

# We Are Méditerranée

## Prospection et inventaire de la biodiversité sous-marine des substrats meubles infralittoraux



Station STARESO  
Pte de la Revellata – BP 33 – 20260 Calvi (Corse) - FRANCE  
Tel : +00 33 (0)6 86 22 32 61  
Email : [stareso@stareso.corsica](mailto:stareso@stareso.corsica)  
Site web : [www.stareso.com](http://www.stareso.com)

N° SIRET : 80540827500016  
Immatriculation au RCS : 805 408 275 RCS Bastia



We Are Méditerranée - Prospection et inventaire de la biodiversité sous-marine des substrats meubles infralittoraux



# We Are Méditerranée

## Prospection et inventaire de la biodiversité sous-marine des substrats meubles infralittoraux

Rapport final 2024 (E12-23)

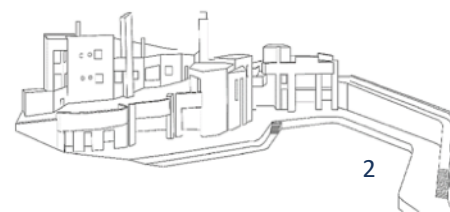


**Ce document doit être cité dans la littérature de la manière suivante :**

WOEHREL A.<sup>1</sup>, FULLGRABE L.<sup>1</sup>, CHABRIER N.<sup>1</sup>, LECOEUR G.<sup>2</sup>, & MARENGO M.<sup>1</sup> (2024). We Are Méditerranée : Prospection et inventaire de la biodiversité sous-marine des substrats meubles infralittoraux - Rapport final. Contrat STARESO/We Are Méditerranée. E12-23 : 118 pages

<sup>1</sup> : STARESO - STAtion de REcherches Sous-marines et Océanographiques de Calvi - Pte de la Revellata - BP 33 - 20260 Calvi (Corse) - FRANCE

<sup>2</sup> : Association We Are Méditerranée - 06300 Nice - FRANCE



# Institutions impliquées dans l'étude et contributions

## Association We Are Méditerranée

Commanditaire de l'étude, photographe sous-marin professionnel et plongeur hyperbare :

Greg Lecoeur - [greg@greglecoeur.com](mailto:greg@greglecoeur.com)

## Station STARESO

Directeur scientifique :

Michel Marengo - [m.marengo@stareso.corsica](mailto:m.marengo@stareso.corsica)

Conception scientifique, analyses de données, cartographie et rédaction du rapport:

Aubin Woehrel - [a.woehrel@stareso.corsica](mailto:a.woehrel@stareso.corsica)

Opérateurs scientifiques de terrain :

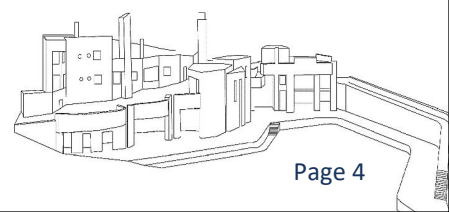
Noémie Chabrier - [noemiechabrier@gmail.com](mailto:noemiechabrier@gmail.com)  
(Mission à Saint-Florent)

Lovina Fullgrabe - [l.fullgrabe@stareso.corsica](mailto:l.fullgrabe@stareso.corsica)  
(Mission à Bastia)

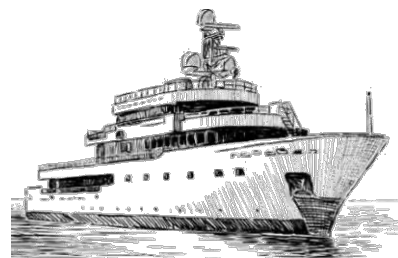
Michel Marengo - [m.marengo@stareso.corsica](mailto:m.marengo@stareso.corsica)  
(Mission à Bastia)

Aubin Woehrel - [a.woehrel@stareso.corsica](mailto:a.woehrel@stareso.corsica)  
(Missions à Bastia, Saint-Florent & Nice)

**Avec la participation logistique des clubs de plongée Chango Diving (Nice) et Marine Diving Center (Bastia).**

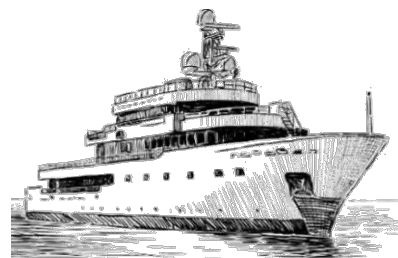


# Table des matières



|   |           |
|---|-----------|
| Résumé et synthèse graphique.....   | 7         |
| <b>I. Contexte de l'étude.....</b>  | <b>11</b> |
| 1. Le projet We Are Méditerranée.....   | 12        |
| 2. Fonds meubles du littoral méditerranéen.....                                     | 13        |
| 3. Variations nycthémerales.....  | 14        |
| 4. Les enjeux d'un milieu peu prospecté et mal connu : pressions et impacts.....    | 15        |
| <b>II. Objectifs de l'étude.....</b>  | <b>17</b> |
| 1. Objectifs généraux.....  | 18        |
| 2. Questionnements scientifiques.....   | 19        |
| <b>III. Méthodologie.....</b>   | <b>20</b> |
| 1. Plan d'échantillonnage global.....   | 21        |
| 1.1. Contexte spatial général : Corse & continent.....                              | 21        |
| 1.2. Unités spatiales de plongée.....   | 21        |
| 1.2.1. Sites.....   | 21        |
| 1.2.2. Zones.....   | 22        |
| 1.3. Echantillonnage par paramètre prédictif du nycthémère et de la profondeur..... | 22        |
| 2. Déroulement d'une plongée.....   | 27        |
| 3. Suivi spatial.....   | 29        |
| 3.1. Sur le terrain.....  | 29        |
| 3.2. Calcul des surfaces de prospection.....  | 29        |
| 4. Saisie, gestion et prétraitement des données.....                                | 31        |
| 5. Analyse de données et traitement statistique.....                                | 31        |
| 5.1. Description générale.....  | 31        |
| 5.2. Abondance.....   | 35        |
| 5.3. Composition.....   | 35        |
| 5.4. Diversité.....   | 35        |
| 5.5. Analyses Factorielles Multiples.....   | 35        |
| 5.6. Catégorisation affinée des types de communautés.....                           | 36        |
| 5.7. Taille des individus.....  | 37        |
| <b>IV. Résultats.....</b>   | <b>38</b> |
| 1. Abondance.....   | 39        |
| 1.1. Distributions.....   | 39        |
| 1.2. Abondance totale par condition.....  | 40        |
| 1.3. Modèle linéaire généralisé.....  | 41        |
| 2. Composition.....   | 44        |
| 2.1. Comparaison de la richesse selon les conditions de prospection.....            | 44        |
| 2.2. Abondances spécifiques absolues et relatives.....                              | 44        |

# Table des matières



|   |     |
|---|-----|
| 3. Diversité.....   | 48  |
| 3.1. Calcul des indices de diversité et corrélations.....   | 48  |
| 3.2. Modèles linéaires généralisés par indice.....  | 48  |
| 3.2.1. Modèle linéaire de la richesse spécifique.....   | 48  |
| 3.2.2. Modèle linéaire de l'indice de Shannon.....  | 51  |
| 3.2.3. Modèle linéaire généralisé de l'indice de Piélou.....  | 53  |
| 4. Analyses Factorielles Multiples.....   | 56  |
| 4.1. Analyse factorielle multiple de l'ensemble des plongées.....   | 56  |
| 4.2. Analyse factorielle multiple de la condition nyctémère de nuit.....  | 60  |
| 4.3. Analyse factorielle multiple de la condition nyctémère de jour.....  | 68  |
| 5. Taille des individus.....  | 77  |
| 5.1. Distributions de tailles générales.....  | 77  |
| 5.2. Distributions de tailles par espèces d'intérêt.....  | 80  |
| 5.3. Spectres de taille.....  | 80  |
| 6. Comportements particuliers et fonctionnalité.....  | 82  |
| 7. Rencontres d'exception.....  | 85  |
| 8. Fiches synthèse des communautés types infralittorales.....   | 88  |
| 9. Rappel des résultats principaux.....   | 96  |
| <br>  |     |
| V. Discussion.....  | 97  |
| 1. Les fonds meubles infralittoraux : des milieux riches et diversifiés au rythme nyctéméral marqué.....                              | 98  |
| 2. Une caractérisation des communautés des fonds meubles infralittoraux par composition d'espèces et paramètres environnementaux..... | 100 |
| 3. Des différences régionales sans distinction spatiale exclusive assurée.....  | 101 |
| 4. Des rencontres d'exceptions révélatrices d'un écosystème riche et diversifié à préserver.....                                      | 101 |
| 5. Les fonds meubles infralittoraux : des nurseries pour de nombreuses espèces.....   | 102 |
| 6. Caractéristiques des substrats meubles : des surfaces de l'herbier de cymodocée sous-estimées et une morphologie particulière..... | 103 |
| 7. Impacts anthropiques : des sources identifiées aux conséquences inconnues.....   | 105 |
| <br>  |     |
| VI. Conclusion.....   | 107 |
| <br>  |     |
| VIII. Bibliographie.....  | 109 |
| <br>  |     |
| IX. Annexes.....  | 113 |

# RÉSUMÉ & SYNTHÈSE GRAPHIQUE



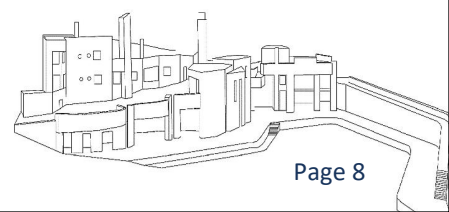
## Résumé

Les biocénoses des fonds meubles couvrent **la plus grande surface sous-marine côtière en Méditerranée** française entre 0 et 100 mètres de profondeur. Les communautés des fonds meubles sont traditionnellement étudiées par prélèvement de sédiments ou par diverses techniques de pêche tel que le chalutage. **Ces méthodologies** présentent néanmoins de **nombreux désavantages** : elles sont soit très localisées et ne considèrent que la macrofaune vivant au sein du sable, soit ne prennent en compte qu'une très grande surface sans considérer de nombreuses espèces pouvant fuir ou s'enfouir et sans considérer les variations de communautés à plus fine échelle spatiale.

Afin de compenser le grand manque de connaissances des fonds meubles, peu étudiés probablement dû à leur aspect faiblement attrayant de jour, l'expédition *We Are Méditerranée - étude des fonds meubles* - initie une **approche scientifique plus précise de la caractérisation des communautés biologiques** des fonds meubles infralittoraux par observation *in situ* des organismes de plus de 5 centimètres en **plongée sous-marine**. Onze zones ont été prospectées sur le continent métropolitain aux alentours de Nice, ainsi qu'en Corse, aux alentours de Bastia et Saint-Florent. Chacune des zones sélectionnées à partir d'une cartographie préétablie des biocénoses benthiques est prospectée **de nuit et de jour à 5 et 10 mètres de profondeur**. Le **type de substrat** et les **biocénoses adjacentes** sont relevées lors des plongées afin d'obtenir des informations plus précises sur les conditions locales. Tous les individus rencontrés sont **dénombrés**, leur **taille** estimée à  $\pm 2$  centimètres et sont **identifiés à l'espèce**, en utilisant des photographies sous-marines en appui. L'obtention des tracés GPS du parcours des plongeurs permet de calculer les **abondances surfaciques** des espèces rencontrées.

Les fonds meubles infralittoraux peu profonds se sont révélés beaucoup plus **riches et diversifiés** qu'attendu. L'**abondance totale** ainsi que la **diversité** sont significativement **plus élevés la nuit que le jour**. Le **nycthémère** (alternance du jour et de la nuit) est le paramètre principal distinguant les diverses communautés de ces milieux. L'abondance augmente avec la profondeur bien que les **zones peu profondes** soient **riches en juvéniles**. La combinaison du nycthémère, de la profondeur, du type de substrat ainsi que des biocénoses de proximité permet de distinguer **7 communautés-types** au sein des fonds meubles infralittoraux qui sont caractérisées de la manière suivante : 1) Milieu sableux peu profond de jour ; 2) Milieu sableux profond éloigné de la Posidonie de jour ; 3) Milieu sableux profond proche de la Posidonie de jour ; 4) Milieu vaseux de jour ; 5) Milieu sableux peu profond de nuit ; 6) Milieu sableux profond de nuit et 7) Milieu vaseux de nuit. Ces communautés sont illustrées dans la synthèse graphique. De nombreuses espèces adoptent des **comportement d'enfouissement** dans le substrat, expliquant une grande partie des différences nycthémérales. Des juvéniles d'espèces très diverses, dont certaines d'intérêt commercial, ont été observés en grande quantité. Ainsi les fonds meubles font office de **nurseries**, vitales au fonctionnement des biocénoses côtières voire même de la colonne d'eau du large. Plusieurs rencontres d'**organismes d'exception**, tels qu'une grande pastenague épineuse (*Bathytoshia centroura*), des juvéniles de mérrou blanc (*Epinephelus aenus*) et un rémora rayé (*Echeneis naucrates*), suggèrent une fonctionnalité de **zone d'alimentation** ainsi que d'**habitat** pour de **grands prédateurs et espèces rares**. En outre, une proportion non négligeable d'**organismes animaux à vie fixée** est observée dans ces milieux.

Ces divers éléments illustrent l'**importance sous-estimée** des fonds meubles infralittoraux dans le fonctionnement général du littoral méditerranéen. Une prise en considération des divers **impacts anthropiques** peu connus sur ces milieux est absolument nécessaire, notamment au vu de la tendance actuelle à déplacer des aménagements depuis les biocénoses emblématiques bien étudiées tels que les herbiers de posidonie (*Posidonia oceanica*) vers les fonds meubles. Cette étude a finalement permis de combiner la science à l'art en réalisant des **prises de vue de haute qualité** des organismes rencontrés. Ces photographies permettront de **sensibiliser le grand public et les gestionnaires** à la richesse insoupçonnée des fonds meubles infralittoraux afin d'initier notamment des réflexions quant aux potentiels impacts des activités humaines sur ces biocénoses et des mesures à prendre pour les éviter.



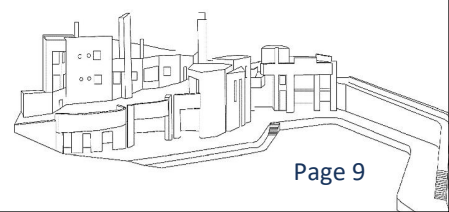
## Abstract

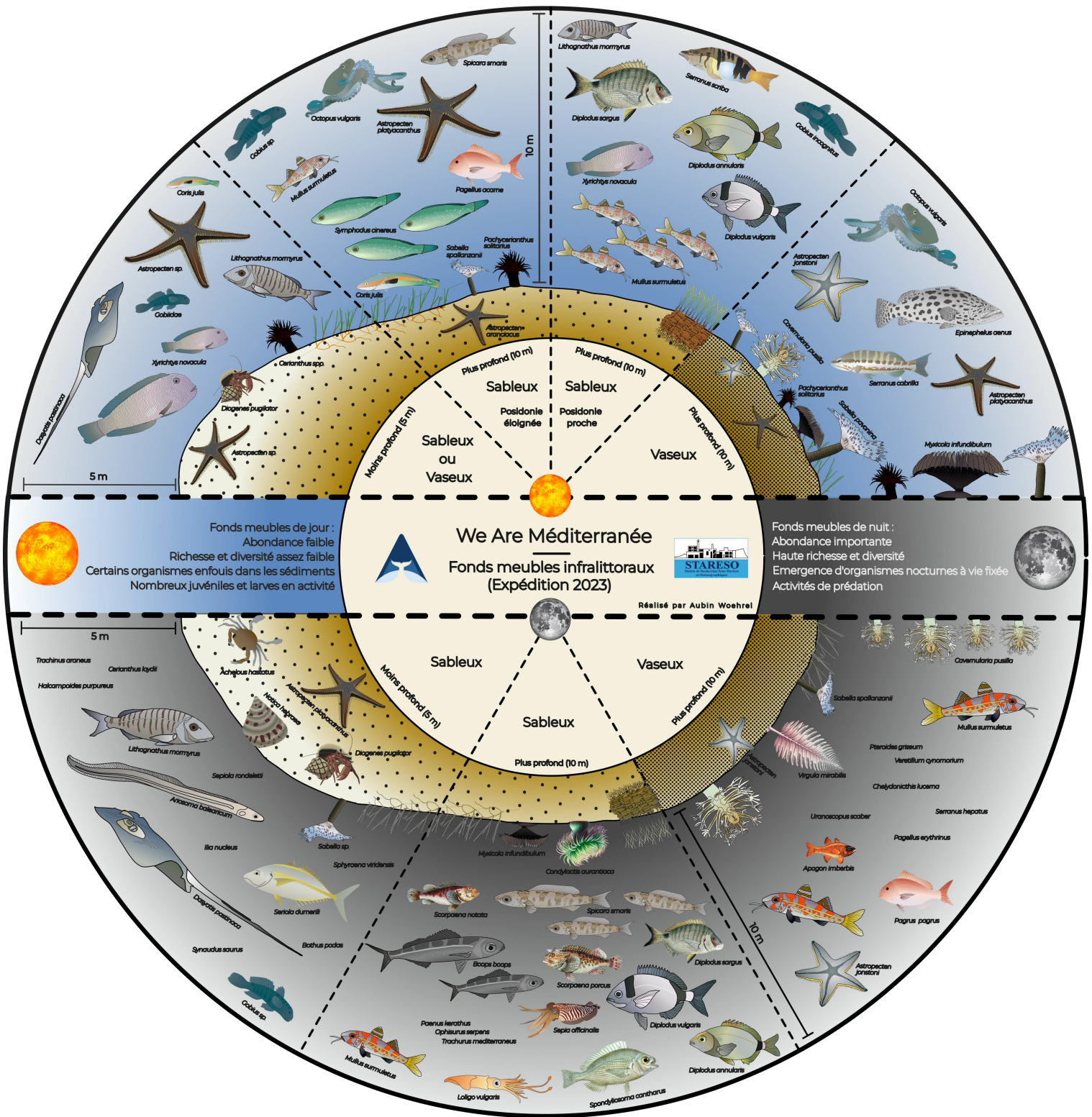
Soft-bottom biocenosis cover the **largest coastal underwater area in the French part of the Mediterranean sea** between 0 and 100 meters depth. Soft-bottom communities have traditionally been studied using sediment sampling or various fishing techniques such as trawling. However, these **methodologies** have **many disadvantages**: they are either very localized and only consider the macrofauna living within the sand, or they only take into account a very large study surface without considering the many species that may escape or burrow themselves as well as considering variations in communities on a finer spatial scale.

In order to compensate for the great lack of knowledge about soft bottoms not well studied probably due to their unattractive appearance during the day, the We Are Méditerranée expedition - a study of soft bottoms - is initiating a **more precise scientific approach in order to characterize the biological communities** of infralittoral soft bottoms through *in situ* **scuba diving** observations of organisms larger than 5 centimeters. Eleven areas were surveyed on mainland France, around Nice, and in Corsica, around Bastia and Saint-Florent. Each of the areas selected on the basis of a pre-established map of benthic biocenoses is surveyed **by night and day at depths of 5 and 10 meters**. **Substrate type** and **adjacent biocenosis** are written down during dives in order to obtain more precise information on local environmental conditions. All individuals encountered are **counted**, their **size** estimated at  $\pm 2$  centimeters and are also **identified to the species level**, using underwater photographs as an additional support to the *in situ* identification. GPS plots of the divers' routes are also used to calculate the **surface abundance** of the species encountered.

The shallow infralittoral soft bottoms turned out to be **much richer and more diverse** than expected. **Total abundance** and **diversity** were significantly **higher at night than during the day**. The **diel cycle** is the main parameter distinguishing the various communities in these environments. Abundance increases with depth, although **shallow areas are richer in juveniles**. The combination of diel cycle conditions, depth, substrate type and nearby biocenosis allows us to distinguish **7 types of communities** on infralittoral soft bottoms, which are characterized as follows: 1) Shallow sandy environment by day; 2) Deep sandy environment far from Posidonia by day; 3) Deep sandy environment close to Posidonia by day; 4) Muddy environment by day; 5) Shallow sandy environment by night; 6) Deep sandy environment by night and 7) Muddy environment by night. These communities are illustrated in the graphical summary. Many species **bury themselves in the substrate**, which explains a large proportion of the diel differences. Juveniles of a wide variety of species, including some of commercial interest, were observed in large numbers. Soft bottoms act as **nurseries**, vital to the functioning of coastal biocenosis and even probably offshore water column communities. Several **exceptional encounters**, such as a large roughtail stingray (*Bathytoshia centroura*), juveniles of white grouper (*Epinephelus aenus*) and a striped remora (*Echeneis naucrates*), suggest that the soft-bottoms function as **feeding areas** and **habitats for large predators** and as well as **rare species**. In addition, a significant proportion of **fixed-living animal organisms** were observed in these environments.

These various factors illustrate the **underestimated importance** of subtidal soft bottoms in the overall functioning of the Mediterranean benthic coastline. It is absolutely essential to take into account the various understudied **anthropogenic impacts** on these environments, particularly in view of the current trend to relocate human infrastructures from well-studied emblematic biocenosis such as *Posidonia oceanica* meadows to soft bottoms. In addition to the scientific prospects, this study made it possible to **combine science and art** by taking **high-quality photographs** of the organisms encountered. These photographs will help to **raise awareness among the general public and managers** of the unsuspected richness of the subtidal soft bottoms. These photographs have the potential to stimulate thought-processes and debates regarding the potential human impacts on these soft-bottoms as well as prompt considerations of appropriate measures.





Synthèse graphique des sept communautés-types des fonds meubles infralittoraux définies par l'analyse des observations réalisées sur l'ensemble des plongées de l'étude *We Are Méditerranée - fonds meubles infralittoraux*. Ces communautés correspondent aux caractéristiques suivantes : 1) Milieu sableux peu profond de jour ; 2) Milieu sableux profond éloigné de la Posidonie de jour ; 3) Milieu sableux profond proche de la Posidonie de jour ; 4) Milieu vaseux de jour ; 5) Milieu sableux peu profond de nuit ; 6) Milieu sableux profond de nuit et 7) Milieu vaseux de nuit. La variation de profondeur est représentée par une colonne d'eau plus ou moins importante, où le bord extérieur du cercle le plus large représente la surface et la zone jaune/beige le substrat. Les espèces dessinées correspondent à celles qui sont les plus caractéristiques d'une communauté, sans pour autant que ces espèces soient nécessairement les plus abondantes. En cas d'abondance surfacique particulièrement importante, plusieurs individus de la même espèce sont représentés dans la communauté correspondante. Le nyctémère étant le paramètre structurant principal, les communautés de nuit sont représentées sur la partie inférieure et celles du jour sur la portion supérieure.

# CONTEXTE DE L'ÉTUDE



## 1. Le projet We Are Méditerranée

Le projet We Are Méditerranée a pour vocation de redonner vie à une **perception positive de la mer Méditerranée** au grand public malgré une réputation entachée par les impacts anthropiques des dernières décennies, tout en contribuant aux connaissances scientifiques du patrimoine vivant insoupçonnée au sein de cette mer unique.

L'**expédition PELAGOS**, première du projet We Are Méditerranée, se veut d'atteindre ses objectifs par le truchement d'une synergie de l'Art et de la Science au travers de la photographie et de l'étude de différents compartiments écosystémiques. L'expédition prend place au sein du **sanctuaire Pelagos**, une aire marine protégée entre la France, la principauté de Monaco et l'Italie dédiée à la protection des mammifères marins et leur cortège d'espèces protégées (Fig. 1).



**01** Cartographie simplifiée de la délimitation spatiale du sanctuaire Pelagos (<https://pelagos-sanctuary.org/fr/>).

L'expédition est subdivisée en **quatre études**, chacune ayant une approche particulière à l'exploration et la quantification de la biodiversité de la mer Méditerranée. Les études 1, 2 et 4 se focalisent sur le milieu pélagique côtier et hauturier (Fig. 2) via une combinaison d'approches d'océanographie traditionnelle, de méthodologies plus récentes telles que l'ADN environnemental et d'expéditions à la recherche d'organismes marins de grande taille, notamment les cétacés.



**02** Catamaran utilisé pour les premières expéditions We Are Méditerranée.

L'étape 3 de la mission We Are Méditerranée se distingue des autres par la prospection de milieux benthiques côtiers. Cette étude se focalise sur les **fonds meubles infralittoraux**, notamment les fonds sableux (Fig. 3). Peu connus malgré leur présence surfacique majoritaire au sein de la diversité des écosystèmes méditerranéens entre 0 et 100 mètres de profondeur, les substrats meubles font l'objet d'un **grand manque de connaissances quant à leur diversité et leur fonctionnement**. Ce manque de connaissances est non seulement constaté en Méditerranée au vu de l'absence de publication scientifique basée sur des observations *in situ*, mais l'est aussi à l'échelle internationale au vu de la très modeste littérature portant sur le sujet.



**03** Illustration type d'un substrat meuble infralittoral sableux observé de jour, offrant parfois des rencontres particulières malgré son aspect peu riche en vie.

## 2. Fonds meubles du littoral méditerranéen

Les milieux à substrats meubles font partie des biocénoses catégorisées par la cartographie exhaustive d'Andromède océanologie des côtes méditerranéennes françaises (Andromède Océanologie, 2018). Plus spécifiquement, cette cartographie subdivise les substrats meubles en deux sous catégories (Tableau 1): les **substrats meubles infralittoraux** qui représentent **38%** de la surface totale cartographiée ainsi que les **substrats meubles circalittoraux** qui représentent **25%** de la surface totale. L'ensemble des substrats meubles représente ainsi la **majorité (63 %) de la surface côtière méditerranéenne française sous-marine entre 0 et 100 mètres de profondeur** avec une prédominance de substrats meubles infralittoraux. Ainsi, les fonds meubles infralittoraux représentent à eux seuls une **surface plus importante que les herbiers de *Posidonia oceanica*** (28% de la surface totale) malgré une attention des communautés scientifiques et de décisionnaires généralement plus centrée sur l'étude des herbiers.

01

**Surfaces des biocénoses marines catégorisées cartographie d'Andromède Océanologie entre 0 et 100 mètres de profondeur. Adapté de Holon et al., 2015.**

| Habitat / Biocénose                 | Aire (ha)      | Aire relative (%) |
|-------------------------------------|----------------|-------------------|
| Blocs rocheux du large              | 21             | 0,01              |
| Habitats artificiels                | 109            | 0,05              |
| Galets infralittoraux               | 169            | 0,07              |
| <i>Cymodocea nodosa</i>             | 446            | 0,19              |
| <i>Zostera marina &amp; noltii</i>  | 571            | 0,25              |
| Coralligène                         | 1 762          | 0,76              |
| Matte morte                         | 5 173          | 2,24              |
| Algues photophiles                  | 10 605         | 4,58              |
| <b>Fonds meubles circalittoraux</b> | <b>58 049</b>  | <b>25,08</b>      |
| <i>Posidonia oceanica</i>           | 65 817         | 28,44             |
| <b>Fonds meubles infralittoraux</b> | <b>88 716</b>  | <b>38,33</b>      |
| <b>Total</b>                        | <b>231 438</b> |                   |

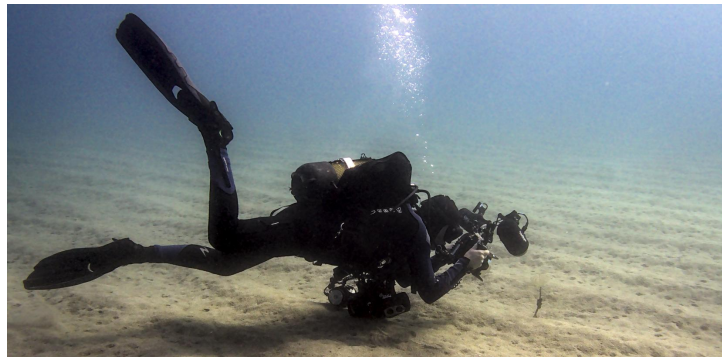
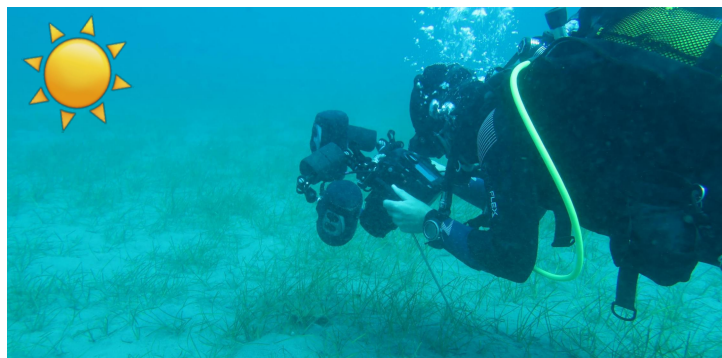
Les communautés de **macro-benthos** sur substrats meubles sont assez bien étudiées lorsqu'il s'agit d'organismes directement en contact avec le substrat ou qui y vivent enfouis et qui n'ont pas ou peu de capacités de déplacement lors des prélèvements scientifiques. Les communautés de macrobenthos ont par exemple été étudiés dans le golfe du Lion (Labruno et al., 2008) et dans la baie de Calvi (Donnay et al., 2014), ou pour des taxons plus spécifiques sur des périodes longues tel que les polychètes à l'embouchure du Rhône (Salen-Picard & Arlhac, 2002). Les communautés de macrobenthos sont aussi parfois étudiées à des profondeurs bien plus importantes comme par exemple au niveau des substrats sableux dans le bassin Levantin de 100 à 1900 mètres de profondeur (Lubinevsky et al., 2017) ou sur la façade méditerranéenne française lors des prélèvements réalisés par la STARESO pour la DCE (Directive Cadre de l'Eau) tous les trois ans (DCE-Benthos, 2012-2020).

Un article cherchant à évaluer les distributions spatiales des organismes benthiques en lien avec la morphologie des ondulations de sable sous-marines expose de manière pertinente les contraintes des méthodes généralement utilisées pour étudier ce macrobenthos (Dahmvelde et al., 2018). Les méthodes classiques utilisent des bennes à sédiments ou des carottages qui ne donnent que des informations portant sur la communauté endobenthique (i.e. vivant au sein du substrat) à un point très précis (Rees et al., 2007). En conséquence, **les espèces mobiles et plus larges sont omises de l'écosystème avec ces méthodes de prélèvement**. D'autres techniques compensent cette limite en ratissant les fonds meubles pour prélever une plus large proportion d'organismes avec notamment l'utilisation de traîneaux et chaluts sous-marins (Callaway et al., 2002; Witbaard et al., 2013). Ces méthodes ne permettent néanmoins pas d'être spatialement très précis, l'ensemble de l'échantillon analysé correspondant à une surface prélevée relativement grande. De même, le chalutage a un certain impact sur le substrat au vu de la méthode de prélèvement destructrice. Certains systèmes plus récents permettent d'analyser la distribution spatiale des communautés benthiques de fonds meubles de manière plus précise en utilisant des caméras (Sheehan et al., 2010; Spencer et al., 2005) évitant d'abîmer les fonds prospectés. Pourtant, ces méthodes non destructrices ne semblent pas mises en place pour les milieux côtiers peu profonds.

### 3. Variations nycthémérales

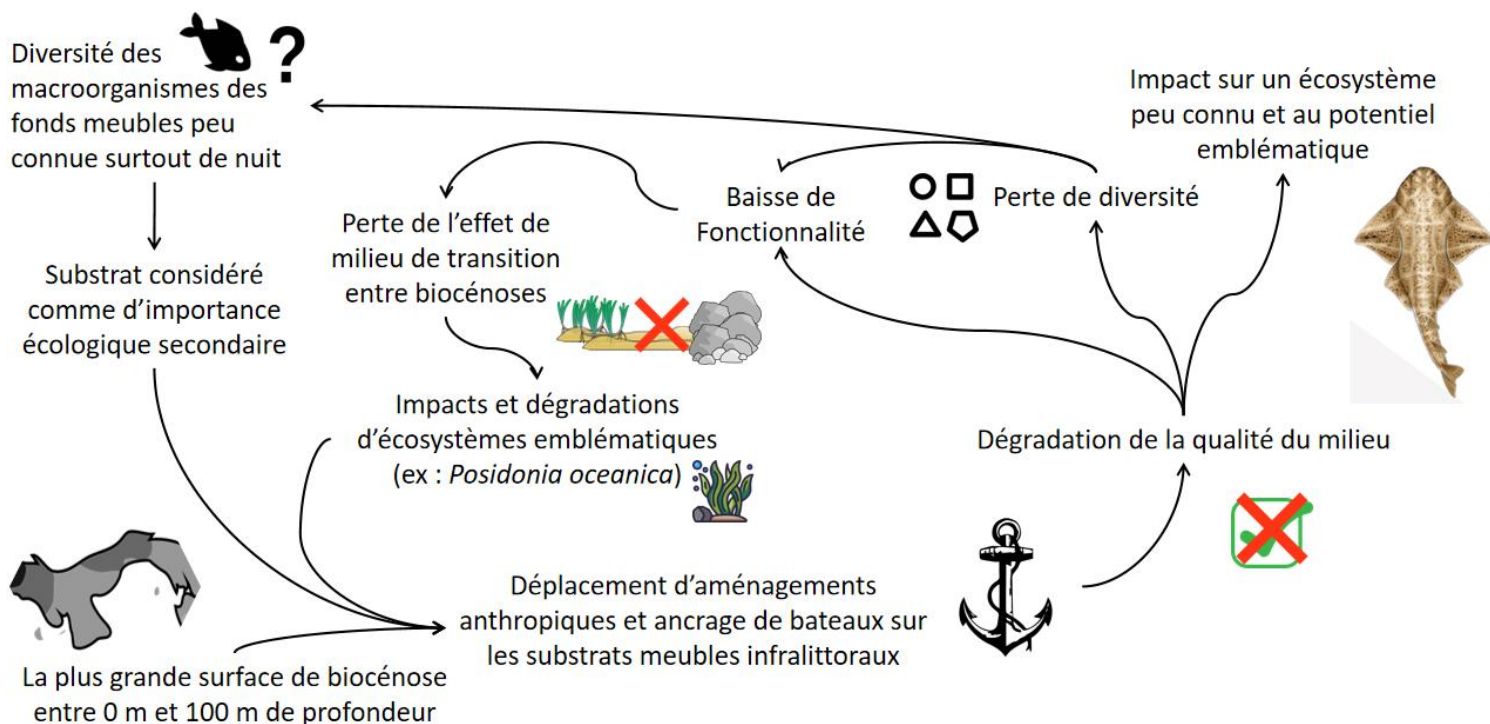
Au delà de ces considérations techniques, le peu de connaissances à propos des communautés associées aux substrats meubles côtiers peu profonds a probablement pour origine **l'apparence dénuée de vie de ces milieux lors de la journée**, limitant l'intérêt d'y faire des campagnes scientifiques en comparaison à ceux d'apparence plus riche en journée tels que les herbiers de posidonie, les tombants rocheux, et les sites à gorgones. Néanmoins, il est possible que la richesse, la diversité et la fonctionnalité des fonds meubles peu profonds évolue de manière importante au fil de la journée. En effet, des fortes différences d'abondances ichtyologiques ont été constatées au fil d'un **cycle de 24 heures** dans la mer Adriatique Centrale par prélèvements par chalut de nuit et de jour au dessus de substrats meubles (Soldo & Paliska, 2023). De manière générale, il est reconnu que les rythmes biologiques des populations ichtyologiques côtières où le marnage est faible sont principalement influencés par l'irradiance solaire, ce qui implique donc un **rythme nycthéméral** (Chennu et al., 2017). Néanmoins ces suivis n'impliquent jamais **d'observations *in situ* par des opérateurs sous-marins**, ces derniers identifiant pourtant plus facilement les individus et les comportements *in situ* tout en ayant une capacité d'observation d'organismes lointains plus adaptées qu'un ROV.

En dehors du cadre scientifique, des observations nocturnes rapportées par la communauté des plongeurs récréatifs suggèrent que ces substrats meubles connaissent une **activité biologique plus intense pendant la nuit** (Fig. 4). Certains plongeurs photographes professionnels reconnus tels que Stéphane Jamme (Association Les Aquanautes) et Greg Lecoeur plongent en effet depuis plus d'une dizaine d'années sur les substrats sablo-vaseux de la côte d'Azur, dont notamment la baie des Anges. Plus récemment, des plongeurs photographes tels que Pierre-Jean Beaux et Stéphane Le Gallais effectuent régulièrement des plongées de nuit sur milieux sableux sur certaines plages de Corse, rapportant parfois des images d'observations d'intérêt scientifique. Depuis 2023, la station STARESO mène aussi un projet de recherche en cours sur les **milieux sableux de la baie de Calvi**. De fortes variations entre la nuit et le jour ont été visuellement constatées dans les communautés locales de la baie. **Les variations nycthémérales sont ainsi une des clé de compréhension de la diversité de ces écosystèmes particuliers que sont les substrats meubles infralittoraux.**



04

Photographies illustratives des phases de prises de vues lors de la mission We Are Méditerranée - substrats meubles selon le nycthémère (Nuit & Jour).



## 05 Problématiques liées aux fonds meubles infralittoraux en Méditerranée.

### 4. Les enjeux d'un milieu peu prospecté et mal connu : pressions et impacts

Les habitats sous-marins côtiers sont soumis à diverses pressions anthropiques. Ces pressions peuvent être séparées en plusieurs catégories telles que l'urbanisation, l'effet de la population, l'érosion côtière, l'artificialisation des côtes, la pêche, les effluents industriels, l'ancrage des bateaux, les effluents urbains, l'aquaculture et l'agriculture, etc. Bien que peu connus en terme de diversité ichtyologique et grands organismes benthiques, les substrats meubles sont pour autant potentiellement menacés d'**activités anthropiques** aux impacts dont les effets de dégradations sur ces substrats sont méconnus. En effet, le **déplacement d'infrastructures humaines** telles que les zones de mouillage et les aménagements portuaires en dehors des compartiments emblématiques comme l'herbier de posidonie se fait souvent au détriment des substrats meubles. Or, les impacts potentiels de tels aménagements et infrastructures sont peu, sinon pas connus (Fig. 5).

La synthèse des pressions biologiques et impacts associées par composante de l'écosystème issue de l'équipe de coordination DCSMM en 2012 (AAMP, Equipe de coordination DCSMM, 2012) évoque quelques pressions à impacts significatifs élevés sur

les biocénoses infralittorales des habitats de substrat meuble. Celles-ci sont par exemple l'abrasion par la pêche et le mouillage de plaisance, l'extraction du sable pour le rechargement des plages et la colonisation des substrats meubles infralittoraux par les caulerpes qui modifient le substrat et entrent en compétition avec d'autres algues benthiques.

Des **scores d'impacts spatialisés** ont été calculés dans la littérature à fine échelle sur une maille de 20 mètres par 20 mètres en prenant en compte l'ensemble de ces diverses pressions existantes (Holon et al., 2015). L'**indice moyen de scores d'impact** pour la biocénose de substrats meubles infralittoraux est de valeur intermédiaire (2.88) mais est néanmoins **plus important que celui des herbiers de posidonie** (2.79), des habitats artificiels (2.56) et des habitats coralligènes (1.83). Ainsi les substrats meubles infralittoraux sont exposés à diverses pressions anthropiques plus importantes que pour les herbiers de posidonie. Pourtant, ces herbiers sont beaucoup plus étudiés dû à leur contribution bien connue au littoral méditerranéen (Pergent-Martini et al., 2021 ; Capasso et al., 2024) ainsi qu'à leur capital naturel non négligeable (Vassallo et al., 2013 ; Rigo et al., 2021).

Tous ces impacts sur les substrats meubles ont possiblement un **effet délétère sur leur diversité et fonctionnalité**. Les effets des pressions anthropiques sur les habitats benthiques de substrats meubles sont relativement bien étudiés en Méditerranée pour les organismes benthiques vivant au sein du substrat (Tomassetti et al., 2009 ; Boudaya et al., 2019 ; Mosbahi et al., 2019). Les informations concernant les **perturbateurs anthropiques sur la composition des communautés d'espèces** benthiques ou démersales de grande taille associées aux substrats meubles peu profonds **sont quasi-inexistantes dans la littérature scientifique**. Il est envisageable que ces impacts anthropiques puissent engendrer une baisse de fonctionnalité de l'ensemble de l'écosystème tout en engendrant un risque pour des espèces endémiques de ces substrats meubles peu ou mal quantifié. Avant toute considération d'étude d'impact, il est en premier lieu important **d'étudier et de connaître la composition et la diversité des communautés caractéristiques des substrats meubles encore peu connues par la communauté scientifique**.



# OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

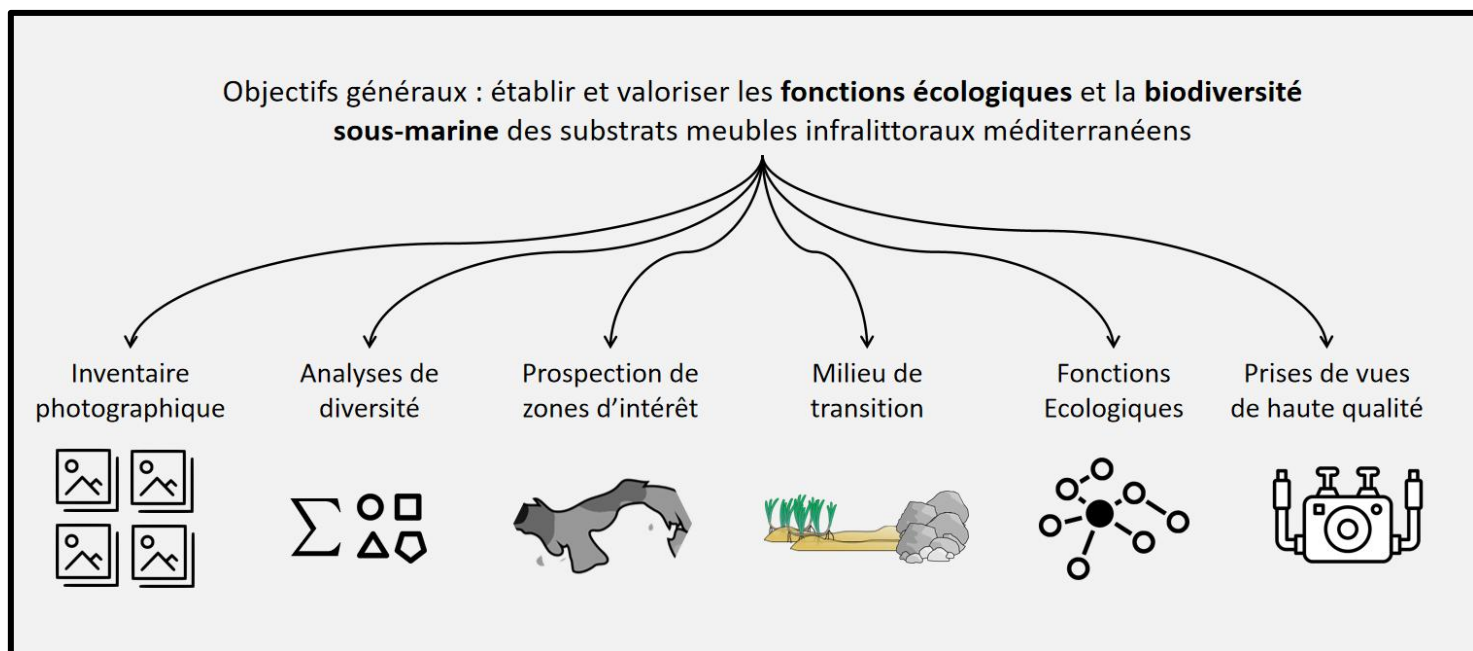


## 1. Objectifs généraux

Au vu de ces éléments, l'étude n°3 de l'expédition PELAGOS du projet We Are Méditerranée a pour objectif général de combiner des **approches artistiques et scientifiques**, permettant de mener une première investigation structurée de l'étude de la **diversité et des fonctions écologiques des fonds meubles infralittoraux** sur les côtes françaises de la mer Méditerranée au sein du sanctuaire Pelagos. Cette investigation est réalisée *in situ* via de multiples plongées en scaphandre autonome au sein d'une saison temporelle définie.

Plus spécifiquement, cette étude de la biocénose des substrats meubles a six objectifs principaux (Fig. 6) :

- Réaliser un **inventaire photographique** des espèces rencontrées lors des diverses prospections.
- **Analyser quantitativement** la biodiversité de ces fonds meubles infralittoraux.
- **Prospecter des zones d'intérêt** dans un objectif de découverte et de comparaison de différentes caractéristiques de fonds meubles mais aussi de potentielles futures mesures de protection.
- Caractériser le rôle particulier d'**écotone** des fonds meubles, i.e. de leur rôle de **milieu de transition** et de jonction avec les autres milieux méditerranéens côtiers sous-marins tels que l'herbier de posidonie et les zones rocheuses.
- Identifier et quantifier les **fonctions écologiques** des substrats meubles côtiers.
- Réaliser des **prises de vues de haute qualité** afin d'illustrer les rencontres avec des individus d'exception ainsi que de documenter les comportements et les fonctionnalités des espèces vivant au sein de ces milieux peu connus.



## 2. Questionnements scientifiques

Les variations nyctémérales et les caractéristiques environnementales locales semblent avoir un effet sur la diversité et la composition des communautés de milieux à substrats meubles côtiers peu profonds. Ainsi, la mission d'étude des substrats meubles de We Are Méditerranée tente de répondre quantitativement à plusieurs **questionnements scientifiques** du domaine de l'écologie soulevés par les observations qualitatives en plongées exploratoires réalisées jusqu'à présent :

### Abondance et diversité

- Le nyctémère, le site et la profondeur de prospection influent-ils sur l'abondance totale d'individus toutes espèces confondues ?
- Le nyctémère, le site et la profondeur de prospection influent-ils sur la richesse spécifique des substrats meubles infralittoraux ?
- Le nyctémère, le site et la profondeur de prospection influent-ils sur les indices de diversité caractérisant les communautés de macro-organismes de substrats meubles infralittoraux ?

### Composition des communautés

- Quelle est la composition générale qualitative des macro-organismes des communautés des milieux à substrats meubles infralittoraux *in situ* ?
- Quel est l'effet du rythme nyctéméral sur la composition des communautés ?
- Le type de substrat, i.e. le sable, la vase, la proximité aux herbiers de posidonie et de cymodocée (*Cymodocea nodosa*) influe-t-il sur la composition des communautés de substrats meubles ?
- Quel est l'effet de la profondeur sur la composition des communautés des milieux à substrats meubles côtiers peu profonds, i.e. existe-t-il des communautés distinctes dans les 12 premiers mètres de profondeur ?

- Peut-on caractériser des différences de composition, de diversité et d'abondance à grande échelle géographique au sein de la façade méditerranéenne, i.e. entre les zones sableuses et vaseuses du continent aux alentours de l'embouchure du Var et les côtes ouest et est de la Corse ?
- Est-il possible de caractériser et catégoriser des communautés écologiques distinctes au sein des milieux à substrats meubles ? Si plusieurs communautés peuvent se distinguer, peut-on les associer à des caractéristiques environnementales particulières ?
- Les substrats meubles servent-ils d'écotone entre les autres milieux infralittoraux méditerranéens (herbiers de posidonie, amas rocheux, herbiers de cymodocée, ...) ?

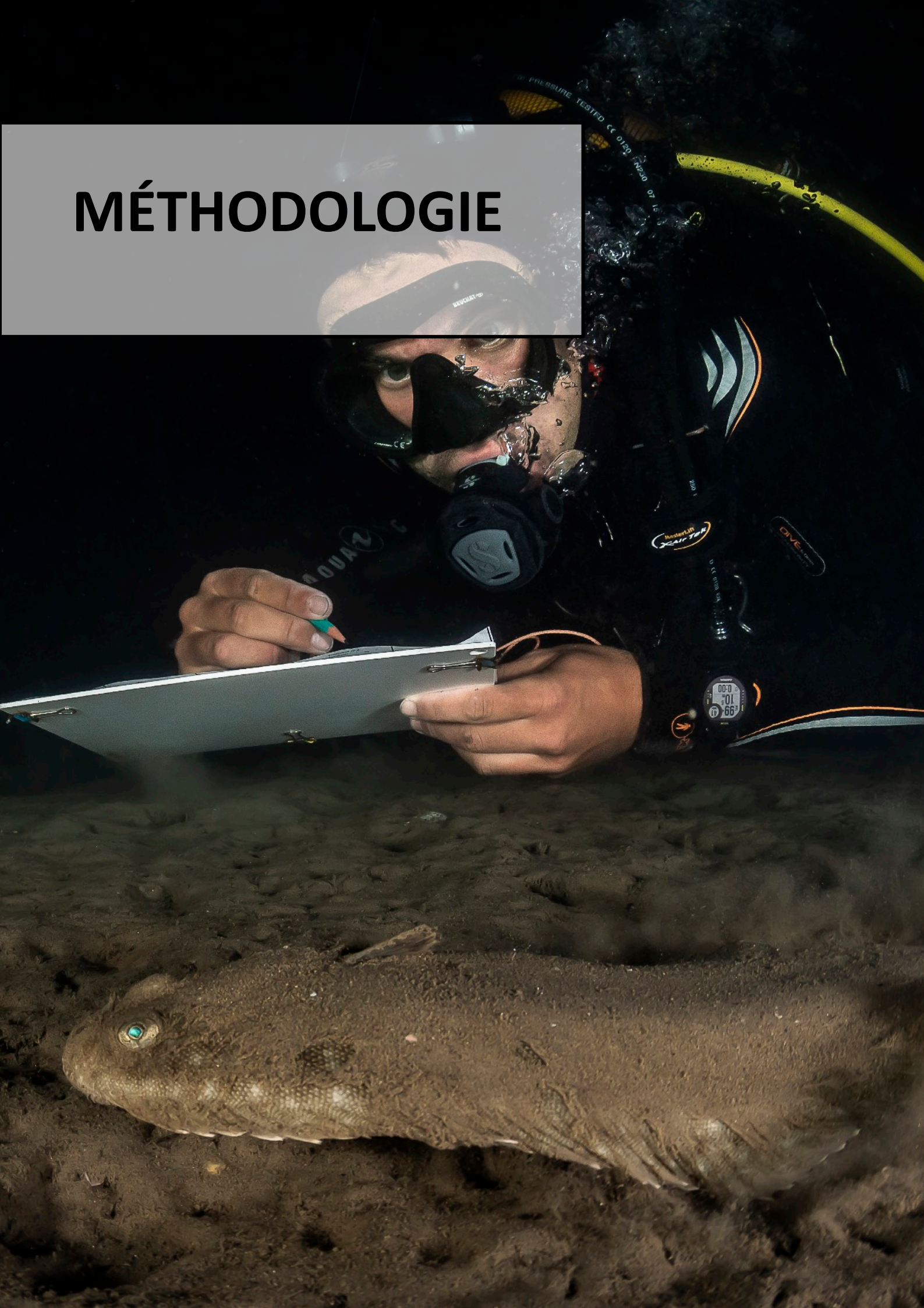
### Fonctionnalité

- Peut-on qualifier les milieux à substrats meubles de zone de nurserie ? Plus spécifiquement, remarque-t-on la présence de juvéniles en grande abondance ou de juvéniles d'espèces rares ?

Un **plan d'échantillonnage structuré** a été conçu dans une perspective d'associer conjointement les moyens permettant :

- 1) de **répondre aux questionnements** scientifiques énoncés.
- 2) de **prospector plusieurs zones** à substrats meubles aux caractéristiques diverses.
- 3) de **réaliser des prises de vues de haute qualité** permettant d'illustrer le caractère unique, la beauté et l'importance écologique de ces milieux formant un maillon important de l'environnement côtier méditerranéen.

# MÉTHODOLOGIE



## 1. Plan d'échantillonnage global

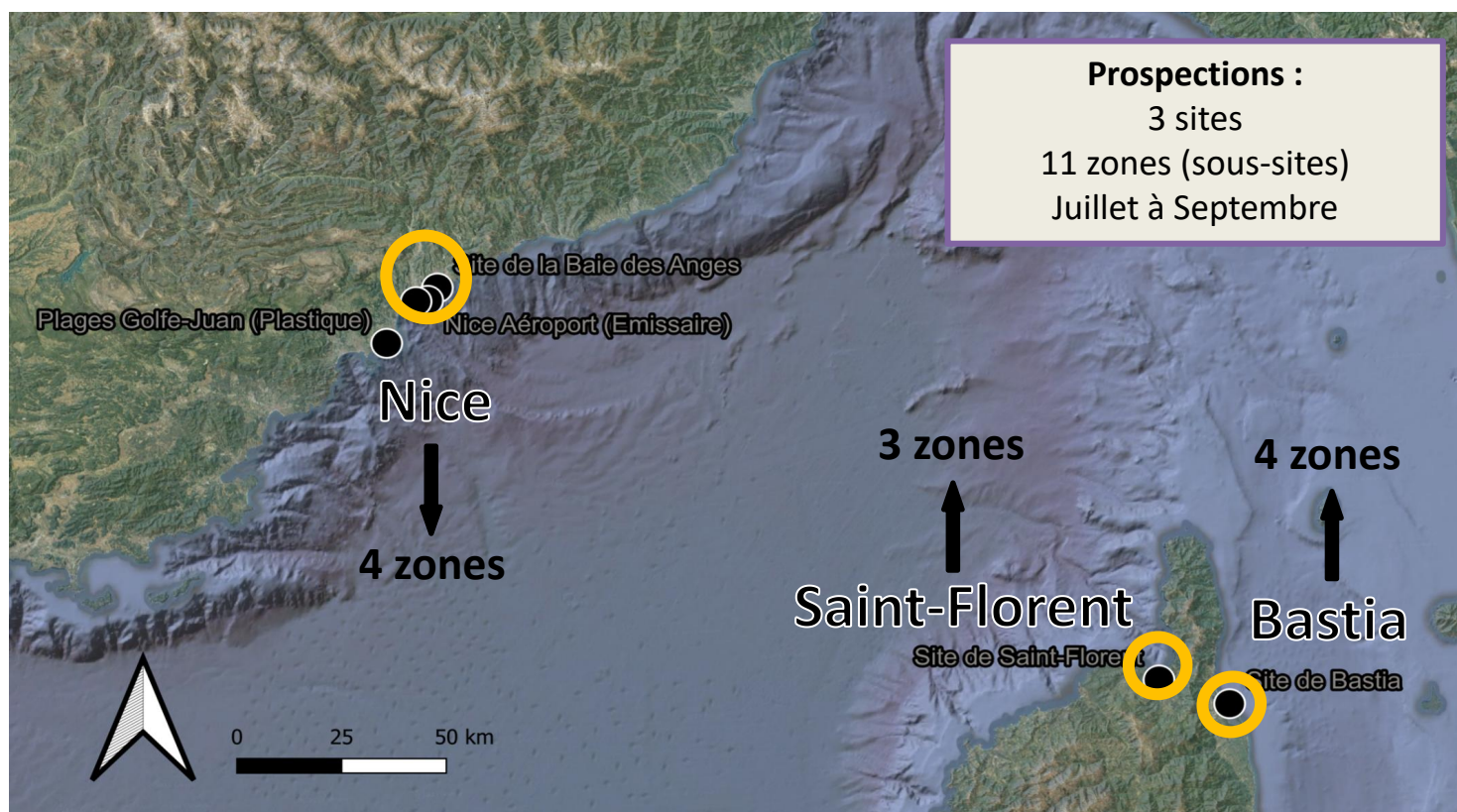
### 1.1. Contexte spatial général : Corse & continent

L'expédition We Are Méditerranée - fonds meubles infralittoraux s'est déclinée en trois missions d'une semaine chacune correspondant à **trois sites prospectés** entre les mois de juillet et septembre 2023 (Fig. 7, Tab. 2). Ces sites correspondent à des surfaces proches des villes de Bastia, Saint-Florent et Nice. Les sites sont subdivisés en **zones de prospection** correspondant aux unités d'échantillonnage à la plus petite résolution spatiale du projet. Ces zones correspondent soit à des continuités sous-marines de plages ou zones de substrats meubles isolées entourées d'un autre type de milieu tel que des herbiers de posidonie (Saint-Florent), soit des zones d'intérêt particulier dans le cas des très grandes surfaces continues de substrats sableux ou vaseux (Bastia et Nice).

### 1.2 Unités spatiales de plongée

#### 1.2.1. Sites

Les trois sites retenus ont été **sélectionnés d'après une diversité de paramètres**. Un des premiers paramètres correspond au **type de sédiment** des fonds meubles étudiés. Le site de Bastia correspond à une très longue bande de nature majoritairement sableuse suivant la côte est de la Corse. Le site de Saint-Florent est relativement sableux bien que les apports terrigènes du port de Saint-Florent apportent des sédiments plus fins localement. A Saint-Florent, la surface occupée par les autres types de biocénoses est relativement importante, de telle manière que les zones sableuses sont relativement isolées les unes des autres par les grandes surfaces d'herbier de posidonie ou de substrat rocheux. Le site de Nice est lui beaucoup plus vaseux dû au nombreux apports des cours d'eau, dont notamment l'embouchure du Var. Les sites de Bastia et de Saint-Florent sont situés en **Corse** tandis que le site de Nice se situe de **l'autre côté de la mer Ligure** le long de la côte méditerranéenne française. Bastia et Saint-Florent sont situés de par et d'autre du Cap Corse où les substrats et les dynamiques environnementales sont légèrement distinctes. Le site de Saint-Florent présente la particularité de ne pratiquement jamais avoir été prospecté pour ce qui est des substrats meubles, du moins à la connaissance de STARESO. Ce site fait d'autant plus partie du parc naturel marin du cap Corse et de l'Agriate au potentiel de suivi long-terme plus important.



## 1.2.2 Zones

Les zones de prospections ont été choisies au cas par cas pour chaque site afin de **concilier** au mieux l'**étendue spatiale** couverte, l'intérêt de diversifier les **conditions environnementales**, de choisir divers types et degrés d'**impacts anthropiques** et finalement de prendre en compte, au cas où elles existent, des informations de plongeurs locaux ou d'**expériences de plongées** personnelles des participants à la mission quant aux potentielles rencontres sous-marines possibles. Certains arguments de sélection peuvent par exemple correspondre à la proximité de la zone de substrat meuble d'une embouchure d'eau douce (La Cagne), la présence d'une forte plaisance nautique en été (Saleccia), etc.

Le bilan du plan d'échantillonnage par sites, zones, dates de prospection et nombre de **transects sous-marins d'une durée de 10 mins** (Tab. 2) met en évidence l'effort fourni, qui correspond à un **total de 162 transects sous-marins effectués**, ce qui équivaut à 27 heures de plongée par plongeur.

