



Rôle de l'environnement dans la dynamique spatiale des poissons marins à l'interface lagune-mer en Méditerranée française : approches d'écologie spatiale et d'écophysiologie appliquées à trois espèces côtières

Alexandre Mignucci

► To cite this version:

Alexandre Mignucci. Rôle de l'environnement dans la dynamique spatiale des poissons marins à l'interface lagune-mer en Méditerranée française : approches d'écologie spatiale et d'écophysiologie appliquées à trois espèces côtières. Sciences agricoles. Université Montpellier, 2021. Français. NNT : 2021MONTG086 . tel-03615101

HAL Id: tel-03615101

<https://theses.hal.science/tel-03615101>

Submitted on 21 Mar 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Biologie des populations et Écologie

École doctorale GAIA

Unité mixte de recherche MARBEC

**Rôle de l'environnement dans la dynamique spatiale des
poissons marins à l'interface lagune-mer en Méditerranée
française: approches d'écologie spatiale et d'écophysiologie
appliquées à trois espèces côtières**

Présentée par Alexandre MIGNUCCI

Le 13 décembre 2021

Sous la direction de David MCKENZIE, Jérôme BOURJEA et Fabien FORGET

Devant le jury composé de

Catherine ALIAUME, Professeure HDR, Université de Montpellier MARBEC

Christel LEFRANÇOIS, Professeur HDR, Université de la Rochelle LIENSs

Jean-Yves GEORGES, Directeur de recherche HDR, CNRS IPHC

Audrey DARNAUDE, Chargée de recherche HDR, CNRS MARBEC

Bernat HEREU FINA, Maître de conférences, Université de Barcelone

David MCKENZIE, Directeur de recherche HDR, CNRS MARBEC

Jérôme BOURJEA, chercheur, IFREMER MARBEC

Présidente du jury

Rapporteuse

Rapporteur

Examinatrice

Examineur

Directeur de thèse

Co-encadrant de thèse



**UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER**

Avant-propos

Cette thèse de doctorat a été réalisée à l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (Ifremer) à l'interface entre les stations de Sète et d'aquaculture marine Ifremer de Palavas ainsi qu'au sein de l'Unité Mixte de Recherche MARine Biodiversity, Exploitation and Conservation (MARBEC).

Cette thèse a été co-financée par l'IFREMER et la Région Occitanie (ALDOCT 00374–2018001408). Elle s'inscrit au sein du méta-projet CONNECT-MED (Utilisation de l'espace et connectivité à l'interface lagunes–mer des principales espèces de poissons côtiers de Méditerranée française), composé des projets SB-TAG (financement Politique de site IFREMER), REAC (financement CNRS, programme EC2CO 2019 N°DEC20045DR16EC2CO), NURSE (financement OFB) et CONNECT-LEUCATE (Financement PITE Plan Littoral 21 action 9 BOP 162/Région Occitanie)

La participation au colloque « Moving2gather » a été financée par l'école doctorale GAIA. La participation au colloque MARBEC/IPHC d'écophysiologie à Strasbourg a été financée par un appel d'offre « Colloque » interne de la Direction Scientifique de l'Ifremer.

Remerciements

Nous y sommes enfin. J'ai attendu ce jour avant tant d'impatience. J'en rêve chaque jour depuis des mois. La dernière partie de ma thèse à écrire avant la délivrance ultime. Mais si importante à mes yeux car je ne sais comment rendre hommage à toutes celles et ceux qui ont pris part à cette aventure commencée il y a déjà trois ans. Mais aussi la plus stressante pour moi en tout cas. Car j'ai toujours peur de ne pas faire assez honneur à toutes celles et tous ceux qui ont été si bienveillants avec moi durant ces trois ans. Aussi s'il y a une chose que je ne peux supporter, c'est la comparaison entre personnes. Tout le monde dans ce monde est merveilleux à sa façon, et je vous aime tous autant énormément, donc s'il vous plaît ne voyez aucun jugement sur l'ordre dans lequel vous apparaissez ou le nombre de lignes qui vous sont dédiées !

Tout d'abord je tiens à remercier l'ensemble du jury de ma thèse de lire et d'évaluer ce travail. J'espère que vous trouverez autant de plaisir et d'intérêt j'ai eu pour mon sujet en le parcourant.

Mes premières pensées vont naturellement à mes deux encadrants, David Mckenzie et Jérôme Bourjea. Vous m'avez fait confiance il y a plus de trois ans déjà et je ne saurais jamais vous en être assez reconnaissant. Et depuis votre soutien a été inféctible jusqu'aux derniers instants. Vous vous êtes bien trouvés tous les deux. Vos domaines de compétences scientifiques et personnels sont en totale synergie et si j'ai une entière confiance en la qualité de mon travail scientifique, c'est en grande partie grâce à vous et l'œil aguéri que vous y avez porté tout au long de ces années. Mais ce que j'ai particulièrement aimé à propos de vous, c'est votre vision de la thèse comme un apprentissage et un épanouissement personnel. Vous aviez constamment à cœur de m'enseigner et me former et je ne saurais jamais dire assez merci pour ça. J'ai tant appris à vos côtés. J'étais novice dans tant de domaines avant de commencer. Maintenant, je me sens légitime, grandi, et prêt à affronter la suite grâce à vous. Je sais que vous serez toujours là. Enfin, vous m'avez permis de vivre trois merveilleuses années parce que vous m'avez laissé être moi-même. Votre priorité était mon bien-être, et il n'y a rien de plus important que cela. Vous m'avez toujours fait confiance et vous ne m'avez jamais empêché de vivre comme je le désirais, vous avez toujours été présents et à l'écoute lors de mes crises existentielles et je n'ai jamais eu aucune retenue à me confier à vous. Vous m'avez fait beaucoup rire aussi ! Vous étiez bien plus que mes encadrants à mes yeux, et je ne vous remercierai jamais assez pour vos grandes qualités humaines. Je ne pouvais pas tomber mieux et je suis très fier d'avoir été votre étudiant.

Je pourrais coucher des pages et des pages sur notre aventure commune mais il y a tant de personnes chères à mon cœur que je me dois de poursuivre. Le reste de l'équipe n'en a été pas moins glorieuse ! Fabien, ça a été un réel plaisir de travailler en ta compagnie. Tu as été d'un soutien infailible tout au long de ces trois années. Merci d'être venu spontanément me conseiller dans mon bureau, de partager avec moi ton expérience et de ton soutien moral en toutes circonstances. La prochaine fois que je te croise sur le chemin pour la salle de sport pour me vider de mon stress je m'arrêterai pour de bon !

Rémi, tu as été là depuis le début et je suis si fier et heureux d'être ton ami avant ton collègue. Tu es une formidable personne et mon amour pour les vans n'a fait que grandir en ta compagnie ! Et ma passion nouvelle pour le kite ne serait pas la même sans toi aussi. Merci pour mon vélo, merci pour ma voiture, merci pour les barbeuk, merci pour tout. J'ai hâte de vous retrouver, toi, Marie et Maggie.

Olivier tu es dernier ajout à la famille mais pas des moindres bien-sûr ! J'ai toujours adoré aller sur le terrain avec toi, comme te croiser au Plateau ou manger des raclettes ensemble. Un autre adorateur de van, ça ne peut que coller. Vivement la prochaine boustifaille avec toi et Laura !

Enfin je tiens à remercier du fond de mon cœur les plus de 700 poissons que j'ai torturé durant ces trois années... Sans vous et votre consentement (un peu forcé certes) rien n'aurait été possible. Pour ceux qui sont encore vivants, je vous souhaite une belle et longue vie, et essayer de nager le plus proche possible de nos hydrophones s'il vous plait. Pour ceux qui n'ont pas cette chance, je vous remercie du fond du cœur. Sachez que votre sacrifice n'a pas été en vain, car il aura été nécessaire à la construction d'une vie meilleure.

Je pense aussi à tous les collègues avec qui j'ai eu le plaisir de travailler, discuter, déjeuner... La station marine de Sète est un laboratoire rare, on s'y sent chez soi dès notre arrivée, tout le monde est si bienveillant, et cela en proposant un cadre de recherche extrêmement dynamique. Merci donc à toi Marion, pour m'avoir inclus dans ta super étude, et un grand merci pour ce fabuleux voyage au Canada, qui n'aurait pas eu lieu sans toi. Ta douceur et ta gentillesse resteront à jamais avec moi. Merci à Isabelle pour avoir été une merveilleuse voisine de palier, tes ondes si positives m'ont énormément aidé. Merci à Vincent Ouisse sans qui tout un pan de ma thèse n'aurait pas été possible. Et merci pour ton aide sur le toque ! Merci à toi Marie pour nos aventures communes sur le Prévost ! Merci à tous les collègues du LER avec qui j'ai eu le plaisir d'interagir, Ophélie (merci pour les jeux), Annie (bonne continuation à Toulon), Gregory (merci pour les capteurs), et j'en oublie sûrement et je m'excuse beaucoup d'avance auprès de vous. Côté LHM, merci beaucoup Tarek pour ton aide précieuse avec mes satanées figures 3D et d'avoir partagé tes compétences avec moi. Merci Quentin pour ce super déjeuner en tête à tête au Canada et de m'avoir prêté cet écran qui m'a suivi tout au long de ces années. Merci Blandine pour ta bonne humeur et ton rire si contagieux. J'ai eu la chance de travailler avec toi les premiers mois et j'aurais aimé que ça continue. Bon vent à la Réunion ! Merci à Liza, Danièle et Agnès pour leur gentillesse et leur disponibilité en toutes circonstances. Faire le Père Noël pour les enfants aura été un réel moment fort de la thèse ! Cette arrivée en paddle était classe quand même non ? Côté Palavas, je tiens à vous remercier Gilbert et Eric, pour votre disponibilité et votre expérience, j'ai aussi beaucoup appris à vos côtés, mes expériences et plus généralement Palavas ne seraient pas pareils sans vous. Merci à toi Marc de m'avoir prêté ton groupe froid en ce moment si critique, sans toi aussi je n'aurais pas obtenu de si beaux résultats. Et merci à Aurélien pour ses nombreux coups de main vraiment bienvenus. Un très grand merci à Ludovic et Jean-Claude de m'avoir emmené tant de fois au petit matin

sur l'étang pour pêcher de pauvres poissons. Sans vous aussi rien n'aurait été possible. Merci à tous les compagnons de Maguelone en général ainsi qu'à l'IFREMER pour m'avoir fourni un cadre de travail et d'étude d'une telle qualité. Enfin un énorme merci à tous les stagiaires qui ont travaillé avec nous et avec qui j'ai eu l'énorme plaisir de travailler, Julie (presque 3 ans déjà, mais je souviens de ta douceur et ton sourire comme si c'était hier), Lolita (quand est-ce-que je viens voir ton chat), Romane (tu as tout mon soutien pour tes projets en Guyane) et Théo (merci infiniment pour ton aide qui a été déterminante cette dernière année. Tes dessins sont partout dans ma thèse, tu as un grand talent doublé d'une belle personnalité).

Travailler c'est bien, mais la vie c'est mieux ! Et ma vie a été absolument fantastique ces trois dernières années et je le dois à tant de choses. Tout d'abord merci Sète, pour ton soleil, ta bonne humeur, ta bonne bouffe, ton emplacement idéal entre mer et Pyrénées... Tu m'as fourni un cadre de vie dont je ne pouvais rêver. Merci les salins, vraiment... Vous avez rendu le premier confinement supportable et je vous porterai à jamais dans mon cœur. Merci la Gardiole, pour tes parcours de trail que j'ai parcouru en large et en travers mais avec toujours le même bonheur. Merci la Mer, pour m'avoir lavé tant de fois de mes tensions et pour ta beauté sans pareille qui ne cessera jamais de m'émerveiller. Merci la Papa Mobile de nous avoir emmené pour de si belles aventures en Espagne, au Portugal, bientôt en Italie... te trouver enfin a été un immense bonheur et t'amménager l'a été encore plus. Merci Jérôme, mon professeur de violoncelle, pour avoir fait grandir ma passion de jour et jour. Merci Régina de m'accompagner depuis toutes ces années, je suis si heureux que tu sois dans ma vie. Merci encore Karine du fond du cœur de me l'avoir confiée, tu as changé ma vie. Merci le vent pour me permettre de vivre ma nouvelle passion du kite surf sur l'étang de Thau au coucher du soleil. Merci la Switch et la Play pour m'avoir emmené voyager vers de si nombreuses contrées, ces moments d'évasion sont si importants. Merci aussi Sylvain Agaesse pour m'emmener tous les jours à l'aventure aux côtés de Fitz. Merci RuPaul pour tout ce que tu as construit et pour ton show qui me passionnera jusqu'à la fin de mes jours. Par contre je ne remercie pas notre canapé de première main qui a détruit mon royal derrière durant ces dernières semaines assis dessus, mon ordi sur mes genoux... Je crains que tu ne sois très vite remplacé, j'espère quand même que tu seras recyclé !

Malgré ce cadre de vie idyllique, ce sont les personnes que j'y ai rencontrées qui ont fait de ces trois ans une épopée inoubliable. Et qui continueront de rendre ma vie si belle. Je pense d'abord à vous Alex et Géraldine, car vous avez été les premières que j'ai rencontrées avant même que je sois embauché ! J'ai eu un feeling si bon quand je vous ai parlé pour la première fois à ce MarbeQ que j'ai su tout de suite que j'étais au bon endroit. Merci Gégé d'avoir été la meilleure voisine de bureau qu'il soit. Je suis si heureux que tu sois à Six-fours, ma terre natale où l'on continuera à se voir. Mon autre face de pièce, cette dénomination dit tout déjà. Nos aventures communes avec Dolly, nos repas sushis, nos après-midi glace, et notre rêve d'être dans un phare face à face ensemble un jour, tout cela nous a uni à jamais. Vous avez été présentes toutes les deux tout du long, je pouvais me confier à vous dans les moments

durs et ça allait toujours mieux après. Merci infiniment. J'ai toujours pu compter sur toi aussi Njara. Tu as été la meilleure voisine qu'il soit. Toujours partante pour une pétanque, une soirée jeux, un pique nique à la plage, tu as rendu mes trois années toujours plus fun ! Et merci également pour ton soutien moral sans faille et tes conseils qui m'ont énormément aidé. Merci à vous deux Nicolas et Jérôme. Votre rencontre était un coup de foudre. Je me souviens comme si c'était hier notre première soirée ensemble, j'en étais ressorti si heureux d'avoir rencontré des personnes aux goûts et à la sensibilité si proches de la notre. Merci pour ces magnifiques soirées et anniversaires en tout genre, j'ai très hâte des prochaines. Entraînez-vous quand même un peu à Mario Kart pour qu'on ait un peu de challenge ! Le gamelab... Encore un coup de foudre ! Je me souviendrais aussi à jamais de notre première soirée du mercredi, qui sont devenues un rituel inévitable maintenant. Un bar à jeux à Sète, c'était inespéré ! Une énorme merci à vous Laurent, Méryl, Amandine, et à la pizza tartiflette sans pomme de terre. Ces soirées jeux ont mené à une très grande amitié et j'ai très hâte de nos week-end ski/jeux/raclette. Merci aussi pour votre soutien en toutes circonstances. La nymphe vous aimera à jamais. Amadée et Laurianne, je pense fort à vous, j'ai été très heureux de vous avoir cotoyé et j'espère qu'on va vite se revoir. Adrien, Katya et Amaël quand est ce qu'on fait des jeux ? Enfin un énorme merci à mes très chers voisins, le gang de l'impasse. Si le confinement a au moins fait quelque chose de positif, c'est bien de permettre de vous rencontrer. Je me souviendrai toujours de ce moment où nous avons mendié du bois à Ludo pour notre papa mobile. Ça a été le début d'une formidable aventure. Un énorme merci à Ludo, Véro, Xenia, Jacky et Colette de rendre notre logis si beau et chaleureux. Vivre dans le quartier haut ne serait pas aussi magique sans vous. Merci pour toutes ces belles soirées, pour Auguste, votre soutien inestimable et toutes ces rigolades, vous comptez énormément. Une branche parallèle de ce gang et le gang des sirènes ! Merci à vous Louis, Stephen et Will pour ces moments magiques en votre compagnie. Je préférerais quand vous étiez confinés à Sète, on vous voyait plus souvent. J'ai hâte de vous voir à Toulouse, je vous aime fort. Enfin merci à tous ceux avec qui j'ai eu le plaisir de partager de si bons moments, Cyrielle, Guillaume, Yoluène (merci pour le réconfort) et tout ceux que j'oublie (encore désolé...).

Même s'ils n'étaient pas sur place à Sète, mes amis de toujours ont toujours été là par la pensée, dans le cœur, et parfois pour de fabuleux week-end. Obé, tu as toujours été là depuis la prépa. Cette épreuve nous a uni tel un mariage, le voyage en Angleterre n'a fait que le solidifier et chaque année nous fêtons des noces de plus en plus somptueuses. Pano se ne serait rien sans Obé. Tu me fais rire, tu me consoles, tu me guides, tu m'élèves, bref malgré la distance, sache que je t'aime pour toujours. Isla, notre temps passé ensemble au paradis m'aura marqué à vie. Je me souviendrai à jamais de ces soirées sous les étoiles de Moorea à tes côtés, toutes ces aventures en vélo, à pieds, sous l'eau... Je ne te remercierai jamais assez pour m'avoir fait vivre une des plus belles aventures de ma vie parmi ces centaines de mantas, mon animal préféré. Je suis si fier et heureux de porter une partie de toi inscrite sur mon épaule droite. Je n'ai qu'une hâte, te revoir. Alex, je te connais depuis si longtemps... 16 ans bientôt ? Depuis que tu as laissé Link moisir dans le temple abyssal en fait non ? My dear, ces années passées en ta

compagnie n'ont pas de prix. Toutes ces expressions trouvées ensemble, ces heures à « tataner » des inconnus, ces bons repas avec la Queen (merci merci la Queen et le King pour tout), j'ai si hâte de la suite de nos aventures avec Sandra et Sadie . Merci d'être une aussi belle personne et de toujours penser à moi, je t'aime. La même chose s'applique à vous Gaëtan et ma sœur. Ça fait quoi 20 ans qu'on se connaît ? L'horreur numéro 4 doit dater d'au moins 16 ans ! Merci à vous deux d'avoir rendu mon enfance si belle et de combler encore de bonheur ma vie aujourd'hui. Vous êtes des êtres humains fantastiques. Comme vous Morgagne et Sylvain. La Cordeille ça crée des liens indestructibles ! Merci pour tous ces fous rires, ces soirées pleines d'insouciance adolescente. Je pense qu'en votre compagnie on peut remonter le temps très facilement, un jeu de cartes et nous revoilà 15 ans en arrière ! Il ne faut pas perdre ça. Et merci à toi mon canari adoré. Je te connais depuis si longtemps aussi, tu es si importante pour moi, et j'aimerais vraiment qu'on se voit plus souvent. Quand je te parle, j'ai l'impression de revenir à des temps si simples. Tu me manques et merci d'être dans ma vie. Tahiti m'a donné cet amour pour la mer et ses habitants et je voudrais aussi remercier toutes les âmes magnifiques que j'ai rencontrées là bas ! A savoir mes plus que chères voisines mon alter ego Tatiana et ma Fiona Constance ! Ce n'était pas facile de débarquer en pleine adolescence à l'autre bout du monde et vous avez rendu mes 2 années là bas magiques ! Je suis si heureux que vous soyez là toutes les deux aussi en France ! Un grand merci à tous mes chers amis du CRIOBE, en particulier Yoann et Claire, vous m'êtes très très chers et vous m'avez tant aidés à survivre à vous savez-qui ! Enfin Lina notre rencontre, c'était le destin n'est-ce pas ? On devait être assis côte à côte ce jour là à Perpignan ! Tant s'est passé depuis... Surf, Londres, resto incroyable, et tant d'aventures à venir ! Je suis si fier et heureux d'être ton ami. Merci à tous ceux que je n'ai pas cités, je vous aime tout autant, et j'espère que la vie nous mènera vite ensemble à nouveau.

Je vais me remercier moi, tiens, car on n'est jamais mieux servi par soi-même ! Je suis très fier de moi pour le travail que j'ai accompli, je me suis vraiment dépassé, et en découvrant beaucoup sur les poissons, j'en ai découvert encore plus sur moi. Au jour le jour, mon seul objectif plus que tout autre est que les gens m'entourant soient bien. Et je pense avoir tenu cet objectif. Et je me remercie pour cela.

Enfin ma famille... les larmes me montent rien que de prononcer ce mot et de penser à vous. Et ce n'est pas que ma carence sévère en sommeil ! Vous êtes ce que j'ai de plus précieux. Vous êtes mon tout. Vous êtes ce pourquoi je suis ce que je suis. Vous êtes ceux qui m'ont inculqué toutes ces valeurs à lesquelles je tiens tant. Je suis extrêmement fier de faire parti de votre meute. Vous savez déjà ce que je ressens, les mots ne suffisent pas. Essayer de résumer toute une vie à vos côtés est impossible bien sûr. Vous avez toujours été là, et je serai à jamais avec vous. Cette thèse vous est dédiée, et je te tiens à vous remercier pour tout.

Il me reste à remercier ma famille à moi. Celle qui me porte chaque jour, mon essentiel ma raison d'être, mon bonheur. Auguste tu es le plus mignon des bébés. Tu es le meilleur chien qu'on puisse rêver d'avoir. Tu es parfait. Courir avec toi à la Gardiole reste parmi mes plus grands moments de bonheur.

Heureusement que tu as été là ces derniers mois, blotti contre moi, la tête sur mon clavier parfois. Nous avons été d'un soutien moral mutuel très fort, connaissant ta capacité à rester seul sans paniquer. Merci pour tout. Et enfin, Boubou. J'ai l'impression d'avoir gagné à la lotterie il y a 9 ans de cela déjà. Je dois sûrement m'estimer extrêmement chanceux d'avoir rencontré le bon du premier coup. Comment imaginer ma vie sans toi ? Qu'auraient été ces 9 dernières années sans cette journée du 3 Août sur un rocher perdu dans la Méditerranée ? Que serais-je devenu ? Qui sait. En tout cas je me lève tous les jours heureux de te savoir à mes côtés, de savoir que je peux tout te dire, tout. Qu'on peut tout faire ensemble. Qu'on peut aller où on veut. Enfin surtout maintenant que je vais enfin rendre ce manuscrit ! Je ne sais pas comment j'aurais réussi sans toi, tu m'as supporté dans mes moments les plus durs et tu m'as aidé jusqu'à la dernière minute, sans quoi je ne sais pas comment j'aurais réussi à temps. Tu fais parti intégrante de cette thèse. Comme tu fais parti intégrante de moi. Je t'aime et t'aimerais à jamais et maintenant que la vie reprend, je ne cesse de penser à toutes ces nouvelles aventures que nous allons passer ensemble.

Bon c'est pas tout mais j'ai un manuscrit à soumettre moi ! Merci la vie de me sourire et de m'avoir offert toutes ces rencontres et ces moments. Maintenant plus que jamais je n'oublierai jamais de profiter de toi tous les jours aussi longtemps qu'il m'est donné.

Résumé

La très grande majorité des organismes vivants se déplacent au cours de leur vie et ce à des échelles spatio-temporelles très contrastées, du butinage des abeilles aux migrations emblématiques des baleines à bosses entre les tropiques et les pôles. L'un des grands défis des écologistes du mouvement reste encore aujourd'hui de mieux comprendre les relations entre physiologie et déplacement, souvent gouvernées par les variations environnementales. Le cœur est un organe vital dont les battements reflètent directement les variations physiologiques imposées par l'environnement.

Ce travail de doctorat, par une approche couplée de télémétrie acoustique et d'écophysiologie expérimentale, cherche à mieux comprendre l'impact de l'environnement (1) sur les déplacements de trois espèces de poissons côtiers emblématiques du golfe du Lion, la daurade royale *Sparus aurata*, le loup *Dicentrarchus labrax* et la saupe *Sarpa salpa*, au sein de leur site d'alimentation en milieu lagunaire ainsi que (2) sur leurs migrations vers la mer. Les résultats montrent que les trois modèles biologiques sont fortement résidents dans la lagune pendant la période d'alimentation et y sont fidèles inter-annuellement, confirmant ainsi l'importance du milieu lagunaire strict au sein de leur cycle de vie. Le développement d'une technique d'implantation de capteurs mesurant la fréquence cardiaque de daurades d'élevage en nage libre s'est révélé efficace pour déterminer des seuils de tolérance pertinents au réchauffement. Cette technique a été appliquée pour la première fois à des daurades sauvages afin de déterminer des seuils de tolérance à la baisse ou à la hausse de températures et de les relier aux mouvements observés en milieu naturel. Les conclusions sont que (1) la température semble avoir très peu d'influence sur l'utilisation de l'espace lagunaire des daurades en phase d'alimentation, mais (2) qu'elle est le principal déclencheur parmi la force et la direction du vent et la photopériode de migrations de refuge vers la mer durant les épisodes de forte chaleur et vraisemblablement le principal facteur empêchant les daurades d'hiverner au sein de la lagune. Enfin, (3) la photopériode, probablement en lien avec la température, apparaît comme le principal déclencheur des départs en migrations de reproduction des daurades, ce que leur synchronisation de ces départs semble confirmer. L'étude des réponses cardiaques au réchauffement a montré que 29°C est un seuil de tolérance pertinent au réchauffement ce qui semble être en accord avec les températures initiant les migrations de refuge. En revanche, aucun seuil n'a pu être clairement identifié à partir de la réponse cardiaque au refroidissement.

Plus généralement, cette étude démontre la pertinence d'une approche d'écophysiologie pour l'étude des mouvements.

Mots clés : *Sparus aurata*, *Dicentrarchus labrax*, *Sarpa salpa*, lagune, télémétrie acoustique, biologger, mouvement, domaine vital, migration de refuge, migration de reproduction, résidence, fidélité de site, écophysiologie, fréquence cardiaque, température, photopériode.

Abstract

The vast majority of living organisms move during their lives and at very different scales, from the foraging of bees to the emblematic migrations of humpback whales between the poles and the tropics. One of the major challenges for movement ecologists is to better understand the physiology behind these movements, which are often triggered by the environment. The heart is a vital organ whose activity can directly reflect physiological constraints imposed by the environment.

This doctoral research, using a coupled approach of acoustic telemetry and experimental ecophysiology, sought to better understand the impact of the environment on the movements of three emblematic species of coastal marine fishes in the Gulf of Lion, the gilthead seabream *Sparus aurata*, the European seabass *Dicentrarchus labrax* and the salema *Sarpa salpa*. I studied their movements within their seasonal foraging ground in a coastal lagoon (Étang du Prévost) and their migrations from the lagoon to sea at different time scales. All three species were highly resident in the lagoon during the foraging season and all showed inter-annual fidelity to it, demonstrating the importance of lagoon environments in the life cycle of coastal fishes. Using cultured seabream, I developed a method to instrument them with archival (biologging) tags to measure their heart rate while free-swimming. I then demonstrated that measures of cardiac activity can evaluate impacts of environmental factors (warming, hypoxia) on seabream physiology, including tolerance thresholds. I then used this approach on wild seabream, to evaluate cardiac responses to temperature and determine their tolerance thresholds, as a basis to interpret movements in the wild. Temperature seemed to have little influence on patterns of lagoon space use by the seabream during the foraging season. Dominance analysis revealed, however, that temperature was the main trigger for refuge migrations to the sea during summer heat waves and was also the main factor defining when seabream could first recolonise the lagoon after winter at sea. Photoperiod, probably combined with temperature, appeared to be the main trigger for the departure of seabream from the lagoon in autumn, for their breeding migration, which seemed to be confirmed by their extreme synchronization. In general, temperatures that seabream experienced in the lagoon were well within their range of physiological tolerance. Cardiac responses to warming revealed, however, that 29°C was a relevant threshold of upper tolerance which seemed in close agreement with the summer heatwave temperatures that stimulated refuge migrations out to sea. However, no relevant threshold could be deduced from cardiac responses to cooling. Overall, the research demonstrated that an ecophysiology approach holds much promise for understanding the drivers of movements of wild marine fishes.

Keywords: *Sparus aurata*, *Dicentrarchus labrax*, *Sarpa salpa*, movement, home range, migration, acoustic telemetry, residence, site fidelity, ecophysiology, heart rate, temperature, refuge, reproduction, lagoon

Glossaire

RI: Residence Index

PWS: Partial Warm Season

CS: Cold season

FWI: Full Warm Season

TL: Total Length

LT: Longueur Totale

f_H : Heart rate Frequency

ECG: ElectroCardioGram

$\dot{M}O_2$: rate of oxygen uptake

EA: External Acceleration

VARm: Variance of external acceleration

LOE: Loss of Equilibrium

E: East

W: West

M: Mussel farms

C: Center

S: Sea

Publications découlant de ce travail de thèse

Article de recherche publié dans « Journal of Experimental Biology » en premier auteur

-**Mignucci**, A., Bourjea, J., Forget, F., Allal, H., Dutto, G., Gasset, E. and McKenzie, D. J. (2021). Cardiac and behavioural responses to hypoxia and warming in free-swimming gilthead seabream, *Sparus aurata*. Journal of Experimental Biology 224, <https://doi.org/10.1242/jeb.242397> (**Chapitre 3**)

Article de recherche publié dans « Aquaculture Environment Interactions » en co-auteur

-Richard, M., Forget, F., Mignucci, A., Mortreux, S., Patrik Le Gall, Myriam Callier, Andrea M. Weise, Christopher W. McKindsey, Jérôme Bourjea (2020). Farmed bivalve loss due to seabream predation in the French Mediterranean Prevost Lagoon, Aquaculture Environment Interactions

En préparation

-**Mignucci**, A., Forget, F., McKenzie, D.J., McKindsey, C.W., Weise, A., Richard, M., Dutto, G., Villeneuve, R., Derridj, O. and Bourjea, J. (2021). Site fidelity, residence and space utilization of marine fish species in a Mediterranean coastal lagoon, in preparation for *Frontiers in Marine Science* (**Chapitre 2**)

-**Mignucci**, A., McKenzie, D.J., Navarro, T., Forget, F., McKindsey, C.W., Dutto, G., Villeneuve, R., Derridj, O. and Bourjea, J. (2021). Does temperature influence space utilization and migratory movements of fish in coastal lagoons? A case study on the gilthead seabream *Sparus aurata*, in preparation for *Scientific report* (**Chapitre 4**)

Participation à des colloques et conférences

-Invitation dans le cadre du projet GALWAY sous le **groupe de recherche RECHALGO**, à l'institut Maurice Lamontagne, à Rimouski, Canada.

-Participation au **colloque IPHC/MARBEC mélanger pour mieux innover**, à l'IPHC à Strasbourg les 13 et 14 mars 2019.

-Colloque **Moving2gather** spécialisé en analyse et modélisation des mouvements, à Agrocampus Rennes du 11 au 13 mars 2020.

-Présentation de 15 mn à la conférence **Society of Experimental Biology**, en ligne, du 29 Juin au 8 Juillet 2021.

-Participation prochaine au **Colloque d'Ecophysiologie Animale CEPA** à Montpellier les 2-4 novembre 2021

Table des matières

Avant-propos.....	i
Remerciements	ii
Résumé	viii
Abstract	ix
Glossaire.....	x
Publications découlant de ce travail de thèse	xi
Table des illustrations.....	xvii
Table des tableaux	xx
Chapitre 1. Introduction générale.....	1
I.1. Contexte global de l'étude	1
I.1.1. L'écologie spatiale et le paradigme de l'écologie du mouvement.....	1
I.1.2. Pourquoi les animaux se déplacent-ils ?	3
I.1.3. Migration <i>versus</i> sédentarité : deux notions au centre du déplacement des individus.....	3
I.1.4. Quels sont les facteurs interne et externes influençant les déplacements ?.....	8
I.1.5. Comment ces paramètres environnementaux influencent le déplacement des animaux ?	9
I.1.6. Comment étudier les déplacements des poissons ?	10
I.1.7. La multidisciplinarité pour mieux comprendre le déplacement des poissons.....	13
I.1.8. L'intérêt de la fréquence cardiaque en tant qu'indicateur du stress des poissons	17
I.2. Zone d'étude : le golfe du Lion et la lagune du Prévost	18
I.2.1. Les lagunes côtières, un écosystème adapté pour l'étude des mouvements des poissons marins ?	18
I.2.2. La lagune d'étude.....	20
I.3. Les modèles biologiques	21
I.3.1. La daurade royale.....	21
I.3.2. Le loup	24
I.3.3. La saupe	25
I.3.4. Des espèces contrastées.....	27
I.4. Les objectifs de la thèse	28
Chapitre 2. Site fidelity, residence and space utilization of marine fish species in a Mediterranean coastal lagoon.....	32
Résumé	33
II.1. Introduction.....	34
II.2. Materials and methods	36
II.2.1. Study site	36
II.2.2. Experimental design	37
II.2.4. Fish sampling.....	38
II.2.5. Tagging.....	40
II.2.6. Data analysis.....	40
II.2.6.1. Data filtering.....	40

II.2.6.2. Seasonal breakdown of the dataset	40
II.2.6.3. Seasonal residence inside the lagoon complex	41
II.2.6.4. Fidelity within areas in the Prévost lagoon.....	42
II.2.6.5. Home ranges	42
II.2.6.6. Diel home ranges sizes	42
II.2.6.7. Diel and seasonal home range overlaps	43
II.2.6.8. Inter-annual site fidelity.....	43
II.3. Results	43
II.3.1. Seasonal residence inside the lagoon complex	44
II.3.2. Fidelity within areas in the Prévost lagoon.....	46
II.3.3. Space utilization inside the lagoon	46
II.3.3.1. Home ranges	46
II.3.3.2. Seasonal diel Home range size and overlap.....	49
II.3.4. Inter-annual lagoon fidelity	52
II.3.4.1. Site fidelity and capture percentages	52
II.3.4.2. Seasonal home range overlap	53
II.4. Discussion.....	54
II.4.1. Residence and space utilization inside the lagoon during the warm season	55
II.4.2. Spawning migration and overwintering.....	56
II.4.3. Inter-annual fidelity to the lagoon	58
II.5. Conclusions.....	59
II.6. Supplementary materials	61
II.6.1. Tables.....	61
II.6.1. Figures	69
Chapitre 3 Cardiac and behavioural responses to hypoxia and warming in free swimming gilthead seabream, <i>Sparus aurata</i>.....	73
Résumé	74
Chapitre 4. Does temperature influence space utilization and migratory movements of fish in coastal lagoons? A case study on the gilthead seabream <i>Sparus aurata</i>.....	85
Résumé	86
IV.1. Introduction	87
IV.2. Materials and methods	90
IV.2.1. Acoustic monitoring.....	90
IV.2.1.1. Study site, fish capture and acoustic tagging	90
IV.2.1.3. Collection of environmental data	91
IV.2.2. Cardiac responses to temperature in captive seabream	92
IV.2.2.1. Ethical approval.....	92
IV.2.2.2. Animals	92
IV.2.2.3. Surgery	92
IV.2.2.4. Thermal challenges	93
IV.2.2.5. Logger programming and data processing	93
IV.2.3. Data analysis	94
IV.2.3.1. Acoustic telemetry data filtering	94
IV.2.3.2. Residence indexes	94
IV.2.3.3. Temperatures, measured and experienced.....	95
IV.2.3.4. Residence ranking among zones	95
IV.2.3.5. Monthly home range sizes and overlaps	96
IV.2.3.6. Spawning migrations and exchange movements between lagoon and sea.....	96
IV.2.3.7. Dominance analysis of factors triggering migrations.....	96

IV.2.3.8. Cardiac responses to warming and cooling	97
IV.3. Results	98
IV.3.1. Acoustic monitoring	98
IV.3.2. Residence indexes	99
IV.3.3. Temperatures, measured and experienced	100
IV.3.4. Ranking of residence among zones	102
IV.3.5. Monthly home range sizes and overlaps	104
IV.3.6. Migrational movements	106
IV.3.7. Dominance analysis of factors triggering migrations	108
IV.3.8. Thermal tolerance and cardiac responses to temperature	109
IV.4. Discussion	110
IV.4.1. Temperatures and space use in the lagoon	110
IV.4.2. Migrations and their drivers	111
IV.4.2.1. Spawning migrations	111
IV.4.2.2. Stochastic migrations	112
IV.4.3. Interpreting seabream movements against their thermal physiology	114
IV.5. Conclusions and perspectives	116
IV.6. Supplementary materials	117
IV.6.1. Tables	117
IV.6.2. Figures	122
Chapitre 5. Discussion générale et perspectives d'études	126
V.1 Discussion générale	127
V.1.1 Considérations générales	127
V.1.1.1. De la complexité du vivant	127
V.1.1.2. Le besoin d'une approche multidisciplinaire	127
V.1.1.3. La multidisciplinarité, fil rouge de ce travail de thèse	128
V.1.2 Synthèse et discussion des résultats	129
V.1.2.1. Une forte résidence au sein de la lagune	129
V.1.2.2. Et même à fine échelle au sein de la lagune	129
V.1.2.3. Mais une résidence mise à mal par des événements dystrophiques	129
V.1.2.4. Une utilisation de l'espace influencée par les différences de températures intra-lagunaires ?	130
V.1.2.5. Une possible adaptation de certains individus aux fortes températures	130
V.1.2.5. Une tolérance aux extrêmes de température variable selon l'espèce	130
V.1.2.6. La température, potentiel principal déclencheur des migrations de reproduction de la daurade ?	131
V.1.2.7. Ou les migrations des daurades seraient-elles plutôt déclenchées par la combinaison de plusieurs facteurs environnementaux ?	132
V.1.2.8. Une importance moindre de la synchronisation des migrations pour la reproduction du loup et de la saupe	132
V.1.2.9. Les basses températures des lagunes en hiver empêchent-elles les daurades d'y hiverner après la reproduction ?	132
V.1.2.10. Au contraire des loups, probablement grâce à une meilleure tolérance au froid	133
V.1.2.11. Une forte fidélité interannuelle à la lagune	133
V.1.2.12. ...mais probablement sous-évaluée, du fait d'une forte pression de pêche	134
V.1.2.13. Projections dans le cadre du changement climatique	134
V.2. Perspectives d'études	135
V.2.1. Préambule	135
V.2.2. Étendre le réseau d'écoute pour étendre notre connaissance des mouvements	135
V.2.3. L'intérêt direct d'un tel réseau pour ce travail de doctorat	135
V.2.4. Toutes les daurades du golfe du Lion exploitent-elles les lagunes ?	136

V.2.5. Moins se nourrir ou souffrir, faut-il choisir ?	136
V.2.6. La tolérance des poissons aux conditions extrêmes varie-t-elle entre les lagunes ?.....	137
V.2.7. La supposée plasticité phénotypique intra-lagunaire se vérifie-t-elle physiologiquement ?	137
V.2.8. La taille influence-t-elle la tolérance des individus aux hautes températures ?.....	138
V.2.9. Comment obtenir des seuils de tolérance au refroidissement ?	138
V.2.10. L'hypoxie, autre facteur potentiel de mouvement dans les lagunes côtières.....	139
V.2.11. Etudier la physiologie de daurades « estivales » est-il pertinent pour expliquer des comportements hivernaux ?.....	139
V.2.12. Pourquoi ne devrait-il y en avoir que pour la daurade ?	140
V.2.13. Le mot de la fin.....	140
V.3. Supplementary materials	141
Références bibliographiques	149
Appendices	183
Appendice 1 : protocole de test de performance de nage en tunnel extrait du rapport de stage de Théo Navarro.....	183
Appendice 2 : protocole de tolérance extrait du rapport de stage de Théo Navarro.	184

Table des illustrations

Figure I. 1. Schéma illustrant le cadre conceptuel général pour l'écologie du mouvement établi par Nathan et al., 2008.....	2
Figure I. 2. Utilisation de l'espace de Kernel (cercles concentriques gris) et polygones convexes minimums (polygones noirs) d'oiseaux <i>Picathartes oreas</i> dans les forêts de Mbam Minkom au Cameroune, suivis par radio-télémetrie.....	6
Figure I. 3. Schéma du processus d'utilisation de l'espace des animaux.....	8
Figure I. 4. Schéma illustrant le suivi télémetrique d'un poisson côtier au sein d'un réseau d'hydrophones couvrant l'ensemble d'un habitat et les connexions vers les autres environnements...	12
Figure I. 5. Schéma illustrant comment la physiologie d'un poisson marin peut influencer la dynamique des populations d'espèces et la biodiversité des communautés, par le biais de niveaux hiérarchiques d'organisation biologique.	15
Figure I. 6. Carte indiquant la position de la lagune du Prévost au sein du golfe du Lion et sa situation au milieu d'un complexe lagunaire, ainsi que le réseau d'hydrophones utilisé pour cette étude.....	20
Figure I. 7. Dessin d'une daurade royale.....	21
Figure I. 8. Schéma du cycle de vie de la daurade royale entre la mer et les lagunes côtières.	23
Figure I. 9. Schéma d'un loup (Kara & Quignard 2018a).....	24
Figure I. 10. Schéma d'une saupe (Kara & Quignard 2018b).....	25
Figure II. 1. Location of the hydrophones inside the lagoon complex in function of zones.	37
Figure II. 2. Chronogram of the movements of fish in the lagoon complex	39
Figure II. 3. Residence indexes of each species during each season in function of the zone defined in Fig II.1	45
Figure II. 4. Ranking of the residence indexes in the Prévost lagoon between zones (West, East, Center and Mussel farms) of each species during each season in function of the zone defined in Fig II.1.....	46
Figure II. 5. Home ranges of the three species calculated as kernel distributions between warm seasons and the cold season.....	48
Figure II. 6. Home ranges' size derived from 50% and 95% KUD presence probability between day and night for all three species and seasons.....	50
Figure II. 7. Overlap between home range areas for home ranges derived from 50% and 95% KUD between day and night for all three species and seasons.	51
Figure II. 8. Overlap between home range areas, based upon 50% or 95% KUD, between seasons for <i>S. aurata</i> , <i>D. labrax</i> and <i>S. salpa</i>	53
Figure II.S. 1. Total lengths of tagged individuals.....	69
Figure II.S. 2. Individual home ranges of two fish per species per seasons calculated as kernel distributions.....	70

Figure II.S. 3. Departure (n=78) and return (n=76) density of tagged salema in and out of the Prévost lagoon in function of the time difference between movement time and sunrise time.....	71
Figure II.S. 4. Departure (n=78) and return (n=76) density of tagged salema in and out of the Prévost lagoon in function of the time difference between movement time and sunrise time.....	72
Figure IV. 1. Location of the hydrophones inside the lagoon complex in function of zones.....	90
Figure IV. 2. Chronogram of the movements of fish in the lagoon complex (A) aligned with the measured daily temperatures in the defined zones in Fig IV.1 (B)	98
Figure IV. 3. Residence indexes of seabream in each zone as a function of calendar month (A), aligned with the monthly means of the measured temperature in each zone (B).....	100
Figure IV. 4. (A) Monthly means of the measured temperature in each zones aligned with (B) the monthly mean of experienced temperature by each fish in every zones.	102
Figure IV. 5. Ranking of the residence indexes in the Prévost lagoon between zones (Out of network, West, East, Center, Mussel farms and Other zones) during each month in function of the zone defined in Fig IV.1.	103
Figure IV. 6. Home ranges' size derived from 50% and 95% KUD presence probability between months.	104
Figure IV. 7. Overlap between home range areas for home ranges derived from 50% and 95% KUD between consecutive months	105
Figure IV. 8. Spawning departures and returns (A) and stochastic migrations (B) movements density between the lagoon and the sea in function of time and temperature variations over time.....	107
Figure IV. 9. Spawning departures and returns (A) and stochastic migrations (B) movements density between the lagoon and the sea in function of temperature variations and heart rate of seabream during warming and cooling trials in function of temperature	108
Figure IV.S. 1. Monthly means of the measured temperature in each zones	122
Figure IV.S. 2. Ranking of the residence indexes in the Prévost lagoon between zones (Out of network, West, East, Center, Mussel farms and other zones) during each month in function of the zone defined in Fig IV.1	123
Figure IV.S. 3. Home ranges of seabream calculated as kernel distributions between months.	124
Figure IV.S. 4. Stochastic migrations (A) and spawning departures and returns (B) movements density between the lagoon and the sea in function of time and wind force and direction variations over time	125
Figure V.S. 1. Dessin de l'implantation des capteurs cardiaques dans la cavité péritonéale des daurades royales, au plus proche du péricarde	141
Figure V.S. 2. Carte complète du réseau du réseau d'hydrophones (n=217) mis en place dans le cadre du projet CONNECT-MED (MARBEC-IFREMER) ainsi que du réseau des partenaires.	142

Figure V.S. 3. Carte complète du réseau du réseau d'hydrophones mis en place au sein du golfe du Lion mis en place dans le cadre du projet CONNECT-MED (MARBEC-IFREMER) ainsi que du réseau des partenaires.	143
Figure V.S. 4. Pourcentage de chaque espèce marquée (n=587) dans le golfe du Lion dans le cadre du projet CONNECT-MED.....	144
Figure V.S. 5. Nombre de daurades marquées (n=387) dans le golfe du Lion dans le cadre du projet CONNECT-MED. « Repro » fait référence aux sites de reproduction présumés des daurades.....	145
Figure V.S. 6. Nombre de loups marqués (n=107) dans le golfe du Lion dans le cadre du projet CONNECT-MED. « Repro » fait référence aux sites de reproduction présumés des loups.	146
Figure V.S. 7. Nombre de saupes marquées (n=107) dans le golfe du Lion dans le cadre du projet CONNECT-MED. « Repro » fait référence aux sites de reproduction présumés des saupes.	147
Figure V.S. 8. Représentation schématique du tunnel de nage, aussi appelé respiromètre de nage....	148

Table des tableaux

Table I. 1. Résumé comparatif des caractéristiques écologiques des trois espèces d'étude ainsi que leur part respective des débarquements de pêche artisanale dans le Golfe du lion en 2018.....	27
Table II. 1. Percentages of inter-seasonal fidelity to the lagoon for each species between their Partial Warm Season (PWS) and next two seasons (FWS = Full Warm Season; CS = Cold Season).	52
Table II.S. 1. Monitoring data for each individual of each species	61
Table II.S. 2. 50% and 95% KUD derived home ranges' sizes for all species and seasons. Values are in km ²	68
Table IV. 1. Elements of mean ($\pm$ SD) heart rate (fH, beats min ⁻¹) of <i>Sparus aurata</i> fitted with biologging tags and exposed to either warming or cooling while free-swimming in a holding tank.....	109
Table IV.S. 1. Monitoring data for each individual.....	117
Table IV.S. 2. Overlap between home range areas for home ranges derived from 50% (in blue) and 95% (in red) KUD between months months (mean $\pm$ SD)	120
Table IV.S. 3. Conditional dominance coefficients between environmental parameters triggering migration movements	121

Chapitre 1.

Introduction générale



I.1. Contexte global de l'étude

I.1.1. L'écologie spatiale et le paradigme de l'écologie du mouvement

La plupart des processus écologiques, comme les mouvements, l'environnement ou encore la distribution des espèces, sont structurés spatialement et hétérogènes à différents niveaux d'échelle (Wiens, 1989 ; Tilman & Kareiva, 1997). La nature des structures spatiales résultantes, souvent complexes, est un déterminant de la dynamique des populations (Kendall & Fox, 1998). Finalement, cette structuration spatiale conditionne l'environnement physique dans lequel se trouve un organisme, l'accès aux ressources, la qualité de l'habitat et affecte par conséquent sa survie et sa reproduction. Elle a des impacts profonds sur les populations, les communautés écologiques et la fonction des écosystèmes (Collinge, 2010). L'étude de ces phénomènes relève du domaine de l'écologie spatiale dont l'objectif est de relier structures spatiales et dynamique des populations et des communautés. Elle rassemble à la fois les concepts de l'écologie du paysage et de l'écologie des populations et des communautés (Collinge, 2010 ; Dalleau, 2013).

De plus, lorsque les espèces considérées sont fortement mobiles, les comportements d'utilisation de l'espace prennent une importance capitale dans la structuration spatiale des populations qui est abordée par le paradigme de l'écologie du mouvement, défini pour la première fois par Nathan et al. (2008), en proposant un cadre d'étude unificateur dérivé de paradigmes existants, qui relie les études théoriques et empiriques du mouvement animal afin d'en dégager de nouvelles hypothèses. Les récents progrès technologiques ont permis le passage d'une étude eulérienne du mouvement qui quantifiait la distribution des populations à une approche lagrangienne centrée sur l'individu (Turchin, 1998). Ce paradigme repose notamment sur le concept de phase de mouvement : comme l'ADN, identifier une séquence de nucléotides qui constitue un segment d'ADN fonctionnellement pertinent est analogue à l'identification d'une phase de mouvement durant laquelle un ensemble particulier d'objectifs est rempli. Ce concept fournit le lien essentiel entre les modèles de mouvement et leurs processus sous-jacents.

Le paradigme de l'écologie du mouvement cherche à répondre aux quatre questions fondamentales suivantes : (i) pourquoi bouger ? (ii) comment bouger ? (iii) quand et où se déplacer ? et (iv) quelles sont les conséquences écologiques du mouvement ? Le principal challenge en répondant à ces questions est d'élucider les causes immédiates et ultimes (évolution) responsables des trajectoires observées. Il permet ainsi d'explorer les causes, les mécanismes et les modèles du mouvement, et devrait faciliter la compréhension des conséquences du mouvement sur l'écologie et l'évolution des individus, des populations et des communautés. Ce paradigme est illustré en figure I.1.

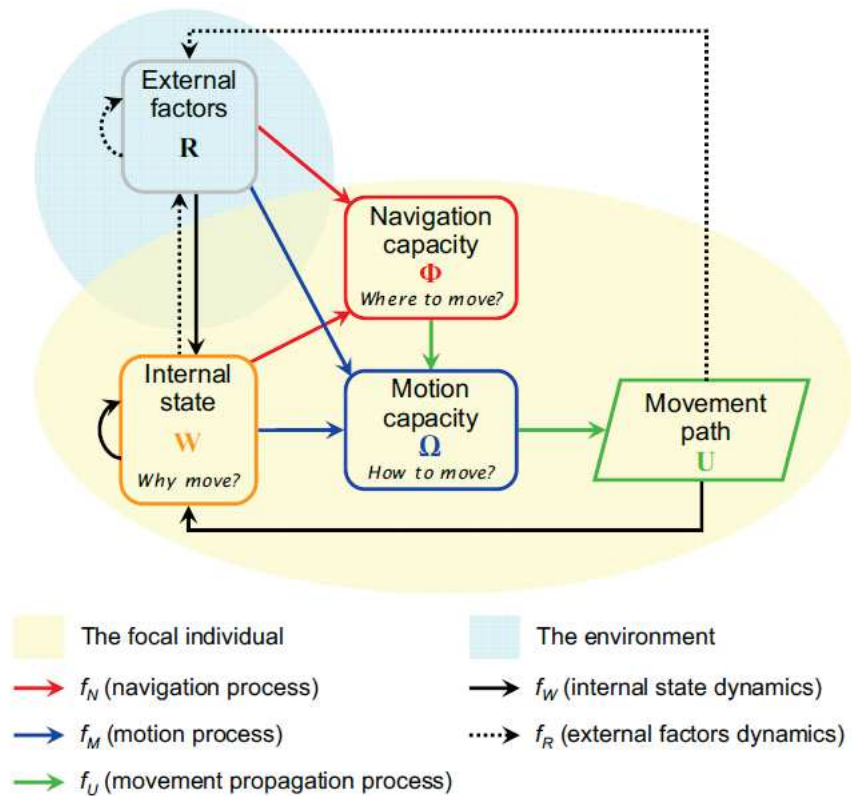


Figure I. 1. Schéma illustrant le cadre conceptuel général pour l'écologie du mouvement établi par Nathan et al., 2008

Il est caractérisé par un individu central soumis à trois composantes : une capacité de mouvement, une capacité de navigation et un état interne. Une quatrième composante, les facteurs externes, représente tous les aspects de l'environnement abiotique et biotique influençant le mouvement (Fig I.1). Toutes ces composantes affectent l'individu central qui en réponse se déplace. La relocalisation de l'individu, en retour, va modifier les composantes décrites précédemment et c'est cette boucle de rétroaction qui conditionne la dynamique de mouvement de l'individu.

La capacité de mouvement d'un individu représente sa capacité à se déplacer de diverses manières ou modes, reflétant ses aptitudes à effectuer une locomotion autopropulsée ou bien véhiculée à l'aide d'un moyen de transport extérieur. La capacité de mouvement répond donc à la question « comment se déplacer ». De nombreux organismes obtiennent, traitent et utilisent des informations externes. La capacité de navigation (" quand et où se déplacer ? ") rend compte de la capacité à s'orienter dans l'espace et/ou dans le temps, en choisissant où (direction et position) et/ou quand (départ et arrêt) se déplacer. Cependant tout mouvement est à la base initié par un besoin fondamental indispensable à la survie de l'individu. La question "pourquoi bouger" est donc la première qu'il convient de se poser, et cette

question est répondue par l'état interne de l'individu, qui désigne son état physiologique et, le cas échéant, son état psychologique et qui le pousse à atteindre un ou plusieurs objectifs.

I.1.2. Pourquoi les animaux se déplacent-ils ?

Comprendre pourquoi les individus se déplacent à travers leur environnement est fondamental afin de mieux interpréter les processus écologiques et évolutifs, du comportement individuel à la dynamique des populations, communautés et écosystèmes (Bowler & Benton, 2005 ; Nathan et al., 2008 ; Clobert et al., 2009 ; Bauer & Hoyer, 2014 ; Cote et al., 2017). Il est communément admis que les 3 grandes fonctions du mouvement sont les suivantes : les organismes se déplacent afin de : (1) satisfaire leurs besoins élémentaires immédiats comme se nourrir (foraging), (2) relocaliser leur domaine vital en réponse à des stimuli sociaux ou environnementaux (dispersion), ou (3) fuir des conditions temporairement défavorables aux individus qui pourraient compromettre leur croissance ou même leur survie, de par des aller retours entre deux aires distinctes (migrations) (Cote et al., 2017).

I.1.3. Migration *versus* sédentarité : deux notions au centre du déplacement des individus

Définition du domaine vital

Ces différents types de mouvements issus des fonctions fondamentales précédemment décrites se décrivent à des échelles spatio-temporelles différentes et ont des niveaux d'implication différents. Typiquement, la phase alimentaire implique des mouvements fréquents et de courte distance pour localiser des proies au sein d'un domaine vital, domaine qui relève généralement de l'échelle spatiale d'étude du mouvement des animaux (Börger et al., 2008). Le domaine vital se définit comme l'aire qu'un animal fréquente et qui suffit à répondre à ses besoins primaires comme se nourrir, dormir ou se reproduire (Samuel et al., 1985 ; Börger et al., 2008). Il est déterminé par un grand nombre d'unités de mouvement (pas, battements d'ailes, de queues etc, Moorcroft et al., 2006) dans un environnement délimité. Chaque unité de mouvement résulte de rétroactions entre l'animal en mouvement et son état interne ainsi que l'environnement externe auquel il fait face (Börger et al., 2008).

Darwin en 1861 a dit le premier qu'il « *convient de noter que la plupart des animaux et des plantes restent dans leurs domaines et n'errent pas inutilement ; nous le constatons même chez les oiseaux migrateurs, qui reviennent presque toujours au même endroit* ». Darwin (1861) a alors mis en évidence une caractéristique fondamentale du mouvement animal : de nombreux animaux limitent leurs déplacements à leurs domaines vitaux spécifiques (Burt, 1943 ; White & Garrot, 1990) qui sont beaucoup plus petits que ce que l'on pourrait attendre au vu des niveaux de mobilité observés. Ce

comportement d'utilisation d'un espace restreint se distingue avant tout par une importante résidence de l'animal dans cet espace tout au long de son cycle de vie (Burt, 1943, Powell & Mitchell, 2012) et a des conséquences fondamentales sur de nombreux processus écologiques, tels que la distribution et l'abondance des organismes, la régulation des populations (Gautestad & Mysterud, 2005 ; Wang & Grimm, 2007), la sélection de l'habitat (Rhodes et al., 2005), la dynamique proie-prédateur (Lewis & Murray, 1993), les processus de transport biologique et la structure des communautés (Fagan et al., 2007), ou la propagation des infections (Kenkre et al., 2007). Ces animaux sont familiers avec les zones où ils vivent et connaissent l'emplacement des ressources, les voies de fuite et les partenaires potentiels.

Comment quantifier un domaine vital ?

La définition intuitive du domaine vital donnée par Burt (1943) a été remplacée par la définition statistique décrite ci-dessous. La plupart des méthodes de détermination du domaine vital le définissent comme une région de probabilité de présence à pourcentage fixe (généralement 95 %), obtenue à partir de la fonction de distribution de l'utilisation de l'espace de l'animal (Van Winkle, 1975). Le terme fonction de distribution de l'utilisation de l'espace fait référence à la distribution (généralement bidimensionnelle) de la fréquence relative de l'emplacement d'un animal dans le temps. Les méthodes de détermination du domaine vital peuvent être divisées en trois classes : (a) polygone, (b) centre d'activité, et (c) non paramétrique (Worton, 1987).

