leur qualité vis-à-vis de la fonction de nurserie pour les juvéniles de poissons a donc surtout été définie et évaluée à l'échelle globale de la lagune (Beck et al., 2001 ; Teodósio et al., 2016 ; Sy et al., 2018). Pourtant, lorsque les habitats lagunaires sont décrits à plus fine échelle, les lagunes s'avèrent être des habitats très hétérogènes, autant dans le temps que dans l'espace. Les variations environnementales saisonnières voire journalières y sont particulièrement marquées du fait du caractère confiné et peu profond de ces systèmes (Tagliapietra et al., 2009). Spatialement, les gradients physico-chimiques (ex. température, salinité, taux d'oxygénation) combinés aux variations de profondeur et à la diversité des structures physiques qui peuvent composer les fonds des lagunes créent une mosaïque de micro-habitats contrastés (Fiandrino et al., 2017 ; Sfriso et al., 2017 ; Menu et al., 2019). Or, les paramètres cités ci-dessus sont reconnus pour influencer la quantité et la qualité des proies disponibles pour les juvéniles de poissons ainsi que la physiologie de ces derniers, avec de potentielles conséquences sur leur survie et leur croissance (Bouchereau et al., 2000 ; Vasconcelos et al., 2010 ; Escalas et al., 2015).

La complexité structurelle des micro-habitats en lien avec les structures physiques qui les composent (type de substrat, et/ou présence de macrophytes et autres débris) serait également déterminante pour la survie des juvéniles en créant des abris contre les prédateurs (Thiriet 2014 ; Whitfield, 2017). Notamment, les micro-habitats lagunaires composés de macroalgues pourraient être particulièrement attractifs et favorables à la survie et la croissance des juvéniles de poissons. En effet, les macroalgues offrent, de par leur structure tridimensionnelle, un abri potentiel vis-à-vis des prédateurs (Ware et al., 2019) et sont à la base de nombreuses chaînes trophiques lagunaires, attirant un nombre élevé d'invertébrés et de petits vertébrés benthiques qui servent de proies aux juvéniles de poissons (Dijkstra et al., 2017 ; Roberston et al., 1984).

Vu que l'ensemble des paramètres susceptibles d'impacter la croissance, la condition physique et la survie des juvéniles de poisson présentent des variabilités intra-lagunaires potentiellement marquées, dans l'espace mais aussi dans le temps, la prise en compte des mécanismes régissant les interactions entre les communautés de poissons et les caractéristiques des habitats lagunaires à l'échelle fine du micro-habitat semble essentielle à l'évaluation de la qualité des lagunes comme nurserie pour les poissons (Munsch et al., 2016). Pourtant, les connaissances dans ce domaine sont encore très limitées, notamment en zone tempérée. Ceci est en partie dû au fait que le nombre de facteurs pouvant interagir et influencer la croissance et la survie des juvéniles de poissons en lagunes est élevé, et que ces derniers varient suivant des dynamiques temporelles

complexes et différentes. La tâche est d'autant plus complexe que les lagunes abritent les juvéniles d'une grande diversité d'espèces (Pérez-Ruzafa et al., 2004 ; Maci and Basset, 2010 ; Jaafour et al., 2015) qui appartiennent à des guildes écologiques variées (e.g. espèces pélagiques, démersales ou benthiques; migratrices ou résidentes ; carnivores, omnivores, herbivores ou détritivores) et dont les niches écologiques et les besoins diffèrent (Colombano et al., 2020). Les besoins des juvéniles de poisson et leurs réponses face aux facteurs environnementaux évoluant au cours de leur croissance (Dahlgren and Eggleston, 2000 ; Halpin, 2000 ; Félix-Hackradt et al., 2014), l'évaluation de la qualité des lagunes comme nurserie pour les poissons à l'échelle fine du micro-habitat implique également d'identifier les habitats préférentiels tout au long de la vie juvénile. C'est ce que nous avons cherché à faire dans ce chapitre, en partant de l'hypothèse que la qualité de l'environnement pour les juvéniles de poissons varie le plus souvent au sein d'une même lagune, avec des différences marquées à l'échelle fine du micro-habitat, qui sont plus ou moins favorables et attractives suivant l'espèce mais aussi le stage juvénile.

Pour tester cette hypothèse, un suivi conjoint des micro-habitats et des peuplements de poissons associés a été mené mensuellement de Mars à Octobre 2019 sur six sites de la lagune du Prévost. L'échantillonnage nous a permis de capturer les juvéniles de 22 espèces sur une période qui, bien que ne représentant que huit mois de l'année, couvre la fenêtre temporelle de présence des juvéniles de la plupart des espèces recensées dans la lagune (Kara and Quignard, 2018a; 2018b ; 2018c). Les captures étaient en majorité constituées de poissons démersaux de petite taille, témoignant de la sélectivité des engins de pêche utilisés (Franco et al., 2012). Si des biais inévitables liés aux engins de capture ne nous ont pas permis pas d'avoir une image exhaustive de la composition et de la structure du peuplement de poissons de la lagune du Prévost, cet échantillonnage s'est avéré être approprié à l'étude du lien habitat-poisson au stade juvénile, à l'échelle fine du micro-habitat. En effet, les poissons récoltés étaient essentiellement des juvéniles, mais comprenaient également un nombre considérable d'individus adultes pour trois espèces résidentes, choisies comme modèles pour cette étude (*Atherina boyeri*, *Pomatoschistus marmoratus*, *Pomatoschistus microps*).

### 3.3.1 Une distribution non aléatoire des juvéniles de poisson dans la lagune du Prévost

Dans la lagune du Prévost, l'abondance et la composition globale du peuplement de juvéniles sont en premier lieu fortement contraintes temporellement, par les cycles de colonisation et de reproduction des espèces (migratrices et résidentes), mais également par les variations saisonnières des paramètres de l'eau. Sur l'ensemble de la période d'échantillonnage, les plus fortes abondances ont ainsi été observées pendant les périodes où la température, la salinité et la concentration en chlorophylle *a* de la colonne d'eau étaient les plus élevées. Ce couplage entre les cycles de vie des poissons et les cycles environnementaux saisonniers refléterait les stratégies de chaque espèce pour optimiser le métabolisme et réduire le stress subi par les juvéniles, favorisant ainsi leur survie et croissance (Drake and Arias, 1991 ; Marshall and Elliott, 1998 ; Pérez-Ruzafa et al., 2004). Cependant, au-delà de cette forte contrainte temporelle sur les abondances

globales de chaque espèce, on observe des variations spatiales marquées en termes de richesse spécifique et de composition du peuplement de juvéniles de poissons. Bien que la salinité conditionne la répartition spatiale des juvéniles de poissons dans de nombreuses lagunes (Gordo and Cabral, 2001 ; Maci and Basset, 2010 ; Rodríguez-Climent et al., 2013), ce paramètre ne semble pas avoir une influence prépondérante dans la lagune du Prévost du fait de l'absence de gradient marqué dans la lagune du Prévost. Dans cette lagune, la composition du peuplement de juvénile varierait ainsi principalement suivant la structure tridimensionnelle de l'habitat (suivant la couverture en sédiment, en roches et en macrophytes du fond) et la distance séparant les micro-habitats du « grau » qui la relie avec le mer (Article 1 – Partie 6.1).

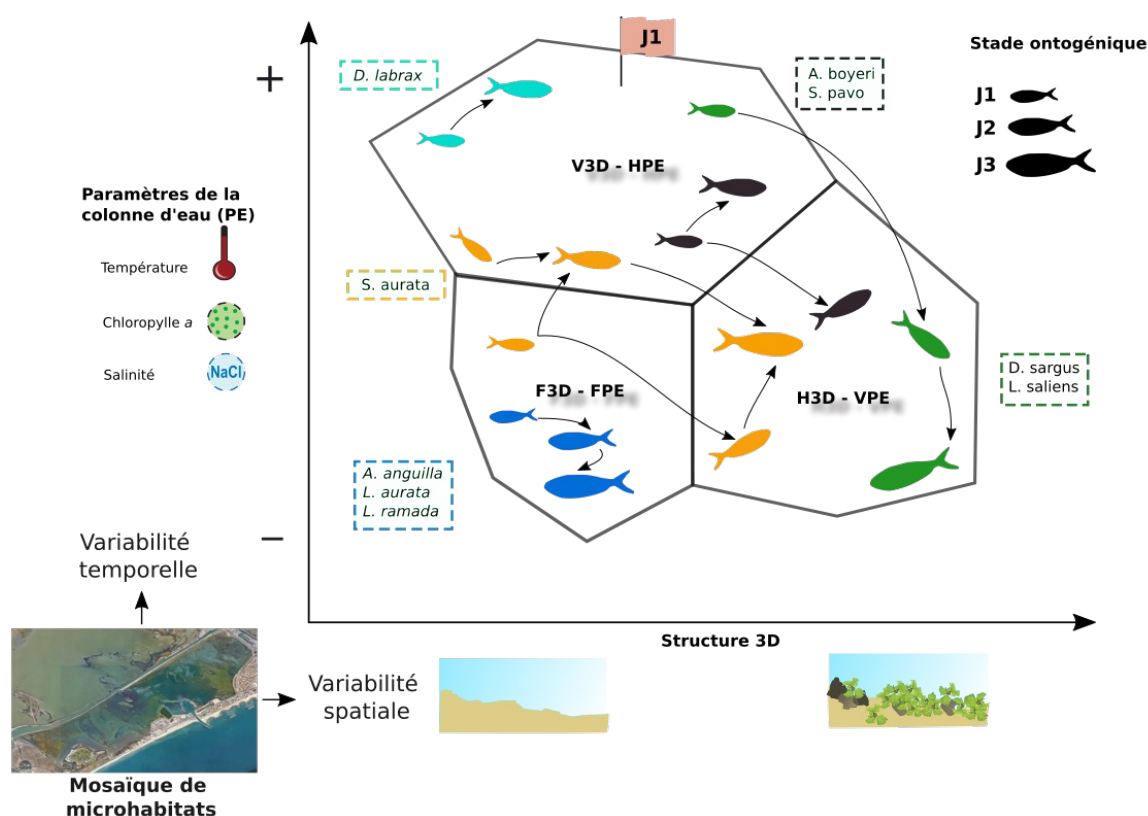


Figure 3.7: Micro-habitats composant la lagune du Prévost et micro-habitats préférés des juvéniles de poissons selon leur espèce et leur stade ontogénique. F3D-FPE= Faible structure tridimensionnelle - Faibles valeurs des paramètres de l'eau, V3D-HPE= Structure tridimensionnelle variable - Hautes valeurs des paramètres de l'eau, H3D-VPE = Haute structure tridimensionnelle - Valeurs des paramètres de l'eau variables.

Parmi l'ensemble des micro-habitats décrits dans ce travail, trois types de micro-habitats contrastés ont été identifiés au sein de la lagune du Prévost. Ils sont définis à la fois temporellement, par les variations saisonnières des paramètres de l'eau (température, la salinité et la concentration en chlorophylle a), et spatialement, essentiellement selon les variations de complexité structurelle de l'habitat. Si les préférences de micro-habitat des juvéniles de poisson en lagune sont certainement fortement contraintes par la temporalité des présences des différentes espèces, la complexité structurelle du milieu influence fortement la répartition des espèces (Figure 3.7). Dans la lagune du Prévost, la majorité

des espèces étudiées a été préférentiellement observée sur des substrats hétérogènes (sédiments et roches) présentant des couvertures en macrophytes élevées. Ces stations peuvent être décrites comme des habitats présentant une complexité structurale moyenne à forte. Ces micro-habitats seraient en mesure de fournir à la fois une structure pour la protection des juvéniles mais aussi des ressources alimentaires abondantes du fait de la diversité des organismes benthiques qui les colonisent. Les micro-habitats à faible complexité structurale (substrats meubles avec une faible couverture en macrophytes) abritent quant-à eux des espèces spécifiques comme le gobie marbré (*P. marmoratus*), le mullet doré (*Liza aurata*, Risso 1810) et le mullet porc (*Liza ramada*, Risso 1827). Ces espèces présentent soit des adaptations morphologiques (capacité de camouflage, yeux positionnés dorsalement), et des modes d'alimentation (consommation de macrofaune endogée, de détritux ou de biofilms) adaptés aux substrats meubles et nus (Koussoroplis, 2010 ; Lebreton et al., 2011).

Cette distribution spatiale préférentielle des juvéniles de poissons dans les lagunes évolue également au cours de l'année. À travers le suivi temporel de la dynamique des habitats et du développement des juvéniles de poisson, nos résultats mettent également en évidence une dynamique spatio-temporelle de la répartition des individus (Figure 3.7). Cela résulterait de l'évolution des besoins de protection, des comportements alimentaires et de la capacité de nage des juvéniles de poissons au cours de leur croissance (Sogard, 1997 ; Vigliola and Harmelin-Vivien, 2001).

### 3.3.2 Nurserie : un concept applicable aux espèces résidentes en lagune ?

Le concept de nurserie défini par Beck et al. (2001) s'applique généralement uniquement aux espèces présentant des zones de vie clairement disjointes entre les phases juvénile et adulte. Cette définition exclue ainsi l'application de ce concept aux espèces dites « résidentes » (en opposition aux espèces dites "migratrices") dans la mesure où leurs habitats ne seraient pas disjointes et que leurs « migrations » se limiteraient à des déplacements au sein d'une même lagune. Cependant, ce concept interroge étant donné la variabilité intra-lagunaire des habitats. Dans ce contexte, nous avons donc étudié la répartition spatiale de trois espèces résidentes, *Atherina boyeri* (Risso 1810), *Pomatoschistus microps* (Krøyer 1838) et *Pomatoschistus marmoratus* (Risso 1810) au cours de l'année. Les résultats sont présentés dans l'article « *Differences in juvenile and adult micro-habitat preferences for three resident fish species in a Mediterranean lagoon* » (Annexe 2). Ils mettent en évidence que, même à l'échelle fine du micro-habitat, il existe un recouvrement entre les habitats préférentiels des juvéniles et des adultes des espèces résidentes. Cependant la niche spatiale occupée par les adultes est globalement plus étendue que celle des juvéniles (Figure 3.8). Les juvéniles des trois espèces résidentes étudiées étaient ainsi parfois concentrés spatialement, mettant en évidence pour ces espèces également l'existence de « hot spot » de juvéniles où leur survie et leur croissance seraient optimisées. Dans le cas des deux espèces de gobies (*P. microps* et *P. marmoratus*), l'expansion de la niche écologique des juvéniles est apparue une fois que la taille à maturité sexuelle était atteinte. En revanche cette délimitation d'un micro-habitat

essentiel pour les juvéniles d'*Atherina boyeri* est devenue rapidement floue du fait de la large distribution des juvéniles très tôt dans leur développement. Ces résultats mettent en évidence que **le concept de nurserie pourrait être appliqué pour deux des trois espèces étudiées.**

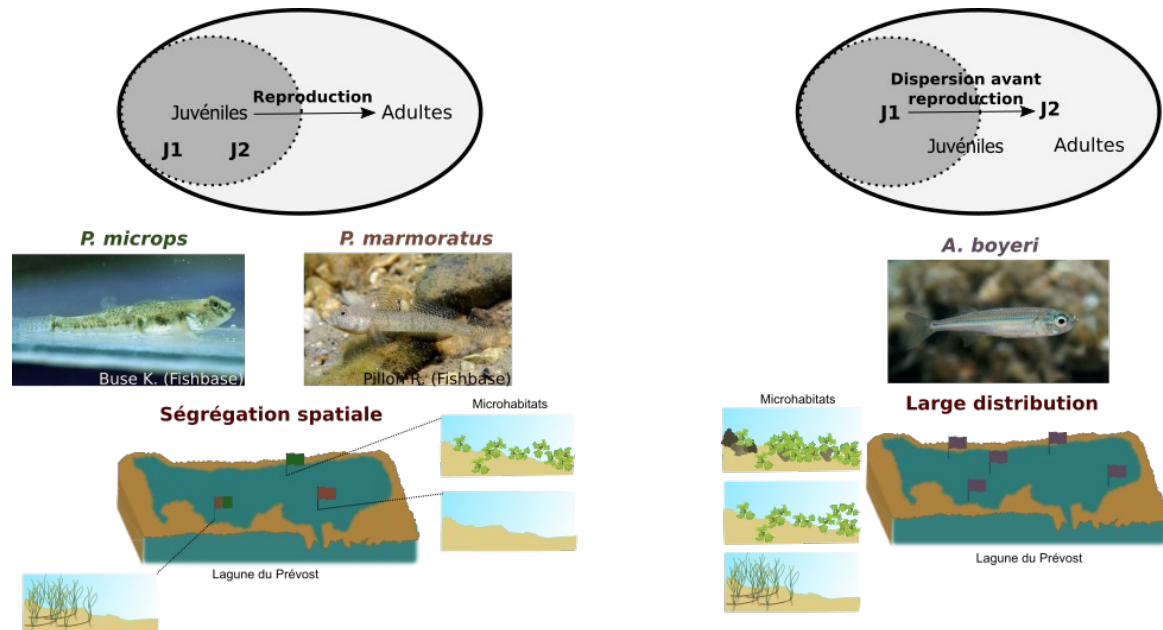


Figure 3.8: Comparaison des niches (ellipses) occupées par *Atherina boyeri* (en violet), *Pomatoschistus marmoratus* (en orange) et *Pomatoschistus microps* (en vert) au stades juvénile (stades J1 et J2) et adulte et comparaison des micro-habitats préférés des différentes espèces dans la lagune du Prévost

Les détails de ces travaux sont disponibles dans deux articles scientifiques en annexe :

Iotti M., Darnaude, A.M., Bouriat A., Ouisse V. (2023) Spatio-temporal variation of shallow micro-habitats and associated juvenile fish assemblages in a Mediterranean lagoon. *Estuaries and Coasts* 46, 198-226 (Annexe 1 – Partie 6.1).

Iotti M., Pichot L., Ouisse V., Darnaude A.M. (en préparation) Differences in juvenile and adult micro-habitat preferences for three resident fish species in a Mediterranean lagoon (Annexe 2 – Partie 6.2).

## 3.4 Contribution des macroalgues au régime alimentaire des juvéniles de poissons dans les lagunes méditerranéennes

### 3.4.1 Contexte et approches méthodologiques

La capacité à s'alimenter efficacement au stade juvénile et la qualité de la nourriture ingérée influence directement la taille, la condition et la fitness finales des poissons. Les lagunes sont des milieux dont la productivité est rapportée comme support de nourriture pour de nombreuses espèces de poissons au stade juvénile.

Dans ces milieux, les sources de matière organique (MO) à la base du réseau trophique sont particulièrement nombreuses pouvant provenir de la production interne au système lagunaire appelées « sources autochtones », ou être issues d'apports externes. On parle alors de « sources allochtones ». Dans la lagune du Prévost les sources autochtones rassemblent les producteurs primaires que sont les macrophytes (macroalgues et herbiers), le microphytobenthos, et le phytoplancton, ainsi que la matière organique particulaire en suspension dans la colonne d'eau (MOP) et présente dans les sédiments (MOS). En tant que système semi-fermé recevant au cours de l'année de l'eau marine ainsi que de l'eau douce acheminée du bassin versant via le Lez et le canal du Rhône-à-Sète, la lagune du Prévost reçoit également des apports allochtones. Ces apports comprennent de la matière organique continentale, ainsi que du phytoplancton marin qui, dans le système lagunaire, peuvent contribuer à la MOS et MOP lagunaires ou être exploités par ses producteurs primaires.

Selon les conditions environnementales et la géomorphologie des lagunes, la présence et abondance de ces sources basales peuvent varier. Les différents degrés de salinité, de température et de pressions anthropiques observés dans les lagunes conditionnent notamment le type de sources de MO présentes dans ces milieux (Knoppers, 1994 ; Trobajo et al., 2002) et par conséquent la présence, l'abondance (Gravina et al., 1989 ; Brucet et al., 2006 ; Boix et al., 2007 ; Carlier et al., 2008 ; Spota Caputi et al., 2020) et la qualité nutritive des organismes consommés par les juvéniles de poissons (Taipale et al., 2018 ; Taipale et al., 2019). La contribution de la matière organique continentale, sédimentaires et du phytoplancton au régime alimentaire des juvéniles de poissons dans les milieux lagunaires et estuariens a été fortement documentée (Almeida et al., 2003 ; Darnaude et al., 2004 ; Persic et al., 2004 ; Koussoroplis, 2010 ; Isnard et al., 2015 ; Cicala et al., 2019). Il a notamment été montré que, pour certaines espèces l'assimilation de matière organique continentale contribuait à une meilleure croissance et condition des juvéniles de ces espèces (Cicala et al., 2019). De même le phytoplancton a pu être identifié comme une source importante d'AG essentiels au développement et à la croissance des juvéniles de poissons (Dalsgaard et al., 2003 ; Ruess and Müller-Navarra, 2019).

Le rôle trophique des macroalgues pour les juvéniles de poissons est en revanche moins évident. Bien que certaines études témoignent de l'assimilation de la matière organique macroalgale par certaines espèces de poissons au stade juvénile (Escalas et al.,



2015 ; Andolina et al., 2020), les macroalgues sont rarement identifiées comme la source de MO principale des réseaux trophiques qui supportent l'alimentation des juvéniles. Le rôle trophique qu'on leur associe est davantage lié à leur structure, dans le sens où elles servent de supports de vie où les proies des juvéniles de poissons se concentrent (Woodland et al., 2019) ou encore aux épiphytes qui peuvent y être attachés et qui sont reconnus pour être également assimilés par les juvéniles de poissons (Blaber, 1974 ; Edgar and Shaw, 1995 ; Whitfield, 2017). Pourtant, en tant que producteurs primaires de matière organique, les macroalgues pourraient constituer une source alimentaire non négligeable pour les juvéniles de poissons, en particulier dans les milieux où elles sont très abondantes. En méditerranée 621 taxons de macrophytes sont recensés dans les milieux estuariens et lagunaires (Pérez-Ruzafa et al., 2011), comprenant des macroalgues ainsi que des phanérogames marins (herbiers). Cependant, la grande majorité de ces taxons est généralement représentée par des macroalgues, les herbiers étant moins diversifiés (Sfriso et al. 2017 ; Le Fur et al., 2018). Dans de nombreuses lagunes méditerranéennes, les macroalgues sont reconnues pour former des tapis très productifs et étendus (Viaroli et al., 1999 ; Souchu et al., 2010 ; Sfriso et al., 2003 ; Agostini et al., 2003 ; Giusti and Marsili-Libelli, 2005 ; Reizopoulou and Nicolaidou, 2004). Cette forte productivité est souvent attribuée aux macroalgues du genre *Ulva sp.*, *Chaetomorpha sp.* ou *Cladophora sp.* qui font partie des taxons les plus fréquemment observés (Pérez-Ruzafa et al., 2011 ; Viaroli et al., 2008 ; Cimiterra et al., 2020) et dont la prolifération a parfois contribué à fortement modifier le fonctionnement de l'écosystème qu'elles occupaient (Sfriso, 1987 ; Pérez-Ruzafa et al., 2006 ; Ménesguen, 2018).

Le rôle trophique des macroalgues est cependant susceptible de varier selon l'espèce de poissons considérée, les milieux lagunaires abritant des espèces aux régimes alimentaires variés (herbivores, carnivore, omnivores et détritivores) exploitant différentes voies trophiques (consommation directe ou indirecte de producteurs primaires, consommation de détritus, Franco et al., 2008). Le rôle trophique des macroalgues pourrait également varier selon le stade de vie des poissons, le comportement alimentaire de ces derniers variant au cours de leur croissance (Ferrari and Chierogto, 1981 ; Arias and Drake, 1990 ; Salgado et al., 2004 ; Figueiredo et al., 2005).

Sur la base des résultats de la partie 3.3 mettant en évidence que les macroalgues contribuaient à créer des habitats attractifs pour de nombreuses espèces de poissons au stade juvénile, le travail proposé dans cette partie s'est attaché à préciser leur rôle trophique en étudiant leur insertion dans le réseau trophique lagunaire ainsi que leur importance pour l'alimentation des juvéniles pendant leur période de croissance en lagune.

Identifier les sources qui contribuent à l'alimentation des juvéniles suppose de pouvoir suivre les voies de transfert d'une source aux niveaux trophiques supérieurs. Depuis de nombreuses années, les études s'appuient pour cela sur l'utilisation de biomarqueurs. Les biomarqueurs sont molécules (acides gras, hydrocarbures.) ou éléments chimiques (isotopes de carbone, azote, soufre) issus de sources de matière organique (MO), qui sont assimilées et identifiables dans les tissus des organismes qui les

consomment (directement ou indirectement), et dont on peut tracer le transfert au sein des différents niveaux trophiques qui composent un réseau. Ce ou ces biomarqueurs sélectionnés doivent permettre de suffisamment différencier les sources entre elles. On parlera dans cette étude de « signatures » différentes. Le biomarqueur idéal serait donc un composé facilement identifiable et exclusif à une source donnée. Cependant cela est rarement le cas, les sources proches phylogénétiquement ou spatialement, pouvant présenter des signatures similaires. Les nombreuses sources de matière organique présentes en milieu lagunaire rendent cette tâche d'autant plus complexe, nécessite pour des résultats plus fiables de croiser les informations portées par plusieurs biomarqueurs.

Dans cette étude menée dans la lagune du Prévost, les analyses des signatures isotopiques et des profils en acides gras ont été couplées pour 1) caractériser et identifier les sources de matière organique exploitées (directement ou indirectement) par les juvéniles de poissons de trois espèces aux régimes alimentaires différents. En particulier, l'objectif était de 2) quantifier et comparer la contribution des macroalgues à la MO assimilée par les juvéniles de poissons de ces trois espèces, à différents stades juvéniles ; et 3) de comprendre l'influence de cette assimilation sur leur croissance et leur condition physiologique.

### 3.4.2 Matériel et méthodes

La lagune du Prévost se prête bien à cette étude car les macroalgues y sont très représentées. À l'échelle de la lagune la biomasse de macroalgues atteignait en moyenne de 13 000 t en 1996 (Morand and Briand, 1996), pour un recouvrement actuel en général supérieur à 50 % (Cimiterra et al., 2020). Les macroalgues vertes sont dominantes sur l'ensemble de la lagune majoritairement représentées par des macroalgues opportunistes appartenant aux genres *Chaetomorpha*, *Cladophora* et *Ulva* (Cimiterra et al., 2020). Des macroalgues rouges y sont aussi observées mais en plus faible abondance. Le taux de recouvrement de ce taxon est plus important à l'Ouest de la lagune (taux maximal de 50 %) qu'à l'Est de la lagune (taux maximal de 25 %) et est principalement représenté par des espèces des genres *Gracilaria* et *Chondria*. Mise à part les macroalgues, des herbiers de phanérogames (*Ruppia* sp.) peu denses sont aussi présents. Leur distribution spatiale est restreinte à la bande sableuse qui borde les rives de la lagune au sud-ouest, si bien que leur recouvrement à l'échelle de la lagune reste très faible (inférieur à 1 %, Cimiterra et al., 2020). Le développement important des macroalgues dans la lagune du Prévost est en partie favorisé voire exacerbé par les fortes concentrations en éléments nutritifs (N et P) de la colonne d'eau et des sédiments, qui sont d'une part héritées du caractère très eutrophe de la lagune jusqu'en 2005 (Ifremer, 2014), et d'autre part maintenues par la minéralisation de l'importante biomasse produite au sein de la lagune et par l'apport de nouveaux nutriments (dissous ou sous forme de détritiques) provenant du Lèz et du canal du Rhône-à-Sète (Castel et al., 1996).

Comme dans la plupart des lagunes méditerranéenne la dynamique de croissance des macroalgues suit celle des éléments nutritifs et des paramètres environnementaux globaux tels que la température et la luminosité. Le cycle biologique des macroalgues

vertes est caractérisée par de fortes biomasses à la fin du printemps ou en été (Menéndez and Comín, 2000 ; Agostini et al., 2003 ; Sfriso and Facca, 2007 ; Obrador and Pretus, 2010) après que les pluies et vents d'automne et d'hiver aient réalimenté la lagune en nutriments dissous et que la matière organique lagunaire ait été minéralisée par les communautés bactériennes (Castel et al., 1996). Au cours de l'été, le broutage par les crustacés et gastéropodes ainsi que la dégradation par les communautés bactériennes entraînent une diminution rapide de la biomasse macroalgale (Castel et al., 1996 ; Bachelet et al., 2000). La période de présence des macrophytes est de ce fait assez étendue sur l'année et chevauche celle des juvéniles de poissons qui occupent la lagune du Prévost.

Parmi les nombreuses espèces de poissons qui résident ou colonisent la lagune de Prévost au stade de juvéniles, rares sont celles qui sont herbivores et s'alimentent directement de macroalgues (exception de la saupe *Sarpa salpa*). Les régimes alimentaires observés dans la lagune sont très divers et combinent surtout des régimes carnivores (ex : *Dicentrarchus labrax*), omnivores (ex : *Diplodus sargus*) voire détritivores (ex : Mugilidae). La matière organique issue des macroalgues est de fait rarement directement ingérée par les juvéniles mais peut tout de même être ingérée sous forme fraîche notamment chez les poissons qui, pour s'alimenter, raclent ou fouissent la surface des sédiments (ex : mullet, daurade). Cependant, deux voies indirectes majeures d'assimilation et de transfert de la matière organique issue des macroalgues vers les juvéniles de poissons peuvent être identifiées. L'une s'effectue par l'ingestion de consommateurs primaires brouteurs (amphipodes, isopodes, gastéropodes) ou encore détritivores (amphipodes, gastéropodes, annélides) qui sont communément reportés dans les bols alimentaires des juvéniles de poissons. L'ingestion des macroalgues par ces invertébrés peut varier selon le type de macroalgues considéré, car certaines espèces telles que les ulves ont développé des stratégies pour limiter la prédation notamment par la production de toxines (Van Alstyne et al., 2001). Il peut donc être fait l'hypothèse que les macroalgues ne contribuent pas de la même manière à l'alimentation et à la croissance des juvéniles selon l'espèce de macroalgue considérée. La deuxième voie de transfert est la voie détritique, notamment chez les Mugilidés qui, ingèrent des sédiments et la matière en décomposition des macroalgues qu'ils contiennent (Koussoroplis, 2010). Les différents modes d'alimentation existant dans les lagunes laissent penser que les sources basales contribuant à la croissance des juvéniles de poissons et donc celle des macroalgues puisse varier avec les guildes alimentaires et les espèces de poissons.

De plus les régimes alimentaires des juvéniles ne sont pas encore définitifs à leur arrivée dans la lagune mais évoluent au cours de leur vie lagunaire. Le régime des post-larves, souvent carnivores, repose pour beaucoup d'espèces sur des proies zooplanctoniques et évolue vers un régime alimentaire plus diversifié, exploitant davantage des ressources benthiques. Ces changements s'opèrent progressivement à mesure que les juvéniles de poissons élargissent leur niche trophique et spatiale aux fonds benthiques et qu'ils acquièrent les caractéristiques morphologiques (apparition de dents, taille de la bouche, capacité de nage, élongation du tube digestif...) leur permettant d'en

exploiter les ressources. La contribution des macroalgues à croissance des juvéniles est donc susceptible d'évoluer selon le stade de vie.

### 3.4.2.1 Trois espèces de poissons aux régimes alimentaires contrastés

Parmi les espèces présentes dans la lagune du Prévost, trois d'entre elles sont aujourd'hui décrites comme utilisant des sources trophiques différentes et potentiellement les macroalgues sous forme fraîche ou détritiques pour deux d'entre elles :

- ***Liza aurata***

*Liza aurata* appelé couramment « muge » ou « mullet » fait partie de la famille des Mugilidae (Figure 3.9). C'est une espèce démerso-pélagique dont les juvéniles entrent dans les lagunes méditerranéennes françaises entre les mois de novembre et avril (hors épisodes de basses températures) et en ressortiraient ) l'automne. Les mugilidae se placent à une position relativement basse dans le réseau trophique, avec des niveaux trophiques variant entre 1,0 et 3,3 selon l'espèce et le stade de vie considéré (Vinagre et al., 2012 ; Como et al., 2018) et est donc un producteur secondaire de protéines relativement efficace (Ghasemzadeh et al., 2015).



Figure 3.9: *Liza aurata* au stade juvéniles (source Doris)

Les post-larves et les très jeunes juvéniles (inférieurs à 30 mm de longueur) sont en revanche strictement carnivores, et s'alimentent essentiellement de crustacés et de larves planctoniques (copépodes, larves de polychètes) ou benthiques (copépodes harpacticoïdes, Albertini-Berhaut, 1974 ; Ferrari and Chierogato, 1981). À ce stade, leur alimentation reposerait donc davantage à la base sur le phytoplancton (consommé via le zooplancton) et la matière organique détritique (via les copépodes harpacticoïde). Entre 20 et 30 mm, les juvéniles commencent à diversifier leur régime alimentaire, notamment vers les végétaux (Luther, 1962 ; Ferrari and Chierogato, 1981 ; Eggold and Motta, 1992).

Le régime alimentaire « adulte » (à partir de 4-5 cm de longueur) est alors décrit comme détritivore (Franco et al., 2008) et principalement basé sur la matière organique présente dans les sédiments. Les muges s'alimentent pendant la journée et sont le plus souvent observées dans des habitats au substrat nu (vaseux ou sableux) leur permettant d'exploiter la matière organique des sédiments. Sa bouche dotée de prémaxillaires protrusibles (*ie.* mâchoires qui peuvent être projetées en avant) lui permet de prendre des bouchées de sédiments dont ils extraient la matière organique, et également de gratter les biofilms de microalgues et bactéries (microphytobenthos) présents sur la surface des

sédiments et des macrophytes (Odum, 1970 ; King, 1988). Cette exploitation du microphytobenthos est rare chez les espèces de poissons méditerranéens et particulièrement caractéristique des poissons appartenant à la famille des Mugilidae (Cardona, 2016). Bien que décrit comme détritivore, *L. aurata* exploiterait également la meiofaune et la macrofaune benthique, les macroalgues vertes et le plancton (phyto et zoo) (Ferrari and Chierigato, 1981). Son appareil digestif long témoigne d'une capacité à digérer les matériaux végétaux et à les transformer pour leur croissance et condition (Odum, 1970, Drake and Arias, 1984, Albertini-Berhaut, 1987).

- ***Diplodus sargus***



Figure 3.10: *Diplodus sargus* au stade de juvénile (source Fishbase)

*Diplodus sargus*, appelé couramment sars commun, est un poisson démersal qui fait partie de la famille des Sparidae (Figure 3.10). Il entre dans les lagunes au début de l'été. Sa taille est alors d'environ 25 mm (longueur totale). Il en ressort en général avant le premier hiver. *D. sargus* est une espèce omnivore à tendance plutôt carnivore ayant un niveau trophique relativement haut. Les crustacés de petites tailles, que sont les copépodes (au stade d'oeufs, de nauplii et d'adultes) et les cladocères, sont les proies les plus abondantes dans le bol alimentaire des juvéniles mesurant de 15 à 50 mm. Cette part diminuerait avec la croissance au profit des amphipodes (Rosecchi, 1987 ; Arias and Drake, 1990 ; Sanchez-Velasco and Norbis, 1997). Cependant, les poissons (juvéniles), les végétaux et les annélides représenteraient la plus grande part pondérale aussi bien chez les plus petits juvéniles entre 15 et 50 mm que chez les individus supérieurs à 50 mm (Rosecchi, 1987). La part pondérale des poissons consommés devient particulièrement importante (75 %) chez les individus supérieurs à 100 mm. Ceci s'expliquerait par la taille de leur bouche qui leur permet davantage de les ingérer. En mer les juvéniles de taille supérieure à 150 mm dépendent aussi beaucoup des mollusques et échinodermes (oursins, Rosecchi 1987). Parmi les espèces observées dans les lagunes les sars font partie des rares cas à ingérer, de manière non accidentelle, des macroalgues fraîches. Sala and Ballesteros (1997) montrent que les contenus stomacaux d'individus adultes occupant la côte littorale rocheuse en Méditerranée contiennent une diversité de macroalgues allant de macroalgues rouges aux macroalgues vertes en passant par des macroalgues calcaires dites encroûtantes. *Ulva rigida*, qui est particulièrement abondante dans la lagune du

Prévost fait partie des macroalgues les plus représentées dans les estomacs étudiés. Les juvéniles de cette espèce sont d'ailleurs souvent observés dans des habitats en partie composés de macroalgues (Ventura et al., 2014 ; Viglioga and Harmelin-Vivien, 2001).

- **Sparus aurata**



Figure 3.11: *Sparus aurata* au stade de juvénile (source Fishbase)

*Sparus aurata* appartient également à la famille des Sparidae (Figure 3.11). Cette espèce démersale entre dans les lagunes à la fin de l'hiver autour du mois de mars et ressort des lagunes à l'automne. *S. aurata* est omnivore mais consomme très peu de végétaux contrairement à *D. sargus*. En lagune son bol alimentaire se compose essentiellement de crustacés, de poissons d'annélides et de décapodes. Les plus petits juvéniles (taille inférieure à 25 mm) consomment essentiellement des petites proies telles que les naupliis de cirripèdes, les copépodes et les larves de polychètes. Entre 25 mm et 50 mm, le caractère généraliste, communément reconnu à *S. aurata*, commence à apparaître. À ce stade, les juvéniles ingèrent davantage de macro-invertébrés majoritairement représentés par diverses crustacés (amphipodes, mysidacées, isopodes) et polychètes ainsi que des poissons. Les gastéropodes font aussi partie des proies exploitées par cette espèce. Au-delà de 50 mm, des bivalves sont ingérés mais les poissons constituent la plus grande part du bol alimentaire en termes de biomasse (Rosechi, 1987 ; Escalas et al., 2015). Bien qu'exploitant des ressources proches de celles de *D. sargus*, les deux espèces n'occupent pas les habitats lagunaires de la même façon (voir partie 3.3.1). S'il est communément reconnu que *D. sargus* affectionne les habitats rocheux ou présentant des macrophytes, cela est moins évident pour *S. aurata*, qui ne présente pas d'habitat préférentiel.

#### 3.4.2.2 Prélèvement et analyses des échantillons

- **Périodes et sites de prélèvement**

Compte tenu de la potentielle variabilité temporelle et spatiale de la signature isotopique des sources de matière organique, l'échantillonnage a été effectué sur des échelles temporelles et spatiales fines. Cinq répliquats de chacune des sources de matière organique ont été échantillonnées en mai et en août 2021 sur une à deux stations au sein de trois zones de la lagune (Ouest, Centre et Est, Figure 3.12). Les signatures isotopiques des macroalgues et la matière organique sédimentaire étant particulièrement susceptibles

de présenter des variations spatiales, les échantillons ont été prélevés sur l'ensemble des stations (exceptée la station Centre) lorsqu'elles étaient présentes (la distribution de certaines espèces de macroalgues étant restreinte spatialement). Compte tenu de l'hydrodynamisme de la lagune et l'homogénéisation probable des masses d'eau à l'échelle des zones, l'échantillonnage de la matière organique particulaire été effectué à une échelle spatiale plus large, les cinq répliquats ayant été échantillonnés sur une unique station par zone.

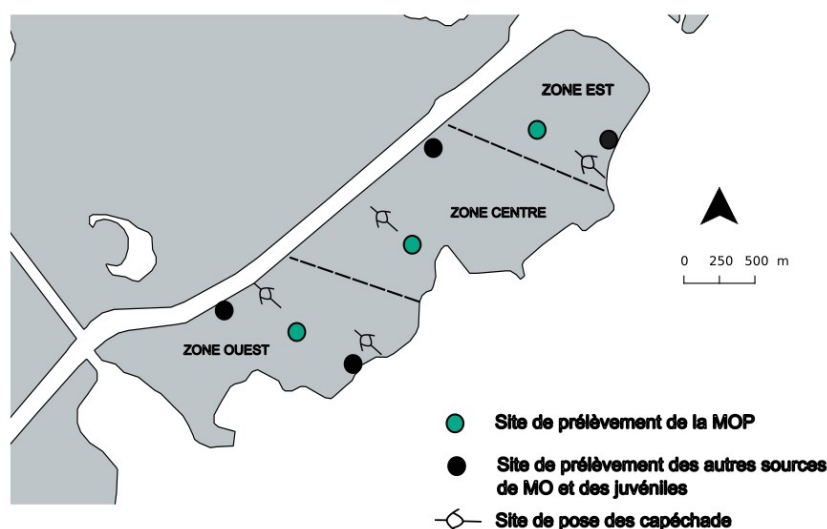


Figure 3.12: Sites et zone de prélèvement des sources de matière organique et des juvéniles de poissons dans la lagune du Prévost.

Il a été supposé que 4 mois étaient nécessaires à l'intégration de la signature isotopique des ressources alimentaires de la lagune à celle des juvéniles de *Diplodus sargus*, *Liza aurata* et *Sparus aurata*. Afin de prendre en compte la potentielle évolution des signatures isotopiques au cours de leur croissance et jusqu'à leur fin de vie lagunaire, les juvéniles de poissons des trois espèces étudiées ont été échantillonnées sur trois périodes de juin à septembre 2021. Selon leur période de présence, les juvéniles des trois espèces ont pu être échantillonnées au début du mois de juin, au milieu de l'été en juillet et en fin d'été en septembre. Les résultats de la partie 3.3.1 ont permis d'identifier les habitats où pouvaient être inféodés les juvéniles de petite taille. Ces derniers ont donc été capturés sur 4 stations (points noirs sur la Figure 3.12) à l'échelle du micro-habitat. Les juvéniles de plus grande taille, étant supposés plus mobiles ont été échantillonnés à plus large échelle à l'Ouest et à l'Est de la lagune à l'aide de capéchades (Figure 3.12).

- **Prélèvements et traitement des échantillons**

Sur chaque station dédiée (Figure 3.12), 20 litres d'eau divisés en 5 répliquats ont été prélevés au milieu de la colonne d'eau dans des bouteilles et transportées au frais dans des glacières. L'eau prélevée a été premièrement filtrée par gravité sur un tamis de 200µm afin de retirer les grosses particules en suspension. Le filtrat obtenu a ensuite été filtré sur filtres Whatmann GF/F (diamètre de 47mm), préalablement décontaminés

pendant 4 heures à une température de 450°C. L'ensemble des filtres ont été conservés séparément à -80°C en attente d'analyses.

La matière organique sédimentaire a été prélevée par carottage (carotte de pvc de 10 cm de diamètre) sur 10 répliquats (5 répliquats pour les analyses isotopiques et 5 répliquats pour les analyses lipidiques). Après avoir retiré l'eau contenue dans la carotte, les deux premiers centimètres de sédiment ont été prélevés et couverts d'eau de mer artificielle dans des sachets placés au frais dans une glacière. Au laboratoire les échantillons ont été filtrés sur un tamis de 1 mm afin de retirer les organismes contenus dans les sédiments. Le filtrat obtenu a été également filtré sur filtres Whatmann GF/F (diamètre de 47mm) décontaminés (4 h, 450°C). Les filtres ont été stockés à -80°C en attente d'analyses.

Sur chacune des stations, 5 répliquats des espèces de macrophyte les plus représentées dans la lagune ont été prélevés à la main et transportés au laboratoire dans des sachets remplis d'eau, au frais dans une glacière. Au laboratoire, les macroalgues ont été débarrassées des organismes épiphytes à l'aide d'une brosse à dent puis rincées à l'eau distillée. L'ensemble des échantillons, ont été stockés séparément à -80°C en attente d'analyses.

Concernant les poissons, les juvéniles de petite taille ont été capturés à l'aide d'une senne de plage de 8 m de long tandis que les juvéniles de plus grande taille ont été échantillonnés à l'aide d'un engin passif (capétchade) posé dans la lagune pendant 12 heures. Les juvéniles capturés ont été maintenus vivants jusqu'au laboratoire dans des seaux dont l'eau était fréquemment renouvelée afin de maintenir un taux d'oxygénation suffisant. Une fois au laboratoire les juvéniles ont été euthanasiés par la méthode de chocage à froid, mesurés (mm) et pesés (milligramme) avant de prélever du tissu au niveau de leur muscle dorsal. Pour ce faire, à l'aide d'ustensiles stérilisés, les poissons ont été écaillés sur la zone dorso-ventrale, et légèrement incisés pour en retirer la peau. Un bout de tissu (ou l'ensemble du muscle dorsal pour les individus < 30 mm) a été rapidement prélevés sur chaque muscle et placés au frais dans des tubes Eppendorf (un tube pour chaque analyse) plongés dans de la glace afin de limiter la dégradation et l'oxydation des tissus. En l'attente des analyses lipidiques et isotopiques, les échantillons de muscles ont été stockés à -80°C. Les échantillons destinés aux analyses isotopiques ont par la suite été lyophilisés puis broyés à l'aide d'un broyeur à bille ou d'un mortier en jade.

- **Acidification des échantillons pour la mesure de la signature en carbone des sources**

L'obtention de la signature isotopique en carbone des matrices échantillonnées (excepté eux de poissons) nécessite une acidification des échantillons afin d'éliminer les carbonates inorganiques reconnus pour induire des biais dans la signature en carbone (DeNiro and Epstein, 1978), Avant la congélation à -80°C, les macroalgues et la matière organique particulaire filtrée ont été mis en contact avec de l'acide chlorhydrique (HCl) à 5 % quelques secondes (jusqu'à ce que les bulles témoignant d'une réaction de



décarbonatation disparaissent), puis abondamment rincé à l'eau distillée. Les échantillons de MOS étant plus riche en carbonates, le processus de décarbonation est plus long. Suite à la congélation à -80°C les échantillons ont été lyophilisés puis acidifiés dans des petits mortiers en porcelaine par ajout progressif d'acide chlorhydrique à 5 %. Une fois la décarbonation terminée, les échantillons ont été rincés plusieurs fois à l'eau distillée jusqu'à ce que le pH de l'eau surnagante soit à 7. Par la suite les échantillons ont été mis à l'étuve à 60°C pendant 48 heures afin de permettre l'évaporation complète de l'acide chlorhydrique et de l'eau.

- **Analyses isotopiques**

L'ensemble des échantillons destinés à l'analyse isotopique a été lyophilisé puis broyé. Dans le cas de la matière organique particulaire (MOP), la surface des filtres lyophilisés a simplement été grattée à l'aide d'un scalpel afin de prélever le moins de fibres issues du filtre que possible. Chaque échantillon a ensuite été pesé, encapsulé puis envoyé au laboratoire de Brest pour analyse (spectrométrie de masse isotopique). Les mesures de rapports isotopiques sont exprimées dans l'unité standard δ‰. Elles sont basées sur l'utilisation d'un standard universel, auquel sont comparés les rapports isotopiques des échantillons :

$$\delta^{13}C = \left[ \frac{^{13}C/^{12}C_{Ech}}{^{13}C/^{12}C_{Std}} - 1 \right] \times 1000 \qquad \delta^{15}N = \left[ \frac{^{15}N/^{14}N_{Ech}}{^{15}N/^{14}N_{Std}} - 1 \right] \times 1000$$

La valeur des standards universels est par convention de 0 ‰. Pour l'azote on se réfère à l'azote atmosphérique. Pour le carbone, le standard de référence est le PDB (Pee Dee Belemnite standard), distribué par le National Bureau of Standard de Washington ou l'Agence Internationale pour l'Energie Atomique de Vienne.

- **Analyses lipidiques**

Les lipides totaux ont été extraits des différentes matrices (poissons, macroalgues, matière organique particulaire et sédimentaire) selon la méthode décrite par Folch et al., (1957). Un mélange de solvants chloroforme/méthanol (2:1) contenant 0,01 % hydroxytoluène butylé (BHT) comme antioxydant a été ajouté aux matrices congelées et placées dans des tubes stérilisés. Après agitation (vortex), les tubes ont été placés sous azote pendant au moins 10 secondes afin de chasser l'oxygène contenu dans les tubes et ainsi limiter l'oxydation des acides gras. Les échantillons ont par la suite été congelés (-25°C) puis analysés au laboratoire de Brest.

### 3.4.2.3 Analyses des données

- **Variabilité des signatures isotopiques des sources de matière organique et des juvéniles de poissons**

Les signatures isotopiques des sources ont été testées entre chaque mois d'échantillonnage (juin et août) et sur l'ensemble de la période par une analyse multivariée (PERMANOVA). Un test post-hoc appliqués à ces signatures a permis de

grouper les sources ne présentant pas de signatures significativement différentes. Les signatures des groupes obtenus ont également été comparées à celles des sources non échantillonnées mais dont les signatures sont issues de la littérature. (Tableau 3.1). La variabilité spatiale et temporelle des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  des sources de chacun des groupes de sources a également été testée par une analyse multivariée (PERMANOVA) avec la Période et la Stations comme facteurs fixes. Puis, pour chaque groupe de source et élément isotopique, l'effet de la période et l'effet de la station au sein de chaque période ont pu être caractérisés par une analyse univariée des variances (ANOVA) suivie d'un test post-hoc de Tukey.

Tableau 3.1: Signature isotopique ( $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  en ‰) moyenne et références bibliographiques des principales sources de matière organique non échantillonnées dans cette étude.

Source	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	Références
Phytoplancton marin (PHY)	4.45 ± 0.73	-20.07 ± 0.78	Harmelin-Vivien et al. 2008
Matière organique continentale	6.30 ± 3.39	-28.72 ± 2.82	Isnard et al. 2015
Microphytobenthos	8.43 ± 1.61	-18.38 ± 3.16	Vizzini et al. 2005

De la même manière, les différences de signatures isotopiques entre les trois espèces de poissons ont été mises en évidence par une analyse multivariée (PERMANOVA) et caractérisées par un test post hoc. Pour chaque espèce, la variabilité spatio-temporelle de leurs signatures isotopiques a enfin été testée en utilisant une analyse multivariée (PERMANOVA).

- **Modèle de mélange isotopique**

Les contributions relatives des différentes sources de matière organique à la composition des pools de matière organique particulaire (MOP) et dans les sédiments (MOS) ont été évaluées en utilisant un modèle de mélange bayésien spécifiquement développé pour les études des signatures isotopiques sur le package R SIAR (Parnell et al., 2010). Il s'agit d'une méthode d'évaluation des contributions de sources multiples à un pool de matière organique (ici un poisson), en prenant en compte non seulement les signatures des différentes sources, mais aussi les incertitudes et variabilités autour de ces estimations. Cet outil considère toutes les combinaisons de mélange possibles et évalue la distribution de leur probabilité ainsi que les intervalles de confiance correspondants. La combinaison la plus probable est fournie en sortie avec la valeur médiane de la distribution ainsi que les intervalles de crédibilités bayésiens à 50, 75 et 95 %. Dans cette étude nous nous appuyerons principalement sur la valeur médiane de la distribution.

Les modèles de mélange ont été utilisés ici pour estimer la contribution de la matière organique issue des différentes sources à la composition finale des muscles des juvéniles de poissons de *D. sargus*, *L. aurata* et *S. aurata* à différents stades de vie (J1, J2 et J3). En cas de variabilité spatiale significative de la signature isotopique des juvéniles, les modèles de mélange ont été détaillés par zone de capture. Les facteurs d'enrichissement trophique (TEF) entre les sources de matière organique et les juvéniles de poissons ont été estimés pour chaque espèce et chaque stade de vie selon la méthode

décrite par Reid et al. (2008) qui consiste à calculer les TEF d'un consommateur selon la part de producteurs primaires, consommateurs primaires et secondaires dans son bol alimentaire et à leur appliquer le TEF propre à chaque niveau de consommateur (Figure 3.13).

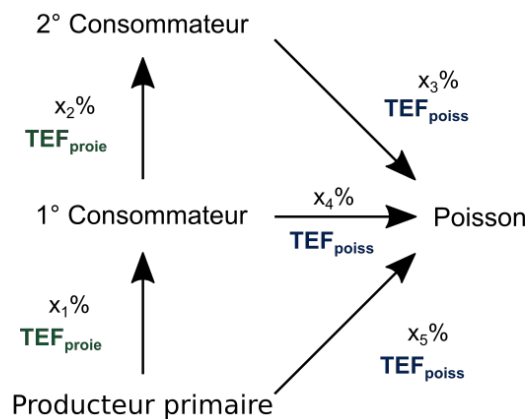


Figure 3.13: Réseau trophique simplifié utilisé pour calculer les shifts trophiques en  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ . Les flèches pointent des sources vers les consommateurs. Les  $x_i$  représentent les proportions de chaque source dans le bol alimentaire du consommateur. Le  $\text{TEF}_{\text{proie}}$  désigne le shift trophique des proies et le  $\text{TEF}_{\text{poiss}}$  le shift trophique propre à chaque espèce de poisson et stade de vie.

Pour cela le  $\text{TEF}_{\text{proie}}$  a été évalué à partir des TEF spécifiques à de nombreux invertébrés et poissons marins (données sur muscles ou corps entier) listés dans Caut et al. (2009). Il correspond à un  $\text{TEF}_{\text{proies}}$  de  $1,3 \pm 0,7\text{‰}$  et  $2,3 \pm 0,8\text{‰}$  pour  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  respectivement. Le  $\text{TEF}_{\text{poiss}}$  utilisé pour *S. aurata* ( $3,0 \pm 0,1\text{‰}$  pour  $\delta^{13}\text{C}$  et  $3,6 \pm 0,8\text{‰}$  pour  $\delta^{15}\text{N}$ ) a été utilisé précédemment par Escalas et al. (2015). Il est issu des résultats d'une expérience menée sur la modification du bol alimentaire sur des juvéniles de 6 mois. En l'absence de  $\text{TEF}_{\text{poiss}}$  spécifiques pour *L. aurata* et *D. sargus*, les TEF d'espèces proches ont été retenus. Ainsi, le  $\text{TEF}_{\text{poiss}}$  de *L. aurata* utilisé dans cet étude est de  $2,1 \pm 0,7\text{‰}$  pour  $\delta^{13}\text{C}$  et  $3,8 \pm 0,4\text{‰}$  pour  $\delta^{15}\text{N}$  (*Mugil liza* - Valenciennes 1836) alors que le  $\text{TEF}_{\text{poiss}}$  de *S. aurata* a été appliqué à *D. sargus*. A partir de ces valeurs et de la littérature, les TEF globaux ont été estimés (Tableau 3) puis implémentés dans les différents modèles de mélange.

Tableau 3.2: Taux d'enrichissement trophiques (‰) calculés pour chacune des espèces pour des tailles correspondant aux régimes alimentaires de juvéniles en début de vie lagunaire (Taille < 30 mm) et en fin de vie lagunaire (Taille > 30 mm).

Espèce	Taille (mm)	$\delta^{15}\text{N}$			$\delta^{13}\text{C}$		
			$\pm$			$\pm$	
D. sargus	< 30	6.13	$\pm$	1.68	4.43	$\pm$	0.87
	> 30	7.56	$\pm$	2.18	5.24	$\pm$	1.30
L. aurata	< 30	5.41	$\pm$	0.96	3.01	$\pm$	1.19
	> 30	3.98	$\pm$	0.46	2.20	$\pm$	0.76
S. aurata	< 30	7.90	$\pm$	2.30	5.43	$\pm$	1.41
	> 30	8.09	$\pm$	2.36	5.54	$\pm$	1.47

- **Analyses statistiques des profils en acides gras**

Les valeurs d'acides gras ont été reportées comme pourcentage de la masse totale d'acide gras. Seuls les acides gras dont la proportion est en moyenne supérieure à 1 % dans tous les types de matrices ont été gardés pour caractériser les profils en acide gras des différentes sources de matière organique et des juvéniles de poissons.

Une première analyse en composante principale (ACP) suivie d'une classification hiérarchique ont été appliquées aux valeurs moyennes d'acide gras des sources de matière organique afin d'identifier d'une part les sources aux profils similaires et d'autre part les acides gras les plus caractéristiques pour chacun des clusters. Les différences de profils en acides gras entre les sources ont été testées par une analyse multivariée (PERMANOVA) et précisées pour chaque acide gras par une ANOVA suivie d'un test post-hoc de Tukey. Afin de répondre aux conditions de normalité et d'homoscédasticités nécessaire à l'ANOVA, les données de pourcentage ont été transformées (log).

Les différences de profils en acide gras entre les trois espèces de poissons ont été testés de la même manière. Des indicateurs de carnivorie (18:1n-9/18:1n-7) et de condition physique (20:5n-3/22:6n-3 et 20:5n-3/20:4n-6) ont été calculés et comparés entre les différentes espèces. Une ACP a également été appliquée aux données d'acide gras des juvéniles afin de mettre en évidence les différences de profils entre les trois espèces. Celle-ci a été réalisée sur un nombre restreint d'acides gras :

- les plus caractéristiques des clusters issus de la classification hiérarchique,
- les acides gras reconnus pour avoir un rôle essentiel pour les poissons, ainsi que
- les AG caractéristiques des bactéries (anteiso:15 et iso 15 : 17:00) regroupé dans une nouvelle variable « Bactérie ».

Afin d'éviter la redondance de l'information apportée par chaque acide gras, seuls ceux ne présentant pas une forte corrélation entre eux (coefficient de corrélation inférieur à 0.8) ont été conservés.

- **Définition des stade de vie des juvéniles de poissons**

Pour caractériser la condition des juvéniles de chaque espèce, le facteur de condition relative  $K_n$  a été calculé. Il est défini comme le ratio entre le poids individuel d'un poisson ( $w$ ) et le poids individuel estimé ( $w_e$ ) à partir de la relation taille-poids de la population de poissons échantillonnés<sup>1</sup>.

Pour chaque espèce, la variabilité spatio-temporelle du poids, de la taille et la condition des juvéniles ont été testées en utilisant une ANOVA. A l'issue du test post-hoc, deux à trois stades juvéniles (J1, J2, J3) présentant des caractéristiques suffisamment différentes ont pu être définis pour chacune des espèces de poissons. Parmi ces stades, les juvéniles J1 correspondent aux juvéniles les plus proches du stade de post larves et les

<sup>1</sup>  $\log(w_e) = \log(a) + b \cdot \log(LS)$  avec LS la longueur standard du poisson

juvéniles J3 correspondent aux individus en fin de vie lagunaire, les juvéniles J2 étant à un stade intermédiaire de croissance.

### 3.4.3 Résultats

#### 3.4.3.1 Contribution des sources de matière organique à la signature isotopique des juvéniles de poissons

- **Variabilité spatio-temporelle des signatures isotopiques des sources**

Au sein de la lagune les signatures des sources échantillonnées varient entre  $-20.42 \pm 1.3$  ‰ (matière organique particulaire lagunaire) et  $-8.08 \pm 0.64$  ‰ (Herbier) en  $\delta^{13}\text{C}$  et entre  $3.71 \pm 2.43$  ‰ (Herbier) et  $11.88 \pm 1.27$  ‰ (*Alsidium sp.*) en  $\delta^{15}\text{N}$  (Tableau 3.3). Les signatures isotopiques des différentes sources de matière organique sur l'ensemble de la période (mai-août) se différencient statistiquement sur la période de travail (PERMANOVA,  $p=0,001$ ). L'herbier est caractérisé par la plus haute valeur de  $\delta^{13}\text{C}$  et la plus faible valeur de  $\delta^{15}\text{N}$  et se distingue significativement de toutes les autres sources. La MOS est elle caractérisée par de faibles valeurs en  $\delta^{15}\text{N}$  (Tableau 3.3). Les différentes espèces de macroalgues rouges (*Alsidium sp.*, *Chondria sp.* et *Gracilaria sp.*) ont des signatures isotopiques similaires (PERMANOVA,  $p>0,355$ ) caractérisées par les plus fortes signatures en  $\delta^{15}\text{N}$  et une signature moyenne de  $-19.99 \pm 1.25$  ‰ en  $\delta^{13}\text{C}$  (Tableau 3.3). Les macroalgues vertes (*Chaetomorpha sp.*, *Ulva sp.* et *Cladophora sp.*) présentent elles aussi des signatures similaires entre elles (PERMANOVA,  $p\geq 0,05$ ). La valeur moyenne de ce groupe est inférieure en  $\delta^{15}\text{N}$  et supérieure en  $\delta^{13}\text{C}$  par rapport à celle des macroalgues rouges. La MOP est enfin la source de matière organique la plus enrichie en  $^{13}\text{C}$ .

Tableau 3.3: Signatures isotopiques ( $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  en ‰) des principales sources de matière organique dans la lagune du Prévost moyennées sur la période Mai-Août (moyenne  $\pm$  erreur standard). Les lettres indiquent les groupes de sources ayant des signatures significativement différentes ( $p<0,05$ )

Source	Signatures moyennes sur les deux mois		
	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	PERMANOVA
<b>Macroalgues rouges (MAR)</b>			
<i>Alsidium sp.</i>	$11.88 \pm 1.27$	$-19.37 \pm 1.310$	
<i>Chondria sp.</i>	$11.53 \pm 1.56$	$-20.10 \pm 1.27$	
<i>Gracilaria sp.</i>	$11.20 \pm 1.45$	$-20.44 \pm 1.54$	
<b>Signature moyenne</b>	<b><math>11.35 \pm 1.46</math></b>	<b><math>-20.27 \pm 1.45</math></b>	<b>A</b>
<b>Macroalgues vertes (MAV)</b>			
<i>Chaetomorpha sp.</i>	$10.37 \pm 1.26$	$-17.67 \pm 1.39$	
<i>Cladophora sp.</i>	$10.33 \pm 1.65$	$-18.98 \pm 2.13$	
<i>Ulva sp.</i>	$10.11 \pm 1.35$	$-16.27 \pm 2.03$	
<b>Signature moyenne</b>	<b><math>10.23 \pm 1.40</math></b>	<b><math>-17.29 \pm 2.22</math></b>	<b>B</b>
<b>Herbier (HER)</b>			
<i>Ruppia sp.</i>	$3.71 \pm 2.43$	$-8.08 \pm 0.64$	<b>D</b>
<b>Matière organique</b>			
Particulaire lagunaire (MOP)	$8.30 \pm 0.54$	$-20.41 \pm 1.30$	<b>E</b>
Sédimentaire (MOS)	$5.63 \pm 0.83$	$-19.91 \pm 1.35$	<b>F</b>

Par ailleurs, les signatures isotopiques du phytoplancton marin et de la MOP continentale issues de la littérature (Tableau 3.1) sont également significativement différentes des signatures des groupes de sources échantillonnées (PERMANOVA,  $p < 0,01$ ). En revanche, le microphytobenthos dont les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  ne sont pas statistiquement différentes des cinq groupes de sources ne peut être dissocié (PERMANOVA,  $p > 0,05$ ). Il ne peut pas être exclu que cette source « pure » soit contenue dans toutes les autres sources échantillonnées que ce soit sous forme benthique, épilithique ou en suspension dans la colonne d'eau.

Du fait des apports d'eaux d'origine marine et terrestre dans la lagune du Prévost, la signature isotopique de la matière organique particulaire de la lagune (MOP) résulterait d'un mélange de MOP continentale et de phytoplancton marin et lagunaire. Les signatures isotopiques du phytoplancton marin et de la MOP continentale issues de la littérature (Tableau 3.1) sont significativement différentes de celle de la MOP lagunaire (PERMANOVA,  $p = 0,001$ , Tableau 4). Cependant d'après le modèle de mélange il semble que la MOP lagunaire soit essentiellement issue d'un mélange de phytoplancton lagunaire (79 %) et de phytoplancton marin (13 %). La contribution de la MOP continentale serait cependant beaucoup moindre (8 %).

De nombreuses sources aussi bien allochtones que autochtones à la lagune (MOP continentale, phytoplancton marin et lagunaire, macroalgues, herbier) ont pu alimenter le pool de matière organique sédimentaire lagunaire (MOS). Dans le cadre de cette étude, toutes les sources précédemment citées présentent des signatures significativement différentes de celle de la MOS lagunaire (PERMANOVAs,  $p < 0,014$ ). Le modèle de mélange révèle que la MOS lagunaire serait constitué principalement de phytoplancton marin (57 %). Le phytoplancton lagunaire (16 %), la MOP continentale (11 %), l'herbier (9 %) et les macroalgues (7 %) présenteraient elles des contributions inférieures relativement proches.

- **Variabilité spatio-temporelle des signatures en  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$**

Les résultats obtenus pendant la période d'étude dans la lagune du Prévost mettent en évidence une forte variabilité spatio-temporelle de la signature de chaque source de matière organique lagunaire (PERMANOVA,  $p < 0,018$ ) avec une interaction significative de ces deux facteurs (PERMANOVA,  $p < 0,014$ ) excepté pour les macroalgues vertes pour qui les signatures n'ont varié que selon la zone d'échantillonnage (PERMANOVA,  $p = 0,007$ , Tableau 3.4). De mai à août, la variation la plus importante en  $\delta^{13}\text{C}$  a été observée pour les macroalgues rouges (diminution de 1,02 ‰ de juin à août) et pour l'herbier de *Ruppia sp.* (augmentation de 1,02 ‰ de juin à août). Concernant le  $\delta^{15}\text{N}$ , des écarts plus élevés ont été observés pour l'herbier (diminution de 3,53 ‰ entre mai à août). Pour les autres sources, ces écarts ne dépassent pas 1,08 ‰ (pour la MOS) en valeur absolue (Tableau 3.4).

Tableau 3.4: Variabilité temporelle des signatures en  $\delta^{15}\text{N}$  et en  $\delta^{13}\text{C}$  des sources de matière organique entre les mois de juin et août

Source	Juin		Août	
	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
<b>Macroalgues rouges (MAR)</b>				
<i>Alsidium sp.</i>	-	-	11.88 ± 1.27	-19.37 ± 1.31
<i>Chondria sp.</i>	11.77 ± 1.65	-19.77 ± 1.24	10.80 ± 1.15	-21.11 ± 0.77
<i>Gracilaria sp.</i>	11.18 ± 0.95	-19.95 ± 1.28	11.24 ± 2.11	-21.21 ± 1.65
<b>Signature moyenne</b>	<b>11.41 ± 1.28</b>	<b>-19.88 ± 1.25</b>	<b>11.25 ± 1.78</b>	<b>-20.90 ± 1.56</b>
<b>Macroalgues vertes (MAV)</b>				
<i>Chaetomorpha sp.</i>	10.46 ± 0.61	-18.01 ± 1.60	10.29 ± 1.72	-17.34 ± 1.13
<i>Cladophora sp.</i>	9.42 ± 1.46	-18.01 ± 3.51	10.70 ± 1.63	-19.37 ± 1.24
<i>Ulva sp.</i>	9.99 ± 1.18	-17.42 ± 2.07	10.00 ± 1.58	-15.70 ± 2.33
<b>Signature moyenne</b>	<b>10.15 ± 1.11</b>	<b>-17.31 ± 2.02</b>	<b>10.29 ± 1.62</b>	<b>-17.29 ± 2.39</b>
<b>Herbier (HER)</b>				
<i>Ruppia sp.</i>	5.67 ± 1.31	-8.65 ± 0.42	2.13 ± 1.90	-7.63 ± 0.32
<b>Matière organique</b>				
Particulaire lagunaire (MOP)	8.50 ± 0.55	-19.99 ± 1.67	8.09 ± 0.46	-20.82 ± 0.60
Sédimentaire (MOS)	5.11 ± 0.63	-20.42 ± 1.12	6.19 ± 0.64	-19.41 ± 1.39

Pour la majorité des sources, les signatures isotopiques varient spatialement (PERMANOVA,  $p < 0,002$ ) mais avec des tendances différentes selon le mois, la source et l'élément isotopique considéré (Figure 3.14).

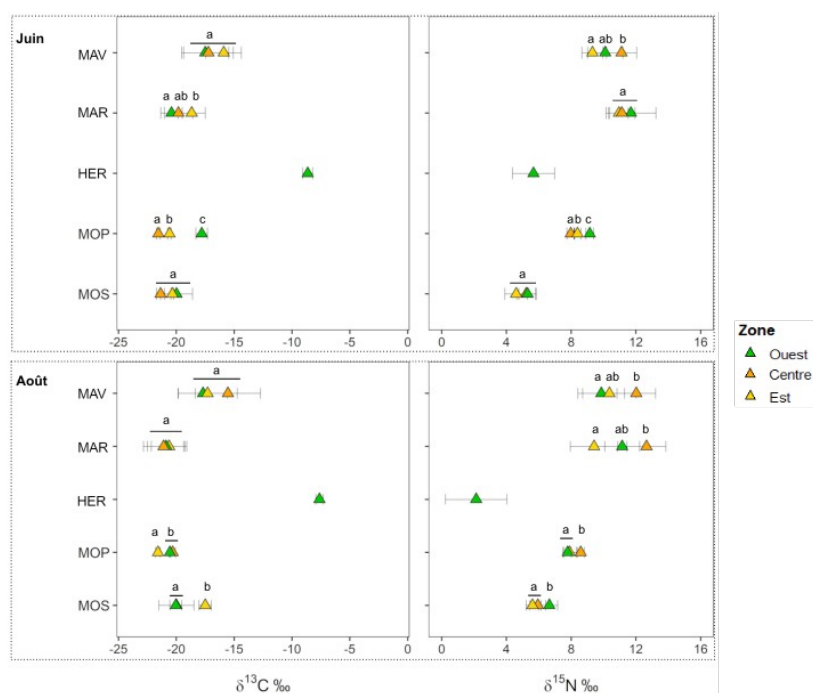


Figure 3.14: Variations spatiales des signatures en  $\delta^{15}\text{N}$  et en  $\delta^{13}\text{C}$  en Juin et Août entre les zones Ouest, Centre et Est. Les lettres indiquent les groupes avec des signatures significativement différentes d'après le test de Tukey. La localisation des sites est présentée sur la Figure 1 et les codes des sources sur le Tableau 2.

