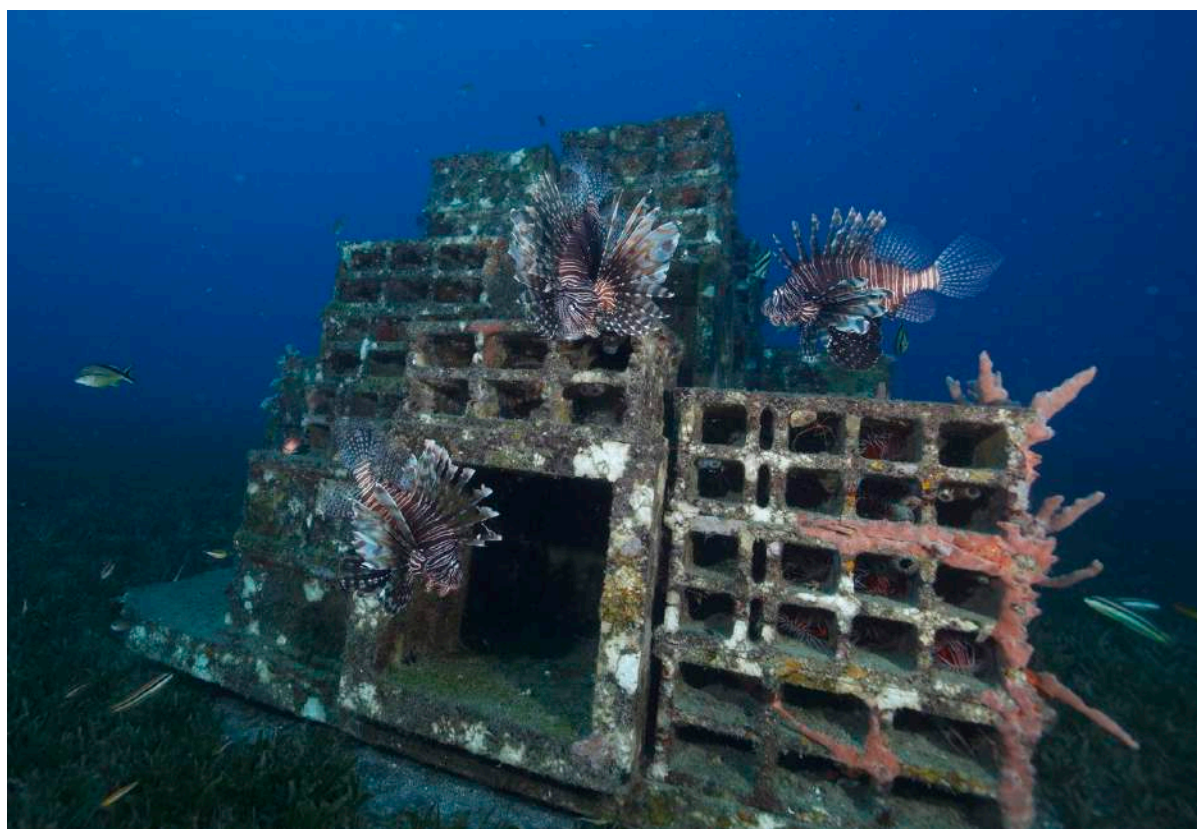


IMPACT DES POPULATIONS DE POISSONS-LION SUR LES COMMUNAUTES DE POISSONS DES RECIFS DE MARTINIQUE

SUIVI DES RECIFS ARTIFICIELS DU CANTONNEMENT DE PECHE DE CASE-PILOTE



Ewan Trégarot, Cindy Cornet, Jean-Philippe Maréchal

2017

Table des matières

1 – INTRODUCTION	4
1.1 – HISTORIQUE D’INVASION DU POISSON-LION	4
1.2 – LES CAPACITÉS D’ADAPTATION ÉCOLOGIQUES DU POISSON-LION	4
1.3 – ARRIVÉE DU POISSON-LION EN MARTINIQUE	6
1.4 – RÉCIFS ARTIFICIELS	7
1.4.1 – STRUCTURE ET CONCEPTION	7
1.4.2 – MISE EN PLACE DES RÉCIFS ARTIFICIELS	9
1.5 – OBJECTIFS DU PROJET	11
1.5.1 – ÉVALUER L’IMPACT DU POISSON-LION SUR LA BIODIVERSITÉ EN POISSONS	11
1.5.2 – ÉTUDIER LES PATRONS DE MIGRATION DES POISSONS-LION PAR MARQUAGE VISUEL	12
1.5.3 – REGARDS SUR LA LANGOUSTE ROYALE PANULIRUS ARGUS	12
2 – MATÉRIELS ET MÉTHODES	13
2.1 – SITE D’ÉTUDE	13
2.2 – TRAITEMENT	13
2.3 – SUIVI DES POPULATIONS DE POISSONS	14
2.4 – TRAITEMENT DES DONNÉES	16
2.4.1 – TRAITEMENT VS. CONTRÔLE	16
2.4.2 – ABONDANCES ET BIOMASSES DES PEUPELEMENTS DE POISSONS	16
2.4.3 – INDICES DE BIODIVERSITÉ	17
2.4.4 – ANALYSES STATISTIQUES	25
2.4 – SUIVI DES DÉPLACEMENTS DE POISSONS-LION	28
2.4.1 – PROCÉDURE DE MARQUAGE	28
2.5 – SUIVI DES POPULATIONS DE LANGOUSTES ROYALES EN INTERACTION AVEC LES POISSONS-LION	32
3 – RÉSULTATS	33
3.1 – RÉCIFS ARTIFICIELS CONTRÔLE-RA VS. TRAITEMENT-RAPL	33
3.2 – COMPARAISON DE LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS DE POISSONS ENTRE LES RÉCIFS	34
3.2.1 – EFFETS DU POISSON-LION SUR LA BIOMASSE ET L’ABONDANCE TOTALE DU PEUPELEMENT ICHTYOLOGIQUE	34
3.2.2 – EFFETS DU POISSON-LION SUR LES PROIES POTENTIELLES	35
3.2.3 – EFFETS DU POISSON-LION SUR LES COMPÉTITEURS POTENTIELS	37
3.3 – EFFETS DU POISSON-LION SUR LA RICHESSE SPÉCIFIQUE	38
3.4 – EFFETS DU POISSON-LION SUR LA RÉPARTITION DES ABONDANCES	40
3.4.1 – ESPÈCES RARES : EHEIP	41
3.4.2 – ESPÈCES DOMINANTES: E1/D	41
3.5 – COMPARAISON DE LA BIODIVERSITÉ FONCTIONNELLE	42
3.5.1 – CHOIX DE L’ESPACE FONCTIONNEL	42
3.5.2 – EFFETS DU POISSON-LION SUR LA BIODIVERSITÉ FONCTIONNELLE DANS LES RÉCIFS TRAITEMENT-RAPL VS. CONTRÔLE-RA	45
3.5.3 – DIVERSITÉ FONCTIONNELLE B	52
3.6 – TAUX DE PRÉDATION DU POISSON-LION	54
3.7 – DISTRIBUTION DES TAILLES ET SEXE-RATIO CHEZ LE POISSON-LION	56
3.8 – MARQUAGE ET SUIVI DES POISSONS-LION INDIVIDUELS	57
3.8.1 - COMPORTEMENT DES POISSONS-LION	57
3.8.2 - TAUX DE CROISSANCE DES POISSONS-LION	58
3.8.3 - DISTANCE DE MIGRATION	59
3.9 – LANGOUSTES	61
3.9.1 - TAILLE DES LANGOUSTES	61
3.9.2 - IMPACT DU POISSON-LION SUR LES LANGOUSTES	63
3.9.3 - GRADIENT NORD / SUD	64
4 – DISCUSSION	66

4.1 – BIODIVERSITÉ DES RÉCIFS ARTIFICIELS DU CANTONNEMENT DE CASE PILOTE - VÉTIVER	66
4.2 – IMPACT DU POISSON-LION SUR LES PEUPELEMENTS DE POISSONS LOCAUX	67
4.3 - VERS UNE ÉCOLOGIE FONCTIONNELLE PRÉDICTIVE ADAPTÉE AU CAS DU POISSON-LION	75
4.4 – MOBILITÉ DU POISSON-LION, PROSPECTION ET UTILISATION DE L’HABITAT	75
4.5 - DE L’UTILITÉ DES CAMPAGNES DE CHASSE RÉGULIÈRES EN PLONGÉE	77
4.4 – PERSPECTIVES	78
5 – BIBLIOGRAPHIE	80
ANNEXE 1 : LISTE DES ESPÈCES ET TRAITS FONCTIONNELS	87
ANNEXE 2 : GLOSSAIRE (MOUILLOT ET AL., 2013)	89
ANNEXE 3 : ARRÊTÉ PORTANT CONCESSION D’UTILISATION DU DOMAINE PUBLIC MARITIME POUR L’IMMERSION DE RÉCIFS ARTIFICIELS	90

Citation : Trégarot E., Cornet C. et Maréchal J.-P. (2017). Impact des populations de poissons-lion sur les communautés de poissons des récifs de Martinique - *Suivi des récifs artificiels du cantonnement de pêche de Case-Pilote*. Rapport OMMM. 94 p.

1 - Introduction

1.1 - Historique d'invasion du poisson-lion

Depuis les années 1980, deux espèces de poissons-lion originaires de l'Indo-Pacifique, *Pterois volitans* et *Pterois miles* (Famille des *Scorpaenidae*), se sont propagées dans l'Atlantique Ouest, suite à des introductions accidentelles dans les eaux marines côtières de Floride (Etats-Unis). Ce sont des espèces exotiques envahissantes (EEE) au titre de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) avec un niveau de risque majeur pour l'environnement selon l'échelle EICAT (Environmental Impact Classification of Alien Taxa) de l'UICN (Global Invasive Species Database, 2017 ; Galanidi et al., 2017 ; IUCN 2017). A partir de 2005, le poisson-lion a systématiquement colonisé tous les habitats marins de la côte est des Etats-Unis, du Golfe du Mexique et du bassin Caraïbéen (Whitfield et al., 2002 ; Hamner et al., 2007 ; Schofield, 2009 ; Freshwater et al. 2009).

1.2 - Les capacités d'adaptation écologiques du poisson-lion

Le poisson-lion est un prédateur de bout de chaîne des réseaux trophiques dans les zones côtières de la Caraïbe. Son régime alimentaire opportuniste est composé d'un large éventail de proies, essentiellement des poissons mais aussi des crustacés (Morris et Akins, 2009 ; Côté et al., 2013). Comparativement aux mérous du genre *Cephalopholis* sp. dont la taille est similaire aux poissons-lion, leur taux de prédation est largement supérieur (Côté et Maljkovic, 2010 ; Green et al., 2011), constituant une menace importante sur la biodiversité. En l'absence de prédateurs naturels dans la Caraïbe, et en raison de son comportement grégaire, les densités de poissons-lion dépassent largement celles rencontrées dans sa région Indo-Pacifique d'origine (Green et Côté, 2009 ; Kulbicki et al., 2012). En 2017, le poisson-lion constitue une espèce dominante dans les milieux côtiers de la Caraïbe. Ce constat suscite de nombreuses préoccupations sur l'impact qu'il représente sur les communautés de poissons associées (Sutherland et al. 2010 ; Albins et Hixon, 2011), impact relativement difficile à mettre en évidence dans le milieu naturel étant donné la variabilité significative des communautés multisécifiques de poissons, et malgré le suivi des populations de poissons-lion depuis le début de l'invasion à l'échelle internationale.

Plusieurs travaux publiés montrent divers degrés d'impacts écologiques associés à cette invasion. Aux Bahamas, Albins et Hixon (2008) ont comparé les peuplements de poissons sur 5 semaines pendant le pic de recrutement en été, sur des récifs artificiels (construits en parpaings: 1 m²) et des récifs naturels recomposés (patates de corail déplacées : 3 m²) avec et sans poissons-lion. Les résultats ont montré une réduction significative du recrutement en poissons de 79 % en moyenne par rapport aux récifs témoins. Sur ces mêmes récifs, une autre étude a montré qu'après 2 mois, l'espèce de mérrou *Cephalopholis fulva* seule réduisait de 35 % en moyenne l'abondance de petits poissons sur les récifs, contre 90 % lors de la présence seule du poisson-lion (Albins, 2013). Le même auteur a également évalué les effets du poisson-lion sur 10 récifs naturels isolés (d'une surface de 1400 à 4000 m²) présentant des densités faibles ou importantes de poisson-lion. L'expérience menée sur 14 mois indique une réduction significative des abondances, des biomasses et de la richesse spécifique des poissons de récifs dont la taille est inférieure à 10 cm (Albins, 2011). De tels effets sur les peuplements de poissons ne peuvent être endurés sur le long terme (Green et al., 2012).

Le succès de l'invasion du poisson-lion dans l'atlantique ouest tient également à sa dispersion, liées aux capacités de reproduction, à la quantité de gamètes émis et à la durée de la vie larvaire (Ahrenholz et Morris, 2010 ; Morris et al., 2011). La fécondité élevée, combinée à une phase larvaire pélagique d'environ 26 jours, favorisent une dispersion rapide des individus dans de nouveaux territoires. Les modélisations de dynamique des populations intègrent ces paramètres mais pas les déplacements d'individus adultes (Barbour et al., 2010 ; Morris et al., 2010). Les traits morphologiques du poisson-lion indiquent que ce n'est pas un grand nageur. Plusieurs études (Albins et Hixon, 2008 ; Côté et Maljkovic, 2010 ; Green et al., 2011) ont montré que les poissons-lion ne faisaient généralement pas de grands déplacements (études réalisées sur des périodes courtes). Dans d'autres travaux menés sur du long terme, Jud *et al.* (2012) ont montré un comportement très sédentaire en estuaire, et d'après Akins *et al.* (2014) les déplacements sont relativement faibles dans les récifs coralliens, même si certains individus ont parcouru plus de 1 000 m de distance aux Bahamas.

Le poisson-lion réunit tous les critères favorisant l'installation des espèces exotiques envahissantes et constitue aujourd'hui une menace écologique sur les peuplements de poissons autochtones de la Caraïbe.

1.3 - Arrivée du poisson-lion en Martinique

La première observation de poisson-lion en Martinique date de Février 2011 sur le site « la Baleine » aux Anses d'Arlets. Une stratégie régionale de contrôle a été mise en place avec les services de l'Etat et conjointement à l'échelle des Antilles françaises (Maréchal et Trégarot, 2015), visant à la fois la connaissance de l'espèce et de son installation. Une base de donnée comptabilisant plus de 16 000 captures de poissons-lion a été élaborée, permettant de mieux comprendre la dynamique de colonisation (Trégarot et al., 2015), de décrire certains aspects de son comportement, et d'étudier la génétique des populations à l'échelle du bassin caribéen (distribution des haplotypes).

Les efforts de capture sont insuffisants au regard de l'expansion des populations dans tous les types d'habitats (mangroves, herbiers, récifs, anfractuosités rocheuses). Afin de réviser la stratégie de lutte, et à la demande conjointe de la Direction de la Mer et de la DEAL Martinique, l'OMMM a été chargé d'évaluer l'impact du poisson-lion sur les communautés de poissons en Martinique. Cet objectif est difficile à atteindre lorsque les études sont menées dans les habitats naturels, étant donné la complexité des peuplements multispécifiques de poissons de la caraïbe. Après deux années de suivis intensifs dans le cadre du programme POLIPA, l'impact réel du poisson-lion dans les milieux côtiers est difficilement mesurable, bien que perceptible. L'utilisation d'habitats artificiels est l'alternative adéquate pour mener à bien ce type de travaux de recherche. A la fin du programme POLIPA, l'OMMM a installé des récifs artificiels dans le cantonnement de pêche de Case-Pilote. Le programme de suivi de la dynamique des récifs artificiels fait l'objet de ce rapport.

1.4 - Récifs artificiels

1.4.1 - Structure et conception

Un récif artificiel est une structure immergée volontairement, à des fins d'étude scientifique, de protection physique d'un lieu (contre les vagues et les effets du vent), de production halieutique ou de loisir (plongée et photo sous-marine). De nombreux types de structures sont utilisés comme des blocs de bétons, des modules de bétons façonné (parpaings, regards...), des tubes PVC, des pneus usés, ou tout autres matériaux tels que des déblais de chantier, poteaux électriques en bétons, etc. D'après Sherman et al. (2002), les récifs ayant peu d'espaces vides et une complexité structurelle importante ont une diversité, une abondance et une biomasse de poissons plus importante que des récifs similaires avec plus d'espaces vides, contrairement aux premiers travaux menés au Japon (Mottet, 1985). En général, les résultats des recherches montrent une corrélation positive entre la complexité structurelle et l'abondance des poissons et leur diversité (Spieler et al., 2001).

Les modèles de récifs artificiels développés dans notre programme offrent suffisamment de complexité pour attirer un maximum de poissons tout en ayant une conception simple permettant un contrôle efficace des populations de poissons-lion en limitant le nombre de cachettes. Le béton façonné a été choisi comme matériel de base, offrant une grande résistance dans le temps, une surface rugueuse favorable à la colonisation benthique, et des formes diverses pour complexifier la structure des récifs. La conception en 3 dimensions a été réalisée sous le logiciel Sketchup® (Figure 1) à partir de 3 éléments de bases: le parpaings, le regard de canalisation et la rehausse de canalisation.

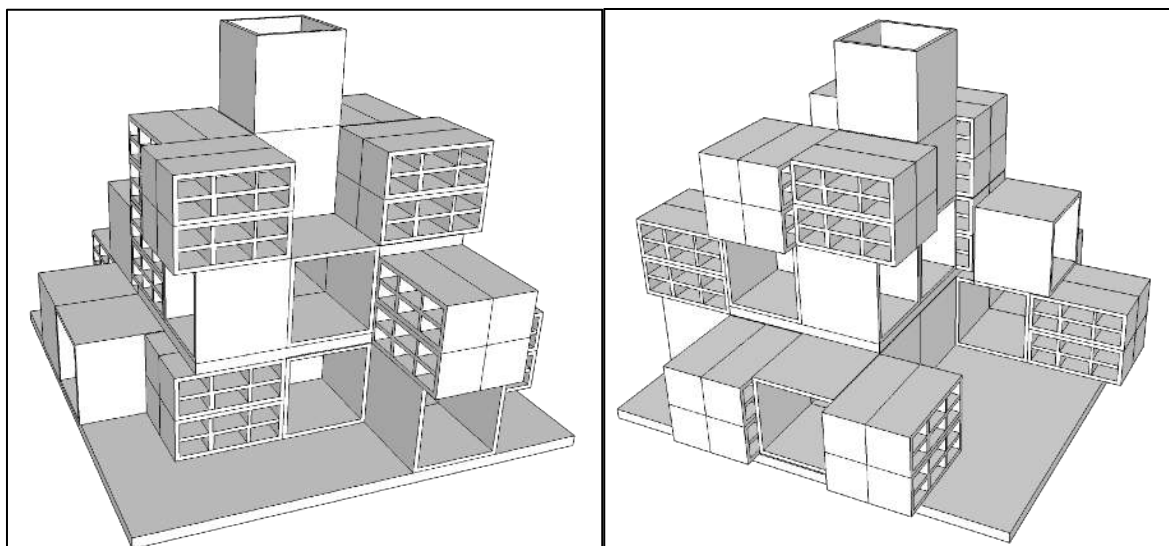


Figure 1 : Schéma de conception des récifs artificiels, réalisés sous Sketchup® (© OMMM).

Pour faciliter le transport et la manutention, les récifs artificiels sont composés de 2 modules, avec pour bases respectives des dalles en béton armé de 4 m^2 ($2 \times 2 \text{ m}$) et $1,2 \text{ m}^2$ ($1 \times 1,2 \text{ m}$), munies d'anneaux de levage. La hauteur des récifs est de $1,80 \text{ m}$.

Les récifs artificiels ont été immergés dans le cantonnement de pêche de Case-Pilote (Figure 2) pour limiter les pressions de pêches qui pourraient biaiser notre étude, mais aussi pour ne pas gêner les professionnels de la pêche (activité de senne notamment). La zone « Vétiver » a été retenue après prospection en raison des fonds sableux et d'herbiers peu profonds, entourées d'enrochements côtiers et des cayes rocheuses profondes. La présence des ces trois habitats est favorable à l'étude la dynamique de déplacement des poissons-lion.

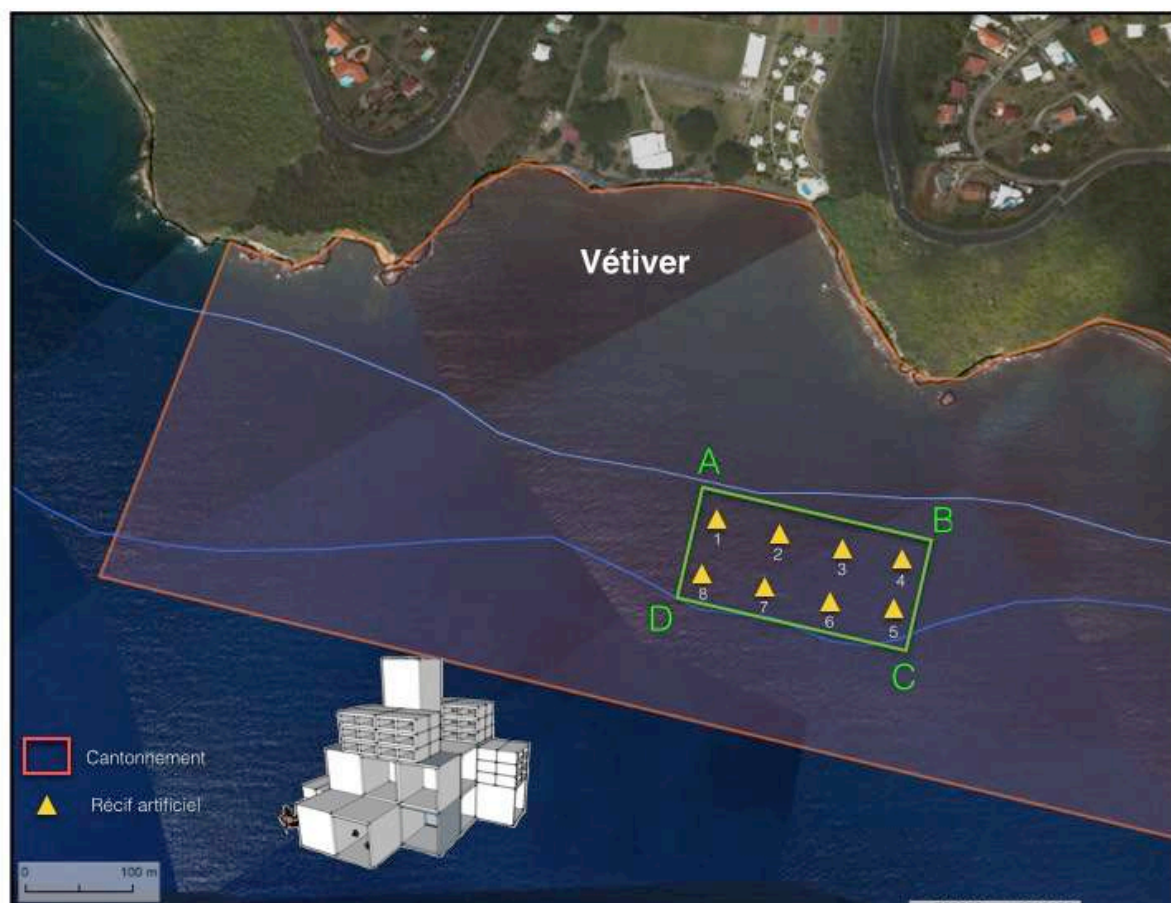


Figure 2 : Plan de pose initial des récifs artificiels dans le cantonnement de pêche de Case-Pilote.

1.4.2 - Mise en place des récifs artificiels

Les récifs ont été immergés en janvier 2015 avec l'assistance du bateau ponté de Phares et Balises.



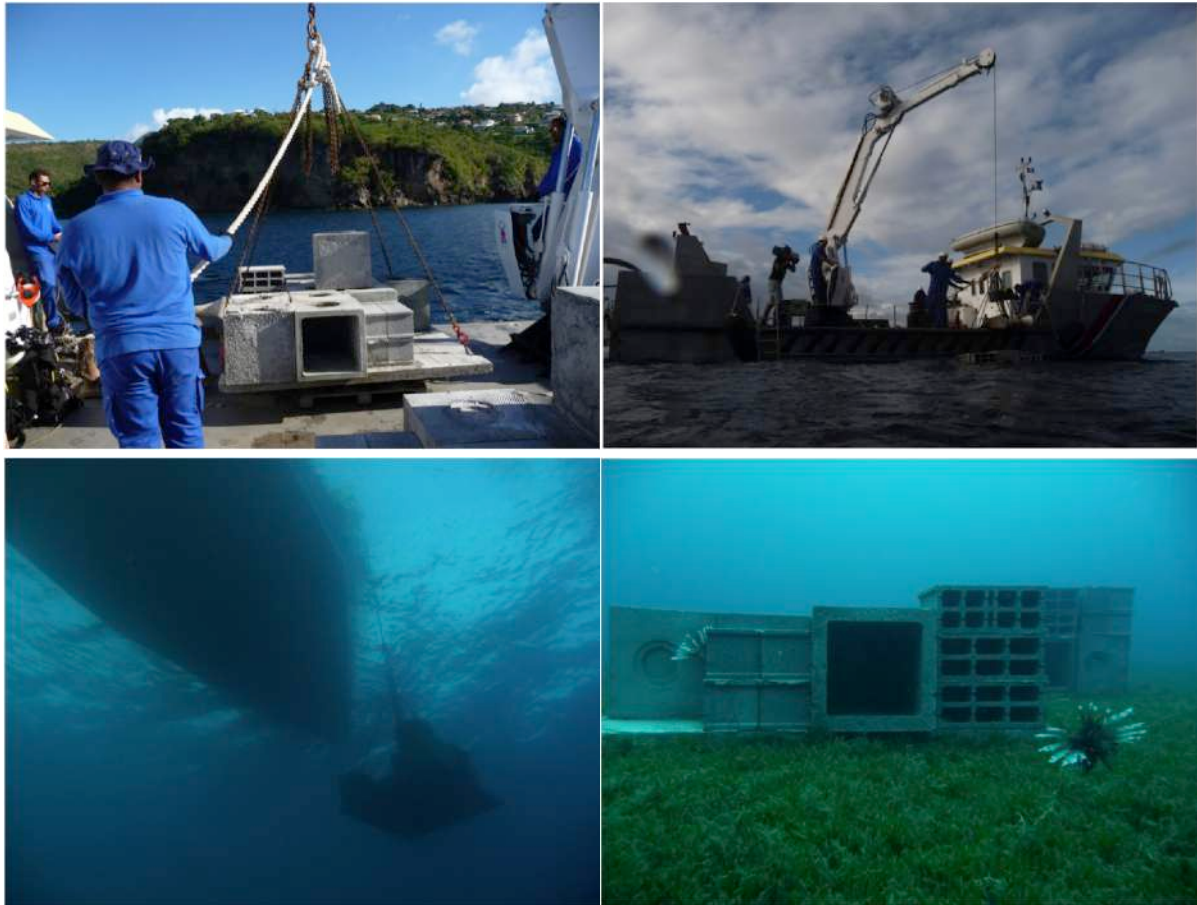


Figure 3 : Mise en place des récifs artificiels dans le cantonnement de pêche de Case-Pilote (Janvier 2015, © OMMM)

Les conditions de vent ont rendu délicat la pose des modules de manière précise sur les points GPS prévus. Au final, RAPL2 se trouve plus proche que prévu de RA3 (Figure 4).

L'assemblage des modules s'est faite ultérieurement avec le soutien technique d'un sous-traitant. Un parachute de levage d'une tonne a été utilisé pour l'opération, réalisée en mai 2015.

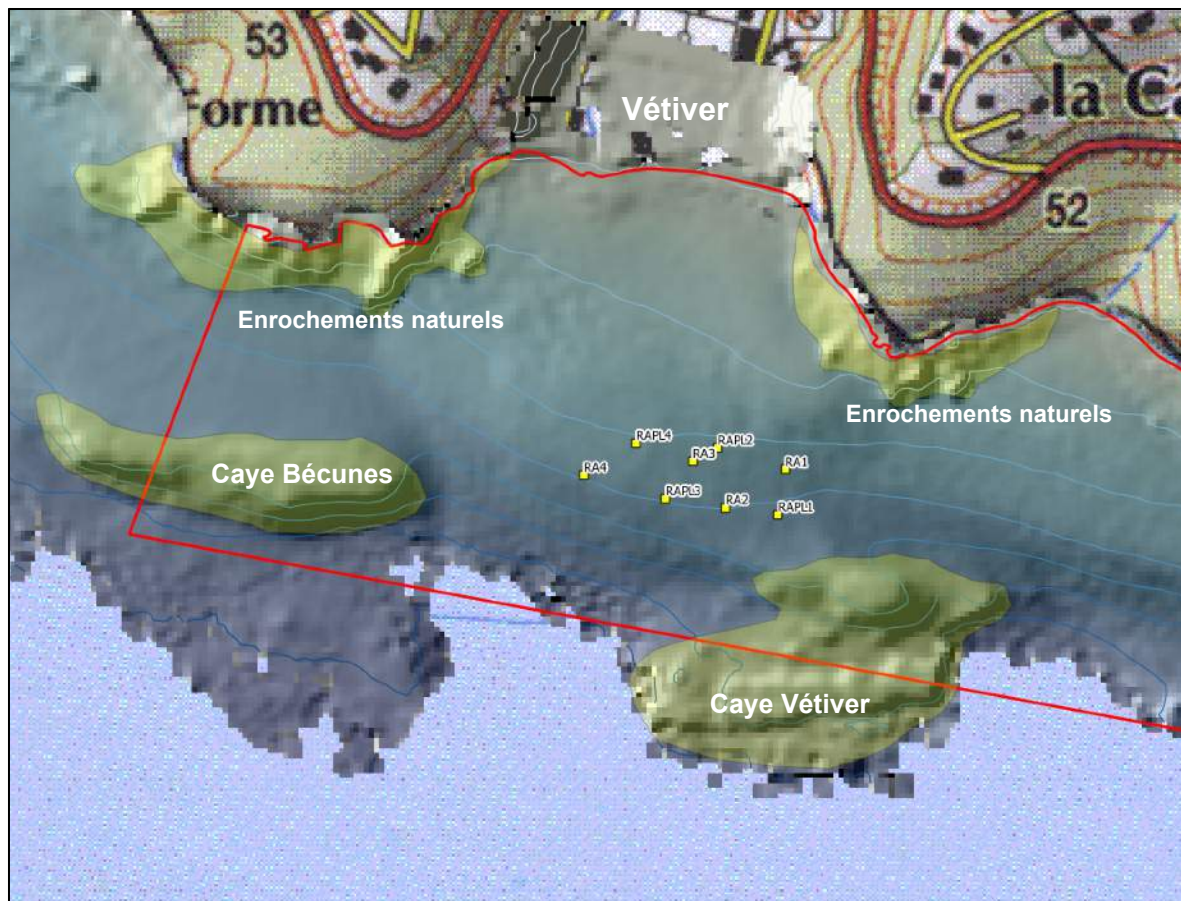


Figure 4 : Localisation précise des récifs artificiels et des cayes naturelles alentours sur le site Vétiver (Cantonnement de Case Pilote). RAPL correspond aux récifs "Traitement-RAPL" sur lesquels le poisson-lion est présent, RA correspond aux récifs "Contrôle-RA" sur lesquels le poisson-lion est systématiquement capturé.