Deux zones, le Fiume Santu à Saint Florent et l'embouchure du Golo à Bastia, n'ont pu être prospectées intégralement dû à la combinaison de conditions météorologiques difficiles et de contraintes légales de plongées. Ces sites ne sont pas pris en compte dans les analyses quantitatives mais contribuent néanmoins à la description qualitative des fonds meubles ainsi que des comportements des espèces rencontrées au cours de ces plongées.

## 1.3. Echantillonnage par paramètre prédictif du nyctémère et de la profondeur

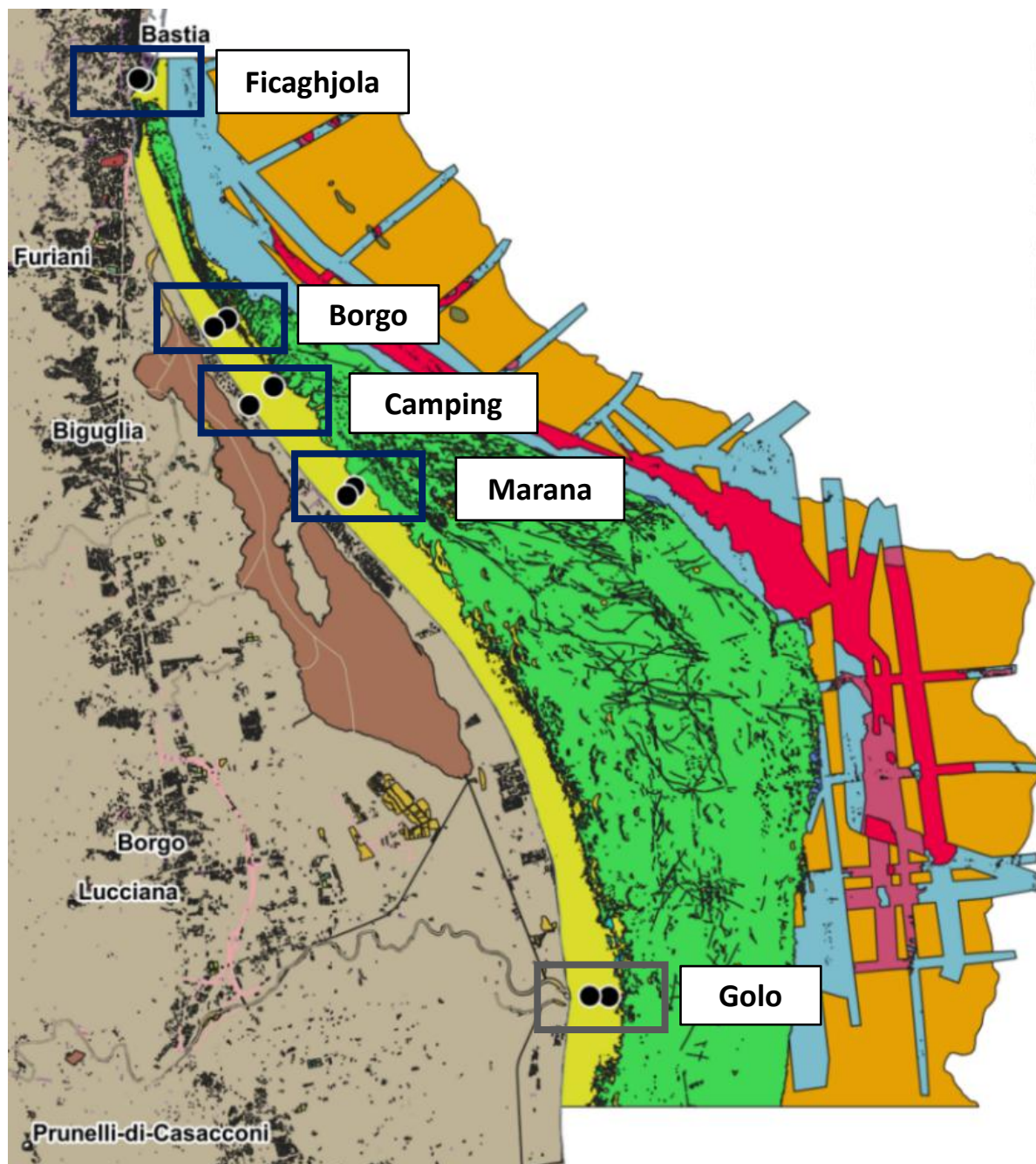
Quatre plongées sont effectuées à chaque zone de prospection. Chacune de ces plongées se distingue par la combinaison de **deux paramètres**. Le premier paramètre correspond au **nyctémère**, pour lequel deux plongées ont lieu le jour ainsi que deux la nuit. Pour chacune des conditions nyctémérales, les deux plongées se distinguent par des **profondeurs** différentes. Chaque plongée consiste donc à suivre au plus proche les courbes bathymétriques de la profondeur théorique définie, à cinq ou à dix mètres, tout en s'adaptant aux contraintes locales de chaque zone. Ces contraintes se différencient de plusieurs manières.

02

Résumé du plan d'échantillonnage par sites, zones, dates de prospection et nombre de transects sous-marins de durée de dix minutes réalisés en 2023.

| Site          | Zone            | Dates                     | Transects  |
|---------------|-----------------|---------------------------|------------|
| Bastia        | Borgo           | 7 et 8 Juillet            | 13         |
|               | Camping         | 6 Juillet                 | 14         |
|               | Ficaghjola      | 9 Juillet                 | 16         |
|               | Marana          | 10 et 11 Juillet          | 15         |
| Saint Florent | Lotu            | 30 août                   | 16         |
|               | Mouillage       | 31 août                   | 15         |
|               | Saleccia        | 1 <sup>er</sup> Septembre | 14         |
| Nice          | Carras          | 18 et 21 Septembre        | 14         |
|               | Cros de Cagne   | 20 Septembre              | 16         |
|               | La Cagne        | 21 Septembre              | 14         |
|               | Prom' La Vela   | 19 Septembre              | 15         |
| <b>Total</b>  | <b>11 zones</b> |                           | <b>162</b> |

Dans certaines zones tel que le mouillage de Saint-Florent, la profondeur de surface de substrat meuble prospectée est très restreinte en terme de profondeur notamment dû à l'enclavement de la surface sableuse infralittorale dans l'herbier de posidonie de la baie. Dans cette situation, la profondeur maximale atteignable en restant en milieu sableux est de 9 mètres de profondeur. A l'inverse, au niveau du Cros de Cagne à Nice, le milieu vaseux est très intéressant à la profondeur de 12 mètres. Cette profondeur correspond pour cette zone à un début de changement de pente du substrat vaseux où plusieurs rencontres intéressantes ont eu lieu. Ainsi les profondeurs théoriques de cinq et dix mètres peuvent varier en pratique de quelques mètres selon la zone, bien que les opérateurs visent à **respecter ces profondeurs théorique au plus proche** dans un objectif de comparativité entre zones et sites. Dès lors, les analyses statistiques prennent en considération la profondeur moyenne de la plongée entre le début et la fin des transects mesurés plutôt que la profondeur théorique qui peut s'avérer légèrement différente.



Biocénoses

Biocénoses zone Bastia

Association à *Cymodocea nodosa*

Association à rhodolithes - rides

Association à rhodolithes - tapis

Association de la matte morte de *Posidonia oceanica*

Biocénose de l'herbier à *Posidonia oceanica*

Biocénose des algues infralittorales

Biocénose des sables fins bien calibrés

Biocénose du coralligène

Biocénose du détritique côtier

Fonds durs et roches

Fonds meubles

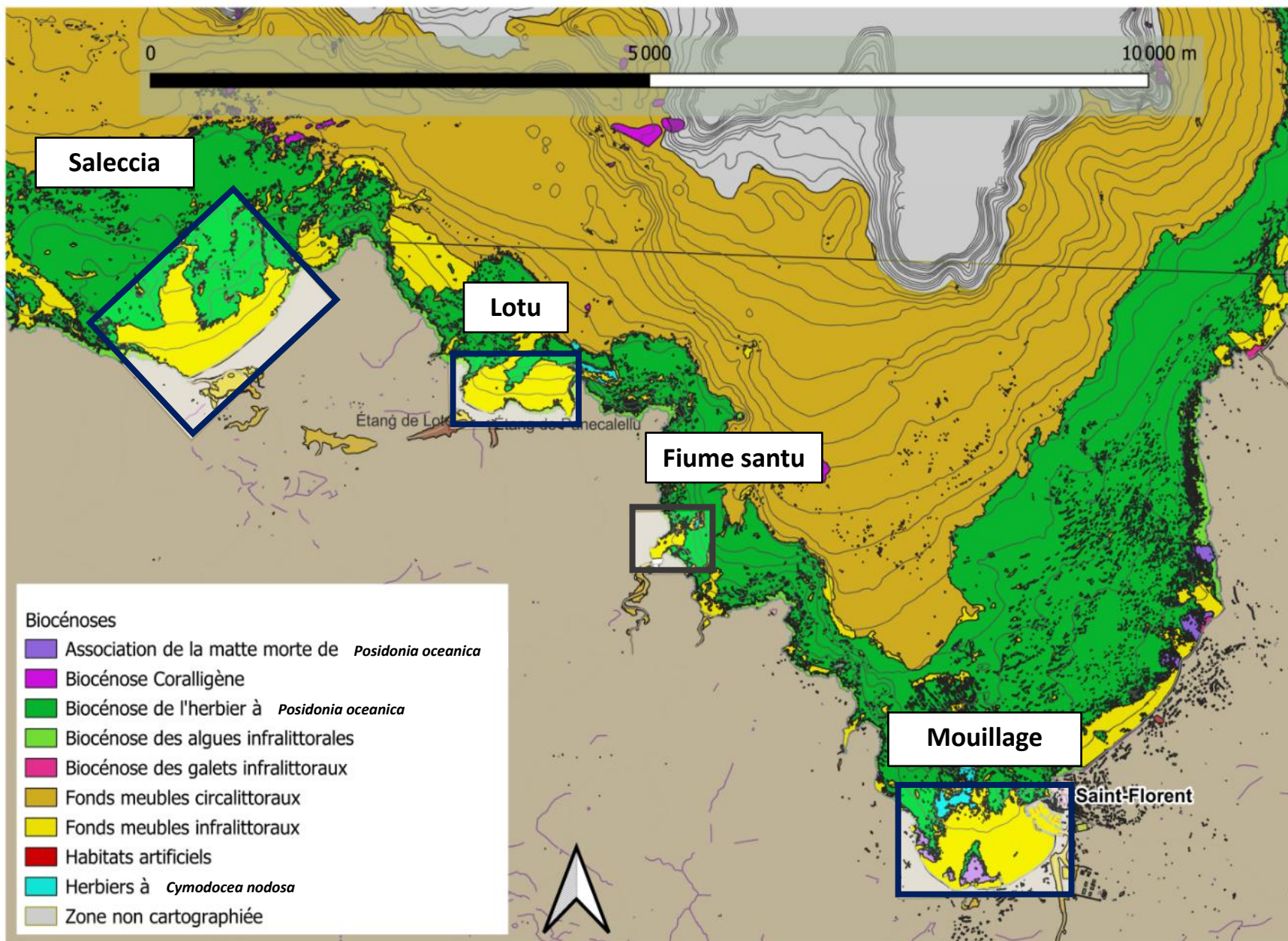


08

Représentation cartographique des zones de prospection du site de Bastia. La zone de Golo n'a été prospectée que de jour et n'est donc pas incluse dans les analyses quantitatives.

0 1 2 km





09

Représentation cartographique des zones de prospection du site de Saint-Florent. La zone du Fiume Santu n'a pu être explorée que partiellement de nuit et n'est donc pas incluse dans les analyses quantitatives.



**10** Représentation cartographique des zones de prospection du site de Nice. Les zones de La Cagne et du Cros de Cagnes sont situées à proximité de l'embouchure du Var.

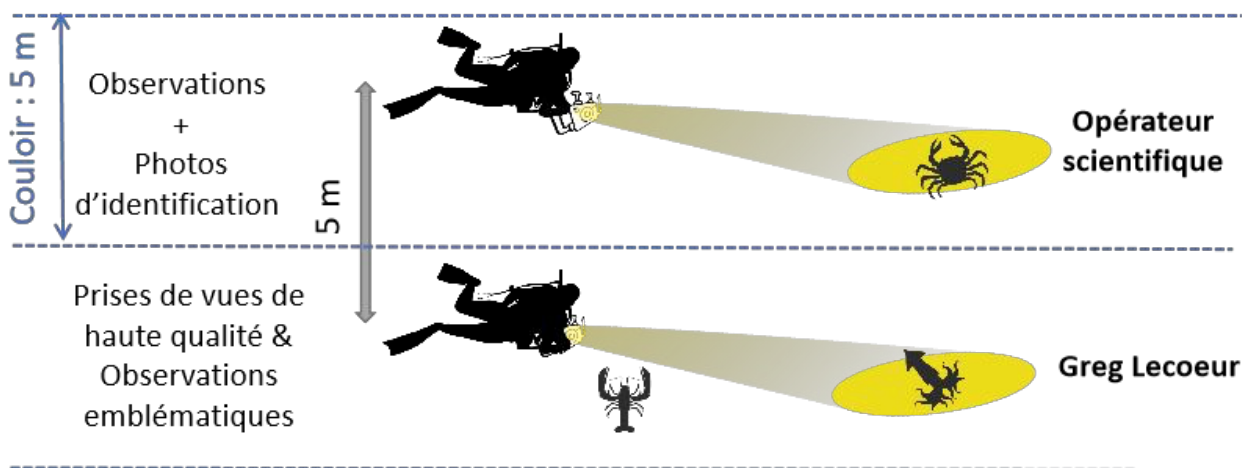




**11** Greg Lecoeur en pleine phase de prises photographiques de haute qualité.

## 2. Déroulement d'une plongée

Chaque plongée est divisée en 4 transects de 10 minutes au cours desquels l'ensemble des organismes benthiques ou proche du substrat et de **taille de plus de 5 centimètres** sont dénombrés dans un **couloir de 5 mètres de large** par l'opérateur scientifique (Figs. 12 & 13). Les tailles des organismes sont estimées visuellement avec un **degré de confiance de  $\pm 2$  cm**, expertise acquise au travers des diverses activités et formations des plongeurs de STARESO. En cas de difficultés d'identification *in situ*, **l'opérateur scientifique réalise des photographies sous-marines** afin d'affiner l'identification ultérieure. En parallèle, **Greg Lecoer réalise des prises de vues de haute qualité** des organismes rencontrés (Fig. 11), contribue à l'observation des espèces emblématiques ou d'intérêt particulier et aide au repérage d'espèces communes que l'opérateur scientifique aurait omises.



12

Représentation schématique du rôle et de la position des plongeurs lors des transects de plongées.

Sur l'ensemble de l'étude We Are Méditerranée - fonds meubles infralittoraux, **48 plongées ont été effectuées**, dont 44 exploitables statistiquement qui correspondent aux 4 conditions (nyctémère Nuit ou Jour et profondeur 5 ou 10 mètres) de 11 zones de prospection au sein de 3 sites. L'effort d'échantillonnage des opérateurs scientifiques a permis de réaliser **912 observations, correspondant au total à 3697 individus et 106 espèces**.

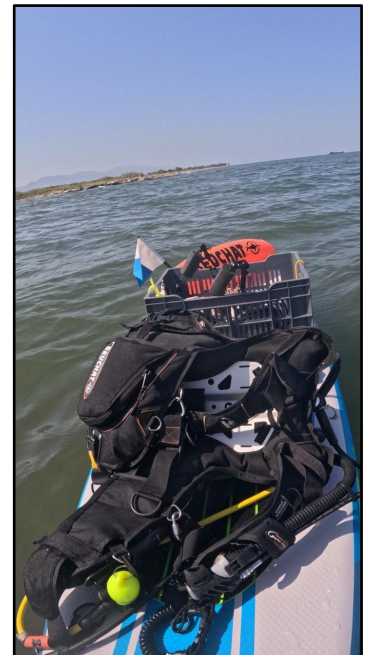
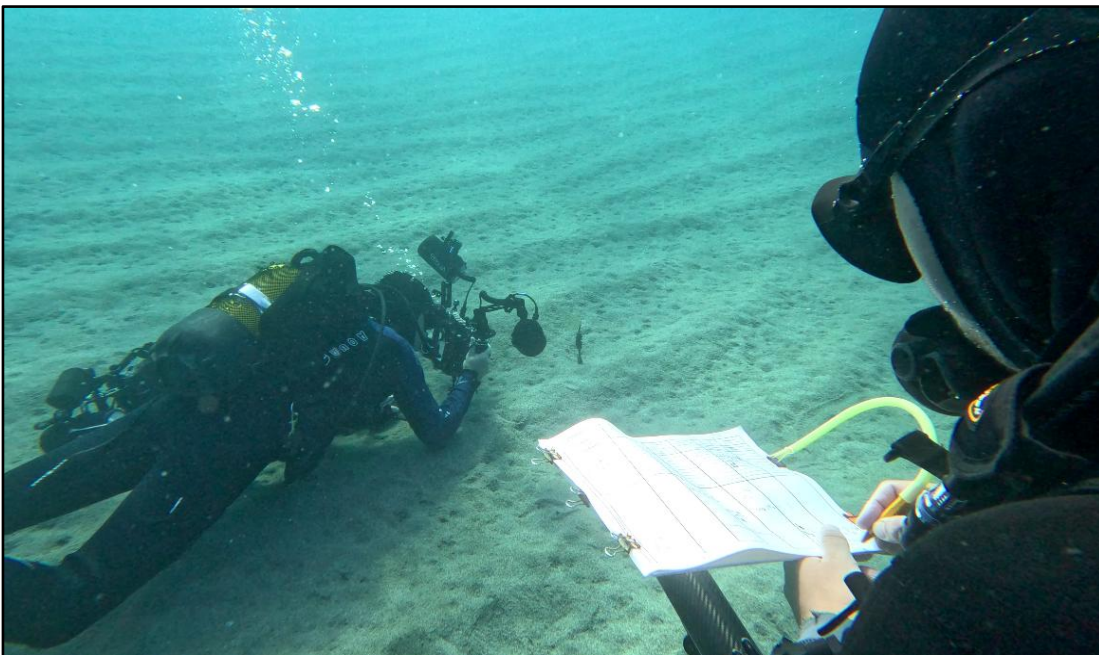
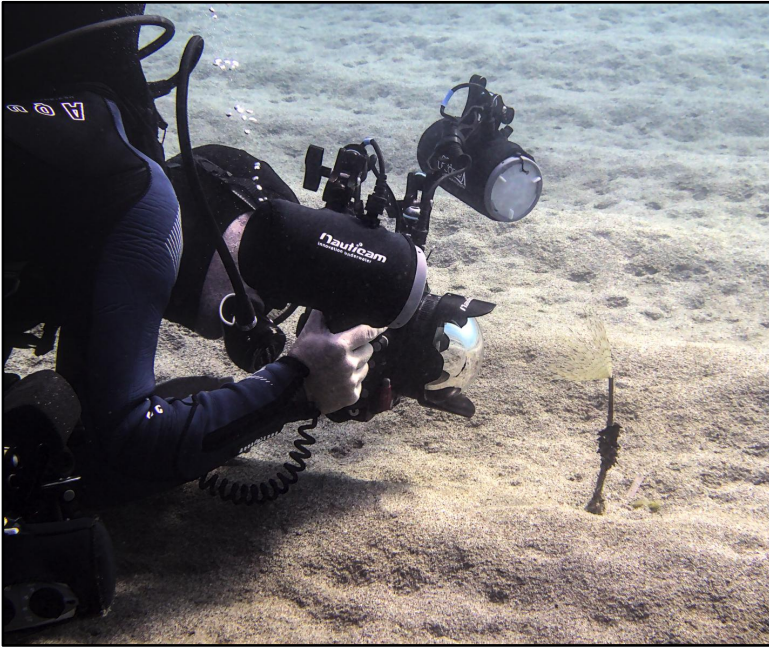
Au cours de chaque plongée, les opérateurs décrivent qualitativement le **type de substrat** rencontré. Les informations collectées correspondent ainsi à la présence ou non de **sable** et de **vase**. En cas de zones avec un substrat sablo-vaseux correspondant à un intermédiaire entre un milieu très vaseux ou très sableux, la vase et le sable sont tous les deux comptabilisés comme présents.

Dans certains cas, la prospection a été réalisée à proximité ou au dessus d'**herbiers de cymodocée** (*Cymodocea nodosa*) où le substrat sableux ou vaseux est encore visible. Ceci s'explique par le choix de zones de prospection sur la base des cartographies de biocénoses. En effet, certaines zones considérées comme fonds meubles infralittoraux sont parfois constatées sur le terrain comme étant des portions d'herbier de cymodocée. Ce décalage entre la cartographie et le terrain s'explique probablement par la période d'acquisition des données pour constituer la cartographie qui ne correspond pas toujours à la présence des feuilles de cymodocée.

Certaines plongées ont été réalisées à proximité de **patches de posidonie ou d'herbier continu**. La présence de ces patches et herbier à proximité est annotée lors de la plongée et à la surface en associant le parcours de plongée à la cartographie des limites supérieures des herbiers de posidonie. Finalement, la

présence de **litière** est annotée lorsqu'elle est constatée sur le parcours sous-marin de chaque plongée. La litière est constituée de feuilles de posidonie de l'année en cours arrachées par les actions mécaniques de la houle et de l'hydrodynamisme local.

La quantité non négligeable de plongées a permis d'observer des **comportements particuliers** de nombreuses espèces des plus communes aux plus rares. Lorsque une espèce présente des comportements récurrents ou particuliers, ces derniers sont pris en vidéo et si possible annotés en association avec les autres paramètres d'observation. Les images d'intérêt sont visionnées par la suite pour définir plus précisément le type de comportement.



13 Quelques illustration des plongées scientifiques de jour.

### 3. Suivi spatial

#### 3.1. Sur le terrain

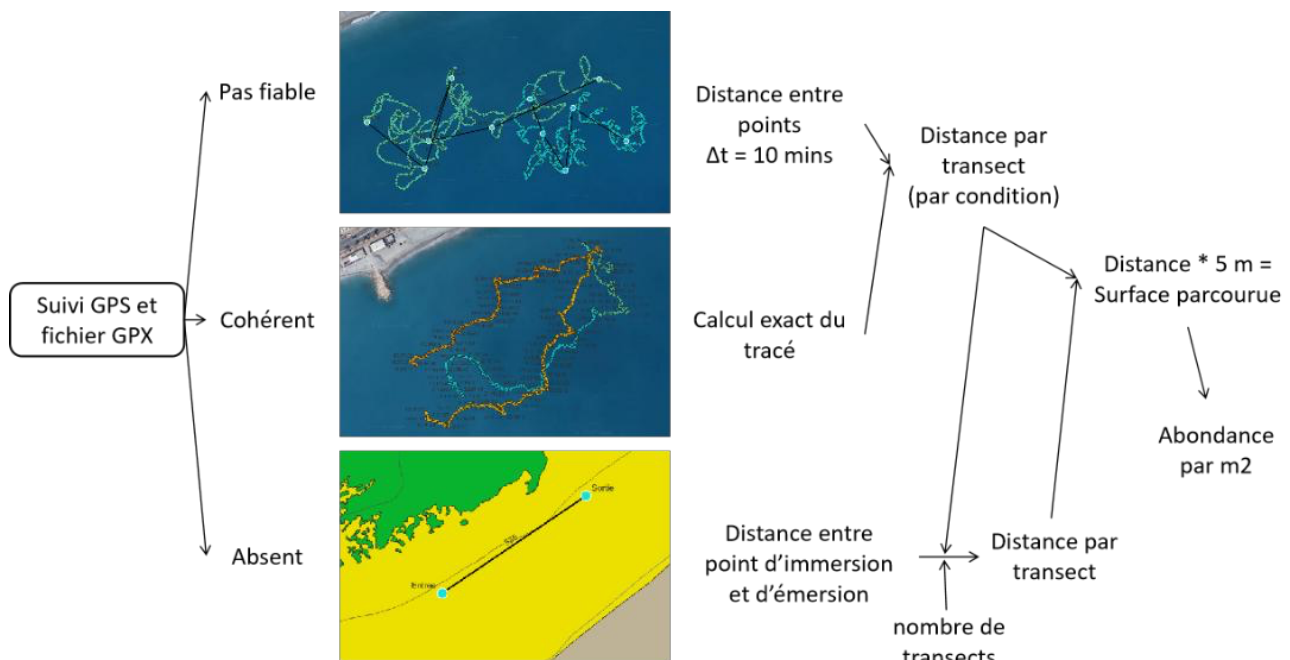
Etant donné la nature bivalente artistique et scientifique de l'étude We Are Méditerranée des milieux sableux et combinée aux conditions variables des différents types de plongée, la durée de prospection ne reflète pas parfaitement l'effort d'échantillonnage scientifique. En effet, **certains organismes d'intérêt ont une valeur artistique importante et nécessitent un temps de prise de vue plus long**, réduisant la surface de prospection de l'opérateur scientifique lors de ces temps de photographie. De plus, le nyctémère a tendance à fortement influencer le nombre d'observations. En effet, les observations ont tendance à être moins récurrentes lors des plongées de jour que lors des plongées de nuit, accentuant la vitesse de prospection.

Pour compenser ce phénomène, un troisième opérateur en surface réalise **un suivi GPS passif du tracé des plongeurs** à l'aide d'une application sur un téléphone. Ces informations spatiales permettent de connaître la **distance parcourue** par les plongeurs et donc d'inférer la surface prospectée. Ceci permet d'obtenir des données d'**abondances surfaciques** à partir de comptages visuels. Plus spécifiquement, l'opérateur de surface suit les plongeurs grâce à une bouée tractée par les opérateurs immergés de jour,

soit en suivant la lumière des phares sous-marins ou de la bouée de nuit. Lors des dernières plongées à Nice, le téléphone a été directement fixé sur la bouée de signalisation de surface. Dans le cas des dysfonctionnements du système de suivi GPS, seuls les points GPS d'entrée et de sortie des plongeurs ont pu être obtenus à l'aide d'un ordinateur de plongée Garmin Descent G1 porté par un des opérateurs.

#### 3.2. Calcul des surfaces de prospection

Les diverses catégories de **données spatiales GPS sont uniformisées** afin d'obtenir des abondances en m<sup>2</sup> pour chaque site (Fig. 14). Dans le cas d'un suivi GPS à tracé GPX obtenu à partir du téléphone et si le parcours des plongeurs est cohérent avec la réalité terrain, la distance totale parcourue est facilement obtenue en sommant les distances entre les points successifs d'acquisition GPS. En cas de parcours peu fiables, souvent dû à des conditions météorologiques contraignantes pour l'opérateur de surface, des points à écart temporel de 10 minutes sont choisis avec précaution et permettent de calculer la distance linéaire correspondant au plus proche à un transect. Dans le cas des seuls points d'entrée et de sortie à disposition, la distance totale est divisée par le nombre de transects effectués puis un facteur correctif obtenu à partir des autres plongées permet d'affiner la distance parcourue. Finalement, ces distances de prospection permettent d'obtenir la **surface de prospection totale en considérant la largeur du transect de cinq mètres de large**.



03 Tableau synthétique des plongées effectuées lors des missions We Are Méditerranée - Substrats meubles des fonds infralittoraux

| Site          | Zone           | Nyctémère | Profondeur théorique (m) | Profondeur moyenne (m) | Date       | Heure d'immersion | Heure d'émersion | Durée de la plongée (mm:ss) | Coordonnées Entrée         | Coordonnées Sortie         | Nombre d'observations | Substrat                     |
|---------------|----------------|-----------|--------------------------|------------------------|------------|-------------------|------------------|-----------------------------|----------------------------|----------------------------|-----------------------|------------------------------|
| Bastia        | Borgo          | Jour      | 10                       | 10                     | 2023-07-07 | 15:55:00          | 16:30:00         | 35:00                       | 42,615502 N 9,491366 E     | 42,614779 N 9,493336 E     | 90                    | Sable + Cymodocée            |
| Bastia        | Borgo          | Jour      | 5                        | 4                      | 2023-07-07 | 16:55:00          | 17:25:00         | 30:00                       | 42,6134338 N 9,49161677 E  | 42,61367575 N 9,48994894 E | 13                    | Sable                        |
| Bastia        | Borgo          | Nuit      | 10                       | 9                      | 2023-07-08 | 23:11:00          | 23:59:00         | 47:50                       | 42,615087 N 9,492989 E     | 42,615206 N 9,492668 E     | 84                    | Sable + Cymodocée            |
| Bastia        | Borgo          | Nuit      | 5                        | 3,7                    | 2023-07-09 | 0:18:00           | 0:53:54          | 35:54                       | 42,6134338 N 9,49161677 E  | 42,61367575 N 9,48994894 E | 69                    | Sable                        |
| Bastia        | Camping        | Jour      | 10                       | 8,9                    | 2023-07-06 | 17:26:00          | 18:10:00         | 44:20                       | 42,633588 N 9,475821 E     | NA                         | 807                   | Sable + Cymodocée            |
| Bastia        | Camping        | Jour      | 5                        | 5,1                    | 2023-07-06 | 18:26:00          | 18:58:00         | 32:06                       | 42,634157 N 9,472201 E     | NA                         | 43                    | Sable                        |
| Bastia        | Camping        | Nuit      | 10                       | 9,5                    | 2023-07-06 | 23:18:00          | 0:04:00          | 45:59                       | 42,633576 N 9,47588 E      | NA                         | 146                   | Sable                        |
| Bastia        | Camping        | Nuit      | 5                        | 4                      | 2023-07-07 | 0:31:00           | 1:12:00          | 40:49                       | 42,634157 N 9,472201 E     | 42,633692 N 9,469753 E     | 155                   | Sable                        |
| Bastia        | Ficaghjola     | Jour      | 10                       | 10                     | 2023-07-09 | 15:21:00          | 16:05:00         | 44:00                       | 42,68902001 N 9,45030867 E | 42,68669619 N 9,44923052 E | 210                   | Patchs Posidonie + Cymodocée |
| Bastia        | Ficaghjola     | Jour      | 5                        | 7                      | 2023-07-09 | 16:14:00          | 17:01:00         | 47:00                       | 42,68692015 N 9,44827156 E | 42,68932004 N 9,44922918 E | 127                   | Patchs Posidonie + Sable     |
| Bastia        | Ficaghjola     | Nuit      | 10                       | 12                     | 2023-07-09 | 22:59:00          | 23:44:00         | 45:00                       | 42,68924798 N 9,45026954 E | 42,68935293 N 9,45139645 E | 83                    | Patchs Posidonie + Cymodocée |
| Bastia        | Ficaghjola     | Nuit      | 5                        | 7                      | 2023-07-10 | 0:14:00           | 0:59:00          | 45:00                       | 42,68933599 N 9,44875144 E | 42,68856561 N 9,44876217 E | 76                    | Patchs Posidonie + Sable     |
| Bastia        | Marana         | Jour      | 10                       | 9                      | 2023-07-11 | 12:44:00          | 13:26:39         | 42:39                       | 42,64690391 N 9,46552347 E | 42,64966849 N 9,46302423 E | 18                    | Patchs Posidonie + Sable     |
| Bastia        | Marana         | Jour      | 5                        | 3                      | 2023-07-11 | 13:39:00          | 14:10:24         | 31:24                       | 42,64936815 N 9,46132602 E | 42,64508123 N 9,46173745 E | 44                    | Sable                        |
| Bastia        | Marana         | Nuit      | 10                       | 12                     | 2023-07-10 | 22:49:00          | 23:35:00         | 46:00                       | 42,64674089 N 9,46563603 E | 42,64765498 N 9,4647279 E  | 98                    | Patchs Posidonie + Sable     |
| Bastia        | Marana         | Nuit      | 5                        | 4                      | 2023-07-10 | 23:52:00          | 0:36:00          | 44:00                       | 42,65033059 N 9,46028615 E | 42,64816154 N 9,46189833 E | 32                    | Sable                        |
| Nice          | Carras         | Jour      | 10                       | 12                     | 2023-09-21 | 9:11:00           | 9:55:24          | 44:24                       | 43,67936993 N 7,23318885 E | 43,68107603 N 7,23497686 E | 21                    | Sable + Vase                 |
| Nice          | Carras         | Jour      | 5                        | 8                      | 2023-09-21 | 9:59:00           | 10:43:20         | 44:20                       | 43,68134651 N 7,23464725 E | 43,68308506 N 7,2373524 E  | 13                    | Sable + Cymodocée            |
| Nice          | Carras         | Nuit      | 10                       | 11                     | 2023-09-18 | 20:43:00          | 21:35:44         | 52:44                       | 43,67926204 N 7,2332518 E  | 43,68008804 N 7,23435644 E | 89                    | Sable + Vase                 |
| Nice          | Carras         | Nuit      | 5                        | 7                      | 2023-09-18 | 21:40:00          | 22:20:04         | 40:04                       | 43,67998766 N 7,23400315 E | 43,68034668 N 7,23288736 E | 24                    | Sable + Cymodocée            |
| Nice          | Cros de Cagnes | Jour      | 10                       | 11                     | 2023-09-20 | 14:42:00          | 15:31:25         | 49:25                       | 43,6560729 N 7,16636681 E  | 43,65445301 N 7,16399312 E | 38                    | Vase                         |
| Nice          | Cros de Cagnes | Jour      | 5                        | 6                      | 2023-09-20 | 15:36:00          | 16:32:25         | 56:25                       | 43,65494371 N 7,16385473 E | 43,65613562 N 7,1665215 E  | 9                     | Vase                         |
| Nice          | Cros de Cagnes | Nuit      | 10                       | 9                      | 2023-09-20 | 21:09:00          | 22:09:45         | 00:45                       | 43,65546422 N 7,16642617 E | 43,65463306 N 7,16452111 E | 274                   | Vase                         |
| Nice          | Cros de Cagnes | Nuit      | 5                        | 8                      | 2023-09-20 | 20:15:00          | 21:04:34         | 49:34                       | 43,65600724 N 7,16664814 E | 43,65547403 N 7,16650674 E | 36                    | Vase                         |
| Nice          | La Cagne       | Jour      | 10                       | 9                      | 2023-09-21 | 14:57:00          | 15:38:00         | 41:00                       | 43,65136133 N 7,15794154 E | 43,64907585 N 7,15612657 E | 17                    | Vase                         |
| Nice          | La Cagne       | Jour      | 5                        | 7                      | 2023-09-21 | 15:48:00          | 16:30:45         | 42:45                       | 43,65003514 N 7,15518381 E | 43,65257125 N 7,15990861 E | 12                    | Vase                         |
| Nice          | La Cagne       | Nuit      | 10                       | 8                      | 2023-09-21 | 20:12:00          | 21:07:50         | 55:50                       | 43,65035333 N 7,15720935 E | 43,64958313 N 7,15727669 E | 81                    | Vase                         |
| Nice          | La Cagne       | Nuit      | 5                        | 7                      | 2023-09-21 | 21:19:00          | 22:05:30         | 46:30                       | 43,65057592 N 7,1562328 E  | 43,6498215 N 7,15747145 E  | 76                    | Vase                         |
| Nice          | Prom La Vela   | Jour      | 10                       | 11                     | 2023-09-19 | 14:33:00          | 15:17:14         | 44:14                       | 43,69160512 N 7,25327399 E | 43,69142983 N 7,25446483 E | 13                    | Sable + Vase + Cymodocée     |
| Nice          | Prom La Vela   | Jour      | 5                        | 8                      | 2023-09-19 | 15:22:00          | 16:15:29         | 53:29                       | 43,6916393 N 7,25417426 E  | 43,69198547 N 7,25454377 E | 27                    | Sable + Vase + Cymodocée     |
| Nice          | Prom La Vela   | Nuit      | 10                       | 11                     | 2023-09-19 | 20:34:00          | 21:23:34         | 49:34                       | 43,69145863 N 7,25358929 E | 43,69112953 N 7,2546333 E  | 64                    | Sable + Vase + Cymodocée     |
| Nice          | Prom La Vela   | Nuit      | 5                        | 6                      | 2023-09-19 | 21:27:00          | 22:15:25         | 48:25                       | 43,6916147 N 7,2543414 E   | 43,69127512 N 7,25182106 E | 36                    | Sable + Cymodocée            |
| Saint Florent | Lotu           | Jour      | 10                       | 8                      | 2023-08-30 | 10:13:00          | 10:59:14         | 46:14                       | 42,72267002 N 9,23546346 E | 42,72083859 N 9,2389694 E  | 11                    | Sable + Cymodocée            |
| Saint Florent | Lotu           | Jour      | 5                        | 5                      | 2023-08-30 | 11:03:00          | 11:50:20         | 47:20                       | 42,72063661 N 9,23954946 E | 42,72055252 N 9,24290916 E | 8                     | Sable                        |
| Saint Florent | Lotu           | Nuit      | 10                       | 11,6                   | 2023-08-30 | 21:05:00          | 21:50:50         | 45:50                       | 42,72194644 N 9,24022306 E | 42,72311601 N 9,24115183 E | 19                    | Sable + Cymodocée            |
| Saint Florent | Lotu           | Nuit      | 5                        | 6,1                    | 2023-08-30 | 22:10:00          | 22:54:25         | 44:25                       | 42,72056611 N 9,23970751 E | 42,72084808 N 9,24372776 E | 16                    | Sable                        |
| Saint Florent | Mouillage      | Jour      | 10                       | 6,5                    | 2023-08-31 | 9:41:00           | 10:23:55         | 42:55                       | 42,68085278 N 9,28713071 E | 42,68180009 N 9,28888075 E | 398                   | Sable + Cymodocée            |
| Saint Florent | Mouillage      | Jour      | 5                        | 3,8                    | 2023-08-31 | 10:48:00          | 11:29:15         | 41:15                       | 42,67856709 N 9,28906344 E | 42,67873225 N 9,28704811 E | 4                     | Sable + Cymodocée            |
| Saint Florent | Mouillage      | Nuit      | 10                       | 5,5                    | 2023-08-31 | 22:17:00          | 23:04:10         | 47:10                       | 42,681078 N 9,287207 E     | 42,680201 N 9,288002 E     | 46                    | Sable + Cymodocée            |
| Saint Florent | Mouillage      | Nuit      | 5                        | 4                      | 2023-08-31 | 23:20:00          | 0:07:05          | 47:05                       | 42,678539 N 9,289126 E     | 42,679768 N 9,287234 E     | 136                   | Sable + Cymodocée            |
| Saint Florent | Saleccia       | Jour      | 10                       | 10,7                   | 2023-09-01 | 11:37:00          | 12:26:40         | 49:40                       | 42,730124 N 9,197289 E     | 42,729253 N 9,197322 E     | 11                    | Sable + Cymodocée + Litierre |
| Saint Florent | Saleccia       | Jour      | 5                        | 6                      | 2023-09-01 | 12:43:00          | 13:25:40         | 42:40                       | 42,727975 N 9,20299 E      | 42,729464 N 9,206554 E     | 48                    | Sable + Litierre             |
| Saint Florent | Saleccia       | Nuit      | 10                       | 10                     | 2023-09-01 | 21:23:00          | 22:07:20         | 44:20                       | 42,730124 N 9,197289 E     | 42,729253 N 9,197322 E     | 43                    | Sable + Cymodocée + Litierre |
| Saint Florent | Saleccia       | Nuit      | 5                        | 5                      | 2023-09-01 | 22:22:00          | 22:55:25         | 33:25                       | 42,727975 N 9,20299 E      | 42,729464 N 9,206554 E     | 32                    | Sable + Litierre             |

## 4. Saisie, gestion et prétraitement des données

Les données d'observations biologiques annotées en plongées sont associées aux photographies *in situ*. Cette association permet à un opérateur scientifique de **confirmer les identifications des espèces rencontrées et d'identifier les individus incertains** à la suite de la campagne de terrain. De multiples sources bibliographiques ont été utilisées pour ces identifications (Steven, 2013 ; Crec'hriou et al., 2015 ; Louisy, 2001 ; Doris <https://doris.ffessm.fr/>). En cas de doute ou d'espèces non distinguables à l'œil nu, les individus sont identifiés au **niveau taxonomique le plus précis possible**. Par exemple, les étoiles-peignes *Astropecten platyacanthus* et *Astropecten bispinosus* sont difficilement distinguables sans une observation très rapprochée pour identifier le critère de distinction qui correspond à la présence ou non de plaques supramarginales. Or ce processus est complexe dans le cadre du protocole de plongée où il est important d'annoter la présence de l'ensemble des individus rencontrés et non seulement de quelques individus d'intérêt. Ainsi en cas de doute dans cet exemple, les individus de ces deux espèces sont catégorisés en tant qu' *Astropecten sp.*

Un jeu de données de **référence taxonomique** (Tab. 4) est établi en parallèle sur la base des noms acceptés et référencés dans la base de données WORMS (World Register of Marine Species <https://www.marinespecies.org/>). Ce jeu de données permet d'harmoniser les observations saisies par plusieurs opérateurs scientifiques au cours de la mission et de vérifier la bonne saisie des données pour éviter des erreurs d'analyses. Il permet d'autant plus de conserver un seul nom vernaculaire de référence par espèce afin d'éviter toute confusion.

Les données d'abondances surfaciques sont obtenues en divisant les abondances sous forme de comptage d'individus par la surface prospectée à chaque plongée. **L'abondance surfacique est exprimée en individus par mètres carrés** pour l'ensemble de l'étude dans un objectif de comparaisons possibles en cas de futures études des milieux sableux.

Les données d'observations biologiques, les données de type de substrat et les données de distances et surfaces de prospection de chaque plongées sont toutes rassemblées en un jeu de données complet utilisé pour les analyses statistiques. Ce jeu de données permet aussi la saisie des observations dans les bases de données publiques.

## 5. Analyse de données et traitement statistique

### 5.1. Description générale

Une série d'approches **descriptives et statistiques inférentielles** sont menées afin d'apporter des éléments de réponse aux divers questionnements écologiques énoncés. Les grandes catégories d'approches permettent de suivre le fil des objectifs et de la structure des données, dont voici les principales étapes :

- Représentations des **abondances** surfaciques et modélisation linéaire généralisée.
- Représentations graphiques des **compositions de communautés** de substrats meubles.
- Calcul et modélisation linéaire généralisée d'**indices de diversité**.
- Approche multivariée par **Analyse Factorielle Multiple (AFM)** permettant la catégorisation des communautés de substrats meubles.
- Calcul et représentation graphiques sous forme de nuage de mots des **espèces caractéristiques** de chaque catégorie de communauté.
- Calcul et représentation graphique des **paramètres descriptifs** des catégories de communautés sous forme de diagramme RADAR.
- Analyse de la **distribution des tailles des individus** par catégorie de communautés et d'espèces ainsi que par modélisation linéaire des **spectres de taille**.

04

Tableau de référence taxonomique des espèces observées, en cohérence avec la base de donnée de l'INPN (Inventaire National du Patrimoine Naturel). Les noms d'auteurs de nomenclature ainsi que les noms communs sont associés à chaque espèce.

| Espèce                           | Nomenclature - Auteur        | Nom commun                     |
|----------------------------------|------------------------------|--------------------------------|
| <i>Achelous hastatus</i>         | Linnaeus, 1767               | Etrille nageuse                |
| <i>Aglaja tricolorata</i>        | Renier, 1807                 | Algaja ponctuée                |
| <i>Apogon imberbis</i>           | Linnaeus, 1758               | Apogon                         |
| <i>Ariosoma balearicum</i>       | Delaroche, 1809              | Congre des baléares            |
| <i>Arnoglossus sp.</i>           |                              | Arnoglosse                     |
| <i>Astropecten aranciacus</i>    | Linnaeus, 1758               | Grande étoile-peigne           |
| <i>Astropecten jonstoni</i>      | Delle Chiaje, 1827           | Etoile-peigne de Johnston      |
| <i>Astropecten platyacanthus</i> | Philippi, 1837               | Etoile-peigne à piquants plats |
| <i>Astropecten sp.</i>           |                              | Etoile-peigne                  |
| <i>Atherina sp.</i>              |                              | Athérine                       |
| <i>Bathytoshia centroura</i>     | Mitchill, 1815               | Pastenague épineuse            |
| <i>Bolinus brandaris</i>         | Linnaeus, 1758               | Murex épineux                  |
| <i>Boops boops</i>               | Linnaeus, 1758               | Bogue                          |
| <i>Bothus podas</i>              | Delaroche, 1809              | Rombou                         |
| <i>Buglossidium luteum</i>       | Risso, 1810                  | Petite sole jaune              |
| <i>Callistoctopus macropus</i>   | Risso, 1826                  | Poulpe tacheté                 |
| <i>Carybdea marsupialis</i>      | Linnaeus, 1758               | Carybdée marsupiale            |
| <i>Cavernularia pusilla</i>      | Philippi, 1835               | Vérétille naine                |
| <i>Cerastoderma sp.</i>          |                              | Coque                          |
| <i>Cerianthus lloydii</i>        | Gosse, 1859                  | Petit cérianthe                |
| <i>Cerianthus membranaceus</i>   | Spallanzani, 1784            | Grand cérianthe                |
| <i>Chelidonichthys lucerna</i>   | Linnaeus, 1758               | Grondin perlon                 |
| <i>Chelidonichthys obscurus</i>  | Walbaum, 1792                | Grondin morrude                |
| <i>Chromis chromis</i>           | Linnaeus, 1758               | Castagnole                     |
| <i>Condylactis aurantiaca</i>    | Delle Chiaje, 1825           | Anémone soleil                 |
| <i>Conger conger</i>             | Linnaeus, 1758               | Congre commun                  |
| <i>Coris julis</i>               | Linnaeus, 1758               | Girelle commune                |
| <i>Coscinasterias tenuispina</i> | Lamarck, 1816                | Etoile de mer épineuse         |
| <i>Dactylopterus volitans</i>    | Linnaeus, 1758               | Grondin volant                 |
| <i>Dasyatis pastinaca</i>        | Linnaeus, 1758               | Pastenague commune             |
| <i>Dentex dentex</i>             | Linnaeus, 1758               | Denti                          |
| <i>Diogenes pugilator</i>        | Roux, 1829                   | Pagure des sables              |
| <i>Diogenidae sp.</i>            |                              | Pagure                         |
| <i>Diplodus annularis</i>        | Linnaeus, 1758               | Sparaillon                     |
| <i>Diplodus sargus</i>           | Linnaeus, 1758               | Sar commun                     |
| <i>Diplodus vulgaris</i>         | Geoffroy Saint-Hilaire, 1817 | Sar à tête noire               |
| <i>Echeneis naucrates</i>        | Linnaeus, 1758               | Rémora rayé                    |
| <i>Echiichthys vipera</i>        | Cuvier, 1829                 | Petite vive                    |

| Espèce                            | Nomenclature - Auteur        | Nom commun                   |
|-----------------------------------|------------------------------|------------------------------|
| <i>Echinocardium cordatum</i>     | Pennant, 1777                | Oursin de sable              |
| <i>Epinephelus aeneus</i>         | Geoffroy Saint-Hilaire, 1817 | Mérou blanc                  |
| Gobiidae                          |                              | Gobie                        |
| <i>Gobius geniporus</i>           | Valenciennes, 1837           | Gobie à joues poreuses       |
| <i>Gobius incognitus</i>          | Kovačić & Šanda, 2016        | Gobie moucheté               |
| <i>Gobius niger</i>               | Linnaeus, 1758               | Gobie noir                   |
| <i>Gobius sp.</i>                 |                              | Gobie                        |
| <i>Halcampoides purpureus</i>     | Studer, 1879                 | Anémone nocturne             |
| <i>Ilia nucleus</i>               | Linnaeus, 1758               | Ilie                         |
| <i>Lepadogaster sp.</i>           |                              | Porte-écuelle                |
| <i>Leptogorgia sarmentosa</i>     | Esper, 1789                  | Gorgone orange               |
| <i>Lithognathus mormyrus</i>      | Linnaeus, 1758               | Marbré                       |
| <i>Loligo vulgaris</i>            | Lamarck, 1798                | Calmar commun                |
| <i>Macropodia sp.</i>             |                              | Macropode                    |
| <i>Mullus barbatus</i>            | Linnaeus, 1758               | Rouget de vase               |
| <i>Mullus sp.</i>                 |                              | Rouget                       |
| <i>Mullus surmuletus</i>          | Linnaeus, 1758               | Rouget de roche              |
| <i>Muraena helena</i>             | Linnaeus, 1758               | Murène commune               |
| <i>Myliobatis aquila</i>          | Linnaeus, 1758               | Raie aigle                   |
| <i>Myxicola infundibulum</i>      | Montagu, 1808                | Ver myxicole                 |
| <i>Natica hebraea</i>             | Martyn, 1786                 | Natrice hébraïque            |
| <i>Oblada melanura</i>            | Linnaeus, 1758               | Oblade                       |
| <i>Octopus vulgaris</i>           | Cuvier, 1797                 | Poulpe commun                |
| <i>Olindias muelleri</i>          | Haeckel, 1879                | Olindias                     |
| <i>Ophidion barbatum</i>          | Linnaeus, 1758               | Donzelle à nageoire noire    |
| <i>Ophidioni rochei</i>           | Müller, 1845                 | Donzelle douce               |
| <i>Ophisurus serpens</i>          | Linnaeus, 1758               | Serpenton à long nez         |
| <i>Ophiura ophiura</i>            | Linnaeus, 1758               | Ophiure commune              |
| <i>Pachycerianthus solitarius</i> | Rapp, 1829                   | Cérianthe solitaire          |
| <i>Pagellus acarne</i>            | Risso, 1827                  | Pageot acarné                |
| <i>Pagellus erythrinus</i>        | Linnaeus, 1758               | Pageot commun                |
| <i>Pagrus pagrus</i>              | Linnaeus, 1758               | Pagre commun                 |
| <i>Pagurus anachoretus</i>        | Risso, 1827                  | Pagure anachorète            |
| <i>Pagurus sp.</i>                |                              | Pagure                       |
| <i>Penaeus kerathurus</i>         | Forskål, 1775                | Crevette caramote            |
| <i>Pomatoschistus minutus</i>     | Pallas, 1770                 | Gobie buhotte                |
| <i>Processa edulis</i>            | Risso, 1816                  | Crevette-autruche comestible |
| <i>Processa sp.</i>               |                              | Crevette austruche           |

| Espèce                              | Nomenclature - Auteur | Nom commun               |
|-------------------------------------|-----------------------|--------------------------|
| <i>Pteroeides griseum</i>           | Linnaeus, 1767        | Pennatule grise          |
| <i>Rhizostoma pulmo</i>             | Macri, 1778           | Rhizostome               |
| <i>Sabella pavonina</i>             | Savigny, 1822         | Sabelle paon             |
| <i>Sabella sp.</i>                  |                       | Sabelle                  |
| <i>Sabella spallanzanii</i>         | Gmelin, 1791          | Spirographe              |
| <i>Sarpa salpa</i>                  | Linnaeus, 1758        | Saupe                    |
| <i>Scorpaena notata</i>             | Rafinesque, 1810      | Petite rascasse rouge    |
| <i>Scorpaena porcus</i>             | Linnaeus, 1758        | Rascasse brune           |
| <i>Sepia officinalis</i>            | Linnaeus, 1758        | Seiche commune           |
| <i>Sepiola rondeletii</i>           | Leach, 1817           | Sépiole de rondelet      |
| <i>Seriola dumerili</i>             | Risso, 1810           | Sériole                  |
| <i>Serranus cabrilla</i>            | Linnaeus, 1758        | Serran chevrette         |
| <i>Serranus hepatus</i>             | Linnaeus, 1758        | Serran hépate            |
| <i>Serranus scriba</i>              | Linnaeus, 1758        | Serran écriture          |
| <i>Solea sp.</i>                    |                       | Sole                     |
| <i>Sparus aurata</i>                | Linnaeus, 1758        | Dorade royale            |
| <i>Sphyraena sp.</i>                |                       | Bécune                   |
| <i>Sphyraena viridensis</i>         | Cuvier, 1829          | Bécune à bouche jaune    |
| <i>Sphyraena viridensis</i> (larve) | Cuvier, 1829          | Larve de Bécune          |
| <i>Spicara smaris</i>               | Linnaeus, 1758        | Picarel                  |
| <i>Spicara maena</i>                | Linnaeus, 1758        | Mendole                  |
| <i>Spondylisoma cantharus</i>       | Linnaeus, 1758        | Dorade grise             |
| <i>Symphodus cinereus</i>           | Bonnaterre, 1788      | Crénilabre cendré        |
| <i>Syngnathus saurus</i>            | Linnaeus, 1758        | Poisson-lézard rayé      |
| <i>Torpedo marmorata</i>            | Risso, 1810           | Torpille marbrée         |
| <i>Trachinus araneus</i>            | Cuvier, 1829          | Vive araignée            |
| <i>Trachinus draco</i>              | Linnaeus, 1758        | Grande vive              |
| <i>Trachurus mediterraneus</i>      | Steindachner, 1868    | Chinchard à queue jaune  |
| <i>Uranoscopus scaber</i>           | Linnaeus, 1758        | Uranoscope               |
| <i>Veretillum cynomorium</i>        | Pallas, 1766          | Vérétille verge de chien |
| <i>Virgula mirabilis</i>            | Müller, 1776          | Plume élégante           |
| <i>Xyrichtys novacula</i>           | Linnaeus, 1758        | Rason                    |

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées en utilisant le langage de programmation **R version 4.3.1** (2023-06-16 ucrt), l'environnement de développement RStudio version 2023.12.0+369 "Ocean Storm" et une succession de packages utilitaires (*stringr*, *openxlsx2*, *dplyr*, *tidyr*, *tibble*, *stringi*, *ggplot2*, *ggpubr*, *ggrepel*, *ggvegan*, *ggwordcloud*, *ggh4x*, *ggvenn*, *ggstatsplot*, *multicompView*, *gridExtra*, *scales*, *vegan*, *factoextra*, *FactoMineR*, *corrplot*, *paran*, *wordcloud2*, *ggradar*, *rstatix*, *MASS*, *fitdistrplus*, *car*, *jtools*, *interactions*, *purrr*, *emmeans*).

## 5.2. Abondance

La première approche consiste à étudier l'abondance totale des organismes rencontrés à chaque plongée, indépendamment de la diversité des espèces rencontrées. Une série de représentations graphiques est utilisée pour visualiser les données, puis l'utilisation d'un modèle linéaire généralisé permet d'inférer de potentielles différences entre les zones de prospections et les caractéristiques d'échantillonnage.

Les abondances surfaciques exprimée en individus par mètres carrés sont tout d'abord représentées sous forme d'histogrammes toutes données comprises et par condition de paramètres explicatifs afin d'évaluer le type de distribution. La profondeur de prospection théorique, la condition nyctémérale (nuit ou jour) et le site (Bastia, Saint-Florent et Nice) sont choisis comme paramètres prédictors de l'abondance surfacique totale. Les abondances surfaciques totales sont représentées sous forme de diagramme en boîte et de densité de points par conditions d'échantillonnage.

La distribution des abondances totale a mené à sélectionner un modèle linéaire généralisé de famille Gamma à la fonction de lien logarithmique pour comprendre les effets des conditions environnementales sur l'abondance surfacique. Le modèle initial suivant est appliqué au jeu de données en utilisant le package *fitdistrplus* :

$$glm(\text{Abondance surfacique})_{\text{famille} = \text{Gamma}} \sim \text{site} \\ * \text{nyctémère} * \text{profondeur de prospection}$$

Avec la composante *site \* nyctémère \* profondeur de prospection* correspondant à l'ensemble des effets et des interactions possibles des trois paramètres entre eux. Un algorithme pas à pas

basé sur le critère d'information d'Akaike permet de sélectionner un modèle pertinent en éliminant si besoin des paramètres ne contribuant que peu à la prédiction grâce au package *MASS*. La variance-inflation et la sur-dispersion ont été calculés. Les effets partiels de chaque paramètre et de leurs interactions sur l'abondance surfacique sont représentés grâce au package *jtools*.

## 5.3. Composition

La présence des diverses espèces composant les communautés de fonds meubles infralittoraux est ensuite évaluée de deux manières. La première consiste à évaluer la richesse spécifique. La seconde consiste à représenter les abondances surfaciques par espèces rencontrées à chaque condition.

Les occurrences d'espèces selon les paramètres du nyctémère, de la profondeur théorique et du site de prospection sont évaluées statistiquement en utilisant des  $\chi$ -tests de conformité. Les pourcentages de répartition théoriques permettant les calculs de  $\chi$ -tests de conformité ont été choisies sur la base d'expertise et de raisonnements issus d'observations de terrain et de considérations écologiques.

Les abondances surfacique sont représentées sous forme de diagrammes en barres d'abondances relatives ainsi que d'abondances absolues par espèce pour chaque plongée. La combinaison des analyses d'abondance et de représentations graphiques descriptives des abondances absolues et relatives des espèces observées permet de tirer des informations inférentielles univariées intéressantes sur les dynamiques écologiques des substrats meubles prospectés.

## 5.4. Diversité

Afin d'approfondir la compréhension des différences de structures des communautés des fonds meubles infralittoraux, divers indices de diversité sont calculés puis utilisés pour inférer des effets des conditions de prospection sur ces indices.

La richesse spécifique et les indices de diversité de Shannon, Simpson et Piélu sont calculés à partir des données d'abondances surfaciques. Un seuil de corrélation de 90 % est utilisé pour ne sélectionner qu'une partie

des indices afin d'éviter la redondance d'informations. Des modèles linéaires multiples sont appliqués pour les indices retenus de Shannon et de la richesse spécifique pour estimer les effets du site, du nyctémère et de la profondeur de prospection sur ces indices. Un modèle linéaire généralisé de famille quasi-binomiale est appliqué à l'indice de Piélu pour estimer les effets du site, du nyctémère et de la profondeur de prospection sur cet indice. Pour ces modèles, les effets partiels de chaque paramètre et de leur interactions sur les indices sont représentés grâce au package *jtools*.

## 5.5. Analyses Factorielles Multiples

Une approche multivariée de type analyse factorielle multiple (AFM) a été choisie pour caractériser la composition des communautés de fonds meubles infralittoraux. L'utilisation de la projection des plongées en combinaison aux paramètres environnementaux associés aux observations permet de catégoriser les diverses communautés des fonds meubles en communautés-types partageant des caractéristiques similaires.