Au mois de juin, la MOP présentent une variabilité spatiale notable avec des valeurs significativement plus élevées en  $\delta^{13}\text{C}$  et en  $\delta^{15}\text{N}$  dans la zone Ouest ( $\delta^{15}\text{N} = 9,15 \pm 0,24 \text{ ‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C} = -17,81 \pm 0,50 \text{ ‰}$ ) que dans la zone Centre ( $\delta^{15}\text{N} = 7,97 \pm 0,24 \text{ ‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C} = -21,55 \pm 0,16 \text{ ‰}$ , PERMANOVA,  $p < 0,001$ ) et dans la zone Est ( $\delta^{15}\text{N} = 8,39 \pm 0,21 \text{ ‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C} = -20,60 \pm 0,15 \text{ ‰}$ , Figure 2.7) (PERMANOVA,  $p\text{-values} < 0,03$ ). Le rapport C:N de la MOP est bas en moyenne et relativement homogène entre les différentes zones (Tableau 3.5). Concernant les macroalgues vertes, seule la signature en azote présente des variations spatiales significatives, avec un  $\delta^{15}\text{N}$  plus élevé dans la zone Est de la lagune ( $9,31 \pm 0,65 \text{ ‰}$ , Figure 3.14) que dans sa partie Centre ( $11,1 \pm 0,93 \text{ ‰}$ ). Au contraire, seule la signature en  $\delta^{13}\text{C}$  est significativement plus élevée pour les macroalgues rouges dans la zone Est de la lagune ( $-18,68 \pm 1,17 \text{ ‰}$ ) que dans sa partie Ouest ( $-20,42 \pm 0,93 \text{ ‰}$ ). Aucun effet spatial des signatures isotopiques ou du rapport C:N n'a été observé pour la MOS (Figure 3.14, Tableau 3.5).

Tableau 3.5: Variabilité spatiale du rapport C:N en juin et août de la matière organique particulaire (MOP) et de la matière sédimentaire (SOM) dans la lagune du Prévost.

Source	Zone	Juin		Août	
MOP	Ouest	5.06	$\pm 0.95$	4.17	$\pm 1.84$
	Centre	5.87	$\pm 1.82$	5.01	$\pm 1.36$
	Est	6.48	$\pm 2.08$	2.71	$\pm 0.58$
MOS	Ouest	10.07	$\pm 0.91$	6.82	$\pm 2.82$
	Centre	11.02	$\pm 0.60$	10.60	$\pm 0.93$
	Est	10.34	$\pm 1.47$	16.81	$\pm 3.42$

Au mois d'août, les signatures isotopiques des sources ont varié spatialement (Figure 3.14). Dans le cas de la MOP, les signatures en carbone et en azote sont plus proches mais restent significativement différentes avec en moyenne le  $\delta^{13}\text{C}$  qui varie entre  $-21,59 \pm 0,20 \text{ ‰}$  à l'Est et  $-20,56 \pm 0,08 \text{ ‰}$  à l'Ouest de la lagune et le  $\delta^{15}\text{N}$  qui varie entre  $7,78 \pm 0,22 \text{ ‰}$  à l'Ouest et  $8,59 \pm 0,21 \text{ ‰}$  au Centre de la lagune du Prévost. Le rapport C:N de la MOP reste faible avec cependant des différences plus marquées entre la zone Est ( $2,7 \pm 0,6$ ) et la zone Centre ( $5,0 \pm 1,4$ ). À cette période, les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  de la MOS sont significativement plus enrichies dans la partie Est ( $-17,51 \pm 0,53 \text{ ‰}$ ) que dans les parties Centre et Ouest de la lagune (respectivement  $-20,00 \pm 1,51 \text{ ‰}$  et  $-20,05 \pm 0,52 \text{ ‰}$ , Figure 3.14). Les différences de signature isotopique en azote de la MOS, bien que significatives entre les parties Ouest ( $6,65 \pm 0,51 \text{ ‰}$ ) et Est ( $5,61 \pm 0,40 \text{ ‰}$ ) sont toutefois restées peu marquées. Contrairement au mois de Juin, les valeurs du rapport C:N de la MOS sont plus contrastées variant de  $10,07 \pm 0,91$  dans la partie Ouest à  $11,0 \pm 0,6$  dans la partie centrale de la lagune (Tableau 3.5). Dans le cas des macroalgues vertes et rouges, il persiste une différence sur le  $\delta^{15}\text{N}$ . Pour ces deux groupes, les macroalgues de la zone centrale de la lagune présentent les signatures les plus enrichies ( $12,02 \pm 1,19 \text{ ‰}$  et  $12,65 \pm 1,20 \text{ ‰}$  respectivement pour les macroalgues vertes et rouges) alors que les valeurs les plus appauvies ont été mesurées dans la partie Ouest pour les macroalgues



vertes ( $9,86 \pm 1,44 \text{ ‰}$ ) et dans la partie Est de la lagune pour les macroalgues rouges ( $9,41 \pm 1,47 \text{ ‰}$ , Figure 3.14).

- **Origine de la matière organique assimilée par les poissons**

Entre juin et septembre, 61 individus de *D. sargus*, 55 individus de *L. aurata* et 60 de *S. aurata* ont été capturés. Les signatures isotopiques moyennes de l'ensemble des juvéniles présentent une gamme de 10 ‰ pour le  $\delta^{13}\text{C}$  et pour le  $\delta^{15}\text{N}$ , avec des différences significatives entre les ratios isotopiques des poissons selon l'espèce et leur stade de vie (Figure 3.15). Chez les individus capturés en juin-juillet comme chez les juvéniles capturés en septembre, *L. aurata* se démarque particulièrement des deux autres espèces. Quelle que soit la période de capture, le  $\delta^{15}\text{N}$  de *L.aurata* varie entre  $11,79 \pm 0,57 \text{ ‰}$  (juin-juillet) et  $10,22 \pm 1,29 \text{ ‰}$  (septembre). Cette signature en azote reste significativement inférieure (Test de Conover,  $p < 0,001$ ) à celles de *D. sargus* et *S. aurata*, qui varient respectivement entre  $13,95 \pm 0,82 \text{ ‰}$  (juin-juillet) et  $14,32 \pm 0,69 \text{ ‰}$  (septembre) et entre  $14,19 \pm 0,93 \text{ ‰}$  (juin-juillet) et  $13,01 \pm 0,21 \text{ ‰}$  (septembre). Ce contraste spécifique est également marqué pour la signature en carbone (Figure 3.15). *L. aurata* présente un  $\delta^{13}\text{C}$  moyen ( $-17,67 \pm 1,05 \text{ ‰}$ ) inférieur à ceux de *D. sargus* ( $-16,42 \pm 0,57 \text{ ‰}$ ) et *S. aurata* ( $-15,28 \pm 0,76 \text{ ‰}$ ) en Juin-juillet. Au mois de septembre, la signature moyenne de *L. aurata* ( $-12,01 \pm 0,74 \text{ ‰}$ ) est en revanche supérieure à celle de *S. aurata* ( $-14,40 \pm 1,65 \text{ ‰}$ ) et de *D. sargus* ( $-15,57 \pm 1,09 \text{ ‰}$ ).

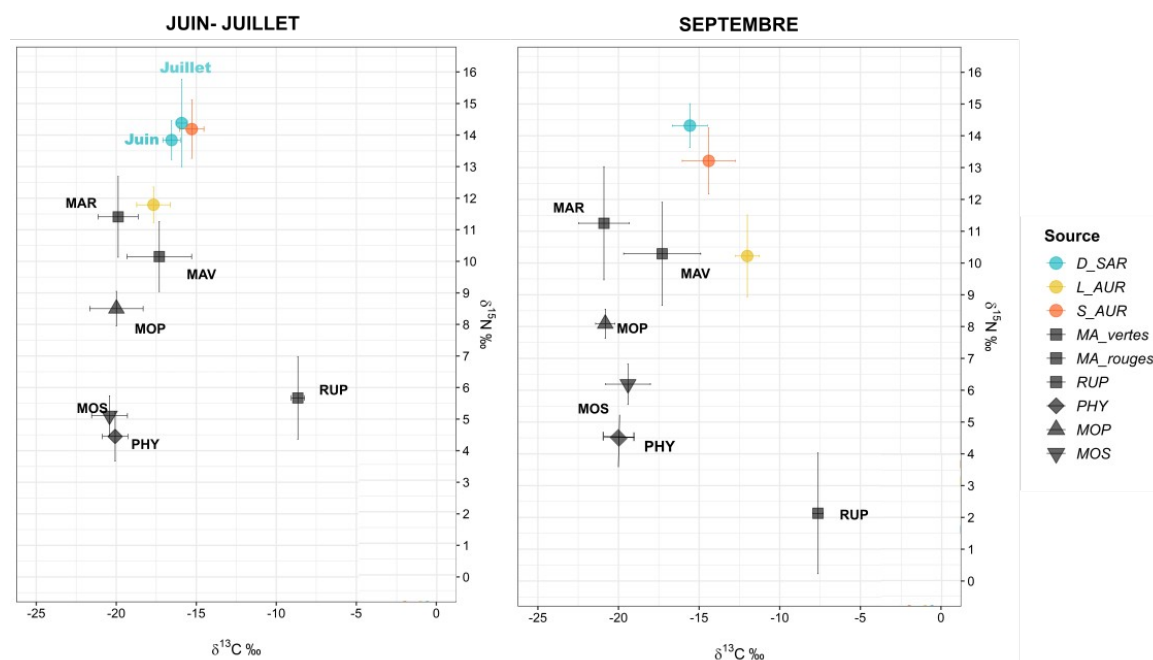


Figure 3.15: Biplot des  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  des sources de matière organique (MA rouges = Macroalgues rouges, MA vertes = Macroalgues vertes, RUP = Herbier de *Ruppia* sp., PHY = Phytoplancton marin, MOP = Matière organique particulaire, MOS = Matière organique sédimentaire) et du muscle des juvéniles de *D. sargus* (bleu), *L. aurata* (jaune) et *S. aurata* (orange).

La signature isotopique des juvéniles de *L. aurata* varie largement au cours de l'étude (Figure 3.15). Les individus capturés au mois de juin dans les parties Ouest et Est mesurent en moyenne  $6,41 \pm 0,71$  cm (LT) avec un poids moyen de  $2,4 \pm 0,84$  g (Tableau 3.6, Figure 3.16). Ces individus ont une signature isotopique moyenne en  $\delta^{13}\text{C}$  et en  $\delta^{15}\text{N}$  égales à  $-17,67 \pm 1,05$  ‰ et  $11,79 \pm 0,57$  ‰ (Tableau 3.6, Figure 3.16) ainsi qu'un indice de condition moyen de  $0,98 \pm 0,11$ , non significativement différent entre les deux zones de capture (PERMANOVA,  $p > 0,123$ , Tableau 3.6). En septembre (après trois mois de croissance dans la lagune du Prévost), les juvéniles de *L. aurata* sont en moyenne plus grands ( $15,93 \pm 0,69$  cm) et plus gros ( $33,76 \pm 5,32$  g) mais leur indice de condition reste similaire à celui des juvéniles capturés en Juin/juillet (PERMANOVA,  $p > 0,077$ ). La signature isotopique des individus au cours de la période a significativement changée (PERMANOVA  $p < 0,001$ ) avec un enrichissement en carbone de près de 5 ‰ et un appauvrissement en azote de 1 ‰ (Tableau 3.6, Figure 2.9). Au stade J1 (période Juin-Juillet), la majeure partie de la matière assimilée par les juvéniles de *L. aurata* proviendrait du phytoplancton marin (63%, Figure 3.17). La MOP représenterait la deuxième source la plus exploitée (19%). Au stade J2 (période Août-Septembre), le phytoplancton marin représenterait toujours une part importante de la nourriture assimilée par cette espèce (62%, Figure 3.18) mais la contribution des macroalgues vertes s'élèverait en moyenne à 31 %.

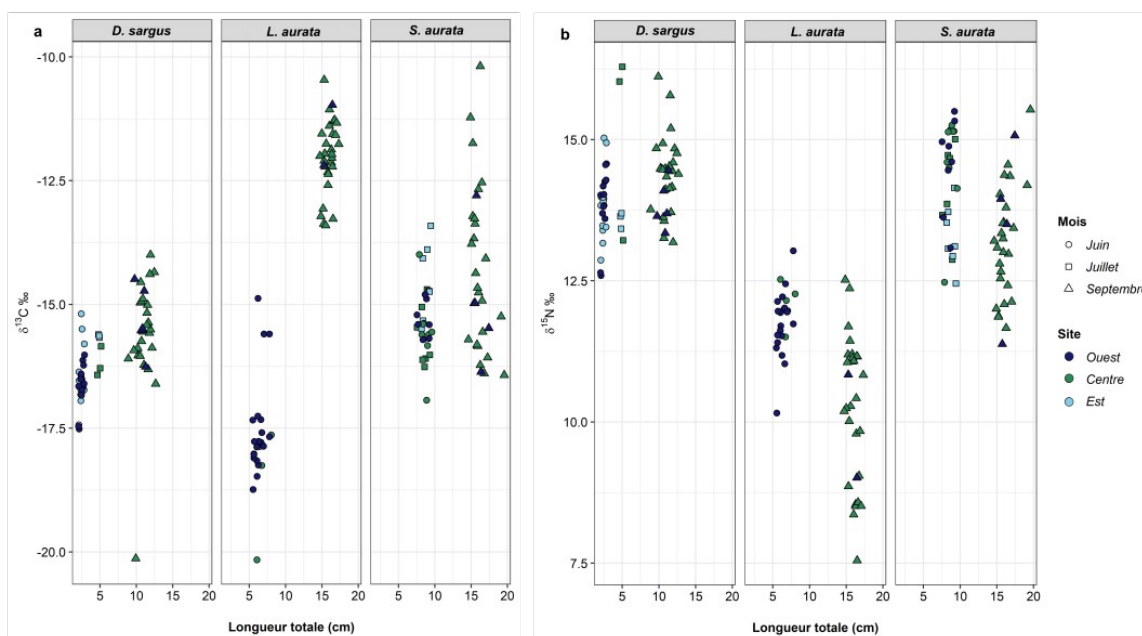


Figure 3.16: Taille (cm) et signatures isotopiques  $\delta^{13}\text{C}$  (a) et  $\delta^{15}\text{N}$  (b) des juvéniles de *D. sargus*, *L. aurata* et *S. aurata* selon leur mois (juin, juillet, août) et zone de capture (Ouest, Centre, Est).

Tableau 3.6: Evolution des signatures isotopiques ( $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  en ‰), longueur totale (cm), poids (g) et indice de condition (Kn) des trois espèces de poissons dans la lagune du Prévost entre les mois de Juin, Juillet et Août (moyenne  $\pm$  erreur standard). N= nombre d'individus.

Espèce	Mois	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	Longueur totale (cm)	Poids (g)	Kn	N
<b><i>D. sargus</i></b>	Juin	13.84 $\pm$ 0.62	-16.54 $\pm$ 0.55	2.43 $\pm$ 0.26	0.25 $\pm$ 0.10	1.60 $\pm$ 0.39	25
	Juillet	14.38 $\pm$ 1.39	-15.91 $\pm$ 0.36	4.87 $\pm$ 0.18	1.82 $\pm$ 0.26	1.36 $\pm$ 0.07	6
	Septembre	14.32 $\pm$ 0.69	-15.57 $\pm$ 1.09	11.02 $\pm$ 0.87	25.21 $\pm$ 5.95	1.50 $\pm$ 0.14	30
<b><i>L. aurata</i></b>	Juin	11.79 $\pm$ 0.57	-17.67 $\pm$ 1.05	6.41 $\pm$ 0.71	2.40 $\pm$ 0.84	0.98 $\pm$ 0.11	25
	Septembre	10.22 $\pm$ 1.29	-12.01 $\pm$ 0.74	15.93 $\pm$ 0.69	33.76 $\pm$ 5.32	0.95 $\pm$ 0.09	30
<b><i>S. aurata</i></b>	Juin	14.55 $\pm$ 0.85	-15.44 $\pm$ 0.61	8.6 $\pm$ 0.59	7.23 $\pm$ 1.80	0.97 $\pm$ 0.12	16
	Juillet	13.78 $\pm$ 0.86	-15.1 $\pm$ 0.89	8.67 $\pm$ 0.54	7.58 $\pm$ 2.09	0.98 $\pm$ 0.13	14
	Septembre	13.21 $\pm$ 1.04	-14.4 $\pm$ 1.65	16.16 $\pm$ 1.10	62.23 $\pm$ 13.39	0.99 $\pm$ 0.08	30

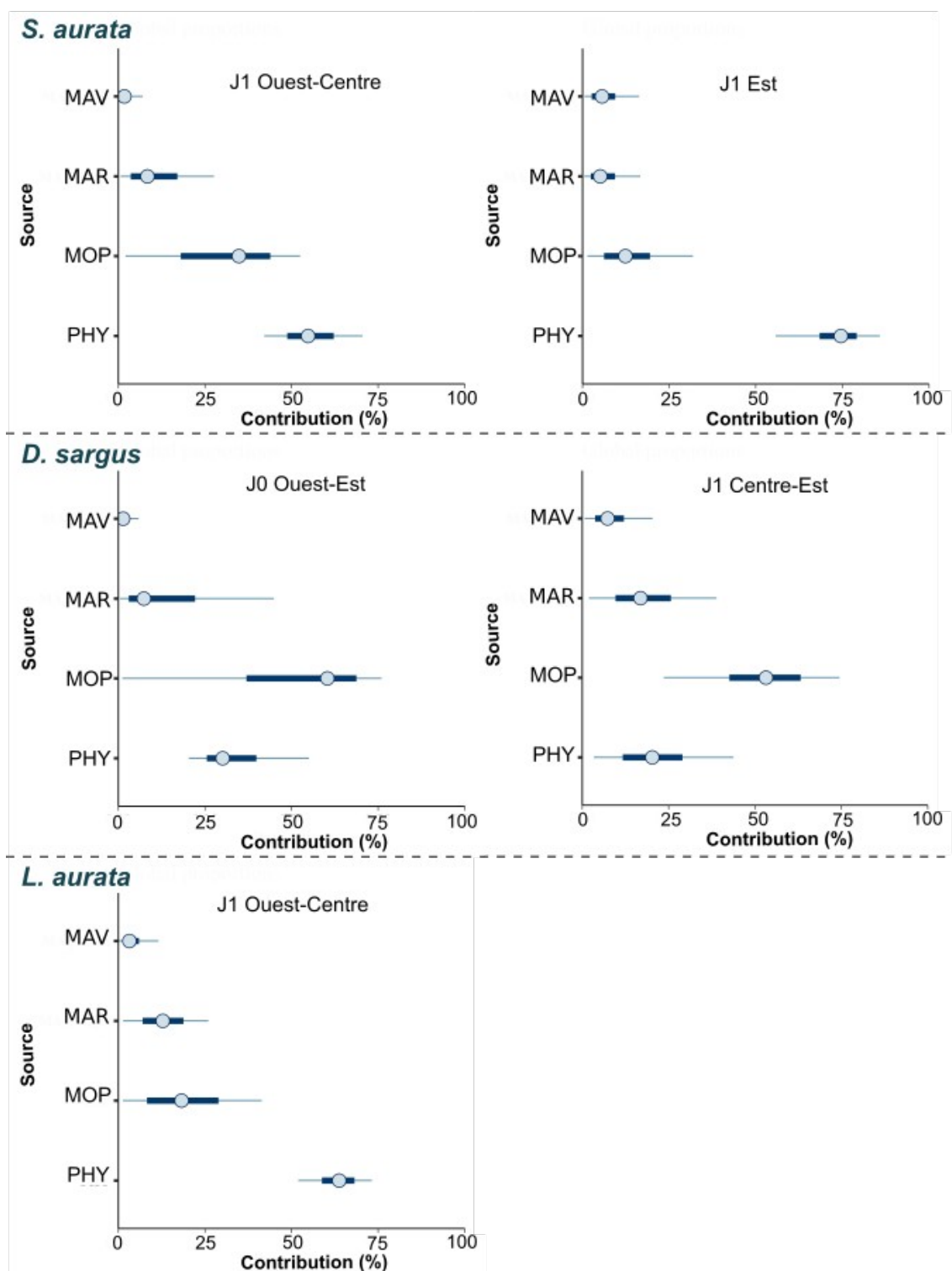


Figure 3.17: Contribution des sources de matière organique (PHY = phytoplancton marin, MOP = matière organique particulaire, MAV = macroalgues vertes, MAR = macroalgues rouge) à la signature du muscle de juvéniles de stade J0 et J1 de *S. aurata*, *D.sargus*, de *L. aurata* dans les différentes parties de la lagune du Prévost. Les signatures des sources utilisées pour chaque modèle de mélange sont présentées dans l'Annexe 4 – Partie 6.4

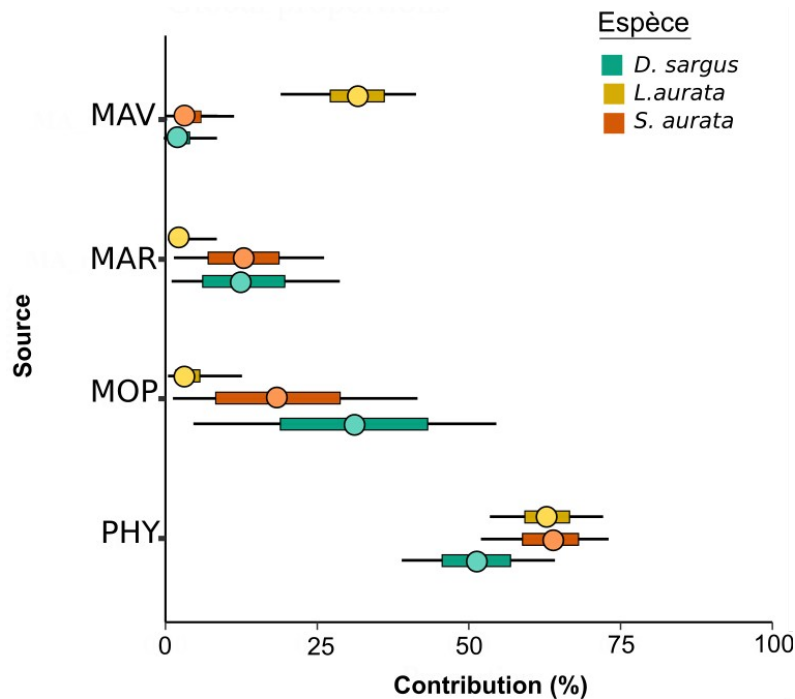


Figure 3.18: Contribution des sources de matière organique (PHY = phytoplancton marin, MOP = matière organique particulaire, MAV = macroalgues vertes, MAR = macroalgues rouge) à la signature du muscle de juvéniles de stade J2 (août-septembre) de *D.sargus* (jaune), de *L. aurata* (bleu) et *S. aurata* (orange) à l'échelle de la lagune du Prévost. Les signatures des sources utilisées pour ces modèles des mélange sont présentées dans l'Annexe 4 – Partie 6.4

Au début de la période d'étude (juin-juillet), les juvéniles de *S. aurata* présentent en moyenne des tailles et des poids comparables quelque soit la zones de la lagune (LT moyenne  $8,63 \pm 0,56$  cm et poids moyen  $7,39 \pm 1,91$  g, Tableau 3.6). Les juvéniles prélevés dans la partie Est de la lagune présentent néanmoins un indice de condition moyen ( $1,08 \pm 0,12$ ) supérieur à celui des individus issus des zones Centre ( $0,95 \pm 0,10$ ) et Ouest ( $0,93 \pm 0,13$ ) avec des différences significatives uniquement entre les zones Centre et Est (Test de Conover,  $p=0,046$ ). Les juvéniles capturés à cette période et issus de la zone Est présentent des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  légèrement mais significativement plus appauvries ( $13,28 \pm 0,56$  ‰) que les individus capturés au Centre ( $14,26 \pm 0,87$  ‰) et à l'Ouest ( $14,56 \pm 0,83$  ‰) de la lagune (Test de Conover,  $p<0,009$ , Figure 3.15). La signature isotopique des juvéniles en carbone issus de la zone Est est quant-à elle enrichie ( $-14,52 \pm 0,77$  ‰) par rapport à celle des juvéniles issus des zones Ouest ( $-15,35 \pm 0,36$  ‰) et Centre ( $-15,6 \pm 0,70$  ‰, Tests de Conover,  $p<0,048$ ). En septembre, la longueur totale des juvéniles capturés est en moyenne de  $16,16 \pm 1,10$  cm pour un poids moyen de  $62,23 \pm 13,39$  g (Tableau 3.6). Aucune évolution significative de l'indice de condition entre ces deux période n'a été observée (PERMANOVA,  $p=0,501$ ). Bien que moins marquées que pour les juvéniles de *L. aurata*, la signature isotopique des juvéniles de *S. aurata* varie également significativement au cours de l'étude (PERMANOVA,  $p=0,040$ , Figure 3.15) avec un  $\delta^{15}\text{N}$  moyen supérieur et un  $\delta^{13}\text{C}$  inférieur en septembre (Tableau 3.6) par rapport à celui mesuré sur les individus capturés en juin-juillet ( $14,19 \pm 0,93$  ‰ pour le  $\delta^{15}\text{N}$  et  $-15,28 \pm 0,76$  ‰ pour le  $\delta^{13}\text{C}$ ).

Au stade J1 (période Juin-Juillet), la majeure partie de la matière assimilée par les juvéniles de *S. aurata* proviendrait du phytoplancton marin, aussi bien pour les individus capturés dans la partie Centre-Ouest (56%) que pour les individus capturés dans la partie Est (76%, Figure 3.17). La MOP lagunaire apparaît également comme une source importante à cette période (31 % pour les individus capturés dans la partie Centre-Ouest et 14 % pour les individus capturés dans la partie Est). Les macroalgues contribueraient peu à l'alimentation de cette espèce à cette période. En septembre, la contribution du phytoplancton marin à la matière organique assimilée par *S.aurata* est encore importante (81 %, Figure 3.18). Les contributions des autres sources échantillonnées (MOP lagunaire, macroalgues vertes et rouges) deviennent très faibles (Figure 3.18).

En juin, les juvéniles de *D. sargus* (J0) capturés sur les parties Ouest et Est de la lagune du Prévost mesurent en moyenne  $2,43 \pm 0,25$  cm et pèsent  $0,25 \pm 0,10$  g (Tableau 3.6). En juillet, les individus capturés dans les parties Centre et Ouest sont en moyenne plus grands ( $4,87 \pm 0,18$  cm) et plus lourds ( $82 \pm 0,26$  g). Entre juin et juillet, période autour de laquelle les juvéniles de *D. sargus* s'installent en lagune, les deux groupes d'individus échantillonnés sont significativement différents (PERMANOVA,  $p < 0,001$ ). Les signatures isotopiques des individus les plus grands et donc potentiellement ceux qui ont passé le plus de temps dans la lagune présentent des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  significativement (Test de Conover,  $p = 0,022$ ) plus élevées que celle des individus capturés en juin (Tableau 3.6, Figure 3.16), en revanche leurs  $\delta^{15}\text{N}$  ne diffèrent pas significativement (Test de Conover,  $p = 0,343$ ). Aucun effet spatial significatif n'a été observé sur les signatures isotopiques des juvéniles à chacun des stades identifiés (PERMANOVA,  $p > 0,100$ ). En septembre, la longueur totale des juvéniles capturés est en moyenne de  $11,02 \pm 0,87$  cm pour un poids moyen de  $25,21 \pm 5,95$  g (Tableau 3.6). A cette période, l'indice de condition des juvéniles est supérieur à 1 (Tableau 3.6), proche de celui des juvéniles J0 (Test de Conover,  $p = 0,445$ ) et significativement supérieur à celui des juvéniles J1 (Test de Conover,  $p = 0,008$ ). La signature isotopique des individus capturés en septembre présente des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  significativement plus enrichies par rapport au mois de juin (Test de Conover,  $p < 0,001$ ) mais similaire au mois de juillet (Test de conover,  $p = 0,632$ ). En revanche, aucune différence significative de  $\delta^{15}\text{N}$  n'a été observée (PERMANOVA,  $p = 0,503$ ). Bien que des différences de signatures aient été identifiées entre les juvéniles de juin et de juillet, les mêmes sources de matière organique semblent être exploitées par les juvéniles (Figure 3.17). La MOP contribueraient respectivement à 50 % et 52 % de la matière assimilée par les poissons aux stades J0 et J1. Le phytoplancton marin serait la deuxième source majoritaire (34 et 28 % respectivement pour les stades J0 et J1) alors que les macroalgues rouges (15 et 18 %) et les macroalgues vertes (contribution de 2 % à 9 %) contribueraient plus peu. En septembre, le phytoplancton marin et la MOP lagunaire (respectivement à 52% et 31%) constituent toujours les deux principales sources exploitées par les juvéniles de *D. sargus* en fin de vie lagunaire (Figure 3.18). Les macroalgues rouges (14 %) et vertes (3%) contribueraient toujours peu la croissance des juvéniles de *D. sargus*.

### 3.4.3.2 Origine des acides gras assimilés par les juvéniles de poissons en fin de vie lagunaires

- **Caractérisation de la signature en acides gras des sources de matière organique dans la lagune du Prévost**

Parmi les 11 sources de matière organique échantillonnées, un total de 59 acides gras différents a été identifié dont 37 représentent plus de 1 % dans la composition en acides gras d'au moins une des sources (Tableau 3.7). Ces 37 acides gras les plus représentés sont caractérisés par des chaînes aux longueurs variant entre 14 à 24 atomes de carbone. L'analyse multivariée des variances par permutation appliquée aux données d'acides gras a révélé des différences significatives dans la composition en AG des différentes sources de matière organique (PERMANOVA,  $p < 0,001$ ). **Toutes les sources présentent des profils en acides gras** significativement **différents** les uns des autres (PERMANOVA post-hoc test,  $p < 0,025$ ) à l'exception d'*Alsidium sp.* qui avait une composition semblable à celle de toutes les autres sources (PERMANOVA post-hoc test,  $p = 0,092$ ).

Parmi les différentes sources, *Ulva sp.* et *Chaetomorpha sp.*, deux macroalgues vertes, présentent des profils dans lesquels les PUFAs sont majoritaires (respectivement à 42 et 50 %, Tableau 3.7) et principalement représentés par les 18:4n3 et les 18:3n-3 pour *Ulva sp.* et par les 18:2n-6 pour *Chaetomorpha sp.* Les SFA constituent respectivement 30 et 36 % des acides gras dominés par les 16:0 chez ces deux espèces mais aussi par 14:0 pour *Chaetomorpha sp.* Les MUFAs (18 % pour les deux espèces) sont enfin principalement constitués par les 18:1n-7 pour *Ulva sp.* et par les 18:1n-9 et 16:1n-7 pour *Chaetomorpha sp.* (Tableau 3.7).

*Ruppia sp.* la seule phanérogame marine présente dans la lagune présente un profil en acide gras proche de *Ulva sp.* et *Chaetomorpha sp.*. La proportion des PUFAs y est plus élevée (60 %). Les 18:3n-3 et les 18:2n-6 sont le plus représentés (Tableau 3.7). Comme pour les *Ulva sp.*, les SFA (27 %) sont dominés par les 16:0 essentiellement. Les MUFAs, sont en revanche présents qu'en très faible proportion dans cette source (3.90 %) et sont constitués des 16:1n-7 et des 18:1n-9), comme *Chaetomorpha sp.*.

Le profil en acides gras de *Cladophora sp.*, une autre macroalgue verte, est composé des mêmes acides gras principaux retrouvés de *Ulva sp.* et *Chaetomorpha sp.* mais dans des proportions différentes. Les SFA sont ici majoritaires (39 %) et dominés par les 16:0 et les 14:0. La part des MUFAs (18:1n-9, 18:1n-7 et 16:1n-7) est également plus importante (25 %), tandis que les PUFAs constituent une part plus faible (32 %) majoritairement constituée de des 18:3n-3 (Tableau 3.7).

Les macroalgues rouges (*Alsidium sp.*, *Chondria sp.* et *Gracilaria sp.*) présentent des profils en acides gras avec une forte proportion de SFA (entre 45 et 53 %, principalement des 16:0 et des 14:0, Tableau 3.7). Les PUFAs constituent le deuxième groupe majoritaire (entre 33 et 36 %) avec de fortes abondances de 20-5n-3 (chez *Alsidium sp.*, *Chondria sp.*) et de 20-4n-6 (*Gracilaria sp.*). Les MUFAs identifiés dans

ces macroalgues rouges (essentiellement 18:1n-9 et 16:1n-7) sont quant-à eux faiblement représentés (12-16%).

Le profil en acides gras de la MOP est caractérisé par une part importante de SFA (40 %) représentés par les 16:0, les 14:0 et les 18:0 (Tableau 3.7). Les PUFAs constituaient 32 % des acides gras identifiés, les 22:6n-3 étant l'acide gras le plus abondant de ce groupe. Les MUFAs (20 %) sont principalement constitués par les 16:1n-7 et les 18:1n-7. Le ratio 18:1n-7 sur 18:1n-9 moyen est égal à  $2,23 \pm 0,44$ . Le profil en acides gras de la MOS se différencie des autres sources par la présence d'acides gras ramifiés (caractéristiques des bactéries, 10%) majoritairement représentés par ante15:0 et iso15:0 (Tableau 3.7). Les SFAs (34 %) et les MUFAs (34 %) identifiés dans la MOS correspondrait aux acides gras communément observés dans les autres sources à savoir les 16:0, 16:1n-7 et 18:1n-7. Les PUFAs (seulement 17%), sont essentiellement constitués des 22:6n-3 et des 20:5n-3. Le ratio 18:1n-7/18:1n-9 moyen est enfin égal à  $2,82 \pm 0,45$ .



Tableau 3.7: Composition en acide gras (% de la masse totale d'acide gras) et ratios d'acides gras des sources de matière organique (moyenne ± erreur standard) en juin et août 2020. AGMI=MUFA, AGPI=PUFA, AGS=SFA, AG=Acides Gras, CHAET=Chaetomorpha sp., CLA=Cladophora sp., ULV=Ulva sp., RUP=Ruppia sp., AC=Alsidium SP., CHOND=Chondria sp., GRA=Gracilaria sp., POM=Matière Organique Particulaires, SOM=Matière Organique Sédimentée

Groupe	AG	Source									
		CHAET	CLA	ULV	RUP	AC	CHOND	GRA	POM	SOM	
<b>Ramifiés</b>											
	ante15 :0	0,11 <sup>ac</sup> ± 0,08	0,18 <sup>c</sup> ± 0,14	0,08 <sup>a</sup> ± 0,05	0,06 <sup>a</sup> ± 0,04	0,22 <sup>acd</sup> ± 0,15	1,08 <sup>d</sup> ± 0,97	0,10 <sup>ab</sup> ± 0,15	0,63 <sup>d</sup> ± 0,21	<b>3,68<sup>e</sup> ± 0,93</b>	
	iso15 :0	0,41 ± 0,19	0,42 ± 0,28	0,06 ± 0,04	0,44 ± 0,06	0,23 ± 0,08	0,25 ± 0,16	0,19 ± 0,14	1,46 ± 0,40	<b>3,83 ± 1,20</b>	
	iso16 :0	0,11 ± 0,06	0,11 ± 0,08	0,02 ± 0,01	0,06 ± 0,07	0,06 ± 0,03	0,12 ± 0,06	0,12 ± 0,05	0,42 ± 0,11	<b>1,61 ± 0,31</b>	
	iso17 :0	0,35 ± 0,15	0,58 ± 0,27	1,04 ± 0,58	1,29 ± 0,27	0,51 ± 0,03	0,42 ± 0,14	0,46 ± 0,25	0,45 ± 0,08	<b>1,41 ± 0,16</b>	
	<b>Somme Ramifiés</b>	<b>1,02 ± 0,25</b>	<b>1,33 ± 0,43</b>	<b>1,20 ± 0,57</b>	<b>1,85 ± 0,29</b>	<b>1,06 ± 0,18</b>	<b>1,88 ± 1,14</b>	<b>0,91 ± 0,36</b>	<b>3,03 ± 0,73</b>	<b>10,70 ± 2,38</b>	
<b>AGMI</b>											
	16 :1n-7	1,97 ± 1,47	7,03 ± 3,79	2,72 ± 0,65	0,56 ± 0,08	6,15 ± 2,44	4,40 ± 2,50	2,10 ± 2,07	6,55 ± 3,12	<b>13,24 ± 2,29</b>	
	16 :1n-9	<b>1,10 ± 0,45</b>	0,87 ± 0,30	0,67 ± 0,54	0,59 ± 0,06	0,37 ± 0,03	0,42 ± 0,14	0,36 ± 0,19	0,72 ± 0,17	1,04 ± 0,19	
	18 :1n-7	2,90 ± 0,98	4,57 ± 1,74	<b>11,29 ± 3,75</b>	0,80 ± 0,06	1,46 ± 0,48	2,19 ± 0,84	1,60 ± 0,92	6,89 ± 2,55	10,92 ± 2,03	
	18 :1n-9	10,75 ± 1,69	<b>11,03 ± 3,86</b>	2,85 ± 2,90	1,10 ± 0,17	7,48 ± 0,86	7,30 ± 1,27	5,80 ± 1,27	3,03 ± 0,94	3,89 ± 0,58	
	20 :1n-11	0,12 ± 0,11	0,07 ± 0,06	0,04 ± 0,06	0,02 ± 0,01	0,02 ± 0,01	0,10 ± 0,11	0,11 ± 0,07	0,31 ± 0,16	<b>0,34 ± 0,10</b>	
	20 :1n-7	0,15 ± 0,12	0,15 ± 0,21	0,16 ± 0,49	0,03 ± 0,03	0,05 ± 0,05	0,10 ± 0,08	0,12 ± 0,07	0,20 ± 0,05	<b>0,31 ± 0,06</b>	
	20 :1n-9	0,16 ± 0,08	0,17 ± 0,14	0,05 ± 0,01	0,07 ± 0,03	0,06 ± 0,06	0,09 ± 0,05	0,15 ± 0,05	0,36 ± 0,17	<b>0,51 ± 0,10</b>	
	22 :1n-9	0,12 ± 0,22	0,22 ± 0,29	0,03 ± 0,02	0,03 ± 0,02	0,06 ± 0,01	0,09 ± 0,04	0,07 ± 0,05	0,09 ± 0,04	<b>0,55 ± 0,63</b>	
	24 :1n-9	0,16 ± 0,18	0,41 ± 0,24	0,15 ± 0,12	0,12 ± 0,08	0,24 ± 0,03	0,29 ± 0,14	0,52 ± 0,32	0,48 ± 0,28	<b>0,74 ± 0,30</b>	
	<b>Somme AGMI</b>	<b>18,65 ± 2,20</b>	<b>25,37 ± 4,11</b>	<b>18,42 ± 3,75</b>	<b>3,90 ± 0,14</b>	<b>16,55 ± 2,27</b>	<b>15,74 ± 2,71</b>	<b>11,57 ± 2,97</b>	<b>19,51 ± 6,93</b>	<b>34,05 ± 2,34</b>	
<b>AGPI</b>											
	16 :2n-4	0,20 ± 0,29	0,51 ± 0,30	0,09 ± 0,10	0,10 ± 0,08	<b>0,76 ± 0,24</b>	0,51 ± 0,29	0,14 ± 0,22	0,61 ± 0,32	0,71 ± 0,14	
	16 :2n-7	<b>1,93 ± 1,02</b>	0,42 ± 0,26	0,77 ± 0,51	0,16 ± 0,03	0,11 ± 0,06	0,13 ± 0,07	0,10 ± 0,21	0,17 ± 0,10	0,13 ± 0,04	
	16 :3n-3	0,24 ± 0,15	0,28 ± 0,14	1,18 ± 0,74	<b>3,57 ± 0,29</b>	0,18 ± 0,06	0,21 ± 0,11	0,23 ± 0,24	0,65 ± 0,42	1,42 ± 0,67	
	16 :3n-4	0,09 ± 0,07	0,50 ± 0,39	0,04 ± 0,04	0,05 ± 0,02	<b>0,80 ± 0,17</b>	0,41 ± 0,21	0,16 ± 0,28	0,34 ± 0,23	0,63 ± 0,35	
	16 :3n-6	<b>4,28 ± 1,98</b>	0,67 ± 0,48	0,19 ± 0,09	0,17 ± 0,05	0,05 ± 0,04	0,10 ± 0,11	0,08 ± 0,04	0,00 ± 0,00	0,43 ± 0,46	
	16 :4n-3	2,86 ± 1,22	3,76 ± 2,34	<b>9,21 ± 3,09</b>	0,32 ± 0,18	0,27 ± 0,28	0,32 ± 0,21	0,47 ± 0,36	0,68 ± 0,13	1,07 ± 0,59	
	18 :2n-6	<b>21,38 ± 3,14</b>	4,55 ± 1,76	4,40 ± 1,53	19,67 ± 1,22	4,70 ± 1,01	2,35 ± 1,29	1,17 ± 0,68	1,74 ± 0,42	0,96 ± 0,11	
	18 :3n-3	0,90 ± 0,63	7,56 ± 3,37	12,73 ± 3,50	<b>39,08 ± 1,62</b>	0,75 ± 0,42	0,79 ± 0,62	0,42 ± 0,50	2,93 ± 0,92	0,52 ± 0,14	
	18 :3n-6	0,51 ± 0,08	0,53 ± 0,26	1,12 ± 0,36	0,04 ± 0,03	<b>0,98 ± 0,20</b>	0,58 ± 0,27	0,43 ± 0,16	0,25 ± 0,08	0,43 ± 0,17	
	18 :4n-3	0,37 ± 0,19	1,53 ± 1,13	<b>13,30 ± 3,74</b>	0,13 ± 0,02	1,24 ± 0,44	0,87 ± 0,52	0,31 ± 0,24	4,71 ± 1,22	1,01 ± 0,39	
	20 :3n-6	0,72 ± 0,22	0,19 ± 0,06	0,20 ± 0,10	0,01 ± 0,01	0,77 ± 0,04	0,50 ± 0,12	<b>1,42 ± 0,61</b>	0,06 ± 0,03	0,15 ± 0,07	
	20 :4n-6	1,68 ± 0,42	1,71 ± 0,46	0,91 ± 0,26	0,08 ± 0,03	6,66 ± 0,44	6,84 ± 1,42	<b>22,49 ± 7,76</b>	0,59 ± 0,26	1,61 ± 0,77	
	20 :5n-3	1,43 ± 1,21	4,62 ± 1,91	1,38 ± 0,28	0,22 ± 0,05	<b>17,22 ± 1,97</b>	17,35 ± 5,54	2,66 ± 4,15	5,55 ± 2,41	2,12 ± 1,27	
	22 :4n-6	<b>0,63 ± 0,23</b>	0,23 ± 0,16	0,11 ± 0,06	0,02 ± 0,02	0,07 ± 0,06	0,12 ± 0,13	0,23 ± 0,14	0,16 ± 0,03	0,13 ± 0,12	
	22 :5n-3	1,01 ± 0,33	1,27 ± 0,36	<b>2,59 ± 0,72</b>	0,06 ± 0,02	0,18 ± 0,08	0,28 ± 0,15	0,24 ± 0,20	0,46 ± 0,17	0,59 ± 0,21	
	22 :5n-6	0,56 ± 0,98	0,71 ± 0,94	0,13 ± 0,21	0,28 ± 0,18	0,09 ± 0,06	0,52 ± 0,71	<b>1,01 ± 0,85</b>	0,97 ± 0,87	0,36 ± 0,29	
	22 :6n-3	0,45 ± 0,26	0,83 ± 0,72	0,19 ± 0,13	0,94 ± 0,91	0,47 ± 0,15	0,72 ± 0,32	0,50 ± 0,32	<b>10,66 ± 5,68</b>	3,29 ± 1,12	
	<b>Somme AGPI</b>	<b>41,60 ± 4,02</b>	<b>32,05 ± 6,64</b>	<b>49,60 ± 8,92</b>	<b>65,55 ± 1,54</b>	<b>36,23 ± 2,26</b>	<b>33,68 ± 6,46</b>	<b>33,24 ± 5,08</b>	<b>32,32 ± 8,09</b>	<b>17,30 ± 2,18</b>	
<b>AGS</b>											
	14 :0	10,49 ± 1,44	8,74 ± 2,67	0,54 ± 0,20	1,38 ± 0,14	<b>13,16 ± 0,76</b>	9,55 ± 2,26	7,24 ± 1,54	4,25 ± 2,62	3,64 ± 1,28	
	15 :0	0,18 ± 0,06	0,29 ± 0,10	0,10 ± 0,03	0,24 ± 0,04	0,42 ± 0,07	0,53 ± 0,14	0,39 ± 0,13	1,28 ± 0,71	<b>2,69 ± 1,37</b>	
	16 :0	22,94 ± 2,63	28,44 ± 3,52	27,70 ± 6,00	17,96 ± 1,08	29,66 ± 2,53	34,98 ± 4,86	<b>42,67 ± 6,18</b>	25,69 ± 6,48	19,70 ± 1,72	
	17 :0	0,76 ± 1,91	0,14 ± 0,07	0,04 ± 0,02	0,82 ± 0,14	0,08 ± 0,02	0,15 ± 0,06	0,26 ± 0,07	0,77 ± 0,19	<b>1,76 ± 0,36</b>	
	18 :0	0,82 ± 0,40	0,94 ± 0,63	0,40 ± 0,24	2,93 ± 0,38	0,71 ± 0,06	1,26 ± 0,61	1,52 ± 0,35	<b>5,23 ± 2,20</b>	3,25 ± 0,50	
	20 :0	0,10 ± 0,03	0,18 ± 0,13	0,12 ± 0,04	0,82 ± 0,08	0,30 ± 0,06	0,18 ± 0,10	0,11 ± 0,09	0,48 ± 0,18	<b>1,18 ± 0,37</b>	
	22 :0	0,09 ± 0,06	0,15 ± 0,13	0,71 ± 0,50	<b>2,19 ± 0,41</b>	0,19 ± 0,07	0,11 ± 0,09	0,08 ± 0,19	0,75 ± 0,12	1,85 ± 0,52	
	<b>Somme AGS</b>	<b>35,72 ± 4,16</b>	<b>39,27 ± 4,47</b>	<b>29,91 ± 6,58</b>	<b>27,27 ± 1,36</b>	<b>44,81 ± 2,43</b>	<b>47,04 ± 4,52</b>	<b>52,54 ± 5,70</b>	<b>39,26 ± 9,37</b>	<b>34,29 ± 2,49</b>	
<b>Ratios</b>											
	Bactéries	-	-	-	-	-	-	-	-	5,02 ± 1,55	14,97 ± 1,33

- **Mise en évidence des acides gras les plus discriminants pour chaque cluster**

La classification hiérarchique a permis à la fois de distinguer 6 groupes de sources discriminés par leur profil en acides gras (Figure 3.19) et d'identifier les acides gras caractéristiques pour chacun d'entre eux (Figure 3.20). Les groupes sont pour la plupart mono source et intègre les différentes zones de prélèvements au sein même de la lagune.

Selon cette classification, la macroalgue verte *Ulva sp.* et la phanérogame *Ruppia sp.* se distinguent des autres sources de matière organique par leurs fortes concentrations en PUFAs composés de 18 atomes de carbone (18:3n-3 pour *Ruppia sp.* et 18:4n-3 pour *Ulva sp.*, Tableau 3.7). Bien qu'il soit présent dans toutes les sources de matière organique échantillonnées, l'acide gras 18:1n-9 est lui particulièrement représenté (et discriminant) pour *Cladophora sp.* (11%) et *Chaetomorpha sp.* (10%). Enfin, les acides gras 16:4n-3 et 16:3n-6 ont aussi été identifiés comme discriminants avec des proportions maximales chez *Ulva sp.* (9 %) et *Chaetomorpha sp.* (4%). L'acide gras le plus discriminant au sein du groupe des macroalgues rouges est le 20:4n-6. Sa proportion est maximale pour *Gracilaria sp.* (20 %) et présent de manière non négligeable pour *Alsidium sp.* (6%) et *Chondria sp.* (7%). Les acides gras 20:5n-3, 16:0 et 14:0 sont également fortement représentés dans ce cluster mais commun à de nombreuses autres sources. La MOP est elle caractérisée par le 22:6n-3 (10 %) ainsi que par le 18:00 (5 %) alors que la MOS est constituée de 18:1n-7 (11 %) et surtout d'une part non négligeable d'acides gras ramifiés anteiso 15:0 et iso:15 (4 % dans les deux cas).

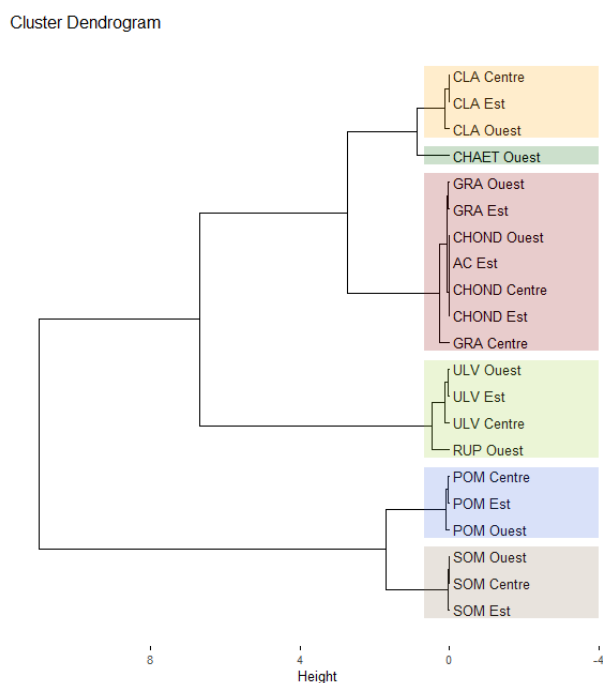


Figure 3.19: Clusters issus de la classification hiérarchique des différentes sources échantillonnées sur les différentes zones sur l'ensemble de la période Juin-Août, selon leur composition en acides gras. CLA=Cladophora sp., CHAET=Chaetomorpha sp., GRA=Gracilaria sp., CHOND=Chondria sp., AC=Alsidium sp., ULV= Ulva sp., RUP=Ruppia sp., POM=Matière organique particulière et SOM=Matière organique sédimentaire. La localisation des sites est indiquée sur la Figure 3.12).

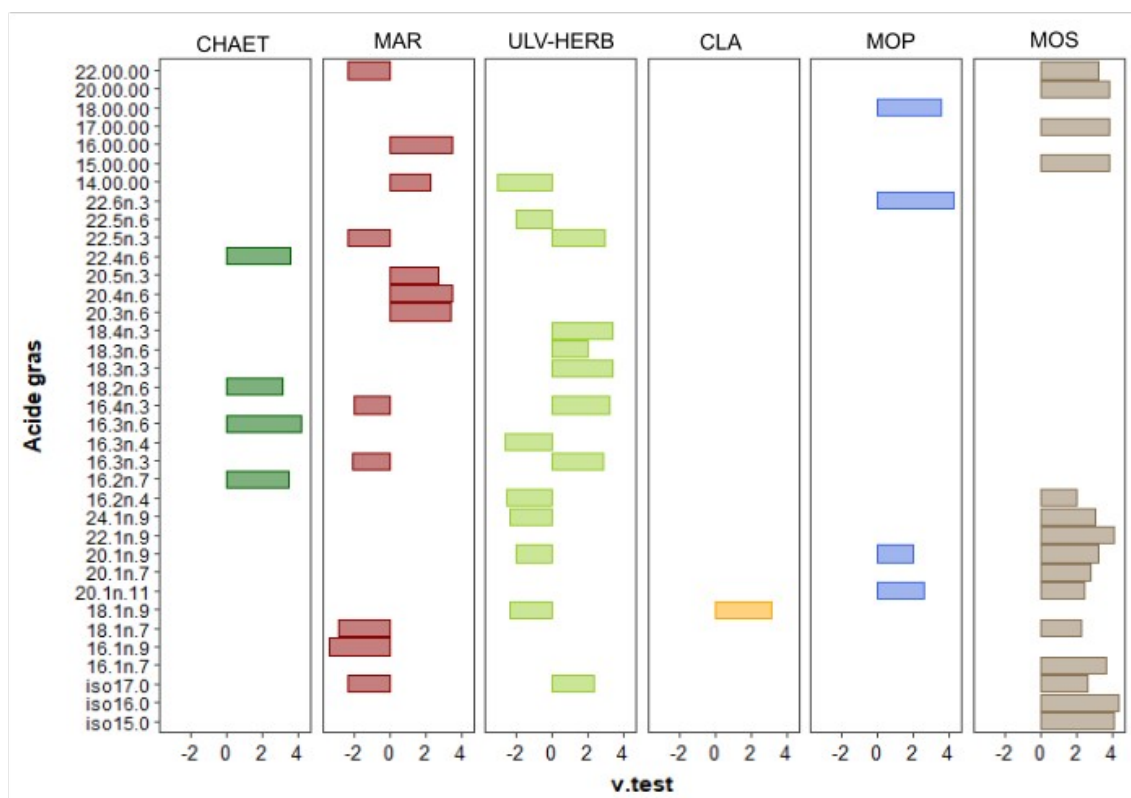


Figure 3.20: Significativité des variables de description de chacun des clusters issus de la classification hiérarchique des sources selon leur composition en acides gras. CLA=*Cladophora* sp., CHAET=*Chaetomorpha* sp., GRA=*Gracilaria* sp., MAR=Macroalgues rouges, ULV-HERB= *Ulva* sp. + *Ruppia* sp., MOP=Matière organique particulaire et MOS=Matière organique sédimentaire.

- **Composition lipidique du muscle des juvéniles de poissons**

*L. aurata* présente une proportion moyenne de PUFAs (30%) significativement supérieure à celles de *D. sargus* et *S. aurata* (respectivement 23 et 24 %, Tableau 3.8). Les proportions d'acides gras ramifiés (0,7%) et de MUFAs (26%) présents en moyenne dans les individus de *L. aurata* sont significativement plus basses que celles mesurées dans les individus des deux autres espèces étudiées, *D. sargus* et *S. aurata*. *L. aurata* présente en effet des proportions en 16:1n-7 (13 %), 14:00 (4 %) et en acides gras caractéristiques des bactéries (10 %) non négligeables et supérieures à celles des deux autres espèces (Tableau 3.8). L'acide gras 18:4n-3, bien que sensiblement plus abondant chez *L.aurata* que chez les deux autres espèces, est lui présent en proportion faible.

Pour les deux autres espèces, *D. sargus* et *S. aurata*, la part d'acides gras ramifiés reste faible (respectivement 1,1 % et 1,7 %) mais tout de même supérieure à celle de *L. aurata* (Tableau 3.8). Les MUFAs sont quant-à eux largement représentés (40 % des acides gras pour ces deux espèces). Concernant en revanche les SFAs, ils sont représentés dans des proportions similaires chez les trois espèces avec une proportion légèrement supérieure pour *D. sargus* et *L. aurata* (35%) par rapport à *S. aurata* (33%). L'acide gras 16:00 identifié comme étant caractéristique des macroalgues rouges est plus abondant chez *D. sargus* (25 %) et *S. aurata* (21 %) que chez *L. aurata* (18 %). Le même pattern est

observé pour les acides gras 20:4n-6 (caractéristique de la macroalgue rouge *Chondria* sp.) même s'il est présent en faible proportion (au maximum 2 %, Tableau 3.8).

L'acide gras caractéristique de la MOP, le 18:0 est également représenté de manière non négligeable chez les trois espèces, avec une proportion légèrement mais significativement plus haute chez les deux espèces de sparidés (6%) que chez *L. aurata* (4%). Il est à noter que les autres acides gras de la MOP (20 1n-7, 20 1n-11 et 22:6n-3) étaient très peu représentés chez les trois espèces (proportions inférieures à 3 %). Les autres acides gras contribuant à la variabilité expliquée par l'axe 1 n'étaient présent qu'en de très faibles proportions chez les juvéniles des trois espèces (Table 9).

Tableau 3.8: Composition en acide gras (% de la masse totale d'acide gras) et ratios d'acides gras des trois espèces de poissons (moyenne  $\pm$  erreur standard) en septembre 2020. AGMI=MUFA, AGPI=PUFA, AGS=SFA

Acides gras	<i>D. sargus</i>	<i>L. aurata</i>	<i>S. aurata</i>
<b>Ramifiés</b>			
ante15 :0	0,05 $\pm$ 0,01	0,14 $\pm$ 0,05	0,08 $\pm$ 0,77
iso15 :0	0,16 $\pm$ 0,02	0,21 $\pm$ 0,06	0,27 $\pm$ 0,45
iso16 :0	0,19 $\pm$ 0,03	0,11 $\pm$ 0,03	0,28 $\pm$ 2,05
iso17 :0	0,69 $\pm$ 0,14	0,25 $\pm$ 0,06	0,98 $\pm$ 2,85
<b>Somme Ramifiés</b>	<b>1,13 <math>\pm</math> 0,19</b>	<b>0,73 <math>\pm</math> 0,18</b>	<b>1,71 <math>\pm</math> 0,76</b>
<b>AGMI</b>			
16 :1n-7	10,61 $\pm$ 1,73	13,23 $\pm$ 1,95	10,32 $\pm$ 0,18
16 :1n-9	0,28 $\pm$ 0,06	0,16 $\pm$ 0,05	0,41 $\pm$ 0,04
18 :1n-7	3,98 $\pm$ 0,43	2,52 $\pm$ 0,40	4,36 $\pm$ 0,52
18 :1n-9	20,09 $\pm$ 2,52	5,38 $\pm$ 2,78	18,88 $\pm$ 0,10
20 :1n-11	0,80 $\pm$ 0,35	0,07 $\pm$ 0,06	1,26 $\pm$ 0,10
20 :1n-7	0,90 $\pm$ 0,26	0,25 $\pm$ 0,08	1,11 $\pm$ 0,13
20 :1n-9	1,25 $\pm$ 0,19	3,21 $\pm$ 1,16	0,99 $\pm$ 0,39
22 :1n-9	0,35 $\pm$ 0,28	0,31 $\pm$ 0,05	0,25 $\pm$ 0,85
24 :1n-9	0,24 $\pm$ 0,08	0,10 $\pm$ 0,05	0,20 $\pm$ 0,17
<b>Somme AGMI</b>	<b>39,97 <math>\pm</math> 2,10</b>	<b>26,11 <math>\pm</math> 2,94</b>	<b>39,48 <math>\pm</math> 3,93</b>
<b>AGPI</b>			
16 :2n-4	0,20 $\pm$ 0,06	1,57 $\pm$ 0,32	0,33 $\pm$ 1,32
16 :2n-7	0,06 $\pm$ 0,02	0,33 $\pm$ 0,06	0,10 $\pm$ 3,22
16 :3n-3	0,61 $\pm$ 0,19	5,66 $\pm$ 1,93	0,91 $\pm$ 0,32
16 :3n-4	0,17 $\pm$ 0,04	2,69 $\pm$ 0,69	0,24 $\pm$ 0,19
16 :3n-6	0,23 $\pm$ 0,05	0,04 $\pm$ 0,00	0,17 $\pm$ 0,13
16 :4n-3	0,15 $\pm$ 0,03	0,23 $\pm$ 0,03	0,23 $\pm$ 0,30
18 :2n-6	0,87 $\pm$ 0,19	0,59 $\pm$ 0,11	1,03 $\pm$ 0,12
18 :3n-3	0,55 $\pm$ 0,18	0,47 $\pm$ 0,15	0,59 $\pm$ 0,85
18 :3n-6	0,19 $\pm$ 0,07	0,91 $\pm$ 0,35	0,27 $\pm$ 0,38
18 :4n-3	1,07 $\pm$ 0,25	2,28 $\pm$ 0,67	1,08 $\pm$ 0,35
20 :3n-6	0,20 $\pm$ 0,02	0,12 $\pm$ 0,02	0,26 $\pm$ 0,07
20 :4n-6	1,94 $\pm$ 0,55	0,97 $\pm$ 0,10	2,04 $\pm$ 0,67
20 :5n-3	7,83 $\pm$ 0,85	8,48 $\pm$ 1,36	8,31 $\pm$ 1,30
22 :4n-6	1,11 $\pm$ 0,36	0,09 $\pm$ 0,05	1,08 $\pm$ 0,04
22 :5n-3	2,84 $\pm$ 0,73	1,23 $\pm$ 0,22	3,04 $\pm$ 0,10
22 :5n-6	0,25 $\pm$ 0,05	0,10 $\pm$ 0,03	0,27 $\pm$ 0,31
22 :6n-3	2,84 $\pm$ 0,65	2,59 $\pm$ 0,25	2,55 $\pm$ 0,92
<b>Somme AGPI</b>	<b>22,74 <math>\pm</math> 1,64</b>	<b>30,49 <math>\pm</math> 2,56</b>	<b>24,68 <math>\pm</math> 2,65</b>
<b>AGS</b>			
14 :0	2,55 $\pm$ 0,33	4,61 $\pm$ 0,88	2,89 $\pm$ 0,11
15 :0	0,66 $\pm$ 0,17	8,36 $\pm$ 2,61	0,97 $\pm$ 0,66
16 :0	25,04 $\pm$ 0,99	17,72 $\pm$ 2,65	21,10 $\pm$ 0,04
17 :0	0,73 $\pm$ 0,15	0,85 $\pm$ 0,24	1,00 $\pm$ 0,04
18 :0	5,64 $\pm$ 1,46	3,62 $\pm$ 0,75	6,21 $\pm$ 0,14
20 :0	0,29 $\pm$ 0,10	0,22 $\pm$ 0,12	0,25 $\pm$ 0,14
22 :0	0,12 $\pm$ 0,03	0,13 $\pm$ 0,03	0,15 $\pm$ 0,50
<b>Somme AGS</b>	<b>35,32 <math>\pm</math> 1,44</b>	<b>35,64 <math>\pm</math> 1,47</b>	<b>32,86 <math>\pm</math> 1,19</b>
<b>Ratios/Sommes</b>			
Bactéries	2,47 $\pm$ 0,37	9,93 $\pm$ 2,90	3,58 $\pm$ 1,34
20.5n-3/ 22.6n-3	2,88 $\pm$ 0,71	3,28 $\pm$ 0,49	3,43 $\pm$ 0,97
20.5n-3/ 20.4n-6	4,27 $\pm$ 0,96	8,69 $\pm$ 0,77	4,47 $\pm$ 1,39
18.1n-9/ 18.1n-7	5,15 $\pm$ 1,23	2,20 $\pm$ 1,15	6,29 $\pm$ 7,48

L'analyse en composante principale menée sur les acides gras des juvéniles de poissons illustre ces résultats avec une séparation claire entre le profil en acide gras de *L. aurata* et ceux des deux autres espèces, *D. sargus* et *S. aurata* (Figure 3.21). Dans cette analyse, le premier axe explique 35,9 % de la variabilité. La partie droite de l'axe 1 regroupe les individus avec les plus fortes proportions en acides gras 16:1n-7 et 14:00, en acides gras d'origine bactérienne (caractéristiques de la MOS) ainsi qu'en 18:4n-3 (caractéristiques de *Ulva sp.*). Il s'agit exclusivement des individus de l'espèce *L. aurata*. À l'opposé (partie gauche de l'axe 1) les individus (*D. sargus* et *S. aurata*) sont caractérisés par les plus fortes proportions d'acides gras 20:4n-6 et 16:00 (caractéristiques des macroalgues rouges), 22:5n-3 (caractéristiques des macroalgues et vertes), 18:1n-7, 24:1n-9 et 24:1n-9 (caractéristiques de la MOS) et 18:00 (caractéristiques de la MOP).

L'axe 2 (20.8% de l'inertie) met en évidence un gradient négatif des proportions en 20:5n-3 (caractéristique de *Alsidium sp.* et *Gracilaria sp.*), 16:4n-3 (caractéristique de *Ulva sp.*) et 22:0 et 17:00 (caractéristiques de la MOS, Figure 3.21). La majorité des individus de *S. aurata* est positionnée au niveau de la partie négative de l'axe ou la proportion de ces acides gras est la plus importante. Les individus de *D. sargus* se positionnent le long de cet axe 2.

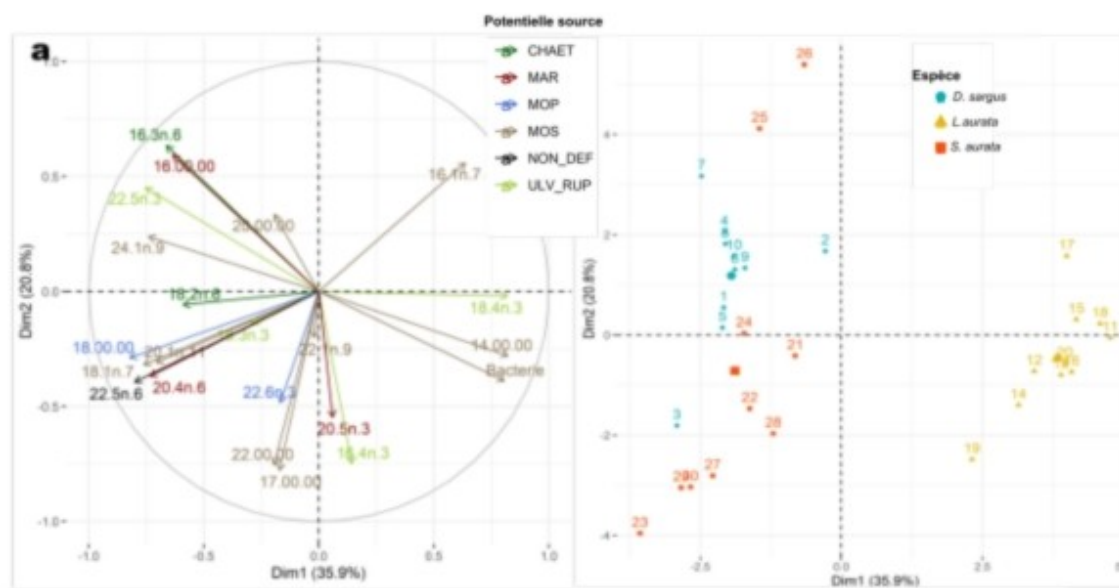


Figure 3.21: Biplot de l'Analyse en composante principale (ACP) décrivant la composition en acide gras de *D. sargus* (bleu), *L. aurata* (jaune) et *S. aurata* (orange) en septembre sur le plan défini par les dimensions 1 et 2. Les acides gras sont représentés en tenant compte de la classification présentée dans les figures 3.19 et 3.20. Le code des sources est disponible dans la légende de la Figure 3.19.

### 3.4.4 Discussion

Les travaux menés ici sur les différentes voies trophiques et l'utilisation des macroalgues dans l'alimentation de trois espèces de poissons caractéristiques des lagunes méditerranéennes françaises s'appuient sur deux approches complémentaires : l'isotopie naturelle et les acides gras.

#### 3.4.4.1 Des sources trophiques multiples, identifiables et mélangées

Dans la lagune du Prévost, les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  de la matière organique sédimentaire, particulaire, des macroalgues rouges et vertes ainsi que de l'herbier se trouvent dans les gammes de valeurs généralement observées en méditerranée (Pinnegar and Polunin, 2000 ; Magni et al., 2008 ; Vizzini et al., 2002 ; Escalas et al., 2015 ; Isnard et al., 2015). La structure trophique et les signatures des différentes sources échantillonnées sont similaires à celles de la lagune de Sabaudia, lagune méditerranéenne peu profonde et eutrophisée (Vizzini and Mazzola, 2008). La particularité commune à ces deux lagunes est notamment que la MOS présente une signature appauvrie en  $^{13}\text{C}$  proche de la signature de la MOP lagunaire et inférieure à celle des macroalgues. Le modèle de mélange indique d'ailleurs que la MOP de la lagune du Prévost contribue de manière non négligeable à la MOS témoignant d'une potentielle sédimentation du phytoplancton sur le fond. Ce pattern est observé dans d'autres lagunes et rejoint l'idée reconnue que, dans les milieux estuariens et lagunaires peu profonds, la MOS est constituée généralement d'un mélange complexe des autres sources de matière organique (Nichols and Allen, 1981 ; Deegan and Garritt, 1997 ; Vizzini et al., 2002). La présence de nombreux acides gras ramifiés caractéristiques des bactéries indique en effet une incorporation de la biomasse bactérienne à la MOS comme cela a déjà pu être démontré dans une autre étude (Dalsgaard et al., 2003). Contrairement à la lagune de Sabaudia où la MOS était essentiellement issue de la MOP et de plantes halophytes aux signatures en carbone très basses, une signature isotopique en  $^{13}\text{C}$  de la MOS proche de celle des macroalgues et moins appauvrie en  $\text{C}^{13}$  ainsi que les valeurs du rapport C:N laissent penser que les macroalgues pourraient en effet contribuer au pool de MOS. Cette contribution des macroalgues à la constitution du pool de MOS est relativement commune dans ces milieux (Alfaro et al., 2006 ; Mudge et al., 1998 ; Richoux and Froneman, 2008). Bien que le modèle de mélange présenté ici n'aille pas dans ce sens, la composition en acide gras de la MOS (présence d'acides gras très représentés chez les macrophytes) contient que les détritiques de macroalgues pourraient contribuer de manière non négligeable à la constitution de cette source. Enfin, la faible valeur en  $\delta^{15}\text{N}$  de la MOS vient conforter cette hypothèse puisque celle-ci serait liée à l'activité de dégradation des macroalgues par les bactéries dans les milieux lagunaires eutrophisés comme la lagune du Prévost.