1.5 - Objectifs du projet

1.5.1 - Evaluer l'impact du poisson-lion sur la biodiversité en poissons

L'approche d'étude de l'effet poisson-lion retenue est la comparaison des peuplements des quatre RAPL et des quatre RA, caractérisés par des évaluations réalisées en plongée sous-marine. Les peuplements de poissons sont définis par leurs espèces, abondances et classes de taille. Ces données permettent d'analyser finement les peuplements de poissons, avec un regard particulier sur les proies potentielles et les compétiteurs du poisson-lion. Les différences observées sur les récifs selon le traitement s'expliquent par la présence du poisson-lion.

La pression écologique associée à la présence du poisson-lion influencerait les modèles (spatiaux) de diversité bêta¹ de la méta-communauté des poissons.

1.5.2 - Etudier les patrons de migration des poissons-lion par marquage visuel

L'objectif est d'examiner les mouvements des poissons-lion adultes à une échelle temporelle de plusieurs mois, entre les huit récifs artificiels (RA) déployés dans le cantonnement de Case-Pilote, la caye Vétiver et les zones rocheuses côtières. Une méthode de marquage par tags colorés a été utilisée pour suivre la mobilité des poissons.

La mesure de la longueur totale des individus au moment du marquage et de la recapture ont permis d'estimer leur taux de croissance.

1.5.3 - Regards sur la langouste royale *Panulirus argus*

Des récifs artificiels placés dans la Réserve Naturelle Nationale de Saint Martin ont montrés que les langoustes royales utilisaient ces structures comme habitat (Chalifour, 2014). Nous avons analysé les populations de langoustes pour chaque récif artificiel du cantonnement de Vétiver, en caractérisant leur structure d'après les données de taille et d'abondance.

Le rapport est structuré en 3 parties, nous présentons dans un premier temps le matériel et les méthodes utilisées, le site d'étude, le travail sur le terrain et l'analyse des données. La seconde partie est consacrée à la présentation des résultats. La discussion conclue sur les perspectives.

¹ La diversité bêta est une mesure de la biodiversité qui compare la diversité des espèces entre écosystèmes. Deux phénomènes peuvent aboutir à des différences dans la composition des espèces entre deux sites (Baselga, 2012). Le premier est le remplacement de certaines espèces par d'autres d'un site à l'autre, un concept appelé turnover spatial ou renouvellement (Gaston et Blackburn, 2000). Le deuxième est l'emboîtement (nestedness), qui correspond à un schéma de répartition des espèces dans lequel les communautés appauvries constituent des sous-ensembles non aléatoires des espèces composantes les communautés riches des mêmes régions. L'importance relative des deux composantes, qui contribuent à la dissimilarité des communautés locales, à savoir l'emboîtement et le renouvellement, serait déterminée par le poisson-lion.

2 - Matériels et Méthodes

2.1 - Site d'étude

L'étude a été réalisée sur huit récifs artificiels (RA, N=8), composés d'un assemblage de parpaings, de rehausses et de regards de canalisation en béton. Ces structures de forme pyramidale sont composées d'une base carrée d'une surface de 4 m² pour une hauteur de 1,80 m. Tous les RA ont été installés en janvier 2015 sur le site Vétiver (zone de cantonnement de pêche de Case Pilote) sur une zone d'herbiers (Figure 3). Ils sont séparés des cayes rocheuses naturelles par au moins 75 m, et chaque structure est espacée l'une de l'autre de 50 m environ. Leur profondeur est comprise entre 10 m (N=4) et 15 m (N=4).

2.2 - Traitement

Afin d'évaluer l'impact du poisson-lion sur les communautés de poissons, nous distinguons les récifs artificiels "Contrôle-RA" (N=4) pour lesquels les poissons-lion ont été systématiquement éliminés, et les récifs artificiels "Traitement-RAPL" (N=4) pour lesquels les poissons-lion ne sont pas éliminés.



Figure 5: Capture d'un poisson-lion sur un récif "Contrôle-RA" (© J.-P. Maréchal / OMMM).

2.3 - Suivi des populations de poissons

L'évaluation des peuplements de poissons sur chaque structure artificielle a été réalisée en plongée sous-marine. Deux approches complémentaires ont permis d'évaluer la structure des peuplements : un comptage visuel *in situ* (Figure 6), et la prise d'images sous-marines pour chaque face des RA pour pallier la difficulté du comptage de certaines espèces en bancs. Certaines espèces très minoritaires parfois présentes au milieu du banc peuvent facilement passer inaperçues en plongée sous-marine. L'analyse des images haute définition permet d'identifier ces espèces. Enfin, la photographie sous-marine permet également d'avoir une archive visuelle à l'instant t, ce qui est intéressant pour relever d'autres variables. Le comptage visuel *in situ* est cependant indispensable pour évaluer la taille des poissons et pour détecter les espèces cryptiques et/ou de petites tailles. En effet, l'identification sur photo n'est pas toujours facile et dépend aussi des conditions de turbidité de l'eau ou de la position du poisson.



Figure 6: Comptage des poissons (© OMMM).

Déroulement d'une plongée : un plongeur prend en photo chaque face du récif artificiel, à raison de trois photos par face, toutes les 30 secondes. Etant donné la taille des RA, l'utilisation d'un appareil photo haute définition avec 2 flashes externes est nécessaire pour faciliter le post-traitement des images. Le deuxième plongeur réalise un comptage visuel afin d'identifier les espèces et leurs abondances respectives par classe de taille en cm (0-5, 6-10, 11-15, 16-20, 21-30, 31-40, 41-50, 51-60, 61-70, 71-80).

Le post-traitement des photos est fait sous le logiciel de traitement d'image Gimp®. Chaque poisson présent directement sur la face ou à droite du récif est dénombré par un point de couleur différente pour chaque espèce (Figure 7). Les individus présents à gauche ou au dessus du récif ne sont pas pris en compte pour minimiser les doublons. Pour les individus situés à droite, seuls les individus apparaissant dans le plan du récif sont comptabilisés. Pour chaque face du récif, une abondance moyenne par espèce est calculée à partir des trois photos. L'abondance totale de chaque espèce correspond à la somme des 4 abondances moyennes par récif.



Figure 7 : Post-traitement des images sous GIMP® pour dénombrer les poissons abondants (© OMMM)

2.4 - Traitement des données

2.4.1 - Traitement vs. Contrôle

Dans les récifs "Contrôle-RA", les poissons-lion ont été systématiquement capturés à chaque campagne. Sur les récifs "Traitement-RAPL", aucune pression de chasse n'a été exercée sur les populations de poissons-lion. Pour vérifier le traitement, nous avons comparé les abondances et les biomasses moyennes de poissons-lion par récif. Les données ne suivant pas la loi Normale, un test non-paramétrique de comparaison des moyennes de type Wilcoxon / Mann-Whitney a été réalisé pour déterminer la significativité statistique du traitement sur les récifs artificiels.

2.4.2 - Abondances et biomasses des peuplements de poissons

L'abondance des espèces de poisson est déterminée à partir des comptages visuels en scaphandre autonome (espèces cryptiques, de passage, furtives) et le comptage sur photo (espèces abondantes). La taille des poissons est estimée en plongée sous-marine lors de l'échantillonnage. La biomasse est calculée selon la relation allométrique taille/poids :

$$W = a \times L^b$$

avec

W : le poids de l'individu l'espèce i

a et b : les constantes propres à l'espèce i (*FishBase* - Froese et Pauly, 2008)

L : la taille de l'individu de l'espèce i

L'abondance moyenne pour les récifs contrôle RA, à l'instant T, est calculée comme étant la moyenne des abondances totales de RA1, RA2, RA3 et RA4 à l'instant T :

$$Abondance\ moyenne\ RA = \frac{\sum_{i=1}^4 Abondance\ totale\ RA_i}{N}$$

$$Biomasse\ moyenne\ RA = \frac{\sum_{i=1}^4 Biomasse\ totale\ RA_i}{N}$$

avec N = nombre de récifs contrôle ou traitement (N=4)

Pour chaque moyenne, nous avons aussi calculé l'erreur type².

Les proies potentielles du poisson-lion correspondent à des individus dont la taille est comprise entre 1 et 15 cm. Deux espèces de gobies entrant dans cette catégorie de taille (*Elacatinus evelynae* et *E. genie*) ont été écartées des proies potentielles, car il a été montré qu'elles ne font pas partie du régime alimentaire du poisson-lion (Green et al. 2012).

Les compétiteurs potentiels du poisson-lion sont représentés par des individus de taille supérieure à 20 cm, et partageant un régime trophique proche de celui du poisson-lion. Ainsi, dans le cadre de notre étude, il s'agit des vivaneaux (*Lutjanus sp.*), des mérous (*Cephalopholis fulva* et *Cephalopholis cruentatus*) et de la rascasse 24h (*Scorpaena plumieri*).

2.4.3 - Indices de biodiversité

D'après Loiseau et Gaertner (2015), 92 % des études sur les récifs coralliens qui abordent la biodiversité, se basent sur les indices de richesse spécifique suivants :

- **Le nombre d'espèces (S)** : cet indicateur est peu réactif face à une perturbation (le temps de latence entre l'état perturbé de l'écosystème et un changement significatif du nombre d'espèce est généralement long)
- **L'hétérogénéité (H' - Shannon)** : cet indicateur très utilisé combine la richesse spécifique et la notion d'équitabilité, mais la perte d'information qui en résulte le rend peu performant.
- **L'équitabilité pure (J- Pielou)** : cet indicateur est très dépendant de la taille d'échantillonnage, et est biaisé lorsque la richesse spécifique est élevée (cas des récifs tropicaux).

Pour évaluer l'impact d'une perturbation sur une communauté, nous avons privilégié une méthode élaborée sur des indices plus pertinents :

² L'erreur type est une description de la déviation standard de la distribution d'une loi statistique.

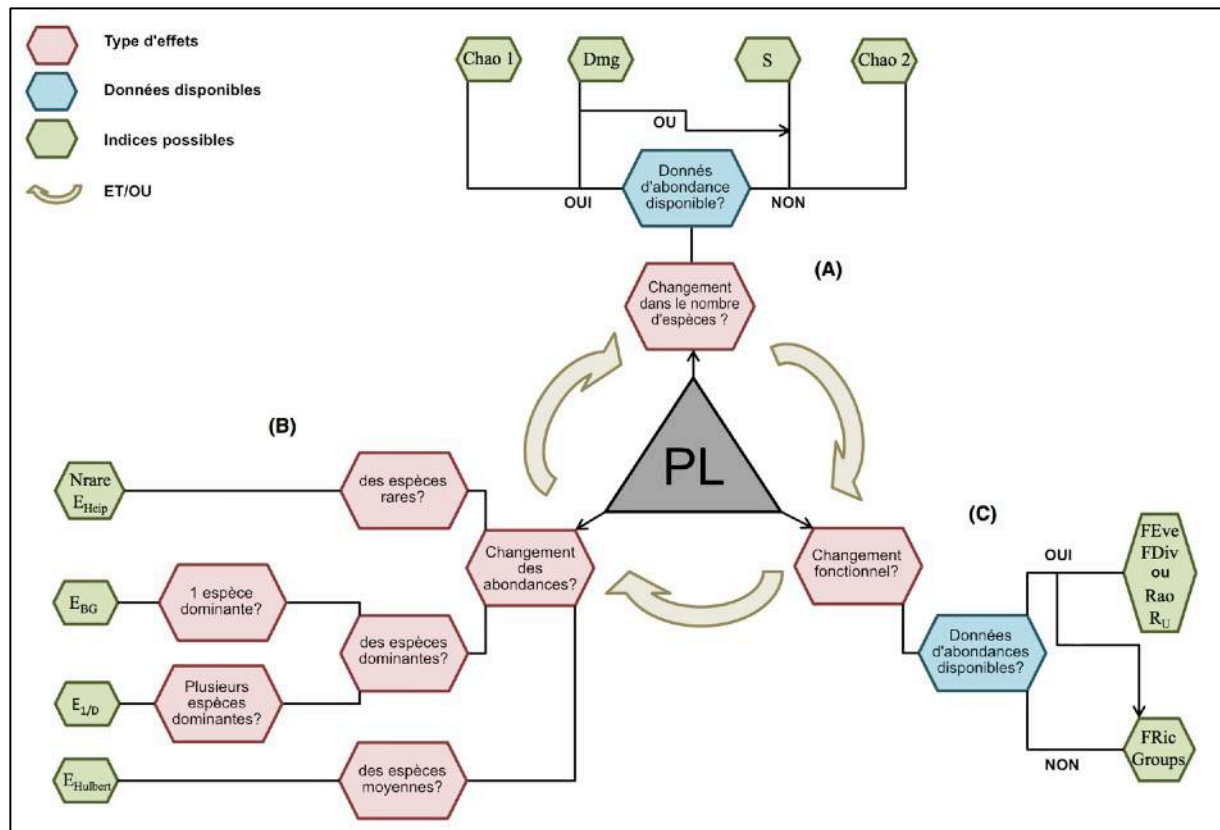


Figure 8 : Diagramme de sélection des indices de biodiversité les plus pertinents en fonction des données biologiques et écologiques disponibles (modifié d'après Loiseau et Gaertner, 2015)

Les 3 compartiments sont étudiés : changement dans le nombre d'espèces, changement des abondances et changement fonctionnel. Les indices utilisés dans le cadre de cette étude sont détaillés dans les sections suivantes.

2.4.3.1 - Indices d'évaluation de changements dans le nombre d'espèces

Les indices S et Chao (Figure 8A) ont été calculés d'après Loiseau et Gaertner (2015) selon les formules suivantes :

Richesse spécifique (S) : Nombre d'espèces observées

$$\text{Chao (Chao 1984)} : Sp = So + \frac{a_1^2}{2a_2} \times \frac{N-1}{N}$$

L'indice de Chao correspond à un modèle d'accumulation, qui permet d'estimer la richesse spécifique réelle, c'est-à-dire le nombre d'espèces observées, augmenté du nombre d'espèces présentes qui n'auraient pas été recensées.

D'autres modèles ont été calculés tels que Jack 1, Jack 2 et Bootstrap :

$$\text{Jack de premier ordre : } Sp = So + a_1 \times \frac{N-1}{N}$$

$$\text{Jack de deuxième ordre : } Sp = So + a_1 \times \frac{2N-3}{N} - a_2 \frac{(N-2)^2}{N(N-1)}$$

$$\text{Bootstrap : } Sp = So + \sum_{i=1}^{So} (1 - p_i)^N$$

avec

Sp : richesse spécifique estimée

So : richesse spécifique observée

a₁ et a₂ : nombre d'espèces observées uniquement sur 1 ou 2 sites

p_i : fréquence d'observation pour l'espèce i

N : nombre de sites échantillonnés

2.4.3.2 - Indices d'évaluation de changements dans la répartition des abondances

Les écologues conviennent que la diversité des espèces comprend deux composantes: la richesse (nombre d'espèces) et l'équitabilité (une mesure de la régularité des abondances relatives des espèces).

En posant l'hypothèse que le poisson-lion influence la répartition des abondances par espèce, il convient d'évaluer la biodiversité à partir d'indices d'homogénéité (Figure 8B). Vu leur nombre important (Beisel, 2003), le choix est difficile. D'après Loiseau et Gaertner (2015), certains indices sont plus sensibles aux changements observés sur les espèces rares (i.e : E_{heip} - Heip, 1974) tandis que d'autres réagissent mieux aux variations des espèces les plus abondantes (i.e : E_{1/D} - Smith et Wilson, 1996). Ces indices E_{heip} et E_{1/D} ont été calculés pour mesurer l'impact du poisson-lion sur la répartition d'abondances des espèces de poissons dans les récifs artificiels, avec une sensibilité plus forte envers les espèces rares et les espèces

dominantes respectivement. Les deux indices d'homogénéité sont conformes à la notion d'homogénéité décrite par Tuomisto (2012) telle que "Homogénéité = Diversité/Richesse". Le premier se base sur l'indice de Shannon-Wiener, alors que le second repose sur l'indice de Simpson tels que :

$$E_{heip} \text{ (Heip, 1974)} : E_{heip} = \frac{e^{H'} - 1}{S - 1}$$

$$E_{1/D} \text{ (Smith et Wilson 1996)} : E_{1/D} = \frac{\frac{1}{D}}{S}$$

avec

S : le nombre d'espèces dans la communauté (richesse spécifique)

$$H' : \text{indice de Shannon} : H' = - \sum_i^S p_i \ln p_i$$

$$D : \text{indice de Simpson tel que} : 1 - D = 1 - \sum_i^S p_i^2$$

2.4.3.3 - Indices d'évaluation d'un changement fonctionnel

L'utilisation de la donnée "richesse spécifique" implique de manière implicite l'hypothèse que toutes les espèces sont équivalentes au sein d'un écosystème, ce qui est rarement le cas. Il est alors nécessaire de considérer l'identité biologique des espèces tels que le métabolisme, la reproduction ou la taille (Lavelle et al., 1997). Cette approche de la diversité par le biais des caractéristiques biologiques des espèces rejoint le cadre méthodologique de l'écologie fonctionnelle. Cette dernière est une thématique très récente en écologie développée à la fin des années 80 (Calow, 1987). Les traits fonctionnels sont définis comme des caractéristiques individuelles influençant la valeur sélective via leurs effets sur la croissance, la survie et la reproduction (Calow, 1987 ; Violle et al., 2007). L'utilisation de données relatives aux traits fonctionnels a le principal avantage de proposer une caractérisation des communautés indépendamment de la taxinomie. Par exemple, il est plus intéressant de prendre en compte les caractéristiques

physiques et métaboliques du barracuda dans les modèles écologiques, plutôt que simplement connaître son nom latin, *Sphyraena barracuda*. Enfin, les relations inter-spécifiques et les liens entre espèces et environnement, la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes, sont principalement dictés par les traits fonctionnels des espèces (McGill et al., 2006).

Dans notre étude, 72 espèces ont été recensées lors des comptages sur les récifs artificiels. Pour chacune de ces espèces, huit traits fonctionnels ont été évalués, adaptés et complétés d'après les travaux de D'Agata et al. (2016):

- ✓ **Famille** : Trait catégorique (26 catégories), donne une information sur la forme du corps des espèces.
- ✓ **Groupe trophique** : Trait catégorique ordonné (8 catégories), donne une information sur le régime alimentaire des espèces. L'ordination s'est basée sur la moyenne des niveaux trophiques allant de 2,0 à 4,5 avec un pas de 0,1.
- ✓ **Niveau trophique** : Trait continu, donne une information très précise sur la position des espèces au sein de la chaîne trophique. Compris entre 2,0 et 4,5 avec un pas de 0,1 soit 26 valeurs possibles au maximum.
- ✓ **Mobilité** : Trait catégorique ordonné selon 3 catégories - 1) poisson mobile entre récifs ; 2) poisson mobile au sein d'un récif ; 3) poisson sédentaire.
- ✓ **Taille** : Trait catégorique ordonné selon 5 catégories - Très Petit [1-7cm], Petit [7,1-15cm], Moyen [15,1-30cm], Grand [30,1-50cm], Très Grand [50,1-80cm]. Correspond à la taille max des espèces.
- ✓ **Position dans la colonne d'eau** : Trait catégorique selon 3 catégories - B) espèces qui passent la plupart du temps posées sur le fond (benthique); BP) espèces qui restent juste au dessus du fond, rarement posées sur le fond (bentho-pélagique) ; P) espèces nageant largement au dessus du fond (pélagique).
- ✓ **Banc** : Trait catégorique ordonné selon 4 catégories - Solitaire, Petit (espèces par paire ou petits groupes de 3 à 20 individus, Moyen (20-50 individus), Grand (>50 individus).
- ✓ **Période d'activité** : Trait catégorique avec 3 catégories - D) diurne ; N) nocturne et DN) à la fois diurne et nocturne.

La valeur des traits a été déterminée d'après la littérature, la base de donnée *FishBase* (Froese et Pauly, 2008) et les observations personnelles sur le terrain.

Les indices de richesse fonctionnelle, d'homogénéité, de divergence, d'originalité, de spéciation et de dispersion fonctionnelle ont été calculés à partir des données d'abondances des espèces et de leurs traits fonctionnels, selon les formules suivantes :

FRic (Villéger et al., 2008) : Algorithme à enveloppe convexe

$$FEve \text{ (Villéger et al., 2008) : } FEve = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \min\left(\frac{d_{ij}/p_i + p_j}{\sum_{i=1}^{S-1} d_{ij}/p_i + p_j}, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$$

$$FDiv \text{ (Villéger et al., 2008) : } FDiv = \frac{\Delta d + \bar{d}G}{\Delta |d| + dG}$$

$$FDis \text{ (Laliberté et Legendre, 2010) : } FDis = \frac{\sum p_i z_i}{\sum p_i}$$

$$FSpe \text{ (Villéger et al., 2010) : } FSpe = \sum_{i \in plot}^S (dG_i \times W_i)$$

$$FOri \text{ (Villéger et al., 2010) : } FOri = \sum_{i \in Plot}^S \frac{dNN_i \times W_i}{Max \ dNN}$$

avec :

z : barycentre de la communauté

dij : distance entre l'espèce i et l'espèce j

pi et pj : abondance entre les espèces i et J

dGi : distance au centre de gravité de l'espèce i

Δd : somme des écarts d'abondance pondérés

Δ|d| : écarts absolus des abondances pondérées

Wi : poids de l'espèce i (abondance ou biomasse)

dNNi : distance à l'espèce voisine la plus proche

La démarche pour calculer les indices de biodiversité fonctionnelle et leur représentation graphique est donnée dans la figure 9 :

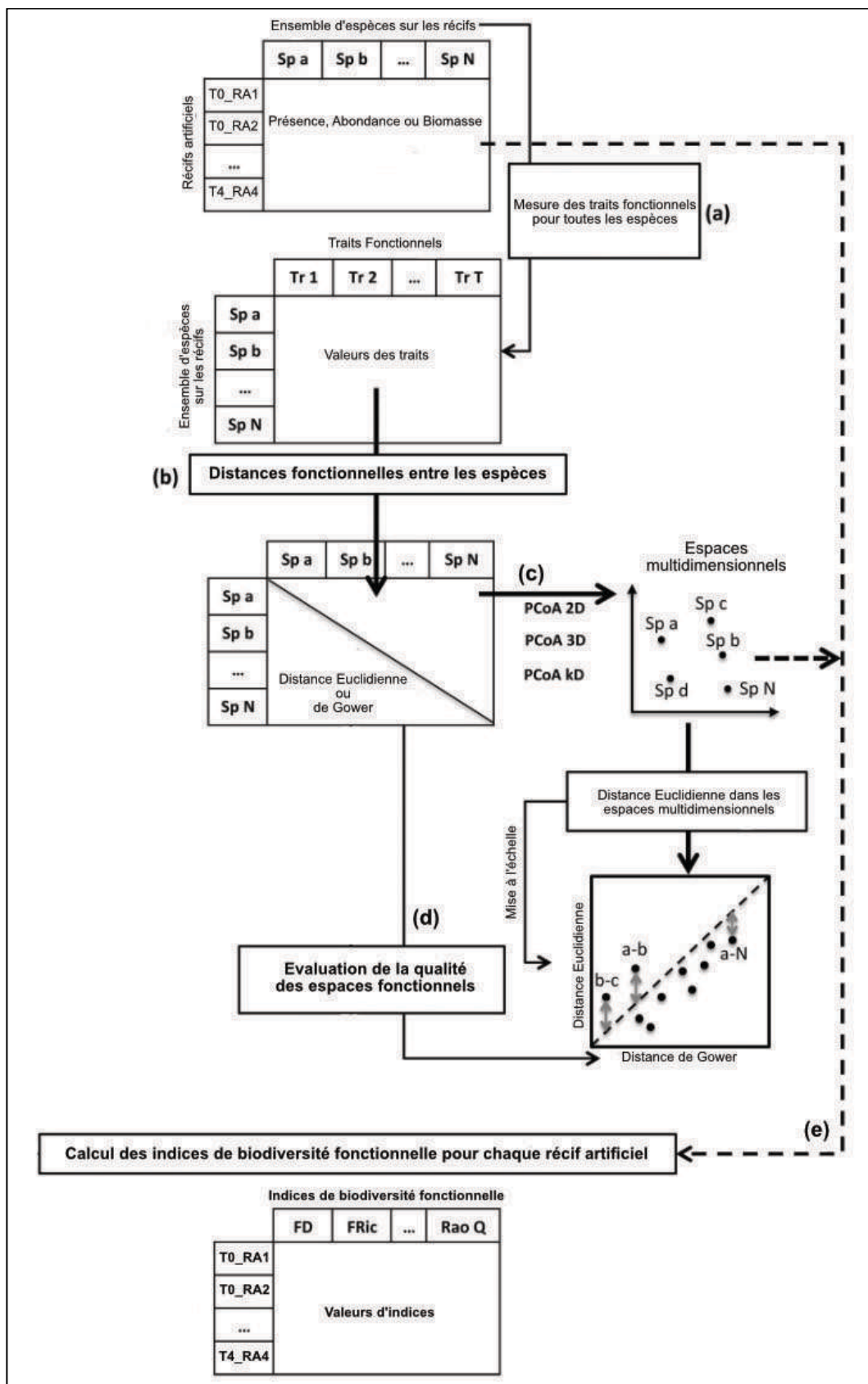


Figure 9 : Cadre de travail pour le calcul des indices de biodiversité fonctionnelle (modifié d'après Maire et al., 2015)

La première étape de la construction d'un espace fonctionnel est d'évaluer un jeu de traits fonctionnels pour toutes les espèces présentes sur les récifs artificiels (a). La distance fonctionnelle entre chaque paire d'espèces recensées sur les récifs artificiels est calculée (b), à partir de la métrique de Gower (car les traits sont des variables de type différent : catégorique, continue, ordonné). À partir de la matrice des distances fonctionnelles, plusieurs espaces fonctionnels multidimensionnels sont identifiés (c), de 2 à k dimensions, à partir d'une analyse en coordonnées principales (PCoA). La qualité de ces espaces fonctionnels peut être évaluée en calculant la moyenne des écarts au carré (illustré pour 3 paires d'espèces par les doubles flèches grises - figure 9) entre les distances fonctionnelles initiales et les distances fonctionnelles au sein même de l'espace fonctionnel : distances de Gower (d). Plus la moyenne des écarts au carré est faible et plus la qualité de l'espace fonctionnel est bonne. À partir des données d'abondance et de la position des espèces dans l'espace fonctionnel retenu, les indices de biodiversité fonctionnelle sont calculés pour chaque récif artificiel, à chaque campagne d'échantillonnage entre T0 et T4.

2.4.3.4 - Partitionnement de la diversité bêta fonctionnelle en renouvellement fonctionnel et emboîtement fonctionnel

Selon Villéger et al. (2011), par analogie avec la diversité bêta taxonomique, la diversité bêta fonctionnelle entre deux communautés (C1 et C2) est décrite selon la formule :

Diversité fonctionnelle β = (espace fonctionnel non partagé) / (espace fonctionnel maximal).

Pour une communauté C, les espèces qui la constituent remplissent, de part leur positions respectives dans un espace à X dimensions, un volume fonctionnel appelé enveloppe convexe (similaire à l'indice de richesse fonctionnelle: FRic). Si deux communautés ont des espèces strictement différentes l'une de l'autre, alors leur intersection est nulle, si les deux communautés ont la même composition en espèces, alors leur intersection est égale à 1, ou 100 %.