Les méthodes polygonales ne donnent que l'étendue du domaine vital de l'animal, tandis que les méthodes (b) et (c) donnent également l'intensité de l'utilisation à l'intérieur de l'aire de répartition. Dans les méthodes polygonales, les emplacements périphériques d'un animal sont joints par une règle de connexion pour déterminer le domaine vital. La méthode la plus simple et la plus populaire est celle du polygone convexe moyen (MCP, Minimum Convex Polygon, Mohr, 1947 ; Tinkle et al., 1962 ; Bearder & Martin, 1980 ; Schoener, 1981), c'est à dire un polygone dont tous les angles internes ne dépassant pas 180 degrés. Le polygone est appelé minimum car il s'agit du polygone convexe de plus petite surface contenant tous les points de points de localisation. Il est intéressant car il est facile à évaluer à la main. Cependant, en vertu de sa simplicité, il possède de nombreuses propriétés indésirables, comme sa forte corrélation avec la taille de l'échantillonnage, où le fait qu'il puisse inclure des zones qui ne sont quasi pas exploitées (Fig I.2)

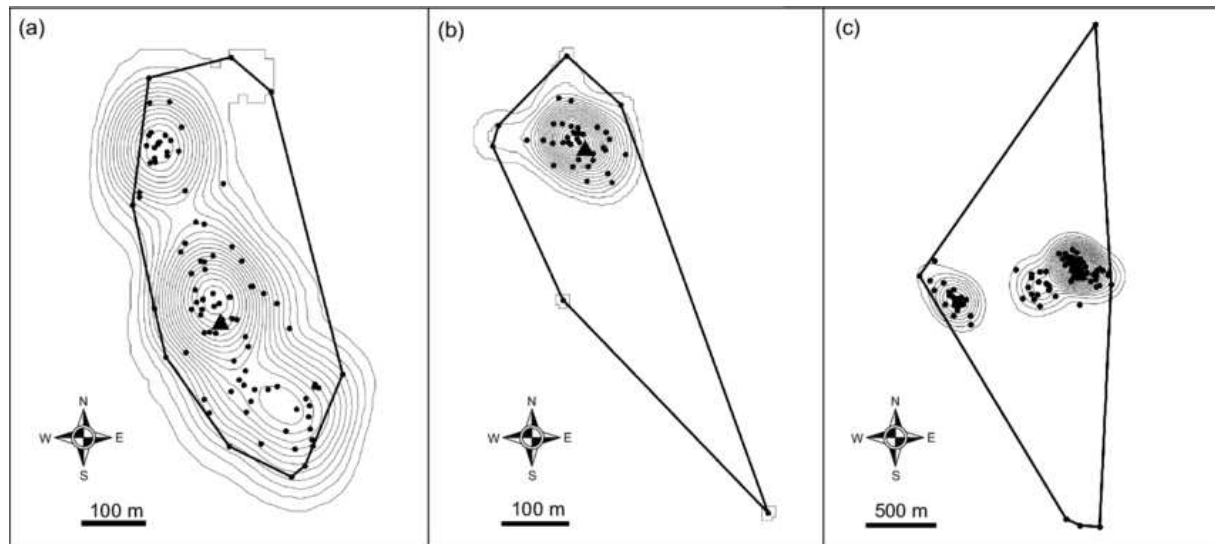
Hayne (1949) a introduit pour la première fois la notion de centre d'activité comme le centre de l'emplacement du domaine vital de campagnols, ce centre d'activité était défini comme le point situé à la coordonnée moyenne x et à la coordonnée moyenne y . Hayne était bien conscient que ce centre n'avait généralement que peu ou pas de signification biologique, il a alors combiné les rayons de recapture des mâles et des femelles séparément pour mesurer comment la population se répartissait autour de leurs centres d'activité respectifs. Le rayon de recapture est la distance entre le centre apparent d'activité et le point de capture. Les fréquences de recapture dans les zones, obtenues en partitionnant les rayons de

recapture, ont été calculées pour les deux sexes. Ceci a donné la répartition de l'utilisation de l'espace en termes de probabilités d'incidence par anneaux concentriques (ou régions).

Si cette méthode est plus informative que le MCP, les estimateurs les plus robustes de la distribution de l'utilisation de l'espace sont les méthodes qui ne supposent aucune distribution sous-jacente des localisations, à savoir les méthodes non-paramétriques (Worton, 1987). Parmi ces méthodes la plus répandue et la méthode dite de Kernel. Supposons que nous ayons un échantillon aléatoire de points provenant d'une distribution inconnue. La densité de cette distribution doit être estimée sans faire d'hypothèse sur sa forme. Puisque les points sont des points d'échantillon, on peut les considérer comme ayant une distribution de probabilité associée à chacun d'entre eux. Ainsi, un point échantillon peut être visualisé avec une fonction de densité lui étant associée. Si nous combinons ensuite toutes ces distributions individuelles, nous obtenons une distribution de mélange (voir Everitt & Hand, 1981). Cette distribution de mélange est utilisée pour estimer la fonction de densité de probabilité. Soit ($x_1, x_2, \dots, x_n$) des échantillons indépendants et identiquement distribués tirés d'une certaine distribution univariée avec une densité inconnue f en tout point donné x . Nous sommes intéressés par l'estimation de la forme de cette fonction f . Son estimateur de densité de Kernel est :

$$\hat{f}_h(x) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n K_h(x - x_i) = \frac{1}{nh} \sum_{i=1}^n K\left(\frac{x - x_i}{h}\right)$$

où K est la fonction dite de Kernel, une fonction non négative (Uniforme, Gaussienne, Logistique...), et h le paramètre de lissage, qui permet en l'ajustant de mettre en évidence différents aspects des données. Cette méthode permet de discrétiser la distribution spatiale des individus en fonction de plusieurs niveaux de probabilités de présence. Typiquement, cette distribution prend la forme d'aires concentriques de répartition, centrées autour des centres d'activité qui sont typiquement la distribution des individus à 95% de probabilité de présence (Fig I.2).



*Figure I. 2. Utilisation de l'espace de Kernel (cercles concentriques gris) et polygones convexes minimums (polygones noirs) d'oiseaux *Picathartes oreas* dans les forêts de Mbam Minkom au Cameroune, suivis par radio-télémetrie (Awa, Burgess & Norris, 2009). Les domaines vitaux issus de l'utilisation de l'espace de Kernel sont affichés par isoplèthes de 5 à 95 % de probabilité de présence, par incréments de 5 %. Les points représentent les détections des oiseaux et les triangles les sites de nidification.*

Définition de la migration

La réalisation de ces fonctions fondamentales, comme s'alimenter ou se reproduire, ne se faisant pas forcément au même endroit, des domaines vitaux saisonniers ou liés aux fonctions peuvent alors être déterminés s'ils s'avèrent pertinents pour l'espèce. Dans ces cas-là, les individus doivent effectuer des mouvements dits de migration entre ces différents domaines vitaux afin d'accomplir les besoins primaires associés. La principale caractéristique qui différencie la migration des autres mouvements est qu'elle implique le départ d'un individu de son domaine vital, contrairement aux déplacements observés au sein de ce domaine vital (alimentaires par exemple).

Les migrations entre les sites d'alimentation vers des domaines vitaux propices à la reproduction est un comportement commun à de nombreux groupes taxonomiques, des invertébrés aux grands mammifères, et sont les migrations les plus connues et décrites (Dingle & Drake, 2007). Chez les animaux marins, les exemples les plus emblématiques sont les migrations des saumons de l'Atlantique et du Pacifique depuis leurs sites d'alimentation en mer vers la rivière où ils ont vu le jour pour se reproduire (McCormick et al., 1998), ou les migrations des baleines à bosse, mammifères qui effectuent les plus grandes migrations (8500 km, Rasmussen et al., 2007 ; Stevick et al., 2011) de leurs sites d'alimentation situés aux pôles jusqu'à leur lieux de reproduction sous les tropiques. Le succès reproducteur des espèces dont le cycle de vie se résume à ces allers-retours entre lieux d'alimentation et de reproduction dépend fortement du temps passé sur leur site d'alimentation puisque c'est là que se déroule la majeure partie

de leur croissance (Able et al., 2014). Aussi, malgré les distances parfois spectaculaires parcourues par ces animaux, la plupart font preuve de fidélité de site, c'est-à-dire qu'ils sont capables de revenir au même domaine vital, que ce soit celui dédié à la reproduction ou à l'alimentation (Greenwood, 1980). L'ubiquité de la fidélité des animaux à certaines zones spatiales suggère qu'il s'agit d'une stratégie adaptative évolutive dans laquelle les individus tirent avantage de la familiarité avec leur environnement physique et social (Piper, 2011). Les avantages de la fidélité de site comprennent l'acquisition efficace des ressources (Olsson & Brown, 2010), la dissuasion des concurrents pour les ressources (c'est-à-dire "l'avantage du résident", Jakobsson, 1988), l'efficacité des mouvements et l'utilisation des micro-environnements (Vlasak, 2006), l'évitement efficace des prédateurs (Brown, 2001) et la diminution des conflits avec les voisins (Stamps, 1987). Dans tous les cas, la migration a souvent lieu entre des habitats dont la qualité varie de manière asynchrone et le déplacement permet alors leur exploitation lorsqu'ils sont favorables. Il peut donc y avoir un aspect anticipatif (préemptif) aux migrations dédiées à la reproduction (Crossin, 2009).

Au contraire, lorsque les conditions environnementales ou la présence de prédateurs compromettent la survie d'un individu, ce dernier peut être amené à effectuer une migration dite de refuge vers un autre domaine vital afin d'y échapper (Shaw, 2016). Ces migrations de refuge n'ont donc pas le caractère prévisible et inéluctable des migrations de reproduction mais surviennent suite à un événement soudain et aléatoire. A l'instar des migrations pour se reproduire, les animaux qui effectuent les migrations de refuge ont aussi un domaine vital où se déroule la majeure partie de l'alimentation, qu'ils doivent cependant quitter quand les conditions deviennent défavorables voire dangereuses pour leur survie (Shaw, 2016).

A l'inverse des domaines vitaux qui sont la résultante de déplacements à échelle spatiale limitée, les migrations sont des déplacements à échelle spatiale illimitée et limités dans le temps. Il n'existe donc pas de métriques spécifiques à ce type de déplacement comme les fonctions de Kernel pour les domaines vitaux.

I.1.4. Quels sont les facteurs interne et externes influençant les déplacements ?

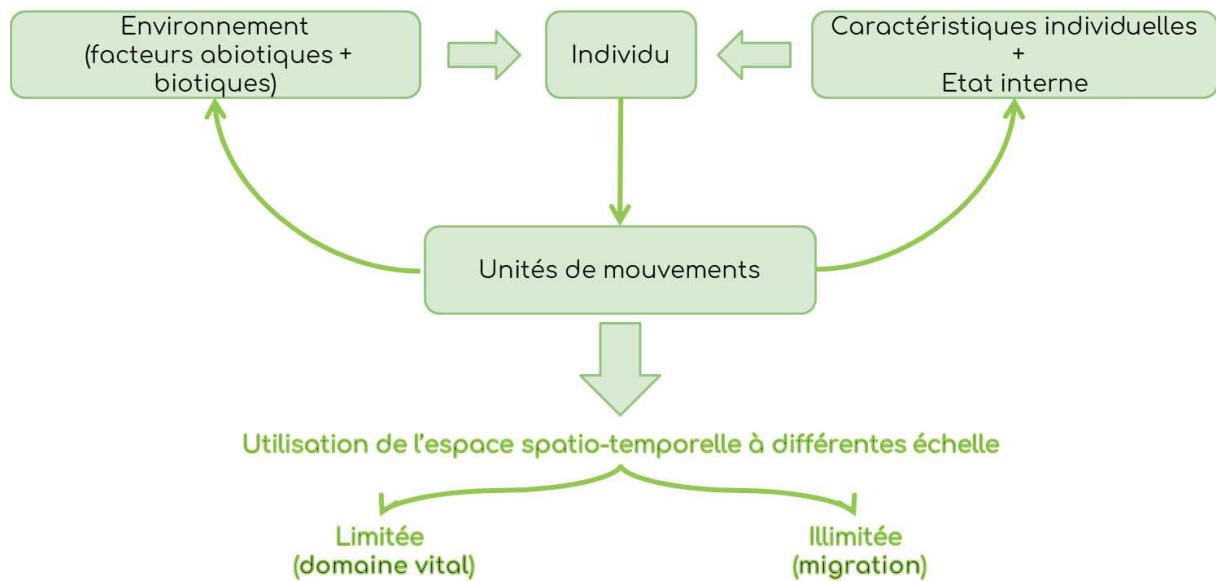


Figure I. 3. Schéma du processus d'utilisation de l'espace des animaux (Börger et al., 2008).

La figure I.3 résume les principales composantes de la dynamique de mouvement des animaux migrateurs. Ces individus sont d'une part soumis à des facteurs environnementaux extérieurs, une combinaison de facteurs biotiques et abiotiques (Swingland & Greenwood, 1983 ; Forman, 1995 ; Turchin, 1998 ; Nathan et al., 2008), ainsi qu'à leur état physiologique, ou état interne. Ces deux composantes ont été décrites précédemment et font parti du paradigme de l'écologie du mouvement de Nathan et al. (2008). Comme illustré dans la figure I.3, ces deux composantes influencent directement l'individu qui va alors se déplacer par unités de mouvements. Ces unités de mouvement par rétroaction vont également modifier l'environnement et l'état interne de l'individu. Les mouvements de l'individu vont se décliner soit à une échelle limitée dans l'espace (domaine vital) ou illimitée (migrations).

L'état interne peut parfois se résumer à des caractéristiques individuelles, comme sa condition physique ou son niveau de réserves énergétiques internes. Ces caractéristiques peuvent déclencher des migrations, notamment pour les espèces qui migrent pour se reproduire comme le saumon et les tortues de mer (Thorpe, 1994 ; Hays, 2000). La condition corporelle peut également être importante pour les espèces qui migrent vers des refuges car elle peut dépendre du niveau des réserves énergétiques individuelles (Brodersen et al., 2008).

Au sein même du domaine vital, les facteurs abiotiques à l'origine du mouvement peuvent être multiples, comme la concentration en nourriture pour les mouvements liés à l'alimentation (renard arctique *Alopex lagopus*, Frafjord & Prestrud, 1992), la recherche de partenaires pour les mouvements

liés à la reproduction (saumon rouge *Oncorhynchus nerka*, Rich et al., 2006) ou l'évitement de prédateurs (ours noir *Ursus americanus*, Stilfried et al., 2015).

Mais globalement ces déplacements sont connus pour être fortement influencés, directement ou indirectement par l'environnement (Nathan et al., 2008, Goossens et al., 2020). La taille, l'emplacement et la forme des domaines vitaux sont façonnés au moins en partie par la combinaison de plusieurs variables environnementales (O'Brien, 1983, Börger et al., 2006). Par exemple, la perche du Nil *Lates niloticus* relocalise son domaine vital en fonction de la température de l'eau et de la concentration en oxygène (Nyboer & Chapman, 2013). Dans les grands processus de migration, la variation de la photopériode, c'est-à-dire de la durée du jour au cours d'une année, est couramment utilisée comme indice pour les migrations vers les zones de refuge pour les oiseaux des régions tempérées du globe (Berthold, 2001). Bien que la photopériode puisse être à l'origine de vastes changements dans les cycles de vie associés à la migration, la date spécifique de départ est souvent plus étroitement corrélée à la température locale pour les migrations des oiseaux (Jenni & Kéry, 2003 ; Van Buskirk et al., 2009), les insectes (Chapman et al., 2015), les amphibiens (Beebe, 1996) et les poissons marins (Ibáñez & Gutiérrez Benítez, 2004) en région tempérée. Sous les tropiques, les changements dans les régimes des précipitations déclenchent souvent par exemple la migration des insectes (Srygley et al., 2010), des oiseaux (Studds & Marra, 2011), des mammifères (Boone et al., 2006) et des poissons marins (de Magalhães Lopes et al., 2018).

I.1.5. Comment ces paramètres environnementaux influencent le déplacement des animaux ?

Comme illustré sur la figure I.1, les signaux environnementaux agissent directement sur l'état interne des individus. Cet état interne va conditionner la prise de décision individuelle en matière de mouvement et déterminer sa volonté de maximiser les bénéfices par rapport aux coûts. L'état général de l'organisme et la physiologie métabolique et hormonale sous-tendent mécaniquement cet état interne. Ces déterminants physiologiques sont étroitement, et souvent génétiquement, liés les uns aux autres et sont donc essentiels à la compréhension mécanistique du mouvement (Goossens et al., 2020). Les poissons par exemple, en tant qu'ectothermes, thermorégulent souvent en se déplaçant (Ward et al., 2010). Relocaliser leurs domaines vitaux peut constituer une stratégie pour faire face aux conditions changeantes et permettre à certaines espèces ou populations de réduire ou d'atténuer les impacts délétères des températures environnementales changeantes (Ward et al., 2010 ; Johansen et al., 2014). Les poissons peuvent utiliser le mouvement pour maintenir une température interne qui s'approche de leurs températures optimales (Neill et al., 1972 ; Schurmann & Steffensen, 1991), ce qui peut réduire les coûts énergétiques quotidiens (Killen, 2014) et ainsi conduire à une augmentation de la performance, de la forme physique et de la survie (Nay et al., 2015).

Dans le cas des migrations de refuge, les contraintes exercées par l'environnement sur les animaux agissent directement en déclenchant une réaction physiologique de stress qui a de grandes conséquences si le stress est maintenu à un niveau élevé (stress chronique, Romero, 2004). La production d'hormones de stress est une étape physiologique clé dans l'équilibre de la dépense d'énergie, et facilite la capacité d'un individu à survivre à l'exposition à un facteur de stress (McEwen & Wingfield, 2003 ; Romero & Butler, 2007). Si cette réponse est efficace en présence de facteurs de stress à court terme, des niveaux de stress chroniques peuvent entraîner divers dysfonctionnements pathologiques (Romero, 2004 ; Romero & Butler, 2007) qui sur le long terme peuvent menacer la survie de l'individu. Par conséquent, sur des périodes prolongées, la libération chronique d'hormones doit être minimisée pour réduire les effets délétères (McEwen & Wingfield, 2003). Les animaux limitent l'exposition chronique aux facteurs de stress par trois types de réponses comportementales possibles (Ramenofsky & Wingfield, 2007): (1) l'individu adopte un comportement de fuite pour s'éloigner de la perturbation ; (2) l'individu reste dans la zone, mais identifie et utilise un refuge pour éviter la perturbation ; et (3) l'individu identifie et utilise un refuge, mais se déplace en dehors du refuge pendant les périodes de non perturbation. Certaines études ont suggéré que l'utilisation des refuges est généralement temporaire et que l'utilisation normale de l'espace se poursuit une fois la perturbation passée (Ramenofsky & Wingfield, 2007). La mesure dans laquelle l'état physiologique influence le moment et la durée du comportement de refuge est mal comprise, malgré son importance potentielle pour prédire quand, où et pendant combien de temps le comportement de refuge se produira (Jachowski et al., 2012).

A l'inverse des migrations de refuge, la migration pour la reproduction est prévisible et chronique (Dingle & Drake, 2007). Le moment de la migration est en partie déterminé par la génétique (Berthold, 1996) et les biorythmes circadiens ; cependant, l'environnement exerce une influence supplémentaire sur la migration (Richardson, 1990). Ensemble, les indices biotiques et abiotiques se combinent pour contrôler le système endocrinien des animaux migrants, qui régule les changements physiologiques (métabolisme), condition corporelle et morphologiques (atrophie de certains organes, hypertrophie des muscles...) nécessaires pour préparer le départ, le voyage et l'arrivée (Lennox et al., 2016). La préparation à la migration commence avant le départ et permet de s'assurer que les réserves énergétiques sont suffisantes pour le voyage (Ramenofsky & Wingfield, 2007). Par conséquent, le départ est influencé en partie par la quantité/qualité des réserves énergétiques et la condition physique de l'individu (Brodersen et al., 2008).

I.1.6. Comment étudier les déplacements des poissons ?

Etudier les domaines vitaux des animaux et leurs migrations repose tout d'abord sur la capacité des scientifiques à quantifier leurs mouvements. Depuis le début des années 90, l'essor fulgurant du Global Positioning System (GPS) couplé avec l'emploi de multi-capteurs a révolutionné le suivi des

mouvements d'animaux terrestres (Kays et al., 2015). L'emploi de cette technologie n'est pas aussi aisé dans le milieu marin, de par l'incapacité des ondes GPS à progresser dans l'eau et du fait des caractéristiques du milieu (liquide, salé et sous pression). Néanmoins le GPS a été utilisé avec succès pour suivre les migrations de la mégafaune marine faisant surface par intermittence comme les tortues marines (Schofield et al., 2007) et les mammifères marins (McIntyre, 2014). Des développements technologiques ont permis cependant d'étudier les mouvements des grands poissons pélagiques (Block et al., 2001) en exploitant d'autres systèmes de positionnement. Les limites de ces approches sont essentiellement liées à la taille des instruments fixés sur ces animaux et à la faible précision dans la reconstruction de la position (Wilson et al., 2007).

Depuis les années 1970, un certain nombre d'innovations ont popularisé l'emploi de la télémétrie acoustique pour suivre les mouvements de poissons dans leur environnement naturel (Cooke et al., 2008). Les approches de télémétrie acoustique reposent sur l'emploi d'émetteurs acoustiques implantés à l'extérieur ou à l'intérieur d'un individu et qui émettent des signaux ultrasoniques codés qui traversent l'eau et sont enregistrés par des récepteurs appelés hydrophones (Fig I.4, Heupel & Webber, 2012 ; Whoriskey & Hindell, 2016). La télémétrie acoustique est particulièrement adaptée au suivi des mouvements de poissons démersaux côtiers car la miniaturisation des émetteurs acoustiques permet l'implantation intra-péritonéale même chez les juvéniles de certaines espèces (McMickael et al., 2010). Grâce à un réseau d'hydrophones adéquat (Fig I.4, Heupel et al., 2006), cette méthode s'est avérée efficace pour estimer la taille de domaines vitaux à fine échelle (Espinoza et al., 2011) et mettre en évidence les schémas de déplacements de nombreuses espèces de poissons démersaux (*e.g.* Behrmann-Godel & Eckmann 2003 ; English et al., 2005 ; Hayden et al., 2014 ; Doyle et al., 2017).

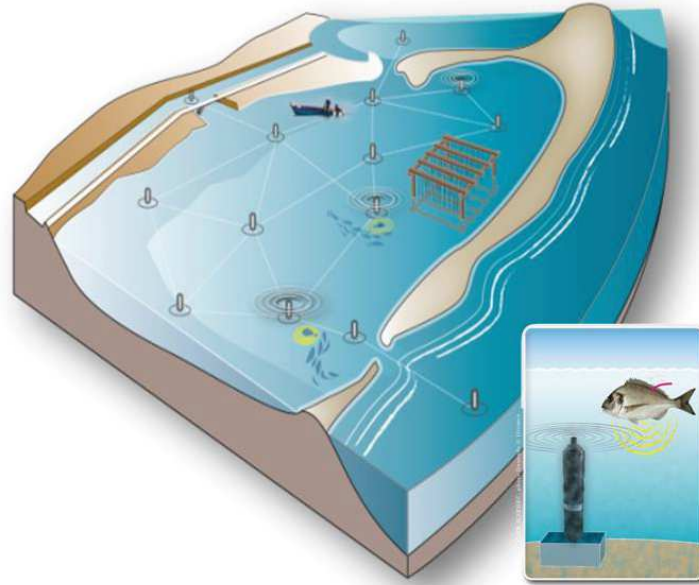


Figure I. 4. Schéma illustrant le suivi télémétrique d'un poisson côtier au sein d'un réseau d'hydrophones couvrant l'ensemble d'un habitat et les connexions vers les autres environnements.
©P. Lopez/Marbec

Malgré la popularité grandissante de la télémétrie acoustique, les études portant sur le suivi d'espèces multiples par télémétrie acoustique sont relativement rares (Nash et al., 2013 ; Henninger et al., 2020). Le suivi multi-espèces est pourtant particulièrement pertinent pour identifier les hotspots de conservation car si une zone est occupée intensivement par plusieurs espèces aux modes de vie très différents, elle est susceptible de revêtir une importance écologique particulière (Raymond et al., 2015 ; Lea et al., 2016) que les décideurs pourront alors choisir de protéger grâce à un plan de gestion adapté (Pendoley et al., 2014 ; Osgood & Baum, 2015 ; Mouillot et al., 2016). En ce but, suivre plusieurs espèces aux écologies contrastées permettra de mettre en évidence tous les services éologiques rendus par un milieu en particulier. En effet, comme cité précédemment, si les principales motivations de mouvements d'une espèce est s'alimenter et se reproduire, on peut s'attendre à ce que des espèces aux écologies trophiques et reproductive contrastées aient des schémas d'utilisation de l'espace et de migrations différents. Caractériser ces différents schémas de déplacements au sein d'un même environnement permettra de décrire le plus globalement possible l'importance d'un écosystème pour une large communauté d'espèces.

Jusqu'à présent, la majorité des études télémétriques portant sur le déplacement des poissons ont été soit observationnelles (décrivant des patrons d'utilisation de l'espace), soit corrélationnelles (explorant les relations entre les facteurs environnementaux et les déplacements, Cooke et al., 2008). Cependant, la

plupart de ces approches ne permettent pas de tester des hypothèses sur les mécanismes à l'origine des impacts des variables environnementales sur les déplacements (Cooke et al., 2008). La télémétrie seule ne permettra jamais de comprendre complètement la biologie de la migration des poissons, mais en intégrant la télémétrie acoustique à d'autres disciplines (par exemple, la physiologie du stress, la génomique fonctionnelle, l'océanographie, la biologie expérimentale), de nouvelles hypothèses peuvent être testées (Cooke et al., 2008, Nathan et al., 2008).

I.1.7. La multidisciplinarité pour mieux comprendre le déplacement des poissons

Physiologie, écologie et conservation

Nathan et al., 2008 insiste sur la nécessité de continuer à augmenter l'acquisition de données physiologiques individuelles en parallèles des positions séquentielles afin d'approcher une compréhension du mouvement la plus complète possible. Son étude nécessite donc une collaboration et une intégration entre deux ou plusieurs disciplines distinctes. En effet, la recherche interdisciplinaire a été identifiée à plusieurs reprises comme une stratégie prometteuse pour répondre à certaines problématiques liées aux changements environnementaux et à la conservation des espèces et des écosystèmes (Steele & Stier, 2000) et comme une condition préalable à la prise de décisions politiques complexes (Metzger & Zare, 1999). Aussi, il est de plus en plus évident que les informations physiologiques peuvent contribuer de manière significative à la résolution des problèmes de gestion et de conservation des poissons marins et à la capacité de prévoir avec précision les impacts potentiels des pressions environnementales (Wang & Overgaard, 2007 ; Pörtner & Farrell, 2008 ; Rijnsdorp et al., 2009 ; Pörtner & Peck, 2010 ; Seebacher & Franklin, 2012).

La physiologie (du grec phusis, la nature, logos, l'étude, la science) étudie le rôle, le fonctionnement et l'organisation mécanique, physique et biochimique des organismes vivants et de leurs composants (organes, tissus, cellules et organites cellulaires). Elle se sous-divise en plusieurs disciplines et suit un gradient d'échelles, de l'étude des processus atomiques et moléculaires jusqu'à l'échelle de l'individu entier. Elle s'intéresse notamment par exemple au métabolisme de l'individu, c'est-à-dire sa production d'énergie sous forme d'ATP au sein des mitochondries, à la production d'hormones et leurs effets sur l'organisme (endocrinologie), à différentes fonctions liés à des organes spécifiques comme le système respiratoire ou cardiaque ou encore à des fonctions globales comme la locomotion mettant en jeu plusieurs organes. La physiologie étudie également les interactions entre un organisme vivant et son environnement, elle porte alors le nom d'écophysiologie.

A chaque nouvelle génération, la physiologie des individus détermine leurs performances et leurs comportements dans un certain environnement (Arnold, 1983 ; Garland & Carter, 1994 ; Feder et al., 2000 ; Huey et al., 2012). Cela influence l'abondance et la distribution de leur population et de leurs

espèces (Buckley et al., 2012 ; Huey et al., 2012 ; Chave, 2013 ; Heffernan et al., 2014) et, par extension, la composition des communautés et des assemblages dans l'écosystème (Buckley et al., 2012 ; Chave, 2013 ; Cooke et al., 2014 ; Heffernan et al., 2014).

La figure I.5 illustre comment la physiologie d'un poisson marin individuel peut influencer la dynamique des populations d'espèces et la biodiversité des communautés, à travers des niveaux hiérarchiques d'organisation biologique. Les conditions environnementales influencent la physiologie (énergétique et performance) de l'animal entier en agissant sur l'expression des gènes et sur la biochimie et la physiologie (métabolisme et fonction) des cellules et des organes. La physiologie interagit de manière complexe avec le comportement (activités et personnalité) de l'individu qui, ensemble, influencent ses performances écologiques et son succès reproducteur (fitness). Cela influence ensuite l'abondance et la distribution de l'espèce dans l'environnement. Celles-ci influencent à leur tour la composition et la diversité fonctionnelle des communautés et des assemblages dans l'écosystème. C'est à cette échelle que les décisions de gestion sont requises et prises. Les lignes noires pointillées montrent les rétroactions. Les effets des conditions environnementales sur les cellules sont répercutés sur l'expression génétique, qui influence ensuite la fonction par la plasticité/flexibilité phénotypique. Le choix comportemental de l'habitat a pour effet d'influencer les conditions environnementales et, par conséquent, leurs effets sur les niveaux inférieurs de l'organisation. La reproduction de chaque génération a pour effet d'influencer la variation génétique et d'entraîner l'évolution de l'adaptation locale de l'espèce.

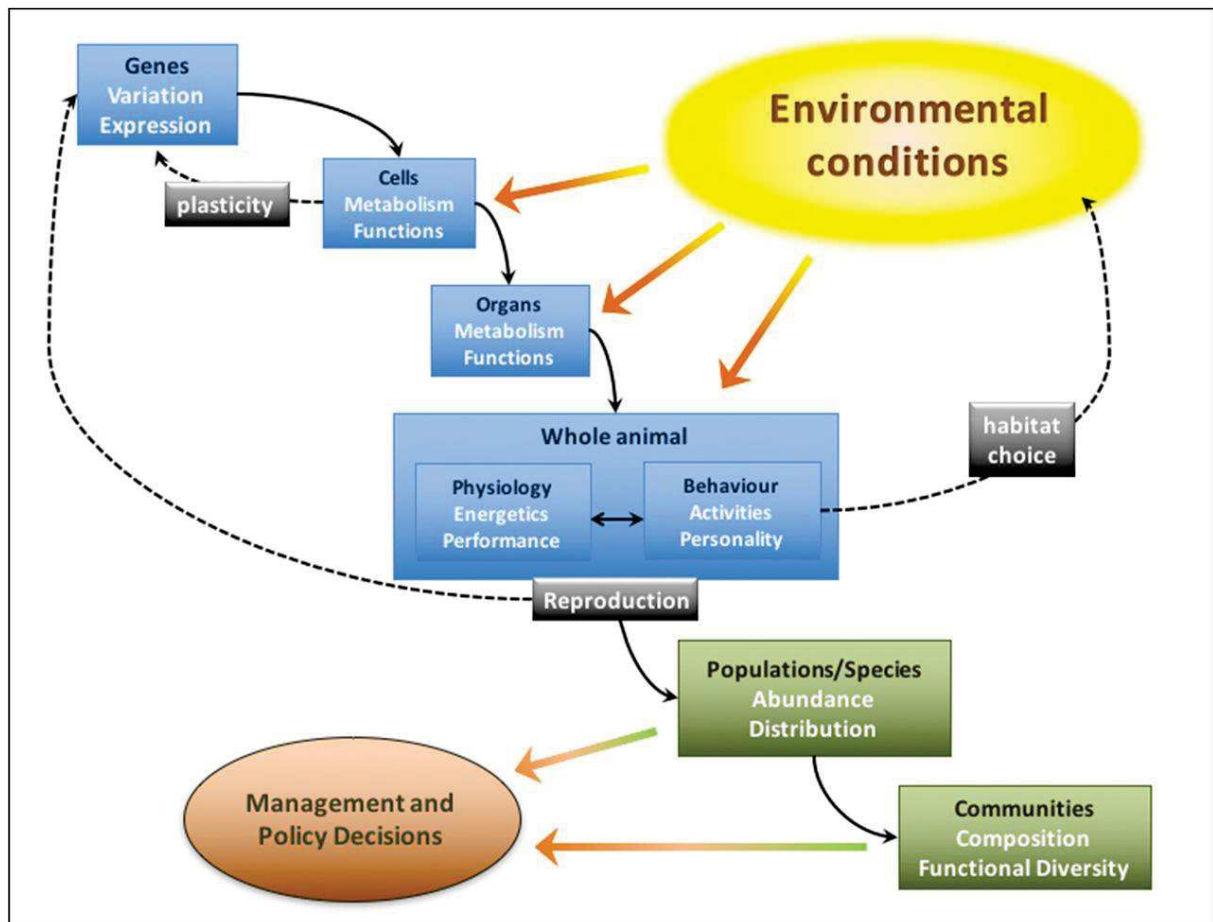


Figure I. 5. Schéma illustrant comment la physiologie d'un poisson marin peut influencer la dynamique des populations d'espèces et la biodiversité des communautés, par le biais de niveaux hiérarchiques d'organisation biologique (issu de McKenzie et al., 2016, inspiré par Le Quesne et Pinnegar, 2012).

Comment mesurer un état physiologique ?

Il y a plusieurs moyens de mesurer de multiples variables permettant d'estimer l'état physiologique de poissons sauvages in natura dont on suivrait les déplacements par télémétrie acoustique (Cooke et al., 2008). Il est par exemple possible d'effectuer des biopsies non léthales sur les poissons lors du marquage des animaux. Plusieurs tissus peuvent être prélevés comme les muscles, les branchies (à l'aide d'outils chirurgicaux spécialisés), du sang (par ponction au niveau de la nageoire caudale), ou bien encore des écailles. La biochimie des muscles pourra donner des informations sur le métabolisme des individus, la biochimie du sang pourra nous renseigner sur l'hématologie des individus (taux en globules rouges) ainsi sur leur endocrinologie (hormones liés à la reproduction, cortisol...). Bien que cette approche fournit des informations sur l'état physiologique ou énergétique de l'animal à moindre coût au moment de sa libération, elle ne permet pas une mesure de ses données en temps réel. Cependant en couplant cet état physiologique initial avec des données de déplacements il est possible de tester des hypothèses portant sur le comportement et l'état physiologique individuel. En effet, les variations inter-

individuelles sont reconnues comme un concept important en écologie spatiale (Bennet, 1987 ; McKenzie et al., 2016). Un autre moyen d'avoir accès à un état physiologique des individus au moment de la capture et de les soumettre à des tests physiologique directement sur le terrain ou en laboratoire. Les tests de nage en tunnels dit de Steffensen (Fig V.S.8) permettent de mesurer l'amplitude aérobique (« aerobic scope », la capacité d'un animal à augmenter son taux métabolique aérobie au-delà des niveaux de maintien, c'est-à-dire la différence entre les taux métaboliques standard (SMR) et maximum (MMR), Halsey et al., 2018). La respirométrie statique peut également être pratiquée pour mesurer l'évolution du taux métabolique individuel en fonction de différents paramètres environnementaux, comme la température par exemple. De telle expériences peuvent permettre d'estimer certaines grandeurs comme le quotient Q_{10} (le quotient entre deux valeurs de taux métabolique à deux températures d'un écart de 10 °C) permettant d'évaluer la sensibilité d'un individu à la température, la température optimale à laquelle l'amplitude aérobique est maximisée ou encore la température critique T_{crit} à laquelle l'amplitude aérobique est égal à 0. La recherche de cette température optimale a par exemple été associée au succès migrateur du saumon rouge *Oncorhynchus nerka* (Lee et al., 2003), tandis que la mise en évidence de la température critique moyenne de cette espèce a permis d'expliquer en partie l'absence des saumons rouges à leur site de reproduction en 2004 dans la rivière de Fraser au Canada (Farrell et al., in press).

Une autre approche consiste à effectuer une manipulation sur l'individu avant de le relacher post-marquage afin de tester des hypotheses précises. Cela peut être la suppression de certains sens comme la vue, l'odorat pour montrer l'importance d'un sens particulier pour s'orienter lors de migrations par exemple. Ou encore l'inhibition ou l'activation de certains recepteurs endocriniens, pour tester l'importance du taux de maturité sexuelle sur le timing des migrations de reproduction.

Cependant l'ensemble de ces experiences et manipulations on en commun le fait qu'elles sont soit invasives, soit nécessite le confinement des animaux à l'intérieur de chambres métaboliques. Très peu d'études se sont penchées sur le potential impact du stress lié à la manipulation de ces animeaux sur la mesure de leur état physiologique et par consequent sur le biais potentiellement occasionné lors de la correlation de ces mesures avec le déplacement des animaux. La télémétrie peut alors être couplée au bio-logging (Block, 2005 ; Ropert-Coudert & Wilson, 2005) afin de mesurer des paramètres physiologiques de poissons en nage libre dans leur milieu naturel. Ces données sont soit téléchargées lors de la récupération, soit transmises périodiquement à des récepteurs, soit une combinaison des deux (Cooke et al., 2004). Cela permet d'obtenir une mesure de l'état physiologique des individus en temps réel tout en leur permettant d'évoluer librement dans leur milieu naturel, sans potentiel biais lié aux contraintes expérimentales.

La télémétrie des electromyogrammes des poissons a été particulièrement employée ces dernières années afin d'étudier leur énergétique ou bien estimer leurs vitesses de nage (Cooke et al., 2008, Gesto

et al., 2020, Alfonso et al., 2021). Ces informations sont particulièrement utiles afin d'estimer le coût énergétique des migrations et déterminer quelles périodes ou itinéraires sont les plus rentables et à même d'engendrer un succès reproducteur comme par exemple pour le saumon royal *Oncorhynchus tshawytscha* lors du passage d'un barrage de la rivière Columbia aux Etats-Unis (Brown et al., 2006). Cependant l'utilisation d'une telle technologie pour estimer le taux métabolique des poissons nécessite d'être calibrée à l'aide de mesures de la consommation en oxygène car celle-ci varie aussi en fonction de nombreux facteurs biotiques ou abiotiques comme la température ou la pression partielle en oxygène (Thorstad et al., 2013, Alonzo et al., 2021). La mesure seule des EMG des poissons peut se révéler alors insuffisante afin d'étudier l'impact de l'environnement sur les déplacements des poissons.

I.1.8. L'intérêt de la fréquence cardiaque en tant qu'indicateur du stress des poissons

De nombreux facteurs de stress biotiques et abiotiques qui induisent le mouvement déclenchent la production d'hormones de stress induisant une cascade physiologique chez les vertébrés (Goossens et al., 2020). La grande majorité des poissons marins sont des ectothermes qui respirent de l'eau ; il faut donc s'attendre à des réponses physiologiques et comportementales à la multiplication des zones d'hypoxie, à l'acidification des océans, à l'eutrophisation, à la dégradation générale de l'habitat et en particulier aux variations de températures. Cela a des implications évidentes pour la recherche sur la conservation, car on peut prédire qu'à mesure que les conditions environnementales changent, la distribution de l'habitat qu'une espèce donnée choisit d'occuper, ou est capable d'occuper, changera également (Buckley et al., 2012 ; Huey et al., 2012 ; Le Quesne & Pinnegar, 2012 ; Cooke et al., 2014).

La mesure de la fréquence cardiaque des poissons peut fournir des estimations du taux métabolique et de la dépense énergétique (Lucas et al., 1991 ; 1993 ; Cooke et al., 2010) et servir d'indicateur de stress en réponse à différentes conditions environnementales et perturbations d'origine humaine (Schreer et al., 2001 ; Graham & Cooke, 2008 ; Brijs et al., 2019). C'est pourquoi la fréquence cardiaque en particulier a suscité beaucoup d'attention ces dernières années (Butler et al., 2004 ; Clark & Seymour, 2006 ; Green et al., 2009). Le stress aigu et chronique est typiquement associé à une augmentation du taux métabolique (Wendelaar Bonga, 1997). De nombreuses études ont montré que la fréquence cardiaque était un bon proxy du taux métabolique d'un poisson (Clark et al., 2010 ; Hachim et al., 2020 ; Mignucci et al., 2021). La plupart des poissons sont des ectothermes et en tant que tels, les variations de la température de l'eau ont des effets thermodynamiques directs sur leur taux métabolique et la demande en oxygène qui en résulte, à laquelle le cœur doit pouvoir répondre (Cossins & Bowler, 1987 ; Rodgers, 2016). L'étude de la réponse du cœur des poissons au réchauffement est de plus en plus pertinente, en raison des vagues de chaleur estivales liées au changement climatique et qui se produisent dans de

nombreux écosystèmes aquatiques (Costa & Barletta, 2016 ; Eliason & Anttila, 2017 ; Stecyk, 2017 ; Altieri & Diaz, 2019 ; Stillman, 2019).

Les méthodes classiquement employées en physiologie expérimentale pour mesurer la fréquence cardiaque de poissons requiert l'emploi d'électrodes qui empêchent le poisson de se mouvoir naturellement (Eliason & Anttila, 2017 ; Stecyk, 2017). Récemment, des capteurs de petite taille ont été développés et permettent, en étant implantés dans les poissons, de mesurer leur activité cardiaque à partir de l'électrocardiogramme (ECG) lorsqu'ils nagent librement (Prystay et al., 2017 ; Ekström et al., 2018 ; Bjarnason et al., 2019 ; Brijs et al., 2019 ; Hachim et al., 2020 ; Mignucci et al., 2021). Cependant ces capteurs archivent la donnée sans pouvoir la transmettre, et aucune technologie actuelle en milieu marin ne permet la transmission de données de fréquence cardiaque d'un poisson nageant librement autour d'un récepteur (Treberg et al., 2016). Par contre, combiner le suivi d'individus dans le milieu naturel par la télémétrie acoustique et la mesure de plusieurs paramètres environnementaux à des études en milieu contrôlé de la réponse cardiaque d'individus sauvages à ces paramètres environnementaux semble pertinent (Cooke et al., 2008). Cependant à notre connaissance, aucune étude ne s'est penchée sur le lien entre la réponse cardiaque de poissons sauvages à certains paramètres environnementaux et le déclenchement de mouvements. Comme il a été possible de déterminer des seuils environnementaux pertinents sur le plan écologique par l'intermédiaire de performances de nage et de consommation d'oxygène (Lee et al., 2003), il est très envisageable que l'étude du rythme cardiaque de poissons en nage libre soumis à divers paramètres environnementaux permettra de mieux appréhender quels sont les paramètres physiologiques sous-jacents aux déplacements de poissons côtiers.

I.2. Zone d'étude : le golfe du Lion et la lagune du Prévost

I.2.1. Les lagunes côtières, un écosystème adapté pour l'étude des mouvements des poissons marins ?

Les lagunes côtières se définissent comme des étendues d'eau peu profondes à l'interface terre-mer. Celles-ci se caractérisent par leur nature relativement confinée, leur faible profondeur, et leurs échanges variables dans l'espace et dans le temps avec la mer et parfois avec les eaux continentales. Les lagunes côtières sont parmi les systèmes les plus productifs au monde (Alongi, 1998 ; Kennish & Paerl, 2010), représentant 25% du total de la production primaire des mers et océans, notamment en algues et phytoplancton (Ray, 2005). Les apports terrestres par les cours d'eau entraînent d'importantes concentrations en nutriments et de fortes productions primaires et secondaires (Largier, 1993 ; Knoppers, 1994). Ces écosystèmes apportent bon nombre de services écosystémiques (Elliott & Whitfield, 2011 ; Sheaves et al., 2015), ils jouent notamment le rôle de nourriceries propices à la survie et à la croissance des juvéniles de nombreuses espèces de téléostéens (Beck et al., 2001 ; Gillanders et

al., 2003 ; Vasconcelos et al., 2008), assurant ainsi le renouvellement de nombreuses ressources halieutiques (Rochette et al., 2010). De nombreuses espèces de poissons exploitent également à l'âge adulte les caractéristiques de ces lagunes pour s'y nourrir (Clark, 1998 ; Costa et al., 2002). Ces écosystèmes sont supposés être le site principal d'alimentation d'au moins une partie des communautés de poissons côtiers (Quignard et al., 1984 ; Morat, 2011 ; Vasconcelos et al., 2011), et sont le lieu principal de croissance nécessaire au succès reproducteur de ces espèces (Able et al., 2014).

Malgré l'importance des lagunes à différents stades de vie de nombreuses espèces de poissons, elles sont particulièrement vulnérables aux changements des conditions environnementales (Lloyd et al., 2012) et sont menacées par des facteurs locaux et globaux (Newton & Weichselgartner, 2014 ; Newton et al., 2014 ; Andréfouët et al., 2015). Par rapport aux eaux plus profondes, qui sont plus stables thermiquement et chimiquement (Stefansdottir et al., 2010), les eaux peu profondes telles que les lagunes et les étangs côtiers sont intrinsèquement plus variables (Pusceddu et al., 2003 ; Sarà, 2009 ; Spivak et al., 2017) dans leur physique et leur chimie (ex, température, profondeur, salinité, matières inorganiques et organiques en suspension) et sont notamment impactées par les rejets des industries, de l'agriculture et de l'urbanisation (McClelland & Valiela, 1998 ; Accornero et al., 2008 ; Pérez-Ruzafa & Marcos, 2011), ramenés jusqu'aux lagunes par les rivières qui s'y déversent. A cette pression anthropique s'ajoute les effets globaux du réchauffement climatique. En effet, de par leur nature semi-fermée, leur faible profondeur et leurs échanges restreints avec la mer, les milieux lagunaires sont particulièrement sensibles aux aléas climatiques (Mouillot et al., 2005 ; Pérez-Ruzafa & Marcos, 2011). Les lagunes connaissent déjà des extrêmes de températures saisonnières (Afli et al., 2009), il est prévu que ces épisodes climatiques extrêmes, notamment les épisodes hypoxiques et de fortes chaleurs (malaïgues) seront de plus en plus fréquents dans les prochaines dizaines d'années (Derolez et al., 2020).

Les milieux lagunaires engendrent des problèmes clairs de propagation des ondes acoustiques qu'il est indispensable d'évaluer au préalable de toute étude en télémétrie acoustique (Weinz et al., 2021). Toutefois, de par leur nature semi-fermée, il est aisé d'évaluer la résidence de poissons côtiers aux lagunes ainsi que les migrations entre les lagunes et la mer par la télémétrie acoustique. En effet les connexions avec la mer et les lagunes adjacentes consistent en des chenaux aisément couverts par le rayon d'écoute des hydrophones. Aussi de part la nature très variable de leurs conditions environnementales, les lagunes paraissent un écosystème approprié afin d'étudier l'influence de l'environnement sur les déplacements de poissons côtiers. Connues pour être les zones d'alimentation privilégiées de plusieurs espèces de poissons migrateurs (Clark, 1998 ; Costa et al., 2002), nous avons choisi ce type d'environnement afin de suivre les mouvements par la télémétrie acoustique de poissons s'y nourrissant mais se reproduisant en mer.

I.2.2. La lagune d'étude

Connu pour être un grand plateau continental et hautement productif (14000km²), le golfe du Lion est caractérisé par un important complexe de lagunes formées il y a environ 5600 ans (Sabatier et al., 2010) s'étendant sur plus de 300 km le long de la côte méditerranéenne française (Cataudella et al., 2015). La lagune du Prévost (43° 31' 13,70" N, 3° 54' 33,31" E) est une petite lagune (2.5 km²) avec une très faible profondeur moyenne (0,8 m), typique des lagunes de la région (Fig I.6). Elle présente la caractéristique d'être reliée aux lagunes adjacentes, offrant ainsi une porte d'entrée dans le système lagunaire palavasien. La lagune du Prévost est directement reliée à la mer par un seul bras de mer de 30 m de large. De par son ouverture sur la mer, ses connexions avec différents habitats contrastés (ports, canal, rivière et autres lagunes) et sa petite taille, la lagune du Prévost est un environnement idéal pour caractériser l'exploitation de l'espace saisonnier de poissons migrateurs sur leur lieu d'alimentation, mesurer leur résidence au sein de la lagune et quantifier les migrations vers la mer ainsi que la fidélité inter-annuelle à leur site d'alimentation après la période de reproduction.



Figure I. 6. Carte indiquant la position de la lagune du Prévost au sein du golfe du Lion et sa situation au milieu d'un complexe lagunaire, ainsi que le réseau d'hydrophones utilisé pour cette étude.

I.3. Les modèles biologiques

La lagune du Prévost est connue pour être le site d'alimentation de plusieurs espèces de poissons migrateurs dont la daurade royale *Sparus aurata*, le loup *Dicentrarchus labrax* et la saupe *Sarpa salpa* (Franco et al., 2008). Au moins une partie de la population de ces trois espèces de poissons côtiers se nourrit au printemps et l'été dans les lagunes côtières du golfe du Lion mais se reproduit en mer. (Barnabé, 1976 ; Lasserre, 1976 ; Verlaque, 1990). Si le cycle de vie de ces espèces est donc connu dans les grandes lignes (Mercier et al., 2012. Barnabé, 1976 ; Verlaque 1990), peu de connaissances sont actuellement disponibles sur leur fidélité inter-annuelle à leur site d'alimentation, à quel point elles y sont résidentes et comment elles exploitent l'espace lagunaire pendant la période d'alimentation. Un des motivateurs principaux des mouvements étant l'alimentation (Börger et al., 2008), ces trois espèces sont de parfaits candidats pour l'étude des déplacements des poissons à l'interface lagune-mer.

I.3.1. La daurade royale

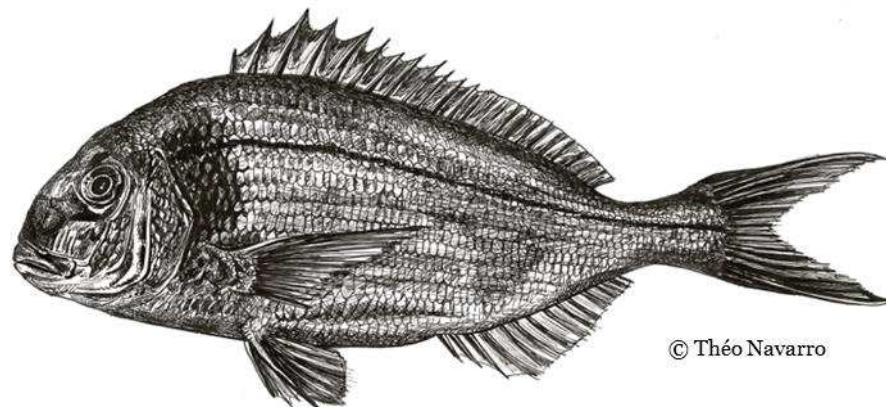


Figure I. 7. Dessin d'une daurade royale.

La daurade royale *Sparus aurata* (Fig I.7, Linnaeus 1758) est un poisson perciforme appartenant à la famille des sparidés et au genre *Sparus*. Elle affectionne de manière générale les substrats plutôt rocheux ou algueux mais peut se retrouver sur des terrains sableux. Les jeunes poissons privilégient les faibles profondeurs tandis que les individus plus âgés peuvent atteindre une profondeur maximale de 150m (Morretti & Nations, 1999). La daurade royale est une espèce fortement exploitée et d'une haute importance économique en méditerranée (>15M€ uniquement pour la pêche artisanale en 2018 ; Weiss et al., 2019).

Euryhaline et eurytherme, *S. aurata* est une espèce côtière. La daurade royale est connue pour être une espèce migratrice (Lasserre, 1976). Issus de pontes marines d'octobre à décembre (Audouin, 1962), les

juvéniles et certains adultes migrent au début du printemps vers les eaux côtières et lagunaires où ils trouvent des ressources trophiques abondantes et des températures favorables (Fig I.8, Arias, 1976 ; Suau and Lopez, 1976 ; Arias, 1980 ; Pita et al., 2002 ; Chaoui et al., 2006). Ces individus effectuent des migrations entre la mer et les lagunes ou les estuaires voisins pendant cette phase d'alimentation estivale, sûrement liées à la recherche de refuge pendant les épisodes dystrophiques (Katselis et al., 2007). Puis elles migrent en mer pour s'y reproduire au début de l'automne (Fig I.8, Lasserre, 1976 ; Mercier et al., 2012). A noter que d'après une étude de Mercier et al. (2012) basée sur la structure microchimique des otolithes, certaines grosses daurades pourraient hiverner dans les lagunes.

Notre connaissance de ces migrations entre les lagunes et la mer reste très superficielle. On ne connaît que peu de choses sur les facteurs expliquant les mouvements de ces individus, que ce soit l'influence du stade ontogénique et/ou de l'environnement. De même, nous n'avons aucune information sur la fidélité inter-annuelle des daurades à certaines lagunes, sur leur taux de résidence dans les lagunes *versus* en mer et sur leur utilisation de l'espace lagunaire (Kara & Quignard, 2018b). Lasserre (1976) et Audouin (1962) ont montré que sur l'ensemble du stock de daurades marquées dans Thau, 80% des daurades âgées de zéro à un an reviennent dans l'étang de Thau après leur départ hivernal. Mais ce pourcentage diminue drastiquement avec l'âge des daurades, très peu d'individus de plus de 3 ans reviennent dans l'étang. Aucune connaissance à ce jour n'est disponible sur l'impact des variables environnementales, en particulier de la température, sur les migrations stochastiques et de reproduction des daurades. Andouin (1962) suppose que la migration des daurades de la mer vers les lagunes est surtout la résultante des conditions hydro-climatiques. Enfin, même si le départ des daurades en mer en hiver est motivé par la reproduction, aucun site de reproduction n'a encore été clairement identifié, même si certains sites sont soupçonnés, comme l'île du Planier au large de Marseille, d'où les courants assureraient une dispersion optimale des larves dans l'ensemble du golfe du Lion (Lett et al., 2019).

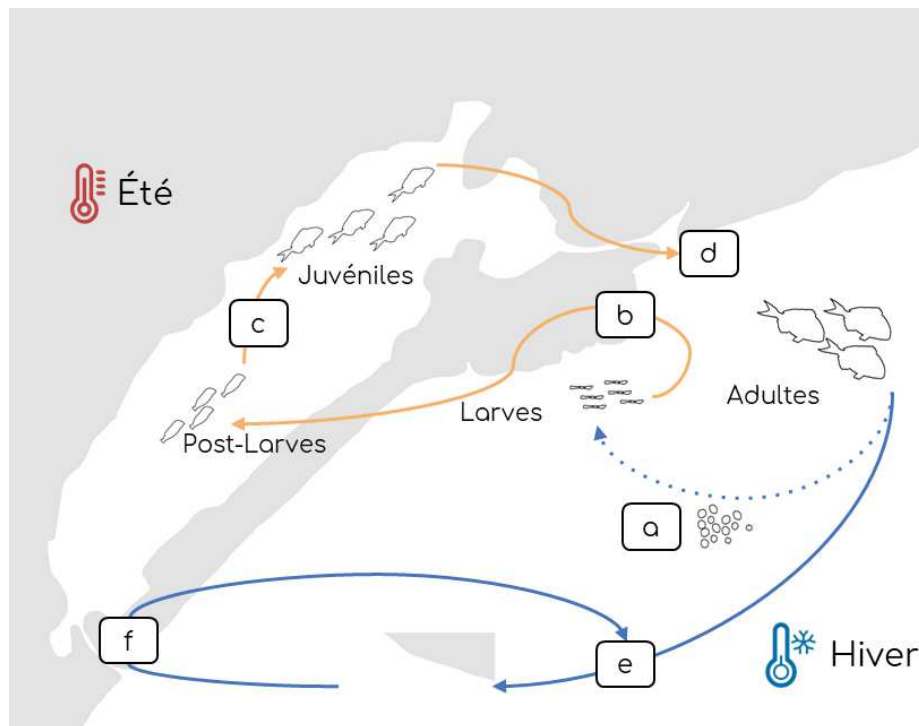


Figure I. 8. Schéma du cycle de vie de la daurade royale entre la mer et les lagunes côtières (Théo Navarro, d'après Bodinier et al. (2010) et Lett et al. (2019)). (a) reproduction en mer des adultes, (b) recrutement des post-larves dans les lagunes, (c) croissance des juvéniles, (d) migration en mer des juvéniles (automne), (e) résidence en mer des adultes, (f) retour dans les lagunes des adultes (printemps).

La tolérance de cette espèce à certains seuils de température, de salinité ou d'oxygène est également mal connue. D'après les études de Hurst (2007) et de Feidantsis et al. (2009), la daurade royale est particulièrement sensible aux températures supérieures à 26 °C et inférieures à 13 °C. Mais ces expériences ont été faites sur des daurades d'élevage et aucune étude n'a été menée sur des individus sauvages à ce sujet. La température critique maximale (CT_{max}) pouvant être supportée pour des juvéniles de daurades royales ont été évaluées à 35.9 ± 0.3 pour une température d'acclimation de 25 °C (Kir, 2020) tandis que la température critique minimum (CT_{min}) enregistrée également pour des juveniles était de 9.3 ± 0.5 °C pour une température d'acclimation de 25 °C (Kir, 2020). La température optimale d'alimentation et de croissance pour des individus adulte en élevage a été estimée à 25 °C (Hernández et al., 2003 ; Lupatsch et al., 2003 ; Seginer 2016).

I.3.2. Le loup

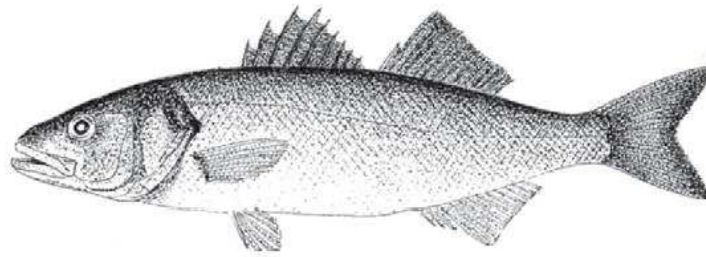


Figure I. 9. Schéma d'un loup (Kara & Quignard 2018a).

Le bar commun *Dicentrarchus labrax* (Fig I.9, Linnaeus 1758), aussi surnommé loup en Méditerranée (terme vernaculaire qui sera employé tout au long de cette étude), fait partie des poissons les plus communs et les plus exploités des côtes européennes. En 2010, plus de 10 000 tonnes ont été prélevées de par le monde (FAO, 2013) et cette tendance ne fait qu'augmenter. En Méditerranée, la daurade royale et le loup sont très ciblés par la pêche artisanale française (respectivement 960t et 250t en 2018 ; Weiss et al., 2019).

Malgré l'importance économique relative de cette espèce et l'abondante littérature basée sur les populations de l'Atlantique et de la mer du Nord (voir revue ; Pickett & Pawson, 1994), le cycle de vie du loup reste très mal décrit en Méditerranée (Dufour et al., 2009). Les juvéniles sont issus de pontes ayant eu lieu de décembre à mars (Barnabé, 1972 ; Bouain, 1977 ; Kara, 1997). D'après Dufour et al. (2009), les zones de nurseries s'étendent tout le long de la côte du golfe du Lion, dans divers types d'habitats peu profonds comme les lagunes, les estuaires et les marinas, mais comme pour la daurade royale aucun site de reproduction n'a à ce jour été clairement identifié dans le golfe du Lion. Aux alentours du mois d'avril, au moins une partie de la population de loups entrent dans les zones lagunaires pour s'y nourrir (Barnabé, 1976). Ils y restent jusqu'en octobre puis, quand l'eau commence à se rafraîchir, une grande densité de loups migre vers les zones de reproduction en mer à la recherche d'une eau supérieure à 9 °C (Pawson et al., 2007). Cependant une partie de la population semble être capable de passer tout l'hiver dans les lagunes (Culurgioni et al., 2010). Comme pour les daurades, notre connaissance de ces migrations entre les lagunes et la mer ainsi que de l'utilisation de l'espace lagunaire reste très limitée mais la température semble jouer un rôle essentiel dans ces migrations. En effet, les femelles fraient en Méditerranée jusqu'en mars alors qu'en Atlantique le pic de reproduction est en avril (Pawson & Pickett, 2009). L'amplitude des mouvements des loups semble être aussi dépendante du stade ontogénique. Certaines études ont montré qu'en Angleterre et en Irlande, les loups adultes étaient fidèles d'une année sur l'autre à leurs domaines vitaux d'alimentation. Pendant la phase d'alimentation, ils se montrent très résidents au sein d'un domaine vital restreint (3km de diamètre, Pickett et al., 2004 ; Doyle et al., 2017).