En revanche, cette contribution des macroalgues pourrait varier spatialement et temporellement. Dans la partie Ouest tout comme au mois de juin sur l'ensemble de la lagune, le rapport C:N et la signature en  $\delta^{13}\text{C}$  beaucoup plus basse semblent davantage témoigner d'une influence de la MOP dans la constitution du pool de MOS. La dégradation estivale de la biomasse macroalgale, évolution communément observée dans

milieux estuariens et lagunaires (Castel et al., 1996 ; Bachelet et al., 2000) pourrait expliquer une partie de ces variabilités. Couplée à la dynamique saisonnière du phytoplancton, la variabilité spatiale de la biomasse ainsi que l'état physiologique des macroalgues en lien avec les conditions environnementales pourraient donc expliquer ces différences dans la constitution de la MOS de la lagune.

#### 3.4.4.2 Principales sources de matière organiques assimilées par les juvéniles de poissons

Les signatures isotopiques des juvéniles de poisson sont en accord avec celles décrites dans la littérature (Andolina et al., 2020 ; Carlier et al., 2007) à l'exception de *D. sargus* qui présente des valeurs en  $\delta^{15}\text{N}$  légèrement supérieures (d'environ 3‰) dans la lagune du Prévost par rapport à d'autres lagunes méditerranéennes (Deudero et al., 2004 ; Carlier et al., 2009). L'utilisation de la MOP par cette espèce pourrait expliquer cette différence. Dans la lagune du Prévost, le  $\delta^{15}\text{N}$  de cette source est, en effet, relativement enrichie (8,5 ‰ en moyenne) par rapport aux valeurs communément observées dans les lagunes généralement comprises entre 3 ‰ recevant de forts apports terrigènes (Carlier et al., 2008 ; Carlier et al., 2009) et 13 ‰ dans le cas extrême des lagunes confinées recevant de forts apports en nutriments azotés (Vizzini et al., 2005 ; Vizzini and Mazzola, 2008 ; Carlier et al., 2008). Cet enrichissement de la MOP a pu être intégré aux niveaux trophiques supérieurs dont fait partie *D. sargus*, comme cela a déjà été reporté dans plusieurs écosystèmes côtiers sous pressions anthropiques (McClelland et al., 1998 ; Carruthers et al., 2005 ; Carlier et al., 2008). Il ne peut être exclu que cette signature isotopique en azote élevée de *D. sargus* puissent témoigner d'un niveau trophique plus élevé de cette espèce dans la lagune du Prévost par rapport aux autres lagunes. L'alimentation de *D. sargus* est parfois basée sur de petits poissons (Rossechi, 1987) cependant aucune donnée de contenus stomacaux dans la lagune du Prévost n'est disponible pour confirmer cette hypothèse.

Les deux types de biomarqueurs trophiques utilisés démontrent que les trois espèces de juvéniles étudiées exploitent dans la lagune du Prévost des ressources communes et variées. Les acides gras caractéristiques de la MOS (16:1n-7), de la MOP (22:6n-3, 18:0), des macroalgues rouges (20:5n-3) et vertes (18:1n-9, 18:1n-7) sont bien représentés dans les tissus des trois espèces étudiées. Leur proportion varie selon l'espèce, reflétant ainsi des stratégies alimentaires différentes. Ces approches complémentaires appliquées sur 3 espèces lagunaires ont permis de mettre en évidence un fort contraste entre le régime alimentaire de *L. aurata* et ceux des deux sparidés, *S. aurata* et *D. sargus*.

En termes de signatures isotopiques *L. aurata* présente les signatures en azote les plus appauvries et celle en carbone les plus enrichies reflétant, d'après les modèles de mélange, une forte dépendance au phytoplancton marin aussi bien au plus petit stade de juvénile qu'en fin de vie lagunaire. La consommation de phytoplancton est commune chez les muges qui sont souvent observés en train de raser la surface de l'eau la bouche inclinée vers la surface prélevant le phytoplancton présent dans la couche supérieure de la colonne d'eau (Cardona and Castello, 1994 ; Almeida et al., 2003 ; Cardona, 2016). En



revanche les acides gras caractéristiques de la MOP sont faiblement représentés en comparaison des taux observés chez les espèces reconnues pour fortement exploiter le phytoplancton. Les signatures isotopiques de la MOP et de la MOS étant relativement proches, il ne peut être exclu que les signatures isotopiques du muscle de *L. aurata* pourraient également indiquer une utilisation de la MOS. En réitérant l'exercice des modèles de mélange avec la prise en compte de la MOS, nous observons que la MOS devient la principale source de MO utilisée par les juvéniles aux deux stades (données non présentées ici). Le comportement détritivore est d'ailleurs caractéristique des muges qui exploitent la MOS en grattant la surface des sédiments et substrats dur (Ferrari and Chiregato, 1981 ; Franco et al., 2008 ; Cardona, 2016). La dépendance de *L. aurata* à la MOS est par ailleurs confirmée par la présence non négligeable dans les lipides totaux de *L. aurata* en fin de vie lagunaire d'acides gras d'origine bactérienne et de l'acide gras 16:1n-7, caractéristiques de la MOS. Ces acides gras sont d'ailleurs plus représentés chez *L. aurata* que chez les deux autres espèces de sparidés *D. sargus* et *S. aurata*. La signature appauvrie en azote chez les juvéniles de cete espèce en fin de vie lagunaire indiquerait donc que *L. aurata* exploite en partie le phytoplancton marin et/ou la MOS en tant que consommateur primaire. Ceci confirme le niveau trophique bas qui caractérise cette espèce dans de nombreux milieux lagunaires et estuariens (Cardona et al., 2001 ; Almeida et al., 2003). L'assimilation de la MOS par *L. aurata* pourrait également être indirecte et se faire *via* l'ingestion de proies détritivores fréquemment observées dans les contenus stomacaux des muges (Ferrari and Chiregato, 1981 ; Arias and Drake, 1990), cependant aucune donnée de cette étude ne permet de le confirmer.

A la différence de *L. aurata*, *S. aurata* et *D. sargus* présentent tous deux des signatures plus élevées en azote qui vont de pair avec des niveaux trophiques plus élevés (Cresson et al., 2014 ; Vinagre et al., 2015 ; Andolina et al., 2020). Bien que les deux sparidés présentent des signatures proches à la fois en carbone et en azote, les modèles de mélange indiquent qu'elles n'exploitent pas les ressources lagunaires dans les mêmes proportions. Dans le cas de *S. aurata*, le phytoplancton marin semble être la principale source, suivi de la MOP, et ce pour tous les stades de vie même si l'utilisation du phytoplancton marin en fin de vie lagunaire semble plus marquée. Des sources identiques avaient été identifiées pour les juvéniles en fin de vie lagunaire dans la lagune de Maugio (Escalas et al. 2015). Cependant, l'assimilation du phytoplancton marin et de la MOP plus généralement pourrait, à l'image de *L. aurata*, provenir de l'exploitation de la matière organique contenue dans les sédiments (MOS), elle-même constituée d'un mélange de plusieurs sources fraîches et dégradées. Lorsque cette source est prise en compte dans les modèles de mélange (données non présentées ici), la MOS devient en effet la principale source exploitée par *S. aurata*. Cette hypothèse est également soutenue par la forte proportion en 16:1n-7, acide gras caractéristique des diatomées deux fois plus représentés dans la MOS que dans la MOP lagunaire. Dans la littérature, les juvéniles de *S. aurata* sont effectivement reconnus pour avoir, en fin de vie lagunaire un régime alimentaire comprenant des organismes benthiques pouvant exploiter la MOS (Aberson et al., 2016 ; Como et al., 2018) tels que les annélides, les gastéropodes ou encore les polychètes (Ferrari and Chieregato, 1981 ; Escalas et al., 2015).

Bien que *S.aurata* et *D. sargus* présentent des profils en acides gras très similaires ainsi que des bols alimentaires souvent proches (Rosecchi et al., 1995), les traceurs isotopiques utilisés ici indiquent que *D.sargus* diversifie davantage les sources de matière organique exploitées avec néanmoins une utilisation plus sensible de la MOP lagunaire. La dépendance des sparidés du genre *Diplodus* au phytoplancton contenu dans la MOP a été souvent reportée dans les lagunes, mais également dans les habitats côtiers marins (Pinnegar and Polunin, 2000). Le bol alimentaire de ces espèces est en effet souvent constitué d'une part importante de consommateurs primaires de phytoplancton tels que les copépodes particulièrement consommés par les plus jeunes stades de *D. sargus* (Kleppel, 1993) ou encore les bivalves pour les stades plus avancés (Osman and Mahmoud, 2009 ; Terlizzi et al., 2011), ainsi que de consommateurs secondaires tels que les cnidaires (Rosecchi et al., 1995). La prédominance du phytoplancton comme source de nourriture chez *D.sargus* et *S.aurata* n'est en revanche pas mise en évidence par les profils en acides gras de ces deux espèces. Le phytoplancton est généralement bien tracé via l'utilisation des lipides du fait qu'il présente des acides gras très spécifiques tels que 22:6n3 et 20:5n-3 (Jónasdóttir, 2019). En tant qu'acides gras essentiels, ceux-ci font l'objet d'une régulation sélective afin de les maintenir dans des proportions suffisantes aux besoins physiologiques de poissons (Sargent et al., 1997 ; Sargent et al., 1999). Cela pourrait en partie expliquer que ces acides gras soient dosés dans des proportions similaires chez les trois espèces étudiées. Ce « facteur conservatif » serait renforcé d'autant plus qu'une rétention de cet acide gras a été plusieurs fois reconnue chez les poissons (Kainz et al., 2004 ; Parzanini et al., 2020). Les taux de 22:6n3 dans les tissus de *D. sargus* paraissent pourtant ici particulièrement bas en comparaison de ceux mis en évidence dans les tissus de *Liza saliens* dans la lagune de Vassova (Koussoroplis, 2011) ou encore de *S.aurata* (Lenas et al., 2011) ou de *D. sargus* (Cejas et al., 2004). Ces faibles proportions en 22:6n3 indiqueraient que le phytoplancton est très peu consommé ou assimilé pour optimiser les besoins des juvéniles en acide gras 22:6n3 et 20:5n-3. Les faibles proportions en 22:6n3 rappellent celles observées dans d'autres études où plusieurs espèces de poissons marins (dont *S. aurata* et *L. aurata*), privés de nourriture pendant une semaine bio-synthétisaient cet acide.

#### 3.4.4.3 Les macroalgues : source de matière organique secondaire

La forte proportion de 20:5n-3 dans les muscles des trois espèces de poissons, un acide gras particulièrement représentés dans les macroalgues rouges telles que *Chondria sp.* et *Alsidium sp.*, laisse supposer que les juvéniles exploitent cette ressource abondante dans la lagune. Si elles ne constituent pas la principale source exploitée par les juvéniles de poissons, les macroalgues semblent donc tout de même assurer un rôle trophique pour ces derniers comme cela a été observé dans la lagune de Sabaudia à partir de modèles de mélange (Vizzini and Mazzola, 2008). Néanmoins, chez ces trois espèces, les acides gras caractéristiques des macroalgues vertes et rouges ne représentent qu'entre 42 % et 44 % des acides gras contenus dans les muscles des juvéniles. Ceci confirme l'hypothèse que ces macroalgues ne représente donc qu'une partie des ressources alimentaires pour les trois espèces.

Parmi les espèces étudiées, *L. aurata* serait l'espèce dont l'alimentation dépendrait le plus des macroalgues et en particulier des macroalgues vertes. Cette assimilation ne serait pas directe, elle se ferait *via* l'ingestion de débris de macroalgues présents à la surface et/ou dans la couche supérieure des sédiments. Ceci est confirmé par la présence de l'acide gras 16:3n-3 (acide gras caractéristique de l'herbier de *Ruppia sp.*) ainsi que la signature enrichie en  $\delta^{13}\text{C}$  de *L. aurata* en fin de vie lagunaire. Si l'herbier a quant-à lui pu être ingéré par cette espèce, il est très probable que les macroalgues, beaucoup plus abondantes dans la lagune du Prévost (Cimiterra et al., 2020), aient également été ingérées lors du prélèvement de sédiment par *L. aurata*.

Si les profils en acides gras des deux sparidés sont très similaires en fin de vie lagunaire, *D. sargus* semble exploiter davantage des macroalgues que *S. aurata* d'après les modèles de mélange. L'ingestion des macroalgues par *D. sargus*, quelle soit volontaire ou involontaire, est un comportement alimentaire souvent observé chez cette espèce puisque les macroalgues fraîches peuvent représenter entre 12 et 20 % de la masse de leur bol alimentaire (Rosecchi et al., 1995 ; Sala and Ballesteros, 1997 ; Mariani et al., 2002). L'ingestion volontaire des macroalgues interviendrait notamment dans les habitats où leurs proies préférentielles viendraient à manquer, suggérant que cette espèce a la capacité d'exploiter les nutriments des végétaux et ainsi que des épiphytes qui y sont fixés (Mann and Buxton, 1992). Cette assimilation de macroalgues peut également être indirecte. Les amphipodes, brouteurs très abondants dans la lagune du Prévost, sont également très fréquemment identifiés dans le bol alimentaire de cette espèce (Rosecchi et al., 1995). Dans le cas de *S. aurata*, la contribution de cette source varie largement selon les études, potentiellement en fonction de leur abondance. Elle peut être quasi inexistante (Escalas et al., 2015) ou au contraire constituer la principale source de matière organique exploitée (Andolina et al., 2020). L'utilisation des macroalgues par cette espèce de poissons varierait également selon le stade ontogénique comme cela a pu être démontré dans la lagune de Venise où les juvéniles les plus jeunes (J1) exploitent davantage les macroalgues que ceux en fin de vie lagunaire (Andolina et al., 2020). Bien que les espèces résidentes n'aient pas été étudiées ici, il semblerait que la contribution des macroalgues à leur régime alimentaire soit plus importante (Vizzini and Mazzola, 2008).

#### 3.4.4.4 Contribution des macroalgues à la croissance et à la condition physique des juvéniles

Le rôle trophique et la qualité nutritionnelle attribués aux macroalgues sont très variables selon les études. Abondante dans certains milieux lagunaires, elles ont parfois été identifiées comme une source facilement exploitable par les juvéniles de poissons en raison de leur faible teneur en cellulose (Vizzini and Mazzola, 2008). Cependant, leur qualité nutritionnelle est décrite comme médiocre et leur rôle trophique serait plutôt indirectement lié à leur structure (qui permet la concentration des proies) plus qu'à leur assimilation par les juvéniles de poissons.

Les profils en acides gras des trois espèces ont présenté certaines particularités, notamment de faibles teneurs en acides gras essentiels, qui pourraient laisser penser que

les ressources exploitées dans la lagune du Prévost ne leur ont pas permis d'optimiser leur condition physiologique. Plusieurs études ont testé l'effet de l'incorporation de macroalgues dans le régime alimentaire de poissons en captivité et rapportent des effets positifs sur la croissance, l'utilisation des aliments, le métabolisme des lipides, l'activité physiologique, la réponse au stress ou encore la résistance à des maladies (Mustafa et al., 1994 ; Mustafa et al., 1995 ; Mustafa et al., 1997 ; Mustafa and Nakagawa 1995 ; Nakagawa, 1997 ; Nakagawa and Montgomery, 2007). L'effet de l'utilisation des macroalgues par les juvéniles est cependant variable selon les espèces de poissons et les espèces d'algues considérés (Guerreiro et al., 2019). Chez les juvéniles de *S. aurata* l'ajout d'ulves dans le régime alimentaire des juvéniles stimule la croissance et augmente la capacité à utiliser les lipides présents dans l'alimentation (Vizcaino et al., 2016). Cela se traduit notamment par un moindre dépôt des lipides dans des tissus adipeux (Vizcaino et al., 2016). Il existe également des effets délétères. Les macroalgues sont en effet aussi reconnues pour produire des substances antinutritives (Rogers and Hori, 1993), notamment des inhibiteurs de tryptine (Oliveira et al., 2009), enzyme présente dans le pancréas qui dégrade les protéines des aliments pour qu'ils puissent être absorbés par l'intestin. La diminution de l'activité protéolytique engendrée par l'ingestion de macroalgues n'engendre cependant pas forcément de conséquences notables sur la croissance des juvéniles (Vizcaino et al., 2016). Ainsi, malgré une utilisation plus ou moins importante des macroalgues dans le régime trophique de *L. aurata* et de *D. sargus*, les résultats présentés ici n'ont pas permis de démontrer que leur assimilation modifient leur condition au sein des lagunes méditerranéennes.

### 3.5 Conclusions – Volet Juvénile

En montrant que les habitats lagunaires ont des attractivités variables pour les juvéniles de poissons, les résultats exposés dans cette partie soulignent la pertinence de se placer à l'échelle de l'habitat pour préciser la fonction de nurserie des lagunes. Ils montrent que la qualité de l'environnement lagunaire varie temporellement et spatialement à l'échelle de l'habitat, aussi bien pour les juvéniles des espèces migratrices que pour ceux des espèces résidentes. Ceci se traduit par une modification de l'abondance, de la répartition spatiale et de la composition du peuplement juvénile de la lagune.

Si il est souvent souligné que les herbiers de phanérogames concentrent de fortes abondances de juvéniles de poissons et assurent une fonction de protection pour de nombreuses espèces (Whitfield, 2017), la valeur potentielle des tapis de macroalgues comme zone de nurserie a rarement été évoquée dans la littérature scientifique (McDevitt-Irwin et al., 2016). Dans notre étude, les habitats recouverts d'herbiers comptaient parmi ceux présentant les plus hautes richesses et abondances de juvéniles de poissons, mais au même titre que d'autres sites recouverts de macroalgues uniquement. La présence de macrophytes et en particulier de macroalgues sur le fond est le principal facteur à l'origine de la structuration tridimensionnelle des habitats. Les résultats obtenus dans ce projet soulignent l'affinité d'une majorité des juvéniles de poissons observés en lagune pour les macroalgues. La structure tridimensionnelle de ces dernières offrirait une protection contre les prédateurs. C'est le cas notamment pour les plus jeunes juvéniles qui sont encore souvent largement planctonophages (Gisbert et al., 1996) et donc peu susceptibles de dépendre des macroalgues d'un point de vue alimentaire. Il semble également indispensable de considérer que le régime alimentaire de la plupart des poissons évolue au cours de leur croissance, avec une importance croissante des invertébrés benthiques (Ferrari and Chierigato, 1981 ; Rosecchi, 1987 ; Arias and Drake, 1990) qui, pour beaucoup, se nourrissent de macroalgues en plus de les utiliser comme support de vie et refuge (Diehl and Kornijów, 1998 ; Nohrén and Odalgård 2010). Ce travail a en outre permis de confirmer, *via* l'utilisation croisée de plusieurs marqueurs naturels, que les macroalgues sont intégrées au régime alimentaire de certaines espèces lagunaires, que ce soit de manière indirecte (*via* l'assimilation de consommateurs primaires), accidentelle ou mélangée à d'autres sources (MOS en particulier).

Tous ces résultats font écho aux discussions récentes autour de la définition des zones de nurserie et des mesures de gestion de l'environnement qui en découlent. En effet, jusqu'à récemment, les habitats de nurserie des poissons étaient soit définis comme ceux contribuant le plus, par unité de surface, à la population adulte (Beck et al., 2001), soit comme des habitats juvéniles présentant des densités faibles mais couvrant une grande surface, ce qui leur permettait de davantage contribuer à maintenir et renouveler le pool d'adultes (Dahlgren et al., 2006). Des travaux plus récents (e.g. Nagelkerken et al., 2015) proposent une toute autre approche, qui considère les nurseries comme une mosaïque d'habitats différents mais aux fonctions complémentaires pour les juvéniles de poissons. Cette approche cherche également à intégrer les processus dynamiques qui interviennent dans le lien habitat-poissons. Ainsi s'il est effectivement possible d'identifier des « hot-

spots » de juvéniles définis comme des zones où les plus fortes abondances sont observées et pour lesquels les juvéniles présentent une certaine fidélité, ils doivent être identifiés pour chaque stade de la vie juvénile, afin de prendre en compte l'évolution des besoins des poissons au cours de leur développement (Nagelkerken et al., 2015). Par cette logique, chaque habitat ayant permis la survie et la bonne condition des juvéniles à un stade donné contribue au maintien global de la population. Une attention toute particulière pourrait d'ailleurs être donnée aux habitats préférentiels des premiers stades juvéniles car, comme ces derniers sont les plus critiques, leurs habitats de vie vont grandement déterminer la densité et la condition des poissons des stades suivants (Taborsky, 2006 ; Jonsson and Jonsson, 2014). Dans les travaux présentés ici, cet aspect est illustré par les modifications et l'expansion des niches écologiques observée pour plusieurs des espèces étudiées au cours de la phase juvénile.

Ces travaux sur les juvéniles de poissons au sein de la lagune du Prévost contribuent largement à la meilleure compréhension de l'importance des habitats lagunaires dans le cycle de vie des poissons. Parmi les perspectives de ce travail, le rôle de la structure physique des habitats, souvent liée à la morphologie des macrophytes, pourrait être mieux définis dans les travaux futurs comme cela a pu être fait dans des milieux côtiers rocheux (Thiriet et al., 2014). L'existence de méthodes aujourd'hui développées pour la caractérisation des habitats de substrats durs comme la photogrammétrie ouvrent des perspectives pour qualifier et quantifier le rôle structurel des macrophytes en lagune. Au vu de de la surface que recouvrent les macrophytes à l'échelle des lagunes méditerranéennes, cela permettra à termes de préciser leurs contributions à la valeur globale de l'écosystème comme nurserie de poissons.

## 4 Volet adulte

J Bourjea (MARBEC – IFREMER), F Forget (MARBEC – IRD), A. Mignucci (MARBEC – IFREMER), O Derridj (MARBEC – IFREMER) & R. Villeneuve (MARBEC – IFREMER)

*Ce volet a été mené par l'IFREMER dans le cadre de la Thèse d'Alexandre Mignucci soutenue en Décembre 2021. Bourse Région Occitanie, encadrement Jérôme Bourjea (IFREMER-MARBEC) et David Mckenzie (CNRS-MARBEC).*

*La partie ci-dessous résume ce travail de thèse dont le détail est présenté dans le document de thèse : Mignucci A (2022) Rôle de l'environnement dans la dynamique spatiale des poissons marins à l'interface lagune-mer en Méditerranée française: approches d'écologie spatiale et d'écophysiologie appliquées à trois espèces côtières. Thèse de Doctorat, ED GAIA, 206p.*

*(<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-03615101/document>)*

### 4.1 Contexte

Si les lagunes sont connues pour assurer un rôle de nurserie majeur pour certaines espèces de poissons, de nombreuses espèces utilisent aussi ces lagunes méditerranéennes dans leur phase adulte, parmi lesquelles la daurade royale (*Sparus aurata*), le loup (*Dicentrarchus labrax*), le mulot (*Mugil sp.* et/ou *Liza sp.*), la saupe (*Sarpa salpa*) ou encore l'anguille (*Anguilla anguilla*) afin d'y trouver une nourriture abondante (Quignard et al., 1984 ; Beck et al., 2001). Ces espèces à forte valeur commerciale (elles représentent presque 50% des captures de la pêche côtière méditerranéenne) sont la cible privilégiée de la pêche professionnelle artisanale méditerranéenne française qui en a capturée en 2018 plus de 3 600 tonnes sur les 7 500 tonnes débarquées par ces flottilles ; ce qui fait de ces espèces les plus importantes sur le plan commercial pour ces flottilles (39M€ en 2018 sur les 94M€ générés par l'ensemble de l'activité de pêche artisanale en Méditerranée ; sources SIH, Estimation OBSDEB 2018, Weiss et al. 2019). Ces espèces, comme les autres espèces côtières, ne font pas l'objet actuellement d'une évaluation des stocks traditionnelle par manque de statistiques de pêche fiables et de connaissances biologiques et écologiques sur leur cycle de vie, même si la daurade royale est actuellement une des espèces indicatrices d'un des plans de gestion méditerranéen (PGM Senne tournante coulissante, 2013). Si le cycle de reproduction ainsi que les migrations associées entre les lagunes et la mer de ces espèces sont connues dans les grandes lignes, peu, voire pas d'information ne sont disponibles sur les mouvements de ces espèces au sein des habitats lagunaires, sur leur connectivité avec la mer pendant la phase d'alimentation en lagunes, les trajets vers et la localisation de leurs sites de reproduction, ainsi que l'influence des paramètres environnementaux sur ces migrations lagunes-mer et déplacements intra-lagunaires (Mercier et al., 2012). Enfin, dans le but de mieux comprendre pour mieux préserver, le suivi multi-espèces est particulièrement pertinent

pour identifier les hotspots de conservation car si une zone est occupée de manière intensive par plusieurs espèces aux modes de vie très différents, elle est susceptible de revêtir une importance écologique particulière (Raymond et al., 2015 ; Lea et al., 2016).

Afin de mieux comprendre le mouvement en lien avec l'environnement de ces espèces côtières transitant entre le milieu lagunaire et la mer, la dynamique spatio-temporelle d'adultes de daurades royales, de loups, de saupes et de mulets dont le cycle de vie est directement intégré aux lagunes côtières et présentant une écologie très contrastée, a été étudiée afin de répondre aux questions suivantes :

1. Ces espèces présentent-elles une certaine fidélité/résidence à une unique lagune ou au contraire exploitent-elles l'ensemble du réseau lagunaire durant une saison ?
2. Ces espèces présentent-elles une utilisation de la lagune contrastée dans l'espace et dans le temps ?
3. *Quel rôle joue l'environnement sur cette dynamique ?*

## 4.2 Matériel et Méthodes

### 4.2.1 Le principe de la télémétrie acoustique

Depuis les années 1970, un certain nombre d'innovations ont popularisé l'emploi de la télémétrie acoustique pour suivre les mouvements de poissons dans leur environnement naturel (Cooke et al., 2008). Les approches de télémétrie acoustique reposent sur l'emploi d'émetteurs acoustiques implantés à l'extérieur ou à l'intérieur d'un individu et qui émettent des signaux ultrasoniques codés qui traversent l'eau et sont enregistrés par des récepteurs appelés hydrophones (Heupel and Webber, 2012 ; Whoriskey and Hindell, 2016, Figure 4.1). La télémétrie acoustique est particulièrement adaptée au suivi des mouvements de poissons démersaux côtiers car la miniaturisation des émetteurs acoustiques permet l'implantation intra-péritonéale même chez des individus de moins de 100g (McMichael et al., 2010). Grâce à un réseau d'hydrophones adéquat (Heupel et al., 2006, Figure 4.1), cette méthode s'est avérée efficace pour estimer la taille de domaines vitaux à fine échelle (Espinoza et al., 2011) et mettre en évidence les schémas de déplacements de nombreuses espèces de poissons démersaux (e.g. Behrmann-Godel and Eckmann 2003 ; English et al., 2005 ; Hayden et al., 2014 ; Doyle et al., 2017).



Figure 4.1: Le principe de la télémétrie acoustique appliqué aux poissons marins



#### 4.2.2 Le réseau d'hydrophone du Prévost

Dans le cadre du projet NURSE, un réseau de 33 hydrophones (Figure 4.2) a été déployé de mars 2017 à juillet 2021 de manière à couvrir les déplacements des poissons à l'intérieur de la lagune du Prévost ainsi que toutes les connexions possibles entre la lagune et la mer ou les lagunes adjacentes. Associés à ce réseau d'hydrophones, des capteurs de température ont été déployés. Les données collectées ont été récupérées tous les trimestres afin de sécuriser les données collectées.

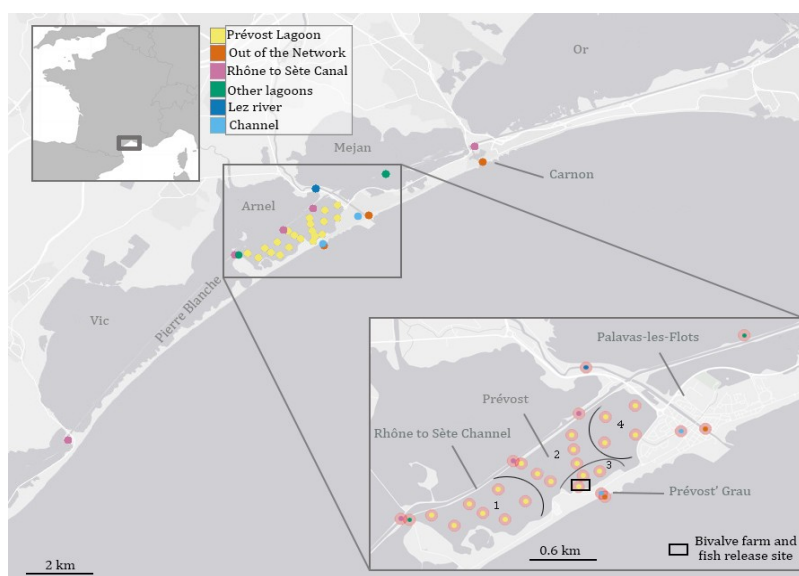


Figure 4.2: Le réseau d'hydrophones et de capteurs du projet NURSE

#### 4.2.3 Espèces ciblées et bilan des marquages au Prévost

La daurade royale, le loup, la saupe et les mullets ont été initialement ciblés pour cette étude et leur caractéristiques biologique et écologique déjà présentées dans le rapport intermédiaire NURSE (Iotti et al., 2019). Pour des raisons de difficultés techniques de capture, d'implantation de marque électronique et de bien-être animal, les mullets ont été supprimés de cette étude.

Au total, entre 2017 et 2020, 226 poissons ont été équipés de marques acoustiques et relâchés vivants dans la lagune du Prévost (Tableau 4.1). Tous les individus étaient des adultes ou des sub-adultes.

Tableau 4.1: Répartition des individus marqués par espèce

Espèce	Nb marqués	Taille moyenne (mm LT)	Erreur Standard (ES)
<b>Daurade Royale</b>	81	272	64
<b>Loup</b>	59	383	95
<b>Saupe</b>	86	279	35

#### 4.2.4 Exploitation d'autres données acquises en dehors de NURSE

En parallèle du projet NURSE, le projet REAC (Dynamique et réactivité face aux variations environnementales de la daurade royale *Sparus aurata* à l'interface mer-lagune, Financement EC2CO) a permis de déterminer, via des capteurs cardiaques archives sur la physiologique de la daurade royale grâce à des expérimentations en milieu contrôlé, des seuils de tolérance au réchauffement ou au refroidissement pour cette espèce (Mignucci et al 2021). Les résultats du projet REAC ont été exploités dans le cadre du projet NURSE pour mieux comprendre le comportement spatial des daurades royales face aux variations de température dans l'étang du Prévost.

### 4.3 Principaux résultats

#### 4.3.1 Fidélité à la lagune pendant la phase d'exploitation alimentaire

Globalement les trois espèces se montrent non seulement très résidentes au sein de la lagune durant la période d'alimentation, mais de surcroît dans des zones précises de la lagune, avec des domaines vitaux individuels très restreints (50% du domaine vital < 0.3 km<sup>2</sup>). Les trois espèces montrent peu de connexions avec les lagunes adjacentes indiquant qu'elles exploitent bien la lagune du Prévost, mais une utilisation de l'espace contrastée, même si elles exploitent principalement le centre de la lagune ainsi que les tables conchylicoles.

**La daurade royale :** Cette espèce est très fidèle à la lagune du Prévost pendant la phase d'exploitation lagunaire avec  $67 \pm 27$  % du temps individuel passé dans le Prévost. Pendant la phase estivale, les principaux échanges se font avec la mer et très peu avec les lagunes adjacentes au Prévost via le Canal du Rhône à Sète. Cette espèce fréquente toute la lagune mais de manière préférentiel la zone proche des tables et de la connexion vers la mer. Indépendamment de la zone de la lagune fréquentée, chaque individu présente un domaine vital très restreint tout au long de la période d'alimentation d'étalant d'avril à octobre : elles passent 50% du temps dans 0,227 km<sup>2</sup> et 95% dans 1,6 km<sup>2</sup>.

**Le loup :** Cette espèce est particulièrement fidèle à la lagune avec en moyenne  $91 \pm 24$  % de son temps passé dans le Prévost. Elle ne montre pas de connexion avec la mer durant la phase estivale mais certains individus fréquentent ponctuellement le Lez, soit des eaux saumâtres. Elles passent 50% du temps dans 0,249 km<sup>2</sup> et 95% dans 1,057 km<sup>2</sup>. C'est la seule des trois espèces qui peut rester toute l'année au sein du Prévost sans craindre les eaux froides.

**La saupe :** Cette espèce semble en apparence moyennement fidèle à la lagune du Prévost pendant la phase estivale avec  $38 \pm 24$  % de son temps passé à l'intérieur de la lagune et passant le reste de son temps en mer. Cependant, les données indiquent clairement que pendant cette phase estivale, les saupes font quotidiennement des aller/retour entre l'étang et la mer, surtout à l'aube et au crépuscule. A l'intérieur de la lagune, elles passent 50% du temps dans 0,171 km<sup>2</sup> et 95% dans 1,173 km<sup>2</sup>.

### 4.3.2 Migration de reproduction et fidélité interannuelle

Les trois espèces présentent toutes des migrations de groupe saisonnières, de la plus synchronisée pour la daurade à la plus étalée pour le loup. Ce dernier est la seule espèce qui se montre capable de rester résidente au sein de la lagune l'hiver. Les trois espèces font preuve d'une certaine fidélité interannuelle à la lagune (39% à 55%), mais ces taux de fidélité sont probablement sous-estimés. En effet, aucune information n'est disponible sur le devenir des individus non revu dans le Prévost l'année suivante. Il est très probable que ces taux soient bien plus élevés en considérant le fait qu'une bonne partie des captures est réalisée durant la phase de migration de reproduction de ces espèces, voire sur les sites de reproduction eux-mêmes (Bourjea et al. 2022).

**La daurade royale :** Cette espèce présente une migration de reproduction très synchronisée et tous les individus quittent la lagune en quelques jours en octobre pour se reproduire. Les daurades royales ne re-entrent dans la lagune qu'à partir de mars de manière plus étalée. Au total, 42% des individus marqués l'année « n » ont été revus l'année suivante dans la lagune. Une étude en cours sur la migration des daurades entre les lagunes de Leucate, Berre et Sète et les sites de reproduction en mer montre des taux de fidélité interannuel similaires, mais indique également que les individus non fidèles à leur lagune d'origine ne sont ni observés dans les autres lagunes, ni en mer après leur reproduction, accentuant l'hypothèse d'une fidélité lagunaire interannuelle très forte et des niveaux de mortalité conséquents (naturel ou anthropique) pendant la phase de migration de reproduction.

**Le loup :** Cette espèce présente une migration de reproduction qui s'étale de décembre à mars mais avec un comportement de reproduction caractérisé en général par des aller/retour entre la lagune et le site de reproduction probablement relativement proche de la Lagune. Au total, 39% des individus marqués l'année « n » ont été revus l'année suivante dans la lagune. De la même manière que pour la daurade royale, l'étude en cours sur les sites de Berre, Thau et Leucate semble indiquer une fidélité interannuelle plus importante à la lagune avec des niveaux de mortalité conséquents (naturel ou anthropique) importants lors de la phase de reproduction.

**La saupe :** Cette espèce présente une migration de reproduction marquée en octobre, même si elle est moins synchronisée que celle de la daurade royale. A la différence de cette dernière, on constate que certaines saupes peuvent continuer de naviguer en la lagune et la mer durant tout l'hiver, sans départ en migration de reproduction. La fidélité interannuelle observée à la lagune est la plus importante des 3 espèces étudiées avec 55% des individus marqués l'année « n » qui ont été revus l'année suivante dans la lagune. Ce chiffre est peut-être plus important car cette espèce reste moins ciblée par la pêche que les deux autres pendant sa phase de migration de reproduction.

### 4.3.3 Effets de la température sur les déplacements de daurades royales

Si le rôle de la physiologie de l'animal sur le déclenchement d'un mouvement est avéré, son fonctionnement est encore méconnu. Les variations de la température de l'eau ont probablement des effets thermodynamiques directs sur le métabolisme des poissons ectothermes et, par conséquent, sur leur demande en oxygène à laquelle le cœur doit être capable de répondre. L'emploi de capteurs archive de la fréquence cardiaque s'est avéré efficace pour estimer le taux métabolique de la daurade royale sauvage en nage libre en réponse à des variations de la température (Mignucci et al., 2021). Le projet NURSE a permis de caractériser les déplacements de 81 daurades royales par télémétrie acoustique sur plus de deux ans au sein de leur site d'alimentation dans la lagune du Prévost ainsi que leurs migrations entre la lagune et la mer en lien avec divers paramètres environnementaux dont la température au sein de la lagune

Pour la première fois, les patrons d'utilisation de l'espace ont été interprétés à la lumière de seuils de tolérance au réchauffement ou au refroidissement, déduits de la réponse cardiaque de daurades sauvages en nage libre issues de lagunes côtières. La température semble avoir très peu d'influence sur l'exploitation de l'espace lagunaire des daurades pendant la phase alimentaire (estivale). En revanche la température est bien le principal facteur déclenchant les migrations de refuge vers la mer durant les épisodes de forte chaleur et vraisemblablement celui empêchant les daurades d'hiverner au sein de la lagune. L'étude des réponses cardiaques au réchauffement a montré que 29°C est un seuil de tolérance pertinent au réchauffement ce qui semble être en accord avec les températures initiant les migrations de refuge. Enfin, la photopériode, probablement en lien avec la température, apparaît comme le principal déclencheur des départs en migrations de reproduction des daurades.

La température semble également jouer un rôle dans le retour dans les lagunes, même aucun seuil n'a pu être clairement identifié à partir de la réponse cardiaque au refroidissement. En effet, les daurades ne commencent à rentrer dans les lagunes que lorsque la température dépasse les 13°C.

Plus généralement, en combinant télémétrie acoustique et écophysiologie, cette étude a démontré la pertinence d'une approche multidisciplinaire pour l'étude des mouvements des poissons marins.

## 4.4 Conclusions - Volet Adulte

Globalement, cette étude montre que la lagune du Prévost, et plus généralement les lagunes de Méditerranée, sont des écosystèmes clés pour la phase adulte de ces trois espèces de poissons probablement en fournissant un habitat d'alimentation répondant à leurs besoins en termes de croissance. Ces trois espèces exploitent la lagune de manière très fidèle mais contrastée durant la phase chaude, probablement du fait de ressources alimentaires non chevauchantes entre elles. Cependant elles montrent toutes un effet

saisonnier important dans sa fréquentation, essentiellement durant la phase hivernale en lien avec les basses températures et la phase de reproduction.

La forte fidélité d'une année sur l'autre à la lagune montre que les habitats d'alimentation qu'elles rencontrent au Prévost sont en effet favorables à leur développement mais cette fidélité représente également un point faible de cette stratégie d'utilisation de l'espace de ces espèces. En effet, la nature semi fermée de ces habitats et la fragilité de ces écosystèmes aux pressions anthropiques rendent cette phase adulte très vulnérables dans un contexte de changement climatique, de dégradation des habitats et d'absence de mesures de gestions des pêcheries durables.

#### 4.5 Pistes de projets à développer en lien avec la présente étude

Les résultats de cette étude entrouvrent un certain nombre de questions/pistes de réflexions sur la compréhension des relations poissons/habitats lagunaires/environnement :

1. Mieux comprendre le comportement spatial des autres espèces (mulets, anguille) fréquentant de manière importante les lagunes méditerranéennes et également sous pression de la pêche artisanale
2. Développer des projets permettant d'étudier la relation entre ces espèces et les épisodes dystrophiques de plus en plus fréquent dans les lagunes, et affectant l'utilisation de ces habitats (*e.g.* tracking par triangulation fine et association de capteur cardiaque pendant les vagues de chaleurs) afin d'anticiper la fréquentation des lagunes par ces espèces dans les années à venir et les impacts attendus en terme de biodiversité et d'économie locale
3. Développer des projets permettant d'identifier des indicateurs d'abondance de ces espèces dans une lagune (*e.g.* caméra acoustique dans les passes reliant la mer) afin de mieux comprendre le rôle des lagunes dans la dynamique globale du stock de l'espèce.
4. Mieux comprendre les relations espèces habitats (zone de protection, d'alimentation, influence des exploitations conchylicoles...) à l'intérieur de la lagune en associant les approches de télémétrie fine, cartographie fine de l'habitat lagunaire (hyperspectrale) et condition physiologiques des individus (niveau de stress, de contamination...): qu'apporte la lagune à l'individu ? Une lagune apporte elle la même chose aux espèces qu'une autre lagune ?
5. Étudier, par des approches conjointes d'expérimentation en milieu contrôlée et de suivi en milieu lagunaire à la fois des espèces et de l'environnement (approche de « lagune numérique ») les facteurs environnementaux ( $T^{\circ}$ ,  $S^{\circ}/\text{‰}$ ,  $O_2$ ...) influençant les grands mouvements de ces espèces (migration de reproduction, de refuge...). Quel impact du changement climatique sur la dynamique de ces populations et sur la fréquentation des lagunes ?

## 5 Références bibliographiques

- Aberson, M J R, S G Bolam, and R G Hughes. 2016. The effect of sewage pollution on the feeding behaviour and diet of Hediste (Nereis diversicolor (OF Müller, 1776)) in three estuaries in south-east England, with implications for saltmarsh erosion. *Marine Pollution Bulletin* 105. Elsevier: 150–160.
- Able, K.W. 2016. Natural history: an approach whose time has come, passed, and needs to be resurrected†. *ICES Journal of Marine Science* 73. Oxford University Press: 2150–2155. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw049>.
- Adams, A.J., J.V. Locascio, and B.D. Robbins. 2004. Microhabitat use by a post-settlement stage estuarine fish: evidence from relative abundance and predation among habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 299: 17–33. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.08.013>.
- Agostini, S., G. Pergent, and B. Marchand. 2003. Growth and primary production of *Cymodocea nodosa* in a coastal lagoon. *Aquatic Botany* 76. Elsevier: 185–193.
- Airoldi, L., and M.W. Beck. 2007. Loss, status and trends for coastal marine habitats of Europe. *Oceanography and Marine Biology* 45: 345–405.
- Albertini-Berhaut, J. 1974. Biologie des stades juveniles de Teleosteens Mugilidae *Mugil auratus* Risso 1810, *Mugil capito* Cuvier 1829 et *Mugil saliens* Risso 1810. *Aquaculture* 4: 13–27. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(74\)90015-5](https://doi.org/10.1016/0044-8486(74)90015-5).
- Albertini-Berhaut, J. 1974. Biologie des stades juveniles de Teleosteens Mugilidae *Mugil auratus* (Risso 1810), *Mugil capito* (Cuvier 1829) et *Mugil saliens* (Risso 1810). *Aquaculture* 4: 13–27. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(74\)90015-5](https://doi.org/10.1016/0044-8486(74)90015-5).
- Alfaro, Andrea C, François Thomas, Luce Sergeant, and Mark Duxbury. 2006. Identification of trophic interactions within an estuarine food web (northern New Zealand) using fatty acid biomarkers and stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 70. Elsevier: 271–286.
- Almeida, P R. 2003 Feeding ecology of *Liza ramada* (Risso, 1810)(Pisces, Mugilidae) in a south-western estuary of Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57. Elsevier: 313–323.
- Alongi, D.M. 1998. *Coastal ecosystem processes*. New York: CRC Press.
- Andolina, Cristina, Piero Franzoi, Andrew Lloyd Jackson, Antonio Mazzola, and Salvatrice Vizzini. 2020. Vegetated Habitats Trophically Support Early Development Stages of a Marine Migrant Fish in a Coastal Lagoon. *Estuaries and Coasts* 43. Springer: 424–437.
- Anne-Marie, E., G. Sundmark, and S. Thorman. 1980. The identification of *Pomatoschistus pictus*, *P. microps*, and *P. minutus* (Gobiidae, Pisces). *Sarsia* 65. Taylor & Francis: 239–242. <https://doi.org/10.1080/00364827.1980.10431485>.
- Archambault, B., E. Rivot, M. Savina, and O. Le Pape. 2018. Using a spatially structured life cycle model to assess the influence of multiple stressors on an exploited coastal-nursery-dependent population. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 201. Elsevier: 95–104.
- Arendt, J.D. 2000. Allocation of cells to proliferation vs. differentiation and its consequences for growth and development. *Journal of Experimental Zoology* 288. Wiley Online Library: 219–234.
- Arias, A.M., and P. Drake. 1990. Estados juveniles de la ictiofauna en los caños de las salinas de la bahía de Cádiz. *Acuicultura Intermareal*. Cádiz: Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

- Bachelet, G., X. De Montaudouin, I. Auby, and P.-J. Labourg. 2000. Seasonal changes in macrophyte and macrozoobenthos assemblages in three coastal lagoons under varying degrees of eutrophication. *ICES Journal of Marine Science* 57: 1495–1506.
- Balducci, C., A. Sfriso, and B. Pavoni. 2001. Macrofauna impact on *Ulva rigida* C. Ag. production and relationship with environmental variables in the lagoon of Venice. *Marine Environmental Research* 52. Elsevier: 27–49.
- Baltz, Donald M., Chet Rakocinski, and John W. Fleeger. 1993. Microhabitat use by marsh-edge fishes in a Louisiana estuary. *Environmental Biology of Fishes* 36: 109–126. <https://doi.org/10.1007/BF00002790>.
- Bardin, O., and D. Pont. 2002. Environmental factors controlling the spring immigration of two estuarine fishes *Atherina boyeri* and *Pomatoschistus* spp. into a Mediterranean lagoon. *Journal of Fish Biology* 61: 560–578. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.2060>.
- Barnes, R.S.K. 1980. *Coastal lagoons: the natural history of a neglected habitat*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Beck, M. W., K. L. Heck, K. W. Able, D. L. Childers, D. B. Eggleston, B. M. Gillanders, B. Halpern, et al. 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience* 51: 633–641. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0633:TICAMO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0633:TICAMO]2.0.CO;2).
- Behrmann-Godel J and Eckmann R (2003). A preliminary telemetry study of the migration of silver European eel (*Anguilla anguilla* L.) in the River Mosel, Germany. *Ecology of Freshwater Fish* 12, 196–202.
- Beitinger, T.L., and L.C. Fitzpatrick. 1979. Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish. *American Zoologist* 19: 319–329. <https://doi.org/10.1093/icb/19.1.319>.
- Beldade, R., R. Borges, and E.J. Gonçalves. 2006. Depth distribution of nearshore temperate fish larval assemblages near rocky substrates. *Journal of Plankton Research* 28. Oxford University Press: 1003–1013.
- Biro, P.A., J.R. Post, and D.J. Booth. 2007. Mechanisms for climate-induced mortality of fish populations in whole-lake experiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104. Proceedings of the National Academy of Sciences: 9715–9719. <https://doi.org/10.1073/pnas.0701638104>.
- Blaber, S.J.M., D.P. Cyrus, J.-J. Albaret, C.V. Ching, J.W. Day, M. Elliott, M.S. Fonseca, D.E. Hoss, J. Orensanz, and I.C. Potter. 2000. Effects of fishing on the structure and functioning of estuarine and nearshore ecosystems. *ICES Journal of marine Science* 57. Oxford University Press: 590–602.
- Blandon, Abigail, and Philine S E Zu Ermgassen. 2014. Quantitative estimate of commercial fish enhancement by seagrass habitat in southern Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 141. Elsevier: 1–8.
- Boix, D, S Gascón, J Sala, A Badosa, S Brucet, R López-Flores, M Martinoy, J Gifre, and X D Quintana. 2007. Patterns of composition and species richness of crustaceans and aquatic insects along environmental gradients in Mediterranean water bodies. In *Pond Conservation in Europe*, 53–69. Springer.
- Bodinier, C., E. Sucré, L. Lecurieux-Belfond, E. Blondeau-Bidet, and G. Charmantier. 2010. Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in the gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 157: 220–228. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.06.185>.

- Bouchereau, J.L., J C Joyeux, and J P Quignard. 1989. Structure de la population de *Pomatoschistus microps* (Kröyer, 1838) Poissons, Gobiides, lagune de Mauguio (France). *Vie et Milieu/Life & Environment*: 19–28.
- Bouchereau, J.-L., O. Guelorget, Y. Vergne, and J.-P. Perthuisot. 2000. The fish fauna in the biological organization of a lagoonal paralic system: the Prevost–Arnel lagoonal complex (Languedoc, France). *Vie Milieu* 50: 19–27.
- Bouchoucha, M., C. Aliaume, Y. Baldi, I. Lebel, Y. Abdallah, L. Thieulle, A. Sofianos, A. Courrat, and M. Lepage. 2012. *Suivi des peuplements ichtyologiques dans les eaux de transition du bassin Rhône-Méditerranée et Corse : Campagne 2010 & 2011*. IFREMER.
- Bourjea J, Derridj O, Villeneuve R (2022) Etude de la connectivité mer-étang pour les principales espèces commerciales de poissons et préconisations de gestion dans le cadre du projet connect-med. Rapport de contrat « CONNECT-LEUCATE ». 44p.
- Brehmer, P., T. Do Chi, T. Laugier, F. Galgani, F. Laloë, A. M Darnaude, A. Fiandrino, and D. Mouillot. 2011. Field investigations and multi indicators for shallow water lagoon management: perspective for societal benefit. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 21. Wiley Online Library: 728–742.
- Brehmer, P., T. Laugier, J. Kantoussan, F. Galgani, and D. Mouillot. 2013. Does coastal lagoon habitat quality affect fish growth rate and their recruitment? Insights from fishing and acoustic surveys. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 126: 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.03.011>.
- Brown, Christopher J., Andrew Broadley, Fernanda Adame, Trevor A. Branch, Mischa Turschwell, and Rod M. Connolly. 2017. The assessment of fishery status depends on the condition of fish habitats. *bioRxiv*: 1–22. <https://doi.org/10.1101/233478>.
- Brucet, Sandra, Dani Boix, Rocío López-Flores, Anna Badosa, and Xavier D Quintana. 2006. Size and species diversity of zooplankton communities in fluctuating Mediterranean salt marshes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67. Elsevier: 424–432.
- Cardona, L., B. Hereu, and X. Torras. 2008. Juvenile bottlenecks and salinity shape grey mullet assemblages in Mediterranean estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 77: 623–632. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.10.018>.
- Cardona, Luis. 2016. Food and feeding of Mugilidae. CRC Press, Boca Raton
- Cardona, L. 2001. Non-competitive coexistence between mediterranean grey mullet: Evidence from seasonal changes in food availability, niche breadth and trophic overlap. *Journal of Fish Biology* 59: 729–744. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2001.1685>.
- Cardona, Luis. 2016. Food and feeding of Mugilidae. CRC Press, Boca Raton.
- Cardona, L, and F Castello. 1994. Relative importance of plankton and benthos as food sources for *Mugil cephalus* and *Liza ramada* in Israeli semi-intensive fish ponds. *Israeli Journal of Aquaculture* 46: 197–202.
- Carlier, Antoine, Pascal Riera, Jean-Michel Amouroux, Jean-Yves Bodiou, and Antoine Grémare. 2007. Benthic trophic network in the Bay of Banyuls-sur-Mer (northwest Mediterranean, France): An assessment based on stable carbon and nitrogen isotopes analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72: 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.10.001>.
- Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J.-M., Bodiou, J.-Y., Desmalades, M., Grémare, A., 2008. Food web structure of two Mediterranean lagoons under varying degree of eutrophication. *Journal of Sea Research* 60, 287-298.



- Carlier, A, P Riera, JM Amouroux, JY Bodiou, M Desmalades, and A Grémare. 2009. Spatial heterogeneity in the food web of a heavily modified Mediterranean coastal lagoon: stable isotope evidence. *Aquatic Biology* 5: 167–179. <https://doi.org/10.3354/ab00147>.
- Carruthers, T J B, B I Van Tussenbroek, and W C Dennison. 2005. Influence of submarine springs and wastewater on nutrient dynamics of Caribbean seagrass meadows. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64. Elsevier: 191–199.
- Casamitjana, X., A. Menció, X.D. Quintana, D. Soler, J. Compte, M. Martinoy, and J. Pascual. 2019. Modeling the salinity fluctuations in salt marsh lagoons. *Journal of Hydrology* 575: 1178–1187. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2019.06.018>.
- Castel, Jacques, Pierre Caumette, and Rodney Herbert. 1996. Eutrophication gradients in coastal lagoons as exemplified by the Bassin d’Arcachon and the Étang du Prévost. *Hydrobiologia* 329. <https://doi.org/10.1007/BF00034542>.
- Caut, Stéphane, Elena Angulo, and Franck Courchamp. 2009. Variation in discrimination factors ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology* 46. Wiley Online Library: 443–453.
- Cavraro, F., M. Zucchetta, S. Malavasi, and P. Franzoi. 2017. Small creeks in a big lagoon: The importance of marginal habitats for fish populations. *Ecological Engineering* 99. Cold Spring Harbor Laboratory: 228–237. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.11.045>.
- Cejas, Juana Rosa, Eduardo Almansa, Salvador Jérez, Ana Bolaños, Manuel Samper, and Antonio Lorenzo. 2004. Lipid and fatty acid composition of muscle and liver from wild and captive mature female broodstocks of white seabream, *Diplodus sargus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 138. Elsevier: 91–102.
- Cheminée, A., E. Sala, J. Pastor, P. Bodilis, P. Thiriet, L. Mangialajo, J.M. Cottalorda, and P. Francour. 2013. Nursery value of *Cystoseira* forests for Mediterranean rocky reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 442: 70–79. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.02.003>.
- Cicala, D., E. Calizza, G. Careddu, F. Fiorentino, S. Sporta Caputi, L. Rossi, and M.L. Costantini. 2019. Spatial variation in the feeding strategies of Mediterranean fish: Flatfish and mullet in the Gulf of Gaeta (Italy). *Aquatic Ecology* 53. Springer: 529–541.
- Cimiterra, N., L. Massinelli, L. Dijoux, J. Oheix, and V. Derolez. 2020. *Diagnostic du compartiment macrophyte dans 17 masses d’eau de transition lagunaires en 2016, 2017 et 2018*. IFREMER.
- Cognetti, G., and F. Maltagliati. 2000. Biodiversity and Adaptive Mechanisms in Brackish Water Fauna. *Marine Pollution Bulletin* 40. Elsevier: 7–14. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(99\)00173-3](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(99)00173-3).
- Coll, M., C. Piroddi, J. Steenbeek, K. Kaschner, F. Ben Rais Lasram, J. Aguzzi, E. Ballesteros, et al. 2010. The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. Edited by Steven J. Bograd. *PLoS ONE* 5. Public Library of Science San Francisco, USA: e11842. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011842>.
- Colombano, D.D., A.D. Manfree, TA O’Rear, J.R. Durand, and P.B. Moyle. 2020. Estuarine-terrestrial habitat gradients enhance nursery function for resident and transient fishes in the San Francisco Estuary. *Marine Ecology Progress Series* 637: 141–157. <https://doi.org/10.3354/meps13238>.
- Como, S., van der V.G., and P. Magni. 2018. Temporal variation in the trophic levels of secondary consumers in a Mediterranean coastal lagoon (Cabras lagoon, Italy). *Estuaries and coasts* 41. Springer: 218–232.
- Cooke S J, Hinch S G, Farrell A P, Patterson D A, Miller-Saunders K, Welch D W, Donaldson M R, Hanson K C, Crossin G T, Mathes M T, et al. (2008). Developing a mechanistic understanding of fish

- migrations by linking telemetry with physiology, behavior, genomics and experimental biology: an interdisciplinary case study on adult fraser river sockeye salmon. *Fisheries* 33, 321–339.
- Costello, C., D. Ovando, R. Hilborn, S.D. Gaines, O. Deschenes, and S.E. Lester. 2012. Status and Solutions for the World's Unassessed Fisheries. *Science* 338. American Association for the Advancement of Science: 517–520. <https://doi.org/10.1126/science.1223389>.
- Crean, S. R., J. T. A. Dick, D. W. Evans, R. S. Rosell, and R. W. Elwood. 2005. Survival of juvenile European eels (*Anguilla anguilla*), transferred among salinities, and developmental shifts in their salinity preference. *Journal of Zoology* 266: 11–14. <https://doi.org/10.1017/S0952836905006539>.
- Cresson, Pierre, Sandrine Ruitton, Mélanie Ourgaud, and Mireille Harmelin-Vivien. 2014. Contrasting perception of fish trophic level from stomach content and stable isotope analyses: a Mediterranean artificial reef experience. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 452. Elsevier: 54–62.
- Cyrus, D. P., and T. J. Martin. 1991. The importance of estuaries in life histories of flatfish species on the Southern Coast of Africa. *Netherlands Journal of Sea Research* 27: 255–260. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(91\)90028-Y](https://doi.org/10.1016/0077-7579(91)90028-Y).
- Dahlgren, C.P., and D.B. Eggleston. 2000. Ecological processes underlying ontogenetic habitat shifts in a coral reef fish. *Ecology* 81: 2227–2240. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2227:EPUOHS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2227:EPUOHS]2.0.CO;2).
- Dahlgren, C.P., G. T. Kellison, A.J. Adams, B.M. Gillanders, M.S. Kendall, C.A. Layman, J.A. Ley, I. Nagelkerken, and J.E. Serafy. 2006. Marine nurseries and effective juvenile habitats: concepts and applications. *Marine Ecology Progress Series* 312: 291–295.
- Dalsgaard, J., M.S. John, G. Kattner, D. Müller-Navarra, and W. Hagen. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. Elsevier.
- Darnaude, A M, M L Harmelin-Vivien, and C Salen-Picard. 2001. Food partitioning among flatfish (Pisces: Pleuronectiforms) juveniles in a Mediterranean coastal shallow sandy area. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81. Cambridge University Press: 119–127.
- Darnaude, A.M, C. Salen-Picard, N.V.C. Polunin, and M.L. Harmelin-Vivien. 2004. Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oecologia* 138. Springer: 325–332.
- Deegan, Linda A, and Robert H Garritt. 1997. Evidence for spatial variability in estuarine food webs. *Marine Ecology Progress Series* 147: 31–47.
- DeNiro, Michael J, and Samuel Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta* 42. Elsevier: 495–506.
- Derolez, V., B. Bec, D. Munaron, A. Fiandrino, R. Pete, M. Simier, P. Souchu, T. Laugier, C. Aliaume, and N. Malet. 2019. Recovery trajectories following the reduction of urban nutrient inputs along the eutrophication gradient in French Mediterranean lagoons. *Ocean & Coastal Management* 171: 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.01.012>.
- Derolez Valerie, Bec Béatrice, [Cimiterra Nicolas](#), [Foucault Elodie](#), [Messiaen Gregory](#), [Fiandrino Annie](#), [Malet Nathalie](#), [Munaron Dominique](#), [Serais Ophelie](#), [Connès Coralie](#), [Gautier Emeric](#), Hately Elise, Giraud Anaïs (2021). OBSLAG 2020 - volet eutrophisation Lagunes méditerranéennes (période 2015-2020). Etat DCE de la colonne d'eau et du phytoplancton, tendance et variabilité des indicateurs . RST/LER/LR/21.16 . <https://archimer.ifremer.fr/doc/00696/80768/>
- Derolez, V., V. Ouisse, A. Fiandrino, D. Munaron, C. Bissery, and M. Kloareg. 2013. *Analyse statistique des données du RSL - Etude des trajectoires écologiques des lagunes entre 2001 et 2012*. IFREMER.

- Deudero, S., J. K. Pinnegar, N. V. C. Polunin, G. Morey, and B. Morales-Nin. 2004. Spatial variation and ontogenic shifts in the isotopic composition of Mediterranean littoral fishes. *Marine Biology* 145: 971–981. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1374-y>.
- Diehl, S., and R. Kornijów. 1998. The influence of submerged macrophytes on trophic interactions among fish and macroinvertebrates. In *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*, ed. Ecological Studies (Analysis and Synthesis), 24–46. New York: Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0695-8\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0695-8_2).
- Dijkstra, Peter D, Sean M Maguire, Rayna M Harris, Agosto A Rodriguez, Ross S DeAngelis, Stephanie A Flores, and Hans A Hofmann. 2017. The melanocortin system regulates body pigmentation and social behaviour in a colour polymorphic cichlid fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284. The Royal Society: 20162838.
- Doherty, P.J., V. Dufour, R. Galzin, M.A. Hixon, M.G. Meekan, and S. Planes. 2004. High mortality during settlement is a population bottleneck for a tropical surgeonfish. *Ecology* 85. Wiley Online Library: 2422–2428.
- Doyle T K, Haberin D, Clohessy J, Bennison A and Jessopp M (2017). Localised residence and inter-annual fidelity to coastal foraging areas may place sea bass at risk to local depletion. *Sci Rep* 7, 45841.
- Drake, P. and A.M. Arias. – 1984. Biología de los Mugílidos (Osteichthyes, Mugilidae) en los esteros de las Salinas de San Fernando (Cádiz). II Crecimiento relativo. *Invest. Pesq.*, 48: 157-173.
- Drake, P., and A.M. Arias. 1991. Ichthyoplankton of a shallow coastal inlet in south-west Spain: Factors contributing to colonization and retention. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 32: 347–364. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(91\)90048-G](https://doi.org/10.1016/0272-7714(91)90048-G).
- Duarte, C.M., and J. Cebrián. 1996. The fate of marine autotrophic production. *Limnology and oceanography* 41. Wiley Online Library: 1758–1766.
- Dufour, V., M. Cantou, and F. Lecomte. 2009. Identification of sea bass ( *Dicentrarchus labrax* ) nursery areas in the north-western Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89: 1367–1374. <https://doi.org/10.1017/S0025315409000368>.
- Durreau Alice, Soissons Laura, Ouisse Vincent (2021) Effet des épisodes extrêmes en milieu méditerranéen stressé. Phase 1 : étude bibliographique et mise en place d’outils tests in situ. 65p + Annexes
- Edgar, Graham J, and Craig Shaw. 1995. The production and trophic ecology of shallow-water fish assemblages in southern Australia III. General relationships between sediments, seagrasses, invertebrates and fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 194. Elsevier: 107–131.
- Eggold, Bradley T, and Philip J Motta. 1992. Ontogenetic dietary shifts and morphological correlates in striped mullet, *Mugil cephalus*. *Environmental Biology of Fishes* 34. Springer: 139–158.
- Elliott, M., and K. Hemingway. 2002. *Fishes in estuaries*. Oxford: Blackwell Science.
- English K K, Koski W R, Sliwinski C, Blakley A, Cass A and Woodey J C (2005). Migration timing and river survival of late-run fraser river sockeye salmon estimated using radiotelemetry techniques. *Transactions of the American Fisheries Society* 134, 1342–1365.
- Escalas, A., F. Ferraton, C. Paillon, G. Vidy, F. Carcaillet, C. Salen-Picard, F. Le Loc’h, P. Richard, and A.M. Darnaude. 2015. Spatial variations in dietary organic matter sources modulate the size and condition of fish juveniles in temperate lagoon nursery sites. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 152: 78–90. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.11.021>.

- Espinoza M, Farrugia T J, Webber D M, Smith F and Lowe C G (2011). Testing a new acoustic telemetry technique to quantify long-term, fine-scale movements of aquatic animals. *Fisheries Research* 108, 364–371
- European Commission DG Environment. 2013. *Interpretation manual of European Union Habitats-EUR 28*. Brussels.
- FAO, 1995. Code of Conduct for Responsible Fisheries Rome, FAO.
- Félix-Hackradt, F.C., C.W. Hackradt, J. Treviño-Otón, A. Pérez-Ruzafa, and J.A. García-Charton. 2014. Habitat use and ontogenetic shifts of fish life stages at rocky reefs in South-western Mediterranean Sea. *Journal of Sea Research* 88: 67–77. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.12.018>.
- Ferreira, D.E.L., A.C. Peret, and R. Coutinho. 1998. Seasonal grazing rates and food processing by tropical herbivorous fishes. *Journal of Fish Biology* 53. Wiley Online Library: 222–235.
- Fiandrino, A., A. Giraud, S. Robin, and C. Pinatel. 2012. Validation d'une méthode d'estimation des volumes d'eau échangés entre la mer et les lagunes et définition d'indicateurs hydrodynamiques associés.
- Fiandrino A., Ouisse, V., Dumas, F., Lagarde, F., Pete, R., Malet, N., Le Noc, S., de Wit, R., 2017. Spatial patterns in coastal lagoons related to the hydrodynamics of seawater intrusion. *Marine Pollution Bulletin* 119, 132–144.
- Figueiredo, M., T. Morato, J.P. Barreiros, P. Afonso, and R.S. Santos. 2005. Feeding ecology of the white seabream, *Diplodus sargus*, and the ballan wrasse, *Labrus bergylta*, in the Azores. *Fisheries Research* 75. Elsevier: 107–119.
- Folch, Jordi, Mark Lees, and Gerald H Sloane Stanley. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J Biol Chem* 226: 497–509.
- Franco, A., P. Franzoi, S. Malavasi, F. Riccato, and P. Torricelli. 2006a. Fish assemblages in different shallow water habitats of the Venice Lagoon. *Hydrobiologia* 555: 159–174. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1113-5>.
- Franco, A., P. Franzoi, S. Malavasi, F. Riccato, P. Torricelli, and D. Mainardi. 2006b. Use of shallow water habitats by fish assemblages in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66. Elsevier: 67–83. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.07.020>.
- Franco, A., P. Franzoi, S. Malavasi, M. Zucchetta, and P. Torricelli. 2012. Population and habitat status of two endemic sand gobies in lagoon marshes – Implications for conservation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 114: 31–40. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.08.021>.
- Franco, Anita, Michael Elliott, Piero Franzoi, and Patrizia Torricelli. 2008. Life strategies of fishes in European estuaries: the functional guild approach. *Marine Ecology Progress Series* 354: 219–228.
- Fry, F.E.J. 1947. Effects of the environment on animal activity. *Publ. Out. Fish. Res. Lab.* 55. University of Toronto Press: 1–62.
- Fuiman, L.A., and R.G. Werner. 2009. *Fishery science: the unique contributions of early life stages*. John Wiley & Sons.
- Ghasemzadeh, Javad, D Crosetti, and S J Blaber. 2015. Musculoskeletal anatomy of the flathead grey mullet *Mugil cephalus*. Biology, ecology and culture of grey mullets (Mugilidae). CRC Press Boca Raton: 128–164.
- Gibson, R.N. 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research* 32. Elsevier: 191–206.

- Gisbert, E, L Cardona, and F Castelló. 1996. Resource partitioning among planktivorous fish larvae and fry in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 43. Elsevier: 723–735.
- Giusti, Elisabetta, and Stefano Marsili-Libelli. 2005. Modelling the interactions between nutrients and the submersed vegetation in the Orbetello Lagoon. *Ecological Modelling* 184. Elsevier: 141–161.
- Gordo, L., and H. Cabral. 2001. The fish assemblage structure of a hydrologically altered coastal lagoon: The Óbidos lagoon (Portugal). *Hydrobiologia* 459: 125–133. <https://doi.org/10.1023/A:1012510608231>.
- Grati, F., G. Scarcella, P. Polidori, F. Domenichetti, L. Bolognini, R. Gramolini, C. Vasapollo, et al. 2013. Multi-annual investigation of the spatial distributions of juvenile and adult sole (*Solea solea* L.) in the Adriatic Sea (northern Mediterranean). *Journal of Sea Research* 84: 122–132. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.05.001>.
- Gravina, M F, G D Ardizzone, F Scaletta, and C Chimenz. 1989. Descriptive analysis and classification of benthic communities in some Mediterranean coastal lagoons (central Italy). *Marine Ecology* 10. Wiley Online Library: 141–166.
- Guelorget, O, and J Perthuisot. 1992. Paralic Ecosystems Biological organization and functioning. *Vie et Milieu/Life & Environment*: 215–251.
- Guerreiro, Inês, Rui Magalhães, Filipe Coutinho, Ana Couto, Sara Sousa, Cristina Delerue-Matos, Valentina F Domingues, Aires Oliva-Teles, and Helena Peres. 2019. Evaluation of the seaweeds *Chondrus crispus* and *Ulva lactuca* as functional ingredients in gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Journal of Applied Phycology* 31. Springer: 2115–2124.
- Guillaumont B., Bajjouk T., Rollet C., Hily C., Gentil F. (2009). Typologie d’habitats marins benthiques : analyse de l’existant et propositions pour la cartographie (Habitats côtiers de la région Bretagne) - Note de synthèse, Projet REBENT-Bretagne et Natura Bretagne. RST/IFREMER/DYNECO/AG/08-06/REBENT. 22p.
- Halpin, P.M. 2000. Habitat use by an intertidal salt-marsh fish: trade-offs between predation and growth. *Marine Ecology Progress Series* 198: 203–214.
- Hayden T A, Holbrook C M, Fielder D G, Vandergoot C S, Bergstedt R A, Dettmers J M, Krueger C C and Cooke S J (2014). Acoustic telemetry reveals large-scale migration patterns of walleye in lake huron. *PLOS ONE* 9, e114833.
- Heck Jr., K.L., G Hays, and R J Orth. 2003. Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series* 253: 123–136.
- Heupel M R and Webber D M (2012). Trends in acoustic tracking: Where are the fish going and how will we follow them? *American Fisheries Society Symposium*.
- Heupel M R, Semmens J M, Hobday A J, Heupel M R, Semmens J M and Hobday A J (2006). Automated acoustic tracking of aquatic animals: scales, design and deployment of listening station arrays. *Mar. Freshwater Res.* 57, 1–13.
- Holmlund, C.M., and M. Hammer. 1999. Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological economics* 29. Elsevier: 253–268.
- Houde, E.D., and R. Hoyt. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Trans. Am. Fish. Soc.*
- Houde, E D. 2002. Mortality. *Fishery science: the unique contributions of early life stages*. Blackwell.
- Ifremer. 2014. *Réseau de Suivi Lagunaire du Languedoc-Roussillon : Bilan des résultats 2013*. IFREMER.