Les paramètres environnementaux correspondent aux types de substrats et à la profondeur de prospection moyenne réelle. La construction de l'AFM utilise les données d'abondances surfaciques par condition de plongée calculées en moyennant les abondances surfaciques des transects de 10 minutes pour chaque plongée. Les plongées ayant des caractéristiques similaires dans la projection de l'AFM sont regroupés par méthode de clustering des K-moyennes. Le paramètre nyctémère distinguant de manière trop importante les sites dans l'espace fonctionnel de l'AFM, une AFM est appliquée pour chaque condition nyctémérale. Les clusters obtenus à partir des AFM de nuit et de jour correspondent ainsi chacun à une communauté type.

L'AFM est construite à l'aide du package *FactoMineR*. La construction du clustering utilise le package *factoextra*. Les représentations graphiques sont adaptées à partir des packages *factoextra* et *ggplot2*.

## 5.6. Catégorisation affinée des types de communautés

Une approche innovante a été conçue pour représenter les espèces contribuant le plus à chaque

communauté type définie par les analyses factorielles multiples ainsi que d'illustrer visuellement les importances relatives des paramètres environnementaux associées à ces catégories de communautés.

Pour chaque cluster des AFMs correspondant à un type de communauté, les distances euclidiennes entre les coordonnées des espèces dans l'espace constitué des dimensions retenues et le centroïde du cluster sont calculés de la manière suivante :

$$Distance_{\text{espece-centroïde}} =$$

$$\sqrt{(x_{\text{espece}} - x_{\text{centroïde}})^2 + (y_{\text{espece}} - y_{\text{centroïde}})^2 + (z_{\text{espece}} - z_{\text{centroïde}})^2}$$

Avec  $x$ ,  $y$  et  $z$  les coordonnées dans les trois premières dimensions retenues pour chaque AFM par nyctémère. Les distances sont ensuite rééchelonnées entre 1 et 100 afin d'obtenir des ordres de grandeurs permettant une meilleure évaluation des contributions relatives des espèces aux clusters.

Ces distances permettent de constituer un nuage de mot pour chaque communauté grâce au package *wordcloud2* en sélectionnant les vingt espèces les plus proches du centroïde du cluster correspondant. La taille des noms d'espèces au sein du nuage de mot correspond à leurs distances relatives au centroïde, équivalent aux contributions relatives de ces espèces à la communauté.

Le même principe de calcul de distances aux centroïdes est utilisé pour les paramètres qualitatifs de type de substrats. De plus, la profondeur moyenne de plongée, l'abondance totale et les indices de diversité sont moyennés pour chaque cluster en utilisant les données des plongées des analyses précédentes. Toutes ces données correspondant aux caractéristiques des types de communautés sont représentées sous forme de graphiques en RADAR, illustrant les valeurs relatives de ces paramètres d'une communauté type à l'autre. Les représentations graphiques en RADAR sont construites en utilisant le package *ggradar*.

## 5.7. Taille des individus

Les tailles des organismes observés donnent des informations supplémentaires quant à la structure des communautés. Plusieurs types de représentation de distributions ont été construites afin de comprendre la structuration des tailles toutes conditions confondues ainsi que par communauté type. Les distributions des données et comparaisons de moyennes entre communautés types sont réalisées à l'aide du package *ggstatsplot*. L'existence de différences significatives entre moyennes de tailles de communautés types est vérifiée par une ANOVA à un facteur de Welch suivi d'un test post-hoc non paramétrique de Games-Howell pour évaluer les différences entre chaque communautés. Les mêmes tests et représentations sont utilisés pour comparer les moyennes et distributions de tailles d'individus par espèce entre communautés types.

Les spectres de taille de chaque communauté type sont construits par régressions linéaires simples à partir des données log-transformées en base 2 de l'abondance surfacique par longueur d'individus. Ces spectres de tailles permettent d'estimer l'équilibre entre les abondances des individus de diverses tailles au sein des communautés. La proportion relative d'individus de petite et grande taille permet d'inférer certains aspects des fonctionnements des communautés étudiées.



# RÉSULTATS



## 1. Abondance

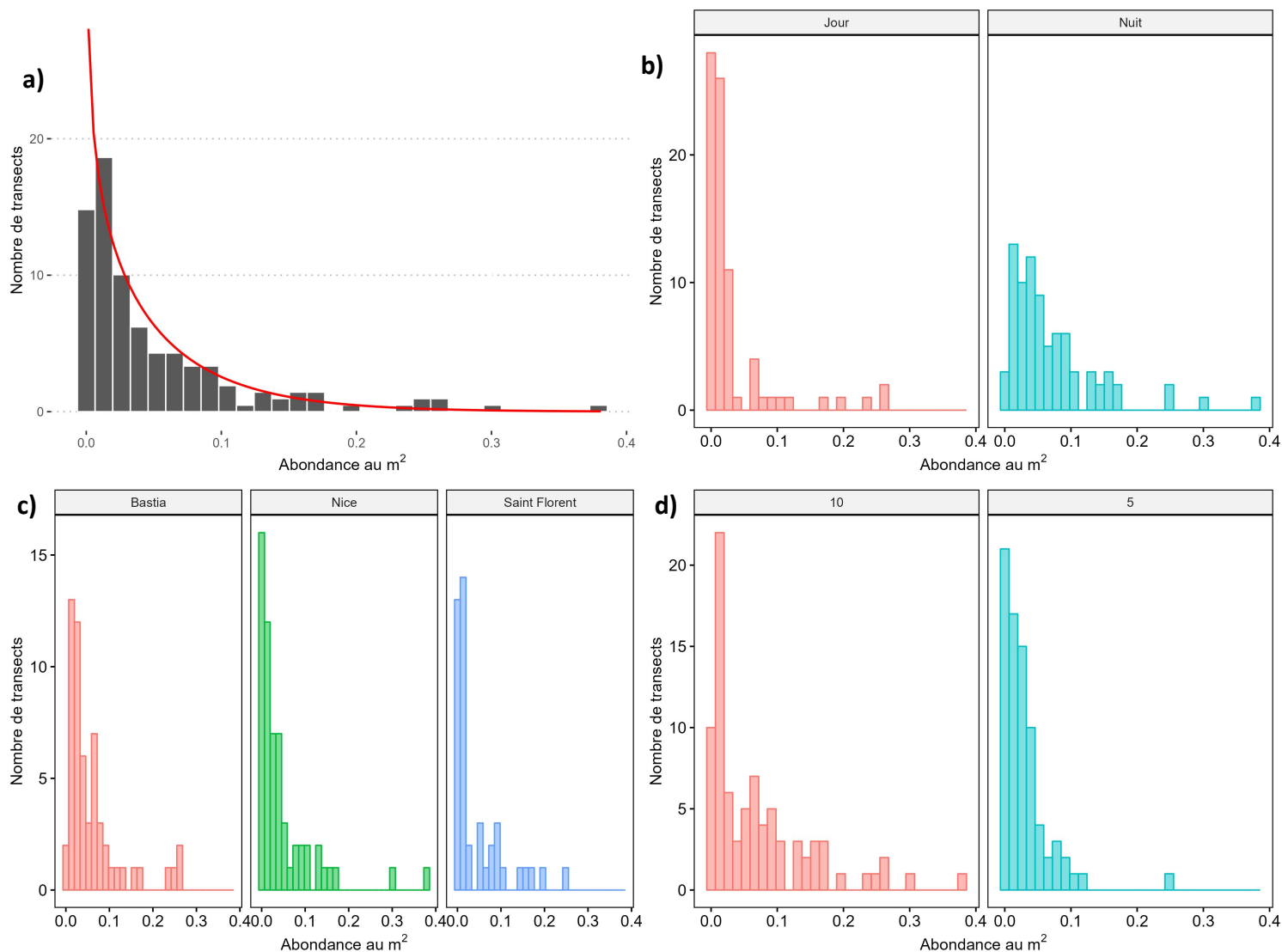
### 1.1. Distributions

L'effort d'échantillonnage en plongée a permis de réaliser 912 observations, correspondant au total à 3697 individus appartenant à 106 espèces. Les espèces observées sont taxonomiquement diversifiées avec une proportion importante d'actinoptérygiens mais aussi d'élasmobranches, d'échinodermes, de pennatules, d'octocoralliaires et de crustacés.

La distribution des abondances surfaciques totales par transect met en valeur une forte proportion de valeurs d'abondances faibles et une très faible proportion de valeurs d'abondances importantes (Fig. 15a). Ce type

de distribution est bien représenté par l'utilisation d'un modèle gamma de fonction de lien logarithmique, représenté par la courbe rouge (Fig. 15a).

La séparation des abondances totales par condition de prospection montre de légères différences de distribution selon le paramètre pris en compte. Dans le cas du paramètre nyctémère (Fig. 15b), la distribution des abondances totales par transect dans le cas de la nuit est moins asymétrique à gauche que le jour. Les différences de distribution sont néanmoins moins marquantes pour les paramètres de site (Fig. 15c) et de profondeur théorique de prospection (Fig. 15d).



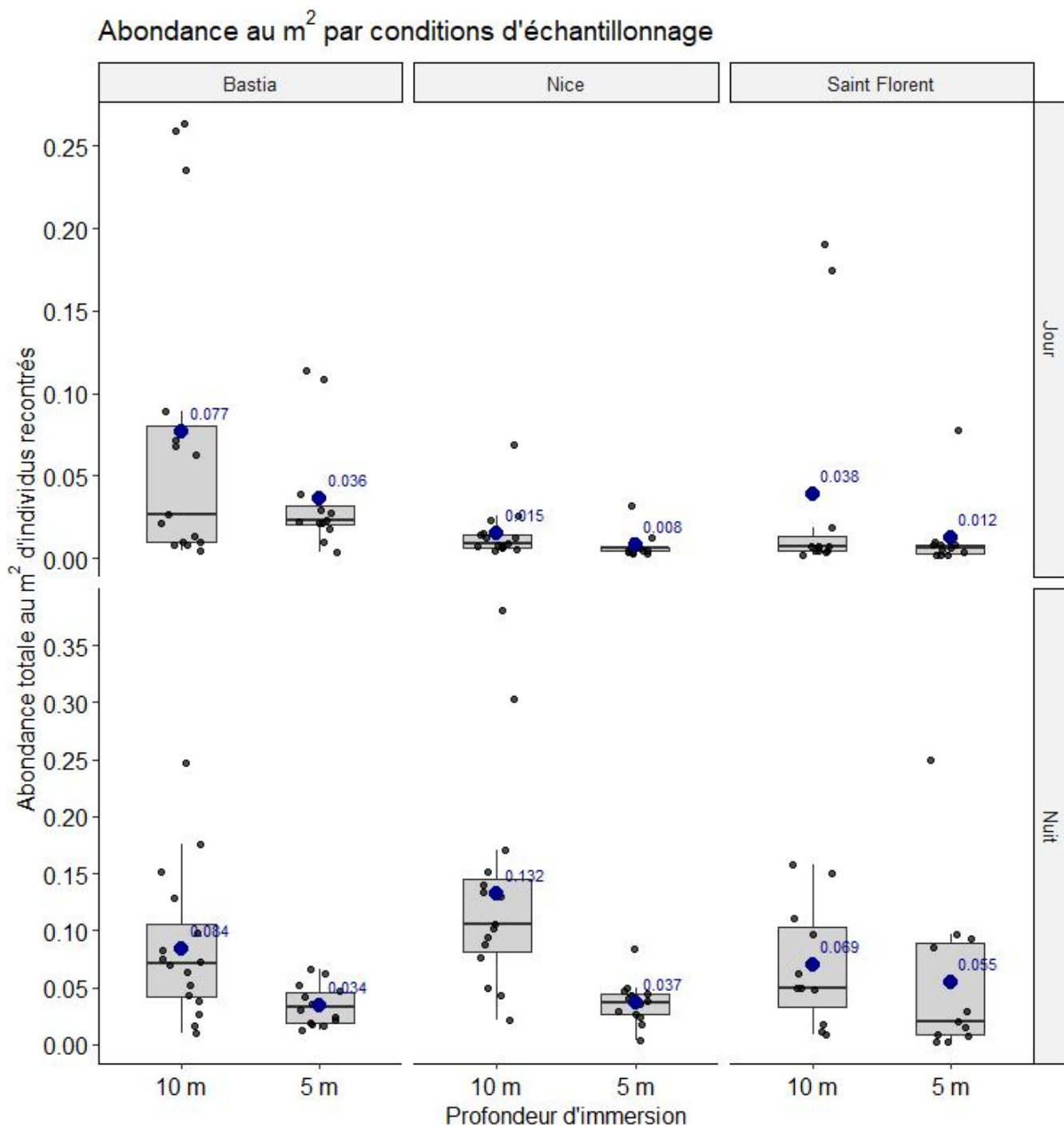
15

**Distributions des abondances surfaciques de l'ensemble des transects a) toutes données confondues avec représentation d'un modèle gamma (courbe rouge) b) par conditions du paramètre nyctémère c) par conditions du paramètre site d) par conditions du paramètre profondeur théorique.**

## 1.2. Abondance totale par condition

La représentation graphique des abondances surfaciques totales par condition d'échantillonnage (Fig. 16) illustre des différences de distributions entre les différents paramètres. Bien que quelques différences légères d'abondances totale surfacique sont distinguables selon les paramètres de profondeur

d'immersion et de site, le paramètre nycthémère semble être le plus significatif par son influence sur l'écart interquartile des abondances totales. En effet, l'écart interquartile est dans la majorité des conditions plus important la nuit que le jour. Ainsi, la dispersion des données est plus importante la nuit que le jour lors de la prise en compte des trois paramètres explicatifs profondeur, site et nycthémère combinés.



16

Abondances surfaciques totales en nombre d'individus par m<sup>2</sup> par conditions de prospection représentées sous forme de diagrammes en boîte à moustache. Les conditions de prospection correspondent au site, au nycthémère et à la profondeur théorique d'immersion. La moyenne de chaque série correspondant à une combinaison unique de trois paramètres est indiquée par un point plus large et sa valeur en bleu.

### 1.3. Modèle linéaire généralisé

La sélection de variables à partir du modèle linéaire généralisé initial de famille Gamma utilisant une méthode d'algorithme pas à pas basé sur le critère d'information d'Akaike conduit à retenir le modèle suivant :

$glm(\text{Abondance surfacique})_{\text{famille} = \text{Gamma}} \sim \text{site} + \text{nycthémère} + \text{profondeur de prospection} + \text{site:nycthémère} + \text{site:profondeur de prospection}$

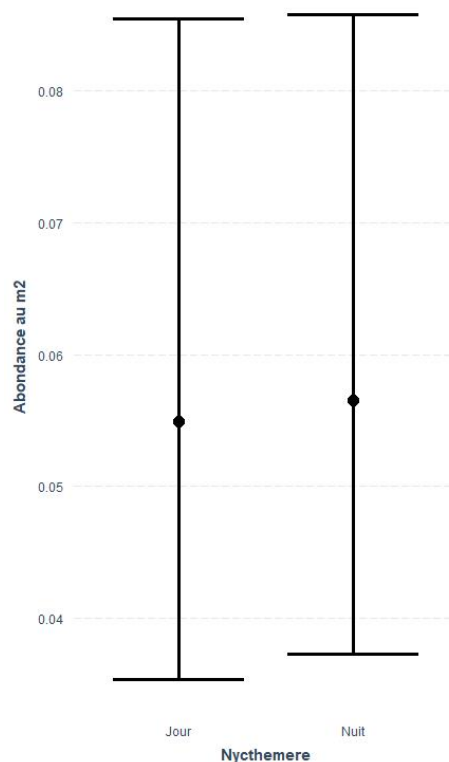
Deviance au modèle nul = 244,2 pour 159 degrés de liberté

Deviance résiduelle = 156,3 pour 151 degrés de liberté

Ainsi  $\chi^2 = 87,9 \Rightarrow p < 0,01$

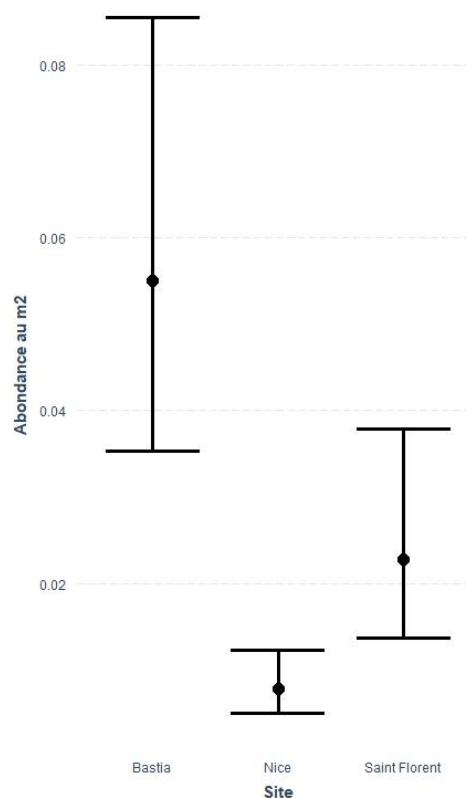
Le modèle retenu est ainsi significatif au seuil de 0.01 avec une sur-dispersion faible (paramètre de dispersion = 1,3). Les paramètres site, nycthémère et profondeur de prospection sont significatifs dans la prédiction de l'abondance totale surfacique. Les interactions du site avec le nycthémère et du site avec la profondeur moyenne de prospection sont aussi significatifs dans le modèle retenu. Aucune composante du modèle retenu présente un facteur de variance-inflation généralisé élevé (au dessus d'une valeur de 5). Il n'y a donc pas de multicolinéarité importante pour le modèle retenu.

Le prédicteur nycthémère seul n'a pas d'effet significatif sur les abondances d'organismes (Fig. 17). Ces effets ne prennent néanmoins pas en considération l'interaction en le prédicteur nycthémère et les autres prédicteurs. A l'inverse, le prédicteur du site seul affecte significativement l'abondance surfacique totale d'individus rencontrés (Fig. 18). Le site de Nice présente une abondance surfacique significativement plus faible qu'aux sites de Saint-Florent et de Bastia. Ces deux derniers ne présentent pas de différence significative d'abondance surfacique bien qu'une tendance semble montrer que le site de Saint-Florent soit intermédiaire entre celui de Bastia et de Nice. L'abondance surfacique totale augmente de manière non linéaire avec la profondeur de prospection moyenne des plongées (Figure 19).



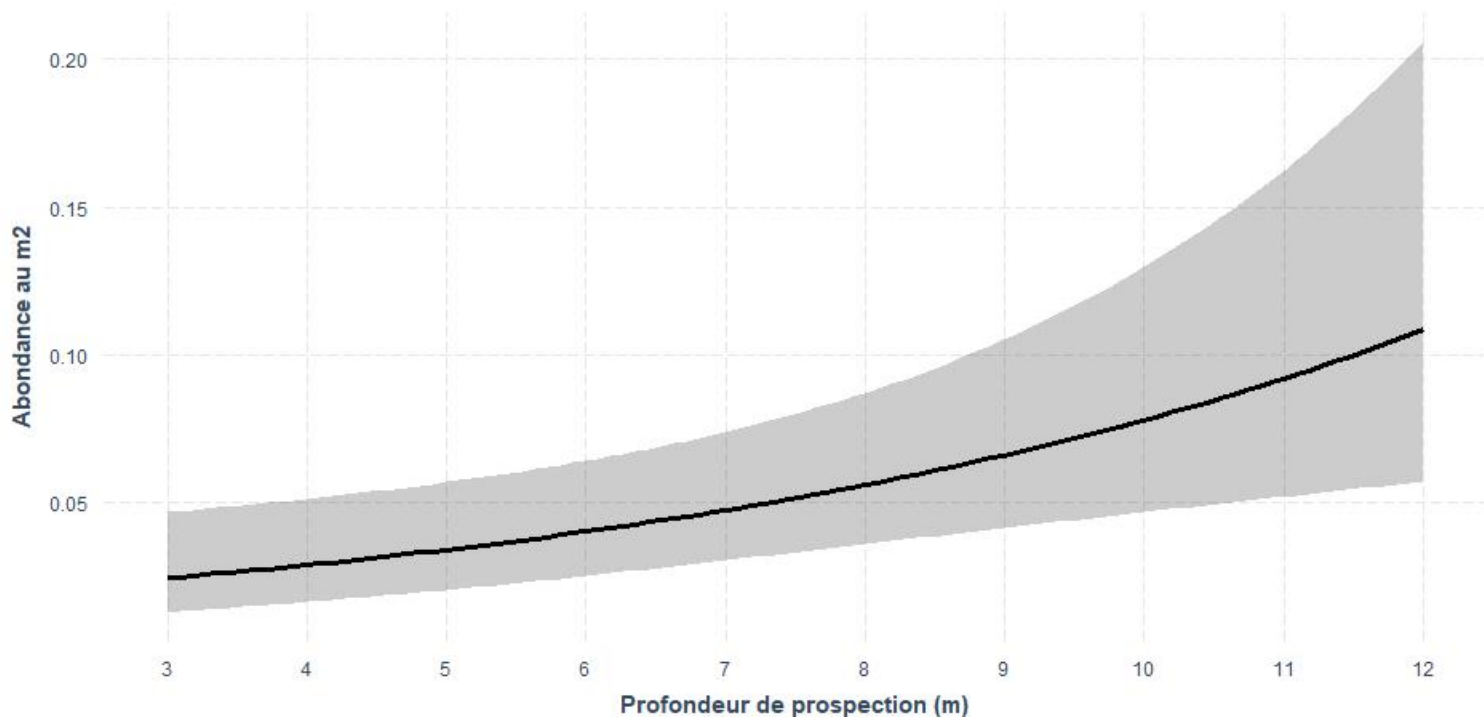
17

Représentation graphique des effets du prédicteur nycthémère sur l'abondance surfacique. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95%.

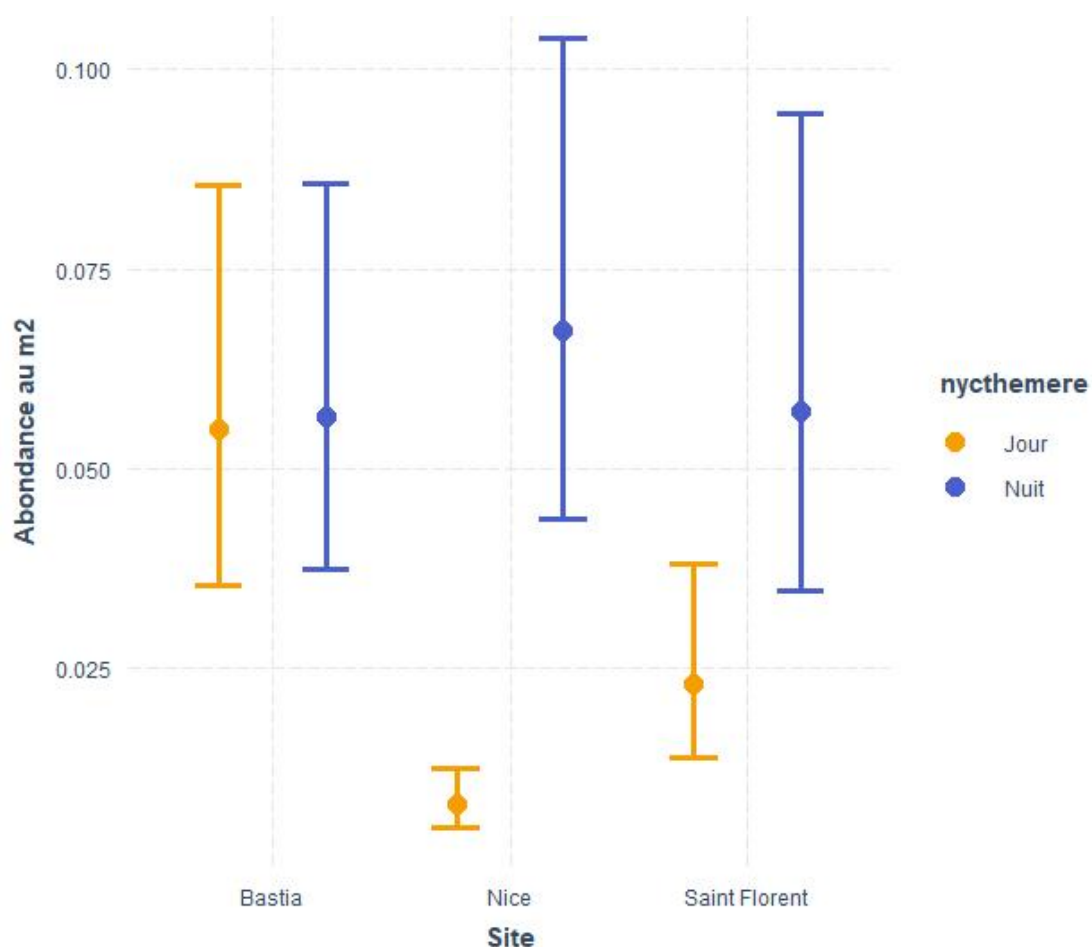


18

Représentation graphique des effets du prédicteur site sur l'abondance surfacique. Les barres d'erreurs représentent les intervalles de confiance à 95%.



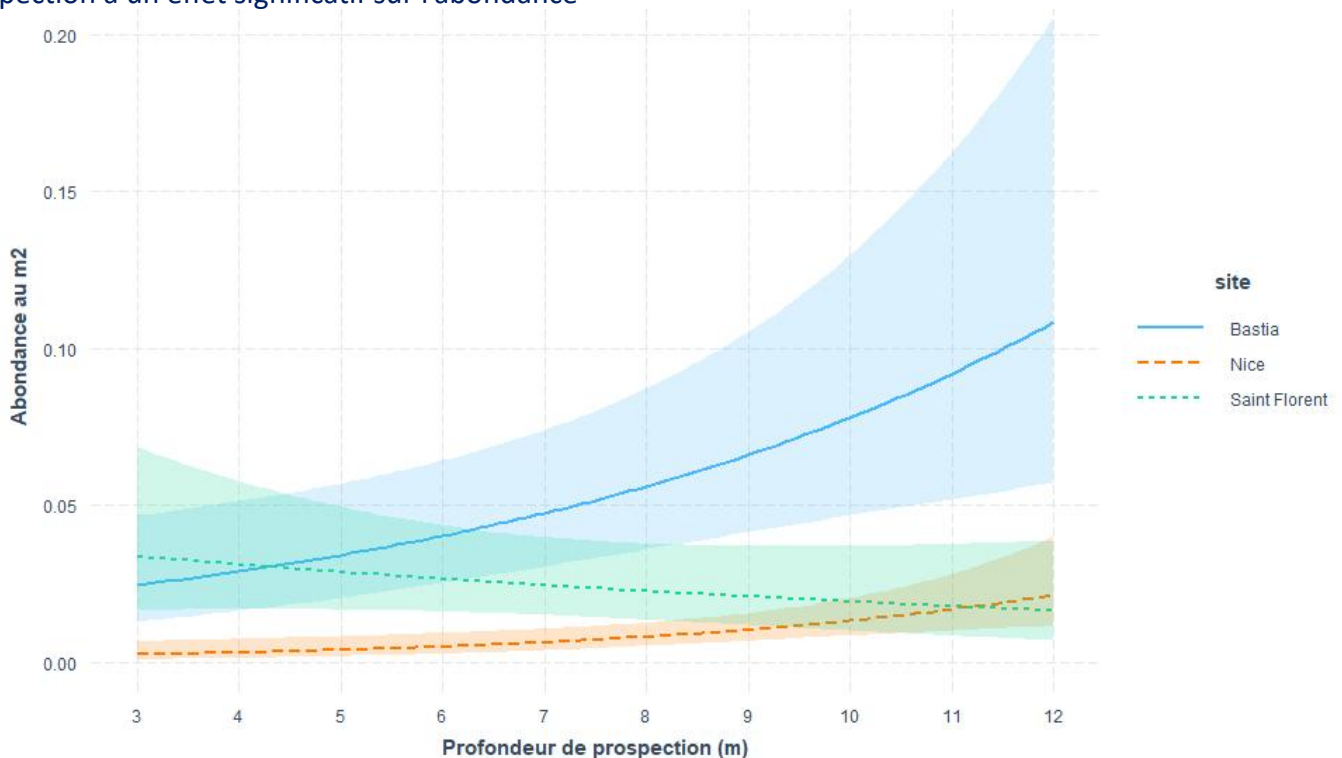
**19** Représentation graphique des effets de la profondeur de prospection sur l'abondance surfacique. La zone grisée correspond à l'intervalle de confiance à 95%.



**20** Représentation graphique des effets des interactions entre le site et le nyctémère sur l'abondance surfacique issus du modèle linéaire généralisé de famille Gamma. Les barres d'erreurs représentent les intervalles de confiance à 95%.

L'interaction entre les paramètres site et nycthémère influence significativement l'abondance totale surfacique des milieux à substrats meubles prospectés (Fig. 20). Seul le site de Nice présente une différence significative entre le jour et la nuit, avec une abondance totale plus faible la journée. Bien que la différence ne soit pas significative pour le site de Saint-Florent, une tendance semble indiquer une abondance légèrement plus faible la journée. Les abondances surfaciques ne sont pas différentes selon le site de nuit. De jour, le site de Nice présente une abondance surfacique significativement moins importante que les sites de Saint-Florent et de Bastia.

L'interaction entre les paramètres site et profondeur de prospection a un effet significatif sur l'abondance



21

Représentation graphique des effets des interactions entre le site et la profondeur de prospection sur l'abondance surfacique issus du modèle linéaire généralisé de famille Gamma. Les enveloppes des courbes correspondent aux intervalles de confiance à 95%.

**L'analyse des abondances** d'organismes vivant sur les fonds meubles infralittoraux, **toutes espèces confondues**, permet de retenir que :

- L'abondance des organismes augmente avec la profondeur de 3 à 12 mètres.
- L'abondance des organismes est plus importante de nuit que de jour, sauf au site de Bastia où la différence n'est pas significative.
- L'abondance est significativement plus importante à Bastia et à Saint-Florent (milieux plutôt sableux) qu'à Nice (milieux plutôt vaseux).

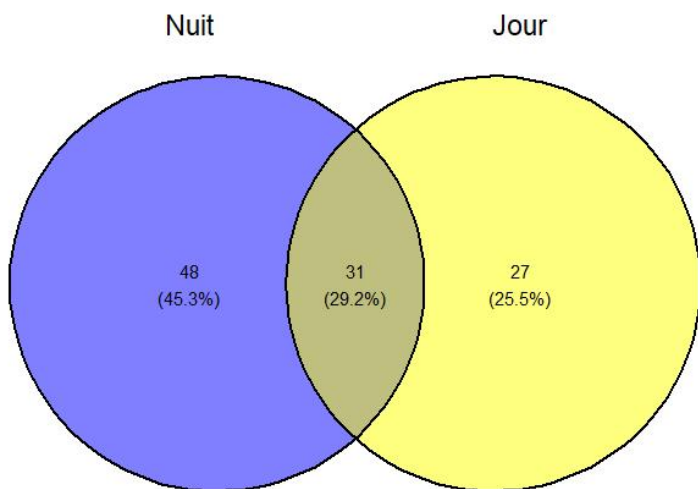
L'abondance seule n'est pas suffisante pour estimer la richesse spécifique de ces milieux. L'étape suivante consiste ainsi à décrire la richesse et la composition des communautés observées.

## 2. Composition

### 2.1. Comparaison de la richesse selon les conditions de prospection

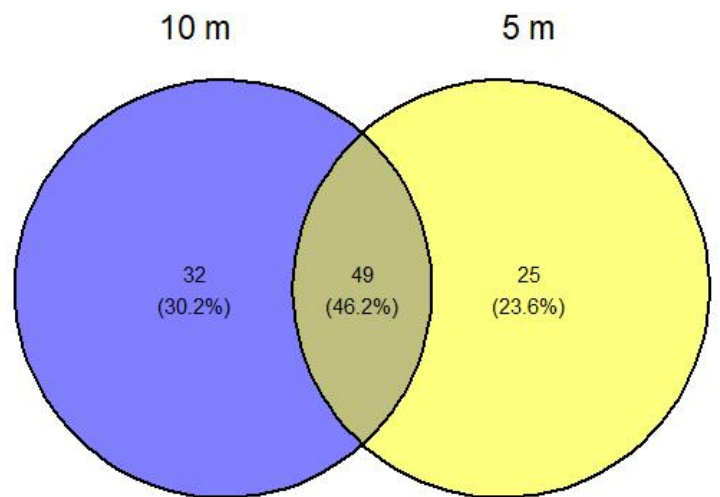
Dans le cas du paramètre nyctémère, les probabilités attendues de richesse spécifique sont de 1/3 espèces exclusives à la nuit, 1/3 de jour et 1/3 dans les deux situations. Ceci correspondrait à un cas où il n'y a pas de distinctions particulières entre la nuit et le jour, bien qu'une grande proportion des espèces ne soient que visibles dans un cas ou dans l'autre. Le nombre d'espèces rencontrées dans ces trois cas de figure diffère significativement des effectifs attendus ( $\chi^2 = 7,37$ ,  $p < 0,05$ ). Ainsi la majorité des espèces sont exclusivement rencontrées de nuit (Fig. 22). Seulement 25,5 % des espèces sont rencontrés exclusivement le jour tandis que 29,2 % des espèces sont rencontrés à la fois le jour et la nuit.

Dans le cas du paramètre de profondeur théorique de plongée, les probabilités attendues de richesse spécifique sont de 10 % des espèces exclusives à 5 mètres, 10 % exclusives à 10 mètres et 80 % aux deux profondeurs. Ces proportions correspondent à une hypothèse où la différence entre 5 mètres et 10 mètres de profondeur n'influence pas fortement les espèces rencontrées, bien qu'une petite proportion vive distinctement à ces deux profondeurs. Le nombre d'espèces rencontrées dans ces trois cas de figure diffère significativement des effectifs attendus ( $\chi^2 = 77,88$ ;  $p < 0,01$ ). Ainsi, 46,2 % des espèces vivent aux deux profondeurs théoriques tandis que 30,2 % vivent à 10 mètres exclusivement et 23,6 % à 5 mètres (Fig. 23).



22

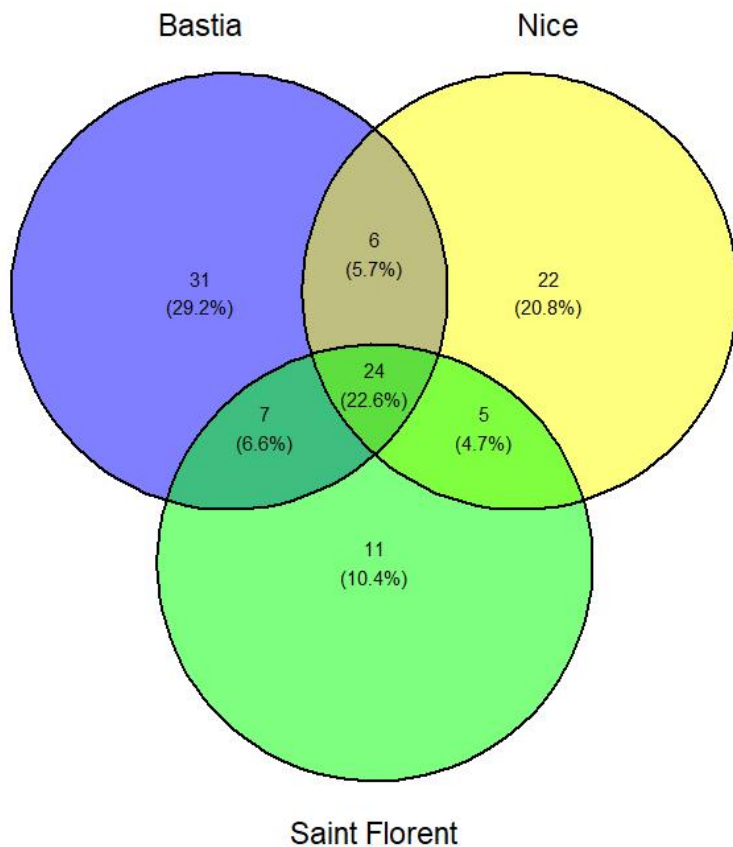
Diagramme de Venn du nombre d'espèces rencontrées par condition du paramètre nyctémère.



23

Diagramme de Venn du nombre d'espèces rencontrées par profondeur théorique de prospection.

Dans le cas du paramètre du site, on fait l'hypothèse que la majorité des espèces sont communes aux milieux sableux donc présentes sur l'ensemble des sites, qu'une partie plus importante est partagée entre Bastia et Saint-Florent que Nice dû à leur proximité spatiale et finalement qu'une toute petite partie des espèces sont exclusives à chaque site. Ainsi les probabilités attendues seraient de 70 % à tous les sites, 11 % entre Bastia et Saint-Florent, 5 % entre Nice et Saint-Florent, 5 % entre Nice et Bastia et finalement 3% pour chaque site exclusivement. Le nombre d'espèces rencontrés dans chaque cas de figure diffère significativement des effectifs attendus ( $\chi^2 = 412,4$ ;  $p < 0,01$ ). Les espèces rencontrées aux trois sites à la fois représentent seulement 22,6 % du total des espèces (Fig. 24). La présence d'espèces à 2 sites à la fois est proche de 5% dans chaque condition d'interactions de sites, sans que le nombre d'espèces communes à Bastia et Saint-Florent soit fortement plus élevé que dans les deux autres interactions de sites. Le site ayant la plus forte proportion d'espèces exclusives est celui de Bastia avec 29,2 % du total des espèces, puis Nice à 20,8 % du total et finalement Saint-Florent avec 10,4 % du total des espèces rencontrés.



24

Diagramme de Venn du nombre d'espèces rencontrées par site prospecté.

## 2.2. Abondances spécifiques absolues et relatives

Les abondances surfaciques absolues cumulées des espèces rencontrées lors des diverses plongées mettent en valeur des différences entre

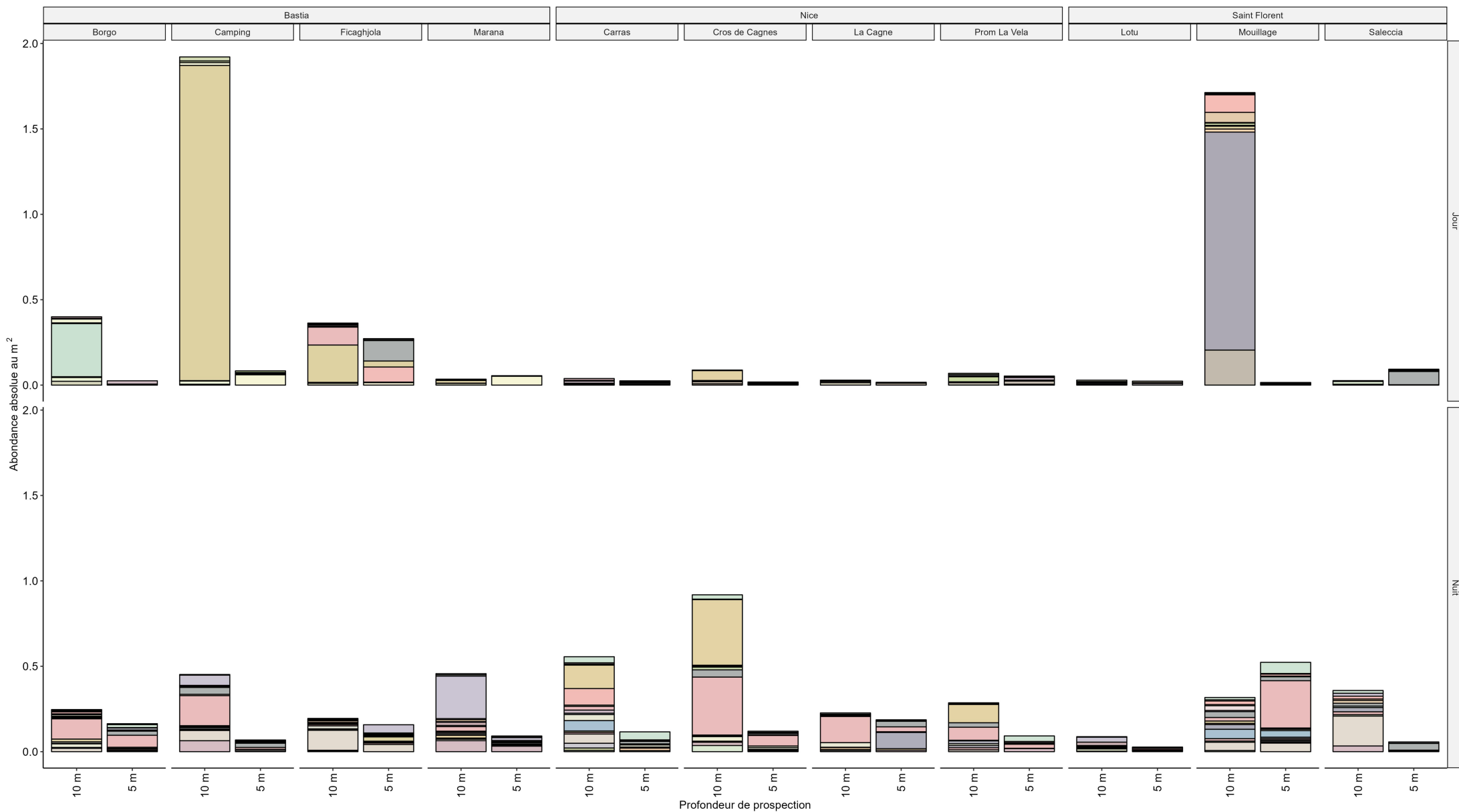
conditions de plongée, notamment entre sites prospectés (Fig. 25). De fortes différences d'abondances surfaciques sont visibles entre les zones, notamment pour les plongées de jour. Les zones «Camping» au niveau de Bastia et «Mouillage» au niveau de Saint-Florent présentent des abondances totales respectives de 1,92 et 1,71 individus par m<sup>2</sup> tandis que l'ensemble des autres zones ont des valeurs totales d'abondances inférieure à 0,4 individus par m<sup>2</sup>. Les abondances surfaciques totales pour les différentes plongées de nuit présentent moins de différences que pour le jour. La différence importante entre les zones de jour provient principalement de quelques espèces particulières très abondantes là où l'abondance surfacique totale est la plus importante.

La représentation des abondances surfaciques relatives des espèces rencontrées met en valeur des différences générales de composition, de richesse et de diversité (Fig. 26). On remarque premièrement une forte variation de la distribution des abondances de chaque espèce selon les zones, notamment pour les plongées de jour. Par exemple, les zones «Borgo», «camping», «La Cagne» et «Saleccia» sont dominées par une ou deux espèces tandis que les zones «Cros de Cagnes», «Carras» et «Mouillage» présentent à cinq mètres de profondeur une répartition beaucoup plus équilibrée des espèces. Pour ce qui est des plongées de nuit, certaines espèces sont très récurrentes, pouvant presque être considérées ubiquistes. C'est le cas des bogues (*Boops boops*) et des rougets de vase (*Mullus barbatus*). Comme pour les plongées de jour, la répartition en abondances des espèces varie selon les caractéristiques environnementales. La richesse spécifique est plus importante la nuit que le jour.

L'analyse de la richesse spécifique et de l'abondance des espèces permet de retenir que :

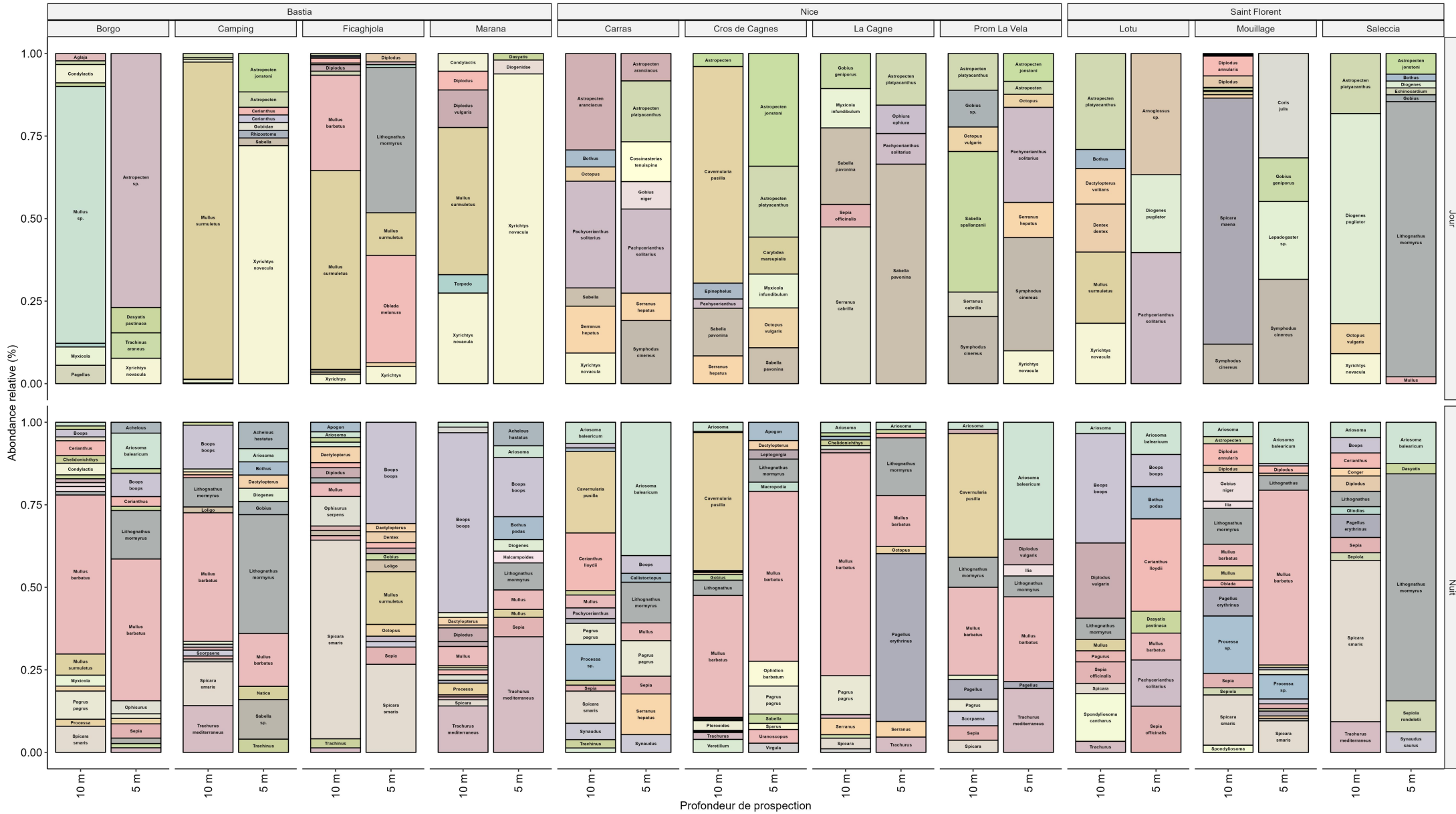
- La richesse spécifique est significativement plus importante de nuit que de jour.
- Certaines espèces sont présentes aux deux profondeurs d'étude, mais une grande proportion des espèces observées ne l'ont été qu'à cinq ou dix mètres exclusivement.
- Beaucoup d'espèces ne sont présentes qu'à un site uniquement.
- L'abondance totale varie fortement de jour entre zones de prospection, ce qui est notamment dû à la forte abondance de certaines espèces tels que les rougets de roche (*Mullus surmuletus*).
- Certaines espèces sont particulièrement abondantes de nuit, tels que les bogues (*Boops boops*).

Les données de richesse et d'abondance peuvent être décrites de manière plus synthétique et plus interprétable par des calculs d'indices de diversité, ce qui correspond ainsi à l'étape suivante des analyses.



25

Abondances surfaciques (par m<sup>2</sup>) absolues cumulées des espèces rencontrées au cours des prospections de l'ensemble des sites selon la profondeur de prospection, le nyctémère et les zones prospectées.



### 3. Diversité

#### 3.1 Calcul des indices de diversité et corrélations

La richesse spécifique et les indices de diversité de Shannon, Simpson, Pielou de Hill et de l'inverse de Hill sont calculés pour chaque transect de 10 minutes. Une matrice de corrélation des indices de diversité est calculée à partir de ces valeurs obtenues par transects (Fig. 27). Seul les indices de Simpson et de Shannon sont fortement corrélés, au seuil de 90%. Ces deux indices diffèrent par un poids différent donné aux espèces rares ou aux espèces les plus communes. Ces distinctions ne semblent néanmoins pas être suffisamment importantes dans ce cas. On fait ainsi le choix de ne garder que l'indice de Shannon pour les analyses qui suivent afin d'éviter les redondances d'informations.

### 3.2. Modèles linéaires généralisés par indices

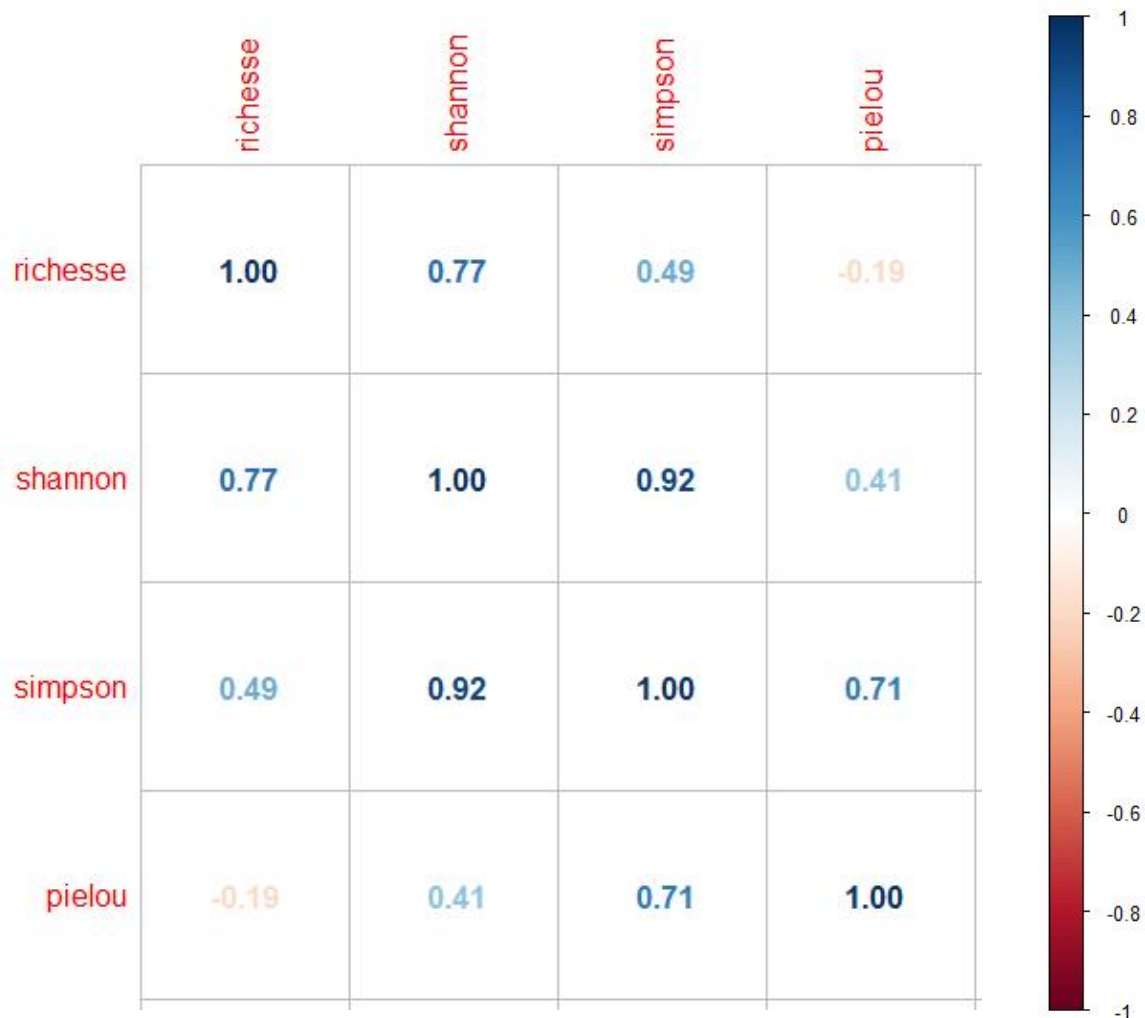
#### 3.2.1. Modèle linéaire de la richesse spécifique

La sélection de variables à partir du modèle de regression linéaire multiple initial utilisant une méthode d'algorithme pas à pas basé sur le critère d'information d'Akaike conduit à retenir le modèle suivant pour l'indice de richesse spécifique :

$$lm(\text{richesse spécifique}) \sim \text{site} * \text{nycthémère} * \text{profondeur de prospection}$$

$$F = 87,9 \Rightarrow p < 0,01$$

$$R^2_{\text{ajusté}} = 0,39$$

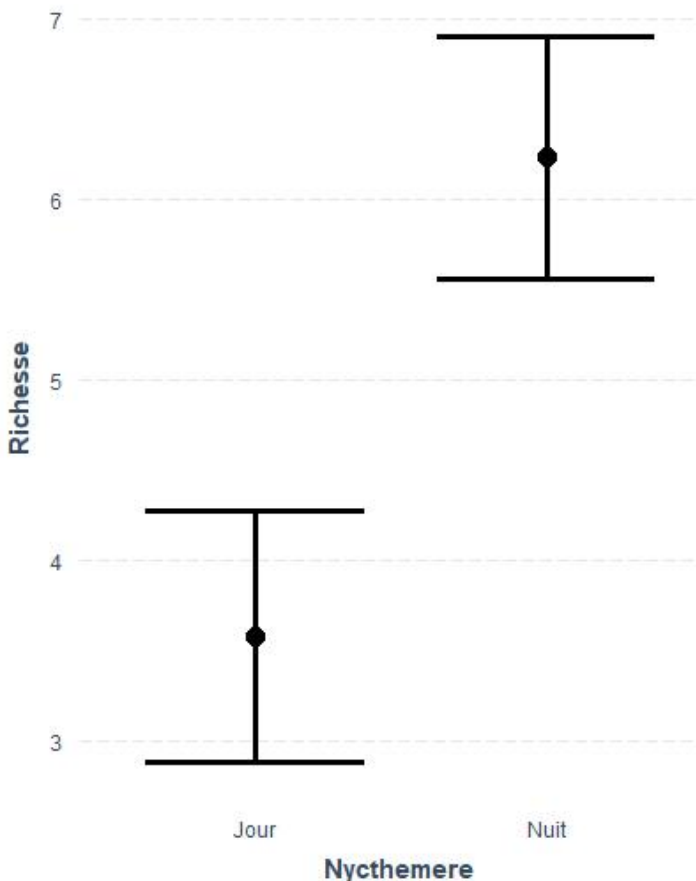


27

Matrice de corrélation des différents indices de diversité calculés pour chaque transect de 10 minutes. L'indice richesse correspond à la richesse spécifique.

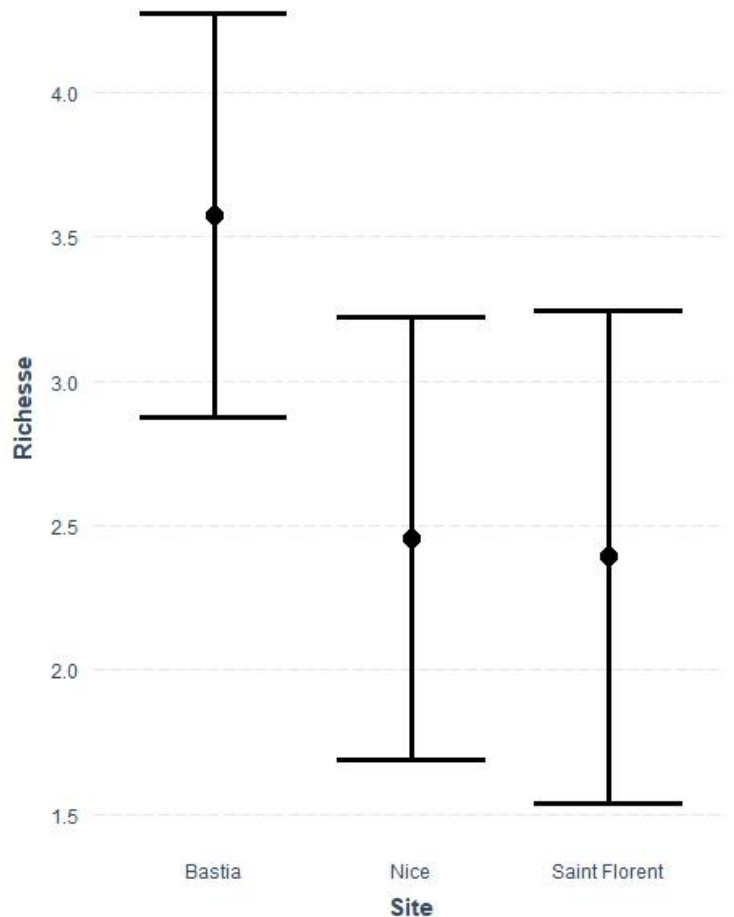
Le modèle retenu est ainsi significatif au seuil de 0,01. Les paramètres site, nyctémère et profondeur de prospection ainsi que toutes les interactions possibles entre ces trois paramètres sont significatifs dans la prédiction de la richesse spécifique. Certaines composantes du modèle retenu présentent des facteurs de variance-inflation généralisés légèrement élevés. La légère multicolinéarité qui en découle n'est pas suffisante pour justifier l'utilisation d'un autre type de modèle.

La représentation graphique des effets du prédicteur nyctémère seul montre une différence significative de richesse spécifique entre le jour et la nuit (Fig. 28), avec une richesse spécifique moyenne des transects presque deux fois plus importante la nuit que le jour. A l'inverse, le prédicteur du site seul ne montre pas de différence significative de richesse spécifique entre les sites (Fig. 29). La richesse spécifique des transects augmente linéairement avec la profondeur entre 3 et 12 mètres de profondeur (Fig. 30).



28

Représentation graphique des effets du prédicteur nyctémère sur la richesse spécifique. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95%.