Compte tenu du volume des enveloppes convexes de chacune des deux communautés ($V(C1)$ et $V(C2)$) et de leur intersection $V(C1 \cap C2)$, nous avons donc:

$$\text{Diversité fonctionnelle } \beta = \frac{V(C1) + V(C2) - 2 \times V(C1 \cap C2)}{V(C1) + V(C2) - V(C1 \cap C2)}$$

La diversité fonctionnelle β peut être décomposée en 2 composantes: le renouvellement (turnover) fonctionnel et l'emboîtement fonctionnel (Baselga, 2012 ; Villéger, 2013) tel que:

Diversité fonctionnelle β = Renouvellement fonctionnel + Emboîtement fonctionnel

avec:

$$\text{Renouvellement fonctionnel} = \frac{2 \times \min(V(C1), V(C2)) - 2 \times V(C1 \cap C2)}{2 \times \min(V(C1), V(C2)) - V(C1 \cap C2)}$$

Emboîtement fonctionnel =

$$\frac{|V(C1) - V(C2)|}{V(C1) + V(C2) - V(C1 \cap C2)} \times \frac{V(C1 \cap C2)}{2 \times \min(V(C1), V(C2)) - V(C1 \cap C2)}$$

Dans notre cas, C1 et C2 correspondent aux récifs "Contrôle-RA" et "Traitement-RAPL". La diversité fonctionnelle β a été calculée entre les 2 types d'habitats pour la dernière campagne d'échantillonnage (T4).

2.4.4 - Analyses statistiques

Avant de réaliser les analyses statistiques, la normalité des données a été évaluée à l'aide des tests de Shapiro-Wilk, et l'homogénéité des variances a été calculée à l'aide du test de Bartlett (si $p\text{-value} > 0,05$, les hypothèses du modèle sont respectées : distribution gaussienne et homoscedasticité des résidus).

Les données d'abondances et de biomasses (totale, proies, compétiteurs) ne suivent pas la loi normale d'après les tests de Shapiro-Wilk (Tableau 1). L'homoscédasticité est respectée dans certains cas (Abondance totale, Abondance compétiteur, Biomasse compétiteur) d'après les tests de Bartlett. Pour la suite des analyses, le type de distribution des données selon la loi Gamma est employé.

Tableau 1 : Normalité et homoscédasticité des données d'abondances et biomasses.

	A tot.	B tot.	A proies	B proies	A comp.	B comp.
Shapiro W	0,899	0,869	0,750	0,681	0,91276	0,91089
Shapiro P-Value	0,0028	0,00047	1,5E-06	1,1E-07	0,0068	0,006
Bartlett K	13,782	20,087	30,508	61,965	4,0056	7,5724
Bartlett P-value	0,0552	0,005	7,6E-05	6,11E-11	0,7791	0,3717
	Distribution Gamma					

Pour les modélisations ultérieures, les données ont été prise en compte à partir de la campagne T2, pour des raisons de dynamique écologique liée à la colonisation des poissons-lion dans les récifs artificiels. L'élimination des poissons-lion a commencé à T0 sur les récifs "Contrôle-RA".

La relation entre les variables explicatives "Temps" et "Traitement" ont été testées en utilisant le coefficient de corrélation de rang de Spearman. Deux variables explicatives colinéaires ne peuvent être intégrées dans un même modèle, leurs effets sur la variable réponse (Abondance, biomasse) seraient confondus. Des modèles additifs mixtes généralisés (GAMM) ont été utilisés pour identifier les meilleures variables prédictives ayant une incidence sur la biomasse et l'abondance des peuplements de poissons (Zuur et al. 2009). Lorsque la variable "Temps" n'est pas significative, des modèles linéaire généralisés à effets mixtes de type PQL (Penalized Quasi Likelihood) sont privilégiés (distribution Gamma). Pour tester les effets des variables explicatives des GLMM-PQL, les intervalles de confiance des estimateurs du modèle ont été calculé en utilisant le package R 'boot' (bootstrap: 1000 itérations - Canty et Ripley, 2016). La p-value ajustée a été calculée en réalisant des tests de permutations (1000 permutations) pour une

meilleure robustesse statistique. Les récifs artificiels ont été traités individuellement, des campagnes d'échantillonnage T2 à T4 (N=24).

Pour les indices de biodiversité IBF_i (i : S, E_{heip} , $E_{1/D}$, FRic, FDiv, FEve, FDis, FSpe et FOr), les données suivent la loi normale (Tableau 2). Les modèles additifs généralisés à effets mixtes (GAMM) ont été utilisés pour tester dans un premier temps si la variable "Temps" est significative. Dans la mesure où le temps n'est pas significatif, les modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM) avec une distribution Gaussienne ont été utilisés. Ces modèles (modèle nul, modèle intermédiaire et modèle complet) permettent, en les comparant 2 à 2, d'identifier la significativité statistique de chaque variable explicative (Temps et Traitement) en utilisant la méthode LRTest (Likelihood Ratio Test of Nested Models - Vuong, 1989) ou en réalisant une ANOVA (Analyse de la Variance - Iversen et Norpoth, 1987). Pour l'analyse des indices de biodiversité, les récifs artificiels ont été regroupés par traitement, entre les campagnes T2 et T4 (N=6).

Tableau 2 : Normalité et homoscédasticité des indices de biodiversité.

	S	Eheip	E1/D	FRic	FDiv	FEve	FDis	FSpe	FOr
Shapiro W	0,96	0,89	0,85	0,91	0,87	0,94	0,97	0,94	0,86
ShapiroP-Value	0,85	0,32	0,17	0,45	0,22	0,63	0,92	0,62	0,21
Bartlett K	1,17	1,76	3,72	2,55	1,44	0,29	0,50	0,12	0,45
Bartlett P-value	0,28	0,18	0,05	0,11	0,23	0,59	0,48	0,73	0,50
	Distribution Gaussienne								

Les résidus des modèles ont été inspectés visuellement pour les écarts à la normalité et à l'hétéroscédasticité, sans trouver une preuve claire de violation des hypothèses du modèle. Les statistiques et les résultats graphiques ont été réalisés en utilisant R 3.4.1 (R Core Team, 2017). Un niveau significatif de $P=0,05$ a été utilisé pour l'ensemble des analyses. Les packages utilisés pour faire les analyses statistiques sont détaillés dans le tableau 3.

Tableau 3 : Packages utilisés sous R dans le cadre de ce programme.

Packages	Utilisation	Références
betapart	Diversité Béta	Baselga et al., 2017
boot	Bootstrap et Permutations GLMM-PQL	Canty et Ripley, 2016
FD	Diversité fonctionnelle	Laliberté et al., 2014
ggplot2	Graphiques Abondance et Biomasses	Wickham, 2009
labdsv	Mise en forme BDD vers matrice	Roberts, 2016
lme4	GLMM	Bates et al., 2015
lmttest	GLMM	Zeileis et Hothorn, 2002
mgcv	GAMM	Wood, 2017
vegan	Indices Biodiversité	Oksanen et al., 2013

2.4 - Suivi des déplacements de poissons-lion

Le marquage physique des poissons-lion à l'aide de tag plastiques colorés et numérotés permet d'identifier les individus sous l'eau et d'étudier leur déplacements entre les récifs artificiels et les cayes naturelles.

2.4.1 - Procédure de marquage



Figure 10: Matériel de capture pour le marquage des poissons-lion *in situ*.

La procédure de marquage se déroule en 5 étapes, en plongée sous-marine *in situ*, selon la méthode Akins et al. (2014).

2.4.1.1 - Collecte des poissons

Les poissons-lion sont collectés vivants en utilisant une paire d'épuisettes ou une bourriche (modèle à 2 tailles de mailles, fines et larges). La bourriche est très efficace sur les récifs artificiels. En effet, son diamètre de 50 cm couvre l'entrée d'un regard de canalisation ou d'une rehausse, le poisson-lion est guidé à l'intérieur de la bourriche avec le manche d'une épuisette. Une fois à l'intérieur, la bourriche est refermée en tournant les 2 premiers arceaux dans le sens opposé.

Les épuisettes ont permis de capturer les poissons-lion sur les récifs naturels dans lesquels le positionnement de la bourriche ne permet pas de couvrir tout échappatoire.

Dans les deux cas, les outils de captures doivent être manipulés sans précipitation pour ne pas stresser le poisson-lion. Afin d'évaluer la témérité (trait de personnalité défini par Réale et al., 2007), le comportement de chaque individu face au plongeur qui s'approche avec les épuisettes ou la bourriche a été enregistré (réaction du poisson codée en 3 catégories : Figé, Fuit ou Défensif), ainsi que l'heure de capture.

2.4.1.2 - Transport des individus à la station de marquage

Une fois le poisson-lion capturé, le plongeur rejoint son binôme, et immobilise le poisson-lion sur le fond. Si la capture s'est faite à l'aide d'épuisettes, le plongeur saisi la tête du poisson-lion fermement muni de gants anti-ponction (Gants HexArmor®), et sort la quasi-totalité de l'individu à l'extérieur du filet pour préparer la phase de marquage.

Si la capture s'est faite avec la bourriche, le poisson-lion est positionné sur sa face latérale et maintenu à l'intérieur du filet tendu tout en s'assurant que l'individu soit couvert par les grandes mailles en préparation à la phase de marquage. Dans ce cas, il est possible d'appliquer les tags à travers le filet et de réduire le stress occasionné.

2.4.1.3 - Mesure de la longueur totale des poissons-lion

Avant d'appliquer le marquage externe, chaque individu est évalué d'après son apparence (normal, traces sur les écailles, nageoire abîmée, épines venimeuses manquantes, œil blanc...). L'équipe de plongeurs mesure ensuite la longueur totale de l'individu en appliquant une règle en plastique souple le long du corps de la tête jusqu'au bout de la nageoire caudale. La longueur totale est estimée au centimètre près.

2.4.1.4 - Marquage des poissons-lion

Les modèles de tags utilisés sont les FF-94 Fine Fabric Anchor Tags (Floy Tag & Manufacturing, Inc.), insérés à l'aide d'un pistolet d'étiquetage fin (Avery Denison

Mark III Pistol-Grip Fine Fabric Style). Le poisson-lion est maintenu fermement, posé au fond sur sa face latérale, et l'aiguille du pistolet est introduite dans la chair, dans la partie postérieure sous la nageoire dorsale. Le tag est inséré en pressant sur la gâchette, l'aiguille du pistolet est ensuite retirée délicatement avant de relâcher la gâchette.

La présence de blessures en lien avec la capture est notée sous 3 catégories : (1) Aucune blessure / perte de quelques écailles, (2) Perte de beaucoup d'écailles, (3) Ecailles + nageoire(s) abîmée(s).

Chaque poisson-lion est identifié par le numéro et la couleur du tag, spécifique à chaque RAPL. Des couleurs de tag différentes, blanc et jaune, ont été utilisées pour marquer les poissons-lion sur les zones profondes (Caye Vétiver, Caye Bécune) et les zones récifs rocheux peu profonds (Petit Diamant, pointe Vétiver). Les 6 couleurs permettent d'identifier l'origine des poissons-lion observés sur les RA et de déterminer leur capacité de migration au sein de la zone Vétiver (Figure 11).

2.4.1.5 - Relâché des poissons-lion et temps de récupération

A la suite du marquage, les poissons-lion ont été relâchés au même endroit que la capture. Au moment du relâché, l'heure est enregistrée, et le comportement post-marquage et le temps de récupération vers un état "normal" est noté pour chaque poisson-lion (inférieur ou supérieur à 1 minute).

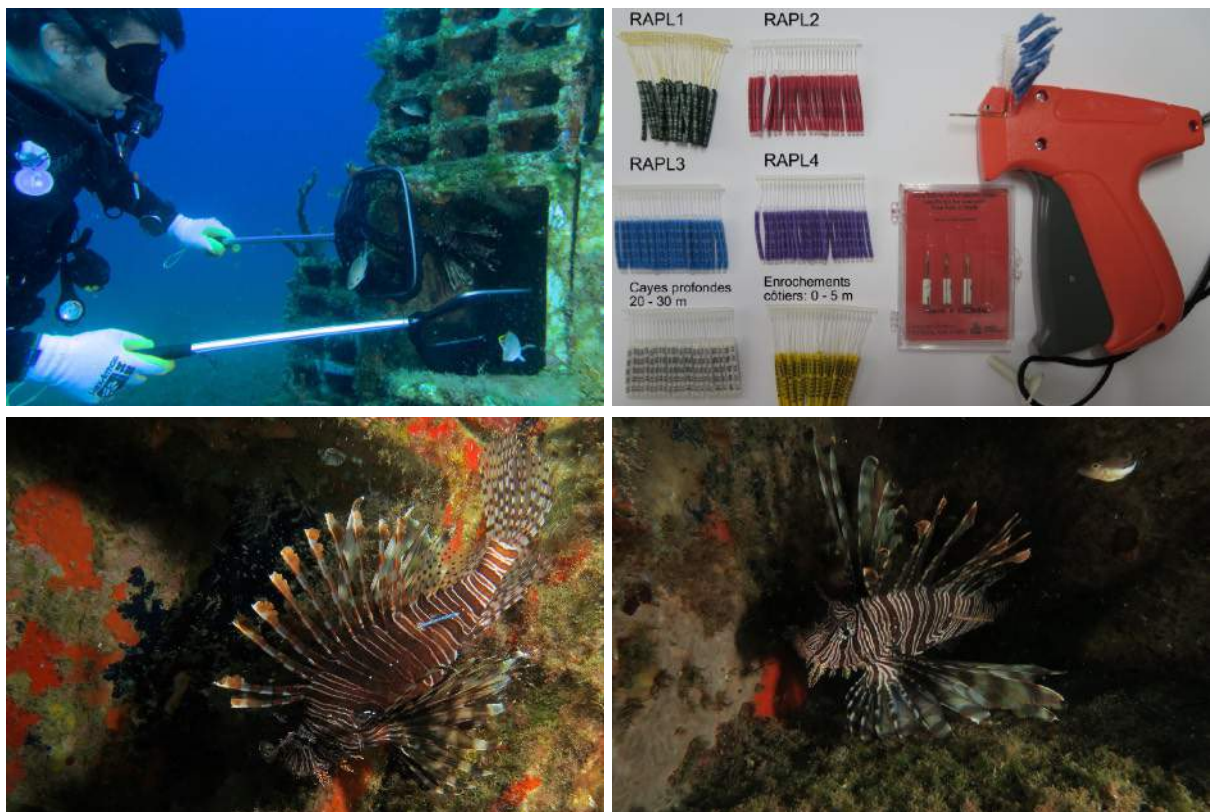


Figure 11 : Marquage et suivi des poissons-lion. En haut à gauche, capture d'un poisson-lion ; en haut à droite, matériel de marquage ; en bas à gauche, poisson-lion tout juste marqué ; en bas à droite, observation d'un poisson-lion marqué un mois plus tard (© Ewan Trégarot / OMMM).

2.5 - Suivi des populations de langoustes royales en interaction avec les poissons-lion

Les récifs artificiels sont des habitats propices à l'installation des jeunes langoustes. Lors des échantillonnage, les langoustes ont fait l'objet d'un comptage et d'une estimation de la longueur totale des individus selon les mêmes classes de tailles que pour les poissons.



Figure 12: Langouste royale : *Panulirus argus* (© Ewan Trégarot).

Le poisson-lion est connu pour se nourrir de crustacés, y compris des jeunes langoustes. A ce titre, une comparaison des abondances de langoustes par traitement a été réalisée afin de compléter l'étude sur les poissons.

Dans un second temps, nous nous sommes intéressés au schéma de distribution et de recrutement spatial et temporel des langoustes.

3 - Résultats

3.1 - Récifs artificiels Contrôle-RA vs. Traitement-RAPL

Dans un premier temps, nous avons analysé la structure des peuplements de poissons-lion dans les deux types de récifs, en comparant les valeurs d'abondance et de biomasse moyennes (Figure 13), l'élimination systématique des poissons-lion sur les récifs "Contrôle-RA" ne suffisant pas à empêcher une recolonisation systématique des récifs entre deux campagnes.

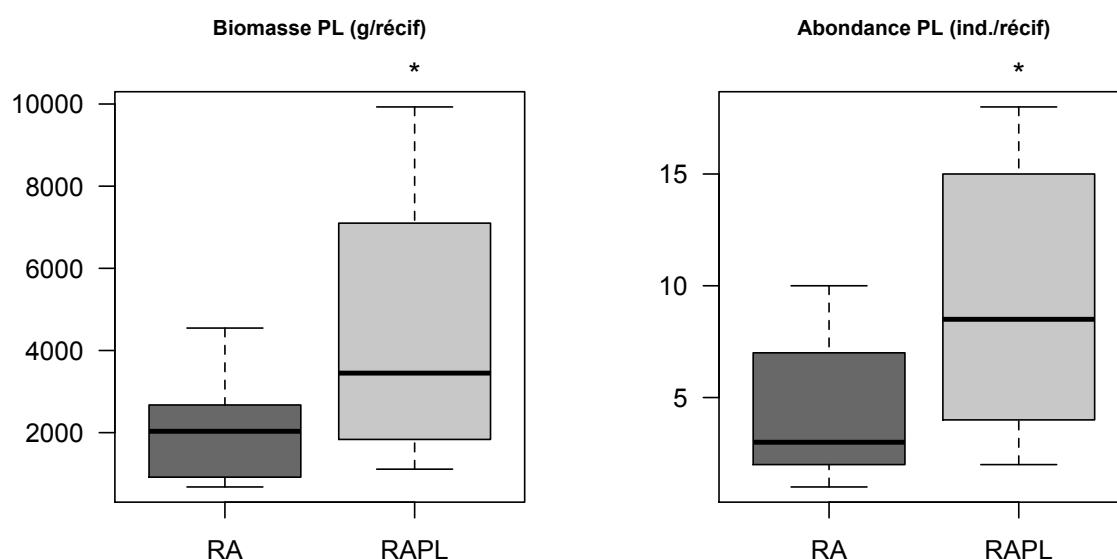


Figure 13 : Diagramme en boîte des biomasses et des abondances de poissons-lion (PL) pour les récifs "Contrôle-RA" et les récifs "Traitement-RAPL" (* : p-value < 0,05, test Wilcoxon)

Les différences d'abondance ($W = 48,5$, $P = 0,01$) et de biomasse ($W = 56,5$, $P = 0,04$) moyennes sont significatives entre les récifs "Contrôle-RA" et les récifs "Traitement-RAPL" (Figure 13), avec une réduction des populations de poissons-lion de moitié sur les récifs chassés ($4,5 \pm 0,7$ ind/RA ; $9,6 \pm 1,6$ ind/RAPL ; 2068 ± 294 g/RA ; 4555 ± 833 g/RAPL).

3.2 - Comparaison de la structure des peuplements de poissons entre les récifs

3.2.1 - Effets du poisson-lion sur la biomasse et l'abondance totale du peuplement ichthyologique

Les données de comptages de poissons réalisés en plongée et sur photo permettent de calculer l'abondance et la biomasse totales moyennes des peuplements de poissons par récif et par traitement, et de suivre l'évolution de ces paramètres au cours du temps (Figure 2).

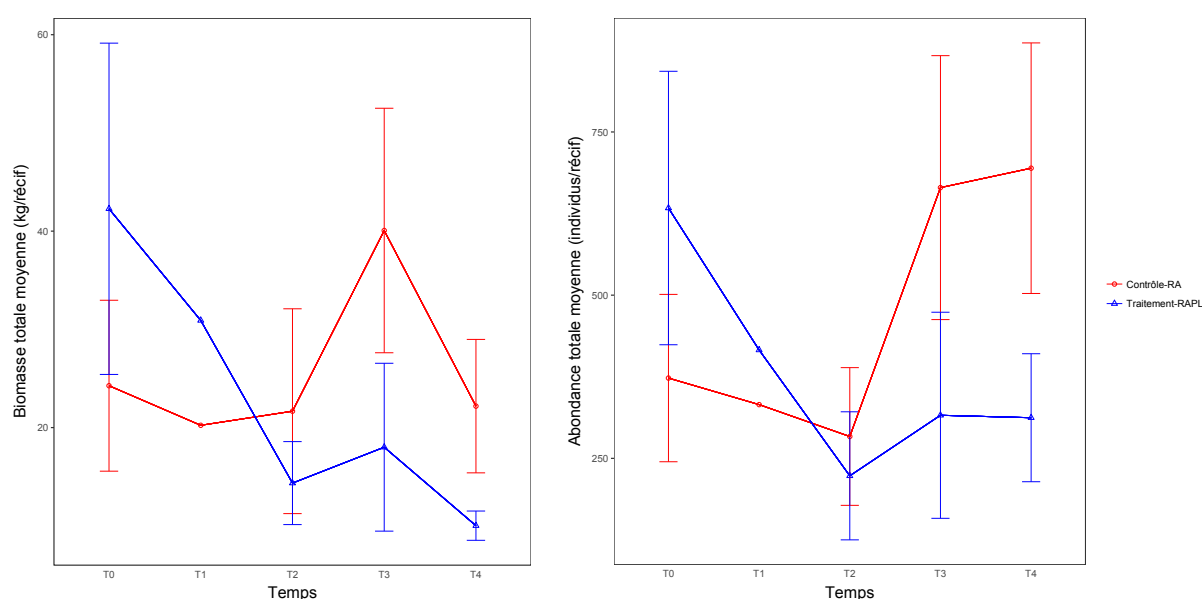


Figure 14 : Biomasses (kg/récif) et abondances (ind./récif) totales moyennes des peuplements de poissons (toutes tailles confondues) en fonction des traitements au cours du temps. En rouge les récifs "Contrôle-RA" et en bleu les récifs "Traitement-RAPL".

Sur les récifs "Traitement-RAPL", la biomasse totale moyenne en poissons à T0 était de $42,3 \pm 16,9$ kg/RAPL, et a chuté régulièrement à $10,0 \pm 1,5$ kg/RAPL en 7 mois (T4), soit une diminution de 76 % de la biomasse totale. Dans les récifs Contrôle-RA, la biomasse totale moyenne est stable entre le début et la fin de mission, de $24,3 \pm 8,7$ kg/RA à T0 à $22,2 \pm 6,8$ kg/RA à T4, soit une diminution de 9 %. Un pic d'abondance est observé en T3 à $40,1 \pm 12,4$ kg/RAPL, soit un doublement de la biomasse lors de cet échantillonnage.

L'abondance totale moyenne pour les récifs "Traitement-RAPL" a chuté de 633 ± 211 ind/RAPL à 223 ± 98 ind/RAPL entre T0 et T2. La valeur augmente légèrement à T3 (316 ± 158 ind/RAPL) et se stabilise à T4 (312 ± 98 ind/RAPL). Pour

les récifs Contrôle-RA, la tendance est similaire entre T0 (373 ± 128 ind/RA) et T2 (283 ± 105 ind/RA) mais moins marquée. L'augmentation de l'abondance totale moyenne observée jusqu'à T3 (665 ± 201 ind/RA) puis T4 (694 ± 192 ind/RA) est nettement plus prononcée.

D'après les modèles GLMM-PQL (Tableau 4), la biomasse en poissons-lion ne permet pas d'expliquer les changements observés sur la biomasse totale des peuplements de poissons (t-value = 0,42, Df = 15, p-value ajustée = 0,6).

L'abondance de poisson-lion a un effet quasi-significatif sur les abondances de poissons (t-value = 1,48, Df = 15, p-value ajustée = 0,08). La p-value a été ajustée par bootstrap (1000 itérations).

Tableau 4 : GLMM-PQL sur les abondances et les biomasses totales

BIOMASSE	Estimate	Standard Error	T-value	Df	p-value
Intercept	4,28E-05	1,32E-06	3,23	15	0,09
Biomasse PL	1,37E-09	3,25E-09	0,42	15	0,7
ABONDANCE					
Intercept	0,001555	0,000611	2,54	15	0,02
Abondance PL	0,000130	0,000088	1,48	15	0,08

3.2.2 - Effets du poisson-lion sur les proies potentielles

L'évolution des valeurs de biomasses et abondances totales moyennes ont été représentées au cours du temps pour les proies potentielles du poisson-lion, c'est-à-dire tous les poissons de tailles inférieure à 15 cm (à l'exception des deux espèces de gobies *Elacatinus evelynae* et *E. genie*) (Figure 15).

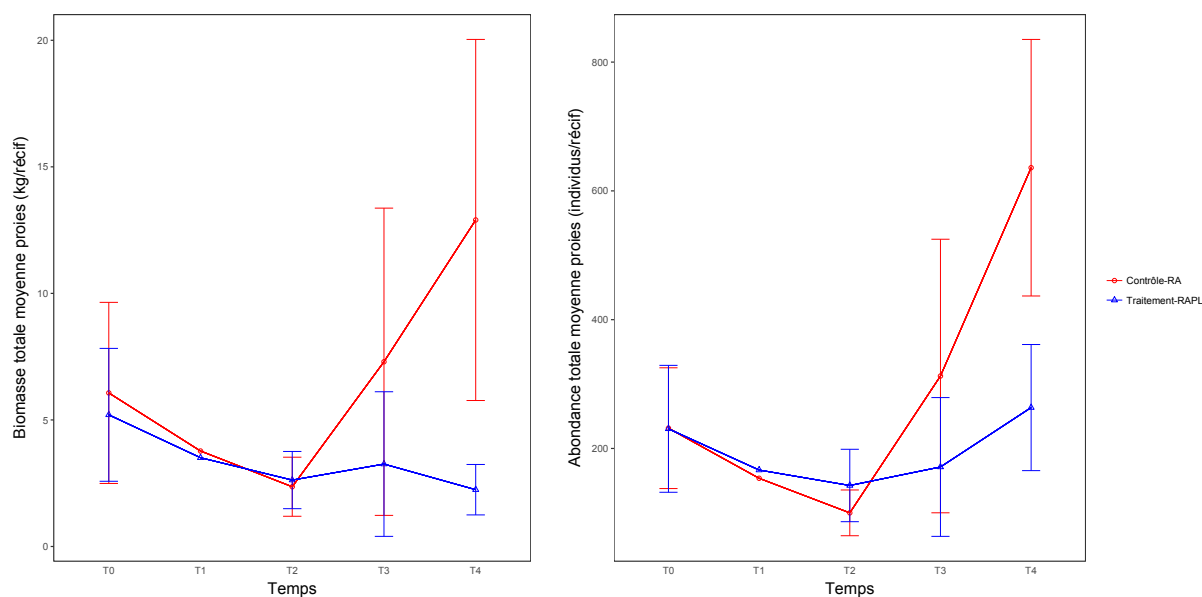


Figure 15 : Biomasses (kg/récif) et abondances (ind./récif) totales moyennes des proies potentielles de poissons-lion [poissons de taille 0-15 cm] en fonction des traitements au cours du temps. En rouge les récifs "Contrôle-RA", et en bleu les récifs "Traitement-RAPL".

La biomasse totale moyenne des proies est quasi-identique sur la première partie du projet et diminue progressivement entre T0 ($6,1 \pm 3,6$ kg/RA ; $5,2 \pm 2,6$ kg/RAPL) et T2 ($2,4 \pm 1,2$ kg/RA ; $2,6 \pm 1,1$ kg/RAPL). La phase de recrutement des poissons (T3 - T4) est très marquée, avec une explosion de la biomasse des proies potentielles pour les récifs "contrôle" pour atteindre à T4 $12,9 \pm 7,1$ kg/RA soit une progression de 446 %. En revanche, pour les récifs "traitement", la biomasse atteint seulement $2,2 \pm 1,0$ kg/RAPL à T4 soit une baisse de 15 % par rapport à T2.

Les valeurs d'abondances totales moyennes des proies sont identiques à T0 (231 ± 93 ind/RA ; 230 ± 99 ind/RAPL) et diminuent jusqu'en T2 (100 ± 35 ind/RA ; 142 ± 57 ind/RAPL). La phase de recrutement est visible avec une forte augmentation pour les récifs "Contrôle-RA", atteignant 636 ± 99 ind/RA en T4, soit une progression de 536 %. Dans les récifs "Traitements-RAPL", une légère augmentation (non significative) des abondances est observée, atteignant 263 ± 98 ind/RAPL en T4, soit une progression de 85 %. Les abondances totales moyennes entre T0 et T4 pour les deux types de récifs sont significativement différentes à la fin de la mission d'étude.

D'après les modèles GLMM-PQL, l'abondance et la biomasse du poisson-lion n'ont pas d'impact significatif sur les abondances (t-value = 1,18, Df = 15, p-value

ajustée = 0,1) ou sur les biomasses (t-value = 0,84, Df = 15, p-value = 0,4) des proies potentielles (Tableau 5). Ces résultats ne sont pas significatifs du fait de la grande variabilité observée dans le recrutement des poissons entre les récifs.

Tableau 5: GLMM-PQL sur les abondances et les biomasses de proies potentielles

BIOMASSE	Estimate	Standard Error	t-value	Df	p-value
Intercept	1,20959E-04	9,278092E-05	1,30	15	0,2
Biomasse PL	2,538E-08	3,001E-08	0,84	15	0,4
ABONDANCE					
Intercept	0,002288	0,001243	1,84	15	0,08
Abondance PL	0,000218	0,000183	1,19	15	0,1

3.2.3 - Effets du poisson-lion sur les compétiteurs potentiels

Le poisson-lion représente un compétiteur des réseaux trophiques vis-à-vis des mérus (*Cephalopholis fulva*, *C. cruentatus*), des vivaneaux et de la rascasse vingt-quatre-heures *Scorpaena plumieri*. L'évolution des biomasses et abondances totales moyennes des compétiteurs potentiels au cours du temps est illustrée par la Figure 16.