- Iotti M, Mignucci A, Bourjea J, Darnaude A and Ouisse V (2019) Rôle des lagunes littorales dans le cycle biologique des poissons méditerranéens : comprendre pour mieux préserver (projet NURSE). Rapport intermédiaire projet Nurse – août 2019, 41p.
- Isnard, E., J. Tournois, D.J. McKenzie, F. Ferraton, N. Bodin, C. Aliaume, and A.M. Darnaude. 2015. Getting a good start in life? A comparative analysis of the quality of lagoons as juvenile habitats for the gilthead seabream *sparus aurata* in the Gulf of Lions. *Estuaries and Coasts* 38: 1937–1950. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9939-6>.
- Jaafour, S., A. Yahyaoui, A. Sadak, M. Bacha, and R. Amara. 2015. Fish assemblages of a shallow Mediterranean lagoon (Nador, Morocco): An analysis based on species and functional guilds. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 45: 115–124. <https://doi.org/10.3750/AIP2015.45.2.01>.
- Jackson, J.B.C., M.X. Kirby, W.H. Berger, K.A. Bjorndal, L.W. Botsford, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R. Cooke, J. Erlandson, and J.A. Estes. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *science* 293. American Association for the Advancement of Science: 629–637.
- Jobling, M. 1997. Temperature and growth: modulation of growth rate via temperature change. In *Global Warming*, ed. C. M. Wood and D. G. McDonald, 225–254. Society for Experimental Biology Seminar Series. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511983375.010>.
- Jónasdóttir, Sigrún Huld. 2019. Fatty acid profiles and production in marine phytoplankton. *Marine drugs* 17. MDPI: 151.
- Jonsson, B., and N. Jonsson. 2014. Early environment influences later performance in fishes. *Journal of Fish Biology* 85. Wiley Online Library: 151–188.
- Kainz, M., Arts, M. T., & Mazumder, A. (2004). Essential fatty acids in the planktonic food web and their ecological role for higher trophic levels. *Limnology and Oceanography*, 49(5), 1784-1793.
- Kamler, E. 2012. *Early life history of fish: an energetics approach*. Vol. 4. Springer Science & Business Media.
- Kara, M.H., and J.-P. Quignard. 2018a. *Les poissons des lagunes et des estuaires de Méditerranée 3A: Les poissons migrants*. Great Britain: ISTE Group.
- Kara, M.H., and J.-P. Quignard. 2018b. *Les poissons des lagunes et des estuaires de Méditerranée 3B: Les poissons migrants*. Great Britain: ISTE Group.
- Kara, M.H., and J.-P. Quignard. 2018c. *Les poissons des lagunes et des estuaires de Méditerranée 2: Les poissons sédentaires*. Great Britain: ISTE Group.
- Kara, M.H., and J.-P. Quignard. 2018d. *Les poissons des lagunes et des estuaires de Méditerranée 1: Diversité, bio-écologie et exploitation*. Great Britain: ISTE Group.
- Katselis, G., C. Koutsikopoulos, E. Dimitriou, and Y. Rogdakis. 2003. Spatial and temporal trends in the composition of the fish barriers fisheries production of the Messolonghi-Etoliko lagoon (western Greek coast). *Scientia Marina* 67: 501–511.
- Kennish, M.J., M.J. Brush, and K.A. Moore. 2014. Drivers of change in shallow coastal photic systems: an introduction to a special issue. *Estuaries and Coasts* 37: 3–19. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9779-4>.
- Kennish, M.J., and H.W. Paerl. 2010. *Coastal lagoons: critical habitats of environmental change*. Boca Raton: CRC Press.
- King, R.P. (1988). Observation on *Liza falcipinnis* (valencienne 1836) in Bonny River Nigeria, *Rev. Hydrobiology of Tropic*, 21:63-70

- Kjerfve, B., C.A.F. Schettini, B. Knoppers, G. Lessa, and H.O. Ferreira. 1996. Hydrology and salt balance in a large, hypersaline coastal lagoon: Lagoa de Araruama, Brazil. *Estuarine, coastal and shelf science* 42. Elsevier: 701–725.
- Kleppel, G S. 1993. On the diets of calanoid copepods. *Marine Ecology-Progress Series* 99. INTER RESEARCH: 183.
- Knoppers, Bastiaan. 1994. Aquatic primary production in coastal lagoons. In *Elsevier oceanography series*, 60:243–286. Elsevier.
- Koussoroplis, A.-M. 2010. Sources de carbone et d'acides gras essentiels pour les juvéniles de *Liza saliens* (Pisces, Mugilidae) dans le réseau trophique d'une lagune côtière méditerranéenne : approches in situ par biomarqueurs lipidiques et isotopiques. Thesis. Université Blaise Pascal-Clermont-Ferrand II.
- Koussoroplis, Apostolos-Manuel, Alexandre Bec, Marie-Elodie Perga, Emmanuil Koutrakis, Gilles Bourdier, and Christian Desvillettes. 2011. Fatty acid transfer in the food web of a coastal Mediterranean lagoon: Evidence for high arachidonic acid retention in fish. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 91. Elsevier: 450–461.
- Koutsikopoulos, C., Y. Desaunay, D. Dorel, and J. Marchand. 1989. The role of coastal areas in the life history of sole (*Solea solea* L.) in the Bay of Biscay. *Scientia Marina (Barcelona)*.
- Kozłowski, J., and A.T. Teriokhin. 1999. Allocation of energy between growth and reproduction: the Pontryagin Maximum Principle solution for the case of age- and season-dependent mortality. *Evolutionary Ecology Research* 1. Evolutionary Ecology, Ltd.: 423–441.
- Lauret Michel, Oheix Jocelyne, Derolez Valerie, Laugier Thierry (2011). Guide de reconnaissance et de suivi des macrophytes des lagunes du Languedoc-Roussillon. Réseau de Suivi Lagunaire (Ifremer, Cépralmar, Agence de l'Eau RM&C, Région Languedoc-Roussillon). <https://archimer.ifremer.fr/doc/00043/15416/>
- Lea, J. S. E., Humphries, N. E., von Brandis, R. G., Clarke, C. R. and Sims, D. W. (2016). Acoustic telemetry and network analysis reveal the space use of multiple reef predators and enhance marine protected area design. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283, 20160717.
- Lebreton, B., P. Richard, E.P. Parlier, G. Guillou, and G.F. Blanchard. 2011. Trophic ecology of mullets during their spring migration in a European saltmarsh: A stable isotope study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 91: 502–510. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.12.001>.
- Lecointre G. et Le Guyader h., 2001. Classification phylogénétique du vivant, 3ème édition, édition Belin, 560 p.
- Le Fur Ines (2018). Rôle des macrophytes dans la restauration des milieux lagunaires : successions écologiques. Université de Montpellier. 210p.
- Le Fur Ines, de Wit Rutger, Plus Martin, Oheix Jocelyne, Simier Monique, Ouisse Vincent (2018). Submerged benthic macrophytes in Mediterranean lagoons: distribution patterns in relation to water chemistry and depth. *Hydrobiologia*, 808(1), 175-200. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3421-y>
- Le Fur Ines, de Wit Rutger, Plus Martin, Oheix Jocelyne, Derolez Valerie, Simier Monique, Malet Nathalie, Ouisse Vincent (2019). Re-oligotrophication trajectories of macrophyte assemblages in Mediterranean coastal lagoons based on 17-year time-series. *Marine Ecology Progress Series*, 608, 13-32. Publisher's official version : <https://doi.org/10.3354/meps12814>, Open Access version : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00474/58555/>
- Lenas, Dimitrios S, Dimitrios J Triantafillou, Soumela Chatziantoniou, and Cosmas Nathanailides. 2011. Fatty acid profile of wild and farmed gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Journal für Verbraucherschutz und Lebensmittelsicherheit* 6. Springer: 435–440.

- Lenfant, Philippe, Anaïs Gudefin, Sébastien Fonbonne, Gilles Lecaillon, James Aronson, Eric Blin, Sven Lourie, et al. 2015. Restauration écologique des nurseries des petits fonds côtiers de Méditerranée - orientations et principes.
- Levin, L.A., D.F. Boesch, A. Covich, C. Dahm, C. Erséus, K.C. Ewel, R.T. Kneib, et al. 2001. The Function of Marine Critical Transition Zones and the Importance of Sediment Biodiversity. *Ecosystems* 4: 430–451. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0021-4>.
- Levin, P.S., and G.W. Stunz. 2005. Habitat triage for exploited fishes: Can we identify essential “Essential Fish Habitat?” *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64: 70–78. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.007>.
- Litvin, Steven Y., Michael P. Weinstein, Marcus Sheaves, and Ivan Nagelkerken. 2018. What Makes Nearshore Habitats Nurseries for Nekton? An Emerging View of the Nursery Role Hypothesis. *Estuaries and Coasts* 41. *Estuaries and Coasts*: 1539–1550. <https://doi.org/10.1007/s12237-018-0383-x>.
- Lleonart, J. 2005. B5. MEDITERRANEAN AND BLACK SEA. *Review of the state of world marine fishery resources*: 49.
- Locatello, L., M. Santon, C. Mazzoldi, and M.B. Rasotto. 2017. The marbled goby, *Pomatoschistus marmoratus*, as a promising species for experimental evolution studies. *Organisms Diversity & Evolution* 17. Springer: 709–716. <https://doi.org/10.1007/s13127-017-0339-1>.
- Lotze, H.K., H.S. Lenihan, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R.G. Cooke, M.C. Kay, S.M. Kidwell, M.X. Kirby, C.H. Peterson, and J.B.C. Jackson. 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* 312. American Association for the Advancement of Science: 1806–1809.
- Lummaa, V., and T. Clutton-Brock. 2002. Early development, survival and reproduction in humans. *Trends in Ecology & Evolution* 17. Elsevier: 141–147. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02414-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02414-4).
- Luther, G. 1962. The food habits of *Liza macrolepis* (Smith) and *Mugil cephalus* Linnaeus (Mugilidae). *Indian Journal of Fisheries* 9. CMFRI/ICAR: 604–626.
- Maci, S., and A. Basset. 2010. Spatio-temporal patterns of abundance, size structure and body condition of *Atherina boyeri* (Pisces: Atherinidae) in a small non-tidal Mediterranean lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87: 125–134. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.01.002>.
- Madeira, D., L. Narciso, H.N. Cabral, and C. Vinagre. 2012. Thermal tolerance and potential impacts of climate change on coastal and estuarine organisms. *Journal of Sea Research* 70: 32–41. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.03.002>.
- Magni, P., S. Rajagopal, G. van der Velde, G. Fenzi, J. Kassenberg, S. Vizzini, A. Mazzola, and G. Giordani. 2008. Sediment features, macrozoobenthic assemblages and trophic relationships ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  analysis) following a dystrophic event with anoxia and sulphide development in the Santa Giusta lagoon (western Sardinia, Italy). *Marine Pollution Bulletin* 57: 125–136. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2007.10.015>.
- Malavasi, S., A. Franco, F. Riccato, C. Valerio, P. Torricelli, and P. Franzoi. 2007. Habitat selection and spatial segregation in three pipefish species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 75: 143–150. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.02.022>.
- Mancinelli, G., and L. Rossi. 2001. Indirect, size-dependent effects of crustacean mesograzers on the Rhodophyta *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss: evidence from a short-term study in the Lesina Lagoon (Italy). *Marine Biology* 138. Springer: 1163–1173. <https://doi.org/10.1007/s002270100545>.



- Mancinelli, G., L. Sabetta, and A. Basset. 2007. Colonization of ephemeral detrital patches by vagile macroinvertebrates in a brackish lake: a body size-related process? *Oecologia* 151. Springer: 292–302. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0586-x>.
- Mann, B Q, and C D Buxton. 1992. Diets of *Diplodus sargus capensis* and *D. cervinus hottentotus* (Pisces: Sparidae) on the Tsitsikamma coast, South Africa. *Koedoe* 35: 27–36.
- Mariani, S, A Maccaroni, F Massa, M Rampacci, and L Tancioni. 2002. Lack of consistency between the trophic interrelationships of five sparid species in two adjacent central Mediterranean coastal lagoons. *Journal of fish biology* 61. Wiley Online Library: 138–147.
- Marshall, S., and M. Elliott. 1998. Environmental influences on the fish assemblage of the Humber estuary, U.K. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46: 175–184. <https://doi.org/10.1006/ecss.1997.0268>.
- Mascart, T., M. De Troch, F. Remy, L.N. Michel, and G. Lepoint. 2018. Seasonal dependence on seagrass detritus and trophic niche partitioning in four copepod eco-morphotypes. *Food Webs* 16: e00086. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018.e00086>.
- Mazzoldi, C., and M. B. Rasotto. 2001. Extended breeding season in the marbled goby, *Pomatoschistus marmoratus* (Teleostei: Gobiidae), in the Venetian Lagoon. *Environmental biology of fishes* 61. Springer: 175–183.
- McClelland, James W, and Ivan Valiela. 1998. Linking nitrogen in estuarine producers to land derived sources. *Limnology and Oceanography* 43. Wiley Online Library: 577–585.
- McCoy, E.D., and S.S. Bell. 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. In *Habitat structure*, 3–27. Springer.
- McDevitt-Irwin, J.M., J.C. Iacarella, and J.K. Baum. 2016. Reassessing the nursery role of seagrass habitats from temperate to tropical regions: a meta-analysis. *Marine Ecology Progress Series* 557: 133–143. <https://doi.org/10.3354/meps11848>.
- McMichael G A, Eppard M B, Carlson T J, Carter J A, Ebberts B D, Brown R S, Weiland M, Ploskey G R, Harnish R A and Deng Z D (2010). The juvenile salmon acoustic telemetry system: a new tool. *Fisheries* 35, 9–22.
- Meekan, M.G., L. Vigliola, A. Hansen, P.J. Doherty, A. Halford, and J.H. Carleton. 2006. Bigger is better: size-selective mortality throughout the life history of a fast-growing clupeid, *Spratelloides gracilis*. *Marine Ecology Progress Series* 317: 237–244.
- Meinesz C., Derolez V., Bouchoucha M. 2013. Base de données "pressions sur les lagunes méditerranéennes" - Analyse des liens état - pression. RST.ODE/LER-PAC/13-11.
- Menéndez, M., & F. A. Comín, 2000. Spring and Summer Proliferation of Floating Macroalgae in a Mediterranean Coastal Lagoon (Tancada Lagoon, Ebro Delta, NE Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51: 215–226.
- Menesguen, Alain. 2018. Les marées vertes: 40 clés pour comprendre. éditions Quae.
- Menu, M., S. Vaz, T. Bajjouk, V. Derolez, A. Fiandrino, A. Giraud, P. Grillas, and V. Ouisse. 2019. Rapport final du projet CHAMILA (Cartographie des habitats en milieu lagunaire méditerranéen). IFREMER.
- Mercier L, Mouillot D, Bruguier O, Vigliola L and Darnaude A M (2012). Multi-element otolith fingerprints unravel sea-lagoon lifetime migrations of gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Marine Ecology Progress Series* 444, 175–194.
- Mignucci A, Bourjea J, Forget F, Allal H, Dutto G, Gasset E and McKenzie D (2021) Cardiac and behavioural responses to hypoxia and warming in free-swimming gilthead seabream *Sparus aurata*. *Journal of Experimental Biology*, 224, 242397.

- Miller, T. J., L. B. Crowder, J. A. Rice, and E. A. Marschall. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1657–1670. <https://doi.org/10.1139/f88-197>.
- Mistri, M., E.A. Fano, G. Rossi, K. Caselli, and R. Rossi. 2000. Variability in macrobenthos communities in the Valli di Comacchio, northern Italy, a hypereutrophized lagoonal ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51: 599–611. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0697>.
- Morand, P., and X. Briand. 1996. Excessive growth of macroalgae: a symptom of environmental disturbance. Walter de Gruyter, Berlin/New York Berlin, New York.
- Mudge, S M, J A East, M J Bebianno, and L A Barreira. 1998. Fatty acids in the Ria Formosa lagoon, Portugal. *Organic Geochemistry* 29. Elsevier: 963–977.
- Munsch, S. H., J. R. Cordell, and J. D. Toft. 2016. Fine-scale habitat use and behavior of a nearshore fish community: Nursery functions, predation avoidance, and spatiotemporal habitat partitioning. *Marine Ecology Progress Series* 557: 1–15. <https://doi.org/10.3354/meps11862>.
- Mustafa, Md G, T Umino, and H Nakagawa. 1994. The effect of Spirulina feeding on muscle protein deposition in red sea bream, *Pagrus major*. *Journal of applied ichthyology* 10. Wiley Online Library: 141–145.
- Mustafa, Ghulam, Shigeru Wakamatsu, Taka-aki Takeda, Tetsuya Umino, and Heisuke Nakagawa. 1995. Effects of algae meal as feed additive on growth, feed efficiency, and body composition in red sea bream. *Fisheries Science* 61. The Japanese Society of Fisheries Science: 25–28.
- Mustafa, Muhammad Ghulam, Tetsuya Umino, and Heisuke Nakagawa. 1997. Limited synergistic effect of dietary Spirulina on vitamin C nutrition of red sea bream *Pagrus major*. *Journal of Marine Biotechnology* 5. Springer-Verlag New York: 129–132.
- Mustafa, M. G. and H. Nakagawa. 1995. A review: dietary benefits of algae as an additive in fish feed. *The Israeli Journal of Aquaculture* 47: 155-162.
- Nagelkerken, I., M. Dorenbosch, W.C.E.P. Verberk, E. C. De La Morinière, and G. van Der Velde. 2000. Importance of shallow-water biotopes of a Caribbean bay for juvenile coral reef fishes: patterns in biotope association, community structure and spatial distribution. *Marine Ecology Progress Series* 202: 175–192.
- Nagelkerken, I., M. Sheaves, Ronald. Baker, and R.M. Connolly. 2015. The seascape nursery: a novel spatial approach to identify and manage nurseries for coastal marine fauna. *Fish and Fisheries* 16: 362–371. <https://doi.org/10.1111/faf.12057>.
- Nakagawa, H. 1997. Effect of dietary algae on improvement of lipid metabolism in fish. *Biomedicine & pharmacotherapy* 51. Elsevier: 345–348.
- Nakagawa H, Montgomery WL (2007) Algae. In: Gatlin DM III, Nakagawa H, Sato M (eds) *Dietary supplements for the health and quality of cultured fish*. Cabi International, Cambridge : 133–167
- Nameche, T., and J. L. Vassel. 1999. Bilan thermique sous climat tempéré des lagunes aérées et naturelles. *Revue des sciences de l'eau* 12. Université du Québec-INRS-Eau, Terre et Environnement (INRS-ETE): 65–91. <https://doi.org/10.7202/705344ar>.
- Nichols, M., and G. Allen. "Sedimentary processes in coastal lagoons." UNESCO Technical Papers in Marine Science (UNESCO) (1981).
- Nixon, Scott W., and Betty A. Buckley. 2002. A strikingly rich zone"-nutrient enrichment and secondary production in coastal marine ecosystems. *Estuaries* 25: 782–796. <https://doi.org/10.1007/BF02804905>.

- Nixon, S. W., 1995. Coastal marine eutrophication: A definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41: 199–219.
- Nohrén, E., and E. Odelgård. 2010. Response of epibenthic faunal assemblages to varying vegetation structures and habitat patch size. *Aquatic Biology* 9: 139–148. <https://doi.org/10.3354/ab00247>.
- Nunn, A.D, L.H. Tewson, and I.G. Cowx. 2012. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22: 377–408.
- Oczkowski, A., and S. Nixon. 2008. Increasing nutrient concentrations and the rise and fall of a coastal fishery; a review of data from the Nile Delta, Egypt. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 77. Elsevier: 309–319. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.11.028>.
- Obrador and Pretus, 2010 Obrador, B., and J.L. Pretus. 2010. Spatiotemporal dynamics of submerged macrophytes in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87. Elsevier: 145–155.
- Odum W. E. (1970). Utilisation of the direct grazing plant and detritus food chains by the striped mullet, *Mugil cephalus*. In: *Marine food chains*. (J.H. Steele, ed.), pp. 220–240. London: Oliver and Boyd
- Oliveira, M, Vera L Maria, I Ahmad, Angela Serafim, Maria João Bebianno, M Pacheco, and M A Santos. 2009. Contamination assessment of a coastal lagoon (Ria de Aveiro, Portugal) using defence and damage biochemical indicators in gill of *Liza aurata*—an integrated biomarker approach. *Environmental Pollution* 157. Elsevier: 959–967.
- Osman, Amany M, and Hatem H Mahmoud. 2009. Feeding biology of *Diplodus sargus* and *Diplodus vulgaris* (Teleostei, Sparidae) in Egyptian Mediterranean waters. *World Journal of Fish and Marine Sciences* 1. Citeseer: 290–296.
- Ouisse V., Fiandrino A., de Wit R., Giraud A., Malet N. 2014. DEvenir du Phosphore et de l'Azote dans un contexte de ResTauratation des milieux lagunaires méditerranéens - DEPART - . R.INT.ODE/UL/LER-LR 2014-14-22 .
- Ouisse V., Fiandrino A., de Wit R., Malet N. 2013. Restauration des écosystèmes lagunaires : évaluation du rôle du sédiment et des herbiers à phanérogames . RST/LERLR 13-09 . <https://archimer.ifremer.fr/doc/00166/27774/>
- Ouisse V., Aliaume C., Amilhat E, Bouchoucha M., Bourjea J., Darnaude A., Derolez V., Faliex B., Giraud A., Grillas P., Kirchhofer D., Lenfant P., Miard T., Nicolas D., Pastor J., Rivoalan D., Simon G., Vaz S. 2017. Expertise collective « Habitats-Poissons » en lagune. 20p
- Palomares, M.L.D., R. Froese, B. Derrick, J.J. Meeuwig, S-L Noël, G. Tsui, J. Woroniak, D. Zeller, and D. Pauly. 2020. Fishery biomass trends of exploited fish populations in marine ecoregions, climatic zones and ocean basins. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 243. Elsevier: 106896. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106896>.
- Panfili, J., A. M. Darnaude, Y. J. Lin, M. Chevalley, Y. Iizuka, W. N. Tzeng, and A. J. Crivelli. 2012. Habitat residence during continental life of the European eel *Anguilla anguilla* investigated using linear discriminant analysis applied to otolith Sr: Ca ratios. *Aquatic Biology* 15: 175–185.
- Paris, J., and J.P. Quignard. 1971. La faune ichthyologique des étangs languedociens de Sète a Carnon (Écologie, Éthologie). *Vie et Milieu* 22: 301–327.
- Parnell, Andrew C, Richard Inger, Stuart Bearhop, and Andrew L Jackson. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PloS one* 5. Public Library of Science San Francisco, USA: e9672.
- Parzanini, Camilla, Stefanie M Colombo, Martin J Kainz, Alexander Wacker, Christopher C Parrish, and Michael T Arts. 2020. Discrimination between freshwater and marine fish using fatty acids:

- ecological implications and future perspectives. *Environmental Reviews* 28. NRC Research Press 1840 Woodward Drive, Suite 1, Ottawa, ON K2C 0P7: 546–559.
- Pastor J. Rôle des enrochements côtiers artificiels dans la connectivité des populations, cas du sars commun (*Diplodus sargus*, Linné, 1758) en Méditerranée nord occidentale. Thèse de doctorat université de Pepignan Via Domitia, EPHE, 2008
- Pérez-Ruzafa, A., C. Marcos, I.M. Pérez-Ruzafa, and M. Pérez-Marcos. 2011. Coastal lagoons: “transitional ecosystems” between transitional and coastal waters. *Journal of Coastal Conservation* 15: 369–392. <https://doi.org/10.1007/s11852-010-0095-2>.
- Pérez-Ruzafa, A., M.C. Mompeán, and C. Marcos. 2007. Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relationships in coastal lagoons. *Hydrobiologia* 577: 107–125. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0421-8>.
- Pérez-Ruzafa, A., J. I. Quispe-Becerra, J. A. Garcia-Charton, and C. Marcos. 2004. Composition, structure and distribution of the ichthyoplankton in a Mediterranean coastal lagoon. *Journal of Fish Biology* 64: 202–218. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2004.00301.x>.
- Persic, A., H. Roche, and F. Ramade. 2004. Stable carbon and nitrogen isotope quantitative structural assessment of dominant species from the Vaccarès Lagoon trophic web (Camargue Biosphere Reserve, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 60: 261–272. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.01.009>.
- Pinay, G., C. Gascuel, and A. Ménesguen. 2017. Eutrophication: manifestations, causes, consequences and predictability. Joint scientific appraisal. CNRS, Ifremer, INRA, Irstea, France.
- Pinnegar, John K., and Nicholas V.C. Polunin. 2000. Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. *Oecologia* 122: 399–409. <https://doi.org/10.1007/s004420050046>.
- Pittman, S.J., and C.A. McAlpine. 2003. Movements of marine fish and decapod crustaceans: process, theory and application. *Advances in marine biology* 44. London, New York, Academic Press, 1963: 205–294.
- Planes, S, J-Y Jouvenel, and P Lenfant. 1998. Density dependence in post-recruitment processes of juvenile sparids in the littoral of the Mediterranean Sea. *Oikos*. JSTOR: 293–300.
- Poff, N. L.R., and A.D. Huryn. 1998. Multi-scale determinants of secondary production in Atlantic salmon (*Salmo salar*) streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55. NRC Research Press Ottawa, Canada: 201–217.
- Potter, I.C., P.N. Claridge, and R.M. Warwick. 1986. Consistency of seasonal changes in an estuarine fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series* 32: 217–228.
- Quignard, J.-P., A. Man-Wai, and R. Vianet. 1984. Les poissons de l'étang de Mauguio (Hérault, France) inventaire, structure du peuplement, croissance et polymorphisme des tailles. *Vie et Milieu/Life & Environment* 34: 173–183.
- Raymond, B., Lea, M.-A., Patterson, T., Andrews-Goff, V., Sharples, R., Charrassin, J.-B., Cottin, M., Emmerson, L., Gales, N., Gales, R., et al. (2014). Important marine habitat off east Antarctica revealed by two decades of multi-species predator tracking. *Ecography* 38
- Reid, David J, Gerry P Quinn, Philip Spencer Lake, and Paul Reich. 2008. Terrestrial detritus supports the food webs in lowland intermittent streams of south eastern Australia: a stable isotope study. *Freshwater biology* 53. Wiley Online Library: 2036–2050.

- Reizopoulou, Sofia, and Artemis Nicolaidou. 2004. Benthic diversity of coastal brackish water lagoons in western Greece. *Aquatic conservation: Marine and freshwater ecosystems* 14. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester, UK: S93–S102.
- Richoux, N.B., and P.W. Froneman. 2008. Trophic ecology of dominant zooplankton and macrofauna in a temperate, oligotrophic South African estuary: a fatty acid approach. *Marine Ecology Progress Series* 357: 121–137.
- Rigal, F., T. Chevalier, C. Lorin-Nebel, G. Charmantier, J.-A. Tomasini, F. Aujoulat, and P. Berrebi. 2008. Osmoregulation as a potential factor for the differential distribution of two cryptic gobiid species, *Pomatoschistus microps* and *P. marmoratus* in French Mediterranean lagoons. *Scientia Marina* 72: 469–476. <https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72n3469>.
- Robertson, R C J Lenantonl A I, and J A Hansen. 1982. Nearshore accumulations of detached macrophytes as nursery areas for fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser* 9: 51–57.
- Robertson, A I, and R C J Lenanton. 1984. Fish community structure and food chain dynamics in the surf-zone of sandy beaches: the role of detached macrophyte detritus. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 84. Elsevier: 265–283.
- Rogers, D. J., and K. Hori. 1993. Marine algal lectins: new developments. *Hydrobiologia* 260.1: 589-593.
- Rodríguez-Climent, S., N. Caiola, and C. Ibáñez. 2013. Salinity as the main factor structuring small-bodied fish assemblages in hydrologically altered Mediterranean coastal lagoons. *Scientia Marina* 77: 37–45. <https://doi.org/10.3989/scimar.03698.26B>.
- Rønnestad, I., A. Thorsen, and R.N. Finn. 1999. Fish larval nutrition: a review of recent advances in the roles of amino acids. *Aquaculture* 177. Elsevier: 201–216. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00082-4](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00082-4).
- Rosecchi, E. 1987. L'Alimentation de *Diplodus annularis*, *Diplodus sargus*, *Diplodus vulgaris* et *Sparus aurata* (Pisces, Sparidae) dans le Golfe du Lion et les lagunes littorales. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 49: 125–141.
- Ruess, L., and D.C. Müller-Navarra. 2019. Essential biomolecules in food webs. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7. Frontiers Media SA: 269.
- Russell, N. R., J. D. Fish, and R. J. Wootton. 1996. Feeding and growth of juvenile sea bass: The effect of ration and temperature on growth rate and efficiency. *Journal of Fish Biology* 49: 206–220. <https://doi.org/10.1006/jfbi.1996.0148>.
- Sala, Enric, and Enric Ballesteros. 1997. Partitioning of space and food resources by three fish of the genus *Diplodus* (Sparidae) in a Mediterranean rocky infralittoral ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 152: 273–283.
- Salgado, J.P., H.N. Cabral, and M.J. Costa. 2004. Feeding ecology of the gobies *Pomatoschistus minutes* (Pallas, 1770) and *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) in the upper Tagus estuary, Portugal. *Scientia Marina* 68: 425–434.
- Sanchez-Velasco, L., and W. Norbis. 1997. Comparative diets and feeding habits of Boops boops and *Diplodus sargus* larvae, two sparid fishes co-occurring in the northwestern Mediterranean (May 1992). *Bulletin of marine science* 61. University of Miami-Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science: 821–835.
- Sargent, J R, L A McEvoy, and J G Bell. 1997. Requirements, presentation and sources of polyunsaturated fatty acids in marine fish larval feeds. *Aquaculture* 155. Elsevier: 117–127.

- Sargent, J., L. McEvoy, A. Estevez, G. Bell, M. Bell, J. Henderson, and D. Tocher. 1999. Lipid nutrition of marine fish during early development: current status and future directions. *Aquaculture* 179. Elsevier: 217–229. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00191-X](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00191-X).
- Schmidt, A.L., M. Coll, and H.K. Lotze. 2017. Regional-scale differences in eutrophication effects on eelgrass-associated (*Zostera marina*) macrofauna. *Estuaries and Coasts* 40. Springer: 1096–1112.
- Schramm, W. 1999. Factors influencing seaweed responses to eutrophication: some results from EU-project EUMAC. In *Sixteenth International Seaweed Symposium*, 583–592. Springer.
- Schramm, W., & P. Nienhuis, 1996. *Marine Benthic Vegetation: Recent Changes and the Effects of Eutrophication*. Springer Science & Business Media.
- Selfati, M., N. El Ouamari, A. Franco, P. Lenfant, G. Lecaillon, A. Mesfioui, P. Boissery, and H. Bazairi. 2019. Fish assemblages of the Marchica lagoon (Mediterranean, Morocco): Spatial patterns and environmental drivers. *Regional Studies in Marine Science* 32: 100896. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100896>.
- Sfriso, Adriano. 1987. Flora and vertical distribution of macroalgae in the lagoon of Venice: a comparison with previous studies. *Giornale botanico italiano* 121. Taylor & Francis: 69–85. <https://doi.org/10.1080/11263508709431647>.
- Sfriso, A., C. Facca, and P.F. Ghetti. 2003. Temporal and spatial changes of macroalgae and phytoplankton in a Mediterranean coastal area: the Venice lagoon as a case study. *Marine Environmental Research* 56. Elsevier: 617–636. [https://doi.org/10.1016/S0141-1136\(03\)00046-1](https://doi.org/10.1016/S0141-1136(03)00046-1).
- Sfriso, A., and A. Marcomini. 1996. Decline of *Ulva* growth in the lagoon of Venice. *Bioresource Technology* 58. Elsevier: 299–307. [https://doi.org/10.1016/S0960-8524\(96\)00120-4](https://doi.org/10.1016/S0960-8524(96)00120-4).
- Sfriso, A., & C. Facca, 2007. Distribution and production of macrophytes and phytoplankton in the lagoon of Venice: comparison of actual and past situation. *Hydrobiologia* 577: 71–85.
- Sfriso, A., A. Buosi, C. Facca, and A.A. Sfriso. 2017. Role of environmental factors in affecting macrophyte dominance in transitional environments: The Italian Lagoons as a study case. *Marine Ecology* 38: e12414. <https://doi.org/10.1111/maec.12414>.
- Sfriso, A., B. Pavoni, and A. Marcomini. 1989. Macroalgae and phytoplankton standing crops in the central Venice lagoon: Primary production and nutrient balance. *Science of The Total Environment* 80: 139–159. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0048-9697\(89\)90070-3](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0048-9697(89)90070-3).
- Shen, K.-N., and W.-N. Tzeng. 2002. Formation of a metamorphosis check in otoliths of the amphidromous goby *Sicyopterus japonicus*. *Marine Ecology Progress Series* 228: 205–211.
- Smith, N. P. 1994. Chapter 4 Water, Salt and Heat Balance of Coastal Lagoons. In *Coastal Lagoon Processes*, ed. Björn B. T. Elsevier Oceanography Series Kjerfve, 60:69–101. Elsevier. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0422-9894\(08\)70009-6](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0422-9894(08)70009-6).
- Sogard, S.M. 1997. Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: A review. *Bulletin of Marine Science* 60: 1129–1157.
- Souza, A.T., E. Dias, A. Nogueira, J. Campos, J.C. Marques, and I. Martins. 2013. Population ecology and habitat preferences of juvenile flounder *Platichthys flesus* (Actinopterygii: Pleuronectidae) in a temperate estuary. *Journal of Sea Research* 79: 60–69. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.01.005>.
- Souchu, P., B. Bec, V.H. Smith, T. Laugier, A. Fiandrino, L. Benau, V. Orsoni, Y. Collos, and A. Vaquer. 2010. Patterns in nutrient limitation and chlorophyll a along an anthropogenic eutrophication gradient in French Mediterranean coastal lagoons. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67: 743–753. <https://doi.org/10.1139/F10-018>.

- Smith, N. P. 1994. Chapter 4 Water, Salt and Heat Balance of Coastal Lagoons. In *Coastal Lagoon Processes*, ed. Björn B. T. Elsevier Oceanography Series Kjerfve, 60:69–101. Elsevier. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0422-9894\(08\)70009-6](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0422-9894(08)70009-6).
- Sporta Caputi, S., G. Careddu, E. Calizza, F. Fiorentino, D. Maccapan, L. Rossi, and M.L. Costantini. 2020. Changing Isotopic Food Webs of Two Economically Important Fish in Mediterranean Coastal Lakes with Different Trophic Status. *Applied Sciences* 10: 2756. <https://doi.org/10.3390/app10082756>.
- Sy, M.M., H. Rey-Valette, M. Simier, V. Pasqualini, C. Figuières, and R. De Wit. 2018. Identifying Consensus on Coastal Lagoons Ecosystem Services and Conservation Priorities for an Effective Decision Making: A Q Approach. *Ecological Economics* 154: 1–13. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2018.07.018>.
- Taborsky, B. 2006. The influence of juvenile and adult environments on life-history trajectories. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273. The Royal Society London: 741–750. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3347>.
- Tagliapietra, D., M. Sigovini, and A.V. Ghirardini. 2009. A review of terms and definitions to categorise estuaries, lagoons and associated environments. *Marine and Freshwater Research* 60: 497–509. <https://doi.org/10.1071/MF08088>.
- Thiriet, P. 2014. Comparison of fish assemblage structure and underlying ecological processes, between Cystoseira forests and less structurally complex habitats in North-Western Mediterranean rocky subtidal rocky reefs. Thesis. Université Nice Sophia Antipolis.
- Thiriet, P., A. Cheminée, L. Mangialajo, and P. Francour. 2014. How 3D complexity of macrophyte-formed habitats affect the processes structuring fish assemblages within coastal temperate seascapes? In *Underwater Seascapes*, 185–199. Springer.
- Taipale, S.J., K.K. Kahilainen, G.W. Holtgrieve, and E.T. Peltomaa. 2018. Simulated eutrophication and browning alters zooplankton nutritional quality and determines juvenile fish growth and survival. *Ecology and Evolution* 8. Wiley Online Library: 2671–2687.
- Taipale, S.J., K. Vuorio, S.L. Aalto, E. Peltomaa, and M. Tirola. 2019. Eutrophication reduces the nutritional value of phytoplankton in boreal lakes. *Environmental Research* 179. Elsevier: 108836.
- Teodósio, M. A., C.B. Paris, E. Wolanski, and P. Morais. 2016. Biophysical processes leading to the ingress of temperate fish larvae into estuarine nursery areas: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 183: 187–202. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.10.022>.
- Terlizzi, Antonio, Serena Felling, Maria Giulia Lionetto, Roberto Caricato, Vincenzo Perfetti, Adele Cutignano, and Ernesto Mollo. 2011. Detrimental physiological effects of the invasive alga *Caulerpa racemosa* on the Mediterranean white seabream *Diplodus sargus*. *Aquatic Biology* 12: 109–117.
- Tournois, Jennifer, Audrey M Darnaude, Franck Ferraton, Catherine Aliaume, Lény Mercier, and David J McKenzie. 2017. Lagoon nurseries make a major contribution to adult populations of a highly prized coastal fish. *Limnology and Oceanography* 62. Wiley Online Library: 1219–1233.
- Trobajo, R, X D Quintana, and R Moreno-Amich. 2002. Model of alternative predominance of phytoplankton-periphyton-macrophytes in lentic waters of Mediterranean coastal wetlands. *Archiv für Hydrobiologie. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung*: 19–40.
- Tsikliras, A. C., and K. I. Stergiou. 2014. Age at maturity of Mediterranean marine fishes. *Mediterranean Marine Science* 16: 5. <https://doi.org/10.12681/mms.659>.
- Van Alstyne, K.L., G.V. Wolfe, T.L. Freidenburg, A. Neill, and C. Hicken. 2001. Activated defense systems in marine macroalgae: evidence for an ecological role for DMSP cleavage. *Marine Ecology Progress Series* 213: 53–65.

- Varsamos, S., R. Connes, J. P. Diaz, G. Barnabé, and G. Charmantier. 2001. Ontogeny of osmoregulation in the European sea bass *Dicentrarchus labrax* L. *Marine Biology* 138: 909–915. <https://doi.org/10.1007/s002270000522>.
- Vasconcelos, R. P., P. Reis-Santos, M. J. Costa, and H. N. Cabral. 2011. Connectivity between estuaries and marine environment: Integrating metrics to assess estuarine nursery function. *Ecological Indicators* 11. Elsevier Ltd: 1123–1133. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.12.012>.
- Vasconcelos, R.P., P. Reis-Santos, V. Fonseca, A. Maia, M. Ruano, S. França, C. Vinagre, M.J. Costa, and H. Cabral. 2007. Assessing anthropogenic pressures on estuarine fish nurseries along the Portuguese coast: A multi-metric index and conceptual approach. *Science of The Total Environment* 374. Elsevier: 199–215. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.12.048>.
- Ventura, D., G. Jona Lasinio, and G. Ardizzone. 2014. Temporal partitioning of microhabitat use among four juvenile fish species of the genus *Diplodus* (Pisces: Perciformes, Sparidae). *Marine Ecology* 36: 1013–1032. <https://doi.org/10.1111/maec.12198>.
- Verdiell-Cubedo, D., F.J. Oliva-Paterna, A. Ruiz-Navarro, and M. Torralva. 2013. Assessing the nursery role for marine fish species in a hypersaline coastal lagoon (Mar Menor, Mediterranean Sea). *Marine Biology Research* 9: 739–748. <https://doi.org/10.1080/17451000.2013.765580>.
- Viaroli, P, M Bartoli, and G Giordani. 1999. Relazione tra la disponibilit" a di ossigeno e ferro e la circolazione di solfuri in ambienti lagunari distrofici. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia* 49: 221–226.
- Viaroli, P., M. Bartoli, G. Giordani, M. Naldi, S. Orfanidis, & J. M. Zaldivar, 2008. Community shifts, alternative stable states, biogeochemical controls and feedbacks in eutrophic coastal lagoons: a brief overview. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18: S105–S117.
- Vigliola, L., and M. Harmelin-Vivien. 2001. Post-settlement ontogeny in three Mediterranean reef fish species of the genus *Diplodus*. *Bulletin of Marine Science* 68: 271–286.
- Villéger, Sébastien, Julia Ramos Miranda, Domingo Flores Hernández, and David Mouillot. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological applications* 20. Wiley Online Library: 1512–1522.
- Vinagre, C, J P Salgado, V Mendonça, H Cabral, and M J Costa. 2012. Isotopes reveal fluctuation in trophic levels of estuarine organisms, in space and time. *Journal of Sea Research* 72: 49–54. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.05.010>.
- Vinagre, Catarina, Vanessa Mendonça, Luís Narciso, and Carolina Madeira. 2015. Food web of the intertidal rocky shore of the west Portuguese coast – Determined by stable isotope analysis. *Marine Environmental Research* 110: 53–60. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2015.07.016>.
- Vizcaíno, Antonio Jesús, Sara Isabel Mendes, José Luis Varela, Ignacio Ruiz Jarabo, Rosa Rico, Felix L Figueroa, Roberto Abdala, Miguel Ángel Moriñigo, Juan Miguel Mancera, and Francisco Javier Alarcón. 2016. Growth, tissue metabolites and digestive functionality in *Sparus aurata* juveniles fed different levels of macroalgae, *Gracilaria cornea* and *Ulva rigida*. *Aquaculture research* 47. Wiley Online Library: 3224–3238.
- Vizzini, S, G Sarà, R H Michener, and A Mazzola. 2002. The trophic role of the macrophyte *Cymodocea nodosa* (Ucria) Asch. in a Mediterranean saltworks: evidence from carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Bulletin of marine science* 71. University of Miami-Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science: 1369–1378.
- Vizzini, Salvatrice, Benedetto Savona, Thang Do Chi, and Antonio Mazzola. 2005. Spatial variability of stable carbon and nitrogen isotope ratios in a Mediterranean coastal lagoon. *Hydrobiologia* 550: 73–82. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-4364-2>.



- Vizzini, S., & A. Mazzola, 2008. The fate of organic matter sources in coastal environments: a comparison of three Mediterranean lagoons. *Hydrobiologia* 611: 67–79.
- Ware, Colin, Jennifer A. Dijkstra, Kristen Mello, Andrew Stevens, Brandon O'Brien, and William Ikedo. 2019. A novel three-dimensional analysis of functional architecture that describes the properties of macroalgae as a refuge. *Marine Ecology Progress Series* 608: 93–103. <https://doi.org/10.3354/meps12800>.
- Weiss J, Duchene J, Evano H, Guyader O, Bourjea J, Derridj O, Madi M, Mansuy E, Demaneche S, Berthou P, Leonardi S, Le Roy E, Leblond E, Le Blond S (2019). Synthèse 2018 de l'observation des efforts et débarquements des pêcheries côtières. Estimation des efforts de pêche et des productions dans les régions Méditerranée continentale, La Réunion, Mayotte, Martinique, Guadeloupe et Guyane pour les navires de moins de 12 m. Rapport annuel Convention socle halieutique DPMA-Ifremer 2019.
- Wennhage, H., and L. Pihl. 1994. Substratum selection by juvenile plaice (*Pleuronectes platessa* L.): Impact of benthic microalgae and filamentous macroalgae. *Netherlands Journal of Sea Research* 32: 343–351. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0077-7579\(94\)90011-6](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0077-7579(94)90011-6).
- Whitehead, P.J.P., M.-L. Bauchot, J.-Cl. Hureau, J. Nielsen, and E. Tortonese. 1984. *Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean*. v. 1.
- Whitfield, A.K. 2017. The role of seagrass meadows, mangrove forests, salt marshes and reed beds as nursery areas and food sources for fishes in estuaries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 27: 75–110. <https://doi.org/10.1007/s11160-016-9454-x>.
- Whoriskey F and Hindell M. 2016. Developments in tagging technology and their contributions to the protection of marine species at risk. *Ocean Development & International Law* 47, 221–232.
- Woodland, R.J., F.Y. Warry, Y. Zhu, R Mac Nally, P. Reich, G.P. Jenkins, D. Brehm, and PLM Cook. 2019. Role of benthic habitat structure and riverine connectivity in controlling the spatial distribution and ecology of estuarine fish. *Marine Ecology Progress Series* 630: 197–214. <https://doi.org/10.3354/meps13116>.
- Zaldívar, J.-M., P. Viaroli, A. Newton, R. De Wit, C. Ibañez, S. Reizopoulou, F. Somma, A. Razinkovas, A. Basset, M. Holmer, & N. Murray, 2008. Eutrophication in transitional waters: an overview. *Transitional Waters Monographs* 2: 1–78.
- Zeller, D., M.L.D. Palomares, A. Tavakolie, M. Ang, D. Belhabib, W.W.L. Cheung, V.W.Y. Lam, et al. 2016. Still catching attention: Sea Around Us reconstructed global catch data, their spatial expression and public accessibility. *Marine Policy* 70: 145–152. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2016.04.046>.

## 6 Annexes

### 6.1 Spatio-temporal Variation of Shallow Microhabitats and Associated Juvenile Fish Assemblages in a Mediterranean Lagoon (2023)

**Marie Iotti, Audrey M. Darnaude, Alizé Bouriat, Vincent Ouisse**

#### **Abstract**

Coastal lagoons are known to host numerous resident and migrant fish species. Spatio-temporal variation in abiotic and biotic conditions in these ecosystems results, however, in a mosaic of microhabitats that could differently affect juvenile growth and survival. To deepen our understanding of juvenile fish habitat requirements and their spatio-temporal use of lagoons, microhabitat characteristics and fish assemblages were monitored jointly in a small temperate lagoon (the Prévost lagoon), from March to October 2019. A total of 2206 juvenile fishes belonging to 22 species were collected. Resident lagoon species, especially *Atherina boyeri*, dominated the assemblage (74%), while, among migrant species, *Sparus aurata* (8%) and *Liza aurata* (5%) were the most represented. Changes in overall juvenile abundance were mainly temporal, following the seasonal shifts in water temperature, salinity, and chlorophyll a concentration (44.9% of the co-inertia). However, our results revealed that distinct types of microhabitats exist in small lagoons and that juvenile fish distribution among them is non-random. Indeed, fish species richness mainly differed among sampling sites in relation to their distance from the inlet and the complexity of the three-dimensional habitat structure (36.5% of the co-inertia). Juveniles preferentially selected microhabitats with medium to high structural complexity, which were essentially created by macroalgae. However, microhabitat preferences were both species and ontogenetic stage dependent, with more contrasting microhabitat requirements in young juveniles. These results underline the need for conservation measures to consider each lagoon as a dynamic mosaic of microhabitats with radically different importance for the juveniles of the various fish species that colonize them.

#### **Key words**

Juvenile fish · Ontogenetic stage · Microhabitat preference · Environmental factors · Nursery · Coastal lagoon

## 1. Introduction

Located at the land-sea interface, coastal lagoons are recognized as highly productive habitats (Kennish and Paerl 2010) supporting multiple ecosystem services, including fish production (Levin et al. 2001; Elliott and Hemingway 2002). They often host numerous resident fish and are colonized by the juveniles of varied migrant species (e.g. Ribeiro et al. 2012; Bruno et al. 2013; Rodríguez-Climent et al. 2013; Verdiell-Cubedo et al. 2013). Indeed, the high productivity and macrophyte cover of most coastal lagoons provide optimum food and shelter to juvenile fish (Levin et al. 2001), and their lower salinities can reduce osmoregulation costs to the benefit of growth (Potter et al. 1986). Therefore, many coastal lagoons match the definition for fish nursery habitats (Beck et al. 2001), including for species of high commercial value (Franco et al. 2006b; Dufour et al. 2009; Grati et al. 2013; Isnard et al. 2015). This makes them key environments for the conservation of coastal fish populations. However, environmental conditions in these transitional ecosystems are highly disparate. For example, lagoon waters vary from oligohaline to hyperhaline depending on the weather (rainfall, evaporation) and on the intensity of local freshwater inputs or marine water intrusions (Barnes 1980; Alongi 1998; Tagliapietra et al. 2009). Water temperature is also highly variable in lagoons (Tagliapietra et al. 2009; Ifremer 2014) and often reaches extreme values that threaten local fauna and flora at some times of the year (Kennish et al. 2014). Given this variability, sustainable management of the fish populations that depend on lagoon ecosystems requires to deepen our understanding of the relationship between lagoon environmental conditions and juvenile fish habitat requirements.

This is particularly true for north-western Mediterranean lagoons as most measures aimed at identifying, protecting, and managing key coastal ecosystems in the European Union consider them as a single homogeneous type of habitats (European Commission DG Environment 2013) while they differ highly, not only in terms of marine and terrigenous inputs (Fiandrino et al. 2017), but also in terms of substrate types, depths, macrophyte covers and anthropogenic pressures (Pérez-Ruzafa and Marcos 2012, Sfriso et al. 2017). This leads to marked inter-lagoon differences in contamination levels, productivity and eutrophication status (Pérez-Ruzafa et al. 2007a; Souchu et al. 2010; Munaron et al. 2012; Derolez et al. 2019). In addition, the environmental parameters (e.g. temperature, salinity, oxygen) in each lagoon tend to vary considerably throughout the year, with anoxic events and extremely high temperatures frequently observed in summer, and particularly low temperatures in winter (Christia and Papastergiadou 2007, Como and Magni 2009).

Ichthyofauna diversity and abundance differ among lagoons and throughout the year (Koutrakis et al. 2005; Manzo et al. 2016; Franco et al. 2019; Selfati et al. 2019). These variations are due to inter-specific differences in spawning periods (Tsikliras et al. 2010; Manzo et al. 2011), but also depend on the suitability of local environmental conditions for the needs and tolerances of the juveniles of each species (Pérez-Ruzafa et al. 2004, Rountree et al. 2007). To fully understand the relationship between environmental characteristics and juvenile fish densities in coastal lagoons, this

suitability, and its temporal changes have to be studied. However, to go beyond the knowledge gathered so far (e.g. Yáñez-Arancibia et al. 1994; Marshall and Elliott 1998; Cuadros et al. 2017), this has to be done at a much finer spatial scale than that of the whole lagoon. Indeed, most lagoon ecosystems consist of a dynamic mosaic of interconnected yet different micro-habitats (Nagelkerken et al. 2015). This is particularly true in Mediterranean lagoons where marked physico-chemical gradients and the alternation of patches of seagrass bed or macroalgae on varied types of substrates form a highly heterogeneous “seascape” (Le Fur et al. 2018; Menu et al. 2019). This fine-scale variability in environmental conditions modulates the composition and productivity of local prey communities but also affects juvenile fish physiology, behavior and physical condition (Peterson et al. 2000, Pichavant et al. 2001, Como et al. 2014), with potential consequences on their survival and growth rates (Bouchereau et al. 2000; Vasconcelos et al. 2010; Isnard et al. 2015). For example, the three-dimensional structure resulting from the presence of certain types of substrate (e.g. rocks) or macrophytes can, not only provide shelter from predation for juvenile fish (Thiriet 2014; Whitfield 2017), but also attract specific benthic invertebrates that they exploit as prey (Mistri et al. 2000; Woodland et al. 2019). As a result, the response of juvenile fish to habitat quality is species-dependent (Colombano et al. 2020) but also evolves with changes in the nutritional and protective needs of juveniles during growth (Dahlgren and Eggleston 2000; Félix-Hackradt et al. 2014). This implies both interspecific differences and intraspecific changes in the preferred microhabitats of juvenile fish (Vigliola and Harmelin-Vivien 2001).

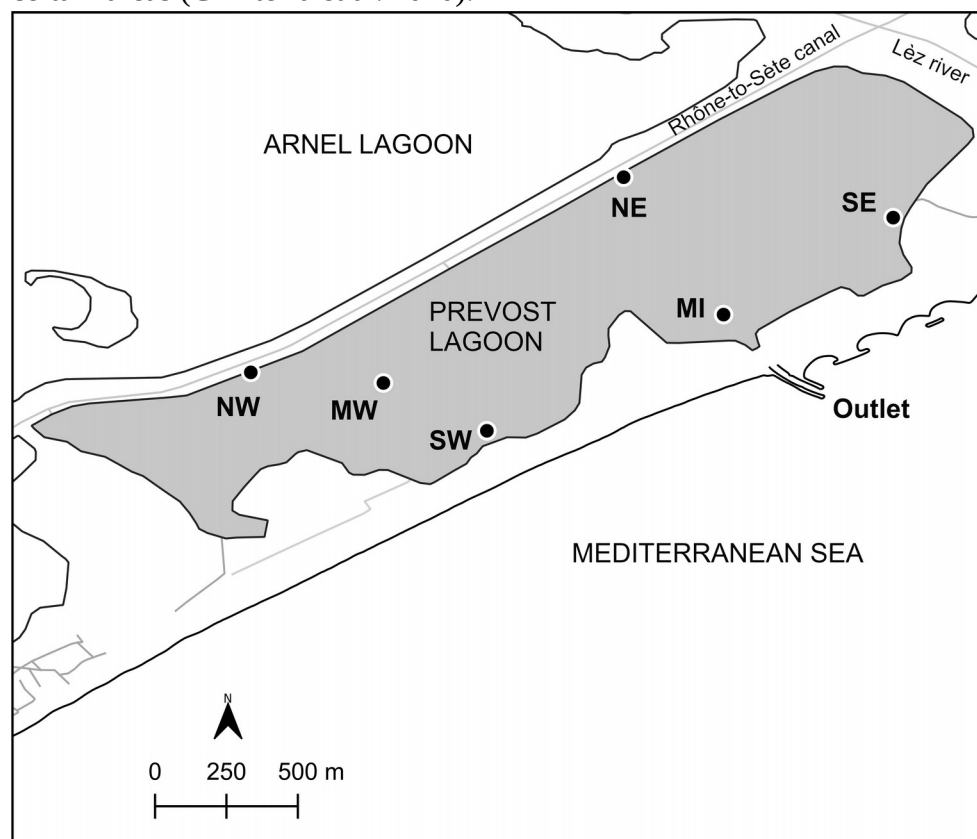
To investigate these differences and deepen our understanding of the relationship between lagoon environmental conditions and the habitat requirements of juvenile fish, the present study simultaneously monitored fine spatio-temporal changes in environmental characteristics and in the composition of juvenile fish assemblage within a small but typical Mediterranean lagoon. By characterizing the main drivers of juvenile fish abundance in this heterogeneous ecosystem and identifying the preferred lagoon microhabitats of juveniles for several fish species at different ontogenetic stages, we hoped to gather valuable information for species conservation and lagoon management, both at local and regional scales.

## 2. Material and methods

### 2.1 Study area

For this study, we chose the Prévost lagoon (43°30'N, 3°54'E), a small (2.4 km<sup>2</sup> area) and shallow (1.5 m deep) expanse of water of 2.7 Mm<sup>3</sup> permanently connected to the sea by a 30 m large, 393 m long and 1.7 m deep straight canal located on its southern shore (Fig. 1). The mean daily volume of marine water entering the lagoon is about 0.6 Mm<sup>3</sup> (Fiandrino et al., 2012). The average daily net balance of water is however negative (-0.15 Mm<sup>3</sup>) due to continuous inputs of brackish water from the Rhône-to-Sète canal, through three channels located on the northern and eastern sides of the lagoon. Local water salinities and temperatures vary from 25 to 39 and from 8 °C and 24 °C, respectively, with minima generally observed in the winter, and maxima in the summer

for both factors (Ifremer 2014). Although relatively small, the Prévost lagoon displays heterogeneous environmental conditions: in its western part, water salinity is highly variable and substrate composition ranges from sand to mud, whereas in its eastern part, the salinity is quite stable and muddy bottoms dominate (Menu et al. 2019). Even if water quality in the lagoon has improved over the last decade (Leruste et al. 2016; Derolez et al. 2019), anoxic events are still frequently observed, especially during the warmer summer months (Bachelet et al. 2000). Eutrophication in the lagoon results in a general dominance of opportunistic green macroalgae on the bottom (Bachelet et al. 2000; Le Fur et al. 2018), but red and brown macroalgae and seagrass meadows are also present in certain areas (Cimiterra et al. 2020).



**Fig. 1** Location of the six sites (NW=North-West, SW=South-West, MW=Middle-West, MI=Middle Inlet, NE=North-East, SE=South-East) surveyed in the Prévost lagoon (NW Mediterranean, France).

To date, 61 fish species, all commonly found in French Mediterranean lagoons at the adult and/or juvenile stages, have been reported in the lagoon (Kara and Quignard 2018d). Among them, three resident (*Atherina boyeri*, *Pomatoschistus microps*, *Pomatoschistus minutus*) and two migratory species (*Anguilla anguilla* and *Engraulis encrasicolus*) represent about 90% of both the local juvenile and adult abundances (Bouchoucha et al. 2012). Although no specific studies have been conducted on fish juvenile assemblages, the other fish species reported are mainly migratory ones (Kara and Quignard 2018d) which essentially occupy the lagoon from early spring to late autumn each year (Quignard et al. 1984).

## 2.2 Sampling

To cover the main period for juvenile fish recruitment and lagoon use in the area (Quignard et al. 1984; Aliaume et al. 1993; García-Rubies and Macpherson 1995), sampling was carried from March to October 2019. This allowed us to capture the early juvenile stages of most local fish species, including those that recruit in the second half of the winter (Kara and Quignard 2018a; Kara and Quignard 2018b; Kara and Quignard 2018c). Sampling was carried out at least once, if possible twice, per two-months periods (period 1 = March-April, period 2 = May-June, period 3 = July-August, period 4 = September-October), at six sites distributed either along the shoreline (NW, SW, SE and NE) or in the central part (MW and MI) of the lagoon (Fig. 1). These sampling sites were positioned to reflect not only the west-east salinity gradient of the lagoon, but also local differences in the nature of the substrate (in relation to shoreline use) and the distribution of macrophytes (Menu et al. 2019).

### *Microhabitat characterization*

For each sampling site, potential accessibility for marine migrants was defined as the shorter distance from the sea inlet when following the edges of the lagoon (DIST). It was assessed prior sampling, using the Quantum GIS 3.2 software (QGIS.org 2021). On each sampling date, water temperature (TEMP in °C) and salinity (SALI) were measured using a digital multiparameter meter (Multi 3430 WTW) coupled with a standard IDS conductivity cell probe (TetraCon® 925, WTW), and two liters of water were collected with a plastic bottle and stored immediately in a cool box to assess local Chlorophyll *a* concentrations (CHLA). Water depth (DEPT in cm) and seafloor type cover (i.e. rocks -ROCK-, bare sediment -SEDI-, pebbles -PEBB- and/or bivalve shells -SHEL- in %) were estimated within nine quadrats (of 0.2 m<sup>2</sup> each) distributed at 3, 6 and 9 m from the shore along three parallel linear transects. These later were positioned perpendicular to the shoreline, approximately 50 m apart, in order to limit disturbance during monitoring and to account for the spatial variability of the habitat at each site. All the macrophytes species present were also sampled after evaluating their respective spatial coverage (MCOV, %) and the overall canopy height (HEIG in cm) in each quadrat. Macrophytes were kept frozen for later identification in the laboratory.

### *Fish Sampling*

To avoid scaring them away during microhabitat description and reduce sampling bias, juvenile fish were always collected before habitat description, between 10 and 12 am. Sampling at each site was done along the three parallel transects described above. To limit sampling bias linked to differences in gear selectivity and provide a more comprehensive image of the juvenile fish assemblage, notably in sites with non-uniform substrate (macrophytes, rocks), three sampling gears were combined (Bryan and Scarnecchia 1992; Franco et al. 2012). For each transect, an 8 m long beach seine (mesh size: 4 mm), covering an area of 28 m<sup>2</sup> per haul and targeting benthic and demersal juveniles, was first deployed once, perpendicularly to the shore. Then a 1.5 m diameter cast net (mesh size: 3 mm) targeting demersal and pelagic species was cast three times, at

3, 6 and 9 m from the shore. Finally, a dip net (opening: 0.07 m<sup>2</sup>, mesh size: 1 mm) was used to catch the smallest fish, from the boat and the bank (five attempts at different depth per transect, targeting visible juveniles when present).

### 2.3 Laboratory analyses

For each site and sampling date, water Chlorophyll *a* concentration (in µg.L<sup>-1</sup>) was determined using 1 L of water prefiltered through a 0.47 µm glass microfiber filter GF/F (Whatman®). For this, Chlorophyll *a* was extracted in 90 % acetone, gently mixed, stored at 6 °C for a minimum of 6 h in the dark and centrifuged before analysis by spectrophotometry (Aminot and K  rouel 2004).

Macrophytes were identified down to the species level when possible and the number of taxa corresponded to the macrophyte richness (MRICH). Their respective weights (MBIOM) were measured after drying them in an oven at 60 °C for at least 48 h and until a constant weight was reached.

Juvenile fish were identified down to the species level and measured to the nearest 0.1 mm. Mugilids were identified using the caeca dissection method of Farrugio (1975) and the melanophore patterns method (Minos et al. 2002) for individuals with total lengths between 20 and 30 mm. Species of the *Pomatoschistus* genus were distinguished according to scales arrangement (Kova  i   2020). For resident species, individual fish were considered as juveniles only when their total length was below that reported for sexual maturity in the area (Annex 1).

### 2.4 Data analyses

All data analyses were performed in R (in particular the packages Ade4, car, factoextra4, labdsv, Stats and vegan), using 5 % as the threshold for statistical significance. Transects were considered as replicates for each sampling site. The number of replicates for each site per sampling period thus ranged from three, when only one sampling could be carried out in the corresponding two months (this was the case for MI during period 1, MW for all periods and all sites during period 4), to six, when two sampling were successfully completed per period. To reduce the list of variables used for characterizing microhabitat diversity, a Pearson correlation test was applied to the 13 variables initially investigated (sediment cover, rock cover, pebble cover, shell cover, macrophyte cover, macrophyte richness, macrophyte canopy height, macrophyte biomass, depth, distance from the outlet, temperature, salinity, Chlorophyll *a* concentration) and redundant ones (macrophyte canopy height, depth, pebble cover, shell cover) were removed from all analysis when Pearson correlation coefficient was superior to 0.7.

Univariate (ANOVAs) and two-way (ANOVA III type for unbalanced designs) analyses of variance, followed by Tukey post-hoc tests, were used to test for temporal and spatio-temporal differences in environmental variables. To approach the normal distribution for this, cover variables were transformed using a  $\sqrt{x} - \sqrt{1-x}$  transformation, except for macrophyte coverage, for which a  $\log(x+1)$  transformation was applied. To explore environmental variability and describe spatial and temporal environmental gradients in the lagoon, a Principal Components Analysis (PCA) was performed on the mean values per site and per period of the variables describing the

microhabitats. This multivariate method allows identifying the variables contributing most to dataset variability and synthesizing them into new orthogonal variables called principal components (Abdi and Williams 2010). Due to lack of salinity data for the stations MI and MW during the period 1, the position in the PCA were estimated using the mean value of the other four other stations at this period. A post-PCA ascendant hierarchical classification based on the Ward's clustering method (Ward 1963) was also performed to assess the number of distinct microhabitat types encountered by juvenile fish in the lagoon during the study period, i.e. the number of groups of sampling events (period-site pair) with similar environmental conditions. This was achieved using the “silhouette” method (Charrad et al. 2014). In order to be retained as a distinct microhabitat type, each group had to gather at least three sampling events. ANOVAs and Tukey post-hoc tests were used to compare environmental characteristics between microhabitat types.

Differences in juvenile fish assemblages were investigated using three parameters: species richness, global fish abundance and relative species abundances. For this, species richness was estimated from the total number of species captured with the three fishing gears. However, because the abundance of fish in the dip net catches varied greatly depending on fishing conditions and the local presence or absence of juvenile schools at the time of sampling, global and relative abundances were derived only from beach seine and cast net captures only. Fish abundances were originally expressed as catch per unit effort (CPUE) by transect and sampling date, each value corresponding to the total number of fish caught by the beach seine haul and the three net casts applied on each transect. However, species relative abundances for each site and period were calculated by grouping data from all transects. The variability in fish assemblage composition among sampling periods and sites was first tested performing a multivariate analysis (PERMANOVA) on species abundances and considering both factors (period and Site) as fixed. Then, two-way analyses of variance (ANOVA III type for unbalanced designs) were used to assess spatio-temporal variations in both the species richness and the global abundance of the juvenile fish assemblage in the lagoon. Again, both factors (period and Site) were considered as fixed for this and variables were  $\log_{10}(x + 1)$ -transformed to approach the normality, if necessary. The effect of the sampling site was further investigated for each period separately, using univariate analyses of variance (ANOVAs) followed by Tukey post-hoc tests.

Species responses to environmental variation were investigated with a co-inertia analysis comparing mean juvenile abundances per site and period with concomitant mean values of all environmental variables. This multivariate method, commonly used to study species-environment relationships, compares faunistic and environmental data by analyzing the co-structure between them. This approach allows identification of the plans which optimize co-variance between species abundances and environmental variables. The more faunistic and environmental data have similar structures the more the output of the co-inertia analysis (RV coefficient of similarity) is close to 1. This analysis is recommended when a large number of variables are used in comparison to the number of samples (Dolédec and Chessel 1994), as is the case in the present work. To limit bias in our results, rare fish species (i.e. those with less than five individuals collected over the



whole study period) were not included in this analysis. Fish data collected at MI and MW stations during the period 1 were excluded from this analysis due to the lack of salinity data.

Species' habitat preferences were investigated based on the list of distinct microhabitat types defined from the hierarchical clustering. For this, we used the Indval index (Dufrene and Legendre 1997) which considers both the selectivity and the fidelity of a species to a type of microhabitat:

$Indval_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$ ; where:

$A_{ij}$  = average abundance of species  $i$  across microhabitats of type  $j$  / average abundance of species  $i$  across all types of microhabitats (relative abundance across types of microhabitats)

$B_{ij}$  = number of microhabitats of type  $j$  where species  $i$  is present / number of microhabitats of type  $j$  (relative frequency across microhabitats of type  $j$ ).

To account for interspecific differences in the time of lagoon use, the global Indval index for each species was calculated only for the microhabitat types available during the periods when its juveniles were captured in the lagoon. Fish data collected at MI and MW stations during the period 1 were also excluded from this analysis as in the previous analysis on the species responses to environmental variation. When possible, this index was also used to assess ontogenetic changes in lagoon microhabitat preferences. For this, the juveniles of each species were split into up to three size classes (J1 to J3, thereafter referred as "ontogenetic stages"), based on the available knowledge on the changes in habitat requirements (temperature and salinity ranges, preferred substrate and position in the water column) and diet type (e.g. benthivore, planktivore, detritivore, omnivore, piscivore) reported for its juveniles in the literature. Following the protocol from previous studies (e.g. Cattin et al. 2003; van Hadler et al. 2007; Podani and Csányi 2010), rare species (i.e. with less than five individuals collected) were not included in this analysis and only ontogenetic stages with a minimum of three individuals were retained for the calculation of the Indval index per juvenile stage.

### 3. Results

In total, 2206 fish juveniles, with sizes ranging from 8.0 to 88.0 mm TL (except for *Anguilla anguilla* for which sizes ranged from 52.2 to 200.0 mm), were collected over our 8 months survey in the Prévost lagoon (Table 1). They belonged to at least 22 different species, described as resident, migratory or occasional in Mediterranean coastal lagoons. Among them, 41 juveniles from the genus *Liza spp.* were impossible to identify down to the species level due to their small size. As they were only captured with the dip net, they were not included in abundance estimates. This was also the case for the only juvenile from *Belone belone* captured, and for some of the juveniles of varied species captured with all sampling gears (e.g. *Liza aurata*, *Liza saliens*, *Chelon labrosus*, *Sparus aurata*).

**Table 1** List of all the fish species for which juveniles were captured in the Prevost lagoon during this survey and their main ecological guild: M = migrant species, MS = marine straggler species and R = resident species (Whitfield 1999 ; Mariani 2001; Koutrakis et al. 2005). For each species, the total number of individuals caught with (or without) the use of the dip net, the mean abundance (CPUE  $\pm$  standard deviations), the frequency of occurrence in the captures with the beach seine and the cast net and the range in individual total lengths (mm) are presented for each sampling period (1= March-April, 2= May-June, 3= July-August, 4=September-October). In each case, NA indicate when juveniles were only captured with the dip net, which did not allow reliable assessment of mean abundances and frequency of occurrence.