La température semble être le principal déterminant des déplacements du loup à petite et grande échelle (Vázquez & Muñoz-Cueto, 2014). Dans l'Atlantique nord, sur une période de 30 ans, une corrélation positive a été constatée entre l'abondance en loups et la température de l'eau (Henderson et al., 2011). Person le-ruyet et al. (2004) estiment que le loup est une espèce qui s'adapte facilement aux hautes températures, jusqu'à 29 °C et en effet, les juvéniles continuent de grandir jusqu'à cette température. Barnabé (1976) estime que 30 °C est un palier sous-létal pertinent pour le loup. La température maximale critique mesurée pour des juvéniles peut aller jusqu'à 36 °C (Dülger et al., 2012, Kir & Demirci, 2018). Bégout Anras & Lagardère (1998) ont mis en évidence qu'au-dessus de 22 °C et en dessous de 12 °C, le loup diminue sa capacité natatoire ce qui pourrait impacter son comportement migratoire ou bien la recherche de proie. Le loup semble cependant être une espèce très résistante aux basses températures : cette espèce a été observée dans la lagune de Thau dans une eau à 5 °C (Barnabé, 1976). Il peut tolérer des températures allant jusqu'à 4.1°C pour des juvéniles (Venturini et al., 1992 ; Dendrinis & Thorpe, 1985 ; Dülger et al., 2012) mais cessent de s'alimenter en dessous de 7 °C (Kara & Quignard, 2018a). D'après Vinagre et al. (2012), la température optimale des juvéniles de loup est 24 °C, ce qui correspond aux températures moyennes des zones de nourriceries dans les lagunes. De même, Peres et al. (1999), montre que la température optimale pour une alimentation optimale est de 25 °C. Enfin, le loup est une espèce amphihaline. Il est régulièrement observé dans les rivières, vraisemblablement pour y chasser (Vázquez & Muñoz-Cueto, 2014).

I.3.3. La saupe

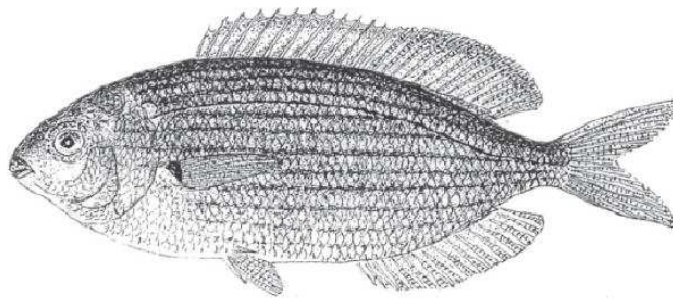


Figure I. 10. Schéma d'une saupe (Kara & Quignard 2018b).

La saupe *Sarpa salpa* (Fig I.10, Linnaeus, 1758) est un poisson côtier appartenant à la famille des sparidés, très commune en Méditerranée. Elle est présente de la surface à 20 m de profondeur mais peut se rencontrer jusqu'à 70 m (Faggianelli & Cook, 1981). Espèce benthopélagique, elle fréquente les fonds rocheux recouverts d'algues et d'herbiers, les fonds meubles à posidonies, zostères, cymodocées et caulerpes. Elle joue un rôle écologique primordial au sein de ces herbiers de posidonies car c'est le

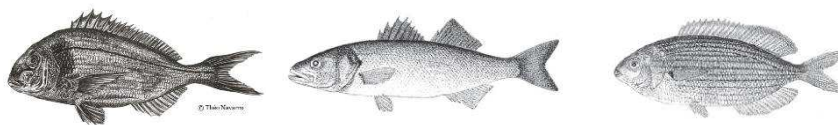
seul poisson herbivore strict en Méditerranée et prélève 75 % des espèces végétales consommées par l'ensemble des herbivores (Cebrián et al., 1996). Grégaire, elle forme des bancs relativement abondants constitués d'individus de tailles relativement homogènes (Verlaque, 1990). Elle est d'importance économique moindre que la daurade royale et le loup et moins touchée par la pêche artisanale (0.5 M€ pour 100 t, Weiss et al., 2019).

Les migrations lagunes-mer de la saupe sont beaucoup moins prévisibles que pour le loup et la daurade (Kara & Quignard, 2018b). L'importance du milieu lagunaire en tant que zone d'alimentation semble moins avérée que pour la daurade et le loup. Néanmoins, aux stades juvéniles ou adultes, la saupe réalise des mouvements plus ou moins erratiques durant la saison chaude entre la mer et les lagunes profondes (Verlaque, 1990). Elle est active de l'aube jusqu'au crépuscule et elle alterne des phases de déplacements verticaux d'alimentation en pleine eau le jour et de repos la nuit à proximité du fond (Verlaque, 1990). Peu d'informations plus précises sur l'écologie spatiale de la saupe et sur son cycle de vie en général sont disponibles. Deux études en télémétrie acoustique ont été menées sur la saupe par Jadot et al. (2002) et Jadot et al. (2006) dans la baie de Calvi et aux îles Lavezzi. Deux comportements distincts ont été mis en évidence par cette étude : soit la saupe reste à proximité de son refuge durant le jour et se déplace ensuite au crépuscule vers des refuges pour s'y abriter, ou bien elle occupe jour et nuit un seul domaine vital, relativement restreint (0.8 ha). D'un jour à l'autre un poisson peut présenter les deux types de comportements.

La tolérance de cette espèce à la température a été très peu étudiée. Cependant Van der Walt (2019) a estimé la température critique minimale de saupes adulte et sauvages à 7.1 °C et la température critique maximale à 33.9 °C pour une température d'acclimation de 20 °C.

I.3.4. Des espèces contrastées

Table I. 1. Résumé comparatif des caractéristiques écologiques des trois espèces d'étude ainsi que leur part respective des débarquements de pêche artisanale dans le Golfe du lion en 2018 (: Weiss et al., 2019).*



Régime alimentaire	Omnivore	Carnivore	Herbivore	Ecologie trophique
Taille à la première maturité sexuelle	20 – 25 cm Lt (mâle)	40 – 45 cm Lt	20 – 25 cm Lt (mâle)	Ecologie reproductive
Protandrie	Hermaphrodite protandre (femelle à 30 – 40 cm Lt)	Gonochorique et ovulipare	Hermaphrodite protandre (femelle à 26 – 28 cm Lt)	
Période de reproduction	Octobre - Décembre	Décembre - Mars	Mars - Mai et Septembre -Décembre	
CT _{min} - CT _{max}	9.3 °C – 35.9 °C	6.8 °C – 36 °C	7.1 °C – 33.9 °C	Tolérance à la température
Effort de pêche	~1000 t*	~300 t*	~150 t*	

Comme illustré dans le tableau I.1, en plus d'exploiter les lagunes côtières comme site d'alimentation et la mer comme site de reproduction, les espèces retenue pour cette étude ont des écologie très contrastées. Elles se démarquent tout d'abord par leur écologie trophique, la daurade royale étant omnivore (Lasserre, 1976), le loup carnivore (Barnabé, 1976) et la saupe herbivore (Verlaque, 1990), mais également reproductive. En effet leur taille et âge à maturité sexuelles différent, ainsi que leurs période de reproduction et leur protandrie (tables I.1). Les mouvements étant principalement motivés par de grandes fonctions vitales comme s'alimenter et se reproduire (Börger et al., 2008, Nathan et al., 2008), on peut s'attendre à ce que leurs mouvements au sein de la lagune pendant la phase d'alimentation ainsi que leurs schémas de migration liés à la reproduction vont différer entre espèces. De plus ces trois espèces ont une tolérance différente aux extrêmes de température. Le loup semble le plus résistant aux basses températures et est l'espèce qui a la plus grande plage de tolérance, tandis que la saupe semble être l'espèce la plus sensible aux épisodes de forte chaleur. Enfin, ces trois espèces sont exploitées par la pêche artisanale côtière et représente une ressource économique non négligeables (32% des revenus totaux générés par la pêche artisanale en 2018, soit 15M€ en 2018, Weiss et al., 2019). Pourtant même si le cycle de vie global de ces espèces est bien décrit, on ne connaît qu très peu de choses sur la residence ou fidélité inter-annuelle potentielles de ces espèces à leur lagune d'alimentation,

ainsi que sur les déclencheurs environnementaux de leurs migrations entre la lagune et la mer. De part leurs écologies et tolérance à l'environnement contrastées, étudier les déplacements de ces trois espèces au sein d'un même environnement de manière simultanée devrait permettre une compréhension la plus complète possible du lien entre intention ("pourquoi se déplacer"), état interne (physiologie) et influence de l'environnement sur cet état interne. Ce travail de thèse prouverait alors la pertinence d'une approche multidisciplinaire pour une étude la plus profonde possible du mouvement des poissons côtiers.

I.4. Les objectifs de la thèse

Par une approche combinée d'écologie spatiale et d'écophysiologie, ce travail de doctorat cherche à promouvoir une étude du mouvement de poissons côtiers plus complète en tentant d'interpréter les schémas de déplacement révélés par la télémétrie acoustique à la lumière d'expérience en milieu contrôlé réalisée sur des poissons sauvages soumis à divers stress environnementaux.

Les grands objectifs de cette thèse se déclinent ainsi :

- Mieux connaître le cycle de vie de trois espèces de poissons migrateurs entre les lagunes et la mer, en particulier caractériser les mouvements liés à l'alimentation et à la reproduction.
- Développer une nouvelle méthodologie d'acquisition de réponse cardiaque chez des poissons en nage libre en réponse à des stimuli expérimentaux, et démontrer que le développement de cette nouvelle génération de capteurs permet d'améliorer la qualité et la fiabilité des données collectées en limitant le stress lié au milieu expérimental et en se rapprochant au plus près des réponses attendues en milieu naturel
- appliquer le développement de cette nouvelle méthodologie d'acquisition de fréquence cardiaque sur des individus sauvages en nage libre afin de corréler leur tolérance aux variations extrêmes de température avec l'exploitation de l'espace lagunaire et leurs schémas de migration observés en milieu naturel

Sur la base d'un important nombre d'individus suivis ($n=226$) et d'une longue durée de suivi (4 ans), le chapitre 2 se focalise sur l'étude des mouvements saisonniers des poissons au sein de la lagune du Prévost. Plus précisément, ce chapitre cherchera à démontrer l'importance du milieu lagunaire pour les trois modèles biologiques ciblés par l'étude en :

- estimant leur résidence au sein de la lagune, de la mer, et aux environnements adjacents à la lagune durant la période d'alimentation estivale et la période hivernale

Introduction générale

- caractérisant et comparant l'utilisation de l'espace lagunaire saisonnière au sein du Prévost entre les espèces
- évaluant la fidélité inter-annuelle des trois espèces d'étude à la lagune du Prévost entre les départs et retours de reproduction en mer

Les hypothèses suivantes sont formulées :

- La lagune étant le site d'alimentation principal de ces espèces, les individus seront résidents au sein de la lagune durant la période d'alimentation par rapport aux autres écosystèmes adjacents.
- Les mouvements étant principalement motivés par l'alimentation durant la période estivale et les trois espèces ayant des écologies trophiques contrastées, leurs domaines vitaux différeront au sein de la lagune en terme de localisation et de taille.
- Les migrations de ces espèces vers la mer étant motivés par la reproduction et les trois espèces d'étude ayant des écologies reproductives contrastées, elles auront des périodes de migration différentes.
- Le loup étant l'espèce la plus tolérante aux extrêmes de température, elle sera l'espèce la plus résidente au sein de la lagune tout au long des saisons.
- Enfin comme la familiarité à un domaine vital en particulier permet une meilleure acquisition des ressources, les espèces seront fidèles inter-annuellement à la lagune.

En parallèle de la caractérisation de l'espace pour ces trois espèces, le chapitre 3 se focalise sur le modèle biologique de la daurade royale dont le cycle de migration est le plus connu des trois espèces en étudiant sa réponse cardiaque en nage libre soumise à des variations de température et pression en oxygène, susceptible d'influencer ses déplacements à fine et large échelle (Katselis et al., 2007; Costa & Barletta, 2016 ; Eliason & Anttila, 2017 ; Stecyk, 2017 ; Altieri & Diaz, 2019 ; Stillman, 2019). Grâce à l'emploi d'une nouvelle génération de capteurs de fréquence cardiaque jamais encore déployés sur cette espèce, l'objectif de ce chapitre est de démontrer la pertinence de l'emploi de ces capteurs sur des poissons d'élevage en :

- développant une méthode d'implantation innovante dont le succès d'acquisition de la fréquence cardiaque est très espèce-dépendante (Muller et al., 2020)
- comparant les réponses cardiaques en nage libre et en milieu confiné (chambres métaboliques) des poissons soumis à une augmentation de la température et à une baisse de la concentration en oxygène
- confrontant l'accélération tri-axiale de poissons en nage libre et confinés en évaluant le potentiel de cette variable en tant que proxy alternatif du taux métabolique

Il est prédit que :

- La réponse cardiaque dans les deux configurations de rétention seront les même, à savoir une tachycardie lors du réchauffement et une bradycardie lors de l'hypoxie.
- la réponse cardiaque ainsi que l'accélération tri-axiale seront en moyenne plus élevées dans le bassin de nage en raison d'une activité spontanée plus élevée.

Toujours en se basant sur le modèle biologique de la daurade royale, le chapitre 4 emploie la méthodologie d'acquisition de fréquence cardiaque nouvellement développée sur des daurades sauvages issues de lagunes côtières soumises à des variations extrêmes de température afin de mieux identifier les mécanismes physiologiques sous-jacents aux mouvements observés dans la lagune du Prevost, en particulier le rôle de la température dans leur cycle de vie. Plus précisément il vise à :

- caractériser l'influence de la température sur l'exploitation de l'espace lagunaire des daurades sauvages au sein du golfe du Lion en mesurant la résidence mensuelle des daurades dans les différentes zones de la lagune aux températures contrastées.
- identifier des seuils de température et d'autres paramètres environnementaux potentiellement déclencheurs de migration de refuge et de reproduction chez la daurade royale entre la lagune et la mer, et déterminer quel est le paramètre prépondérant.
- relier ces seuils à la réponse cardiaque des daurades sauvages soumise à la hausse ou baisse de la température et tenter d'établir des correspondances entre réponses cardiaques et mouvements

Les hypothèses suivantes sont avancées :

- Les daurades vont occuper prioritairement les zones de la lagunes les moins chaudes et donc moins sujettes à des extrêmes estivaux.
- Des migrations de refuge vers la mer seront observées lors de vagues de chaleurs exceptionnelles et les daurades regagneront la lagune lorsque la température baissera à des valeurs proches de 25°C, valeur estimée optimale pour cette espèce.
- Les données du rythme cardiaque des daurades sauvages soumises au réchauffement permettra de dégager des seuils de tolérance plus pertinents que la température maximum critique (CT_{max}) et sera en accord avec la température de départ moyenne observée pour les migrations de refuge.
- De même, la température sera identifiée comme le principal facteur de départ en migration de reproduction des daurades sauvages et les données de rythme cardiaque des daurades soumises au refroidissement permettra de mettre en évidence un seuil de température pertinent pour ces départs en migration.

Introduction générale

Le chapitre 5 est une conclusion générale et confronte les résultats des chapitres 2, 3 et 4 tout en proposant les voies de recherche prioritaires qui émergent de ce travail.

**Chapitre 2. Site
fidelity, residence and
space utilization of
marine fish species in
a Mediterranean
coastal lagoon**



Alexandre Mignucci, Fabien Forget, David J. McKenzie, Jérôme Bourjea

Résumé

Les migrations entre les sites d'alimentation et les sites de reproduction sont parmi les migrations les plus répandues dans le règne animal. La daurade royale *Sparus aurata*, le loup *Dicentrarchus labrax* et la saupe *Sarpa salpa* sont des poissons migrateurs emblématiques du golfe du Lion dont au moins une partie de la population se nourrit dans les lagunes côtières mais qui se reproduisent systématiquement en mer. Si leur cycle de vie est globalement connu, on ne connaît que peu de choses sur leurs mouvements à l'intérieur des lagunes notamment en termes de résidence dans cet écosystème versus en mer. En ce sens, l'importance de la lagune reste méconnue pour ces espèces au stade adulte.

Par une approche de télémétrie acoustique, les déplacements de 72 daurades, 58 loups et 81 saupes ont été suivis sur plus de quatre ans afin de caractériser (1) les grands patrons saisonniers d'utilisation de l'espace de la lagune du Prévost ainsi que (2) leurs migrations entre la lagune et la mer. Globalement les trois espèces se montrent non seulement très résidentes au sein de la lagune durant la période d'alimentation, mais de surcroît dans des zones précises de la lagune, avec des domaines vitaux individuels très restreints ($< 0.3 \text{ km}^2$). Les trois espèces montrent cependant une utilisation de l'espace contrastée, même si elles exploitent principalement le centre de la lagune ainsi que les tables conchylicoles. Elles présentent toutes des migrations de groupe, de la plus synchronisée pour la daurade à la plus étalée pour le loup. Ce dernier est la seule espèce qui se montre capable de rester résidente au sein de la lagune l'hiver. Les trois espèces font preuve d'une certaine fidélité interannuelle à la lagune ($> 37\%$), mais ces taux de fidélité sont probablement sous-estimés du fait d'un effet capture par la pêche, sans doute important au moment de la reproduction. Globalement cette étude montre que la lagune du Prévost, et plus généralement les lagunes de Méditerranée, sont des écosystèmes clés pour ces trois espèces de poissons, en fournissant un habitat d'alimentation répondant à leurs besoins en termes de croissance.

Mots clés : *Sparus aurata*, *Dicentrarchus labrax*, *Sarpa salpa*, domaine vital, site d'alimentation, résidence, fidélité de site, saison, migration, télémétrie acoustique

II.1. Introduction

Preserving marine biodiversity requires a thorough understanding of patterns of spatial and temporal variability of marine biota (Ward et al., 1999). For animals, understanding their movement is crucial in spatially structured populations (Morales et al., 2010) and in species that display large scale migrations (Putman, 2018). Fish movements are mainly shaped by their reproductive strategy or breeding behaviour (Sheaves et al., 1999 ; Bolden, 2000), food availability (Phiri & Shirakihara, 1999) or environmental parameters (Lucas & Batley, 1996 ; Garrett & Bennett, 1995). Studying the spatial ecology of fishes provides information about site fidelity to feeding grounds (e.g. Loher, 2008) or spawning areas (e.g. Hunter et al., 2003), as well as migratory patterns that can extend from short daily migrations by juveniles (e.g. Quinn & Ogden, 1984 ; Dorenbosch et al., 2004) to large scale multi-annual migrations over a lifespan (e.g. Robichaud et al., 2001). In an era of global erosion of marine biodiversity (Halpern et al., 2008), such knowledge is the foundation for conservation and resource management (Collenge et al., 2010).

Numerous studies have used methods such as population genetics to investigate broadscale structure and phylogeography of marine animal metapopulations, and to study their spatial ecology over time. This is especially true for species displaying strong site fidelity such as marine reptiles (Bourjea et al., 2007), birds (Taylor & Friesen, 2012) or fishes (Bonanomi et al., 2016). However, studies on individuals within populations, using approaches such as tracking (Block et al., 2011) or otolith shape and chemistry (Mahé et al., 2016), can provide valuable information about variability in behaviour and migratory strategies at much finer temporal and spatial scales. Acoustic telemetry uses transmitters attached to or implanted within an animal, which emit coded ultrasonic signals that travel through water and can be logged by hydrophone receivers (Heupel & Webber, 2012 ; Whoriskey & Hindell, 2016). With a suitable hydrophone network (Heupel et al., 2006), this approach can provide fine-scale spatial information for coastal demersal species (Hussey et al., 2015). Acoustic telemetry has proven particularly valuable to track movements of marine fishes at a fine scale in relatively enclosed inshore habitats, such as coastal lagoons (e.g. Abecasis et al., 2008, 2009 ; Reyier et al., 2011 ; Wada et al., 2017 ; Noda et al., 2021).

Coastal lagoons are transitional ecosystems, between land and open sea, which provide many valuable ecosystem services. In particular, they are important nurseries and seasonal feeding grounds for numerous species of marine fish. As nurseries, lagoons can provide good environmental conditions for growth and survival of post-larvae at settlement and for the ensuing juveniles (Beck et al., 2001 ; Gillanders et al., 2003 ; Vasconcelos et al., 2008 ; Tournois et al. 2017). The use of lagoons as seasonal feeding grounds, by older life stages, allows fishes to constitute reserves for overwintering and reproduction (Clark, 1998 ; Costa et al., 2002). Lagoons are, however, subject to

frequent physico-chemical fluctuations, being classed as naturally stressed habitats (Barnes, 1980), which renders them particularly vulnerable to the ongoing and relentless increase in anthropogenic pressure (Sheaves et al., 2015). Human alteration of lagoon environmental conditions has reduced their quality as habitats for juvenile fishes (Quignard et al., 1984 ; Brusle & Cambrony, 1992), while adults are subject to fishing pressure when they occupy them (Pauly & Yanes-Arancibia, 1994 ; Cataudella et al., 2015).

Among the 97 main species captured by the French coastal fishery in the Gulf of Lion (3 379t in 2018; Weiss et al., 2019), 24% (814t) is composed of only three species, gilthead seabream (*Sparus aurata*), seabass (*Dicentrarchus labrax*) and salema (*Salpa salpa*). These species provide almost 32% of the fishery's income (15M€ in 2018, Weiss et al., 2019). These species all occupy lagoons but very little is known about current or past levels of exploitation inside lagoons, where eels are the most targeted species, followed by gilthead seabream and seabass (Cataudella et al., 2015). There are currently no regional stock assessment or management measures for these species, mainly because of the lack of long term consistent fisheries data (Mehanna, 2007 ; 2010 ; Fateh, 2018).

The Gulf of Lion is a large and highly productive continental shelf (14000km²), characterized by an extensive complex of lagoons formed about 5600 years ago (Sabatier et al., 2010) and that stretch more than 300 km along the French coast (Cataudella et al., 2015). The lagoons of the Gulf of Lion play a key role as foraging grounds in the life cycle of seabass, gilthead seabream and salema, during their juvenile and adult stage (Elliott & Dewailly, 1995 ; Franco et al., 2006 ; Abecasis et al., 2012). A proportion of local adult populations migrate into the coastal lagoons at onset of the warm season, to feed, grow and constitute reserves, then migrate back out in late autumn to reproduce at sea in winter (Lo Bianco, 1909 ; Barnabé, 1976 ; Bouin, 1977 ; Anato and Ktari, 1983 ; Antolic et al., 1994 ; Tancioni et al., 2003 ; Mercier et al., 2012). If the migratory cycle of seabream and seabass is quite well-described (Barnabé, 1976 ; Bouin, 1977 ; Mercier et al., 2012), very little is known about salema. Furthermore, the importance of lagoon habitats for the successful completion of the life cycle of the three species at their adult lifestage remains to be clarified (Mercier et al., 2012). Notably, little information is available about many key issues such as whether individuals are transient or resident at specific sites for extended periods; the scale of local movements; the level of intra and inter-annual site fidelity, and whether migration events are driven by intrinsic or extrinsic factors. Patterns of habitat use can be remarkably complex, for example many fish species perform stochastic migrations (apparently random out and back movements) between seasonal feeding grounds and open sea, including *S. aurata* between coastal lagoons and the sea (Katselis et al., 2007 ; Nathan et al., 2008 ; Hansson & Akesson, 2014).

Multi-species tracking of fishes is relatively rare (Nash et al., 2013 ; Henninger et al., 2020). Multi-species tracking is, however, of particular relevance to identify hotspots for conservation because if an area is occupied intensively by several species with widely different lifestyles, it is likely to be of particular ecological significance (Raymond et al., 2015 ; Lea et al., 2016). Gilthead seabream, seabass and salema have very different ecologies, life history traits and levels of vulnerability to fishing pressure (Kara & Quignard, 2018a, Kara & Quignard, 2018b). For example, *S. aurata* is an opportunistic omnivore (Rosecchi, 1987), *D. labrax* is an active predatory carnivore (Froese & Pauly, 2006) while *S. salpa* is a herbivore (Cebrián et al., 1996). Investigating space utilization and site fidelity of these species in a common lagoon foraging ground will provide decision makers with an improved understanding of the importance of these ecosystems for these species' lifecycles (Pendoley et al., 2014 ; Osgood and Baum, 2015 ; Mouillot et al., 2016).

We used acoustic telemetry to track the seasonal movements and migrations of 226 individuals from the three species, inside and out of a lagoon in the Gulf of Lion over 4 years. The aim of the study was to investigate residence in the lagoon as a feeding ground at different spatio-temporal scales, and inter-annual fidelity to the lagoon over spawning migratory cycles.

II.2. Materials and methods

II.2.1. Study site

The Prévost lagoon (43° 31' 13.70'' N, 3° 54' 33.31'' E, Mediterranean Sea, Gulf of Lion, France) stretches out in a south west-north east direction near the Palavas-les-Flots town (Fig II.1). It is 3.3 km long and 0.8 km wide, with an average depth of 0.8 m (maximum 2 m). It is connected to adjacent lagoons (Arnel, Pierre Blanche, and Mejean) by three main connections; a 15m wide with the Rhône to Sète canal in the middle north of the lagoon, a 12m wide channel crossing Palavas-les-Flots in the south-west and a 1m pipeline that connects the Prévost to the Pierre Blanche Lagoon. The Rhône to Sète canal then connects to the Lez river which feeds into the sea in Palavas-les-Flots as well as to other lagoons surrounding the Prévost. The Prévost lagoon is directly connected to the sea by a single 30 m wide inlet (Fig II.1). Other indirect connections to the sea are the Rhône to Sète canal that reaches Frontignan and Carnon's ports. Bivalve farms (mussels and oysters) are located in the deeper part (2 m) of the lagoon near the inlet.

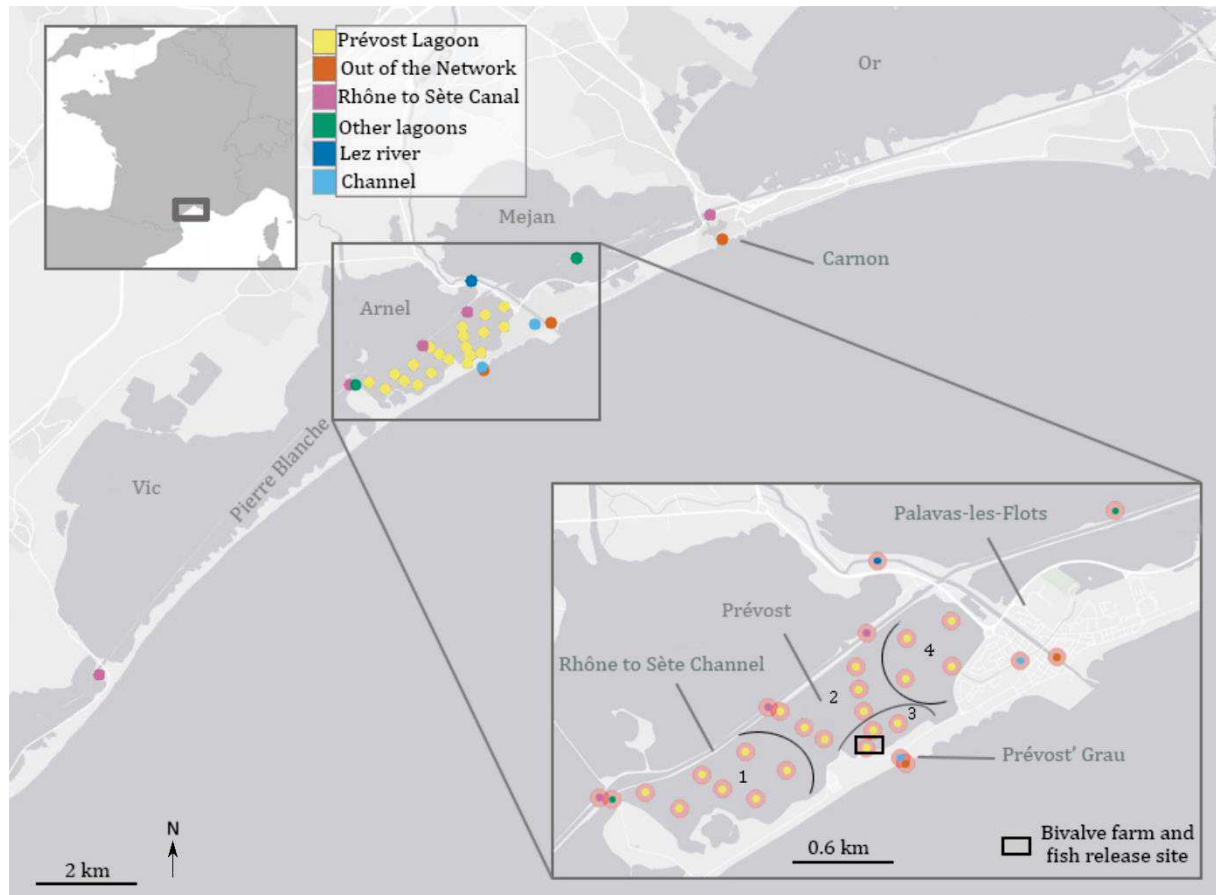


Figure II. 1. Location of the hydrophones inside the lagoon complex in function of zones (1 = West area; 2 = Center area; 3 = Mussel farm area; 4 = East area).

II.2.2. Experimental design

A fixed array of 33 acoustic receivers (VR2W, Innovasea, Boston, United States) was deployed to monitor the spatial and temporal movement patterns of the fishes (Fig II.1). The array was designed to investigate (1) movements inside the lagoon using 20 receivers; (2) migrations (two-way out and back movements) between the lagoon and the sea via the Prévost inlet, with two receivers separated by 100 m with obstructed hydrophones so that they listen in opposite directions to detect the directionality of the movements of the fish moving in and out of the lagoon. Similarly, two receivers were fixed in the channels leading to the sea in Palavas-les-Flots and Carnon ports; (3) all connections with adjacent lagoons and connecting channels with nine receivers located in the Rhône to Sète canal, the Lez river as well as in all connections with adjacent lagoons and ports. In order to study the regional movement patterns, we divided the study area into 9 zones: West of the lagoon, East of the lagoon, Center of the lagoon, Mussel farms, Out of network, Channels, Lez river, Rhône to Sète Canal and Other lagoons (Fig II.1).

In the lagoons, receivers were weighted and fixed onto planted wooden poles with the hydrophone pointing upwards. In the canals and ports, receivers were fixed to existing structures with ropes and cable ties. The monitoring period was from 01/05/2017 to 01/06/2021, with data downloaded from all receivers every three to four months.

Range tests performed in March 2017, prior to the study, showed a 50% detection probability at 119 m in the lagoon (See Richard et al., 2020 for details). The detection range was, however, somewhat variable, as expected in shallow coastal habitats (Payne et al., 2010, Weinz et al., 2021).

II.2.4. Fish sampling

Fish were captured between 2017 and 2020 from May to October (see Fig II.2, Tab II.S.1 and Fig II.S.1 for details). A total of 81 gilthead seabream (mean $\pm$ SD, 272 ± 64 mm total length – TL), 59 seabass (383 ± 95 mm TL) and 86 salema (279 ± 35 mm TL) were sampled in the Prévost lagoon (Fig II.S.1). Most of the fish (n=187) were captured using traditional net fish traps ('Capechades'), as described in Bach et al. (1992). Other fish were captured using rigid baited fish traps (60 x 40 X 40 cm) in the shallower parts of the lagoon (n=21) and rod and line (n=65). Most of the captures occurred in the Centre of the lagoon (Fig II.1).

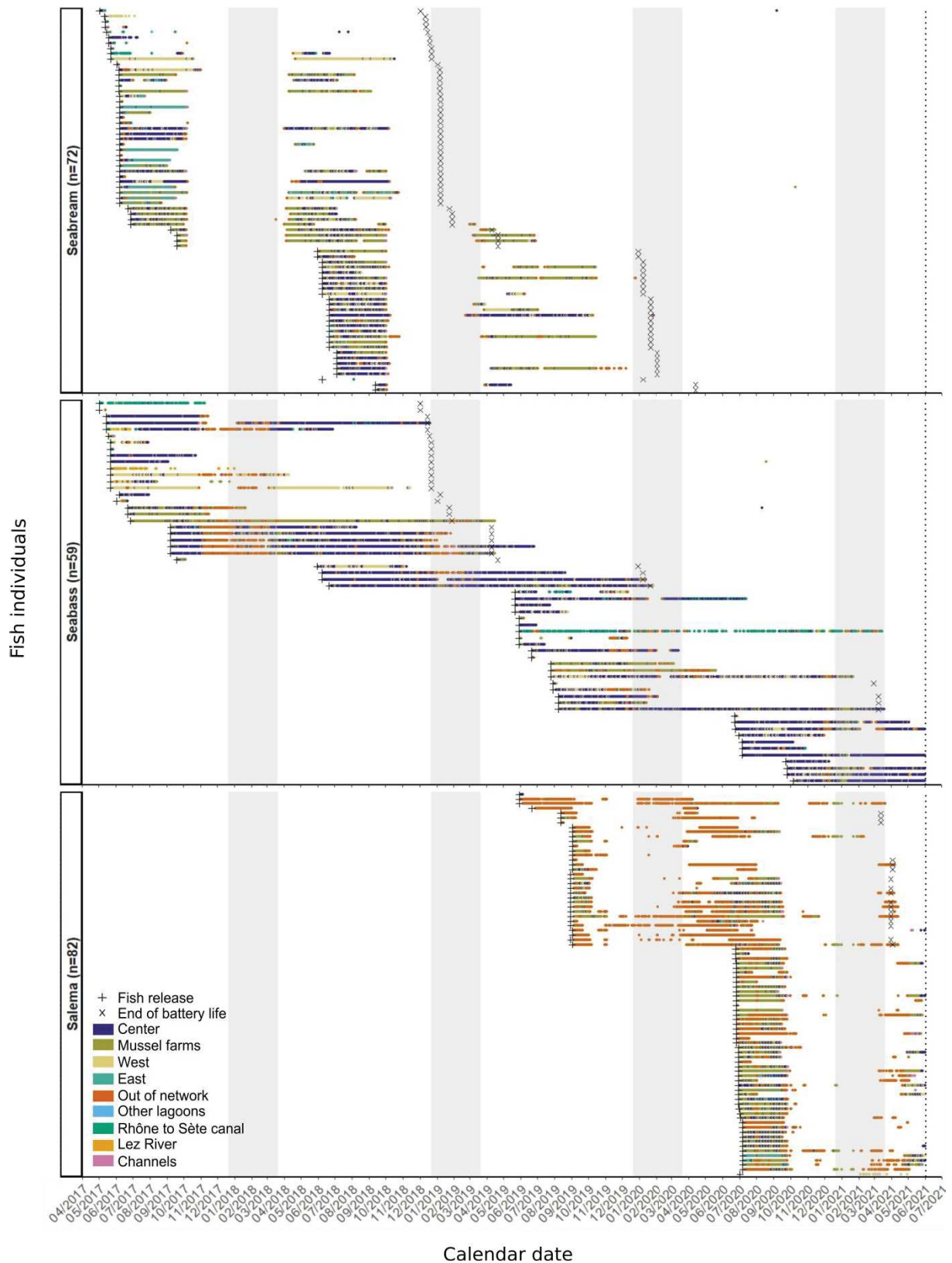


Figure II. 2. Chronogram of the movements of fish in the lagoon complex. Each line corresponds to a fish identified by its number. Each point corresponds to a detection in one particular zone defined in the legend. The dotted line indicates the end of the study. The grey rectangles delimitate the cold seasons from warm seasons.

II.2.5. Tagging

After capture, fish were immediately transferred to a 50 L on board aerated tank where they were tranquilized with 0.025 g.L⁻¹ benzocaïne (Benzocaine ethyl 4-Aminobenzoate, VWR, www.vwr.com) water bath. Fish were then transferred and anesthetized in a 0.1 g.L⁻¹ benzocaïne bath. Once sedated, total length and weight were measured for each individual. Individuals were then placed ventral side up in a padded V-shaped tagging cradle and a 10 mm incision was made using a scalpel parallel to the ventral midline, between the pelvic fins and the anus. A coded acoustic transmitter (Vemco V9-1X, delay 130–230 s ; Vemco V9-2X, delay 60–120 s ; Vemco V13-1X, delay 80–160 s) was inserted into the peritoneal cavity and the incision was then closed with absorbable monofilament suture (Monosyn, glyconate monofilament absorbable, needle DS24, thickness 2/0, Braun, www.bbraun.fr). Additionally, each fish was identified externally with a plastic dart tag (Hallprint Pty.Ltd) and a reward was advertised in case of recapture. Three blue dots (SIGMA, Alcian blue 8GX) were tattooed on the pectoral girdle of the tagged individuals as a second external marking method. Fish recovered in a circular 50 L aerated tank until equilibrium and normal swimming was regained (typically 3-5 min). All fish were all released near the Mussel farms (Fig II.1). All the tagging and monitoring data are provided in Tab II.S.1.

II.2.6. Data analysis

II.2.6.1. Data filtering

False detections were filtered by filtering out all non-deployed tag IDs. Tag emissions detected by two or more receivers in the denser parts of the array were filtered out; detections of the same tag emission on multiple receivers were removed if the timestamp between the detections was below the minimum emission delay of the tag. To avoid any potential tagging effect on the behaviour, we removed the first 48h of detections after tagging for each fish. As 15 fish (9 gilthead seabream, 1 seabass and 5 salema) left the lagoon complex within 48h after release, the final dataset was composed of data from 72 gilthead seabream, 58 seabass and 81 salema.

At last, using individual reconstructed tracks (Campbell et al., 2012) which display movements between receivers, we classified the fate of individuals for which signal was lost or remained continuous inside the lagoon into “alive”, “fished” or “dead”.

II.2.6.2. Seasonal breakdown of the dataset

We investigated seasonal movement patterns amongst species by considering two major astronomical seasons. The “warm season” goes from 21st of March to 21st of December and the

“cold season” goes from the 21st of December to the 21st of March. As tagging occurred during the warm seasons, the tracking data for the ongoing warm season was thus truncated. Consequently, the truncated season during which tagging was conducted was termed “partial warm season”. If a tagged fish returned to the lagoon the following warm season, the individuals could then be followed for the entire warm season and was thus termed “full warm season”. We only considered here for each fish its partial warm season, followed by its cold season and its full warm season the year after.

II.2.6.3. Seasonal residence inside the lagoon complex

The Residence Indexes (RI; March et al., 2010, Villegas-Ríos et al., 2013) were calculated for each individual as the total time (hours) spent in each of the nine study zones divided by the duration of the considered season (hours). We considered that an individual was present in a zone as long as it was not detected elsewhere. The time spent in a specific zone by a fish was calculated as the time difference between its first and last detection in the zone and these durations were summed by zones in order to calculate the total time spent in each zone. Since all fish were tagged during the warm season, the total duration for this season is the time difference between the first detection of the fish after tagging and 21st of December of its tagging year. When a fish left the lagoon complex for the sea, we considered the fish to be Out of network. Migrations movements between the lagoon and the sea were determined thanks to the three closest hydrophones to the sea: in the main channel connecting the lagoon to the sea, and in Palavas and Carnon channels. Fish departed from the lagoon when they were detected consecutively inside the lagoon and then at one of the three hydrophones, followed by an interval with no detections inside the lagoon. Likewise, fish returned inside the lagoon when they were detected at one of these three stations and then returned to being detected inside the lagoon, in their home range. Mean time differences between a consecutive departure and return were always measured.

Fish that were caught by fishermen during one of the season were discarded from this season and the following analysis. Full warm season RI values for fish tagged in 2020 were not included as the study stopped before the end of this warm season. RI inside the Prévost lagoon and in other zones were calculated for each fish and compared across all combinations of species and season. RI data distribution was verified to be quasibinomial thanks to the `descdist` function (`fitdistrplus` package, Muller & Dutang 2015). A linear generalized model was then applied on all individuals' RI, with species and season as factors (`glm` function, R Core Team 2019). Tukey post-hoc tests were used to identify where any significant differences lay (`emmeans` function, `emmeans` package (Lenth 2021)). Homoscedasticity and independence of the residuals were verified visually.

II.2.6.4. Fidelity within areas in the Prévost lagoon

RI in the Prévost lagoon was then broken down in the four different zones of the lagoon (West, East, Center and Mussel farms; Fig II.1) and ranked by residence between each zone for each fish (a RI for a zone is ranked 1 for a fish if its RI for this zone is the highest between the four, or ranked 4 if it is the lowest). RI were then compared between rankings for each combination of species and season with a linear generalized model.

II.2.6.5. Home ranges

Overall home ranges were estimated for each species and season in the Prévost lagoon. Only detections in the Prévost lagoon were used for calculations in order to compare home ranges of the three species in the lagoon. Seasonal home ranges were calculated over the total study period using kernel utilisation distributions (Worton, 1989). These home range estimations were calculated over a grid with a 50×50 m resolution using the adehabitat package in R (Calenge 2006). We fixed a kernel bandwidth to 119 m, which corresponded to the 50% probability of detection range in this lagoon found by Richard et al. 2020 (see March et al. 2010).

Two individual home ranges per species have been chosen for their diversity in covered zones and sized and displayed in Fig II.S.2.

II.2.6.6. Diel home ranges sizes

Home range sizes estimated from 50% and 95% KUD were calculated with the kernel area function per individual, species and season for 50% and 95% percentages levels. Sizes were calculated for each individual per season and species using the adehabitat package in R (Calenge, 2006) during day and night. Day and night periods were determined using the sunriseset function from maptools package (Bivand & Lewin-Koh, 2021). Normality of home ranges' size distribution was tested thanks to a Shapiro test but not verified. home range sizes distribution was verified to be gamma thanks to the descdist function (fitdistrplus package, Muller & Dutang, 2015), a mixed generalized model was then applied on all individuals' home range sizes, where factors were species, season, photoperiod (day or night) and presence probability (50% or 95%). Tukey post-hoc tests were used to identify where any significant differences lay. Homoscedasticity and independence of the residuals were verified visually.

II.2.6.7. Diel and seasonal home range overlaps

In order to estimate changes in individual home ranges over time, overlaps derived from 50% and 95% KUD between day and night were calculated with the `kerneloverlap` function (Calenge, 2006). In order to standardize overlap calculation and only get positive values, the overlap area was calculated as the proportion of the smallest home range area recovered by the largest of the two. Overlaps data's distribution is quasibinomial, a mixed generalized model was then applied on all individuals' overlaps, where factors were species, season, KUD size (50%, 95%) and time of the day (day or night). Tukey post-hoc tests were used to identify where any significant differences lay. Homoscedasticity and independence of the residuals were verified visually.

Overlap between home ranges derived from 50% and 95% KUD for each individual by seasons were calculated following the same approach as day and night overlaps. Overlaps data's distribution being quasibinomial, a mixed generalized model was then applied on all individuals' overlaps, where factors were species, season and presence probability. Tukey post-hoc tests were used to identify where any significant differences lay. Homoscedasticity and independence of the residuals were verified visually.

II.2.6.8. Inter-annual site fidelity

In order to investigate the differences in site fidelity amongst the three species, we quantified and categorised their inter-annual fidelity to the Prévost lagoon into four categories: a) fish that left the lagoon before the cold season and didn't return during the following full warm season, b) fish that left the lagoon before the cold season and return during the following full warm season, c) fish that stayed throughout the cold season and full warm season, d) fish that stayed throughout the cold season but left the lagoon before the beginning of full warm season. If a fish is detected at least twice during one of the seasons defined earlier, it is considered to be present in the lagoon during this season as false detections were filtered out. Site fidelity percentages are calculated as the number of fish included in each group for each species divided by the total number of tagged fish during the partial warm season for each species, minus individuals caught during the partial warm season. The capture rates correspond to the number of captured individuals throughout the study divided by the total number of tagged fish, before removing the individuals which remained less than two days inside the lagoon.

II.3. Results

Of the tagged fish, 72 seabream, 59 seabass and 82 salema were successfully tracked from the 4th of May 2017 to the 1st of June 2021. The total dataset, after the cleaning and filtering process, comprised

6 155 058 detections. Monitoring data are summarized in Tab II.S.1 and a chronogram illustrates movements among the different zones of the lagoon for all individuals (Fig II.2).

II.3.1. Seasonal residence inside the lagoon complex

The residence index (RI) values are displayed in Fig II.3. All three species mainly used “Prévost lagoon” or “Out of network” areas over all seasons, they rarely ventured out to other areas (“Other lagoons”, “Lez river”, “Rhône to Sète canal” and “Channels”; 4 ± 16 % residence on average for these four zones across all seasons).

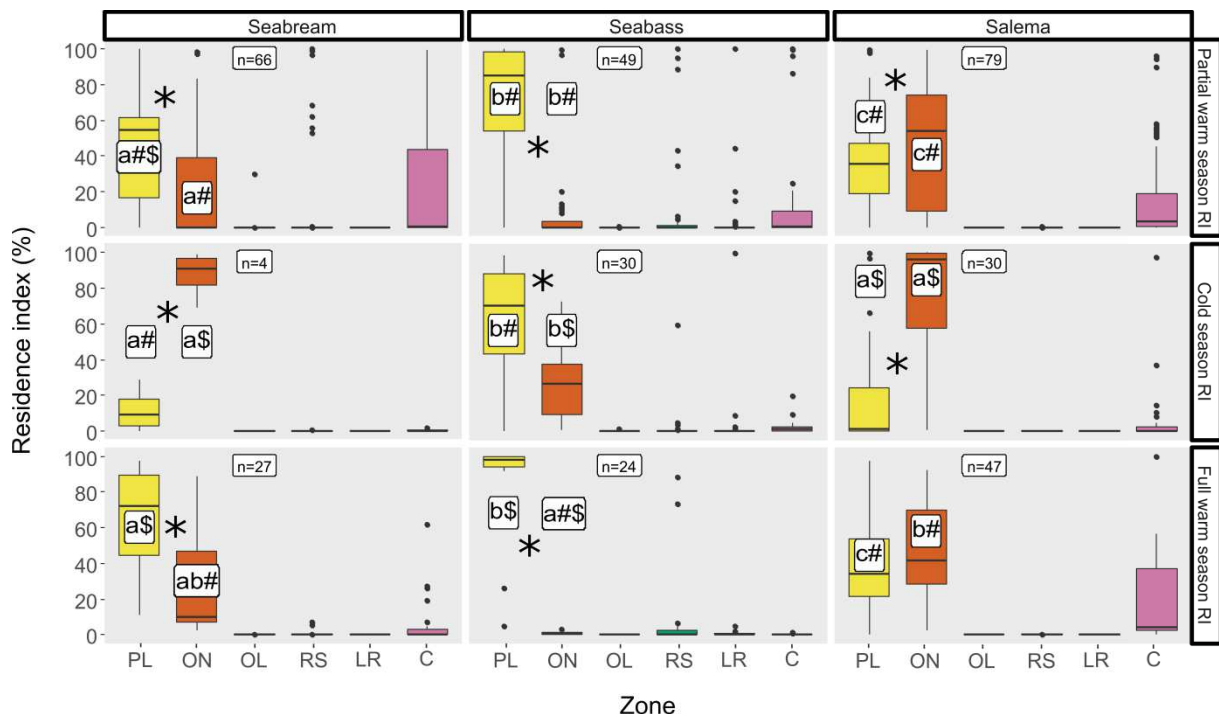


Figure II. 3. Residence indexes of each species during each season in function of the zone defined in Fig II.1. The boxplots represent the median, hinges and whiskers of RI values calculated for each fish, for a given species, zone (PL : “Prévost Lagoon”, ON : “Out of network”, OL : “Other lagoons”, RS : “Rhône to Sète canal”, LR : “Lez River”, C : “Channels”) and season and dots represent the outliers. A common superscript in the white boxes indicates no significant difference in the mean RI between species for letters and seasons for symbols (generalized mixed model, $p < 0.05$). The asterisk between “Prévost lagoon” and “Out of network” boxes indicates a significant difference between both zones for a given species and season (generalized mixed model, $p < 0.05$). The number of fish for a given combination of species and season is indicated in the white boxes at the top of each subplot.

During both warm seasons, gilthead seabream and seabass spent the vast majority of their time inside the Prévost lagoon (e.g. full warm season - FWS: gilthead seabream : 67 ± 27 %, seabass : 91 ± 24 %; Fig II.3); whereas salema shared their time between the Lagoon and Out of the network (e.g 38 ± 24 % and 44 ± 28 % respectively for FWS in the Prévost Lagoon and out of the network). It is worthwhile noting that, within the lagoon complex, gilthead seabream and salema were never detected in freshwaters in the Lez river and rarely detected in the Rhône to Sète Canal, or in Other lagoons but they did use the Channels to connect with the sea. Most of salema’s departures and returns happened around 3 h after sunset and 3h before sunrise (Fig II.S.3 and II.S.4). Seabass did venture into the Rhône to Sète canal and into freshwaters, especially during the partial warm season (4 ± 16 %) and full warm period (0.68 ± 1.15 %).

During the cold season, gilthead seabream and salema were mainly Out of network (respectively 88 ± 14 % and 76 ± 33 %). Seabream detected in winter are the individuals which inter-annually came back early March inside the lagoon. Seabass were significantly still more resident in the lagoon (RI = $68 \pm$

29 %) than Out of network during the cold period (RI = 24 ± 24 %), but spent significantly more time Out the network during that period than during the warm season (e.g. full warm season : 0.58 ± 0.94).

II.3.2. Fidelity within areas in the Prévost lagoon

Residence indexes for each zone are shown for each individual in Fig II.4. Individuals' RI for zones ranked as 1 (the most used by individuals) was always significantly higher than RI for other 3 zones they used, independently of the species and seasons, meaning that each individual remained significantly in a specific zone during each specific season (Fig II.S.2).

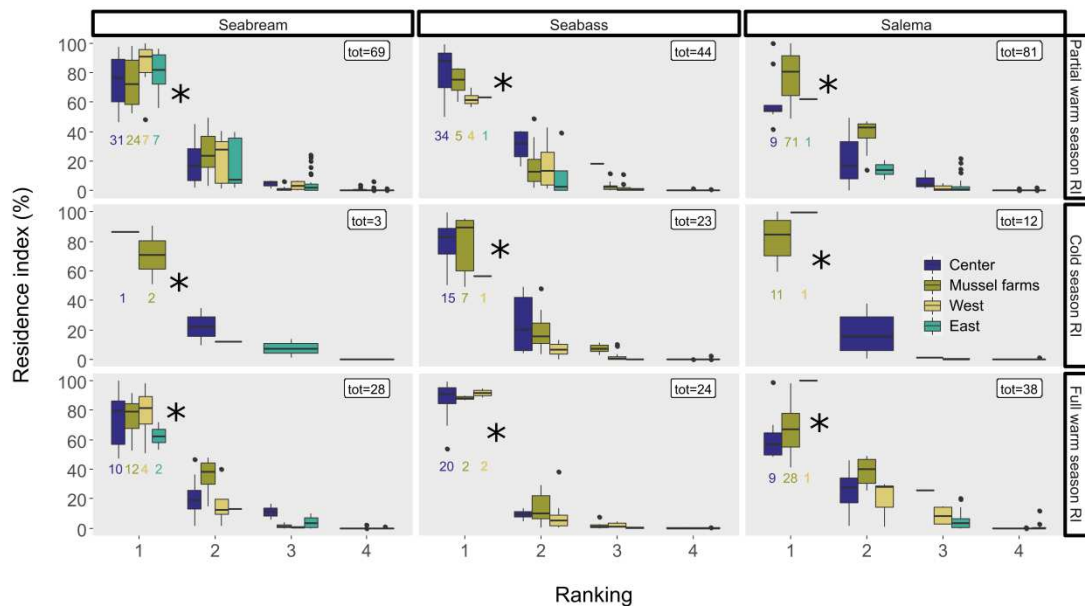


Figure II. 4. Ranking of the residence indexes in the Prévost lagoon between zones (West, East, Center and Mussel farms) of each species during each season in function of the zone defined in Fig II.1. The boxplots represent the median, hinges and whiskers of RI values calculated for each fish, for a given species, zone and season and dots represent the outliers. The asterisk between “Ranking 1” and “Ranking 2” indicates that the RI associated to the zone where fish are the most resident is significantly higher than RI in other zones for each fish (generalized mixed model, $p < 0.05$). The total number of fish for a given combination of species and season is indicated in the white boxes at the top of each subplot, the coloured numbers indicate the number of fish for a given combination of species, season, and zone for rank 1, according to the colour legend.

II.3.3. Space utilization inside the lagoon

II.3.3.1. Home ranges

Species home ranges within the Prévost lagoon are shown in Fig II.5. The three species rarely explored the West and East. During the warm season, seabream home range was centered around the Mussel

farms and the Center. Seabass tended to venture further north of the lagoon towards the connection with the Rhône to Sète canal and therefore their home range was around the center of the lagoon, stretching towards the opening to the Rhône to Sète canal. Salema home range was centered around the Mussel farms. This space utilization by the species inside the lagoon can also be observed on Fig II.4, with a different number of individuals being most resident in each zone.

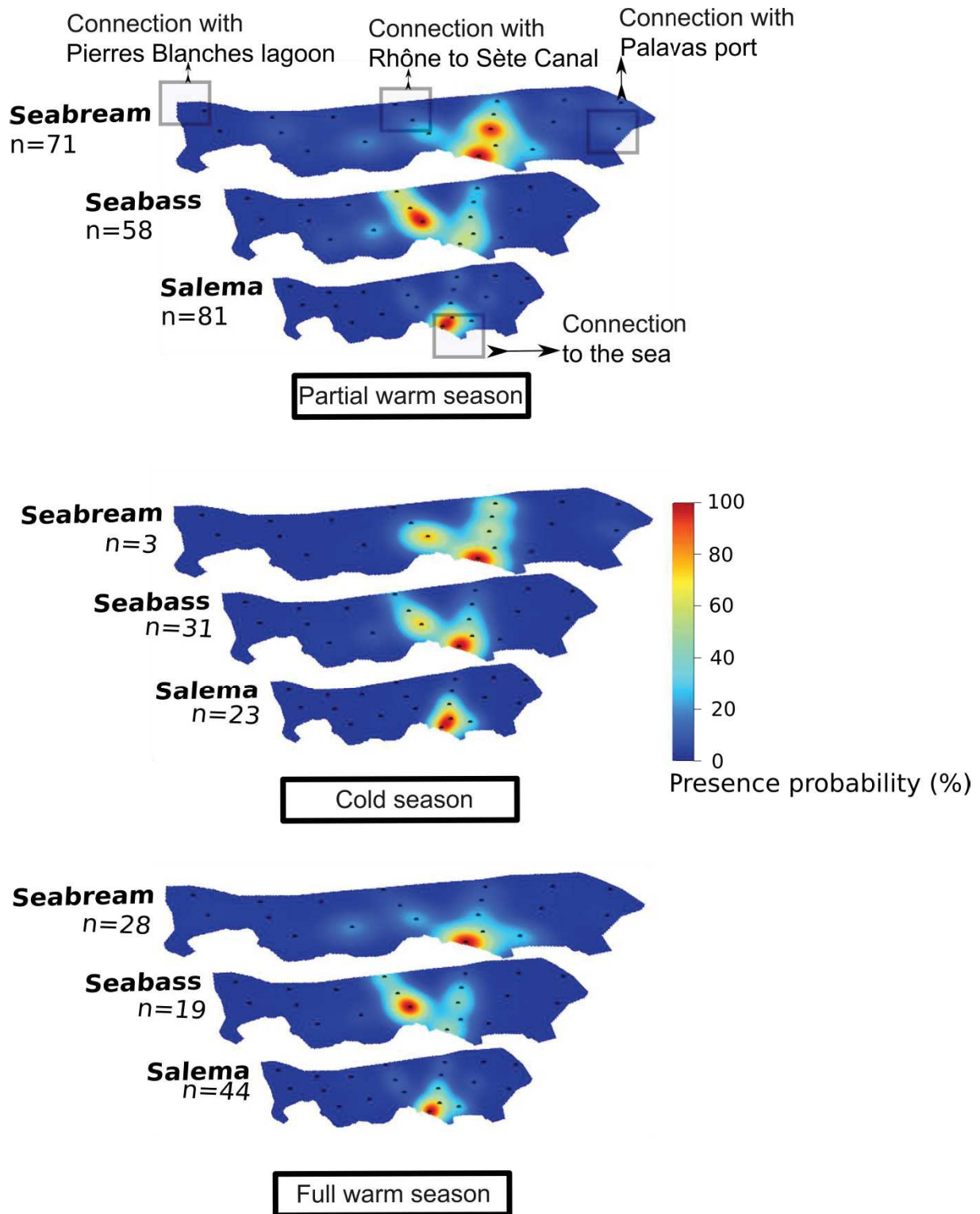


Figure II. 5. Home ranges of the three species calculated as kernel distributions between warm seasons and the cold season.

During the cold season, home ranges were more centered for all species around the Mussel farms close to the connection with the sea (Fig II.5). Global home range sizes are displayed in Tab II.S.2 and were all relatively small (95% KUD ranging from 0.612 to 1.988 km² for all season and species).

II.3.3.2. Seasonal diel Home range size and overlap

Day and night home ranges' sizes are presented in Fig II.6. Home range size did not vary between day and night for any combination of species and season except for salema during warm seasons, when home range at night ($0.52 \pm 0.22 \text{ km}^2$ for home ranges derived from 95% KUD) was significantly lower than home range during the day ($0.7 \pm 0.32 \text{ km}^2$ for home ranges derived from 95%). The 24h mean individual core area (50% KUD derived home range) size was $0.13 \pm 0.07 \text{ km}^2$ for gilthead seabream, $0.13 \pm 0.05 \text{ km}^2$ for seabass and $0.14 \pm 0.08 \text{ km}^2$ for salema. Considering that the Prévost lagoon has an area of 2.5 km^2 the individual area used daily was small.

There was a very high overlap of home ranges for each fish between day and night ($95 \pm 6 \%$ for home ranges derived from 95% KUD in average for all seasons and species, Fig II.7). There was globally no significant seasonal difference between overlap means for each species, except for salema which displayed a significantly lower overlap between day and night home ranges during the full warm season. That is, salema might be the only species to have different home ranges between day and night.