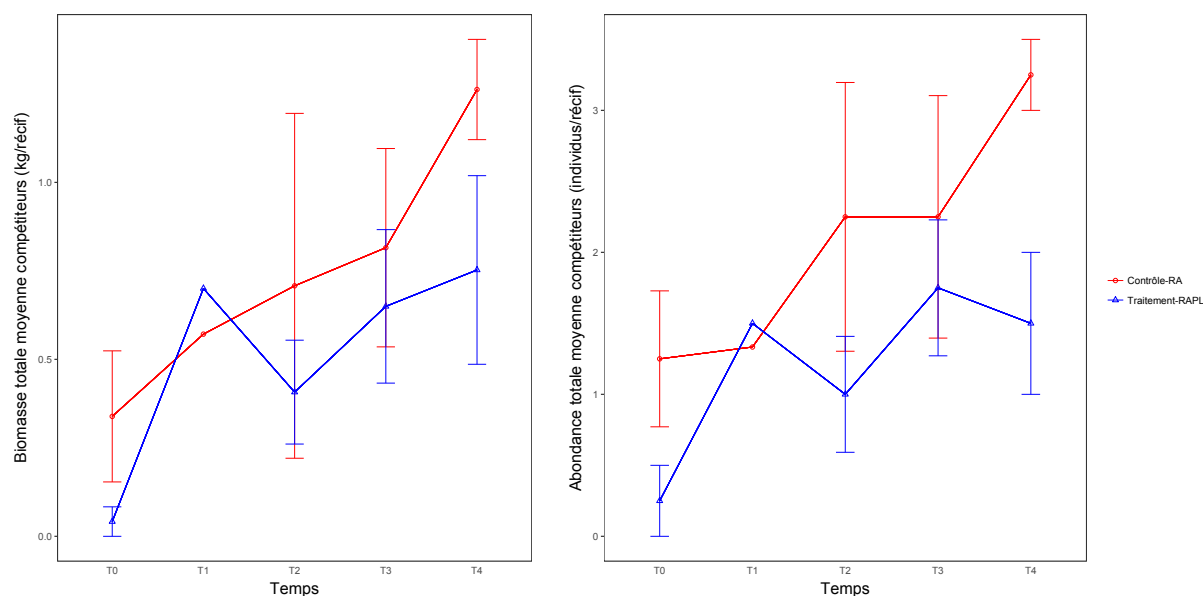


Figure 16 : Biomasses (kg/récif) et abondances (ind./récif) totales moyennes des compétiteurs potentiels de poissons-lion en fonction des traitements au cours du temps. En rouge les récifs "Contrôle-RA" et en bleu les récifs "Traitement-RAPL".

Les biomasses et abondances des compétiteurs potentiels progressent sur tous les types de récifs entre T0 et T4. Le nombre de compétiteurs observés sur les

récifs "Traitement-RAPL" est significativement plus faible à T4 que sur les récifs "Contrôle-RA".

La biomasse totale des compétiteurs potentiels sur les récifs "Contrôle-RA" augmente de $0,339 \pm 0,185$ kg/RA (T0) à $1,262 \pm 0,142$ kg/RA (T4). L'augmentation est aussi marquée sur les récifs "Traitement-RAPL" entre T0 et T4, progressant de $0,042 \pm 0,042$ kg/RAPL à $0,752 \pm 0,267$ kg/RAPL. Le nombre moyen de compétiteurs augmente sur la même période de $1,25 \pm 0,48$ ind/RA à $3,25 \pm 0,25$ ind/RA sur les récifs "Contrôle-RA", et de $0,25 \pm 0,25$ ind/RAPL à $1,50 \pm 0,50$ ind/RAPL pour les récifs "Traitement-RAPL".

Les données d'abondance et de biomasse pour les compétiteurs ne suivent pas de loi normale. Les modèles linéaires généralisés à effets mixtes ont été utilisés (Tableau 6).

Tableau 6: GLMM-PQL sur les abondances et biomasses de compétiteurs potentiels

BIOMASSE	Estimate	Standard Error	t-value	Df	p-value*
Intercept	0,001109	3,142312E-04	3,52	15	0,003
Biomasse PL	5,84E-08	8,09E-08	0,72	15	0,5
ABONDANCE					
Intercept	0,255211	0,067492	3,78	15	0,002
Abondance PL	0,014788	0,006285	2,35	15	0,008

* p-value significative indiquée en gras.

D'après les modèles GLMM-PQL, la biomasse en poisson-lion n'a pas d'effet significatif sur la biomasse totale des compétiteurs potentiels (t-value = 0,72, Df = 15, p-value ajustée = 0,2). En revanche l'abondance en poisson-lion a un impact significatif sur l'abondance des compétiteurs au cours du temps (t-value = 2,35, Df = 15, p-value ajustée = 0,008). La p-value initiale est de 0,03, la p-value ajustée est de 0,008 selon les méthodes de bootstrap (1000 itérations) ou de permutation (1000 permutations).

3.3 - Effets du poisson-lion sur la richesse spécifique

Soixante douze (72) espèces de poissons appartenant à 26 familles ont été recensées sur l'ensemble des récifs. La richesse spécifique observée sur les récifs

"Contrôle-RA" est plus importante que sur les récifs "Traitement-RAPL", avec respectivement 60 et 55 espèces.

Malgré la configuration simple des récifs, certaines espèces présentes au moment du comptage ont pu échapper à l'observateur, du fait de la colonisation benthique importante des récifs (éponges, gorgones, ascidies, anémones, coraux etc.), de la mobilité des poissons, de leur camouflage, ou de leur présence parfois masquée au milieu d'un banc de poissons monospécifique. Pour limiter ces effets, la richesse spécifique réelle peut être modélisée (espèces observées + espèces présentes non recensées). Pour cela, nous utilisons des modèles d'accumulations pour lesquels plusieurs indices ont été développés (Chao, Jack 1 et 2, Bootstrap, illustrés dans la Figure 17) et appliqués à notre jeu de données.

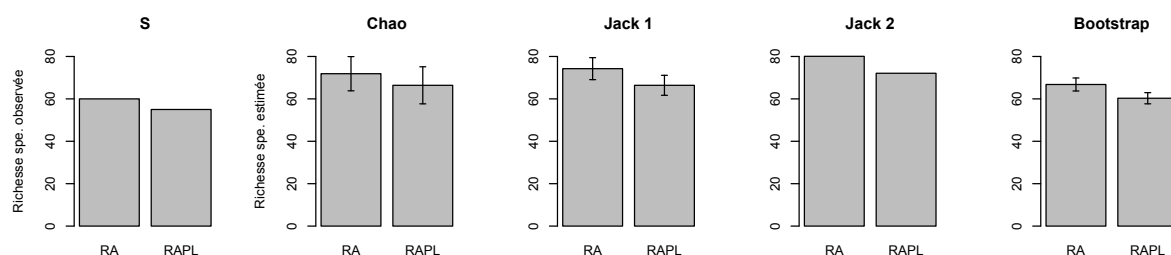


Figure 17 : Comparaison des indices de richesse spécifique (S, Chao, Jack 1, Jack 2, Bootstrap) par traitement (récifs "Contrôle-RA" et récifs "Traitement-RAPL")

Pour l'ensemble des indices testés, le nombre d'espèces estimé est plus important sur les récifs "Contrôle-RA". L'indice Bootstrap, indice le plus conservateur, donne une richesse spécifique estimée de $66,8 \pm 3,1$ espèces pour les récifs "Contrôle-RA" et $60,3 \pm 2,6$ espèces pour les récifs "Traitement-PL".

Tous récifs confondus (Contrôle-RA + Traitement-RAPL), les modèles d'accumulation donnent les richesses spécifiques suivantes:

- Chao: 97 ± 16 espèces.
- Jack 1: 91 ± 5 espèces.
- Jack 2: 102 espèces.
- Bootstrap: 80 ± 3 espèces.

Les hypothèses de modèle étant respectées pour l'indice de richesse spécifique (Tableau 2), les modèles linéaires généralisés à effets mixtes peuvent être utilisés pour comparer le nombre d'espèces total pour chaque condition (Tableau 7):

Tableau 7 : GLMM sur le nombre d'espèces de poissons.

S	Estimate	St Error	χ^2	Df	p-value
Intercept	0,663553	0,073176	-	-	-
Traitement	-0,006368	0,020493	0,0954	1	0,76
Temps	-0,001561	0,020739	0,0057	1	0,9

Les résultats des modèles mixtes ne donnent pas de différence significative sur la comparaison du nombre d'espèces. Nous ne pouvons que spéculer sur la diminution du nombre d'espèces sur les récifs non-soumis à un contrôle régulier des populations de poissons-lion.

3.4 - Effets du poisson-lion sur la répartition des abondances

L'indice E_{heip} est sensible aux changements observés sur les espèces rares, c'est-à-dire des espèces qui n'apparaissent que sur 1 ou 2 récifs (Heip, 1974) tandis que l'indice $E_{1/D}$ réagit mieux aux variations des espèces les plus abondantes (Smith et Wilson, 1996).

- L'indice E_{heip} est en moyenne plus faible pour les récifs "Contrôle-RA" ($E_{heip} = 0,16$) que pour les récifs "Traitement-PL" RAPL ($E_{heip} = 0,24$) entre T2 et T4.
- L'indice $E_{1/D}$ est en moyenne plus important pour les récifs "Contrôle-RA" ($E_{1/D} = 0,04$) que pour les récifs "Traitements-RAPL" ($E_{1/D} = 0,03$) entre T2 et T4.

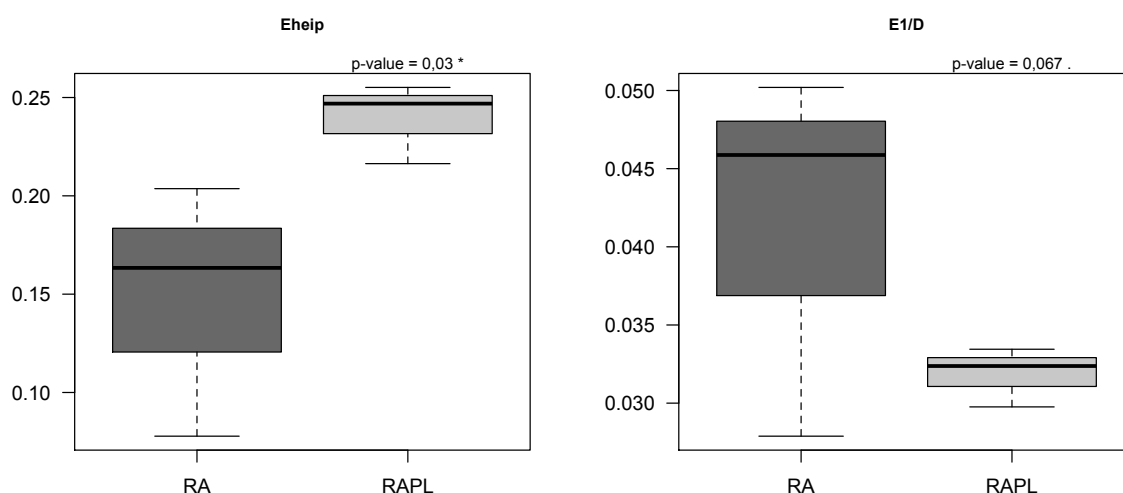


Figure 18 : Diagramme en boîte des indices de biodiversité E_{heip} et $E_{1/D}$ pour les récifs "Contrôle-RA" et les récifs "Traitement-RAPL").

3.4.1 - Espèces rares : E_{heip}

Les hypothèses de modèle sont respectées pour l'indice E_{heip} (Tableau 2), les modèles linéaires généralisés à effets mixtes suivant peuvent être utilisés :

Tableau 8 : GLMM sur l'indice E_{heip} et comparaison ANOVA des modèles.

E_{heip}	Estimate	St Error	χ^2	Df	p-value*
Intercept	0,124228	0,061694	-	-	-
Temps	0,008012	0,023506	0,11	1	0,18
Traitement	0,091202	0,031341	4,45	1	0,03

* p-value significative indiquée en gras

La comparaison des modèles indique un impact significatif du poisson-lion sur la distribution des abondances d'espèces rares ($\chi^2 = 4,45$, Df = 1, P = 0,03).

3.4.2 - Espèces dominantes: $E_{1/D}$

Les hypothèses de modèle étant respectées pour l'indice $E_{1/D}$ (Tableau 2), les modèles linéaires généralisés à effets mixtes suivant peuvent être utilisés (Tableau 9) :

Tableau 9 : GLMM sur l'indice $E_{1/D}$ et comparaison ANOVA des modèles.

$E_{1/D}$	Estimate	St Error	χ^2	Df	p-value
Intercept			-	-	-
Temps	-0,005419	0,006381	2,11	1	0,1
Traitement	-0,009458	0,007542	3,35	1	0,07

La comparaison des modèles indique un impact quasi-significatif du poisson-lion sur la distribution des abondances d'espèces dominantes ($\chi^2 = 3,35$, Df = 1, P = 0,07).

3.5 - Comparaison de la biodiversité fonctionnelle

La biodiversité comprend différents niveaux d'organisation, de la variabilité génétique, aux espèces, aux communautés, aux paysages et aux biomes. Mais elle comprend également plusieurs facettes : génétiques, taxinomiques, phylogénétiques et fonctionnelles. Ainsi, l'écologie fonctionnelle, propose d'analyser la dynamique de la biodiversité et ses conséquences pour le fonctionnement des écosystèmes en se concentrant sur les caractéristiques physiologiques, morphologiques, reproductives ou comportementales des espèces, appelées traits fonctionnels (Lavorel, 2014).

3.5.1 - Choix de l'espace fonctionnel

La matrice des distances fonctionnelles élaborée à partir des traits fonctionnels de chaque espèce a permis de calculer plusieurs espaces fonctionnels multidimensionnels (de 2 à 10 dimensions) à partir d'une analyse en coordonnées principales (Figure 19).

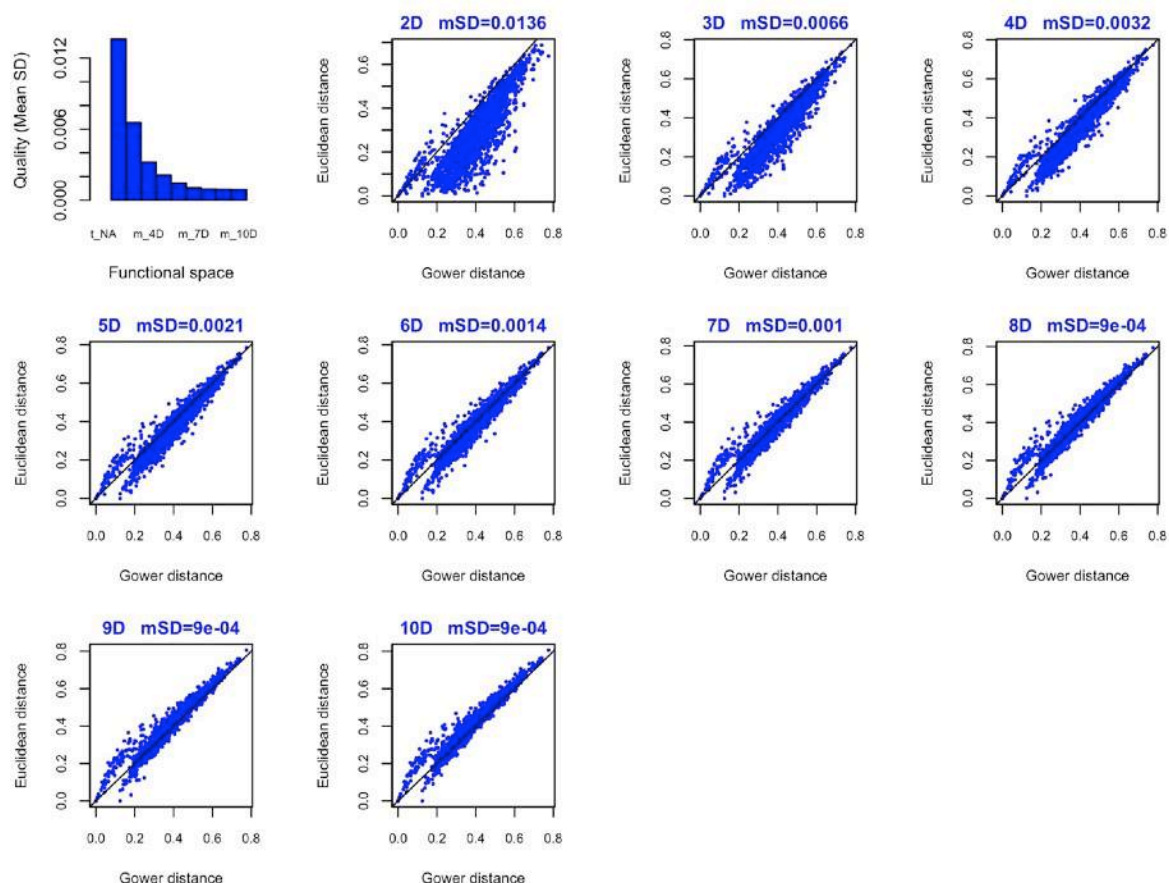


Figure 19 : Illustration des différences de qualité des espaces fonctionnels. Le panneau en haut à gauche montre la qualité (évaluée à partir des déviations standard moyenne mSD) pour 9 espaces fonctionnels calculés pour un jeu de données de 72 espèces décrites selon 8 traits fonctionnels (2 continus ordonnés, 6 catégoriques ordonnés). Les espaces multidimensionnels (de 2 à 10 dimensions) ont été construits à partir d'une analyse en coordonnées principales. La corrélation entre les distances par paire calculées à partir des valeurs de traits (distance de Gower) et la distance standard dans chacun des 9 espaces fonctionnels est illustrée sur les 9 panneaux. Chaque point représente une paire d'espèces.

Les résultats de l'Analyse en Coordonnées Principales indiquent que l'espace fonctionnel le mieux adapté est à 4 dimensions³. Dans ce cadre, 6 projections coexistent selon les axes de l'ACoP choisis (Figure 20).

³ La déviation standard moyenne de 0,0032 signifie que la déviation moyenne entre la distance Euclidienne et la distance de Gower est égale à la racine carrée de 0,0032 soit 0,0567. Cela correspond à une marge d'erreur de 5 %. Une augmentation du nombre de dimensions rend plus complexe les analyses ultérieures, pour une marge d'erreur au mieux de 3 %.

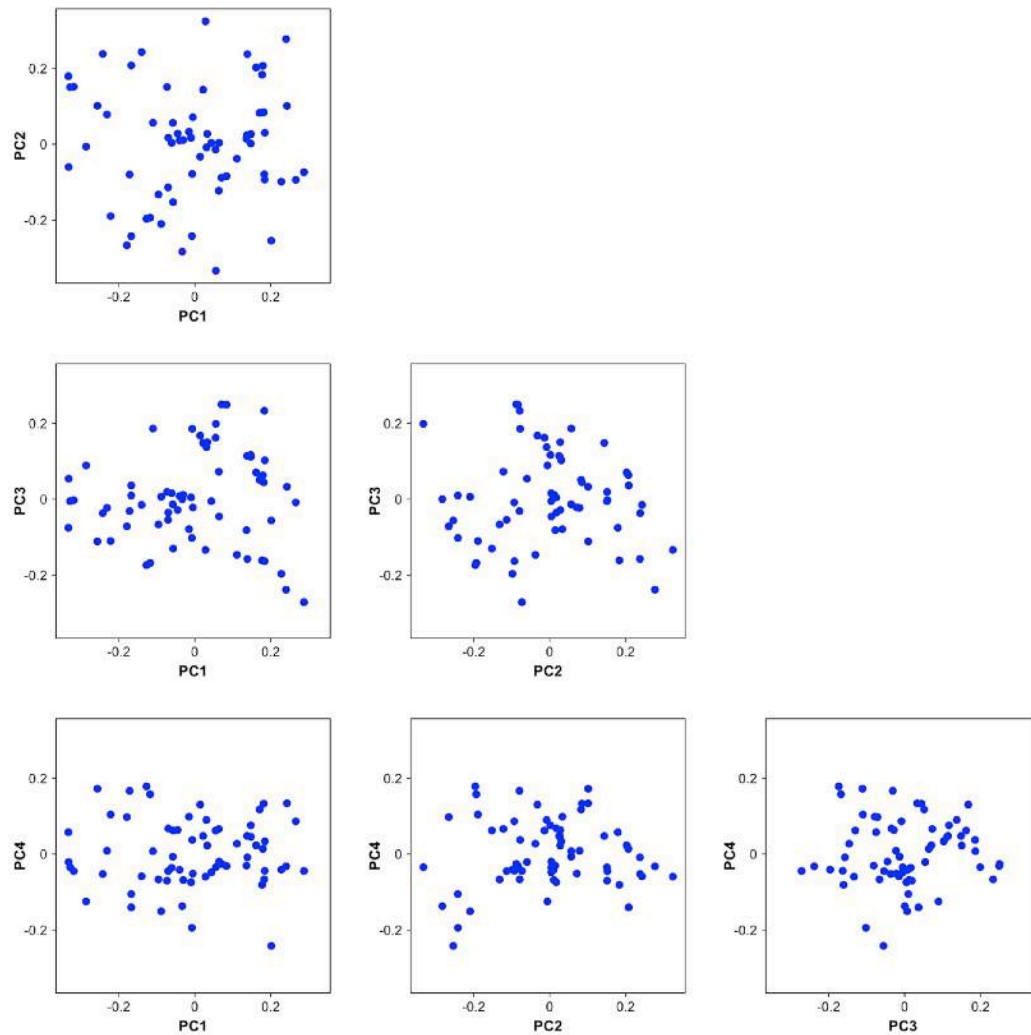


Figure 20 : Espaces fonctionnels (au nombre de 6) pour 4 dimensions. Les points bleus correspondent à la position des espèces au sein de l'espace fonctionnel selon leurs coordonnées sur les axes PC1 à PC4.

Pour la suite des analyses, les axes PC1 et PC2 ont été retenus, car il s'agit de l'espace fonctionnel le plus lisible si l'on veut rajouter le nom des espèces (Figure 21).

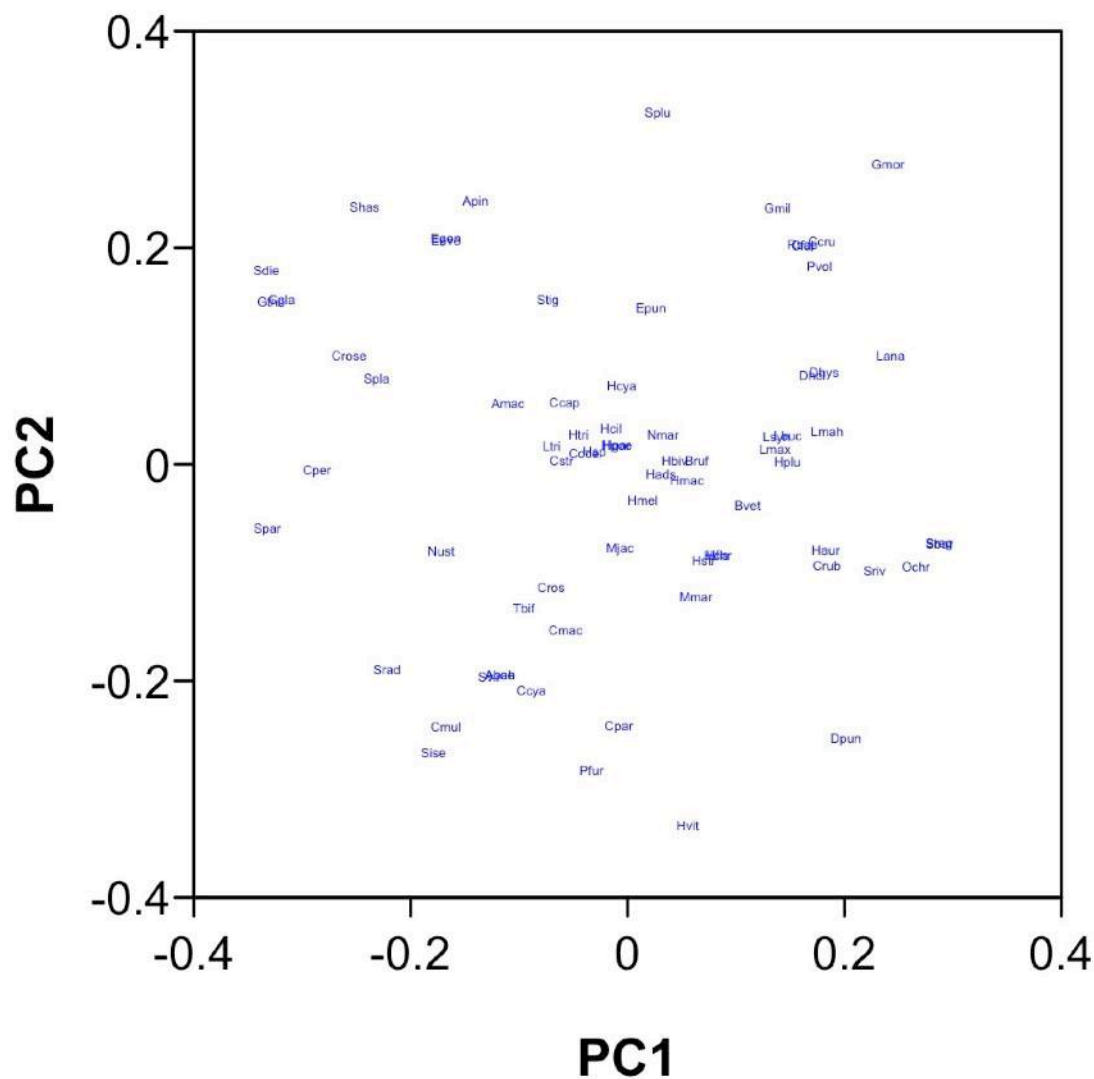


Figure 21 : Espace fonctionnel 1 (PC1/PC2) retenu pour les analyses ultérieures. Le code des espèces correspond à la première lettre du genre et aux 3 premières de l'espèce.

3.5.2 - Effets du poisson-lion sur la biodiversité fonctionnelle dans les récifs Traitement-RAPL vs. Contrôle-RA

Le calcul des indices de biodiversité et leurs représentations graphiques au sein de l'espace fonctionnel retenu est illustré par les figures 22 et 23 respectivement pour les récifs "Contrôle-RA" et "Traitement-RAPL" à la campagne d'échantillonnage T4.

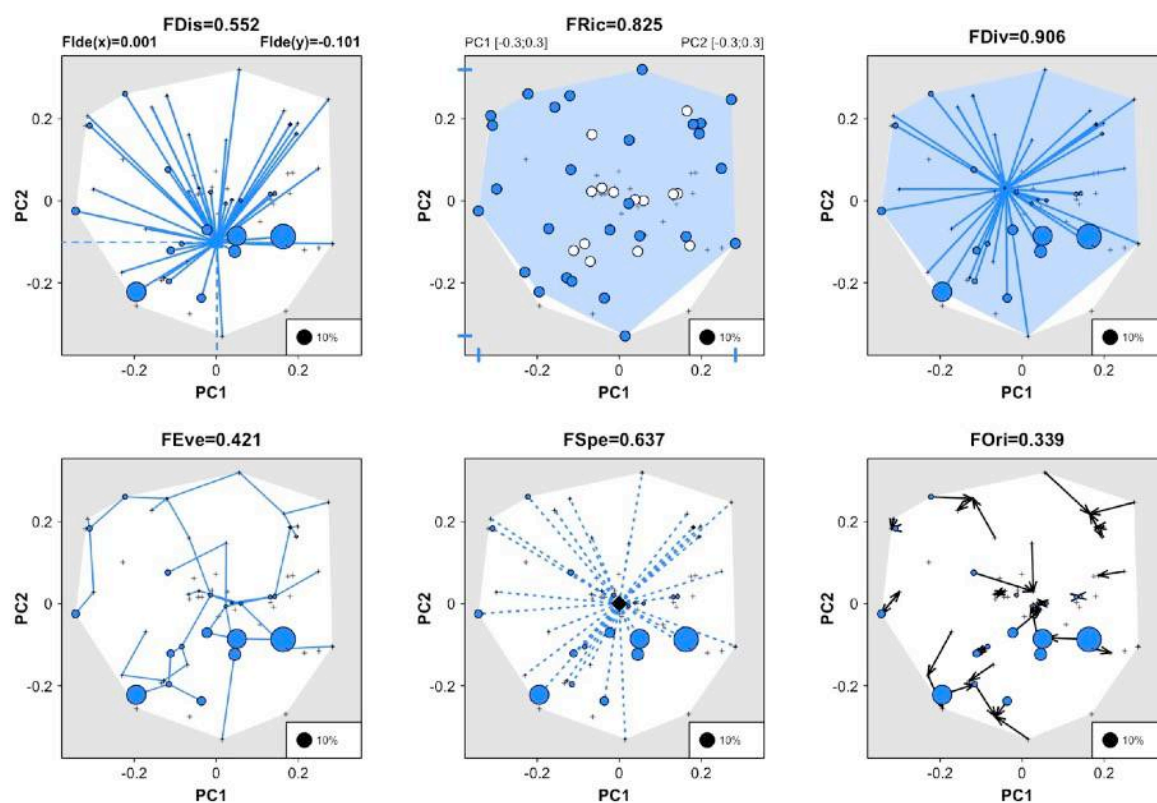


Figure 22 : Représentation spatiale des indices de biodiversité pour les récifs "Contrôle" à T4.