29

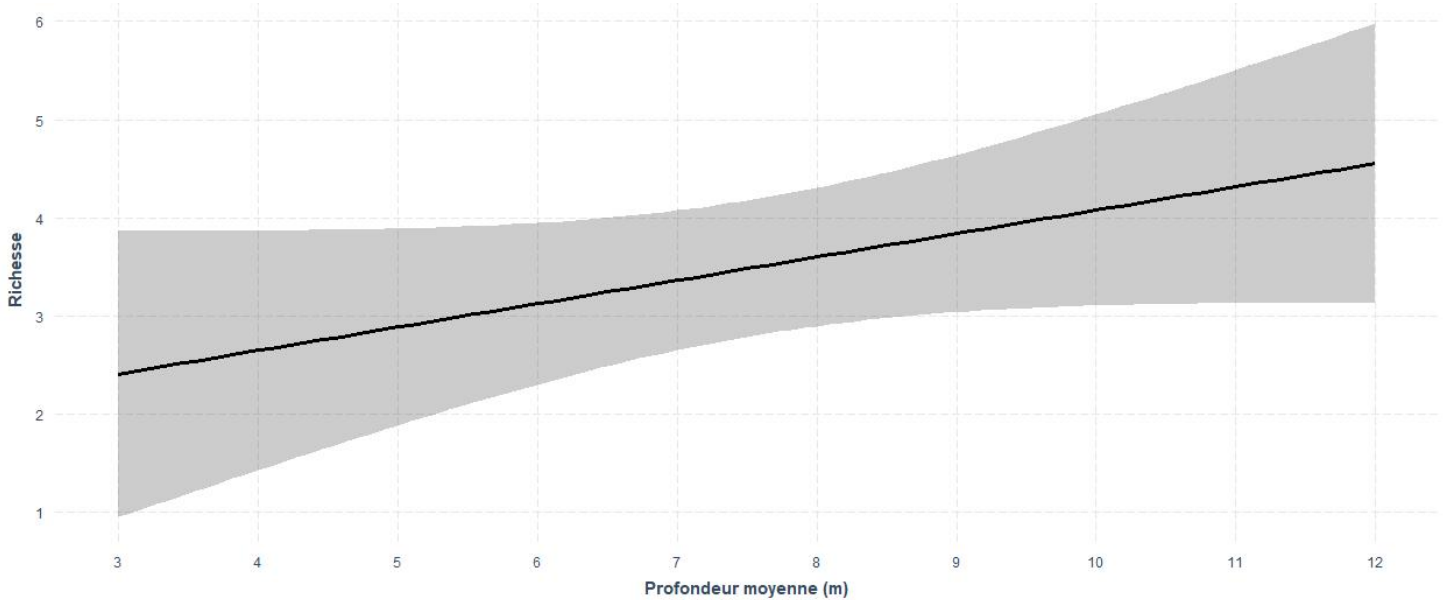
Représentation graphique des effets du prédicteur site sur la richesse spécifique. Les barres d'erreurs représentent les intervalles de confiance à 95%.

La triple interaction entre les paramètres site, nyctémère et la profondeur moyenne influence significativement la richesse spécifique des transects prospectés (Fig. 31). La richesse spécifique augmente linéairement avec la profondeur de prospection, sauf pour la condition de nuit à Saint Florent. Le paramètre site ne change pas beaucoup l'évolution de la richesse avec la profondeur pour les prospections de journée à l'inverse des dynamiques de nuit qui sont fortement différentes entre les trois sites.

Au site de Bastia, la richesse spécifique de nuit est significativement plus élevée que le jour pour toutes les profondeurs de 3 à 11 mètres. La pente de la richesse en fonction de la profondeur est plus importante pour la condition jour que la condition nuit. Ainsi, aux faibles profondeurs, la richesse est faible de jour et plus importante de nuit, mais n'est pas significativement différente aux profondeurs plus importantes.

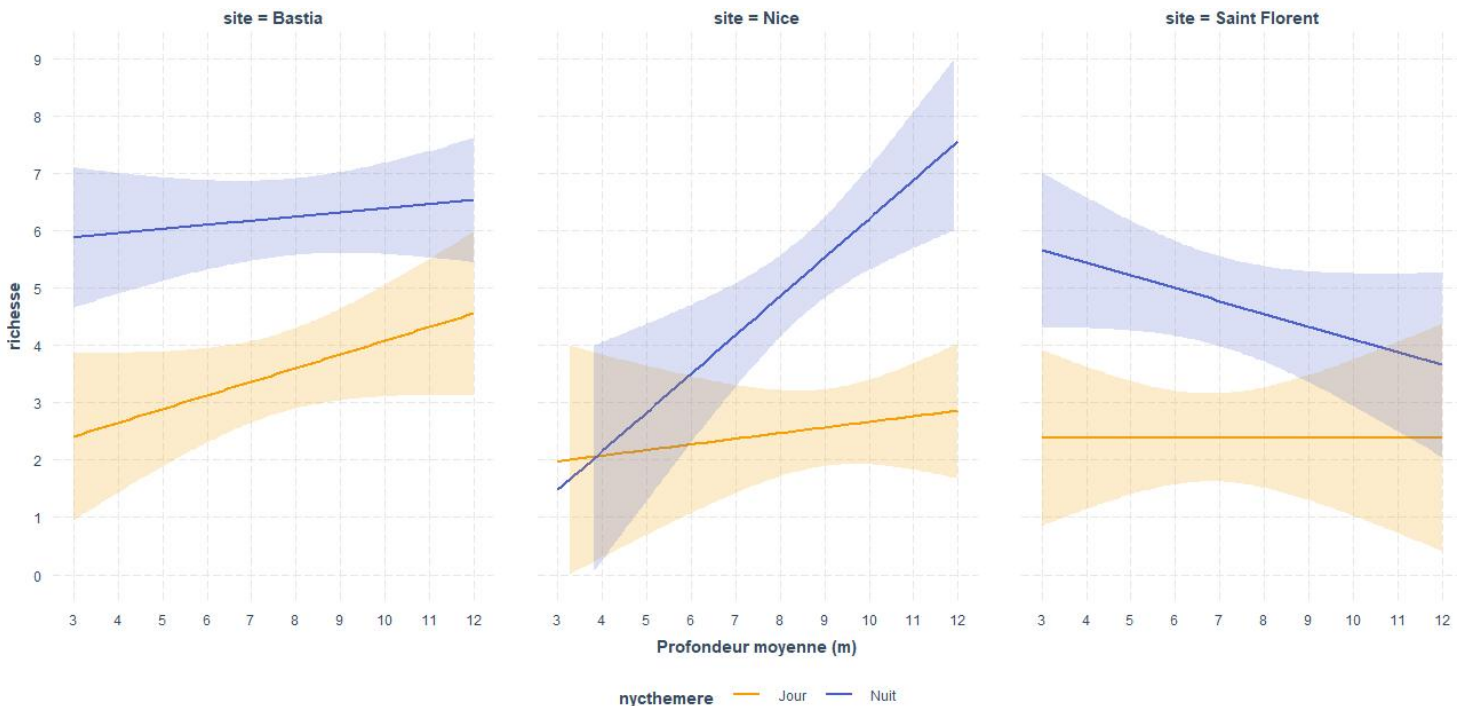
Au site de Nice, la dynamique est inverse. La richesse n'est pas significativement différente entre la nuit et le jour aux faibles profondeurs tandis qu'elle est significativement plus élevée la nuit que le jour entre 7 et 12 mètres de profondeur. Ceci correspond à une augmentation forte de la richesse spécifique avec la profondeur.

Au site de Saint-Florent, la richesse est significativement différente entre la nuit et le jour aux profondeurs de 3 à 9 mètres. La diminution de la richesse spécifique avec la profondeur pour la condition de nuit entraîne l'absence de différence significative de la richesse spécifique entre les conditions nuit et jour entre 9 et 12 mètres de profondeur.



30

Représentation graphique des effets de la profondeur de prospection sur la richesse spécifique. La surface grisée correspond à l'intervalle de confiance à 95%.



31

Représentation graphique des effets des interactions entre le site, le nyctémère et la profondeur moyenne sur la richesse spécifique issus du du modèle de régression linéaire multiple. Les surfaces dont l'opacité est plus faible correspondent aux intervalle de confiance à 95%.

### 3.2.2. Modèle linéaire de l'indice de Shannon

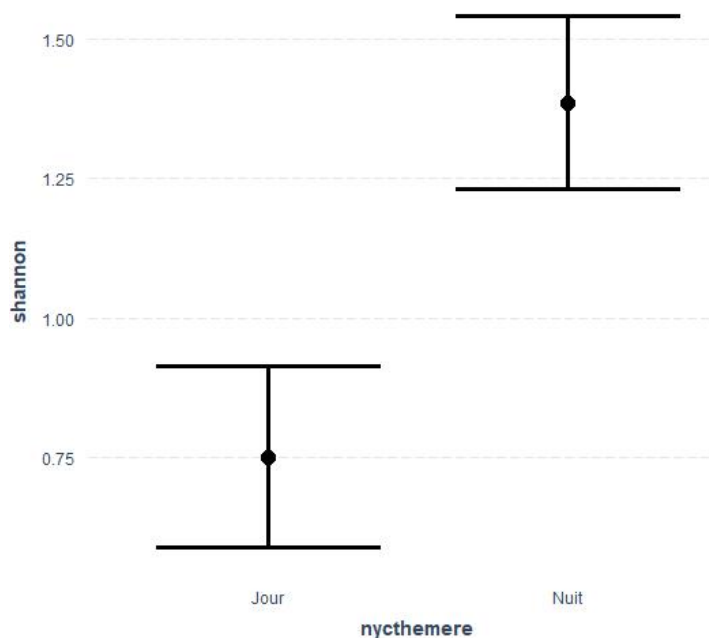
La sélection de variables à partir du modèle de régression linéaire multiple initial utilisant une méthode d'algorithme pas à pas basé sur le critère d'information d'Akaike conduit à retenir le modèle suivant pour l'indice de diversité de Shannon :

$$lm(\text{Shannon}) \sim \text{site} * \text{nycthemere} * \text{profondeur de prospection}$$

$$F = 8,39 \Rightarrow p < 0,01$$

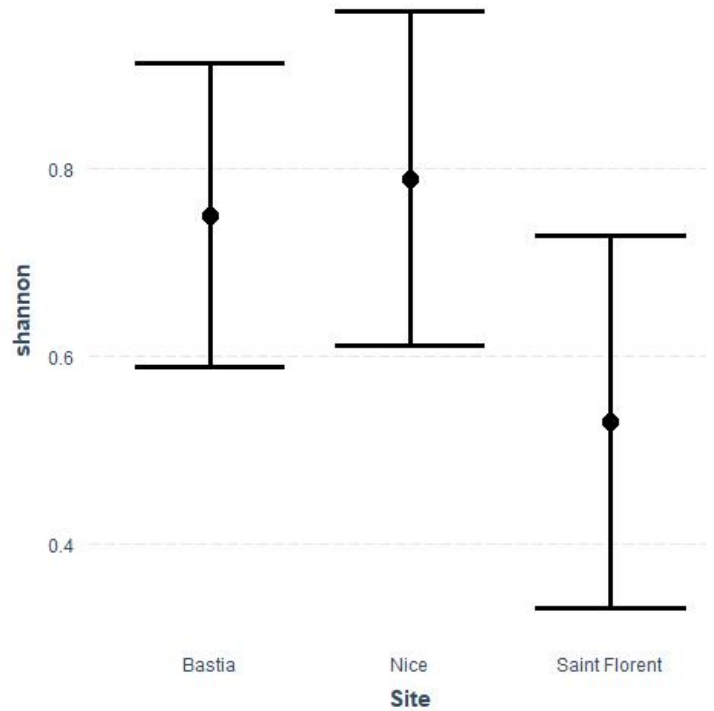
$$R^2_{\text{ajusté}} = 0,34$$

Le modèle retenu est ainsi significatif au seuil de 0,01. Les paramètres site, nycthemère et profondeur de prospection ainsi que toutes les interactions possibles entre ces trois paramètres sont significatifs dans la prédiction de l'indice de diversité de Shannon. Certaines composantes du modèle retenu présentent des facteurs de variance-inflation généralisés légèrement élevés. La légère multicollinéarité qui en découle n'est pas suffisante pour justifier l'utilisation d'un autre type de modèle.



32

Représentation graphique des effets du prédicteur nycthemère seul sur l'indice de diversité de Shannon. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95%.



33

Représentation graphique des effets du prédicteur site sur l'indice de diversité de Shannon. Les barres d'erreurs représentent les intervalles de confiance à 95%.

La représentation graphique des effets du prédicteur nycthemère seul montre une différence significative de diversité de Shannon entre le jour et la nuit (Fig. 32), avec un indice de diversité moyen des transects presque deux fois plus important la nuit que le jour. À l'inverse, le prédicteur du site seul ne montre pas de différence significative de l'indice de diversité de Shannon entre les sites (Fig. 33). L'indice de diversité de Shannon des transects augmente linéairement avec la profondeur entre 3 et 12 mètres de profondeur (Fig. 34).

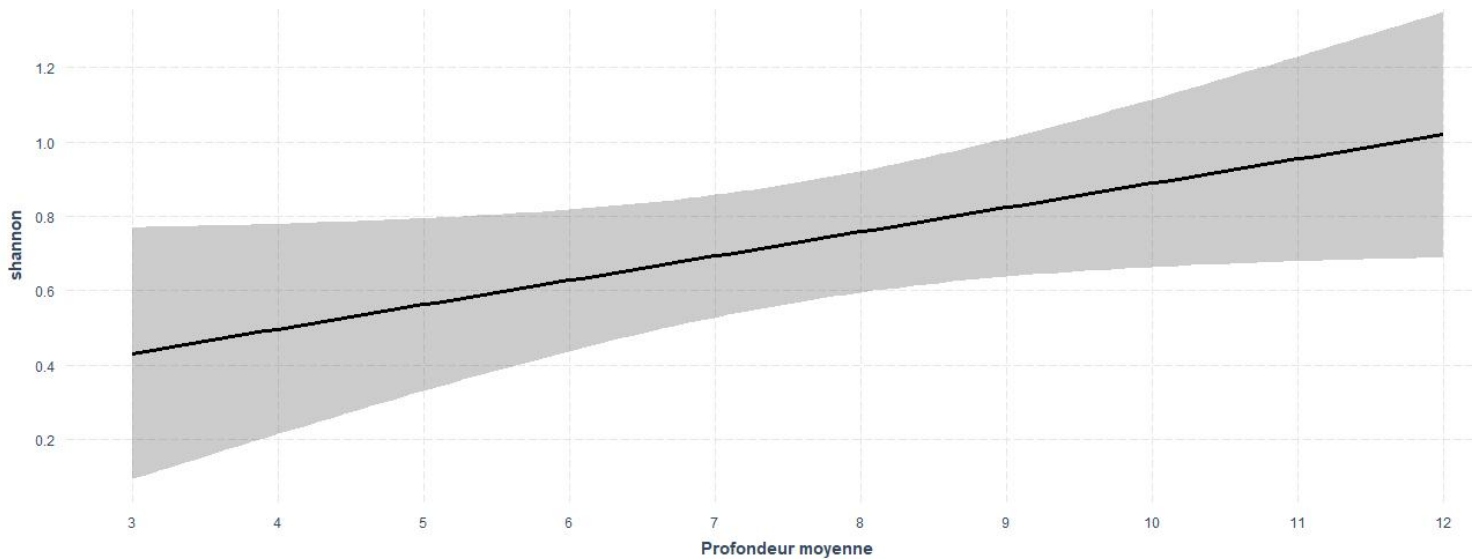
La triple interaction entre les paramètres site, nycthemère et la profondeur moyenne influence significativement l'indice de diversité de Shannon des transects prospectés (Fig. 35). L'indice de diversité de Shannon augmente linéairement avec la profondeur le jour, avec une pente plus importante de cette relation linéaire pour le site de Bastia en comparaison aux sites de Nice et de Saint-Florent. Néanmoins, l'indice de diversité de Shannon n'est pas significativement différent entre les différents sites pour la condition de jour quelque soit la profondeur, ce qui correspond aux informations ressortant de la figure 33. Les dynamiques de variation de l'indice de Shannon avec la profondeur sont différentes entre sites pour la condition de nuit.

Dans le cas du site de Bastia, l'indice de diversité de Shannon est élevé aux faibles profondeurs et diminue très légèrement avec la profondeur la nuit. L'indice de Shannon à ce site est significativement plus élevé de nuit que de jour entre 3 et 10 mètres. A partir de 10 mètres de profondeur et jusqu'aux profondeurs maximum prospectées, l'indice de diversité de Shannon n'est pas significativement différent entre la nuit et le jour.

Au site de Nice, l'indice de Shannon est faible aux profondeurs moindres de nuit et augmente fortement avec la profondeur. L'indice de Shannon à ce site n'est

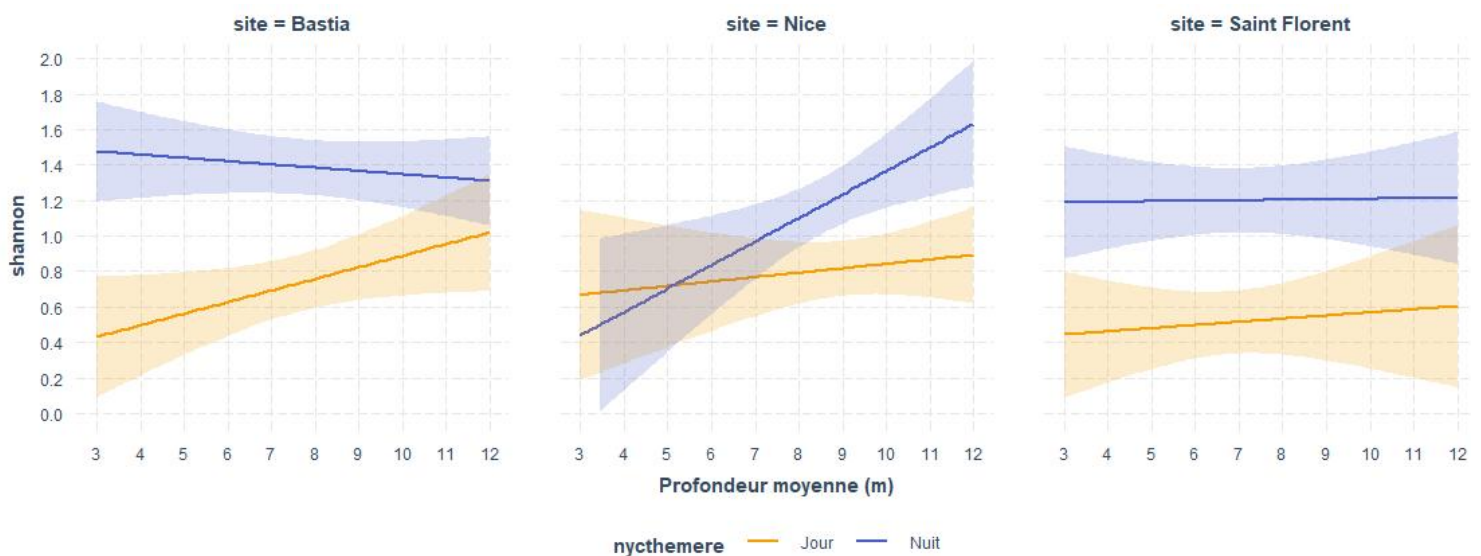
pas significativement différent entre le jour et la nuit de 3 à 8 mètres de profondeur. Au delà de 8 mètres et jusqu'à 12 mètres de profondeur, l'indice de Shannon est plus élevé la nuit que le jour.

Dans le cas du site de Saint-Florent, l'indice de Shannon est relativement constant de nuit quelque soit la profondeur. L'indice de Shannon est significativement plus élevé la nuit que le jour à ce site entre 3 et 10 mètres de profondeur. Au delà de 8 mètres et jusqu'à 12 mètres de profondeur, l'indice de Shannon n'est pas significativement différent entre la nuit et le jour.



34

Représentation graphique des effets de la profondeur de prospection sur l'indice de diversité de Shannon. La surface grisée correspond à l'intervalle de confiance à 95%



35

Représentation graphique des effets des interactions entre le site, le nyctémère et la profondeur moyenne sur l'indice de diversité de Shannon issus du du modèle de régression linéaire multiple. Les surfaces dont l'opacité est plus faible correspondent aux intervalle de confiance à 95%.

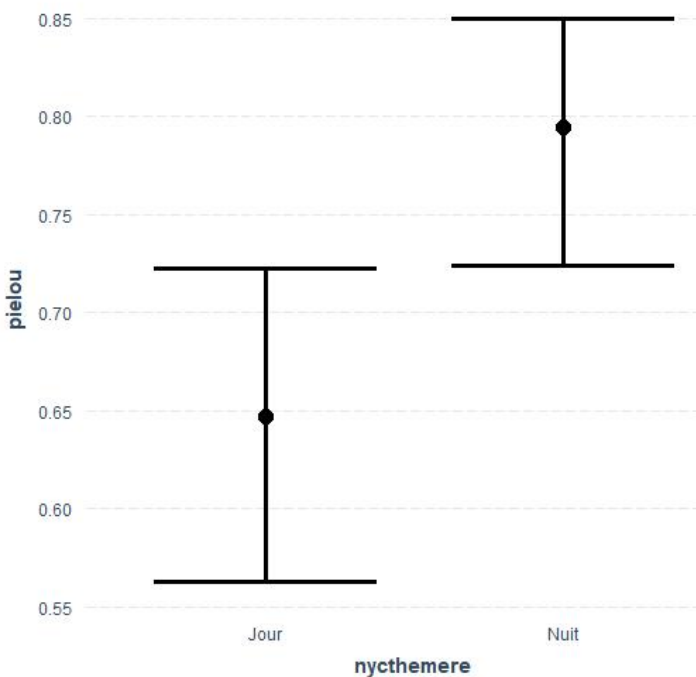
### 3.2.3. Modèle linéaire généralisé de l'indice de Piélou

La sélection de variables à partir du modèle linéaire généralisé initial de famille quasi-binomiale à fonction de lien *logit* utilisant une méthode d'algorithme pas à pas basé sur le critère d'information d'Akaike conduit à retenir le modèle suivant pour l'indice d'équitabilité de Piélou :

$$glm(\text{Piélou})_{\text{famille} = \text{quasibinomiale}} \sim \text{site} \\ * \text{nycthémère} * \text{profondeur de prospection}$$

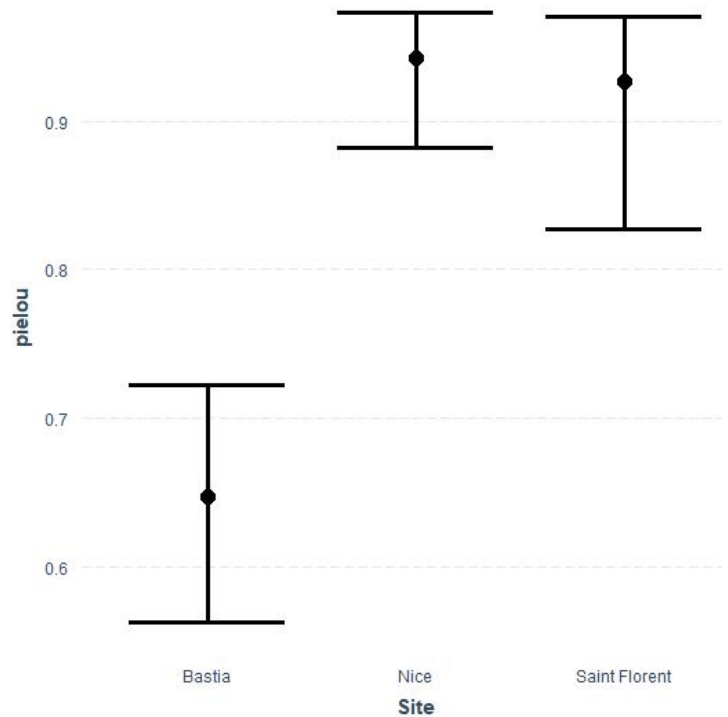
$$\chi^2 = 87,9 \Rightarrow p < 0,01$$

Le modèle retenu est ainsi significatif au seuil de 0,01 en comparaison au modèle nul et avec une sur-dispersion faible (paramètre de dispersion = 0,18). Les paramètres site, nycthémère et profondeur de prospection ainsi que toutes les interactions possibles entre ces trois paramètres sont significatifs dans le modèle retenu pour la prédiction de l'indice d'équitabilité de Piélou. Certaines composantes du modèle retenu présentent des facteurs de variance-inflation généralisés légèrement élevés. La légère multicolinéarité qui en découle n'est pas suffisante pour justifier l'utilisation d'un autre type de modèle.



36

Représentation graphique des effets du prédicteur nycthémère sur l'équitabilité de Piélou issu du modèle linéaire généralisé de famille quasi-binomiale. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95%.



37

Représentation graphique des effets du prédicteur site sur l'équitabilité de Piélou issu du modèle linéaire généralisé de famille quasi-binomiale. Les barres d'erreurs représentent les intervalles de confiance à 95%.

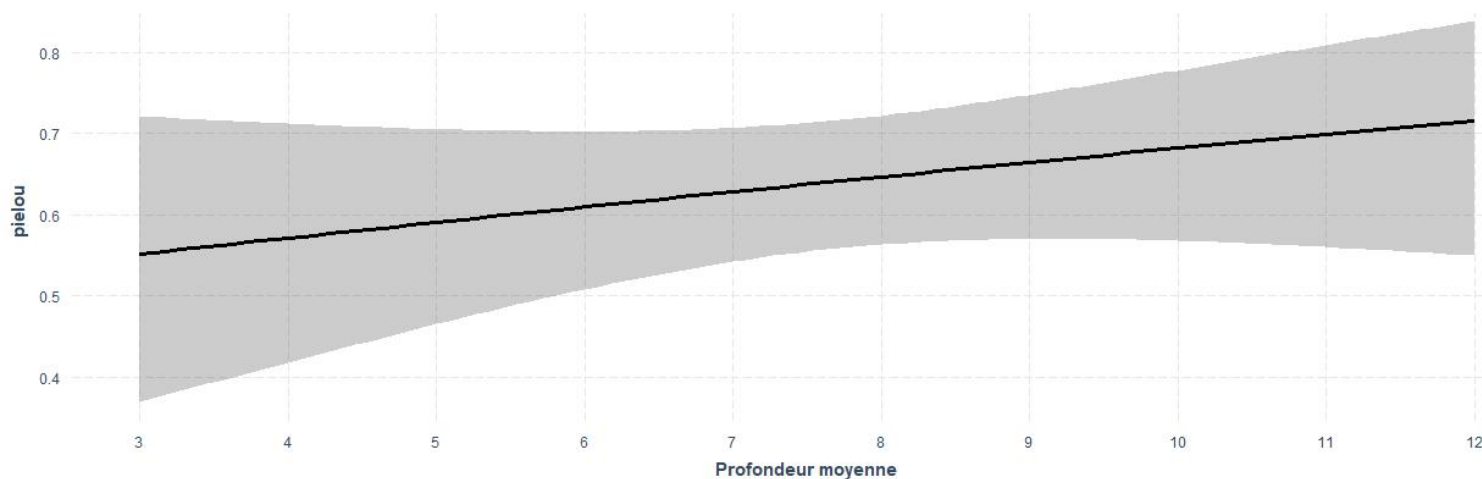
La représentation graphique des effets du prédicteur nycthémère seul montre une différence significative d'équitabilité de Piélou entre le jour et la nuit (Fig. 36). L'équitabilité est plus importante la nuit que le jour. À l'inverse, le prédicteur du site seul révèle des différences significatives de l'indice de diversité de Piélou entre les sites (Fig. 37). Le site de Bastia a un indice d'équitabilité bien plus faible que les sites de Nice et de Saint-Florent. L'indice d'équitabilité de Piélou des transects augmente linéairement avec la profondeur entre 3 et 12 mètres de profondeur (Fig. 38).

L'interaction entre les paramètres nycthémère et profondeur influence significativement l'indice d'équitabilité de Piélou (Fig. 39). L'indice de Piélou diminue avec la profondeur la nuit tandis qu'il augmente avec la profondeur le jour. L'équitabilité de Piélou est significativement plus élevée la nuit que le jour de 3 à 8 mètres de profondeur. Au delà de 8 mètres et jusqu'à 12 mètres, l'équitabilité de Piélou n'est pas significativement différente entre la nuit et le jour.

L'interaction entre les paramètres site et nycthémère influence significativement l'indice d'équitabilité de Piélou (Fig. 40). L'équitabilité de Piélou n'est pas significativement

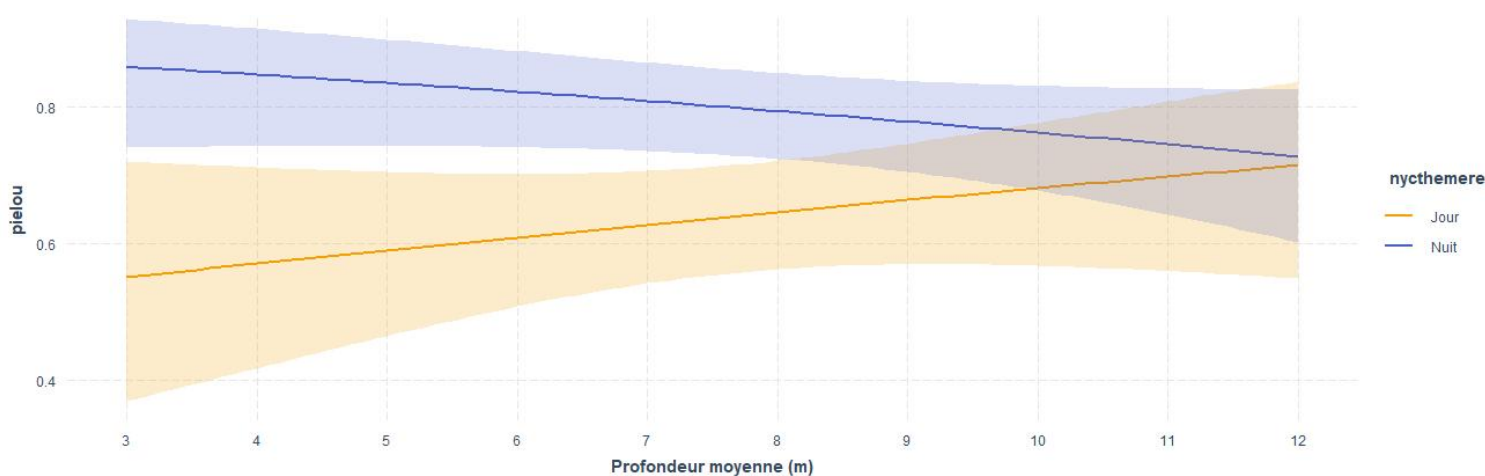
différente entre sites pour la condition de nuit. À l'inverse, l'équitabilité de Piélou est significativement plus faible à Bastia qu'à Nice et Saint-Florent pour la condition du jour, ces deux derniers sites ne présentant pas de différence significative entre eux. L'indice de Piélou est significativement plus élevé la nuit que le jour au site de Bastia. Cet indice est à l'inverse plus faible la nuit que le jour dans le cas du site de Nice. À Saint-Florent, aucune différence significative n'est observée entre la nuit et le jour. La triple interaction entre les paramètres site, nyctémère et la profondeur moyenne influence significativement l'équitabilité de Piélou des transects prospectés (Fig. 41). Au site de Saint-Florent, l'indice de Piélou augmente de manière non linéaire avec la profondeur de nuit tandis qu'il ne varie pas de jour.

Malgré cette différence de dynamique, la profondeur de prospection n'entraîne pas de variation significative avec la profondeur entre la nuit et le jour au site de Saint-Florent. Au site de Nice, l'indice de Piélou augmente légèrement avec la profondeur de nuit tandis qu'il diminue de jour. Les indices sont significativement plus faible de nuit que de jour entre 6 et 10 mètres de profondeur pour ce site. Au site de Bastia, l'indice de Piélou augmente avec la profondeur de jour tandis qu'il diminue de nuit. À l'inverse du site de Nice, l'indice du site de Bastia est significativement plus faible de jour entre 3 et 8 mètres que de nuit. Au delà de 8 mètres et jusqu'à 12 mètres, aucune différence significative n'est constatée entre la nuit et le jour pour Bastia.



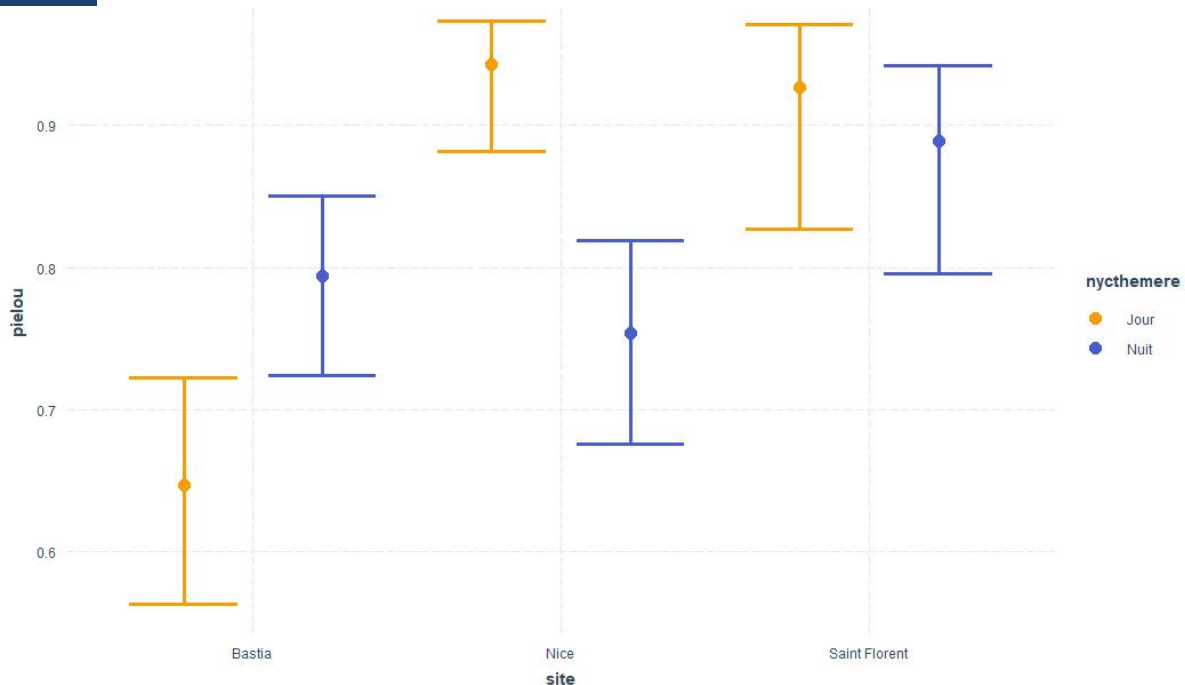
38

Représentation graphique des effets de la profondeur de prospection sur l'équitabilité de Piélou issu du modèle linéaire généralisé de famille quasi-binomiale. La zone grisée correspond à l'intervalle de confiance à 95%.



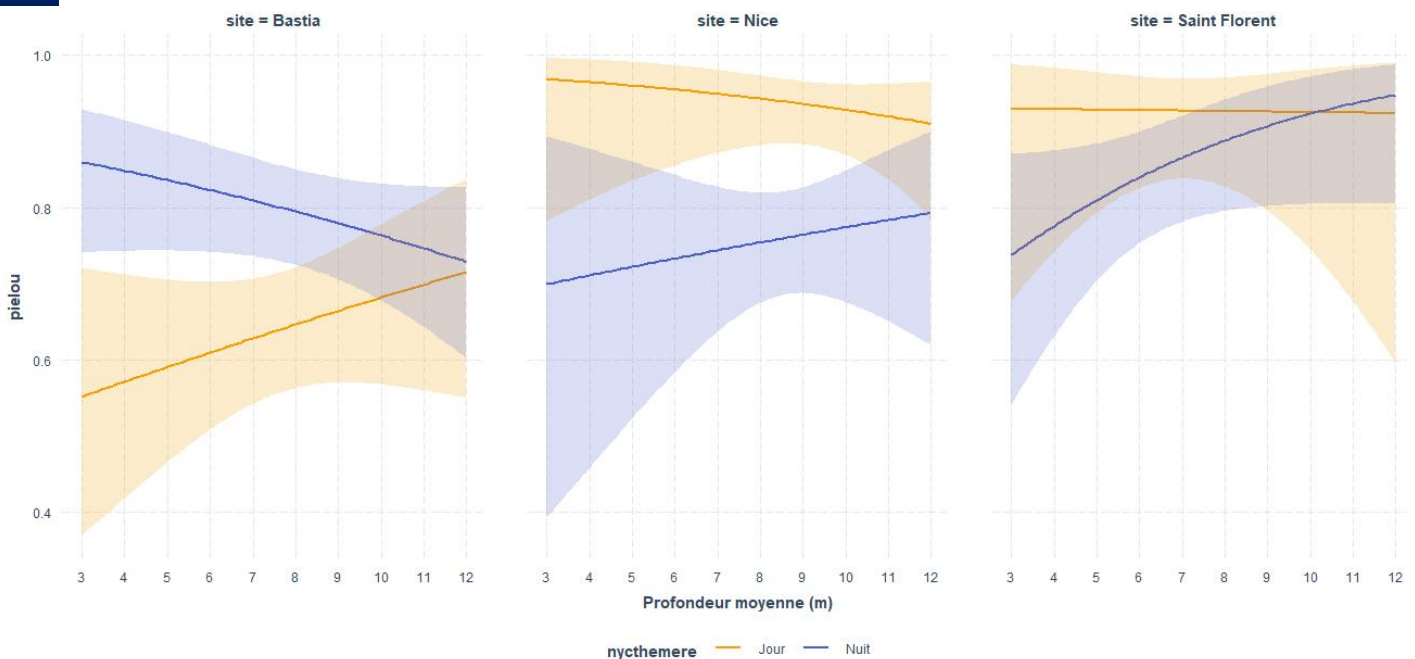
39

Représentation graphique des effets des interactions entre le nyctémère et la profondeur de prospection sur l'équitabilité de Piélou issu du modèle linéaire généralisé de famille quasi-binomiale. Les surfaces dont l'opacité est plus faible représentent les intervalles de confiance à 95%.



40

Représentation graphique des effets des interactions entre le site et le nyctémère sur l'équitabilité de Piélou issus du modèle linéaire généralisé de famille quasi-binomiale. Les barres d'erreurs représentent les intervalles de confiance à 95%.



41

Représentation graphique des effets des interactions entre le site, le nyctémère et la profondeur moyenne sur l'équitabilité de Piélou issus du modèle linéaire généralisé de famille quasi-binomiale. Les surfaces dont l'opacité est plus faible correspondent aux intervalles de confiance à 95%.

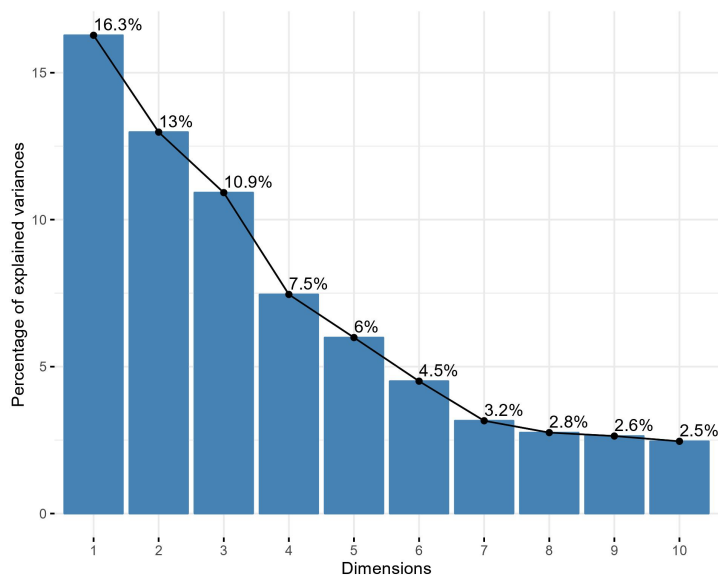
L'analyse des indices de diversité permet de retenir que :

- Les indices de diversité étudiés sont significativement plus élevés la nuit que le jour. L'indice de Piélou est aussi plus élevé de nuit, ce qui indique une meilleure équitabilité d'espèces la nuit.
- La diversité augmente avec la profondeur de prospection jusqu'à 12 mètres de profondeur.
- L'indice de Piélou se distingue significativement par le site. Plus spécifiquement, Bastia présente une équitabilité plus faible de jour lié à la forte abondance de certaines espèces tels que les rougets de roche (*Mullus surmuletus*).
- Les interactions entre les paramètres prédictifs entraînent des différences de diversité au cas par cas, notamment en prenant en compte l'effet combiné de la profondeur et des sites.

## 4. Analyses Factorielles Multiples

### 4.1. Analyse factorielle multiple de l'ensemble des plongées

La première analyse factorielle multiple (AFM) est réalisée sur l'ensemble des données utilisant les plongées comme unité de mesure, donc correspondant au regroupement de données des transects composants ces plongées. La variance expliquée du premier axe est de 16.3% de la variance totale et la variance du second axe de 13% (Fig. 42). Le premier saut de variance le plus important a lieu entre le premier et le second axe. Ainsi, seul deux axes sont conservés pour représenter la projection des plongées.

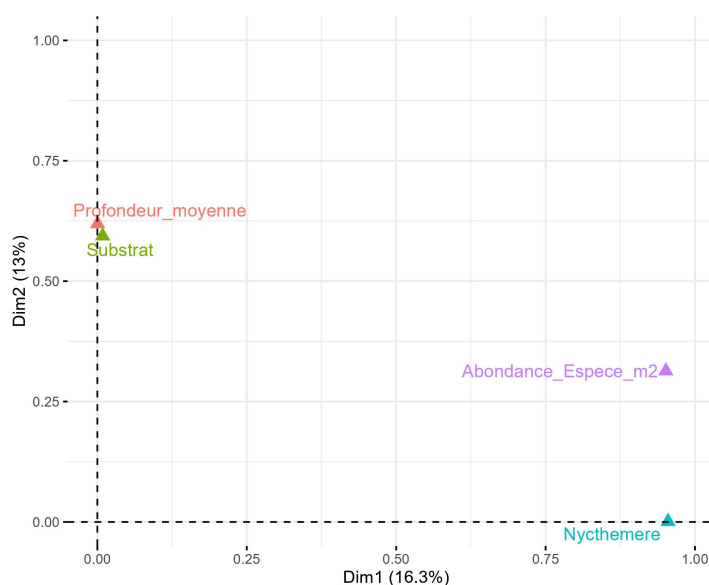


42

**Pourcentage de variance expliqué par les dix premières dimensions de la projection de l'analyse factorielle multiple de l'ensemble des plongées.**

Les contributions des groupes de variables de l'AFM sont représentées sur la figure 43. Le nyctémère et les abondances surfaciques des espèces rencontrées contribuent fortement à l'axe 1 tandis que le substrat et la profondeur moyenne ont une contribution négligeable à cet axe. Le nyctémère ne contribue pas à l'axe 2, à l'inverse du substrat et de la profondeur moyenne de plongée qui y contribuent. L'abondance surfacique des espèces contribue aussi à l'axe 2 en moindre mesure.

Les contributions relatives des variables quantitatives aux axes 1 et 2 de l'AFM sont représentées respectivement sur les figures 44a et 44b. L'abondance surfacique de l'espèce *Mullus barbatus*



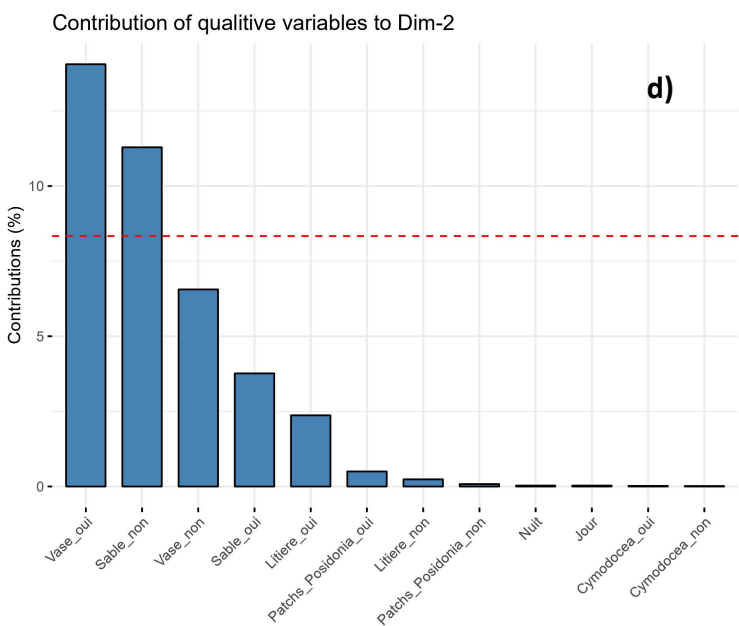
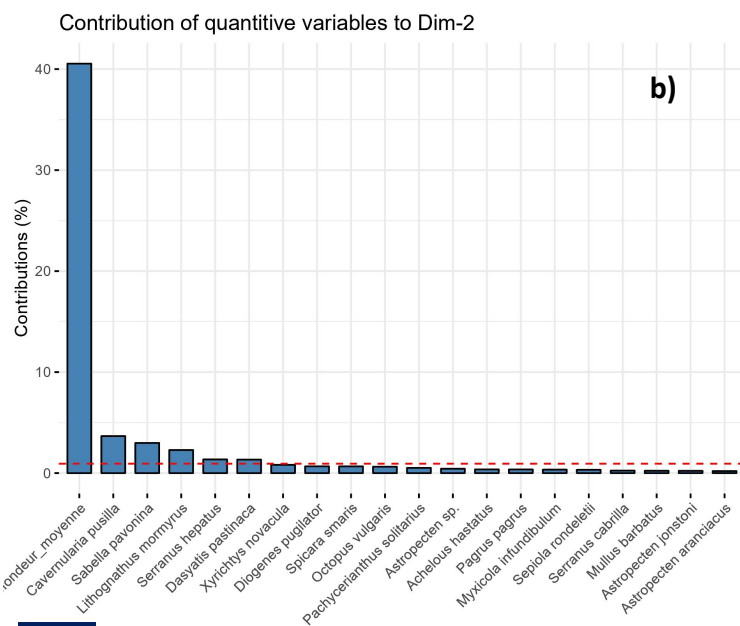
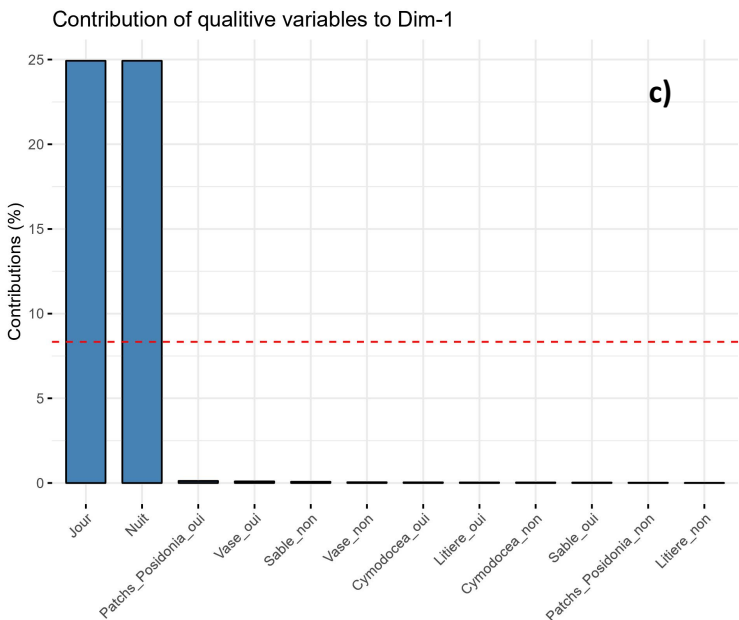
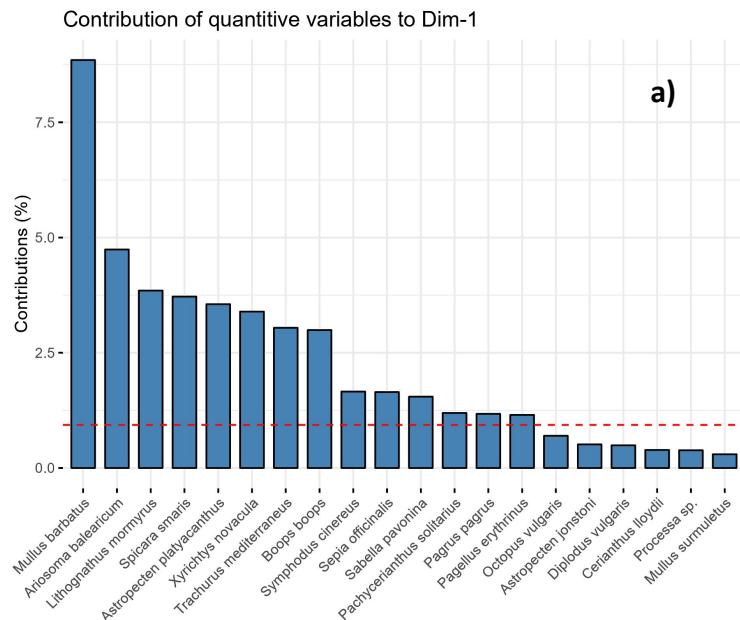
43

**Contribution des groupes de variables à l'analyse factorielle multiple de l'ensemble des plongées.**

est celle contribuant le plus à l'axe 1. Au total, les abondances surfaciques de 14 espèces contribuent significativement à l'axe 1 de l'AFM. La variable de profondeur de prospection contribue à 40 % de la variance expliquée par l'axe 2, ce qui représente une contribution relative majoritaire par rapport aux autres variables quantitatives. Au total, cinq abondances surfaciques contribuent de manière importante à l'axe 2 en plus de la variable quantitative de profondeur moyenne de prospection.

Les contributions relatives des variables qualitatives aux axes 1 et 2 de l'AFM sont représentées respectivement sur les figures 44c et 44d. Le paramètre nyctémère est le seul contribuant significativement à la première dimension de l'AFM tandis que la présence de vase et l'absence de sable sont les seules valeurs de variables qualitatives contribuant de manière importante à la deuxième dimension.

La projection des plongées dans le plan orthogonal constitué des deux premières dimensions de l'AFM montre une distinction nette des plongées par la première dimension (Fig. 45d). Le clustering des plongées par algorithme des K-moyennes (*K-means*) engendre la formation optimum de 5 groupes distincts en prenant en considération les deux premiers axes de l'AFM.

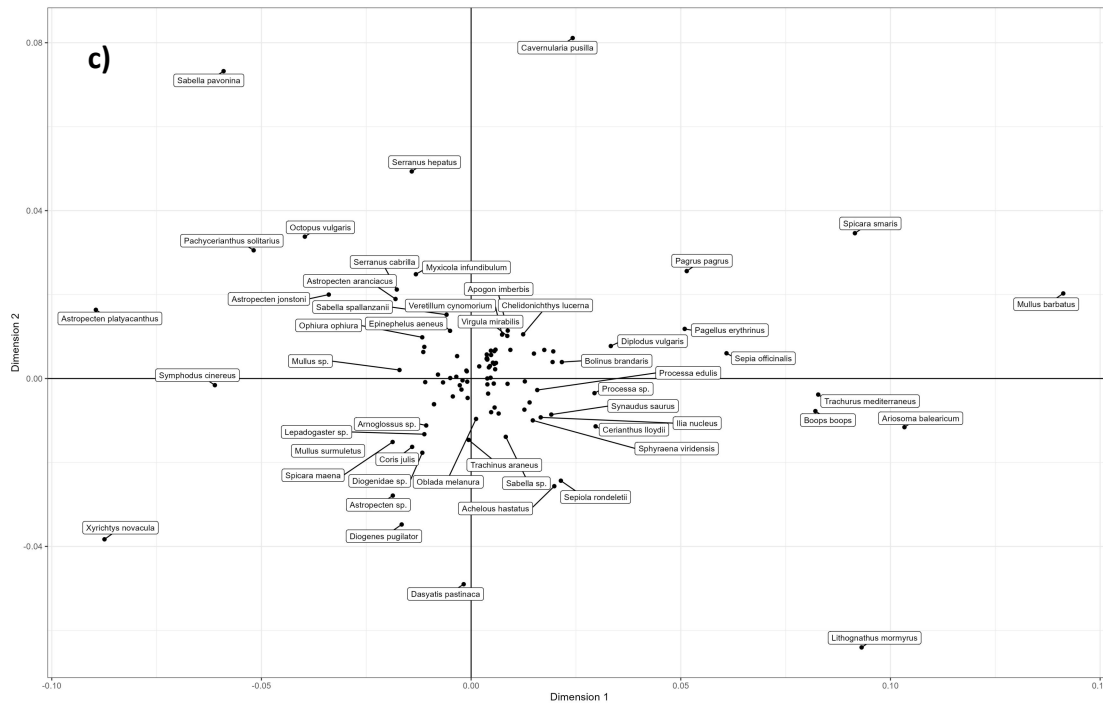
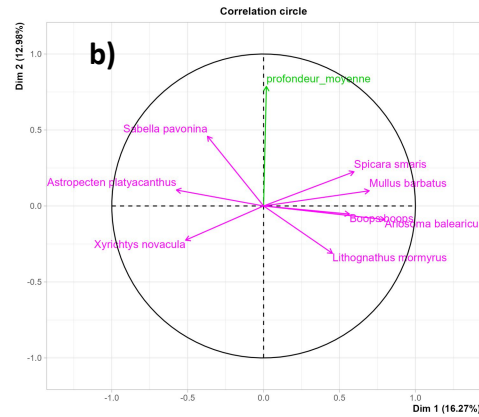
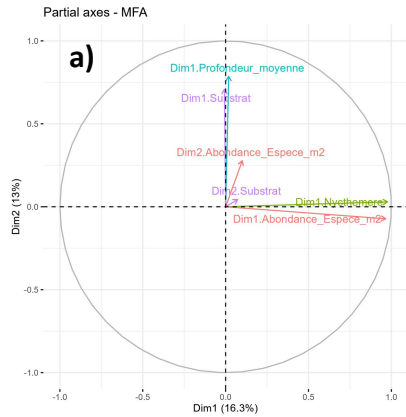


**44 Contributions relatives des variables quantitatives (a & b) et qualitatives (c & d) aux dimensions 1 et 2 de l'analyse factorielle multiple de l'ensemble des plongées.**

La distinction nette des plongées par l'axe 1 est principalement expliquée par le paramètre nyctémère, l'ensemble des plongées de jour étant située à gauche dans le plan de projection et l'ensemble des plongées de nuit étant situées à droite (Fig. 46c). Les plongées se distinguent au niveau de l'axe 2 principalement par leur profondeur et par le substrat, avec les zones vaseuses en haut du plan de projection et les zones sableuses en bas (Fig. 46e & 46f).

La répartition des contributions d'espèces dans le plan orthogonal reflète l'influence forte du paramètre nyctémère dans la distribution des plongées au sein de l'AFM (Fig. 45c). Certaines espèces sont plus représentatives des plongées de jour en comparaison à l'ensemble des espèces rencontrées au vu de leur

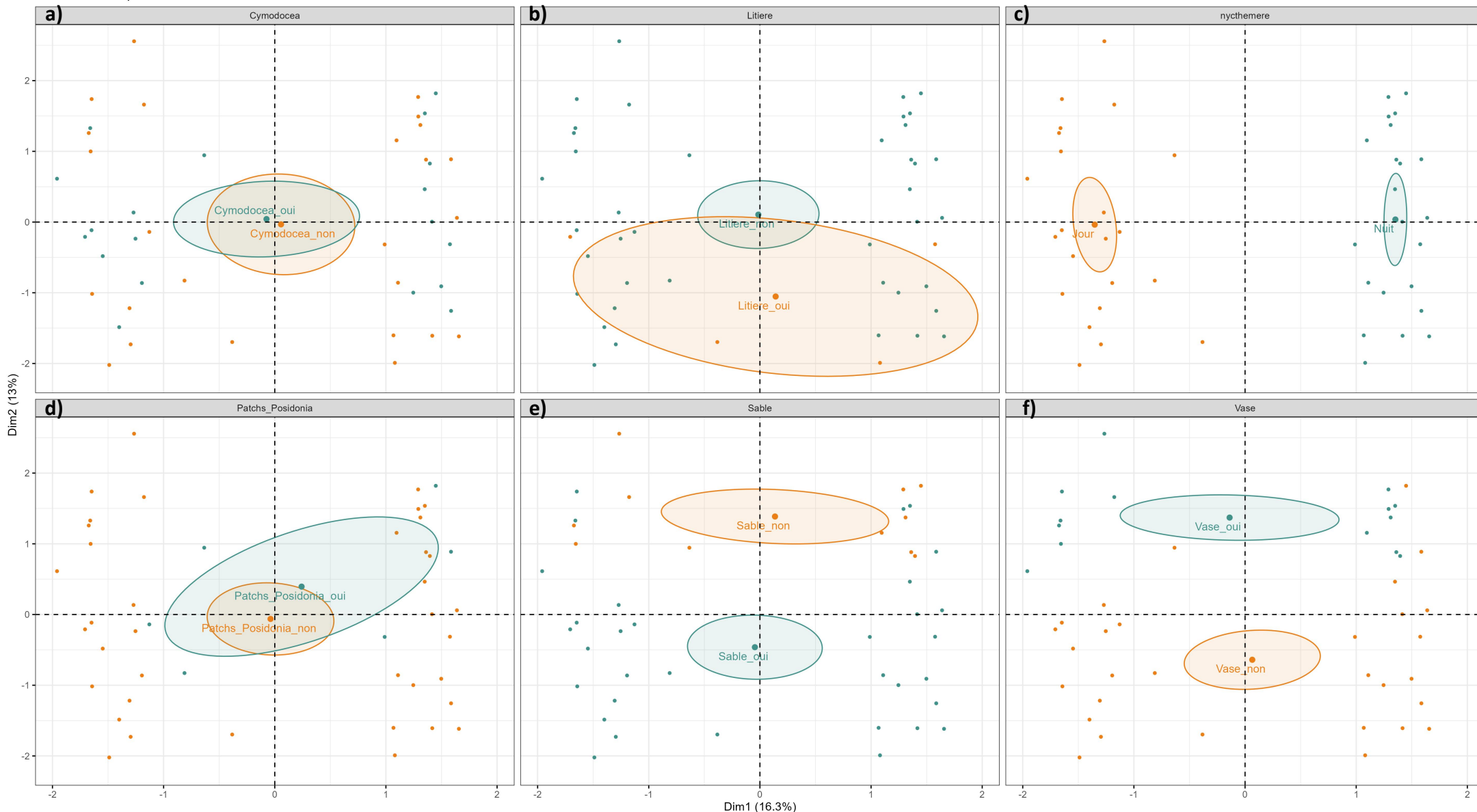
emplacement par rapport à l'axe 1 de l'AFM, ce qui est notamment le cas pour les étoiles peignes à piquants plats (*Astropecten platyacanthus*), les rasons (*Xyrichtys novacula*), les crénilabres cendrés (*Symphodus cinereus*), les cérianthes solitaires (*Pachycerianthus solitarius*) et les sabelles (*Sabella pavonina*). Au vu de leur contribution à l'axe 1 de l'AFM, les espèces les plus caractéristiques des sorties de nuit sont les rougets de vase (*Mullus barbatus*), les picarels (*Spicara smaris*), les marbrés (*Lithognathus mormyrus*), les congres des baléares (*Ariosoma balearicum*), les chinchards à queue jaune (*Trachurus mediterraneus*), les bogues (*Boops boops*), les seiches (*Sepia officinalis*), les pageots communs (*Pagellus erythrinus*) et les pagres communs (*Pagrus pagrus*).