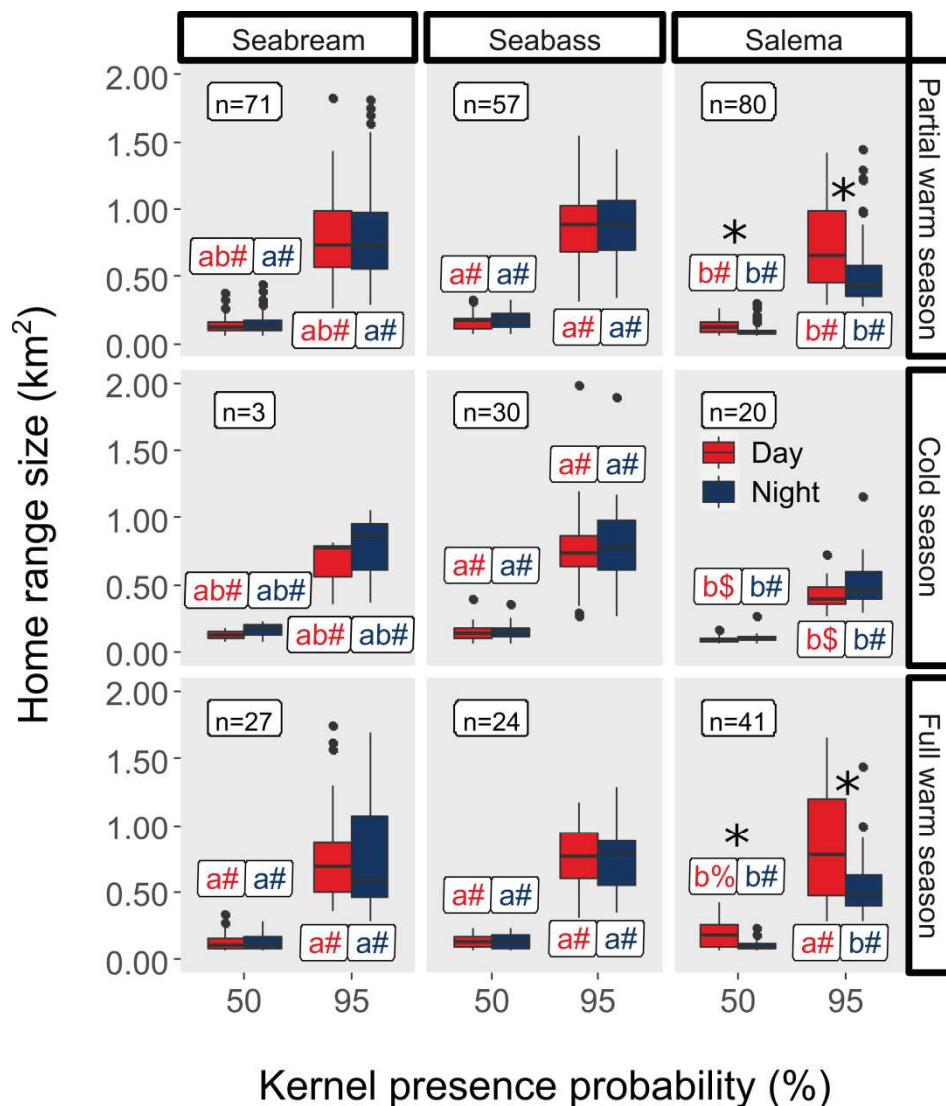


Figure II. 6. Home ranges' size derived from 50% and 95% KUD presence probability between day and night for all three species and seasons. Each panel displays the median, hinges, whiskers and outliers of all individual home range size values between day and night for a given season and species. A common superscript in the white boxes indicates no significant difference in the mean home range size between species for letters and seasons for symbols (generalized mixed model, $p < 0.05$). The black asterisk between "Day" and "Night" boxes indicate a significant difference in home range size between day and night for a given species, season and presence probability (generalized mixed model, $p < 0.05$). The number of fish for a given combination of species and season is indicated in the white boxes at the top of each subplot.

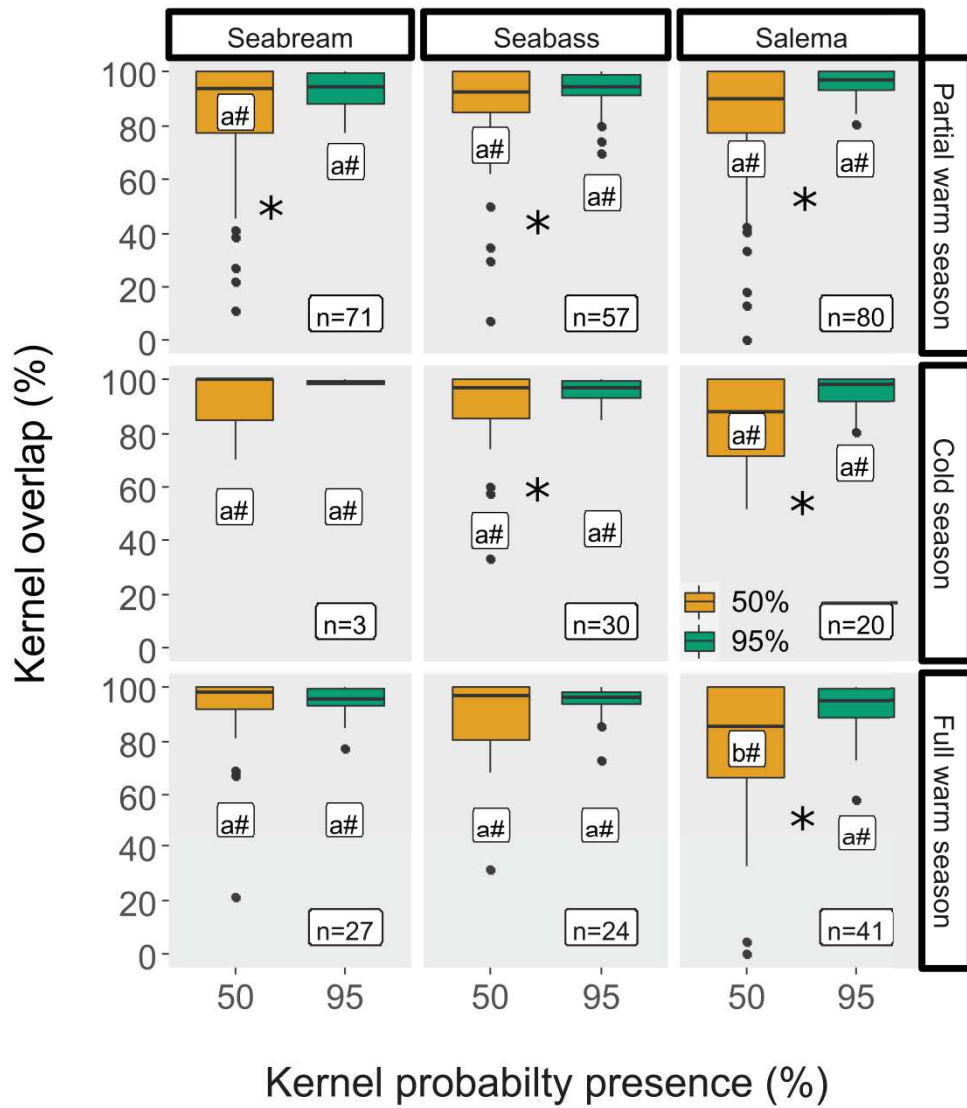


Figure II. 7. Overlap between home range areas for home ranges derived from 50% and 95% KUD between day and night for all three species and seasons. Each panel displays the median, hinges, whiskers and outliers of all individual overlap values between for a given season and species. A common superscript in the white boxes indicates no significant difference in the mean overlap between species for letters and seasons for symbols (generalized mixed model, $p < 0.05$). The asterisk between “50” and “95” boxes indicates a significant difference between both presence probability for a given species and season (generalized mixed model, $p < 0.05$). The number of fish for a given combination of species and season is indicated in the white boxes at the top of each subplot.

II.3.4. Inter-annual lagoon fidelity

II.3.4.1. Site fidelity and capture percentages

All species displayed a degree of inter-annual fidelity to the lagoon (Tab II.1, Fig II.2). Gilthead seabream performed pronounced annual migrations Out of network, all left the lagoon together before the cold season (6th of October $\pm$ 6 days) and some individuals then returned the following warm season (31st of March $\pm$ 13 days). 42% of individuals returned at the beginning of the next full warm season; the 5% of individual detected during the cold season were individuals that returned early March, at the end of the cold season (Fig II.2). By contrast to seabream, most seabass remained in the lagoon the entire time. 41% of seabass never came back when they left the lagoon before the cold season, 39% stayed throughout the study period and 20% did not come back when they left the lagoon during the cold period. Regarding salema, 55% displayed inter-annual fidelity to the lagoon; 27.5% of them left before cold season and came back for the full warm season, the other 27.5% remained in the lagoon during the cold season and throughout the full warm season. Estimated captures rates for each species are displayed in Tab II.1.

Table II. 1. Percentages of inter-seasonal fidelity to the lagoon for each species between their Partial Warm Season (PWS) and next two seasons (FWS = Full Warm Season; CS = Cold Season).

	Depart before CS and don't return for FWS	Depart before CS and return for FWS	Stay during CS and FWS	Stay during CS and depart before FWS	Capture rate
Seabream (n=65)	58%	37%	5%	0%	17%
Seabass (n=46)	41%	0%	39%	20%	31%
Salema (n=80)	44%	27.5%	27.5%	1%	7%

II.3.4.2. Seasonal home range overlap

Overlaps between PWS, CS and FWS seasons for all individual home ranges are shown in Fig II.8. The overlap was high ($93 \pm 9.9\%$ for home ranges derived from 95% KUD in average for all seasonal overlaps and species) with no significant difference between mean overlaps among species or across seasons. That is, from one season to the next, individuals used the same area in the lagoon.

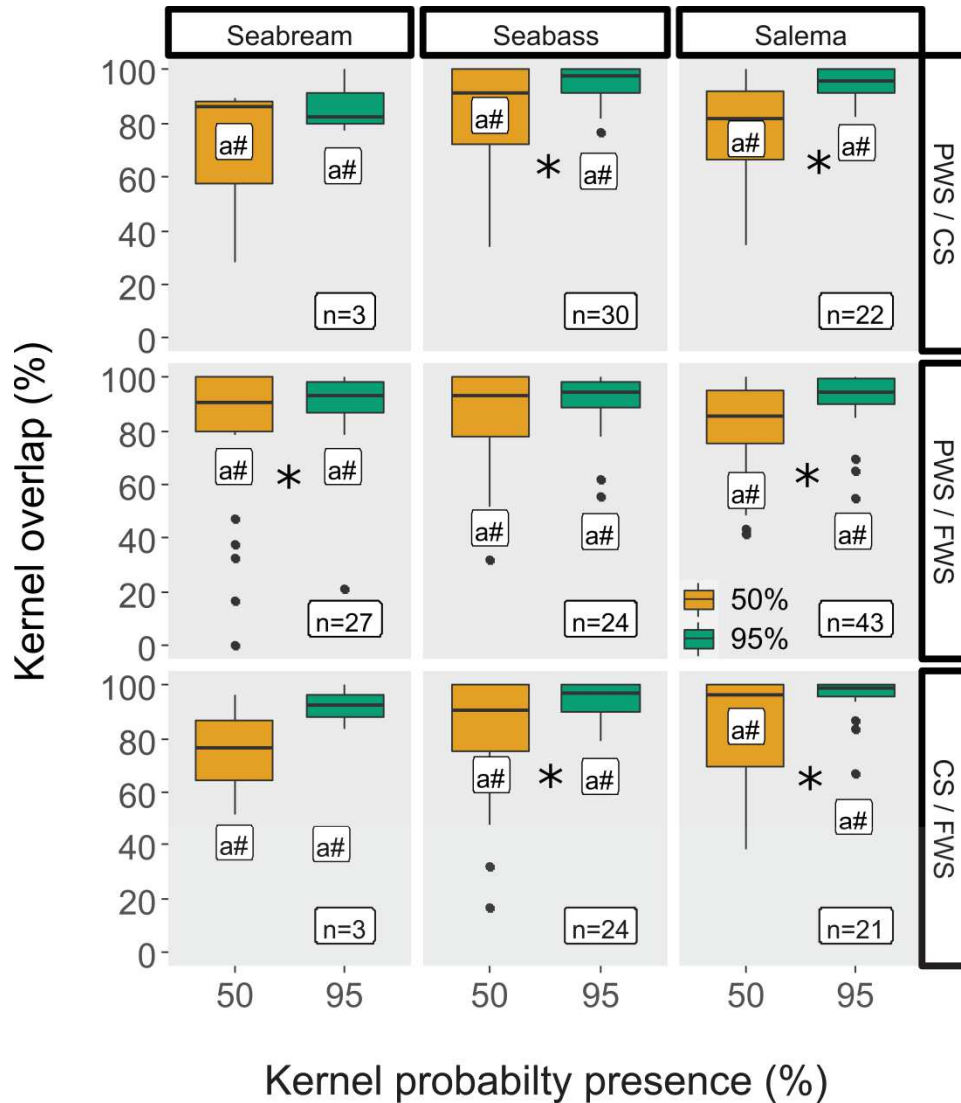


Figure II. 8. Overlap between home range areas, based upon 50% or 95% KUD, between seasons for *S. aurata*, *D. labrax* and *S. salpa*. Panels show median, hinges, whiskers and outliers of all individual overlap values between both seasons indicated in the left sidebars. The number of fish for a given combination of species and season is indicated in the white boxes at the top of each subplot.

II.4. Discussion

Using a robust acoustic telemetry dataset of more than six million detections collected from 213 fish (mean=27 985, SD = 31 747, min = 2, max = 206 258), this study provides novel understanding of the movements of three coastal marine fish species over more than 40 months. Results reveal the important role that coastal lagoons play in their adult life cycles and unravel some key questions about their spatial ecology. Notably, how they use the lagoon within feeding seasons and their fidelity over seasons.

The notion, however, of a season may not be similar at a species' perspective. The three species are known to exploit lagoons during spring and summer (Verdiell-Cubedo et al., 2007 ; Dufour et al., 2009 ; Mercier et al., 2012 ; Tournois et al., 2017) and mainly reproduce at sea from December to February (Lo Bianco, 1909; Rafail, 1971 ; Barnabé, 1972 ; Lasserre, 1976). In order to standardize temporal analysis and enable comparisons of metrics amongst species, we arbitrarily defined a common timeframe based on astronomical seasons. Such an approach has the advantage of being independent of *in vivo* environment yearly variations (e.g. temperature) that may fluctuate from year to year and influence differently the space use of each species (Magnuson et al., 1979). If such an approach can be questioned, it permits the capture of main patterns of movement, based on the major environmental shift represented by winters *versus* other seasons in temperate countries (Claridge et al., 1986). One of the issues we faced, however, was that the data from the first tagging season (*i.e.* partial warm season - PWS) was incomplete, complexifying the comparisons between PWS and full warm season (FWS). Looking in detail at the data, we found that main results from both seasons were very similar among species with, however, an individual variability that was far greater during the PWS than FWS (e.g. Fig II.3). This could be attributed to the fact that not all the warm months were included in the PWS (tagging last from May to September), and that a lot more individuals were included in the analysis (*e.g.* seabream PWS n=66, FWS n=27; Fig II.3). Therefore, both warm seasons will be hereafter considered together as a single warm season.

Another matter of concern was the effect of maturity and sex on spatial behaviour and spawning migration, as both influence space use in marine fishes (Shapiro 1986, Miranda et al., 2008, Jonsson & Gravem 1985). None of these species are sexually dimorphic. As protandrous hermaphrodites, sex and associated maturity are usually determined by size for *S. aurata* and *S. salpa*, but are highly variable for both species according to individuals and areas (Lasserre, 1976 ; Chaoui, 2006 ; Bruslé-Sicard & Fourcalt, 1997 ; Criscoli et al., 2006). For seabass, size at maturity depends on sex (Barnabé, 1976) and sex of individuals could not be assigned. We, therefore, could not investigate the effect of sex or maturity on the behavioural patterns of the three species.

II.4.1. Residence and space utilization inside the lagoon during the warm season

Given that lagoons are particularly productive areas along the coastline, due to the input of terrestrial nutrients, it is not surprising that marine fishes often use these ecosystems as feeding grounds (Milardi et al., 2019). The Prévost lagoon is very small (2.5 km²) situated in the middle of vast lagoon complex interlinked by channels that stretch over 55 km from Thau lagoon (Sète, 70 Km²) to the Mauguio lagoon (30 km²), in which all three species are commonly found (Franco et al., 2008). Being directly connected to the sea, the Prévost lagoon could act as a primary entrance point to the entire lagoon complex. However, the results suggest that none of the species use the Prévost lagoon as a mere transition zone because, once detected inside it, they are rarely then detected in other adjacent zones (Fig II.3). Seabass can tolerate low salinity environments down to 0.5 ‰ (Chervinsky, 1974) and was the only species to venture into freshwater of the Lez river, possibly to forage (Fig II.3, Vázquez & Muñoz-Cueto 2014).

However, the three species showed divergent use of the Prévost lagoon itself. Seabass displayed the highest fidelity to the lagoon during the warm season (>90% of fidelity) with very few excursions at sea. The seabream also displayed fidelity to the lagoon (>60% of residence) but also performed short stochastic excursions out to sea during the warm season (Fig II.2). A high residence in seasonal foraging grounds has been already reported for *D. labrax* in an estuary in southern Ireland (Doyle et al., 2017), for *S. aurata* in Ria Formosa lagoon (Abecasis et al., 2008), and also for other sparid species (Abecasis et al., 2009). However, with the exception of Doyle et al., 2017, all other studies investigated fidelity mainly based on short-term tracking and relatively low sample size. Our large dataset on residence confirms that coastal lagoons play a critical role over time as foraging grounds in the life cycle of seabass and seabream (Able et al., 2014). Salema spent a significant time at sea with daily excursion in the lagoon (>40% of residence Out of network). Salema movements between lagoons and the sea may be less predictable than gilthead seabream or seabass (Kara & Quignard, 2018b), we found that stochastic movements between the lagoon and the sea happened daily, mainly at dusk and dawn (Fig II.S.3 and II.S.4). An increase in activity at sunrise and sunset is well known in fishes (Helfman 1986) and was reported by Jadot et al., 2006 in *S. salpa* at dusk and dawn. This could have led to more intense stochastic migration density, increasing the residence Out of network.

It is worthwhile noting that this high fidelity to the lagoon is more than just to the lagoon itself. All three species seemed to be particularly faithful to specific zones of the lagoon (Fig II.4 and II.5 and II.S.2). Generally, the three species shared the same core area in the center and around the sea farm, with the exception of the gilthead seabream that also used the east and west zones (Fig II.4). Looking at the home range size, this small scale fidelity is more apparent, with for instance their 50% core representing 5% of the total surface of the Prévost lagoon for seabream and seabass and 7.2% for salema (Fig II.6). Day and night home ranges had similar sizes and overlap between their day and night home ranges were very high (>90%, Fig II.6 and II.7), which suggest that seabream and seabass did not display diel patterns in

space utilization and displayed similar spatial patterns in the lagoon during day and night. This behaviour is confirmed by other studies which show that diel activity patterns is very consistent across individuals for these species (Bégout & Lagardère 1995 ; Anras et al., 1997 ; Abecasis et al., 2008). However salema displayed smaller home ranges at night than during the day (Fig II.6) and lower day/night home range overlap than other species (Fig II.7), which suggest that salema displayed night resting, as reported by Jadot et al., 2006.

Little is known about the size of foraging areas used by coastal fish or how much time they spend at particular foraging locations (Mather et al., 2009 ; Doyle et al., 2017). Although such a small home range in coastal lagoons for salema and seabream is in agreement with two previous studies (Abecasis et al., 2008 ; 2012), home ranges of seabass in coastal lagoons have never been estimated before. In estuaries, this species seems to be restricted to small areas of about less than 3 linear km (Pita & Freire 2011 ; Doyle et al., 2017). Fish home range size and fidelity at foraging grounds is often associated with territorial behaviour (Armstrong 1947, Low 1971) or food availability (Hansen & Closs 2005). Seabream are very territorial (Folkedal et al., 2018) and have been observed to display social hierarchy in tanks (Papadakis et al., 2016) for access to food (Karplus et al., 2000) or space (O'Connor, Metcalfe & Taylor, 2000). This may explain such strong site fidelity at fine scale. Little is known about territoriality of seabass, while salema are not territorial. Thus, territoriality cannot explain their small home range sizes of all three species. However, territory size is predicted to be smaller at high population densities and with increasing food availability (Cowlshaw, 2014). The observed differences in space utilization inside the lagoon, by the three species, are more likely to be attributed to their different trophic ecologies, as foraging is one of the primary determinants of movement in fishes (Phiri & Shirakihara, 1999). Fish define their home range where the food is neither limiting nor widely used by other species (Barnes 1989). Given that *S. salpa* is the only fish algae grazer in the lagoon, competition for resources is limited. By contrast, seabream and seabass are carnivores and may compete for the same prey (Barnabé, 1976 ; Andrade et al., 1996 ; Pita et al., 2002 ; Vázquez & Muñoz-Cueto 2014). This could explain why overall salema had individual larger home ranges than seabream and seabass. However, with few available information on food availability and habitat structure in the lagoon, further research about fish assemblages and prey distribution is needed to better understand the links between space utilisation and food availability.

II.4.2. Spawning migration and overwintering

Migratory behaviour from feeding to spawning habitat is a trait common to many animal groups, from invertebrates to large mammals (Dingle & Drake, 2007 ; Shaw et al., 2016). Migratory species travel at regular intervals that are consistent among years in response to specific environmental cues or migration triggers (Hodgson & Quinn, 2002; Hinch et al., 2006 ; Jones & Petreman, 2015). Therefore spawning

migration are typically very synchronized in order to avoid unfavourable conditions and arrive at destination at an appropriate time when environmental conditions are suitable (Crossin, 2009).

Seabream are known to perform ontogenic migrations (Lasserre, 1976 ; Mercier et al., 2012 ; Tournois et al., 2017) between their foraging sites in coastal lagoon (Arias, 1976 ; Suau and Lopez, 1976 ; Arias, 1980 ; Pita et al., 2002 ; Chaoui et al., 2006) and spawning sites at sea (Audouin, 1962 ; Mercier et al., 2012). They spawn in winter from November to February with a peak in January-February (Audouin, 1962); so do Mediterranean seabass populations, which migrate to sea to spawn from December to March with a peak in January (Rafail, 1971 ; Barnabé, 1972 ; Bouain, 1977 ; Kara, 1997). Little is known about salema migratory patterns, they spawn at sea with two distinct spawning periods along the Italian coast: one in spring, from March to May, and the other in autumn, from the end of September to November (Criscoli et al., 2006).

We found that all three species showed a strong but contrasted pattern of spawning migration. Seabream left the lagoon in a synchronized manner (6th of October $\pm$ 6 days, Fig II.2) at the end of the warm season. In the case of spawning migrations, the finely tuned association between the migrating organism and its migration triggers ensures that migratory movements are initiated when environmental conditions are optimal for reproduction and survival of offspring (Crossin, 2009). Such a synchronized departure is most probably triggered by environmental factors, such as temperature (Lehodey et al., 2006) or photoperiod (Lennox et al., 2016). Water temperature in the Prévost lagoon can be low during the cold season ($9.5 \pm 2^{\circ}\text{C}$ from December 2017 to March 2018, Richard et al., 2020) and gilthead seabream is sensitive to low temperature (Ibarz et al., 2003). Seabream probably stayed at sea until March to avoid these cold temperatures, and then came back when the temperature rose again to feed and grow during the warm season.

Seabass migration was less synchronised than gilthead seabream and more dispersed in time, (Fig II.2, average departure across all years was the 1st of November $\pm$ 15 days). Individual migration from a coastal lagoon has never been measured before in *D. labrax*. However, Doyle et al. (2017) found that most tagged seabass left their feeding ground in estuaries within 6 weeks, between October and November, which closely corresponds to our dates and dispersal of departures. It seems therefore that these migrations were most probably for spawning purposes. What trigger these departures for migration is not known, but temperature is mostly also suspected (Barnabé, 1976). Location of breeding sites for seabass in the Gulf of Lion is poorly documented. Several spawning sites are known to exist all along the coast of the Gulf of Lion some possibly being not far from their feeding grounds (Dufour et al., 2009), a proximity that may explain the highest density of stochastic migrations in November and December (Fig II.2). Unlike seabream, 59 % of tagged seabass were able to overwinter inside the lagoon (Tab II.1). Seabass are likely more resilient to cold temperatures than seabream. Indeed seabass is a eurythermal species and juveniles can tolerate temperatures up to 4.1 to 6.77 °C (Dendrinos & Thorpe, 1985 ; Venturini et al., 1992 ; Dülger et al., 2012) but stop feeding at 7°C (Kara & Quignard, 2018a).

Therefore some individuals were very likely still able to feed inside the lagoon during the cold season, especially since home range size was similar than during the warm season, suggesting that space utilization during warm and cold season was also similar (Fig II.5).

Salema departed in average around the same date (Fig II.2, 24th of September $\pm$ 12 days) as seabream but in a less synchronized way. Given that their spawning season starts in late September (Criscoli et al., 2006), we can assume that these migrations are linked to spawning. Salema spawning sites locations in the Gulf of Lion and environmental trigger of breeding seaward migrations are unknown but since their mean departure date is close to seabream's we can assume that the same environmental cues could trigger departures from the lagoon. On the contrary of seabream, a few individuals were able to remain inside the lagoon during the cold season but not as much as seabass, since residence Out of network during the cold season was significantly higher than inside the lagoon. Little is known about salema's tolerance to cold water but Van der Walt 2019 estimated that their Critical Minimum Temperature was in average 7.1°C. Ectothermic organisms in the temperate zone exhibit phenotypic plasticity in response to changes in environmental factors such as temperature, producing what has been termed a norm of reaction over an environmental gradient (Scheiner, 1993). Gibbons et al., 2016 for example showed that marine sticklebacks became as tolerant as freshwater sticklebacks to winter conditions when acclimated to cold temperatures. It is then possible that individuals which displayed fidelity to the lagoon all year round acclimated to winter conditions inside the lagoon.

II.4.3. Inter-annual fidelity to the lagoon

While inter-annual fidelity to foraging locations is known in many large marine vertebrates (Jorgensen et al., 2010 ; Meyer et al., 2010 ; Schofield et al., 2010), relatively few studies have documented inter-annual fidelity to foraging locations in coastal migratory marine fish. We found a strong fidelity of the three species to the Prévost lagoon over yearly seasons (Tab II.1, Fig II.2). A total of 42% of the seabream tagged during the warm season were observed back in the lagoon after their seasonal migration, a fidelity already recorded for that species by Andouin (1962) in a Mediterranean lagoon.

A total of 39 % of the seabass were found in the lagoon the year after the tagging (Tab II.1). This behaviour was described with seabass which inter-annually come back from off-shore to coastal feeding grounds in Pawson et al. (2007) (55% return rate using mark-recapture) and Doyle et al. (2017) (93% return rate using acoustic telemetry) respectively in England and Ireland. If we count the fish which remained inside the lagoon throughout cold and full warm season and those which left the lagoon before cold season and came back during full warm season, salema were 55% inter-annually faithful to the lagoon. Such an Inter-annual feeding site fidelity to feeding grounds has never been recorded in *S. salpa* before. Overall inter-annual site fidelity to the lagoon confirmed that this productive ecosystem appears to be important in the life cycle of these three species, which is even more supported by the fact that

some seabass and salema were annually resident inside the lagoon. This inter-annual site fidelity is probably related to the presence of seasonally predictable and energetically valuable prey resources (Driggers et al., 2014) for our three species that insures their physiological needs during the growth phase.

It is worthwhile noting that these inter-annual site fidelity rates were probably underestimated. Seabream and seabass are highly targeted by the Mediterranean French artisanal fishery (respectively 960t and 250t in 2018, Weiss et al., 2019). Landings of salema in this fishery per year is however relatively lower (0.5M€ for 100t, Weiss et al., 2019). Based on the fact that we estimated that between 7% and 31% of the individuals according to species were fished inside the lagoon during the study period, and that fishing pressure at spawning sites is suspected to be higher (Sadovy de Mitcheson et al., 2013), we believe that individuals that departed from the lagoon faced a high probability of being caught by professional or recreational fisheries (e.g. Erisman et al., 2011). Our fidelity estimates should therefore be considered lower bound estimate for these species. Interestingly the less targeted species, salema, is the one that showed the highest inter-annual fidelity rate.

The three species were not only faithful to the Prévost lagoon during different seasons but also displayed fine-scale site fidelity inside the lagoon. Overlaps amongst home ranges for the three species over seasons were very high (>80%, Fig II.8 and II.S.2), showing that individuals tended to frequent the same specific habitats they used the previous year. This inter-annual site fidelity behaviour has been recorded before for *D. labrax*. Pawson et al., 2007 ; Doyle et al., 2017 showed that most of seabass that returned to their feeding ground did so to very localised coastal foraging areas. However it is the first time that such fine scale inter-annual site fidelity has been recorded for both gilthead seabream and salema, two species that also displayed short term homing ability (the ability to come back to their home range after being transported away from it) by going back to their capture sites after being release several kilometres away from it (Abecasis et al., 2008 ; Jadot et al., 2002 ; 2006). Fine scale site fidelity over years is also found in marine reptiles (Siegwalt et al., 2020), birds (Baylis et al., 2015) and fishes (Martins et al., 2017) most probably because of familiarity with the area, territoriality and foraging efficiency, all benefiting reproductive success (López-Sepulcre & Kokko, 2005 ; Martins et al., 2017).

II.5. Conclusions

We confirmed that the Prévost lagoon was used extensively as a seasonal foraging ground by adult seabream, seabass and salema. Despite different space utilization inside the lagoon during the feeding season, probably linked with different trophic ecologies and habitat requirements, all three species displayed (1) a high residence inside the lagoon during the feeding season and (2) a high rate of inter-annual fine scale fidelity to specific smaller areas inside the lagoon. This confirms that Mediterranean lagoons are key habitats in the life cycle of these species. In the light of our results, two key points

should be given priority in future investigations. The first is to better understand what those individuals do while at sea, where they go and for what purpose, and which threats they face. Such understanding may provide a broader picture of their regional movements and highlight other key areas at sea for their life cycle, such as spawning areas (Verlaque, 1990 ; Dufour et al., 2009 ; Lett et al., 2019) and migratory corridors (Van der Walt, 1998 ; Mercier et al., 2012 ; Vázquez & Muñoz-Cueto, 2014). The second issue would be to better understand which environmental parameters drive movements, both seasonal and stochastic, between the lagoon and the sea. Assuming that Mediterranean coastal lagoons will most probably be heavily affected by climate change in the next 50 years (Cramer et al., 2018), such knowledge will allow assessment of potential impacts on the space used by these species. Finally, almost no management strategies are currently enforced for those species, with current stock status unknown but most probably highly exploited given the current over-exploitation of the Mediterranean sea (FAO 2018). A better understanding of the spatial utilization of coastal lagoons by these three species will help decision-makers to adapt management measures regarding the fisheries inside lagoons (Cooke et al., 2016 ; Lowerre Barbieri, 2019 ; Duarte de Paula Costa et al., 2018).

II.6. Supplementary materials

II.6.1. Tables

Table II.S. 1. Monitoring data for each individual of each species. *The number of days detected corresponds to the number of days a fish was detected at least once by one of the hydrophones. The number of hydrophones corresponds to the number of hydrophones which detected at least once a fish. The total period of detection corresponds to the number days between a fish's first and last detection.*

Fish number	Release date (dd/mm/YYYY)	Fishing technique	Species	Fork length (mm)	Weight (g)	Tag format	Battery life (day)	Number of detections	Number of receivers	Number of days detected	Total period of detection (day)
1	02/05/2017	Capechade	Seabass	355	489	V9-1x	579	27	8	2	2
2	02/05/2017	Capechade	Seabass	316	391	V9-1x	579	4742	17	128	188
3	02/05/2017	Capechade	Seabream	222	182	V9-1x	579	2063	12	10	10
7	11/05/2017	Capechade	Seabream	220	229	V9-1x	579	548	16	26	52
9	12/05/2017	Capechade	Seabream	224	194	V9-1x	579	1704	20	10	36
11	12/05/2017	Capechade	Seabream	237	259	V9-1x	579	594	17	3	3
14	15/05/2017	Capechade	Seabream	234	240	V9-1x	579	545	10	12	433
15	15/05/2017	Capechade	Seabass	275	252	V9-1x	579	28957	19	179	181
16	15/05/2017	Capechade	Seabass	283	268	V9-1x	579	39738	29	306	405
17	15/05/2017	Capechade	Seabass	272	238	V9-1x	579	110904	23	514	582
26	19/05/2017	Fish trap	Seabream	180	117	V9-1x	579	924	15	10	138
28	19/05/2017	Fish trap	Seabream	240	259	V9-1x	579	976	8	33	49
30	19/05/2017	Fish trap	Seabass	241	154	V9-1x	579	1096	12	9	9
33	22/05/2017	Capechade	Seabass	331	445	V9-1x	579	1874	14	40	65
34	22/05/2017	Capechade	Seabass	403	854	V9-1x	579	9359	18	105	105
35	22/05/2017	Capechade	Seabream	183	108	V9-1x	579	393	10	3	3
36	22/05/2017	Capechade	Seabream	274	378	V9-1x	579	53797	20	328	509
38	22/05/2017	Capechade	Seabream	222	200	V9-1x	579	7265	25	100	393
39	22/05/2017	Capechade	Seabass	290	282	V9-1x	579	34564	23	281	319
40	22/05/2017	Capechade	Seabass	216	126	V9-1x	579	525	1	50	221
42	22/05/2017	Capechade	Seabass	280	278	V9-1x	579	20319	18	153	153
43	22/05/2017	Capechade	Seabass	272	240	V9-1x	579	21482	23	397	538
44	22/05/2017	Capechade	Seabass	282	261	V9-1x	579	64	10	3	3
45	22/05/2017	Capechade	Seabass	229	157	V9-1x	579	4610	16	88	212
51	02/06/2017	Fish trap	Seabream	183	118	V9-1x	579	294	6	2	2

Chapitre 2

52	02/06/2017	Fish trap	Seabass	397	700	V9-1x	579	595	14	11	11
56	06/06/2017	Capechade	Seabream	181	117	V9-1x	579	43880	17	263	452
57	06/06/2017	Fish trap	Seabream	184	120	V9-1x	579	27412	22	146	146
60	06/06/2017	Fish trap	Seabream	217	213	V9-1x	579	27995	16	221	422
61	06/06/2017	Capechade	Seabream	181	111	V9-1x	579	298	6	3	3
62	06/06/2017	Capechade	Seabream	356	847	V9-1x	579	17213	18	143	391
64	07/06/2017	Capechade	Seabream	245	278	V9-1x	579	16347	15	122	122
65	07/06/2017	Capechade	Seabream	214	171	V9-1x	579	1168	12	8	8
66	07/06/2017	Capechade	Seabream	198	153	V9-1x	579	419	12	3	3
68	07/06/2017	Capechade	Seabream	181	113	V9-1x	579	7904	23	120	120
71	07/06/2017	Capechade	Seabream	226	219	V9-1x	579	2993	10	54	54
72	07/06/2017	Capechade	Seabream	177	102	V9-1x	579	8534	19	45	45
73	07/06/2017	Capechade	Seabream	181	112	V9-1x	579	21101	27	257	486
75	07/06/2017	Capechade	Seabream	213	179	V9-1x	579	12866	21	90	90
76	07/06/2017	Capechade	Seabream	245	259	V9-1x	579	13763	23	292	501
77	07/06/2017	Capechade	Seabream	223	203	V9-1x	579	42707	21	294	485
78	07/06/2017	Capechade	Seabass	286	277	V9-1x	579	6216	15	53	53
79	07/06/2017	Capechade	Seabream	215	190	V9-1x	579	18414	17	120	120
80	07/06/2017	Capechade	Seabream	224	217	V9-1x	579	5821	19	84	84
82	07/06/2017	Capechade	Seabream	178	100	V9-1x	579	523	10	4	4
83	07/06/2017	Capechade	Seabream	255	422	V9-1x	579	16185	19	250	479
85	07/06/2017	Capechade	Seabream	202	162	V9-1x	579	2228	11	70	72
87	07/06/2017	Capechade	Seabream	211	214	V9-1x	579	37957	19	310	484
88	07/06/2017	Capechade	Seabream	230	228	V9-1x	579	8883	16	103	103
89	07/06/2017	Capechade	Seabream	223	202	V9-1x	579	4309	16	40	348
90	07/06/2017	Capechade	Seabream	184	118	V9-1x	579	10852	21	100	100
91	07/06/2017	Capechade	Seabream	214	194	V9-1x	579	575	17	6	6
92	07/06/2017	Capechade	Seabream	186	113	V9-1x	579	3708	19	21	121
97	23/06/2017	Rod and line	Seabass	241	234	V9-1x	579	13519	12	145	145
99	23/06/2017	Rod and line	Seabass	349	546	V9-1x	579	14653	17	206	209
100	23/06/2017	Rod and line	Seabream	380	1132	V9-1x	579	6591	12	195	373
101	28/06/2017	Rod and line	Seabream	446	1729	V9-1x	579	18166	15	173	619
102	28/06/2017	Rod and line	Seabream	395	1283	V9-1x	579	56477	16	182	369
103	28/06/2017	Rod and line	Seabass	422	1040	V9-1x	579	206258	17	640	654

Chapitre 2

104	28/06/2017	Fish trap	Seabream	240	263	V9-1x	579	64489	18	224	404
106	08/09/2017	Rod and line	Seabream	278	440	V9-1x	579	9691	18	230	582
107	19/09/2017	Rod and line	Seabass	321	425	V9-1x	579	8796	13	14	14
108	08/09/2017	Rod and line	Seabass	279	257	V9-1x	579	42883	22	325	333
109	19/09/2017	Rod and line	Seabream	271	461	V9-1x	579	89156	25	289	644
110	08/09/2017	Rod and line	Seabass	283	263	V9-1x	579	29057	22	436	478
111	19/09/2017	Rod and line	Seabream	268	420	V9-1x	579	6545	5	16	16
112	08/09/2017	Rod and line	Seabass	306	334	V9-1x	579	88529	26	615	654
113	19/09/2017	Rod and line	Seabream	283	486	V9-1x	579	59202	17	309	642
114	08/09/2017	Rod and line	Seabass	269	333	V9-1x	579	43039	27	545	582
115	30/05/2018	Rod and line	Seabream	305	588	V9-1x	579	29986	14	123	123
116	08/09/2017	Rod and line	Seabass	364	491	V9-1x	579	39461	27	486	503
117	30/05/2018	Rod and line	Seabream	236	278	V9-1x	579	12141	15	66	66
119	30/05/2018	Capechade	Seabass	358	549	V9-1x	579	5497	18	152	159
120	08/06/2018	Rod and line	Seabream	272	371	V9-1x	579	65149	19	322	563
122	08/06/2018	Rod and line	Seabream	255	311	V9-1x	579	12175	14	69	69
123	08/06/2018	Rod and line	Seabream	244	252	V9-1x	579	23624	16	109	113
125	08/06/2018	Rod and line	Seabream	312	617	V9-1x	579	20029	13	114	114
126	08/06/2018	Rod and line	Seabream	379	1015	V9-1x	579	10250	14	114	114
127	08/06/2018	Rod and line	Seabream	393	1198	V9-1x	579	22304	23	146	363
128	08/06/2018	Rod and line	Seabream	182	111	V9-1x	579	58821	21	254	491
129	08/06/2018	Rod and line	Seabream	236	246	V9-1x	579	2	1	1	1
130	08/06/2018	Rod and line	Seabass	471	1238	V9-1x	579	40362	25	560	582
131	08/06/2018	Rod and line	Seabass	413	892	V9-1x	579	87592	21	422	437
134	21/06/2018	Rod and line	Seabream	262	327	V9-1x	579	12894	13	101	101
136	21/06/2018	Rod and line	Seabream	275	379	V9-1x	579	24233	14	99	99
137	21/06/2018	Rod and line	Seabream	266	352	V9-1x	579	19703	13	101	101
140	21/06/2018	Rod and line	Seabream	204	158	V9-1x	579	14163	14	101	101
141	21/06/2018	Rod and line	Seabream	263	345	V9-1x	579	87876	26	341	582
142	21/06/2018	Rod and line	Seabream	207	158	V9-1x	579	15798	14	100	104
143	21/06/2018	Rod and line	Seabream	221	187	V9-1x	579	72327	18	320	478
144	21/06/2018	Rod and line	Seabream	208	156	V9-1x	579	18765	14	100	100
145	21/06/2018	Rod and line	Seabream	202	132	V9-1x	579	22692	23	199	374
146	21/06/2018	Rod and line	Seabream	291	615	V9-1x	579	28481	15	123	279

Chapitre 2

147	21/06/2018	Rod and line	Seabass	409	869	V9-1x	579	118834	25	581	582
149	04/07/2018	Rod and line	Seabream	307	545	V9-1x	579	16299	14	89	89
150	04/07/2018	Rod and line	Seabream	259	353	V9-1x	579	17373	14	88	88
151	04/07/2018	Rod and line	Seabream	246	319	V9-1x	579	57880	21	280	519
152	04/07/2018	Rod and line	Seabream	197	154	V9-1x	579	15181	15	89	91
153	04/07/2018	Rod and line	Seabream	197	145	V9-1x	579	15688	15	87	93
154	12/09/2018	Rod and line	Seabream	303	562	V9-1x	579	3386	11	18	18
155	12/09/2018	Rod and line	Seabream	289	496	V9-1x	579	12949	20	67	241
159	22/05/2019	Rod and line	Seabass	514	1433	V9-2x	803	151303	29	392	417
160	22/05/2019	Rod and line	Seabass	362	533	V9-2x	803	31716	24	102	202
161	22/05/2019	Rod and line	Seabass	355	500	V9-2x	803	40181	22	95	95
162	22/05/2019	Rod and line	Seabass	395	700	V9-2x	803	28973	17	63	63
165	29/05/2019	Capechade	Seabass	414	917	V9-2x	803	28277	27	354	653
166	29/05/2019	Capechade	Seabass	388	771	V9-2x	803	12531	15	30	30
167	29/05/2019	Capechade	Seabass	345	507	V9-2x	803	15088	22	40	44
168	29/05/2019	Capechade	Seabass	294	266	V9-2x	803	2809	16	8	8
170	29/05/2019	Capechade	Seabass	284	236	V9-2x	803	11205	25	39	193
176	29/05/2019	Capechade	Salema	227	207	V9-2x	803	126742	17	393	654
177	29/05/2019	Capechade	Salema	269	400	V9-2x	803	2018	13	5	5
178	29/05/2019	Capechade	Salema	275	385	V9-2x	803	47339	18	173	313
210	21/06/2019	Capechade	Seabass	315	367	V9-2x	803	523	12	2	2
211	21/06/2019	Capechade	Seabass	349	485	V9-2x	803	95601	21	240	265
215	21/06/2019	Capechade	Salema	260	331	V9-2x	803	31024	16	93	295
275	26/07/2019	Rod and line	Seabass	390	590	V9-2x	803	109931	23	521	544
276	26/07/2019	Rod and line	Seabass	354	580	V9-2x	803	137971	25	295	296
277	26/07/2019	Rod and line	Seabass	357	550	V9-2x	803	76505	22	213	221
291	30/07/2019	Capechade	Seabass	315	400	V9-2x	803	20712	24	166	171
292	30/07/2019	Capechade	Seabass	415	870	V9-1x	579	497	10	6	6
297	08/08/2019	Rod and line	Seabass	375	640	V9-1x	579	34286	20	175	178
298	08/08/2019	Rod and line	Seabass	346	490	V9-1x	579	36201	25	159	159
299	08/08/2019	Rod and line	Seabass	337	440	V9-1x	579	111822	24	582	587
301	12/08/2019	Capechade	Salema	280	435	V9-1x	579	13758	16	54	246
303	12/08/2019	Capechade	Salema	280	442	V9-1x	579	29660	19	138	349
304	12/08/2019	Capechade	Salema	285	444	V9-1x	579	544	11	4	4

Chapitre 2

345	02/09/2019	Capechade	Salema	255	360	V9-2x	803	23140	18	103	297
346	02/09/2019	Capechade	Salema	279	350	V9-2x	803	34678	20	163	327
347	02/09/2019	Capechade	Salema	280	460	V9-2x	803	37075	19	202	373
348	02/09/2019	Capechade	Salema	279	520	V9-2x	803	29916	19	132	525
349	02/09/2019	Capechade	Salema	275	370	V9-2x	803	16011	13	61	224
350	02/09/2019	Capechade	Salema	265	450	V9-1x	579	48987	16	263	587
351	02/09/2019	Capechade	Salema	280	510	V9-2x	803	6452	15	30	208
353	02/09/2019	Capechade	Salema	254	370	V9-2x	803	13281	17	51	136
355	02/09/2019	Capechade	Salema	286	550	V9-2x	803	6931	11	30	30
356	02/09/2019	Capechade	Salema	260	410	V9-1x	579	1515	3	6	6
357	02/09/2019	Capechade	Salema	265	450	V9-1x	579	28715	20	168	581
358	02/09/2019	Capechade	Salema	290	500	V9-2x	803	17493	17	92	636
360	02/09/2019	Capechade	Salema	260	320	V9-1x	579	17756	18	73	331
362	30/08/2019	Capechade	Salema	265	410	V9-2x	803	4166	9	18	18
363	30/08/2019	Capechade	Salema	262	400	V9-1x	579	20952	18	107	343
364	30/08/2019	Capechade	Salema	260	400	V9-1x	579	36660	15	135	372
365	30/08/2019	Capechade	Salema	304	490	V9-2x	803	7128	15	34	34
366	30/08/2019	Capechade	Salema	298	570	V9-1x	579	40910	19	217	323
367	30/08/2019	Capechade	Salema	260	320	V9-2x	803	21320	19	125	376
368	30/08/2019	Capechade	Salema	264	420	V9-1x	579	24754	18	136	374
369	30/08/2019	Capechade	Salema	285	380	V9-1x	579	47266	20	228	580
370	30/08/2019	Capechade	Salema	260	360	V9-1x	579	6880	16	31	224
371	30/08/2019	Capechade	Salema	273	440	V9-1x	579	46689	19	258	587
372	30/08/2019	Capechade	Salema	253	350	V9-1x	579	35721	19	198	581
373	30/08/2019	Capechade	Salema	260	370	V9-1x	579	81681	17	366	586
374	30/08/2019	Capechade	Salema	264	370	V9-1x	579	39688	19	207	582
499	24/06/2020	Capechade	Seabass	355	526	V9-2x	803	107232	24	301	340
501	24/06/2020	Capechade	Salema	287	487	V9-1x	579	13224	16	88	88
502	24/06/2020	Capechade	Salema	259	336	V9-2x	803	5274	11	23	23
503	24/06/2020	Capechade	Salema	235	258	V9-2x	803	14287	16	92	92
514	23/06/2020	Capechade	Seabass	420	802	V13-1x	1349	586	4	2	2
515	23/06/2020	Capechade	Seabass	450	1090	V13-1x	1349	119506	26	295	313
516	25/06/2020	Capechade	Salema	280	432	V9-2x	803	2258	10	22	22
517	25/06/2020	Capechade	Salema	280	394	V9-2x	803	12775	15	82	82

Chapitre 2

518	25/06/2020	Capechade	Salema	290	412	V9-2x	803	19597	16	130	334
519	25/06/2020	Capechade	Salema	265	364	V9-2x	803	13064	13	91	91
520	25/06/2020	Capechade	Salema	270	355	V9-2x	803	12635	14	81	81
521	25/06/2020	Capechade	Salema	250	303	V9-2x	803	6015	14	42	90
522	25/06/2020	Capechade	Salema	255	274	V9-2x	803	18322	13	93	96
523	25/06/2020	Capechade	Salema	245	263	V9-2x	803	5104	7	36	36
524	25/06/2020	Capechade	Salema	265	344	V9-2x	803	11209	17	79	79
525	25/06/2020	Capechade	Salema	304	520	V9-1x	579	11937	16	87	87
526	25/06/2020	Capechade	Salema	310	541	V9-2x	803	11289	16	87	87
527	25/06/2020	Capechade	Salema	260	317	V9-2x	803	20652	18	133	339
528	25/06/2020	Capechade	Salema	285	429	V9-2x	803	11910	13	75	75
529	25/06/2020	Capechade	Salema	264	318	V9-2x	803	12092	10	86	290
530	25/06/2020	Capechade	Salema	283	474	V9-2x	803	14255	12	91	332
531	25/06/2020	Capechade	Salema	245	279	V9-2x	803	187	5	2	2
532	25/06/2020	Capechade	Salema	235	240	V9-1x	579	31050	15	165	334
533	25/06/2020	Capechade	Salema	245	275	V9-2x	803	18547	14	127	331
545	29/06/2020	Capechade	Salema	212	175	V9-1x	579	12324	18	102	110
546	29/06/2020	Capechade	Salema	285	452	V9-2x	803	22900	18	109	335
547	29/06/2020	Capechade	Salema	233	241	V9-2x	803	3665	9	21	21
548	29/06/2020	Capechade	Salema	210	164	V9-1x	579	12195	13	88	88
549	29/06/2020	Capechade	Salema	220	197	V9-2x	803	9501	17	81	305
550	29/06/2020	Capechade	Salema	250	294	V9-2x	803	16050	14	91	102
551	29/06/2020	Capechade	Salema	264	406	V9-2x	803	15296	14	75	306
552	29/06/2020	Capechade	Salema	195	140	V9-2x	803	43215	15	146	330
553	29/06/2020	Capechade	Salema	190	134	V9-2x	803	27073	15	88	88
554	29/06/2020	Capechade	Salema	190	124	V9-2x	803	31819	16	111	315
555	29/06/2020	Capechade	Salema	190	130	V9-2x	803	29854	13	90	317
556	29/06/2020	Capechade	Salema	190	127	V9-2x	803	39634	21	137	335
557	29/06/2020	Capechade	Salema	190	134	V9-2x	803	19747	15	77	335
558	30/06/2020	Capechade	Seabass	645	3235	V13-1x	1349	52956	23	153	153
559	30/06/2020	Capechade	Salema	236	244	V9-2x	803	19371	16	89	92
561	02/07/2020	Capechade	Salema	165	97	V9-2x	803	114	2	17	84
563	02/07/2020	Capechade	Salema	256	367	V9-2x	803	20214	12	84	84
565	03/07/2020	Capechade	Salema	256	327	V9-2x	803	16664	18	97	277

Chapitre 2

567	06/07/2020	Capechade	Salema	225	223	V9-2x	803	23497	16	94	283
568	06/07/2020	Capechade	Salema	264	385	V9-2x	803	16301	15	74	296
569	06/07/2020	Capechade	Seabass	328	410	V9-2x	803	34578	16	91	91
571	07/07/2020	Capechade	Salema	270	380	V9-2x	803	15561	16	78	78
572	07/07/2020	Capechade	Salema	244	288	V9-2x	803	18480	19	79	90
573	07/07/2020	Capechade	Salema	245	300	V9-2x	803	12437	16	70	70
574	07/07/2020	Capechade	Seabass	410	739	V13-1x	1349	32036	24	111	112
575	07/07/2020	Capechade	Salema	220	212	V9-2x	803	27861	19	151	297
576	07/07/2020	Capechade	Salema	245	254	V9-2x	803	16809	15	84	327
577	07/07/2020	Capechade	Seabass	445	1232	V13-1x	1349	104806	21	322	327
578	07/07/2020	Capechade	Salema	245	265	V9-2x	803	38503	16	152	268
579	07/07/2020	Capechade	Salema	195	131	V9-2x	803	45944	20	119	327
580	07/07/2020	Capechade	Salema	190	127	V9-2x	803	38263	20	148	327
581	07/07/2020	Capechade	Salema	189	136	V9-2x	803	22828	14	124	322
628	23/09/2020	Capechade	Seabass	700	3775	V13-1x	1349	22374	16	76	76
629	25/09/2020	Capechade	Seabass	460	1059	V13-1x	1349	89309	23	243	247
630	25/09/2020	Capechade	Seabass	410	795	V13-1x	1349	87398	20	233	247
631	06/10/2020	Net	Seabass	510	1638	V13-1x	1349	68194	20	236	236

Table II.S. 2. 50% and 95% KUD derived home ranges' sizes for all species and seasons. Values are in km^2 .

Percentage level for KUD derived home range estimation	Species		
50%	Seabream	Seabass	Salema
Partial warm season	0.297	0.305	0.153
Cold season	0.241	0.224	0.126
Full warm season	0.227	0.249	0.171
95%	Seabream	Seabass	Salema
Partial warm season	1.988	1.459	1.248
Cold season	0.961	1.079	0.612
Full warm season	1.613	1.057	1.173

II.6.1. Figures

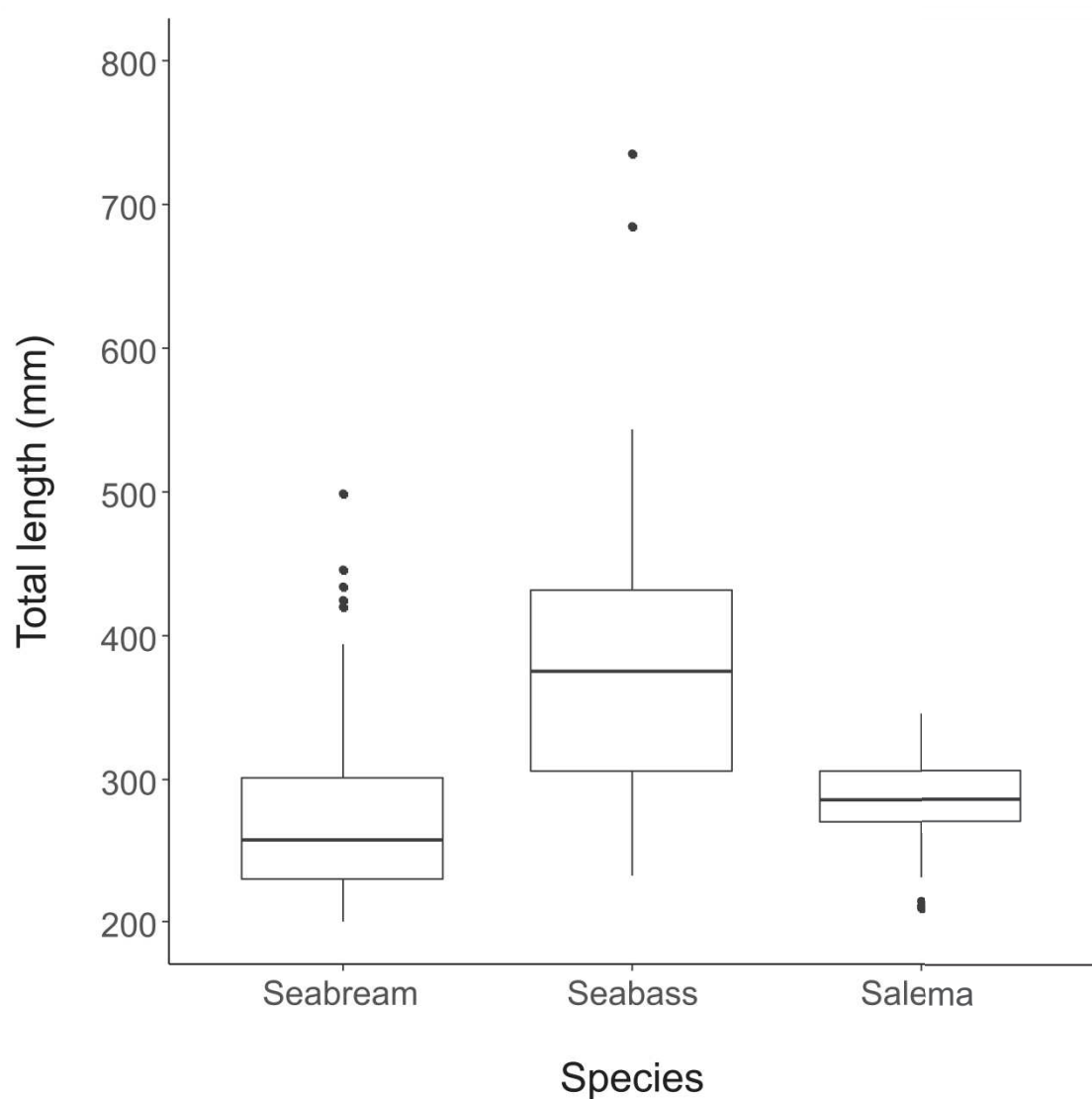


Figure II.S. 1. Total lengths of tagged individuals. Boxplots displays the median, hinges, whiskers and outliers of all individuals' total length values between species. The number of fish for a given species is indicated in the white boxes at the top of each boxplot.

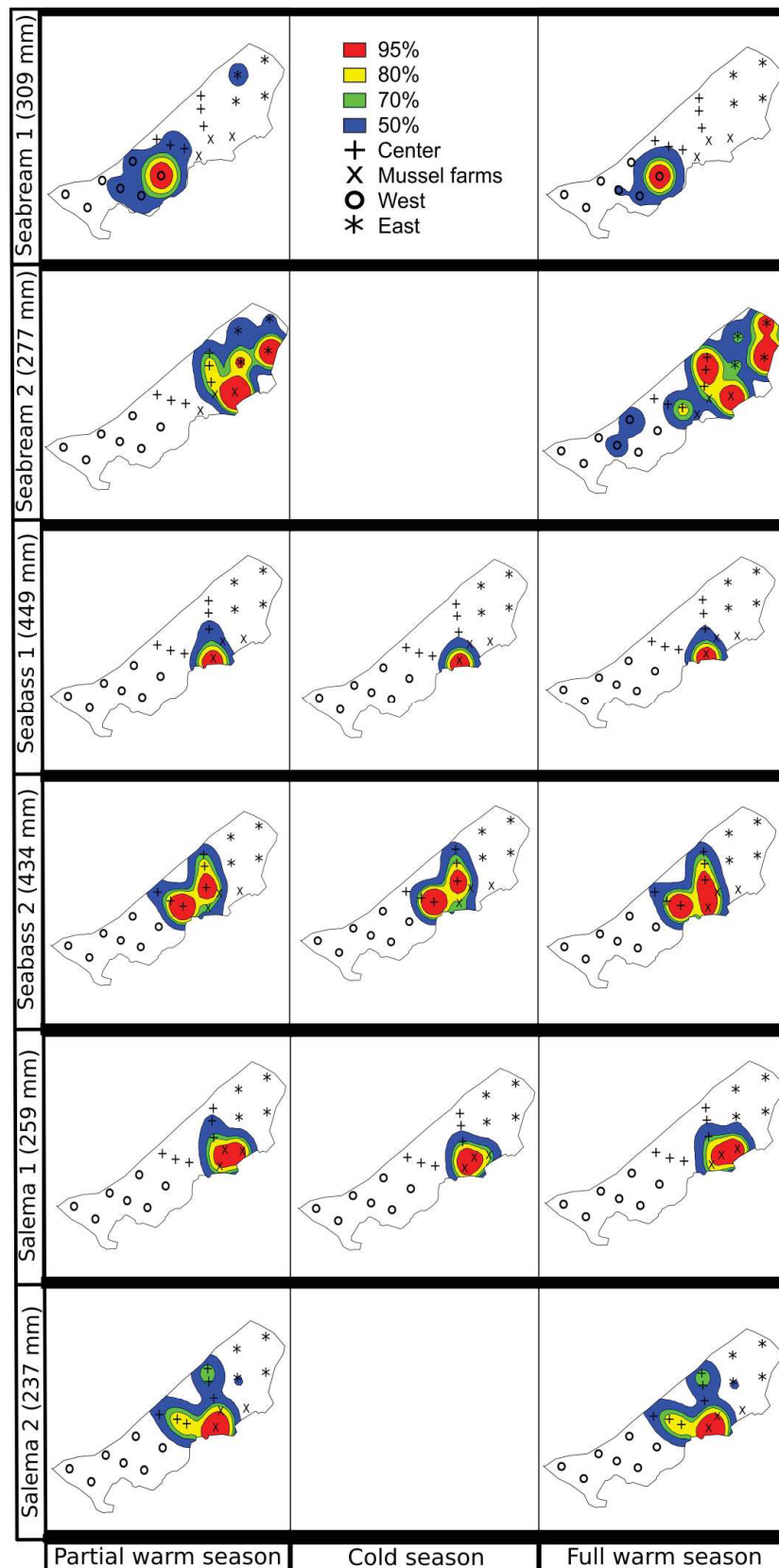


Figure II.S. 2. Individual home ranges of two fish per species per seasons calculated as kernel distributions. Individuals' sizes are total lengths.