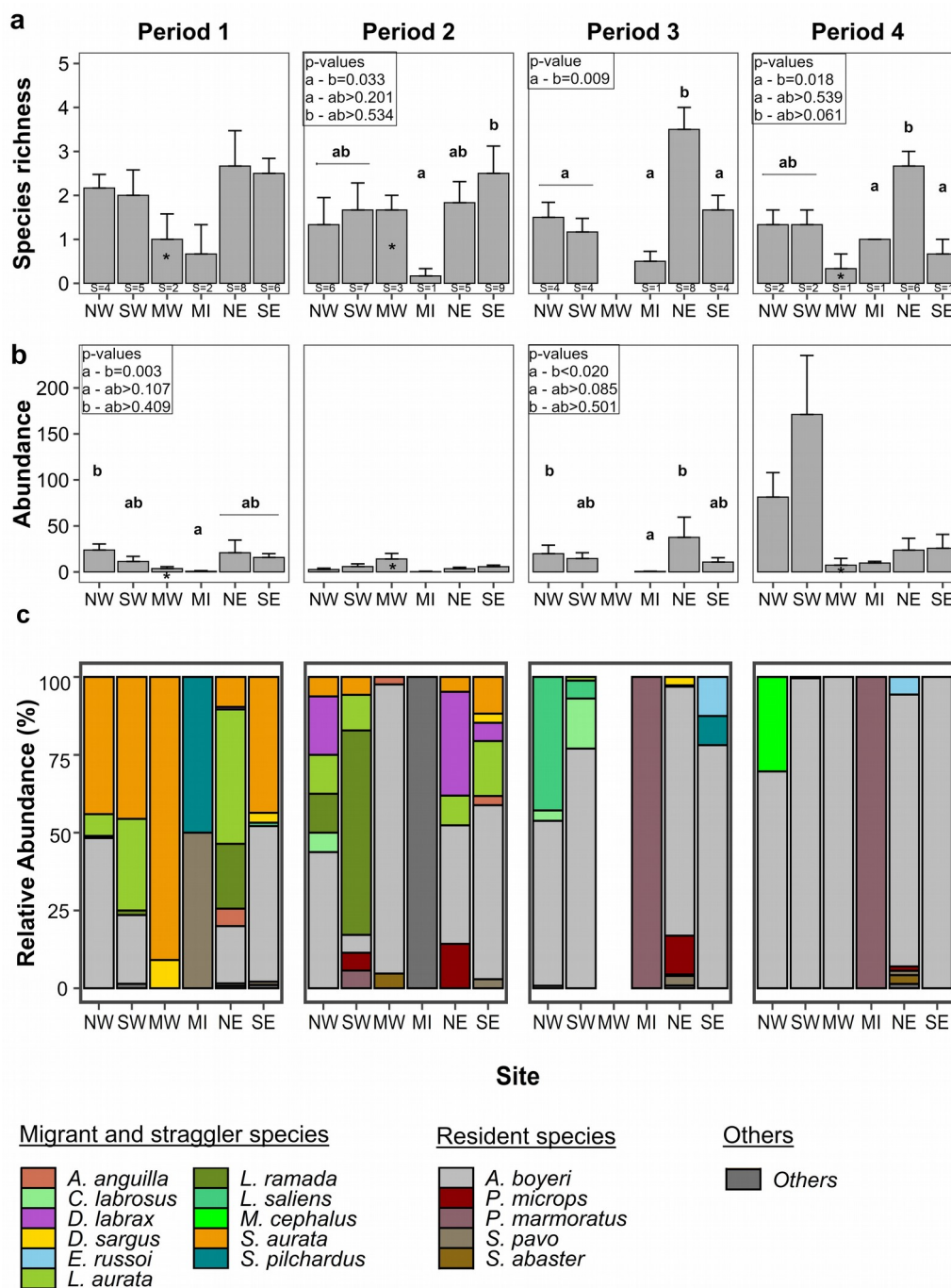
Species	Eco	Abundance								Frequencies		Total length (mm)	
		Period 1		Period 2		Period 3		Period 4		Seine	Cast net	Min	Max
		Nb	CPUE $\pm$ SD	Nb	CPUE $\pm$ SD	Nb	CPUE $\pm$ SD	Nb	CPUE $\pm$ SD				
<i>Anguilla anguilla</i>	M	8 (7)	0.2 $\pm$ 0.8	2 (2)	0.1 $\pm$ 0.2	1 (1)	0.0 $\pm$ 0.2	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0.05	0.02	52.2	200.0
<i>Atherina boyeri</i>	R	154 (154)	5.1 $\pm$ 7.7	133 (75)	2.3 $\pm$ 5.1	371 (360)	12.0 $\pm$ 24.8	846 (842)	46.8 $\pm$ 72.8	0.20	0.15	11.9	45.0
<i>Belone belone</i>	MS	0 (0)	NA $\pm$ NA	1 (0)	NA $\pm$ NA	0 (0)	NA $\pm$ NA	0 (0)	NA $\pm$ NA	NA	NA	57.7	57.7
<i>Chelidonichthys lucerna</i>	MS	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	2 (2)	0.1 $\pm$ 0.3	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0.01	0.00	52.8	61.3
<i>Chelon labrosus</i>	M	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	6 (1)	0.0 $\pm$ 0.2	18 (18)	0.6 $\pm$ 2.6	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0.02	0.00	28.4	56.9
<i>Dicentrarchus labrax</i>	M	1 (1)	0.0 $\pm$ 0.2	12 (12)	0.4 $\pm$ 0.7	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0.05	0.02	20.1	40.7
<i>Diplodus puntazzo</i>	M	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	1 (1)	0.1 $\pm$ 0.2	0.01	0.01	19.8	198.
<i>Diplodus sargus</i>	M	4 (4)	0.1 $\pm$ 0.6	1 (1)	0.0 $\pm$ 0.2	6 (6)	0.2 $\pm$ 0.9	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0.04	0.02	19.1	37.6
<i>Engraulis russoi</i>	MS	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	8 (8)	0.3 $\pm$ 1.5	4 (4)	0.2 $\pm$ 0.9	0.01	0.01	41.7	5.06
<i>Gobius niger</i>	R	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	2 (2)	0.1 $\pm$ 0.4	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0.01	0.00	22.0	29.6
<i>Liza aurata</i>	M	84 (0)	2.8 $\pm$ 10.4	14 (14)	0.4 $\pm$ 1.3	1 (1)	0.0 $\pm$ 0.2	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0.05	0.04	18.1	70.2
<i>Liza ramada</i>	M	27 (27)	0.9 $\pm$ 4.7	25 (25)	0.8 $\pm$ 3.0	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0.04	0.00	27.5	54.5
<i>Liza saliens</i>	M	2 (2)	0.1 $\pm$ 0.3	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	89 (56)	1.9 $\pm$ 9.1	2 (2)	0.1 $\pm$ 0.5	0.02	0.04	14.5	88.0
<i>Liza spp.</i>	M	0 (0)	NA $\pm$ NA	1 (0)	NA $\pm$ NA	40 (0)	NA $\pm$ NA	0 (0)	NA $\pm$ NA	NA	NA	8.0	19.4
<i>Mugil cephalus</i>	M	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	74 (74)	4.1 $\pm$ 17.4	0.01	0.01	23.4	29.0
<i>Pomatoschistus mammoratus</i>	R	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	2 (2)	0.1 $\pm$ 0.3	4 (4)	0.1 $\pm$ 0.3	29 (29)	1.6 $\pm$ 3.9	0.02	0.06	18.9	27.7
<i>Pomatoschistus microps</i>	R	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	6 (5)	0.2 $\pm$ 0.4	28 (28)	0.9 $\pm$ 2.8	1 (1)	0.1 $\pm$ 0.2	0.07	0.03	18.9	26.9
<i>Salaria pavo</i>	R	3 (0)	0.1 $\pm$ 0.3	1 (1)	0.0 $\pm$ 0.2	8 (8)	0.3 $\pm$ 0.6	1 (1)	0.1 $\pm$ 0.2	0.06	0.02	21.6	41.8
<i>Sardina pilchardus</i>	MS	1 (1)	0.0 $\pm$ 0.2	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	6 (6)	0.2 $\pm$ 1.1	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0.02	0.00	52.1	77.9
<i>Sarpa salpa</i>	M	1 (1)	0.0 $\pm$ 0.2	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0.01	0.00	29.4	29.4
<i>Solea solea</i>	M	2 (2)	0.1 $\pm$ 0.3	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0.01	0.01	21.8	28.4
<i>Sparus aurata</i>	M	159 (157)	5.2 $\pm$ 6.8	8 (8)	0.2 $\pm$ 0.8	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	0.08	0.05	18.4	64.8
<i>Syngnathus abaster</i>	R	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	4 (2)	0.1 $\pm$ 0.3	0 (0)	0.0 $\pm$ 0.0	2 (2)	0.1 $\pm$ 0.5	0.01	0.01	19.5	49.3

Juvenile abundances in the catches with the beach seine and cast net differed highly according to the species. The juveniles from occasional marine stragglers (*Chelidonichthys lucerna*, *Engraulis russoi*, *Sardina pilchardus*) represented only 1.0 % of the total catch. The large majority of the juveniles caught in the lagoon therefore belonged to lagoon resident (N = 6) or marine migratory (N = 13) species, which represented 74.2% and 24.8 % of the total abundance, respectively. Surprisingly, six species alone accounted for more than 90 % of the total catch. The lagoon resident species *Atherina boyeri* in particular represented 69.9 % of the total juvenile fish abundance, followed by five marine migratory species of commercial importance: the sparid *S. aurata* (8.1 %) and the mugilids *L. aurata* (4.8 %), *Mugil cephalus* (3.6 %), *L. saliens* (3.0 %) and *Liza ramada* (2.5 %).

### 3.1 Variation in the composition of the juvenile fish assemblage

The composition of the juvenile fish assemblage in the lagoon varied highly with both the site (PERMANOVA,  $p = 0.010$ ) and the sampling period (PERMANOVA,  $p = 0.010$ ), with a significant interaction between the two factors (PERMANOVA,  $p = 0.010$ ). This was largely due to significant spatial variation in species richness (ANOVA,  $p < 0.001$ , Fig. 2a), but also to marked temporal changes (ANOVA,  $p < 0.001$ ) in the abundance of juvenile fish (Fig. 2b). Overall, juvenile fish abundance in the lagoon was minimum ( $4.6 \pm 1.0$  ind. transect<sup>-1</sup>) in period 2 (Tukey test,  $p < 0.010$ ), and maximum ( $53.1 \pm 17.4$  ind. transect<sup>-1</sup>) in period 4 (Tukey test,  $p < 0.001$ ). The values for periods 1

and 3 being similar and intermediate (Fig. 2b). Nonetheless, juveniles from migrant species were mostly captured during the first two sampling periods, accounting for 64.3 % of the total catch in period 1, and 42.1 % in period 2 (Table 1, Fig. 2c). Their proportion in the fish assemblage decreased in periods 3 (18.1 %) and 4 (8.5 %), when juvenile fish in the lagoon essentially belonged to resident species. As a result, the global composition of the juvenile fish assemblage differed markedly between sampling periods. The spatial distribution of juvenile fish within the lagoon also differed from one period to the other (Fig. 2). In period 1, the total juvenile fish abundance was maximum ( $23.8 \pm 6.5$  ind. transect<sup>-1</sup>) at NW where four species were caught, and minimum ( $0.7 \pm 0.7$  ind. transect<sup>-1</sup>) at MI where only juveniles of the resident species *Salaria pavo* and the marine straggler *S. pilchardus* were captured (Fig. 2b, Fig. 2c). Juvenile abundance was also low ( $3.7 \pm 2.0$  ind. transect<sup>-1</sup>) at MW, where only migratory sparids were collected, with *S. aurata* representing 91 % of the catches, and *D. sargus* 9 %. Species richness was higher at the four other sites (Fig. 2a), but species composition varied markedly among them. For example, although NW and SE displayed comparable proportions of juvenile *A. boyeri* (48 and 50 %, respectively), *S. aurata* (44 % at both sites) and *L. saliens* (1% at both sites), *L. aurata* juveniles were only captured at NW, while those of *D. sargus*, *S. pavo* and of the migratory sparid *Sarpa salpa* were only found at SE (Fig. 2c). At SW, *S. aurata* juveniles were the most abundant (46 %), with a similar proportion as at NW and SE, but *A. boyeri* only represented 22 % of the global abundance, against 30% for *L. aurata* and *L. ramada*. Lastly, NE was the only site where the juvenile fish assemblage was dominated (64%) by mugilids (*L. aurata* and *L. ramada*) and where juveniles of *A. Anguilla*, and *Dicentrarchus labrax* were captured. It was also, with SW, one of the only two sites where juveniles of *S. solea* were captured.



**Fig. 2** (a) Mean species richness, (b) mean total abundance (ind. transect-1) and (c) taxonomic composition of the juvenile fish assemblages caught with the beach seine and the cast net at each site (for sites codes and locations see Fig. 1) during the four sampling periods (1 = March-April, 2 = May-June, 3 = July-August, 4 = September-October). Note that the MW station could not be sampled in period 3. It was therefore not included in the statistical tests, as signaled by the \* symbol. In (a) and (b), error bars correspond to standard errors. Letters and p-values indicate results of post-hoc multiple comparisons (T-test performed after ANOVA and applied to species richness and fish abundance for each period) with p-values inferior to 0.05 corresponding to significant differences. The absence of letters indicates when the variations found were not significant. In (c), 'Others' gathers seven species rarely observed in the lagoon, at least at the juvenile stage: *Diplodus puntazzo*, *Gobius niger*, *Sardina pilchardus*, *Sarpa salpa*, *Solea solea*, *Chelidonichthys lucerna*.

In period 2, when the average global juvenile fish abundance in the lagoon was minimal, juvenile abundances were again the lowest ( $0.3 \pm 0.3$  ind. transect<sup>-1</sup>) at MI (Fig. 2b), where only juveniles of the marine straggler *C. lucerna* were captured (Fig. 2c). Juvenile catches were the highest ( $14.0 \pm 6.1$  ind. transect<sup>-1</sup>) at MW (Fig. 2b), where *A. boyeri* specimens dominated (93 %) but juvenile *Syngnathus abaster* and *A. anguilla* were also captured (Fig. 2c). *Atherina boyeri* was also the most abundant species (38 to 56%) at SE, NE and NW, but the juvenile fish assemblages at these three sites had different compositions. Indeed, the next most represented species (>10%) at these sites were *D. labrax*, *L. aurata*, and *L. ramada* for NW, *L. aurata* and *S. aurata* for SE, and *D. labrax* and *Pomatoschistus microps* for NE. Finally, the SW site exhibited a singular fish assemblage, dominated by juveniles of *L. ramada* (66 %). This site was also the only where the three species most commonly observed in the lagoon (*A. boyeri*, *S. aurata* and *L. aurata*) represented less than 25 % of the global juvenile abundance, and where juveniles of the resident gobiids *Pomatoschistus marmoratus* and *P. microps* were present simultaneously.

In period 3, overall juvenile fish abundance was minimal ( $0.5 \pm 0.2$  ind. transect<sup>-1</sup>) at MI, where only specimens of *P. marmoratus* were captured (Fig. 2b and 2c). NE and NW displayed significantly higher global juvenile abundances ( $37.5 \pm 22.0$  and  $19.8 \pm 9.3$  ind. transect<sup>-1</sup>, respectively), the other sites exhibiting intermediate values (Fig. 2b). At NE, *A. boyeri* dominated (80 %) in the juvenile assemblage (Fig. 2c), the other resident species (*P. microps*, *P. marmoratus* and *S. pavo*) and the migratory sparid *D. sargus* representing respectively 17% and 3% of the total abundance. NW and SW shared the same species, but in different proportions: *A. boyeri* represented only 53% of the local juvenile catches at NW, against 77 % at SW, and, while the rest of the catches mainly consisted of mugilids at both sites, *L. saliens* dominated at NW, and *C. labrosus* at SW. Lastly, besides *A. boyeri* juveniles (77 %), the fish assemblage at SE essentially included juveniles of the two marine stragglers *E. russoi* (13 %) and *S. pilchardus* (9 %).

Finally, in period 4, when the average global juvenile fish abundance in the lagoon was maximal, local juvenile catches varied from  $7.3 \pm 7.3$  ind. transect<sup>-1</sup> at MW to  $171.0 \pm 64.1$  ind. transect<sup>-1</sup> at SW but no significant spatial difference could be demonstrated (ANOVA,  $p = 0.075$ ) due to the high inter-transect variability at most sites (Fig. 2b). Except at MI, *A. boyeri* largely dominated fish assemblages, representing 100 % of the total abundance at SW, MW and SE, and 70 % at NW. This later site was the only where *M. cephalus* juveniles were captured in abundance (30 %, Fig. 2c). Species richness at this period was thus low, particularly at MI where only juveniles of the resident gobiid *P. marmoratus* were captured (Fig. 2a and 2c). The only exception was NE (Fig. 2c), where the fish assemblage was dominated by *A. boyeri* (87 %) but also included juveniles of other resident species (*P. microps*, *S. pavo*, *S. abaster*) and rare migratory species (*Diplodus puntazzo*, *E. russoi*).

### 3.2 Intra-lagoon variation in environmental characteristics

During this 8-month study, the environmental conditions encountered in the Prevost lagoon were highly variable with, for example, local values ranging from 12.1 to 28.3 °C for water temperature, from 25.5 to 42.9 for water salinity, from 30 to 100‰ and 0 to 48‰

for sediment and rock covers, respectively, from 0.5 to 5.5  $\mu\text{g.L}^{-1}$  for water Chlorophyll a concentration, and from 2 to 100% for macrophyte cover. Despite this variability, the hierarchical clustering approach distinguished only three broad types of microhabitats in the lagoon (Fig. 3a, Table 2), whose respective extent and location varied over time due to the combined effects of spatial and seasonal variability of local environmental variables.

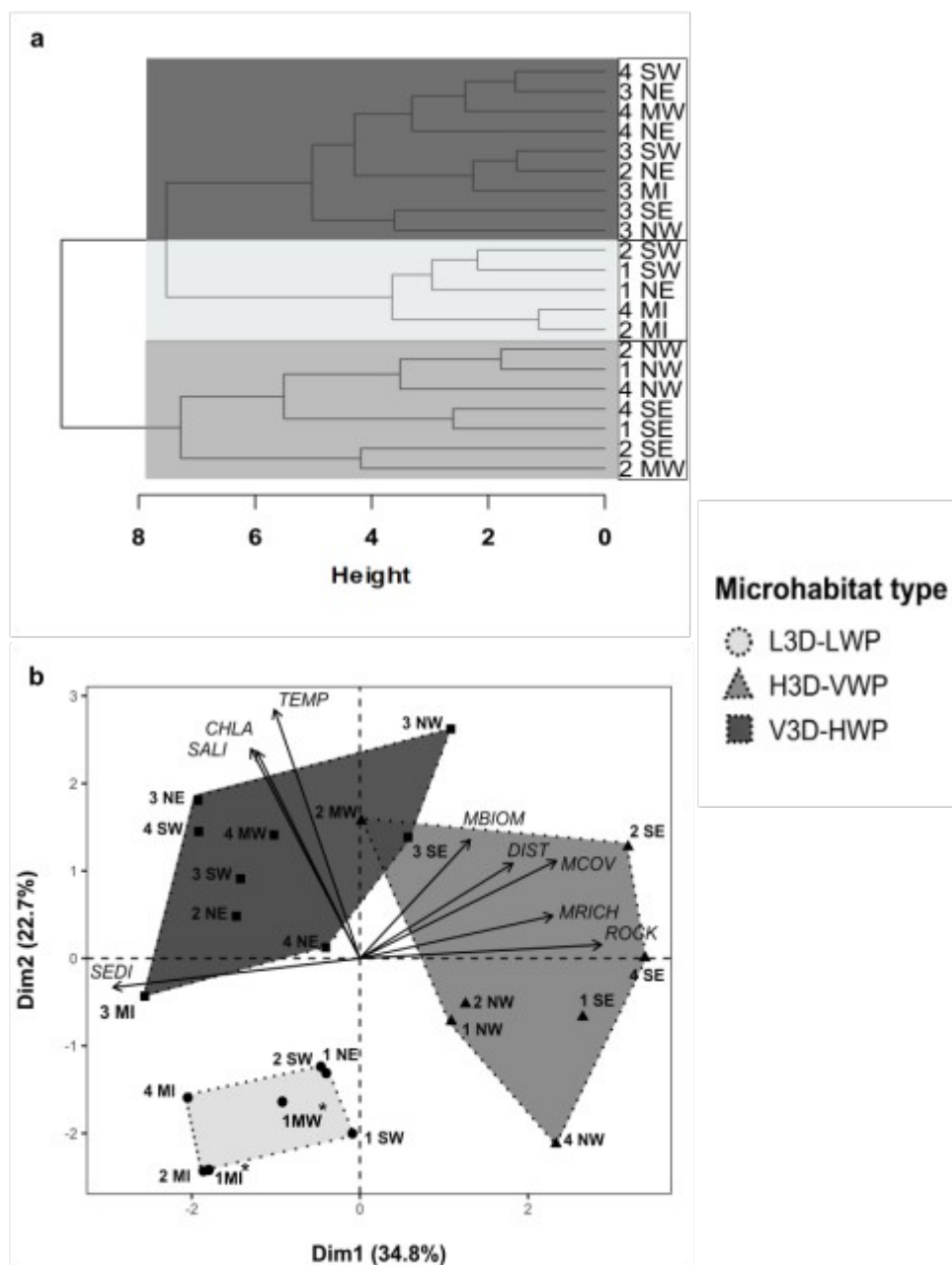
**Table 2** Global mean ( $\pm$  standard deviation), maximal and minimal values observed for all environmental variables in the three microhabitat types identified by the hierarchical clustering analysis (see Fig. 3 for variables and microhabitat codes).

Environmental variables	Code	Microhabitat type						p-value
		● L3D-LWP		▲ H3D-VWP		■ V3D-HWP		
		Mean $\pm$ SD	Range	Mean $\pm$ SD	Range	Mean $\pm$ SD	Range	
Sediment cover (%)	SEDI	92.1 $\pm$ 11.4	75.3 - 100.0	56.6 $\pm$ 22.6	29.7 - 100.0	85.3 $\pm$ 22.6	34.3 - 100.0	0.014 *
Rock cover (%)	ROCK	0.5 $\pm$ 1.0	0.0 - 2.3	21.2 $\pm$ 18.2	0.0 - 48.0	3.9 $\pm$ 7.7	0.0 - 23.2	0.009 **
Macrophytes cover (%)	MCOV	28.5 $\pm$ 31.8	1.9 - 82.2	60.8 $\pm$ 22.2	38.8 - 100.0	36.1 $\pm$ 23.3	10.1 - 88.5	0.039 *
Distance from sea outlet (km)	DIST	0.8 $\pm$ 0.5	0.2 - 1.2	1.9 $\pm$ 0.5	1.2 - 2.5	1.3 $\pm$ 0.7	0.2 - 2.5	0.015 *
Temperature ( $^{\circ}\text{C}$ )	TEMP	17.4 $\pm$ 2.3	14.1 - 19.7	18.9 $\pm$ 4.3	13.8 - 26.1	23.9 $\pm$ 3.0	17.0 - 28.0	0.005 **
Salinity	SALI	34.7 $\pm$ 2.3	31.1 - 37.4	34.9 $\pm$ 4.2	25.5 - 37.4	39.2 $\pm$ 2.1	36.2 - 42.9	0.015 *
Chlorophyll a ( $\text{mg Chla.m}^{-2}$ )	CHLA	1.1 $\pm$ 0.7	0.5 - 2.2	1.4 $\pm$ 0.4	0.8 - 2.1	3.7 $\pm$ 0.9	2.6 - 5.5	< 0.001 ***
Macrophytes biomass ( $\text{g/quadrat}$ )	MBIOM	2.2 $\pm$ 3.0	0.0 - 6.3	14.7 $\pm$ 19.1	0.8 - 47.5	4.4 $\pm$ 3.6	0.1 - 10.0	0.111 (ns)
Macrophytes richness	MRICH	3.0 $\pm$ 0.7	2.2 - 4.0	4.6 $\pm$ 1.3	3.0 - 7.0	3.7 $\pm$ 1.3	2.0 - 5.9	0.083 (ns)

0 \*\*\*\* 0.001 \*\*\* 0.01 \*\* 0.05 \* 0.1 ' ' 1

Local differences in environmental conditions were primarily driven by inter-site variation in habitat characteristics, especially in three-dimensional (3D) habitat complexity (Table 2) which was essentially caused by spatial differences in local substrate type (e.g. % of sediment or rock cover, ANOVAs,  $p < 0.001$ ) or in percentage of macrophyte cover (ANOVA,  $p < 0.001$ ). This is illustrated on the PCA on the environmental variables (Fig. 3b), where the first dimension (explaining 34.8 % of the total variance) opposes sites with low 3D complexity (MI, SW, NE and MW on the left), where sediment was the main substrate type (>84 % of average cover) and average macrophyte cover was low to medium (from 7 to 55 %, in MI and NE, respectively), to sites with high 3D complexity (NW and SE on the right), characterised by the highest average rock (9 - 33 %) and macrophyte (57 - 66 %) covers (Table 3). However, annual seasonality also contributed significantly to the environmental variations in the lagoon. First, although macrophyte cover varied mainly by sampling site (ANOVA,  $p < 0.001$ ), this parameter also showed some level of temporal variation at some locations (ANOVA,  $p < 0.001$ ; Fig. 4). Macrophyte cover at SE was significantly the highest in periods 1 and 2 (with means of  $80.3 \pm 6.9$  and  $100.0 \pm 0.0$  % respectively), before decreasing in period 3 (to a minimal value of  $23.3 \pm 7.1$  %) and increasing again in period 4 ( $52.6 \pm 1.7$  %). Although not significant due to high intra-site variability, temporal trends in macrophyte coverage were also observed for NW, MW, NE and SW, with mean values ranging from 9 to 49 % depending on the site (Fig. 4). When reflected in temporal fluctuations in macrophyte biomass (particularly marked at SE, MW and SW, Table 3), these changes affected habitat characteristics by modulating habitat 3D structure. However, annual seasonality in the Prevost lagoon mostly contributed to environmental variation through temporal changes for the three water parameters investigated (Fig. 3). These changes

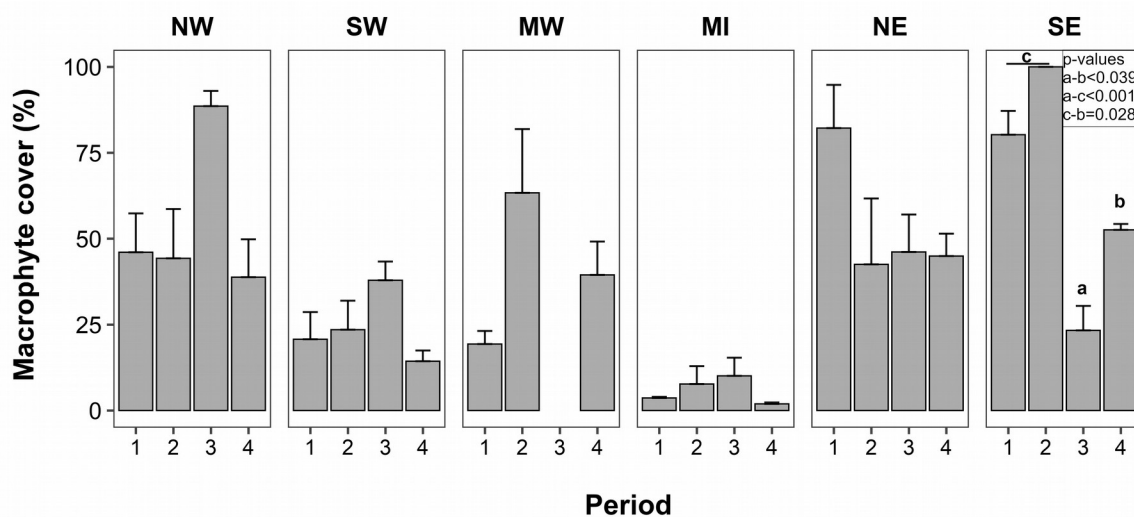
were only statistically significant for temperature and Chlorophyll *a* concentration (ANOVAs,  $p < 0.023$ ), but salinities in the lagoon globally followed the same seasonal cycle than local temperatures, increasing from period 1 to period 3 and decreasing in period 4 (Fig. 5a and 5b). Temperature variations were most pronounced, ranging from 2.1 (at SW, in period 1) to 28.3 °C (at NW, in period 3) while local salinities varied mainly between 31.1 (at SW, in period 1) and 42.9 (at NE, in period 3) only, except in period 4 when a minimum value of 25.5 was observed at NW. Chlorophyll *a* concentrations also showed a clear temporal trend (ANOVA,  $p = 0.023$ ; Fig. 5c), with values at most sites starting relatively low (between 0.5 and 1.5  $\mu\text{g.L}^{-1}$ ) in periods 1 and 2, then increasing significantly to values generally between 2.7 and 4.0  $\mu\text{g.L}^{-1}$  in period 3, and decreasing to values globally between 1.5 and 3.3  $\mu\text{g.L}^{-1}$  in period 4. The second dimension of the PCA (explaining 22.7 % of the total variance) illustrates these temporal trends. Indeed, it contrasts the sampling events, mainly in period 1 and 2, when the values for temperature, salinity and Chlorophyll *a* concentration were the lowest (Fig. 3b), with the sampling events in period 3 and 4 with high values for all three water parameters (Fig. 3b).



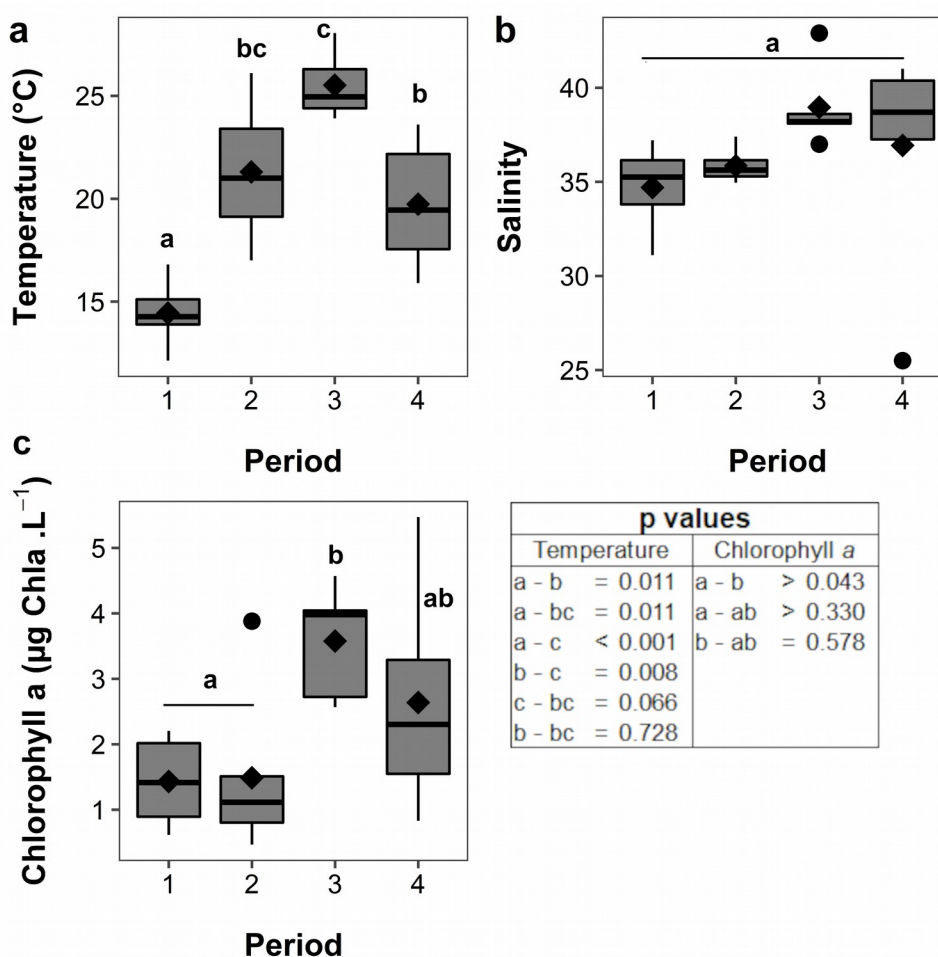
**Fig. 3** (a) Hierarchical clustering of sampling events produced by Ward's method depending on their environmental conditions and (b) biplot of the Principal Component Analysis (PCA) investigating environmental variation in the Prévost lagoon. Codes for samples (in bold) include both the sampling period (1 = March-April, 2 = May-June, 3 = July-August, 4 = September-October) and the site name (see Fig.1 for abbreviations and site location). Grey shades on both figures illustrate the three distinct groups of microhabitats retained: L3D-LWP for “Low 3-Dimensional complexity and Low Water Parameters”, H3D-VWP for “High 3-Dimensional complexity and Variable Water Parameters” and V3D-HWP for “Variable 3-Dimensional complexity and High Water Parameters. On (b), SALI, CHLA, TEMP, MBIOM, DIST, MCOV, MRICH, ROCK and SEDI correspond to salinity, Chlorophyll a concentration, water temperature, macrophyte biomass, distance to the inlet channel, macrophyte cover, rock coverage and sediment coverage, respectively. Grey shades illustrate the three distinct groups of microhabitats, L3D-LWP for “Low 3-Dimensional complexity and Low Water Parameters”, H3D-VWP for “High 3-Dimensional complexity and Variable Water Parameters” and V3D-HWP for “Variable 3-Dimensional complexity and High Water Parameters. The \* symbol indicates the few sampling events for which the salinity data was



missing. To allow positioning them on the PCA, these events were attributed the mean overall salinity in the lagoon at this period. For period 3, the station MW was not sampled so it does not appear on the graph. Salinity data were missing for the two sampling events marked by an asterisk, their position on the biplot were estimated using the mean value of the other four other stations at this period.



**Fig. 4** Mean macrophyte cover at each sampling site (for site location refer to Fig. 1) over the four periods sampled (1= March-April, 2= May-June, 3= July-August, 4=September-October). Error bars correspond to standard errors. Note that the MW station could not be sampled in period 3, it was therefore not included in the statistical tests. Letters and p-values indicate results of post-hoc multiple comparisons (T-test performed after ANOVA and applied to macrophyte cover at each site) with p-values inferior to 0.05 corresponding to significant differences. The absence of letters indicates when the variations found were not significant.



**Fig. 5** Evolution of (a) water temperature, (b) salinity and (c) Chlorophyll a concentration over the four periods sampled (1= March-April, 2= May-June, 3= July-August, 4=September-October). In each box-plot, the dark full line represents the median and the dark square the average value for all stations. Box delineations correspond to 25 and 75 percentiles and vertical bars to 5 and 95 percentiles. When present, outliers are indicated by dark circles.

As a result of these complex spatio-temporal variations in environmental conditions, some sites in the lagoon (e.g. NE, SW, MW) were assigned to a different microhabitat type during certain sampling periods (Fig. 3) and microhabitat type assignment remained stable over most of the survey period for SE, MI, NW, and NE only. The primary type of microhabitat available over the survey period (40% of sampling events, spread over the six study sites) was one with Variable 3-Dimensional complexity and High Water Parameters (V3D-HWP). It gathered all the sampling events from period 3, but also some from period 2 and 4 (at MW and NE), characterized by the highest (Tukey test,  $p \leq 0.04$ ) water temperatures, salinities and Chl *a* concentrations (Fig. 3, Table 2). Rock and macrophyte covers in this microhabitat type were variable but significantly lower (Table 2, Tukey test,  $p \leq 0.03$ ) than in the next most abundant (30% of sampling events, in all periods but only at three different sites) microhabitat type (H3D-VWP, characterized by a 'High 3-Dimensional complexity and Variable Water Parameters'). This latter grouped together all the sampling event where the highest values

of 3-Dimensional complexity were observed, i.e. most of those at NW and SE, plus those at MW during period 2, when the macrophyte cover at this site was the highest (Table 2, Fig. 3). Its values for water parameters were comparable (Tukey test,  $p > 0.640$ ) to those observed in the last microhabitat type identified (L3D-LWP, for 'Low 3-Dimensional complexity and Low Water Parameters'), but their variability was much higher (Table 2). The L3D-LWP microhabitat type also represented 30% of the sampling events but only at four different sites and in three sampling periods. Indeed, it regrouped sampling events characterized by the lowest temperature, salinity and Chlorophyll *a* values (observed during periods 1 and 2, but also at MI in period 4), essentially at sites with very low 3D structure (Fig. 3, Table 2). This was particularly clear for MI, where the average macrophyte cover and biomass were the lowest of all sites, and for SW in period 1 and 2, when the macrophyte cover was less than 25% (Table 3, Fig. 4). This was also the case for NE in period 1: although the local macrophyte cover was of 82% in this period, the corresponding macrophyte biomass was low (6.3 g. quadrat<sup>-1</sup>) as it was only due to the presence of flat green macroalgae (*Ulva spp.*) spread in a thin layer over the bottom.

**Table 3** Global mean values ( $\pm$  standard deviations) at every sampling sites (for site codes see Fig 1) for the nine variables retained to describe environmental variation in the Prévost lagoon, and their respective contributions to the axis 1 and 2 of the PCA (see Fig. 3 for code).

Environmental variables	Code	Site						Contribution (%)	
		NW	SW	MW	MI	NE	SE	Axis 1	Axis 2
Sediment cover (%)	SEDI	60.7 $\pm$ 16.0	84.9 $\pm$ 22.4	100 $\pm$ 0.0	100 $\pm$ 0.0	98.4 $\pm$ 3.2	40.0 $\pm$ 20.1	23.4	0.5
Rock cover (%)	ROCK	8.5 $\pm$ 12.5	0.3 $\pm$ 1.5	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	1.2 $\pm$ 5.5	33.0 $\pm$ 28.0	22.4	0.1
Macrophyte cover (%)	MCOV	57.3 $\pm$ 30.6	25.5 $\pm$ 17.9	40.7 $\pm$ 26.5	6.8 $\pm$ 10.4	55.2 $\pm$ 35.9	65.7 $\pm$ 33.6	14.8	5.2
Macrophyte richness	MRICH	4.6 $\pm$ 0.9	3.4 $\pm$ 1.0	3.3 $\pm$ 1.0	2.4 $\pm$ 0.7	3.5 $\pm$ 1.5	4.6 $\pm$ 1.6	14.3	1.0
Distance from sea outlet (km)	DIST	2.4 $\pm$ 0.0	1.3 $\pm$ 0.0	2.2 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.0	1.2 $\pm$ 0.0	1.3 $\pm$ 0.0	9.0	4.9
Macrophyte biomass (g/quadrat)	MBIOM	4.4 $\pm$ 3.9	5.9 $\pm$ 8.6	13.3 $\pm$ 23.8	0.7 $\pm$ 2.2	2.1 $\pm$ 3.5	18.8 $\pm$ 29.4	4.7	7.6
Salinity	SALI	34.8 $\pm$ 4.4	36.5 $\pm$ 3.4	39.2 $\pm$ 2.5	36.3 $\pm$ 1.9	38.2 $\pm$ 4.6	37.2 $\pm$ 1.6	4.6	23.8
Chlorophyll a (mg chl.a.m <sup>-2</sup> )	CHLA	2.3 $\pm$ 1.5	2.4 $\pm$ 1.9	2.2 $\pm$ 1.0	1.3 $\pm$ 1.0	3.2 $\pm$ 1.8	1.9 $\pm$ 1.8	4.1	23.3
Temperature (°C)	TEMP	19.7 $\pm$ 6.1	19.8 $\pm$ 6.2	21.4 $\pm$ 6.1	19.3 $\pm$ 4.3	21.1 $\pm$ 4.5	20.6 $\pm$ 4.1	2.8	33.6

### 3.3 Juvenile fish preferential microhabitats

Our results revealed that juvenile fish distribution in the lagoon was non-random, and largely resulted from variations in lagoon microhabitat preferences depending on the species. Due to the low abundance of juveniles in the captures at several sites and on many dates and to a high inter-transect variability in the catches, variations in Indval indexes between microhabitat types could only be assessed for 16 species (Table 4). The corresponding results revealed that, among them, three species (*E. russoi*, *M. cephalus* and *S. pichardus*) occurred in only one microhabitat type, seven species (*C. labrosus*, *D. sargus*, *L. ramada*, *L. saliens*, *P. marmoratus*, *P. microps* and *S. abaster*) excluded one microhabitat and six species (*A. anguilla*, *A. boyeri*, *D. labrax*, *L. aurata*, *S. pavo* and *S. aurata*) frequented all three types of microhabitats. The maximum Indval values observed for each species suggested that V3D-HWP microhabitats were the most widely preferred in the Prévost lagoon. Indeed, they were preferentially used by *C. labrosus*, *D. labrax*, *E. russoi*, *L. saliens*, *P. microps*, *S. pavo* and *S. pilchardus*, but also by *A. boyeri*, although the juveniles of this abundant resident species were also strongly associated to H3D-VWP microhabitats (Table 4). In comparison, only four of the 16 species (*A. anguilla*, *L.*

*aurata*, *L. ramada* and *P. marmoratus*) preferentially selected L3D-LWP microhabitats and two (*M. cephalus* and *S. aurata*) that of the H3D-VWP type. Habitat preference for the juveniles of *D. sargus* and *S. abaster* were less clear, even though both species seemed to prefer V3D-HWP microhabitats to the H3D-LWP ones (Table 4).

**Table 4** Values for the Indval index illustrating the affinity of different fish species for the three microhabitat types identified by hierarchical clustering (see Fig. 3 for code). Note that data for the MW site in period 3 and the MI and MW sites in period 1 were excluded from this analysis because they were missing or incomplete.

	Indval index		
	L3D – LWP	H3D – VWP	V3D – HWP
<i>A. anguilla</i>	17.4	3.2	0.4
<i>A. boyeri</i>	1.1	30.9	45.3
<i>C. labrosus</i>	0.0	1.1	10.0
<i>D. labrax</i>	0.3	3.2	84.8
<i>D. sargus</i>	0.0	5.9	6.2
<i>E. russoi</i>	0.0	0.0	8.3
<i>L. aurata</i>	20.7	3.1	0.2
<i>L. ramada</i>	32.3	0.2	0.0
<i>L. saliens</i>	0.0	1.0	15.6
<i>M. cephalus</i>	0.0	16.7	0.0
<i>P. marmoratus</i>	43.5	0.0	0.3
<i>P. microps</i>	1.7	0.0	18.8
<i>S. pavo</i>	0.8	1.7	12.9
<i>S. pilchardus</i>	0.0	0.0	6.7
<i>S. aurata</i>	19.3	34.1	1.0
<i>S.abaster</i>	0.0	3.0	4.6

The co-inertia analysis (RV = 0.3) allowed to further specify the environmental parameters at the origin of microhabitat preference for each species (Fig. 6). Indeed, its first three dimensions explained 81.4 % of the common variability between lagoon environmental parameters and species abundances. Dimension 1 (44.9 % of the total inertia) reflected an increasing gradient for all water parameters (temperature, salinity and Chlorophyll *a* concentrations), whereas dimension 2 (20.6 % of the total inertia) opposed microhabitats close to the sea outlet and characterized by high sediment cover and low macrophyte richness, to microhabitats far from the sea outlet and combining high rock cover and high macrophyte richness (Fig. 6a). Dimension 3 (15.9 % of the total inertia) reflected a joint gradient of increasing macrophyte cover (and biomass) and increasing distance from the sea outlet (Fig. 6b). Confronting the positions of environmental variables and juvenile fish abundances on the co-inertia graphs showed that most of the species preferentially observed in the V3D-HWP microhabitat type mainly responded to high values for water parameters, although differently (Fig. 6a). The juveniles of *A. boyeri* were found to mainly respond to high Chlorophyll *a* concentrations (Correlation Coefficient = 0.52), and those of *S. pavo* to high salinities (0.44). *D. labrax* and *L. saliens* juveniles were mainly associated to higher temperatures (0.28 and 0.52, respectively), although they also positively responded to high macrophyte covers (0.25 and 0.28, respectively, Fig. 6b). For *P. microps*, higher juvenile abundances were associated to joint increases in water salinity (0.40) and Chlorophyll *a* concentration (0.38, Fig. 6a), while

for *E. russoi* they positively responded to joint increases in Chlorophyll *a* concentration (0.27) and macrophyte richness (0.27, Fig. 6a and 6b). Only *S. pilchardus* exhibited a higher sensitivity to substrate type than to water parameters, avoiding microhabitats with important sediment covers (-0.40, Fig. 6b). The distribution of the two species associated with H3D-VWP microhabitats, *S. aurata* and *M. cephalus*, was drawn by high habitat 3D complexity, but mainly also by the distance to the sea outlet (0.21 and 0.33, respectively), and by low water parameters, comparable to those observed in L3D-LWP microhabitats (Fig 6). The position for *M. cephalus* illustrated the affinity of its juveniles with microhabitats (like SE and MW) with important rock (0.15) and low sediment (-0.19) covers, while that of *S. aurata* mainly reflected its affinity with high macrophyte covers (0.21) and diversity (0.19). *M. cephalus* responded negatively to high salinities (-0.70), and *S. aurata* to high temperatures (-0.61, Fig 6a). Finally, juvenile distribution in the four species preferentially associated with L3D-LWP microhabitats, was drawn by different environmental parameters. For both *L. aurata* and *L. ramada*, juveniles were found to be mainly sensitive to water parameters, but they mainly responded negatively to increasing temperature (-0.37) or salinity (-0.33), respectively (Fig. 6b). Conversely, the juveniles of *P. marmoratus* were preferentially attracted to microhabitats close to the sea outlet with a low macrophyte cover (-0.36). Finally, the juveniles of *A. Anguilla* seemed to globally prefer habitats with a significant macrophyte cover (0.46), but from only a few macroalgal species (of low 3D structure), as illustrated by their negative response to macrophyte richness (-0.28).

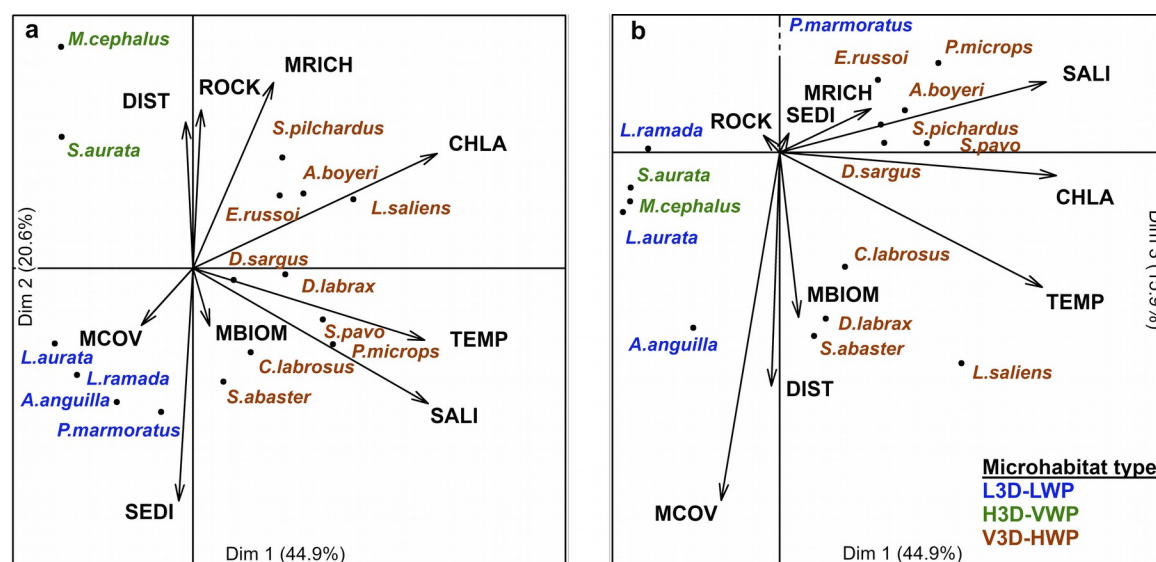
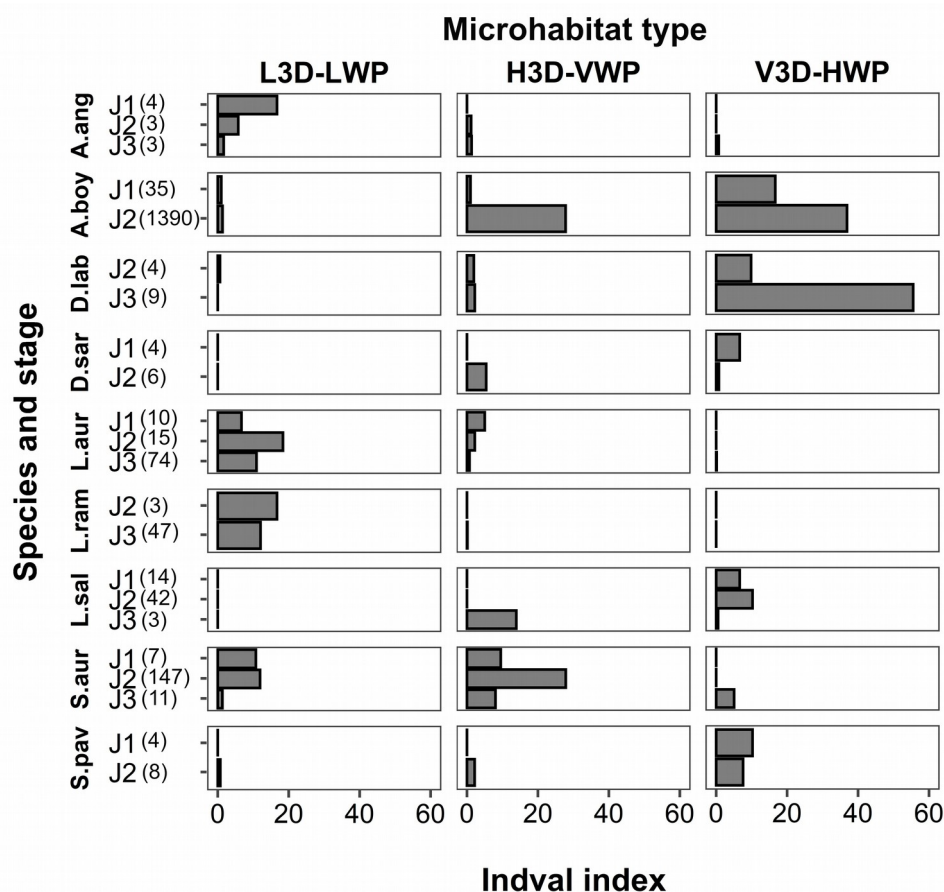


Fig. 6 Results from the co-inertia analysis confronting environmental variables (in bold) and juvenile fish abundances (in italic) for all periods grouped, projected along the first three dimensions: (a) plan formed by dimension 1 and 2 and (b) plan formed by dimensions 2 and 3. Codes for environmental variables are indicated in Table 2. Colors refer to fish species preferential type of microhabitat from IndVal analysis (see Table 4). On (b), note that a gap was added on the axis for dimension 3 in order to allow fitting the projection for *P. marmoratus* on the graph. Note that data for the MW site in period 3 and the MI and MW sites in period 1 were excluded from the analysis because they were missing or incomplete.

Due to low sample sizes (see above), shifts in juvenile microhabitat preferences with growth could only be assessed for nine species. The corresponding results revealed different strategies of lagoon habitat use among them. Hence, only in two species (*L. aurata* and *L. ramada*) did the preferred microhabitat (L3D-LWP) remain unchanged across all the juvenile stages sampled (Indval = 6.7 to 18.3, Fig. 7). In all the remaining species, at least two different microhabitat types were successively preferred at the juvenile stage, but substantial differences in habitat preference were observed between species. The juveniles of *D. sargus* and *L. saliens* were found to both prefer V3D-HWP microhabitats at the J1 stage, and H3D-VWP microhabitats at later juvenile stages (Fig. 7). In *D. labrax*, although J2 and J3 juveniles were found in both H3D-VWP and V3D-HWP microhabitats, J3 juveniles exhibited a significant preference for the V3D-HWP microhabitat type (Indval = 55.6, Permutational test,  $p = 0.004$ , Fig. 7). In *A. boyeri* and *S. pavo*, the juveniles were largely restricted to V3D-HWP microhabitats at the J1 stage, but they then widened their environmental niche, using both V3D-HWP (Indval = 36.9 and Indval = 7.6, respectively) and H3D-VWP (Indval = 27.8 and Indval = 2.2 respectively) microhabitats at the J2 stage (Fig. 7). In *S. aurata*, all the juveniles preferred H3D-VWP microhabitats (Indval = 8.0 - 27.8), but their secondary preferential type of microhabitat shifted from L3D-LWP, at the J1 (Indval = 10.5) and J2 (Indval = 11.9) stages, to V3D-HWP, at the J3 stage (Indval = 5.1, Fig. 7). Finally, at least the J1 and J2 juveniles of *A. anguilla* clearly mainly used L3D-LWP microhabitats (Indval = 5.8 to 16.7), but only where significant macroalgal cover was observed. In overall, the J1 juveniles of most species seemed to prefer V3D-HWP (4 species) or L3D-LWP (4 species) microhabitats. H3D-VWP microhabitats were rather preferred by J2 (3 species) or J3 (2 species) juveniles, but sometimes alongside at least one other habitat (4 species).



**Fig. 7** Values for the Indval index illustrating the affinity of the successive juvenile stages (J1, J2 and J3) of different fish species for the three microhabitat types identified by hierarchical clustering (see codes in Fig. 2). For each species and ontogenetic stage, the number of individuals captured is indicated in parentheses. Abbreviations refer to species' names: A.ang = *Anguilla anguilla*, A.boy = *Atherina boyeri*, D.lab = *Dicentrarchus labrax*, D.sar = *Diplodus sargus*, L.aur = *Liza aurata*, L.ram = *Liza ramada*, L.sal = *Liza saliens*, S.aur = *Sparus aurata*, S.pav = *Salaria pavo*. Note that data for the MW site in period 3 and the MI and MW sites in period 1 were excluded from this analysis because they were missing or incomplete.

## 4. Discussion

This fine scale study of the microhabitats and juvenile fish assemblages of the Prévost lagoon allowed clarifying the value of lagoon habitats as nursery sites for Mediterranean fish. While previous works had highlighted differences in environmental quality between lagoons for juvenile fish growth and survival (e.g Vasconcelos et al. 2007; Chaoui et al. 2012; Isnard et al. 2015), very few attempts had been made so far to explain these differences and relate them to differences in lagoon habitat characteristics (Franco et al. 2006a; Franco et al. 2010; Escalas et al. 2015). In this respect, our results demonstrate that juvenile fish are not randomly distributed in coastal lagoons and that their preferential microhabitats differ according to both the species and the ontogenetic stage. This supports the hypothesis that the value of Mediterranean lagoons as nursery

habitats for fish is defined at the microhabitat scale, with important consequences for both coastal fish conservation and lagoon management.

#### 4.1 Image of the juvenile fish assemblage

The 22 fish species in our captures mainly belonged to nine families (*Atherinidae*, *Moronidae*, *Anguillidae*, *Sparidae*, *Mugilidae*, *Gobiidae*, *Blennidae*, *Soleidae* and *Sygnathidae*) commonly reported in Mediterranean lagoons (e.g Pérez-Ruzafa et al. 2004; Verdiell-Cubedo 2009; Embarek and Amara 2017). This diversity was consistent with the recent results from a two-year monitoring of the lagoon's fish assemblage using fyke nets (Bouchoucha et al. 2012), but represented only a small fraction of the total number of species (61) reported in the lagoon over the past 10 years (Kara and Quignard 2018d). This is not particularly surprising as our survey only targeted juvenile stages and several species only enter the lagoon as adults. Because our survey only lasted from March to October in 2019, we also probably missed several rare species and some migratory ones that only visit the lagoon during winter. Lastly, most of our catches were made in the shallower parts of the lagoon, and with a small beach seine, which is most effective for sampling small, slow swimming benthic-demersal fish (Franco et al. 2012). While small juvenile fish are known to concentrate along the shallow banks of coastal lagoons (Verdiell-Cubedo 2009), large fish tend to prefer deeper areas (Stoll et al. 2008). This partly explain the high numerical dominance of *A. boyeri* juveniles in our samples, and the low representation of benthic species and large specimens in the catch. However, the selectivity of the beach seine may also be an important factor with this regard. Indeed, although this sampling gear provided the most comprehensive estimate of fish diversity at most sites, the use of cast and dip nets allowed to obtain a more complete picture of the juvenile fish community at some sites. This confirmed the relevance of these two later fishing gears for sampling fish in the presence of rocks or thick macroalgal mats that reduce the efficiency of the beach seine (Říha et al. 2008). In particular, the dip net proved to be the most effective in catching the smallest juveniles of most migratory demersal species (e.g. *Sparidae* and *Mugilidae*), which usually live in small schools and flee or hide quickly at the slightest alarm. Unfortunately, the catches with this fishing gear were not standardized enough to be included in our quantitative analysis of fish preferential microhabitats. However, our results call for the combination of several fishing gears with different selectivity and operating modes when sampling lagoon juvenile assemblages, not only to provide a more realistic picture of the species present, but also to better evaluate the respective importance of lagoon microhabitats of contrasting structural complexity for the local juvenile ichthyofauna.

The choice of the spatio-temporal scale is central when studying variations in the characteristics of fish assemblages and trying to unveil fish habitat preferences in Mediterranean lagoons. Indeed, as shown for example in the Mar Menor (Spain), hydrological conditions, habitat productivity and structure and fish assemblages in these shallow ecosystems can all display a high variability at different spatial and temporal scales (Pérez-Ruzafa et al. 2007b). Lagoon fish assemblage in particular can vary at small



spatial scales, depending on substrate type, so sampling at the micro-habitat level is essential to properly describe the relationship between fishes and lagoon habitats, especially at the juvenile stage (Maci and Basset 2009). Lagoon fish assemblages also vary on a variety of temporal scales, with seasonal, monthly, but also fortnightly changes (Pérez-Ruzafa et al. 2007b). With this regard, our sampling strategy allowed to capture most, but not all, of the temporal variability in fish distribution over the period surveyed. Indeed, in most sites, sampling was conducted at the monthly scale, but only during the day. As the catchability and distribution of fish can fluctuate in the course of a day according to species circadian rhythms and feeding periods (Thiel et al. 1995; Rountree and Able 2007), the spatial image of the juvenile assemblage provided here may not be fully accurate, especially for nocturnal species. This also likely biased the assessment of the value of microhabitats, at least for some species. For example, while the juveniles of *A. anguilla* are usually associated to substrates with high complexity (Table 5), we mainly captured them at sites where sediment (mud) dominated, although covered by dense mats of *Ulva* spp. Since *A. anguilla* is mainly nocturnal and generally display a cryptic behaviour during the day (Neveu 1981; Baras et al. 1998), this habitat preference might reflect the need for its juveniles to hide in macroalgae mats to limit predation during their daily resting hours. Night sampling might have revealed a different pattern of habitat use for this species, but also for other nocturnal feeders such as *S. solea* and *A. boyeri* (Lagardère et al. 1998; Pulcini et al. 2008). More comprehensive sampling at the nycthemeral scale would therefore allow to considerably deepen our understanding of the value of the different types of lagoon microhabitats, notably by assessing whether fish juveniles preferentially use them when foraging, or for protection (Nagelkerken et al. 2015).

**Table 5** Reported recruitment periods, microhabitat preferences and trophic ecology for the juveniles of the main fish species captured in the Prévost lagoon. For each species, two to three juvenile stages (J1, J2 and J3) can be distinguished based on fish total length (TL in mm). In the sub-column “Substrate”, the three items refer to the position of fish in the water column (P), the type of preferred substrate (S) and the preference in macrophyte cover (MC). In each case, two to three juvenile stages (J1, J2 and J3) can be distinguished based on juvenile length (total length TL in mm). When no information could be in the literature, asterisks were added to indicate that the information given refers to that for the species in general.

Species	Recruitment periods (20)	Stage	TL (mm)	Microhabitat preferences			Feeding functional group		References	
				Substrate	Temperature range	Salinity range	Diet	Microhabitat preference	Feeding functional group	
<i>A. boyeri</i>	Apr-Jul	J1	< 30	P : middle S : soft (sand-mud) MC : variable*	0-30°C *	5 -56*	Planktivore (zooplankton, phytoplankton)	19, 22	3, 16, 18	
		J2	30 - 45				Benthivore-Planktivore (hyperbenthos, zooplankton)			
<i>A. anguilla</i>	Dec-Mar	J1	< 60	P : bottom S : hard (pebbles) MC : high	1 - 35°C	0-35	No feeding-planktivore (zooplankton)	12, 26, 38,40 46,	7, 29	
		J2	60 - 150				Benthivore			
		J3	> 150	S : hard (gravel) MC : high			Benthivore-Piscivore (meiobenthos, macrobenthos, fish)			
<i>D. labrax</i>	May-Jul	J1	< 25	P : middle S : soft (mud) MC : high	5 – 33 °C	3 – 33	Benthivore-Planktivore (hyperbenthos, zooplankton)	13, 32, 34	3, 15, 18	
		J2	25 - 30	NA			Benthivore-Piscivore-Planktivore (hyperbenthos, zooplankton , fish)			
		J3	> 30	P : middle S : soft (sand-mud) MC : high			Benthivore-Piscivore (hyperbenthos, fish)			

## 4.2 Variations in the global juvenile fish assemblage

In spite of the sampling biases mentioned above, we are confident that our study provides relevant information on fine-scale spatio-temporal variations in juvenile fish assemblages and on juvenile microhabitat preferences for most fish species in the Prévost lagoon, at sizes below 10 cm. It is in this size range that the information is most valuable because the smallest size classes are the most critical for survival in fish, and the most likely to be sensitive to microhabitat features, as small specimens have low swimming abilities and therefore require protection from predators (Dahlgren and Eggleston 2000; Nagelkerken et al. 2015).

From the temporal point of view, juvenile fish assemblages in Mediterranean lagoons are commonly characterized by strong variability due to the seasonality of lagoon use by juvenile fish (Aliaume et al. 1993; Malavasi et al. 2004; Maci and Basset 2010). This seasonality is thought to be mainly driven by species-specific response and adaptability to environmental factors, notably water temperature and phytoplanktonic production (Marshall and Elliott 1998; Pérez-Ruzafa et al. 2004), or salinity (Drake and Arias 1991; Marshall and Elliott 1998). However, cycles of migration and reproduction of migrant and resident fish species, which reflect their evolutionary adaptations to exploit environmental conditions favouring the growth and survival of their early life stages (Marshall and Elliott 1998), can sometimes prevail on seasonal patterns in local environmental parameters (Potter et al. 1986). This is apparently the case in the Prévost lagoon. Thus, the abundant juvenile catches observed despite the drops in both water temperatures and Chlorophyll *a* concentration in period 4, were due to the massive recruitment of most local resident species, in particular *A. boyeri*, *S. pavo*, (Table 5), *P. marmoratus*, *P. microps* and *S. abatser* (Franzoi et al. 1993; Malavasi et al. 2005; Leitão et al. 2006) in the late summer early autumn. Conversely, migratory species like *S. aurata*, *L. ramada*, *L. aurata* and *D. labrax*, which all recruit from early spring to early summer in the Mediterranean (Koutrakis et al. 1994; Mariani 2006; Martinho et al. 2008), dominated in the comparatively small catches of periods 1 and 2.

Besides these biological considerations, disentangling the respective roles of water temperature, primary production and salinity in the spatio-temporal evolution of the juvenile fish assemblage in the Prévost lagoon is complicated. Temperature is known to have a major influence on fish physiology and life cycle (Beitinger and Fitzpatrick 1979), so juvenile fish assemblage composition primarily depends on species' optimal thermal ranges. Here though, average temperatures in the lagoon only varied from 12.1 to 28.3 °C, remaining within the tolerance range of most of the species captured (Table 5). Therefore, even if water temperature probably affects the global list of species found in the lagoon, it was not the primary direct driver for the observed temporal changes in juvenile fish abundance. Nonetheless, in estuarine and lagoon systems, the primary productivity cycle coincides with that of temperature, usually peaking in the summer (Murrel and Lores 2004; Bertolini et al. 2021), and fish abundances, notably at the larval and juvenile stages, usually follow this annual cycle (Pérez-Ruzafa et al. 2004; Kristiansen et al. 2011). Our study tends to confirm this coupling since the global juvenile

fish abundance in the Prévost lagoon was higher during periods 3 and 4, when primary productivity was at its highest. However, this trend was primarily due to temporal fluctuations in the abundance of juvenile *A. boyeri*, which largely dominated in the local catches. Because this pelagic species is primarily planktivorous (Table 5), it not surprising that the evolution of its abundance follows that of lagoon planktonic productivity. However, it is possible that the dominance of *A. boyeri* in the catches partly masked contrasted response of other, less abundant, species to temporal variations in temperature, at least in certain parts of the lagoon. Notably, the fact that *S. aurata* is sensitive to high temperatures (Heather et al. 2018), probably explains their lower abundance in period 2 at the only site where temperatures  $>25^{\circ}\text{C}$  were recorded (MW).

Disentangling the respective roles of temperature and salinity is also complicated because the two factors globally covaried over much of the period studied. In estuarine environments with strong haline gradients, salinity is the main driver for species' distribution, depending on their respective tolerance ranges (Gordo and Cabral 2001; Maci and Basset 2010; Rodríguez-Climent et al. 2013). However, in the Prévost lagoon, the salinity range during our survey (25.5 - 42.9) was within the tolerance limits for most species (Table 5) and spatial salinity gradients were globally weak irrespective of the sampling period. Therefore, temporal changes in salinity probably only influenced the composition of the juvenile fish assemblage in certain parts of the lagoon, where extreme values were recorded. Notably, the fact that *M. cephalus* juveniles are attracted to lower salinities (Cardona 2006), probably explains their exclusive presence in period 4 at the NW site, where the minimum salinity in our survey (25.5) was measured. Differences in the spatial distribution of the two resident *Gobiidae* species captured within the Prévost lagoon in period 3 can also partly be attributed to salinity: at this time of the year, *P. microps*, which has higher osmoregulatory abilities than *P. marmoratus* (Rigal et al., 2008), was observed at the NE site (where the salinity was above 40), whereas *P. marmoratus* was exclusively observed at MI (where the salinity was close to that of the sea).

The limited spatial differences in water parameters in the lagoon during each sampling period allowed to investigate the effect of microhabitat structural heterogeneity on juvenile fish abundance and diversity. Small-bodied aquatic organisms, such as macroinvertebrates and fish juveniles, are known to respond strongly to habitat complexity and heterogeneity, which provide physical structure for protection and offer a diversity of feeding grounds (e.g. Kingsford and Choat 1985; Verdiell-Cubedo 2009; Mercader et al. 2017; Ferrari et al. 2018). In the Prévost lagoon the most complex and structured microhabitats (H3D-VWP and V3D-HWP types), characterized by heterogeneous substrates and/or the presence of macrophytes, were those with the highest juvenile fish diversity and abundance. In contrast, low values for these two parameters were observed in soft-bottom microhabitats, notably where the macrophyte canopy was reduced (i.e. in the L3D-LWP microhabitat type). Because the presence of rocks is scarce in the Prévost lagoon (they are only observed at SE and NW), macrophyte cover can be considered as the main local source of habitat structural complexity (Menu et al. 2019). With this regard, macroalgae were observed in most of the sites sampled, while

seagrasses were only present within a small area surrounding the SW site. Seagrass meadows are known to provide refuge and host a diversity of prey for juvenile fish, therefore their contribution to lagoon nursery function is largely recognized (Thiriet 2014). This is less common for macroalgae beds (McDevitt-Irwin et al. 2016), which are considered as unstable microhabitats because of their seasonal cycle (Holmquist 1997; Bachelet et al. 2000). In the present work, the impact of this seasonality on microhabitat structure was observed at various sites, notably at SE, where macrophyte covers varied markedly according to the period. Despite this variability, the attractiveness of macroalgae beds for juvenile fish was particularly clear. Indeed, maximum values for global fish abundance and species richness during the three first sampling periods were consistently observed at the NE, SE and/or NW sites, where macrophyte cover and biomass were maximum. This confirmed previous suggestions that vegetated microhabitats globally attract higher numbers of fish juveniles than bare soft substrates (Verdiell-Cubedo 2009), and that macroalgae beds are good substitutes to seagrass meadows as nursery habitats for fish (Sogard and Able 1991). Even within seagrass beds, the presence of macroalgae can increase local fish diversity and abundance, as they too enhance protection from predators (Adams et al. 2004; Woodland et al. 2019) and attract many invertebrates (Diehl and Kornijów 1998; Nohrén and Odelgård 2010), thus reducing food competition between the juvenile fish that feed on epibenthic fauna.