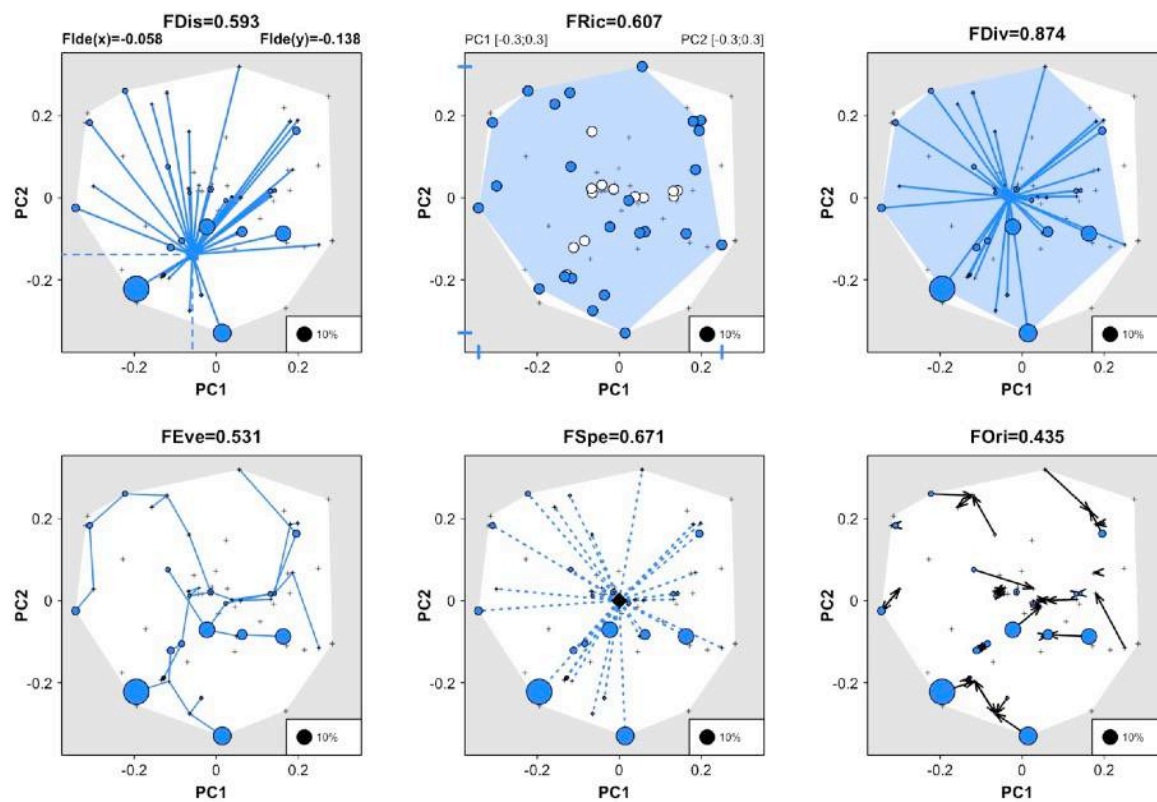


Figure 23 : Représentation spatiale des indices de biodiversité pour les récifs "Traitement" à T4.

Encadré 1 : Aide à l'interprétation des figures 22 et 23 (Villéger et al., 2008)

Représentations graphiques des indices de biodiversité fonctionnelle.

Commun à l'ensemble des panneaux

L'espace blanc désigne l'espace fonctionnel (en 4 D) occupé par l'ensemble des espèces du secteur d'étude (les 8 récifs artificiels). Chaque point désigne la position d'une espèce, selon ses coordonnées sur les axes PC1 et PC2.

- ✓ Les croix désignent les espèces qui n'ont pas été recensées sur le site i à l'instant t.
- ✓ Les cercles bleus désignent les espèces présentes sur le site i à l'instant t.
- ✓ Le diamètre des cercles bleus est proportionnel à l'abondance de chaque espèce.
- ✓ Les indices de biodiversité fonctionnelle sont tous compris entre 0 et 1.

Panneau en haut à gauche : FDis - Dispersion fonctionnelle

Le carré central bleu (centroïde) correspond à la position moyenne de l'ensemble des espèces présentes d'après leurs abondances, les traits pointillés recoupent les axes. Les traits bleus relient chaque espèce au carré bleu. L'indice correspond à la distance moyenne de chaque espèce à ce carré bleu divisé par la moitié de la distance maximale qui relie chaque espèce dans l'assemblage. FDis augmente lorsque la distance moyenne au centroïde augmente.

Panneau en haut au centre : FRic - Richesse fonctionnelle

L'espace bleu correspond à l'espace occupé par l'ensemble des espèces observées sur le site i à l'instant t. Les cercles remplis en bleu correspondent à la position des espèces qui se trouvent aux sommets de l'espace fonctionnel. Les cercles remplis en blanc correspondent aux espèces dont la position se trouve à l'intérieur de l'espace fonctionnel. FRic correspond à la proportion de l'espace fonctionnel rempli par les espèces présentes dans un assemblage à l'instant t.

Panneau en haut à droite : FDiv - Divergence fonctionnelle

Le carré central bleu correspond au centre du volume fonctionnel, ou centre de gravité. Chaque espèce est reliée à ce point, FDiv correspond à la déviation des espèces et de leur poids respectifs, par rapport à la distance moyenne des espèces à ce centre de gravité. FDiv est proche de 0 lorsque les espèces les plus abondantes sont proches du centre de gravité et inversement, FDiv est proche de 1 lorsque les espèces les plus abondantes ont des valeurs de traits fonctionnels extrême, éloignées du centre de gravité.

Panneau en bas à gauche : FEve - Homogénéité fonctionnelle

Représente l'arbre le plus court (MST : Minimum spanning tree), avec la plus petite somme des longueurs de branches. Cet index mesure la régularité dans l'espace qui sépare les espèces et la distribution de leurs abondances. FEve diminue soit quand les abondances sont hétérogènes ou lorsque les distances fonctionnelles entre les espèces sont moins régulières. FEve = 1 lorsque les distances entre les espèces les plus proches sont identiques et toutes les espèces ont la même abondance. Indépendant de la richesse spécifique.

Panneau en bas au centre : FSpe - Spécialisation fonctionnelle

Le carré central noir correspond au centre du volume fonctionnel, ou centre de gravité, occupé par toutes les espèces de la région. Chaque espèce recensée à l'instant t est reliée à ce point. FSpe correspond à la moyenne des distances pondérées des espèces à ce centroïde divisé par la distance maximale à ce centroïde. FSpe renseigne sur la proportion des espèces qui ont des traits fonctionnels extrêmes, en d'autres termes des espèces. FSpe est proche de 0 lorsque les espèces les plus abondantes sont proches du centre de gravité et inversement, FDiv est proche de 1 lorsque les espèces les plus abondantes ont des valeurs de traits fonctionnels extrême, éloignées du centre de gravité.

Panneau en bas à droite : FOri - Originalité fonctionnelle

Correspond à la distance pondérée moyenne des espèces les plus proches au sein de l'espace fonctionnel, divisé par la distance maximale qui sépare l'espèce voisine la plus proche. Cet indice renseigne sur l'isolation des espèces d'une communauté dans l'espace fonctionnel.

Dispersion Fonctionnelle - FDis

FDis est conceptuellement similaire à l'entropie quadratique Q de Rao (Botta-Dukát 2005), avec des corrélations positives élevées entre les deux indices (Laliberté et Legendre, 2010). La position du centroïde repose sur les valeurs d'abondance de chaque espèce. Dans les récifs Contrôle-RA, le centroïde est plus central par rapport à l'espace fonctionnel avec pour coordonnées [PC1 : 0 ; PC2 : - 0,1], comparativement aux récifs Traitement-RAPL pour lequel le centroïde est décalé en bas à gauche [PC1 : - 0,06 ; PC2 : - 0,14], influencé par les espèces comme *Haemulon vittata* et *Chromis multilineata*. Ce sont des espèces planctivores présentes en bancs importants et leurs positions respectives dans la colonne d'eau sont pélagiques et benthopélagiques. La distance moyenne au centroïde est plus importante pour les récifs Traitement-RAPL du fait de son excentricité par rapport au centre de gravité du volume fonctionnel de la communauté de poisson.

Les hypothèses de modèle sont respectées pour l'indice FDis (Tableau 2) calculé par traitement pour chaque campagne d'échantillonnage. La modélisation de l'indice FDis donnent les résultats suivants (Tableau 10):

Tableau 10 : GLMM sur l'indice FDis et comparaison ANOVA des modèles.

FDis	Estimate	Standard error	χ^2	Df	p-value*
Intercept	-0,09999	0,08501	-	-	-
Temps	0,15698	0,03367	5,66	1	0,02
Traitement	0,08858	0,02381	5,26	1	0,02

* p-value significative indiquée en gras.

La différence observée entre les récifs "Contrôle-RA" et "Traitement-RAPL" pour l'indice FDis s'explique de manière significative par la variable Traitement ($\chi^2 = 5,25$, Df = 1, P = 0,02), mais aussi par la variable Temps ($\chi^2 = 5,66$, Df = 1, P = 0,02).

Richesse fonctionnelle : FRic

A T4, la richesse fonctionnelle pour les récifs Contrôle-RA est de 0,825 (43 espèces) contre 0,607 pour les récifs Traitement-RAPL (40 espèces). Lorsque les populations de poissons-lion ne sont pas contrôlées, 3 espèces en moins correspondent à une diminution de 7 % de la richesse spécifique, alors que la richesse fonctionnelle

diminue de 26,4 %. La présence d'espèces aux traits extrêmes comme *Gymnothorax moringa*, *Equetus punctatus*, *Sphyræna barracuda*, *Stegastes diencaeus* ou encore *Nicholsina usta*, uniquement sur les récifs Contrôle-RA, influencent directement l'indice de richesse fonctionnelle.

Les hypothèses de modèle sont respectées pour l'indice FRic (Tableau 2) calculé par traitement et pour chaque campagne d'échantillonnage. La modélisation de l'indice FRic donnent les résultats suivants (Tableau 11):

Tableau 11 : GLMM sur l'indice FRic et comparaison ANOVA des modèles.

FRic	Estimate	Standard error	χ^2	Df	p-value*
Intercept	0,21546	0,10620	-	-	-
Temps	0,14492	0,04206	3,873	1	0,049
Traitement	-0,15846	0,02974	6,692	1	0,0096

* p-value significative indiquée en gras.

Le contrôle des populations de poissons-lion explique de manière significative la richesse fonctionnelle supérieure observée sur les récifs "Contrôle-RA", en comparaison des récifs "Traitement-RAPL" ($\chi^2 = 6,692$, Df = 1, P = 0,01). La variable Temps explique en partie l'évolution de l'indice FRic avec un effet significatif ($\chi^2 = 3,87$, Df = 1, P = 0,049).

Divergence fonctionnelle : FDiv

La valeur de l'indice de divergence fonctionnelle à T4 est supérieure dans les récifs "Contrôle-RA" (0,906 contre 0,874 pour RAPL). Les fortes valeurs de FDiv (proches de 1) signifient que les espèces les plus abondantes ont des valeurs de traits fonctionnels extrêmes, éloignées du centre de gravité. Les espèces les plus abondantes sur nos récifs sont : *Haemulon aurolineatum*, *H. striatum*, *H. vittata*, *Mulloidichthys martinicus*, *Myripristis jacobus* et *Chromis multilineata*, avec des abondances respectives supérieures à 10 % de l'abondance totale. Un indice de divergence fonctionnelle élevé (proche de 1) indique une différenciation importante de la niche écologique, et moins de compétition pour l'accès à la ressource (Mason et al., 2005).

Les hypothèses de modèle sont respectées pour l'indice FDiv (Tableau 2) calculé par traitement et pour chaque campagne d'échantillonnage. La modélisation de l'indice FDiv donnent les résultats suivants (Tableau 12):

Tableau 12: GLMM sur l'indice FDiv et comparaison ANOVA des modèles.

FDiv	Estimate	Standard error	χ^2	Df	p-value*
Intercept	0,975805	0,02598	-	-	-
Temps	-0,01935	0,01029	2,3031	1	0,1
Traitement	-0,01674	0,00728	3,3326	1	0,07

* p-value significative indiquée en gras.

D'après les comparaisons ANOVA des modèles, la différence observée est presque significative ($\chi^2 = 3,33$, Df = 1, P = 0,07) et s'explique par la variable Traitement. Sur la durée de suivi des récifs artificiels, la variable Temps n'influence pas l'indice FDiv ($\chi^2 = 2,30$, Df = 1, P = 0,1).

Homogénéité fonctionnelle : FEve

L'homogénéité fonctionnelle décrit la régularité dans les abondances des poissons, et celle dans les distances fonctionnelles qui séparent les espèces (Mason et al., 2005). A T4, la valeur d'indice FEve est moins élevée sur les récifs "Contrôle-RA" (FEve = 0,421) que sur les récifs "Traitement-RAPL" (FEve = 0,531). La différence de la valeur d'indice (20%) provient d'une part, de distances fonctionnelles entre espèces moins régulières (la présence d'espèces aux traits plus extrêmes tend à augmenter la distance qui les sépare des autres espèces) et d'autre part, de la distribution des abondances également plus régulière dans le cas des récifs "Traitement-RAPL". L'impact significatif du poisson-lion (par prédation) sur les abondances de poissons (Figures 14 et 18), notamment pour les espèces dominantes, a pour effet d'homogénéiser les valeurs.

Les hypothèses de modèles sont respectées pour l'indice FEve (Tableau 2) calculé par traitement et pour chaque campagne d'échantillonnage. La modélisation de l'indice FEve donnent les résultats suivants (Tableau 13):

Tableau 13: GLMM sur l'indice FEve et comparaison ANOVA des modèles.

FEve	Estimate	Standard error	χ^2	Df	p-value*
Intercept	0,63575	0,04855	-	-	-
Temps	-0,05027	0,01923	2,9712	1	0,08
Traitement	0,08279	0,01360	7,2257	1	0,007

* p-value significative indiquée en gras.

La différence observée entre les récifs "Contrôle-RA" et "Traitement-RAPL" est largement significative ($\chi^2 = 7,23$, Df = 1, P = 0,007) d'après les modèles linéaires mixtes et les comparaisons ANOVA, et s'explique par la variable Traitement. La variable Temps influence très peu l'indice FEve ($\chi^2 = 2,97$, Df = 1, P = 0,08).

Spécialisation fonctionnelle : FSpe

Le carré central dans la représentation graphique de l'indice FSpe (Fig. 22 et 23) correspond au centre de l'espace fonctionnel occupé par les espèces recensées (différent du centre de l'espace fonctionnel occupé par toutes les espèces de la région FDis). Dans le cas des récifs artificiels à T4, l'indice de spécialisation fonctionnelle est quasi-identique entre les récifs "Contrôle-RA" (FSpe = 0,637) et les récifs "Traitement-RAPL" (FSpe = 0,671).

Les hypothèses de modèle sont respectées pour l'indice FSpe (Tableau 2) calculé par traitement et pour chaque campagne d'échantillonnage. La modélisation de l'indice FSpe ne donne pas de résultats significatifs (Tableau 14).

Tableau 14 : GLMM sur l'indice FSpe et comparaison ANOVA des modèles.

FSpe	Estimate	Standard error	χ^2	Df	p-value*
Intercept	0,663553	0,073176	-	-	-
Temps	-0,001561	0,020739	0,0057	1	0,9
Traitement	-0,006368	0,020493	0,095	1	0,8

* p-value significative indiquée en gras.

Originalité fonctionnelle : FOr

L'originalité fonctionnelle est définie comme la distance moyenne pondérée d'une espèce à son espèce voisine la plus proche dans l'espace fonctionnel. Les espèces

proches sont considérées comme plus redondantes que les espèces isolées, fonctionnellement originales ou uniques (Buisson et al., 2013). L'originalité fonctionnelle décrit l'isolement des espèces d'une communauté dans l'espace fonctionnel. Après 7 mois de suivi, F_{Ori} est égal à 0,339 sur les récifs "Contrôle-RA" et 0,435 sur les récifs "Traitement-RAPL".

Les hypothèses de modèle sont respectées pour l'indice F_{Ori} (Tableau 2) calculé par traitement et pour chaque campagne d'échantillonnage, mais la modélisation de l'indice F_{Ori} ne donne pas de résultats statistiques significatifs (Tableau 15):

Tableau 15 : GLMM sur l'indice F_{Ori} et comparaison ANOVA des modèles.

F _{Ori}	Estimate	Standard error	χ^2	Df	p-value*
Intercept	0,27741	0,20694	-	-	-
Temps	0,02976	0,05874	0,25	1	0,6
Traitement	-0,01914	0,05796	0,11	1	0,7

* p-value significative indiquée en gras.

Bien que les différences entre indices F_{Ori} calculés à T4 soient marquées (22%), toutes campagnes confondues, les résultats d'ANOVA sur les modèles linéaires mixtes ne montrent pas de différence significative sur l'originalité fonctionnelle observée sur les récifs "contrôle" et les récifs "traitement" au cours du temps. Les variables Traitement ($\chi^2 = 0,11$, Df = 1, P = 0,7) et Temps ($\chi^2 = 0,25$, Df = 1, P = 0,6) ne sont pas significatives.

3.5.3 - Diversité fonctionnelle β

La diversité bêta (diversité- β) est une mesure de la biodiversité (fonctionnelle dans notre cas) qui consiste à comparer les assemblages d'espèces (richesse fonctionnelle) entre écosystèmes. C'est un indice de dissimilarité entre 2 habitats, calculé en utilisant l'indice de Jaccard⁴.

Un indice de Jaccard élevé (1) décrit un nombre d'espèces important dans les deux habitats, et une biodiversité inter-habitat faible (conditions environnementales

⁴ L'indice de Jaccard correspond au rapport entre la taille de l'intersection et la taille de l'union des ensembles considérés. Il permet d'évaluer la similarité (ou dissimilarité) entre les ensembles. Soit deux ensembles A et B, l'indice est:

similaires entre les habitats). Quand l'indice tend vers 0, le nombre d'espèces communes entre les deux habitats est bas. Si la composition en espèces est totalement différente pour les deux habitats, les conditions traduisent un renouvellement (turnover) d'espèces important (De Bello et al., 2007).

La diversité fonctionnelle β calculée à T4 entre les récifs Contrôle-RA et les récifs Traitement-RAPL est représentée dans la figure 24.

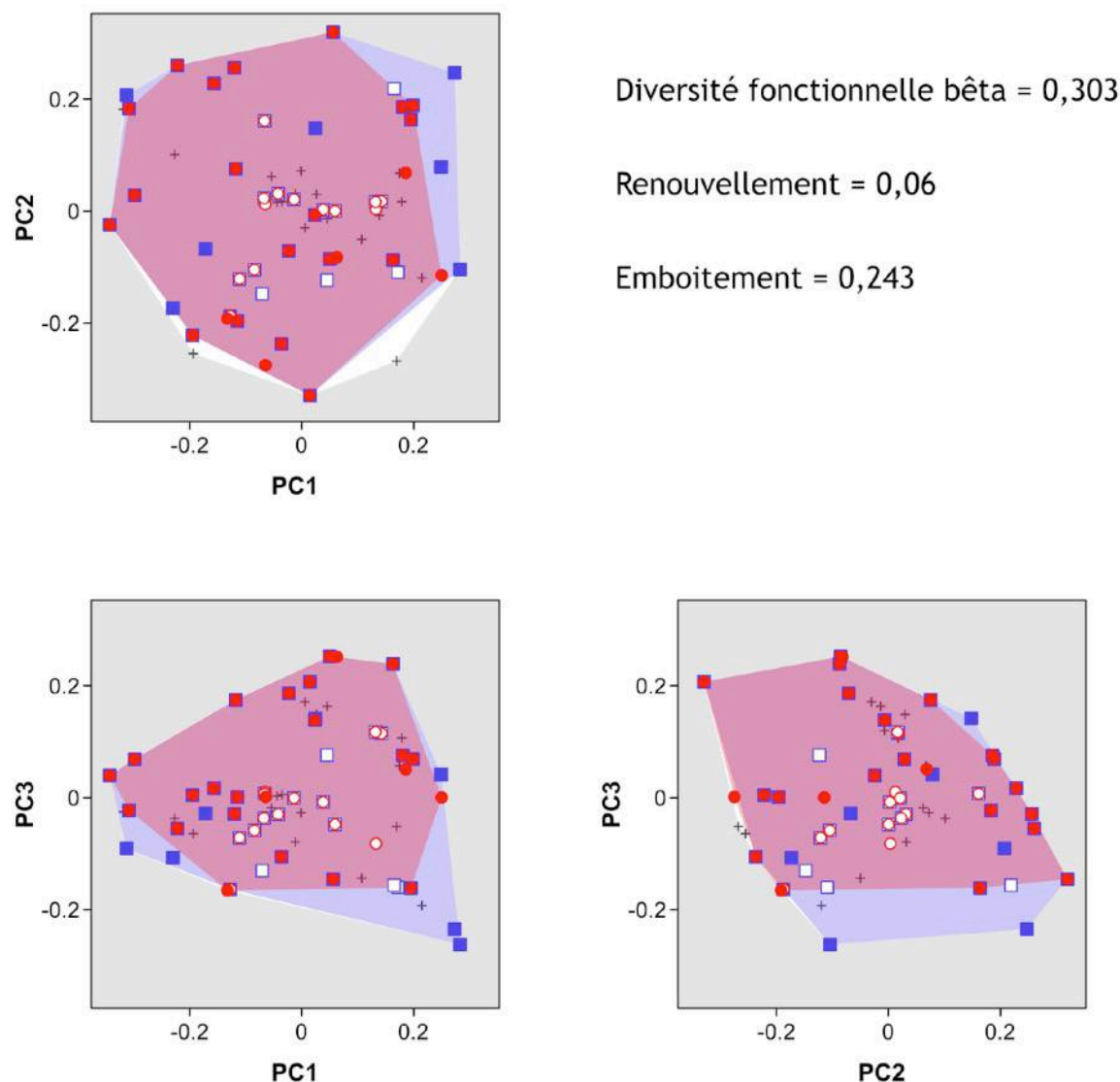


Figure 24 : Comparaison de la richesse fonctionnelle entre les récifs "Contrôle-RA" (bleu) et "Traitement-RAPL" (rouge) à T4. La **diversité fonctionnelle bêta** se dissocie en deux composantes : le **renouvellement** et l'**emboitement**, et est calculée d'après l'indice de dissimilarité de type Jaccard.

Les résultats indiquent une richesse fonctionnelle différente de 30 % entre les deux habitats RA et RAPL. La diversité fonctionnelle bêta entre les récifs "Contrôle-RA" et les récifs "Traitement-RAPL" correspond à la somme de la composante 'renouvellement fonctionnel' (6 %) et de la composante 'emboîtement fonctionnel' (24 %). L'effet poisson-lion est un appauvrissement des communautés de poissons dans les secteurs colonisés.

3.6 - Taux de prédation du poisson-lion

Les résultats précédents mettent en avant l'impact du poisson-lion sur les abondances et les biomasses des peuplements de poissons et son impact sur la biodiversité fonctionnelle. Ces effets sont associés aux capacités de reproduction du poisson-lion qui demandent un budget énergétique dédié élevé. L'allocation d'énergie pour assurer la production de gamètes chez la femelle serait de 13 % (Cerino, 2010). Ce besoin se traduit par une prédation importante sur les peuplements de poissons locaux, en particulier les juvéniles (Figure 25). Des observations occasionnelles de contenus stomacaux illustrent la voracité du poisson-lion sur une grande diversité d'espèces.



Figure 25 : Contenus stomacaux de 3 poissons-lion femelles (© OMMM).

Trois individus femelles capturés en fin de matinée et disséqués ont révélés des contenus stomacaux impressionnants : photo 1 - 14 poissons dont 8 juvéniles de poissons chirurgien (*Acanthurus sp.*), au moins 3 serrans lanterne (*Serranus*

baldwini) et une crevette ; photo 2 - bourses, chirurgiens, serrans et gorette dans un état avancé de digestion ; photo 3 - gorette (*Haemulon aurolineatum*) quasi intacte (12 cm pour un poisson-lion de 30 cm) et gorette en état très avancé de digestion.

Un poisson-lion de 40 cm a été observé avec un calmar dépassant de 5 cm de la gueule. La longueur totale du calmar devait être d'environ 20 cm, soit la moitié de la longueur totale du poisson-lion.

3.7 - Distribution des tailles et sexe-ratio chez le poisson-lion

La détermination du sexe des poissons-lion capturés a mis en évidence une différence de taille entre les mâles et les femelles. Un total de 172 individus ont été sexés : 103 femelles et 69 mâles, soit un sex-ratio mâle/femelle de 40/60.

La distribution des tailles chez les mâles est plus étendue que chez les femelles, de 21 cm à 41,5 cm. La classe de taille 31-40 cm est la plus représentée. Chez les femelles, la distribution s'apparente plus à une distribution normale, de 18 cm à 34 cm avec un pic à 30 cm correspondant à 20 % des femelles capturées (Figure 26).

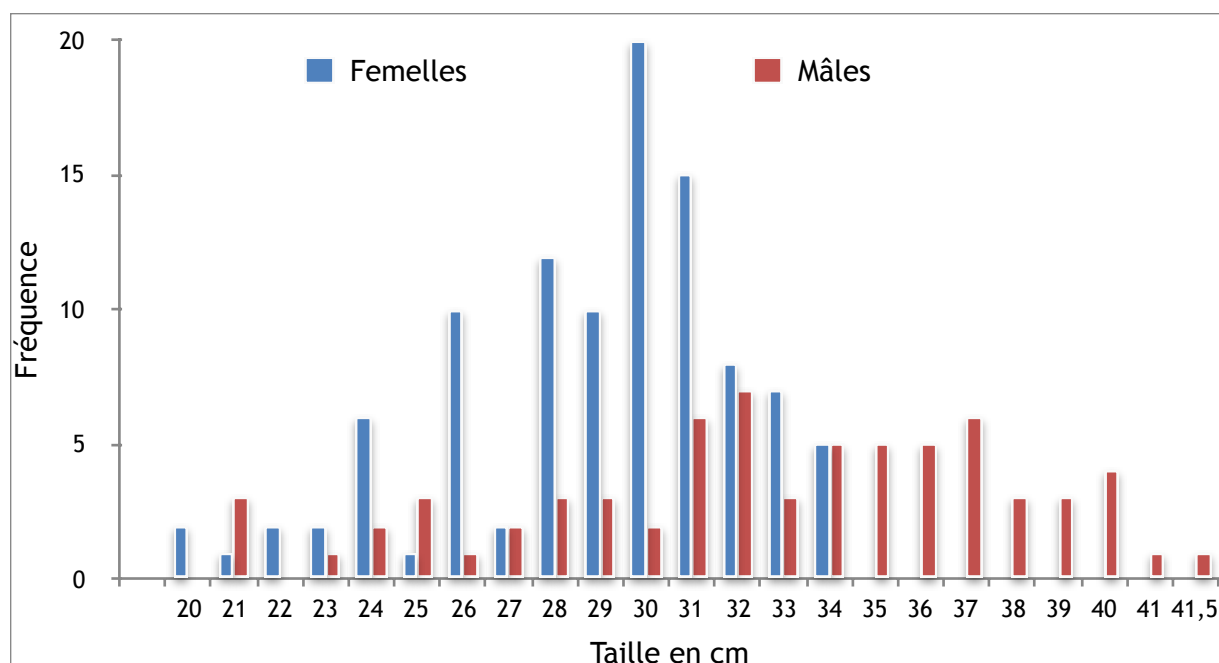


Figure 26 : Distribution des tailles selon le sexe du poisson-lion. En rouge les mâles, en bleu les femelles.

3.8 - Marquage et suivi des poissons-lion individuels

Au total, 117 poissons-lion ont été marqués. La taille moyenne des individus tagués est de $27,5 \pm 5,5$ cm (taille min : 11 cm ; taille max : 41 cm). Parmi les poissons-lion marqués, 27 individus (23 %) ont été re-capturés lors des visites ultérieures. Parmi les individus recapturés, seulement 27 % étaient des mâles. Le temps moyen de manipulation entre la capture et le relâché était de 3 minutes.

3.8.1 - Comportement des poissons-lion

L'étude du comportement des poissons-lion à l'approche de plongeurs équipés d'épuisettes ou d'une bourriche et le comportement du même poisson après le marquage est présenté Figure 27.

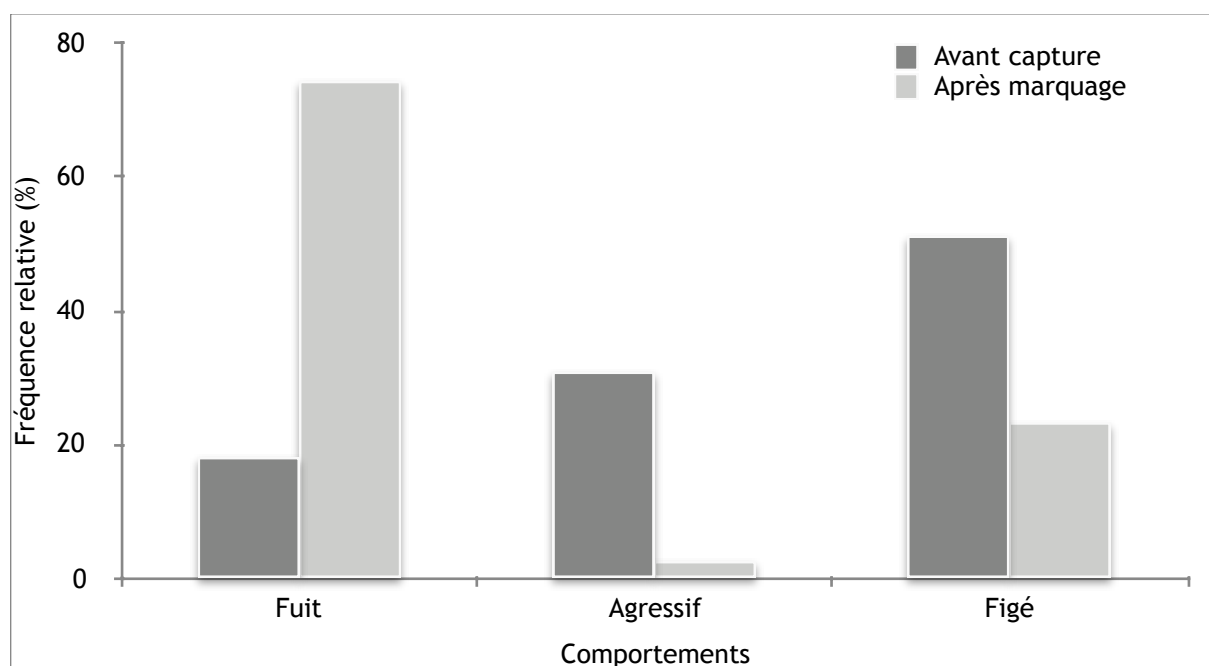


Figure 27: Comportements du poisson-lion avant et après capture lors des opérations de marquage. Fuit : poisson qui fuit, Agressif : poisson faisant face au plongeur et pointant ses épines dorsales, Figé : poisson qui reste figé, ou impassible à l'approche du plongeur.