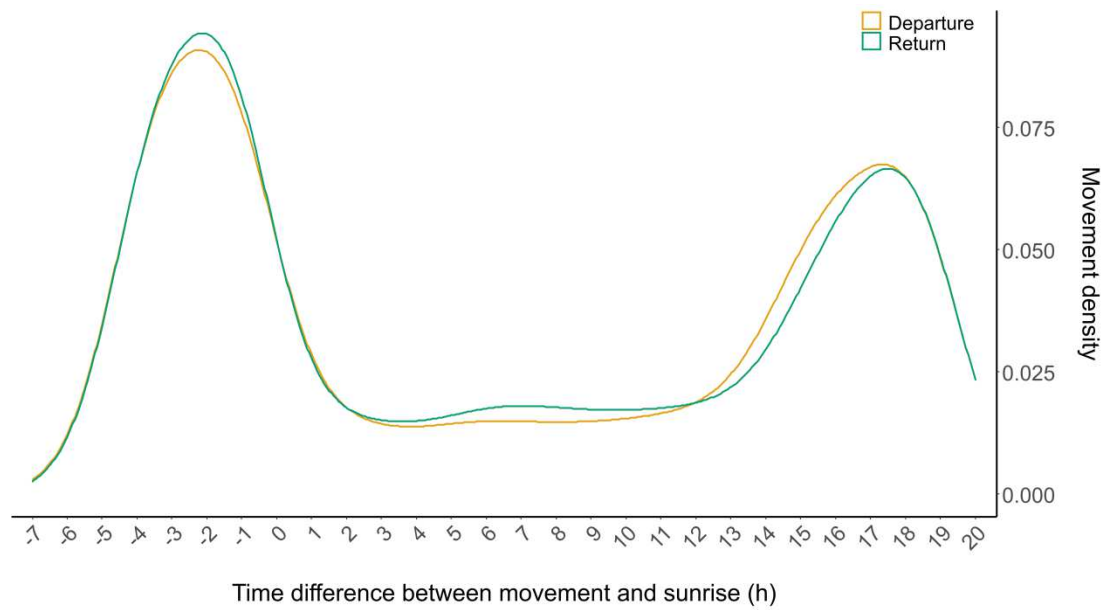


Figure II.S. 3. *Departure (n=78) and return (n=76) density of tagged salema in and out of the Prévost lagoon in function of the time difference between movement time and sunrise time. The area below the curve represents the proportion of all movements which happened at the corresponding time difference between movement time and sunrise time.*

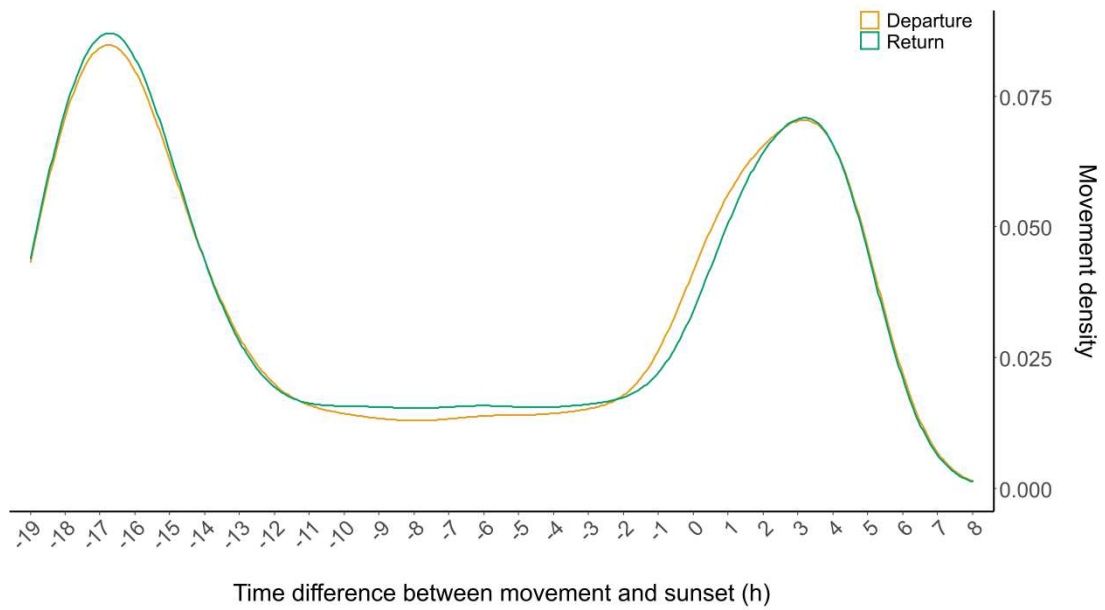


Figure II.S. 4. *Departure (n=78) and return (n=76) density of tagged salema in and out of the Prévost lagoon in function of the time difference between movement time and sunrise time. The area below the curve represents the proportion of all movements which happened at the corresponding time difference between movement time and sunrise time.*

**Chapitre 3 Cardiac and
behavioural responses
to hypoxia and
warming in free
swimming gilthead
seabream, *Sparus
aurata***



Résumé

Les techniques classiquement employés en écophysiologie testant à mesurer le taux métabolique de poissons en nage libre impliquent toujours leur confinement ou entrave mais l'effet de cette condition d'étude sur la mesure de leur taux métabolique est inconnu. Aussi, L'implantation de capteurs archives de la fréquence cardiaque permettrait l'estimation de ce taux métabolique en nage libre mais cette technologie n'a été que très récemment employé sur les poissons et n'a jamais été testé sur les daurades sauvages (*Sparus aurata*). Dix daurades ont été équipées de capteurs de fréquence cardiaque intra-péritonéaux afin d'étudier leurs réponses physiologiques à l'hypoxie et au réchauffement. Ces réponses ont été comparées lorsque les poissons nageaient librement dans un bassin en banc ou confinés dans des chambres métaboliques individuelles. Après l'implantation des capteurs sous anesthésie, la fréquence cardiaque (f_H) est redevenue stable après 60 heures et à des valeurs basales déjà établies pour l'espèce. La fréquence cardiaque moyenne a ensuite toujours été significativement plus basse dans le bassin de nage que dans les chambres métaboliques en normoxie et à 21°C deux heures avant le début des expériences. Lors de l'hypoxie progressive (saturation en oxygène de 100 % à 15 %), la f_H moyenne dans le bassin de nage était significativement plus basse que dans les chambres métaboliques jusqu'à une pression partielle en oxygène de 40%, puis une bradycardie significative dans les deux conditions de rétention a été observée aux niveaux inférieurs de saturation en oxygène. La mesure simultanée de l'accélération tri-axiale a révélé que l'activité spontanée, calculée à partir de la variance de l'accélération (VAR_m), était faible et stable en hypoxie. Le réchauffement (21 à 31°C) a provoqué une tachycardie progressive mais sans différence significative entre les conditions de rétention. La VAR_m moyenne était cependant significativement plus élevée dans le bassin pendant le réchauffement, avec une relation positive entre la VAR_m et la f_H pour tous les niveaux de températures. Par conséquent, l'activité spontanée a contribué à augmenter la f_H des poissons dans le bassin de nage pendant le réchauffement. En combinant les données d'hypoxie et du réchauffement, une relation linéaire hautement significative a pu être établie entre la f_H et la VAR_m . L'augmentation de la f_H des poissons liée au stress induit par le confinement indique que les techniques de respirométrie classiquement utilisées peuvent biaiser les estimations de taux métaboliques qui en découlent. L'utilisation de capteurs archives permettant de mesurer la réponse cardiaque et comportementale de poissons sauvages en nage libre est donc fortement recommandée afin d'étudier l'impact de l'environnement sur leurs mouvements.

Mots clés : fréquence cardiaque, accélération, bio-logging, respirométrie, Star-Oddi, confinement, saturation en oxygène, *Sparus aurata*

RESEARCH ARTICLE

Cardiac and behavioural responses to hypoxia and warming in free-swimming gilthead seabream, *Sparus aurata*Alexandre Mignucci¹, Jérôme Bourjea¹, Fabien Forget¹, Hossein Allal², Gilbert Dutto³, Eric Gasset³ and David J. McKenzie⁴

ABSTRACT

Gilthead seabream were equipped with intraperitoneal biologging tags to investigate cardiac responses to hypoxia and warming, comparing when fish were either swimming freely in a tank with conspecifics or confined to individual respirometers. After tag implantation under anaesthesia, heart rate (f_H) required 60 h to recover to a stable value in a holding tank. Subsequently, when undisturbed under control conditions (normoxia, 21°C), mean f_H was always significantly lower in the tank than in the respirometers. In progressive hypoxia (100% to 15% oxygen saturation), mean f_H in the tank was significantly lower than in the respirometers at oxygen levels down to 40%, with significant bradycardia in both holding conditions below this level. Simultaneous logging of tri-axial body acceleration revealed that spontaneous activity, inferred as the variance of external acceleration (VAR_m), was low and invariant in hypoxia. Warming (21 to 31°C) caused progressive tachycardia with no differences in f_H between holding conditions. Mean VAR_m was, however, significantly higher in the tank during warming, with a positive relationship between VAR_m and f_H across all temperatures. Therefore, spontaneous activity contributed to raising f_H of fish in the tank during warming. Mean f_H in respirometers had a highly significant linear relationship with mean rates of oxygen uptake, considering data from hypoxia and warming together. The high f_H of confined seabream indicates that respirometry techniques may bias estimates of metabolic traits in some fishes, and that biologging on free-swimming fish will provide more reliable insight into cardiac and behavioural responses to environmental stressors by fish in their natural environment.

KEY WORDS: Heart rate, Acceleration, Biologging, Respirometry, Star-Oddi, Confinement, Oxygen saturation, Teleost

INTRODUCTION

Cardiac performance is a core determinant of the ability of fish to survive and thrive in their environment, especially under challenging environmental conditions (Eliason and Anttila, 2017; Farrell and Smith, 2017; Stecyk, 2017). For instance, hypoxia, a reduced availability of dissolved oxygen, is a common stressor in

aquatic habitats (Diaz and Rosenberg, 2008) that challenges the ability of the heart to ensure tissue oxygen supply (Randall, 1982; Taylor, 1992). Most fish are ectotherms, so increases in water temperature have direct thermodynamic effects on their metabolic rate and consequent oxygen demand, which the heart must be able to respond to (Cossins and Bowler, 1987; Rodgers, 2016; Schulte et al., 2011). Investigating how the fish heart responds to hypoxia and warming is of increasing relevance, because of the hypoxic episodes and summer heatwaves that are occurring in many aquatic ecosystems as a result of global change (Altieri and Diaz, 2019; Costa and Barletta, 2016; Eliason and Anttila, 2017; Stecyk, 2017; Stillman, 2019).

The primary cardiac response to progressive hypoxia in fish is a slowing of heart rate (f_H), known as hypoxic bradycardia (for detailed review, see Farrell, 2007; Stecyk, 2017; Taylor, 1992). Although bradycardia is a chemoreflex response, there is still debate about its actual functional significance for hypoxia tolerance (Farrell, 2007; Joyce et al., 2016; McKenzie et al., 2009; Stecyk, 2017). When progressively warmed, fish exhibit increased f_H , a tachycardia that may have multiple contributing mechanisms (Eliason and Anttila, 2017). It presumably serves to meet the increased oxygen demands caused by thermal acceleration of metabolism, such that the intrinsic capacity to raise f_H may be a determinant of a species' upper temperature tolerance (see Eliason and Anttila, 2017, for a detailed review). Although these cardiac responses to hypoxia and warming have been described in multiple species, this has almost exclusively been from acute experiments under controlled conditions with animals confined in some way and instrumented with wires connected to a measurement device (Eliason and Anttila, 2017; Stecyk, 2017). Very little is known about cardiac responses to hypoxia and temperature in free-swimming fish (Claireaux et al., 1995a,b; Lefrançois et al., 1998; Prystay et al., 2017).

Small biologging tags that record f_H from the electrocardiogram (ECG) are now available, which can be implanted into fish to measure their cardiac activity when they are recovered and swimming freely (Bjarnason et al., 2019; Brijs et al., 2018; Ekström et al., 2018; Prystay et al., 2017). It is not known whether cardiac responses to progressive hypoxia and warming will differ markedly in fish swimming freely compared with when they are confined, but responses in free-swimming animals should be a more reliable reflection of responses by wild animals in their natural environment (Claireaux et al., 1995a,b; Lefrançois et al., 1998). The tags can also log external tri-axial body acceleration (EA), such that it is possible to interpret cardiac responses of free-swimming animals against simultaneous measures of spontaneous behaviour (Clark et al., 2010).

We implanted biologgers into gilthead seabream (*Sparus aurata*) to compare cardiac responses to progressive hypoxia and warming when each animal was either shoaling in a tank with conspecifics or

¹MARBEQ, Université de Montpellier, CNRS, IRD, Ifremer, 34200 Sète, France.
²CHU de Montpellier, Service Chirurgie Pédiatrique, 34000 Montpellier, France.

³MARBEQ, Université de Montpellier, CNRS, IRD, Ifremer, 34250, Palavas-les-Flots, France. ⁴MARBEQ, Université de Montpellier, CNRS, IRD, Ifremer, 34095 Montpellier, France.

*Author for correspondence (alexandre.mignucci@ifremer.fr)

© A.M., 0000-0002-3239-0707; J.B., 0000-0001-7149-3648; F.F., 0000-0002-4845-4277; G.D., 0000-0002-3659-7713; E.G., 0000-0002-7545-4037; D.J.M., 0000-0003-0961-9101

confined in an individual respirometer chamber. We expected that, although fish would exhibit hypoxic bradycardia and warming tachycardia when swimming freely in the tank (Claireaux et al., 1995a,b; Lefrançois et al., 1998), the ability to express spontaneous activity would alter responses compared with when confined in a respirometer. We expected that f_H of undisturbed animals would be higher in the tank in normoxia at acclimation temperatures, as a result of spontaneous swimming activity. Progressive hypoxia might cause progressive declines in f_H in the tank, which initially and prior to the chemoreflexive hypoxic bradycardia were due to reduced spontaneous swimming activity (Remen et al., 2015). In the respirometer, by contrast, f_H would be low and relatively stable until the onset of chemoreflexive bradycardia (Perry et al., 2009). We expected f_H to increase more rapidly in the tank with warming, because of the stimulation of activity (Claireaux et al., 1995a), with a maximum f_H reached at a lower temperature. We expected to demonstrate that swimming activity was a determinant of cardiac activity in the tank, by revealing a direct relationship between logged EA and f_H . Finally, the respirometers allowed us to investigate whether f_H was a predictor of metabolic rate in *S. aurata* during exposure to hypoxia and warming, as it is during aerobic exercise (Hachim et al., 2020).

MATERIALS AND METHODS

Ethical approval

Experimental procedures were approved by the ethics committee for animal experimentation no. 036 of the French Ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche et de l'Innovation, with reference number APAFIS #20294.

Animals

Experiments were performed on $n=12$ seabream, *Sparus aurata* Linnaeus 1758, with a mass of approximately 500 g and age of approximately 18 months. Sex was not verified, but fish were most probably male, as *S. aurata* is a protandrous hermaphrodite species. The seabream were obtained from the Ferme Marine du Douhet (La Brée les Bains, France) as post-larvae then reared at the Ifremer Aquaculture Research Station in Palavas-les-Flots, in indoor cylindrical tanks (volume 2 m³) under seasonal photoperiods, provided with a flow of biofiltered and UV-treated seawater at 21°C. Fish were fed daily with commercial pellets (B-Grower Marin, Le Gouessant, www.legouessant.com) but fasted for 24 h prior to surgery.

Surgery

Fish were anaesthetized by immersion in 0.1 g l⁻¹ benzocaine (benzocaine ethyl 4-aminobenzoate, VWR, www.vwr.com) in aerated seawater, until active ventilation ceased, then weighed and placed on an operating table with their gills irrigated with aerated seawater containing 0.05 g l⁻¹ benzocaine. Heart rate loggers (DST milli HRT-ACT, 13 mm×39.5 mm, 12 g, Star-Oddi, Iceland, https://www.star-oddi.com/) were implanted in the intraperitoneal space, via an ~2 cm longitudinal incision along the ventral midline, ~0.5 cm posterior to the pectoral fins. Loggers were advanced as close as possible to the pericardium and fixed with sutures (silk suture and non-absorbable monofilament) such that their ECG electrodes lay against the body wall, with the incision then closed with sutures (non-absorbable monofilament). Fish were left to recover in a 1 m³ cylindrical tank provided with a flow of aerated, biofiltered and UV-treated seawater at 21°C. The tank was isolated in a room dedicated exclusively to the study, with a natural photoperiod through skylights. The tank was shielded behind an

opaque black plastic curtain. During recovery, fish were checked by visual observation through small holes in the curtain (McKenzie et al., 2007a,b) in the morning (08:30 h) and evening (17:00 h). Fish were not fed during recovery or subsequent experiments.

Hypoxia and temperature challenges

Fish were instrumented and studied in two groups of six individuals. To allow us to compare each individual's responses to the challenges when either swimming freely in the tank or confined in a respirometer, we used a protocol where they were sequentially exposed in one holding condition and then in the other.

At 90 h after surgery (Fig. 1), three of the six fish were netted from the 1 m³ tank and placed in individual rectangular clear plastic respirometer chambers (volume 9 l), which were submerged in a small raceway in the same room, shielded behind an opaque black curtain and provided with the same water as the tank. The other three fish were left in the tank without any handling. After 24 h recovery from this disturbance (hence at 5 days after surgery for all animals; Fig. 1), experiments were conducted over 5 days. Over the first 2 days, the fish were exposed to warming and hypoxia challenges, with overnight recovery between the stressors. After this, fish were placed into their reciprocal holding condition and allowed to recover for 24 h. Then, they were once again exposed to

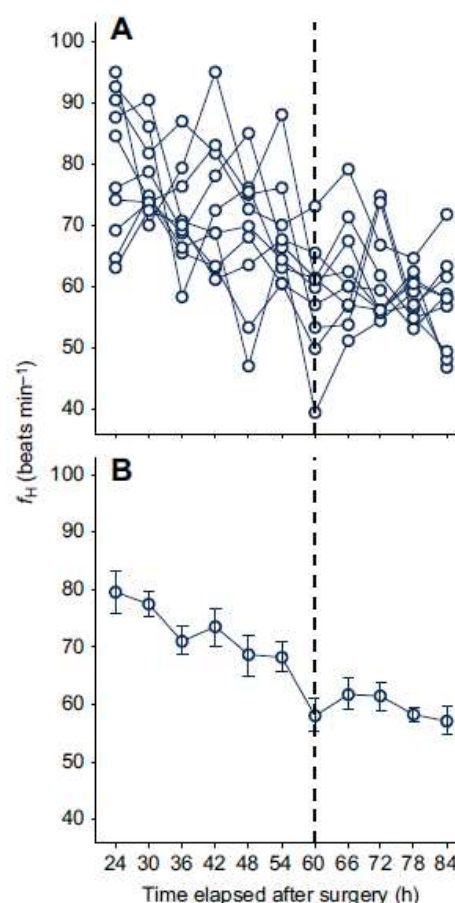


Fig. 1. Heart rate (f_H) of *Sparus aurata* as a function of time elapsed after surgery. (A) Mean value for each fish per date; (B) mean value over all fish per date. Each line in A is a single fish ($n=10$) and each point corresponds to the mean of f_H values collected once every 2 h over 6 h. The mean f_H dropped significantly until 60 h (black dashed line) and then showed no further significant change (one-way ANOVA with repeated measures, $P<0.001$).

the two challenges over two successive days. The exact order in which each fish experienced warming and hypoxia, in the tank or in a respirometer, is provided in Table S1. Fish were observed throughout all exposure protocols, at all exposure levels, through small holes in the curtains (McKenzie et al., 2007b). Care was taken to reduce all disturbance to a minimum during experiments; therefore, experimenters entered at 08:20 h to set up the trials then gave fish 30 min to recover from any disturbance before commencement.

For progressive hypoxia, oxygen partial pressure in the tank and raceway was decreased simultaneously by bubbling with 100% nitrogen, from 100% (normoxia) to 80%, then in steps of 10% from 80% to 20%, then finally to 15%. Each step had a duration of 30 min, water oxygen levels were recorded using optical oxygen probes (Firesting sturdy dipping probes, Pyroscience, www.pyroscience.com) and oxygen meter (FireSting FSO2-4), with data displayed and recorded in Pyro Oxygen Logger software, with nitrogen flow and setpoints controlled manually. For acute warming, temperature was raised simultaneously in the tank and respirometers, in steps of 1°C every 30 min, from 21 to 31°C, using automated temperature control systems (AquaMedic T controller twin, www.aqua-medic.de) that reached incremental setpoints precisely by controlling activity of a submerged pump, in the tank or the raceway, that generated a flow of water through heat exchange coils immersed in a reservoir (1 m³) of tapwater held at 40°C. All fish were exposed to these levels of hypoxia and warming. The limit of 15% saturation in hypoxia was chosen because seabream of a similar size have been reported to be able to tolerate exposure to below 10% at 21°C (Remen et al., 2015). A limit of 31°C in warming is some degrees below the critical thermal maximum (CT_{max}) for *S. aurata*, which is at least 34°C (Kir, 2020; Madeira et al., 2014; Madeira et al., 2016). Thus, these exposures were sublethal but should nonetheless have engendered significant cardiac and behavioural responses (Claireaux et al., 1995a,b; Remen et al., 2015).

Rates of oxygen uptake ($\dot{M}_{O_2}$, mmol kg⁻¹ h⁻¹) were measured on the fish in the respirometers, using automated intermittent stopped-flow respirometry (Steffensen, 1989), over a 15 min cycle with a 6 min closure and 9 min flush period, providing two measures of $\dot{M}_{O_2}$ for each 30 min step of hypoxia or warming. Water oxygen concentrations were recorded continuously in each respirometer using Firesting sturdy dipping probes and meter, with data displayed and recorded in Pyro Oxygen Logger. Each fish's $\dot{M}_{O_2}$ was then calculated considering the rate of decline in oxygen concentration in the chamber, chamber volume and the mass of the fish (McKenzie et al., 1995, 2007a). Background measurements, on empty chambers, were made prior to placing the fish and at the end of each series. These were always negligible and so no corrections were applied.

Logger programming and data processing

The loggers were programmed with Mercury software (Star-Oddi) according to the manufacturer's instructions. Fish were all operated on in the morning, with tags activated at 07:00 h the following day. For f_H , the ECG data were sampled at 200 Hz for 4 s. During recovery from surgery and at night during experiments, f_H was measured once every 2 h. It was measured once every 5 min from 07:00 h to 18:00 h during the exposure trials. An ECG trace was saved with each measure of f_H , for visual confirmation of data quality. For EA, data were sampled at 10 Hz for 1 min, only during experiments: once every 5 min from 07:00 h to 16:00 h for the first series, and from 09:00 h to 17:00 h for the second series. Water

temperature, date and time were also recorded with each f_H and EA measurement.

f_H was measured in beats min⁻¹, calculated by PatternFinder v.1.16.0 software (Star-Oddi) from R–R intervals in the QRST wave of the ECG (Altimiras et al., 1997). Each measure was confirmed by visual inspection of the ECG trace and manual calculation of R–R interval within PatternFinder. The variance of EA (VAR_m) was used to identify periods where variation in acceleration indicated bouts of activity or agitation. It was calculated as the variance of the 600 EA measurements per minute, which indicated when the sensor was measuring acceleration above 1g, in units of mg (1000 mg=1g), where EA=0 is equal to 1g and EA=1000 is equal to 2g. Each measure of f_H or VAR_m was associated with temperature, date and time recorded on the logger. Date and time information on the logger were used to establish the associated oxygen levels for the hypoxia trials, based on the oxygen probe recordings.

Data and statistical analysis

Statistics were performed with R version 3.5.3 (R Core Team 2019, <http://www.R-project.org/>) with $P=0.05$ taken as the fiducial level for statistical significance. To evaluate f_H across recovery days following surgery, data for each individual were averaged into 6 h bins (3 two-hourly measures), starting at tag activation until 84 h post-surgery, when fish were handled for experimentation. A one-way ANOVA with repeated measures was used to compare the sequential 6 h values, using the aov function from the stats package (<http://www.R-project.org/>). Holm–Bonferroni *post hoc* tests were used to identify where significant differences lay. For the 5 day experimental protocol, 'undisturbed' f_H at 21°C in normoxia was evaluated from a single measure at 07:00 h for each fish each morning. A two-way ANOVA was used to compare the undisturbed values with one factor being holding condition and the second being the sequential days of the protocol. The overall mean for each individual was compared between the tank and the respirometers by paired *t*-test. For these tests, normality, homoscedasticity and independence of residuals were verified visually.

Effects of progressive hypoxia or warming on f_H were evaluated and compared between holding conditions by two-way ANOVA with repeated measures using the aov_car function from the afex package (<https://CRAN.R-project.org/package=afex>) where one factor was holding condition and the other was either oxygen level or temperature. Because measures were repeated, both factors were treated as within-subject factors. Undisturbed values at 07:00 h prior to each trial were included in the ANOVA. As a two-way ANOVA with repeated measures does not tolerate missing data, 1.7% of the f_H measures were inputted using either the nearest neighbours or linear regression method, using the kNN function from the DMwR package (Torgo, 2010). Linear regression models were always significant and calculated f_H was always plausible. Normality of the data was verified with a Shapiro–Wilk test. Sphericity of the data was not met; therefore, a Greenhouse–Geisser correction was applied. Homoscedasticity of the residuals was verified visually by plotting them as a function of their fitted values. Holm–Bonferroni *post hoc* tests were used to identify where significant differences occurred. A paired *t*-test was also used to compare maximum and minimum f_H during trials and the oxygen partial pressure or temperatures at which these occurred, with normality, homoscedasticity and independence of the residuals verified visually.

As VAR_m data were not normal, effects of the stressors and comparison between holding conditions were evaluated with a generalized linear mixed model, with fixed factors being holding

condition and either oxygen partial pressure or temperature, and individual as a random effect. Tukey *post hoc* tests were used to identify where any significant differences lay. Models were calculated with the function *glmer* from the *lme4* package (<https://CRAN.R-project.org/package=lme4>) and *post hoc* analysis was performed with the *emmeans* package (<https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>).

A linear relationship between VAR_m and f_H was established for all individuals using a generalized linear mixed model, and between f_H and $\dot{M}_{O_2}$ using a linear mixed model, with individuals as a random effect. Regression slopes between temperature and hypoxia trials were compared using the function *lstrends* from the *lsmeans* R package (<https://CRAN.R-project.org/package=lsmeans>). A linear relationship was also established between f_H and $\dot{M}_{O_2}$ for each individual, using a linear model. Homoscedasticity and independence of the residuals were verified visually.

RESULTS

A complete dataset was collected for $n=10$ seabream (four from the first series and six from the second), with a mean ($\pm$ s.d.) mass of 534 $\pm$ 86 g, ranging from 363 to 801 g.

Undisturbed f_H

Over 72 h of recovery from surgery with absolutely minimal disturbance (Fig. 1), all individuals showed a progressive decline in f_H (Fig. 1). The mean ($\pm$ s.e.m.) f_H declined significantly until 60 h, after which it showed no further significant change (Fig. 1). At 90 h of recovery, corresponding to 15:00 h in the afternoon, fish were disturbed by netting and transfer of individuals to chambers, to start experiments. Over the ensuing 5 day protocol, the mean undisturbed f_H (i.e. the mean f_H at 07:00 h each day) was significantly lower in the tank than in the respirometers. This was irrespective of the number of days elapsed or individual exposure history during the protocol (Table 1, Figs 2 and 3; Fig. S1).

Table 1. Heart rate (f_H) of *Sparus aurata* exposed to hypoxia or warming, either swimming freely or in a respirometer

Stressor	f_H (beats min^{-1})	
	Tank	Respirometer
Hypoxia		
Undisturbed	75 $\pm$ 4.4***	105 $\pm$ 4
Maximum	103 $\pm$ 3.2**	118 $\pm$ 3.4
P_{O_2} at maximum f_H (%)	71 $\pm$ 7.7	62 $\pm$ 4.5
Minimum	37 $\pm$ 1.9	39 $\pm$ 1.9
P_{O_2} at minimum f_H (%)	17 $\pm$ 1.1	19 $\pm$ 1.7
Warming		
Undisturbed	72 $\pm$ 4.8***	103 $\pm$ 3.4
Maximum	172 $\pm$ 6.3	166 $\pm$ 5.5
T at maximum f_H ($^{\circ}\text{C}$)	30.3 $\pm$ 0.34*	28.6 $\pm$ 0.68
Minimum	71.2 $\pm$ 6.9	82 $\pm$ 5.3
T at minimum f_H ($^{\circ}\text{C}$)	21.4 $\pm$ 0.58	22.3 $\pm$ 0.83

Sparus aurata were fitted with biologging tags and exposed to hypoxia or warming; data were obtained when fish were swimming as groups of three in a tank or confined individually in a respirometer chamber ($n=10$). 'Undisturbed f_H ' indicates f_H measured between 07:00 h and 08:00 h in normoxia at 21 $^{\circ}\text{C}$, prior to the respective trial. 'Maximum' refers to the mean of the highest, and 'minimum' to the mean of the lowest f_H observed in each fish in each trial. For hypoxia, ' P_{O_2} at maximum/minimum f_H ' refers to the mean oxygen partial pressure at which maximum/minimum measures occurred. For warming, ' T at maximum/minimum f_H ' refers to the mean temperature at which these measures occurred. Data are means $\pm$ s.e.m. Asterisks indicate a significant difference between holding conditions for that variable: * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$.

Responses to hypoxia

During progressive hypoxia, *S. aurata* displayed bradycardia in both the tank and respirometers (Fig. 2). Within each condition, f_H did not vary significantly from undisturbed normoxia down to 40%, but then f_H decreased significantly at 30%, 20% and 15%. There

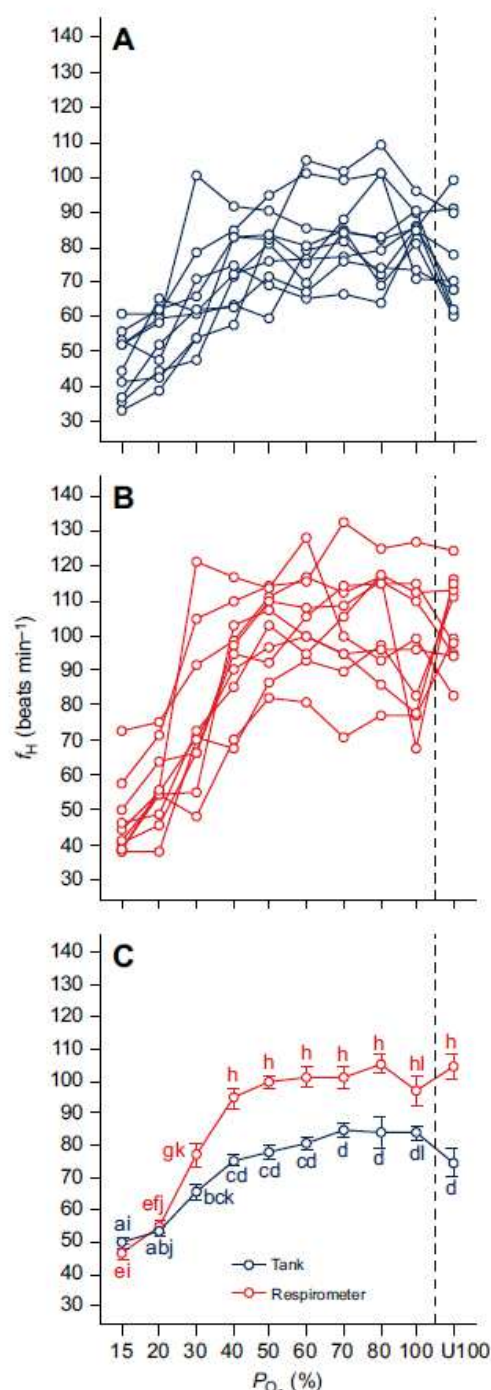


Fig. 2. Effect of progressive hypoxia on f_H of *S. aurata*. Individual responses ($n=10$) when in a tank (A) or respirometer (B), and the mean ($\pm$ s.e.m.) response in both holding conditions (C). 'U100' refers to f_H of fish when undisturbed in normoxia (100% P_{O_2} , 21 $^{\circ}\text{C}$) at 07:00 h, before hypoxia trials. The vertical dashed line indicates the beginning of the trial. In C, common lowercase letters indicate no significant difference in the mean (two-way ANOVA with repeated measures, $P<0.05$).

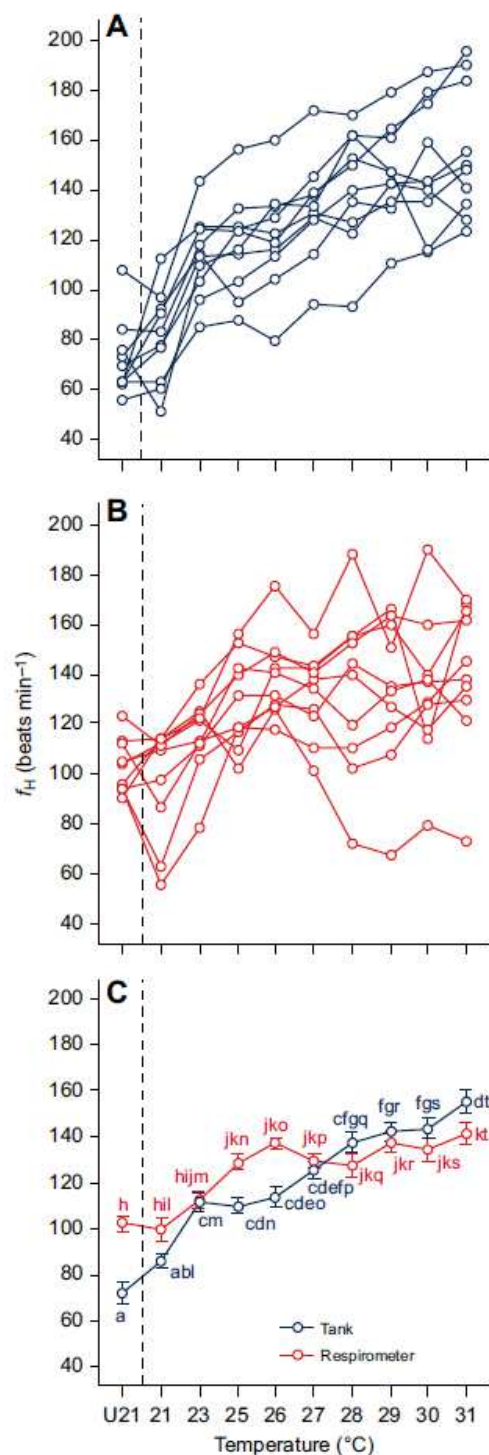


Fig. 3. Effect of progressive warming on f_H of *S. aurata*. Individual responses ($n=10$) when in a tank (A) or respirometer (B), and the mean ($\pm$ s.e.m.) response in both holding conditions (C). 'U21' refers to f_H of fish when undisturbed at 21°C, at 07:00 h before warming trials. The vertical dashed line indicates the beginning of the trial. In C, common lowercase letters indicate no significant difference in the mean (two-way ANOVA with repeated measures, $P<0.05$).

was, however, a significant difference in f_H of fish in the tank and the respirometers during hypoxia trials ($P<0.01$) and a significant interaction between holding condition and oxygen level ($P<0.01$).

Thus, mean f_H was significantly lower in the tank than in the respirometers at all oxygen steps between 80% and 40%. Although undisturbed normoxic f_H differed significantly (Table 1, Fig. 2), this was not true of the measures taken in normoxia at the first step of the exposure trial, probably because of increased individual variation in f_H in the respirometers (Fig. 2). This was presumably because the fish had been slightly disturbed by the presence of the experimenters. Once bradycardia occurred, namely at 30%, 20% and 15%, there were no significant differences in f_H between the tank and the respirometers (Fig. 2). These different patterns of f_H during hypoxia, between the two holding conditions, were reflected in the fact that mean maximum f_H , whenever this might have occurred during hypoxia trials, was significantly lower ($P<0.01$) in the tank than in the respirometers (Table 1). In contrast, mean minimum f_H was similar and occurred at a similar very low oxygen saturation (Table 1).

The VAR_m of all individuals was generally low in hypoxia, with no significant differences between the tank and the respirometers at any level of hypoxia (Fig. S2). Visual inspection of the tank revealed that the seabream were moving slowly around the perimeter in hypoxia and tended to stop swimming entirely and rest on the bottom of the tank at hypoxic levels that caused bradycardia. Inspection of the respirometers showed no signs of agitation at any of the hypoxic levels.

Oxygen uptake in hypoxia showed a typical teleost response, where it was regulated at levels similar to normoxia until 40%, from where there was a significant and progressive decline in mean $\dot{M}_{O_2}$ (Fig. S3).

Responses to warming

During progressive warming, *S. aurata* displayed tachycardia in both the respirometers and the tank (Fig. 3). Mean f_H was statistically similar between holding conditions at all temperatures, despite having been different when undisturbed at 21°C (Table 1, Fig. 3). Once again, f_H at the initial 21°C step of the exposure protocol was variable among individuals, presumably as a result of the mild disturbance. There was, however, a significant interaction between holding condition and temperature ($P<0.01$). Thus, f_H was similar between the undisturbed and 21°C steps, but then increased significantly from 21°C up until 27°C in the tank, but only increased from 21°C up until 23°C in respirometers (Fig. 3). Furthermore, the mean temperature at which maximum f_H occurred was significantly higher in the tank ($30.3\pm0.34^\circ\text{C}$) than in the respirometers ($28.6\pm0.68^\circ\text{C}$), being closer to the maximum temperature tested (31°C) in the tank (Table 1). One fish in a respirometer (fish no. 4; Table S1) showed an aberrant cardiac response to temperature, with a drastic drop in f_H at 28°C, which then remained low until 31°C (Fig. 3), which probably contributed to the interaction between holding condition and temperature. Visual inspection revealed that the fish was very dark coloured and striped at 28°C, and showed signs of losing equilibrium at the end of the trial. It was immediately removed and transferred to the tank. It then performed normally in subsequent trials, so we had no reason to exclude this animal from analyses.

During the warming trials, VAR_m was highly variable in the tank but generally showed a progressive increase (Fig. 4). It increased significantly from 21 to 23°C ($P<0.01$), the first warming step, and then showed various further significant changes, being highest overall at 31°C, the highest temperature ($P<0.001$) compared with 21°C (Fig. 4). As would be expected in confined fish, VAR_m was usually low in the respirometers and did not vary significantly with temperature (Fig. 4). As a result, mean VAR_m in the tank was

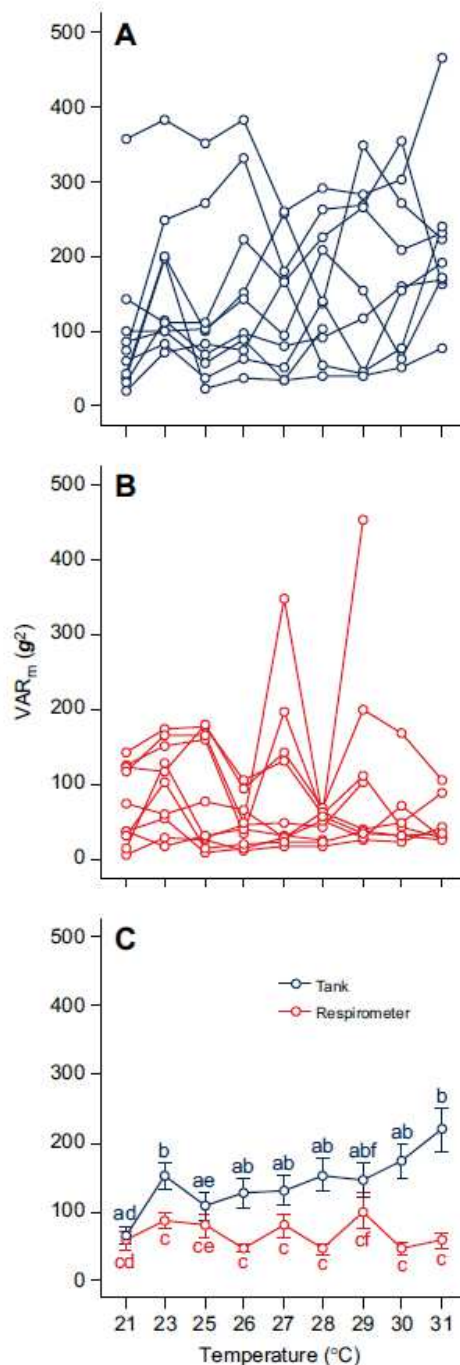


Fig. 4. Effect of progressive warming on the variance of external acceleration (VAR_m) of *S. aurata*. Individual responses ($n=10$) when in a tank (A) or respirometer (B), and the mean ($\pm$ s.e.m.) response in both holding conditions (C). In C, common lowercase letters indicate no significant difference in the mean (generalized linear mixed model, $P < 0.001$).

significantly higher than in the respirometer at most temperatures (Fig. 4). Visual inspection of the tank showed that the fish were swimming actively around the perimeter at high temperatures, with occasional bursts of speed, especially at 31°C. Inspection of the respirometers only revealed signs of activity in one individual, starting at 26°C, which was reflected in a high VAR_m at 26 and 28°C (Fig. 4). Unfortunately, VAR_m data were not collected from this

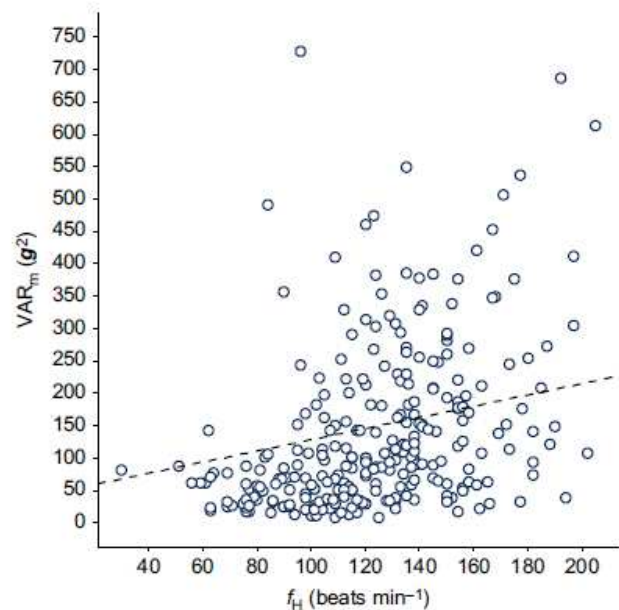


Fig. 5. Relationship of VAR_m to f_H in *S. aurata* during warming trials in the tank. Points are VAR_m calculated over 60 s after the corresponding f_H value logged for each fish ($n=10$ in all cases). The relationship is described by $VAR_m = f_H(0.87) + 41.2$ (generalized linear mixed model, $P < 0.001$, marginal $R^2 = 0.061$; conditional $R^2 = 0.36$), represented by the dashed line.

animal at higher temperatures because of an error in our programming of the Star-Oddi tag.

During warming, animals in respirometers generally showed an increase in $\dot{M}_{O_2}$ with warming that was significant at temperatures above 23°C (Fig. S4). The individual that showed the aberrant cardiac response also showed an aberrant metabolic response, with a decline in $\dot{M}_{O_2}$ from 28°C (Fig. S4).

Relationships between VAR_m and f_H , and f_H and $\dot{M}_{O_2}$

There was a significant linear relationship between VAR_m and f_H in the tank during the warming trials ($P < 0.001$), which was the only condition where animals showed significant activity (Fig. 5). There was no relationship of f_H to VAR_m under any other condition.

There was a significant positive linear relationship between f_H and $\dot{M}_{O_2}$ in the respirometers during both hypoxia [$\dot{M}_{O_2} = f_H(0.034) + 0.4$; marginal $R^2 = 0.31$; conditional $R^2 = 0.65$; $P < 0.001$] and warming trials [$\dot{M}_{O_2} = f_H(0.02) + 3.37$; marginal $R^2 = 0.085$; conditional $R^2 = 0.72$; $P < 0.001$]. There was no significant difference between these two slopes, so a single linear relationship between f_H and $\dot{M}_{O_2}$ was fitted for all hypoxia and warming values plotted together, which was highly significant ($P < 0.001$; Fig. 6). Heart rate was also a predictor of metabolic rate for each individual fish (Table S2).

DISCUSSION

This study provides the first explicit demonstration of cardiac responses to progressive hypoxia and progressive warming in a free-swimming fish, and comparison with responses by the same individuals confined in a respirometer. The cardiac loggers have, however, already been used on several species (Arvén Norling, 2017; Brijs et al., 2018, 2019a,b; Davidsen et al., 2020; Prystay et al., 2017; Skeeles et al., 2020), including in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) migrating in the wild to demonstrate that f_H is significantly affected by water temperature (Prystay et al., 2017). A major unexpected result was that the f_H of undisturbed seabream

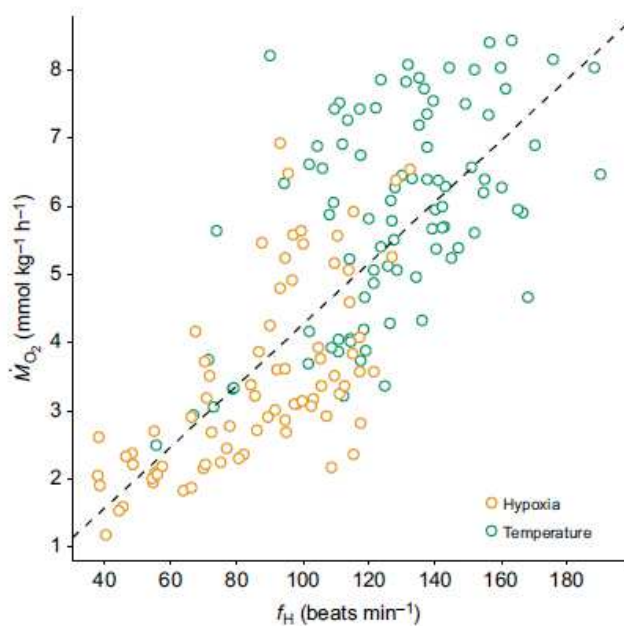


Fig. 6. Relationship of oxygen consumption ($\dot{M}_{O_2}$) to f_H in *S. aurata* in respirometers, during exposure to hypoxia and warming. Each point represents the mean $\dot{M}_{O_2}$ as a function of mean f_H for a single fish at a given P_{O_2} or temperature ($n=10$ in all cases). The relationship is described by $\dot{M}_{O_2} = f_H(0.045) - 0.23$ (linear mixed model, $P < 0.001$, marginal $R^2 = 0.52$; conditional $R^2 = 0.76$) for all trials combined, represented by the dashed line.

was higher when they were confined than when they were swimming freely. As a consequence, cardiac responses to hypoxia and warming in the free-swimming animals did not follow our predictions, although they did exhibit some interesting differences when compared with those of the fish when confined.

Undisturbed f_H and the effects of confinement

The relatively high f_H after surgery presumably indicates an acute stress response, which may have included a release of circulating catecholamines (Reid et al., 1998; Gallo and Civinini, 2003) and/or removal of inhibitory cholinergic neural control (Randall, 1982; reviewed in Farrell, 1984). The progressive decline in f_H during the ensuing recovery presumably indicates an associated decline in stress and recovery of autonomic control (Campbell et al., 2004; McKenzie et al., 2007b; Sandblom and Axelsson, 2011; Taylor et al., 2010). Recovery of mean f_H by 60 h is somewhat faster than studies on salmonids. Brijts et al. (2019b) reported that a minimum of 3 days was necessary for free-swimming rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) to recover a stable f_H after implantation of these loggers, while Føre et al., (2021) found that an average of 4 days was required in free-swimming Atlantic salmon (*Salmo salar*). The undisturbed mean f_H of the seabream following 60 h recovery, at around 60 beats min^{-1} at 21°C, is amongst the lowest resting values reported for this species (Aissaoui et al., 2000, 2005, 1997; Hachim et al., 2020).

Throughout the 5 day exposure protocol, the seabream were necessarily subjected to daily disturbance from the presence of the experimenters, plus the exposures to hypoxia and warming. Nonetheless, when undisturbed in the morning, seabream consistently had higher f_H when in the respirometers, irrespective of whether they had been handled or exposed to stress on the previous day. The most obvious explanation would be a stress response to confinement, as stress is known to increase f_H in fish

(Farrell, 1991; Lefrançois et al., 1998; Rabben and Furevik, 1993; Sopinka et al., 2016; Svendsen et al., 2021). The proximate mechanism for the high f_H in seabream confined in respirometer chambers requires further investigation. This implies, nonetheless, that allowing the seabream to shoal with conspecifics was less stressful than being confined alone. This finding indicates that confinement may introduce bias into studies of physiological responses by fish to environmental stressors, in a manner that may differ among species. Notably, it could bias measures of metabolic rate by static respirometry, given that f_H can be a predictor of $\dot{M}_{O_2}$, which is the case for *S. aurata* (Hachim et al., 2020). The experiments also revealed how sensitive seabream were to disturbance as, despite taking great care, our simple presence was enough to obscure differences in f_H between fish in the tank and the respirometers at trial commencement in normoxia at 21°C.

Responses to hypoxia

The data demonstrate that hypoxic bradycardia is observed in free-swimming fish but the cardiac response did not comprise a progressive decline linked to a progressive drop in spontaneous activity. Instead, it was very similar to 'typical' responses reported for many species under confined experimental conditions (Perry et al., 2009). Hypoxic bradycardia is a reflex response in teleosts, the sensory arm being chemoreceptor nerve cells in and around the gills that sense oxygen levels in ventilatory water and bloodstream and transmit this information to the brainstem. The reflex response occurs via cholinergic fibres in the cardiac branch of the vagus nerve, which slow the heart (reviewed by Farrell and Smith, 2017; Stecyk, 2017; Taylor, 1992). The functional significance of hypoxic bradycardia is still debated but it may protect the function of the cardiac pump, a purely aerobic organ, by conserving contractility and reducing myocardial energy requirements when oxygen supply in the blood is below a critical level (Farrell, 2007; Iversen et al., 2010; Joyce et al., 2016; McKenzie et al., 2009).

It is noteworthy that, although fish f_H was significantly lower in the tank than in the respirometers at oxygen levels above the threshold for hypoxic bradycardia, this threshold did not differ, being between 40% and 30% in both conditions. The higher f_H in seabream confined in a respirometer should, presumably, have been accompanied by a higher $\dot{M}_{O_2}$ than when swimming freely in the tank, given the direct relationship between these two variables. It might be expected, therefore, that the threshold for bradycardia would be higher in fish in the respirometer than in the tank. The fact that the threshold was the same and that, once bradycardia did occur, f_H was similar between fish in the tank and respirometer, requires further investigation.

The low VAR_m during progressive hypoxia, and absence of differences between fish in the tank and respirometers, presumably indicates that movements in the tank did not involve changes in speed, which are necessary to engender variation in acceleration (Hinch et al., 2002; Kawabe et al., 2003; Palstra et al., 2021; Tanaka et al., 2001). Thus, the gentle movements observed during hypoxia in the tank were clearly below the sensitivity of the accelerometer in the tag.

Responses to warming

Although these tags have been used to study cardiac responses to acute warming in an anaesthetized fish (Skeels et al., 2020), this is the first report of responses to progressive warming in a fully recovered free-swimming animal. As for hypoxia, cardiac responses were generally similar between the tank and respirometer, with a pronounced tachycardia in both cases. Warming tachycardia in fish

presumably represents a response to increased oxygen demand when metabolism is accelerated by warming, as demonstrated by the linear relationship of f_H and $\dot{M}_{O_2}$ in the fish during warming in the respirometer. In terms of the heart itself, this response may reflect both direct effects of temperature on pacemaker function and modulation of autonomic control (see Eliason and Anttila, 2017, for a detailed review). In the seabream, the maximum f_H observed during warming, 205 beats min^{-1} at a temperature of 31°C, was about double the maximum achieved during forced exercise in a swim-tunnel at 16°C in this species (Hachim et al., 2020). These high f_H in the seabream were all confirmed by visual inspection of the traces, with clear ECG waveforms.

It is interesting that, unlike in hypoxia, the accelerometer detected activity in the tank during warming, especially at the higher temperatures. The consistently higher VAR_m in the tank relative to the respirometer, for most warming steps, would explain why f_H did not differ significantly between the holding conditions. Thus, the VAR_m data confirm that, in free-swimming individuals, the tachycardia was not only due to the warming itself but also to behavioural responses to increasing temperature (Claireaux et al., 1995a). When free to express spontaneous behaviour, the seabream were extremely sensitive: the significant increase in VAR_m upon initial exposure to 23°C may have been because the fish were reared their whole post-larval life at 21°C. The fact that the mean temperature for maximum f_H was reached at a lower temperature in the respirometer than in the tank was contrary to our expectation, but entirely consistent with the fact that the confined fish already exhibited tachycardia when undisturbed at 21°C. The activity observed in the tank, especially the bursts of speed at high temperatures, may have reflected attempts to escape the conditions, although fish did not become agitated at the same temperature when confined in the respirometer. Overall, the behavioural responses to warming may provide useful indicators of tolerance that are much more sensitive than, for example, loss of equilibrium at CT_{max} (McDonnell and Chapman, 2015). In *S. aurata*, CT_{max} ranges from about 34.3°C to 36.6°C, depending on the acclimation temperature (Kır, 2020; Madeira et al., 2014, 2016).

Relationships of f_H to acceleration and metabolic rate

The significant dependence of f_H on VAR_m during warming in the tank is further proof that spontaneous activity was responsible for raising the f_H of free-swimming fish. The relationship was, nonetheless, rather noisy with low predictive power. This may be because increases in VAR_m , especially at high temperatures, reflect agitation and burst swimming movements powered by fast-twitch glycolytic muscle (Webb, 1978). The metabolic costs of such movements are paid during recovery, rather than during the activity itself (Webb, 1978; Kieffer, 2000), so changes in f_H may have been out of phase with changes in VAR_m . Palstra et al. (2021) concluded that acceleration was most reliable as an index of unsteady burst swimming activity in the seabream; for example, when fish are feeding. Although measures of body acceleration have also been used to predict metabolic rate in fish (Bouyoucos et al., 2017; Gleiss et al., 2010; Metcalfe et al., 2016; Wilson et al., 2013; Wright et al., 2014), it seems unlikely this will ever have the same predictive power as f_H , not least because movement is only one component of metabolic activity in fish.

The data demonstrate that f_H is a predictor of metabolic rate in *S. aurata* during hypoxia and warming, as it is during aerobic swimming (Hachim et al., 2020). The fact that a single linear relationship between mean f_H and mean $\dot{M}_{O_2}$ could be described,

irrespective of whether data derived from exposure to hypoxia or warming, demonstrates a tight coupling of cardiac pumping activity to metabolic oxygen demand under diverse environmental conditions in this species. The relationships for individual animals were highly significant, which Thorarensen et al. (1996) cite as a necessary condition to use f_H as a predictor for metabolic rate. However, their predictive power differed markedly among fish, with variation in f_H explaining less than 70% of variation in $\dot{M}_{O_2}$ in 6 of the 10 seabream. Also, the relationship may break down under multiple stressors and elevated workloads, or at high temperatures where f_H can become thermally limited (Thorarensen et al., 1996; Brijs et al., 2019a,b). For this reason, we did not perform the exercise of predicting individual $\dot{M}_{O_2}$ from their f_H when in the tank. Further research is required to establish the extent to which this variation among individuals is methodological, for example because f_H and $\dot{M}_{O_2}$ were measured over different time scales, or is physiological. Nonetheless, the results are promising in terms of calibrating the relationship of f_H to $\dot{M}_{O_2}$ using respirometry and then using logged f_H data to estimate patterns of energy use by free-swimming seabream (Clark et al., 2010; Cooke et al., 2016; Lucas, 1994; Treberg et al., 2016). The need to retrieve the tag is still a limitation on performing such studies on fish released into their natural environment (Prystay et al., 2017, 2019).

Conclusions

Our results demonstrate that hypoxic bradycardia and warming tachycardia are observed in fish whether they are free to shoal in a tank or confined in a respirometer. The fact, however, that confining *S. aurata* in a respirometer raised their f_H , presumably as a result of stress, and that f_H is a predictor of metabolic rate, has clear implications for estimating metabolic traits by static respirometry in some fish species. Tachycardia in free-swimming fish during warming was due, to some degree, to increased spontaneous activity. Thus, the combined measures of f_H and VAR_m in free-swimming fish provided novel insight into drivers of cardiac responses to temperature, and revealed highly sensitive behavioural responses to warming. Overall, the results demonstrate that biologging of physiological and behavioural responses to hypoxia and warming in free-swimming fish can provide more valid and reliable data than responses from confined fish, and has the potential to reveal sensitive sub-lethal thresholds for the impact of these stressors.

Acknowledgements

The authors are grateful to Marc Vandeputte and Fenne du Douhet for donating the fish. The authors are also grateful to Ásgeir Bjarnason of Star-Oddi Ltd for technical advice and assistance, and to Germain Salou and Aurélien Leddo of Ifremer Palavas-les-Flots for help in setting up the experiments. The authors also thank Tobias Wang for stimulating discussions about the experiments.

Competing interests

The authors declare no competing or financial interests.