#### 4.3 Differences in juvenile microhabitat preferences

This study confirmed that small-scale habitat use within Mediterranean lagoons largely differs between species, depending on their respective morphology and ethology (Kara and Quignard 2018d). For example, the fact that *S. abaster* juveniles were almost exclusively found in the presence of dense macroalgae beds (mainly in *Chaetomorpha* sp. mats) is probably linked to their body shape, which allow them to easily camouflage within the macrophyte canopy (Malavasi et al. 2007; Selfati et al. 2019). Likewise, the fact that *P. marmoratus* juveniles showed a marked affinity for the MI and SW sampling sites, with high sediment but low macrophyte cover (L3D-HWP microhabitat type), is probably due to the fact that Gobiids are morphologically adapted to bare soft substrates, on which they can easily hide and camouflage (Anne-Marie et al. 1980). The same applies to the few juveniles of *S. solea* that we captured in this study (Post et al. 2017). However, species' microhabitat preference in the Prévost lagoon apparently also depended on their diet and feeding behaviour. For example, the juveniles of *L. aurata* and *L. ramada* preferentially selected microhabitats with bare soft substrate and low macrophyte cover (L3D-LWP microhabitat type), confirming previous similar observations in the Mar Menor and Venice lagoons (Franco et al. 2006a; Verdiell-Cubedo 2009). This is likely due to their diet, as the two species are partially detritivores and feed on the fine organic fraction of the sediment (Table 5). Similarly, the strong association of *D. labrax* juveniles with high macrophyte covers in our study (notably at the SE and NE sites) could be related to their diet (Table 5), as this species is known to mainly feed on the hyperbenthos (Ferrari and Chierigato 1981; Arias and Drake 1990; Franco et al. 2008), which usually thrive on macroalgae mats (Bachelet et al. 2000). So far, *D. labrax*

juveniles have been reported in various types of microhabitats though, ranging from unvegetated mudflats to heterogeneous substrates with high macroalgae covers (Gordo and Cabral 2001; Malavasi et al. 2004; Verdiell-Cubedo 2009; Ribeiro et al. 2012). Such diversity might reflect local differences in biotic settings among locations, as juvenile distribution in fish often aims at avoiding interspecific competition for food (Rooper et al. 2006; Nunn et al. 2012). This later strategy is also commonly observed in *Gobiidae* species with similar diets (Wilkins and Myers 1992; Leitão et al. 2006). In the Prévost lagoon, this could also partly explain, together with the interspecific differences in salinity tolerance mentioned above, why *P. microps* juveniles were essentially found in V3D-HWP microhabitats (NE), and not where the sediment cover was the highest and *P. marmoratus* juveniles were mainly found (i.e. in L3D-HWP microhabitats).

Studies investigating ontogenetic changes in microhabitat preference during juvenile life are rare for Mediterranean lagoon fish, and mostly limited to *Diplodus* species, for which juvenile ontogenetic stages are well described (Vigliola and Harmelin-Vivien 2001; Ventura et al. 2014). The present work thus provides new insights with this regard. It highlighted ontogenetic changes in microhabitat preferences for most of the fish species investigated. In some species, microhabitat changes were particularly subtle. For example, despite slightly extending their niche to V3D-HWP microhabitats with growth, the juveniles of *A. boyeri* exhibited a wide distribution across the lagoon (at all sites but MI) at all periods irrespective of the juvenile stage. They only noticeably avoided L3D-LWP microhabitats, probably because the low planktonic productivity associated with low Chlorophyll *a* concentrations is detrimental to their zooplanktivorous diet (Table 5). Similarly, although *S. pavo* juveniles widened their environmental niche during growth, this shift in habitat preference was restricted to sites (NE and SE) characterized by the notable presence of rocks and macrophyte beds, reflecting the documented attraction to complex structures in *Blennidae*, which typically seek shelter in cavities (Orlando-Bonaca and Lipej 2007). In most species though, microhabitat changes with growth were more pronounced. Among all the species investigated, ontogenetic changes in microhabitat preferences were the most marked in *D. sargus* and *L. saliens*, which were both found to prefer V3D-HWP microhabitats at the J1 stage, and H3D-VWP microhabitats at later juvenile stages. In *Diplodus* species, these habitat shifts have been attributed to a progressive loss of the larval shoaling behaviour and a morphological adaptation to the benthic habitat, with a strong preference for hard substrates (Vigliola and Harmelin-Vivien 2001; Ventura et al. 2014). For the other species, the shift in microhabitat preference with growth was less marked. In *D. labrax*, it only consisted in an increasing affinity for the V3D-HWP microhabitat type, probably due to the gradual change of the species' diet, relying increasingly on benthic invertebrates and small fish (Table 5) which thrive in macroalgal beds (Bachelet et al. 2000). In *S. aurata*, the ontogenetic shift in microhabitat use was even more gradual, with juveniles widely distributed in the lagoon at most periods and using at least two different types of microhabitats, regardless of the ontogenetic stage. As in the Venice lagoon, this progressive change in the species' habitat could reflect its gradual colonization of the lagoon ecosystem inwards from the sea inlets (Redolfi Bristol 2019). However, the avoidance of the MI site by the juveniles of the

species and their preference for H3D-VWP microhabitats at the J2 stage suggest that they are also increasingly seeking substantial algal cover, probably because macroalgae beds attract macroinvertebrates (Bachelet et al. 2000) which are increasingly dominant in their diet (Table 5). This corroborates previous observations in the Mar Menor, where the abundance of *Sparidae* juveniles (including *S. aurata*) is significantly lower on sand beaches than in vegetated habitats (Verdiell-Cubedo et al. 2007) and probably reflects the progressive shift from meiobenthic to macrobenthic prey in *S. aurata* diet (Table 5), as macroinvertebrates are more abundant in macroalgae beds (Bachelet et al. 2000).

#### 4.4 Implication for conservation and management

The most recent definitions for fish nursery sites express the need to consider them, not as unique optimized habitats, but as mosaics of microhabitats with different but complementary functions for juvenile fish (Nagelkerken et al. 2015; Litvin et al. 2018). The overall value of lagoon habitats for a species' recruitment therefore needs to incorporate the quality of each of the successive microhabitats used during the growth of its juveniles. This implies to consider the spatial diversity of microhabitats and their connectivity but also their dynamics, which depends on both the seasonal environmental variability and the evolution of fish needs as they grow. By identifying the most attractive environments for different species and at different juvenile stages, our work provides valuable information on the microhabitat types to be targeted to preserve and improve the quality of Mediterranean lagoons as fish nursery sites. In this regard, our results highlight the primary importance of microhabitats with either a high sediment (MI, SW, NE) or a high macrophyte (SE, NW) cover. Indeed, all the main resident species of commercial interest in the lagoon (*A. boyeri*, *P. marmoratus* and *P. microps*) and most of the migratory ones (e.g. *S. aurata*, *A. anguilla*, *D. sargus*, *D. labrax*, *S. solea*, *L. aurata*, *L. ramada*, and *L. saliens*) were found to use them preferentially, at least during one stage of their juvenile life. As these two types of habitats are common in Mediterranean lagoons, where they usually spread over a significant part of the surface area (Menu et al. 2019), it is likely that they highly contribute to lagoon overall importance for the successful recruitment of coastal fishes (Sogar and Able 1991; Adams et al. 2004; Verdiell-Cubedo et al. 2013). In fish, the earliest juvenile stage is the most vulnerable, and many species tend to settle at sites of high structural complexity where they can easily hide from predators (Tupper and Boutilier 1995; Caddy 2008). However, as observed in the present work, this does not apply to species like gobiids or flatfishes whose protection and feeding rely on bare substrates (Le Luherne et al. 2016). Given the diversity of feeding guilds and the high number of species exploiting the same resources in the fish assemblage of the Prévost lagoon (Table 5), the overall diversity of the microhabitats and the high global productivity in this typical Mediterranean lagoon probably both contribute to reduce competition for food and sustain high juvenile growth and body condition (Willemsem 1980; Isnard et al. 2015). However, even for a given species, the growth and body condition of the juveniles can vary greatly depending on their spatial distribution within the lagoons, due to marked differences in the quality or quantity of local resources

(Escalas et al. 2015). Furthermore, fish microhabitat preferences do not necessarily allow identifying where the best conditions for their growth are found. Indeed, fish distribution results from a mix of abiotic factors but also from complex inter and intra-specific interactions. As shown for *A. boyeri* (Maci and Basset 2010), the earliest stages in fish can be preferentially observed at lagoon sites where environmental conditions (e.g. extremes salinities) exclude some predators but lower body condition. Therefore, once preferred microhabitats are identified for a given species, we suggest that physiological stress and body condition should also be assessed against food availability, environmental parameters, and predation rates to conclude on their potential quality as nursery sites for fish.

The results of the present work also highlight that the microhabitats of lagoon ecosystems are largely intertwined when considering their use as fish nurseries. This connectivity results both from the temporal variability in the extent and spatial location of microhabitat types within each lagoon, and from ontogenetic changes in microhabitat preference during the juvenile life of fish. Given the economic importance of fish (e.g. Emiroglu and Tolon, 2003) and the primary ecological role of their juveniles in lagoon food webs, the potential impact of human intervention in lagoons (even if minor and localized) on the overall quality of these ecosystem for juvenile fish should be carefully considered for the sustainable management of lagoons but also of coastal fisheries. For example, even in large lagoons, the mere creation of some sand beaches along the shores has been shown to result in a significant loss of overall lagoon fish diversity, through the resulting homogenization of the environment and the reduction of the structural complexity of key shallow habitats (Pérez-Ruzafa et al. 2006b; Verdiell-Cubedo et al. 2007). Meanwhile, the construction of breakwaters may locally increase the abundance and diversity of fish, but alter the quality of the water and sediments in their area of influence (Pérez-Ruzafa et al. 2006a). This call for particularly high caution when planning the development and positioning of human activities of in coastal lagoons. From another point of view, the local creation of artificial habitats adapted to the needs of juvenile fish but not adding pressure on the ecosystem could be considered, especially when the restoration of natural habitats is impossible or slow (Mercader et al. 2017). All these actions should be carried out considering local temporal fluctuations in the spatial extent and location of lagoon microhabitat types and their successive use at different ontogenetic stages by several fish species.

## 5. Conclusion

The present study provides valuable insights into the role of microhabitat diversity and variability in coastal lagoons in determining the final value of these heterogeneous ecosystems as nursery sites for fish. In particular, it highlights that even within small lagoons, differences in environmental characteristics are not only marked but also dynamic, with important consequences for the attractiveness of each lagoon area for young fish. Although an overall preference for lagoon areas with substantial macrophyte

cover and three-dimensional habitat structure was observed, microhabitat preferences were found to be both species and ontogenetic stage dependent, with more contrasting environmental requirements in early juveniles. These findings are in line with recent clarifications of the fish nursery concept, which stress the importance of considering each nursery area as a landscape of (micro)habitats with potentially different but complementary ecological functions for juvenile fish (Nagelkerken et al. 2015; Litvin et al. 2018). For a full understanding of the value of coastal lagoons as nursery sites for fish, the information gathered here needs to be further developed by comparing the microhabitat preferences of juvenile fish between different lagoons, or even different types of coastal ecosystems, in the Mediterranean and beyond. This research should consider the effects of global change, as the impact of increasing climatic and anthropogenic pressures in the littoral zone threatens many coastal environments, and will probably affect their quality as nursery sites for juvenile fish.



## References

- Abdi, H., and L.J. Williams. 2010. Principal component analysis. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics* 2: 433–459. <https://doi.org/10.1002/wics.101>.
- Adams, A.J., J.V. Locascio, and B.D. Robbins. 2004. Microhabitat use by a post-settlement stage estuarine fish: evidence from relative abundance and predation among habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 299: 17–33. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.08.013>.
- Albertini-Berhaut, J. 1974. Biologie des stades juveniles de Teleosteens Mugilidae *Mugil auratus* Risso 1810, *Mugil capito* Cuvier 1829 et *Mugil saliens* Risso 1810. *Aquaculture* 4: 13–27. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(74\)90015-5](https://doi.org/10.1016/0044-8486(74)90015-5).
- Aldanondo, N., U. Cotano, and E. Etxebeste. 2011. Growth of young-of-the-year European anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L.) in the Bay of Biscay. *Scientia Marina* 75: 227–235. <https://doi.org/10.3989/scimar.2011.75n2227>.
- Aliaume, C., C. Monteiro, M. Louis, T. Lam Hoai, and G. Lasserre. 1993. Organisation spatio-temporelle des peuplements ichtyologiques dans deux lagunes cotières: au Portugal et en Guadeloupe. *Oceanologica Acta* 16: 291–301.
- Alongi, D.M. 1998. *Coastal ecosystem processes*. New York: CRC Press.
- Aminot, A., and R. Kérouel. 2004. Hydrologie des écosystèmes marins. Paramètres et analyses. Éd. Ifremer, 336p
- Anne-Marie, E., G. Sundmark, and S. Thorman. 1980. The identification of *Pomatoschistus pictus*, P. microps, and P. minutus (Gobiidae, Pisces). *Sarsia* 65. Taylor & Francis: 239–242. <https://doi.org/10.1080/00364827.1980.10431485>.
- Arias, A.M., and P. Drake. 1990. *Estados juveniles de la ictiofauna en los caños de las salinas de la bahía de Cádiz*. *Acuicultura Intermareal*. Cádiz: Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- Bacha, M., and R. Amara. 2009. Spatial, temporal and ontogenetic variation in diet of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) on the Algerian coast (SW Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85: 257–264. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.08.009>.
- Bachelet, G., X. De Montaudouin, I. Auby, and P.-J. Labourg. 2000. Seasonal changes in macrophyte and macrozoobenthos assemblages in three coastal lagoons under varying degrees of eutrophication. *ICES Journal of Marine Science* 57: 1495–1506.
- Baras, E., D. Jeandrain, B. Serouge, and J .C. Philippart. 1998. Seasonal variations in time and space utilization by radio-tagged yellow eels *Anguilla anguilla* (L.) in a small stream. In *Advances in Invertebrates and Fish Telemetry*, ed. Claireaux G. Lagardère JP., Anras ML.B., 187–198. Dordrecht: Springer. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-5090-3\\_22](https://doi.org/10.1007/978-94-011-5090-3_22).
- Barnes, R.S.K. 1980. *Coastal lagoons: the natural history of a neglected habitat*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Beck, M.W., K.L. Heck, K.W. Able, D.L. Childers, D.B. Eggleston, B.M. Gillanders, B. Halpern, et al. 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience* 51: 633–641. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0633:TICAMO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0633:TICAMO]2.0.CO;2).
- Beitinger, T.L., and L.C. Fitzpatrick. 1979. Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish. *American Zoologist* 19: 319–329. <https://doi.org/10.1093/icb/19.1.319>.

- Bertolini, C., E. Royer, and R. Pastres. 2021. Multiple evidence for climate patterns influencing ecosystem productivity across spatial gradients in the Venice lagoon. *Journal of Marine Science and Engineering* 9: 363. <https://doi.org/10.3390/jmse9040363>.
- Bodinier, C., E. Sucre, L. Lecurieux-Belfond, E. Blondeau-Bidet, and G. Charmantier. 2010. Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in the gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 157: 220–228. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.06.185>.
- Borme, D., V. Tirelli, S.B. Brandt, S. Fonda Umani, and E. Arneri. 2009. Diet of *Engraulis encrasicolus* in the northern Adriatic Sea (Mediterranean): ontogenetic changes and feeding selectivity. *Marine Ecology Progress Series* 392: 193–209. <https://doi.org/10.3354/meps08214>.
- Bouchereau, J.-L., O. Guelorget, Y. Vergne, and J.-P. Perthuisot. 2000. The fish fauna in the biological organization of a lagoonal paralic system: the Prevost–Arnel lagoonal complex (Languedoc, France). *Vie Milieu* 50: 19–27.
- Bouchoucha, M., C. Aliaume, Y. Baldi, I. Lebel, Y. Abdallah, L. Thieulle, A. Sofianos, A. Courrat, and M. Lepage. 2012. *Suivi des peuplements ichtyologiques dans les eaux de transition du bassin Rhône-Méditerranée et Corse : Campagne 2010 & 2011*. IFREMER.
- Bruno, D.O., S.A. Barbini, J.M. Díaz de Astarloa, and P. Martos. 2013. Fish abundance and distribution patterns related to environmental factors in a choked temperate coastal lagoon (Argentina). *Brazilian Journal of Oceanography* 61. SciELO Brasil: 43–53.
- Bryan, M.D., and D.L. Scarnecchia. 1992. Species richness, composition, and abundance of fish larvae and juveniles inhabiting natural and developed shorelines of a glacial Iowa lake. *Environmental Biology of Fishes* 35: 329–341. <https://doi.org/10.1007/BF00004984>.
- Bureau du Colombier, S., P. Lambert, and A. Bardonnet. 2008. Is feeding behaviour related to glass eel propensity to migrate? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 80: 323–329. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.08.015>.
- Caddy, John F. 2008. The importance of “cover” in the life histories of demersal and benthic marine resources: a neglected issue in fisheries assessment and management. *Bulletin of Marine Science* 83. University of Miami-Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science: 7–52.
- Cardona, L. 2006. Habitat selection by grey mullets (Osteichthyes: Mugilidae) in Mediterranean estuaries: the role of salinity. *Scientia Marina* 70: 443–455. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70n3443>.
- Cattin MF., G. Blandenier, C. Banasek-Richter, LF Bersier. 2003. The impact of mowing as a management strategy for wet meadows on spider (Araneae) communities. *Biological Conservation* 113(2):179–188.
- Chaoui, L., P. A. Gagnaire, B. Guinand, J. P. Quignard, C. Tsigenopoulos, M. H. Kara, and F. Bonhomme. 2012. Microsatellite length variation in candidate genes correlates with habitat in the gilthead sea bream *S parus aurata*. *Molecular Ecology* 21. Wiley Online Library: 5497–5511.
- Charrad, M., N. Ghazzali, V. Boiteau, and A. Niknafs. 2014. NbClust : An R Package for determining the relevant number of clusters in a data set. *Journal of Statistical Software* 61: 1–36.
- Chervinski, J. 1977. Adaptability of *Chelon labrosus* (Risso) and *Liza saliens* (Risso) (Pisces, Mugilidae) to fresh water. *Aquaculture* 11: 75–79.
- Christensen, M S. 1978. Trophic relationships in juveniles of three species of sparid fishes in the south african marine littoral. *Fishery Bulletin* 76: 389–401.

- Christia, C., and E.S. Papastergiadou. 2007. Spatial and temporal variations of aquatic macrophytes and water quality in six coastal lagoons of western Greece. *Belgian Journal of Botany*. JSTOR: 39–50.
- Cimiterra, N., L. Massinelli, L. Dijoux, J. Oheix, and V. Derolez. 2020. *Diagnostic du compartiment macrophyte dans 17 masses d'eau de transition lagunaires en 2016, 2017 et 2018*. IFREMER.
- Colombano, D.D., A.D. Manfree, TA O'Rear, J.R. Durand, and P.B. Moyle. 2020. Estuarine-terrestrial habitat gradients enhance nursery function for resident and transient fishes in the San Francisco Estuary. *Marine Ecology Progress Series* 637: 141–157. <https://doi.org/10.3354/meps13238>.
- Como, S., C. Lefrancois, E. Maggi, F. Antognarelli, and C. Dupuy. 2014. Behavioral responses of juvenile golden gray mullet *Liza aurata* to changes in coastal temperatures and consequences for benthic food resources. *Journal of Sea Research* 92: 66–73. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.10.004>.
- Como, S., and P. Magni. 2009. Temporal changes of a macrobenthic assemblage in harsh lagoon sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 83: 638–646. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.05.024>.
- Compaire, J.C., R. Cabrera, C. Gómez-Cama, and M.C. Soriguer. 2016. Trophic relationships, feeding habits and seasonal dietary changes in an intertidal rockpool fish assemblage in the Gulf of Cadiz (NE Atlantic). *Journal of Marine Systems* 158: 165–172. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.02.006>.
- Costalago, D., I. Palomera, and V. Tirelli. 2014. Seasonal comparison of the diets of juvenile European anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardina pilchardus* in the Gulf of Lions. *Journal of Sea Research* 89: 64–72. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.02.008>.
- Cuadros, A., J. Moranta, L. Cardona, P. Thiriet, J. Pastor, N.L. Arroyo, and A. Cheminée. 2017. Seascape attributes, at different spatial scales, determine settlement and post-settlement of juvenile fish. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 185: 120–129. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.12.014>.
- Crean, S. R., J. T. A. Dick, D. W. Evans, R. S. Rosell, and R. W. Elwood. 2005. Survival of juvenile European eels (*Anguilla anguilla*), transferred among salinities, and developmental shifts in their salinity preference. *Journal of Zoology* 266: 11–14. <https://doi.org/10.1017/S0952836905006539>.
- Dahlgren, C.P., and D.B. Eggleston. 2000. Ecological processes underlying ontogenetic habitat shifts in a coral reef fish. *Ecology* 81: 2227–2240. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2227:EPUOHS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2227:EPUOHS]2.0.CO;2).
- Dendrinou, P., and J.P. Thorpe. 1985. Effects of reduced salinity on growth and body composition in the European bass *Dicentrarchus labrax* (L.). *Aquaculture* 49: 333–358. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(85\)90090-0](https://doi.org/10.1016/0044-8486(85)90090-0).
- Derolez, V., B. Bec, D. Munaron, A. Fiandrino, R. Pete, M. Simier, P. Souchu, T. Laugier, C. Aliaume, and N. Malet. 2019. Recovery trajectories following the reduction of urban nutrient inputs along the eutrophication gradient in French Mediterranean lagoons. *Ocean & Coastal Management* 171: 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.01.012>.
- Diehl, S., and R. Kornijów. 1998. The influence of submerged macrophytes on trophic interactions among fish and macroinvertebrates. In *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*, ed. Ecological Studies (Analysis and Synthesis), 24–46. New York: Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0695-8\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0695-8_2).
- Dolédéc, S., and D. Chessel. 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology* 31: 277–294. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01741.x>.

- Drake, P., and A.M. Arias. 1991. Ichthyoplankton of a shallow coastal inlet in south-west Spain: Factors contributing to colonization and retention. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 32: 347–364. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(91\)90048-G](https://doi.org/10.1016/0272-7714(91)90048-G).
- Dufour, V., M. Cantou, and F. Lecomte. 2009. Identification of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) nursery areas in the north-western Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89: 1367–1374. <https://doi.org/10.1017/S0025315409000368>.
- Dufrène, M., and P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAI]2.0.CO;2).
- Elliott, M., and F. Dewailly. 1995. The structure and components of European estuarine fish assemblages. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 29: 397–417. <https://doi.org/10.1007/BF02084239>.
- Elliott, M., and K. Hemingway. 2002. *Fishes in estuaries*. Oxford: Blackwell Science.
- Embarek, R., and R. Amara. 2017. Fish assemblage structure in shallow waters of the Mellah Lagoon (Algeria): Seasonal and spatial distribution patterns and relation to environmental parameters. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 47: 133–144. <https://doi.org/10.3750/AIEP/02080>.
- Emiroglu, D. and T. Tolon. 2003. Fish Production and Marketing in the Mediterranean Coastal Lagoons. *New Medit* 2(4):59-62
- Escalas, A., F. Ferraton, C. Paillon, G. Vidy, F. Carcaillet, C. Salen-Picard, F. Le Loc'h, P. Richard, and A.M. Darnaude. 2015. Spatial variations in dietary organic matter sources modulate the size and condition of fish juveniles in temperate lagoon nursery sites. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 152: 78–90. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.11.021>.
- European Commission DG Environment. 2013. *Interpretation manual of European Union Habitats-EUR 28*. Brussels.
- Farrugio, H. 1975. Les muges (poissons, téléostéens) de Tunisie-Répartition et pêche-Contribution à leur étude systématique et biologique. Thesis. Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
- Félix-Hackradt, F.C., C.W. Hackradt, J. Treviño-Otón, A. Pérez-Ruzafa, and J.A. García-Charton. 2014. Habitat use and ontogenetic shifts of fish life stages at rocky reefs in South-western Mediterranean Sea. *Journal of Sea Research* 88: 67–77. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.12.018>.
- Ferrari, I., and A.R. Chiericato. 1981. Feeding habits of juvenile stages of *Sparus auratus* L., *Dicentrarchus labrax* L. and *Mugilidae* in a brackish embayment of the Po River delta. *Aquaculture* 25: 243–257.
- Ferrari, R., H.A. Malcolm, M. Byrne, A. Friedman, S.B. Williams, A. Schultz, Al.R. Jordan, and W.F. Figueira. 2018. Habitat structural complexity metrics improve predictions of fish abundance and distribution. *Ecography* 41: 1077–1091. <https://doi.org/10.1111/ecog.02580>.
- Ferrarin, C., L. Zaggia, E. Paschini, T. Scirocco, G. Lorenzetti, M. Bajo, P. Penna, M. Francavilla, R. D'Adamo, and S. Guerzoni. 2014. Hydrological regime and renewal capacity of the micro-tidal Lesina Lagoon, Italy. *Estuaries and coasts* 37: 79–93.
- Fiandrino, A., A. Giraud, S. Robin, and C. Pinatel. 2012. Validation d'une méthode d'estimation des volumes d'eau échangés entre la mer et les lagunes et définition d'indicateurs hydrodynamiques associés.
- Fiandrino, A., V. Ouisse, F. Dumas, F. Lagarde, R. Pete, N. Malet, S. Le Noc, and R. de Wit. 2017. Spatial patterns in coastal lagoons related to the hydrodynamics of seawater intrusion. *Marine Pollution Bulletin* 119: 132–144. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.03.006>.

- Fouda, M.M. 1995. Life history strategies of four small-size fishes in the Suez Canal, Egypt. *Journal of Fish Biology* 46: 687–702. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb01104.x>.
- Franco, T.P., L.M. Neves, and F.G. Araújo. 2019. Better with more or less salt? The association of fish assemblages in coastal lagoons with different salinity ranges. *Hydrobiologia* 828: 83–100. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3804-8>.
- Franco, A., P. Franzoi, S. Malavasi, F. Riccato, and P. Torricelli. 2006a. Fish assemblages in different shallow water habitats of the Venice Lagoon. *Hydrobiologia* 555: 159–174. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1113-5>.
- Franco, A., P. Franzoi, S. Malavasi, F. Riccato, P. Torricelli, and D. Mainardi. 2006b. Use of shallow water habitats by fish assemblages in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66. Elsevier: 67–83. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.07.020>.
- Franco, A., P. Franzoi, and P. Torricelli. 2008. Structure and functioning of Mediterranean lagoon fish assemblages: A key for the identification of water body types. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79: 549–558. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.05.011>.
- Franco, A., R. Fiorin, M. Zucchetta, P. Torricelli, and P. Franzoi. 2010. Flounder growth and production as indicators of the nursery value of marsh habitats in a Mediterranean lagoon. *Journal of Sea Research* 64: 457–464. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2010.01.006>.
- Franco, A., A. Pérez-Ruzafa, H. Drouineau, P. Franzoi, E.T. Koutrakis, M. Lepage, D. Verdiell-Cubedo, et al. 2012. Assessment of fish assemblages in coastal lagoon habitats: Effect of sampling method. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 112: 115–125. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.08.015>.
- Franzoi, P., R. Maccagnani, R. Rossi, and V.U. Ceccherelli. 1993. Life cycles and feeding habits of *Syngnathus taenionofus* and *S. abasrer* (Pisces, Syngnathidae) in a brackish bay of the Po River Delta (Adriatic Sea). *Marine Ecology Progress Series* 97: 71–81. <https://doi.org/10.3354/meps097071>.
- García-Rubies, A., and E. Macpherson. 1995. Substrate use and temporal pattern of recruitment in juvenile fishes of the Mediterranean littoral. *Marine Biology* 124: 35–42. <https://doi.org/10.1007/BF00349144>.
- Gordo, L., and H. Cabral. 2001. The fish assemblage structure of a hydrologically altered coastal lagoon: The Óbidos lagoon (Portugal). *Hydrobiologia* 459: 125–133. <https://doi.org/10.1023/A:1012510608231>.
- Grati, F., G. Scarcella, P. Polidori, F. Domenichetti, L. Bolognini, R. Gramolini, C. Vasapollo, et al. 2013. Multi-annual investigation of the spatial distributions of juvenile and adult sole (*Solea solea* L.) in the Adriatic Sea (northern Mediterranean). *Journal of Sea Research* 84: 122–132. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.05.001>.
- Heather, F.J., D. Childs, A.M. Darnaude and J. Blanchard. 2018. Using an integral projection model to assess the effect of temperature on the growth of gilthead seabream *Sparus aurata*. *PloS ONE* 13(5)e0196092
- Holmquist, J.G. 1997. Disturbance and gap formation in a marine benthic mosaic: influence of shifting macroalgal patches on seagrass structure and mobile invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 158: 121–130. <https://doi.org/10.3354/meps158121>.
- Ifremer. 2014. *Réseau de Suivi Lagunaire du Languedoc-Roussillon : Bilan des résultats 2013*. IFREMER.
- Isnard, E., J. Tournois, D.J. McKenzie, F. Ferraton, N. Bodin, C. Aliaume, and A.M. Darnaude. 2015. Getting a good start in life? A comparative analysis of the quality of lagoons as juvenile habitats for the gilthead seabream *sparus aurata* in the Gulf of Lions. *Estuaries and Coasts* 38: 1937–1950. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9939-6>.

- Kara, M.H., and J.-P. Quignard. 2018a. *Les poissons des lagunes et des estuaires de Méditerranée 2: Les poissons sédentaires*. Great Britain: ISTE Group.
- Kara, M.H., and J.-P. Quignard. 2018b. *Les poissons des lagunes et des estuaires de Méditerranée 3A: Les poissons migrants*. Great Britain: ISTE Group.
- Kara, M.H., and J.-P. Quignard. 2018c. *Les poissons des lagunes et des estuaires de Méditerranée 3B: Les poissons migrants*. Great Britain: ISTE Group.
- Kara, M.H., and J.-P. Quignard. 2018d. *Les poissons des lagunes et des estuaires de Méditerranée 1: Diversité, bio-écologie et exploitation*. Great Britain: ISTE Group.
- Kemp, J.O.G. 2009. Effects of temperature and salinity on resting metabolism in two south african rock pool fish: the resident Gobiid *caffrogobius caffer* and the transient sparid *Diplodus sargus capensis*. *African Zoology* 44: 151–158. <https://doi.org/10.3377/004.044.0203>.
- Kennish, M.J., M.J. Brush, and K.A. Moore. 2014. Drivers of change in shallow coastal photic systems: an introduction to a special issue. *Estuaries and Coasts* 37: 3–19. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9779-4>.
- Kennish, M.J., and H.W. Paerl. 2010. *Coastal lagoons: critical habitats of environmental change*. Boca Raton: CRC Press.
- Kiener, A., and C.J. Spillmann. 1969. Contribution à l'étude systématique et écologique des athérines des côtes françaises. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle. Série A, Zoologie* 60: 33–74.
- Kingsford, M. J., and J. H. Choat. 1985. The fauna associated with drift algae captured with a plankton-mesh purse seine net. *Limnology and Oceanography* 30: 618–630. <https://doi.org/10.4319/lo.1985.30.3.0618>.
- Koussoroplis, A.-M. 2010. Sources de carbone et d'acides gras essentiels pour les juvéniles de *Liza saliens* (Pisces, Mugilidae) dans le réseau trophique d'une lagune côtière méditerranéenne : approches in situ par biomarqueurs lipidiques et isotopiques. Thesis. Université Blaise Pascal-Clermont-Ferrand II.
- Koutrakis, E.T. 1994. Biology and population dynamics of grey mullets (Pisces, Mugilidae) in the Lake Vistonis and the Lagoon of Porto-Lagos. Thesis. Aristotle University of Thessaloniki.
- Koutrakis, E.T., A.I. Sinis, and P.S. Economidis. 1994. Seasonal occurrence, abundance and size distribution of gray mullet fry (Pisces, Mugilidae) in the Porto-Lagos lagoon and lake Vistonis (Aegean sea, Greece). *Israeli Journal of Aquaculture/Bamidgeh* 46: 182–196.
- Koutrakis, E.T., A.C. Tsikliras, and A.I. Sinis. 2005. Temporal variability of the ichthyofauna in a Northern Aegean coastal lagoon (Greece). Influence of environmental factors. *Hydrobiologia* 543: 245–257. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-7891-3>.
- Kovačić, M. 2020. Checklist of gobies (Teleostei: Gobiidae) of the Mediterranean Sea and a key for species identification. *Zootaxa* 4877: 75–101. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4877.1.3>.
- Kristiansen, T., K.F. Drinkwater, R. G. Lough, and S. Sundby. 2011. Recruitment variability in North Atlantic cod and match-mismatch dynamics. *PLoS ONE* 6: e17456. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017456>.
- Kyprianou, T.-D., H.O. Pörtner, A. Anestis, B. Kostoglou, K. Feidantsis, and B. Michaelidis. 2010. Metabolic and molecular stress responses of gilthead sea bream *Sparus aurata* during exposure to low ambient temperature: an analysis of mechanisms underlying the winter syndrome. *Journal of Comparative Physiology B* 180: 1005–1018. <https://doi.org/10.1007/s00360-010-0481-y>.
- Labelle, M., and J.R. Nursall. 1985. Some aspects of the early life history of the redlip blenny, *Ophioblennius atlanticus* (Teleostei: Blenniidae). *Copeia*: 39–49.

- Laffaille, P., E. Feunteun, A. Baisez, T. Robinet, A. Acou, A. Legault, and S. Lek. 2003. Spatial organisation of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in a small catchment. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 254–264. <https://doi.org/10.1046/j.1600-0633.2003.00021.x>.
- Lagardère, F., R. Amara, and L. Joassard. 1998. Vertical distribution and feeding activity of metamorphosing sole, *Solea solea*, before immigration to the Bay of Vilaine nursery (northern Bay of Biscay, France). In *When do fishes become juveniles?*, ed. Hensel K. Copp G.H., Kováč V., 213–228. Dordrecht: Springer. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-3678-7\\_15](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3678-7_15).
- La Mesa, M., F. Donato, G. Giannetti, and E. Arneri. 2009. Growth and mortality rates of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Adriatic Sea during the transition from larval to juvenile stages. *Fisheries Research* 96: 275–280. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.12.011>.
- Lasserre, P., and J.-L. Gallis. 1975. Osmoregulation and differential penetration of two grey mullets, *Chelon labrosus* (Risso) and *Liza ramada* (Risso) in estuarine fish ponds. *Aquaculture* 5: 323–344. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(75\)90053-8](https://doi.org/10.1016/0044-8486(75)90053-8).
- Le Luherne, E, E Réveillac, A Ponsero, A Sturbois, S Ballu, M Perdriau, and O Le Pape. 2016. Fish community responses to green tides in shallow estuarine and coastal areas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 175: 79–92. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.03.031>.
- Lecomte-Finiger, R, and J Bruslé. 1984. L'Anguilla anguilla des lagunes du Languedoc-Roussillon: intérêt biologique et valeur halieutique. *Vie et Milieu* 34: 185–194.
- Lee, J.Y., and C. Juge. 1965. Observations morphologiques et biologiques sur les anchois (*Engraulis encrasicolus*) du golfe du Lion. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions de la Commission Internationale Pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée* 18: 221–224.
- Le Fur, I., R. De Wit, M. Plus, J. Oheix, M. Simier, and V. Ouisse. 2018. Submerged benthic macrophytes in Mediterranean lagoons: distribution patterns in relation to water chemistry and depth. *Hydrobiologia* 808: 175–200. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3421-y>.
- Leitão, R., F. Martinho, J.M. Neto, H. Cabral, J.C. Marques, and M.A. Pardal. 2006. Feeding ecology, population structure and distribution of *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) in a temperate estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66: 231–239. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.08.012>.
- Leruste, A., N. Malet, D. Munaron, V. Derolez, E. Hatey, Y. Collos, R. De Wit, and B. Bec. 2016. First steps of ecological restoration in Mediterranean lagoons: Shifts in phytoplankton communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 180: 190–203. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.06.029>.
- Levin, L.A., D.F. Boesch, A. Covich, C. Dahm, C. Erséus, K.C. Ewel, R.T. Kneib, et al. 2001. The function of marine critical transition zones and the importance of sediment biodiversity. *Ecosystems* 4: 430–451. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0021-4>.
- Litvin, S.Y., M.P. Weinstein, M. Sheaves, and I. Nagelkerken. 2018. What Makes Nearshore Habitats Nurseries for Nekton? An Emerging View of the Nursery Role Hypothesis. *Estuaries and Coasts* 41: 1539–1550. <https://doi.org/10.1007/s12237-018-0383-x>.
- Maci, S., and A. Basset. 2010. Spatio-temporal patterns of abundance, size structure and body condition of *Atherina boyeri* (Pisces: Atherinidae) in a small non-tidal Mediterranean lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87: 125–134. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.01.002>.
- Madeira, D. 2016. Effects of ocean warming throughout the life cycle of *Sparus aurata* : a physiological and proteomic approach. Thesis. Universidade Nova de Lisboa.

- Madeira, D., L. Narciso, H.N. Cabral, and C. Vinagre. 2012. Thermal tolerance and potential impacts of climate change on coastal and estuarine organisms. *Journal of Sea Research* 70: 32–41. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.03.002>.
- Madeira, D, L Narciso, H.N. Cabral, C Vinagre, and M.S. Diniz. 2013. Influence of temperature in thermal and oxidative stress responses in estuarine fish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 166: 237–243. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.06.008>.
- Malavasi, S., R. Fiorin, A. Franco, P. Franzoi, A. Granzotto, F. Riccato, and D. Mainardi. 2004. Fish assemblages of Venice Lagoon shallow waters: an analysis based on species, families and functional guilds. *Journal of Marine Systems* 51: 19–31. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2004.05.006>.
- Malavasi, S., A. Franco, R. Fiorin, P. Franzoi, P. Torricelli, and D. Mainardi. 2005. The shallow water gobiid assemblage of the Venice Lagoon: Abundance, seasonal variation and habitat partitioning. *Journal of Fish Biology* 67: 146–165. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00919.x>.
- Malavasi, S., A. Franco, F. Riccato, C. Valerio, P. Torricelli, and P. Franzoi. 2007. Habitat selection and spatial segregation in three pipefish species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 75: 143–150. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.02.022>.
- Manzo, C., C. Brugnano, A. Fabbrocini, L. Roselli, and R. D’adamo. 2011. Recruitment dynamics of young-of-the-year marine fish in the coastal lagoon of Lesina. In *Marine Research at CNR, DTA/06-201*, 2099–2114. Roma.
- Manzo, C., A. Fabbrocini, L. Roselli, and R. D’Adamo. 2016. Characterization of the fish assemblage in a Mediterranean coastal lagoon: Lesina Lagoon (central Adriatic Sea). *Regional Studies in Marine Science* 8: 192–200. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2016.04.003>.
- Mariani, S. 2001. Can spatial distribution of ichthyofauna describe marine influence on coastal lagoons? A central mediterranean case study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52: 261–267. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0746>.
- Mariani, S. 2006. Life-history- and ecosystem-driven variation in composition and residence pattern of seabream species (Perciformes: Sparidae) in two Mediterranean coastal lagoons. *Marine Pollution Bulletin* 53. Elsevier: 121–127. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.09.019>.
- Marshall, S., and M. Elliott. 1998. Environmental influences on the fish assemblage of the Humber estuary, U.K. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46: 175–184. <https://doi.org/10.1006/ecss.1997.0268>.
- Martinho, F., R. Leitão, J.M. Neto, H. Cabral, F. Lagardère, and M.A. Pardal. 2008. Estuarine colonization, population structure and nursery functioning for 0-group sea bass (*Dicentrarchus labrax*), flounder (*Platichthys flesus*) and sole (*Solea solea*) in a mesotidal temperate estuary. *Journal of Applied Ichthyology* 24: 229–237. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.01049.x>.
- McDevitt-Irwin, J.M., J.C. Iacarella, and J.K. Baum. 2016. Reassessing the nursery role of seagrass habitats from temperate to tropical regions: a meta-analysis. *Marine Ecology Progress Series* 557: 133–143. <https://doi.org/10.3354/meps11848>.
- Menu, M., S. Vaz, T. Bajjouk, V. Derolez, A. Fiandrino, A. Giraud, P. Grillas, and V. Ouisse. 2019. *Rapport final du projet CHAMILA (Cartographie des habitats en milieu lagunaire méditerranéen)*. IFREMER.
- Mercader, M., A. Mercière, G. Saragoni, A. Cheminée, R. Crec’hriou, J. Pastor, M. Rider, et al. 2017. Small artificial habitats to enhance the nursery function for juvenile fish in a large commercial port of the Mediterranean. *Ecological Engineering* 105: 78–86. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.03.022>.



- Minos, G., G. Katselis, I. Ondrias, and I.J. Harrison. 2002. Use of melanophore patterns on the ventral side of the head to identify fry of grey mullet (Teleostei: Mugilidae). *The Israeli Journal of Aquaculture - Bamidgeh* 54: 12–26.
- Mistri, M., E.A. Fano, G. Rossi, K. Caselli, and R. Rossi. 2000. Variability in macrobenthos communities in the Valli di Comacchio, northern Italy, a hypereutrophized lagoonal ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51: 599–611. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0697>.
- Munaron, D., N. Tapie, H. Budzinski, B. Andral, and J.-L. Gonzalez. 2012. Pharmaceuticals, alkylphenols and pesticides in Mediterranean coastal waters: Results from a pilot survey using passive samplers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 114: 82–92. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.09.009>.
- Murrel, M.C., and E.M. Lores. 2004. Phytoplankton and zooplankton seasonal dynamics in a subtropical estuary: importance of cyanobacteria. *Journal of Plankton Research* 26: 371–382. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh038>.
- Nagelkerken, I., M. Sheaves, Ronald. Baker, and R.M. Connolly. 2015. The seascape nursery: a novel spatial approach to identify and manage nurseries for coastal marine fauna. *Fish and Fisheries* 16: 362–371. <https://doi.org/10.1111/faf.12057>.
- Neveu, A. 1981. Densité et microrépartition des différentes espèces de poissons dans la Basse-Nivelle, petit fleuve côtier des Pyrénées Atlantiques. *Bulletin Français de Pisciculture*: 86–102. <https://doi.org/10.1051/kmae:1981021>.
- Nohrén, E., and E. Odelgård. 2010. Response of epibenthic faunal assemblages to varying vegetation structures and habitat patch size. *Aquatic Biology* 9: 139–148. <https://doi.org/10.3354/ab00247>.
- Nunn, A.D, L.H. Tewson, and I.G. Cowx. 2012. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22: 377–408.
- Orlando-Bonaca, M., and L. Lipej. 2007. Microhabitat preferences and depth distribution of combtooth blennies (Blenniidae) in the Gulf of Trieste (North Adriatic Sea). *Marine Ecology* 28: 418–428. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2007.00185.x>.
- Pérez-Ruzafa, A., and C. Marcos. 2012. Fisheries in coastal lagoons: An assumed but poorly researched aspect of the ecology and functioning of coastal lagoons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 110: 15–31. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.05.025>.
- Pérez-Ruzafa, A., C. Marcos, I.M. Pérez-Ruzafa, E. Barcala, M.I. Hegazi, and J. Quispe. 2007a. Detecting changes resulting from human pressure in a naturally quick-changing and heterogeneous environment: Spatial and temporal scales of variability in coastal lagoons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 75. Elsevier: 175–188. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.04.030>.
- Pérez-Ruzafa, A., M.C. Mompeán, and C. Marcos. 2007b. Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relationships in coastal lagoons. *Hydrobiologia* 577: 107–125. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0421-8>.
- Pérez-Ruzafa, A., J. I. Quispe-Becerra, J. A. Garcia-Charton, and C. Marcos. 2004. Composition, structure and distribution of the ichthyoplankton in a Mediterranean coastal lagoon. *Journal of Fish Biology* 64: 202–218. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2004.00301.x>
- Peterson, M.S., C.F. Rakocinski, B.H. Comyns, and G.L. Fulling. 2000. Laboratory growth responses of juvenile Mugil sp. to temperature and salinity: delineating optimal field growth conditions. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 51: 341–352.
- Petitgas, P., A.D. Rijnsdorp, M. Dickey-Collas, G.H. Engelhard, Myron A. Peck, John K. Pinnegar, K. Drinkwater, M. Huret, and R.D.M. Nash. 2013. Impacts of climate change on the complex life cycles of fish. *Fisheries Oceanography* 22: 121–139. <https://doi.org/10.1111/fog.12010>

- Pichavant, K. 2001. Comparative effects of long-term hypoxia on growth, feeding and oxygen consumption in juvenile turbot and European sea bass. *Journal of Fish Biology* 59. Wiley Online Library: 875–883. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2001.1702>
- Plaut, I. 1998. Comparison of salinity tolerance and osmoregulation in two closely related species of blennies from different habitats. *Fish Physiology and Biochemistry* 19: 181–188. <https://doi.org/10.1023/a:1007798712727>
- Podani, J., and B. Csányi. 2010. Detecting indicator species: Some extensions of the IndVal measure. *Ecological Indicators* 10. Elsevier: 1119–1124. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.03.010>
- Post, P., E. Blom, C. Chen, L.J. Bolle and M.J. Baptist. 2017. Habitat selection of juvenile sole (*Solea solea* L.): Consequences for shoreface nourishment. *Journal of Sea Research* 122. [10.1016/j.seares.2017.02.011](https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.02.011)
- Potter, I.C., P.N. Claridge, and R.M. Warwick. 1986. Consistency of seasonal changes in an estuarine fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series* 32: 217–228.
- Pulcini, D., C. Costa, J. Aguzzi, and S. Cataudella. 2008. Light and shape: A contribution to demonstrate morphological differences in diurnal and nocturnal teleosts. *Journal of Morphology* 269: 375–385. <https://doi.org/10.1002/jmor.10598>.
- QGIS.org. 2021. QGIS Geographic Information System. QGIS Association.
- Quignard, J.-P., A. Man-Wai, and R. Vianet. 1984. Les poissons de l'étang de Mauguio (Hérault, France) inventaire, structure du peuplement, croissance et polymorphisme des tailles. *Vie et Milieu/Life & Environment* 34: 173–183.
- Redolfi Bristol, S. 2019. Nursery function of coastal lagoons: implications of habitat connectivity for the management of lagoon habitats. Thesis. Università Ca' Foscari Venezia.
- Ribeiro, J., G.M. Carvalho, J.M. Gonçalves, and K. Erzini. 2012. Fish assemblages of shallow intertidal habitats of the Ria Formosa lagoon (South Portugal): influence of habitat and season. *Marine Ecology Progress Series* 446: 259–273. <https://doi.org/10.3354/meps09455>.
- Rigal, F., T. Chevalier, C. Lorin-Nebel, G. Charmantier, J.-A. Tomasini, F. Aujoulat, and P. Berrebi. 2008. Osmoregulation as a potential factor for the differential distribution of two cryptic gobiid species, *Pomatoschistus microps* and *P. marmoratus* in French Mediterranean lagoons. *Scientia Marina* 72: 469–476. <https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72n3469>.
- Říha, M., J. Kubečka, T. Mrkvička, M. Prchalová, M. Čech, V. Drašík, J. Frouzová, et al. 2008. Dependence of beach seine net efficiency on net length and diel period. *Aquatic Living Resources* 21: 411–418. <https://doi.org/10.1051/alr:2008061>.
- Rodríguez-Climent, S., N. Caiola, and C. Ibáñez. 2013. Salinity as the main factor structuring small-bodied fish assemblages in hydrologically altered Mediterranean coastal lagoons. *Scientia Marina* 77: 37–45. <https://doi.org/10.3989/scimar.03698.26B>.
- Rooper, C.N., D.R. Gunderson, and D.A. Armstrong. 2006. Evidence for resource partitioning and competition in nursery estuaries by juvenile flatfish in Oregon and Washington. *Fishery Bulletin* 104: 616.
- Rosecchi, E. 1987. L'Alimentation de *Diplodus annularis*, *Diplodus sargus*, *Diplodus vulgaris* et *Sparus aurata* (Pisces, Sparidae) dans le Golfe du Lion et les lagunes littorales. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 49: 125–141.

- Rountree, R.A., and K.W. Able. 2007. Spatial and temporal habitat use patterns for salt marsh nekton: implications for ecological functions. *Aquatic Ecology* 41: 25–45. <https://doi.org/10.1007/s10452-006-9052-4>.
- Sadler, K. 1979. Effects of temperature on the growth and survival of the European eel, *Anguilla anguilla* L. *Journal of Fish Biology* 15: 499–507. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1979.tb03633.x>.
- Selfati, M., N. El Ouamari, A. Franco, P. Lenfant, G. Lecaillon, A. Mesfioui, P. Boissery, and H. Bazairi. 2019. Fish assemblages of the Marchica lagoon (Mediterranean, Morocco): Spatial patterns and environmental drivers. *Regional Studies in Marine Science* 32: 100896. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100896>.
- Sfriso, A., A. Buosi, C. Facca, and A.A. Sfriso. 2017. Role of environmental factors in affecting macrophyte dominance in transitional environments: The Italian Lagoons as a study case. *Marine Ecology* 38: e12414. <https://doi.org/10.1111/maec.12414>.
- Shahriari Moghadam, M., B. Abtahi, S. Mosafer Khorjestan, and M. A. Bitaab. 2013. Salinity tolerance and gill histopathological alterations in *Liza aurata* Risso, 1810 (Actinopterygii: Mugilidae) fry. *Italian Journal of Zoology* 80: 503–509. <https://doi.org/10.1080/11250003.2013.853326>.
- Sogard, S.M., and K.W. Able. 1991. A comparison of eelgrass, sea lettuce macroalgae, and marsh creeks as habitats for epibenthic fishes and decapods. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 33: 501–519. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(91\)90087-R](https://doi.org/10.1016/0272-7714(91)90087-R).
- Souchu, P., B. Bec, V.H. Smith, T. Laugier, A. Fiandrino, L. Benau, V. Orsoni, Y. Collos, and A. Vaquer. 2010. Patterns in nutrient limitation and chlorophyll a along an anthropogenic eutrophication gradient in French Mediterranean coastal lagoons. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67: 743–753. <https://doi.org/10.1139/F10-018>.
- Steendam, C., P. Verhelst, S. Van Wassenbergh, and J. De Meyer. 2020. Burrowing behaviour of the European eel (*Anguilla anguilla*): Effects of life stage. *Journal of Fish Biology* 97: 1332–1342. <https://doi.org/10.1111/jfb.14481>.
- Stoll, S., P. Fischer, P. Klahold, N. Scheifhacken, H. Hofmann, and K. O. Rothhaupt. 2008. Effects of water depth and hydrodynamics on the growth and distribution of juvenile cyprinids in the littoral zone of a large pre-alpine lake. *Journal of Fish Biology* 72: 1001–1022. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01780.x>.
- Tagliapietra, D., M. Sigovini, and A.V. Ghirardini. 2009. A review of terms and definitions to categorise estuaries, lagoons and associated environments. *Marine and Freshwater Research* 60: 497–509. <https://doi.org/10.1071/MF08088>.
- Thiel, R., A. Sepulveda, R. Kafemann, and W. Nellen. 1995. Environmental factors as forces structuring the fish community of the Elbe Estuary. *Journal of Fish Biology* 46: 47–69. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb05946.x>.
- Thiriet, P. 2014. Comparison of fish assemblage structure and underlying ecological processes, between *Cystoseira* forests and less structurally complex habitats in North-Western Mediterranean rocky subtidal rocky reefs. Thesis. Université Nice Sophia Antipolis.
- Tsikliras, A.C., E. Antonopoulou, and K.I. Stergiou. 2010. Spawning period of Mediterranean marine fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 20: 499–538. <https://doi.org/10.1007/s11160-010-9158-6>.
- Tupper, M., and R. G. Boutilier. 1995. Effects of habitat on settlement, growth, and postsettlement survival of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52. NRC Research Press Ottawa, Canada: 1834–1841.

- van Halder I., Barbaro L., Corcket E., Jactel H. 2007. Importance of semi-natural habitats for the conservation of butterfly communities in landscapes dominated by pine plantations. In: Brockerhoff E.G., Jactel H., Parrotta J.A., Quine C.P., Sayer J., Hawksworth D.L. (eds) *Plantation Forests and Biodiversity: Oxymoron or Opportunity? Topics in Biodiversity and Conservation*, vol 9. Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-2807-5\\_12](https://doi.org/10.1007/978-90-481-2807-5_12)
- Vasconcelos R.P., P. Reis-Santos, V. Fonseca A. Maia, M. Ruano, S. França, V. Vinagre, M.J. Costa and H. Cabral. 2007. Assessing anthropogenic pressures on estuarine fish nurseries along the Portuguese coast: A multi-metric index and conceptual approach. *Science of The Total Environment* 374(2-3):199-215. [10.1016/j.scitotenv.2006.12.048](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.12.048)
- Vasconcelos, R.P., P. Reis-Santos, A. Maia, V. Fonseca, S. França, N. Wouters, M.J. Costa, and H.N. Cabral. 2010. Nursery use patterns of commercially important marine fish species in estuarine systems along the Portuguese coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86: 613–624. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.11.029>.
- Velasco, E.M., M.C. Gómez-Cama, J.A. Hernando, and M.C. Soriguer. 2010. Trophic relationships in an intertidal rockpool fish assemblage in the gulf of Cádiz (NE Atlantic). *Journal of Marine Systems* 80: 248–252. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2009.10.014>.
- Ventura, D., G. Jona Lasinio, and G. Ardizzone. 2014. Temporal partitioning of microhabitat use among four juvenile fish species of the genus *Diplodus* (Pisces: Perciformes, Sparidae). *Marine Ecology* 36: 1013–1032. <https://doi.org/10.1111/maec.12198>.
- Verdiell-Cubedo, D. 2009. Ictiofauna de las zonas someras litorales del Mar Menor (SE Península Ibérica): parámetros de su biología y relaciones con el hábitat. Thesis. Universidad de Murcia.
- Verdiell-Cubedo, D., F.J. Oliva-Paterna, A. Ruiz-Navarro, and M. Torralva. 2013. Assessing the nursery role for marine fish species in a hypersaline coastal lagoon (Mar Menor, Mediterranean Sea). *Marine Biology Research* 9: 739–748. <https://doi.org/10.1080/17451000.2013.765580>.
- Verdiell-Cubedo, D., F. Oliva Paterna, M. Andreu Soler, and M. Torralva Forero. 2007. Characterisation of the nursery areas for YOY Sparidae fish species in a Mediterranean coastal lagoon (SE Iberian Peninsula). *Anales de Biología*: 3–11.
- Verdiell-Cubedo, D., F.J. Oliva Paterna, A. Egea Serrano, and M. Torralva Forero. 2008. Biología poblacional y asociaciones con el hábitat de las especies de peces bentónicas en las áreas someras de una laguna costera mediterránea (SE Península Ibérica). *Scientia Marina* 72: 319–328. <https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72n2319>.
- Vigliola, L., and M. Harmelin-Vivien. 2001. Post-settlement ontogeny in three Mediterranean reef fish species of the genus *Diplodus*. *Bulletin of Marine Science* 68: 271–286.
- Ward, J.H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association* 58: 236–244. <https://doi.org/10.1080/01621459.1963.10500845>.
- Westerberg, H., J. Haamer, and I. Lagenfeldt. 1993. A new method for sampling elvers in the coastal zone. In *ICES, C.M. Anadromous and Catadromous Fish Committee 1993*, M:5:10.
- Whitehead, P.J.P. 1988. *FAO species catalogue: an annotated and illustrated catalogue of the Herrings, Sardines, Pilchards, Sprats, Shads, Anchovies and Wolf-Herrings*. Vol. 7. Rome: Food & Agriculture Org.
- Whitfield, A.K. 1999. Ichthyofaunal assemblages in estuaries: A South African case study. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 9: 151–186. <https://doi.org/10.1023/A:1008994405375>.

- Whitfield, A.K. 2017. The role of seagrass meadows, mangrove forests, salt marshes and reed beds as nursery areas and food sources for fishes in estuaries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 27: 75–110. <https://doi.org/10.1007/s11160-016-9454-x>.
- Whitfield, A.K., R.H. Taylor, C. Fox, and D.P. Cyrus. 2006. Fishes and salinities in the St Lucia estuarine system—a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 16: 1–20. <https://doi.org/10.1007/s11160-006-0003-x>.
- Wilkins, H.K.A., and A.A. Myers. 1992. Microhabitat utilisation by an assemblage of temperate Gobiidae (Pisces: Teleostei). *Marine ecology progress series* 90: 103–112.
- Willemsen, J. 1980. Fishery-aspects of eutrophication. *Hydrobiological Bulletin* 14. Springer: 12–21.
- Woodland, R.J., F.Y. Warry, Y. Zhu, R Mac Nally, P. Reich, G.P. Jenkins, D. Brehm, and PLM Cook. 2019. Role of benthic habitat structure and riverine connectivity in controlling the spatial distribution and ecology of estuarine fish. *Marine Ecology Progress Series* 630: 197–214. <https://doi.org/10.3354/meps13116>.
- Yáñez-Arancibia, A., A.L. Lara-Dominguez and D. Pauly. 1994. Coastal lagoons as fish habitats, Chapter 12:363-376 in *Coastal Lagoon Processes*, Oceanography Series 60, ed B. Kjerve (Amsterdam: elsevier Science B.V.), 578

## Aknowlegments

This work is part of the NURSE project funded by Office Français de la Biodiversité and Ifremer. M. Iotti was financially supported by the “Ministère de l’Agriculture et de l’Alimentation”. The authors would like to thank the LERLR team for their participation in field sampling, the “Compagnons de Maguelone” for allowing access to the Prevost lagoon. The authors also thank the two anonymous referees whose comments greatly contributed to the improvement of the manuscript.

## Annex

*Annex 1 Total length (mm) at first maturity for resident fish species.*

Species	Total length (mm)	Location	References
<i>Atherina boyeri</i>	45	Prévost lagoon	Kohler 1976; Tomasini et al. 1996
<i>Gobius niger</i>	43	Maugio lagoon	Joyeux et al. 1992
<i>Pomatoschistus marmoratus</i>	28	Venice lagoon	Mazzoldi and Rasotto 2001
<i>Pomatoschistus microps</i>	27	Maugio lagoon	Bouchereau et al. 1993
<i>Salaria pavo</i>	44	Maugio lagoon	Ruchon 1995
<i>Syngnathus abaster</i>	57	Maugio lagoon	Tomasini et al. 1991

## 6.2 Differences in juvenile and adult microhabitat preferences for three resident fish species in a Mediterranean lagoon (en préparation)

Marie Iotti, Loanne Pichot, Vincent Ouisse, Audrey M. Darnaude

### Abstract

Because survival and growth at the juvenile life stage are critical for the renewal of coastal fish populations, nursery habitats have been characterized for numerous migrant species. However, essential juvenile habitats largely remain unidentified for resident fish, especially those found in temperate coastal lagoons. To fill in this gap and investigate the applicability of the 'nursery' concept to resident fish in lagoons, the juveniles and adults from three species, *Atherina boyeri*, *Pomatoschistus marmoratus*, and *Pomatoschistus microps*, were sampled monthly from March to October 2019 at six sites, in the Prévost lagoon (NW Mediterranean) where they complete their entire life cycle. A total of 2498 individuals was captured in the lagoon with *A. boyeri*, *P. microps* and *P. marmoratus* representing 76 %, 18 % and 6 % of the catches respectively. Our results highlight differences in microhabitat preferences between species and stages, notably illustrated by an expansion of the environmental niche with increasing fish size. For *Atherina boyeri*, maximum juvenile abundances occurred during the summer, when local temperatures, salinities and chlorophyll-a levels were the highest. Its smallest juveniles ( $\leq 25$  mm) gathered at sites with important macrophyte covers but, from 25 mm, the species was shown to spread over a large part of the lagoon, exploited at both the juvenile and adult stage. For the two *Pomatoschistus* species, juveniles were mainly captured from the end of spring. Irrespective of the life stage, both species exhibited a high fidelity and selectivity for soft substrates sites, with thin or non-existent macrophyte beds. However, the two species were initially spatially segregated. Niche expansion was only observed for mature individuals, with the two species migrating towards a shared site, where the presence of dead shells potentially offered suitable structures to shelter their nests. Through a fine scale of study, this work has highlighted, the existence of essential juvenile habitats for these resident fish, which could be targeted by the management measures of these resident fish populations.

### Key words

Key habitats, nursery areas, ontogenetic stages, gobies, sand smelt

## 1. Introduction

Early life history is recognized to be critical for the renewal of coastal fish populations (Myers and Cadigan 1993; Planes et al. 1998; Doherty et al. 2004). Due to their small size, reduced swimming speed and foraging efficiency, juvenile fish are exposed to multiple mortality causes, like predation, starvation and overwintering conditions, which all particularly threaten young individuals (Sogard 1997; Le Pape and Bonhommeau 2015). Most species display biological adaptations and strategies to limit early mortality, notably through parental-care behavior (Facca et al. 2020) or by synchronizing spawning to environmental conditions, optimizing juvenile growth and feeding (Sogard 1997; Pérez-Ruzafa et al. 2004). Despite this, early life displays the highest mortality rates within the fish life cycle (Levin and Stunz 2005). This phase is all the more crucial as it greatly conditions the size and reproductive potential of the future recruits in the adult stock (Jonsson and Jonsson 2014). Hence, identifying habitats where the juvenile phase can be favoured is nowadays central in the conservation and management of fish species (Kamler 2012).

Fish coastal nurseries have been given much attention through the last decades. They are defined as zones or specific habitats that contribute most to the production of the juveniles that recruit in the adult population (Nagelkerken et al. 2015b; Litvin et al. 2018). Besides differing from adult habitats, they are assumed to offer environmental conditions (e.g. food, shelter, temperature and hydrodynamics) that optimize juvenile growth and survival and allow juveniles' migration to join adult stocks (Beck et al. 2001). However, this definition does not apply to all types of species and is mostly suited for migrant coastal fish that undergo large scale migrations between distinct juvenile and adult habitats.

In the Mediterranean, numerous marine coastal fish are known to settle in coastal lagoons, which are commonly identified as effective nursery grounds for these migrant species (Gratwicke et al. 2006; Franzoi et al. 2010; Dierking et al. 2012). However, lagoons also host resident fish that complete their entire life cycle within these enclosed areas (Pérez-Ruzafa et al. 2007; Verdiell Cubedo et al. 2008). At the broad ecosystem scale, the juveniles and adults of these resident species use the same habitat, which explains why the nursery concept is rarely applied to them in the scientific literature. Yet, resident fish, as migrant ones, have different needs depending on their ontogenetic stages, as their physiological responses to physicochemical parameters (e.g., temperature, salinity, oxygen concentration; Maci and Basset 2010), diets (Fouda 1995), and swimming abilities (Macpherson and Raventos 2006) evolve with growth and the apparition of reproductive behavior. Besides, lagoons are highly variable ecosystems characterized by physicochemical, hydrodynamic, and structural complexity gradients (Tagliapietra et al. 2009; Fiandrino et al. 2017; Sfriso et al. 2017), which create a mosaic of diverse microhabitats inside them (Menu et al. 2019). Therefore, lagoon habitat quality for fish might vary at the microhabitat scale (Iotti et al. 2023; Malavasi et al. 2004; Maci and Basset 2010; Scapin et al. 2018). Recent studies notably showed that juvenile fish preferentially use certain types of lagoon microhabitats, with preferences depending both



on the species and the ontogenetic stage (Iotti et al. 2023; Maci and Basset 2010). Such differences in microhabitat preferences might also exist between the juveniles and the adults of lagoon resident fish species, with potentially important implications for the biodiversity and functioning of coastal lagoons.

The common goby (*Pomatoschistus microps*), the marbled goby (*Pomatoschistus marmoratus*) and the sand smelt (*Atherina boyeri*) are resident fish species frequently and abundantly found in Mediterranean lagoons (Pérez-Ruzafa et al. 2007; Kara and Quignard 2018a). Studying their population dynamics and preferential habitats can provide valuable information for the conservation of these fragile ecosystems and their fish populations. Firstly, although these resident lagoon fish are all well adapted to lagoon environmental conditions and variability (Dolbeth et al. 2007; Franzoi et al. 2010), several of their biological traits, such as growth, reproduction and mortality, can be highly impacted by local conditions, notably temperature, salinity and oxygen levels (Henderson and Bamber 1987; Henderson et al. 1988; Pampoulie et al. 2000; Maci and Basset 2010). Therefore, the three species are considered ecological markers of lagoon environmental degradation (Facca et al. 2020). Secondly, these species belong to different ecological guilds. Indeed, *A. boyeri* is demersal and described as a generalist feeder (Koutrakis et al. 2005; Malavasi et al. 2005), eating both phyto- and zooplankton, as well as hyperbenthos (Arias and Drake 1990; Fouda 1995; Franco et al. 2008). On the other hand, the two *Pomatoschistus* species are both benthic and display morphological adaptations to life on bare soft substrates (Anne-Marie et al. 1980). They both feed on meio- and macro-fauna, exploiting both epi- and endo-benthic prey (Salgado et al. 2004). The three species are thus ideal to investigate fish responses to similar environmental conditions, and potential causes for different microhabitat preferences. Moreover, because these small-sized species are often eaten by bigger fish, notably migrant species of high commercial value (Cabral and Costa 2001; Mehanna et al. 2010; Escalas et al. 2015), they play an essential role in structuring lagoon food webs (Vizzini and Mazzola 2006). Therefore, studying these three resident species' population dynamics and preferential habitats can provide valuable information for managing these Mediterranean lagoons and their coastal fish populations.

In this context, the goal of this work was to identify the biotic and abiotic factors driving the distributions and abundances of the three species at the fine-scale of lagoon microhabitat, in a typical Mediterranean lagoon: the Prévost lagoon (South of France). By characterizing their microhabitat preferences at all ontogenetic stages, it was also aiming to question the applicability of the nursery concept for fish resident species. Lastly, identifying key juvenile habitats could be key for the sustainable exploitation of *A. boyeri*, which has a non-negligible economic importance in the countries where it is commercialized (Leonardos and Sinis 2000).

## 2. Material and methods

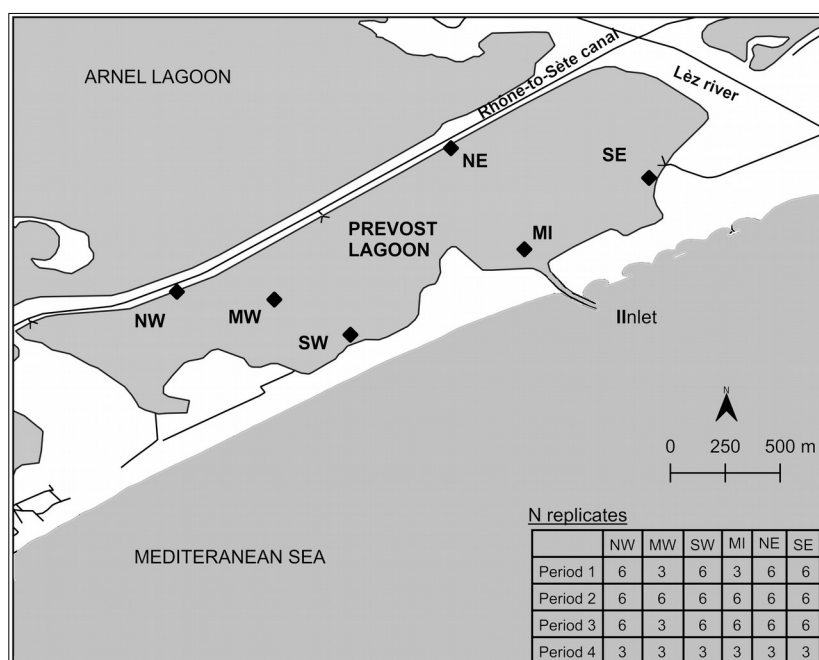
### 2.1 Study site

The Prévost lagoon is a shallow water body (0.75 m mean depth) of 240 km<sup>2</sup> located in the south of the agglomeration of the Montpellier city (South of France). It is directly connected to the sea by a natural channel on its eastern coast, to the Rhône-to-Sète freshwater canal in the North, and to the Lez river in the East (Fig. 1). Therefore, it receives both marine and freshwater influxes from adjacent areas. The lagoon's hydrodynamic is driven by seawater and freshwater inflows (Bourquard 1985). However, local winds create circulatory patterns which largely homogenize this small water body, preventing any strong spatial gradient in salinity or temperature. Salinity is just more variable in the western part of the lagoon than in the eastern one, which is closer to the sea (Menu et al., 2019). Despite this, average monthly salinities in the lagoon vary between 25 and 39 and temperatures from 8°C (in winter) to 24°C (in summer) (Ifremer, 2014). Moreover, the lagoon displays a large diversity of microhabitats (Menu et al. 2019), mixing several types of substrate (mud, sand, pebbles and rocks) and of vegetation cover (principally from different macroalgae, but also from the seagrass (*Ruppia cirrhosa*, Grande 1918), with varying distances to the marine and freshwater inlets (Iotti et al. 2023, Menu et al. 2019).

The lagoon shelters many species of migratory and resident fish species (Kara and Quignard 2018b). Among them, *Aboyeri. boyeri* and *Pomatoschistus microps* dominate in numbers, representing 69 % of the total local abundance (Bouchoucha et al. 2012, Iotti et al. 2023), while *Pomatoschistus marmoratus* is less frequently observed (Iotti et al. 2023). These three resident species are observed at all ontogenetic stages in the lagoon, with maximal total lengths reaching 100 mm for *A. boyeri* and 55 mm for both *P. microps* and *P. marmoratus* (Kohler 1976; Bouchereau 1997; Lepage et al. 2008).

### 2.2 Fish sampling and habitat description

Sampling and *in situ* monitoring for this work were part of a broader study investigating preferential microhabitats for different fish species and juvenile stages in the Prévost lagoon (Iotti et al. 2023). The six distinct sampling sites retained are spread along the edge (NW, SW, SE and NE) and in the center (MI and MW) of the lagoon, at different distances from its sea inlet (Fig. 1). For the present work, these six sites were monitored monthly, between March and October 2019, i.e. including during the recruitment periods of the three species (Kara and Quignard 2018a).



**Fig 1** Map of the Prévost lagoon (NW Mediterranean, France) showing sampling sites surveyed in the Prévost lagoon (NW=North-West, SW=South-West, MW=Middle-West, MI=Middle Inlet, NE=North-East, SE=South-East). For each site, the table indicates the number of transects (replicates) sampled for each period of the study (1= March-April, 2= May-June, 3=July-August, 4=September-October).