Les poissons-lion avaient un comportement impassible et totalement immobile dans 51 % des cas avant capture. Un tiers des poissons (31 %) étaient sur la défensive, avec un comportement de menace face au plongeur en pointant les épines dorsales et déployant les nageoires pectorales. Dix huit pour-cent des individus ont tenté de fuir à l'approche du plongeur.

La phase de manipulation et de marquage dure 3 minutes en moyenne et représente un stress pour les individus. Cet état est visible dans le comportement post-marquage. Soixante quatorze % des poissons ont fui et 23 % étaient figés. Seulement 3 % des individus étaient sur la défensive après le marquage.

Le temps de récupération (temps nécessaire à l'individu pour retrouver un état normal et une ventilation calme) était inférieur à 1 minute dans 80 % des cas.

3.8.2 - Taux de croissance des poissons-lion

Le suivi des poissons-lion marqués a mis en évidence une différence de croissance entre les mâles et les femelles. Deux poissons-lion ont été marqués sur RAPL3 en mars 2017 (Tags bleus : #9 et #18), un mâle de 22 cm et une femelle de 24 cm. Lors de leur recapture sur RA4 en août 2017, 142 jours et 132 jours après le marquage respectivement, les deux individus mesuraient 27 cm, soit 5 cm de plus pour le mâle et 3 cm pour la femelle. Ces taux de croissance respectifs correspondent à 0,35 mm/jour et 0,23 mm/jour. Un individu mâle de 13 cm marqué sur RAPL2 en mars mesurait 21 cm en juillet, soit un taux de croissance de 0,57 mm/jour. Sur l'ensemble des poissons-lion recapturés, le taux de croissance varie de 0 à 0,57 mm/jour (croissance de 80 mm en 140 jours). La comparaison des taux de croissance entre les mâles et les femelles est représentée dans la figure 28.

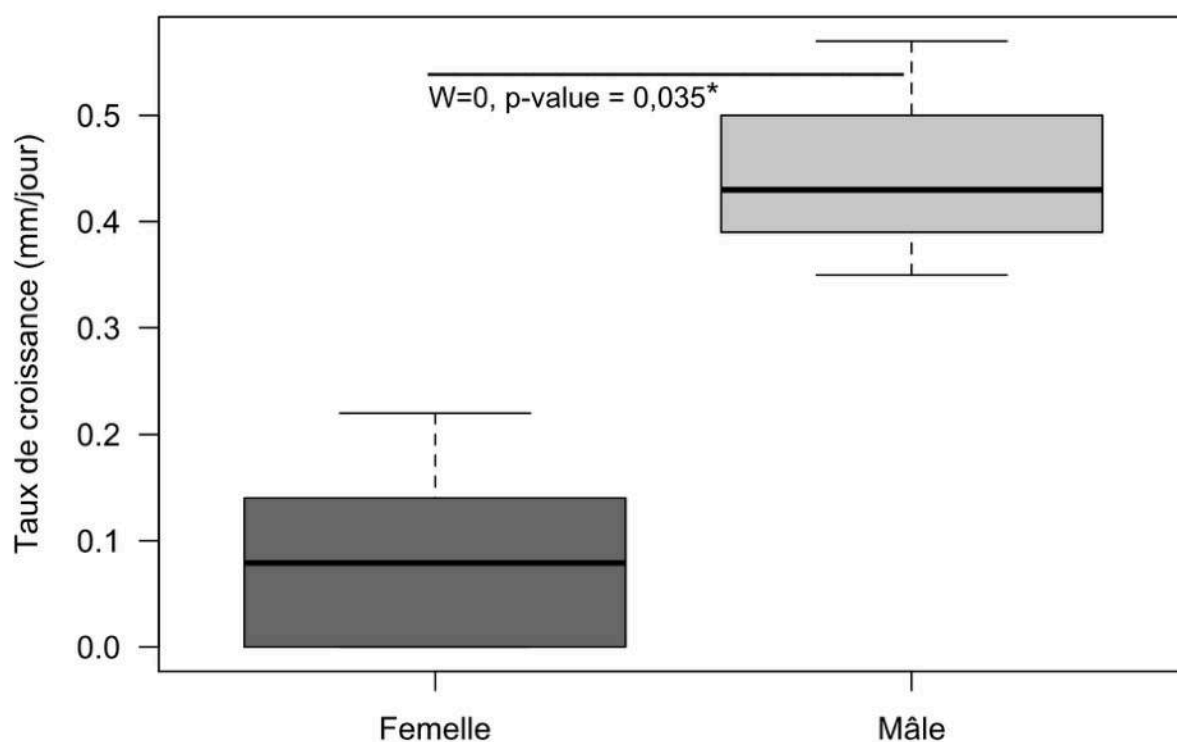


Figure 28 : Diagramme en boîte des taux de croissance journalier (mm/jour) observés entre les femelles et les mâles.

Les taux de croissance journaliers moyens, observés chez les mâles ($0,45 \pm 0,06$ mm/jour) sont largement supérieurs à ceux des femelles ($0,08 \pm 0,04$ mm/jour). La différence est significative d'après la comparaison des moyennes (Wilcoxon: $W = 0$, $p\text{-value} = 0,035$).

3.8.3 - Distance de migration

La capture des individus marqués lors du programme a permis d'évaluer la distance au site de marquage initial, et d'estimer la distance approximative parcourue. Les distances relevées varient de 0 à 250 m (Figure 29) et correspondent au périmètre du site d'étude.

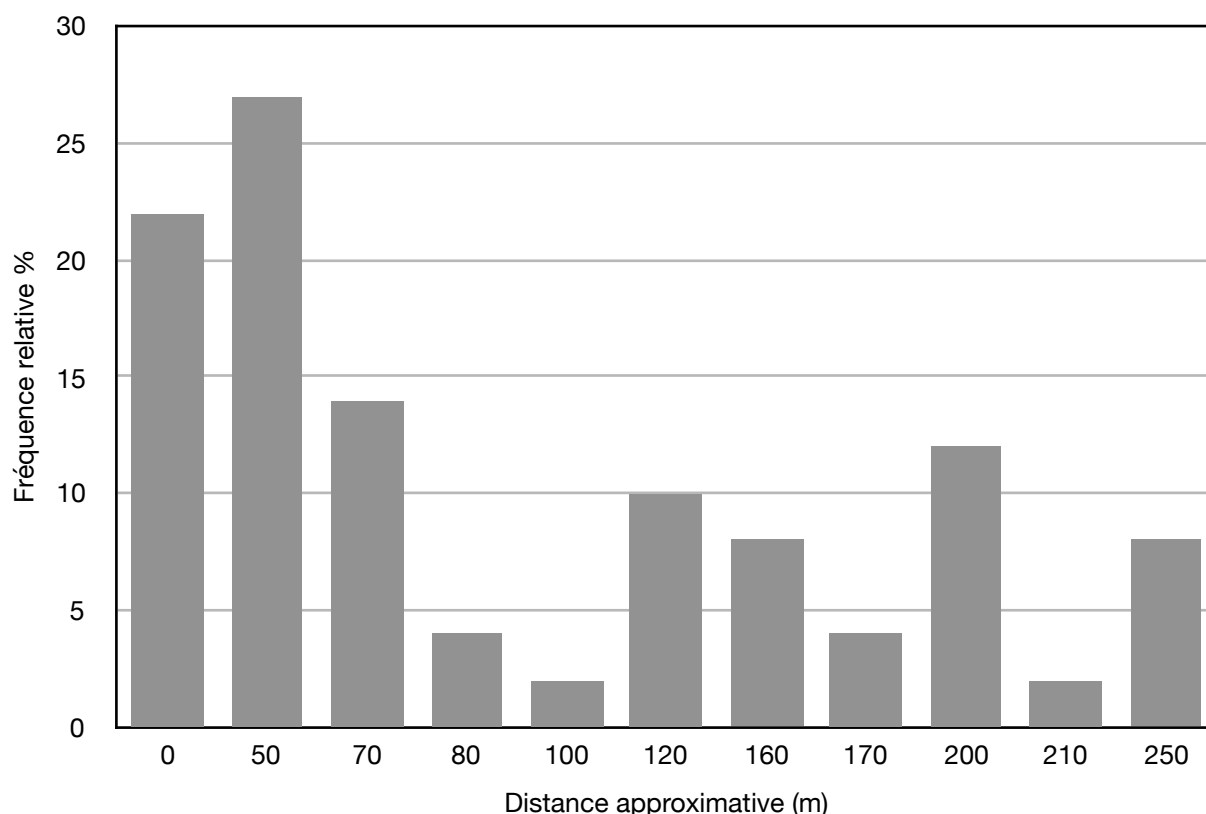


Figure 29 : Fréquences relatives des distances parcourues entre les lieux de capture et de recapture des poissons-lion marqués.

Parmi les 27 individus recapturés, la distance parcourue la plus fréquente est 50 m (27 %), soit la distance entre 2 récifs artificiels. Peu d'individus (6 individus - 22%) ont été recapturés sur leur site de marquage initial (RAPL), indiquant une territorialité du poisson-lion plutôt étendue. En effet, considérant les 57 poissons-lion marqués initialement sur RAPL, le taux de résidence est de 10 % seulement. La distance maximale de migration observée est d'environ 250 m, distance limitée à l'aire d'échantillonnage de la zone de Vétiver. Il est probable que des individus marqués soient observés plus tard bien plus loin que le site d'origine.

Les distances parcourues sont très proches quelque soit le sexe des poissons. Les mâles ont parcouru en moyenne 110 ± 18 m et les femelles, 108 ± 13 m. La comparaison des moyennes confirme que la différence observée n'est pas significative ($W = 218,5$, $p\text{-value} = 0,8$). En revanche, la taille semble influencer les capacités migratoire des poissons-lion. Pour les individus de taille inférieure à 30 cm, la distance moyenne parcourue est de 88 ± 12 m contre 136 ± 17 m pour les

individus d'une taille supérieure ou égale à 30 cm (Figure 30). La différence observée est significative ($W=180$, $p\text{-value} = 0,045$).

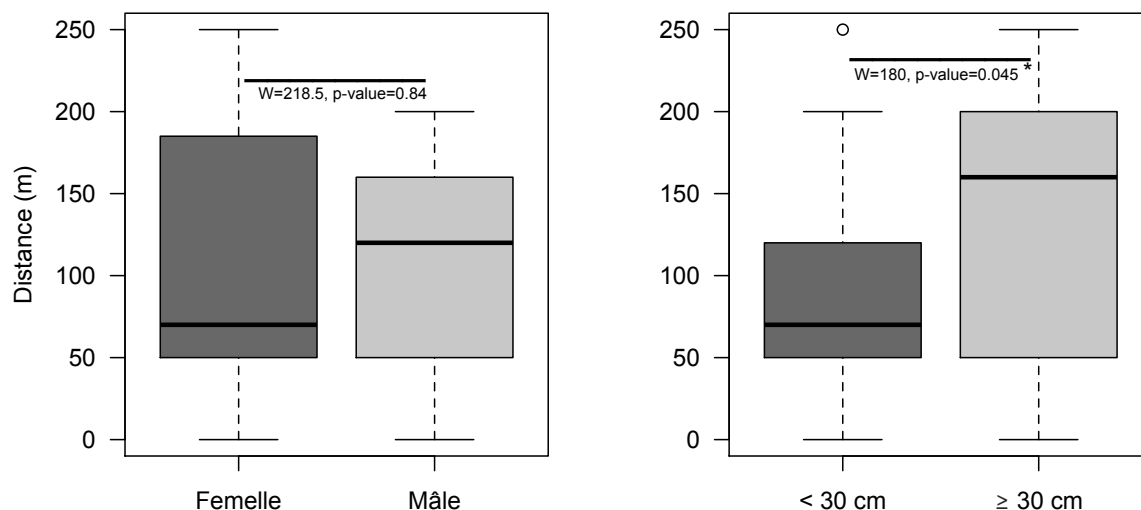


Figure 30 : Diagrammes en boîte des distances parcourues entre les individus mâles et femelles (gauche) et entre les individus de taille inférieure ou supérieure à 30 cm (droite) dans le périmètre du site d'étude Vétiver (Cantonement de Case-Pilote).

3.9 - Langoustes

Le nombre d'individus de langoustes royales (*Panulirus argus*) observés sur les récifs artificiels s'élève à 120.

3.9.1 - Taille des langoustes

La longueur totale des langoustes présentes sur les récifs artificiels varie entre [0-5cm] et [21-30cm]. La distribution des tailles est représentée dans la figure 31.

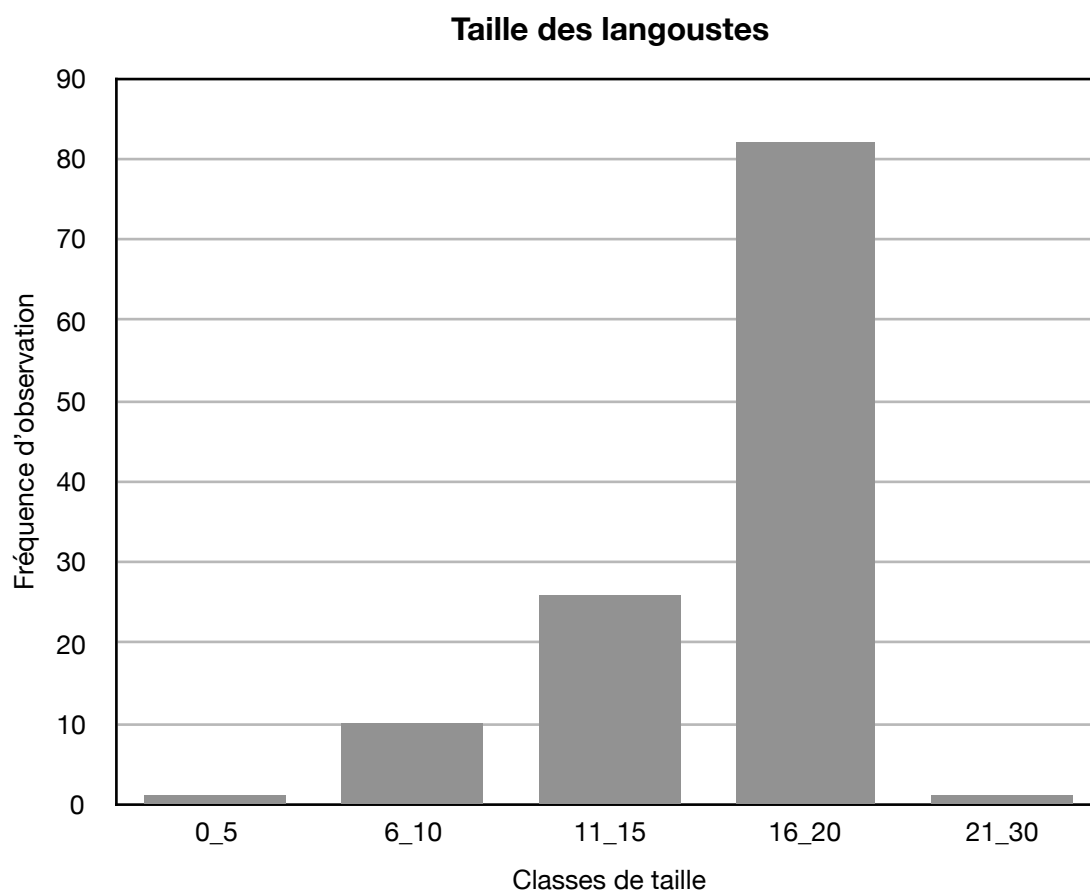


Figure 31 : Répartition des individus de langoustes *Panulirus argus* par classes de tailles sur les récifs artificiels du site Vétiver (Cantonnement de Case-Pilote).

La classe de taille [16-20] est la plus représentée et correspond à 68 % des langoustes observées, suivi de la classe [11-15 cm], avec 26 individus, soit 22 % de la population. La classe de taille [6-10 cm] correspond à 8 % de la population de langoustes sur les récifs artificiels.

Une jeune recrue de taille inférieure à 5 cm a été observée, ainsi qu'une langouste de taille relativement importante pour la Martinique, comprise entre 21 et 30 cm.

Le nombre de langoustes est relativement faible sur la plupart des récifs artificiels et oscille entre 0 et 5 individus dans 90 % des cas (Figure 32). Le récif RA4 a attiré le plus de langoustes, avec un maximum observé de 29 langoustes à T2 et 20 langoustes à T5, avec toutefois une disparition du site à T4.

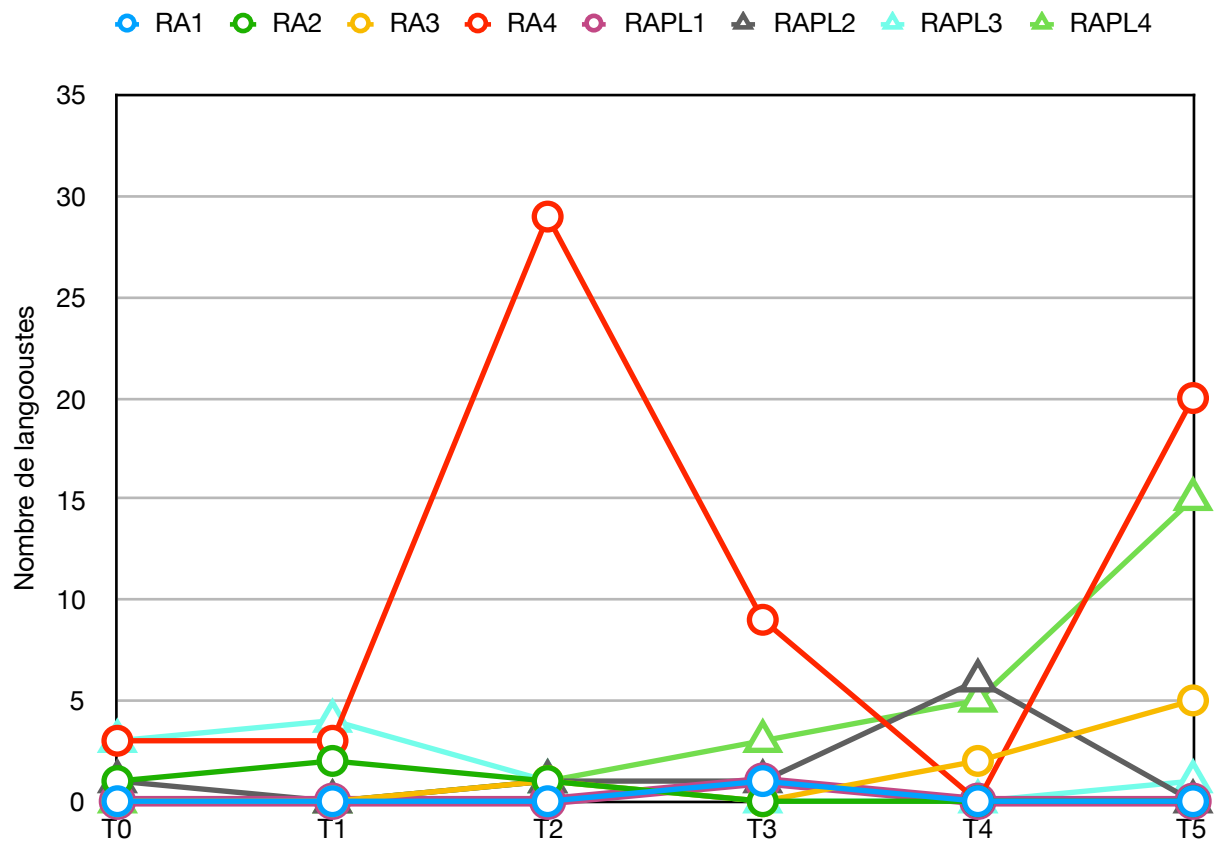


Figure 32 : Abondance des langoustes *Panulirus argus* par récif artificiel au cours du temps sur le site Vétiver (Cantonement de Case-Pilote).

3.9.2 - Impact du poisson-lion sur les langoustes

En rassemblant les récifs artificiels par traitement, l'abondance de langoustes sur les récifs Contrôle-RA est en moyenne de $14,6 \pm 5,7$ contre $7,8 \pm 2,5$ sur les récifs Traitement-RAPL pour les 6 campagnes d'échantillonnage.

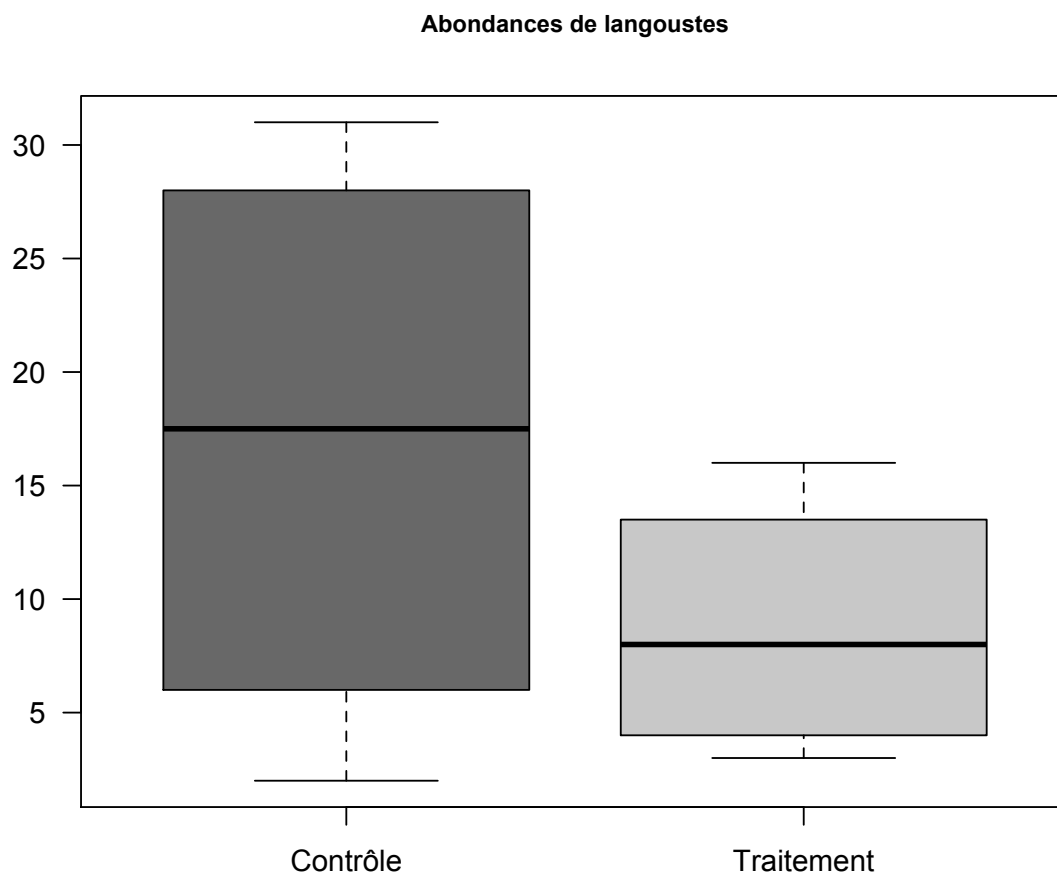


Figure 33 : Diagramme en boîte des abondances de langoustes pour les récifs "Contrôle-RA" et les récifs "Traitement-RAPL".

La comparaison des moyennes (test non-paramétrique de type Wilcoxon / Mann-Whitney) n'a pas montré de différence significative ($V = 11,5$, $P = 0,2$) entre les récifs "Contrôle-RA" et les récifs "Traitement-RAPL". Le poisson-lion ne semble pas avoir d'impact sur l'installation des langoustes dans les structures artificielles.

3.9.3 - Gradient Nord / Sud

Des langoustes ont été recensées sur tous les récifs artificiels, mais la distribution observée était très hétérogène entre les récifs. Deux langoustes ont été observées sur RA1 et RAPL1, 13 langoustes sur RA2 et RAPL2, 17 langoustes sur RA3 et RAPL3 et 88 langoustes sur RA4 et RAPL4. Ces données semblent montrer un gradient d'installation ou de recrutement nord/sud entre les récifs artificiels, avec d'avantage de langoustes au nord (Figure 34).

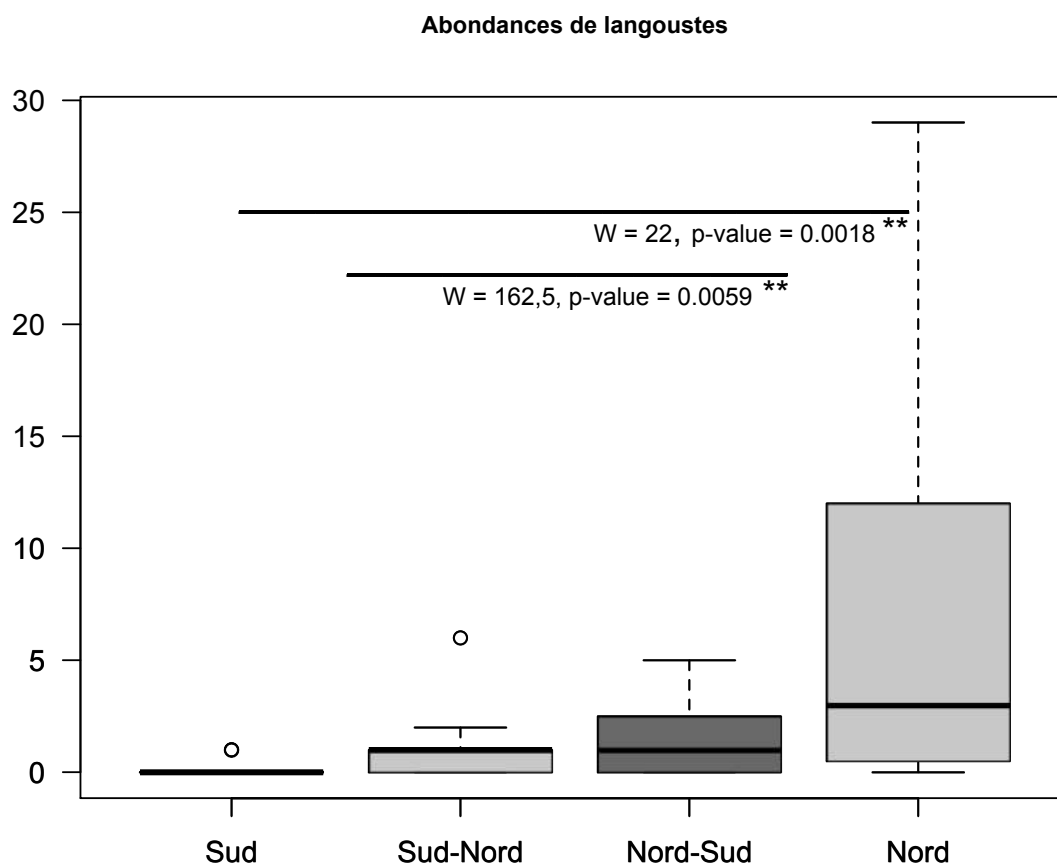


Figure 34 : Abondances de langoustes *Panulirus argus* selon un gradient sud -> nord (Sud = RA1 + RAPL1, Sud-Nord = RA2 + RAPL2, Nord-Sud = RA3 + RAPL3, Nord = RA4 + RAPL4).

D'après les tests non-paramétriques (Wilcoxon / Mann Whitney) de comparaisons des moyennes, les langoustes sont significativement plus abondantes sur les récifs artificiels au nord que sur les récifs situés au sud ($W = 22$, $P = 0,002$) dans le périmètre d'étude du site Vétiver (Cantonement de Case Pilote). La comparaison des 4 récifs nord avec les 4 récifs sud indique également une différence significative ($W = 162,5$, $P = 0,006$).

4 - Discussion

4.1 - Biodiversité des récifs artificiels du cantonnement de Case Pilote - Vétiver

La structure et la complexité architecturale des récifs artificiels sont très satisfaisantes en terme d'attractivité pour les espèces de poissons et d'invertébrés. Au total, 72 espèces de poissons ont été recensées lors des suivis (Annexe 1). Le nombre d'espèces estimé est compris entre 80 et 102 espèces selon les modèles d'accumulation. Certaines espèces observées lors de l'assemblage des modules en mai 2015 (mérrou de Nassau, murène verte) n'ont pas été recensées lors des suivis. Tous les groupes trophiques et toutes les classes de tailles (jusqu'à [71 - 80 cm]) sont représentés, donnant une structure complexe aux peuplements installés.

La couverture benthique des récifs artificiels est diversifiée. Les structures ont été colonisées par les éponges, les coraux, les anémones, les ascidies, les hydraires, les gorgones et les algues, offrant des niches écologiques favorables à de nombreux invertébrés tels que les crustacés, les mollusques et les vers. L'inventaire et l'étude précise des peuplements benthiques invertébrés ne faisait pas l'objet d'un point précis de notre étude, focalisée sur la question de l'impact du poisson-lion sur les peuplements de poissons associés. Toutefois, les observations et photographies ont permis d'identifier de nombreuses espèces, notamment des crustacés nombreux (*Periclimenes pedersoni*, *P. yucatanicus*, *Lysmata grabhami*, *Stenopus hispidus*, *S. scutellatus*, *Thor amboinensis*, *Alpheus armatus*) qui fréquentent les anémones *Condylactis gigantea* et *Bartholomea annulata*. La crevette *Brachycarpus biunguiculatus* est observée en dehors des anémones. Les crabes nageurs (*Portunus sebae*) affectionnent les anfractuosités des parpaings, le crabe porcelaine (*Petrolisthes amoenus*) est généralement observé dans de fines interstices en train de filtrer l'eau environnante. Les araignées de mer à nez pointu (*Stenorhynchus seticornis*) sont fréquemment observées sur les récifs artificiels. Les langoustes (*Panulirus argus*) recrutent également sur les récifs artificiels et quelques cigales de mer (*Scyllarides aequinoctialis*) ont été observées occasionnellement.