Author contributions

Conceptualization: A.M., J.B., F.F., H.A., G.D., E.G., D.J.M.; Methodology: F.F., H.A., G.D., E.G., D.J.M.; Validation: A.M., J.B.; Formal analysis: A.M.; Investigation: A.M., J.B., G.D., E.G., D.J.M.; Resources: F.F., E.G., D.J.M.; Data curation: A.M., J.B., D.J.M.; Writing - original draft: A.M.; Writing - review & editing: J.B., F.F., H.A., G.D., D.J.M.; Supervision: J.B., D.J.M.; Project administration: J.B., D.J.M.; Funding acquisition: J.B.

Funding

This work was supported by the French National program EC2CO 2019 (Ecosphère Continentale et Côtière) N°DEC20045DR16, Région Occitanie PhD funding initiative (ALDOCT 00374–2018001408) and IFREMER.

References

- Aissaoui, A., Tort, L. and Altamiras, J. (2000). Circadian heart rate changes and light-dependence in the Mediterranean seabream *Sparus aurata*. *Fish Physiol. Biochem.* **22**, 89–94. doi:10.1023/A:1007861118404
- Aissaoui, A., Altamiras Corderroure, J. and Tort, L. (2005). Cardiac conduction times in *Sparus aurata* at different heart rates. Influence of body weight. *J. Fish Biol.* **52**, 1154–1164.
- Altieri, A. H. and Diaz, R. J. (2019). Dead zones: oxygen depletion in coastal ecosystems. In *World Seas: an Environmental Evaluation*, 2nd edn, Chapter 24 (ed. C. Sheppard), pp. 453–473. Academic Press.
- Altamiras, J., Aissaoui, A., Tort, L. and Axelsson, M. (1997). Cholinergic and adrenergic tones in the control of heart rate in teleosts. How should they be calculated? *Comp. Biochem. Physiol. A Physiol.* **118**, 131–139. doi:10.1016/S0300-9629(96)00402-1
- Arvén Norling, T. (2017). Remotely monitoring heart-rate and feeding behaviour of fish by using electronic sensor-tags. *MSc thesis*, Swedish University of Agricultural Sciences.
- Bjarnason, Á., Gunnarsson, Á., Ámason, T., Oddgeirsson, M., Sigmarsson, A. B., Gunnarsson, Á. (2019). Validation of ECG-derived heart rate recordings in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) with an implantable data logging system. *Anim. Biotelemetry* **7**, 13. doi:10.1186/s40317-019-0176-4
- Bouyoucos, I. A., Montgomery, D. W., Brownscombe, J. W., Cooke, S. J., Suski, C. D., Mandelman, J. W. and Brooks, E. J. (2017). Swimming speeds and metabolic rates of semi-captive juvenile lemon sharks (*Negaprion brevirostris*, Poey) estimated with acceleration biologgers. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **486**, 245–254. doi:10.1016/j.jembe.2016.10.019
- Brijs, J., Sandblom, E., Axelsson, M., Sundell, K., Sundh, H., Huyben, D., Broström, R., Kiessling, A., Berg, C. and Gräns, A. (2018). The final countdown: Continuous physiological welfare evaluation of farmed fish during common aquaculture practices before and during harvest. *Aquaculture* **495**, 903–911. doi:10.1016/j.aquaculture.2018.06.081
- Brijs, J., Sandblom, E., Axelsson, M., Sundell, K., Sundh, H., Kiessling, A., Berg, C. and Gräns, A. (2019a). Remote physiological monitoring provides unique insights on the cardiovascular performance and stress responses of freely swimming rainbow trout in aquaculture. *Sci. Rep.* **9**, 9090. doi:10.1038/s41598-019-45657-3
- Brijs, J., Sandblom, E., Rosengren, M., Sundell, K., Berg, C., Axelsson, M. and Gräns, A. (2019b). Prospects and pitfalls of using heart rate bio-loggers to assess the welfare of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in aquaculture. *Aquaculture* **509**, 188–197. doi:10.1016/j.aquaculture.2019.05.007
- Campbell, H. A., Taylor, E. W. and Egginton, S. (2004). The use of power spectral analysis to determine cardiorespiratory control in the short-horned sculpin *Myoxocephalus scorpius*. *J. Exp. Biol.* **207**, 1969–1976. doi:10.1242/jeb.00972
- Claireaux, G., Webber, D., Kerr, S. and Boutilier, R. (1995a). Physiology and behaviour of free-swimming Atlantic cod (*Gadus morhua*) facing fluctuating temperature conditions. *J. Exp. Biol.* **198**, 49–60. doi:10.1242/jeb.198.1.49
- Claireaux, G., Webber, D., Kerr, S. and Boutilier, R. (1995b). Physiology and behaviour of free-swimming Atlantic cod (*Gadus morhua*) facing fluctuating salinity and oxygenation conditions. *J. Exp. Biol.* **198**, 61–69. doi:10.1242/jeb.198.1.61
- Clark, T. D., Sandblom, E., Hinch, S. G., Patterson, D. A., Frappell, P. B. and Farrell, A. P. (2010). Simultaneous biologging of heart rate and acceleration, and their relationships with energy expenditure in free-swimming sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Comp. Physiol. B* **180**, 673–684. doi:10.1007/s00360-009-0442-5
- Cooke, S. J., Brownscombe, J. W., Raby, G. D., Broell, F., Hinch, S. G., Clark, T. D. and Semmens, J. M. (2016). Remote bioenergetics measurements in wild fish: Opportunities and challenges. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* **202**, 23–37. doi:10.1016/j.cbpa.2016.03.022
- Cossins, A. R. and Bowler, K. (1987). Rate compensations and capacity adaptations. In *Temperature Biology of Animals* (ed. A. R. Cossins and K. Bowler), pp. 155–203. Springer.
- Costa, M. F. and Barletta, M. (2016). Special challenges in the conservation of fishes and aquatic environments of South America. *J. Fish Biol.* **89**, 4–11. doi:10.1111/jfb.12970
- Davidson, J. G., Dong, H., Linné, M., Andersson, M. H., Piper, A., Prystay, T. S., Hvam, E. B., Thorstad, E. B., Whoriskey, F., Cooke, S. J. et al. (2020). Effects of sound exposure from a seismic airgun on heart rate, acceleration and depth use in free-swimming Atlantic cod and saithe. *Conserv. Physiol.* **7**, coz020. doi:10.1093/conphys/coz020
- Diaz, R. J. and Rosenberg, R. (2008). Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science* **321**, 926–929. doi:10.1126/science.1156401
- Ekström, A., Axelsson, M., Gräns, A., Brijs, J. and Sandblom, E. (2018). Importance of the coronary circulation for cardiac and metabolic performance in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Biol. Lett.* **14**, 20180063. doi:10.1098/rsbl.2018.0063
- Eliason, E. J. and Anttila, K. (2017). 4 - Temperature and the cardiovascular system. In *Fish Physiology* (ed. A. K. Gamperl, T. E. Gillis, A. P. Farrell and C. J. Brauner), pp. 235–297. Academic Press.
- Farrell, A. P. (1984). A review of cardiac performance in the teleost heart: intrinsic and humoral regulation. *Can. J. Zool.* **64**, doi:10.1139/z84-079
- Farrell, A. P. (1991). From hagfish to tuna: a perspective on cardiac function in fish. *Physiol. Zool.* **64**, 1137–1164. doi:10.1086/physzool.64.5.30156237
- Farrell, A. P. (2007). Tribute to P. L. Lutz: a message from the heart – why hypoxic bradycardia in fishes? *J. Exp. Biol.* **210**, 1715–1725. doi:10.1242/jeb.02781
- Farrell, A. P. and Smith, F. (2017). 4 - Cardiac form, function and physiology. In *Fish Physiology* (ed. A. K. Gamperl, T. E. Gillis, A. P. Farrell and C. J. Brauner), pp. 155–264. Academic Press.
- Fore, M., Svendsen, E., Økland, F., Gräns, A., Alfredsen, J. A., Finstad, B., Hedger, R. D. and Uglem, I. (2021). Heart rate and swimming activity as indicators of post-surgical recovery time of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Anim. Biotelemetry* **9**, 3. doi:10.1186/s40317-020-00226-8
- Gallo, V. P. and Civinini, A. (2003). Survey of the adrenal homolog in teleosts. *Int. Rev. Cytol.* **230**, 89–187. doi:10.1016/S0074-7696(03)00003-8
- Geiss, A. C., Dale, J. J., Holland, K. N. and Wilson, R. P. (2010). Accelerating estimates of activity-specific metabolic rate in fishes: Testing the applicability of acceleration data-loggers. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **385**, 85–91. doi:10.1016/j.jembe.2010.01.012
- Hachim, M., Rouyer, T., Dutto, G., Kerzerho, V., Bernard, S., Bourjea, J. and McKenzie, D. J. (2020). Oxygen uptake, heart rate and activities of locomotor muscles during a critical swimming speed protocol in the gilthead sea bream *Sparus aurata*. *J. Fish Biol.* **98**, 886–890. doi:10.1111/jfb.14621
- Hinch, S. G., Standen, E. M., Healey, M. C. and Farrell, A. P. (2002). Swimming patterns and behaviour of upriver-migrating adult pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and sockeye (*O. nerka*) salmon as assessed by EMG telemetry in the Fraser River, British Columbia, Canada. In *Aquatic Telemetry: Proceedings of the Fourth Conference on Fish Telemetry in Europe* (ed. E. B. Thorstad, I. A. Fleming and T. F. Næsje), pp. 147–160. Springer.
- Iversen, N. K., Dupont-Prinet, A., Findorf, I., McKenzie, D. J. and Wang, T. (2010). Autonomic regulation of the heart during digestion and aerobic swimming in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* **156**, 463–468. doi:10.1016/j.cbpa.2010.03.026
- Joyce, W., Simonsen, M., Gesser, H. and Wang, T. (2016). The effects of hypoxic bradycardia and extracellular HCO₃⁻/CO₂ on hypoxic performance in the eel heart. *J. Exp. Biol.* **219**, 302–305.
- Kawabe, R., Kawano, T., Nakano, N., Yamashita, N., Hiraishi, T. and Naito, Y. (2003). Simultaneous measurement of swimming speed and tail beat activity of free-swimming rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* using an acceleration data-logger. *Fish. Sci.* **69**, 959–965. doi:10.1046/j.1444-2906.2003.00713.x
- Kieffer, J. D. (2000). Limits to exhaustive exercise in fish. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* **126**, 161–179. doi:10.1016/S1095-6433(00)00202-6
- Kir, M. (2020). Thermal tolerance and standard metabolic rate of juvenile gilthead seabream (*Sparus aurata*) acclimated to four temperatures. *J. Therm. Biol.* **93**, 102739. doi:10.1016/j.jtherbio.2020.102739
- Lefrançois, C., Claireaux, G. and Lagardère, J.-P. (1998). Heart rate telemetry to study environmental influences on fish metabolic expenditure. *Hydrobiologia* **371**, 215–224. doi:10.1023/A:1017078111916
- Lucas, M. C. (1994). Heart rate as an indicator of metabolic rate and activity in adult Atlantic salmon, *Salmo salar*. *J. Fish Biol.* **44**, 889–903. doi:10.1111/j.1095-8649.1994.tb01262.x
- Madeira, D., Vinagre, C., Costa, P. M. and Diniz, M. S. (2014). Histopathological alterations, physiological limits, and molecular changes of juvenile *Sparus aurata* in response to thermal stress. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **505**, 253–266. doi:10.3354/meps10794
- Madeira, D., Vinagre, C. and Diniz, M. S. (2016). Are fish in hot water? Effects of warming on oxidative stress metabolism in the commercial species *Sparus aurata*. *Ecol. Indic.* **63**, 324–331. doi:10.1016/j.ecolind.2015.12.008
- McDonnell, L. H. and Chapman, L. J. (2015). At the edge of the thermal window: effects of elevated temperature on the resting metabolism, hypoxia tolerance and upper critical thermal limit of a widespread African cichlid. *Conserv. Physiol.* **3**, cov050. doi:10.1093/conphys/cov050
- McKenzie, D. J., Piraccini, G., Steffensen, J. F., Bolis, C. L., Bronzi, P. and Taylor, E. W. (1995). Effects of diet on spontaneous locomotor activity and oxygen consumption in Adriatic sturgeon (*Acipenser naccarii*). *Fish Physiol. Biochem.* **14**, 341–355. doi:10.1007/BF00003373
- McKenzie, D. J., Pedersen, P. B. and Jokumsen, A. (2007a). Aspects of respiratory physiology and energetics in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) families with different size-at-age and condition factor. *Aquaculture* **263**, 280–294. doi:10.1016/j.aquaculture.2006.10.022
- McKenzie, D. J., Campbell, H. A., Taylor, E. W., Micheli, M., Rantin, F. T. and Abe, A. S. (2007b). The autonomic control and functional significance of the changes in heart rate associated with air breathing in the jeju, *Hoplosternus unitaeniatus*. *J. Exp. Biol.* **210**, 4224–4232. doi:10.1242/jeb.009266
- McKenzie, D. J., Skov, P. V., Taylor, E. W. T., Wang, T. and Steffensen, J. F. (2009). Abolition of reflex bradycardia by cardiac vagotomy has no effect on the regulation of oxygen uptake by Atlantic cod in progressive hypoxia. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* **153**, 332–338. doi:10.1016/j.cbpa.2009.03.009

- Metcalfe, J. D., Wright, S., Tudorache, C. and Wilson, R. P. (2016). Recent advances in telemetry for estimating the energy metabolism of wild fishes. *J. Fish Biol.* **88**, 284–297. doi:10.1111/jfb.12804
- Palstra, A. P., Arechavala-Lopez, P., Xue, Y. and Roque, A. (2021). Accelerometry of seabream in a sea-cage: is acceleration a good proxy for activity? *Front. Mar. Sci.* **8**. doi:10.3389/fmars.2021.639608
- Perry, S. F., Esbaugh, A., Braun, M. and Gilmour, K. M. (2009). Gas transport and gill function in water-breathing fish. In *Cardio-Respiratory Control in Vertebrates: Comparative and Evolutionary Aspects* (ed. M. L. Glass and S. C. Wood), pp. 5–42. Springer.
- Prystay, T. S., Eliason, E. J., Lawrence, M. J., Dick, M., Brownscombe, J. W., Patterson, D. A., Crossin, G. T., Hinch, S. G. and Cooke, S. J. (2017). The influence of water temperature on sockeye salmon heart rate recovery following simulated fisheries interactions. *Conserv. Physiol.* **5**, cox050. doi:10.1093/conphys/cox050
- Prystay, T. S., Lawrence, M. J., Zoldero, A. J., Brownscombe, J. W., de Bruijn, R., Eliason, E. J. and Cooke, S. J. (2019). Exploring relationships between cardiovascular activity and parental care behavior in nesting smallmouth bass: A field study using heart rate biologgers. *Comp. Biochem. Physiol. A: Mol. Int. Physiol.* **234**, 18–27.
- Rabben, H. and Furevik, D. M. (1993). Application of heart rate transmitters in behaviour studies on Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquac. Eng.* **12**, 129–140. doi:10.1016/0144-8609(93)90006-W
- Randall, D. (1982). The control of respiration and circulation in fish during exercise and hypoxia. *J. Exp. Biol.* **100**, 275–288. doi:10.1242/jeb.100.1.275
- Reid, S. G., Bernier, N. J. and Perry, S. F. (1998). The adrenergic stress response in fish: control of catecholamine storage and release. *Comp. Biochem. Physiol. C Pharmacol. Toxicol. Endocrinol.* **120**, 1–27. doi:10.1016/S0742-8413(98)00037-1
- Remen, M., Nederlof, M. A. J., Folkedal, O., Thorsheim, G., Sitjà-Bobadilla, A., Pérez-Sánchez, J., Oppedal, F. and Olsen, R. E. (2015). Effect of temperature on the metabolism, behaviour and oxygen requirements of *Sparus aurata*. *Aquac. Environ. Interact.* **7**, 115–123. doi:10.3354/aei00141
- Rodgers, G. G. (2016). Climate change in a stable thermal environment: effects on the performance and life history of coral reef fish.
- Sandblom, E. and Axelsson, M. (2011). Autonomic control of circulation in fish: a comparative view. *Auton. Neurosci.* **165**, 127–139. doi:10.1016/j.autneu.2011.08.006
- Schulte, P. M., Healy, T. M. and Fanguie, N. A. (2011). Thermal performance curves, phenotypic plasticity, and the time scales of temperature exposure. *Integr. Comp. Biol.* **51**, 691–702. doi:10.1093/icb/ict097
- Skeels, M. R., Winkler, A. C., Duncan, M. I., James, N. C., van der Walt, K.-A. and Potts, W. M. (2020). The use of internal heart rate loggers in determining cardiac breakpoints of fish. *J. Therm. Biol.* **89**, 102524. doi:10.1016/j.jtherbio.2020.102524
- Sopinka, N. M., Donaldson, M. R., O'Connor, C. M., Suski, C. D. and Cooke, S. J. (2016). 11 - Stress indicators in fish. In *Fish Physiology* (ed. C. B. Schreck, L. Tort, A. P. Farrell and C. J. Brauner), pp. 405–462. Academic Press.
- Stecyk, J. A. W. (2017). 5 - Cardiovascular Responses to Limiting Oxygen Levels. In *Fish Physiology* (ed. A. K. Gamperl, T. E. Gillis, A. P. Farrell and C. J. Brauner), pp. 299–371. Academic Press.
- Steffensen, J. F. (1989). Some errors in respirometry of aquatic breathers: how to avoid and correct for them. *Fish Physiol. Biochem.* **6**, 49–59. doi:10.1007/BF02995809
- Stillman, J. H. (2019). Heat waves, the new normal: summertime temperature extremes will impact animals, ecosystems, and human communities. *Physiology* **34**, 86–100. doi:10.1152/physiol.00040.2018
- Svendsen, E., Føre, M., Økland, F., Gråns, A., Hedger, R. D., Alfredsen, J. A., Uglem, I., Rosten, C. M., Frank, K., Erikson, U. et al. (2021). Heart rate and swimming activity as stress indicators for Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* **531**, 735804. doi:10.1016/j.aquaculture.2020.735804
- Tanaka, H., Takagi, Y. and Naito, Y. (2001). Swimming speeds and buoyancy compensation of migrating adult chum salmon *Oncorhynchus keta* revealed by speed/depth/acceleration data logger. *J. Exp. Biol.* **204**, 3895–3904. doi:10.1242/jeb.204.22.3895
- Taylor, E. W. (1992). 6 Nervous control of the heart and cardiorespiratory interactions. In *Fish Physiology* (ed. W. S. Hoar, D. J. Randall and A. P. Farrell), pp. 343–387. Academic Press.
- Taylor, E. W., Leite, C. A. C. and Skovgaard, N. (2010). Autonomic control of cardiorespiratory interactions in fish, amphibians and reptiles. *Braz. J. Med. Biol. Res.* **43**, 600–610. doi:10.1590/S0100-879X2010007500044
- Thorarensen, H., Gallagher, P. E. and Farrell, A. P. (1996). The limitations of heart rate as a predictor of metabolic rate in fish. *J. Fish Biol.* **49**, 226–236. doi:10.1111/j.1095-8649.1996.tb00019.x
- Torgo, L. (2010). *Data Mining with R, Learning with Case Studies*. CRC Press. <http://www.dcc.fc.up.pt/~ltorgo/DataMiningWithR>
- Treberg, J. R., Killen, S. S., MacCormack, T. J., Lamarre, S. G. and Enders, E. C. (2016). Estimates of metabolic rate and major constituents of metabolic demand in fishes under field conditions: Methods, proxies, and new perspectives. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* **202**, 10–22. doi:10.1016/j.cbpa.2016.04.022
- Webb, P. W. (1978). Temperature effects on acceleration of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Fish. Board Can.* **35**. doi:10.1139/f78-223
- Wilson, S. M., Hinch, S. G., Eliason, E. J., Farrell, A. P. and Cooke, S. J. (2013). Calibrating acoustic acceleration transmitters for estimating energy use by wild adult Pacific salmon. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* **164**, 491–498. doi:10.1016/j.cbpa.2012.12.002
- Wright, S., Metcalfe, J. D., Hetherington, S. and Wilson, R. (2014). Estimating activity-specific energy expenditure in a teleost fish, using accelerometer loggers. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **496**, 19–32. doi:10.3354/meps10528

**Chapitre 4. Does
temperature influence
space utilization and
migratory movements
of fish in coastal
lagoons? A case study
on the gilthead
seabream *Sparus
aurata***



Alexandre Mignucci, David J. McKenzie, Théo Navarro, Fabien Forget, Jérôme Bourje

Résumé

Si le rôle de la physiologie de l'animal sur le déclenchement d'un mouvement est avéré, son fonctionnement est encore méconnu. Les variations de la température de l'eau ont probablement des effets thermodynamiques directs sur le métabolisme des poissons ectothermes et, par conséquent, sur leur demande en oxygène à laquelle le cœur doit être capable de répondre. L'emploi de capteurs archive de la fréquence cardiaque s'est avéré efficace pour estimer le taux métabolique de daurades royales (*Sparus aurata*) sauvages en nage libre en réponse à des variations de la température.

La présente étude a caractérisé les déplacements de 72 daurades royales par télémétrie acoustique sur plus de deux ans au sein de leur site d'alimentation dans la lagune du Prévost ainsi que leurs migrations entre la lagune et la mer. Pour la première fois, les patrons d'utilisation de l'espace ont été interprétés à la lumière de seuils de tolérance au réchauffement ou au refroidissement, déduits de la réponse cardiaque de daurades sauvages en nage libre issues de lagunes côtières. La température semble avoir très peu d'influence sur l'exploitation de l'espace lagunaire des daurades pendant la phase alimentaire. En revanche la température est bien le principal facteur déclenchant les migrations de refuge vers la mer durant les épisodes de forte chaleur et vraisemblablement celui empêchant les daurades d'hiverner au sein de la lagune. Enfin, la photopériode, probablement en lien avec la température, apparaît comme le principal déclencheur des départs migrations de reproduction des daurades, ce que leur synchronisation semble confirmer. L'étude des réponses cardiaques au réchauffement a montré que 29°C est un seuil de tolérance pertinent au réchauffement ce qui semble être en accord avec les températures initiant les migrations de refuge. En revanche, aucun seuil n'a pu être clairement identifié à partir de la réponse cardiaque au refroidissement.

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

Mots clés : *Sparus aurata*, télémétrie acoustique, bio-logging, température, domaine vital, fréquence cardiaque, migration, environnement, vent, photopériode, résidence, mouvement

IV.1. Introduction

More in depth knowledge on how, why and where individuals move through their environment is fundamental to our understanding of ecological and evolutionary processes, from individual behaviour to meta-population, meta-community and meta-ecosystem dynamics (Bowler & Benton, 2005 ; Nathan et al., 2008 ; Clobert et al., 2009; Hawkes et al., 2009 ; Bauer & Hoyer, 2014 ; Cote et al., 2017). Movement is often driven by one of three benefits, resulting in three forms of one-way movement described by Heape & Marshall (1931) as “alimentary movement” (“foraging”, to increase access to food or water and aid growth or maintenance), “climatic movement” (“refuge”, to avoid unfavorable conditions, increasing survival), and “gametic movement” (“spawning”).

When foraging and spawning areas do not overlap (Nikolsky, 1963), animals perform recurrent, two-way movements between their foraging grounds and spatially distinct areas which provide favourable ecological conditions for given periods of time or seasons for spawning (Nathan et al., 2008 ; Hansson & Akesson, 2014). These movements are called migrations (Nathan et al., 2008 ; Hansson & Akesson, 2014). Spawning migration is a common trait in many animal groups, from invertebrates to large mammals (Dingle & Drake, 2007). A finely tuned interaction between the physiology of the organism and environmental cues ensures that migratory movements are triggered before the environmental conditions required for reproduction occur. Spawning migration therefore occurs within a period that enables organisms to reach their spawning grounds when environmental conditions are optimal for reproduction and survival of offspring (Crossin, 2009), and in many species is then followed by a return migration to foraging grounds.

Within foraging grounds, animals will perform frequent, short-distance movements to locate resources (Cote et al., 2017) inside a home range, which is defined as the area where an individual spends most of its time, to fulfil its immediate needs (Samuel et al., 1985 ; Börger et al., 2008). If conditions become temporally unfavourable for foraging inside a home range, due to extreme abiotic or biotic factors such as temperature, precipitation, predation, animals may migrate away to seek refuge in a spatially distinct area, remaining there until they are able to return to their home range and resume foraging (Shaw 2016).

Coastal lagoons are among the most productive ecosystems in the world (Alongi, 1998 ; Kennish & Paerl, 2010) and, as a result, many marine fishes use them as foraging grounds (Clark, 1998 ; Costa et al., 2002). Temperate coastal lagoons are used as seasonal feeding grounds by many marine fishes, which migrate in spring and summer and then migrate back out to spawn at sea in autumn and winter (Quignard et al., 1984 ; Morat, 2011 ; Vasconcelos et al., 2011 ; Mercier et al., 2012). Although general characteristics of these spawning migrations are well known, the importance of lagoon foraging grounds for successful completion of fish species’ life cycles remains poorly understood (Katselis et al., 2007 ; Mercier et al., 2012). Patterns of residence within lagoon foraging grounds require explicit study, to understand the scale of local movements within lagoons and whether fish species exhibit fidelity to

home ranges within a season and also across seasons over successive years. Notably, it is not known whether space utilization inside the lagoon, and the timing of spawning migrations, are driven by intrinsic or extrinsic factors.

Temperate coastal lagoons are particularly vulnerable to changing environmental conditions (Lloyd et al., 2012) and are threatened by ongoing global warming (Newton & Weichselgartner, 2014 ; Newton et al., 2014 ; Andréfouët et al., 2015). Compared to deeper waters, which are more thermally and chemically stable (Stefansdottir et al., 2010), shallow coastal lagoons are intrinsically more variable in many aspects of their physics and chemistry (Pusceddu et al., 2003 ; Sarà, 2009 ; Spivak et al., 2017). In particular, they can experience extremes of temperature across seasons (Afli et al., 2009) and temperature may be a major determinant of the ability of fish populations to use lagoons as summer foraging grounds, which can then have consequences for their body condition and reproductive success (Morse & Fritz, 1987 ; Able et al., 2014).

The vast majority of fishes are ectotherms, water temperature has direct thermodynamic effects on their physiology and performance (Fry, 1971 ; Cossins & Bowler, 1987). Temperature is a major potential driver of movements and migrations in ectothermic animals (Magnuson et al., 1979). In particular, ectotherms can behaviourally thermoregulate, selecting habitats with temperatures that optimise their performance and avoiding temperatures that are physiologically challenging (Wood, 1991 ; Thorpe, 1994). Therefore, temperature may well be a major factor driving spawning migrations and space utilisation by fishes within lagoons (Garrett & Bennett, 1995 ; Lucas & Batley, 1996). Extreme seasonal events, such as summer heatwaves, may even trigger refuge migrations out to sea (Katselis et al., 2007).

Passive acoustic telemetry arrays are one of the most effective methods for quantifying the spatial, behavioural, and physiological ecology of aquatic animals (Cooke et al., 2004 ; Donaldson et al., 2014 ; Hussey et al., 2015 ; Cooke et al., 2016). Therefore, valuable insights into how temperature drives movements of fishes can be gained by coupling acoustic telemetry with measures of environmental temperature. However, there are currently no commercially available technologies to transmit information about the physiology of wild marine fishes in relation to their environmental conditions (Cooke et al., 2008 ; Treberg et al., 2016). Therefore, it is not possible to measure how physiological responses to temperature, by wild fishes in lagoons, are linked to their space use, spawning migrations, or refuge migrations in response to summer heatwaves.

Information about movements of wild fish in relation to temperature can, however, be interpreted against measures of physiological responses to temperature by the same species held under controlled conditions in the laboratory. Cardiac performance is a core determinant of the ability of fishes to survive and thrive in their environment, especially under challenging environmental conditions (Eliason & Anttila, 2017 ; Farrell and Smith, 2017 ; Stecyk, 2017). Water temperature has direct thermodynamic effects on the metabolic rate and consequent oxygen demand of fishes, which the heart must be able to respond to

(Cossins & Bowler, 1987 ; Schulte et al., 2015 ; Rodgers, 2016). Heart rate is also a good predictor of metabolic rate in many fish species (Thorarensen et al., 1996 ; Hachim et al., 2020 ; Mignucci et al., 2021). Therefore, investigating cardiac responses to temperature by wild fish under controlled conditions can provide a useful physiological performance framework, to interpret movements in relation to temperature by natural populations. Small biologging tags that record heart rate from the electrocardiogram (ECG) are now available, which can be implanted into fishes to measure their cardiac activity when they are recovered and free-swimming (Prystay et al., 2017 ; Brijs et al., 2019 ; Ekström et al., 2018 ; Bjarnason et al., 2019 ; Mignucci et al., 2021). These should ensure that cardiac responses to temperature are similar to those of fishes in their natural environment (Claireaux et al., 1995), by allowing animals to express behavioural responses and by reducing potential stress linked to confinement (Sandblom et al., 2016 ; Eliason & Anttila, 2017 ; Mignucci et al., 2021).

Gilthead seabream *Sparus aurata* is a highly-prized fish species that, in the Gulf of Lions, which performs spawning migrations between coastal lagoons that are foraging habitats and spawning sites at sea (Audouin, 1962 ; Lasserre, 1976 ; Mercier et al., 2012 ; Tournois et al., 2017). The importance of lagoon habitats for the successful completion of their life cycle has been proven in Chapter 2. In particular, we have demonstrated that a proportion of lagoon populations are faithful to the lagoon from one annual feeding season to the next and, once inside their lagoon, return to occupy the same home range, where they remain resident. Their space utilization inside the lagoon has been described but we don't know if the environment, especially temperature, shapes this space utilization in some way. Also, despite this high seasonal residence within their lagoon, seabream are reported to perform stochastic exchanges between lagoons and the sea in the summer, that may be refuge migrations from warm temperatures (Katselis et al., 2007). We then define in this chapter "refuge migration" the stochastic migrations which are supposedly triggered by unfavourable environmental parameters. We lack, however, knowledge of the frequency and duration of any such movements, and whether they are in response to environmental conditions in the lagoon. Likewise, we do not know what environmental parameters might trigger their synchronized departure for reproduction in autumn (Chapter 2) and their return to the lagoon after spawning.

Sparus aurata is therefore an ideal case study to investigate how environmental parameters, especially temperature, shape space utilization of fish inside a coastal lagoon and trigger seasonal or refuge migrations. We used acoustic telemetry to track the movements of individual seabream in the Prévost lagoon in the Gulf of Lions over three successive years. We related this to measures of temperature from loggers placed at strategic points within the lagoon and in connections with the sea. In parallel, we captured wild seabream from coastal lagoons towards the end of the summer feeding season, to measure their cardiac response to progressive warming and cooling. We formulated the hypotheses that (i) *S. aurata* would occupy the lagoon when average temperature was quite optimal, and preferentially occupy cooler and deeper areas; (ii) that temperature was a dominant driver of spawning migrations into and

out of the lagoon, but also of stochastic refuge migrations out to sea to avoid heatwaves, and (iii) that measures of thermal tolerance and cardiac thermal performance would corroborate the thermal window for lagoon occupation and provide insights into thermal thresholds for migrations.

IV.2. Materials and methods

IV.2.1. Acoustic monitoring

IV.2.1.1. Study site, fish capture and acoustic tagging

The site was the Prévost lagoon, which is adjacent to the Ifremer Research Station at Palavas-les-Flots (Hérault department, Occitanie Region), instrumented with the hydrophone array already described in Chapter 2 (Fig IV.1). The dataset was the same as used in Chapter 2 but only seabream detections were considered. The fish and the tag implantation are also as described in Chapter 2.

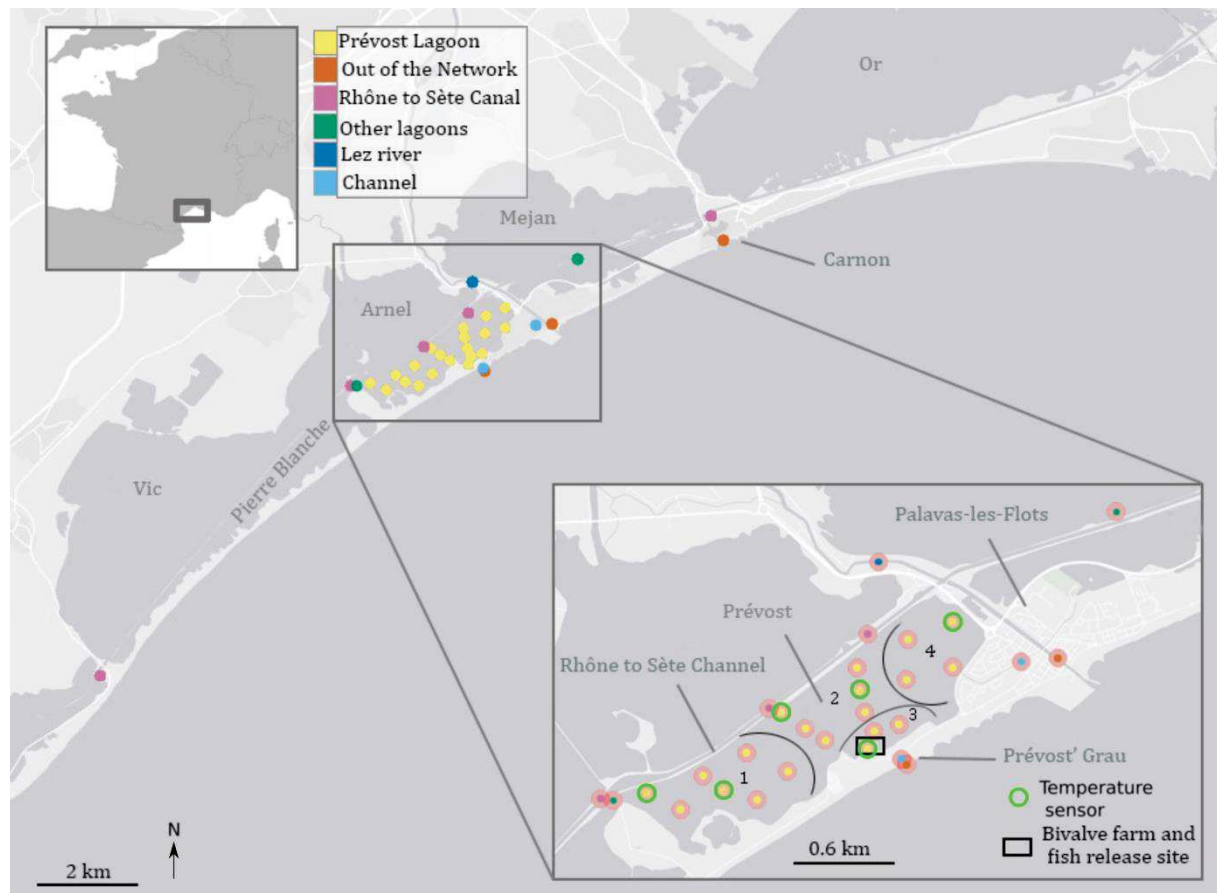


Figure IV. 1. Location of the hydrophones inside the lagoon complex in function of zones (1 = West area; 2 = Center area; 3 = Mussel farm area; 4 = East area).

IV.2.1.2. Definition of lagoon zones

We divided Prévost lagoon into zones as described in Chapter 2, but regrouped into the following main ones: East (E), West (W), Centre (C) of the lagoon, and Mussel farms (M). Channels connected to the Prévost, the Lez river, the Rhône to Sète Canal and adjacent lagoons were grouped together as Other zone (O), with the final zone being sea (S) (Fig IV.1). The deepest and closest zones to the canal to S are C and M, with water being shallower in E and W (Millet and Guelorget, 1994). Demarcating the zones as a function of depth and distance from the canal to the sea was useful in linking seabream residence and space utilization to environmental parameters, notably temperature.

IV.2.1.3. Collection of environmental data

Water temperature (°C) was measured in all four lagoon zones with temperature loggers (HOBO® Pendant® MX Temp MX2201, 0.5°C precision and NKE® STPS and LRS, 0.06°C and 0.1°C precision, respectively). Loggers were attached to hydrophones and therefore were close to the bottom. Their locations are indicated in Fig IV.1. Sampling frequency was one measurement per hour. Data were averaged per day for analysis and per zone when several loggers were recording at the same time in one zone. Temperature data in M are missing from the 5th of August 2019 to the 9th of January 2020. A generalized linear model showed that in 2017 and 2018 temperature in M was significantly similar to temperature at S and in C in August and September, and similar to C from October to January. Therefore, from August to September 2019, daily temperature in the M was estimated as the mean temperature of S and C, and C temperature was attributed to M from October 2019 to January 2020. Sea temperature (°C) was retrieved from the website www.seatemperature.re, sampling frequency once per day.

Wind force (m.s⁻¹) and direction (°) were obtained from the website www.opendatasoft.com, data were produced by Meteo France and are available from the World Meteorological Organization under the code SYNOP. Wind direction indicates where the wind blows from, in degrees from 0 to 360° (180° wind blows from the south). Photoperiod was obtained with the photoperiod function from the meteor package.

Each acoustic detection of fish was associated with the corresponding daily mean of each environmental parameter, the associated lagoon temperature being for the zone where detection occurred.

IV.2.2. Cardiac responses to temperature in captive seabream

IV.2.2.1. Ethical approval

Experimental procedures were approved by the ethics committee for animal experimentation n° 036 of the French Ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche et de l'Innovation, APAFIS dossier #20294.

IV.2.2.2. Animals

Sixteen wild seabream (268 ± 42 mm fork length) were caught by angling, long-line or in fyke nets in September 2020 in local coastal lagoons (Prévost, Leucate, Thau) and transferred in aerated tanks to the Palavas IFREMER research facilities. Sex was not verified, *S. aurata* is a protandrous hermaphrodite species so fish of the size captured were most probably male. Seabream were held in outdoor cylindrical tanks (vol 3000 l) supplied with aerated seawater at prevailing seasonal temperature and photoperiod. They were fed ad-libitum every day with cooked mussels (defrosted commercial human food grade), all fed voraciously at 24h after capture. Tanks were two metres high so fish were shielded from visual disturbance, PVC tubes were provided as shelters that the fish occupied spontaneously. Fish were fasted for 24 h prior to surgery.

IV.2.2.3. Surgery

Fish were anesthetized by immersion in 0.1 g l⁻¹ benzocaine (Benzocaine ethyl 4-Aminobenzoate, VWR, www.vwr.com) in aerated seawater, until active ventilation ceased, then weighed and placed on an operating table with their gills irrigated with aerated seawater containing 0.05 g l⁻¹ benzocaine. Heart rate loggers (DST milli HRT-ACT, 13 mm × 39.5 mm, 12 g, Star-Oddi, Iceland, www.star-oddi.com) were implanted as described in Mignucci et al., (2021), and fish left to recover in a 600l cylindrical tank, outside with a natural photoperiod but with water temperature regulated at $25^{\circ} \pm 0.5$ °C. This temperature was similar to lagoon temperatures at fish capture but differed from previous holding temperature by up to 5 °C. The tank was shielded behind an opaque black plastic curtain. During recovery fish were checked by visual observation through small holes in the curtain (McKenzie et al., 2007) in the morning (08:30) and evening (17:00). Fish resumed feeding (defrosted mussels) 24h after surgery, and were then held for a further 90 hours to allow cardiac activity to stabilize (Mignucci et al., 2021) prior to transfer to an experimental apparatus (see below). Food was withheld for 24h prior to experimentation.

IV.2.2.4. Thermal challenges

8 fish were studied for either warming or cooling, fish were instrumented and studied in two groups of 4 individuals. At 90h after surgery, four fish were netted from the 1 m³ tank and placed in an identical tank which was shielded behind an opaque black curtain and provided with the same water, and left for 24h to recover from handling. Fish were observed throughout all exposure protocols, at all exposure levels, through small holes in the curtains (Mignucci et al., 2021). Care was taken to reduce all disturbances to a minimum during experiments; therefore experimenters arrived at 06:20 to set up the trials then gave fish 30 min to recover from any disturbance before commencement at 07:00.

For acute warming up until the critical thermal maximum (CT_{max}), temperature was raised in the tank in steps of 2°C every 30 min, from 25°C to 29°C and then 1°C every 30min. Automated temperature control systems (AquaMedic T controller twin, www.aqua-medic.de) were used to activate a submerged pump in the tank, which generated a flow of water through heat exchange coils immersed in a reservoir (600 l) of tapwater held at 50°C, to reach each incremental setpoints in the fish tank. For acute cooling down to critical thermal minimum (CT_{min}), temperature was lowered in the tank in steps of 2°C every 30 min, from 25°C to 15°C and then 1°C every 30min. Temperature was controlled as above, but heat exchange coils were immersed in tapwater at 3°C.

Loss of equilibrium (LOE) was used as the indicator of thermal tolerance, involving complete loss of dorso-ventral orientation. The CT_{max} or CT_{min} were then calculated as the last temperature step fully completed plus the proportion of the last step that the fish endured prior to LOE (Blasco et al., 2020). At LOE, individuals were immediately netted out of the experimental tank and euthanized in an overdose of benzocaine. Experiments were continued as fish were removed, to maintain the protocol, but times when fish were netted out of the tank were recorded and taken account in the heart rate data analysis.

IV.2.2.5. Logger programming and data processing

The loggers were programmed with Mercury software (Star-Oddi) according to the manufacturer's instructions. Fish were all operated in the morning, with tags activated at 07:00 the following day. For f_H , the ECG data were sampled at 200 Hz for 4 s. During recovery from surgery and at night during experiments, f_H was measured once every two hours. It was measured once every 5 min from 07:00 to 22:00 during the exposure trials. An ECG trace was saved with each measure of f_H , for visual confirmation of data quality. Water temperature, date and time were also recorded with each f_H and EA measurement.

Heart rate was returned in beats min⁻¹. Mercury software assesses the quality of each ECG burst, from 0 being the best quality to 3 being the worse. Tag placement technique had been validated on farmed seabream, to provide very high quality data (Mignucci et al., 2021). Therefore, ECG bursts with quality

assessed as 3 or 2 were filtered out, and only quality 1 measurements with suspect values were checked manually and, if necessary, recalculated with the manufacturer's Patternfinder v.1.16.0 software based upon R-R intervals in the QRST wave of the ECG (Altimiras et al., 1997).

IV.2.3. Data analysis

IV.2.3.1. Acoustic telemetry data filtering

Data filtering and fish fate assignation method are described in Chapter 2.

IV.2.3.2. Residence indexes

Seasonal space utilization, residence and temperatures were calculated and averaged monthly, to provide a fine scale understanding of how prevailing temperature shaped overall seabream space utilization over an annual cycle. Residence indexes (RI; March et al., 2010, Villegas-Ríos et al., 2013, Chapter 2) were calculated as the total time in hours spent in each one of the five zones (Fig IV.1) divided by the duration of the month in hours. We considered that an individual was present in a zone as long as it was not detected elsewhere, therefore total time spent in a specific zone was calculated as the sum of the time differences between first and last detection in each zone. The total duration of each month was always the time difference between the first and last days of the month except for the month during which fish were tagged and months when fish returned to the lagoon in spring. For these latter cases, total duration was the time difference between the first detection of the fish in the lagoon and the last day of the month. Also, when a fish was caught in the lagoon or left the lagoon definitively during a year, the total duration for that month and that fish was the time difference between the first day of the month and the last detection. When a fish left the lagoon towards the sea, the fish was considered to be at Sea when not detected in the lagoon.

The RI inside the lagoon zones or at Sea were calculated for each fish and each month. Years were averaged per month so that RI values were displayed over a meta-year, from March to October (only one to two fish were detected in the lagoon in November, December, January and February). RI values were then compared across all combinations of months and zones. Normality of RI data was tested thanks to a Shapiro test but not verified. RI data distribution was verified to be quasibinomial thanks to the *descdist* function (*fitdistrplus* package, Muller & Dutang 2015). A generalised linear model was then applied to all individuals' RI, with zones and months as factors. Tukey post-hoc tests were used to identify where any significant differences lay (*glht* function, *multcomp* package (Hothorn et al., 2008) and *emmeans* function (Lenth 2021)). Homoscedasticity and independence of the residuals were verified visually. RI were converted to percentages for figures but kept as indexes between 0 and 1 for analysis.

IV.2.3.3. Temperatures, measured and experienced

Daily measured temperature was calculated per zone across a meta-year, averaged per month, in order to link temperature variations and fish residence in their zones. Normality of daily temperature data was tested thanks to a Shapiro test but not verified. Temperature data distribution was verified to be gamma thanks to the `descdist` function (`fitdistrplus` package, Muller & Dutang 2015). A generalised linear model was then applied to all daily temperatures, with zones and months as factors. Tukey post-hoc tests were used to identify where any significant differences lay. Tukey post-hoc tests were used to identify where any significant differences lay (`glht` function, `multcomp` package (Hothorn et al., 2008) and `emmeans` function (Lenth 2021)). Homoscedasticity and independence of the residuals were verified visually. Analysis with temperatures in January, February, November and December is presented in Fig IV.S.1.

Experienced temperature was defined as the daily measured temperature associated to each detection of a fish in the relevant zone, one measurement per fish per day. Since this approach is dependent on the number of fish released into the network, we only considered data from inter-annually faithful fish to the lagoon after their return from spawning. Experienced and measured temperatures were compared between zones per month over days when fish are detected inside the lagoon with a generalized linear model with “measured” or “experienced” status and zones as factors. Tukey post-hoc tests were used to identify where any significant differences lay (`glht` function, `multcomp` package (Hothorn et al., 2008) and `emmeans` function (Lenth 2021)). Homoscedasticity and independence of the residuals were verified visually.

Note that wind varied drastically in force and direction on a daily basis, with no clear trend over months. Therefore, wind could not be investigated as a factor explaining monthly fish residence patterns.

IV.2.3.4. Residence ranking among zones

RI were then ranked by zone for each fish each month, in order to determine if individuals had specific zones of residence. Rank 1 was attributed to the zone where the fish was the most resident during a particular month, rank 2 to the zone where fish was the second most resident until rank 6 for the zone where the fish was least resident. RI values were compared between ranks each month with a generalized linear model. Tukey post-hoc tests were used to identify where any significant differences lay. Homoscedasticity and independence of the residuals were verified visually.

IV.2.3.5. Monthly home range sizes and overlaps

Home ranges and overlaps over months were calculated and compared as described in Chapter 2, but monthly instead of seasonally.

IV.2.3.6. Spawning migrations and exchange movements between lagoon and sea

Movements between lagoon and sea, whether for spawning migrations or just stochastic migrations, were determined as described in Chapter 2. Mean time differences between departures and returns were compared between months by Wilcoxon tests as distribution of time difference data was not normal (Shapiro test). As seabream's spawning season happens from October to January (Lasserre, 1976), the last departures of each year in September and October were considered to be spawning migrations. The first returns to the lagoon the following year were considered to be seasonal returns to lagoon foraging grounds. As fish were highly resident within their home range each month (Chapter 2), the temperature measured in the zone where they were the most resident the month when a movement happened (departure or return) was the temperature associated to the migratory movement.

Density of movements for spawning migrations or short stochastic exchanges were calculated with the `geom_density` function from the `ggplot2` package (Wickham 2016), in relation to calendar dates or water temperatures. The integral under the resultant curve is proportional to the migration movement density at corresponding dates or temperatures.

IV.2.3.7. Dominance analysis of factors triggering migrations

In order to identify the environmental parameter that had the greatest role in triggering migrations between lagoon and sea, a logistic regression model (`glm` function) was fitted to the days when a movement was observed, with daily lagoon temperature, wind force and wind direction as factors for departures. For returns from spawning, daily sea temperature was used instead of lagoon temperature. A dominance analysis was then applied to this logistic model to determine the relative importance of each predictor. This analysis was first described by Bodescu et al., (1993) and applied for the first time to logistic models by Azen and Traxel (2009). A predictor is more important if it contributes more to the prediction of the response variable in all possible subset models. For each model size (number of environmental parameters included in the model), the average additional contribution of each predictor was calculated and all models' R^2 's were compared, to rank each predictor's importance. Specific daily or monthly differences in temperature or wind direction and force were assessed by Wilcoxon tests as data failed a Shapiro test for normality.

IV.2.3.8. Cardiac responses to warming and cooling

Statistics were performed with R version 3.5.3 (R Core Team 2019) with $p = 0.05$ taken as the fiducial level for statistical significance. Effects of progressive warming on f_H were evaluated by a mixed linear model using the lmer function and with a mixed generalized linear model for the effect of cooling on heart rate using the glmer function (both functions from the lme4 package, Bates et al., 2015), as f_H data distribution was normal for warming and gamma for cooling. Factor was temperature levels and random effects were individuals. Data were only considered for temperatures that all individuals tolerated. Sphericity of the data was not met, therefore a Greenhouse-Geisser correction was applied. Homoscedasticity of the residuals was verified visually by plotting them as a function of their fitted values. Tukey post-hoc tests were used to identify where any significant differences lay, with glht function (multcomp package (Hothorn et al., 2008)).

IV.3. Results

IV.3.1. Acoustic monitoring

72 seabream were tagged and tracked from the 04/05/17 to 02/02/20. The dataset, following cleaning and filtering, comprised 1,352,094 detections in the whole lagoon complex. Monitoring data are summarized in Table IV.S.1. Overall, fish occupied the lagoon from March until October (Fig IV.2).

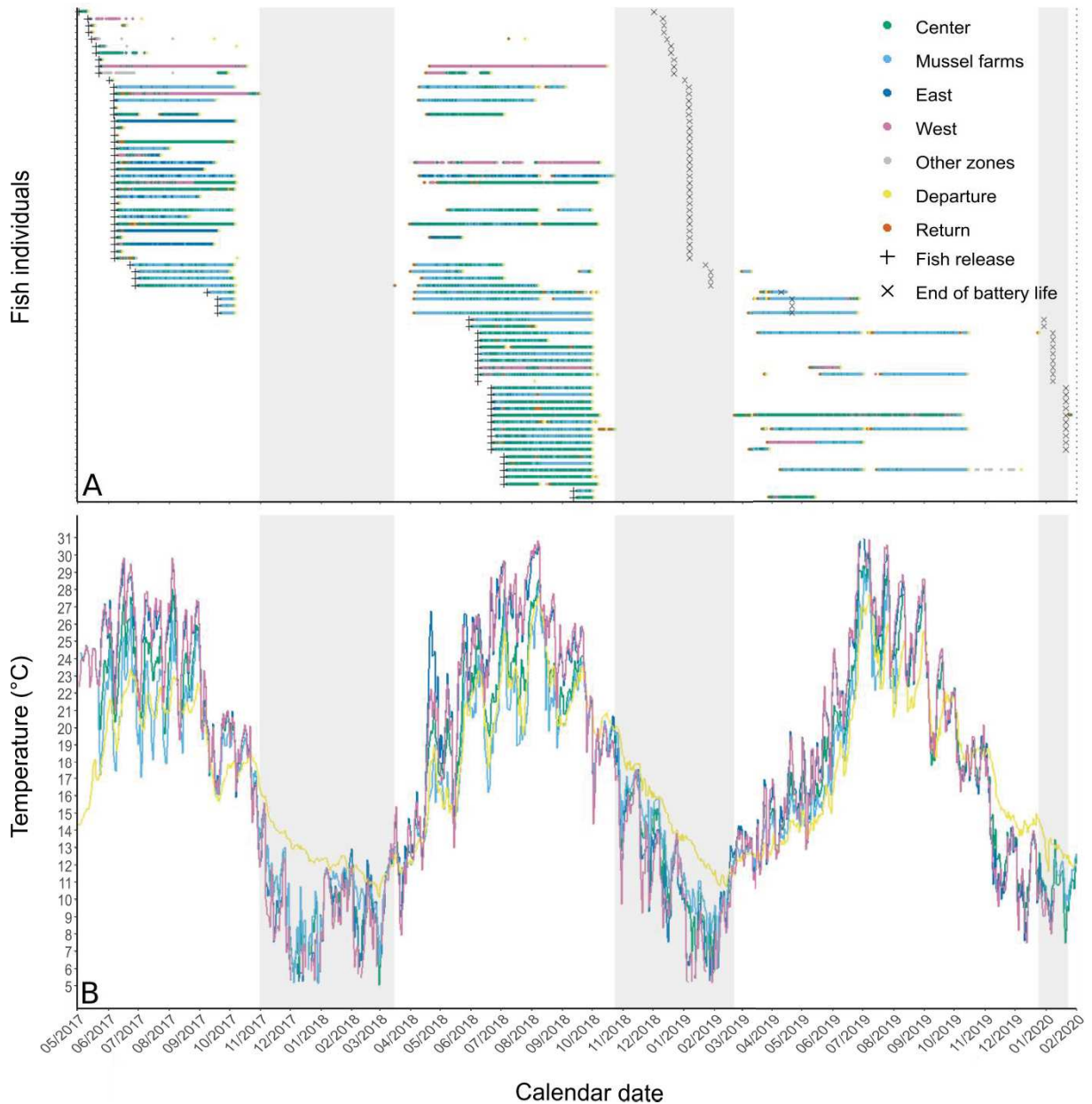


Figure IV. 2. Chronogram of the movements of fish in the lagoon complex (A) aligned with the measured daily temperatures in the defined zones in Fig IV.1 (B). Panel A: each line of the chronogram corresponds to a single fish and each point corresponds to a detection in one particular zone defined in the legend. The dotted line indicates the end of the study. The grey rectangles delimit the moments when no fish was detected inside the Prévost lagoon complex.

IV.3.2. Residence indexes

Fish monthly RI are displayed in Fig IV.3. Within the lagoon fish were most resident in M in April and May (Fig IV.S.3). Then, as temperatures rose to their peak in July, fish also resided increasingly in the C, although residence in C and M was statistically similar (Fig IV.S.3). By October, residence was once again very high in M. Residence in E and W was generally low and varied little across months. Detections in other zones only represented 0.36% of the total dataset and more than half of these were in the Rhône to Sète Canal. Three fish were detected occasionally in adjacent lagoons. Only two fish were detected inside the lagoon in winter, each for 2 days at a mean experienced temperature of 11.2 ± 0.9 °C.

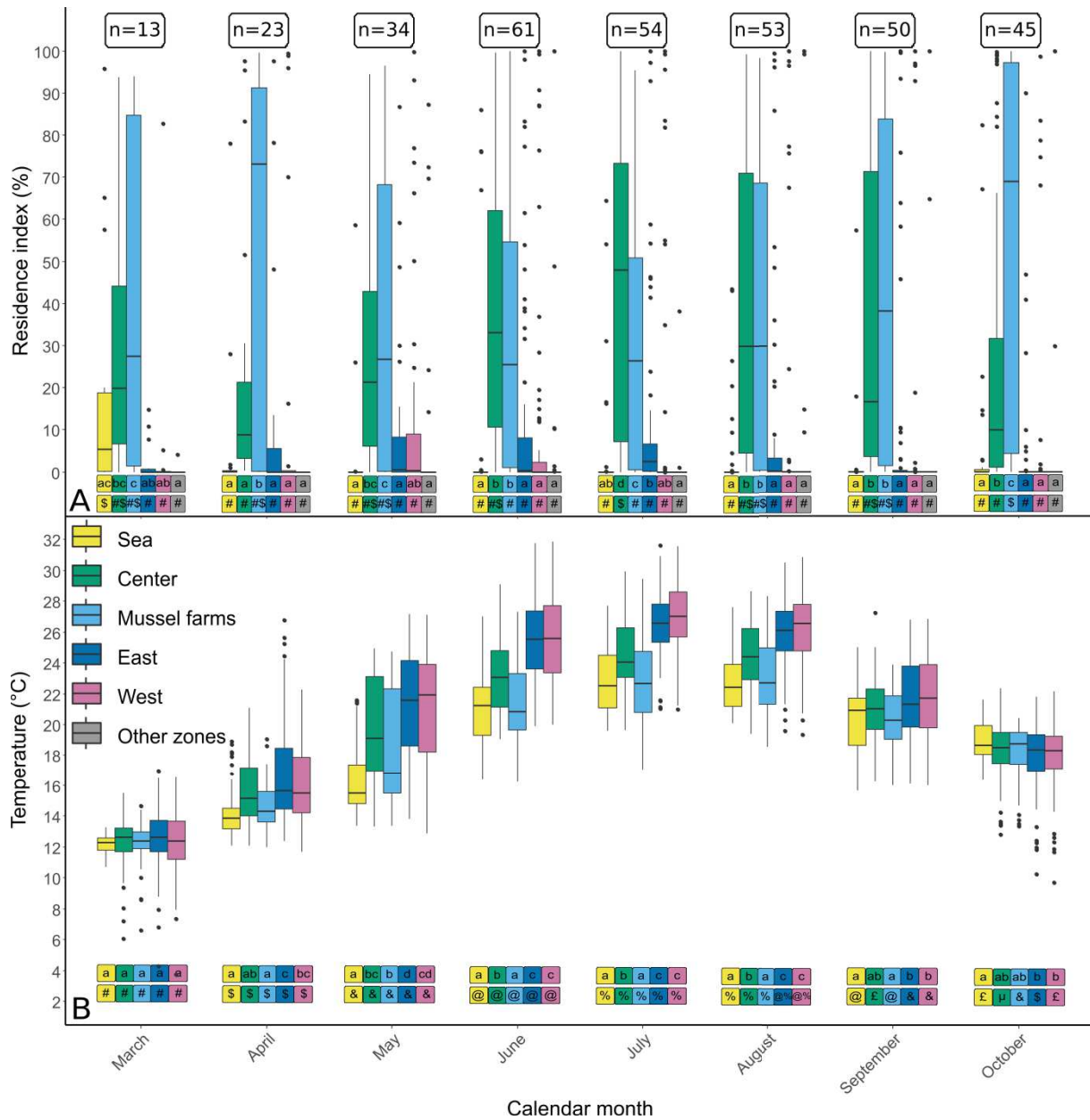


Figure IV. 3. Residence indexes of seabream in each zone as a function of calendar month (A), aligned with the monthly means of the measured temperature in each zone (B). The boxplots represent the median, hinges and whiskers of associated values calculated for each fish, zone and month and dots represent the outliers. A common superscript in the colored boxes indicates no significant difference in the mean RI or temperature value between zones for letters and months for symbols (generalized mixed model, $p < 0.05$). The number of fish for a given combination of zone and month is indicated in the white boxes at the top of each subplot for all panels A and C.

IV.3.3. Temperatures, measured and experienced

Monthly averaged daily temperatures are displayed in Fig IV.3. Overall temperatures in the lagoon increased from March to July, then decreased until October. Temperature extremes were 1°C on 28/02/18 to 31.9°C on 29/07/19, both in W. During the hottest months, June, July and August, mean

lagoon temperature was $23.9 \pm 2.8^{\circ}\text{C}$. Temperature at M was not significantly different from S, except in May, and these two zones were significantly cooler than E and W in the three hottest months, with C being intermediate. The E and W zones had similar temperatures, being the hottest zones from May to August. Overall, in the hottest months of June, July and August, the C and M lagoon zones had a mean temperature of 23.0 ± 2.8 whereas the E and W zones had a temperature 26.2 ± 2.5 . All zones had relatively similar temperatures in other months, with some being significantly higher or lower in some cases. From November to February, when seabream had all quit the lagoon, S was generally hotter than all lagoon zones, with E and W being the coldest zones these months (Fig IV.S.1).