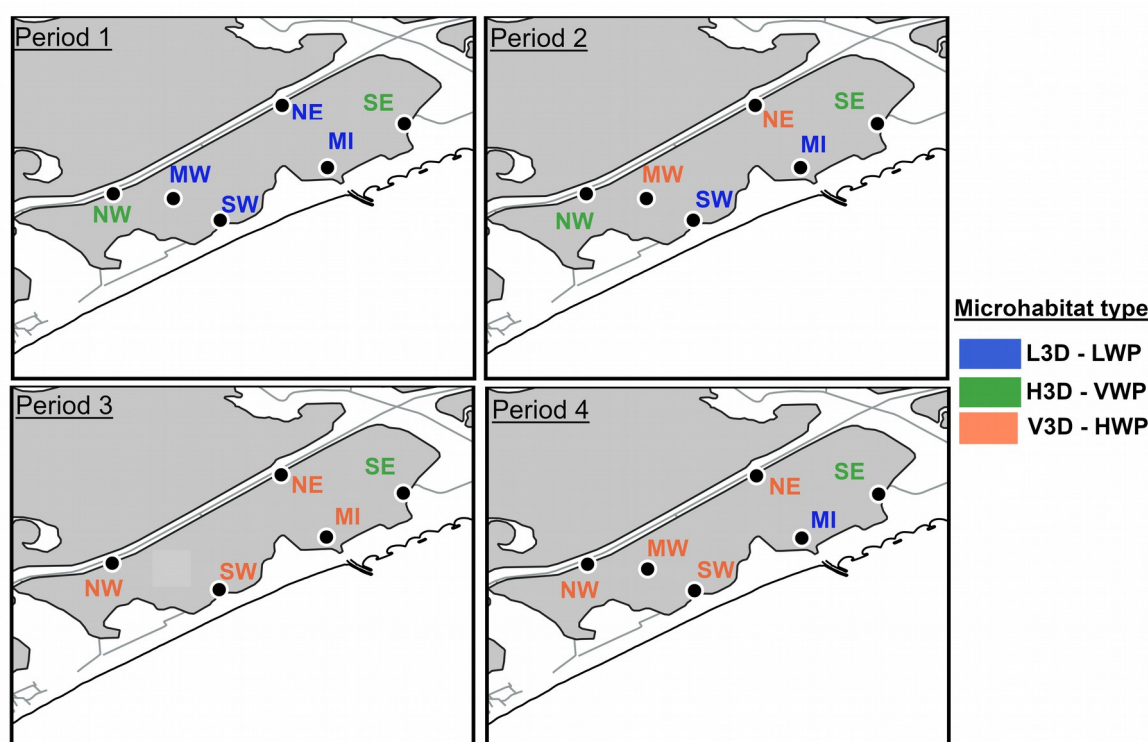
To reduce sampling bias caused by gear selectivity and increase the size range in the captures, fish sampling was carried out by combining three fishing gears (seine beach, cast net and dip net), with mesh sizes ranging from 1 mm to 4 mm. At each site, all fishing gears were deployed on three sampling transects of 10 m (treated as replicates), all perpendicular to the bank and spaced of 50 m to limit disturbance during monitoring. All the fish captured were subsequently brought back to the laboratory, identified down to the species level and measured to the nearest 0.1 mm. The two *Pomatoschistus* species were distinguished by comparing their scales patterns (Kovačić 2020). For each species, the size at first maturity reported in the literature for Mediterranean lagoons (Kohler 1976; Bouchereau et al. 1993; Tomasini et al. 1996; Mazzoldi and Rasotto 2001) was used to differentiate juvenile and adult stages.

Temperature (°C) and salinity were measured at each site using a digital meter (Multi 3430 WTW) coupled with a standard IDS conductivity cell probe (TetraCon® 925, WTW). Two litres of water were also sampled and stored in a cool box to assess the Chlorophyll *a* concentration.

Habitat morphological characteristics were described on nine 0.2 m<sup>2</sup> quadrats, evenly distributed over the three transects, by identifying substrate type and cover (%), macrophyte beds features (cover in %, canopy height in cm, species composition), the type and cover of shells (%), and the water depth (cm). Then, the macrophytes in each quadrat were collected to assess their volume (mm<sup>3</sup>) and dry biomass (g).

Following Iotti et al. (2023), sampling events were regrouped into four time periods (1 = March-April, 2 = May-June, 3 = July-August, and 4 = September-October), and only

nine variables were retained to discriminate microhabitat types in the Prévost lagoon. These later reflect habitat structure (rock, sediment and macrophytes covers in %, and macrophyte biomass in g), macrophyte species richness, and water characteristics (temperature in °C, salinity and Chlorophyll a concentration in  $\mu\text{g.L}^{-1}$ ), but also habitat distance from the sea inlet. Based on the variability in these nine variables, sampling events for all sites (NW, SW, SE, NE, MI and MW) and sampling periods (1 to 4) were split into three distinct microhabitat types reflecting best the global variability in structural complexity and water parameters observed (Table 1): L3D-LWP, regrouping habitat conditions characterized by a low structural complexity (L3D), i.e. with high sediment cover but low macrophyte and rock covers, and low values for water parameters (LWP, Table 1), H3D-VWP regrouping habitat conditions characterized by high structural complexity (H3D), notably due to rock presence and high macrophytes cover, and variable values for all water parameters (VWP), and V3D-HWP gathering all microhabitats with intermediate structural complexity (V3D) but high water parameters (HWP). L3D-LWP was found to gather seven sampling events, mainly from periods 1 and 2 at the MI and SW sites, but also the NE and MW sites at period 1 (Fig. 2, Iotti et al. 2023). H3D-VWP mostly regrouped the SE and NW sites during periods 1 and 2 and the SE site during periods 3 and 4, while V3D-HWP regrouped 10 sampling events, principally from periods 3 and 4, but also the NE and MW sites during period 2. For more information on the procedure for variable selection and on the sampling design and methods, see Iotti et al. (2023).



**Fig. 2** Maps of the microhabitats types (see Table 1 for codes) identified within the Prévost lagoon in Iotti et al. (2023), for each sampling period (1 = March-April, 2 = May-June, 3 = July-August, 4 = September-October).

**Table 1** Global mean values (range) observed for all environmental variables describing the three microhabitat types identified within the Prévost lagoon using hierarchical clustering analysis (see Iotti et al. 2023). L3D-LWP = Low three-dimensional complexity-Low water parameters, H3D-VWP = High three-dimensional complexity-Variable water parameters, V3D-HWP = Variable three-dimensional complexity-High water parameters.

Environmental variables	Code	Microhabitat type		
		L3D-LWP	H3D-VWP	V3D-HWP
Sediment cover (%)	SEDI	92.1 (75.3 - 100)	56.6 (29.7-100.0)	85.3 (34.3 - 100.0)
Rock cover (%)	ROCK	0.5 (0 - 2.3)	21.2 (0.0 - 48.0)	3.9 (0.0 - 23.2)
Macrophytes cover (%)	MCOV	28.5 (1.9 - 82.2)	60.8 (38.8 - 100.0)	36.1 (10.1 - 88.5)
Distance from sea inlet (km)	DIST	0.8 (0.2 - 1.2)	1.9 (1.2 - 2.5)	1.3 (0.2 - 2.5)
Temperature (°C)	TEMP	17.4 (14.1 - 19.7)	18.9 (13.8 - 26.1)	23.9 (17.0 - 28.0)
Salinity	SALI	34.7 (31.1 - 37.4)	34.9 (25.5 - 37.4)	39.2 (36.2 - 42.9)
Chlorophyll a (µg Chla.m <sup>-2</sup> )	CHLA	1.1 (0.5 - 2.2)	1.4 (0.8 - 2.1)	3.7 (2.6 - 5.5)
Macrophytes biomass (g/quadrat)	MBIOM	2.2 (0.0 - 6.3)	14.7 (0.8 - 47.5)	4.4 (0.1 - 10.0)
Macrophytes richness	MRICH	3.0 (2.2 - 4.0)	4.6 (3.0 - 7.0)	3.7 (2.0 - 5.9)

### 2.3 Data analysis

Data analyses were performed using the R software and associated packages, with differences considered statically significant when  $p < 0.05$ . For both microhabitat characteristics and fish abundance, analyses were performed on the data grouped by period (1 to 4), the number of transect per sampling event varying between three and six depending on the period and site. To cover the most extensive range of fish sizes, from the smallest juvenile stages (< 2 cm) to the biggest adults', fish abundances per transect and period were derived from the captures of the three fishing gears. For each species, the fish abundance per transect and period was thus estimated summing the number of individuals captured with all engines. Size classes describing different ontogenetic stages for each species were inferred from the scientific literature, seeking changes in physiological tolerances, feeding habits or microhabitat preferences (Table 2). Spatial and temporal variations in fish abundance were assessed using a Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). This method is a non-parametric multivariate statistical test that uses permutations as test of significance to compare differences between groups (Anderson 2005). Although being a multivariate analysis, PERMANOVA can be used as a two two-way ANOVA when data do not meet normality and homoscedasticity assumptions, as is the case in this study (Anderson 2005). For each period, non non-parametric Kruskal-Wallis tests were performed to first compare specific abundances between sites. It was also used to compare interspecific abundances when different species were simultaneously present at the same site. The Conover test (Conover and Iman 1979) was performed for pairwise comparisons (Conover and Iman 1979).

**Table 2** Recruitment periods, total length at maturity ( $L_{50}$ ), microhabitat preferences and trophic guilds reported for the juveniles (J) and adults (A) of the three resident species captured in the Prévost lagoon. For *A.boyeri*, two juvenile stages were distinguished (J1, J2) based on juvenile length (total length TL in mm). In the sub-column “Substrate”, the three items describe the fish position in the water column (P), the type of preferred substrate (S) and macrophyte cover (MC). When no information could be found for a specific stage, asterisks were added to indicate that the information given refers to that for the species in general (modified and completed from Iotti et al., 2023).

Species	Recruitment period (20)	Stage	TL (mm)	Microhabitat preferences			Feeding functional group	References	
				Substrate	Temperature range	Salinity range		Microhabitat preference	Feeding functional group
<i>D. sargus</i>	May-Jun	J1	< 20	P : bottom and middle S : hard (pebbles) MC : high	T max = 34°C*	5-40*	Benthivore (microbenthos, macrobenthos)	21, 32, 42, 43, 45,48	9, 18
		J2	20 - 45	S : hard (rock) MC : high			Omnivore (macrobenthos, macroalgae)		
		J3	> 45	S : mixed (pebbles, rock and sand) MC : high			Omnivore (macrobenthos, macroalgae)		
<i>E. russoi</i>	Aug-Oct	J1(larvae)	< 40	P: middle and surface No preferred substrate	10-25°C	5-41*	Planktivore (zooplankton)	1, 27, 30, 35, 47	4, 6, 11
		J2	40 - 65		5-25°C		Planktivore (zooplankton, Occasional macrobenthos)		
		J3	> 65		5-25°C				

Changes in lagoon microhabitat use between ontogenetic stages were investigated, describing fish spatio-temporal distribution by size classes. Moreover, to identify the factors driving fish species distribution at each ontogenetic stage, fish mean abundances and microhabitat characteristics (sediment cover, rock cover, macrophyte cover, macrophyte richness, macrophyte biomass, distance from the inlet, temperature, salinity and chlorophyll *a* concentration) of all sampling events were confronted using a co-inertia analysis (Dolédec and Chessel 1994). This multivariate analysis confronts faunistic and environmental data and analyses their co-structure to indicate the plans which optimize co-variance between the two data sets. It also provides a coefficient of similarity (RV) which varies from 0 to 1 and increases with environmental and faunistic data adequacy. This method is recognized as flexible to data sets with many variables in comparison to the number of samples (Dolédec and Chessel 1994), which was the case in this study.

Potential ontogenetic changes in preferential microhabitats types (L3D-LWP, H3D-VWP and V3D-HWP) were also investigated for each species using the Indval Index (Dufrène and Legendre 1997) which integrates both the fidelity and the selectivity of an ontogenetic stage to a type of microhabitat:

$$Indval_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100; \text{ where}$$

$A_{ij}$  = average abundance of stage *i* across microhabitats of type *j*/ average abundance of stage *i* across all types of microhabitats (relative abundance across types of microhabitats)

$B_{ij}$  = number of microhabitats of type *j* where stage *i* is present/ number of microhabitats of type *j* (relative frequency across microhabitats of type *j*).

### 3. Results

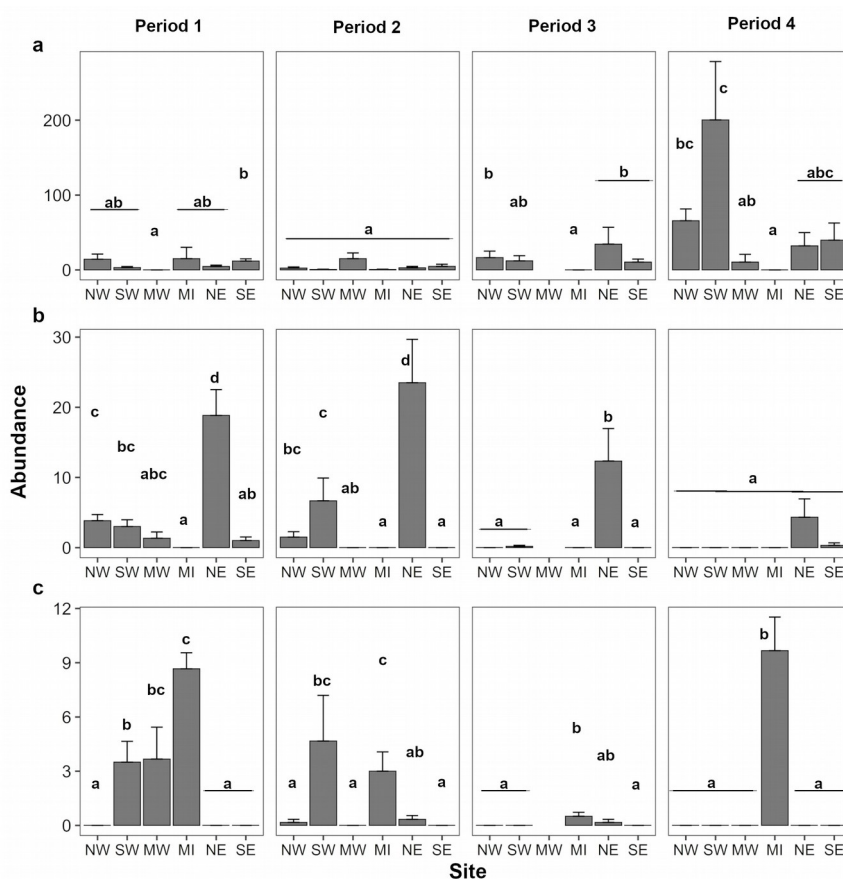
Over the period studied, a total of 2498 individuals from the three species was captured in the lagoon. *Atherina boyeri* represented 76 % of the catches, whereas *P. microps* and *P. marmoratus* only represented 18 % and 6 % of them, respectively.

#### 3.1 Spatio-temporal distribution

For *A. boyeri*, individual total lengths (TL) varied between 1.19 and 8.93 cm, with 79 % of juveniles (TL  $\leq$  4.5 cm) in the total catches, and abundances were mainly influenced by the sampling period (PERMANOVA, p-value  $< 0.001$ , Table 3). Indeed, the global abundance at the lagoon scale was relatively low during the two first periods, with a mean of  $8.17 \pm 11.84$  ind.transect<sup>-1</sup> during period 1 and a significantly lower value of  $3.30 \pm 6.41$  ind.transect<sup>-1</sup> during period 2 (Conover test, p-value = 0.013). Then, mean abundance significantly increased to  $14.60 \pm 28.26$  ind.transect<sup>-1</sup> in period 3 (Conover test, p-value = 0.015) and  $58.00 \pm 85.58$  ind.transect<sup>-1</sup> in period 4 (Conover test, p-value  $< 0.001$ ), without however differing from abundance values in period 1 (Conover test p-value = 0.415) due to high inter-transect variability (Fig. 3a). This temporal pattern, and notably the peak of abundance during period 4, was common to all sites except MI. It was mainly due to the presence of juveniles ranging from 3.0 and 4.5 cm in size (J2), and adults (A), i.e. individuals above 4.5 cm (Fig. 4a). On the contrary, juveniles smaller than 3.0 cm (J1) were essentially observed from period 1 to period 3. Although no global site effect on fish distribution was observed (PERMANOVA, p-value = 0.111, Table 3), the interaction between period and effects was significant. (PERMANOVA, interaction p-value = 0.001, Table 3). Spatial differences in abundances were observed for all periods (Kruskal-Wallis, p-value  $< 0.040$ ), except period 2 (Kruskal-Wallis, p-value = 0.0159). During period 1, the species was observed at all sites except MW with maximal mean abundance observed at MI (15.00 ind.transect<sup>-1</sup>). However due to high inter-transect variability, only SE exhibited a mean abundance (11.67 ind.transect<sup>-1</sup>) significantly higher than MW (Conover test, p-values = 0.024). Then, during period 3, the species was absent at MI, and the highest abundances (Conover test, p-values  $< 0.021$ ) were reached at NW (16.33 ind.transect<sup>-1</sup>) and NE (34.33 ind.transect<sup>-1</sup>), the other sites exhibiting intermediate values. During period 4, the species was also not present at MI, and NW and SW exhibited significantly higher abundances, of 65.67 and 200.33 ind.transect<sup>-1</sup>, respectively (Conover test, p-values  $< 0.032$ , Fig. 3a). Besides, spatial patterns of distribution differed according to the size class (Fig. 4a). The smallest fish at J1 stage, and notably individuals under 2.5 cm, were spatially concentrated at SE and NE sites during period 2 and 3, whereas J1 juveniles between 2.5 and 3.0 cm were also observed at NW site during period 1. The individuals at J2 stage (comprised between 3.0 and 4.5 cm) and adults had a wider distribution and were predominantly fished on the SW, SE, NE and NW sites and, to a lesser extent, on the MW and MI ones.

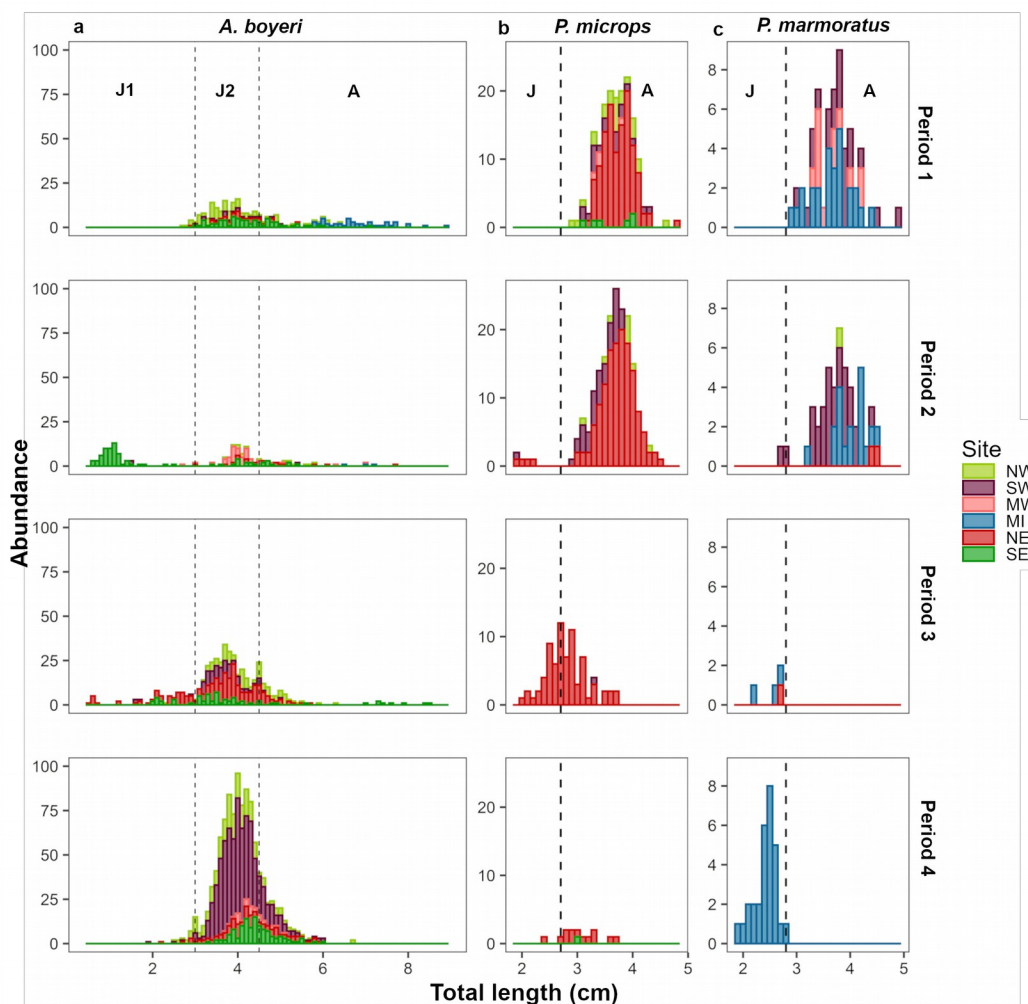
**Table 3** Results of the PERMANOVA analysis performed on the mean abundances for each fish species. Significance codes: 0 ‘\*\*\*’ 0.001 ‘\*\*’ 0.05 ‘\*’ 0.1 ‘.’

Species	Factor	Df	Sum sd	R <sup>2</sup>	F value	p-value
<i>A. boyeri</i>	Period	3	47576	0.25038	11.2103	0.001 ***
	Site	4	10240	0.05389	0.1113	0.111 ns
	Period:Site	12	66981	0.35250	6.9353	0.001 ***
	Residuals	82	65997	0.34732		
<i>P. microps</i>	Period	3	426.9	0.05632	4.0678	0.007 ***
	Site	4	3828.9	0.50516	27.3650	<0.001 ***
	Period:Site	12	658.6	0.08689	0.08689	0.078 ns
	Residuals	82	2629.5	0.34692	0.34692	
<i>P. marmoratus</i>	Period	3	65.73	0.07321	3.6805	0.012 ***
	Site	4	282.98	0.31517	11.8841	<0.001 ***
	Period:Site	12	264.91	0.29504	6.1432	<0.001 ***
	Residuals	82	294.67	0.32819		



**Fig. 3** Variation in species mean total abundance (ind. transect<sup>-1</sup>) of (a) *Atherina boyeri*, (b) *Pomaschistus microps* and (c) *Pomaschistus marmoratus* among sites (for sites codes and locations see Fig. 1) during the four sampling periods (1 = March-April, 2 = May-June, 3 = July-August, 4 = September-October). Error bars correspond to standard errors. Letters and p-values correspond to post-hoc multiple comparisons results (Conover test performed after Kruskal - Wallis test to species fish abundance for each period) with p-values inferior to 0.05 corresponding to significant differences. Note that MW site was not sampled during period 3.





**Fig. 4** Total abundances in the Prévost lagoon for all periods (1 = March-April, 2 = May-June, 3 = July-August, 4 = September-October) and sites (colours) by size (total length) for (a) *A. boyeri*, (b) *P. microps* and (c) *P. marmoratus* (see Fig. 1 for sites codes). The dashed lines represent the limits of the different size classes considered in the rest of the study. for *A.boyeri* (J1, J2 and A) and for *Pomatoschistus* species (J and A). Note that the y-axes vary among species as well as the x axis breaks for *Pomatoschistus* species (x-scale, 0.05 cm) and for *A. boyeri* (x-scale, 0.1 cm)

For *P. microps*, individual total lengths varied between 1.89 and 4.82 cm with 12 % of juveniles (TL  $\leq$  2.7 cm) in the catches. Abundances significantly varied according to both the sampling site (PERMANOVA, p-value  $<0.001$ ) and period (PERMANOVA, p-value  $<0.001$ ) (Table 3). Although it only significantly differed between period 1 and periods 3 and 4 (Kruskal-Wallis, p-value  $< 0.002$ ), the global mean abundance for this species progressively decreased from a maximum of  $8.00 \pm 1.46$  ind.transect<sup>-1</sup> during period 1 to a minimum of  $0.78 \pm 2.26$  ind.transect<sup>-1</sup> during period 4 (Fig. 3b), period 2 and 3 displaying intermediate values ( $5.76 \pm 11.15$  and  $2.50 \pm 6.88$  ind.transect<sup>-1</sup>, respectively). The highest abundances during periods 1 and 2 were essentially due to a

greater presence of adults. However, from period 3, these latter were less represented in the catches, where fish were dominantly represented by juveniles (Fig. 4b). Irrespective of the sampling period, *P. microps* was absent from the MI site, and its highest mean abundances were always observed at NE (Conover test,  $< 0.001$ ) with values ranging from  $4.33 \pm 4.50$  to  $23.50 \pm 15.12$  ind.transect<sup>-1</sup>, in periods 4 and 2, respectively. Regarding size classes, both juveniles (J, TL  $\leq 2.7$  cm) and adults (A, TL  $> 2.7$  cm) were principally represented at the NE site, with small individuals being particularly spatially restricted to NE, whereas larger individuals were also observed at the SW, NW and SE sites (Fig. 4b).

Individuals of *P. marmoratus* ranged from 1.89 to 4.96 cm in size (TL), with 26% of juveniles TL  $\leq 2.8$  cm) in the catches. The total abundance for this species was mainly influenced by the sampling site (PERMANOVA, p-value  $< 0.001$ , Table 3), but also varied according to the sampling period (PERMANOVA, p-value = 0.012, Table 3), with a significant interaction between the two factors (PERMANOVA, p-value  $< 0.001$ , Table 3). Unlike in *P. microps*, *P. marmoratus* individuals were absent from SE and its lowest mean abundances were measured at NW and NE ( $0.05 \pm 0.22$  and  $0.14 \pm 0.36$  ind.transect<sup>-1</sup> respectively, Fig. 3c). Significantly higher mean abundances were observed at both the SW and MI sites (Conover test, p-values  $< 0.005$ ), with MI exhibiting the highest mean abundance of all sites (Conover test, p-values  $< 0.002$ ). The high abundances at MI were due to the presence of juvenile individuals (J, TL  $\leq 2.8$  cm), mostly in periods 3 and 4, but also of adult individuals ranging from 3.6 cm to 4.6 cm (Fig. 4c). Otherwise, the adults of the species (A, TL  $> 2.8$  cm) mainly occupied SW and were occasionally observed at NW, NE and MW site. Temporal variations in mean abundances were observed only at the MI, SW and MW sites (Kruskal-Wallis, p-value  $< 0.035$ , Fig. 3c). As for *P. microps*, *P. marmoratus* adults were captured in periods 1 and 2, whereas juveniles appeared in the samples only in period 3 and 4 (Fig. 4c). At MI, mean abundances significantly decreased from period 1 to period 3 (Conover, p-values  $< 0.01$ ) before significantly increasing in period 4, Conover test, p-value  $< 0.006$ ) to reach a value ( $9.67 \pm 3.21$  ind.transect<sup>-1</sup>) comparable to that of period 1 (Conover test, p-value = 0.324). Maximal values at this site were observed when adults were present and decreased in period 3 with the arrival of juveniles and the disappearance of adults from the samples (Fig. 4c). At the SW site, *P. marmoratus* individuals were mostly adult (Fig. 4c). They were observed during Period 1 and 2 only, but in similar (Conover test, p-value = 0.500) mean abundances ( $3.50 \pm 2.81$  ind.transect<sup>-1</sup> and  $4.66 \pm 6.19$  ind.transect<sup>-1</sup> respectively). At MW, only adult individuals were also observed, and only during period 1, when their mean abundance was  $3.67 \pm 3.06$  ind.transect<sup>-1</sup> (Fig. 3c and 4c).

Interestingly, the two *Pomatoschistus* species were found at similar locations, and in comparable abundances (Conover test, p-values  $> 0.465$ ), during the sampling period. In period 1, they co-occurred at the SW site, where *P. microps* mean abundance was of  $3.00 \pm 2.37$  ind.transect<sup>-1</sup> and that of *P. marmoratus* of  $3.50 \pm 2.81$  ind.transect<sup>-1</sup>, and at the MW site, where *P. microps* mean abundance was of  $1.33 \pm 1.53$  ind.transect<sup>-1</sup> and that of *P. marmoratus* of  $3.67 \pm 3.06$  ind.transect<sup>-1</sup> (Fig. 3c and 3c). During period 2, they also co-occurred at the SW site with mean abundances of  $6.67 \pm 7.94$  ind.transect<sup>-1</sup> and  $4.67 \pm$

6.19 ind.transect<sup>-1</sup> for *P. microps* and *P. marmoratus* respectively. However during period 3, they were only both found at the NE site, where *P. microps* was dominant (Conover test, p-value < 0.001) with a mean abundance of  $12.33 \pm 11.36$  ind.transect<sup>-1</sup>, against  $0.17 \pm 0.41$  ind.transect<sup>-1</sup> for *P. marmoratus*.

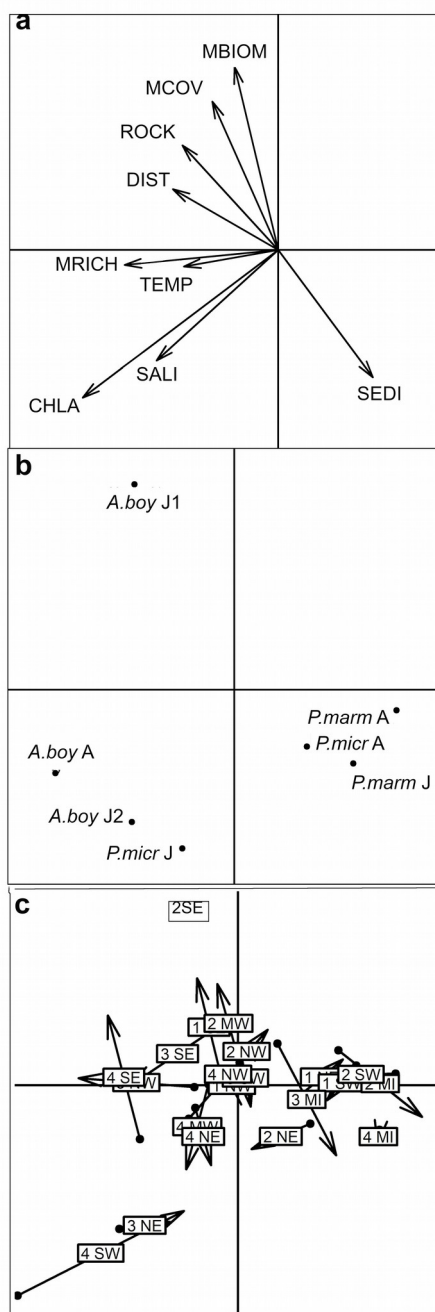
### 3. 2 Environmental preferences

Lagoon microhabitats' use differed depending on both the species and the ontogenetic stages, revealing different environmental preferences (Fig. 3 and Fig. 4). Indeed, fish distribution was partly driven by microhabitats characteristics (Fig. 5). The coinertia between environmental and ichthyic data accounted for 81.62% of the total inertia, with its dimensions 1 and 2 contributing to 58.22% and 23.40% of the inertia (RV = 0.30), respectively. Dimension 1 illustrated the gradient of temperature, salinity, chlorophyll *a* concentration and algae richness observed in the lagoon (Fig. 5a). In this dimension, sampling events were notably distinguished by the sampling period, reflecting the progressive increase in water parameters (i.e. temperature, chlorophyll *a* concentration and salinity) from periods 1 and 2 to periods 3 and 4 at all sites but MI and NW, where water parameters were relatively low in period 4 (Fig. 5a and Fig. 5c). Dimension 2 illustrated a joined gradient of structural complexity and distance from the sea inlet (Fig. 5a), opposing microhabitats close to the sea inlet and with a high sediment cover but low macrophyte cover, like MI and SW (Fig. 5c), and microhabitats with high rock and macrophyte covers located far from the sea inlet, like SE and NW. Microhabitats exhibiting intermediate profiles of structural complexity and distance from the sea inlet, like NE and MW, had a central position on this dimension.

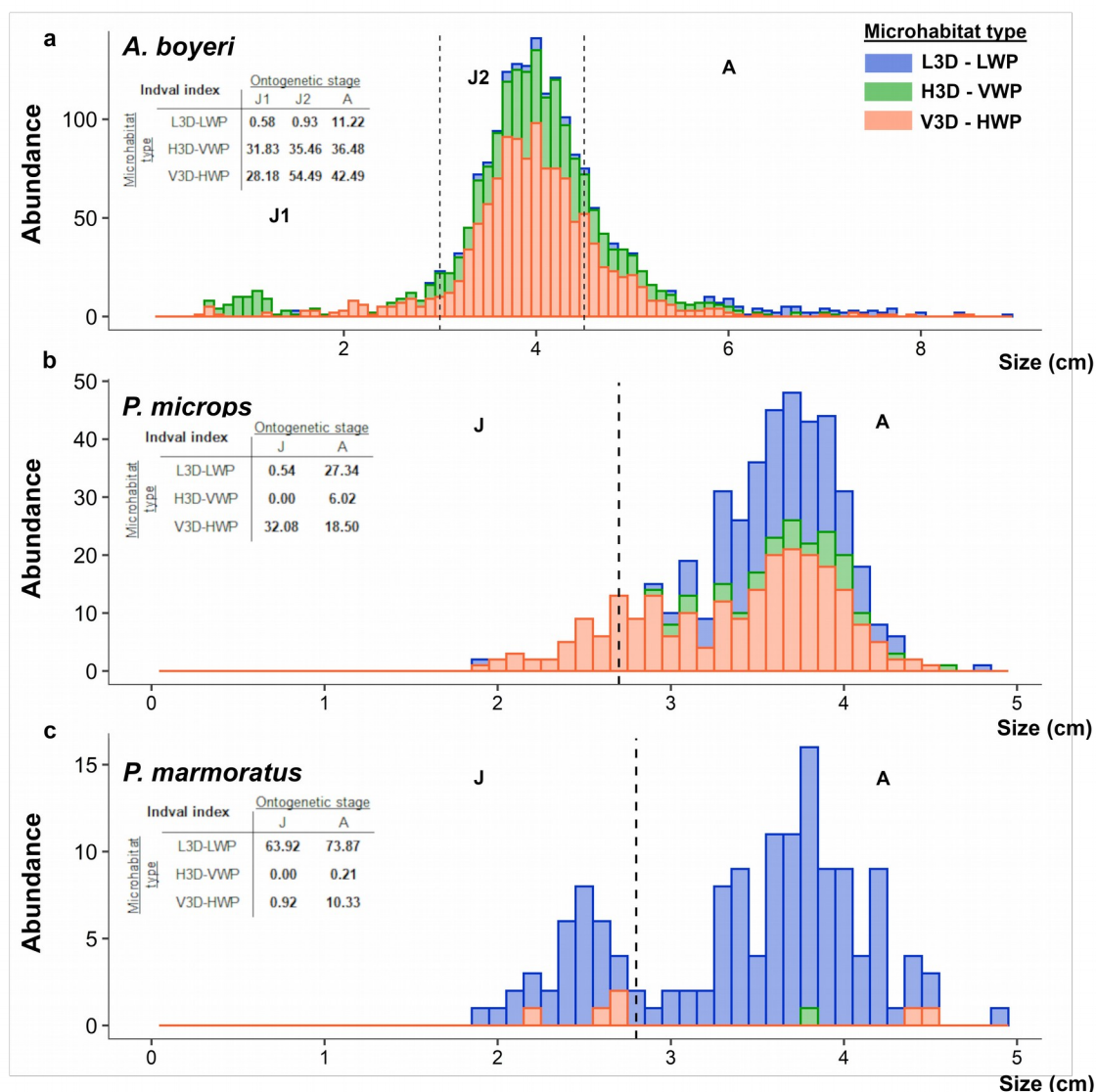
The positioning of the three species and their ontogenetic stages in this plan (Fig. 5b) revealed different environmental preferences among them. Indeed, in *A. boyeri* the smallest juveniles (J1) were mainly associated with high macrophyte covers and biomass, contrary to the adults and J2 juveniles, which did not depend on microhabitat structure and distance from the sea inlet but mostly positively responded to high levels of chlorophyll *a* (Fig. 5a and 5b). In this species, the adults were in addition strongly associated with high macrophyte richness. As a result, although *A. boyeri* juveniles and adults were both mostly found in the V3D-HWP and H3D-VWP microhabitat types (Fig. 6a), the J2 and adults of the species exhibited a greater preference for the V3D-HWP microhabitat type (Inval = 54.49 - 42.49) than its J1 (Indval = 28.18).

Irrespective of the ontogenetic stage, the two *Pomatoschistus* species mainly responded positively to the increase in sediment cover, avoiding microhabitats far from the sea inlet and characterized by either a high macrophyte cover or biomass or a high rock cover (Fig. 5a and Fig. 5b). *P. microps* showed ontogenetic differences in environmental preferences though. Its juveniles were associated to high values of salinity, chlorophyll *a*, and temperature (Fig. 5a and Fig. 5b), while its adults mainly selected sites with high sediment covers and avoided high macrophyte biomasses. As a result, although both ontogenetic stages were found to be mainly restricted to the V3D-HWP microhabitat type (Indval = 32.08), the adults of this species were found to have a broader niche, using both V3D-HWP (Indval = 18.50) and L3D-HWP habitats (Indval = 27.34, Fig. 6b). In

contrast, the distribution of *P. marmoratus* did not change with the ontogenetic stage (Fig. 6c), this species exhibiting a significant preference for the L3D-LWP microhabitat type at both the juvenile (Indval = 63.92 and p-value = 0.029) and the adult (Indval = 73.87, p-value = 0.029, respectively) stages, even if its juveniles only occurred at one single site in the lagoon (MI).



**Fig. 5** Results from the co-inertia analysis between environmental variables (a) and fish ontogenetic stages abundances (b) for all periods grouped and projection of the sampled sites (c) on the plan formed by dimension 1 and 2. Codes for environmental variables are indicated in Table 2 and codes for site in Fig. 1.



**Fig. 6** Species size distribution among the three microhabitat types observed in the Prévost lagoon for (a) *A. boyeri*, (b) *P. microps* and (c) *P. marmoratus*. The Indval index, illustrates the affinity of the successive juvenile stages (J1, J2 and A for *A. boyeri*, and J and A for *Pomatoschistus* species) for each microhabitat the dashed lines represent the limits of the different size classes considered in the rest of the study. for *A.boyeri* (J1, J2 and A) and for *Pomatoschistus* species (J and A). Note that the y-axes vary among species as well as the x axis breaks for *Pomatoschistus* species (x-scale, 0.05 cm) and for *A. boyeri* (x-scale, 0.1 cm)

## 4. Discussion

The three species studied, *A. boyeri*, *P. marmoratus*, and *P. microps* are common resident species respectively observed in 76, 16 and 30 % of Mediterranean lagoons and reported to occupy many other coastal environments, where they commonly strongly contribute to the total abundance (Leitão et al. 2006b; Souza et al. 2014). This study revealed marked differences in lagoon microhabitat and environmental preferences among them. The comprehensive sampling strategy applied further allowed to highlight

small-scale changes in lagoon microhabitat use with the ontogenetic stage, and specific juvenile habitat characteristics for some of these three resident species.

The three species studied, *A. boyeri*, *P. marmoratus*, and *P. microps* are common resident species respectively observed in 76, 16 and 30 % of Mediterranean lagoons and reported to occupy many other coastal environments, where they commonly strongly contribute to the total abundance (Leitão et al. 2006b; Souza et al. 2014). Consistently with previous ichthyological monitoring carried out in from 2010 to 2011, *A. boyeri* was the most abundant of the three species in the Prévost lagoon (Bouchoucha et al. 2012). However, this dominance might be accentuated by the characteristics of the fish sampling gears used. Indeed, the largest proportion of our captures were made using the beach seine, which is not surprising as this later is considered to be particularly effective for sampling benthic-demersal fish (Franco et al. 2012). The cast and dip nets contributed to a much lesser extent to the global abundance. Nevertheless, they allowed to catch individuals in habitats where rocks or thick macroalgae mats reduced the efficiency of the beach seine, so the data from the three gears were kept to have the same fishing effort for all species. This might have biased our sampling though, by increasing the numbers of *A. boyeri* individuals in the total catches. Indeed, the use of the dip net in particular proved better to sample the smallest juveniles (TL < 2 cm), which are often too small to be retained by the mesh of the beach seine. Because at this stage, the juvenile of *A. boyeri* aggregate in schools, they are more visible than those of the two *Pomatoschistus* species, which might have contributed to increase their final numbers in the catches. Nevertheless, the data from these three gears were kept to have the same fishing effort for all species. Besides this difference in species selectivity, the sampling strategy undoubtedly underestimated abundances for the smallest juvenile stages, which might have been more effectively sampled with methods specifically designed to capture fish early stages, as ichthyoplankton nets, or lights traps (Pérez-Ruzafa et al. 2004). The present study therefore confirms the need to combine different fishing gears to obtain a complete picture of the different ages and ecological guilds (pelagic, benthic, and demersal) present in the fish community (Bryan and Scarnecchia 1992). In the present case, the combination of the three selected gears allowed us to sample a wide range of sizes for each species (1.19 – 8.93 cm) and thus to identify the habitats used by their different ontogenetic stages at the scale of the microhabitat.

#### 4.1 Spatio-temporal distribution and microhabitat preferences

The resident populations of the three species were all characterized by seasonal changes in their global abundance and age structure, which could be related to the coupling between lagoon environmental characteristics and species life cycles. The two Gobiidae species displayed similar cycles, with juveniles and adults being temporally segregated. Both *P. microps* and *P. marmoratus* usually spawn when the temperature is between 15°C and 20°C to optimize eggs' and larvae's metamorphosis (Souza et al. 2014). Thus, in the Mediterranean, spawning in the two species begins in April and tend to last until August, period during which the adults can spawn several times (Bouchereau

et al. 1989; Mazzoldi and Rasotto 2001). Maximal spawning intensities are usually reported between April and mid-July though (Bouchereau 1994), which is consistent with our first captures of already well developed juveniles, in summer. This timing explains why *P. microps* juveniles were mostly found in habitats with high temperatures, salinities and chlorophyll *a* levels. Besides, small-sized gobies species have a short life cycle, not exceeding one to two year in Mediterranean lagoons, with adults often dying after spawning (Arruda et al. 1988). This might explain why the adults of the two species, mostly captured from the early spring to the early summer, were not captured at the same period than their juveniles. For *A. boyeri*, patterns of lagoon use were different. Both the juveniles and the adults of the species occupied the lagoon simultaneously, probably because *A. boyeri* lifespan is usually of about three years (Leonardos 2001). As observed in several other studies in Mediterranean lagoons, *A. boyeri* settlers were mainly captured in the summer, when maximal abundances for the species were observed (Tomasini et al. 1996; Andreu-Soler et al. 2006; Bartulović et al. 2006; Verdiell Cubedo 2009). The abundance peak in summer was centred around a total length of 4.5 cm and therefore regrouped individuals that settled earlier in the year, probably in spring. Because the spawning season of *A. boyeri* in Mediterranean lagoons is quite large and may start from April (Kohler 1976; Bartulović et al. 2006), several cohorts of juveniles might have been captured. However, no settlers could be sampled in spring at our sampling sites, and the smallest individuals in our catches were captured only at the beginning of summer. Therefore, *A. boyeri* smallest juveniles might occupy other areas in the lagoon that were not included in our sampling. Because of the timing of its life cycle, *A. boyeri*'s microhabitat preferences appear to be also mainly driven by water parameters. In particular, the highest abundances for the species were observed at times of high chlorophyll *a* levels. For most of lagoon fish species, this increase in abundances with water productivity is commonly described and thought to be an evolutionary adaptation allowing species to optimize individual growth and physical condition (Pérez-Ruzafa et al. 2004; Kristiansen et al. 2011). It probably allowed to sustain the strong feeding demand deriving from *A. boyeri*'s high abundances.

Spatial segregation between adult and juvenile stages was observed in none of the three species studied. However, changes in lagoon microhabitat use with size were observed for two of them. For the two *Pomatoschistus* species, individuals under the size at first maturity were spatially restricted to one sampling site only. For *P. marmoratus*, they were only observed at the MI site (L3D-LWP), characterized by a bare sand substrate without macrophyte cover, whereas for *P. microps* they were only captured at the NE site (V3D-HWP), where the substrate during their period of presence was essentially made of mud covered by thin beds of macroalgae (*Ulva sp.*). Because of their morphological characteristics (body color, dorsal position of their eyes), *Pomatoschistus* spp. are commonly observed on sandy or muddy open substrata as mudflats or salt marsh creeks (Gordo and Cabral 2001; Malavasi et al. 2005, Table 2). Therefore, *P. microps* association with habitat covered by macroalgae is astonishing. However, Leitão et al. (2006b) also observed that *P. microps* juveniles in the Mondego estuary were more abundant in salt marshes where water turbidity and macrophyte cover

provided ideal conditions for small individuals looking for shelter. Similar conditions might occur at the NE site in the Prévost lagoon, where water turbidity can be enhanced by resuspension of the muddy substrate, notably during windy conditions .

Changes in microhabitat use in the two *Pomatoschistus* species appeared from a total length of 2.7 and 2.8 cm (for *P. microps* and *P. marmoratus* respectively), around which both two goby species are supposed to become sexually mature (adults), and could be therefore linked to reproductive behavior. For both species, the adults were found to occupy the same sites as the juveniles (MI for *P. marmoratus* and NE for *P. microps*), but exhibited a wider spatial distribution, as they were also present on the SW site (L3D-LWP microhabitat type). This could reflect their search for a suitable substrate to attach and protect their eggs. Indeed, *Pomatoschistus* species are known to create eggs nest with dead shells (Souza et al. 2014), and these later were numerous at SW. Despite the presence of adults and the possibility to lay their eggs, no *Pomatoschistus* juveniles were captured at SW site and global abundance was generally low compared to MI and NE sites. A higher predatory pressure at SW site or the dispersion of pelagic larvae towards other sites under the influence of wind and water currents (Fonds 1973; Pérez Ruzafa et al. 2004) perhaps explains this absence of juveniles. Considering this last point and given the very localized concentration of each species' juveniles, larvae's settlement to benthic habitat might also respond to conspecific cues as demonstrated by experiments on coral reef fish (Huijbers et al. 2012; Lecchini and Nakamura 2013), thus intensifying the spatial segregation between the two species. However this has not been demonstrated in the case of these two *Pomatoschistus* species. The marked spatial segregation might be explained, on one hand, by differences in physiology between the two species at the adult stage, as *P. marmoratus* tend to prefer habitats with stable salinities (Rigal et al. 2008), contrary to *P. microps* which displays a higher tolerance to extreme salinities. In this work, *P. marmoratus* was indeed observed at the MI site where the seawater fluxes buffered salinities, thus probably more following small variations of seawater salinities (14 - 23°C). On the contrary, salinities varied most at the NE site, with maximal values reaching 42.9 when *P. microps* was observed. The spatial partitioning between the two *Pomatoschistus* species might also result from a strategy to limit competition for food and space (Nunn et al. 2012), given that the two species share the same diet throughout their growth (Table 2) and are territorial species, notably during the reproduction period (Leitão et al. 2006a).

The spatial distribution of *A. boyeri* in the Prevost lagoon also varied according to the ontogenetic stage. However, changes in microhabitat preferences in this species apparently occur before the individuals reach the size at first maturity. Indeed, although all ontogenetic stages were captured in both the H3D-VWP and V3D-HWP microhabitat types, the smallest individuals ( $\leq 3.0$  cm) were captured at only two sites (SE and NE) while, from 3.0 cm body length, *A. boyeri* individuals were caught at all sites, except MI, with a slight preference for the V3D-HWP microhabitat type. Such a spatial size structuration of *A. boyeri* population has already been reported, notably in the Acquatina lagoon (Maci and Basset 2010), which is characterized by a high degree of confinement and strong physico-chemical gradients. In this later lagoon, smallest sizes were observed



in the most confined part of the lagoon where accumulation of plant detritus probably offered more trophic resources, or at sites with good oxygenation notably in case of high temperature conditions. On the contrary larger individuals were mainly observed in less “stressful” areas thus illustrating different tolerances to physico-chemical parameters between ontogenetic stages. However, in the Prévost lagoon, physico-chemical parameters did not exhibit strong spatial gradients and, therefore, were not identified as the main drivers of fish spatial distribution. The association between *A. boyeri* and the H3D-VWP and V3D-HWP microhabitat types is mainly explained by their affinity with high structural complexity, notably in relation to the presence of macroalgae mats of both *Ulva* sp. and *Chaetomorpha* sp which are often used by *A. boyeri* adults to attach their eggs (Mauro et al. 2007). This affinity might partially explain the restricted location of the smallest juveniles of the species, as they have not yet acquired the swimming ability necessary to colonize the whole lagoon. Moreover, it can be hypothesized that the macrophytes in the NE and SE sites provided these small juveniles with shelter against their predators (Admas et al. 2004, Woodland et al. 2019). For the older ontogenetic stages, *A. boyeri*'s association with H3D-VWP and V3D-HWP microhabitat types was mainly driven by higher chlorophyll *a* concentrations, as illustrated by the peak in *A. boyeri* abundance at SW, where chlorophyll *a* was maximum, during period 3. This is not surprising as, considering its diet composed of zooplankton, phytoplankton and macrobenthos (Arias and Drake 1990; Fouda 1995; Franco et al. 2008), *A. boyeri* is likely to depend largely on phytoplanktonic production (Persic et al., 2004). On the other hand, results indicate that, although they did not display a strong affinity to a particular kind of substrate nor level of macrophyte cover, *A. boyeri* adult and J2 stages are found in habitat types with a minimum level of habitat complexity. For these ontogenetic stages, habitat structure is probably not be used as a refuge (Clavero et al. 2005). Instead, physical structures (biotic and abiotic) are known to attract invertebrates (Mistri et al. 2000), which begin to appear in *A. boyeri*'s diet from 2.5 cm in size (Scilipoti 1998, Table 2). Thus, the ontogenetic changes in *A. boyeri*'s spatial distribution might reflect both the evolution in their diet and the improvement of their swimming abilities (Fouda 1995). These latter notably evolve rapidly in resident fish species (Macpherson and Raventos 2006) and probably allowed the biggest juveniles to colonize the major part of the lagoon.

#### 4.2 Nursery concept applicability to resident species

The nursery area concept described by Beck et al. (2001) has long been used as the reference for identifying key habitats for juvenile fish. However, this definition only applies to species with separate adult and juvenile habitats. This concept is therefore relatively easy to apply for migratory fish species which carry out substantial migrations up to a thousand kilometers between their juvenile and adult habitats (e.g. Verdiell Cubedo et al. 2007; Franco et al. 2008, Vasconcelos et al. 2011; Isnard et al. 2015). This distinction is less obvious for resident fish species, and no study seems to apply this concept to species whose entire cycle takes place in a single area. Our study shows that even on the fine-scale of the microhabitats that compose the Prévost lagoon, the juveniles of resident fish species spatially occupy areas that the adults also use. However, spatial

migrations occur between ontogenetic stages, leading to a widening of the fish spatial niches with age. These migrations could be linked to the onset of the reproductive behavior, in particular for *Pomatoschistus* species. This places us in one of the cases where, according to Beck et al. (2001), we can apply the concept of nursery area. Clatrisse and Hampel (2000) further added a temporal component to the nursery definition, underlining that the juvenile habitats had to be spatially or temporally disjoint from the adult ones to be considered as nursery areas, which was also the case for the two *Pomatoschistus* species in this study. The spatio-temporal concentration of *Pomatoschistus* juveniles all the more highlighted the existence of sites quasi exclusively occupied by the juveniles of some resident species, and preferential or even essential for them.

Interestingly, this result was less marked for *A. boyeri*, whose juveniles rapidly colonized the major part of the lagoon, reflecting the strong plasticity and adaptability of this species to the diversity of lagoon microhabitats (Fouda, 1995). The fact that *A. boyeri* displays better swimming abilities than *Pomatoschistus* species could also explain its wide spatial distribution within the lagoon (Bardin and Pont 2002). Management procedures willing to identify essential habitats for fish species like *A.boyeri* may have to target the species' smallest stages, which are the most vulnerable and seemed, in this study, the most susceptible to be assigned to a specific type of microhabitat.

## 5. Conclusion

The present study compared lagoon preferential microhabitats for three resident fish species, at the juvenile and adult stages. This showed that even resident species display different essential microhabitats at the juvenile and adult stages, determined by their life cycle seasonality and their affinity with habitat structural complexity. Our results suggest that, at a fine spatial scale, the concept of nursery might apply to at least some resident species of Mediterranean lagoons. However, we suggest that this concept could also be relevant to other species in ecosystems with more contrasted environmental gradients. Further studies should compare resident species microhabitat use in different estuarine ecosystems. Indeed, a better understanding of the relationship between transitional waters and fish is necessary to define the microhabitats constituting the best levels for action to preserve these estuarine populations. Because of their central role within transitional waters, conserving these resident populations and their key habitats will also help protect and manage the other fish species that depend on them.

## References

- Adams, A.J., J.V. Locascio, and B.D. Robbins. 2004. Microhabitat use by a post-settlement stage estuarine fish: evidence from relative abundance and predation among habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 299: 17–33. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.08.013>.
- Andreu-Soler, A., F.J. Oliva-Paterna, and M. Torralva. 2006. Seasonal variations in somatic condition, hepatic and gonad activity of sand smelt *Atherina boyeri* (Teleostei, Atherinidae) in the Mar Menor coastal lagoon (SE Iberian Peninsula). *Folia Zoologica* 55. Institute of Vertebrate Biology: 151.
- Anderson, Marti J. 2005. Permutational multivariate analysis of variance. *Department of Statistics, University of Auckland, Auckland* 26: 32–46.
- Anne-Marie, E., G. Sundmark, and S. Thorman. 1980. The identification of *Pomatoschistus pictus*, *P. microps*, and *P. minutus* (Gobiidae, Pisces). *Sarsia* 65. Taylor & Francis: 239–242. <https://doi.org/10.1080/00364827.1980.10431485>.
- Arias, A.M., and P. Drake. 1990. *Estados juveniles de la ictiofauna en los caños de las salinas de la bahía de Cádiz*. *Acuicultura Intermareal*. Cádiz: Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- Arruda, L. M., J. P. Andrade, and M. M. Cunha. 1988. Abundance, diversity, and community structure of the fish population in the Ria de Aveiro (Portugal). *Oceanologica Acta* 11: 235–240.
- Bardin, O., and D. Pont. 2002. Environmental factors controlling the spring immigration of two estuarine fishes *Atherina boyeri* and *Pomatoschistus* spp. into a Mediterranean lagoon. *Journal of Fish Biology* 61: 560–578. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.2060>.
- Bartulović, V., B. Glamuzina, A. Conides, A. Gavrilović, and J. Dulčić. 2006. Maturation, reproduction and recruitment of the sand smelt, *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Pisces: Atherinidae) in the estuary of Mala Neretva River (southeastern Adriatic, Croatia). *Acta Adriatica: International Journal of Marine Sciences* 47. Institut za oceanografiju i ribarstvo: 5–11.
- Beck, M.W., K.L. Heck, K.W. Able, D.L. Childers, D.B. Eggleston, B.M. Gillanders, B. Halpern, et al. 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience* 51: 633–641. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0633:TICAMO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0633:TICAMO]2.0.CO;2).
- Bouchereau, J.-L. 1997. Biodiversity of tactics used by three Gobiidae (Pisces; Teleostei): *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770), *P. microps* (Krøyer, 1838), *Gobius niger* Linnaeus, 1758, to survive in a mediterranean lagoon environment. *Oceanological Studies*: 153–170.
- Bouchereau, J.L., J C Joyeux, and J P Quignard. 1989. Structure de la population de *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) Poissons, Gobiides, lagune de Mauguio (France). *Vie et Milieu/Life & Environment*: 19–28.
- Bouchoucha, M., C. Aliaume, Y. Baldi, I. Lebel, Y. Abdallah, L. Thieulle, A. Sofianos, A. Courrat, and M. Lepage. 2012. *Suivi des peuplements ichtyologiques dans les eaux de transition du bassin Rhône-Méditerranée et Corse : Campagne 2010 & 2011*. IFREMER.
- Bourquard, C. 1985. Structure et mécanismes de mise en place, de maintien et d'évolution des peuplements ichthyiques lagunaires du golfe du Lion.
- Bryan, M.D., and D.L. Scarnecchia. 1992. Species richness, composition, and abundance of fish larvae and juveniles inhabiting natural and developed shorelines of a glacial Iowa lake. *Environmental Biology of Fishes* 35: 329–341. <https://doi.org/10.1007/BF00004984>.

- Cabral, H., and M.J. Costa. 2001. Abundance, feeding ecology and growth of 0-group sea bass, *Dicentrarchus labrax*, within the nursery areas of the Tagus estuary. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81. Cambridge University Press: 679–682.
- Cattrijsse, A.; Hampel, H. 2000. Life history and habitat use tables. In Subprojet 1-‘NurseryFunctionWesterschelde’; Final Report; University of Gent, Department of Biology, Marine Biology Section: Ghent, Belgium
- Clavero, M., F. Blanco Garrido, L. Zamora, and J. Prenda. 2005. Size related and diel variations in microhabitat use of three endangered small fishes in a Mediterranean coastal stream. *Journal of Fish Biology* 67. Wiley Online Library: 72–85.
- Conover, W. J. 1999. Practical Nonparametric Statistics: Wiley B. Hoboken, NJ 10.
- Dierking, J., F. Morat, Y. Letourneur, and M. Harmelin-Vivien. 2012. Fingerprints of lagoonal life: Migration of the marine flatfish *Solea solea* assessed by stable isotopes and otolith microchemistry. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 104–105: 23–32. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.03.018>.
- Doherty, P J, V Dufour, R Galzin, M A Hixon, M G Meekan, and S Planes. 2004. High mortality during settlement is a population bottleneck for a tropical surgeonfish. *Ecology* 85. Wiley Online Library: 2422–2428.
- Dolbeth, M., F. Martinho, R. Leitão, H. Cabral, and M. A. Pardal. 2007. Strategies of *Pomatoschistus minutus* and *Pomatoschistus microps* to cope with environmental instability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74: 263–273. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.04.016>.
- Dolédéc, S., and D. Chessel. 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology* 31: 277–294. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01741.x>.
- Dufrène, M., and P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAI]2.0.CO;2).
- Escalas, A., F. Ferraton, C. Paillon, G. Vidy, F. Carcaillet, C. Salen-Picard, F. Le Loc’h, P. Richard, and A.M. Darnaude. 2015. Spatial variations in dietary organic matter sources modulate the size and condition of fish juveniles in temperate lagoon nursery sites. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 152: 78–90. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.11.021>.
- Facca, C., F. Cavarro, P. Franzoi, and S. Malvasi. 2020. Lagoon Resident Fish Species of Conservation Interest According to the Habitat Directive (92/43/CEE): A Review on Their Potential Use as Ecological Indicator Species. *Water* 12. Multidisciplinary Digital Publishing Institute: 2059. <https://doi.org/10.3390/w12072059>.
- Fiandrino, A., V. Ouisse, F. Dumas, F. Lagarde, R. Pete, N. Malet, S. Le Noc, and R. de Wit. 2017. Spatial patterns in coastal lagoons related to the hydrodynamics of seawater intrusion. *Marine Pollution Bulletin* 119: 132–144. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.03.006>.
- Fonds, M., and G. Van Buurt. 1974. The influence of temperature and salinity on development and survival of goby eggs (Pisces, Gobiidae). *Hydrobiological Bulletin* 8. Kluwer Academic Publishers: 110–116.
- Fouda, M.M. 1995. Life history strategies of four small-size fishes in the Suez Canal, Egypt. *Journal of Fish Biology* 46: 687–702. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb01104.x>.
- Franco, A., P. Franzoi, and P. Torricelli. 2008. Structure and functioning of Mediterranean lagoon fish assemblages: A key for the identification of water body types. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79: 549–558. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.05.011>.

- Franco, A., A. Pérez-Ruzafa, H. Drouineau, P. Franzoi, E.T. Koutrakis, M. Lepage, D. Verdiell-Cubedo, et al. 2012. Assessment of fish assemblages in coastal lagoon habitats: Effect of sampling method. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 112: 115–125. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.08.015>.
- Franzoi, P., A. Franco, and P. Torricelli. 2010. Fish assemblage diversity and dynamics in the Venice lagoon. *Rendiconti Lincei* 21: 269–281. <https://doi.org/10.1007/s12210-010-0079-z>.
- Gordo, L., and H. Cabral. 2001. The fish assemblage structure of a hydrologically altered coastal lagoon: The Óbidos lagoon (Portugal). *Hydrobiologia* 459: 125–133. <https://doi.org/10.1023/A:1012510608231>.
- Gratwicke, B., C. Petrovic, and M.R. Speight. 2006. Fish distribution and ontogenetic habitat preferences in non-estuarine lagoons and adjacent reefs. *Environmental Biology of Fishes* 76: 191–210. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9021-8>.
- Henderson, P. A., and R. N. Bamber. 1987. On the reproductive biology of the sand smelt *Atherina boyeri* Risso (Pisces: Atherinidae) and its evolutionary potential. *Biological Journal of the Linnean Society* 32. Oxford University Press: 395–415.
- Henderson, P A, R H A Holmes, and Roger N Bamber. 1988. Size selective overwintering mortality in the sand smelt, *Atherina boyeri* Risso, and its role in population regulation. *Journal of fish biology* 33. Wiley Online Library: 221–233.
- Huijbers, C. M., I. Nagelkerken, P. A.C. Lössbroek, I.E. Schulten, A. Siegenthaler, M.W. Holderied, and S. D. Simpson. 2012. A test of the senses: fish select novel habitats by responding to multiple cues. *Ecology* 93. Wiley Online Library: 46–55.
- Ifremer. 2014. *Réseau de Suivi Lagunaire du Languedoc-Roussillon : Bilan des résultats 2013*. IFREMER.
- Iotti, M., Darnaude, A.M., Bouriat, A. & Ouisse, V. 2023. Spatio-temporal Variation of Shallow Microhabitats and Associated Juvenile Fish Assemblages in a Mediterranean Lagoon. *Estuaries and Coasts* 46, 198-226
- Isnard, E., J. Tournois, D.J. McKenzie, F. Ferraton, N. Bodin, C. Aliaume, and A.M. Darnaude. 2015. Getting a good start in life? A comparative analysis of the quality of lagoons as juvenile habitats for the gilthead seabream *sparus aurata* in the Gulf of Lions. *Estuaries and Coasts* 38: 1937–1950. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9939-6>.
- Jackson, El. 2003. Importance of seagrass beds as a habitat for fishery species around Jersey: 293.
- Jonsson, B., and N. Jonsson. 2014. Early environment influences later performance in fishes. *Journal of Fish Biology* 85. Wiley Online Library: 151–188.
- Kamler, E. 2012. *Early life history of fish: an energetics approach*. Vol. 4. Springer Science & Business Media.
- Kara, M.H., and J.-P. Quignard. 2018a. *Les poissons des lagunes et des estuaires de Méditerranée 2: Les poissons sédentaires*. Great Britain: ISTE Group.
- Kara, M.H., and J.-P. Quignard. 2018b. *Les poissons des lagunes et des estuaires de Méditerranée 1: Diversité, bio-écologie et exploitation*. Great Britain: ISTE Group.
- Kiener, A., and C.J. Spillmann. 1969. Contribution à l'étude systématique et écologique des athérines des côtes françaises. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle. Série A, Zoologie* 60: 33–74.
- Kohler, A. 1976. Observations biologiques et biometriques sur *Atherina boyeri* Risso dans l'étang du Prevost a Palavas (Herault). *Vie et milieu* 26: 157–174.

- Koussoroplis, A.-M. 2010. Sources de carbone et d'acides gras essentiels pour les juvéniles de *Liza saliens* (Pisces, Mugilidae) dans le réseau trophique d'une lagune côtière méditerranéenne : approches in situ par biomarqueurs lipidiques et isotopiques. Thesis. Université Blaise Pascal-Clermont-Ferrand II.
- Koutrakis, E.T., A.C. Tsikliras, and A.I. Sinis. 2005. Temporal variability of the ichthyofauna in a Northern Aegean coastal lagoon (Greece). Influence of environmental factors. *Hydrobiologia* 543: 245–257. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-7891-3>.
- Kovačić, M. 2020. Checklist of gobies (Teleostei: Gobiidae) of the Mediterranean Sea and a key for species identification. *Zootaxa* 4877: 75–101. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4877.1.3>.
- Kristiansen, T., K.F. Drinkwater, R. G. Lough, and S. Sundby. 2011. Recruitment variability in North Atlantic cod and match-mismatch dynamics. *PLoS ONE* 6: e17456. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017456>.
- Lecchini, D., and Y. Nakamura. 2013. Use of chemical cues by coral reef animal larvae for habitat selection. *Aquatic Biology* 19: 231–238.
- Leitão, R., F. Martinho, J. M. Neto, H. Cabral, J. C. Marques, and M. A. Pardal. 2006. Feeding ecology, population structure and distribution of *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) in a temperate estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66: 231–239. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.08.012>.
- Leonardos, I., and A. Sinis. 2000. Age, growth and mortality of *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Pisces: Atherinidae) in the Mesolongi and Etolikon lagoons (W. Greece). *Fisheries Research* 45. Elsevier: 81–91. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00097-1](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00097-1).
- Leonardos, I.D. 2001. Ecology and exploitation pattern of a landlocked population of sand smelt, *Atherina boyeri* (Risso 1810), in Trichonis Lake (western Greece). *Journal of Applied Ichthyology* 17. Wiley Online Library: 262–266.
- Lepage, M., C. Aliaume, A. J. Crivelli, I. Lebel, Y. Abdallah, M. Bouchoucha, and V. Orsoni. 2008. État des lieux des peuplements piscicoles dans les eaux de transition du bassin Rhône Méditerranée et Corse. irstea.
- Levin, P.S., and G.W. Stunz. 2005. Habitat triage for exploited fishes: Can we identify essential “Essential Fish Habitat?” *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64: 70–78. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.007>.
- Litvin, S.Y., M.P. Weinstein, M. Sheaves, and I. Nagelkerken. 2018. What Makes Nearshore Habitats Nurseries for Nekton? An Emerging View of the Nursery Role Hypothesis. *Estuaries and Coasts* 41: 1539–1550. <https://doi.org/10.1007/s12237-018-0383-x>.
- Maci, S., and A. Basset. 2010. Spatio-temporal patterns of abundance, size structure and body condition of *Atherina boyeri* (Pisces: Atherinidae) in a small non-tidal Mediterranean lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87: 125–134. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.01.002>.
- Macpherson, E., and N Raventos. 2006. Relationship between pelagic larval duration and geographic distribution of Mediterranean littoral fishes. *Marine Ecology Progress Series* 327: 257–265. <https://doi.org/10.3354/meps327257>.
- Malavasi, S., R. Fiorin, A. Franco, P. Franzoi, A. Granzotto, F. Riccato, and D. Mainardi. 2004. Fish assemblages of Venice Lagoon shallow waters: an analysis based on species, families and functional guilds. *Journal of Marine Systems* 51: 19–31. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2004.05.006>.
- Malavasi, S., A. Franco, R. Fiorin, P. Franzoi, P. Torricelli, and D. Mainardi. 2005. The shallow water gobiid assemblage of the Venice Lagoon: Abundance, seasonal variation and habitat partitioning. *Journal of Fish Biology* 67: 146–165. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00919.x>.

- Malavasi, S., A. Franco, F. Riccato, C. Valerio, P. Torricelli, and P. Franzoi. 2007. Habitat selection and spatial segregation in three pipefish species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 75: 143–150. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.02.022>.
- Mauro, A., M. Arculeo, A. Mazzola, and N. Parrinello. 2007. Are there any distinct genetic sub-populations of sand smelt, *Atherina boyeri* (Teleostei: Atherinidae) along Italian coasts? Evidence from allozyme analysis. *FOLIA ZOOLOGICA-PRAHA* 56. INSTITUTE OF VERTIBRATE BIOLOGY: 194.
- Mazzoldi, C., and M. B. Rasotto. 2001. Extended breeding season in the marbled goby, *Pomatoschistus marmoratus* (Teleostei: Gobiidae), in the Venetian Lagoon. *Environmental biology of fishes* 61. Springer: 175–183.
- Mehanna, S.F., A. A. El-Aiatt, M. Ameran, and M. Salem. 2010. Population dynamics and fisheries regulations for the European seabass *Dicentrarchus labrax* (moronidae) at Bardawil lagoon, Egypt. In *3rd International conference on Fisheries and Aquaculture*. Vol. 29.
- Menu, M., S. Vaz, T. Bajjouk, V. Derolez, A. Fiandrino, A. Giraud, P. Grillas, and V. Ouisse. 2019. *Rapport final du projet CHAMILA (Cartographie des habitats en milieu lagunaire méditerranéen)*. IFREMER.
- Mistri, M., E.A. Fano, G. Rossi, K. Caselli, and R. Rossi. 2000. Variability in macrobenthos communities in the Valli di Comacchio, northern Italy, a hypereutrophized lagoonal ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51: 599–611. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0697>.
- Myers, R.A., and N.G. Cadigan. 1993. Density-dependent juvenile mortality in marine demersal fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50. NRC Research Press Ottawa, Canada: 1576–1590.
- Nagelkerken, I., M. Sheaves, R. Baker, and R.M. Connolly. 2015. The seascape nursery: a novel spatial approach to identify and manage nurseries for coastal marine fauna. *Fish and Fisheries* 16: 362–371. <https://doi.org/10.1111/faf.12057>.
- Nunn, A.D., L.H. Tewson, and I.G. Cowx. 2012. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22: 377–408.
- Pampoulie, C., J. L. Bouchereau, E. Rosecchi, G. Poizat, and A. J. Crivelli. 2000. Annual variations in the reproductive traits of *Pomatoschistus microps* in a Mediterranean lagoon undergoing environmental changes: evidence of phenotypic plasticity. *Journal of fish biology* 57. Wiley Online Library: 1441–1452.
- Le Pape, O., and S. Bonhommeau. 2015. The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. *Fish and Fisheries* 16. Wiley Online Library: 373–398.
- Pérez-Ruzafa, A., M.C. Mompeán, and C. Marcos. 2007. Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relationships in coastal lagoons. *Hydrobiologia* 577: 107–125. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0421-8>.
- Pérez-Ruzafa, A., J. I. Quispe-Becerra, J. A. Garcia-Charton, and C. Marcos. 2004. Composition, structure and distribution of the ichthyoplankton in a Mediterranean coastal lagoon. *Journal of Fish Biology* 64: 202–218. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2004.00301.x>.
- Persic, A., H. Roche, and F. Ramade. 2004. Stable carbon and nitrogen isotope quantitative structural assessment of dominant species from the Vaccarès Lagoon trophic web (Camargue Biosphere Reserve, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 60: 261–272. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.01.009>.
- Planes, S, J-Y Jouvenel, and P Lenfant. 1998. Density dependence in post-recruitment processes of juvenile sparids in the littoral of the Mediterranean Sea. *Oikos*. JSTOR: 293–300.