Chez les mollusques, le bivalve (*Lima scabra*) est très fréquent dans les anfractuosités des parpaings, les céphalopodes (*Sepioteuthis sepioidea*) ont été observés en banc autour des récifs. L'observation d'un calmar dans la gueule d'un poisson-lion sur RAPL1 témoigne de la l'intérêt des récifs pour les calmars comme zone d'alimentation. Un poulpe commun (*Octopus vulgaris*) a été observé avec sa ponte lors de l'assemblage des modules.

Les annélides sont bien représentés avec les vers de feu et beaucoup de sabelles et serpules (*Sabellastarte magnifica*, *Protula sp.*, *Spirobranchus giganteus*, *Bispira brunnea*, etc.).



Figure 35: Illustration de la biodiversité sur les récifs artificiels. En haut à gauche: Crabe porcelaine (*Petrolisthes amoenus*), en haut à droite: Sériole (*Seriola rivoliana*) en chasse autour d'un récif artificiel, en bas à gauche: Tétrodon nain juvénile (*Canthigaster rostrata*), en bas à droite: Ange royal juvénile (*Pomacanthus ciliaris*). © Ewan Trégarot / OMMM.

4.2 - Impact du poisson-lion sur les peuplements de poissons locaux

La distribution des populations de poissons-lion dans les zones côtières peu profondes (0-30 m) de la Martinique a été étudiée au cours du programme POLIPA (Poisson-Lion Petites Antilles) porté par l'OMMM entre 2012-2014 (Trégarot et al.,

2015). Nos résultats ont montré la progression des densités de poissons-lion atteignant 480 ind./ha en moyenne, ainsi que l'effet du contrôle régulier des populations par élimination des individus (Trégarot & Maréchal, 2014). Les données acquises ont permis de décrire également des aspects comportementaux, de répartition par type d'habitat ainsi que d'autres caractéristiques écologiques et génétiques de l'espèce.

Dans le cadre du programme récifs artificiels, l'analyse des données montre un impact négatif et significatif du poisson-lion sur plusieurs paramètres de caractérisation des peuplements de poissons, tels que l'abondance et la biomasse, la richesse spécifique, l'équitabilité et la diversité fonctionnelle sous toutes ses composantes.

Abondance et biomasse des poissons

Le poisson-lion réduit l'abondance et la biomasse des peuplements de poissons, toutes tailles confondues. Sans contrôle des populations de poissons-lion (Traitement-RAPL), l'abondance et la biomasse moyenne par récif chutent respectivement de 49 % et 76 %. La différence observée avec les récifs "Contrôle-RA" est quasi-significative pour les abondances de poissons d'après le modèle linéaire généralisé à effets mixtes (GLMM-PQL) en prenant comme variable explicative l'abondance totale de poisson-lion par récif (t -value = 1,47, Df = 15, p -value = 0,08).

Prédation du poisson-lion

Les résultats mettent en évidence un impact majeur du poisson-lion sur les proies potentielles (poissons de longueur totale inférieure à 15 cm), en particulier lors de la phase de recrutement observée entre avril et juin 2017. Lorsque les abondances et biomasses augmentent largement sur les récifs "Contrôle-RA" à cette période (+ 536 % et + 446 % respectivement), le recrutement est à peine visible sur les récifs "Traitement-RAPL", avec une abondance qui augmente seulement de 85 % et des valeurs de biomasses qui diminuent de 15 %.

L'analyse des contenus stomacaux sur plusieurs individus indique une activité de prédation importante, aussi bien sur les récifs artificiels que sur les herbiers alentours (prédation sur des espèces juvéniles présentes essentiellement dans les

zones d'herbier, comme les jeunes poissons chirurgiens). L'énergie allouée à la production de gamètes réduit le taux de croissance des poissons-lion femelles et limite la taille maximale du corps (Figure 26). Chez les femelles poissons-lion, 20 % de l'énergie serait allouée au développement somatique et 13 % de l'énergie serait consacrée à la production des oeufs d'après des études sur leur métabolisme (Cerino, 2010).

La croissance rapide est corrélée à des taux de prédation élevés. Les modèles écologiques de gestion des populations requièrent souvent des données de taux de croissance et de déplacement. Le taux de croissance observé peut atteindre 0,57 mm/jour. Ces valeurs sont similaires à celles calculées aux Bahamas (Akins et al., 2014).

Compétition du poisson-lion avec les autres espèces de même niveau trophique

Le poisson-lion a un impact significatif sur ses compétiteurs potentiels (mérour, vivaneaux, rascasse 24h). La biomasse et l'abondance moyennes de ces espèces, relevées sur les récifs "Traitement-RAPL" en fin de campagne (T4), est deux fois plus faible que celles relevées sur les récifs "Contrôle-RA". Ces différences sont présentes tout au long de la campagne. Les modèles ont montré que la faible abondance des compétiteurs s'explique par l'abondance de poisson-lion sur les récifs artificiels. L'abondance plus élevée des compétiteurs potentiels, relevées sur les récifs "Contrôle-RA" s'expliquent par l'élimination des populations de poissons-lion ($t\text{-value} = 2,35$, $Df = 15$, $P = 0,008$). Cette différence largement significative s'explique par l'effet de compétition pour l'espace et/ou la ressource alimentaire.

L'abondance moyenne de poisson-lion est de $9,6 \pm 1,6$ ind/RAPL contre $1,50 \pm 0,50$ ind/RAPL pour les compétiteurs potentiels. En l'absence de régulation, le peuplement de poissons-lion est majoritaire (six fois plus) que ses compétiteurs potentiels. En revanche, lorsque les populations de poisson-lion sont contrôlées, le ratio compétiteurs/poissons-lion est plus équilibré avec un nombre moyen de compétiteurs de $3,25 \pm 0,25$ ind/RA et une abondance moyenne de poissons-lion de $4,5 \pm 0,7$ ind/RA.

L'ascendant du poisson-lion sur les compétiteurs potentiels est mis en évidence. Les résultats illustrent l'effet significatif du contrôle des populations de poissons-lion pour maintenir les prédateurs naturels dans les récifs comme les mérours, les vivaneaux ou la rascasse 24h.

En Martinique, les données d'abondance de poissons-lion et d'occupation des niches écologiques montrent une forme de domination des peuplements dans les récifs naturels. Les compétiteurs potentiels sont plus spécialisés (adaptation) et leurs tailles équivalentes, voire inférieures à celle des poissons-lion adultes. L'absence de compétiteurs de grande taille en Martinique (et dans la caraïbe, Graham et al. 2005) est la conséquence d'une surpêche côtière régulière et continue modifiant la distribution des tailles des espèces exploitées (diminution des tailles moyennes - Hawkins et Roberts, 2003 ; Flotter et al., 2006). La présence du poisson-lion dans les récifs de Martinique contribue à une répartition inégale et déséquilibrée des autres espèces prédatrices, soit par occupation de la niche écologique, soit par compétition pour les proies. Les zones de fortes densités de poissons-lion révèlent un déficit en espèces naturelles prédatrices.

Richesse spécifique

En plus de l'impact du poisson-lion sur les abondances et les biomasses de poissons, sa présence affecte la richesse spécifique, c'est-à-dire le nombre d'espèces présentes dans les récifs. Cet indice facile à comprendre et nécessitant des données simples (identification des espèces) explique que la richesse spécifique soit largement utilisée dans la littérature scientifique pour décrire la biodiversité (Loiseau et Gaertner, 2015). Cependant, les études montrent que l'évolution de la biodiversité dans les environnements perturbés ne se traduit par un nombre d'espèces plus faible que dans les dernières étapes souvent les plus graves, c'est-à-dire lorsque l'écosystème a déjà été fortement touché (Wilsey et Potvin, 2000). Dans le cas du poisson-lion en Martinique, les résultats des études réalisées sur les récifs artificiels indiquent que le nombre d'espèces est plus faible sur les récifs "Traitement-RAPL" (55 espèces) que sur les récifs "Contrôle-RA" (60 espèces). Les modèles d'accumulations d'espèces utilisés dans nos analyses pour rendre compte

de la richesse spécifique "réelle" montrent que les récifs soumis à un contrôle régulier des populations de poissons-lion ont en moyenne $7 \pm 1,2$ espèces supplémentaires.

Impact du poisson-lion sur la diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle est un outil conceptuel pour décrire une facette de la biodiversité et la diversité des fonctions assurées par une communauté. En pratique, les fonctions sont décrites à l'aide de traits fonctionnels. Par analogie avec la notion de niche écologique (Hutchinson, 1957), la diversité fonctionnelle peut être formalisée comme la répartition des espèces et de leurs abondances dans l'espace multidimensionnel défini par les traits fonctionnels (Rosenfeld, 2002). A travers cette approche, nous avons mis en évidence une perte de diversité fonctionnelle dans les récifs sans contrôle des populations de poissons-lion. Les résultats écologiques présents dans la littérature, et ceux illustrés dans ce rapport, démontrent la pertinence de l'approche fonctionnelle des communautés de poissons, et la nécessité de prendre en compte les caractéristiques biologiques des espèces, en plus de leur identité taxonomique.

Mason *et al.* (2005) ont proposé un cadre conceptuel d'étude postulant que la diversité fonctionnelle d'une communauté se reflète dans la distribution des valeurs de traits fonctionnels et des abondances associées. Cette approche nécessite plusieurs indices relatifs à trois composantes indépendantes. La première est la richesse, correspondant à l'espace fonctionnel rempli par la communauté. La richesse peut être estimée par l'étendue de la gamme des valeurs de traits et ne prend pas en compte les abondances (large gamme = richesse forte). La seconde est la régularité dans la distribution des valeurs de traits et de leurs abondances respectives. La régularité est maximale lorsque les espèces ont des valeurs de traits régulièrement espacées et qu'elles ont toutes la même abondance. La troisième composante est la divergence, caractérisant la distribution des abondances par rapport à la valeur moyenne des traits. La divergence est maximale lorsque la majorité de l'abondance est associée aux espèces présentant des valeurs de trait extrêmes.

Les résultats de nos analyses sur les indices de diversité fonctionnelle dans les récifs sans contrôle du peuplement de poissons-lion ("Traitement-RAPL") montrent des changements importants dans les communautés de poissons autochtones associées ayant des répercussions majeures sur le fonctionnement et la stabilité du système. Ces perturbations auront des conséquences à long terme sur la stabilité des assemblages :

La dispersion fonctionnelle change ...

L'indice FDis est conceptuellement similaire à l'entropie quadratique Q de Rao⁵ (Botta-Dukát, 2005), avec des corrélations positives élevées (Laliberté et Legendre, 2010). La position du centroïde repose sur les abondances de chaque espèce. Dans les récifs "Contrôle-RA", le centroïde est plus central dans l'espace fonctionnel, comparativement aux récifs "Traitement-RAPL" pour lequel le centroïde est décalé, influencé par les espèces *Haemulon vittata* et *Chromis multilineata*. Ces espèces planctivores pélagiques et benthopélagiques sont présentes en bancs importants. La distance moyenne au centroïde est alors plus importante pour les récifs "Traitement-RAPL", du fait de son excentricité par rapport à la communauté de poissons. La conséquence de la présence du poisson-lion est un changement d'organisation des communautés pour lesquelles le centroïde se décale vers des espèces pélagiques et benthopélagiques mobiles, moins vulnérables. La différence observée entre les récifs "Contrôle-RA" et "Traitement-RAPL" pour l'indice FDis s'explique de manière significative par la variable Traitement ($\chi^2 = 5,25$, Df = 1, P = 0,02), c'est à dire le contrôle des populations de poissons-lion.

La richesse fonctionnelle diminue ...

La disparition locale des espèces aux traits extrêmes (*Gymnothorax moringa*, *Equetus punctatus*, *Sphyrna barracuda*, *Stegastes diencaeus* ou encore *Nicholsina usta*) se répercute directement sur la richesse fonctionnelle dans les récifs "Traitement-RAPL". Dans les récifs "Contrôle-RA", l'indice FRic moyen est de $0,72 \pm 0,10$ ($0,56 \pm 0,04$ pour RAPL). Cette différence est significative ($\chi^2 = 6,692$, Df = 1,

⁵ Mesure de la biodiversité prenant en compte la dissimilarité entre les individus, c'est à dire la différence moyenne entre les individus d'une population. L'entropie quadratique est sensible aux espèces abondantes.

P = 0,01). Dans une approche fonctionnelle de l'écosystème, les changements sont détectés de façon précoce alors que les différences de richesse spécifique ne sont pas visibles statistiquement. Nos résultats vont dans le sens des travaux de Loiseau et Gaertner (2015).

La divergence fonctionnelle diminue ...

Les fortes valeurs de l'indice FDiv (proche de 1) pour les récifs "Contrôle-RA" indiquent que les espèces les plus abondantes ont des valeurs de traits fonctionnels extrêmes, et sont éloignées du centre de gravité. C'est le cas des espèces de gorettes : *Haemulon aurolineatum*, *H. striatum*, *H. vittata*, du barbarin : *Mulloidichtys martinicus*, du mombin : *Myripristis jacobus* et du poisson demoiselle : *Chromis multilineata*, dont les abondances respectives sont supérieures à 10 % de l'abondance totale. Lorsque les populations de poissons-lion ne sont pas contrôlées (récifs "Traitement-RAPL"), la divergence fonctionnelle diminue. Cela se traduit par une différenciation plus faible de la niche écologique, et par conséquent, plus de compétition entre espèces pour l'accès à la nourriture (Mason et al., 2005). La différence observée entre les récifs "Contrôle-RA" et "Traitement-RAPL" est quasi-significative, la marge d'erreur étant de 7 % ($\chi^2 = 3,33$, Df = 1, P = 0,07).

L'homogénéité fonctionnelle est altérée ...

L'indice FEve est 20 % plus important sur les récifs "Traitement-RAPL" ($0,54 \pm 0,01$) que sur les récifs "Contrôle-RA" ($0,45 \pm 0,04$) ($\chi^2 = 7,23$, Df = 1, P = 0,007). L'augmentation de la valeur de l'indice provient d'une part, des distances fonctionnelles entre espèces plus régulières (la distance fonctionnelle qui sépare les espèces diminue du fait de la rareté des espèces aux traits plus extrêmes), et d'autre part, de la distribution des abondances plus régulière dans le cas des récifs "Traitement-RAPL". L'impact significatif du poisson-lion (Tableaux 4 et 9) tend à réduire les abondances des espèces dominantes et homogénéiser celles des autres poissons. En général, l'augmentation de l'homogénéité fonctionnelle participe à celle de la diversité fonctionnelle (Mason et al., 2005). Cependant, dans notre cas, l'homogénéisation est le résultat d'une pression du peuplement invasif de poissons-lion sur les espèces aux traits extrêmes et de l'effet de prédation sur les abondances des espèces dominantes.

L'originalité fonctionnelle est altérée (la redondance fonctionnelle diminue) ...

La relation entre la diversité des espèces et la stabilité de l'écosystème a été largement étudiée en écologie (Elton, 2000 ; Mougi et Kondoh, 2012). La perte de diversité liée à l'Homme pourrait affaiblir la stabilité des écosystèmes (Griffin et al., 2009), mais cela reste encore incertain avec les corrélations positives (Elton 2000, Tilman et al., 2006 ; Mougi et Kondoh, 2012), négatives (Mori et al., 2013) et les relations non linéaires (Schulze et Mooney, 1994) mises en évidence entre la diversité des espèces et la stabilité de l'écosystème. Walker (1992) propose un concept de plus en plus important pour comprendre les valeurs écologiques de la biodiversité, posant l'hypothèse de redondance fonctionnelle au sein de groupes fonctionnels avec un grand nombre d'espèces. Certaines espèces ont des caractéristiques similaires ou identiques, et des réponses asynchrones aux changements environnementaux (Walker, 1992 ; Elmqvist et al., 2003). Elles contribuent au maintien de la stabilité de l'écosystème pendant une perturbation (Naeem, 1998 ; Gonzalez et Loreau, 2009 ; Thibaut et al., 2012). Dans notre étude, l'indice utilisé est l'originalité fonctionnelle, F_{ori}. Lorsque F_{ori} augmente, la redondance fonctionnelle diminue. Nos résultats montrent que le poisson-lion affecte la redondance fonctionnelle (-22 % pour les récifs avec poissons-lion à T4). Les modélisations n'ont pas montré d'effet significatif ($\chi^2 = 0,1076$, Df = 1, P = 0,7), mais le risque est présent. En l'absence de contrôle des populations de poissons-lion, les écosystèmes sont plus vulnérables aux autres perturbations environnementales en raison d'une perte de redondance fonctionnelle et de l'isolement des espèces.

La modification des indices illustre des changements au sein des communautés de poissons.

Les changements de communautés sont généralement observés à grande échelle, de manière brusque, et peuvent entraîner des bouleversements écologiques durables (Scheffer et al., 2001). En Martinique (Trégarot, 2010) comme dans l'ensemble du bassin caribéen (Jackson et al. 2014), les communautés benthiques connaissent des modifications majeures conduisant à une dominance des peuplements par les algues. Ces modifications écologiques sont souvent associées

aux effets des pressions anthropiques directes (Raffa et al., 2008 ; Jiao, 2008) et entraînent une altération des services écosystémiques (Failler et al., 2010 ; Crépin et al., 2012). Les changements de communautés sont des processus lents qui atteignent des points de non-retour souvent difficiles à détecter de façon précoce (Hugues et al., 2013), et conduisant vers de nouveaux états écologiques stables irréversibles (Scheffer et Carpenter, 2003). Même lorsque les effets de ces changements peuvent être limités par une intervention humaine rapide et précoce, les coûts et le temps requis pour inverser les transitions peuvent être prohibitifs (Collie et al., 2004 ; Biggs et al., 2009 ; Contamin et Ellison, 2009).

4.3 - Vers une écologie fonctionnelle prédictive adaptée au cas du poisson-lion

L'écologie fonctionnelle des communautés (utilisation des traits fonctionnels dans les modèles, Lavorel et Garnier, 2002), à l'interface entre environnement et fonctionnement des écosystèmes, donne des possibilités d'analyse de l'évolution des systèmes écologiques sous l'effet des changements globaux (Figure 36). La première étape consiste à identifier les stratégies fonctionnelles les plus vulnérables face à une perturbation identifiée, puis, dans un second temps, de modéliser l'évolution de la structure des communautés, et d'utiliser les résultats comme indicateurs des changements écosystémiques. La conceptualisation de tels modèles nécessitent des travaux de paramétrage des effets de l'environnement sur la composition des communautés et de l'effet des communautés sur les processus écosystémiques. Néanmoins, de tels modèles opérationnels sont décisifs pour anticiper les changements écologiques brutaux, et souvent irréversibles, dus à la disparition de certaines stratégies fonctionnelles clés (Villéger et al. 2008).

4.4 - Mobilité du poisson-lion, prospection et utilisation de l'habitat

Sur les 117 poissons-lion marqués, 27 individus (23 %) ont été re-capturés lors des visites ultérieures sur les récifs artificiels. Les taux de re-capture des individus marqués sont très variables dans les études sur la mobilité des poissons et dépendent de nombreux facteurs (Pollock et al., 2001). Le taux de 23 % est comparable à l'étude d'Akins et al. (2014), mais doit être interprété avec

prudence. Le fait de ne pas observer des poissons marqués peut s'expliquer par un certain nombre de facteurs, dont la perte du tag, la mortalité naturelle ou induite par l'opération de marquage, la difficulté à voir le tag selon la position du poisson-lion, le biofouling, et le non signalement des poissons-lion marqués par les plongeurs ou les chasseurs sous-marins qui les prélèvent.

Les résultats ont montré que les poissons-lion pouvaient se déplacer sur plusieurs centaines de mètres entre deux zones rocheuses, avec des passages importants au-dessus des herbiers, qu'ils fréquentent pour chasser.

A T0, la population de poissons-lion sur les RA était de 52 individus. Ces poissons ont colonisé les récifs artificiels en venant des zones environnantes et en parcourant des distances importantes. Dès le lendemain de la pose des récifs, certains individus adultes étaient déjà présents, relatant une activité importante de prospection et d'installation. Cent sept (107) poissons-lion ont été capturés sur les récifs "Contrôle-RA" à partir de T0.

Cinquante sept (57) poissons-lion ont été marqués sur les récifs "Traitement-RAPL" en mars 2017. Lors de la campagne T4 de juillet 2017, parmi les 35 individus capturés, seulement 6 individus avaient été marqués lors des campagnes précédentes, soit un taux de résidence dans les récifs de 10 % seulement.

Après la campagne de marquage en mars 2017, 60 individus ont été capturés sur les récifs "Contrôle-RA", et seulement 8 individus provenaient des récifs artificiels "Traitement-RAPL". Cela signifie que 87 % des poissons-lion présents sur les récifs artificiels proviennent des récifs naturels alentours, illustrant un fort taux de mobilité, mais aussi un déplacement entre les zones peu profondes (0 - 5 m) et les zones plus profondes (30 m).

Les tags externes sont rapidement couverts par un biofilm, limitant la lecture du numéro et l'identification de la couleur. Le suivi des poissons-lion à plusieurs intervalles de temps a été impossible, et seule la re-capture a permis d'identifier les poissons-lion.

Un problème majeur a été la présence avérée de chasseurs sous-marins en apnée, en toute illégalité dans le cantonnement de pêche de Case-Pilote et qui ont prélevé une quantité importante de poissons-lion sur les récifs artificiels, dont

certaines marqués par les tags. Malgré ce marquage externe avec le numéro de téléphone et le nom de l'association OMMM, aucun retour n'a été fait de la part des chasseurs. Cette activité de chasse régulière des poissons-lion a largement compromis les résultats du marquage externe et sans doute influencé nos résultats, en minimisant les effets significatifs de certains impacts associés à la présence du poisson-lion. Enfin, il était plus difficile de capturer vivant les poissons-lion sur les cayes naturelles étant donné leur comportement "craintif" à l'approche du plongeur. Ce comportement a déjà été montré dans une étude précédente (Côté et al., 2014) et confirmé par nos résultats sur le comportement avant/après marquage. Les Caye Vétiver et Caye Bécune sont des sites soumis à une forte pression de chasse en plongée bouteille, réalisée par les clubs de plongées inscrit sur l'arrêté préfectoral d'autorisation de la chasse au poisson-lion. Les enrochements côtiers sont eux fréquentés illégalement par des chasseurs sous-marins en apnée, qui se rendent régulièrement aussi sur la zone des récifs artificiels. Sur les récifs artificiels, des poissons-lion marqués ont régulièrement fuit au dessus de l'herbier à notre approche, dénotant un comportement typique de poissons-lion soumis à une pression de pêche à la foëne. Nous n'avons pas été en mesure de re-capturer des poissons-lion dans les milieux naturels où ils avaient été marqués. Un poisson-lion marqué sur le récif RAPL2 en mars 2017 a été capturé sur la caye Vétiver en octobre 2017 (Taille : 32 cm ; Croissance : + 9 cm en 8 mois ; Sexe : Mâle).

4.5 - De l'utilité des campagnes de chasse régulières en plongée

La mobilité des poissons-lion adultes favorise la colonisation très rapide des sites dans lesquels une niche écologique est vacante. En effet, la vitesse et le taux de recolonisation sont importants, avec en moyenne 4 individus par récif "Contrôle-RA", soit une biomasse de près de 2 kg/RA à chaque échantillonnage. C'est aussi le cas des sites régulièrement prospectés lors des campagnes de chasse en plongée sous-marine. Le contrôle des populations en Martinique nécessite une activité de pression continue et régulière sur les sites d'intérêts tels que les sites de plongées, les cantonnements de pêche... (cf. rapport POLIPA: Maréchal & Trégarot, 2015).

Des opérations de nettoyage ponctuelles, sous la forme de concours de chasse, ont un impact en terme de communication, mais sont peu efficaces en terme de réduction de l'impact du poisson-lion sur les communautés de poissons. Cette nouvelle étude apporte des éléments complémentaires aux travaux réalisés sur l'effet du contrôle régulier des populations de poisson-lion (Trégarot et Maréchal, 2015).

Sans contrôle des populations de poissons-lion, les résultats acquis sur les communautés de poissons en Martinique montrent des changements rapides décelables en quelques mois et pouvant avoir des répercussions majeures sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers. Ces données suggèrent qu'il faut poursuivre une lutte continue et régulière. Pour être efficace, celle-ci doit reposer sur le volontariat des clubs de plongée et des chasseurs sous-marins, afin de limiter l'expansion des peuplements de poissons-lion dans des zones contrôlées et délimitées.

Les résultats de nos études ne concernent que les populations de poissons-lion côtières. Les populations profondes sont quasi inconnues et le développement d'engins de pêches capables de mieux cibler les zones profondes (mésophotiques), non accessibles aux plongeurs en scaphandre, doit être une priorité avec l'activité de pêche professionnelle. A ce titre, des pistes de réflexion sont déjà en cours à l'étranger pour le développement d'engins de pêche plus sélectifs vis-à-vis du poisson-lion (Pitt et Trott, 2014 ; Gittings et al., 2017).

4.4 - Perspectives

La distribution des populations de poisson-lion dans les zones côtières peu profondes (0-30 m) de la Martinique a été étudiée au cours du programme POLIPA (Poisson-Lion Petites Antilles) porté par l'OMMM entre 2012 et 2014 (Trégarot et al., 2015, Maréchal & Trégarot, 2015). Nos résultats montrent un repeuplement permanent des habitats contrôlés par des individus mûres (en dehors des processus de recrutement des juvéniles). La dynamique de migration observée à petite échelle entre les Cayes du site Vétiver, les récifs artificiels et les enrochements côtiers dépasse 50 m, suggérant que les populations profondes de

poissons-lion (au-delà de 50 m) réapprovisionnent régulièrement les récifs peu profonds (0 - 30 m).

Les communautés mésophotiques supérieures (30 à 150 m) sont connectées physiquement et biologiquement aux récifs côtiers peu profonds (Slattery et al., 2011). Du fait de la continuité écologique (Andradi-Brown et al., 2016), et en raison de l'augmentation des stress environnementaux côtiers (Slattery et al., 2011), les habitats mésophotiques sont souvent présentés comme des zones refuges pour des groupes taxonomiques importants tels que les coraux, les éponges et les poissons (Bongaerts et al., 2010). Cette inter-connexion permettrait aux organismes marins dans des zones soumises à de fortes pressions de trouver un abri à plus grande profondeur (Pyle et al., 2016), mais aussi aux poissons-lion de recoloniser les habitats côtiers depuis les zones profondes, contribuant ainsi au maintien de fortes densités même dans les zones contrôlées par la chasse (apnée, scaphandre autonome).

Face à l'impact du poisson-lion mis en évidence dans cette étude et la dynamique des populations de poissons-lion en Martinique, la stratégie de lutte contre le poisson-lion doit être poursuivie. L'activité de chasse permet de maintenir une densité "acceptable" de poissons-lion, comme illustré par les récifs artificiels "Contrôle-RA" sur lesquels le poisson-lion n'a pas eu d'impact significatif. La notion de densité "acceptable" de poissons-lion devrait être explorée, ainsi que l'évaluation des densités de poissons-lion dans les récifs profonds en parallèle d'une ré-évaluation de leurs densités dans les habitats côtiers et de la connectivité avec les milieux profonds. La dynamique de repeuplement par récif/secteur géographique au regard de nouvelles données de ce type permettraient d'ajuster l'effort de chasse pour limiter l'impact écologique du poisson-lion en Martinique.

5 - Bibliographie

- Akaike, H. (1973) Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models. *Biometrika* 60, 255-265.
- Akins, J.L., Morris, J.A. et Green, S.J. (2014) In situ tagging technique for fishes provides insight into growth and movement of invasive lionfish. *Ecology and evolution* 4, 3768-3777.
- Albins M.A. et Hixon M.A. (2008) Invasive Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* reduce recruitment of Atlantic coral-reef fishes. *Marine Ecology Progress Series* 367, 233-238.
- Albins, M.A. (2011) Effects of the invasive Pacific red lionfish *Pterois volitans* on native Atlantic coral-reef fish communities. Thèse de doctorat, Oregon State University.
- Albins M.A. et Hixon M.A. (2011) Worst Case Scenario: Potential long-term effects of invasive predatory lionfish (*Pterois volitans*) on Atlantic and Caribbean coral reef communities. *Environmental Biology of Fishes*, DOI 10.1007/s10641-011-9795-1.
- Albins, M.A. (2013) Effects of invasive Pacific red lionfish *Pterois volitans* versus a native predator on Bahamian coral reef fish communities. *Biological Invasions* 15, 29-43.
- Anderson, M.J. (2006) Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62, 245-253.
- Andradi-Brown, D.A., Gress, E., Wright, G., Exton, D.A. et Rogers, A.D. (2016) Reef Fish Community Biomass and Trophic Structure Changes across Shallow to Upper-Mesophotic Reefs in the Mesoamerican Barrier Reef, Caribbean. *PLOS ONE* 11, e0156641.
- Ahrenholz, D.W. et Morris Jr., J.A., 2010. Larval duration of the lionfish *Pterois volitans* along the Bahamian Archipelago. *Environmental Biology of Fishes* 88, 305-309.
- Barbour, A.B., Allen, M.S., Frazer, T.K. et Sherman, K.D. (2010) Evaluating the potential efficacy of invasive lionfish (*Pterois volitans*) removals. *PLOS ONE* 6, 1-7.
- Baselga, A. (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography* 21, 1223-1232.
- Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J. et Leprieur, F. (2017) betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. *R package version 1.4-1*. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. et Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67, 1-48.
- Beisel, J.N., Usseglio-Polatera, P., Bachmann, V., et Moreteau, J.C. (2003) A comparative analysis of evenness index sensitivity. *International review of hydrobiology* 88, 3-15.