During lagoon residence, overall temperatures experienced by seabream followed a similar trend to mean lagoon temperatures (Fig IV.4). Extreme temperatures experienced were 10°C on 24/01/20 to 31.9°C on 29/07/19. During June, July and August, the mean experienced temperature was $23.7 \pm 3.1^{\circ}\text{C}$. Experienced temperatures were only significantly higher than measured temperatures in the E in April, but significantly lower in M in June and in the E in August (Fig IV.4).

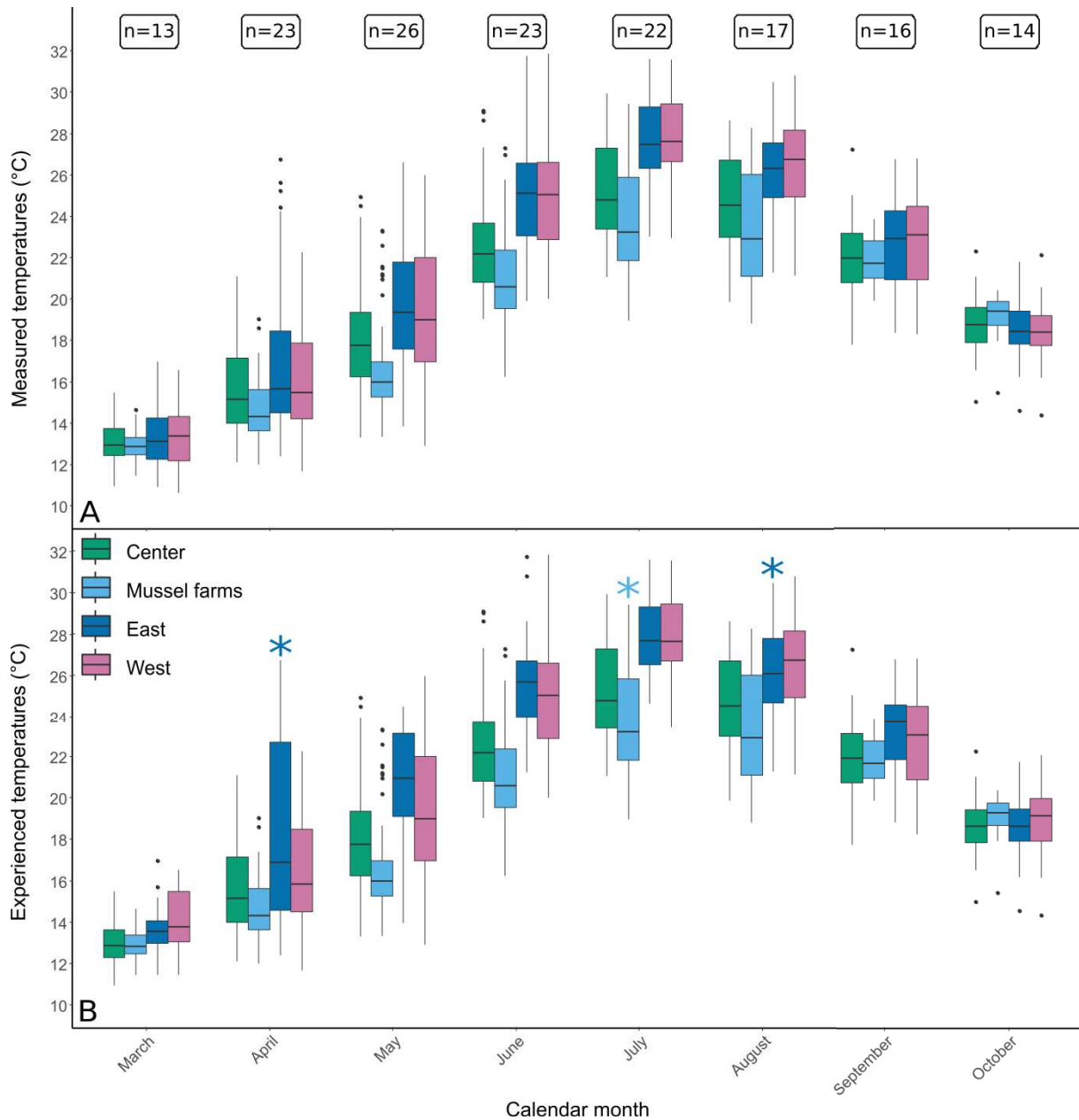


Figure IV. 4. (A) Monthly means of the measured temperature in each zones aligned with (B) the monthly mean of experienced temperature by each fish in every zones. The boxplots represent the median, hinges and whiskers of associated values and dots represent the outliers. The asterisk above boxes in panel C indicates a significant difference between monthly measured temperature and experienced temperature at detections for the corresponding zone (linear models, $p < 0.05$). The number of fish for a given combination of zone and month is indicated in the white boxes at the top of each subplot for all panels A and C.

IV.3.4. Ranking of residence among zones

When in the lagoon, fish were always significantly more resident in one zone than in any other, whatever the zone and month (Fig IV.S.2). Therefore the RIs could be averaged over each month, and ranked by

zone (Fig IV.5). On average, individuals were 79 ± 17 % resident to a particular zone each month, with the majority in M and C.

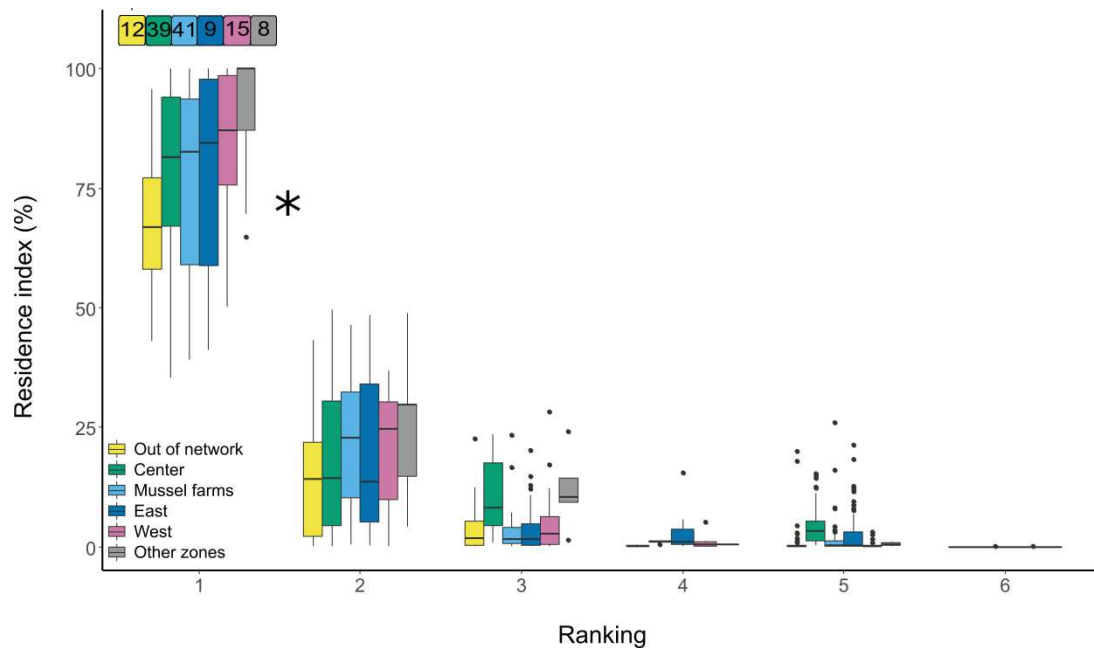


Figure IV. 5. Ranking of the residence indexes in the Prévost lagoon between zones (Out of network, West, East, Center, Mussel farms and Other zones) during each month in function of the zone defined in Fig IV.1. The boxplots represent the median, hinges and whiskers of RI values calculated for each fish, for a zone and month and dots represent the outliers. The asterisk between “Ranking 1” and “Ranking 2” indicates that the RI associated to the zone where fish are the most resident is significantly higher than RI in other zones for each fish (generalized linear model, $p < 0.05$). The total number of fish for a given combination of ranked 1 zone and month is indicated in the colored boxes according to the colour legend.

IV.3.5. Monthly home range sizes and overlaps

Home range surface areas changed over months of lagoon residence (Fig IV.6). Surface areas derived from 50% and 95% KUD showed similar patterns, although these were more pronounced for the 95% KUD (Fig IV.6). Home range surface areas derived from 95% KUD changed over time, the extremes being a low of 0.06 km² to a high of 2 km². The home ranges were overall the highest in May and June, and then tended to decrease over next months (Fig IV.6).

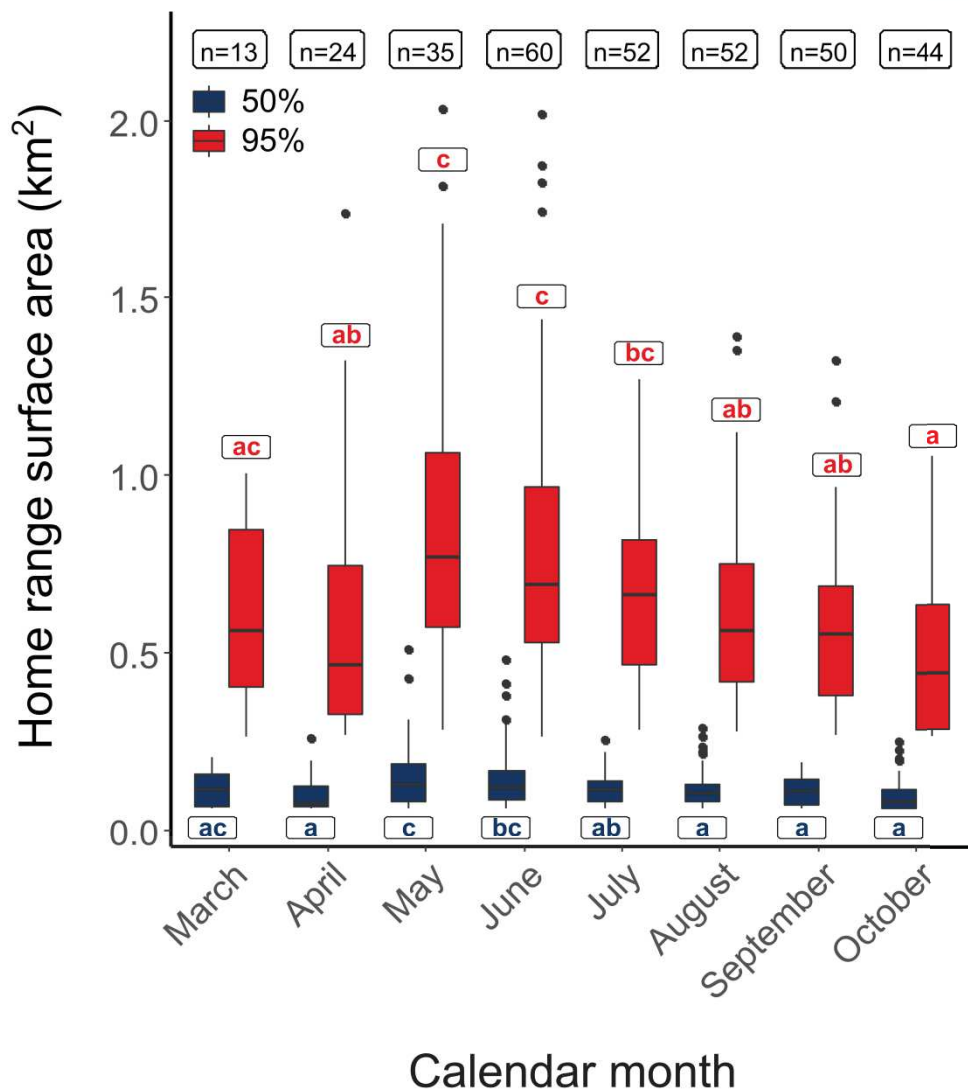


Figure IV. 6. Home ranges'size derived from 50% and 95% KUD presence probability between months. Each panel displays the median, hinges, whiskers and outliers of all individual home range size values between months. A common superscript in the white boxes indicates no significant difference in the mean home range size between months (generalized linear model, $p < 0.05$). The number of fish for a given month is indicated in the white boxes at the top of each subplot.

Overlap between home ranges derived from 50% KUD were all significantly similar across all successive months (Fig IV.7). Overlap between home ranges derived from 95% KUD was also high (93 ± 9) and increased significantly from May to October (Fig IV.7). Overlaps between all months are displayed in Tab IV.S.2. Individual overall home ranges derived from 95%, 80%, 70% and 50% KUD were also calculated per month and are displayed in Fig IV.S.3.

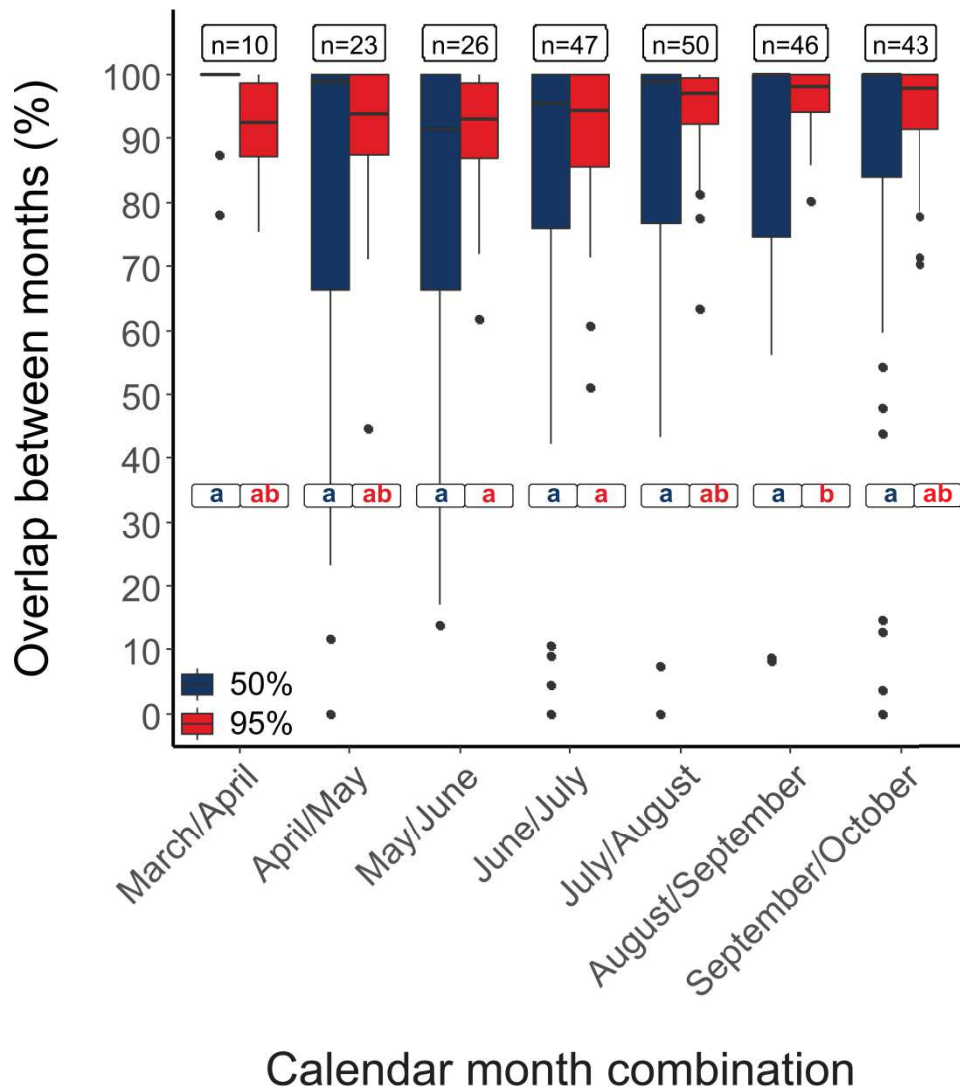


Figure IV. 7. Overlap between home range areas for home ranges derived from 50% and 95% KUD between consecutive months. Each panel displays the median, hinges, whiskers and outliers of all individual overlap values. The number of fish for a given combination of months is indicated in the white boxes at the top of each subplot. A common superscript in the colored boxes indicates no significant difference in the mean overlap value between month combinations (generalized linear model, $p < 0.05$).

IV.3.6. Migrational movements

Spawning migration departures were very synchronized in September and October (Fig IV.2) and happened on average on 06/10 (Fig IV.8) with a standard error of 6 days at a mean temperature of 18.1 ± 1.5 °C (Fig IV.9). Returns in March and April (Fig IV.2) were a bit more dispersed and happened on average the 31/03 (Fig IV.8) with a standard error of 13 days at a mean temperature of 13.9 ± 1.9 °C (Fig IV.9). Overall, 66% of migration departures for spawning happened between 17°C and 19°C and 58% of spawning returns for foraging happened between 12°C and 14°C (Fig IV.9).

Of the 72 seabream tracked, 55 performed stochastic migrations between lagoon and sea at least once, although 7 never left the lagoon until their spawning migration. The other 10 left without performing any exchange before spawning migrations. The average time interval between departure and return of stochastic migrations was a few days (66 ± 6219 h) and the departures and returns overlapped over the total duration of the study. Therefore, stochastic departures and returns were grouped and analysed together as stochastic migrations movements. These stochastic migrations happened over a large spectrum of temperatures in the lagoon, maximum temperature associated with a departure was 29.4 °C and minimum temperature was 10 °C. Overall, there was good evidence of refuge migrations at peaks of high temperature during summer, as observed in June 2017, August 2018 and July 2019. These represented 42% of the stochastic migrations, mean temperature associated with departures was 27.1 ± 1.3 °C (Fig IV.9). The fish remained at sea for an average of 120 hours (5 days) and returned at temperature of 25.4 ± 3 °C, significantly lower than the mean temperatures at departures.

There were also, however, stochastic migrations between lagoon and sea around the time of spawning migrations (Fig IV.8). These occurred just before definitive departures for reproduction in October (15% of the total number of exchanges, mean temperature 18.2 ± 1.5 °C) but also during spawning returns in March and April (24 % of the total number of exchanges, mean temperature for departure from lagoon 14.1 ± 2.7 °C). There was no significant difference in mean departure temperatures among lagoon zones.

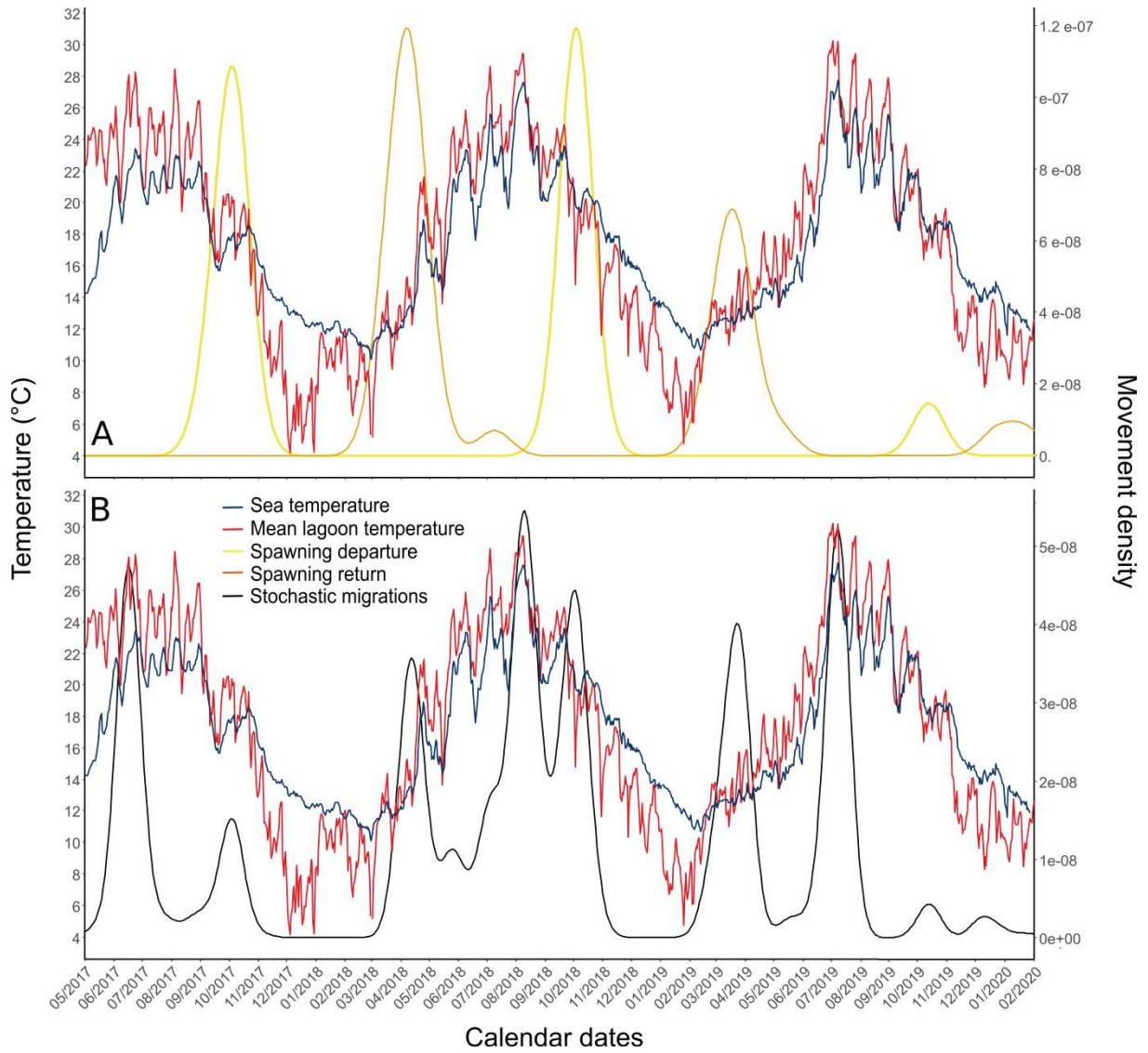


Figure IV. 8. Spawning departures and returns (A) and stochastic migrations (B) movements density between the lagoon and the sea in function of time and temperature variations over time. The surface area below density curves is proportional to the number of movements at a given date, therefore is a unitless dimension, on the right y-axis. Lagoon temperature is the daily mean of measured temperatures in the four different zones.

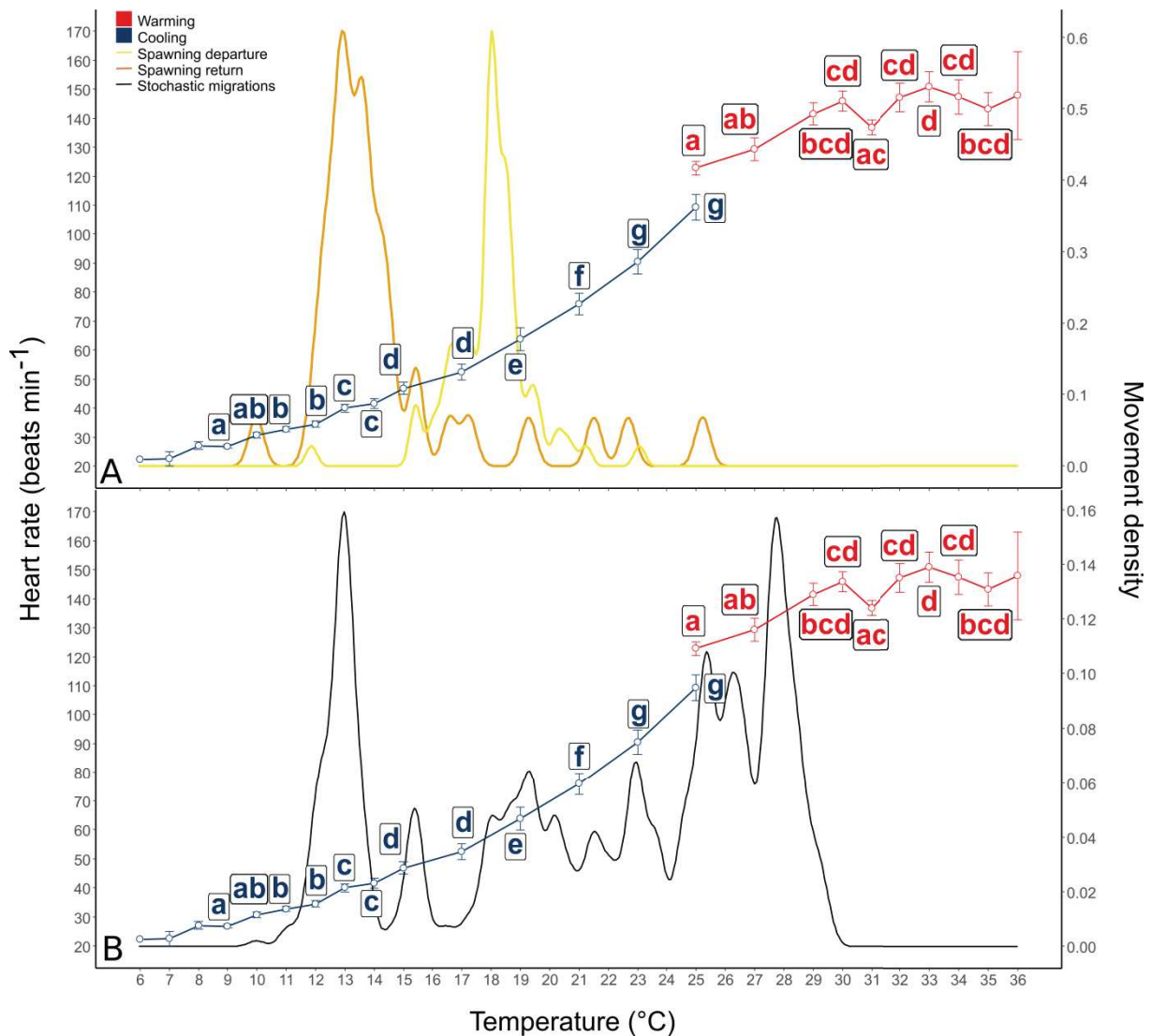


Figure IV. 9. Spawning departures and returns (A) and stochastic migrations (B) movements density between the lagoon and the sea in function of temperature variations and heart rate of seabream during warming and cooling trials in function of temperature. The surface area below density curves is proportional to the number of movements at a given date, therefore is a unitless dimension, on the right y-axis. A common colored superscript in the white boxes indicates no significant difference in the mean heart rate between temperatures levels (generalized mixed model for cooling and linear mixed model for warming, $p < 0.05$).

IV.3.7. Dominance analysis of factors triggering migrations

The conditional importance of each environmental factor in triggering a migration is summarized in Table IV.S.3. Lagoon temperature was the dominant factor for spawning departures, over wind force and direction. If, however, photoperiod is added into the model, it becomes the dominant trigger. At that point, lagoon temperature and wind force were equivalent and dominated wind direction, which was the weakest factor. Sea temperature was the dominant factor for spawning returns, while wind force

dominated wind direction. For the stochastic migrations, the dominant factor was always lagoon temperature. Wind direction was dominant over wind force for summer and fall stochastic migrations.

IV.3.8. Thermal tolerance and cardiac responses to temperature

Elements of mean heart rate of seabream exposed to warming and cooling while free-swimming are displayed in Table IV.1. The mean ($\pm$ S.D.) $CT_{\max}$ was 35.3 ± 0.6 °C, the mean $CT_{\min}$ was 7.8 ± 1.1 °C ($n = 8$ in both cases). For warming, comparisons among temperatures were made from 25 to 35°C. Mean heart rate increased significantly from 25°C to 29°C, then reached an asymptote and did not change significantly between 29°C and 35°C, except at 31°C which was different from 33°C (Fig IV.9). For cooling, analysis was performed from 25 to 9°C, and heart rate decreased significantly at each step with a smooth exponential decline, displaying no clear lower asymptote (Fig IV.9). Taking the cooling and warming data together, therefore, the cardiac thermal performance curve comprised an overall exponential increase with temperature from 9° up until 29 °C, followed by an asymptote at temperatures beyond that. It is noteworthy that the mean temperature experienced by seabream during the hottest months of summer, 23.7 ± 3.1 °C, lies in the centre of their cardiac performance curve. The lowest and highest temperatures experienced (10°C on 24/01/20 or 31.9°C on 29/07/19) were relatively distant from $CT_{\min}$ or $CT_{\max}$ (Tab IV.1), although the upper extreme was a temperature at which cardiac performance had reached an upper asymptote.

Table IV. 1. Elements of mean ($\pm$ SD) heart rate (f_H , beats min^{-1}) of *Sparus aurata* fitted with biologging tags and exposed to either warming or cooling while free-swimming in a holding tank. Undisturbed f_H indicates as measured between 06:00 and 07:00 in normoxia at 25°C, prior to the respective trial. Maximum refers to the mean of the highest, and minimum to mean of the lowest f_H observed in each fish in each trial.

	Undisturbed	Maximum	Minimum	Temperature at maximum	Temperature at minimum
Warming	97 ± 20	182 ± 27	102 ± 20	33 ± 3.4	27 ± 3.8
Cooling	91 ± 30	114 ± 31	23 ± 2	24 ± 2	10 ± 2.4

Figure IV.9 also shows departure densities as a function of temperature, to allow these to be interpreted against cardiac thermal performance. The relatively low temperatures at which spawning departures (at 18.1 ± 1.5 °C) and returns (at 13.9 ± 1.9 °C) occurred are not related to any particular feature on the cardiac performance curve, and the temperatures are well above $CT_{\min}$ (Fig IV.9, Tab IV.1). In terms of stochastic migrations, for the summer events during heatwaves the fish quit the lagoon at a temperature

(27.1 ± 1.3) that was below that at which the seabream heart reached the upper performance asymptote (from 29 °C). The other stochastic exchanges that were linked to seasonal migrations occurred at similar low temperatures to those seasonal migration events.

IV.4. Discussion

This study provides a novel analysis of the temperatures that a marine fish experiences when it occupies a temperate coastal lagoon as a seasonal foraging ground, and the temperatures associated with migrations between lagoon and sea. The tracking data demonstrated the zones of the lagoon that were preferentially occupied over the foraging season and temporal patterns of home range occupation by individual seabream. The analysis of movements between lagoon and sea revealed quite discrete temporal and thermal windows for both seasonal and stochastic migrations, with the dominance analysis indicating a strong role for water temperature in driving these. The measures of thermal tolerance and cardiac thermal performance then allow the patterns of space use within the lagoon, and the migratory movements, to be interpreted against the temperature physiology of the seabream.

IV.4.1. Temperatures and space use in the lagoon

Because of their semi-closed nature, lagoons are subjected to a strong gradients and temporal variation of environmental conditions (Guélorguet & Perthuisot, 1983 ; Quignard et al., 1984 ; Sacchi, et al., 1985 ; Wilke, 1998). Despite the broad temperature variations measured inside the Prévost lagoon during the summer foraging season, seabream show very high overall residence (Chapter 2). It has been documented that optimal feeding and growth temperature for farmed seabream is 25°C (Hernández et al., 2003 ; Lupatsch et al., 2003 ; Seginer 2016), which is similar to the average temperature of the lagoon, and average temperature experienced by the seabream, which was around 23°C. Taken together, the residence data, and the residence ranking analysis, clearly indicate that the seabream preferred the deeper cooler waters of the M and C zones, with far fewer fish occupying the warmer and shallower E and W zones. We cannot conclusively attribute this habitat choice to temperature, the average temperature of about 26 °C in the warmer E and W zones is close to the optimal for growth of farmed fish (Hernández et al., 2003 ; Lupatsch et al., 2003 ; Seginer, 2016). The E and W zones were, however, more prone to warmer periods that may have been supra-optimal energetically or even physiologically challenging for the seabream. It is interesting that individuals remained so faithful to their own home range over the summer, including during the warmest months, such that in June, July and August there was very little difference between experienced temperatures and measured temperatures. That is, the limited number of fish resident in E and W remained there even when these zones became very warm. It is even conceivable that these individuals in warmer zones of the lagoon may have higher thermal

tolerance than those in cooler zones, due to phenotypic plasticity. It is well-established that in many fish species, including *S. aurata*, laboratory acclimation (or seasonal acclimatisation) to warm temperatures can increase overall thermal tolerance (Kir 2020 ; McKenzie et al., 2021). This acclimatisation to temperature may even have an element of longer-term ontogenetic plasticity that improved thermal tolerance (McKenzie et al., 2021). Gilthead seabream recruit to coastal lagoons as post-larvae (Mercier et al., 2012 ; Tournois et al., 2017) and then can show fidelity to the same lagoon over successive years (Andouin, 1962) with, as we have now demonstrated, fidelity to the same home range (Chapter 2).

Although the data clearly indicate that each individual was faithful to its home range over successive months, the changes in home range size over the foraging season were interesting. The increase up to a maximum size in May may indicate increased exploration as waters warmed after entry of fish in spring. This phenomenon is visible in Fig IV.S.3 as well. It is not clear why home ranges then decreased again over time, to be smallest just before the seabream quit the lagoon in autumn. This may reflect a solidification of territoriality as the season progressed, and this solidification of territoriality didn't seem to be affected by temperature gradients between zones or temperature variations over time.

IV.4.2. Migrations and their drivers

IV.4.2.1. Spawning migrations

Although fish were very faithful to the lagoon and their home ranges during the feeding season, once they departed in autumn they almost never returned until spring, with a rare exception of two fish during the mild winter of 2019/2020. Mercier et al. (2012) suggested, based on multi-element otolith fingerprints, that some seabream might overwinter in lagoons in spite of low temperatures. Ibarz et al., 2003 reported, however, that farmed seabream stop feeding below 13°C while most authors use 12 °C as the temperature below which farmed seabream stop growing (Muller-Feuga, 1990 ; Mayer et al., 2008). Water in the lagoon was far below these thresholds from November to February while sea temperature remained around 13°C (Fig IV.S.1), which could explain why seabream remained at sea until more favourable conditions inside the lagoon.

It was fascinating that departures for spawning migration were so synchronised in October and occurred within such short temporal and thermal windows over a meta-year. In order for the individuals to arrive on spawning grounds when environmental conditions are optimal for reproduction and survival of offspring (Crossin, 2009), spawning migrations are typically triggered and synchronized together by environmental factors (Milner-Gulland et al., 2011). The dominance analysis indicated important roles for both photoperiod and temperature in driving this, with a role for wind force but not direction. The greatest challenge in studying how environmental factors influence migration is that they are often highly correlated with one another, making it difficult to disentangle their true relative importance.

Notably, in temperate climates there is a high correlation between photoperiod and water temperature (Farrell et al., 2011). Photoperiod is well-established as a ‘zeitgeber’, providing fish with accurate information on daily and calendar time (Vinagre et al., 2009), providing a circa-annual ‘clock’ that is known to play an important role in the control of reproductive cycles and spawning seasons (Randall et al., 1995). Long photoperiods can be used to delay spawning in farmed gilthead seabream (Kissil et al., 2001). Photoperiod is also known to be a trigger for fish migration, for example of the anadromous Pacific lamprey *Lampetra tridentata* in the Columbia River (Keefer et al., 2009). Thus, it seems highly likely that photoperiod did indeed underly the highly synchronised departures for breeding, which would allow seabream to migrate and arrive at spawning sites when reproductive success would be maximized. Furthermore, if temperature were the only driver of outward migration, these might be stimulated by temperatures in the lagoon in May or June, when temperatures were similar to those in October. It was in October, however, that lagoon and sea temperatures were equal, and it may have been this thermal cue that was the important driver, making October a ‘pivot’ month. It was also interesting that the dominance analysis also highlighted wind force, which was significantly higher on days with spawning migration departures (Fig IV.S.4). In the Japanese eel *Anguilla japonica*, wind was also a trigger of migration because wind increases water turbidity which provides protection from predation (Sudo et al., 2017). In this study, a strong event might have brought sea water into the lagoon which initiated the “pivot” moment when sea and lagoon temperature equalized. Therefore, a combination of several factors instead of a single one might trigger seabream’s spawning migrations.

It is not clear why migratory returns for foraging were more temporally dispersed than spawning departures, stretching from February to May, or why they were so strongly associated with a high density of stochastic exchanges between lagoon and sea (see below). The fact that they were temporally spread may explain why photoperiod did not dominate over temperature as the main trigger of the returns. It is very noteworthy that fish returned when lagoon temperature rose above that of the sea and at a mean temperature of 13.9 °C that, as above, is high enough for the fish to start feeding (Ibarz et al., 2003). The ‘pivot’ month in spring was March (Fig IV.S.1), which was when most entries occurred. Indeed, the data indicate that seabream tried to avoid temperatures below 13°C.

IV.4.2.2. Stochastic migrations

Despite their high residence in their home ranges, many seabream performed stochastic migrations between the lagoon and the sea during the feeding season. Lagoon temperature was the main driver of these stochastic migrations, over wind force and direction. The high density of events during the hottest months, at temperatures between 27 and 29 °C, appear to be refuge migrations to avoid excessive heat. It is known that, if ectotherms experience temperature extremes, they may seek thermal refuges. In the wild, sources of cool water are crucial for the survival of fishes when water temperatures approach lethal

limits (Power et al., 1999). During the summer, temperate rivers can reach water temperatures approaching and even exceeding the lethal limit for resident fishes for many days almost every year, such as for juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* in the Miramichi River in New Brunswick, Canada (Garside, 1973 ; Lund et al., 2002). During these events, feeding territories may become suboptimal and fish survival threatened. Therefore, irrespective of the energetic costs associated with travelling to cool-water refugia, fish may do this if the physiological benefits gained by lowering metabolic rate and surviving in a cooler environment justify the risk.

Thus, the migrations of seabream out to sea during periods of high summer temperature may reflect thermal constraints on their physiology and energetics. Temperature at sea was significantly lower than in the lagoon during these events. Also the fact that the seabream spent many days at sea when departures were triggered by peaks of high temperatures in June 2017, August 2018 and July 2019, and only returned when temperature in the lagoon had dropped significantly, corroborates the fact that high temperature was the main trigger of seaward refuge migrations during the hottest summer months. Seaward migration of *S. aurata* from a coastal lagoon in Greece has been described before and was attributed to migrations from high temperatures (Katselis et al., 2007) although this lacked direct evidence.

It is interesting that wind played a role also, as coastal lagoons are very dependent on wind for water renewal (Alekseenko et al., 2013). Wind force in June, July and August was significantly lower than other months and wind force on days when refuge migrations occurred was significantly lower than other days. It is therefore possible that an absence of wind was an indirect driver of migrations (Fig IV.S.4), as coastal lagoons are very dependent on wind for water renewal (Alekseenko et al., 2013). In an absence of wind, water would heat quickly especially in shallow zones (like E and W of Prévost lagoon), to achieve the high temperatures that trigger a departure to sea. Wind is a trigger of migrations in four species of Mugilidae between Messolonghi–Etoliko lagoons (Western Greek coast) and the sea, by increasing the height of tides (Pasarić & Orlic, 2001 ; Katselis et al., 2007) or by creating currents from the sea to the lagoon (Libosvsky & Darrag, 1975 ; Oren, 1981 ; Ibanez & Benitez, 2004 ; Katselis et al., 2007).

It is also worth noting that not all fish departed from the lagoon during these peaks of high temperature and some individuals never connected with the sea during summer, until their departure for reproduction. This suggests that individuals may differ in their thermal tolerance (McKenzie et al., 2021) and that temperatures were not extreme enough to generate refuge responses in all animals.

The high density of stochastic migrations during spring and fall, at times similar to the seasonal migrations, are not immediately easy to explain. The main drivers of these movements were lagoon temperature in spring and lagoon temperature plus wind direction in Fall. October and March were the “pivot” months when temperature at sea and in the lagoon were similar (Fig IV.S.1). Rather than

representing refuge behaviours, these stochastic migrations may have reflected attempts at thermal optimisation. Behavioural movements, based on a preference for a specific temperature, may provide a strategy to cope with changing conditions and may allow some species or populations to reduce or mitigate the deleterious impacts of non-optimal conditions (Ward et al., 2010 ; Johansen et al. 2014). Fish may use such movements to maintain a body temperature as close as possible to their preferred temperature, which is assumed to represent some kind of thermal optimum for performance (Neill et al., 1972 ; Schurmann et al., 1991). Being near a thermal optimum may have a number of advantages in terms of energetics and physiological performance, which may promote survival and fitness (Pörtner & Farrell, 2008 ; Killen, 2014 ; Nay et al., 2015). It is possible that fish were constantly trying to optimise their body temperature in months when lagoon and sea had similar temperatures (March, April and October) and therefore exhibited high stochastic migrations between the two habitats. Interestingly, these movements mainly happened when wind blew from the South-East, which generates a current into the lagoon and perhaps brought warmer sea water in, triggering seaward movements. This may also explain why residence in the M zone was the highest of all zones in October and April, as it is under main marine influence in the lagoon.

IV.4.3. Interpreting seabream movements against their thermal physiology

Our average CT_{max} for seabream acclimated to 25 °C corresponds well with previous reports for juveniles, of $35.5 \pm 0.5^{\circ}C$ when acclimated to 18 °C (Madeira et al., 2014) and 35.9 ± 0.3 when acclimated to 25°C (Kir, 2020). Our average CT_{min} was lower than a report of $9.3 \pm 0.5^{\circ}C$ in juveniles acclimated to 25°C (Kir, 2020). The CT_{max} and CT_{min} are incipient lethal thresholds because, upon LOE, the fish would be unable to escape from the thermal conditions and so its survival would be threatened (Lutterschmidt & Hutchison, 1997). Given that the maximum and minimum temperatures measured inside the lagoon when seabream were present were 31.9°C and 10.0 °C, respectively, it seems like the seabream avoided temperatures that would be a direct threat to their survival. The mean temperatures experienced by seabream during their summer residence in lagoons lie almost exactly in the middle of their acute thermal tolerance range.

The effects of temperature on f_H in the wild seabream have been described in multiple species (Eliason & Anttila, 2017) but very rarely on free-swimming animals fitted with heart rate loggers (Claireaux et al., 1995 ; Mignucci et al., 2021). The overall exponential increase in f_H across all temperatures, up until an asymptote where f_H reaches a plateau or even decreases some °C before CT_{max} , has been described in various fish species (Ekstrom et al., 2016 ; Gollock et al., 2006 ; Penney et al., 2014). The increase in f_H with warming across the thermal range may have multiple contributing mechanisms. At low temperatures there may be direct depression of cardiac contractility and performance by the cold. Cardiac activity is then stimulated by a direct Arrhenius effect of warming but the increase in f_H also

serves to meet the increased oxygen demands caused by thermal acceleration of metabolism (Eliason & Anttila, 2017). It has been repeatedly suggested that intrinsic capacity to raise f_H may be a determinant of a species' upper temperature tolerance (see Eliason & Anttila, 2017, for a detailed review). The cardiac response to warming in the wild seabream, and their f_H at a given temperature, were generally very similar to the free-swimming animals from aquaculture, although the farmed fish were not taken above 33 °C (Mignucci et al., 2021). The fact that the wild seabream could not increase their mean f_H at temperatures beyond 29°C is clearly a potential physiological threshold for cardiac performance. If their metabolic rate continues to increase at temperatures beyond this, the heart would be unable to meet these, leading to a decline in venous oxygen reserves and possibly the onset of unsustainable anaerobic metabolism (Cossins & Bowler, 1987 ; Schulte et al., 2015 ; Rodgers, 2016). That is, 29°C represents a significant sub-lethal threshold for the wild *S. aurata*, above which survival could have been progressively compromised. Other studies have found slightly lower thresholds for negative impacts, during longer term exposures to warming. Madeira et al. (2014) concluded, based on histopathological alterations caused by warming in wild juveniles, that *S. aurata* may be vulnerable to heatwave events that attain 28°C for several weeks. Feidantsis et al. (2009) reported that farmed *S. aurata* held in sea cages can show signs of oxidative stress at temperatures as low as 20°C and were unable to acclimate fully to temperatures above 26°C. It is very interesting, therefore, that the seabream showed a high density of refuge migrations when lagoon water temperatures were between 27 and 29°C, and that temperature was the dominant environmental driver of this.

The data do not seem to show a clear threshold for cardiac tolerance of the cold, although f_H became very significantly depressed as temperatures approached CT_{min} . This would, presumably, be linked to a direct depression of fish metabolic rate and capacity to perform aerobic activities such as swimming and foraging. Ibarz et al., 2003 concluded that 12°C was a threshold cold temperature for farmed *S. aurata*, based on measurements of oxygen consumption and feeding rate, and 12 °C is accepted as the temperature below which farmed seabream stop growing (Muller-Feuga, 1990 ; Mayer et al., 2008). Heart rate at 12°C was around 34 beats min⁻¹ in the wild seabream, less than half the routine heart rate at more optimal temperatures of between 20 and 25 °C (Altimiras et al., 1997 ; Aissaoui et al., 2000 ; Hachim et al., 2020 ; Mignucci et al., 2021). It is well-established that fishes can show a capacity for phenotypic plasticity of thermal physiology, including by seasonal acclimatisation (McKenzie et al., 2021). Therefore, it is perfectly conceivable that wild seabream returning to lagoons in spring, after overwintering at sea, will have better performance at cold temperatures than they exhibit when they leave lagoons in the autumn. This, then, might partially explain why outward seasonal migrations in autumn were at warmer temperatures than seasonal returns in spring, although photoperiod of course was also a main driver of the former. This is an interesting question for future research.

IV.5. Conclusions and perspectives

The results demonstrate that *S. aurata* occupied their seasonal feeding grounds over a period where the average temperature was, according to the physiological studies and aquaculture information, quite optimal. The seabream tended to occupy cooler and deeper areas of the lagoon, but individuals were faithful to their home ranges within a season across successive years, even if these were in shallow warm areas that may experience supra-optimal temperatures during the warmest months. Along with photoperiod, temperature is one dominant driver of seasonal migrations into and out of the lagoon, which occur within quite discrete temporal and thermal windows. Temperature is the dominant driver of stochastic migrations within a season, including refuge migrations out to sea to avoid heatwaves, which also occur in quite discrete thermal windows over a meta-year. Analysis of thermal tolerance and a cardiac thermal performance curve indicate that seasonal migrations occur at low temperatures that are well within the overall tolerance range but that refuge migrations at warm temperatures occur before cardiac performance might become limited.

Overall, this study demonstrates that performing ecophysiology experiments on wild fish is efficient to investigate the underlying internal mechanisms triggering movements. It notably shows that seasonal use of lagoons by *S. aurata* is a cyclical foraging migration into a physiologically optimal summer feeding habitat, which is then coupled with a spawning migration to offshore sites, when lagoon habitats become physiologically challenging over winter. The finding that temperatures in the lagoon could become supra-optimal in summer, and trigger refuge migrations to sea by some individuals, has clear implications in a context of ongoing global change. Although a gradual increase in seasonal temperatures may be compensated for by changes in the phenology of seabream migrations (Katselis et al., 2000, Shaw 2016), the period during which temperatures are optimal for foraging and the areas of the lagoon that represent suitable foraging habitats, may change. A projected increase in the frequency of extreme heatwaves (Stillman, 2019) may, however, pose the major risk to use of the lagoons by seabream. Such heatwaves are expected to increase in intensity and duration (Stillman, 2019), so causing ever more frequent, and longer, refuge migrations by seabream. This will interfere with foraging and growth, which could then have consequences for breeding success and, therefore, population dynamics. The implications of this extend beyond this case study on seabream in a specific lagoon, to the multiple temperate fish species that perform seasonal foraging migrations into coastal lagoons, estuaries or wetlands, globally.

IV.6. Supplementary materials

IV.6.1. Tables

Table IV.S. 1. Monitoring data for each individual. The number of days detected corresponds to the number of days a fish was detected at least once by one of the hydrophones. The number of hydrophones corresponds to the number of hydrophones which detected at least once a fish. The total period of detection corresponds to the number days between a fish's first and last detection.

Fish number	Release date (dd/mm/YYYY)	Fishing technique	Fork length (mm)	Weight (g)	Tag format	Battery life (day)	Number of detections	Number of receivers	Number of days detected	Total period of detection (day)
1	02/05/2017	Capechade	222	182	V9-1x	579	2063	12	10	10
2	11/05/2017	Capechade	220	229	V9-1x	579	548	16	26	52
3	12/05/2017	Capechade	224	194	V9-1x	579	1704	20	10	36
4	12/05/2017	Capechade	237	259	V9-1x	579	594	17	3	3
5	15/05/2017	Capechade	234	240	V9-1x	579	545	10	12	433
6	19/05/2017	Fish trap	180	117	V9-1x	579	924	15	10	138
7	19/05/2017	Fish trap	240	259	V9-1x	579	976	8	33	49
8	22/05/2017	Capechade	183	108	V9-1x	579	393	10	3	3
9	22/05/2017	Capechade	274	378	V9-1x	579	53797	20	328	509
10	22/05/2017	Capechade	222	200	V9-1x	579	7265	25	100	393
11	02/06/2017	Fish trap	183	118	V9-1x	579	294	6	2	2
12	06/06/2017	Capechade	181	117	V9-1x	579	43880	17	263	452
13	06/06/2017	Fish trap	184	120	V9-1x	579	27412	22	146	146
14	06/06/2017	Fish trap	217	213	V9-1x	579	27995	16	221	422
15	06/06/2017	Capechade	181	111	V9-1x	579	298	6	3	3
16	06/06/2017	Capechade	356	847	V9-1x	579	17213	18	143	391
17	07/06/2017	Capechade	245	278	V9-1x	579	16347	15	122	122
18	07/06/2017	Capechade	214	171	V9-1x	579	1168	12	8	8
19	07/06/2017	Capechade	198	153	V9-1x	579	419	12	3	3
20	07/06/2017	Capechade	181	113	V9-1x	579	7904	23	120	120
21	07/06/2017	Capechade	226	219	V9-1x	579	2993	10	54	54
22	07/06/2017	Capechade	177	102	V9-1x	579	8534	19	45	45
23	07/06/2017	Capechade	181	112	V9-1x	579	21101	27	257	486
24	07/06/2017	Capechade	213	179	V9-1x	579	12866	21	90	90
25	07/06/2017	Capechade	245	259	V9-1x	579	13763	23	292	501
26	07/06/2017	Capechade	223	203	V9-1x	579	42707	21	294	485

Chapitre 4

27	07/06/2017	Capechade	215	190	V9-1x	579	18414	17	120	120
28	07/06/2017	Capechade	224	217	V9-1x	579	5821	19	84	84
29	07/06/2017	Capechade	178	100	V9-1x	579	523	10	4	4
30	07/06/2017	Capechade	255	422	V9-1x	579	16185	19	250	479
31	07/06/2017	Capechade	202	162	V9-1x	579	2228	11	70	72
32	07/06/2017	Capechade	211	214	V9-1x	579	37957	19	310	484
33	07/06/2017	Capechade	230	228	V9-1x	579	8883	16	103	103
34	07/06/2017	Capechade	223	202	V9-1x	579	4309	16	40	348
35	07/06/2017	Capechade	184	118	V9-1x	579	10852	21	100	100
36	07/06/2017	Capechade	214	194	V9-1x	579	575	17	6	6
37	07/06/2017	Capechade	186	113	V9-1x	579	3708	19	21	121
38	23/06/2017	Rod and line	380	1132	V9-1x	579	6591	12	195	373
39	28/06/2017	Rod and line	446	1729	V9-1x	579	18166	15	173	619
40	28/06/2017	Rod and line	395	1283	V9-1x	579	56477	16	182	369
41	28/06/2017	Fish trap	240	263	V9-1x	579	64489	18	224	404
42	08/09/2017	Rod and line	278	440	V9-1x	579	9691	18	230	582
43	19/09/2017	Rod and line	271	461	V9-1x	579	89156	25	289	644
44	19/09/2017	Rod and line	268	420	V9-1x	579	6545	5	16	16
45	19/09/2017	Rod and line	283	486	V9-1x	579	59202	17	309	642
46	30/05/2018	Rod and line	305	588	V9-1x	579	29986	14	123	123
47	30/05/2018	Rod and line	236	278	V9-1x	579	12141	15	66	66
48	08/06/2018	Rod and line	272	371	V9-1x	579	65149	19	322	563
49	08/06/2018	Rod and line	255	311	V9-1x	579	12175	14	69	69
50	08/06/2018	Rod and line	244	252	V9-1x	579	23624	16	109	113
51	08/06/2018	Rod and line	312	617	V9-1x	579	20029	13	114	114
52	08/06/2018	Rod and line	379	1015	V9-1x	579	10250	14	114	114
53	08/06/2018	Rod and line	393	1198	V9-1x	579	22304	23	146	363
54	08/06/2018	Rod and line	182	111	V9-1x	579	58821	21	254	491
55	08/06/2018	Rod and line	236	246	V9-1x	579	2	1	1	1
56	21/06/2018	Rod and line	262	327	V9-1x	579	12894	13	101	101
57	21/06/2018	Rod and line	275	379	V9-1x	579	24233	14	99	99
58	21/06/2018	Rod and line	266	352	V9-1x	579	19703	13	101	101
59	21/06/2018	Rod and line	204	158	V9-1x	579	14163	14	101	101
60	21/06/2018	Rod and line	263	345	V9-1x	579	87876	26	341	582
61	21/06/2018	Rod and line	207	158	V9-1x	579	15798	14	100	104

Chapitre 4

62	21/06/2018	Rod and line	221	187	V9-1x	579	72327	18	320	478
63	21/06/2018	Rod and line	208	156	V9-1x	579	18765	14	100	100
64	21/06/2018	Rod and line	202	132	V9-1x	579	22692	23	199	374
65	21/06/2018	Rod and line	291	615	V9-1x	579	28481	15	123	279
66	04/07/2018	Rod and line	307	545	V9-1x	579	16299	14	89	89
67	04/07/2018	Rod and line	259	353	V9-1x	579	17373	14	88	88
68	04/07/2018	Rod and line	246	319	V9-1x	579	57880	21	280	519
69	04/07/2018	Rod and line	197	154	V9-1x	579	15181	15	89	91
70	04/07/2018	Rod and line	197	145	V9-1x	579	15688	15	87	93
71	12/09/2018	Rod and line	303	562	V9-1x	579	3386	11	18	18
72	12/09/2018	Rod and line	289	496	V9-1x	579	12949	20	67	241

Table IV.S. 2. Overlap between home range areas for home ranges derived from 50% (in blue) and 95% (in red) KUD between months months (mean $\pm$ SD). A common superscript indicates no significant difference in the mean overlap value between months overlaps (generalized linear model, $p < 0.05$).

Overlap (%)	March	April	May	June	July	August	September	October
March	100	92 $\pm$ 8	86 $\pm$ 14	80 $\pm$ 20	69 $\pm$ 23	84 $\pm$ 12	82 $\pm$ 15	77 $\pm$ 14
April	97 $\pm$ 8	100	91 $\pm$ 13	80 $\pm$ 28	81 $\pm$ 23	88 $\pm$ 14	89 $\pm$ 12	85 $\pm$ 14
May	74 $\pm$ 38	80 $\pm$ 32	100	90 $\pm$ 11	90 $\pm$ 10	93 $\pm$ 9	92 $\pm$ 12	87 $\pm$ 14
June	63 $\pm$ 42	74 $\pm$ 39	76 $\pm$ 29	100	91 $\pm$ 10	91 $\pm$ 15	90 $\pm$ 18	86 $\pm$ 20
July	57 $\pm$ 45	65 $\pm$ 47	87 $\pm$ 23	83 $\pm$ 26	100	94 $\pm$ 8	92 $\pm$ 9	88 $\pm$ 13
August	67 $\pm$ 40	83 $\pm$ 35	92 $\pm$ 13	81 $\pm$ 26	86 $\pm$ 22	100	96 $\pm$ 5	91 $\pm$ 9
September	64 $\pm$ 35	86 $\pm$ 29	79 $\pm$ 31	75 $\pm$ 34	79 $\pm$ 29	86 $\pm$ 21	100	95 $\pm$ 8
October	45 $\pm$ 39	63 $\pm$ 36	64 $\pm$ 39	65 $\pm$ 38	58 $\pm$ 40	71 $\pm$ 35	84 $\pm$	100
p-values	March	April	May	June	July	August	September	October
March		ab	ab	ab	a	bcd	ab	ab
April	ab		ab	ac	ac	ab	ab	ab
May	ab	ab		ab	ab	bcd	bcd	ab
June	ab	ab	ab		bcd	bcd	bcd	ad
July	ab	ab	b	b		bd	bcd	ab
August	ab	ab	b	b	b		b	bcd
September	ab	ab	ab	ab	ab	b		bd
October	ab	ab	ab	ab	a	ab	b	

Table IV.S. 3. Conditional dominance coefficients between environmental parameters triggering migration movements. The colour translates the dominance of row parameters over column parameters : orange means the row parameter dominates the column parameter, blue means the row parameter is dominated by the column parameter and green means means both parameters are equivalent.