- Quignard, J.P., Pras, A., 1986. Atherinidae. In: Whitehead, P., Bauchot, M.L., Hureau, J.C., Nielsen, J., Tortonese, E. (Eds.), *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO, Paris, pp. 1207–1210.
- Rigal, F., T. Chevalier, C. Lorin-Nebel, G. Charmantier, J.-A. Tomasini, F. Aujoulat, and P. Berrebi. 2008. Osmoregulation as a potential factor for the differential distribution of two cryptic gobiid species, *Pomatoschistus microps* and *P. marmoratus* in French Mediterranean lagoons. *Scientia Marina* 72: 469–476. <https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72n3469>.
- Salgado, J.P., H.N. Cabral, and M.J. Costa. 2004. Feeding ecology of the gobies *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) and *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) in the upper Tagus estuary, Portugal. *Scientia Marina* 68: 425–434.
- Scapin, L., M. Zucchetta, A. Sfriso, and P. Franzoi. 2018. Local habitat and seascape structure influence seagrass fish assemblages in the Venice Lagoon: The Importance of conservation at multiple spatial scales. *Estuaries and Coasts* 41. Springer: 2410–2425.
- Scilipoti, D. 1998. Fish community in the Stagnone di Marsala: distribution and resource partitioning as a function of different habitat complexity degrees. PhD dissertation, University of Messina, Italy.
- Sfriso, A., A. Buosi, C. Facca, and A.A. Sfriso. 2017. Role of environmental factors in affecting macrophyte dominance in transitional environments: The Italian Lagoons as a study case. *Marine Ecology* 38: e12414. <https://doi.org/10.1111/maec.12414>.
- Sogard, S.M. 1997. Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: A review. *Bulletin of Marine Science* 60: 1129–1157.
- Souza, A. T., E. Dias, J. Campos, J. C. Marques, and I. Martins. 2014. Structure, growth and production of a remarkably abundant population of the common goby, *Pomatoschistus microps* (Actinopterygii: Gobiidae). *Environmental Biology of Fishes* 97: 701–715. <https://doi.org/10.1007/s10641-013-0172-0>.
- Tagliapietra, D., M. Sigovini, and A.V. Ghirardini. 2009. A review of terms and definitions to categorise estuaries, lagoons and associated environments. *Marine and Freshwater Research* 60: 497–509. <https://doi.org/10.1071/MF08088>.
- Tomasini, J.A., D. Collart, and J.P. Quignard. 1996. Female reproductive biology of the sand smelt in brackish lagoons of southern France. *Journal of fish Biology* 49. Wiley Online Library: 594–612.
- Vasconcelos, R. P., P. Reis-Santos, M. J. Costa, and H. N. Cabral. 2011. Connectivity between estuaries and marine environment: Integrating metrics to assess estuarine nursery function. *Ecological Indicators* 11. Elsevier Ltd: 1123–1133. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.12.012>.
- Verdiell-Cubedo, D. 2009. Ictiofauna de las zonas someras litorales del Mar Menor (SE Península Ibérica): parámetros de su biología y relaciones con el hábitat. Thesis. Universidad de Murcia.
- Verdiell Cubedo, D., F. Oliva Paterna, M. Andreu Soler, and M. Torralva Forero. 2007. Characterisation of the nursery areas for YOY Sparidae fish species in a Mediterranean coastal lagoon (SE Iberian Peninsula). *Anales de Biología*: 3–11.
- Verdiell Cubedo, D., F.J. Oliva Paterna, A. Egea Serrano, and M. Torralva Forero. 2008. Biología poblacional y asociaciones con el hábitat de las especies de peces bentónicas en las áreas someras de una laguna costera mediterránea (SE Península Ibérica). *Scientia Marina* 72: 319–328. <https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72n2319>.
- Vizzini, S., and A. Mazzola. 2006. Sources and transfer of organic matter in food webs of a Mediterranean coastal environment: evidence for spatial variability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66. Elsevier: 459–467.



Woodland, R.J., F.Y. Warry, Y. Zhu, R Mac Nally, P. Reich, G.P. Jenkins, D. Brehm, andPLM Cook. 2019. Role of benthic habitat structure and riverine connectivity in controlling the spatial distribution and ecology of estuarine fish. *Marine Ecology Progress Series* 630: 197–214. <https://doi.org/10.3354/meps13116>.

## 6.3 Isotopie et Acide Gras : deux traceurs naturels

### 6.3.1 Analyses en isotopes stables

L'analyse des signatures en isotopes stables ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) a diverses applications telles que l'étude des dynamiques de sols (Balesdent and Mariotti, 1996 ; Ehleringer et al., 2000) et a été largement utilisée pour étudier les réseaux trophiques (Kelly 2000 ; Fry 2006 ; Nielsen et al., 2017). Le principe de la méthode est basé sur le fait que « tu es ce que tu manges ». De manière simplifiée, si un individu de signature isotopique B consomme un aliment de signature isotopique A, sa signature va progressivement évoluer vers une signature similaire ou dépendante de celle de l'aliment consommé. Cette méthode intègre donc un signal sur le long terme de ce qui a été consommé et a contribué à la croissance des consommateurs.

La signature isotopique d'un tissu décrit la proportion d'isotopes lourds et légers pour un élément donné. Les isotopes sont définis comme les différents types d'atomes d'un élément qui possèdent le même nombre d'électrons et de protons mais se distinguent par leur nombre de neutrons. Pour le carbone et l'azote, principaux éléments utilisés dans l'étude des réseaux trophiques, les isotopes stables sont  $^{12}\text{C}$  et  $^{13}\text{C}$  pour le carbone et  $^{14}\text{N}$  et  $^{15}\text{N}$  pour l'azote. Le nombre de neutrons plus élevé dans les isotopes lourds induit une masse atomique supérieure. Cet écart de masse atomique entraîne des différences dans les propriétés physico-chimiques des molécules composées par les différents isotopes stables. Ainsi, lors de réactions physiques, chimiques ou biologiques, la composition isotopique d'un réactif conditionne les paramètres de réaction (vitesse, constantes d'équilibre, paramètres induisant des changements d'état...) si bien que les produits résultant de ces réactions ont généralement une composition isotopique différente de celle des réactifs. Cette différence de composition entre réactifs et produits correspond au **fractionnement isotopique**.

L'abondance isotopique d'un élément dans un tissu est une mesure relative à un standard qui se calcule de la manière suivante :

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{échantillon}} = \left[ \left( \frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{échantillon}}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{PDB}}} - 1 \right) \times 1\,000 \right]$$

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{échantillon}} = \left[ \left( \frac{^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{échantillon}}}{^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{AIR}}} - 1 \right) \times 1\,000 \right]$$

La valeur de CPDB et de  $\text{N}_{\text{air}}$  sont des références internationales qui permettent d'intercaler les appareils de mesures ainsi que les résultats entre laboratoires. L'utilisation de cette mesure relative a pour but de mieux apprécier des faibles différences de teneurs isotopiques.

- **Signature isotopique des producteurs primaires**

Les producteurs primaires présentent de larges gammes de signatures isotopiques en  $\delta^{13}\text{C}$  et en  $\delta^{15}\text{N}$  (Hemminga and Mateo, 1996 ; Raven et al., 2002 ; Walton et al., 2016 ; Chappuis et al., 2017). Cette variabilité est due à un ensemble de facteurs, intrinsèques et extrinsèques qui impactent le fractionnement isotopique du carbone et de l'azote en

amont et au cours de leur assimilation par les végétaux (ou de la formation de la matière organique).

Une partie de la variabilité des signatures en  $\delta^{13}\text{C}$  provient de l'origine du carbone exploité par les producteurs primaires, selon qu'il provienne de l'air, de la colonne d'eau et/ou des sédiments. Dans les milieux aquatiques le carbone inorganique dissous (CID), dont le  $\delta^{13}\text{C}$  est proche de 0‰, est la principale source de carbone des végétaux aquatiques, dont les signatures dans les milieux estuariens et lagunaires varient généralement entre -9 et -21,7‰ (Amir et al., 2019 et références incluses). En revanche, en milieu terrestre, les végétaux utilisent comme source de carbone inorganique le  $\text{CO}_2$  atmosphérique ayant un  $\delta^{13}\text{C}$  moyen de -7‰. Il en résulte des signatures potentiellement plus basses (-33 à -9‰) (Amir et al., 2019 et références incluses).

La forte variabilité qui caractérise les signatures isotopiques en carbone des producteurs primaires résulte d'autre part de facteurs intrinsèques notamment liés aux différents cycles biochimiques impliqués dans les processus de photosynthèse et de chimiosynthèse. Lors de la fixation du  $\text{CO}_2$  atmosphérique intervenant au cours de la photosynthèse, l'isotope léger du carbone ( $^{12}\text{C}$ ) est préférentiellement utilisé par les végétaux ce qui entraîne un appauvrissement en isotope lourd  $^{13}\text{C}$  des produits photosynthétisés par rapport au  $\text{CO}_2$  fixé (Zhou et al., 2006; Bohlin et al., 2006). Cependant, selon l'enzyme impliquée dans le mécanisme de photosynthèse, le fractionnement isotopique des produits diffère. On différencie ainsi deux sortes de réactions de photosynthèse qui distinguent deux familles de plantes : les plantes en C4 et les plantes en C3. Chez les plantes en C3, la RUBISCO (enzyme impliquée dans la photosynthèse) induit un fractionnement de -29‰ pour le carbone tandis que dans le cas des plantes C4, qui effectuent la photosynthèse via l'enzyme PEP-carboxylase, ce fractionnement est de -6‰. Dans les milieux marins, la plupart des végétaux utilisent un système photosynthétique C3. Les diatomées sont cependant connues pour utiliser également un système C4 dans certaines conditions de stress telles que la limitation de lumière (Riebesell, 2000). L'activation du mécanisme C4 chez les diatomées résulte ainsi en un enrichissement en isotope lourd du phytoplancton (Riebesell, 2000). L'utilisation du mécanisme C4 ne semble cependant pas restreint à ce taxon. En effet, le marquage métabolique et le séquençage de génome de différentes espèces de macroalgues suggèrent que davantage de végétaux marins, notamment des macroalgues de genre *Ulva*, seraient également capables de mettre en place une photosynthèse de type C4 (Xu et al., 2012). La signature des producteurs primaires dépend également du stade de vie du producteur primaire et sa biomasse (Fry and Sherr, 1989 ; MacLeod and Barton, 1998 ; Trudeau and Rasmussen, 2003 ; Finlay, 2004 ; Hill and Middleton, 2006 ; Rasmussen and Trudeau, 2007).

Le fractionnement isotopique du carbone pendant la photosynthèse dépend également de la concentration en éléments nutritifs du milieu. Chez les végétaux, la diffusion du  $\text{CO}_2$  dans les parois cellulaires est le principal facteur déterminant le fractionnement isotopique si bien que tout processus entraînant une diminution de la concentration en  $\text{CO}_2$  intracellulaire contribue à réduire le fractionnement isotopique.

Cette diminution de la diffusion en  $\text{CO}_2$  résulte en des signatures en  $\delta^{13}\text{C}$  plus hautes et explique en partie la différence de signatures isotopiques entre les végétaux aériens et terrestres. En effet, la diffusion du  $\text{CO}_2$  dans les parois cellulaires en milieu aquatique est plus faible qu'en milieu aérien où le  $\text{CO}_2$  n'est pas limitant. Ces processus interviennent également dans la différenciation des signatures au sein des végétaux aquatiques via l'hydrodynamisme de la colonne d'eau. Ainsi, les algues vivant à proximité des fonds benthiques, où la diffusion en  $\text{CO}_2$  est limitée, sont en moyenne enrichies de 7‰ en  $\delta^{13}\text{C}$  par rapport aux algues pélagiques (phytoplancton) évoluant dans des zones plus turbulentes où la diffusion est favorisée (Hecky and Hesslein, 1995 ; Trudeau and Rasmussen, 2003). Le fractionnement isotopique du carbone et la signature qui en découlent sont néanmoins fonctions de nombreux autres facteurs extrinsèques tels que le pH, la lumière, la concentration en azote (Dudley et al., 2010) ou encore la température (Zhang et al., 2021).

Les signatures en  $\delta^{15}\text{N}$  des végétaux présentent elles aussi de larges gammes de variations. La signature des végétaux terrestres varie généralement entre 2,2 et 6,9‰ (Zhou et al., 2006). Dans les milieux estuariens et lagunaires la signature des végétaux marins varie entre -0,1 à 11,6‰ (Carlier et al., 2007 ; Carlier et al., 2009) et celle du phytoplancton de -2,2 à 8,6‰. La variabilité des signatures en  $\delta^{15}\text{N}$  des producteurs primaires provient de la signature de la source exploitée ainsi que du fractionnement lors de la fixation. L'azote est assimilable sous trois formes : l'azote atmosphérique essentiellement exploitable par les plantes terrestres capables de le fixer, le nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) et l'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) tous deux présents sous forme dissoute. Le  $\delta^{15}\text{N}$  des deux formes dissoutes de l'azote peut être fortement affecté par les processus biogéochimiques mis en jeu lors de leur production, tels que la dénitrification, la nitrification et les apports anthropiques (Cifuentes et al., 1988 ; Cabana and Rasmussen, 1994). La signature isotopique des producteurs primaires peut également varier selon leur croissance et de la nature du substrat utilisé (Lajtha and Michener, 1994).

- **Signatures des matière organiques dérivées et d'origine anthropiques**

Les sources de matière organique peuvent se trouver sous deux formes : la forme fraîche, correspondant à la matière directement issue des producteurs primaires et la forme dérivée correspondant à des composés issus de la dégradation/décomposition de la matière fraîche, mais pouvant également comprendre une certaine part de matière organique fraîche sous forme particulaire. Ainsi, dans les milieux lagunaires on distingue la matière organique particulaire sédimentaire (MOS) et la matière organique particulaire en suspension (MOP). Dans ces milieux la MOP et la MOS peuvent résulter d'un mélange de plusieurs autres sources autochones à l'écosystème (phytoplancton, macroalgues, microphytobenthos) et allochtones (particules terrigènes et effluents provenant du bassin versant) dont l'origine conditionne fortement la signature de la MOS et MOP. La matière organique terrestre présente une signature en  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  proche des végétaux terrestre dont elle est issue, variant respectivement entre -25 et -33‰ ( $\delta^{13}\text{C}$  moyen d'environ -27‰) et entre -10 et 10‰ ( $\delta^{15}\text{N}$  moyen d'environ 3‰). La matière organique en suspension marine, principalement issue du phytoplancton présente en

revanche des signatures légèrement plus enrichies en  $\delta^{13}\text{C}$  (entre  $-18$  et  $-22\text{‰}$  avec une moyenne de  $-20,5\text{‰}$ ) et en  $\delta^{15}\text{N}$  (entre  $4$  et  $10\text{‰}$  avec une moyenne de  $6\text{‰}$ , Gearing, 1988 ; Lamb et al., 2006 ; Ramaswamy et al., 2008 ; Gao et al., 2012 ; Pradhan et al., 2014 ; Liénart et al., 2017 ; Remeikaitė-Nikienė et al., 2017). Enfin, concernant la matière organique d'origine anthropique, c'est à dire issue de rejets (effluents, égouts, décharge, rejets industriels), les gammes de variations des signatures en  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  sont moins bien connues. Néanmoins, il semblerait que  $\delta^{13}\text{C}$  se situe  $-35$  et  $-20\text{‰}$  et que le  $\delta^{15}\text{N}$  se situe entre  $5$  et  $3\text{‰}$  pour les fertilisants et entre  $10$  et  $20\text{‰}$  pour la matière organique issue des égouts.

- **Fractionnement trophique dans les réseaux trophiques lagunaires**

Le fractionnement trophique (TEF) (différence entre le  $\delta_{\text{tissu}}$  et le  $\delta_{\text{bol alimentaire}}$ ) consiste en un léger enrichissement en isotopes lourds lors de l'assimilation de la matière organique d'un niveau trophique  $n$  vers un niveau trophique  $n+1$ . En milieu aquatique, il est souvent considéré un enrichissement trophique moyen de  $0,4 \pm 1,3\text{‰}$  pour le carbone et de  $3,4 \pm 1\text{‰}$  pour l'azote (Post et al., 2002) bien que les TEF puissent varier selon une diversité de facteurs tel que le type l'élément d'intérêt ( $^{13}\text{C}$  ou  $^{15}\text{N}$ ), le groupe taxonomique, le régime alimentaire (riche en protéines ou en lipides) mais aussi le tissu considéré (Minagawa and Wada, 1984 ; Vander Zanden and Rasmussen, 2001 ; McCutchan et al., 2003 ; Martínez del Rio et al., 2009)

Le fractionnement trophique du carbone est particulièrement faible et fait de la signature en  $\delta^{13}\text{C}$  une information cruciale pour tracer et identifier la source de matière organique assimilée. En milieu aquatique, les TEF rapportés varient principalement entre  $-2,1$  et  $3,0$  (Vander Zanden and Rasmussen, 2001 ; Canseco et al., 2022). Les valeurs de TEF les plus faibles sont généralement observées pour les organismes s'alimentant de proies fortement enrichies en C13 (ex : poissons) tandis les organismes consommant des proies peu enrichies, tels que les invertébrés et les plantes présentent des TEF supérieurs (McCutchan et al., 2003 ; Canseco et al., 2022). Le TEF du carbone varie également selon la composition biochimique du tissu considéré (Post et al., 2007). Les protéines ont une composition isotopique souvent proche de celle de la nourriture ingérée tandis que les lipides sont généralement plus appauvris en carbone (DeNiro and Epstein, 1977). Ces différences de signatures impliquent de limiter au maximum les contaminations entre les tissus à forte teneur en lipides de ceux principalement composés de protéines lors de leur prélèvement.

Le fractionnement trophique de l'azote est plus important que celui du carbone, la signature en  $\delta^{15}\text{N}$  est donc peu propice à l'identification la nature de la matière organique assimilée par le consommateur mais permet en revanche de comprendre la structure trophique de l'écosystème étudié et notamment de confirmer ou infirmer les hypothèses de relations proies-prédateur. En milieu aquatique, le TEF de l'azote peut varier de  $-0,7$  à  $9,2\text{‰}$  (Vander Zanden and Rasmussen, 2001 ; Canseco et al., 2022). Les protéines étant la seule fraction biochimique contenant de l'azote, la signature en  $\delta^{15}\text{N}$  n'est pas influencée par la nature du tissu analysé. Le TEF de l'azote est de ce fait relativement homogène entre les différents tissus biologiques (Canseco et al., 2022). En revanche, le

niveau de fractionnement en azote est particulièrement influencé par la nature du régime alimentaire des consommateurs et serait notamment susceptible de varier selon la teneur en protéine, le niveau d'enrichissement en isotope lourd et la digestibilité des proies (McCutchan et al., 2003 ; Canseco et al., 2022). Ainsi, les changements de régime alimentaire au cours de la croissance pourraient également induire une modification du TEF, notamment chez les poissons.

- **Turn over isotopique**

La signature d'un consommateur ne reflète pas immédiatement la composition isotopique de ce qu'il a consommé mais intègre cette dernière progressivement au cours du temps. Les études basées sur les modèles de mélanges isotopiques, (méthode permettant d'étudier la contribution des sources de matière organique à la croissance d'un consommateur) considèrent souvent que la composition isotopique des tissus d'un animal est en équilibre avec son bol alimentaire, supposant donc l'existence d'un état d'équilibre. Cette simplification, même si elle ne reflète pas la réalité dans de nombreuses situations notamment dans le cas d'omnivorie marquée (Sweeting et al., 2005), permet de définir un pas de temps à partir duquel la signature d'un bol alimentaire est pleinement intégrée à celle de son consommateur. Deux notions principales permettent ainsi d'appréhender ce pas de temps : le turn over isotopique ( $\lambda$  en  $\% \cdot \text{jour}^{-1}$ ) qui correspond au taux d'incorporation isotopique dans un organisme donné et la demie vie isotopique ( $\ln_2/\lambda$ , jours), définie comme le temps requis pour atteindre 50 % d'équilibre avec le bol alimentaire.

L'incorporation isotopique résulte de deux processus principaux : la croissance des tissus et le turn over catabolique (Fry and Arnold, 1982 ; Herzka, 2005 ; Hesslein et al., 1993), dont les vitesses dépendent à la fois du tissu mais aussi du stade de vie du consommateur. Les tissus ayant une croissance rapide, un fort métabolisme ou encore une forte teneur en lipides sont reconnus pour avoir des taux de remplacement isotopiques plus importants (Tieszen et al., 1983 ; Hobson and Clark, 1992). Ainsi, le taux de turnover est généralement plus grand dans le plasma et les organes internes que dans le sang et les muscles (McIntyre and Flecker, 2006 ; Church et al., 2009 ; Carleton and Del Rio, 2010). Les organes ayant une fonction régulatoire, tels que le foie, intègrent alors un signal isotopique sur un pas de temps court que celui des muscles (Perga and Gerdeaux, 2005). De même, les phases de vies caractérisées par de forts taux de croissance présentent généralement les plus forts taux de remplacement isotopique. C'est le cas des stades juvéniles chez les poissons, durant laquelle la matière organisme consommée est majoritairement utilisée pour la création de tissu au détriment des processus de catabolisme, résultant en un taux de turn over important. Au contraire, chez les adultes, l'incorporation isotopique prend plus de temps du fait que la croissance et le renouvellement des muscles sont beaucoup plus limités (Sakano et al., 2005).

La signature isotopique des muscles de poissons, a souvent été utilisée pour identifier les sources alimentaires contribuant à la croissance des juvéniles. Cette utilisation commune s'explique essentiellement par la faible variabilité isotopique du tissu musculaire en comparaison des autres tissus (Pinnegar and Polunin, 1999), la

connaissance fiable de son comportement en termes de fractionnement trophique (Sweeting et al., 2007), sa longue période d'intégration isotopique (Hesslein et al., 1993 ; Perga and Gerdeaux, 2005) mais aussi par une biomasse analysable importante. Selon l'espèce de poissons, deux à sept mois peuvent être nécessaires à ce que la signature des muscles reflète celle du bol alimentaire (Maruyama et al., 2001 ; Sakano et al., 2005 ; Sweeting et al., 2005 ; Guelinckx et al., 2007).

- **Limites du traçage isotopique du carbone et de l'azote**

Les écosystèmes marins sont complexes et les traceurs isotopiques ont souvent été exploités pour en étudier les réseaux trophiques (Fry and Sherr, 1984 ; Boecklen et al., 2011). Au-delà de l'identification qualitative des sources potentiellement à la base d'un réseau trophique les isotopes sont généralement utilisés dans des modèles de mélange bayésien, modèles qui, à partir de la signature de plusieurs sources et de celle d'un consommateur, quantifie la contribution de chaque source à la signature du consommateur final. Cette méthode présente cependant certaines limites dans la mesure où les signatures des sources testées doivent être suffisamment différentes entre elles (Fry, 2013), ce qui n'est pas toujours le cas dans les réseaux trophiques. Ce biais est d'autant plus accentué dans les milieux lagunaires et estuariens où les sources sont très diversifiées ou parfois issues de mélange de différentes sources. (Kharlamenko et al. 2001, Dalsgaard et al. 2003) Le fait de n'utiliser que deux marqueurs trophiques peut également limiter la finesse de la méthode. Dans le cas des macroalgues, de nombreuses études montrent en effet que les différentes espèces de macroalgues rouges, vertes et brunes présentent, au sein d'un même taxon, des signatures en C et en N très similaires. Par ailleurs, l'utilisation des modèles de mélange pour quantifier la contribution des différentes sources de matière organique peut s'avérer limitée si le nombre de sources testées est trop important (Fry, 2013). Quand c'est le cas il est nécessaire de coupler cette méthode avec d'autres informations complémentaires. L'analyse des contenus stomacaux est souvent effectuée en parallèle des modèles de mélange (Escalas et al., 2015 ; Cardona et al., 2016). Elle permet notamment de cibler les sources d'intérêt et ainsi réduire le nombre de sources à tester. Le couplage de plusieurs types de biomarqueurs géochimiques dont notamment les lipides (Koussoroplis, 2010 ; Pernet et al., 2012) permet également de mieux caractériser les sources et, dans le cas où ils sont intégrés à un modèle de mélange, de tester un plus grand nombre de sources.

### 6.3.2 Analyses en acide gras

- **Les acides gras : des biomarqueurs lipidiques**

Les lipides sont souvent définis en tant que molécules hydrophobes ou amphipathiques, facilement solubles dans les solvants organiques. Le terme de lipides désigne en réalité de nombreuses classes de molécules aux structures et fonctions différentes qui incluent entre autres les acides gras et leurs dérivés. Les lipides sont impliqués dans trois fonctions principales au sein des organismes vivants :

- **Réserve d'énergie** : l'excédant d'énergie issu de la photosynthèse ou de l'alimentation peut être stocké sous forme de lipides principalement représentés par des glycérides mais également par des stérides et des cérides. Ces lipides à base d'acide gras sont neutres (apolaires) et présentent une structure simple essentiellement composée de carbone, d'oxygène et d'hydrogène.

- **Structure et propriétés des membranes biologiques**: l'élasticité et la viscosité des membranes des cellules et organites sont déterminées par la présence des lipides qui les composent. Les phospholipides, glycolipides et lipoprotéines en sont les principaux constituants. Ces lipides sont également à base d'acides gras mais comprennent en plus du carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène, des atomes de phosphore, azote ou soufre et des groupements tels que des oses et des alcools. Du fait de la présence de ces atomes et groupements supplémentaires, ces lipides comprennent une région hydrophile et donc polaire.

- **Transport d'information** : les acides gras ainsi que les lipides à base d'isoprène tels que les stéroïdes sont des précurseurs de nombreuses hormones.

Selon les cas, les lipides peuvent également être impliqués dans d'autres fonctions telles que le transport de vitamines ou encore la protection des surfaces d'échanges chez les végétaux (exemple des cires végétales).

Les acides gras, précurseurs de la plupart des lipides, sont composés d'un groupe méthyl ( $\text{CH}_2$ ), d'une chaîne carbonée et un groupe carboxyle terminal ( $\text{COOH}$ , **Figure 6.1**). La chaîne carbonée possède un nombre d'atomes variant généralement entre 14 et 24 carbones, bien que certaines plantes vasculaires possèdent dans leur sève des lipides à 28 carbones (Gurr et al., 2002). Cette chaîne carbonée peut également comporter des doubles liaisons. **Les acides gras sans double liaison sont dis saturés (AGS)**, tandis que ceux avec **une seule ou plusieurs doubles liaisons sont dis mono-insaturés (AGMI) et poly-insaturés (AGPI)** respectivement. Ce groupe de lipides comprend donc une grande diversité de molécules qui peuvent être nommées selon la connotation A:Bn-x où A est le nombre d'atomes de carbone, B le nombre de double liaisons et x la position de la première double liaison relativement au groupe terminal méthyl. La structure et la conformation de la chaîne carbonée ainsi que la présence des groupes méthyl et carboxyle déterminent les propriétés physico-chimiques des acides gras et par conséquent leur rôle pour les organismes vivants.



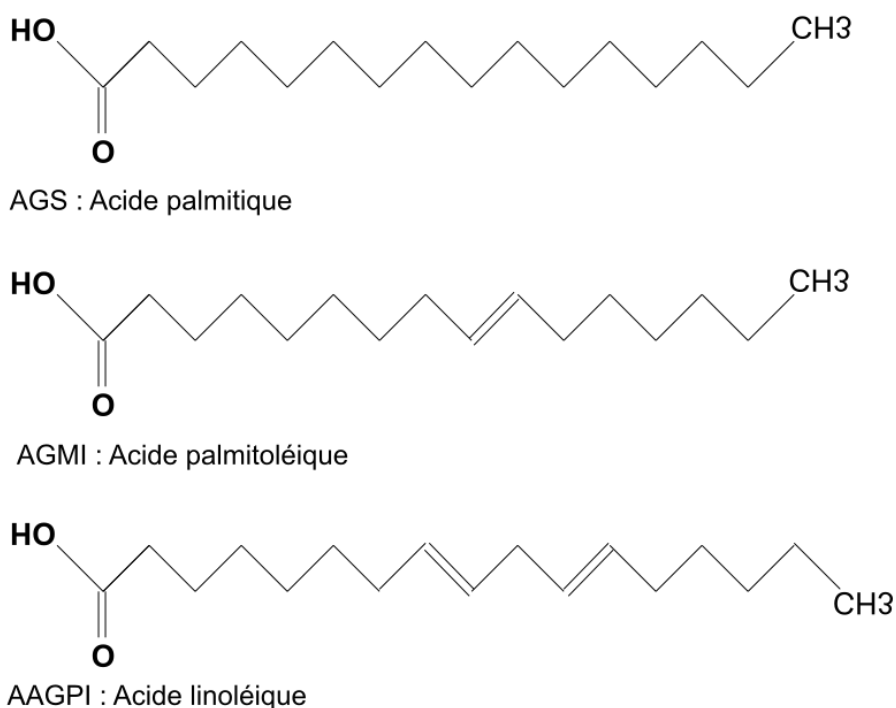


Figure 6.1: Structure des acides gras

- **Les acides gras : des marqueurs trophiques**

Les acides gras sont reconnus pour être de bon biomarqueurs du fait qu'ils sont transférés au long de la chaîne trophique. La diversité de molécules est également un avantage pour pouvoir caractériser les nombreuses sources présentes dans les milieux benthiques/lagunaire. Cependant le potentiel de marqueur trophique n'est pas constant entre tous les acides gras du fait que les dynamiques d'incorporation des acides gras d'origine alimentaire dans les lipides des consommateurs diffère entre les lipides neutres et les lipides polaires. Jezyk and Peninak (1966) montrent *via* l'exemple d'un réseau trophique simplifié linéaire entre des algues et des crevettes, que la composition en acide gras de la fraction des lipides neutres s'approche davantage de la composition en acide gras du régime alimentaire que ne l'étaient les lipides polaires. Cette différence s'explique par le fait que les lipides polaires, impliqués dans le fonctionnement et la structure des membranes sont moins influencés par les apports alimentaires. Leur synthèse est issue de réactions enzymatiques déterminées génétiquement et destinées à maintenir des niveaux en lipides polaires constants afin de répondre aux besoins des consommateurs (Henderson and Tocher, 1987 ; Sargent et al., 2002). Ces réactions impliquent donc une certaine constance dans les acides gras utilisés pour synthétiser les lipides polaires. Au contraire la synthèse des lipides neutres s'effectue sans aucune sélectivité vis-à-vis de la structure des acides gras. Dans ce cas c'est l'acide gras alimentaire le plus abondant qui est prioritairement incorporé aux lipides neutres (Lands, 2009). Les lipides neutres sont donc en général préférés pour identifier les sources contribuant au régime alimentaire des consommateurs finaux dans la mesure où la composition en acide gras de cette classe de lipide reflète généralement mieux les influences trophiques que les lipides polaires. Cependant, il est fréquent que les lipides

totaux (lipides polaires et apolaires confondus) soient utilisés pour étudier les liens trophiques entre sources, proies et consommateurs.

- **Synthèse et devenir dans les niveaux trophiques supérieurs**

Une grande part de la diversité des acides gras des réseaux trophiques est directement issue des producteurs primaires qui les produisent dans leurs chloroplastes. Dans les niveaux trophiques bas, la composition en acides gras des organismes est majoritairement influencée par la phylogénie (Dalsgaard et al., 2003 ; Galloway and Winder, 2015). Cela est particulièrement marqué chez les producteurs primaires où chaque groupe phylogénétique (diatomées, dinoflagellés, bactéries, macroalgues, macrophytes...) peut être distingué par sa composition en acides gras.

Les diatomées présentent en général de fortes concentrations de 16:1n-7, 16:4n-1, et 20:5n-3, tandis que les dinoflagellés diffèrent par de fortes concentrations de 22:6n-3 et 18:4n-3 (Budge and Parrish, 1998 ; Dalsgaard et al., 2003). Les ratios 16:1n-7/16:0 ou 20:5n-3/22:6n-3 sont d'ailleurs souvent utilisés pour identifier la dominance des diatomée/dinoflagellés dans les échantillons de phytoplancton ou encore dans des échantillons de matière organique particulaire ou sédimentaire. Dans les deux cas, un ratio supérieur à 1 indique la dominance des diatomées (Budge and Parrish, 1998 ; Dalsgaard et al., 2003)

Les macroalgues se distinguent des microalgues par le fait que les acides gras C18 et C20 sont les AGPI majoritaires tandis qu'ils sont davantage représentés par des C22 dans le cas de microalgues (Chuecas and Riley, 1966 ; Graeve et al., 2002). Les acides gras de la série (n-6) sont également plus représentés chez les macroalgues. Des variations en termes de composition sont néanmoins observées entre les différents taxons de macroalgues. La composition en acide gras des macroalgues rouges se distingue des autres groupes de macroalgues du fait de la dominance d'acide gras en C20 tels que 20:5n-3 et 20:4n-6 (Graeve et al., 2002), et par la présence plus modérée de 18:1n-9 et 16:1n-7. Au contraire, chez les macroalgues vertes, les niveaux d'acide gras en C20 sont moins importants. Ce sont davantage des AGPI en C18 (18:3n-3, 18:2n-6, 18:4n-3) et globalement les AGPI de la série n-6 qui sont fortement représentés (Vaskovsky et al., 1996 ; Khotimchenko et al., 2002 ; Li et al., 2002). L'acide gras 16:4n-3 peut également être caractéristique de certaines macroalgues vertes notamment des ulves (Fleurence et al., 1994 ; Vaskovsky et al., 1996 ; Khotimchenko et al., 2002). Enfin les macroalgues brunes sont également caractérisées par des concentrations relativement hautes en 20:5n-3, 20:4n-6, 18:1n-9, et 18:4n-3 avec cependant des concentrations en 18:2n-6 et 18:3n-3 plus basses que celles des macroalgues rouges et vertes respectivement (Vaskovsky et al., 1996 ; Graeve et al., 2002 ; Khotimchenko et al., 2002 ; Li et al., 2002).

La composition en acide gras des phanérogames (herbiers marins, plantes terrestres) se rapproche de celle des macroalgues vertes du fait de fortes concentration en 18:2n-6 and 18:3n-3 (Dalsgaard et al., 2003). Cependant, les phanérogames se distinguent des macroalgues par la présence d'acide gras à longues chaînes (<C22) qui sont généralement trouvés dans les cires de la cuticule des feuilles. Cette particularité est utilisée comme

indicateur de la présence de plantes vasculaires dans les sédiments (Canuel et al., 1995 ; Budge et al., 2001 ; Hanson, 2010).

Les cyanobactéries et bactéries possèdent des acides gras peu communs dans les autres familles de producteurs primaires, qui permettent de les identifier facilement. La composition en acide gras des cyanobactéries est dominée par la présence de 16:0 et 14:0 avec de faibles concentrations en 18:0, 16:1n-9 et 18:1n-9 (Carpenter, 1997). La particularité des bactéries vient en revanche de la présence d'acides gras ramifiés tels que 15:0, 17:0, 15:1, 17:1 ainsi que les iso et ante iso et des AGMI 16:1n-7 and 18:1n-7.

La signature en acide gras des producteurs primaires est une expression des caractéristiques génotypiques mais aussi phénotypiques. Ainsi, des fluctuations quantitatives et qualitatives de la composition en acide gras des producteurs primaires peuvent aussi être observées sous l'effet combiné des conditions environnementales et du stade du producteur. La température, la lumière et la disponibilité en nutriments sont les principaux facteurs affectant les compositions en acide gras des communautés locales (Honya et al., 1994 ; Nelson et al., 2002 ; Galloway and Winder, 2015 ; Meyer et al., 2019). Il est donc nécessaire, pour avoir une vision précise de la composition en acide gras des sources de matière organique, d'échantillonner ces sources à une échelle spatiale et temporelle suffisamment fine.

Les acides gras font partie des rares nutriments à ne pas être dégradés lors de la digestion. L'activité enzymatique de l'appareil digestif des animaux dégrade les molécules lipidiques des ressources alimentaires en acides gras libres qui sont directement transportés et intégrés dans les tissus des consommateurs tels quels (Tocher, 2003 ; Iverson et al., 2004). Un ensemble de processus interviennent suite à la digestion des molécules lipidiques dont certains transforment les acides gras du bol alimentaire en modifiant la longueur de la chaîne carbonée, en introduisant des liaisons doubles (bioconversion), ou encore permettent d'en synthétiser de nouveaux (biosynthèse). Ces modifications sont cependant soumises à des limitations biochimiques qui s'intensifient généralement avec l'ordre phylogénétique (Cook, 1996). La conséquence de cette assimilation des acides gras sans dégradation et de ces limitations biochimique, est que les isomères d'acide gras s'accumulent au travers de la chaîne alimentaire et peuvent donc être tracés dans les réseaux trophiques (Iverson, 2009).

Bien que le transfert des acides gras au sein des chaînes trophiques puisse être considéré comme conservateur (Stott et al., 1997), l'identification et le suivi des acides gras issus des producteurs primaires dans la chaîne trophique nécessite d'avoir une vision d'ensemble des voies de modification et de biosynthèse de ces molécules. Par ailleurs, des mécanismes de sélection et de régulation peuvent également intervenir et ainsi impacter qualitativement et quantitativement la composition en acide gras des tissus des consommateurs. Ainsi, plusieurs expériences menées en laboratoire sur des poissons nourris avec un aliment unique montrent que leur composition en acide gras ne correspond pas exactement à celle de leur bol alimentaire. Plusieurs mécanismes rentrent ainsi en jeu.

Tout d'abord l'absorption des acides gras dans les tissus peut être sélective et les quantités absorbées respecter des proportions stœchiométriques. C'est en particulier le cas des acides gras constitutifs des lipides neutres, qui sont impliqués dans les fonctions et la structure des membranes biologiques et des acides gras essentiels. Du fait de leur rôle, ces acides gras doivent être maintenus à des niveaux constants dans l'organisme, leur absorption est donc généralement régulée et prioritaire vis-à-vis des autres acides gras du bol alimentaire (Benedito-Palos et al., 2008 ; Koussoroplis et al., 2011) Cette sélection est due aux réactions enzymatiques qui produisent les lipides polaires et présentent une très forte affinité avec des AGPI à 20 ou 22 atomes de carbone (Lands, 2009).

Une fois dans les tissus, les acides gras peuvent être modifiés pour aboutir à de nouveaux acides gras (Iverson et al., 2004). La bioconversion et la biosynthèse d'acide gras sont souvent observées chez les invertébrés marins. Ces mécanismes ont été particulièrement étudiés chez les copépodes, crustacés présents dans le régime alimentaire de nombreuses espèces de poissons. Les copépodes ont la capacité de produire de grande quantité les acides gras 20:1n-11, 20:1n-9, 22:1n-11 et 22:1n-9 (Sargent, 1978) qui sont ensuite stockés sous forme d'esters d'acide gras. Les modifications et biosynthèse d'acide gras sont moins fréquentes chez les poissons. En effet, les voies de biosynthèse ou bioconversion nécessitent la présence d'enzymes (**Figure 6.2**), qui pour certaines, sont absentes chez la majorité des animaux (Sargent et al., 1999). C'est notamment le cas des enzymes désaturases 12 et 15 qui permettent la production de 18:3n3 et 18:2n3, précurseurs d' AGPI tels que l'acide arachidonique 20:4(n-6) (AA), linoléinique 18:2(n-6) (LA),  $\alpha$ -linoléinique 18:3(n-3) (ALA), eicosapentaénoïque 20:5(n-3) (EPA) et docosahexaénoïque 22:6(n-3) (DHA) qui font partie des acides gras essentiels au développement et à la croissance des poissons (Dalsgaard et al., 2003 ; Ruess and Müller-Navarra, 2019). Certaines espèces de poissons marins possèdent néanmoins ces enzymes et sont donc en capacité de biosynthétiser des acides gras essentiels. Cependant, cette production ayant un coût énergétique élevé (Iverson et al., 2004), ces acides gras sont préférentiellement et plus facilement récupérés *via* les ressources alimentaires (Sargent et al., 1999; Tocher, 2003). Néanmoins, les poissons ont la capacité d'utiliser les précurseurs 14:0 et 16:0 pour obtenir 16:1n-7, 18:1n-9 et 20:1n-11 par désaturation aérobie catalysée par l'enzyme ou encore par la simple désaturation des précurseurs précédemment cités. Les poissons ont également le matériel enzymatique nécessaire pour produire les acides gras 16:0 et 18:0 ainsi que leurs dérivés 16:1n-7 et 18:1n-9 (Sargent et al., 1989). Il semblerait également que le 22:1n-11 et le 20:1n-9 puissent être synthétisés par les poissons bien que les mécanismes autour de cette biosynthèse restent encore flous. Ces possibilités de modifications et synthèse apportent une certaine flexibilité aux consommateurs, qui peuvent ainsi sélectionner les voies les plus adaptées à leurs besoins métaboliques et aux ressources du milieu dans lequel ils évoluent et s'alimentent. Cependant, lorsque ces acides gras sont abondants dans le milieu, la biosynthèse endogène d'acide gras est souvent réprimée.

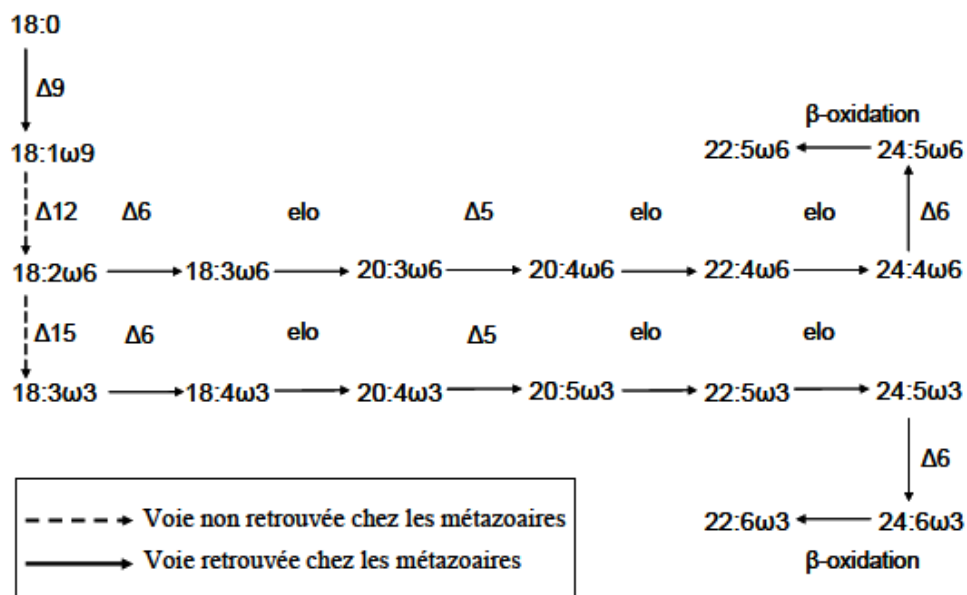


Figure 6.2: Voies de synthèse des AGPI des séries (n-6) et (n-3). Elo : Elongase, Δ5, 6, 12, 15 désaturases (Koussoroplis, 2010)

- **Limites de cette méthode**

L'utilisation des acides gras présente certaines limites dans la mesure où ceux-ci sont rarement attribuables à une espèce unique. Les producteurs primaires ont généralement des compositions globales en acides gras distinctes. En revanche, ils possèdent rarement des marqueurs lipidiques uniques qui puissent être utilisés pour caractériser leurs contributions aux niveaux trophiques supérieurs. Par ailleurs, les invertébrés à la base de la chaîne alimentaires des juvéniles de nombreuses espèces de poissons ont la capacité de modifier les acides gras alimentaires. Leur composition en acide gras ne représente pas directement leur régime alimentaire (Kelly and Scheibling, 2012). De plus, selon la condition et la stratégie métabolique du consommateur les acides gras ne sont pas métaboliquement stables (Dalsgaard, 2003). Par ailleurs, les acides gras restent difficilement quantifiables et ont davantage un intérêt qualitatif. Ainsi si cette méthode ne permet pas de donner une information quantitative, elle permet quand même d'identifier au milieu de la diversité de sources dans les milieux lagunaires, les sources les plus susceptibles de participer au régime alimentaire des poissons. (Dalsgaard, 2003).

### 6.3.3 Références bibliographiques

- Amir, M., D. Paul, and R.N. Samal. 2019. Sources of organic matter in Chilika lagoon, India inferred from stable C and N isotopic compositions of particulates and sediments. *Journal of Marine Systems* 194. Elsevier: 81–90.
- Balesdent, Jerome, and Andre Mariotti. 1996. Measurement of soil organic matter turnover using <sup>13</sup>C natural abundance. *Mass spectrometry of soils* 41. Marcel Dekker New York: 83–111.
- Benedito-Palos, Laura, Juan C Navarro, Ariadna Sitjà-Bobadilla, J Gordon Bell, Sadasivam Kaushik, and Jaume Pérez-Sánchez. 2008. High levels of vegetable oils in plant protein-rich diets fed to gilthead

- sea bream (*Sparus aurata* L.): growth performance, muscle fatty acid profiles and histological alterations of target tissues. *British Journal of Nutrition* 100. Cambridge University Press: 992–1003.
- Boecklen, W.J., C.T. Yarnes, B.A. Cook, and A.C. James. 2011. On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 42: 411–440.
- Bohlin, Hanna S, Carl-Magnus Mörth, and Nils G Holm. 2006. Point source influences on the carbon and nitrogen geochemistry of sediments in the Stockholm inner archipelago, Sweden. *Science of the total environment* 366. Elsevier: 337–349.
- Budge, Suzanne M, and Christopher C Parrish. 1998. Lipid biogeochemistry of plankton, settling matter and sediments in Trinity Bay, Newfoundland. II. Fatty acids. *Organic geochemistry* 29. Elsevier: 1547–1559.
- Budge, S M, C C Parrish, and C H Mckenzie. 2001. Fatty acid composition of phytoplankton, settling particulate matter and sediments at a sheltered bivalve aquaculture site. *Marine Chemistry* 76. Elsevier: 285–303.
- Cabana, Gilbert, and Joseph B Rasmussen. 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature* 372. Nature Publishing Group: 255–257.
- Canseco, J.A., E.J. Niklitschek, and C. Harrod. 2021. Variability in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  trophic discrimination factors for teleost fishes: a meta-analysis of temperature and dietary effects. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. Springer: 1–17.
- Canuel, Elizabeth A, James E Cloern, David B Ringelberg, James B Guckert, and Greg H Rau. 1995. Molecular and isotopic tracers used to examine sources of organic matter and its incorporation into the food webs of San Francisco Bay. *Limnology and Oceanography* 40. Wiley Online Library: 67–81.
- Cardona, Luis. 2016. Food and feeding of Mugilidae. CRC Press, Boca Raton.
- Carleton, S. A., & Del Rio, C. M. (2010). Growth and catabolism in isotopic incorporation: a new formulation and experimental data. *Functional Ecology*, 24(4), 805-812.
- Carlier, Antoine, Pascal Riera, Jean-Michel Amouroux, Jean-Yves Bodiou, and Antoine Grémare. 2007. Benthic trophic network in the Bay of Banyuls-sur-Mer (northwest Mediterranean, France): An assessment based on stable carbon and nitrogen isotopes analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72: 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.10.001>.
- Carlier, A, P Riera, JM Amouroux, JY Bodiou, M Desmalades, and A Grémare. 2009. Spatial heterogeneity in the food web of a heavily modified Mediterranean coastal lagoon: stable isotope evidence. *Aquatic Biology* 5: 167–179. <https://doi.org/10.3354/ab00147>.
- Carpenter, Edward J, H Rodger Harvey, Brian Fry, and Douglas G Capone. 1997. Biogeochemical tracers of the marine cyanobacterium *Trichodesmium*. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 44. Elsevier: 27–38.
- Chappuis, Eglantine, Vanesa Serriñá, Eugènia Martí, Enric Ballesteros, and Esperança Gacia. 2017. Decrypting stable isotope ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) variability in aquatic plants. *Freshwater Biology* 62. Wiley Online Library: 1807–1818.
- Chuecas, L, and J P Riley. 1966. The component fatty acids of some sea-weed fats. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 46. Cambridge University Press: 153–159.
- Church, M. R., Ebersole, J. L., Rensmeyer, K. M., Couture, R. B., Barrows, F. T., & Noakes, D. L. (2009). Mucus: a new tissue fraction for rapid determination of fish diet switching using stable isotope analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66(1), 1-5.

- Cifuentes, L A, J H Sharp, and Marilyn L Fogel. 1988. Stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry in the Delaware estuary. *Limnology and oceanography* 33. Wiley Online Library: 1102–1115.
- Cook, Natalie C., and Samir Samman. "Flavonoids—chemistry, metabolism, cardioprotective effects, and dietary sources." *The Journal of nutritional biochemistry* 7.2 (1996): 66-76.
- Dalsgaard, J., M.S. John, G. Kattner, D. Müller-Navarra, and W. Hagen. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. Elsevier.
- DeNiro, Michael J, and Samuel Epstein. 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* 197. American Association for the Advancement of Science: 261–263.
- Dudley, Bruce D, Neill G Barr, and Jeffrey S Shima. 2010. Influence of light intensity and nutrient source on  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  signatures in *Ulva pertusa*. *Aquatic Biology* 9: 85–93.
- Ehleringer, James R, Nina Buchmann, and Lawrence B Flanagan. 2000. Carbon isotope ratios in belowground carbon cycle processes. *Ecological Applications* 10. Wiley Online Library: 412–422.
- Escalas, A., F. Ferraton, C. Paillon, G. Vidy, F. Carcaillet, C. Salen-Picard, F. Le Loc'h, P. Richard, and A.M. Darnaude. 2015. Spatial variations in dietary organic matter sources modulate the size and condition of fish juveniles in temperate lagoon nursery sites. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 152: 78–90. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.11.021>.
- Finlay, Jacques C. 2004. Patterns and controls of lotic algal stable carbon isotope ratios. *Limnology and Oceanography* 49. Wiley Online Library: 850–861.
- Fleurence, Joël, Genevieve Gutbier, Serge Mabeau, and Claude Leray. 1994. Fatty acids from 11 marine macroalgae of the French Brittany coast. *Journal of Applied Phycology* 6. Springer: 527–532.
- Fry, Brian. 2006. Stable isotope ecology. Vol. 521. Springer.
- Fry, B. 2013. Alternative approaches for solving underdetermined isotope mixing problems. *Marine ecology progress series* 472: 1–13.
- Fry, Brian, and Connie Arnold. 1982. Rapid  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia* 54. Springer: 200–204.
- Fry, B, and E B Sherr. 1984.  $^{13}\text{C}$  measurements as indicators of carbon flow in marine food webs. *Contribution Marine Science* 27: 15–47.
- Fry, Brian, and E Barry Sherr. 1989.  $\delta^{13}\text{C}$  measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. In *Stable isotopes in ecological research*, 196–229. Springer.
- Galloway, A.W.E., and M. Winder. 2015. Partitioning the relative importance of phylogeny and environmental conditions on phytoplankton fatty acids. *PloS one* 10. Public Library of Science San Francisco, CA USA: e0130053.
- Gao, Xuelu, Yuwei Yang, and Chuanyuan Wang. 2012. Geochemistry of organic carbon and nitrogen in surface sediments of coastal Bohai Bay inferred from their ratios and stable isotopic signatures. *Marine pollution bulletin* 64. Elsevier: 1148–1155.
- Gearing, J N. 1988. The use of stable isotope ratios for tracing the nearshore-offshore exchange of organic matter. In *Coastal-offshore ecosystem interactions*, 69–101. Springer.
- Graeve, Martin, Gerhard Kattner, Christian Wiencke, and Ulf Karsten. 2002. Fatty acid composition of Arctic and Antarctic macroalgae: indicator of phylogenetic and trophic relationships. *Marine Ecology Progress Series* 231: 67–74.
- Guelinckx, J., Maes, J., Van Den Driessche, P., Geysen, B., Dehairs, F., & Ollevier, F. (2007). Changes in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  in different tissues of juvenile sand goby *Pomatoschistus minutus*: a laboratory diet-switch experiment. *Marine Ecology Progress Series*, 341, 205-215.

- Gurr, M.I., J.L. Harwood, and K.N. Frayn. 2002. Lipid biochemistry. Vol. 409. Springer.
- Hanson, Christine E, Glenn A Hyndes, and Shao Fang Wang. 2010. Differentiation of benthic marine primary producers using stable isotopes and fatty acids: Implications to food web studies. *Aquatic Botany* 93. Elsevier: 114–122.
- Hecky, R.E., and R.H. Hesslein. 1995. Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *Journal of the North American Benthological Society* 14. North American Benthological Society: 631–653.
- Hesslein, R. H., Hallard, K. A., & Ramlal, P. (1993). Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by  $\delta^{34}\text{S}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ , and  $\delta^{15}\text{N}$ . *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(10), 2071–2076.
- Hemminga, M.A., and M.A. Mateo. 1996. Stable carbon isotopes in seagrasses: variability in ratios and use in ecological studies. *Marine Ecology Progress Series* 140: 285–298.
- Henderson, R James, and Douglas R Tocher. 1987. The lipid composition and biochemistry of freshwater fish. *Progress in lipid research* 26. Elsevier: 281–347.
- Herzka, S. Z. (2005). Assessing connectivity of estuarine fishes based on stable isotope ratio analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64(1), 58–69.
- Hill, Walter R, and R Gerry Middleton. 2006. Changes in carbon stable isotope ratios during periphyton development. *Limnology and Oceanography* 51. Wiley Online Library: 2360–2369.
- Hobson, K. A., & Clark, R. G. (1992). Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of  $^{13}\text{C}$  in tissues. *The Condor*, 94(1), 181–188.
- Honya, Masura, Tomihisa Kinoshita, Masahiro Ishikawa, Hiroe Mori, and Kazutosi Nisizawa. 1994. Seasonal variation in the lipid content of cultured *Laminaria japonica*: Fatty acids, sterols,  $\beta$ -carotene and tocopherol. *Journal of Applied Phycology* 6. Springer: 25–29.
- Iverson, S.J., C. Field, W. Don Bowen, and W. Blanchard. 2004. Quantitative fatty acid signature analysis: a new method of estimating predator diets. *Ecological monographs* 74. Wiley Online Library: 211–235.
- Iverson, S.J. 2009. Tracing aquatic food webs using fatty acids: from qualitative indicators to quantitative determination. In *Lipids in aquatic ecosystems*, 281–308. Springer.
- Jezyk, P.F., and A.J. Penicnak. 1966. Fatty acid relationship in an aquatic food chain. *Lipids* 1. Wiley Online Library: 427–429.
- Kelly, Jeffrey F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian journal of zoology* 78. NRC Research Press Ottawa, Canada: 1–27.
- Kelly, J.R., and R.E. Scheibling. 2012. Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. *Marine Ecology Progress Series* 446: 1–22. <https://doi.org/10.3354/meps09559>.
- Kharlamenko, V I, S I Kiyashko, A B Imbs, and D I Vyshkvartzev. 2001. Identification of food sources of invertebrates from the seagrass *Zostera marina* community using carbon and sulfur stable isotope ratio and fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series* 220: 103–117.
- Khotimchenko, S V, V E Vaskovsky, and T V Titlyanova. 2002. Fatty acids of marine algae from the Pacific coast of North California. Walter de Gruyter.
- Koussoroplis, A.-M. 2010. Sources de carbone et d'acides gras essentiels pour les juvéniles de *Liza saliens* (Pisces, Mugilidae) dans le réseau trophique d'une lagune côtière méditerranéenne : approches in situ par biomarqueurs lipidiques et isotopiques. Thesis. Université Blaise Pascal-Clermont-Ferrand II.



- Koussoroplis, Apostolos-Manuel, Alexandre Bec, Marie-Elodie Perga, Emmanuil Koutrakis, Gilles Bourdier, and Christian Desvilettes. 2011. Fatty acid transfer in the food web of a coastal Mediterranean lagoon: Evidence for high arachidonic acid retention in fish. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 91. Elsevier: 450–461.
- Lajtha, K., and R.H. Michener. 1994. *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell Scientific Publications.
- Lamb, Angela L, Graham P Wilson, and Melanie J Leng. 2006. A review of coastal palaeoclimate and relative sea-level reconstructions using  $\delta^{13}C$  and C/N ratios in organic material. *Earth-Science Reviews* 75. Elsevier: 29–57.
- Lands, William E M. 2009. Human life: caught in the food web. In *Lipids in aquatic ecosystems*, 327–354. Springer.
- Li, Xiancui, Xiao Fan, Lijun Han, and Qingxiang Lou. 2002. Fatty acids of some algae from the Bohai Sea. *Phytochemistry* 59. Elsevier: 157–161.
- Liénart, Camilla, Nicolas Savoye, Yann Bozec, Elsa Breton, Pascal Conan, Valérie David, Eric Feunteun, Karine Grangeré, Philippe Kerhervé, and Benoit Lebreton. 2017. Dynamics of particulate organic matter composition in coastal systems: a spatio-temporal study at multi-systems scale. *Progress in Oceanography* 156. Elsevier: 221–239.
- MacLeod, Neil A, and David R Barton. 1998. Effects of light intensity, water velocity, and species composition on carbon and nitrogen stable isotope ratios in periphyton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55. NRC Research Press Ottawa, Canada: 1919–1925.
- Martínez del Rio, Carlos, Nathan Wolf, Scott A Carleton, and Leonard Z Gannes. 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews* 84. Wiley Online Library: 91–111.
- Maruyama, A., Yamada, Y., Rusuwa, B., & Yuma, M. (2001). Change in stable nitrogen isotope ratio in the muscle tissue of a migratory goby, *Rhinogobius* sp., in a natural setting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(11), 2125-2128.
- McCutchan Jr, J.H., W.M. Lewis Jr, C. Kendall, and C.C. McGrath. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102. Wiley Online Library: 378–390.
- McIntyre, P. B., & Flecker, A. S. (2006). Rapid turnover of tissue nitrogen of primary consumers in tropical freshwaters. *Oecologia*, 148(1), 12-21.
- Meyer, L., H. Pethybridge, P.D. Nichols, C. Beckmann, and C. Huveneers. 2019. Abiotic and biotic drivers of fatty acid tracers in ecology: A global analysis of chondrichthyan profiles. Edited by Rana El Sabaawi. *Functional Ecology* 33. Wiley Online Library: 1243–1255. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13328>.
- Minagawa, Masao, and Eitaro Wada. 1984. Stepwise enrichment of  $^{15}N$  along food chains: further evidence and the relation between  $\delta^{15}N$  and animal age. *Geochimica et cosmochimica acta* 48. Elsevier: 1135–1140.
- Nelson, M M, C F Phleger, and P D Nichols. 2002. Seasonal lipid composition in macroalgae of the northeastern Pacific Ocean. *Walter de Gruyter*.
- Nielsen, Jens M, Elizabeth L Clare, Brian Hayden, Michael T Brett, and Pavel Kratina. 2018. Diet tracing in ecology: Method comparison and selection. *Methods in Ecology and Evolution* 9. Wiley Online Library: 278–291.
- Perga, Marie-Elodie, and Daniel Gerdeaux. 2005. ‘Are fish what they eat’ all year round? *Oecologia* 144. Springer: 598–606.

- Pernet, Fabrice, Nathalie Malet, Annie Pastoureaud, André Vaquer, Claudie Quéré, and Laurent Dubroca. 2012. Marine diatoms sustain growth of bivalves in a Mediterranean lagoon. *Journal of sea research* 68. Elsevier: 20–32.
- Pinnegar, John K., and Nicholas V.C. Polunin. 2000. Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. *Oecologia* 122: 399–409. <https://doi.org/10.1007/s004420050046>.
- Post, David M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83. Wiley Online Library: 703–718.
- Post, David M, Craig A Layman, D Albrey Arrington, Gaku Takimoto, John Quattrochi, and Carman G Montana. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152. Springer: 179–189.
- Pradhan, U K, Ying Wu, P V Shirodkar, Jing Zhang, and Guosen Zhang. 2014. Sources and distribution of organic matter in thirty five tropical estuaries along the west coast of India—a preliminary assessment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 151. Elsevier: 21–33.
- Ramaswamy, V, Birgit Gaye, P V Shirodkar, P S Rao, Allan R Chivas, David Wheeler, and Swe Thwin. 2008. Distribution and sources of organic carbon, nitrogen and their isotopic signatures in sediments from the Ayeyarwady (Irrawaddy) continental shelf, northern Andaman Sea. *Marine Chemistry* 111. Elsevier: 137–150.
- Rasmussen, Joseph B, and Veronique Trudeau. 2007. Influence of velocity and chlorophyll standing stock on periphyton  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  in the Ste. Marguerite River system, Quebec. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64. NRC Research Press Ottawa, Canada: 1370–1381.
- Raven, John A, Andrew M Johnston, Janet E Kübler, Rebecca Korb, Shona G McInroy, Linda L Handley, Charlie M Scrimgeour, Diana I Walker, John Beardall, and Mathew Vanderklift. 2002. Mechanistic interpretation of carbon isotope discrimination by marine macroalgae and seagrasses. *Functional Plant Biology* 29. CSIRO Publishing: 355–378.
- Remeikaitė-Nikienė, Nijolė, Galina Lujanienė, Vitalijus Malejevas, Rūta Barisevičiūtė, Mindaugas Zilius, Irma Vybernaitė-Lubienė, Galina Garnaga-Budrė, and Algirdas Stankevičius. 2017. Assessing nature and dynamics of POM in transitional environment (the Curonian Lagoon, SE Baltic Sea) using a stable isotope approach. *Ecological Indicators* 82. Elsevier: 217–226.
- Riebesell, Ulf. 2000. Carbon fix for a diatom. *Nature* 407. Nature Publishing Group: 959–960.
- Ruess, L., and D.C. Müller-Navarra. 2019. Essential biomolecules in food webs. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7. Frontiers Media SA: 269.
- Sakano, H., Fujiwara, E., Nohara, S., & Ueda, H. (2005). Estimation of nitrogen stable isotope turnover rate of *Oncorhynchus nerka*. *Environmental Biology of Fishes*, 72(1), 13-18.
- Sargent, J R. 1978. Marine wax esters. *Science Progress* (1933-). JSTOR: 437–458.
- Sargent J, Henderson RJ, Tocher DR (1989) The lipids. In: Halver JE (ed) *Fish nutrition*. Academic Press, San Diego, pp 153-218
- Sargent, J., L. McEvoy, A. Estevez, G. Bell, M. Bell, J. Henderson, and D. Tocher. 1999. Lipid nutrition of marine fish during early development: current status and future directions. *Aquaculture* 179. Elsevier: 217–229. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00191-X](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00191-X).
- Sargent, J R, D R Tocher, and J G Bell. 2002. The lipids–In: *Fish nutrition* (Eds) JE Halver, RW Hardy. Academic Press, San Diego, CA, USA.

- Stott, Andrew W, Emma Davies, Richard P Evershed, and Noreen Tuross. 1997. Monitoring the routing of dietary and biosynthesised lipids through compound-specific stable isotope ( $\delta^{13}\text{C}$ ) measurements at natural abundance. *Naturwissenschaften* 84. Springer-Verlag: 82–86.
- Sweeting, C J, S Jennings, and N V C Polunin. 2005. Variance in isotopic signatures as a descriptor of tissue turnover and degree of omnivory. *Functional Ecology*. JSTOR: 777–784.
- Sweeting, C J, J Barry, C Barnes, N V C Polunin, and S Jennings. 2007. Effects of body size and environment on diet-tissue  $\delta^{15}\text{N}$  fractionation in fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 340. Elsevier: 1–10.
- Tieszen, L. L., Boutton, T. W., Tesdahl, K. G., & Slade, N. A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for  $\delta^{13}\text{C}$  analysis of diet. *Oecologia*, 57(1), 32-37.
- Tocher, Douglas R. 2003. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. *Reviews in fisheries science* 11. Taylor & Francis: 107–184.
- Trudeau, V., and J.B. Rasmussen. 2003. The effect of water velocity on stable carbon and nitrogen isotope signatures of periphyton. *Limnology and Oceanography* 48. Wiley Online Library: 2194–2199.
- Zanden, M.J.V., and J.B. Rasmussen. 2001. Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and oceanography* 46. Wiley Online Library: 2061–2066.
- Vaskovsky, Victor E, Svetlana V Khotimchenko, Bangmei Xia, and Li Hefang. 1996. Polar lipids and fatty acids of some marine macrophytes from the Yellow Sea. *Phytochemistry* 42. Elsevier: 1347–1356.
- Walton, M E M, I Al-Maslamani, Neal Haddaway, Hilary Kennedy, A Castillo, E S Al-Ansari, I Al-Shaikh, M Abdel-Moati, M A A Al-Yafei, and Lewis Le Vay. 2016. Extreme  $^{15}\text{N}$  depletion in seagrasses. *Estuaries and Coasts* 39. Springer: 1709–1723.
- Xu, J., X. Fan, X. Zhang, D. Xu, S. Mou, S. Cao, Z. Zheng, J. Miao, and N. Ye. 2012. Evidence of coexistence of C3 and C4 photosynthetic pathways in a green-tide-forming alga, *Ulva prolifera*. *PLoS one* 7. Public Library of Science San Francisco, USA: e37438.
- Zhang, P., X. Kong, E.S. Bakker, J. Xu, and M. Zhang. 2021. Temperature affects carbon and nitrogen stable isotopic signatures of aquatic plants. *Aquatic Sciences* 83. Springer: 1–11.
- Zhou, Junli, Ying Wu, Jing Zhang, Qinshu Kang, and Zhengtao Liu. 2006. Carbon and nitrogen composition and stable isotope as potential indicators of source and fate of organic matter in the salt marsh of the Changjiang Estuary, China. *Chemosphere* 65. Elsevier: 310–317.

## 6.4 Signature isotopique des sources utilisées dans les modèles de mélange

Sources par Zone et Période	$\delta^{15}\text{N}$			$\delta^{13}\text{C}$		
<b><u>Juin : Zone Ouest</u></b>						
MAR	11.69	±	1.54	-20.42	±	0.93
MAV-MOP	9.96	±	1.07	-17.55	±	1.89
PHY-MOS	4.93	±	0.77	-20.03	±	1.13
<b><u>Juin : Zone Centre</u></b>						
MAV	11.11	±	0.93	-17.23	±	2.15
MAR	11.13	±	0.82	-19.82	±	1.22
MOP	7.97	±	0.24	-21.55	±	0.16
Phyto	4.45	±	0.78	-20.07	±	0.80
MOS	5.21		0.57	-21.37		0.34
<b><u>Juin : Zone Est</u></b>						
MAV	9.31	±	0.65	-15.91	±	1.53
MAR	10.95	±	0.57	-18.68	±	1.17
MOP	8.39	±	0.21	-20.60	±	0.15
PHY-MOS	4.51	±	0.72	-20.18	±	0.63
<b><u>Juin : Zones Centre et Ouest</u></b>						
MAV	10.25	±	1.12	-17.47	±	2.02
MAR	11.57	±	1.42	-20.29	±	1.00
MOP	8.56	±	0.67	-19.68	±	2.01
PHY-MOS	4.99	±	0.73	-20.32	±	1.15
<b><u>Juin : Zones Centre et Est</u></b>						
MAV	10.31	±	1.22	-16.65	±	1.92
MAR	11.02	±	0.65	-19.12	±	1.27
MOP	8.18	±	0.31	-21.07	±	0.53
PHY-MOS	4.7	±	0.74	-20.51	±	0.78
<b><u>Juin : Zones Ouest et Est</u></b>						
MAV	10.01	±	1.08	-17.32	±	2.04
MAR	11.46	±	1.35	-19.89	±	1.28
MOP	8.77	±	0.46	-19.2	±	1.51
PHY-MOS	4.86	±	0.75	-20.1	±	1.00
<b><u>Globale : Lagune</u></b>						
MAV	10.23	±	1.40	-17.29	±	2.22
MAR	11.35	±	1.46	-20.27	±	1.45
MOP	8.30	±	0.54	-20.41	±	1.30
MOS	5.63	±	0.83	-19.91	±	1.35