45

Représentations dans le plan orthogonal de l'AFM constitué des deux premières dimensions a) des contributions des axes des ACP permettant l'obtention de l'AFM, b) des contributions des variables quantitatives, c) d'un zoom de la position des variables quantitatives dans le plan orthogonal et d) de la position des plongées ainsi que des variables qualitatives dans un même plan.

MFA factor map



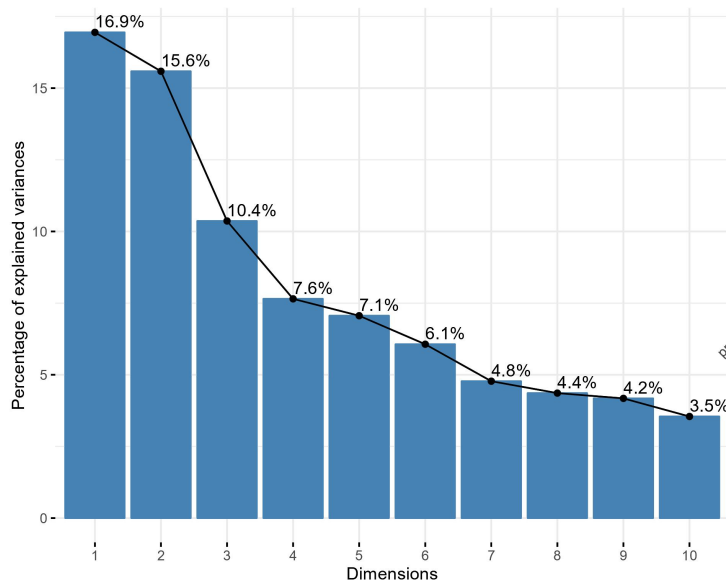
46

Représentation dans le plan orthogonal de l'AFM constitué des deux premières dimensions des regroupement des plongées par conditions de variables qualitatives.

## 4.2. Analyse factorielle multiple de la condition nyctémère de nuit

Au vu de la séparation trop distincte des plongées par l'axe 1 de l'AFM portée sur l'ensemble des données, l'approche multivariée est divisée en deux analyses, i.e. une AFM par condition du paramètre nyctémère. Cette séparation a pour objectif de mieux représenter les distinctions des communautés indépendamment de ce paramètre.

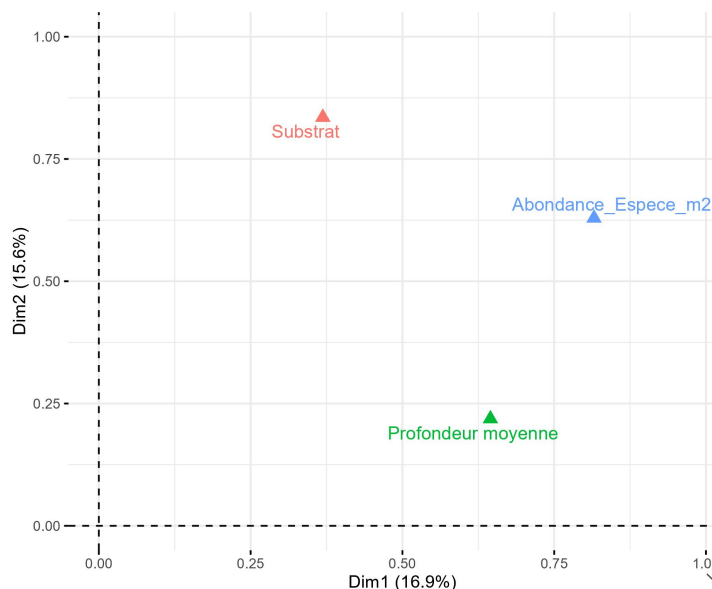
Pour la condition de nuit, les pourcentages de variance expliqués par les trois premiers axes sont respectivement de 16.9%, 15.6% et 10.4% (Fig. 47). Le saut de variance le plus important a lieu entre le second et le troisième axe. Ainsi, trois axes sont conservés pour l'analyse factorielle multiple des plongées de nuit.



47

**Pourcentage de variance expliqué par les dix premières dimensions de la projection de l'analyse factorielle multiple de nuit.**

Les contributions des groupes de variables pour les deux premiers axes de l'AFM sont représentées sur la figure 48. L'abondance des espèces contribue le plus à la première dimension, suivi de la profondeur moyenne et finalement du substrat. Pour la deuxième dimension de l'AFM, le substrat y contribue le plus, suivi de l'abondance des espèces et finalement la profondeur moyenne. Le groupe de variable abondance des espèces contribue de manière relativement équilibré aux deux axes.

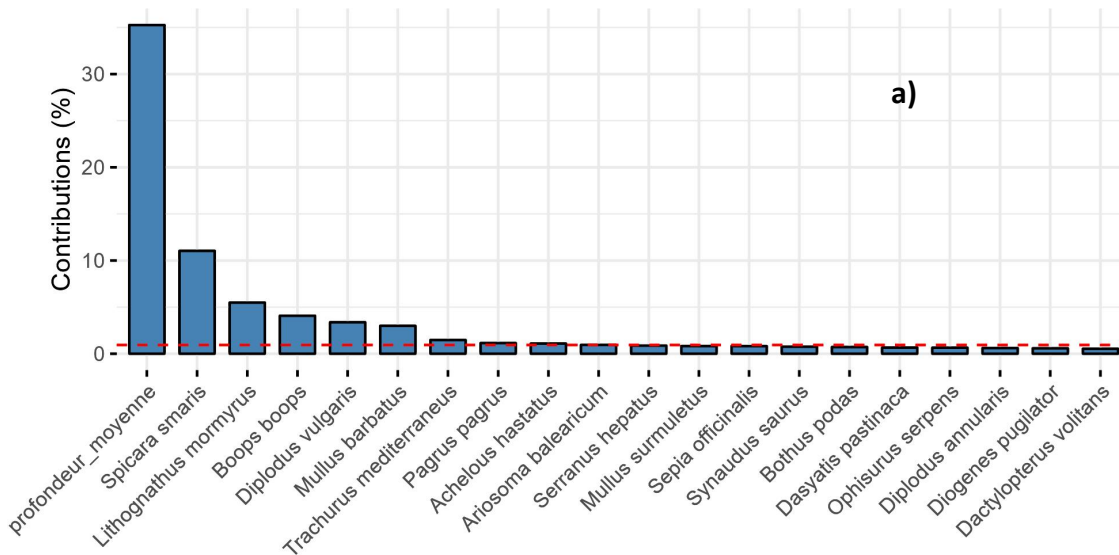


48

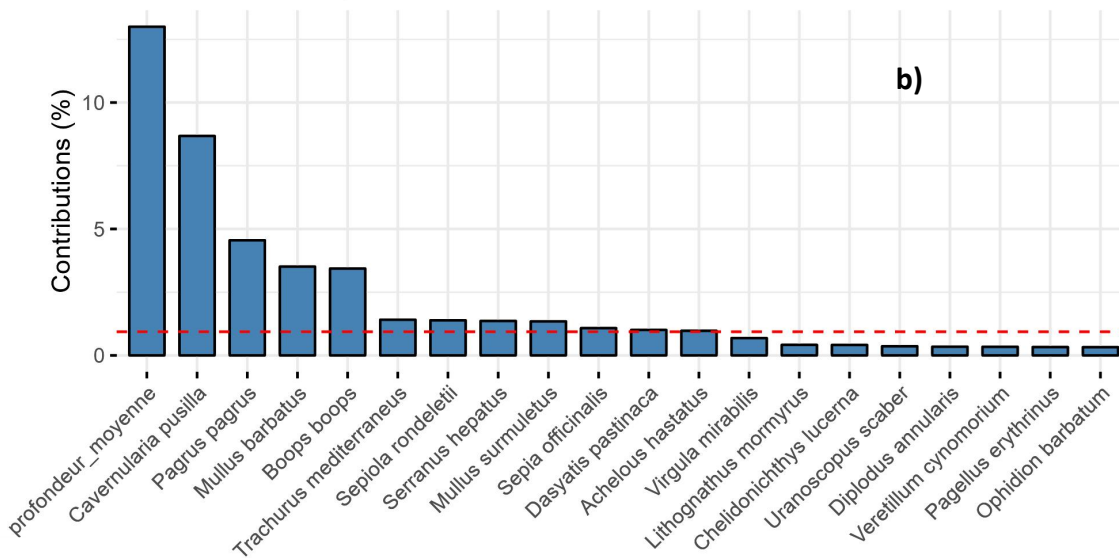
**Contribution des groupes de variables à l'analyse factorielle multiple de nuit.**

Les contributions relatives des variables quantitatives aux trois axes sélectionnés sont présentés respectivement sur les figures 49a, 49b & 49c. La variable quantitative contribuant principalement à la première dimension est la profondeur moyenne avec une contribution relative de 40%. Les autres variables quantitatives contribuant à cette dimension sont les espèces *Spicara smaris*, *Lithognathus mormyrus*, *Boops boops*, *Diplodus vulgaris*, *Mullus barbatus* et *Trachurus mediterraneus*. Pour la deuxième dimension, la profondeur est aussi la variable quantitative ayant la contribution relative la plus importante avec une valeur de 15%, donc de moindre mesure que pour la dimension n°1. Les autres variables quantitatives contribuant significativement à l'axe n°2 sont les espèces *Cavernularia pusilla*, *Pagrus pagrus*, *Mullus barbatus*, *Boops boops*, puis encore significativement mais à un moindre niveau les espèces *Trachurus mediterraneus*, *Sepiola rondeletii*, *Serranus hepatus*, *Mullus surmuletus*. Pour ce qui est de la troisième dimension, les contributions relatives sont bien mieux équilibrées que pour les deux premières. L'espèce *Lithognathus mormyrus* contribue le plus à l'axe n°3 avec 5% de contribution relative. Les autres variables quantitatives contribuant significativement à l'axe n°3 sont *Sepiola rondeletii*, *Mullus barbatus*, la profondeur moyenne, *Pagellus erythrinus*, *Syngnathus saurus*, *Dactylopterus volitans*, *Cavernularia pusilla*, *Boops boops* et quelques autres espèces.

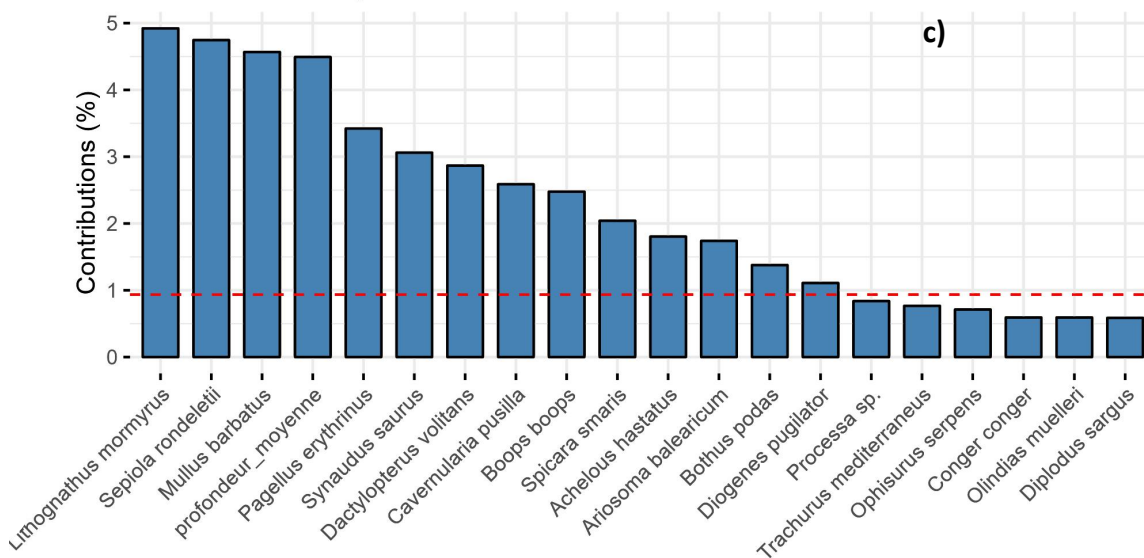
Contribution of quantitative variables to Dim-1

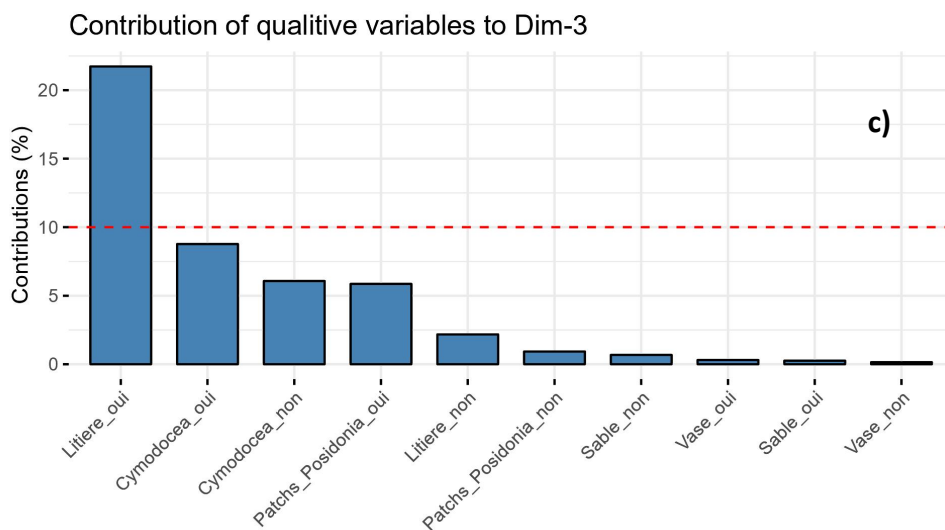
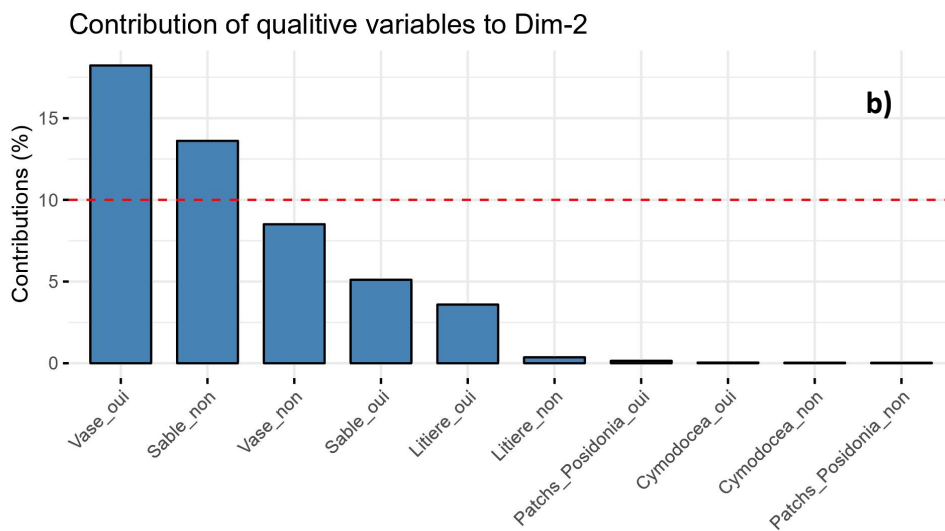
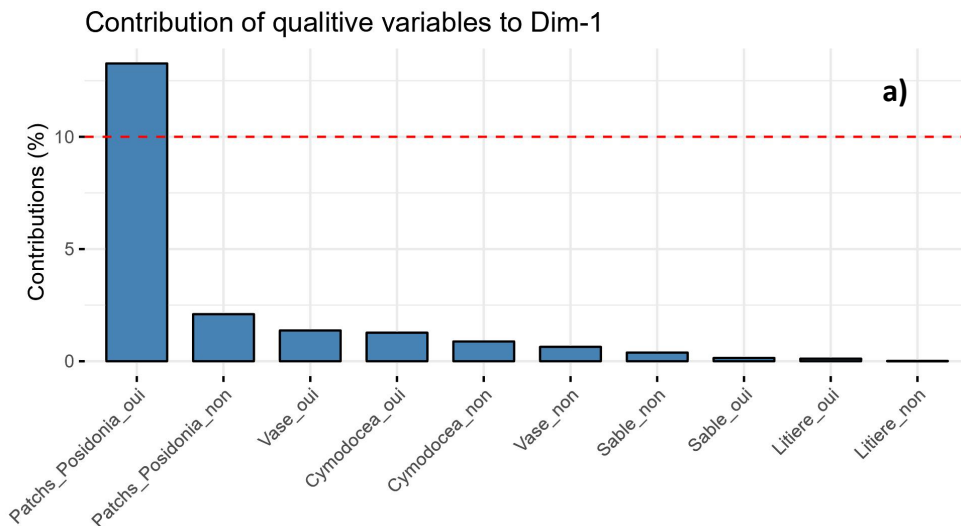


Contribution of quantitative variables to Dim-2



Contribution of quantitative variables to Dim-3



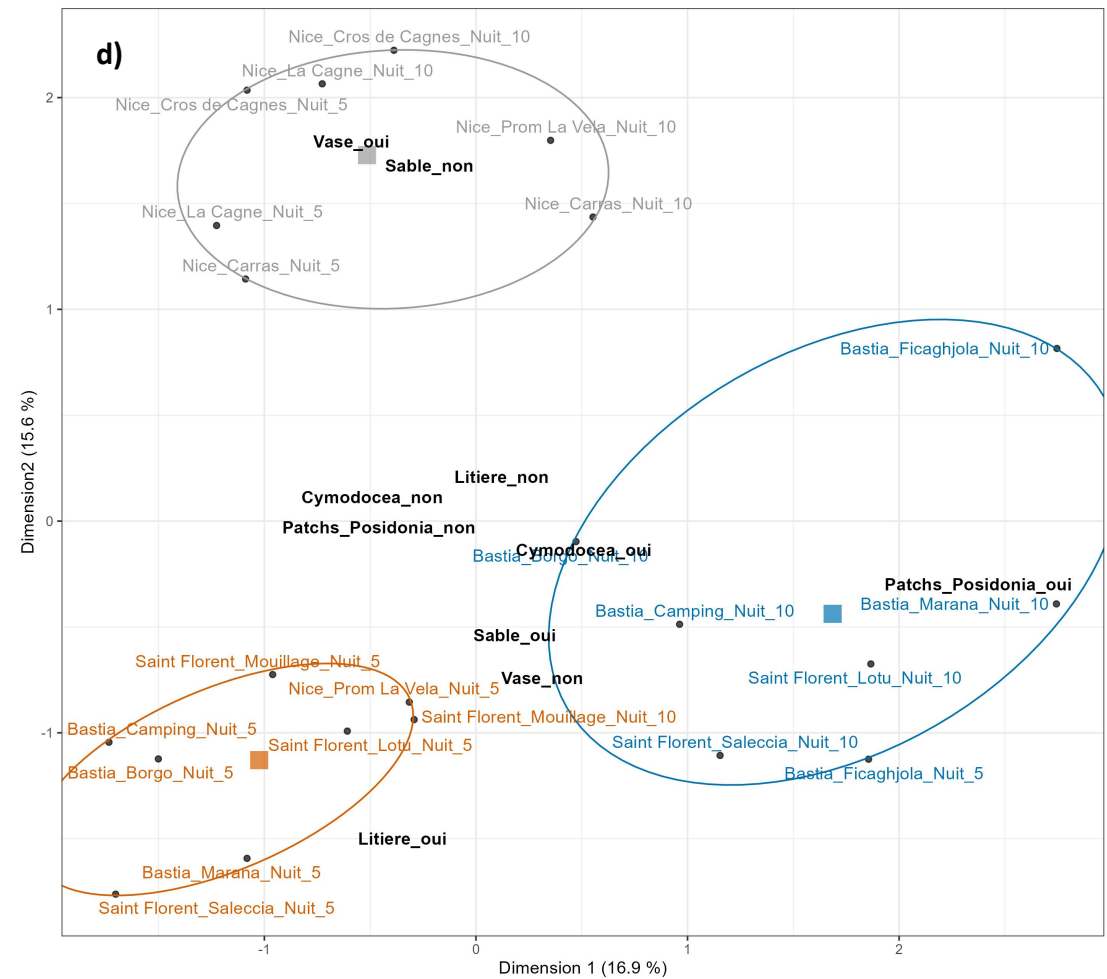
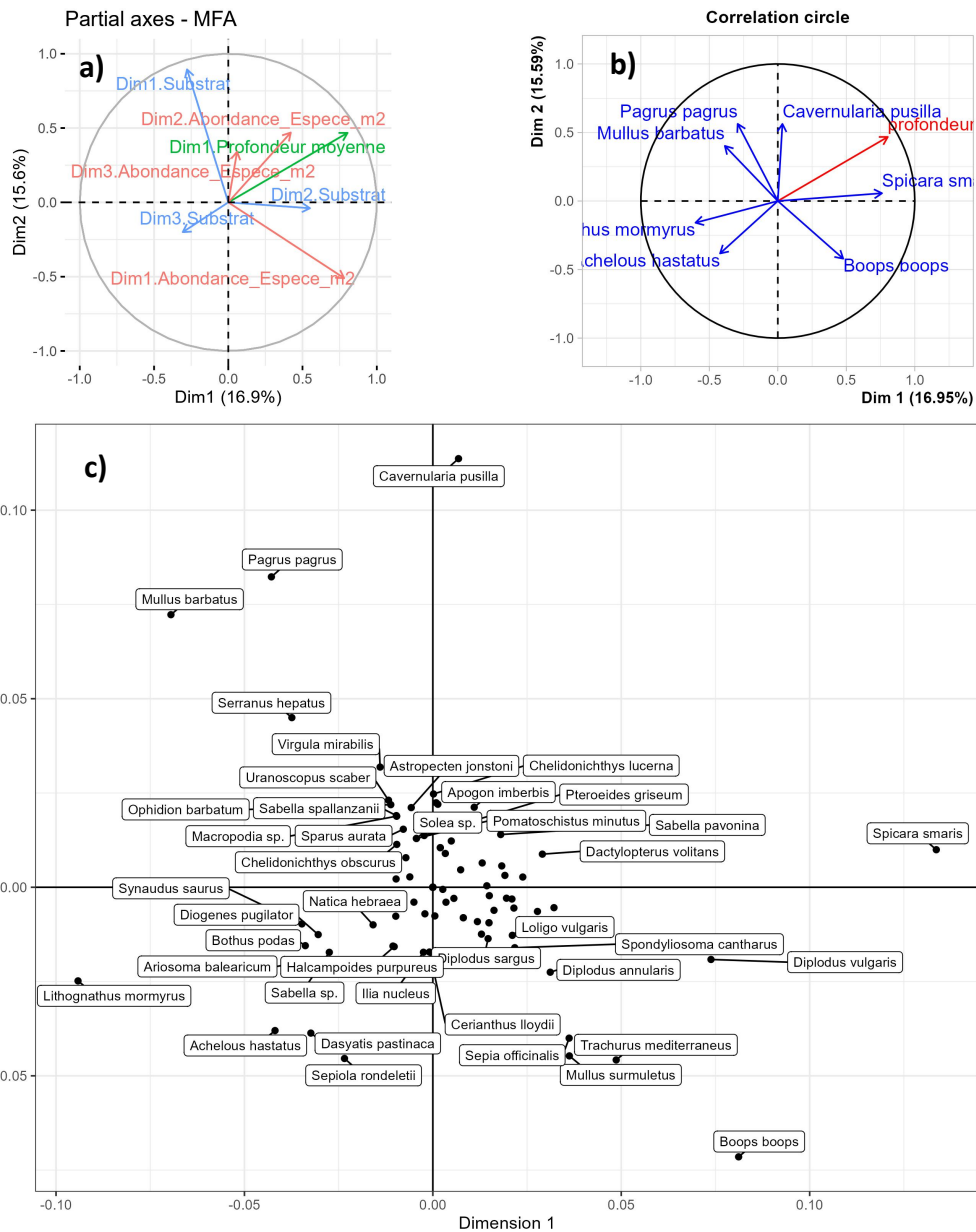


50

Contributions relatives des variables qualitatives aux dimensions 1 (a), 2 (b) et 3 (c) de l'analyse factorielle multiple de nuit.

Les contributions relatives des variables qualitatives aux trois premières dimensions de l'AFM de nuit sont représentées respectivement sur les figures 50a, 50b & 50c. Seule la variable qualitative de présence du substrat patches de *Posidonia oceanica* contribue significativement à la première dimension de l'AFM sur les données de nuit (Fig. 50a).

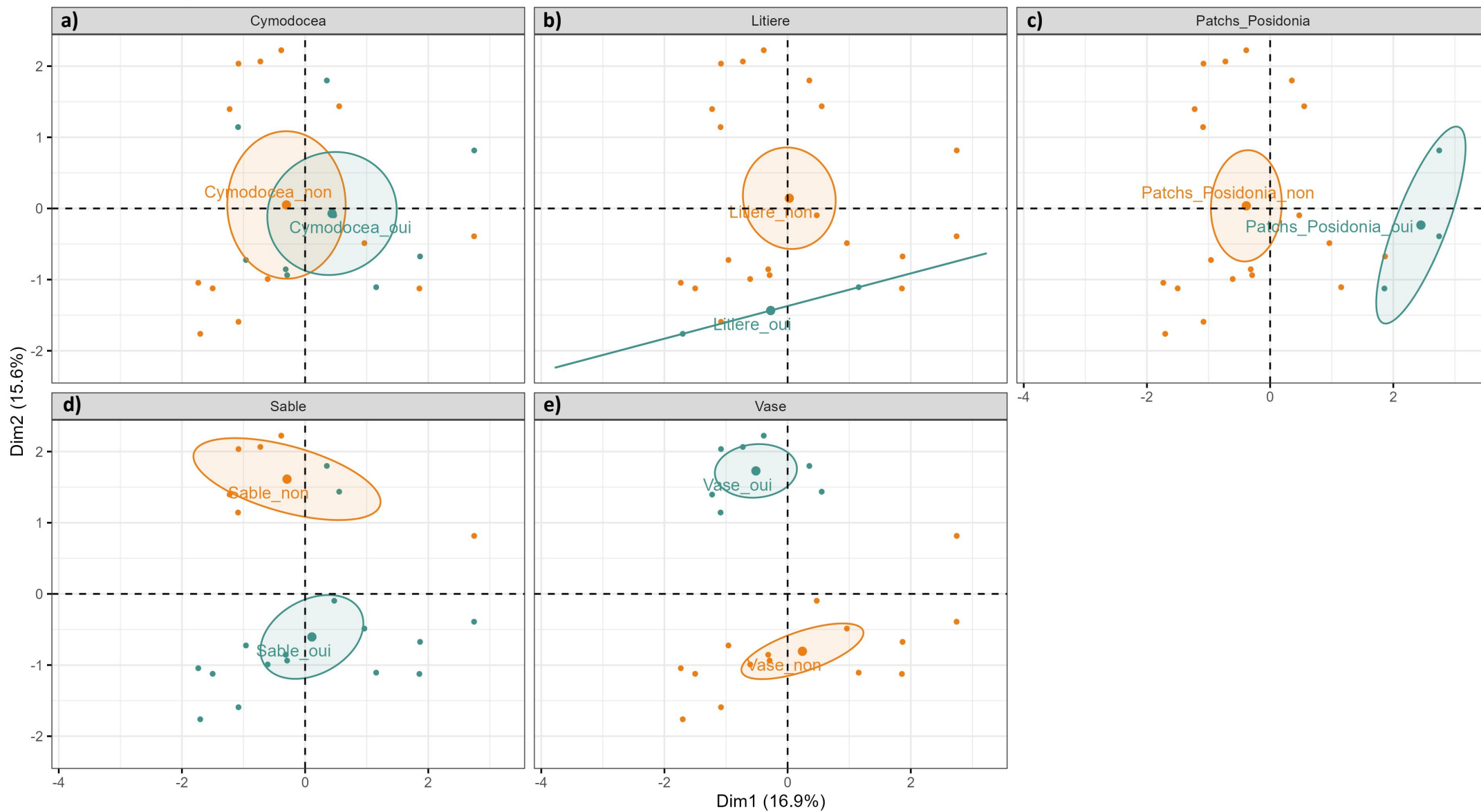
Les variables substrat de type présence de vase et absence de sable contribuent significativement à la deuxième dimension de l'AFM (Fig. 50b). Seul la variable de présence de litière contribue significativement à la troisième dimension de l'AFM (Fig. 50c).



51

Représentations dans le plan orthogonal de l'AFM constitué des deux premières dimensions pour le cas des plongées de nuit a) des contributions des axes des ACP permettant l'obtention de l'AFM, b) des contributions des variables quantitatives, c) d'un zoom de la position des variables quantitatives dans le plan orthogonal et d) de la position des plongées ainsi que des variables qualitatives dans un même plan.

MFA factor map



52

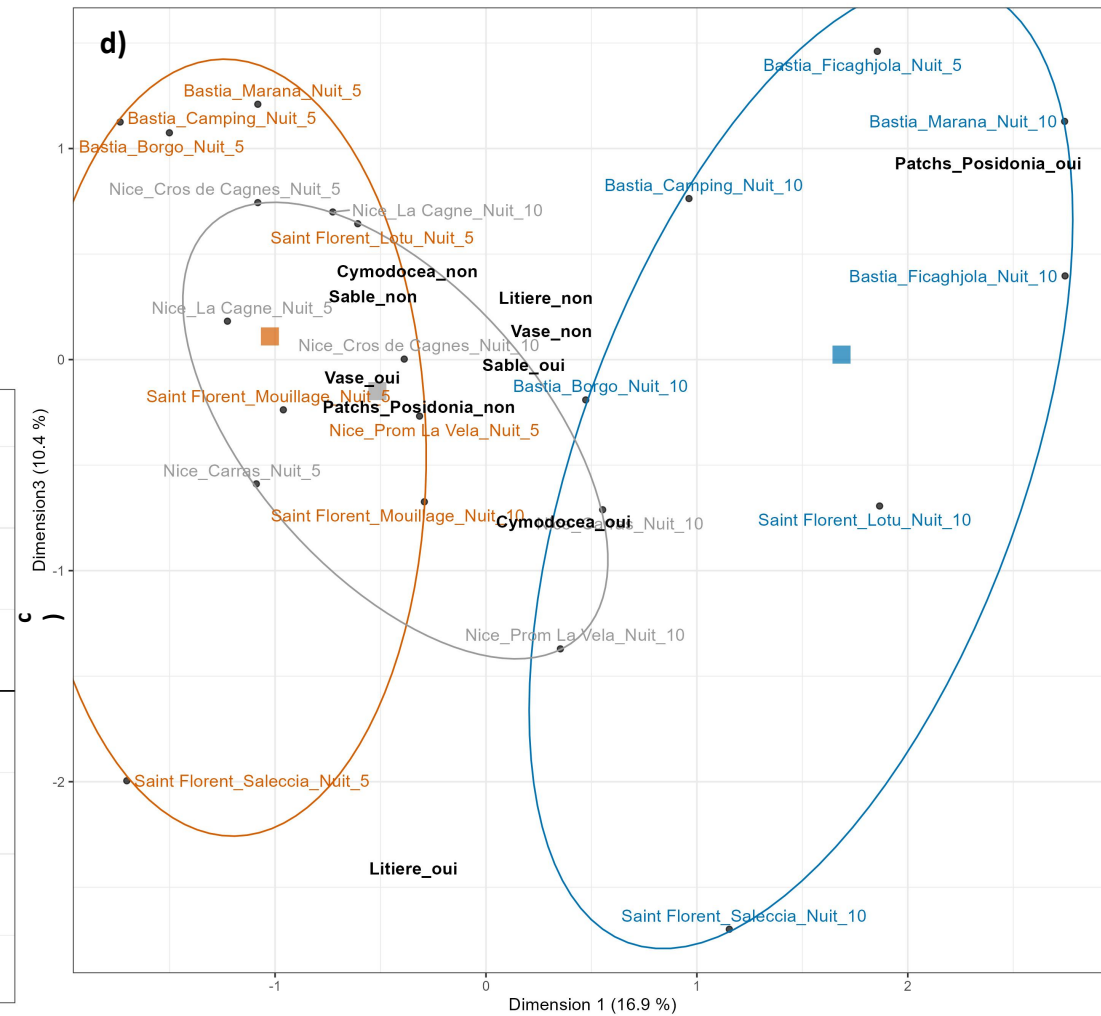
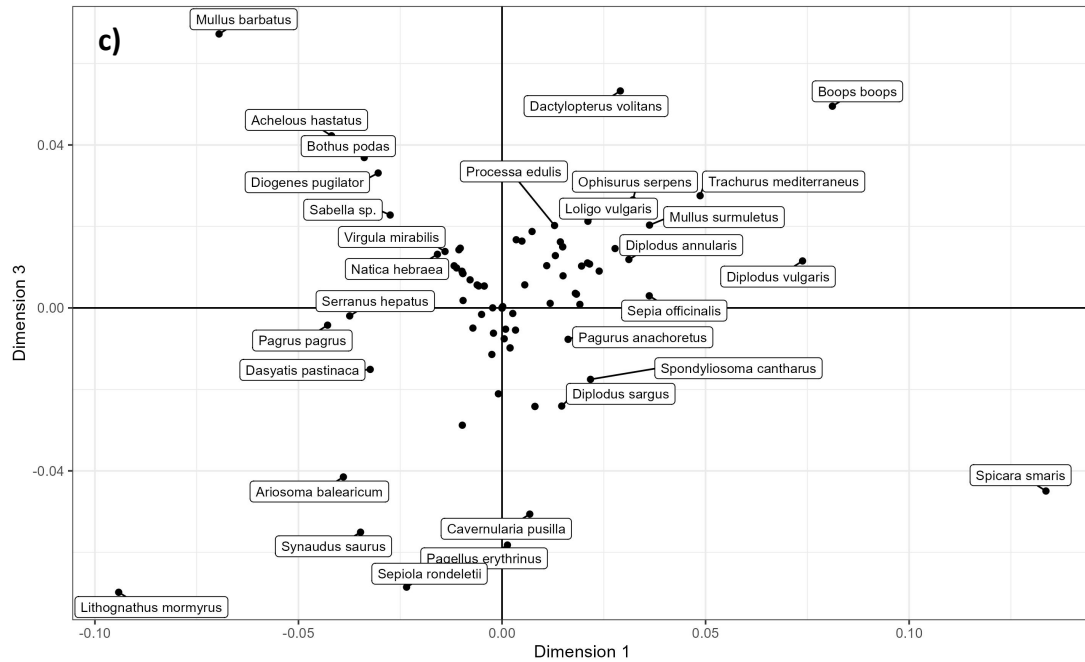
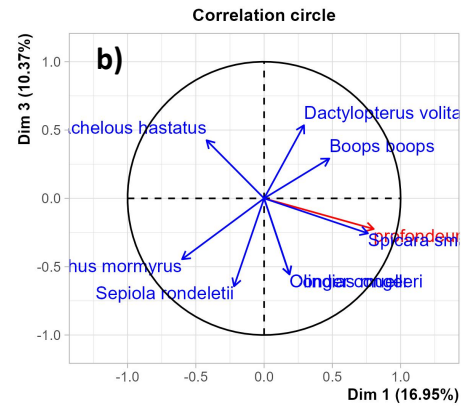
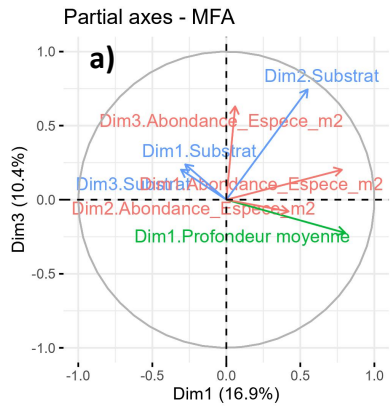
Représentation dans le plan orthogonal de l'AFM constitué des deux premières dimensions des regroupement des plongées de nuit par conditions de variables qualitatives, correspondant au paramètres qualitatifs de substrats.

La projection des plongées dans le plan orthogonal constitué des deux premières dimensions de l'AFM de nuit montre une distinction nette des plongées par ces deux dimensions (Fig. 51d). Le clustering des plongées par algorithme des K-moyennes (*K-means*) à partir de la projection dans les trois premières dimensions retenues engendre la formation optimum de 3 groupes distincts. Les distinctions des plongées se font au niveau de l'axe 1 par le paramètre profondeur, le substrat et la composition en espèce (Fig. 51a). Il en est de même pour l'axe 2, bien que les variables exactes ne soient pas les mêmes. Les plongées peu profondes sont situées à gauche de l'axe 1, à l'inverse des plongées plus profondes situées à droite dans le plan de projection de l'AFM.

Bien que la profondeur soit aussi prise en compte dans les variables importantes pour la dimension 2, les variables qualitatives de substrat présence/absence de sable et de vase semblent distinguer le plus le cluster gris des clusters bleu et orange (Fig. 52d & 52e). Le centre de gravité du cluster gris est nettement plus haut dans le plan de projection que les deux autres clusters (Fig. 51d). Le cluster gris correspond à un milieu avec présence de vase et absence de sable tandis que les deux autres clusters semblent plutôt correspondre à des milieux de présence de sable et d'absence de vase, ce qui se confirme par la représentation des clusters de plongées basées sur ces variables uniquement (Fig. 52d & 52e). La présence de litière sur le substrat sépare les quelques plongées les plus en bas du plan de projection, *i.e.* Bastia à la Marana de nuit à 5 mètres et Saint Florent à Ficaghjola de nuit à 5 mètres, avec les autres plongées (Fig. 52b), sans que la distinction soit particulièrement importante par rapport aux autres paramètres considérés en lien avec les clusters formés par la méthode des K-moyennes sur l'ensemble des trois premières dimensions.

Le cluster orange est distinguable du cluster bleu par le paramètre profondeur et la présence de patches de Posidonie. Le cluster orange est principalement composé de plongées en milieu sableux peu profond tandis que le cluster bleu est principalement composé de plongées en milieu sableux plus profond de profondeur théorique de 10 mètres, avec pour certaines plongées présence de patches de Posidonie.

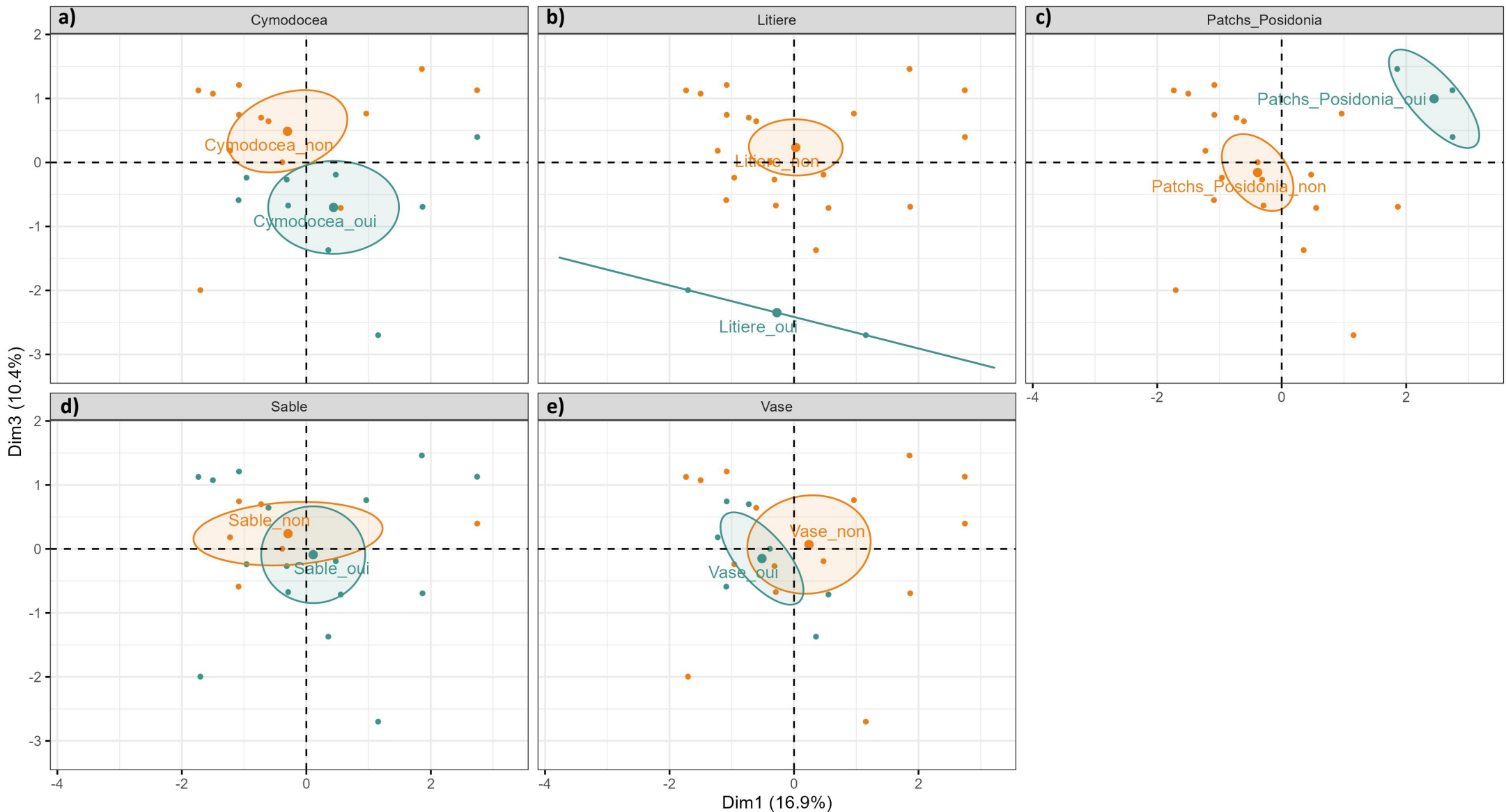
La projection des abondances de chaque espèce dans le plan reflète la différence de ces diverses communautés de nuit en substrat meuble en lien avec les différents paramètres environnementaux distinguant les trois clusters (Fig. 51c). Le cluster gris correspondant aux milieux vaseux est caractérisé principalement par la présence de vérétilles naines (*Cavernularia pusilla*), de pagres communs (*Pagrus pagrus*), de rougets de vase (*Mullus barbatus*), de serrans hépates (*Serranus hepatus*), de plumes élégantes (*Virgula mirabilis*). En opposition au cluster gris, les communautés des clusters orange et bleu sont plutôt composées d'espèces telles que les bogues (*Boops boops*), les raies pastenagues communes (*Dasyatis pastinaca*), les seiches (*Sepia officinalis*), les sépioles (*Sepioloa rondeletii*), les chinchards à queues jaunes (*Trachurus mediterraneus*). Le cluster bleu se distingue du cluster orange par la forte présence de picarels (*Spicara smaris*), de sars à tête noire (*Diplodus vulgaris*), de bogues (*Boops boops*), de grondins volants (*Dactylopterus volitans*). A l'inverse, le cluster bleu est plutôt composé de marbrés (*Lithognathus mormyrus*), de congres des baléares (*Ariosoma balearicum*), d'étrilles nageuses (*Achelous hastatus*), de raies pastenagues communes (*Dasyatis pastinaca*), de rombous (*Bothus podas*), de poissons-lézards (*Syngnathus saurus*) et autres espèces.



53

Représentations dans le plan orthogonal de l'AFM constitué des dimensions 1 et 3 pour le cas des plongées de nuit a) des contributions des axes des ACP permettant l'obtention de l'AFM, b) des contributions des variables quantitatives, c) d'un zoom de la position des variables quantitatives dans le plan orthogonal et d) de la position des plongées ainsi que des variables qualitatives dans un même plan.

MFA factor map



54

Représentation dans le plan orthogonal de l'AFM constitué des dimensions 1 et 3 des regroupement des plongées de nuit par conditions de variables qualitatives, correspondant aux paramètres qualitatifs de substrats.

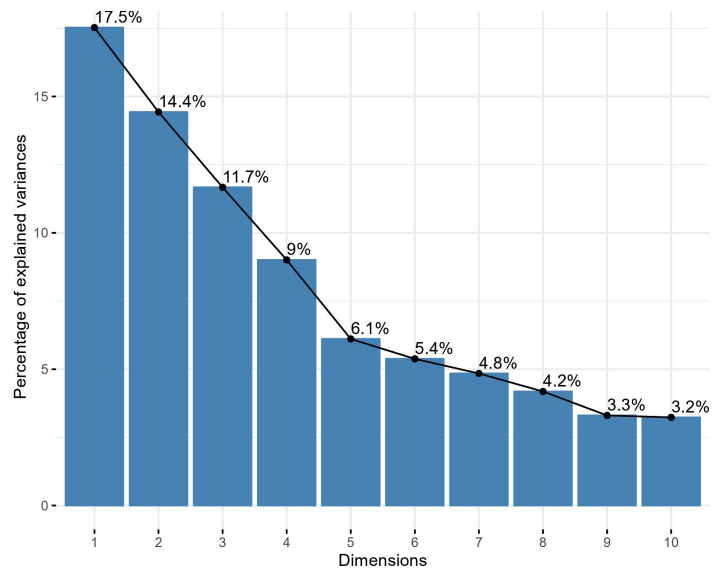
Les mêmes représentations pour les dimensions 1 et 3 mettent plus en valeur la distinction entre les milieux avec présence de patches de posidonie, présence de litière et présence de cymodocée (Fig. 53). En effet, le regroupement des plongées par type de substrat (Fig. 54) ne montre pas de structure particulière significative dans la projection des dimensions 1 et 3 de l'AFM pour les paramètres de sable et de vase (Fig. 54d & 54e) mais sépare nettement les zones à présence de patches de posidonie dans le coin supérieur droit du plan de projection, les zones à litière dans la partie basse du plan et finalement la cymodocée dans la partie inférieur droite et l'absence de cymodocée dans la partie supérieur gauche du plan (Fig. 54 a, 54b & 54c). Cette disposition des zones avec présence de *Cymodocea* est liée aussi à la profondeur, les milieux plus profonds étant situés en bas à droite du plan (Fig. 53a).

Les contributions des espèces aux axes de cette projection dans les dimensions 1 et 3 donne des informations plus précises quant aux espèces plutôt caractéristiques de ces milieux. Les picarels (*Spicara smaris*), les sars communs (*Diplodus sargus*), les seiches (*Sepia officinalis*), les dorades grises (*Spondyliosoma cantharus*) sont retrouvés dans les milieux avec présence ou proximité de cymodocée, à l'opposé des rougets de vase (*Mullus barbatus*), des rombus (*Bothus podas*), des étrilles nageuses (*Achelous hastatus*), des pagures des sables (*Diogenes pugilator*), des sabelles (*Sabella sp.*) qui sont présents là où la cymodocée est absente ou lointaine, donc que le substrat meuble soit seulement du sable ou de la vase. Les bogues (*Boops boops*) sont dans les conditions de la mission plutôt présents dans les milieux à substrats meubles possédant des patches de posidonie ou à proximité des herbiers.

### 4.3. Analyse factorielle multiple de la condition nyctémère de jour

Pour la condition de jour, les pourcentages expliqués par les trois premiers axes sont respectivement de 17.5%, 14.4% et 11.7% (Fig. 55). Les différences entre les sauts de variances pour les premiers axes n'étant pas concluante, trois axes sont conservés pour l'analyse factorielle multiple des plongées de jour.

Les contributions relatives des variables quantitatives aux trois axes sélectionnés sont présentés sur les

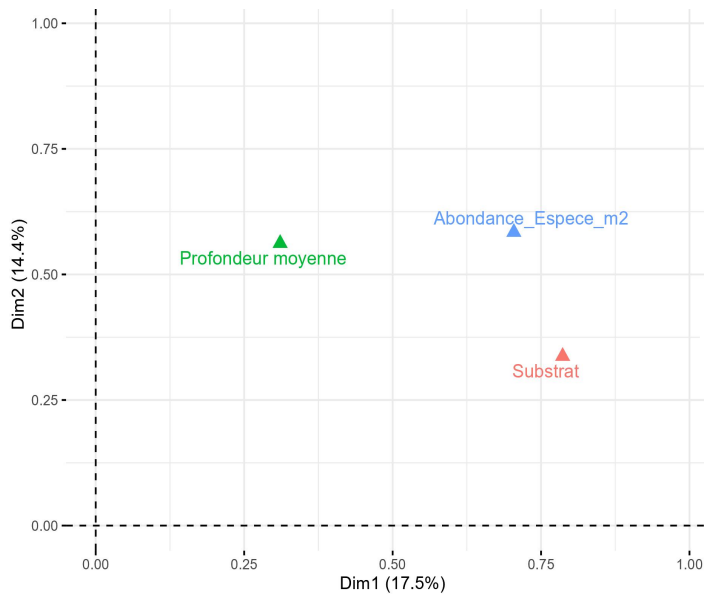


55

#### Pourcentage de variance expliqué par les dix premières dimensions de la projection de l'analyse factorielle multiple de jour.

figures 57a, 57b & 57c. La profondeur moyenne est le paramètre ayant la contribution relative la plus importante pour les deux premiers axes de la MFA, suivi de l'abondance des rougets de roche (*Mullus surmuletus*) et des sabelles (*Sabella pavonina*). Les autres variables ont peu d'importance relative en comparaison de ces trois paramètres pour la deuxième dimension. Pour la dimension 1, les cérianthes solitaires (*Pachycerianthus solitarius*), les rasons (*Xyrichtys novacula*), les serrans hépates (*Serranus hepatus*), les marbrés (*Lithognathus mormyrus*) font parti des espèces d'intérêt. La dimension 3 présente des contributions importantes des crénilabres cendrés (*Symphodus cinereus*), des rougets de roche (*Mullus surmuletus*), des étoiles peignes (*Astropecten platyacanthus*), des sabelles (*Sabella pavonina*) et des contributions de moindre mesure telles que la profondeur de prospection, les sars à tête noire, les poulpes communs (*Octopus vulgaris*), les marbrés (*Lithognathus mormyrus*).

Les contributions relatives des variables qualitatives aux trois premières dimensions de l'AFM de jour sont représentées respectivement sur les figures 57a, 57b & 57c. La première dimension correspond plutôt à l'opposition sable/vase, avec la présence de vase et l'absence de sable en tant que paramètres d'importance principale (Fig. 57a). La présence de patches de posidonie est la variable la plus contributive à la deuxième dimension de l'AFM (Fig. 57b). Les variables de présence de patches de posidonie et de présence et absence de cymodocée contribuent relativement le plus à la troisième dimension de l'AFM (Fig. 57c).



56

### Contribution des groupes de variables à l'analyse factorielle multiple de jour.

La projection des plongées dans le plan orthogonal constitué des deux premières dimensions de l'AFM de jour montre une distinction nette des plongées par ces deux dimensions (Fig. 59d). Le clustering des plongées par algorithme des K-moyennes (*K-means*) à partir de la projection dans les trois premières dimensions retenues engendre la formation optimum de quatre clusters distincts.

La variable quantitative de profondeur moyenne structure une partie des plongées dans le plan de la projection sur les deux premières dimensions de l'AFM (Fig. 59b). Au vu de l'orientation du vecteur de cette variable, les plongées en haut à droite du plan de projection de l'AFM correspondent à des plongées relativement profondes à l'inverse des plongées en bas à gauche du plan. La représentation des plongées par type de substrat montre une forte distinction des substrats sableux et vaseux par la première dimension (Fig. 60d & 60e) : les plongées avec présence de sable sont sur la portion gauche du plan de projection tandis que les plongées avec présence de vase y sont sur la portion droite. Les plongées avec présence de patches de posidonie sont en haut à gauche du plan de projection (Fig. 60c).

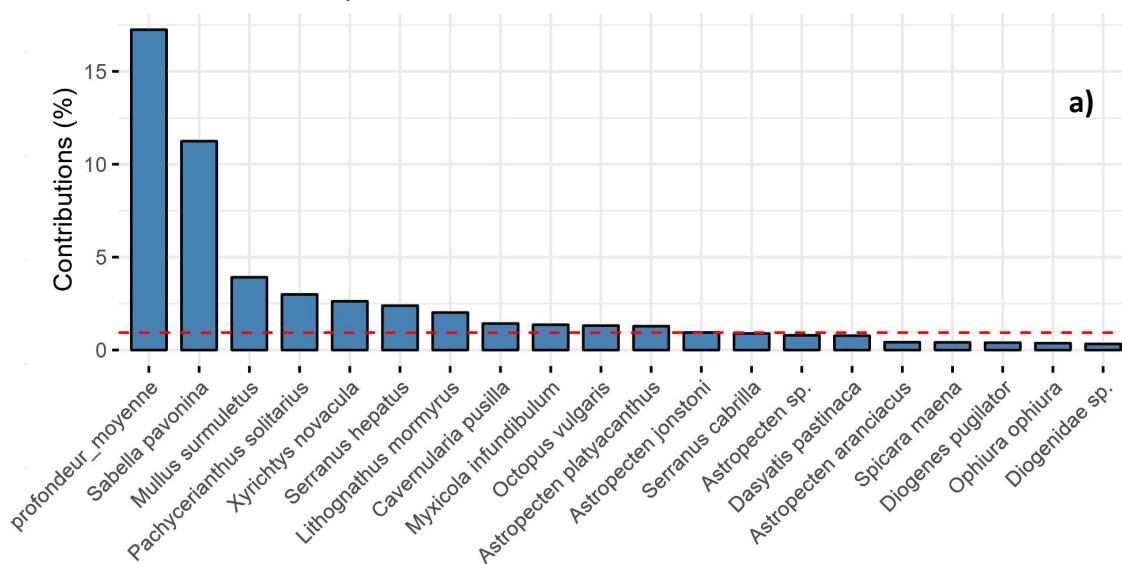
Les mêmes représentations pour les dimensions 2 et 3 mettent en valeur la distinction des zones à patches de posidonie et de cymodocée (Fig. 62a & 62c). Les plongées où la cymodocée à été observée à proximité

ou sur le substrat prospecté sont représentées dans la partie inférieur droite du plan de projection constitué des dimensions 2 et 3, à l'inverse des plongées sans cymodocée dans la partie supérieure gauche. Les plongées où le substrat meuble est à proximité de patches de posidonie sont en haut à droite du plan de projection.

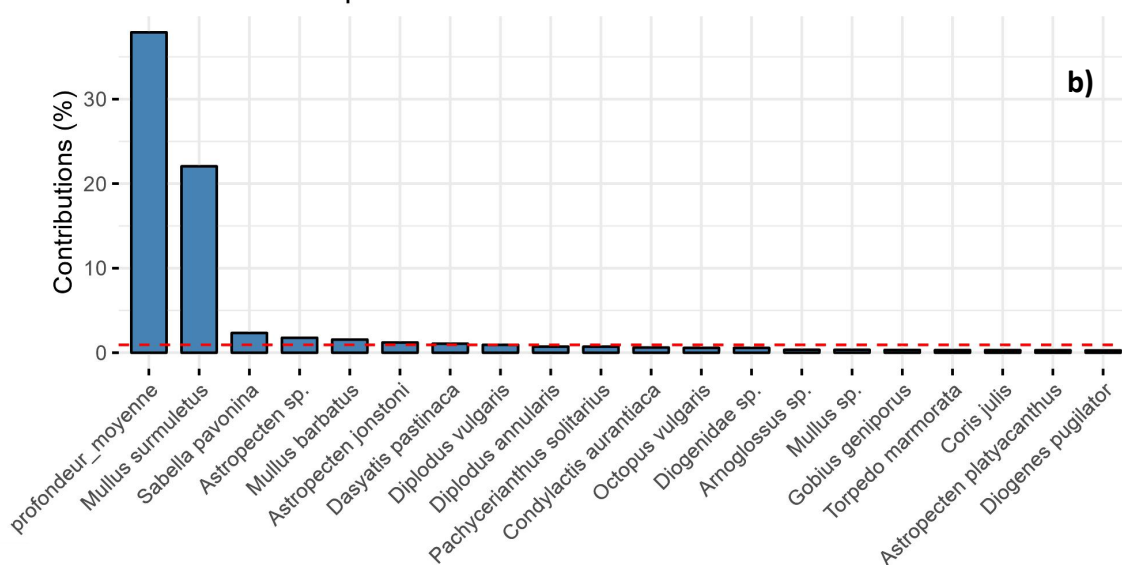
Au vu de ces éléments, le cluster vert issu de la méthode des K-moyennes correspond aux communautés de milieux sableux proche des patches de posidonie. Le cluster bleu correspond aux communautés des milieux vaseux, le cluster orange aux communautés de milieux sableux de faible profondeur et le cluster noir aux communautés sur substrat sableux ou vaseux en milieu relativement profond et avec présence de cymodocée. La projection des abondances surfaciques des espèces dans les plans de projections constitué des dimensions 1 et 2 (Fig. 59c) ainsi que des dimensions 2 et 3 (Fig. 61c) donne des informations sur la composition en espèces des divers clusters en lien avec les différents paramètres environnementaux. Le cluster bleu est caractérisé principalement par la présence de sabelle paon (*Sabella pavonina*), de serrans hépates (*Serranus hepatus*), de vérétilles naines (*Cavernularia pusilla*), d'étoiles-peignes de Johnston (*Astropecten jonstoni*), de vers myxicoles (*Myxicola infundibulum*), de cérianthes solitaires (*Pachycerianthus solitarius*).

Le cluster vert est fortement caractérisé par la présence de rougets de roche (*Mullus surmuletus*), et dans une moindre mesure de sars à tête noire (*Diplodus vulgaris*), de sars communs (*Diplodus sargus*) et d'anémones soleil (*Condylactis aurantiaca*). Le cluster orange est caractérisé par la présence d'étoiles peignes (*Astropecten sp.*), de raies pastenagues (*Dasyatis pastinaca*), de marbrés (*Lithognathus mormyrus*), de rasons (*Xyrichtis novacula*), de girelles communes (*Coris julis*). Finalement, le cluster noir est caractérisé par la présence de crénilabres cendrés (*Symphodus cinereus*), d'étoiles-peignes à piquants plats (*Astropecten platyacanthus*), de poulpes communs (*Octopus vulgaris*), de spirographes (*Sabella spallanzanii*), de gobies (*Gobius sp.*), de serrans hépates (*Serranus hepatus*).