- Biggs R., Carpenter S.R. et Brock W.A. (2009) Turning back from the brink: Detecting an impending regime shift in time to avert it. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 106, 826-831.
- Bongaerts, P., Ridgway, T., Sampayo, E.M. et Hoegh-Guldberg, O. (2010) Assessing the 'deep reef refugia' hypothesis: focus on Caribbean reefs. *Coral Reefs* 29, 309-327.
- Botta-Dukát, Z. (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16, 533-540.
- Buisson, L., Grenouillet, G., Villeger, S., Canal, J. et Laffaille P. (2013) Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology* 19, 387-400.
- Calow, P. (1987) Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology* 1, 57-61.
- Canty, A. et Ripley, B. (2016) boot: Bootstrap functions (originally by Angelo Canty) <https://cran.r-project.org/web/packages/boot/boot.pdf>
- Cerino, D.S. (2010) Bioenergetics and trophic impacts of invasive Indo-Pacific lionfish. Rapport de Master, East Carolina University.
- Chalifour, J. (2014) BioHab : Implantation d'habitats artificiels légers. Rapport final, 29 p. + Annexes.
- Collie, J.S., Richardson, K., et Steele, J.H. (2004) Regime shifts: can ecological theory illuminate the mechanisms? *Progress in Oceanography* 60, 281-302.
- Contamin, R. et Ellison, A.M. (2009) Indicators of regime shifts in ecological systems: What do we need to know and when do we need to know it? *Ecological Applications* 19, 799-816.
- Côté, I. M. et Maljkovic, A. (2010) Predation rates of Indo-Pacific lionfish on Bahamian coral reefs. *Marine Ecology Progress Series* 404, 219-225.
- Côté, I.M., Green, S.J., Morris Jr., J.A., Akins, J.L. et Steinke, D. (2013) Diet richness of invasive Indo-Pacific lionfish revealed by DNA barcoding. *MEPS* 472: 249-256.
- Côté, I.M., Darling, E.S., Malpica-Cruz, L., Smith, N.S., Green, S.J., Curtis-Quick, J. et Layman, C. (2014) What Doesn't Kill You Makes You Wary? Effect of Repeated Culling on the Behaviour of an Invasive Predator. *Plos One* 9, e94248.
- Crépin, A.-S., Biggs, R., Polasky, S., Troell, M. et de Zeeuw, A. (2012) Regime shifts and management. *Ecological Economics* 84, 15-22.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B. et Norberg, J. (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1, 488-94.
- Elton, C.S. (2000) The ecology of invasions by animals and plants. *University of Chicago Press*.
- Failler, P., Pètre, E. et Maréchal J.-P. (2010) Valeur économique totale des récifs coralliens, mangroves et herbiers de la Martinique. *Études caribéennes* 1-23.
- Floeter, S.R., Halpern, B.S. et Ferreira, C.E.L. (2006) Effects of fishing and protection on Brazilian reef fishes. *Biological Conservation* 128, 391-402.

- Freshwater, D.W., Hines, A., Parham, S., Wilbur, A., Sabaoun, M., Woodhead, J., Akins, L., Purdy, B., Whitfield, P.E. et Paris, C.B. (2009) Mitochondrial control region sequence analyses indicate dispersal from the US East Coast as the source of the invasive Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* in the Bahamas. *Marine Biology* 156, 1213-1221.
- Froese, R. et Pauly, D. (2008). FishBase. <http://www.fishbase.org>
- Galanidi, M., Zenetos, A. et Bacher, S. (2017) Assessing the socio-economic impacts of five marine invasive fishes with the newly developed SEICAT methodology ,
- Gaston, K.J. et Blackburn, T.M. (2000) Pattern and process in macroecology. *Blackwell Science*, Oxford.
- Gittings, S.R., Fogg, A.Q., Frank, S., Hart, J.V., Clark, A., Clark, B., Noakes, S.E. et Fortner, R.L. (2017) Going deep for lionfish: designs for two new traps for capturing lionfish in deep water. *Marine Sanctuaries Conservation Series*, National Oceanic and Atmospheric Administration.
- Global Invasive Species Database (2017) Species profile: *Pterois volitans*. Consulté depuis <http://www.iucngisd.org/gisd/speciesname/Pterois+volitans> le 15-12-2017.
- Gonzalez, A. et Loreau, M. (2009) The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40, 393-414.
- Graham, N.A.J., Dulvy, N.K., Jennings, S. et Polunin, N.V.C. (2005) Size-spectra as indicators of the effects of fishing on coral reef fish assemblages. *Coral Reefs* 24,118-124.
- Green, S. et Côté, I.M. (2009) Record densities of Indo-Pacific lionfish on Bahamian coral reefs. *Coral Reefs* 28, 107-107.
- Green, S., Akins, J.L. et Côté, I.M. (2011) Foraging behaviour and prey consumption in the Indo-Pacific lionfish on Bahamian coral reefs. *Marine Ecology Progress Series* 433, 159-167.
- Green, S.J., Akins, J.L., Maljkovic, A. et Côté, I.M. (2012) Invasive Lionfish Drive Atlantic Coral Reef Fish Declines. *Plos One* 7, e32596.
- Griffin, J.N., Méndez, V., Johnson, A.F., Jenkins, S.R. et Foggo, A. (2009) Functional diversity predicts overyielding effect of species combination on primary productivity. *Oikos* 118, 37-44.
- Hamner, R.M., Freshwater, D.W. et Whitfield, P.E. (2007) Mitochondrial cytochrome b analysis reveals two invasive lionfish species with strong founder effects in the western Atlantic. *Journal of Fish Biology* 71, 214-222.
- Hawkins, J.P. et Roberts, C.M. (2003) Effects of fishing on sex-changing Caribbean parrotfishes. *Biological Conservation* 115, 213-226
- Heip, C. (1974) A new index measuring evenness. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 54, 555-557.
- Hughes, T.P., Linares, C., Dakos, V., van de Leemput, I.A. et van Nes, E.H. (2013) Living dangerously on borrowed time during slow, unrecognized regime shifts. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 149-155.

- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium. *Quantitative Biology* 22, 415-427.
- Iversen, G. et Norpoth, H. (1987) ANOVA. Newbury Park, CA: Sage.
- Jackson, J., Donovan, M., Cramer, K. et Lam, V. (2014) Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: 1970-2012. *Global Coral Reef Monitoring Network* - IUCN.
- Jiao, Y. (2008) Regime shift in marine ecosystems and implications for fisheries management, a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 19, 177-191.
- Jud, Z.R. et Layman, C.A. (2012) Site fidelity and movement patterns of invasive lionfish, *Pterois* spp., in a Florida estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 414, 69-74.
- Kulbicki, M., Beets, J., Chabanet, P., Cure, K., Darling, E., Floeter, S.R., Galzin, R., Green, A., Harmelin-Vivien, M. et Hixon, M. (2012) Distribution of Indo-Pacific lionfishes *Pterois* spp. in their native ranges: implications for the Atlantic invasion. *Marine Ecology Progress Series* 446, 189-205.
- Laliberté, E. et Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299-305.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. et Forbes, T. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12, 474-478.
- Lavorel, S. et Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545-556.
- Lavorel, S. (2014) L'écologie fonctionnelle pour comprendre la dynamique de la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. *Conférence publique, Académie des Sciences*, 21 janvier 2014.
- Loiseau, N. et Gaertner, J.C. (2015) Indices for assessing coral reef fish biodiversity: the need for a change in habits. *Ecology and evolution* 5, 4018-4027.
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S. et Villéger, S. (2015) How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography* 24, 728-740.
- Maréchal J.-P. et Trégarot E. (2015). Connaissances sur les populations de poisson-lion aux Antilles françaises et stratégie de lutte. Rapport de synthèse - projet POLIPA - Stratégie Nationale pour la Biodiversité. Observatoire du Milieu Marin Martiniquais. 42p.
- Mason, N.W., Mouillot, D., Lee, W.G. et Wilson, J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111, 112-118.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. et Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution* 21, 178-185.
- Mori, A.S., Furukawa, T. et Sasaki, T. (2013) Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews* 88, 349-364.

- Morris, J.A. et Akins, J.L. (2009) Feeding ecology of invasive lionfish (*Pterois volitans*) in the Bahamian archipelago. *Environmental Biology of Fishes* 86, 389-398.
- Morris, J.A., Shertzer, K.W. et Rice, J.A. (2010) A stage-based matrix population model of invasive lionfish with implications for control. *Biological Invasions* 13, 7-12.
- Morris, J.A., Sullivan, C.V. et Govoni, J.J. (2011) Oogenesis and spawn formation in the invasive lionfish, *Pterois miles* and *Pterois volitans*. *Scientia Marina* 75, 147-154.
- Mottet, M.G. (1985) Enhancement of the marine environment for fisheries and aquaculture in Japan. In *Artificial Reefs, Marine and Freshwater Applications*, pp. 13-112. Ed. by F. M. D'Itri. Lewis Publishing, Chelsea, MI, USA.
- Mougi, A. et Kondoh, M. (2012) Diversity of interaction types and ecological community stability. *Science* 337, 349-51.
- Mouillot, D., Graham, N.A., Villéger, S., Mason, N.W. et Bellwood, D.R. (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution* 28, 167-177.
- Naeem, S. (1998) Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation biology* 12, 39-45.
- Pitt, J. et Trott, T. (2014) Efforts to develop a lionfish-specific trap for use in Bermuda waters. *Proceedings of 66th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*. November 4-8 2013, Corpus Christi, Texas.
- Pollock, K.H., Hoenig, J.M., Hearn, W.S. et Calingaert, B. (2001) Tag reporting rate estimation: An evaluation of the high-reward tagging method. *North American Journal of Fisheries Management* 21, 521-532.
- Pyle, R.L., Boland, R., Bolick, H., Bowen, B.W., Bradley, C.J., Kane, C., Kosaki, R.K., Langston, R., Longenecker, K. et Montgomery, A. (2016) A comprehensive investigation of mesophotic coral ecosystems in the Hawaiian Archipelago. *PeerJ* 4, e2475.
- Raffa, K.F., Aukema, B.H., Bentz, B.J., Carroll, A.L., Hicke, J.A., Turner, M.G. et Romme, W.H. (2008) Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. *BioScience* 58, 501-517.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. et Dingemanse, N.J. (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews* 82, 291-318.
- Roberts, D.W. (2016) Labdsv: ordination and multivariate analysis for ecology. <https://cran.r-project.org/web/packages/labdsv/index.html>
- Rosenfeld, J.S. (2002) Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98, 156- 162.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C. et Walker, B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591-596.
- Scheffer, M. et Carpenter, S.R. (2003) Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 648-656.

- Schofield, P.J. (2009) Geographic extent and chronology of the invasion of non-native lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus 1758] and *P. miles* [Bennett 1828]) in the Western North Atlantic and Caribbean Sea. *Aquatic Invasions* 4, 473-479.
- Schulze, E.-D. et Mooney, H.A. (1994) Biodiversity and ecosystem function. *Springer Science & Business Media*.
- Schwarz, G. (1978) Estimating the dimension of a model. *The annals of statistics* 6, 461-464.
- Sherman, R.L., Gilliam, D.S. et Spieler, R.E. (2002) Artificial reef design: void space, complexity, and attractants. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 59, 196-200.
- Slattery, M., Lesser, M.P., Brazeau, D., Stokes, M.D. et Leichter, J.J. (2011) Connectivity and stability of mesophotic coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 408, 32-41.
- Smith, B. et Wilson, J.B. (1996) A consumer's guide to evenness indices. *Oikos*, 70-78.
- Spieler, R.E., Gilliam, D.S. et Sherman, R.L. (2001) Artificial substrate and coral reef restoration: what do we need to know to know what we need. *Bulletin of Marine Science*, 69(2): 1013-1030.
- Sutherland, W.J., Clout, M., Côté, I.M., Daszak, P., Depledge, M.H., Fellman, L., Fleishman, E., Garthwaite, R., Gibbons, D.W. et De Lurio, J. (2010) A horizon scan of global conservation issues for 2010. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 1-7.
- Thibaut, L.M., Connolly, S.R. et Sweatman H.P. (2012) Diversity and stability of herbivorous fishes on coral reefs. *Ecology* 93, 891-901.
- Tilman, D., Reich, P.B. et Knops, J.M. (2006) Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441, 629-32.
- Trégarot, E. (2010) Etat de santé des récifs coralliens de la Martinique d'après les données benthiques des suivis IFRECOR (2001-2009) et mise en place d'un protocole vidéo (application à Bonaire 2010). Rapport de Master 2, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6.
- Trégarot, E., Fumaroli, M., Arqué, A., Hellio, C., Maréchal, J.-P. (2015) First records of the red lionfish (*Pterois volitans*) in Martinique, French West Indies: monitoring invasion status through visual surveys. *Marine Biodiversity Records* 8, 1-7.
- Trégarot, E. et Maréchal, J.-P. (2014) Effect of Regular Culling on the Red Lionfish (*Pterois volitans*) Population in Martinique (FWI). *Proceedings of the 67th Gulf and Caribbean Fisheries Institute* November 3-7, 2014, Christ Church, Barbados.
- Tuomisto, H. (2012) An updated consumer's guide to evenness and related indices. *Oikos* 121, 1203-1218.
- IUCN (2017). Consultation document. IUCN standard classification of the impact of invasive alien taxa. Version 1, Mai 2017.
- Villéger, S., Norman, W., Mason, H. et Mouillot, D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290 - 2301.

- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernandez, D.F. et Mouillot, D. (2010) Contrasting changes in taxonomy vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological application* 20, 1512-1522.
- Villéger, S., Novack-Gottshall, P.M. et Mouillot, D. (2011) The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. *Ecology Letters* 14, 561-568.
- Villéger, S., Grenouillet, G. et Brosse, S. (2013) Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22, 671-681.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. et Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882-892.
- Vuong, Q.H. (1989) Likelihood ratio tests for model selection and non-nested hypotheses. *Econometrica: Journal of the Econometric Society*, 307-333.
- Walker, B.H. (1992) Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation biology* 6, 18-23.
- Whitfield, P.E., Gardner, T., Vives, S.P., Gilligan, M.R., Courtenay Jr., W.R., Ray, G.C., Hare, J.A., 2002. Biological invasion of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* along the Atlantic coast of North America. *Marine Ecology Progress Series* 235, 289-297.
- Wickham, H. (2009) ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. *Springer-Verlag New York*.
- Wilsey, B.J. et Potvin, C. (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: importance of species evenness in an old field. *Ecology* 81, 887-892.
- Wood, S.N. (2017) mgcv: Mixed GAM Computation Vehicle with Automatic Smoothness Estimation. *R package version 1.8-19*. <https://CRAN.R-project.org/package=mgcv>
- Zeileis, A. et Hothorn, T. (2002) Diagnostic Checking in Regression Relationships. *R News* 2(3), 7-10. URL <https://CRAN.R-project.org/doc/Rnews/>
- Zuur, A., Ieno, E., Walker, N., Saveliev, A. et Smith, G. (2009) Mixed effects models and extensions in ecology. *New York, NY: Spring Science and Business Media*.

Annexe 1 : Liste des espèces et traits fonctionnels

FISH_SP	FAMILLE	G_TROPH	N_TROPH	MOBILITY	FISH_SIZE	POSITION_WATER	SCHOOLING	ACTIVITY_PERIOD
Acanthurus_bahianus	Acanthuridae	Roving_Herbivore	2	1	30.1_50cm	BP	small	D
Acanthurus_coeruleus	Acanthuridae	Roving_Herbivore	2	1	30.1_50cm	BP	small	D
Amblycirrhitus_pinos	Cirrhitidae	Mobile_Invertivore	3,2	3	7.1_15cm	B	solitary	D
Apogon_maculatus	Apogonidae	Planktivore	3,5	3	7.1_15cm	BP	small	N
Balistes_vetula	Balistidae	Mobile_Invertivore	3,8	1	30.1_50cm	BP	solitary	D
Bodianus_rufus	Labridae	Mobile_Invertivore	3,7	2	30.1_50cm	BP	small	D
Cantherhines_macrocerus	Monacanthidae	Omnivore	3,1	1	30.1_50cm	BP	small	D
Canthigaster_rostrata	Tetraodontidae	Sessile_Invert_Feeder	3,3	1	7.1_15cm	BP	small	D
Caranx_ruber	Carangidae	Piscivore	4,3	1	30.1_50cm	BP	small	D
Cephalopholis_cruentata	Serranidae	Carnivore	4,3	2	15.1_30cm	B	solitary	N
Cephalopholis_fulva	Serranidae	Carnivore	4,1	2	15.1_30cm	B	solitary	N
Chaetodon_capistratus	Chaetodontidae	Sessile_Invert_Feeder	3,4	2	7.1_15cm	BP	solitary	D
Chaetodon_ocellatus	Chaetodontidae	Sessile_Invert_Feeder	3,7	2	7.1_15cm	BP	small	D
Chaetodon_striatus	Chaetodontidae	Sessile_Invert_Feeder	3,5	2	7.1_15cm	BP	small	D
Chromis_cyanea	Pomacentridae	Planktivore	3,7	1	7.1_15cm	BP	large	D
Chromis_multilineata	Pomacentridae	Planktivore	3	1	7.1_15cm	BP	large	D
Clepticus_parrae	Labridae	Planktivore	3,4	1	15.1_30cm	P	medium	DN
Coryphopterus_glaucifraenum	Gobiidae	Omnivore	2,7	3	1_7cm	B	small	D
Coryphopterus_personatus	Gobiidae	Planktivore	2,7	3	1_7cm	BP	medium	D
Cryptotomus_roseus	Scaridae	Roving_Herbivore	2	2	7.1_15cm	B	solitary	D
Decapterus_punctatus	Carangidae	Carnivore	4,4	1	15.1_30cm	P	large	D
Diodon_holocanthus	Diodontidae	Mobile_Invertivore	3,9	2	30.1_50cm	BP	solitary	N
Diodon_hystrix	Diodontidae	Mobile_Invertivore	3,7	2	50.1_80cm	BP	solitary	N
Elacatinus_evelynae	Gobiidae	Mobile_Invertivore	3,4	3	1_7cm	B	small	D
Elacatinus_genie	Gobiidae	Mobile_Invertivore	3,4	3	1_7cm	B	small	D
Equetus_punctatus	Sciaenidae	Mobile_Invertivore	3,5	3	15.1_30cm	BP	solitary	N
Gnatholepis_thompsoni	Gobiidae	Omnivore	2,3	3	1_7cm	B	small	D
Gymnothorax_miliaris	Muraenidae	Carnivore	3,9	2	30.1_50cm	B	solitary	DN
Gymnothorax_moringa	Muraenidae	Piscivore	4,5	2	50.1_80cm	B	solitary	DN
Haemulon_aurolineatum	Haemulidae	Mobile_Invertivore	4,4	2	15.1_30cm	BP	large	N
Haemulon_chrysargyreum	Haemulidae	Mobile_Invertivore	3,5	2	15.1_30cm	BP	large	N
Haemulon_flavolineatum	Haemulidae	Mobile_Invertivore	3,5	2	15.1_30cm	BP	large	N
Haemulon_macrostomum	Haemulidae	Mobile_Invertivore	3,3	2	15.1_30cm	BP	small	N
Haemulon_melanurum	Haemulidae	Mobile_Invertivore	2,2	2	15.1_30cm	BP	small	N
Haemulon_plumierii	Haemulidae	Mobile_Invertivore	3,8	2	30.1_50cm	BP	small	N
Haemulon_striatum	Haemulidae	Mobile_Invertivore	3,4	2	15.1_30cm	BP	large	N
Haemulon_vittata	Haemulidae	Planktivore	3,3	1	15.1_30cm	P	large	N
Halichoeres_bivittatus	Labridae	Mobile_Invertivore	3,8	2	15.1_30cm	BP	small	D
Halichoeres_cyanocephalus	Labridae	Mobile_Invertivore	3,6	2	7.1_15cm	BP	solitary	D
Halichoeres_garnoti	Labridae	Mobile_Invertivore	3,7	2	7.1_15cm	BP	small	D
Halichoeres_poeyi	Labridae	Mobile_Invertivore	3,7	2	7.1_15cm	BP	small	D

Halichoeres_sp	Labridae	Mobile_Invertivore	3,5	2	7.1_15cm	BP	small	D
Holacanthus_ciliaris	Pomacanthidae	Sessile_Invert_Feeder	3	2	30.1_50cm	BP	solitary	D
Holacanthus_tricolor	Pomacanthidae	Sessile_Invert_Feeder	3	2	15.1_30cm	BP	solitary	D
Holocentrus_adscensionis	Holocentridae	Mobile_Invertivore	3,1	2	15.1_30cm	BP	small	N
Lachnolaimus_maximus	Labridae	Mobile_Invertivore	4,2	2	50.1_80cm	BP	small	D
Lactophrys_triqueter	Ostraciidae	Omnivore	3,3	2	15.1_30cm	BP	solitary	D
Lutjanus_analis	Lutjanidae	Carnivore	3,9	2	50.1_80cm	BP	solitary	N
Lutjanus_buccanella	Lutjanidae	Carnivore	3,9	2	15.1_30cm	BP	small	N
Lutjanus_mahogani	Lutjanidae	Carnivore	4,3	2	15.1_30cm	BP	small	N
Lutjanus_synagris	Lutjanidae	Carnivore	3,8	2	15.1_30cm	BP	small	N
Mulloidichthys_martinicus	Mullidae	Mobile_Invertivore	3,2	1	15.1_30cm	BP	small	N
Myripristis_jacobus	Holocentridae	Planktivore	3,4	2	15.1_30cm	BP	medium	N
Neoniphon_marianus	Holocentridae	Mobile_Invertivore	3,6	2	7.1_15cm	BP	small	N
Nicholsina_usta	Scaridae	Roving_Herbivore	2	2	15.1_30cm	BP	small	D
Ocyurus_chrysurus	Lutjanidae	Carnivore	4	1	50.1_80cm	BP	small	N
Paranthias_furcifer	Serranidae	Planktivore	3,2	1	15.1_30cm	P	large	D
Pterois_volitans	Scorpaenidae	Piscivore	4,4	2	30.1_50cm	B	small	DN
Rypticus_saponaceus	Serranidae	Carnivore	4,1	2	15.1_30cm	B	solitary	N
Scarus_iseri	Scaridae	Roving_Herbivore	2	1	15.1_30cm	BP	medium	D
Scomberomorus_regalis	Scombridae	Piscivore	4,5	1	50.1_80cm	P	solitary	D
Scorpaena_plumieri	Scorpaenidae	Carnivore	3,6	3	30.1_50cm	B	solitary	DN
Seriola_rivoli	Carangidae	Piscivore	4,5	1	50.1_80cm	BP	small	D
Serranus_tigrinus	Serranidae	Mobile_Invertivore	3,5	3	7.1_15cm	BP	solitary	D
Sparisoma_radians	Scaridae	Roving_Herbivore	2	1	7.1_15cm	BP	small	D
Sparisoma_viride	Scaridae	Roving_Herbivore	2	1	30.1_50cm	BP	small	D
Sphyaena_barracuda	Sphyraenidae	Piscivore	4,5	1	50.1_80cm	P	solitary	D
Starksia_hassi	Labrisomidae	Omnivore	3,4	3	1_7cm	B	solitary	D
Stegastes_diencaeus	Pomacentridae	Territorial_Herbivore	2	3	7.1_15cm	B	solitary	D
Stegastes_partitus	Pomacentridae	Territorial_Herbivore	2	3	7.1_15cm	BP	medium	D
Stegastes_planifrons	Pomacentridae	Territorial_Herbivore	3,3	3	7.1_15cm	BP	solitary	D
Thalassoma_bifasciatum	Labridae	Planktivore	3,3	1	7.1_15cm	BP	small	D

Annexe 2 : Glossaire (Mouillot et al., 2013)

Trait : Toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique habituellement mesurable au niveau individuel.

Trait fonctionnel : Tout trait influençant directement la performance de l'organisme

Espace fonctionnel : Un espace multidimensionnel, où les axes sont des traits fonctionnels le long desquels les espèces sont placées en fonction de la valeur de leurs traits fonctionnels.

Richesse fonctionnelle : Le volume occupé par toutes les espèces d'une communauté dans un espace fonctionnel multidimensionnel (**FRic**).

Homogénéité fonctionnelle : Régularité dans la distribution des espèces d'une communauté, et leurs abondances relatives, dans un espace fonctionnel (**FEve**).

Divergence fonctionnelle : la proportion des espèces (en termes d'abondance) présentant les traits fonctionnels les plus extrêmes au sein d'une communauté (**FDiv**).

Dispersion fonctionnelle : Correspond à la distance moyenne de chaque espèce à la position moyenne (centroïde) de l'ensemble des espèces présentes d'après leurs abondances (**FDis**).

Originalité fonctionnelle : l'isolation des espèces d'une communauté dans l'espace fonctionnel (**FOri**).

Spécialisation fonctionnelle : la distance moyenne des espèces par rapport aux autres espèces d'une communauté dans l'espace fonctionnel (**FSpe**).

Annexe 3 : Arrêté portant concession d'utilisation du Domaine Public Maritime pour l'immersion de récifs artificiels



Direction de la mer de la Martinique

ARRETE N° 2014223-0007

**portant concession d'utilisation du Domaine Public Maritime en dehors des ports
au profit de l'Observatoire du Milieu Marin Martiniquais pour
l'immersion de récifs artificiels réalisée dans le cadre du projet PoLiPA**

**LE PREFET DE LA MARTINIQUE
Chevalier de l'Ordre National du Mérite**

VU le Code Général de la Propriété des Personnes Publiques

VU le Code du Domaine de l'État ;

VU le Code de l'Environnement ;

VU le décret n°2010-146 du 16 février 2010 modifiant le décret n° 2004-374 du 29 avril 2004 relatif aux pouvoirs des préfets, à l'organisation et à l'action des services de l'Etat dans les régions et départements ;

VU le décret n° 2010-1582 du 17 décembre 2010 relatif à l'organisation et aux missions des services de l'Etat dans les départements et les régions d'outre-mer, à Mayotte et à Saint-Pierre-et-Miquelon ;

VU la demande de concession déposée le 07 mars 2014 par l'Observatoire du Milieu Marin Martiniquais (OMMM) ;

VU l'avis favorable de la Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement de la Martinique, en date du 16 avril 2014 ;

VU l'avis de la Commission Nautique Locale du 06 mai 2014 ;

VU l'avis du Directeur Régional des Finances Publiques en date du 04 juin 2014 fixant les conditions financières ;

VU les conclusions de l'enquête publique ouverte en mairie de Case-Pilote du 01 au 31 juillet 2014 ;

VU l'avis réputé favorable du Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages marins consulté par courrier du 16 juin 2014 ;

Considérant les nuisances liées à la prolifération du poisson-lion en Martinique

Sur Proposition du Secrétaire Général de la Préfecture,

ARRETE

ARTICLE 1 : AUTORISATION

Dans le cadre d'un programme d'actions visant à lutter contre la prolifération du poisson-lion en Martinique, une "concession d'utilisation du Domaine Public Maritime en dehors des ports" est accordée à l'Observatoire du Milieu Marin Martiniquais représenté par son Président, Monsieur Bernard RENAUDIE, dont le siège social est domicilié à : 14 rue Chery Rosette Fond Lahaye – 97233 SCHOELCHER pour la mise en place de huit récifs artificiels à but scientifique dans le cantonnement de pêche de la commune de Case-Pilote, conformément au plan annexé au présent arrêté.

ARTICLE 2 : DEFINITION DE LA ZONE ET OBJET

Ces récifs ont pour but d'étudier le comportement du poisson-lion et d'évaluer quantitativement l'impact de l'invasion de cette espèce envahissante sur les poissons juvéniles autochtones.

Le périmètre de cette zone de 18,88 m² destiné à accueillir les huit récifs artificiels est délimité par les points A, B, C et D de coordonnées géographiques suivantes (Degrés Minutes Secondes) :

Périmètre d'étude	Latitude	Longitude
A	14°37'45.03" N	61°08'04.90" O
B	14°37'43.61" N	61°07'57.99" O
C	14°37'40.14" N	61°07'58.39" O
D	14°37'41.19" N	61°08'04.46" O

Les coordonnées géographiques des récifs artificiels (Degrés Minutes Secondes)

Récif artificiel	Latitude	Longitude
1	14°37'44,12" N	61°08'04.23" O
2	14°37'43.68" N	61°08'02.43" O
3	14°37'43.05" N	61°08'00.77" O
4	14°37'42.65" N	61°07'59.20" O
5	14°37'41.28" N	61°07'59.28" O
6	14°37'41.42" N	61°08'00.95" O
7	14°37'41.86" N	61°08'03.08" O
8	14°37'42.33" N	61°08'04.91" O

ARTICLE 3 : DUREE

La présente autorisation est accordée pour une durée de **10 (dix ans)** à compter de la date de signature du présent arrêté.

ARTICLE 4 : REDEVANCE DOMANIALE

Compte tenu du caractère d'intérêt général de cette étude, l'autorisation sollicitée est accordée à titre gratuit, en application de l'Article L 2125-1 du Code Général de la Propriété des Personnes Publiques.

ARTICLE 5 : PUBLICITE

Le présent arrêté sera publié au Recueil des Actes Administratifs de la Préfecture de la Martinique.

Il sera également affiché en mairie de Case-Pilote pendant une durée de 15 jours. Cette mesure de publicité sera certifiée par le maire.

ARTICLE 6 : Le Secrétaire Général de la Préfecture de la Martinique, et le maire de Case-Pilote sont chargés, chacun en ce qui les concerne, de l'exécution du présent arrêté dont copie sera adressée :

- au Maire de la Ville de Case-Pilote,
- au Directeur de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement de la Martinique (DEAL),
- au Directeur Régional des Finances Publiques de la Martinique,
- au Sous-Préfet de l'arrondissement de Saint-Pierre

Fort de France, le **11 AOUT 2014**

Le Préfet ,

Pour le Préfet et par délégation
le Secrétaire Général de la Préfecture
de la Région Martinique

Philippe MAFFRE