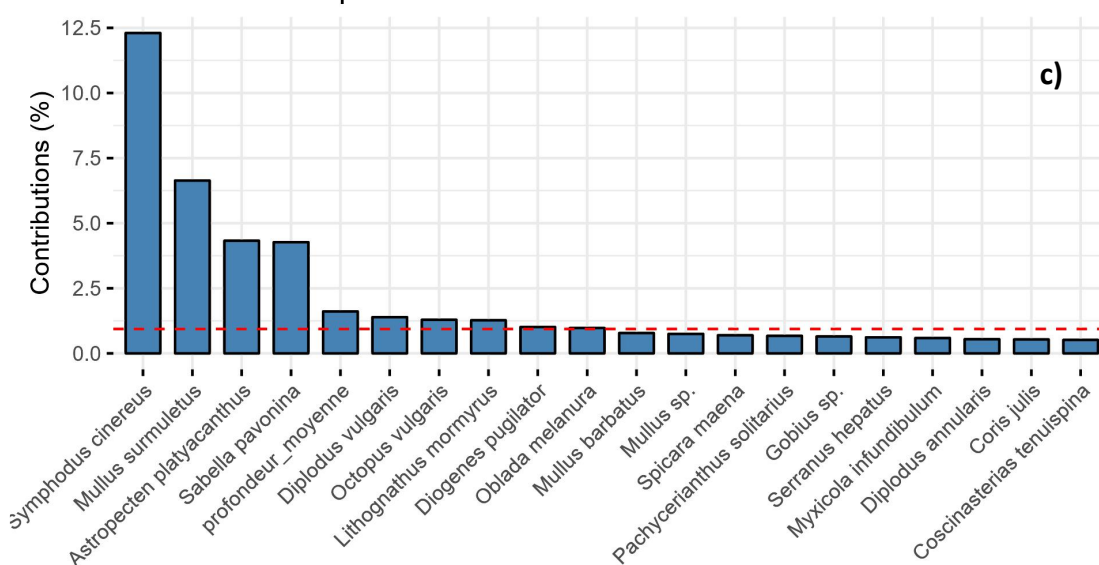
Contribution of quantitative variables to Dim-1



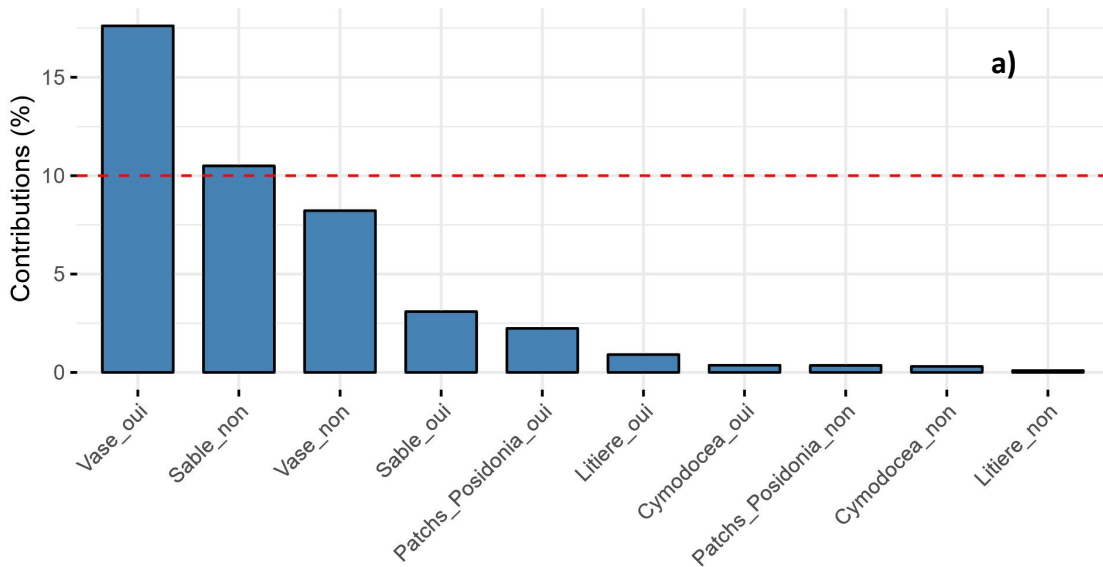
Contribution of quantitative variables to Dim-2



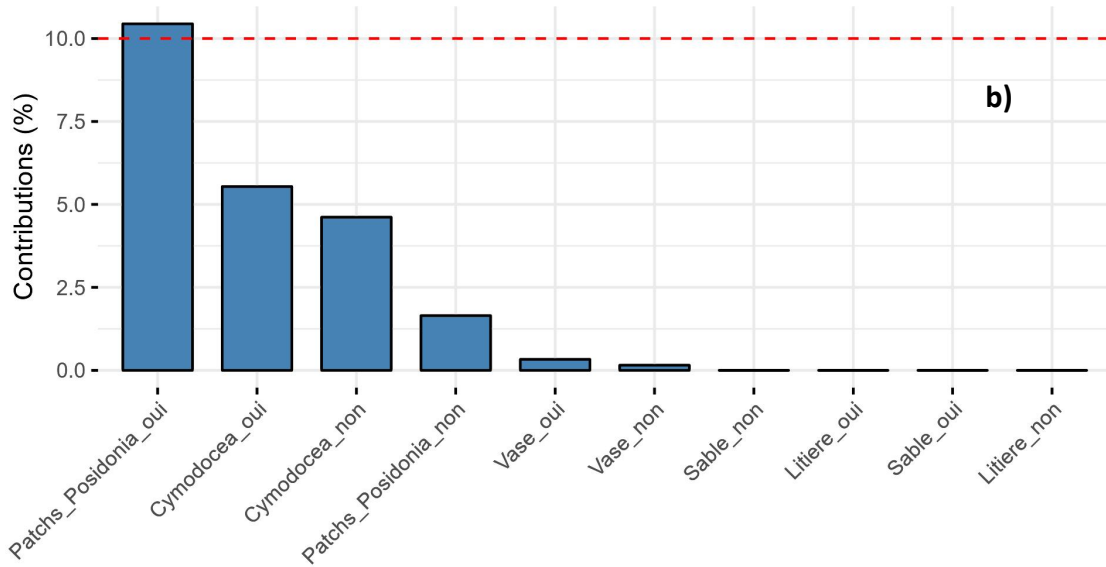
Contribution of quantitative variables to Dim-3



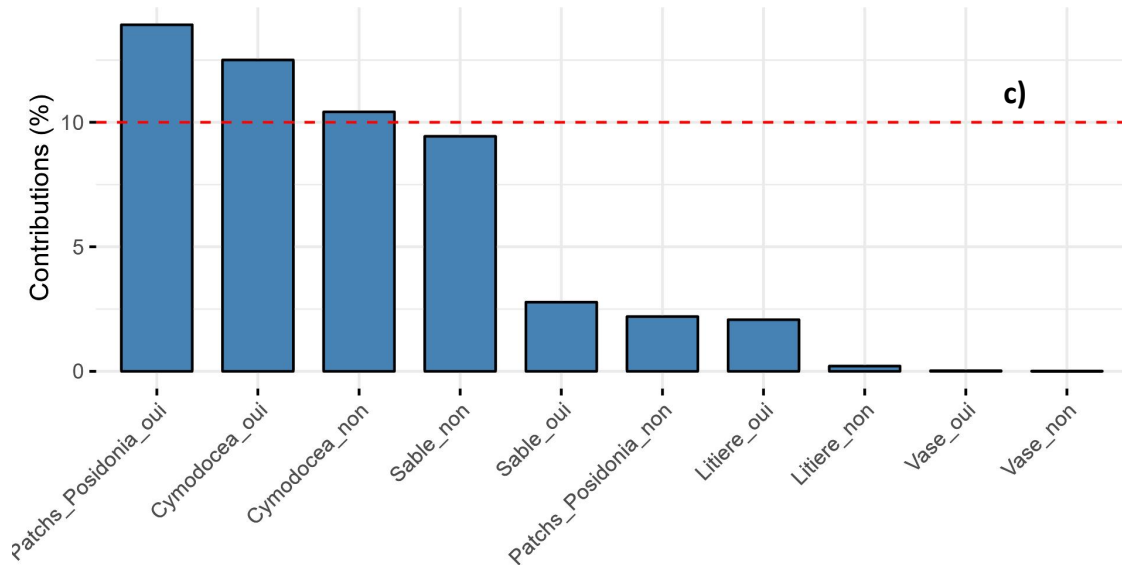
Contribution of qualitative variables to Dim-1

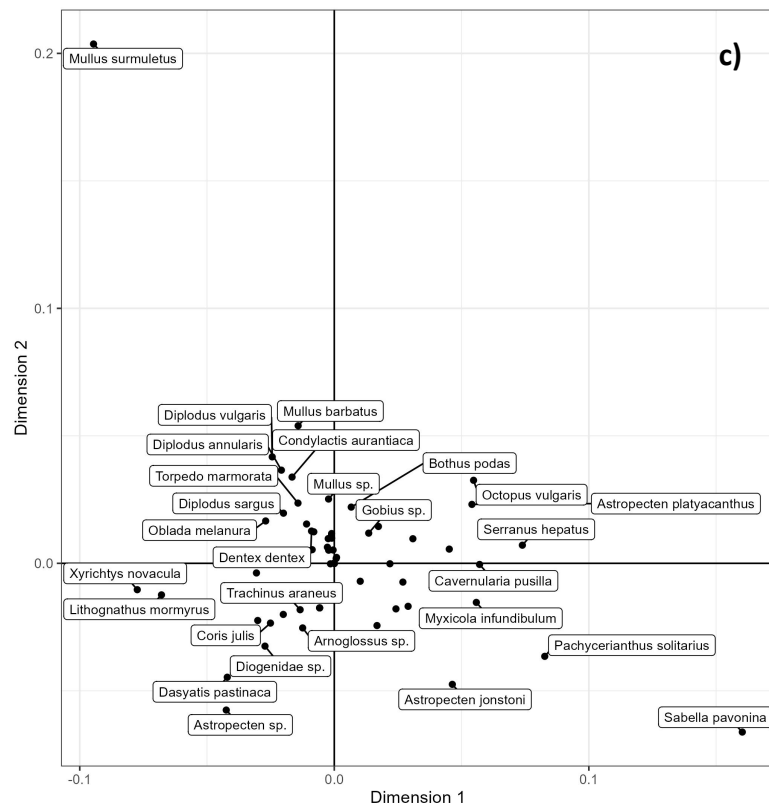
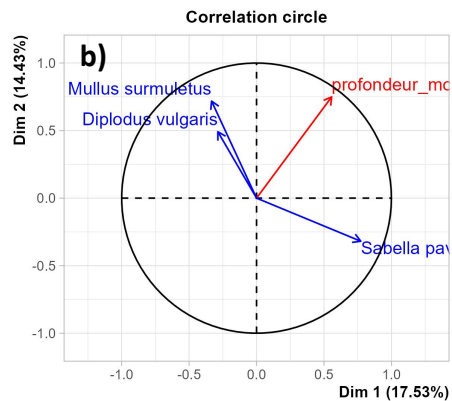
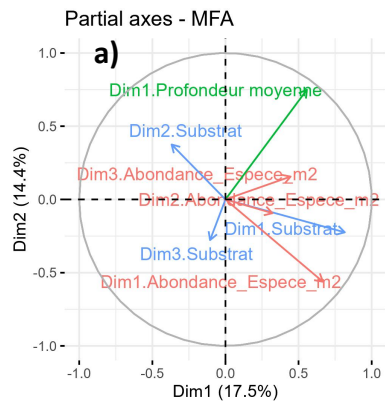


Contribution of qualitative variables to Dim-2



Contribution of qualitative variables to Dim-3

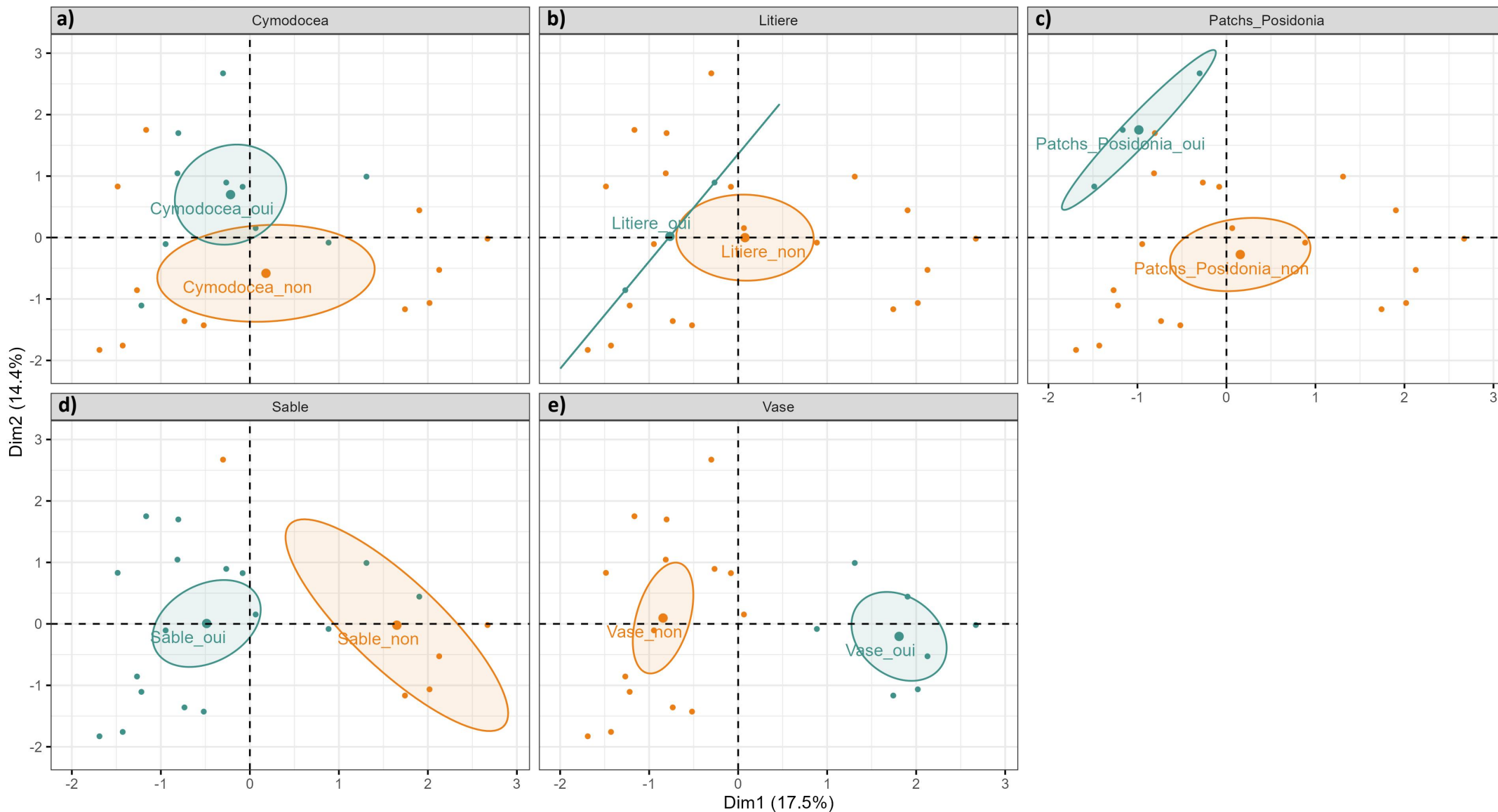




59

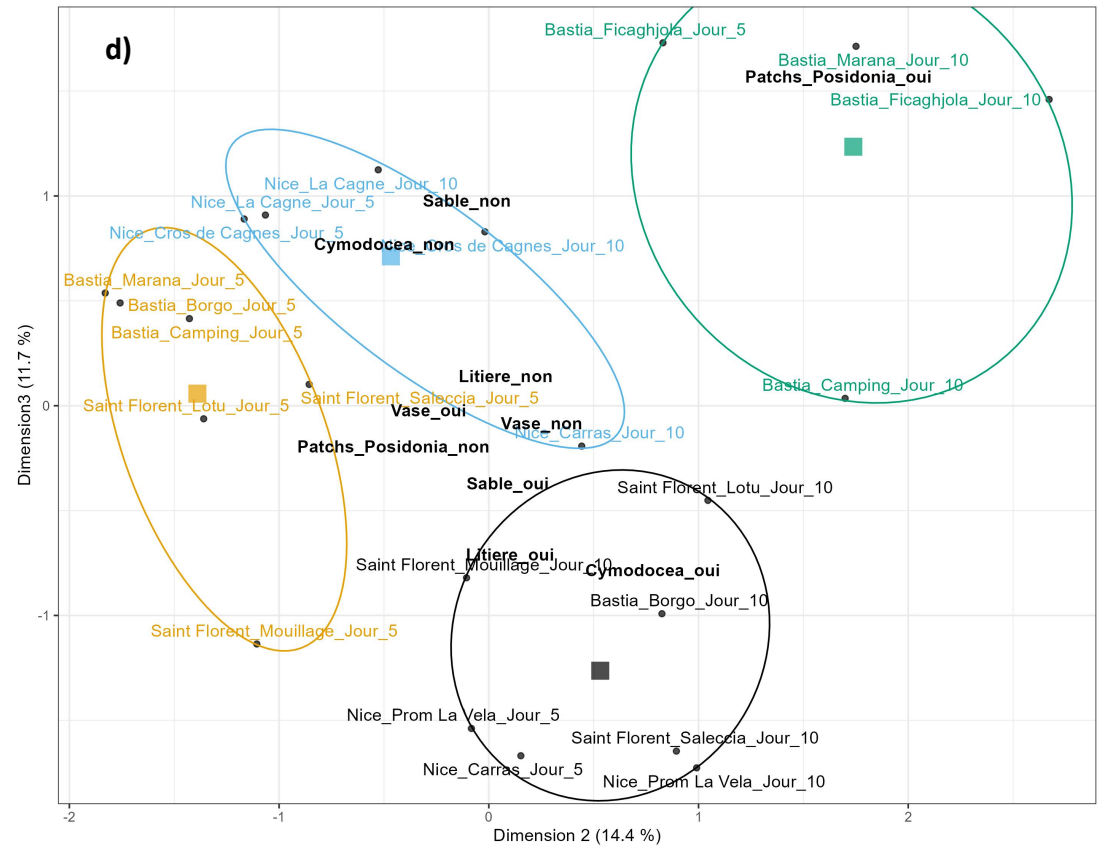
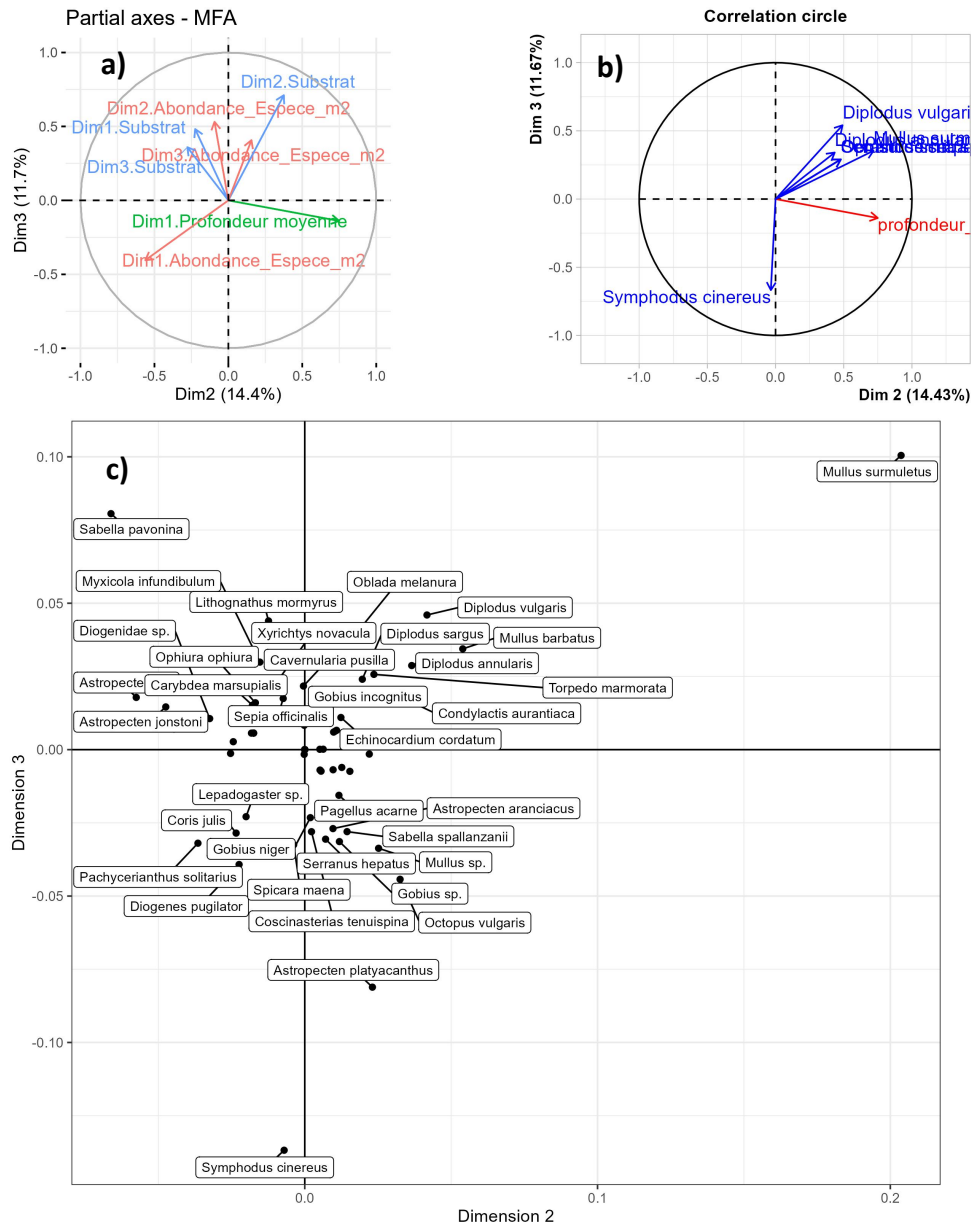
Représentations dans le plan orthogonal de l'AFM constitué des deux premières dimensions pour le cas des plongées de jour a) des contributions des axes des ACP permettant l'obtention de l'AFM, b) des contributions des variables quantitatives, c) d'un zoom de la position des variables quantitatives dans le plan orthogonal et d) de la position des plongées ainsi que des variables qualitatives dans un même plan.

MFA factor map



60

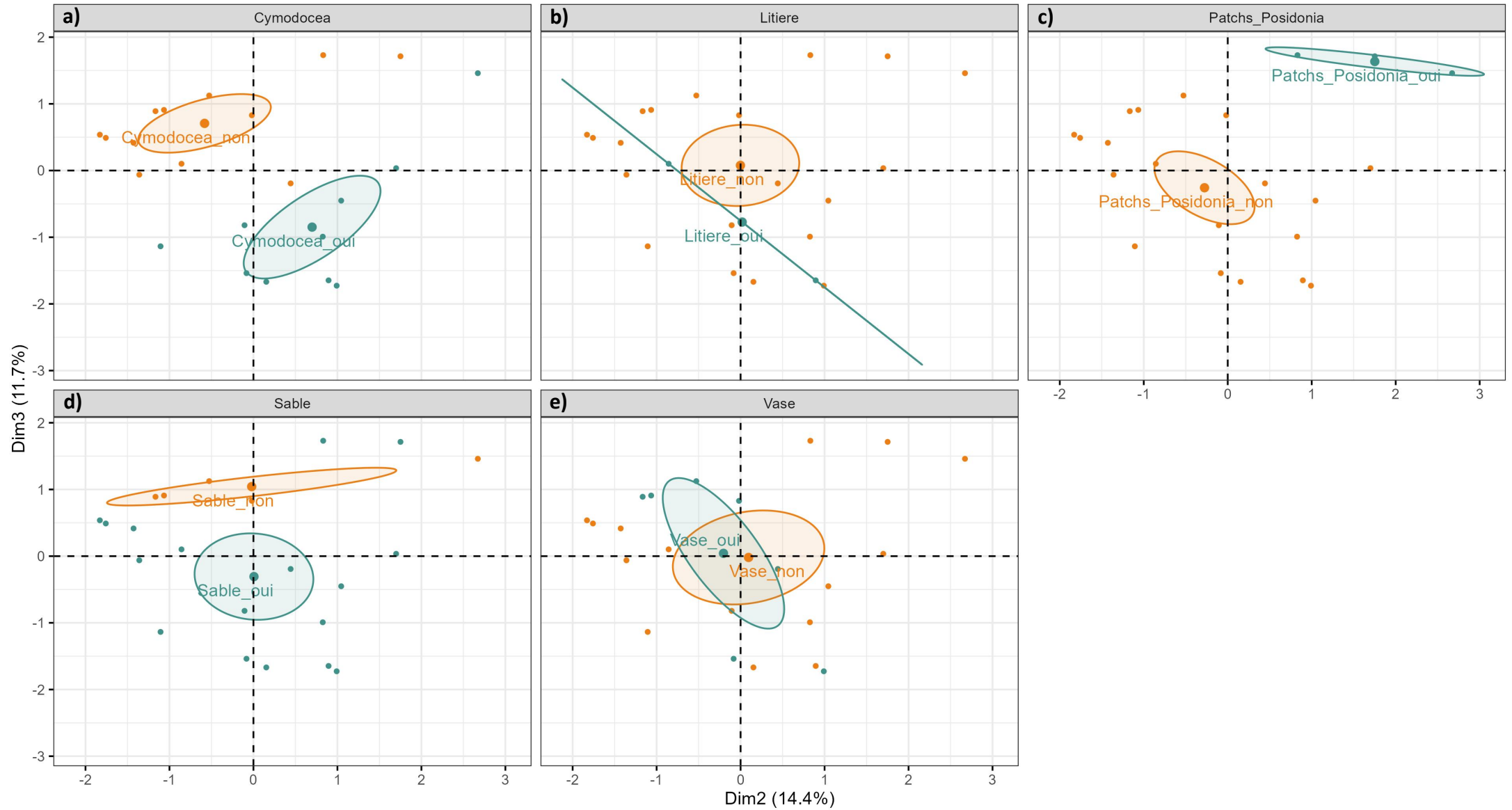
Représentation dans le plan orthogonal de l'AFM constitué des deux premières dimensions des regroupement des plongées de jour par conditions de variables qualitatives, correspondant au paramètres qualitatifs de substrats.



61

Représentations dans le plan orthogonal de l'AFM constitué des dimensions 2 et 3 pour le cas des plongées de jour a) des contributions des axes des ACP permettant l'obtention de l'AFM, b) des contributions des variables quantitatives, c) d'un zoom de la position des variables quantitatives dans le plan orthogonal et d) de la position des plongées ainsi que des variables qualitatives dans un même plan.

MFA factor map



**Les analyses factorielles multiples** ont permis d'affiner la distinction des communautés d'espèces des fonds meubles infralittoraux en déterminant que :

- Le nycthémère structure fortement la composition des communautés d'espèces.
- Quatre communautés-types sont présentes le jour, sont composées d'espèces distinctes et sont identifiables par les caractéristiques environnementales suivantes :
  - Milieu peu profond (5 mètres de profondeur)
  - Milieu sableux profond (10 mètres de profondeur) éloigné de la posidonie
  - Milieu sableux profond (10 mètres de profondeur) proche de la posidonie
  - Milieu vaseux profond (10 mètres de profondeur)
- Trois communautés-types sont présentes la nuit, sont composées d'espèces distinctes et sont identifiables par les caractéristiques environnementales suivantes :
  - Milieu sableux peu profond (5 mètres de profondeur)
  - Milieu sableux profond de nuit (10 mètres)
  - Milieu vaseux

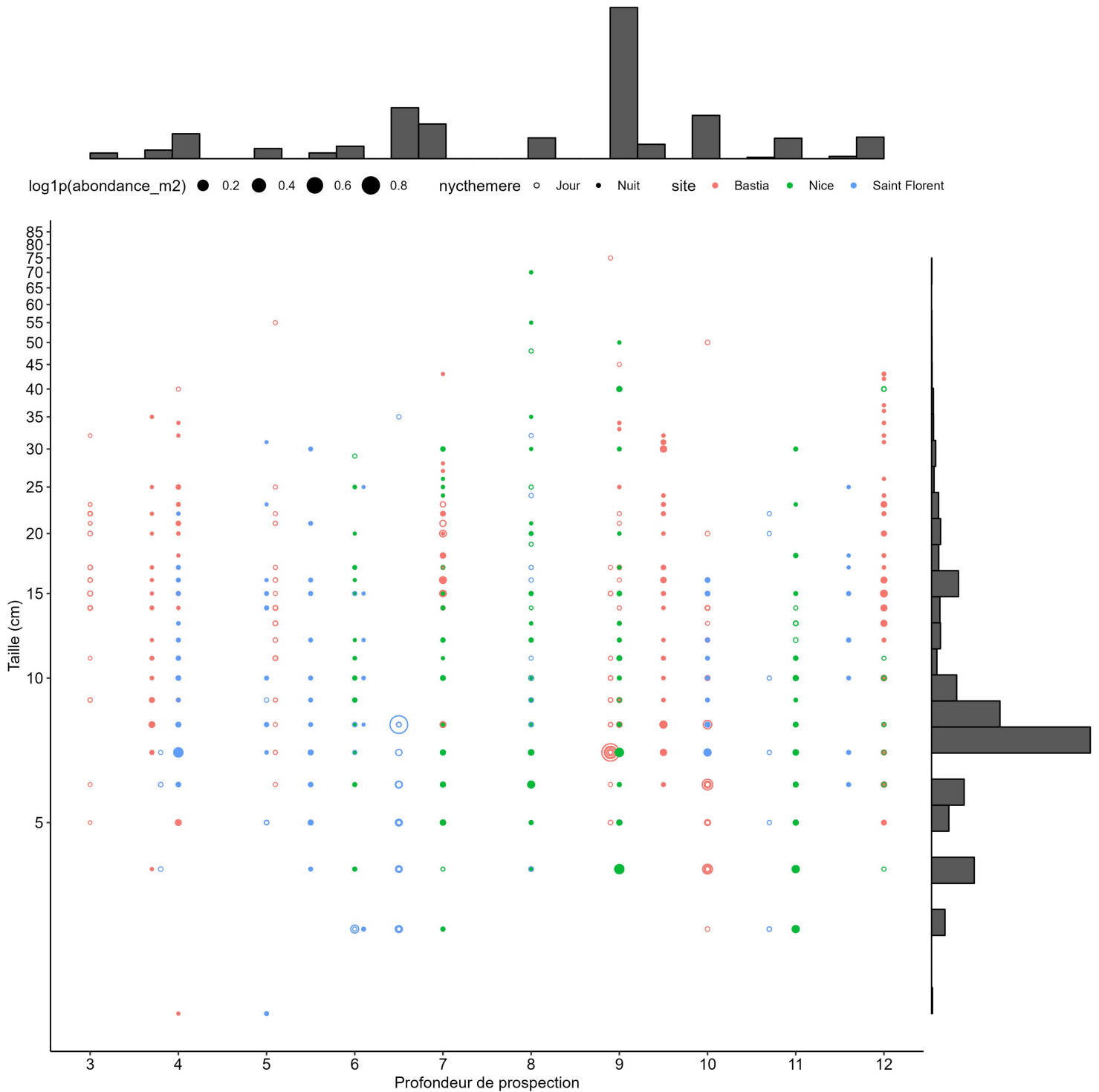
Afin d'apporter une approche additionnelle à la compréhension de ces communautés d'espèces de fonds meubles infralittoraux, l'étape suivante consiste à analyser les données de taille des individus. Ces tailles apportent des informations portant sur les stades de vie des individus ainsi que sur certains aspects de fonctionnalité écologique de ces communautés.

## 5. Taille des individus

### 5.1. Distributions de tailles générales

Les données de tailles des individus apportent des éléments supplémentaires à la compréhension de la structuration des communautés des substrats meubles peu profonds. La représentation de la taille

en fonction de la profondeur de prospection met en évidence une forte proportion d'individus de taille de 7 cm à 10 cm toutes espèces confondues (Fig. 63). Une grande proportion des observations est réalisée à la profondeur de 9 mètres, toutes les observations ayant lieu entre 3 mètres et 12 mètres de profondeur. Les distributions des observations en fonction de la profondeur se distinguent entre les sites et les conditions nyctémérales.

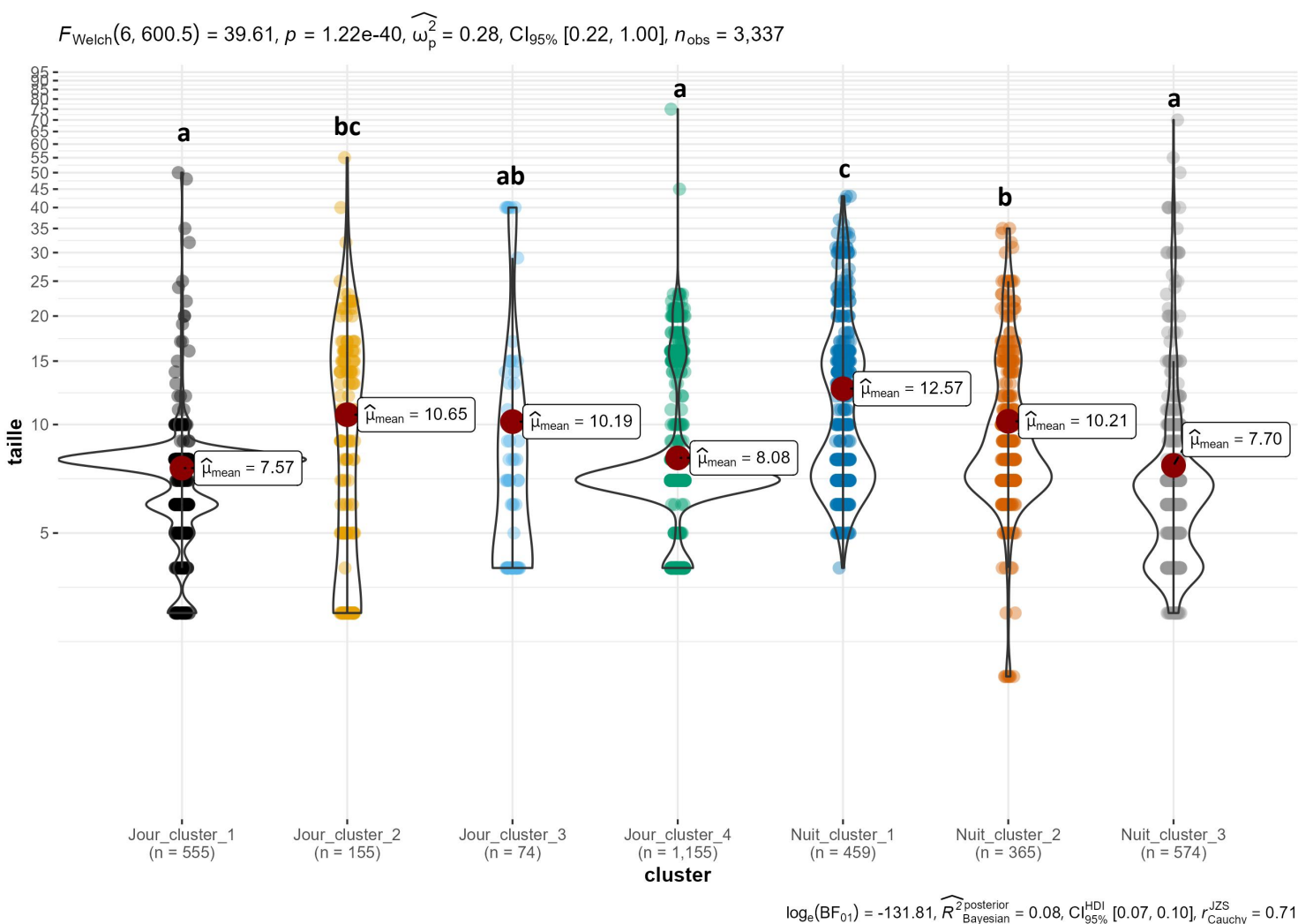


63

Taille des individus (centimètres) en fonction de la profondeur de prospection et représentation des distributions marginales. La couleur des points indique le site, la taille du point l'abondance surfacique et le remplissage ou non du point le nyctémère.

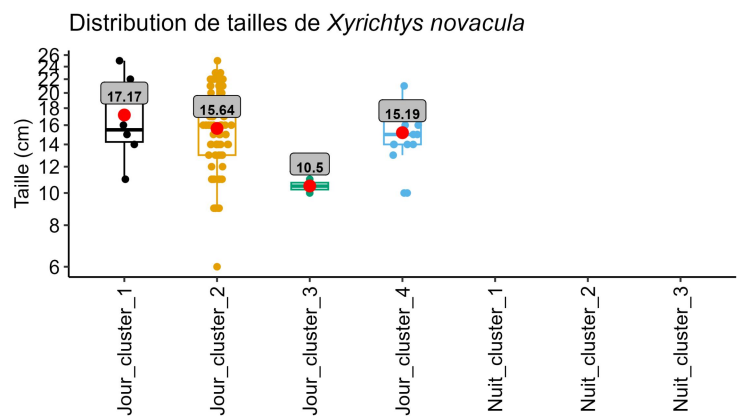
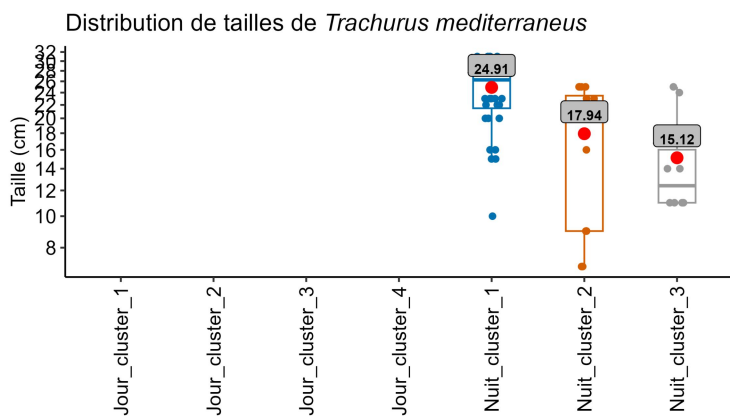
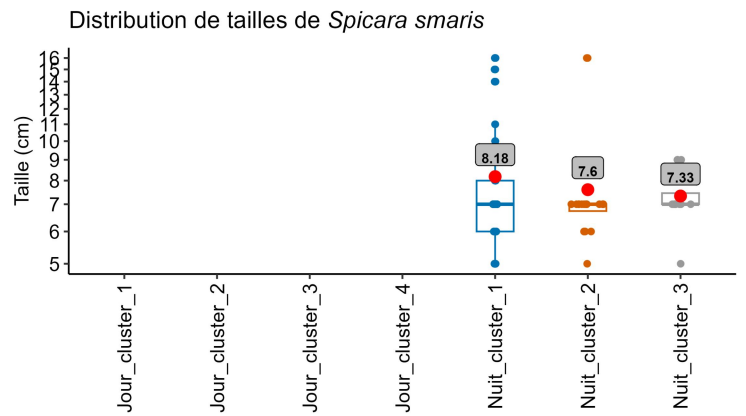
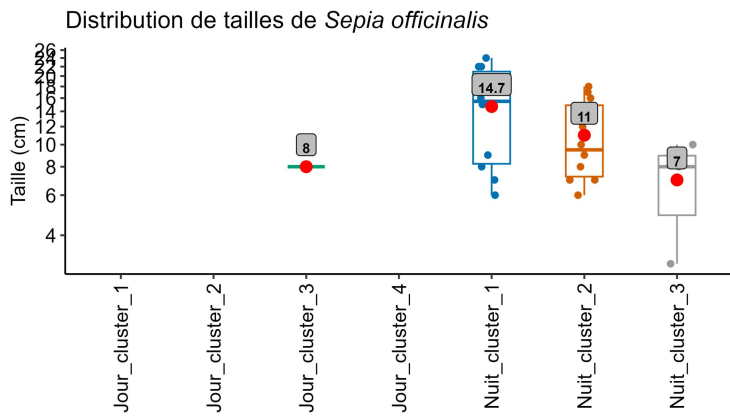
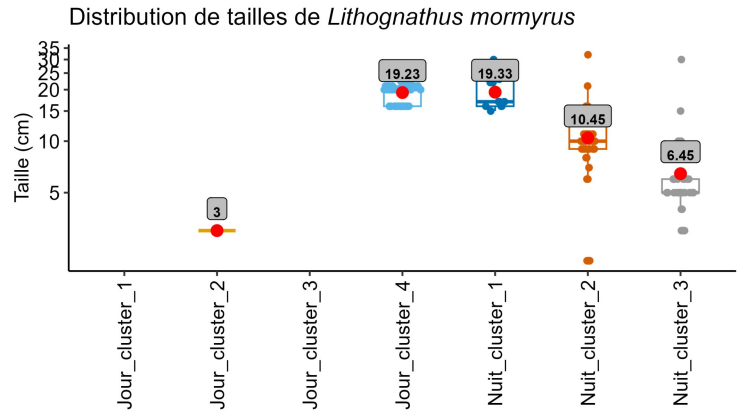
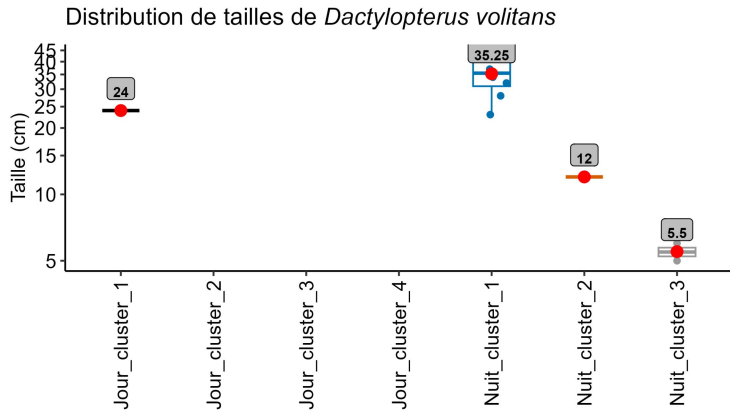
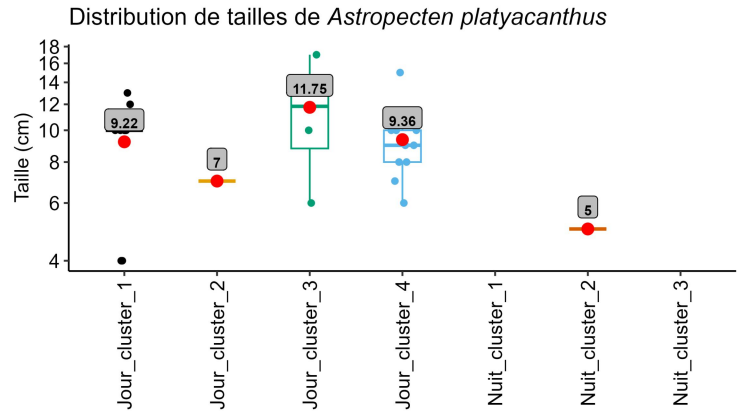
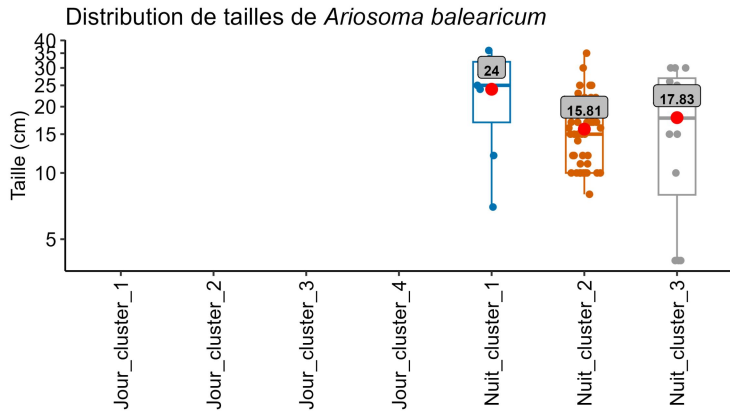
Les distributions de taille de tous les individus confondus par clusters illustrent des différences entre communautés (Fig. 64). Les moyennes de taille des clusters sont significativement différentes ( $F_{Welch} = 39,61 ; p < 0.01$ ). Le cluster noir (n°1) du jour présente une forte proportion d'individus de taille entre 7 et 8 cm. La moyenne de taille des individus pour ce cluster est de 7,57 cm et correspond à la plus petite moyenne de tous les clusters. La distribution est relativement similaire pour le cluster vert (n°4) du jour avec une forte proportion des tailles entre 6 et 8 cm. Le cluster gris (n°3) de nuit présente une distribution plus uniforme pour les petites tailles entre 4 et 8 cm. Les moyennes de taille de ces trois clusters ne sont pas significativement différentes ( $p_{Holm-ajustée} < 0,05$ ).

La distribution des tailles des clusters jaune et bleu de jour (n°2 et n°3 respectivement) sont plus uniformes que les autres clusters, avec une distribution similaire entre 4 et 25 cm. Le cluster bleu de nuit (n°1) présente deux groupes majoritaires de tailles différentes, le premier à 7,5 cm et le second à 15 cm. Finalement, la distribution du cluster orange de nuit (n°2) illustre une grande quantité d'individus de taille aux alentours de 7,5 cm et une réduction progressive de l'abondance avec l'augmentation de la taille. Le cluster bleu de nuit (n°1) présente la moyenne de taille la plus importante, statistiquement différente ( $p_{Holm-ajustée} < 0,05$ ) de tous les clusters sauf celui orange de jour (n°2).



64

Représentation des distributions de tailles par clusters de communautés sous forme de graphiques en violon et de densité de points. La moyenne de taille est indiquée pour chaque cluster. Les couleurs correspondent aux clusters des analyses factorielles multiples sur les données de nuit et de jour séparées. L'échelle des ordonnées est sous forme logarithmique. Le nycthémère et le nombre d'observations est indiqué pour chaque condition.



65

Représentation des distributions de tailles par clusters de communautés sous forme de diagramme en boîte à moustache et densité de points pour quelques espèces d'intérêt. La moyenne de taille est indiquée pour chaque cluster par un point rouge. Les couleurs correspondent aux clusters des analyses factorielles multiples sur les données de nuit et de jour séparés. Le nyctémère est indiqué pour chaque observation.

## 5.2. Distributions de tailles par espèces d'intérêt

Les distributions de tailles par espèce pour chaque communauté donne plus de finesse à l'analyse des tailles (Fig. 65). Les *Sepia officinalis* ont été observées aux cluster 3 de jour et à tous les clusters de nuit. Les seiches rencontrées sont plus grandes au cluster 1 qu'au cluster 2 de nuit. Le nombre d'observation pour les autres clusters n'est pas suffisant pour inférer des différences significatives. Cette distribution est assez similaire pour le cas des *Lithognathus mormyrus*, où la moyenne des tailles du cluster 1 de nuit (19,33 cm) est supérieure à celle du cluster 2 de nuit (10,45 cm). Le cluster 4 de jour présente aussi une moyenne des tailles importante (19,23 cm) contrairement au cluster 3 de nuit (6,45 cm). Les observations de *Dactylopterus volitans* sont rares sauf au cluster 1 de nuit avec une taille moyenne de 35,5 cm. Les autres observations correspondent à des petits individus, notamment aux clusters 2 et 3 de nuit correspondant à des juvéniles. *Ariosoma balearicum* n'est observé que de nuit, les moyennes de tailles étant non significativement différentes ( $F_{\text{Welch}} = 1,91$  ;  $p = 0,19$ ). *Xyrichtis novacula* est présent à tous les clusters de jour, avec une moyenne significativement différente entre le cluster 3 et les autres ( $p_{\text{Holm-ajustée}} < 0,05$ ). Néanmoins le faible nombre d'observations pour le cluster 3 est peu concluant pour inférer avec confiance des différences avérées de taille de cette espèce entre communautés. *Xyrichtis* est ainsi de taille similaire entre clusters. *Spicara smaris* n'est observé que la nuit, n'ayant pas de taille moyenne significativement différente entre clusters ( $F_{\text{Welch}} = 1,6$  ;  $p = 0,22$ ). *Trachurus*

*mediterraneus* n'est observé que dans les trois communautés de nuit. Les moyennes de tailles sont significativement différentes ( $F_{\text{Welch}} = 11,12$  ;  $p < 0,05$ ). La moyenne du cluster 1 de nuit (24,91 cm) est significativement plus grande ( $p_{\text{Holm-ajustée}} < 0,01$ ) que celle du cluster 2 (17,94 cm), elle même significativement plus importante ( $p_{\text{Holm-ajustée}} < 0,01$ ) que celle du cluster 3 (15,12 cm). Finalement, *Astropecten platyacanthus* est présente plutôt de jour et ne présente pas de différence significative de tailles entre cluster au vu des données obtenues.

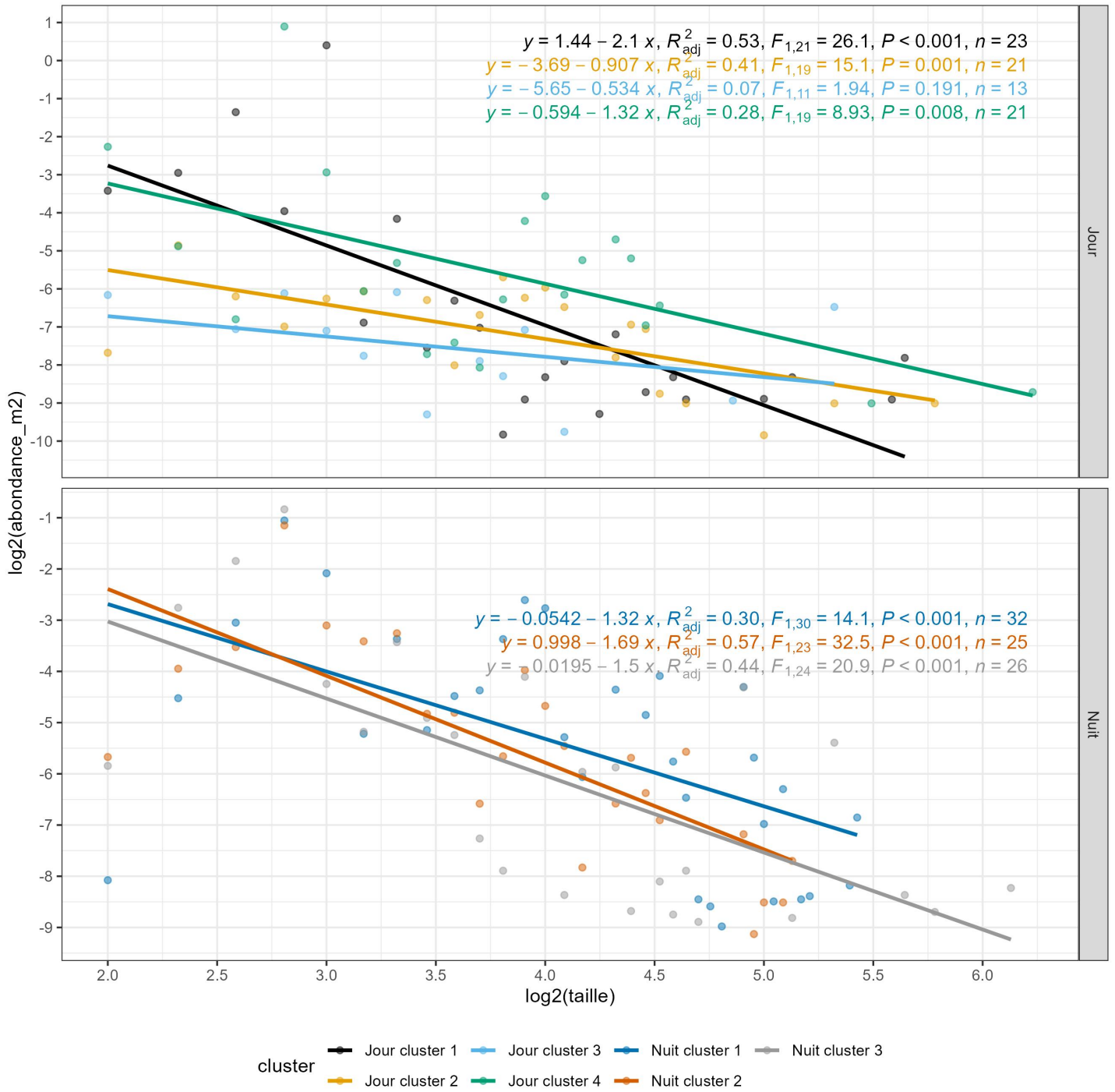
## 5.3. Spectres de taille

Les spectres de taille des individus observés sur les substrats meubles illustrent l'équilibre des abondances en fonction des tailles pour chaque cluster de communauté (Fig. 66). Une courbe avec une pente plus faible correspond à des abondances similaires entre les individus de grande taille et de petite taille. A l'inverse, une pente forte reflète une abondance importante des petits individus et une faible abondance des grands individus.

Les pentes des spectres de taille des communautés de nuit diffèrent peu entre elles. A l'inverse, les différences entre les pentes des spectres de taille des communautés du jour sont plus marquée. La pente la moins importante dans la condition nyctémère du jour correspond au cluster 3, suivi du cluster 2, du cluster 4 et finalement du cluster 1 qui est très marquée par rapport aux autres. Les spectres de tailles de nuit sont similaires au spectre de taille du cluster 4 de jour.

### L'analyse de la taille des individus observés permet de dire que :

- La taille moyenne des individus toutes espèces confondues présente des différences entre communautés-types. Par exemple, la taille moyenne des individus des communautés de milieux sableux profonds de jour et de milieux vaseux de nuit est significativement plus petite que celle des autres communautés-type. La moyenne de taille est la plus importante pour les milieux sableux profonds de nuit.
- Ces différences s'expliquent par des variations d'abondance et de tailles de certaines espèces. Par exemple de nuit, les marbrés, les grondins volants, les seiches et les chinchards présentent tous des différences de taille moyenne entre communautés-type similaires - où les individus les plus grands sont présents sur les fonds sableux de 10 mètres de profondeur.
- L'équilibre des tailles toutes espèces confondue est similaire entre communautés-types de nuit. A l'inverse, les tailles sont beaucoup plus distinctes au sein des communautés-types de jour. Ceci est notamment dû à l'abondance importante de certaines espèces au stade juvénile tels que les rougets.



66

Spectres de tailles des individus au sein des diverses communautés. Les couleurs correspondent aux clusters des analyses factorielles multiples réalisées sur les données de nuit et de jour séparées. Les spectres de tailles sont obtenus en effectuant des régressions linéaires sur les données de tailles de tous les individus d'un cluster.

## 6. Comportements particuliers et fonctionnalité

Les espèces les plus communes présentent quelques comportements récurrents d'intérêt pour leurs interactions avec le milieu de type substrat meuble qui ont été observés au cours des diverses plongées effectuées.

*Mullus surmuletus* et *Mullus barbatus* ont été observées de nombreuses fois de jour comme de nuit. La majorité des individus observés sont des juvéniles de 6 à 8 cm. Certains comportements de ces juvéniles ont été observés de manière récurrente, mettant en valeur une interaction forte avec les substrats meubles. Lors de la journée, les rougets se déplacent sur le substrat sableux ou vaseux en bancs composés généralement de 20 à 100 individus, parfois allant

jusqu'à 500 individus (Fig. 67). Les juvéniles fouillent le sable ou la vase en s'alignant côte à côte légèrement en arc de cercle. Le déplacement progressif du banc dans cette configuration permet aux individus de prospector une grande surface pour s'alimenter. A l'approche d'un plongeur ou d'un élément perturbateur, le banc se sépare et se reforme à une distance éloignée de la perturbation initiale. A l'inverse, les juvéniles de rougets ont été observés de nuit en tant qu'individus isolés. Ils sont répartis sur le substrat à équidistance de plusieurs mètres les uns des autres et immobiles en phase de repos. Une grande partie du temps, la répartition équidistante des individus est observée sur un milieu sableux avec présence de cymodocée. Certains individus observés sont bleus, correspondant à des juvéniles encore en transition entre une phase de vie pélagique et benthique.



*Mullus surmuletus*



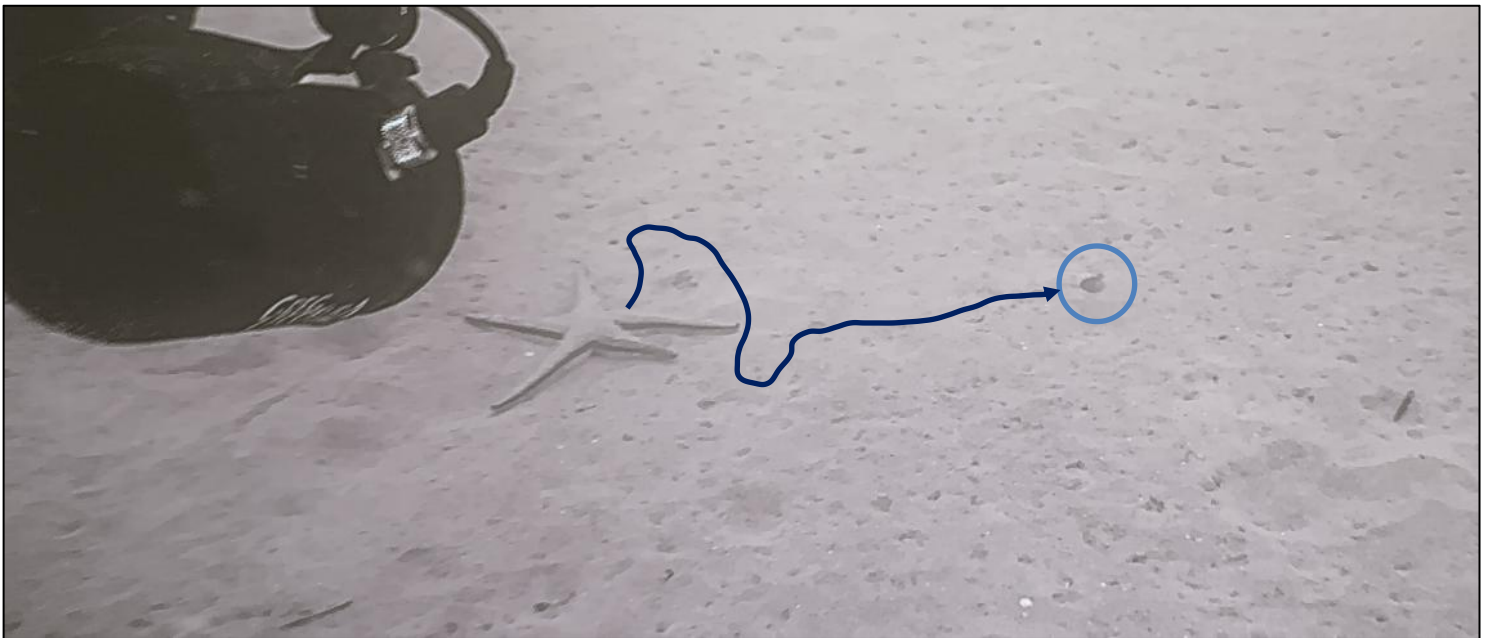
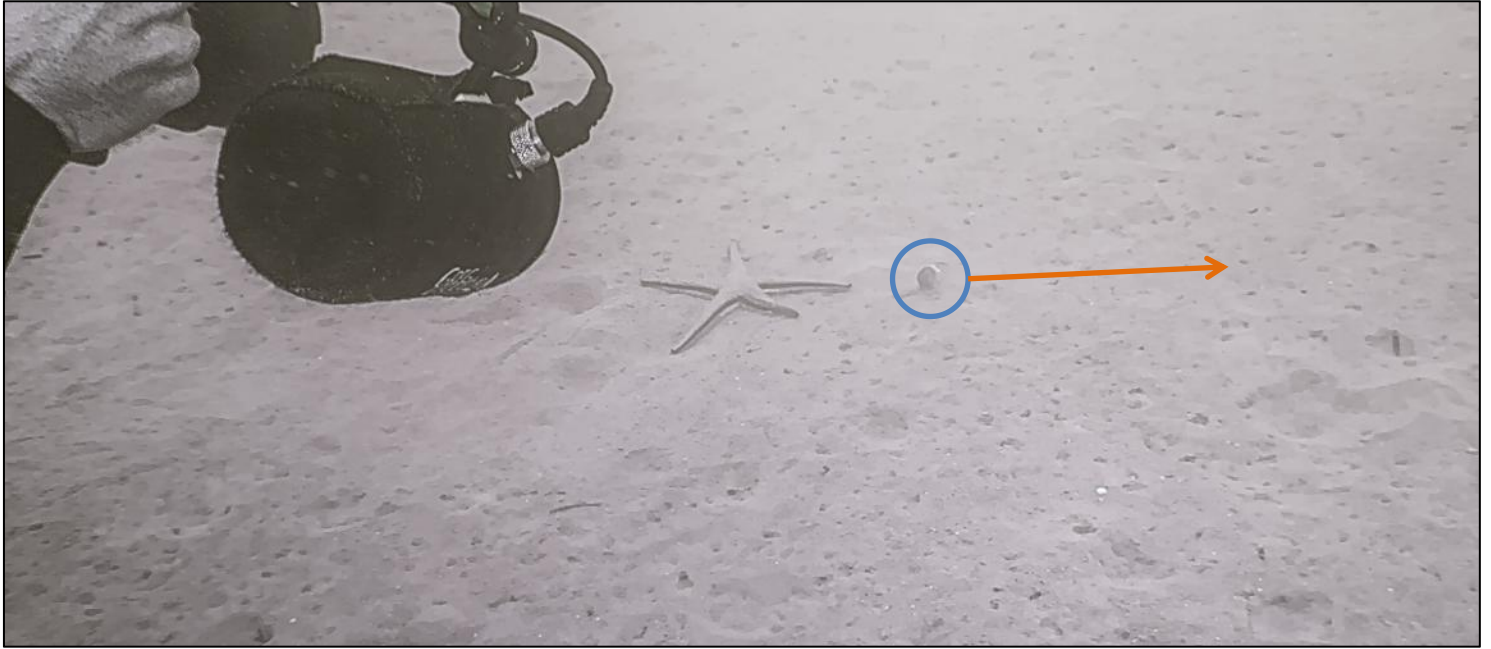
*Mullus barbatus*



*Mullus surmuletus*

67

Comportement et différences de robes des juvéniles de *Mullus surmuletus* et *Mullus barbatus* constatés sur les trois sites prospectés.



- 68** Déplacement de fuite d'un gastéropode (cercle bleu et flèche orange) durant la chasse de celui-ci par une *Astropecten platyacanthus*. L'étoile-peigne à piquants plats retrouve par la suite le gastéropode au début par tâtonnements puis linéairement (flèche bleu), probablement grâce à une détection chimique des traces laissées par le gastéropode.

Les étoiles-peigne du genre *Astropecten* ont été observées de nombreuses fois en déplacement lent sur le substrat. Certains comportements particuliers ont été observés particulièrement pour l'espèce *Astropecten arranciacus*. La grande étoile-peigne laisse en effet régulièrement des traces sur le substrat. Dans certains cas, l'individu est caché sous la trace notamment lorsque celle-ci forme un monticule. Dans d'autres cas, seule la trace du passage de l'individu est présente, en ayant la particularité d'avoir parfois des coquilles de gastéropodes en son centre.

Un comportement de prédation d'un gastéropode par l'étoile-peigne *Astropecten platyacanthus* a été observé à la plongée de 10 mètres de jour à la Vela au site de Nice (Fig. 68). *Astropecten platyacanthus* s'est approchée du gastéropode par déplacement assez rapide. Le gastéropode a utilisé son pied afin de se déplacer sur le substrat par à-coups, ressemblant à de petits sauts. Néanmoins, la grande étoile-peigne réussit à retrouver la trace du déplacement du gastéropode après un petit temps de prospection dans toutes les directions à partir du point initial.

La raie pastenague commune *Dasyatis pastinaca* a été observée plusieurs fois, souvent sur un substrat sableux de profondeur variable. La majorité des comportements observés sont caractéristiques de l'espèce. Un des comportements mérite néanmoins d'être évoqué. Certaines zones sableuses étaient couvertes de litière, ce qui s'explique partiellement par la période de la mission où une partie des feuilles de posidonie commence à se détacher de l'herbier. De nombreuses raies pastenagues ont été retrouvées cachées sous les zones à litière avant de prendre la fuite à l'approche des plongeurs (Fig. 69). Ce comportement a notamment été observé lors d'une immersion n'ayant pas pris part au protocole scientifique défini par la mission, où une dizaine de pastenagues juvéniles ont été observées dans la litière aux alentours de la plage de Trave proche de Saint-Florent (42.732611 N, 9.150222 E) à six mètres de profondeur.

Ce comportement de dissimulation des pastenagues communes dans la litière n'est pas exclusif à l'espèce. Un individu de l'espèce *Conger conger* ainsi que plusieurs individus d'*Ariosoma balearicum* ont été repérés par les plongeurs scientifiques dans la litière en contact direct avec le substrat sableux.

Le comportement d'enfouissement dans le substrat sableux ou vaseux a été observé pour une grande partie des espèces de l'étude. Les diverses raies

(pastenague commune, pastenague épineuse, torpille marbrée), les étoiles-peignes, les vives (vive-araignée, grande vive, vive léopard), les cérianthes, les marbrés, les sépioles, les vérétilles, les plumes de mer et d'autres espèces ont toutes été observées ayant un comportement d'enfouissement dans le substrat meuble sous formes diverses. Les comportements d'enfouissement observés était de réactivité variable, des plus rapides pour certains organismes à vie fixée tel que les cérianthes et des plus lents tels que les étoiles-peignes, les plumes de mer et les vérétilles.

Les plongées du site de Nice ont mis en évidence une abondance non négligeable de poulpes et de leur tanières constituées de coquillages ou de débris. Bien que les poulpes n'étaient pas présent à l'ensemble des tanières, la répartition spatiale régulière de ces structures indique une présence non négligeable de l'espèce sur certaines zones de substrats meubles.

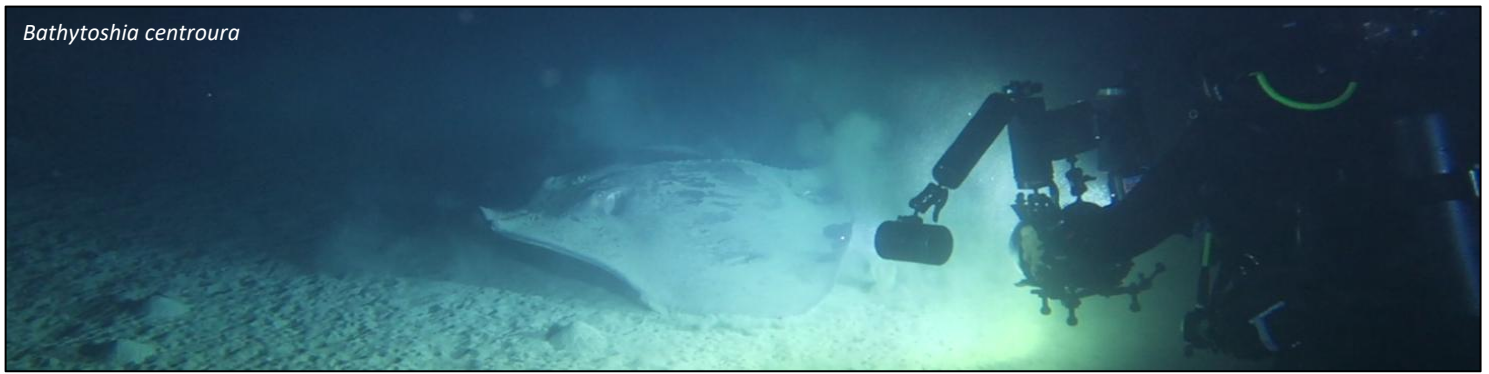
Certaines espèces ont été observées sur les substrats meubles seulement à proximité de patchs ou d'herbiers entiers de posidonie. C'est le cas des *Diplodus sargus* et *Diplodus vulgaris* qui ont été observés sur le substrat sableux de nuit ou de jour proche des herbiers. A l'approche des plongeurs, ces organismes se réfugient dans l'herbier de Posidonie. D'autres espèces ont été rencontrées de manière privilégiées sur les zones à proximité de cymodocée tels que les *Symphodus cinereus*.



*Dasyatis pastinaca*

69

Une raie pastenague juvénile précédemment cachée dans la litière de la plage de Trave à proximité de Saint-Florent en fuite après avoir été découverte par les plongeurs. Une dizaine de pastenagues juvéniles ont été observées dans la litière sur ce site.

*Bathytoshia centroura*

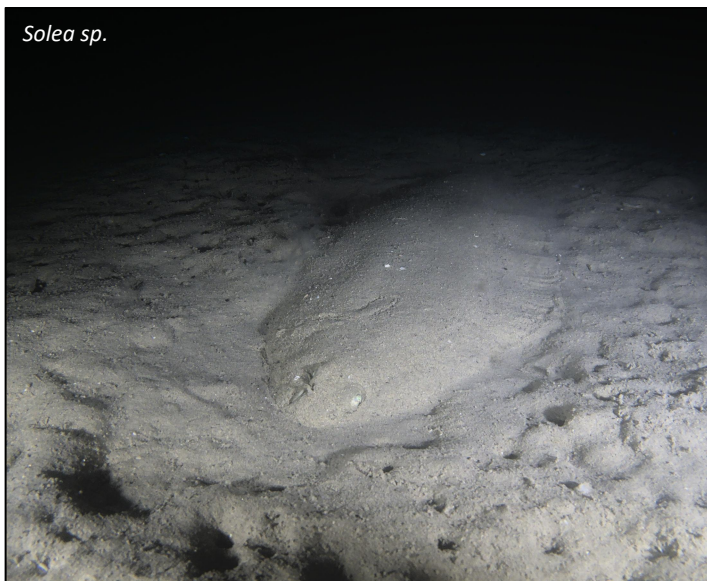
70

Une rencontre exceptionnelle d'une pastenague épineuse (*Bathytoshia centroura*) de 5 mètres de long, observée de nuit à la Marana à 10 mètres de profondeur.

## 7. Rencontres d'exception

Cette étude fut aussi remplie d'une multitude de rencontres d'exceptions qui ne ressortent pas particulièrement des approches quantitatives mais qui reflètent pourtant l'importance sous-estimée des fonds meubles infralittoraux :

- Une **sole** difficilement identifiable à l'espèce, d'une longueur de 55 cm au niveau de la Cagne dans la baie des Anges à 10 m de profondeur (Fig. 71).

*Solea sp.*

71

Une sole de taille remarquable, observée dans la vase de la Cagne de nuit

- Une **pastenague épineuse** (*Bathytoshia centroura*) de près de 5 mètres de long, queue incluse, et d'environ 2 mètres de diamètre observée au site de Bastia à la Marana, à 10 mètres de profondeur et à l'interface entre la large bande sableuse de cette partie de la côte Est de Corse et des herbiers de Posidonie (Fig. 70). L'observation d'un comportement de prédation de cet individu dans

les zones sableuses entre les patches d'herbiers prouve l'importance de ces zones peu profondes pour l'alimentation de grands prédateurs.

- Deux **juvéniles de mérour blancs** (*Epinephelus aeneus*) observés au sein d'une même plongée sur un substrat vaseux dans la baie des Anges (Fig. 72). Cette rencontre est très intéressante étant donné la rareté des observations de cette espèce en Méditerranée. Bien qu'il soit difficile d'inférer en l'état actuel des comportements particuliers à l'échelle de la côte française méditerranéenne,

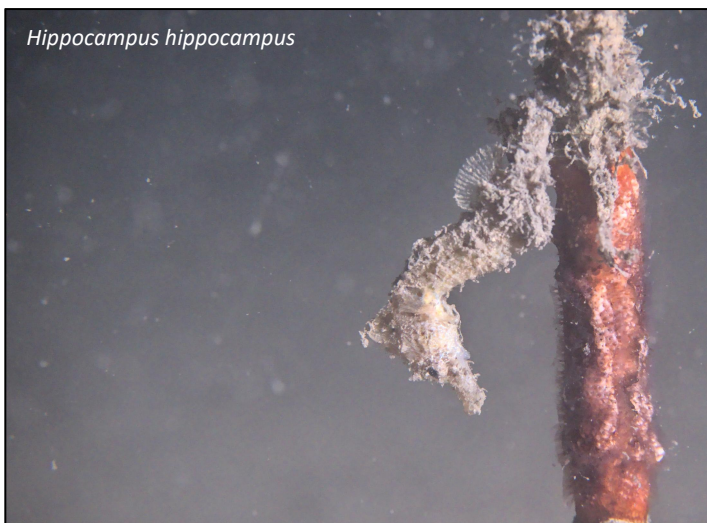
*Epinephelus aeneus*

72

Un juvénile de mérour blanc (*Epinephelus aeneus*) de la baie des Anges se cache près de débris sur la vase.

il semblerait que les milieux sablo-vaseux peu profonds pourraient être importants pour le développement des mérour blancs. Des plongées supplémentaires permettraient d'approfondir ce point, notamment au vu des potentialités de suivis de populations.

- Un **hippocampe à museau court** (*Hippocampus hippocampus*) isolé à proximité de l'embouchure du Var fixé à une Sabelle (Fig. 73).



*Hippocampus hippocampus*

73

*Hippocampus hippocampus* fixé à une sabelle en milieu vaseux peu profond à cinq mètres de profondeur au Cros-de-Cagnes.

- Certaines larves et juvéniles peu souvent rencontrés ont été observés telles qu'une larve de bécune, un glass-eel de **congre des baléares** (*Ariosoma balearicum*), des petits juvéniles de **grondins volants** (*Dactylopterus volitans*), une multitude de larves de **squilles planctoniques**.

- Un **rémora rayé** (*Echeneis naucrates*) dans huit mètres d'eau dans la baie de Saint-Florent à proximité de la zone de mouillage et d'équipements légers (Fig. 74 & 75), laissant supposer la présence d'espèces associées de grande taille transitant au sein de la baie tels que des requins, raies ou tortues.



*Echeneis naucrates*

74

Un **rémora rayé** (*Echeneis naucrates*) nageant à côté des palmes de Greg Lecoeur à proximité du mouillage de Saint-Florent.



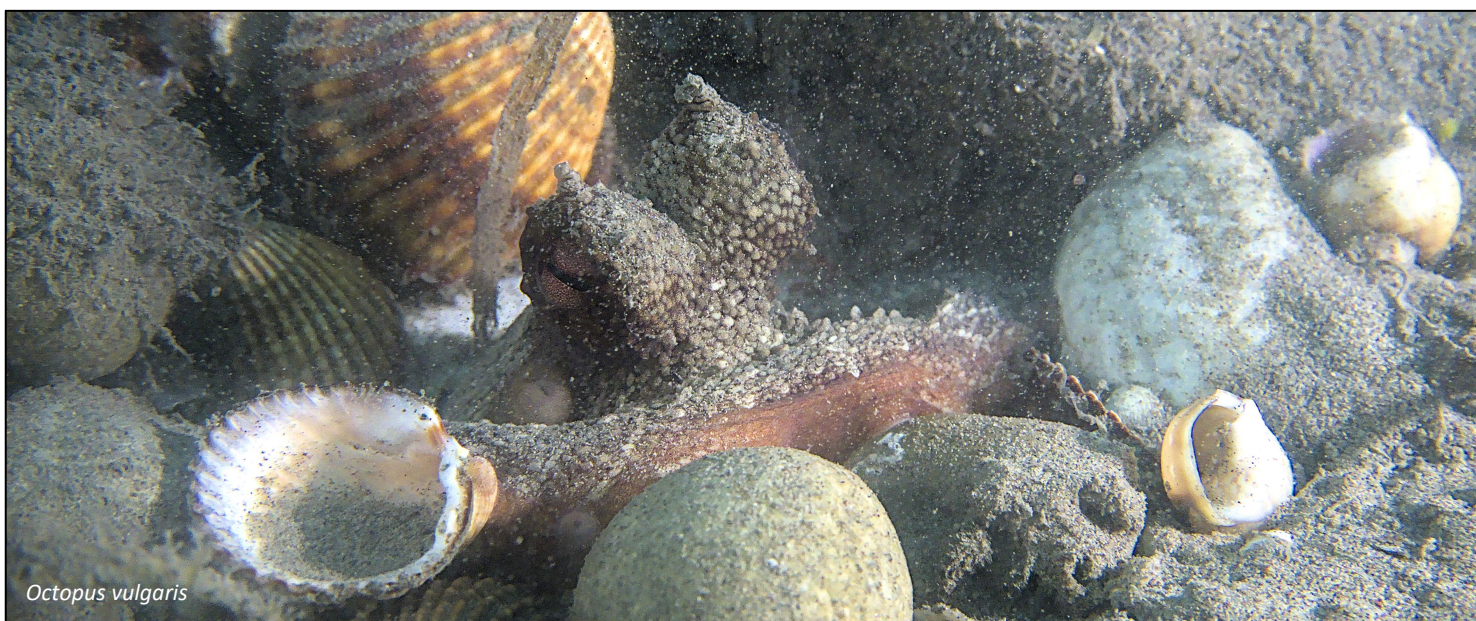
*Echeneis naucrates*

75

Un **rémora rayé** (*Echeneis naucrates*) en déplacement au dessus d'un substrat meuble infralittoral à proximité des herbiers de *Cymodocea*, à 8 mètres de profondeur au mouillage de Saint-Florent.



*Dactylopterus volitans*



*Octopus vulgaris*



*Epinephelus aeneus*

76

Trois observations d'intérêt rencontrées en substrat vaseux sur plusieurs zones de prospection aux alentours de Nice. Un grondin volant (*Dactylopterus volitans*) juvénile rencontré de nuit, plusieurs poulpes communs (*Octopus vulgaris*) ayant construit leurs tanières à même la vase et deux juvéniles de mérou blanc (*Epinephelus aeneus*).

La description des comportements et des observations d'exception permet de dire que :

- De nombreuses espèces interagissent avec le substrat de manière variée en utilisant les particularités des fonds meubles, que ce soit pour s'alimenter ou pour se protéger de prédateurs, surtout par enfouissement.
- Bien que rares, les rencontres d'exceptions accentuent le caractère inestimable de ces fonds meubles.

## 8. Fiches synthèse des communautés types infralittorales

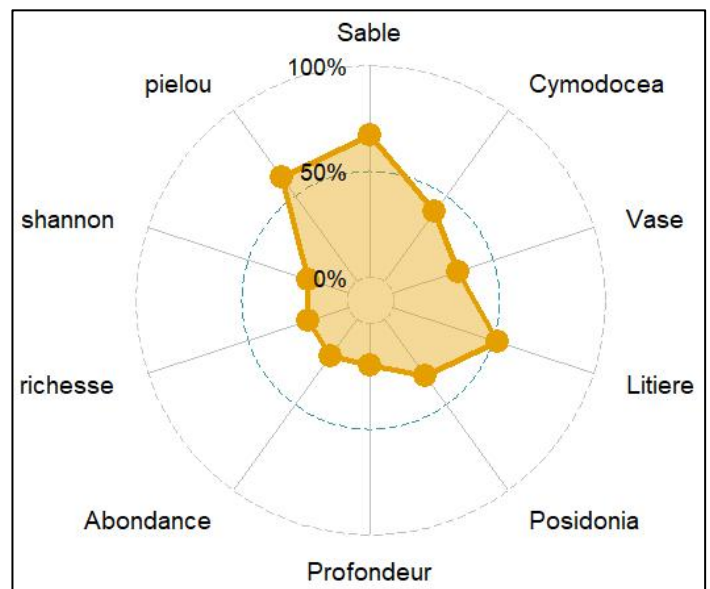
Les diverses informations obtenues des analyses présentées permettent de **caractériser des communautés types**. Les sept fiches qui suivent correspondent aux sept clusters obtenues par les analyses factorielles multiples par condition de nycthémère. Les couleurs utilisées correspondent à celles des clusters des AFM. Pour chaque fiche : le **nom des espèces les plus caractéristiques** de la communauté sont représentées sous forme de **nuages de mots** ; un **diagramme en radar** indique les valeurs des différents **paramètres environnementaux** relativement à l'ensemble des communautés ; des photographies illustrent les espèces les plus caractéristiques ; une description explicite la composition et le milieu de vie de la communauté type.

Les **communautés types** sont les suivantes :

- Communauté type n°1 : milieu sableux peu profond de jour ;
- Communauté type n°2 : milieu sableux profond éloigné de la Posidonie de jour ;
- Communauté type n°3 : milieu sableux profond proche de la Posidonie de jour ;
- Communauté type n°4 : milieu vaseux de jour ;
- Communauté type n°5 : milieu sableux peu profond de nuit ;
- Communauté type n°6 : milieu sableux profond de nuit ;
- Communauté type n°7 : milieu vaseux de nuit

Les diagrammes en radar (Fig. 77) sont construits sur la base de valeurs relatives entre communautés. Les nuages de mots (Fig. 78) représentent les espèces les plus caractéristiques d'un cluster. La taille des noms

d'espèces correspond à leur importance dans la caractérisation de la communauté et ne correspondent ainsi pas toujours aux espèces les plus abondantes de la communauté. En effet, dans le cas d'espèces abondantes dans plusieurs communautés, celle-ci ressortiront peu ou pas dans le nuage de mots.



77

Exemple d'un diagramme en radar représentant les principales caractéristiques environnementales ainsi que quelques indices de diversité associés à la communauté.

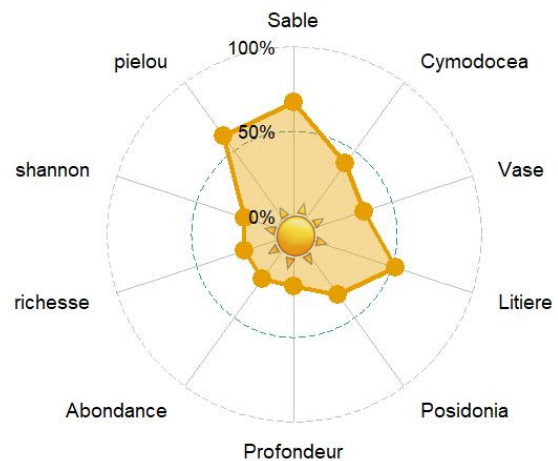


78

Exemple d'un nuage de mot représentant les espèces les plus caractéristiques d'un cluster. La taille des mots correspond à l'importance de l'espèce à l'unicité de ce cluster.

## Communauté infralittorale type n°1 : Milieu sableux peu profond de jour

*Cerianthus membranaceus*  
*Arnoglossus sp.*  
*Coris julis*  
*Gobiidae*  
***Dasyatis pastinaca***  
*Lepadogaster sp.*  
*Spicara maena*  
***Astropecten sp.***  
***Xyrichtys novacula***  
***Lithognathus mormyrus***  
*Trachinus araneus*  
*Cerianthus lloydii*  
***Diogenes pugilator***  
*Rhizostoma pulmo*

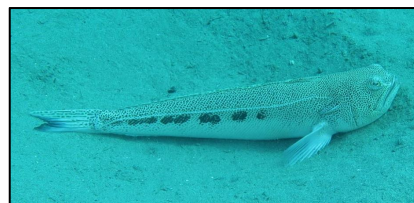
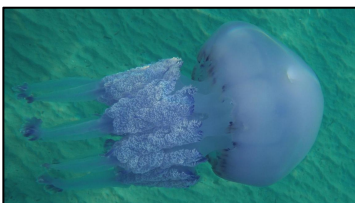


Cette communauté présente le jour s'observe à des **profondeurs relativement faibles** aux alentours des 5 mètres où le substrat est principalement **sableux**. A ces profondeurs faibles, il n'y a presque jamais de présence de cymodocée ou de posidonie bien qu'il puisse y avoir occasionnellement de la litière issue de ces herbiers. L'**abondance et la diversité** d'espèces observées y sont **relativement faibles** en comparaison aux autres communautés types. Néanmoins, l'indice de Piérou est de valeur intermédiaire, montrant une **équitabilité raisonnable entre les espèces présentes**.

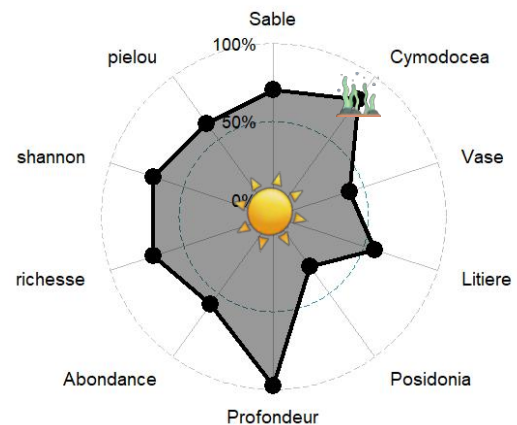
Les étoiles de mer du genre ***Astropecten*** représentent une grande partie de la communauté de ces milieux sableux peu profonds. Les raies **pastenagues** (*Dasyatis pastinaca*) sont aussi parfois observées au sein de cette communauté. Les **rasons** (*Xyrichtis novacula*) sont fortement abondants au sein de ces communautés et souvent rares au sein des autres communautés des milieux plus profonds (10 mètres). Ces rasons sont abondants le jour mais absents aux

mêmes zones la nuit ce qui leur confèrent d'autant plus d'importance dans la caractérisation de cette communauté type. Les **marbrés** (*Lithognathus mormyrus*) et les vives (*Trachinus araneus*) sont aussi caractéristiques de ces milieux sableux peu profonds. Quelques espèces locales tel que *Rhizostoma pulmo* à Bastia sont la plus part du temps trouvées aux profondeurs les plus faibles.

La **taille moyenne** de toutes espèces confondues est **la plus grande** des communautés de jour, notamment dû à la présence de nombreuses raies. L'analyse du spectre de taille met en évidence une faible proportion d'individus de petite taille en comparaison aux grands individus par rapport aux autres communautés types.



## Communauté infralittorale type n°2 : Milieu sableux profond éloigné de la Posidonie de jour

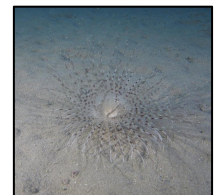
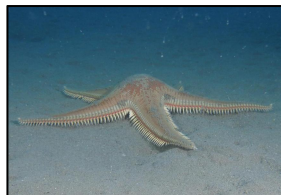


Cette communauté présente le **jour** s'observe à des **profondeurs relativement importantes** aux environs des 10 mètres où le substrat est principalement **sableux**. La **cymodocée** peut y être abondante mais aucun patch de posidonie ou zone supérieure de l'herbier n'est constatée à proximité du milieu de vie de la communauté. L'abondance, la richesse spécifique, l'indice de Shannon et de Pielou ont des valeurs intermédiaires en comparaison aux autres communautés observées jour.

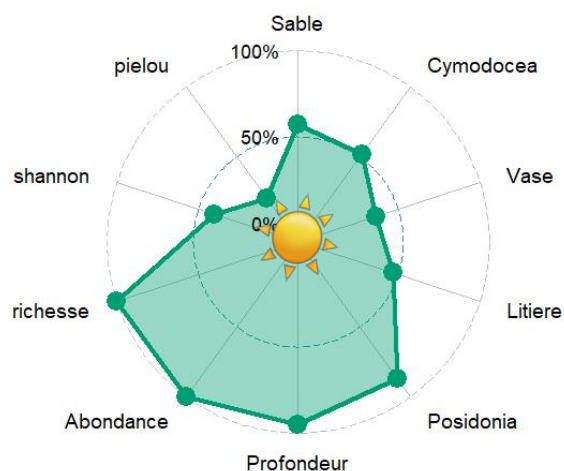
Les **étoiles-peignes à piquants plats** (*Astropecten platyacanthus*) et les **crénilabres cendrés** (*Symphodus cinereus*) sont des espèces caractéristiques de ces communautés. Les crénilabres apparaissent comme important probablement dû à leur forte association observée avec la cymodocée. On y retrouve de manière générale une grande abondance d'étoiles-peignes appartenant au genre *Astropecten* qui prospectent le sable à la recherche de proies enfouies ou en surface du substrat et laissent parfois des traces de prédation sous forme d'amoncellements de coquilles de mollusques. Les **poulpes communs**

(*Octopus vulgaris*) sont aussi relativement bien présents dans ces milieux sableux où ils y établissent leur nid et sont moins actifs le jour que la nuit. Quelques gobies (*Gobius spp.*), rougets (*Mullus sp.*) et diogènes d'Europe (*Diogenes pugilator*) fréquentent aussi le milieu. Finalement, une diversité d'organismes filtreurs à vie fixée sont présents occasionnellement sur le substrat tel que des cérianthes (*Pachycerianthus solitarius*) et des spirographes (*Sabella spallanzanii*).

La **taille moyenne** de toutes espèces confondues est **la plus petite** des communautés de jour. Ceci s'explique par un spectre de taille qui reflète une **forte proportion d'individus de petite taille** en comparaison aux grands individus par rapport aux autres communautés types.



## Communauté infralittorale type n°3 : Milieu sableux profond proche de la Posidonie de jour



Cette communauté présente le **jour** s'observe à des **profondeurs relativement importantes** aux environs des 10 mètres où le substrat est plutôt **sableux**. La Cymodocée n'y est pas souvent présente, néanmoins les **patches de posidonie et les zones supérieures de l'herbier** sont souvent constatées à proximité du milieu de vie de la communauté. Les **individus sont très abondants** dans ce milieu et la **richesse spécifique** y est **forte** en comparaison aux autres communautés de jour. Pour autant, les indices de Shannon et de Piélou ont des valeurs très faibles ce qui reflète une **forte disparité des abondances** entre espèces.

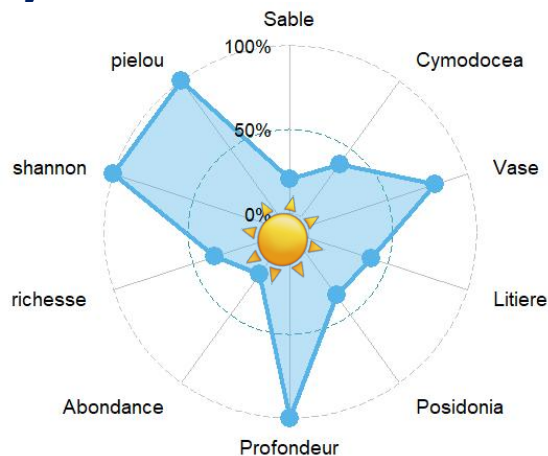
Les **rougets de roche** (*Mullus surmuletus*) correspondent à la principale **espèce dominante** de cette communauté, expliquant le faible indice de diversité malgré une richesse spécifique importante. Les rougets observés sont principalement des **juvéniles en banc** de plusieurs centaines d'individus se nourrissant en fouillant le sédiment. Quelques bancs de **rougets de vase** font aussi partie de cette communauté (*Mullus barbatus*). Certaines espèces souvent associées aux herbiers tels que les **sars** (*Diplodus vulgaris*, *Diplodus sargus* & notamment

*Diplodus annularis*) sont présents sur ces milieux sableux à proximité des herbiers. Quelques rasons (*Xyrichtys novacula*) et Marbrés (*Lithognathus mormyrus*) sont aussi présents mais en bien moindre proportion que la communauté n°1. D'autres espèces moins communes n'ont été observées que dans ces milieux telle qu'une raie **torpille marbrée** (*Torpeda marmorata*) et des **anémones soleil** (*Condylactis aurantiaca*).

La **taille moyenne** de toutes les espèces confondues est **assez petite** par rapport aux autres communautés. Ceci s'explique par un spectre de taille qui reflète une **forte proportion d'individus de petite taille** en comparaison aux grands individus par rapport aux autres communautés types. Cette observation coïncide avec la présence de juvéniles de rougets.



## Communauté infralittorale type n°4 : Milieu vaseux de jour



Cette communauté présente le **jour** s'observe à des **profondeurs relativement importantes** aux environs des 10 mètres où le substrat est principalement **vaseux**. La Cymodocée et la Posidonie n'y sont presque jamais présentes à proximité du milieu de vie de la communauté. L'**abondance** ainsi que la **richesse spécifique** y sont **faibles** par rapport aux autres communautés du jour. Pour autant, les indices de **Shannon** et de **Pielou** sont **élevés** ce qui reflète une **bonne équitabilité au sein de la communauté**.

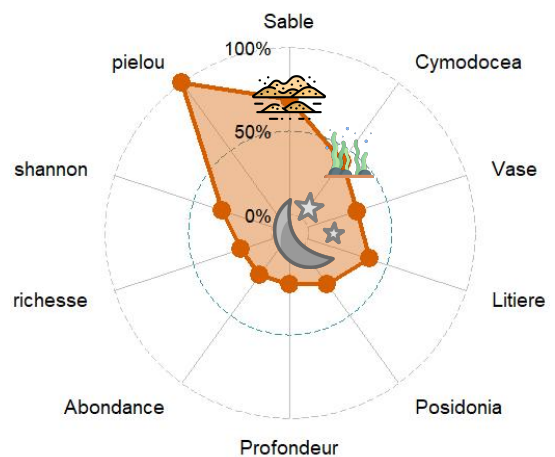
La communauté type de milieux vaseux est constituée en partie d'**organismes à vie fixée** tels que les **sabelles** (*Sabella pavonina*), les **vers myxicoles** (*Myxicola infundibulum*), les **cérianthes solitaires** (*Pachycerianthus solitarius*), et quelques **véretilles naines** (*Cavernularia pusilla*). Plusieurs espèces d'**étoiles-peigne** parcourent le substrat dont en grande partie des étoiles-peigne de Johnston (*Astropecten jonstoni*) bien plus abondantes que dans les autres communautés. Les **poulpes communs** (*Octopus vulgaris*) fréquentent aussi ces milieux vaseux où ils y construisent leurs tanières à même le substrat ou en utilisant des objets d'origine anthropique. Finalement, quelques espèces assez

spécifiques d'actynoptérygiens font partie de cette communauté de milieux vaseux : ce sont les **serrans hépates** (*Serranus hepatus*), les **serrans chèvre** (*Serranus cabrilla*), quelques juvéniles de **mérus blanc** (*Epinephelus aeneus*) et quelques **gobies à joues poreuses** (*Gobius geniporus*) à proximité des détritiques ou morceaux d'épaves.

La **taille moyenne** de toutes les espèces confondues est **intermédiaire** par rapport aux communautés types des substrats meubles. Néanmoins le spectre de taille est tel que la **communauté est déséquilibrée avec peu d'organismes de petite taille** par rapport aux autres communautés, ce qui laisse une forte proportion d'individus de plus grande taille.



## Communauté infralittorale type n°5 : Milieu sableux peu profond de nuit

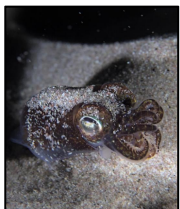


Cette communauté présente la  **nuit**  s'observe aux **profondeurs relativement faibles**, à 5 mètres environ, où le substrat est plutôt **sableux, parfois vaseux**. La cymodocée et la posidonie n'y sont presque jamais présente à proximité du milieu de vie de la communauté. **L'abondance, la richesse spécifique et l'indice de Shannon y sont faibles** par rapport aux autres communautés de la nuit. Pour autant, l'indice de **Pielou** est le plus élevé des trois communautés types de nuit ce qui reflète une **bonne équitabilité au sein de la communauté**.

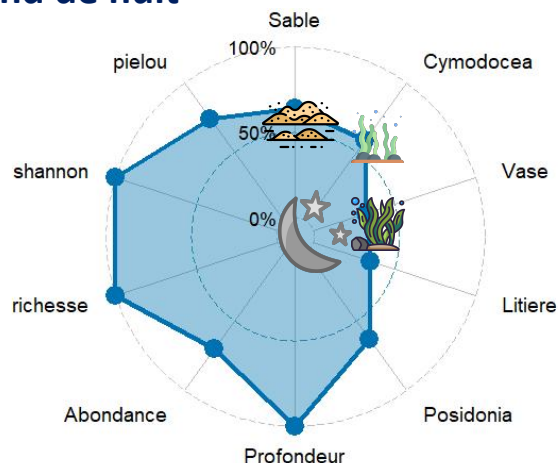
Malgré une diversité faible en comparaison aux autres communautés types de nuit, les vingt espèces les plus caractéristiques de cette communauté sont de taxons très divers. Cette communauté type est caractérisée par la présence de **marbrés** (*Lithognathus mormyrus*) en repos au dessus du substrat pouvant s'enfouir sous le sable en cas de danger, d'**étrilles nageuses** (*Achelous hastatus*) en chasse sur le sable, de **pastenagues communes** (*Dasyatis pastinaca*) en déplacement au dessus du substrat, de **sépioles** (*Sepioloidea rondeletii*) souvent en chasse dans la petite colonne d'eau au dessus du substrat et s'enfouissant dans le sable à l'approche d'un danger, de **congres des baléares** (*Ariosoma*

*balearicum*) seulement visibles la nuit malgré leur forte abondance sur ces milieux, et de **rombous** (*Bothus podas*) camouflés dans le substrat à l'affût. D'autres espèces moins courantes ont été observées tel qu'une **bécune** (*Sphyraena viridensis*) en robe de nuit, une **naticte hébraïque** (*Naticarius hebraeus*), quelques **poissons lézard** (*Synaudus saurus*) et **ilies** (*Ilia nucleus*).

La **taille moyenne** de toutes les espèces confondues de cette communauté type est **intermédiaire** par rapport aux communautés types des substrats meubles. Néanmoins le spectre de taille est relativement équivalent aux autres communautés de nuit correspondant à un **bon équilibre de tailles** au sein de la communauté comprenant beaucoup de petits individus et quelques individus plus grands.



## Communauté infralittorale type n°6 : Milieu sableux profond de nuit



Cette communauté présente la **nuit** s'observe à des **profondeurs relativement importantes** aux environs des 10 mètres où le substrat est sableux. La **cymodocée et la posidonie** y sont parfois présentes à proximité du milieu de vie de la communauté. L'**abondance, la richesse spécifique et l'indice de Shannon** y sont **importants** par rapport aux autres communautés. Pour autant, l'indice de **Pielou** est plus **faible** qu'à la communauté n°5 de profondeur moindre, reflétant une **légère dominance de certaines espèces par rapport aux autres**.

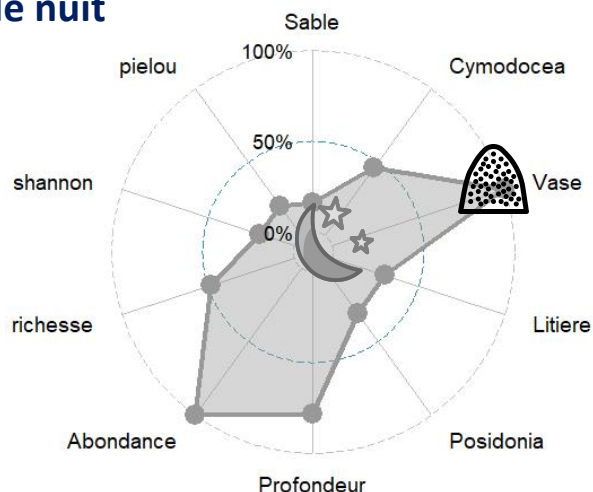
Une des espèces caractéristiques de ce type de communauté est le **picarel** (*Spicara smaris*), dont la robe de nuit est assez distincte de celle du jour. Les individus sont souvent en phase de sommeil à proximité ou sur le substrat et tous éloignés les uns des autres. Les **bogues** (*Boops boops*) ont des comportements similaires mais sont en général plus grands et ont aussi une robe très différente de celle de jour. Beaucoup de juvéniles de **sars à tête noire** (*Diplodus vulgaris*) ainsi que des **rougets de roche** (*Mullus surmuletus*) sont répartis à équidistance en phase de repos sur le substrat. Certaines espèces sont observées principalement de nuit sur ces milieux telles que les **crevettes caramotes** (*Penaeus*

*kerathurus*), les **seiches communes** (*Sepia officinalis*), les **serpentons** (*Ophisurus serpens*) dont seule la tête dépasse du sable. Les **chinchards à queue jaune** (*Trachurus mediterraneus*) sont aussi souvent observés bien qu'il semblerait qu'ils soient en chasse d'organismes dans la colonne d'eau attirés par la lumière. Les **grondins volants** (*Dactylopterus volitans*) adultes sont parfois visibles seuls ou en groupe en repos.

La **taille moyenne** de toutes les espèces confondues de cette communauté type est la **plus grande** de toutes les communautés. Cette observation est vraie aussi pour les tailles moyennes de nuit à l'échelle des espèces, plus grandes dans cette communauté type. Le spectre de taille est relativement équivalent aux autres communautés nocturnes.



## Communauté infralittorale type n°7 : Milieu vaseux de nuit

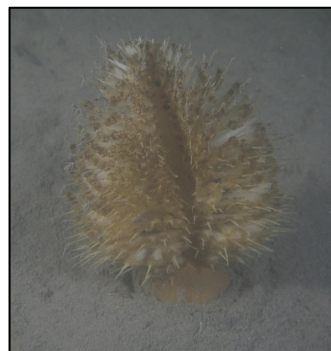


Cette communauté présente la  **NUIT**  s'observe à des **profondeurs relativement importantes** aux environs des 10 mètres où le substrat est vaseux. La cymodocée et la posidonie y sont rarement présentes à proximité du milieu de vie de la communauté. L'**abondance** est **très importante** au sein de cette communauté type, mais la **richesse spécifique et les indices de Shannon et Pielou** sont **les plus faibles** de toutes les communautés de nuit, reflétant une **faible diversité en comparaison aux autres communautés**.

L'espèce la plus rencontrée dans cette communauté type de nuit est la **vérétille naine** (*Cavernularia pusilla*), de quelques centimètres de haut et répartie de manière assez aléatoire sur le substrat mais très peu présente le jour. D'autres espèces à vie fixée caractéristiques de ces communautés sont les **vérétilles verge de chien** (*Veretillum cynomorium*) de taille beaucoup plus grande, des **plumes élégantes** (*Virgularia mirabilis*) ou des **pennatules grises** (*Pteroeides griseum*). Du côté des actinoptérygiens, les **serrans hépates** (*Serranus hepatus*), les **uranoscopes** (*Uranoscopus scaber*) ainsi que les **juvéniles de pagres communs** (*Pagrus pagrus*) et de grondins perlons sont particulièrement bien représentés dans ces communautés.

Les **rougets de vase** (*Mullus barbatus*) juvéniles forment une grande partie de cette communauté, au repos sur le substrat à distances éloignées les uns des autres. Quelques autres espèces présente de jour sur la vase sont aussi présentes dans cette communauté type de nuit tel que les **étoiles-peignes de Johnston** (*Astropecten jonstoni*) et les **spirographes** (*Sabella spallanzanii*).

La **taille moyenne** de toutes les espèces confondues de cette communauté type est **la plus petite** des communautés de nuit. Cette observation est faite aussi pour les tailles moyennes de nuit à l'échelle des espèces, les plus petites dans cette communauté type. Le spectre de taille est relativement équivalent aux autres communautés nocturnes.



## 9. Rappel des résultats principaux

**L'analyse des abondances toutes espèces confondues** vivant sur les fonds meubles permet de retenir que :

- L'abondance des organismes augmente avec la profondeur de 3 à 12 mètres.
- L'abondance des organismes est plus importante de nuit que de jour, sauf au site de Bastia où la différence n'est pas significative.
- L'abondance est significativement plus importante à Bastia et à Saint-Florent (milieux plutôt sableux) qu'à Nice (milieux plutôt vaseux).

**L'analyse de la richesse spécifique et de l'abondance des espèces** permet de retenir que :

- La richesse spécifique est significativement plus importante de nuit que de jour.
- Certaines espèces sont présentes aux deux profondeurs d'étude, mais une grande proportion des espèces observées ne l'ont été qu'à cinq ou dix mètres exclusivement.
- Beaucoup d'espèces ne sont présentes qu'à un site uniquement.
- L'abondance totale varie fortement de jour entre zones de prospection, ce qui est notamment dû à la forte abondance de certaines espèces tels que les rougets de roche (*Mullus surmuletus*).
- Certaines espèces sont particulièrement abondantes de nuit, tels que les bogues (*Boops boops*).

**L'analyse des indices de diversité** permet de retenir que :

- Les indices de diversité étudiés sont significativement plus élevés la nuit que le jour. L'indice de Piélou est aussi plus élevé de nuit, ce qui indique une meilleure équitabilité la nuit.
- La diversité augmente avec la profondeur de prospection jusqu'à 12 mètres de profondeur.
- L'indice de Piélou se distingue significativement par le site. Plus spécifiquement, Bastia présente une équitabilité plus faible de jour lié à la forte abondance de certaines espèces tels que les rougets de roche.
- Les interactions entre les paramètres prédictifs entraînent des différences de diversité au cas par cas, notamment en prenant en compte l'effet combiné de la profondeur et des sites.

**Les analyses factorielles multiples** ont permis d'affiner la distinction des communautés d'espèces :

- Le nyctémère structure fortement la composition des communautés d'espèces.
- Quatre communautés-types sont présentes le jour, sont composées d'espèces distinctes et sont identifiables par les caractéristiques environnementales du milieu de vie.
- De la même manière, trois communautés-types sont identifiables de nuit.

**L'analyse de la taille des individus** observés permet de dire que :

- La taille moyenne des individus toutes espèces confondues présente des différences entre communautés-types.
- Ces différences s'expliquent par des variations d'abondance et de tailles de certaines espèces, comme par exemple les marbrés, les grondins volants, les seiches et les chinchards pour les communautés de nuit.
- L'équilibre des tailles toutes espèces confondues est similaire entre communautés de nuit. A l'inverse, les tailles sont beaucoup plus distinctes au sein des communautés-types de jour, dû aux espèces dominantes.

**La description des comportements d'espèces et des observations d'exception** permet de dire que :

- De nombreuses espèces interagissent avec le substrat de manière variée en utilisant les particularités des fonds meubles, que ce soit pour s'alimenter ou pour se protéger de prédateurs, surtout par enfouissement.
- Bien que rares, les rencontres d'exceptions accentuent le caractère inestimable de ces fonds meubles.

# DISCUSSION



## 1. Les fonds meubles infralittoraux : des milieux riches et diversifiés au rythme nycthémeral marqué

L'étude des **fonds meubles infralittoraux** qui prend part à la succession des missions novatrices de l'expédition PELAGOS - We Are Méditerranée apporte des éléments de réponses aux questions très diverses quant à la caractérisation de ces milieux peu connus et peu étudiés. Le manque de connaissances de ces fonds meubles confère une importance scientifique de fort intérêt pour toute **investigation *in situ* par observation en plongée**.

Les plongées effectuées aux trois sites d'étude mettent en valeur une **richesse et une diversité importante** des fonds à substrats meubles infralittoraux. Ces observations vont à l'encontre de la perception habituelle de ces milieux comme étant très pauvres et dénués de vie. Les espèces rencontrées appartiennent à des **taxons très divers**. En effet, de nombreux **invertébrés benthiques** vivent sur les fonds à substrats meubles, ce que mettent souvent en valeur les études des fonds sableux par prélèvements benthiques. Nos observations des fonds vaseux confirment la présence d'**organismes à vie fixée** en grande quantité de type octocoralliaires benthiques tel que les **vérétilles**. Les oursins des sables et certaines étoiles de mer particulièrement présentes en milieux sableux, principalement les **étoiles-peignes**, font aussi partie de ces organismes de grande taille appartenant aux communautés benthiques en déplacement sur les substrats à fond meubles. Néanmoins, les **espèces de grande taille** ou ayant un déplacement rapide **ne sont pas recensées par prélèvements de sédiments** et peuvent être manquantes dans les rares études où une méthode de pêche est utilisée. Ainsi des organismes tels que les poulpes et de nombreux actinoptérygiens sont recensés dans les bases de données génétiques mais leurs **importances écologiques et populationnelles sont sous-estimées pour les milieux à substrats meubles**.

Les observations qualitatives ainsi que les inférences quantitatives des observations réalisées au cours de cette étude montrent une **forte influence du nycthémeral sur l'abondance totale et la diversité** des communautés d'organismes des milieux à substrats meubles. Cette alternance jour/nuit peut être considérée comme l'un des facteurs prédominants

quant à la structuration des communautés des milieux à substrats meubles. Bien que les zones prospectées soient identiques entre le jour et la nuit, les communautés diffèrent tant par leur diversité que par la fonctionnalité des espèces qui les composent. L'analyse de la richesse spécifique montre en effet qu'une proportion majoritaire des espèces, *i.e.* **presque la moitié de l'ensemble des espèces (45,3%), sont exclusivement rencontrées de nuit**. En considérant aussi les espèces présente à la fois de jour et de nuit, 75 % de l'ensemble des espèces croisées au cours des diverses plongées sont observées de nuit.

Cette différence de richesse et de diversité ressort dans la majorité des autres analyses menées. **L'analyse factorielle multiple** appliquée sur l'ensemble des plongées fait en effet ressortir une distinction majoritaire du nycthémeral sur la structuration des communautés des fonds meubles infralittoraux. Une structuration plus précise des communautés ne ressort que par **l'application de la méthode sur les données de nuit et de jour séparées**. **L'abondance** varie fortement entre la nuit et le jour mais **est pondérée selon le site de prospection**. L'abondance surfacique est plus faible de jour que de nuit à Nice et Saint-Florent. Le cas particulier de Bastia où aucune différence significative ne ressort entre l'abondance surfacique de nuit et de jour est principalement dû à la forte abondance de bancs de juvéniles de rougets. Indépendamment de cette espèce, **l'abondance est toujours plus élevée la nuit que le jour**, reflet d'une activité plus intense des organismes nocturnes. Cette variation d'abondance surfacique et de diversité par le nycthémeral **explique le plus probablement la modeste littérature portant sur ces milieux** étant donné l'apparence moins intéressante des communautés de macro-organismes le jour. Bien que certaines rencontres plus rares puissent avoir lieu le jour comme la rencontre d'une raie torpille marbrée à la Marana, **la beauté et la diversité des fonds meubles infralittoraux se révèlent la nuit**.

Parmi les espèces exclusivement rencontrées de nuit, certaines possèdent des caractéristiques très particulières qui les rendent adaptées aux substrats meubles et qui se reflètent via leur **comportements**. Un exemple particulier est celui du **congre des baléares (*Ariosoma balearicum*)**. Cette espèce présente dans plusieurs mers du monde est considérée généralement

comme peu commune (Didierlaurent & Castillo, 2022), voire très rare dans le cas de l'est de la Méditerranée (Ergüden, Doğdu & Uyğur, 2022). Les congres des baléares qui ont été observés nagent au dessus du substrat meuble sans trop de crainte des plongeurs. Néanmoins lorsque les éléments perturbateurs sont trop proches d'eux, ils **s'enfoncent dans le substrat** à reculons, *i.e.* l'extrémité de la queue en premier. Ainsi, seule l'extrémité de la tête est visible, dépassant parfois légèrement le substrat. Ce mécanisme de protection explique potentiellement la raison pour laquelle cette espèce n'est jamais observée de jour, celle-ci étant camouflée dans le substrat durant la journée. Ce comportement n'est néanmoins pas suffisant pour être infallible face à ses prédateurs. Des traces d'*Ariosoma balearicum* ont en effet été retrouvées (Tonay *et al.*, 2016) dans les contenus digestifs des phoques moines *Monachus monachus* (Hermann, 1779), une espèce disparue de la méditerranée française et en danger critique en Europe (MNHN & OFB, 2003-2024).

Au delà de l'exemple des congres des baléares, d'autres espèces principalement vues de nuit montrent des **comportement similaires d'enfouissement** en cas de proximité d'un élément perturbateur tel qu'un plongeur. Ces organismes sont par exemple les **sépioles de rondelet** (*Sepioloideia owstoni*) qui s'enfouissent d'une manière particulière dans le sable. Les sépioles commencent d'abord par des mouvements de va-et-vient de l'intégralité du corps les permettant de s'enfouir grossièrement dans le substrat, puis suivent par des mouvements circulaires de deux bras permettant de se couvrir de sable. Les **sépioles sont ainsi parfaitement cachées**, seuls les yeux pouvant être visibles si l'on y fait attention. Les **étrilles nageuses** (*Achelous hastatus*) observées seulement de nuit, s'enterrent dans le sable si leur fuite n'est pas suffisamment rapide. Le comportement d'enfouissement est même observable pour des **organismes à vie fixée** telles que les verétilles naines (*Cavernularia pusilla*), les verétilles verge de chien (*Veretillum cynomorium*) et les pennatules grises (*Pteroeides griseum*). Ces **cnidaires se rétractent dans le substrat meuble le jour** et sont ainsi beaucoup plus difficiles à observer que de nuit où ils se gonflent d'eau, atteignent leur taille maximale et filtrent l'eau environnante pour s'alimenter. Ainsi toutes ces espèces illustrent un **comportement d'enfouissement lié au paramètre du nyctémère**, facteur prédominant de différences de communautés de

macro-organismes des substrats meubles.



79

Deux espèces présentent un comportement type d'enfouissement sur fond meuble infralittoral : la sépiole de rondelet (*Sepioloideia owstoni*) et le congre des baléares (*Ariosoma balearicum*).

L'équilibre des abondances entre espèces est meilleur la nuit que le jour. Cette observation s'explique par la grande quantité de **juvéniles de rouget de roche** (*M. surmuletus*) et de vase (*M. barbatus*) dans les bancs de rougets observés en train de fouiller le substrat le jour. Les bancs composés de nombreux juvéniles illustrent un **effet nourricier important des substrats meubles** qui permettent de contribuer au développement des populations de ces espèces à haut intérêt commercial. Bien que les rougets soient aussi observés de nuit, leur disposition équidistante éloignée entre individus laisse supposer une stratégie de survie en limitant la concentration d'individus à un seul endroit pouvant être délétère pour la survie du banc face aux prédateurs de ces juvéniles. Les juvéniles de rougets observés durant les missions ont une **taille généralement comprise entre 6 et 10 centimètres**, ce qui correspond parfaitement aux dimensions moyennes de la littérature (N'da & Deniel, 2005) pour les mêmes périodes aux mois de juillet (5,25 cm), août (8,10 cm) et septembre (10,60 cm).

## 2. Une caractérisation des communautés des fonds meubles infralittoraux par composition d'espèces et paramètres environnementaux

L'effort d'échantillonnage de ce projet a permis de regrouper les plongées en **sept catégories distinctes, associables** par extension à **des communautés types**. Trois d'entre elles sont associées à la condition du nyctémère de nuit tandis que quatre d'entre elles le sont de jour. Ces communautés types sont associées à des **caractéristiques environnementales particulières** et discriminantes, liées au substrat et à la profondeur. De manière générale, les compositions des communautés qui ressortent des analyses corroborent adéquatement les intuitions des observations faites sous l'eau sur le terrain. Au delà de l'effet du **nyctémère** qui est un facteur prépondérant de différences entre communautés, les paramètres de **substrat et de profondeur expliquent les variations au sein de chaque condition nyctémérale**. Les milieux vaseux sont en effet dans les deux condition du nyctémère très distincts des milieux à tendance sableuse. Cette distinction forte semble être moindre pour le macrobenthos qui colonise le substrat. Pour ce macrobenthos, la capacité de colonisation d'une grande partie des espèces est en effet similaire entre les milieux sableux et vaseux (Wu & Shin, 1997), où la différence de la composition des communautés de macrobenthos est plus définie par la disponibilité en larves que par le type de substrat.



80

La vérétille naine (*Cavernularia pusilla*), espèce la plus commune des milieux vaseux de la baie des anges à l'origine de la faible diversité et de la forte abondance surfacique totale constatées.

Ici, **les différences entre milieux sableux et vaseux sont importantes**, ce qui se reflète notamment au travers de la présence d'espèces à vie fixée comme les diverses vérétilles et plumes de mer. **Les milieux vaseux présentent une forte abondance ainsi qu'une diversité faible de nuit en comparaison aux milieux sableux**. A l'inverse, l'abondance est très faible de jour bien que la diversité soit forte. Une explication plausible à ces observations provient de la forte abondance de **vérétilles naines** trouvées en grande proportion de nuit et qui n'apparaissent que très peu le jour. Néanmoins l'exploration d'autres milieux vaseux en dehors de la baie des Anges permettrait de définir s'il s'agit d'une particularité de la communauté locale ou d'un phénomène propre aux fonds vaseux infralittoraux.

Au sein des milieux sableux, les différences de composition des communautés se distinguent principalement par la **profondeur de prospection** que ce soit de nuit ou de jour. Cette observation coïncide avec les études générales de la macrofaune benthique explicitant la profondeur comme étant le **paramètre principal de structuration de ces communautés** (Catalán *et al.*, 2006 ; Dolbeth *et al.*, 2006, 2007 ; Freitas *et al.*, 2011), lié le plus probablement à l'apport de lumière et aux actions mécaniques aux profondeurs les plus faibles. Dans le cas de cette étude, certaines espèces sont assez bien confinées à des plages de profondeur particulières. Les rasons (*Xyrichtis novacula*) sont par exemple le plus souvent retrouvés aux profondeurs les plus faibles et seulement de jour. De manière similaire, les rougets (*Mullus sp.*) sont rarement retrouvés aux zones les moins profondes de la côte et sont plutôt présents à partir de 10 mètres de profondeur dans des zones assez proches des herbiers de posidonie ou de cymodocée. Le plan d'échantillonnage ne considère que les fonds meubles infralittoraux entre 3 et 12 mètres de profondeur. L'importance de ce facteur dans la structuration des communautés serait d'intérêt pour de futures prospections où des **profondeurs plus importantes** seraient intéressantes à atteindre sans rupture de la continuité sableuse par des herbiers ou autres types de milieux.

### 3. Des différences régionales sans distinction spatiale exclusive assurée

Indépendamment de la structure des communautés, **la profondeur et la situation géographique des sites** (Corse Ouest, Corse Est et Continent) ont un effet significatif sur les abondances et les indices de diversité laissant apparaître des **variations à grande échelle spatiale**. Ces facteurs sont néanmoins d'**importance moindre que le facteur du nyctémère**. La faible abondance du site de Nice par rapport à Saint-Florent et Bastia s'explique probablement par la nature du substrat. La différence d'abondance d'organismes en milieu vaseux entre la nuit et le jour sont bien plus distincts qu'en milieu sableux. De manière générale, **l'augmentation de l'abondance avec la profondeur** peut provenir d'une plus grande quantité de ressources à disposition pour les individus de grande taille, impactés par le type et l'abondance d'organismes du macrobenthos au sein du sédiment. Cette différence peut par exemple expliquer la présence de rougets aux profondeurs plus importantes au site de Bastia. Néanmoins le choix des sites est aussi réalisé selon le type de substrat et des conditions environnementales. Il est donc **difficile** dans le cadre de cette étude de **distinguer réellement l'effet régional celui du type de sédiments sur la composition des communautés** à l'échelle globale des côtes françaises méditerranéennes. Seule une prospection spatiale plus vaste permettrait d'affiner la distinction spatiale de celle du type de sédiment.

### 4. Des rencontres d'exceptions révélatrices d'un écosystème riche et diversifié à préserver

L'exploration de ces fonds meubles fut accompagnée de **rencontres fortuites d'espèces d'exception**. Ces rencontres inattendues ne permettent pas la réalisation d'inférences quantitatives mais permettent néanmoins d'apporter des éléments de réflexion sur l'importance des milieux sableux. L'observation unique d'une **pastenague épineuse** (*Bathytoshia centroura*) de cinq mètres de long et d'un disque d'environ deux mètres de diamètre correspond à un **individu de très grande taille** pour cette espèce, notamment au vu de la littérature évoquant une taille maximum totale de 300 cm (Murdy, Birdsong & Musick, 1997). L'observation à 12 mètres de profondeur de cet

individu coïncide avec l'écologie des pastenagues épineuses. Celles-ci remontent dans les eaux côtières moins profondes qui sont plus chaudes durant l'été (Bigelow & Schroeder, 1953). Ces pastenagues sont en général observables entre 15 et 50 mètres de profondeur (Capapé & Desoutter, 1990). La pastenague épineuse se nourrit principalement d'invertébrés benthiques et de poissons (McEachran & Capapé, 1984) qu'elle trouve sur son milieu de vie, correspondant principalement aux substrats meubles. Au vu de la taille de l'individu rencontré, la biomasse de proies nécessaire pour entretenir son métabolisme est conséquent. **La zone sableuse de la côte est de la Corse semble donc être un point d'intérêt pour ces prédateurs de grande taille**, qui y trouvent une quantité de proies suffisantes. Ceci est un indicateur partiel d'un bon état du milieu à substrat meuble prospecté. *Bathytoshia centroura* est de plus catégorisée comme **vulnérable** sur la **liste UICN** des espèces en danger (Carlson *et al.*, 2024). Bien que des observations supplémentaires soient nécessaires pour confirmer la présence d'individus de cette espèce sur le site de Bastia, il serait avisé de mettre en place des **zones de suivi** afin de comprendre et limiter les impacts des activités anthropiques sur ces espèces relativement rares et vulnérables des substrats meubles infralittoraux.

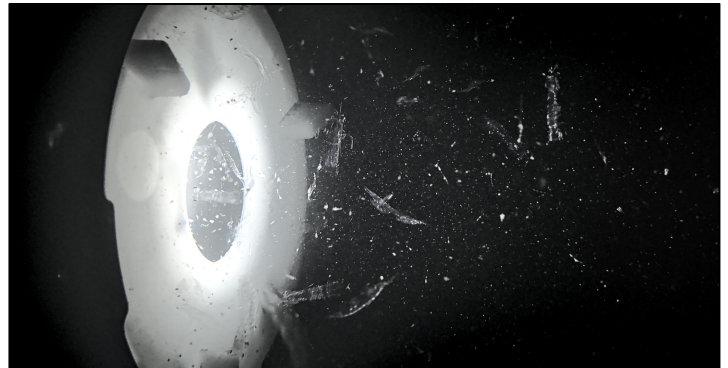
La présence d'un **rémora rayé** (*Echeneis naucrates*) isolé dans la baie de Saint-Florent à une profondeur de moins de 10 mètres est relativement surprenante, cette espèce n'étant **pratiquement jamais observée en Méditerranée**. La majorité des observations en Méditerranée correspondent à des captures par filet ou chalut (Mutlu, 2021). Une observation en plongée en Italie ayant mené à la publication d'une communication scientifique sur la rencontre rare de cette espèce (Marletta & Lombardo, 2020) évoque un comportement similaire de nage à proximité des palmes des plongeurs observé à Saint-Florent. Plus récemment, huit rémora rayés ont été observés sur l'île de Chypre en plongée dans le cadre d'un suivi ichtyologique (Yalgin & Türker, 2023), mais seulement au dessus de substrats rocheux. **Le rémora rayé se fixe le plus souvent à des animaux de grande taille tels des requins, tortues ou raies. Sa présence dans la baie de Saint-Florent est ainsi un proxy de la présence probable d'un de ces organismes dans la même baie.**

## 5. Les fonds meubles infralittoraux : des nurseries pour de nombreuses espèces

L'effet de nurserie des substrats meubles infralittoraux est constaté pour de nombreuses espèces appartenant à des taxons très divers. Les **juvéniles de rougets de roche (*Mullus surmuletus*) et de vase (*Mullus barbatus*) prospectent les milieux sableux et vaseux de jour pour s'alimenter**. Certains individus de rougets observés en sommeil sur le substrat de nuit sont bleus, correspondant à des individus encore en phase pélagique et donc en transition de recrutement. L'observation de deux juvéniles de **mérus blancs (*Epinephelus aeneus*)** sur substrat vaseux dans la baie des Anges confirme l'effet de nurserie des substrats meubles. Bien que plus rarement retrouvés dans les eaux méditerranéennes en comparaison au milieu de vie habituel de cette espèce sur les côtes africaines atlantiques, les juvéniles et adultes de cette espèce semblent apprécier particulièrement les biocénoses à substrats meubles (Heemstra & Randall, 1993). Les milieux vaseux de la baie des anges sont donc un type de substrat adéquat pour le développement de cette espèce au **statut UICN quasi-menacé** (Pollard, Francour & Fennessy, 2018). De nombreux **bancs de larves** non identifiées ont été observés aux divers sites, notamment sur la bande sableuse du site de Bastia. Quelques juvéniles de **grondins** observés de nuit montrent aussi l'importance de ces milieux sableux pour le repos de ces juvéniles non observés de jour. Les juvéniles de **squilles planctoniques (*Squilla mantis* Linnaeus, 1758)** observées durant certaines remontées de plongées de nuit montrent aussi l'importance de cette colonne d'eau de faible épaisseur au dessus des substrats meubles, riche en larves et post-larves en transition de recrutement. Les juvéniles de certaines espèces très emblématiques sont aussi trouvables sur ces substrats meubles tels que les **poulpes communs (*Octopus vulgaris*)**. Ainsi les **fonds meubles infralittoraux font office de nurserie pour un nombre important d'espèces de rareté et de fonctionnalités très diverses**. Néanmoins, les impacts d'aménagements et de pressions anthropiques étant mal évalués pour les substrats meubles, leurs effets sur le développement des juvéniles et du recrutement des espèces inféodées à ces substrats restent entièrement à évaluer. Une **perturbation forte sur les premières phases de vie d'une espèce peut avoir un impact délétère sur l'ensemble de la population de cette espèce**, d'où

l'importance d'évaluer ces perturbations.

Dans le cas des communautés de nuit, les données relatives à la **taille des individus** par espèces apportent des éléments de compréhension quand à la distribution des phases de vie par profondeur. Pour plusieurs espèces observées, les individus sont de grande taille aux profondeurs les plus importantes en milieu sableux, de taille plus petite aux profondeurs moindres en milieu sableux, et finalement de petite taille en milieu vaseux. A l'inverse, l'abondance totale surfacique augmente avec la profondeur. Ainsi, les **substrats meubles infralittoraux peu profonds abritent une forte proportion de juvéniles ou d'individus de petite taille tandis qu'un peu plus profond à dix mètres environ, leurs abondances sont moindres. Néanmoins l'abondance totale comprenant toutes les phases de vies confondues est plus importante à 10 mètres**. Les substrats meubles infralittoraux à 5 mètres de profondeur sont ainsi perçus comme étant relativement dénués de vie le jour malgré leur caractéristique importante de nurserie. Ces **zones peu profondes sont donc fondamentales à considérer dans le cas d'une réflexion de mise en place de structures de conservation des fonds meubles infralittoraux**.



81

Quelques types de larves rencontrées dans la colonne d'eau juste au dessus des fonds meubles lors des missions. Ici des larves de squilles (*Squilla mantis*) ainsi que des bancs de post-larves non identifiées.

## 6. Caractéristiques des substrats meubles : des surfaces de l'herbier de cymodocée sous-estimées et une morphologie particulière

Les différentes missions de terrain menées dans cette étude révèlent quelques **incertitudes des cartographies de biocénoses** actuellement disponibles, sans évidemment remettre en question le caractère fortement utile de ces données pour les études d'écologie sous-marine côtière. De nombreuses zones catégorisées en fonds meubles infralittoraux sur les cartographies Donia expert sont en réalité des **herbiers de cymodocée plus ou moins dense** à la période prospectée de la mission We are Méditerranée, souvent à des profondeurs proches des dix mètres. Ces herbiers de cymodocée présentent des densités de pousses variables, exposant en conséquence des surfaces de substrats meubles plus ou moins visibles entre les faisceaux. Les herbiers de cymodocée sont néanmoins en étroite relation avec les fonds meubles, la transition entre ces milieux n'étant pas toujours spatialement très nette notamment au vu des nombreuses espèces observées transitant entre les deux milieux. Les différences entre les données cartographiques et les surfaces de couverture par la cymodocée observées sur le terrain proviennent très probablement de la période d'obtention des données permettant la réalisation de la cartographie. La cymodocée est une magnoliophyte marine et perd en effet ses feuilles en automne. L'herbier de cymodocée est ainsi très peu visible durant la période hivernale en comparaison aux herbiers de posidonie conservant certains faisceaux. Ainsi, **certains herbiers de cymodocée bien visibles en saison estivale ne le sont pas en saison hivernale ce qui est le plus probablement à l'origine de certains écarts entre la cartographie et nos observations.**

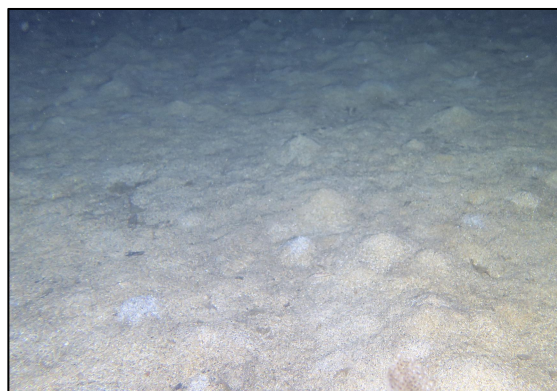
Indépendamment du type de biocénose et de la granulométrie des fonds meubles infralittoraux, certaines observations particulières de morphologie du substrat caractérisant les différents sites méritent d'être évoquées. La diversité de zones prospectées a permis d'observer des **variations de géomorphologie du substrat à petite échelle**. Certaines structures telles que des dunes sous-marines provenant du déplacement des marées influencent la distribution des organismes des substrats meubles (Damveld *et al.*, 2018). **Des structures à plus petite échelle ont été**

**observées lors des missions** des fonds meubles infralittoraux de We Are Méditerranée.

Ces structures sont par exemple :

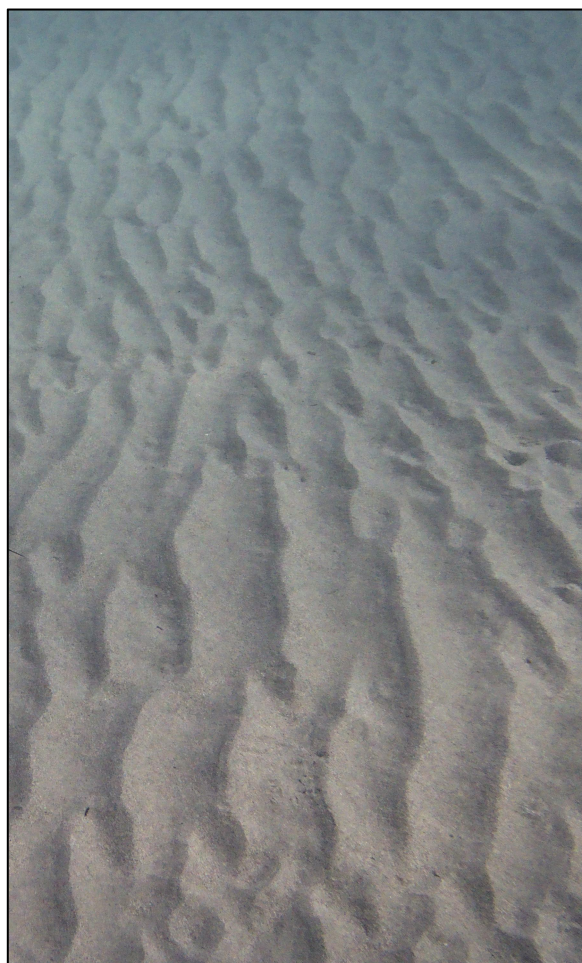
- des **petites vagues de sable** plus ou moins espacées, visibles notamment proche des plages aux profondeurs les moins importantes.
- des petits **monts de sable** d'une dizaine de centimètres de hauteur, disposés à des emplacements relativement aléatoires.
- des plus **petits monticules** de maximum 5 centimètres de haut, en densité bien plus importante que les monts précédents. Ces petits monticules forment des champs assez vastes selon les sites.
- des **traces longilignes de creusement**, provenant probablement du déplacement de certains organismes.
- de **vastes surfaces planes** sans structure particulière.
- des surfaces à l'apparence plane observée de loin mais remplie de **cavités espacées de quelques centimètres** lorsque observé de près.
- des **traces d'ancrage avec emprises de surface sous forme de rides** au sein d'un cône, issus du déplacement de la chaîne sur le fond meuble.

Ces observations n'ont pas été relevées quantitativement mais méritent d'être évoquées puisque les **formes et structures sont très diverses**. Ces formes donnent un aspect particulier à chaque zone prospectée. Ces variations de structures pourraient être de bons **indicateurs de catégories de types de substrats meubles basé sur la géomorphologie**, affinant la compréhension de ces milieux à l'aspect uniforme au premier abord. Par extension, une analyse combinée de la composition des communautés de milieux sableux avec les structures physiques de géomorphologie à fine échelle conférerait un **potentiel supplémentaire de compréhension de la fonctionnalité de ces milieux**.



82

Une diversité de morphologies à petite échelle des substrats rencontrés lors des diverses missions We Are Méditerranée - fonds meubles infralittoraux. Sans qu'aucune donnée quantitative n'ait été collectée lors des missions, les caractéristiques géomorphologiques à petite échelle pourraient néanmoins être associées à des communautés particulières.



## 7. Impacts anthropiques : des sources identifiées aux conséquences inconnues

Une grande proportion des sources d'impacts anthropiques sur les fonds meubles infralittoraux sont recensées dans la littérature, notamment par la DCSMM (DCSMM, 2012) : l'abrasion par la pêche, l'abrasion par le mouillage de plaisance, l'extraction du sable pour le rechargement des plages et la colonisation des substrats meubles infralittoraux par les caulerpes. Dans la pratique, seule une toute petite proportion de ces sources évoquées dans la littérature ont été constatées durant les missions de cette étude au vu du plan d'échantillonnage. Dans certaines zones aux activités touristiques et nautiques importantes telles que la plage de Saleccia ou les zones proches de Bastia, plusieurs ancrages ont été observés, laissant des **traces d'ancrage de surface importante** sur le sédiment. Ces traces sont principalement dues aux mouvements des chaînes sur le substrat. Au vu de la faible mobilité de certains organismes et la présence de nombreux juvéniles, il est fortement possible que l'ancrage puisse avoir un impact non négligeable sur les organismes benthiques de grande taille ou démersaux des fonds meubles. Une **quantification de ces impacts s'avère nécessaire**

afin de comprendre l'envergure des effets sur les fonds meubles riches et diversifiés. Un autre impact constaté sur le terrain non évoqués par la DCSMM est la pollution par les **macrodéchets**. Parmi les sites prospectés, la pollution était la plus importante au niveau du site de Nice où de nombreux déchets ont été observés reposant sur le substrat. Les impacts de ces déchets sur la megafaune benthique et les espèces démersales ne sont pas non plus connus. Il a de plus été observé qu'une certaine proportions d'espèces tels que les poulpes, les serrans hépatés et les mérous blancs utilisent ces déchets comme abris. Des contacts sur le long terme de ces individus avec les déchets pourraient détériorer la santé des organismes.

La surface totale prospectée lors de cette étude ne permet pas de couvrir l'intégralité des impacts, notamment dans les zones interdites de plongée. Des infrastructures sous-marines telles que les émissaires des stations d'épuration et les vannes de connexions au bateaux pétroliers seraient d'intérêt à prospecter pour évaluer les effets de celles-ci sur les communautés des fonds meubles infralittoraux.



83

Une ancre perdue sur fond sableux observée à la plage de Saleccia. Cette ancre est un minuscule échantillon d'impacts anthropiques aux conséquences inconnues sur les communautés de fonds meubles infralittoraux.

# CONCLUSION



## Conclusion

L'exploration des fonds meubles infralittoraux menée aux sites de Bastia, Saint-Florent et Nice sur diverses zones de prospection a permis de révéler et mettre en valeur une **richesse considérable** ainsi qu'une **diversité conséquente** des communautés d'espèces présentes dans ces milieux peu étudiés. La prospection en **plongée sous-marine** par scaphandre autonome met en évidence la présence d'une **abondance importante** d'organismes benthiques et démersaux qui **ne sont pas bien représentés par les méthodes traditionnelles d'échantillonnage** telles que le prélèvement sédimentaire ou le chalutage. Les observations effectuées vont à l'encontre de la perception habituelle selon laquelle ces milieux seraient pauvres en vie.

Les observations montrent que **l'alternance jour/nuit** (le nycthémère) a un impact significatif sur l'abondance totale ainsi que la diversité des communautés d'organismes vivant sur les substrats meubles infralittoraux. Le nycthémère est le paramètre principal distinguant les compositions des différentes communautés. Une analyse plus approfondie des compositions met également en lumière les **différences entre les zones sableuses et vaseuses**, notamment en termes d'espèces fixées comme les vérétilles et les plumes de mer. La **profondeur** joue également un rôle important dans la composition des communautés présentes sur ces fonds meubles infralittoraux, tant pendant le jour que pendant la nuit. Ainsi, en combinant les variations des différents paramètres évoqués, il a été possible d'établir une **catégorisation en sept communautés-types** distinctes qui sont caractéristiques des fonds meubles infralittoraux. Chaque communauté-type a été décrite sous la forme d'une **fiche synthèse** contenant les informations portant sur les divers éléments du milieu de vie de ces communautés, de la composition en espèces ainsi que de quelques informations de comportement et de tailles des individus.

Au-delà des structures spécifiques aux différentes communautés observées selon leur situation géographique ou leur profondeur, l'influence du **nycthémère** reste prépondérante pour ce qui concerne **l'abondance totale** ainsi que pour tous les **indices de diversité**. L'effet marqué du nycthémère s'explique en grande partie par le **comportement**

adopté par certaines espèces composant ces communautés de fonds meubles : nombreuses sont celles qui se **cachent par enfouissement durant le jour** dans le substrat avant d'en sortir et être actives dès lors que tombe la nuit. Cela est notamment le cas chez certains céphalopodes (sépioles, seiches et poulpes), étoiles de mer du genre *Astropecten* et poissons tels que les congres des baléares (*Ariosoma balearicum*). Une relative absence apparente de vie est ainsi constatée lors de l'exploration de ces milieux durant la période diurne, alors même qu'ils **regorgent d'une précieuse diversité et abondance la nuit**.

Les fonds meubles infralittoraux constituent un **milieu important pour le développement des juvéniles** ainsi qu'un lieu privilégié quant au recrutement de nombreuses espèces appartenant à des taxons très divers. Ces milieux font ainsi office de **nurserie** pour de nombreuses espèces, dont certaines présentent un intérêt commercial telles que les rougets de roche (*Mullus surmuletus*) et de vase (*Mullus barbatus*). L'effet nurserie a aussi été constaté pour des espèces plus rares tels que les juvéniles de mérus blancs (*Epinephelus aeneus*) rencontrés en phase de repos sur le substrat vaseux de Nice. Cette étude a de même permis l'observation fortuite mais non moins remarquablement intéressante aussi bien du point de vue scientifique qu'esthétique d'une multitude d'**espèces peu communes, voire rares**. Ces observations comprenaient notamment une raie pastenague épineuse (*Bathytoshia centroura*) mesurant près de 5 mètres de long ou encore un rémora rayé (*Echeneis naucrates*) à faible profondeur - deux situations associées à la présence de **prédateurs de grande taille** à proximité ou en contact direct avec les fonds meubles infralittoraux. **La diversité des espèces rencontrée est remarquable, permettant de caractériser les fonds meubles infralittoraux comme des écosystèmes uniques. Leurs particularités nécessitent une vigilance accrue liée à la nécessité de leur protection contre les perturbations extérieures, afin de limiter les impacts anthropiques affectant probablement les services écosystémiques de ces milieux.**

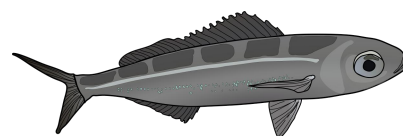
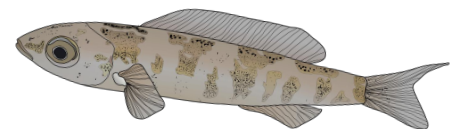
Les prospections réalisées au cours de cette étude soulèvent quelques **incertitudes** quant à la **cartographie des biocénoses** du littoral méditerranéen existante - notamment en ce qui concerne la sous-estimation des **herbiers de cymodocée** qui semble

assez fréquente - pouvant provenir principalement de la période de l'année où elles ont été réalisées. D'autres observations *in situ* retiennent l'attention. De multiples structures géomorphologiques particulières du substrat ont été observées à petite échelle spatiale, correspondant par exemple à des dunes sous-marines ou des traces d'ancrage. Ces formes semblent influencer assez fortement la distribution des organismes vivants dans ces zones fragiles, ou inversement, sont possiblement formées par la présence de ces organismes présents dans les communautés locales. **La morphologie du substrat à fine échelle pourrait fournir un indicateur précieux pour affiner notre compréhension de la diversité des types de substrats meubles.** Combinée à l'étude des communautés d'espèces, l'étude de la morphologie des substrats meubles à fine échelle a le potentiel **d'améliorer la compréhension de la fonctionnalité de ces milieux.**

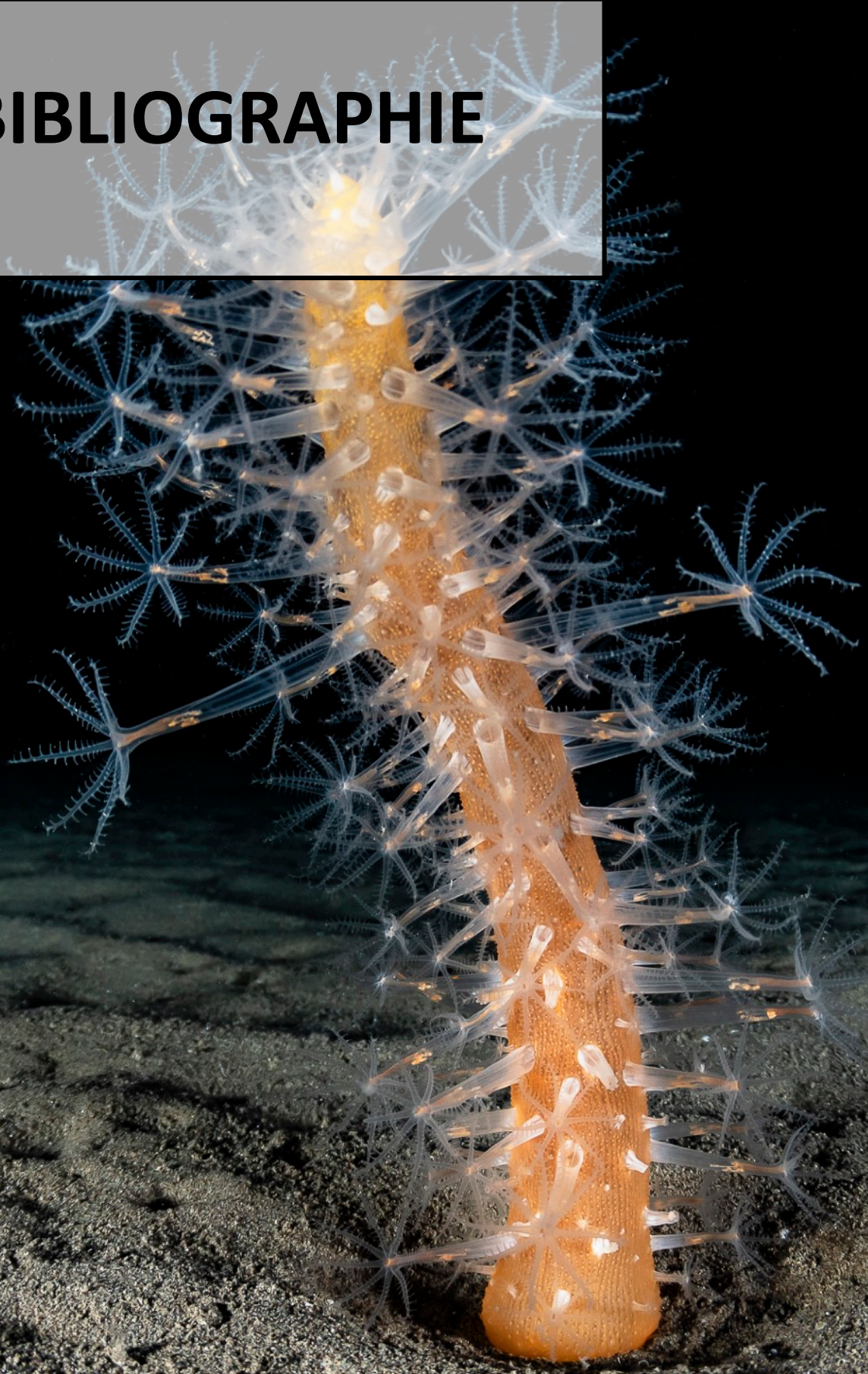
Bien que plusieurs **activités anthropiques** potentiellement dommageables puissent impacter les fonds meubles infralittoraux, comme par exemple l'extraction de sable pour combler les effets de l'érosion sur d'autres plages, seules quelques-unes ont été constatées lors de cette mission exploratoire. Des **traces d'ancrage** ont été observées dans certaines zones aux activités touristiques et nautiques importantes telles que la plage de Saleccia ou les zones proches de Bastia. La pollution par les **macrodéchets** est également un impact constaté sur le terrain, notamment au niveau du site de Nice où une grande quantité de déchets divers et variés ont été observés reposant sur le substrat. Ces traces d'activités anthropiques ont potentiellement un impact important sur les organismes benthiques au vu des divers modes de vie observés. Cependant, les influences potentielles des aménagements humains sur ce substrat fragile restent encore à quantifier *in situ*. Cette quantification est notamment nécessaire au vu de la tendance actuelle de **déplacement des infrastructures sous-marines anthropiques vers les substrats meubles infralittoraux**, avec pour objectif de limiter les impacts sur des milieux emblématiques mieux étudiés tels que les herbiers de Posidonie et de Cymodocée. **Une mauvaise prise en considération de la diversité des fonds meubles lors des déplacements d'aménagements pourrait être délétère pour l'ensemble de la côte Méditerranéenne française, ne faisant que reporter les impacts d'une biocénose à l'autre aux fonctionnalités pourtant interconnectées.**

La surface d'exploration couverte par cette étude ne permet pas une prospection et une compréhension exhaustive des fonds meubles infralittoraux. Le travail de prospection et d'analyse mené au sein cette mission de l'expédition We Are Méditerranée correspond plutôt à une **première approche** d'étude d'une biocénose particulière, apportant une **alternative aux méthodes traditionnelles** d'étude de ces milieux peu explorés qui représentent pourtant la plus grande surface sous-marine entre 0 et 100 mètres de profondeur sur les côtes françaises de Méditerranée.

**La conjonction d'un cadre scientifique avec des prises de vues photographiques professionnelles permet à l'être humain de renouer avec son environnement direct.** Malgré la multitude d'avancées technologiques révolutionnant le domaine de la biologie sous-marine, ce contact direct avec le milieu environnant reste nécessaire pour le développement de l'intuition scientifique et de l'observation *in situ*, deux aspects fondamentaux à la compréhension des écosystèmes sous-marins de nature complexe. Les technologies de pointe peuvent ainsi être utilisées par la suite avec pertinence pour affiner ou découvrir d'autres aspects du fonctionnement des écosystèmes. **Les prises de vues artistiques par photographie permettent de partager une partie des découvertes sous-marines avec le grand public et ainsi de développer leur sensibilité aux fonds meubles infralittoraux.** Il est important de considérer tous les effets négatifs possibles, susceptibles d'affecter ce milieu naturel remarquablement riche afin de protéger sa biodiversité unique ainsi que ses liens avec tous les autres milieux qui en dépendent.



# BIBLIOGRAPHIE



**AAMP, Équipe de coordination DCSMM (2012).** Synthèse des impacts par composante de l'écosystème. Sous-région marine Golfe de Gascogne. Evaluation initiale DCSMM. MEDDE, AAMP, Ifremer, Ref. DCSMM/EI/PI/GDG/39/2012, 10 p. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00330/44072/>

**ANDROMEDE (2018).** Cartographie et analyse macro-surfacique des habitats marins du littoral corse - Actualisation 2016-2018 - Réseau SURFSTAT, analyse surfacique des habitats marins. Contrat Andromède Océanologie / Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse. 96 pages.

**Bigelow, H.B. and W.C. Schroeder (1953).** Sawfishes, guitarfishes, skates and rays. p. 1-514. In J. Tee-Van et al. (eds.) *Fishes of the western North Atlantic*. Part two. New Haven, Sears Found. Mar. Res., Yale Univ.

**Boudaya, L., Mosbahi, N., Dauvin, J. C., and Neifar, L. (2019).** Structure of the benthic macrofauna of an anthropogenic influenced area: Skhira Bay (Gulf of Gabès, central Mediterranean Sea). *Environmental Science and Pollution Research*, 26, 13522-13538.

**Callaway, R., Alsvåg, J., De Boois, I., Cotter, J., Ford, A., Hinz, H., Jennings, S., Kröncke, I., Lancaster, J., Piet, G. and Prince, P. (2002).** Diversity and community structure of epibenthic invertebrates and fish in the North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 59(6), pp.1199-1214.

**Capapé, C., and Desoutter, M. (1990).** *Dasyatidae. Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic (CLOFETA)*. JNICT, Lisbon, 59-63.

**Capasso, L., Buonocore, E., Franzese, P. P., and Russo, G. F. (2024).** The scientific literature on *Posidonia oceanica* meadows and related ecosystem services. *Ecological Questions*, 35(1), 1-14

**Carlson, J., Charvet, P., Avalos, C., Briones Bell-Iloch, A., Cardenosa, D., Espinoza, E., Herman, K., Morales-Saldaña, J.M., Naranjo-Elizondo, B., Pacoureau, N., Pilar Blasco, M., Pérez Jiménez, J.C., Schneider, E.V.C., Simpson, N.J. and Talwar, B.S. (2020).** *Bathytoshia centroura* (Mitchill, 1815). The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T104065040A3122808. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T104065040A3122808.en>.

**Catalán, I. A., Jiménez, M. T., Alconchel, J. I., Prieto, L., & Muñoz, J. L. (2006).** Spatial and temporal changes of coastal demersal assemblages in the Gulf of Cadiz (SW Spain) in relation to environmental conditions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53(11-13), 1402-1419.

**Chennu, A., Färber, P., De'ath, G., De Beer, D., and Fabricius, K. E. (2017).** A diver-operated hyperspectral imaging and topographic surveying system for automated mapping of benthic habitats. *Scientific reports*, 7(1), 7122.

**Crec'Hriou, R., Lenfant, P., Agostini, S., Bastien, R., Bracconi, J., Durieux, E.D., Garsi, L.H., Ternengo, S., Briot, L., Lozano, L. and Pastor, J. (2015).** *Atlas des post-larves de poissons de Méditerranée occidentale*. 10.13140/RG.2.1.4580.1441

**Damveld, J.H., van der Reijden, K.J., Cheng, C., Koop, L., Haaksma, L.R., Walsh, C.A., Soetaert, K., Borsje, B.W., Govers, L.L., Roos, P.C. and Olf, H. (2018).** Video transects reveal that tidal sand waves affect the spatial distribution of benthic organisms and sand ripples. *Geophysical research letters*, 45(21), pp.11-837.

**Donnay, A., Pelapat, C., Lejeune, P., and Gobert, S. (2014).** Taxonomic sufficiency for soft-bottom macrozoobenthos long term study-A case study in corsica. In *Zoology 2014*.

**DIDIERLAURENT Sylvie, CASTILLO Jean-Pierre in : DORIS, 26/02/2022 : *Ariosoma balearicum* ( Delaroché , 1809 ) , <https://doris.ffesmm.fr/ref/specie/2706>**

**Dolbeth, M., Viegas, I., Martinho, F., Marques, J. C., and Pardal, M. A. (2006).** Population structure and species dynamics of *Spisula solida*, *Diogenes pugilator* and *Branchiostoma lanceolatum* along a temporal-spatial gradient in the south coast of Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 66(1-2), 168-176.

**Dolbeth, M., Ferreira, O., Teixeira, H., Marques, J. C., Dias, J. A., and Pardal, M. A. (2007).** Beach morphodynamic impact on a macrobenthic community along a subtidal depth gradient. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 113-124.

**Ergüden, D., Doğdu, S. A., and Uyğur, N. (2022).** Rare occurrence of *Ariosoma balearicum* (Delaroche, 1809) from the Eastern Mediterranean. *Advanced Underwater Sciences*, 2(1), 15-17.

**Freitas, R., Ricardo, F., Pereira, F., Sampaio, L., Carvalho, S., Gaspar, M., Quintino, V. and Rodrigues, A.M. (2011).** Benthic habitat mapping: concerns using a combined approach (acoustic, sediment and biological data). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 92(4), pp.598-606.

**Heemstra, P.C. and Randall, J.E. (1993).** FAO Species Catalogue. Vol. 16. Groupers of the world (family Serranidae, subfamily Epinephelinae). *An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod, hind, coral grouper and lyretail species known to date*. Rome: FAO. FAO Fish. Synop. 125(16):382 p.

**Holon, F., Mouquet, N., Boissery, P., Bouchouca, M., Delaruelle, G., Tribot, A. S., and Deter, J. (2015).** Fine-scale cartography of human impacts along French Mediterranean coasts: a relevant map for the management of marine ecosystems. *PLoS One*, 10(8), e0135473.

**Holon, F., & Andromède Océanologie (2018).** MEDTRIX: a mapping platform for monitoring data in the Mediterranean Sea. *Bollettino di Geofisica*, 56.

**Labrune, C., Grémare, A., Amouroux, J. M., Sardá, R., Gil, J., and Taboada, S. (2008).** Structure and diversity of shallow soft-bottom benthic macrofauna in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Helgoland Marine Research*, 62(3), 201-214.

**Louisy, P. (2002).** *Guide d'identification des poissons marins: Europe et Méditerranée: 880 espèces, 1480 photos, 1440 dessins*. Eugen Ulmer.

**Lubinevsky, H., Hyams-Kaphzan, O., Almogi-Labin, A., Silverman, J., Harlavan, Y., Crouvi, O., Herut, B., Kanari, M. and Tom, M. (2017).** Deep-sea soft bottom infaunal communities of the Levantine Basin (SE Mediterranean) and their shaping factors. *Marine biology*, 164, 1-12.

**Marletta, G., and Lombardo, A. (2020).** A new record of the live sharksucker, *Echeneis naucrates* Linnaeus, 1758 (Perciformes, Echeneidae), in the Mediterranean Sea. *Thalassia Salentina*, 42(2020), 129-134.

**McEachran, J.D. and Capapé, C. (1984).** a. *Dasyatidae* p. 197-202. *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*, 1986.

**MNHN & OFB [Ed]. 2003-2024.** Fiche de *Monachus monachus* (Hermann, 1779). Inventaire national du patrimoine naturel (INPN). Site web : [https://inpn.mnhn.fr/espece/cd\\_nom/60785](https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/60785) - Le 14 février 2024

**Mosbahi, N., Serbaji, M. M., Pezy, J. P., Neifar, L., and Dauvin, J. C. (2019).** Response of benthic macrofauna to multiple anthropogenic pressures in the shallow coastal zone south of Sfax (Tunisia, central Mediterranean Sea). *Environmental Pollution*, 253, 474-487.

**Mutlu, E. (2021).** Recent Occurrence of Rare *Echeneis naucrates* from the Turkish Mediterranean Coast. *Çanakkale Onsekiz Mart University Journal of Marine Sciences and Fisheries*, 4(1), 53-62.

**Murdy, E.O., Birdsong, R.S., and Musick, J.A. (1997).** *Fishes of Chesapeake Bay*. Smithsonian Institution Press Washington and London. 324 p.

**N'da, K., & Deniel, C. (2005).** Croissance des juvéniles du rouget de roche (*Mullus surmuletus*) dans le nord du golfe de Gascogne. *Cybium*, 29(2), 175-178.

**Pergent-Martini, C., Pergent, G., Monnier, B., Boudouresque, C. F., Mori, C., and Valette-Sansevin, A. (2021).** Contribution of *Posidonia oceanica* meadows in the context of climate change mitigation in the Mediterranean Sea. *Marine Environmental Research*, 165, 105236.

**Pollard, D. A., Francour, P., and Fennessy, S. (2018).** *Epinephelus aeneus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2018*, 2018-2.

**R Core Team (2023).** R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. <https://www.R-project.org/>.

Reiss, H., Degraer, S., Duineveld, G.C., Kröncke, I., Aldridge, J., Craeymeersch, J.A., Eggleton, J.D., Hillewaert, H., Lavaleye, M.S., Moll, A. and Pohlmann, T. (2010). Spatial patterns of infauna, epifauna, and demersal fish communities in the North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 67(2), 278-293.

Rigo, I., Paoli, C., Dapuzo, G., Pergent-Martini, C., Pergent, G., Oprandi, A., Montefalcone, M., Bianchi, C.N., Morri, C. and Vassallo, P. (2021). The natural capital value of the seagrass *Posidonia oceanica* in the North-Western Mediterranean. *Diversity*, 13(10), p.499.

Salen-Picard, C., and Arlhac, D. (2002). Long-term changes in a Mediterranean benthic community: relationships between the polychaete assemblages and hydrological variations of the Rhône river. *Estuaries*, 25, 1121-1130.

Sheehan, E. V., Stevens, T. F., and Attrill, M. J. (2010). A quantitative, non-destructive methodology for habitat characterisation and benthic monitoring at offshore renewable energy developments. *PLoS One*, 5(12), e14461

Soldo, A., and Paliska, D. (2023). Diel and Seasonal Changes in the Abundance and Diversity of the Infralittoral Fish Community in the Eastern Central Adriatic. *Journal of Marine Science and Engineering*, 12(1), 29.

Spencer, M. L., Stoner, A. W., Ryer, C. H., and Munk, J. E. (2005). A towed camera sled for estimating abundance of juvenile flatfishes and habitat characteristics: Comparison with beam trawls and divers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64(2-3), 497-503.

Steven, W. (2013). Découvrir la vie sous-marine en Méditerranée - 3ème édition.

Tomassetti, P., Persia, E., Mercatali, I., Vani, D., Marusso, V., and Porrello, S. (2009). Effects of mariculture on macrobenthic assemblages in a western Mediterranean site. *Marine Pollution Bulletin*, 58(4), 533-541.

Tonay, A. M., Danyer, E., Dede, A., Öztürk, B., and Öztürk, A. A. (2016). The stomach content of a Mediterranean monk seal (*Monachus monachus*): finding of green turtle (*Chelonia mydas*) remains. *Zoology in the Middle East*, 62(3), 212-216.

Vassallo, P., Paoli, C., Rovere, A., Montefalcone, M., Morri, C., and Bianchi, C. N. (2013). The value of the seagrass *Posidonia oceanica*: A natural capital assessment. *Marine pollution bulletin*, 75(1-2), 157-167.

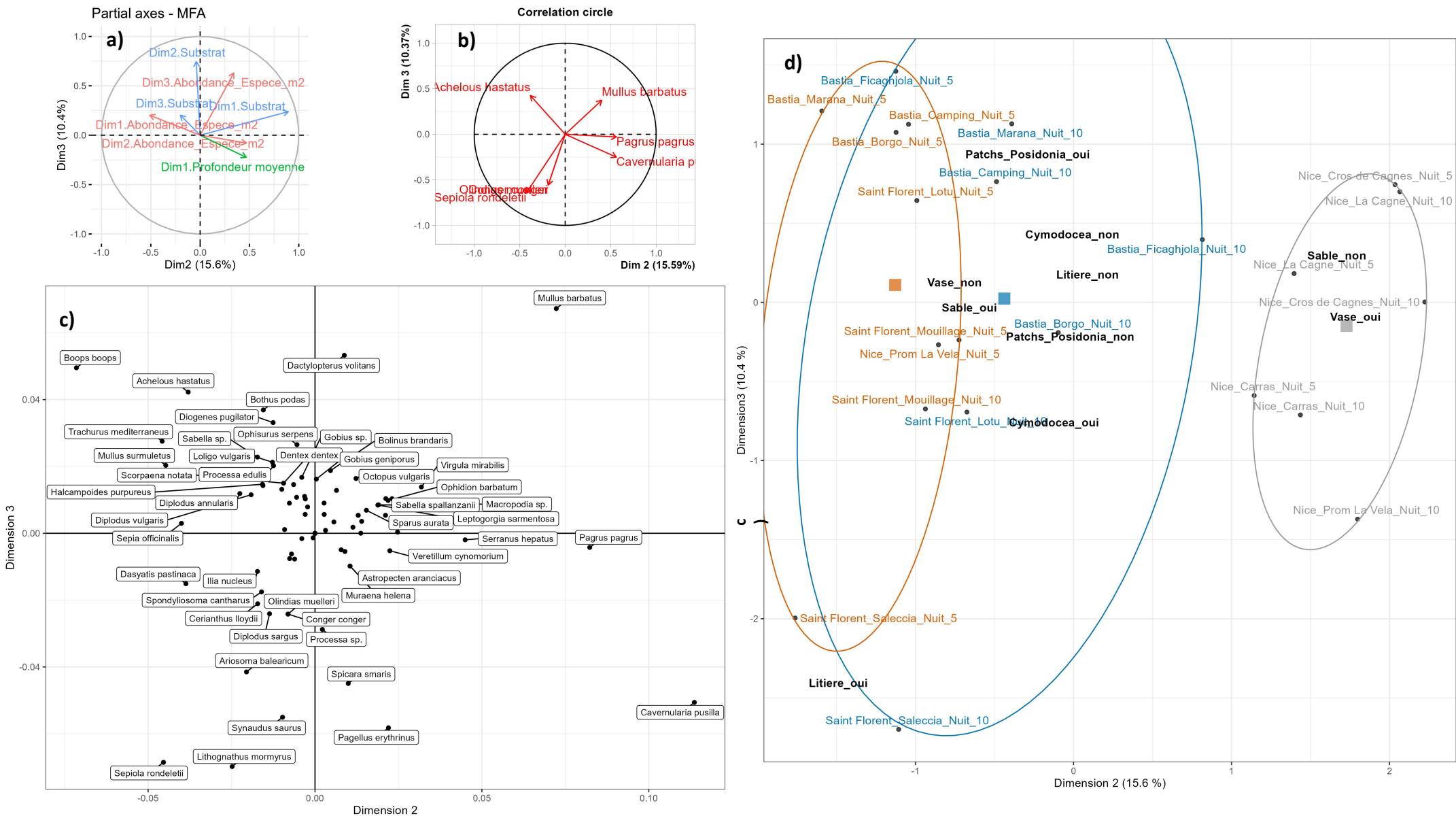
Witbaard, R., Lavaleye, M., Duineveld, G. C. A., and Bergman, M. J. N. (2013). Atlas of the megabenthos (incl. small fish) on the Dutch continental shelf of the North Sea.

Wu, R. S. S., and Shin, P. K. S. (1997). Sediment characteristics and colonization of soft-bottom benthos: a field manipulation experiment. *Marine Biology*, 128, 475-487.

Yalgin, F., and Türker, A. (2023). Determination of fish diversity in the northern coasts of Cyprus (eastern Mediterranean) by visual census method. *Marine Science and Technology Bulletin*, 12(1), 111-122.

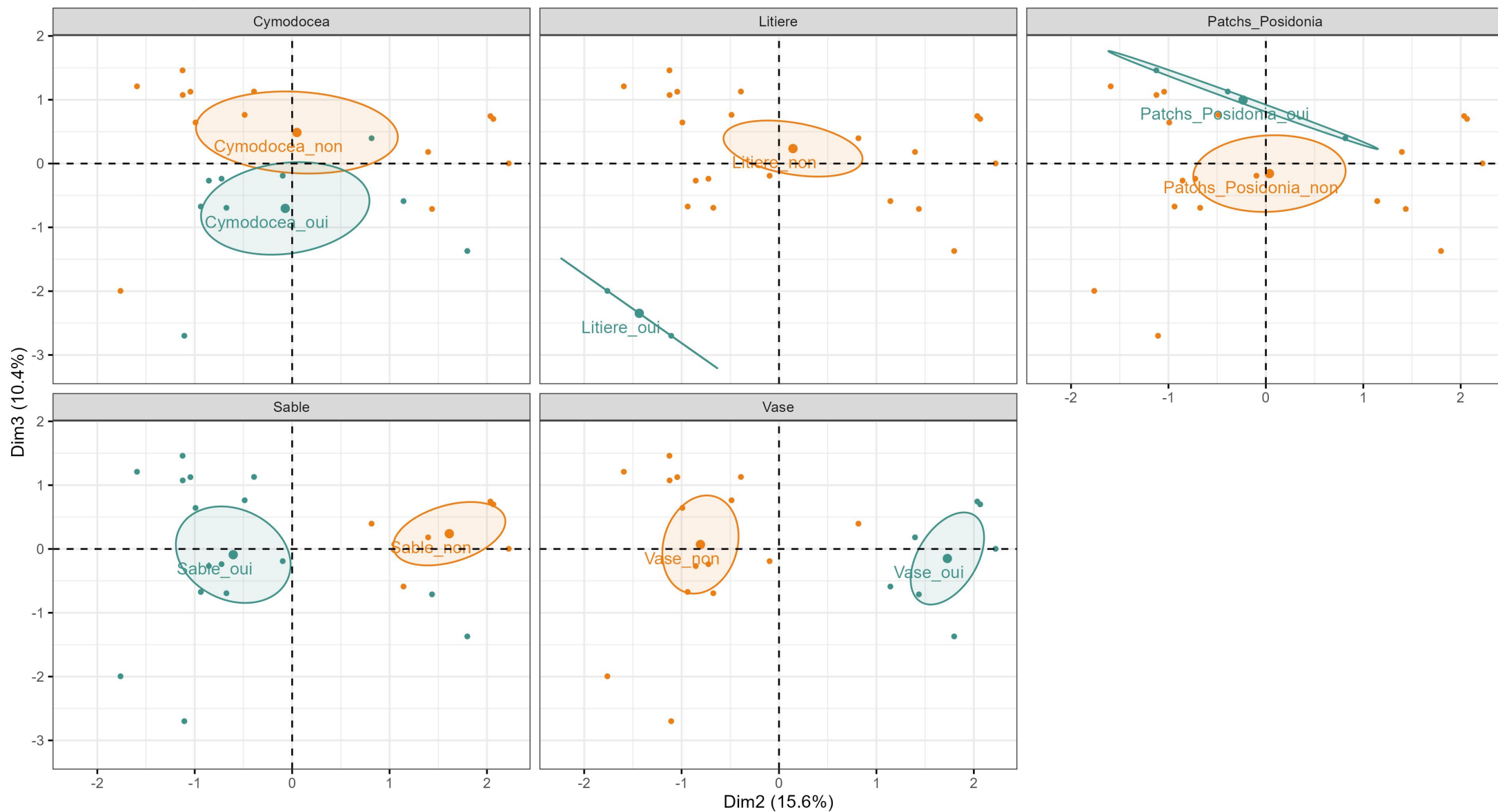
# ANNEXES





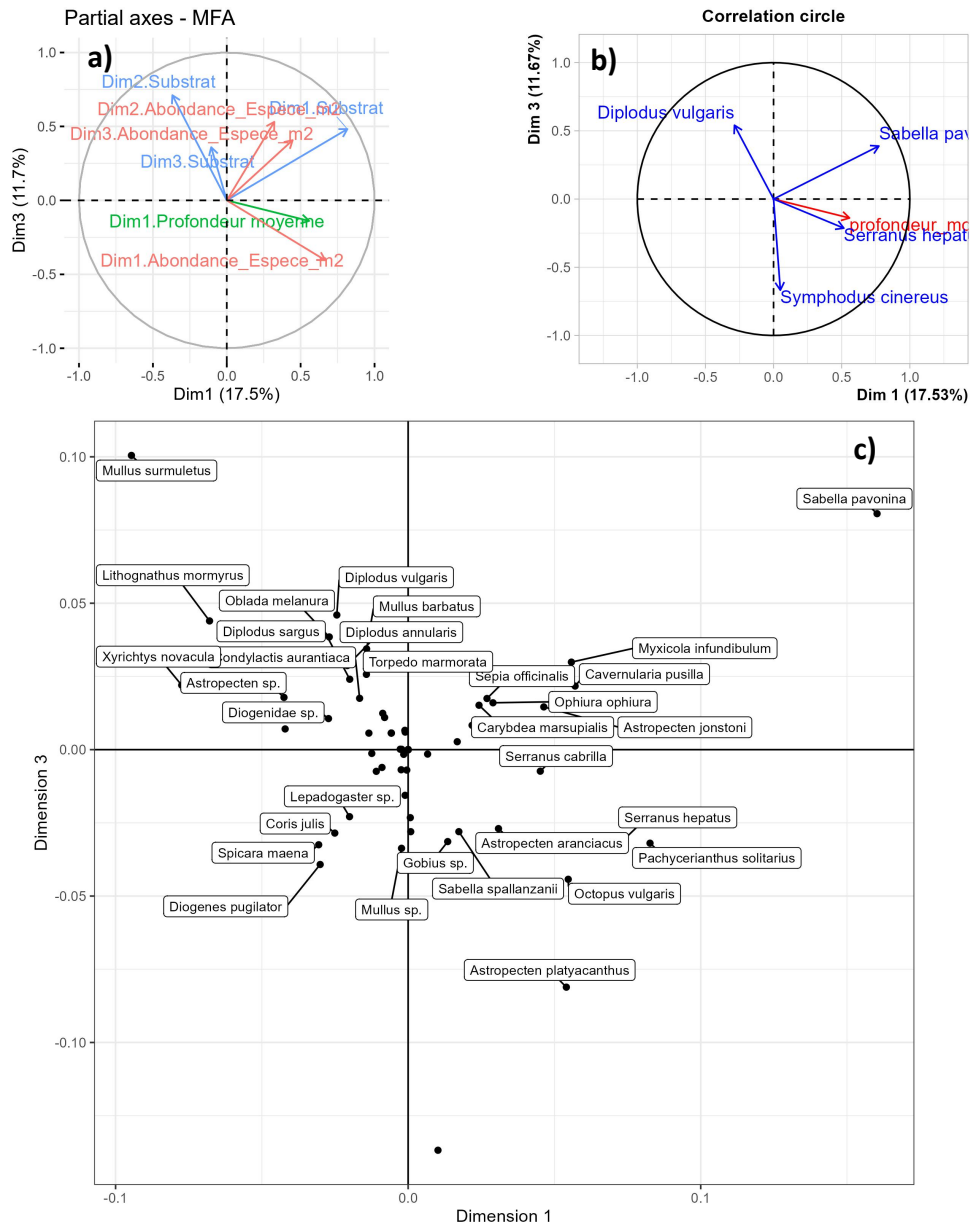
Représentations dans le plan orthogonal de l'AFM constitué des dimensions 2 et 3 pour le cas des plongées de nuit a) des contributions des axes des ACP permettant l'obtention de l'AFM, b) des contributions des variables quantitatives, c) d'un zoom de la position des variables quantitatives dans le plan orthogonal et d) de la position des plongées ainsi que des variables qualitatives dans un même plan.

MFA factor map



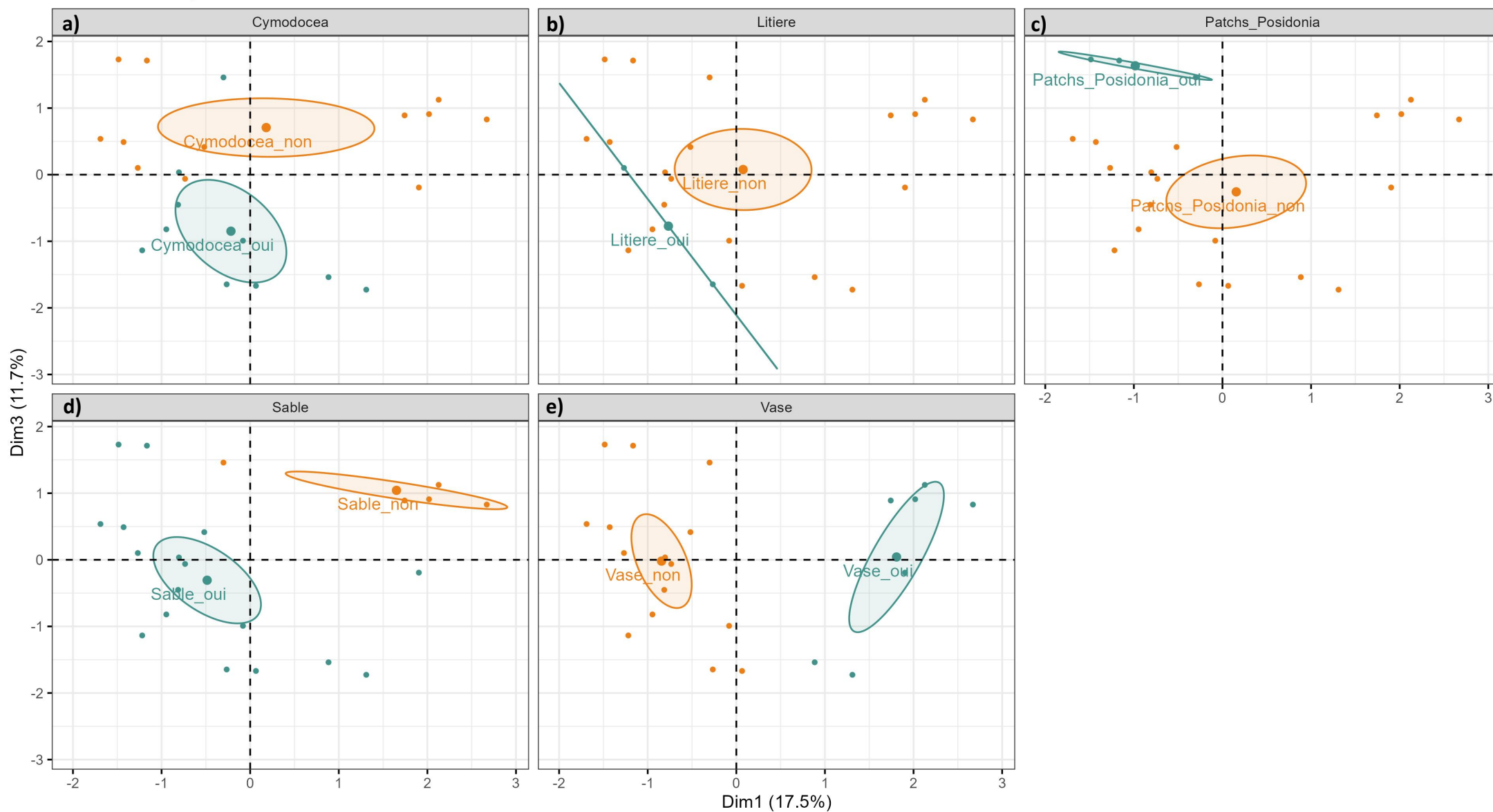
85

Représentation dans le plan orthogonal de l'AFM constitué des dimensions 2 et 3 des regroupement des plongées de nuit par conditions de variables qualitatives, correspondant aux paramètres qualitatifs de substrats.



Représentations dans le plan orthogonal de l'AFM constitué des dimensions 1 et 3 pour le cas des plongées de jour a) des contributions des axes des ACP permettant l'obtention de l'AFM, b) des contributions des variables quantitatives, c) d'un zoom de la position des variables quantitatives dans le plan orthogonal et d) de la position des plongées ainsi que des variables qualitatives dans un même plan.

## MFA factor map



87

Représentation dans le plan orthogonal de l'AFM constitué des dimensions 1 et 3 des regroupement des plongées de nuit par conditions de variables qualitatives, correspondant aux paramètres qualitatifs de substrats.



**WE ARE**  
**MÉDITERRANÉE**  
EXPÉDITION PELAGOS