Movement category		Environmental factors	
Spring stochastic migrations	Lagoon temperature	Wind direction	Wind force
Lagoon temperature			
Wind direction			
Wind force			
Summer stochastic migrations	Lagoon temperature	Wind direction	Wind force
Lagoon temperature			
Wind direction			
Wind force			
Fall stochastic migrations	Lagoon temperature	Wind direction	Wind force
Lagoon temperature			
Wind direction			
Wind force			
Spawning departures	Lagoon temperature	Wind direction	Wind force
Lagoon temperature			
Wind direction			
Wind force			
Spawning returns	Sea temperature	Wind direction	Wind force
Sea temperature			
Wind direction			
Wind force			

IV.6.2. Figures

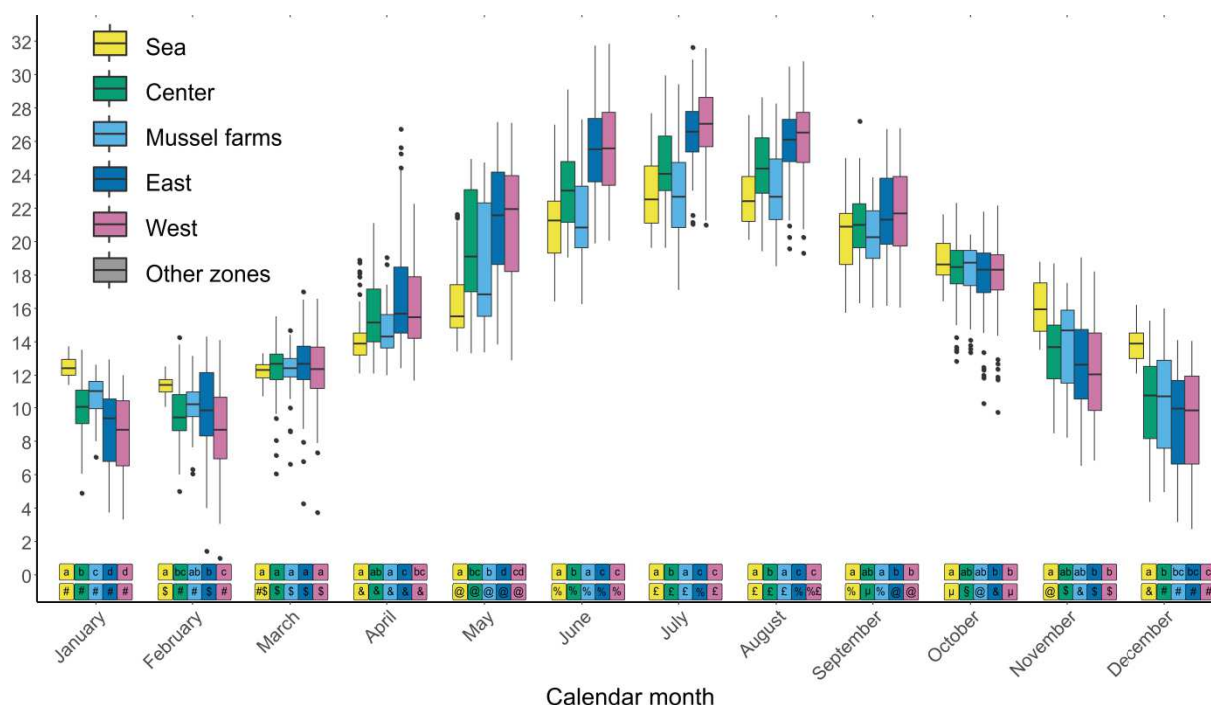


Figure IV.S. 1. Monthly means of the measured temperature in each zones. The boxplots represent the median, hinges and whiskers of associated values calculated for each fish, zone and month and dots represent the outliers. A common superscript in the colored boxes indicates no significant difference in temperature value between zones for letters and months for symbols (generalized mixed model, $p < 0.05$).

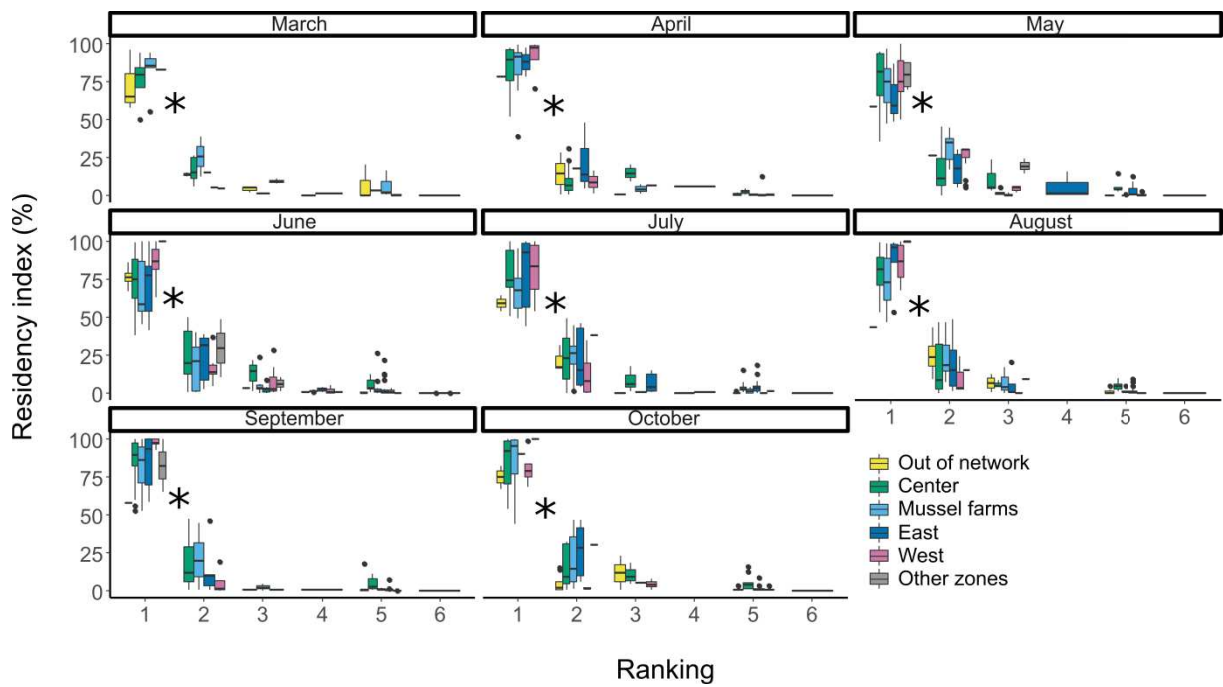


Figure IV.S. 2. Ranking of the residence indexes in the Prévost lagoon between zones (Out of network, West, East, Center, Mussel farms and other zones) during each month in function of the zone defined in Fig IV.1. The boxplots represent the median, hinges and whiskers of RI values calculated for each fish, for a zone and month and dots represent the outliers. The asterisk between “Ranking 1” and “Ranking 2” indicates that the RI associated to the zone where fish are the most resident is significantly higher than RI in other zones for each fish (generalized linear model, $p < 0.05$). The total number of fish for a given combination of ranked 1 zone and month is indicated in the colored boxes at the top of each subplot according to the colour legend.

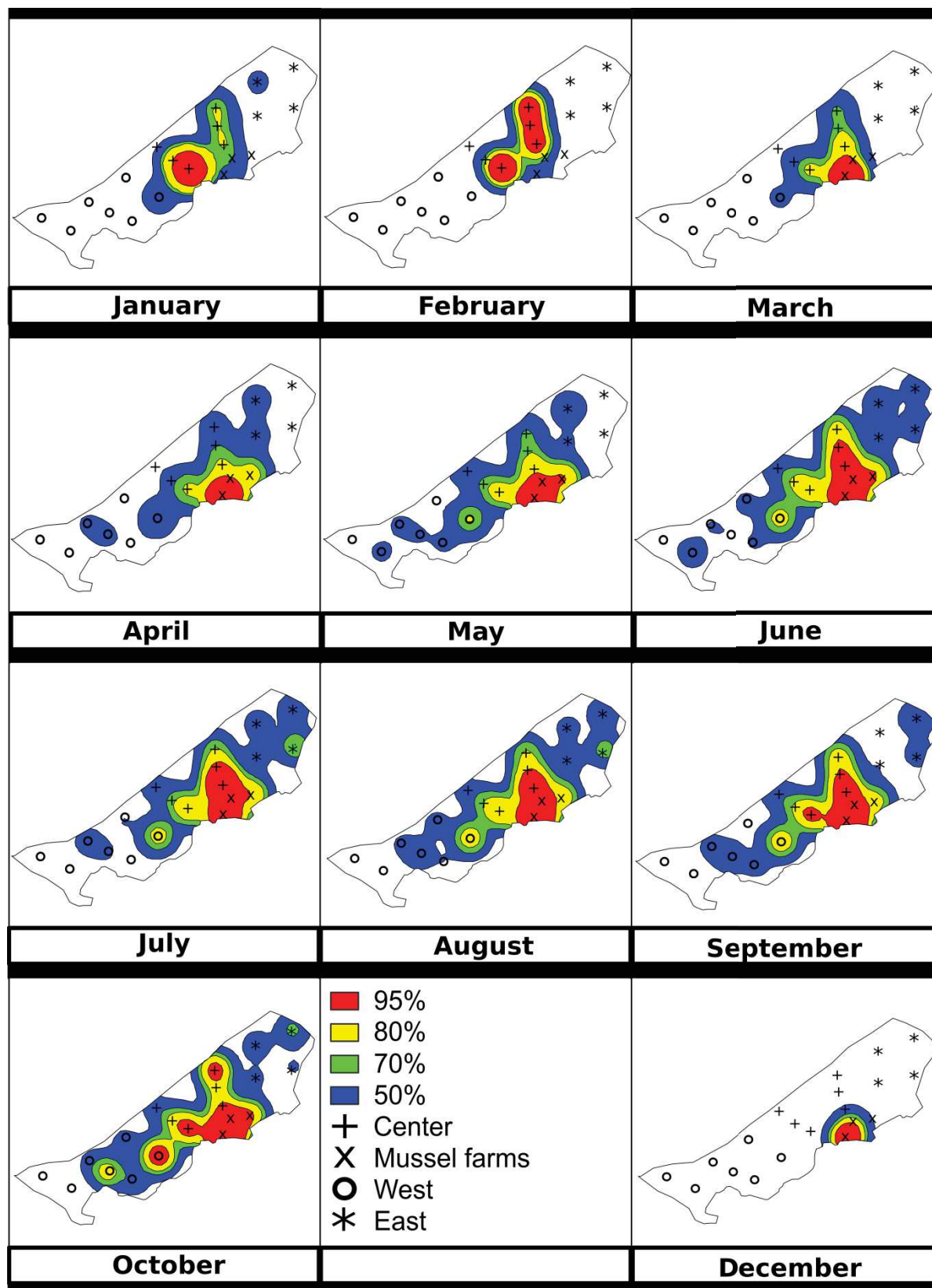


Figure IV.S. 3. Home ranges of seabream calculated as kernel distributions between months.

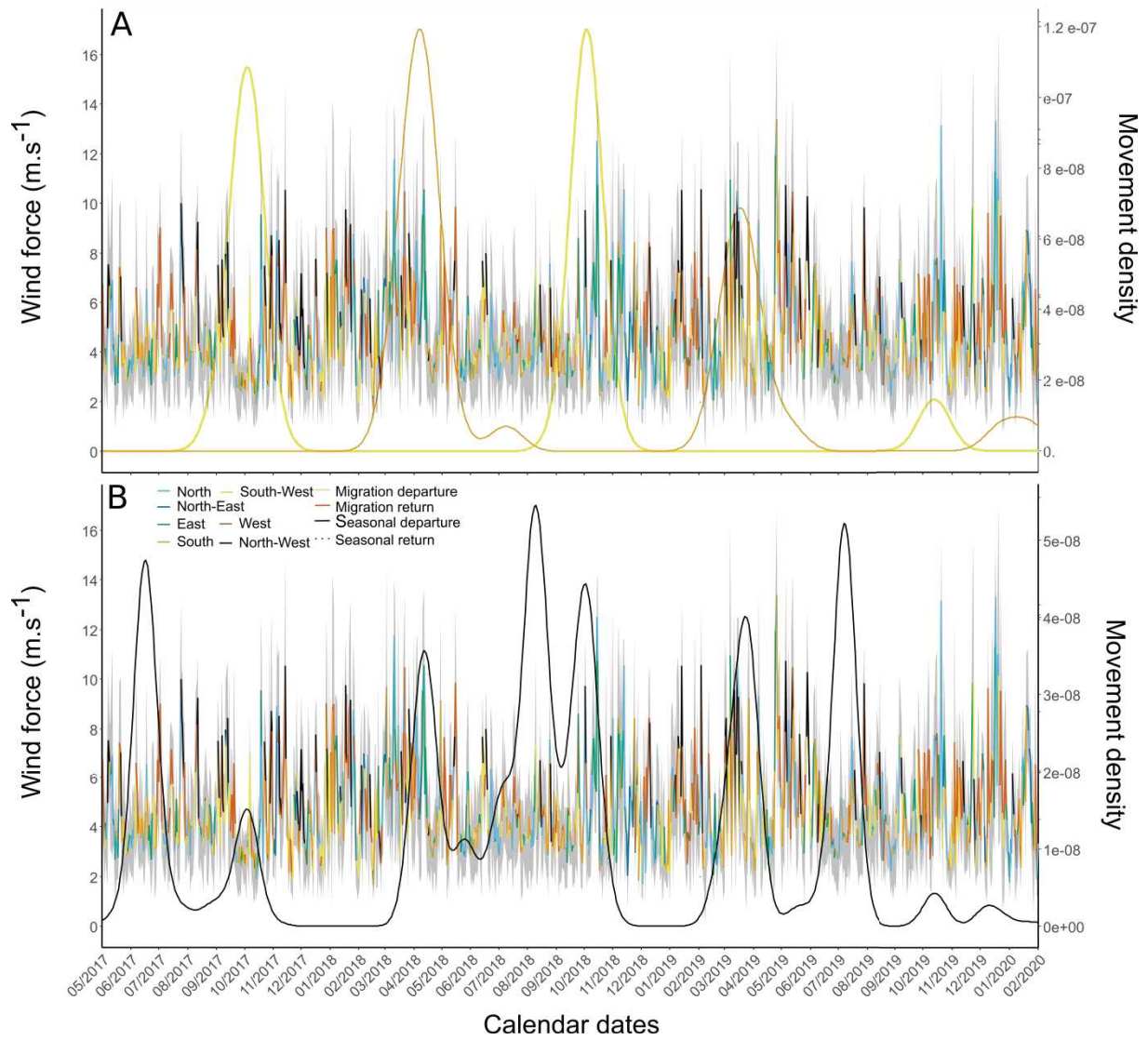


Figure IV.S. 4. Stochastic migrations (A) and spawning departures and returns (B) movements density between the lagoon and the sea in function of time and wind force and direction variations over time. The surface area below density curves is proportional to the number of movements at a given date, therefore no unit measure was indicated on the right y-axi. .

Chapitre 5. Discussion générale et perspectives d'études



V.1 Discussion générale

V.1.1 Considérations générales

V.1.1.1. De la complexité du vivant

La recherche interdisciplinaire est souvent motivée par le désir de s'attaquer à un problème complexe qui exige des connaissances et des méthodes ou outils issus de nombreuses disciplines (Rhoten & Parker, 2004). L'écologie est une discipline « porte-manteaux » qui en cache beaucoup d'autres (Phillipson et al., 2009), et le monde du vivant est beaucoup trop complexe pour ne s'y intéresser que d'un seul point de vue. Déceler ses secrets suppose de connaître les fonctionnements des organismes, de la biologie cellulaire à la biologie des populations en passant par la physiologie, de comprendre le lien complexe qui relie les organismes à leur environnement, de savoir comment la physique ou la chimie affecte l'environnement et en conséquence les individus, ou encore de s'intéresser à la relation de plus en plus problématique entre la société humaine et le monde du vivant avec comme point de mire une gestion durable des ressources naturelles.

V.1.1.2. Le besoin d'une approche multidisciplinaire

L'écologie du mouvement n'est qu'une branche de l'écologie mais est un parfait exemple d'une science qui appelle à l'interdisciplinarité. Comprendre les processus qui causent et influencent le mouvement est l'un des défis de la recherche en écologie, avec des conséquences pour d'autres disciplines, comme la biodiversité (Nathan et al., 2008 ; Jeltsch et al., 2013), l'évolution (Cagnacci et al., 2010) ou encore la conservation (Demsar et al., 2015). L'accélération récente du développement technologique de techniques de suivi du mouvement des animaux a rendu populaires les études en écologie du mouvement qui s'inscrivent de plus en plus dans l'ère du *big data* (Thums et al., 2018), appelant à la collaboration avec des experts en sciences analytiques et informatives (Demsar et al., 2015). L'étude de Nathan et al. (2008) a marqué une rupture dans le monde de l'écologie spatiale en proposant un nouveau cadre d'étude du mouvement des animaux (Movement Ecology Framework) qui relie l'état interne (physiologie) de l'individu, sa capacité à se mouvoir (locomotion) et sa capacité à se repérer dans l'espace (navigation) en réponse à des stimuli environnementaux. L'impact qu'a eu cette vision disciplinaire du mouvement animal sur la communauté scientifique montre bien la pertinence d'une approche allant au-delà de la description des mouvements ou de la simple corrélation de ces mouvements à des variables environnementales ainsi que la nécessité de connaître les mécanismes physiologiques sous-jacents au déplacement.

V.1.1.3. La multidisciplinarité, fil rouge de ce travail de thèse.

Ce travail de thèse s'inscrit dans cette vision interdisciplinaire de l'écologie spatiale en étant le premier à notre connaissance à interpréter les schémas d'utilisation de l'espace et de migrations de plusieurs espèces de poissons côtiers révélés par la télémétrie acoustique en regard de leur réponse cardiaque à des paramètres environnementaux.

Un premier volet in-vivo de suivi des déplacements a permis de lever bon nombre d'inconnues sur le cycle de vie de trois espèces de poissons côtiers, la daurade royale, le loup et la saupe, depuis l'exploitation de l'espace au sein de leur site d'alimentation dans les lagunes côtières jusqu'à la description de leurs migrations ontogéniques entre les lagunes et la mer. La daurade est l'espèce au cycle de vie le plus contrasté du fait de la remarquable synchronisation de son départ en migration, son incapacité apparente à séjourner l'hiver dans la lagune et sa propension à migrer vers la mer durant la période d'alimentation, sûrement en raison d'épisodes dystrophiques au sein de la lagune (Katselis et al., 2007).

Le deuxième volet a donc été consacré à cette espèce afin de mieux comprendre l'influence de l'environnement, en particulier de la température, sur l'utilisation de l'espace lagunaire et son statut de potentiel déclencheur de migration. En effet, la température a des effets thermodynamiques directs sur le métabolisme de cet ectotherme et, par conséquent, sur la demande en oxygène, à laquelle le cœur doit pouvoir répondre (Cossins & Bowler, 1987 ; Schulte et al., 2015 ; Rodgers, 2016). La fréquence cardiaque a donc été retenue pour estimer l'impact du stress exercé par la température sur le métabolisme des daurades. Une méthode d'implantation innovante et non impactante après récupération effective de la chirurgie a d'abord été développée (Fig V.S.1) puis utilisée sur des daurades royales d'élevage afin de mesurer avec exactitude leur fréquence cardiaque en nage libre. En effet le succès des mesures de la fréquence cardiaque par ces capteurs dépend en grande partie de la forme et de la méthode d'implantation (Muller et al., 2020). L'emploi de ces capteurs a révélé des seuils sous-létaux pertinents de tolérance à l'augmentation de température tout en permettant d'obtenir une réponse cardiaque plus réaliste en s'affranchissant du stress non désiré lié au confinement en chambres métaboliques, classiquement utilisées en écophysiologie expérimentale. Nous ne savons que peu de choses sur les réponses cardiaques à l'hypoxie et à la température chez les poissons en nage libre (voir Claireaux et al., 1995 ; Lefrançois et al., 1998 ; Prystay et al., 2017) ; caractériser finement la bradycardie hypoxique et la tachycardie thermique de poissons en nage libre est une contribution importante au domaine de la physiologie expérimentale (Muller et al., 2020). Cette méthode a aussi permis de montrer qu'étudier les poissons en nage libre donne accès à d'autres paramètres comportementaux intéressants comme l'accélération, qui, sans être un aussi bon indicateur du taux métabolique que la fréquence cardiaque, peut également permettre de déterminer des seuils comportementaux de fuite face à des conditions environnementales extrêmes.

Cette nouvelle méthodologie de mesure de fréquence cardiaque a ensuite été appliquée avec succès sur des daurades sauvages issues de lagunes côtières. Elle a permis de révéler des seuils de tolérance au réchauffement et au refroidissement plus précis et réalistes que les seuils de tolérance maximaux classiquement utilisés (Maximum and Minimum Critical Temperature, $C_{t_{max}}$ and $C_{t_{min}}$, Eliason & Anttila, 2017) et de les relier aux patrons d'utilisation de l'espace et de migrations observés *in vivo* en relation avec la température. Cette étude a alors montrée avec succès que malgré les challenges imposés par le milieu marin et les limitations technologiques en découlant, coupler la mesure du mouvements de poissons côtiers avec l'écophysiologie expérimentale permet une étude globale de leur écologie spatiale plus complète.

V.1.2 Synthèse et discussion des résultats

V.1.2.1. Une forte résidence au sein de la lagune

Le premier volet *in-vivo* de suivi des déplacements de trois espèces de poissons côtiers à l'écologie trophique contrastée a démontré l'importance de la lagune pour le maintien des populations de poissons migrateurs. En effet, la daurade royale, le loup et la saupe utilisent tous les trois la lagune pour s'alimenter en moyenne de mars à octobre et y sont observés résidents à différents niveaux selon les espèces par rapport à la mer et aux environnements adjacents, ce qui est caractéristique d'un domaine vital lié à l'alimentation (Burt, 1943 ; Powell & Mitchell, 2012) où se passe la majeure partie de la croissance (Able et al., 2014). Le loup est de loin l'espèce la plus résidente, la daurade est aussi très résidente tout en réalisant un certain nombre de migrations durant la saison chaude entre la lagune et la mer tandis que la saupe partage son temps équitablement entre la mer et la lagune.

V.1.2.2. Et même à fine échelle au sein de la lagune

En plus d'être résidentes au sein de la lagune, les trois espèces le sont également au sein d'un domaine vital restreint (<10% de la surface totale de la lagune), ce qui semble témoigner d'une forte concurrence pour la ressource au moins pour la daurade et le loup (Barnes, 1989). Les daurades sont même individuellement fidèles à leurs domaines vitaux d'un mois à l'autre, et cette fidélité augmente avec les températures dans la lagune, témoignant de la haute territorialité de la daurade (Papadakis et al., 2016 ; Folkedal et al., 2018).

V.1.2.3. Mais une résidence mise à mal par des événements dystrophiques

Dans le cas de la daurade, ces migrations observées durant la saison estivale sont essentiellement dues à la recherche de refuge lors des épisodes de forte chaleur. En effet, la grande majorité des migrations des daurades vers la mer ont eu lieu pendant la période chaude à des températures entre 27 et 29 °C.

L'analyse des données de réponse cardiaque à ces températures a révélé que 29°C est un seuil sous-létal pertinent au-delà duquel la fréquence cardiaque des daurades se stabilise et ne peut plus pallier les besoins énergétiques croissants imposés par l'augmentation de la température (Eliason & Anttila ; 2017). Une analyse de dominance a aussi révélé que la température est le facteur environnemental prépondérant associé à ces migrations. Par conséquent, l'augmentation de la température semble être le principal déclencheur de migrations dites de refuge pour les daurades qui quittent la lagune lors des pics de chaleur pour des eaux plus fraîches en mer. Cette décision provient sûrement du fait qu'énergétiquement parler quitter la lagune quelques jours et ainsi arrêter momentanément de s'alimenter efficacement au sein de leur domaine vital est plus rentable que d'affronter des conditions environnementales très stressantes voire dangereuses pour leur survie (Shaw, 2016).

V.1.2.4. Une utilisation de l'espace influencée par les différences de températures intra-lagunaires ?

Les trois espèces ont une utilisation de l'espace contrastée au sein de la lagune du Prévost mais globalement elles sont surtout présentes dans les tables conchyliques et le centre de la lagune. Au plus chaud de la saison estivale, du fait de la proximité avec la connexion avec la mer, les tables conchyliques et le centre de la lagune étaient significativement plus froids que l'est et l'ouest de la lagune. Ces différences de température pourraient expliquer les différences observées. En effet, du fait de leur éloignement de la connexion avec la mer qui assure le renouvellement des eaux (Tuchkovenko et al., 2019), les zones est et ouest auraient pu connaître une plus grande occurrence de pics de chaleur potentiellement dangereux pour les poissons (Blasco et al., 2020 ; Mignucci et al., 2021).

V.1.2.5. Une possible adaptation de certains individus aux fortes températures

Cependant, certains poissons, surtout les daurades, ont été très fidèles à leur domaine vital à l'est et à l'ouest tout au long de la période d'alimentation. Il est donc possible que certains individus soient plus résistants que d'autres aux hautes températures, faisant ainsi preuve de plasticité phénotypique suite à un recrutement précoce dans ces zones au stade juvénile (McKenzie et al., 2021) ou une acclimatation progressive au fur et à mesure de la saison (Kir, 2020 ; McKenzie et al., 2021).

V.1.2.5. Une tolérance aux extrêmes de température variable selon l'espèce

D'après Vinagre et al. (2012), la température optimale des juvéniles de loup est 24°C, ce qui correspond aux températures moyennes des zones de nourriceries dans les lagunes. Pendant 30 jours d'exposition à 28°C, soit la température moyenne des pics de chaleur dans ces étangs, le stress oxydatif (ensemble des agressions causées par des molécules dérivant de l'oxygène aux cellules) augmente de manière très

importante les 15 premiers jours puis diminue rapidement pour revenir à des valeurs beaucoup plus basses. Le stress oxydatif augmente aussi progressivement durant une exposition de 30 jours à 18°C. De même, Peres et al. (1999), montre que la température optimale pour une alimentation optimale est de 25°C pour le loup. En juin, juillet et août, la température moyenne au centre et dans les tables conchylicoles a été de $23 \pm 2.8^\circ\text{C}$ et de $26.2 \pm 2.5^\circ\text{C}$ en moyenne à l'est et à l'ouest. Durant notre étude, la température au centre et dans les tables conchylicoles a donc été plus proche de la température optimale supposée des loups. Vinagre et al. (2012) souligne néanmoins qu'en raison de la sensibilité des bio-marqueurs utilisés, utiliser ces seuils pour identifier des sites préférentiels basés sur la température demande du recul. Il est intéressant de noter que Person le-ruyet et al. (2004) estiment que le loup est une espèce qui s'adapte facilement aux hautes températures, jusqu'à 29°C et en effet, les juvéniles continuent de grandir jusqu'à cette température. Barnabé (1976) estime que 30°C est un palier sous-létal pertinent pour le loup. Le loup semble donc plus résistant aux pics de température que la daurade, ce qui pourrait expliquer une résidence observée plus importante. En revanche, aucune étude à ce jour n'a identifié de température optimale ou de paliers de tolérance sous-létaux pour la saupe, cette espèce étant d'intérêt moindre pour l'aquaculture (Sahinyilmaz et al., 2017). Sa forte présence dans les tables conchylicoles, la zone la plus fraîche de la lagune, et ses fréquents échanges avec la mer suggère peut-être que sa température optimale d'alimentation est plus basse que celles des autres espèces. Globalement la recherche de nourriture étant un facteur prédominant à l'origine du mouvement (Phiri and Shirakihara, 1999 ; Börger et al., 2008), les différences d'exploitation de l'espace lagunaire étaient probablement à relier à l'écologie trophique contrastée des trois espèces (Barnabé, 1976 ; Rosecchi, 1987 ; Cebrián et al., 1996).

V.1.2.6. La température, potentiel principal déclencheur des migrations de reproduction de la daurade ?

Les trois espèces ont toutes effectué des migrations très vraisemblablement liées à la reproduction, malgré l'indétermination du sexe et de l'âge des individus. Toutes les daurades ont quitté en moyenne la lagune le 6 octobre avec seulement 6 jours d'écart type. L'un des principaux défis dans l'étude des mouvements est de déterminer le paramètre environnemental qui a réellement déclenché un tel mouvement alors que les variables environnementales sont souvent corrélées entre elles, surtout dans les milieux tempérés (Farrell et al., 2011). L'analyse de dominance suggère que la température de l'étang est le principal déclencheur de ces migrations. En effet les départs en migration pour la reproduction ont toujours semblé corrélés avec une baisse rapide de la température, provoquée par des épisodes venteux, la force du vent étant le facteur prédominant après la température. Cette soudaine baisse de température a toujours semblé entraîner une égalisation des températures entre la mer et la lagune. Même si la température moyenne de départ ($18.1 \pm 1.5^\circ\text{C}$) n'a pas été identifiée comme un seuil pertinent de changement physiologique chez la daurade, ce moment charnière pourrait jouer le rôle de déclencheur

de migrations, les poissons se thermorégulant en se déplaçant (Ward et al., 2010). Des analyses supplémentaires sont nécessaires pour mettre en évidence ce phénomène.

V.1.2.7. Ou les migrations des daurades seraient-elles plutôt déclenchées par la combinaison de plusieurs facteurs environnementaux ?

Cependant, la photopériode devenait le facteur dominant quand ajouté au modèle de dominance. La photopériode semble jouer un rôle important dans le contrôle de la libération des gamètes chez les daurades d'élevage (Kissil et al., 2001) et c'est un paramètre déclencheur de migrations de reproduction de nombreuses espèces comme la lamproie du Pacifique (Keefer et al., 2009). Une combinaison de plusieurs facteurs expliquant le départ en migration des daurades est donc à envisager.

V.1.2.8. Une importance moindre de la synchronisation des migrations pour la reproduction du loup et de la saupe

Les migrations de reproduction pour le loup et la saupe ont été moins synchronisées que pour la daurade, les départs s'étalant sur une quinzaine de jours. Cependant, la période des départs en migration semble être en accord avec leurs périodes de reproduction (Barnabé, 1976 ; Lasserre, 1976 ; Criscoli et al., 2006). Les déclencheurs potentiels des migrations des loups et saupes sont inconnus pour l'instant ainsi que leurs lieux de reproduction. Les daurades sont suspectées de se regrouper toutes au même endroit pour se reproduire, vraisemblablement au large de Marseille autour de l'île du Planier (Lett et al., 2019), alors que certaines études concernant le loup notamment suggère que les sites de reproduction sont multiples et répartis le long de la côte du golfe du Lion (Dufour et al., 2009). La nécessité d'un rassemblement au même moment au même endroit pour les daurades peut justifier d'un départ très synchronisé, vraisemblablement déclenché par un stimulus global comme la photopériode, afin de maximiser l'efficacité de la reproduction (Crossin, 2009), au contraire du loup et de la saupe pour lesquels les rassemblements ont moins d'ampleur lors de la reproduction. Il est également possible que les migrations de reproduction du loup et de la saupe soient induites par des paramètres environnementaux différents de ceux qui déclenchent les migrations de la daurade.

V.1.2.9. Les basses températures des lagunes en hiver empêchent-elles les daurades d'y hiverner après la reproduction ?

Une fois passée la période de reproduction en mer, toutes les daurades fidèles à la lagune ne sont revenues qu'en mars l'année suivante. Par conséquent, aucune daurade ne s'est montrée capable d'hiverner au sein de la lagune, ce qui va à l'encontre de l'hypothèse avancée par Mercier et al., 2012. Aucun palier de changement physiologique n'a pu être clairement identifié à partir de la réponse

cardiaque des daurades sauvages pendant le refroidissement. Plusieurs études ont démontré que 13°C est un palier sous létal pertinent pour la daurade (Muller-Feuga, 1990 ; Mayer et al., 2008), la daurade ne s'alimentant plus en dessous de ce palier de température (Ibarz et al., 2003). En effet en dessous de 13°C, la réponse cardiaque des daurades sauvages semblait être sévèrement déprimée avec une fréquence cardiaque aux alentours de la moitié de la moyenne de la fréquence cardiaque au repos (Hachim et al., 2020 ; Mignucci et al., 2021). Les basses températures seraient donc bien à l'origine de l'incapacité des daurades à revenir dans la lagune pour se nourrir.

V.1.2.10. Au contraire des loups, probablement grâce à une meilleure tolérance au froid

A l'inverse des daurades, 59% des loups se sont montrés capables de rester dans la lagune pour s'y nourrir. Le recouvrement moyen des domaines vitaux observé entre la saison chaude et froide a été très important (>90%) et la taille des domaines vitaux entre les deux saisons est apparue très similaire. Aussi, même si la résidence des loups durant la saison froide hors du réseau est significativement plus importante que lors de la saison chaude, probablement à cause des migrations plus importantes en novembre et décembre liées à la reproduction, la résidence des loups durant la saison froide dans la lagune a toujours été plus importante que la résidence hors du réseau. Tous ces éléments suggèrent une utilisation de l'espace similaire entre les deux saisons, démontrant que certains loups étaient résidents annuellement au sein de la lagune et s'y nourrissent tout au long de l'année. Les loups semblent en effet avoir une plage de tolérance aux basses températures plus importante que les daurades (Barnabé, 1976), ce qui pourrait expliquer pourquoi les loups sont capables de se nourrir pendant la saison froide dans la lagune. Si 28% des saupes ont été détectées dans la lagune pendant la saison froide, leur résidence hors du réseau est restée très supérieure à leur résidence au sein de la lagune, seuls quelques individus semblant en mesure de résider toute la saison froide au sein de la lagune. La température critique minimale de la saupe semble être similaire à celle de la daurade (Van der Walt, 2019), par conséquent, il est possible que les basses températures empêchent aussi les saupes de s'alimenter dans la lagune durant la saison froide.

V.1.2.11. Une forte fidélité interannuelle à la lagune...

Les trois espèces ont fait preuve de fidélité interannuelle à la lagune mais de manière contrastée. La daurade a un comportement plus marqué puisqu'après leur départ, les individus ne sont jamais revenus avant la saison froide voire au début de la saison chaude suivante, les 5% de daurades détectées pendant la saison froide étant les quelques daurades revenues dans l'étang avant le 21 mars. Les loups inter-annuellement fidèles ont été exclusivement ceux qui sont restés l'année entière au sein de la lagune, tandis que pour les saupes, exactement la moitié des individus inter-annuellement fidèles est restée l'année entière au sein de la lagune tandis que l'autre moitié est partie avant la saison froide et revenue

pour la saison chaude suivante. En plus d'être inter-annuellement fidèles à la lagune, les trois le sont aussi à leur domaine vital, comme l'atteste le fort recouvrement des domaines vitaux entre la première saison chaude et la suivante. Cette fidélité de site interannuelle à fine échelle, déjà décrite pour le loup (Barnabé et al., 1976 ; Person le-ruyet et al., 2004 ; Vinagre et al., 2012), suggère que les individus, du fait de leur familiarité avec leurs domaines vitaux, optimisent leur stratégie d'alimentation et maximisent ainsi leur succès de reproduction (López-Sepulcre & Kokko, 2005 ; Driggers et al., 2014 ; Martins et al., 2017). Globalement, cette forte fidélité de site interannuelle à la lagune renforce le fait que la lagune est un environnement clé pour le maintien des populations de ces trois espèces (Tournois et al., 2017).

V.1.2.12. ...mais probablement sous-évaluée, du fait d'une forte pression de pêche

Les taux mesurés de fidélité interannuelle sont très probablement à revoir à la hausse. En effet les taux de capture estimés pour la daurade et le loup sont élevés, surtout pour le loup qui est connu pour être particulièrement ciblé par la pêche de loisirs (Pawson et al., 2007) et professionnelle. Cette pression de pêche observée, attestée par les statistiques de la pêche artisanale pour ces espèces (Weiss et al., 2019) laisse penser que plusieurs individus ont pu être capturés en mer lors de la saison de reproduction, avant leur retour dans la lagune à la période d'alimentation suivante. Le faible taux de capture des saupes est en accord avec le fait que des trois espèces, la saupe est la plus fidèle inter-annuellement à la lagune.

V.1.2.13. Projections dans le cadre du changement climatique

En plus cette apparente forte pression de pêche touchant surtout la daurade et le loup en mer à la période de reproduction (Sadovy de Mitcheson et al., 2013) et en étang lors de période d'alimentation (Weiss et al., 2019), les trois espèces sont globalement menacées par le réchauffement climatique, qui global touche particulièrement les milieux peu profonds et eutrophiques comme les lagunes côtières (Lloyd et al., 2012). En effet, d'après les conclusions de ce travail de thèse, une augmentation de la température pourrait causer une augmentation de la fréquence et de la durée d'évènements dystrophiques au sein des lagunes côtières, provoquant une augmentation de la fréquence de migrations de refuge déjà observée pour la daurade, réduisant ainsi leur résidence au sein de la lagune et par conséquent leur croissance et in fine leur succès reproducteur (Morse & Fritz, 1987 ; Able et al., 2014). Compte tenu de l'importance des lagunes dans le cycle de vie des espèces de poissons côtiers migrateurs, de tels évènements globaux pourraient à terme mettre à mal le maintien des populations en Méditerranée.

V.2. Perspectives d'études

V.2.1. Préambule

Ces travaux novateurs ont démontré la nécessité d'aller au-delà de la simple description ou corrélation avec des variables environnementales des mouvements observés en adoptant une approche plus interdisciplinaire afin de mieux comprendre les motivations internes poussant les animaux à se déplacer. Ils montrent également la voie vers des pratiques expérimentales permettant une expression plus spontanée des réponses de poissons à des stimuli environnementaux en étudiant les individus en nage libre, afin de s'approcher le plus possible d'un comportement naturel qui réduit voire élimine un stress souvent non voulu et pouvant fausser les résultats. Enfin, si cette étude a répondu à un certain nombre de questions, elle en a soulevé au moins autant.

V.2.2. Étendre le réseau d'écoute pour étendre notre connaissance des mouvements

Cette étude n'a décrit qu'une partie du cycle de vie des espèces étudiées. Dans l'optique de suivre les individus au-delà de la lagune, le réseau d'écoute a été étendu à l'ensemble du golfe du Lion (Fig V.S.2 et V.S.3). Depuis 2017 et jusqu'à ce jour, 387 daurades, 107 loups et 93 saupes ont été marqués au sein des lagunes de Leucate, Thau, Prévost et Berre ainsi qu'en mer au large de ces lagunes (Fig V.S.4, V.S.5, V.S.6, et V.S.7). 217 hydrophones répartis en mer et dans les graus des lagunes permettent de suivre les mouvements de ces poissons entre les lagunes et le milieu marin (Fig V.S.3). Ce réseau est en place depuis fin 2019 et a été conçu pour caractériser les mouvements de connectivité inter-lagunes et lagunes-mer, ainsi qu'autour des sites de reproduction présumés des espèces d'étude.

V.2.3. L'intérêt direct d'un tel réseau pour ce travail de doctorat

L'existence de ce réseau permettrait tout d'abord de lever un certain nombre d'incertitudes liées à nos résultats. Les basses températures dans les étangs en hiver semblent être la raison de l'incapacité des daurades à regagner la lagune directement après la reproduction. Le fait que deux daurades aient effectué des incursions rapides dans la lagune du Prévost laisse supposer que les daurades en hiver restent proches de leurs sites d'alimentation lagunaire respectifs en attendant des conditions environnementales optimales. En plus de connaître l'emplacement des lieux de reproduction des trois espèces, un tel réseau régional permettrait également de savoir où vont les poissons une fois la période de reproduction en mer passée avant de regagner les lagunes à la saison de reproduction suivante et d'ainsi vérifier cette hypothèse.

Pouvoir suivre leurs déplacements en mer nous permettrait également de réévaluer les taux de fidélité interannuelle à la lagune, supposés sous-évalués à cause d'une forte pression de pêche autour des sites de reproduction. Grâce au réseau mis en place, il sera alors possible de savoir si les poissons qui ne sont pas revenus après la reproduction sont restés en mer, ont été capturés, ou bien ont changé de site d'alimentation. Une fidélité interannuelle réévaluée à la hausse renforcerait notre conclusion que les lagunes sont des habitats clés pour les poissons qui les exploitent durant la période d'alimentation.

V.2.4. Toutes les daurades du golfe du Lion exploitent-elles les lagunes ?

La résidence des espèces d'étude au sein de la lagune du Prévost et leur fidélité interannuelle à la lagune démontrent que cet environnement est la clé du maintien de leurs populations. Cependant, Andouin (1962) par méthode de capture-recapture, a estimé que la population des daurades du golfe du Lion se divisait entre des sédentaires marins qui n'exploitent jamais les lagunes et des migrateurs laguno-marins qui se nourrissent dans les lagunes avant de se reproduire en mer. L'existence potentielle d'un stock de daurades dites « exclusivement marines » et de daurades exploitant intensément les lagunes (« laguno-marines ») pourra être vérifiée par un marquage et un suivi adaptés de daurades sauvages. Si les poissons marqués en mer n'exploitent en effet jamais les lagunes, cela signifierait que les lagunes ne sont centrales dans le cycle de vie que pour une partie seulement de la population totale du golfe du Lion. Andouin (1962) précise aussi que plus les classes d'âge augmentent et plus les individus capturés au sein de l'étang de Thau proviennent de lagunes différentes, suggérant qu'il n'y a pas à proprement parler de stock de daurades de l'étang de Thau. La stratégie de marquage décrite précédemment permettra de vérifier ces hypothèses pour les trois espèces en mesurant leur résidence et fidélité interannuelle au sein de leurs lagunes de marquage ou à leurs domaines vitaux en mer ainsi que leur niveau de connectivité entre les lagunes et la mer.

V.2.5. Moins se nourrir ou souffrir, faut-il choisir ?

Ce travail de thèse a démontré que les conditions environnementales au sein des lagunes pouvaient se montrer défavorables au moins pour la daurade durant les périodes dystrophiques, tandis que la mer en été est plus fraîche et plus stable thermiquement. En revanche, les lagunes étant parmi les environnements les plus productifs du monde marin, il semble y avoir un intérêt fort à s'y nourrir préférentiellement. En effet Isnard et al., 2015, montre que les juvéniles de daurades royales présentent une condition corporelle supérieure dans les lagunes dont la chaîne alimentaire est enrichie par un apport d'eau douce important. Si l'existence de stocks de daurades « marines » et « laguno-marines » est avérée, il pourrait donc y avoir alors un compromis entre se nourrir dans un environnement riche et productif mais aux conditions changeantes et parfois extrêmes, et se nourrir en mer où l'environnement

est plus stable mais où l'efficacité alimentaire est moindre. Il serait alors intéressant de comparer la condition corporelle de poissons capturés en mer *versus* des poissons capturés en étang. Si une condition corporelle inférieure est révélée chez les poissons « marins », cela indiquerait que les daurades sont bien fidèles à leurs sites d'alimentation non parce qu'ils permettent une croissance optimale d'une année à l'autre, mais parce qu'elles sont fidèles individuellement au site d'alimentation dans lequel elles ont recruté au stade juvénile.

V.2.6. La tolérance des poissons aux conditions extrêmes varie-t-elle entre les lagunes ?

Le golfe du Lion est constellé de lagunes côtières de taille et de profondeurs très différentes (Isnard et al., 2015). Si la mer est thermiquement plus stable que la lagune du Prévost, c'est peut-être le cas aussi des lagunes plus profondes et connectées avec la mer donc potentiellement plus fraîches (Isnard et al., 2015). Dans le cas des daurades, si la fidélité interannuelle des juvéniles est aussi forte qu'avancée par Andouin (1962) et que nous trouvons que les daurades de chaque étang sont fidèles inter-annuellement à leur lagune de marquage au stade adulte, il est possible que les daurades de chaque étang aient développé une plasticité phénotypique dite développementale, c'est-à-dire provoquée par une exposition à certaines conditions au stade juvéniles et conservée au stade adulte (Mckenzie et al., 2021). Nous pourrions alors observer une tolérance différente à la température dans chaque lagune et il serait alors intéressant de vérifier si les poissons se nourrissant dans ses lagunes soumises à une pression environnementale potentiellement moindre que dans la lagune du Prévost migrent en mer lors des épisodes dystrophiques à des températures inférieures à celles obtenues dans cette étude. L'ensemble des hydrophones suivant les déplacements de poissons entre les lagunes et la mer dans les graus, équipés avec des capteurs de température, nous permettrait de tester cette hypothèse.

V.2.7. La supposée plasticité phénotypique intra-lagunaire se vérifie-t-elle physiologiquement ?

D'un point de vue physiologique, nous avons montré que certaines daurades étaient capables de rester résidentes dans les zones les plus chaudes de la lagune, même pendant les épisodes dystrophiques, ce qui pourrait résulter d'une plasticité phénotypique rendant les daurades résidentes dans ces zones plus résistantes aux hautes températures. Afin de vérifier cette hypothèse, il serait pertinent de mesurer la réponse cardiaque de poissons issus des zones est et ouest *versus* des zones plus fraîches au centre et dans les tables conchylicoles pour vérifier que les seuils de tolérance sous-létaux des daurades de l'est et l'ouest sont plus élevés.

V.2.8. La taille influence-t-elle la tolérance des individus aux hautes températures ?

La télémétrie nous permet de suivre les déplacements individuels des poissons. La règle température-taille (Temperature-size rule, TSR), décrite pour la première fois par Atkinson (1995) stipule que la tolérance au réchauffement d'un poisson d'une même espèce décroît quand la taille augmente, très probablement à cause de la capacité réduite des plus gros poissons à oxygéner l'ensemble des tissus (Mckenzie et al., 2021). Notre échantillonnage, au moins pour les daurades était plutôt homogène en taille et une description de l'exploitation de l'espace lagunaire par classe de taille aurait pu être faite. Il serait donc intéressant de vérifier dans notre cas si pour la daurade, les plus gros individus peuvent être résidents au sein de la lagune à l'est et à l'ouest où s'ils se trouvent seulement autour des tables conchylicoles. Aussi, comme toutes les daurades n'ont pas toutes migré vers la mer lors des épisodes de forte chaleur, il serait intéressant de vérifier que la taille ne joue pas un rôle important dans la capacité des daurades à rester dans la lagune. Réaliser cette analyse supposerait notamment d'estimer la taille des individus qui sont revenus dans la lagune l'année suivante. Pour cela des abaques âge-taille peuvent être employés (Mercier et al., 2011). Peu d'études ont été conduites sur l'influence de la taille sur la tolérance intra-spécifique au réchauffement et les mécanismes physiologiques à l'origine de la TSR sont encore mal compris (Mckenzie et al., 2021). Par conséquent, il serait intéressant de mesurer la fréquence cardiaque ou le taux métabolique de daurades de classes de taille différente et de relier les seuils de tolérance obtenus aux grands patrons d'utilisation de l'espace observés.

V.2.9. Comment obtenir des seuils de tolérance au refroidissement ?

La seule réponse cardiaque des daurades en nage libre pendant le refroidissement n'a pas permis d'identifier des seuils clairs de tolérance aux basses températures, la fréquence cardiaque diminuant de manière continue avec la température. Cependant d'autres expériences en tunnel de nage (Fig V.S.8) ont été réalisées sur les mêmes poissons qui permettraient peut-être d'identifier un seuil significatif. Avant ou après l'expérience en nage libre, les daurades ont été d'abord soumises à un test de performance de nage afin de déterminer leur vitesse de nage maximum (protocole décrit en appendice 1). Puis les poissons ont été soumis au même test de réchauffement ou de refroidissement qu'en nage libre mais cette fois en tunnel de nage, à une vitesse de nage constante de 2 longueurs de corps par seconde (protocole décrit en appendice 2). Les poissons ont été filmés durant ces expériences afin de vérifier quelle vitesse de nage ou température les contraignait à employer leurs réserves énergétiques anaérobies, ce qui est indiqué par des accélérations soudaines et erratiques (Randall et al., 1987). Leur consommation d'oxygène a aussi été mesurée durant ces expériences (Mignucci com.pers.). A notre connaissance, aucune étude n'a encore étudié la réponse cardiaque de poissons soumis à la nage forcée au refroidissement. Cependant, contraints énergétiquement par la nage, il est possible que la réponse cardiaque soit stable sur une certaine plage de température puis commence à décroître à un certain seuil,

signe que la régulation thermodynamique directement imposée par les basses températures sur le cœur l'empêche de fournir l'énergie nécessaire à la nage (Eliason & Anttila, 2017). Le passage de la nage aérobie à la nage anaérobie pourrait également fournir un seuil pertinent de tolérance à la baisse de température.

V.2.10. L'hypoxie, autre facteur potentiel de mouvement dans les lagunes côtières

Les lagunes côtières sont également souvent sujettes à des épisodes d'hypoxie sévères, appelées malaïgues dans le sud de la France (Derolez et al., 2020). Ces phénomènes accompagnent souvent les épisodes de fortes chaleurs et sont donc souvent corrélés à des hautes températures (Harzallah & Chapelle, 2002). Il est alors impossible lors de ces événements dystrophiques de déterminer si un départ en migration est déclenché par la température, la pression en oxygène ou une combinaison des deux. Comme cela a été fait pour la température dans ces travaux, il serait intéressant de déterminer un seuil pertinent de tolérance à l'hypoxie à partir de la réponse cardiaque de daurades soumises à une baisse progressive de la pression partielle en oxygène. Les mêmes expériences en nage libre et en tunnels de nage décrites précédemment ont également été conduites sur 10 daurades sauvages soumises à une hypoxie progressive, d'une pression partielle en oxygène de 100% jusqu'à perte d'équilibre pour la nage libre ou l'arrêt de la nage en tunnels de nage. Le protocole suivi est décrit en appendice 2. Nous avons trouvé dans le chapitre 3 sur des daurades d'élevage que la bradycardie imposée par l'hypoxie était initiée à une pression partielle de 40% (Mignucci et al., 2021). Un tel seuil de bradycardie serait pertinent à déterminer sur des daurades sauvages en nage libre et à relier à ces mesures de pression partielle en oxygène in-situ, car le cœur en bradycardie n'est plus en mesure de fournir à l'organisme les besoins énergétiques nécessaires (Farrell, 2007).

V.2.11. Etudier la physiologie de daurades « estivales » est-il pertinent pour expliquer des comportements hivernaux ?

Après plusieurs semaines passées en mer durant la période hivernale avant et après la reproduction, la physiologie des poissons est très probablement différente de leur physiologie en période d'alimentation lors de saison chaude, par effet d'acclimatation aux basses température (Schulte et al., 2015). Il serait intéressant de réitérer les expériences de tolérance au refroidissement mais cette fois sur des daurades capturées en mer durant la période froide pour mieux évaluer l'impact de la température sur leur capacité à regagner les lagunes pour recommencer à s'alimenter.

V.2.12. Pourquoi ne devrait-il y en avoir que pour la daurade ?

La daurade royale a été choisie comme modèle pour le volet d'écophysiologie mais nous aurions pu tout aussi bien réaliser les mêmes expériences sur le loup ou la saupe. En effet, les trois espèces ont montré une utilisation saisonnière de l'espace ainsi que des schémas de migration très contrastés. Connaître la réponse cardiaque de ces espèces à la température permettrait par exemple de valider que le loup a bien une plage de tolérance plus large que la daurade à la température en révélant des seuils de température au-delà desquels le cœur n'est plus en mesure de répondre à la demande énergétique croissante imposée par la température, des seuils plus hauts que la daurade pour le réchauffement ou plus bas pour le refroidissement. Ces seuils différents permettraient au loup d'être plus résident que la daurade dans la lagune tout au long de l'année. La réponse cardiaque du loup au réchauffement en nage libre a déjà été étudiée par le passé (Claireaux et al., 1995) mais jamais sur des loups sauvages, encore moins issus de lagunes côtières et jamais jusqu'à la perte d'équilibre, ce qui permet d'établir un seuil pertinent de tolérance. La valence écologique de la saupe est globalement très méconnue et lui appliquer les mêmes tests de tolérance à la température ou à l'hypoxie permettrait de fournir des informations intéressantes sur cette espèce dont l'aquaculture est en plus en voie de développement (Sahinyilmaz et al., 2017).

V.2.13. Le mot de la fin

Associer la physiologie à l'écologie spatiale permet une meilleure compréhension du mouvement animal mais ouvre aussi la porte à de nouveaux questionnements. La télémétrie acoustique, surtout à l'échelle régionale, exige une logistique de mise en place et d'entretien très lourde, tandis que la physiologie expérimentale demande des moyens techniques parfois coûteux et spécifiques. L'interdisciplinarité doit donc impérativement passer aussi par la coopération entre équipes de recherche. La mise en commun des réseaux d'hydrophones à l'échelle internationale, dont a bénéficié cette étude, et des jeux de données en découlant est déjà d'actualité (OTN, ETN, ATAP, IMOS...) et doit continuer d'être encouragée. De même, le libre accès des données de physiologie expérimentale peut donner aux écologistes du mouvement un nouveau regard sur leurs données. En recherche plus qu'ailleurs, « seul on ira vite, mais ensemble on ira loin » (proverbe africain).

V.3. Supplementary materials

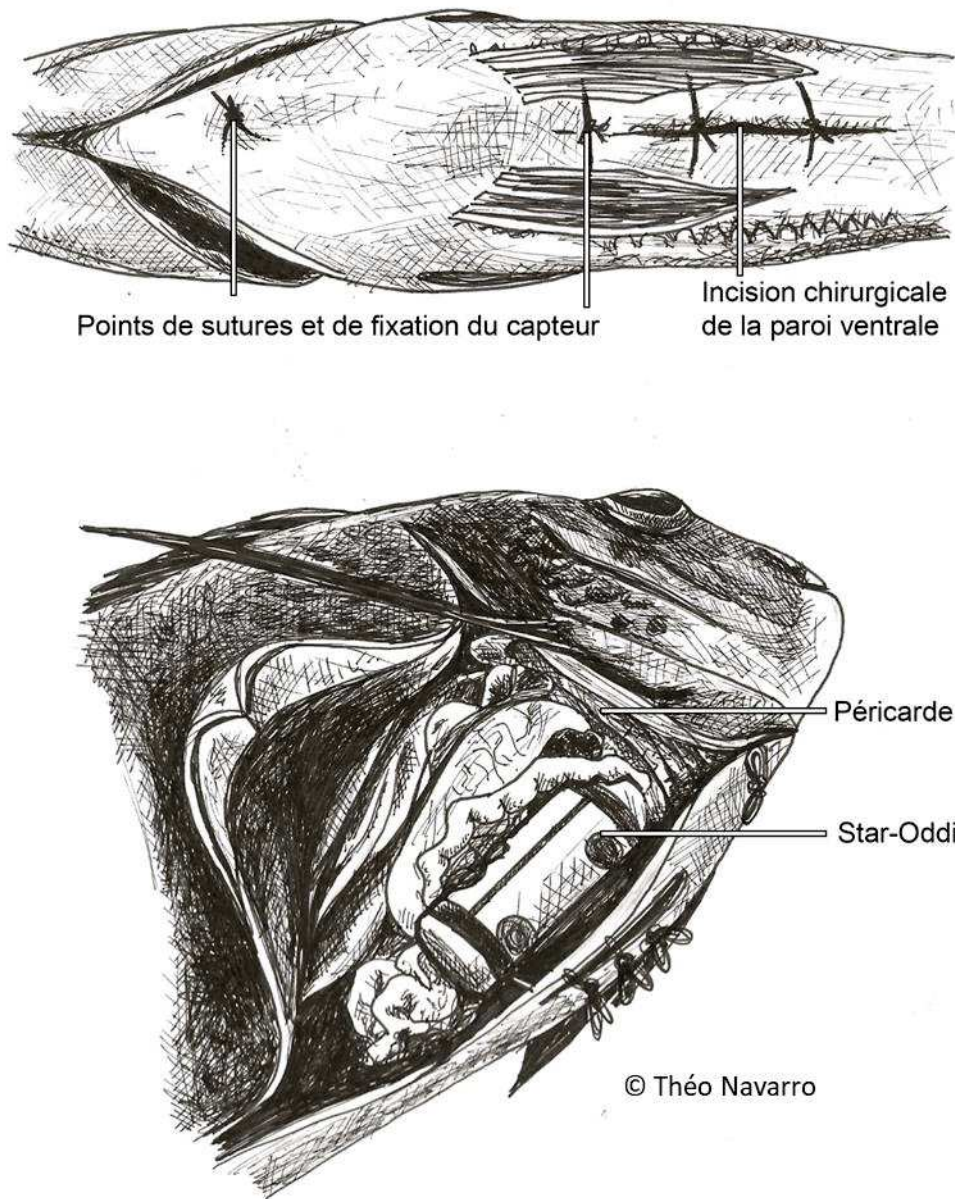


Figure V.S. 1. Dessin de l'implantation des capteurs cardiaques dans la cavité péritonéale des daurades royales, au plus proche du péricarde. La fixation du capteur à ses deux extrémités avec les électrodes plaquées contre la paroi abdominale sont décisifs pour l'obtention d'un électrocardiogramme fiable.

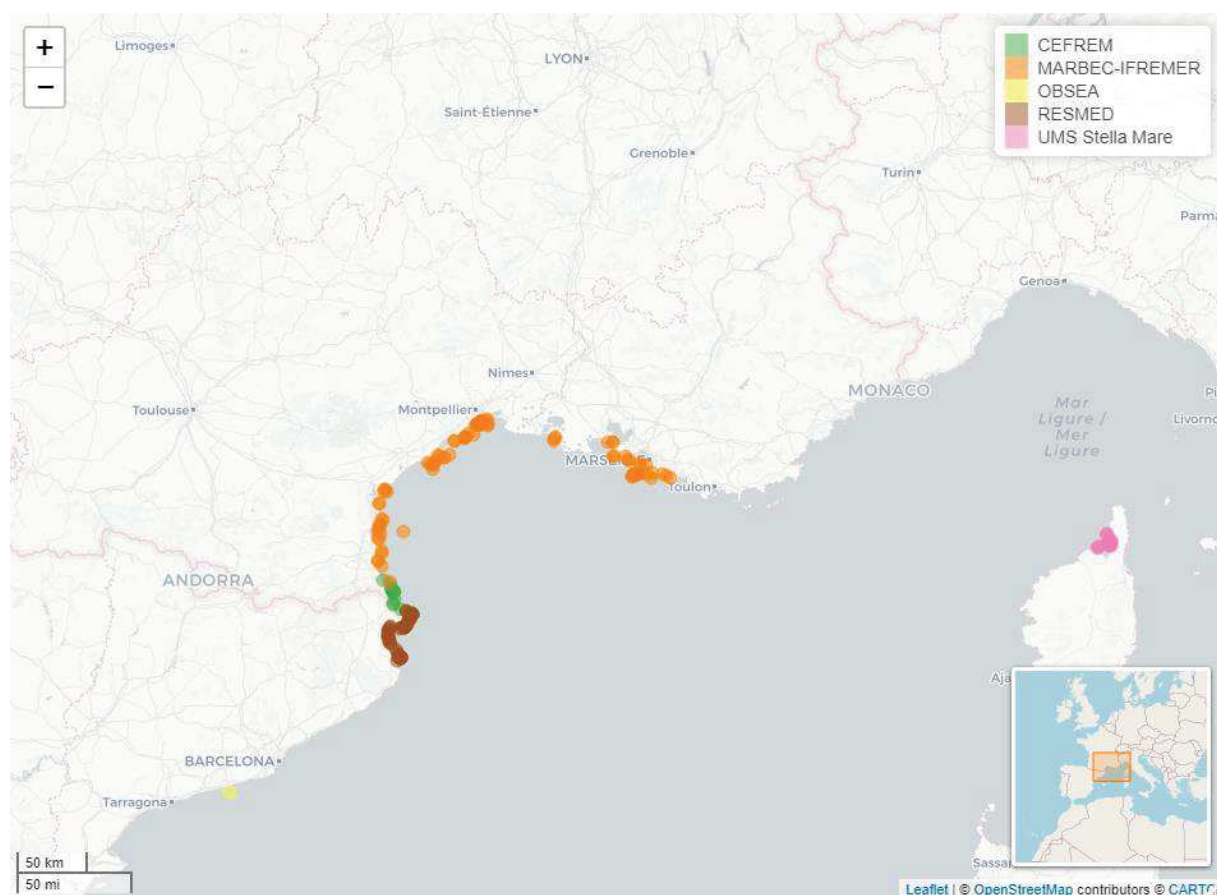


Figure V.S. 2. Carte complète du réseau du réseau d'hydrophones (n=217) mis en place dans le cadre du projet CONNECT-MED (MARBEC-IFREMER) ainsi que du réseau des partenaires.

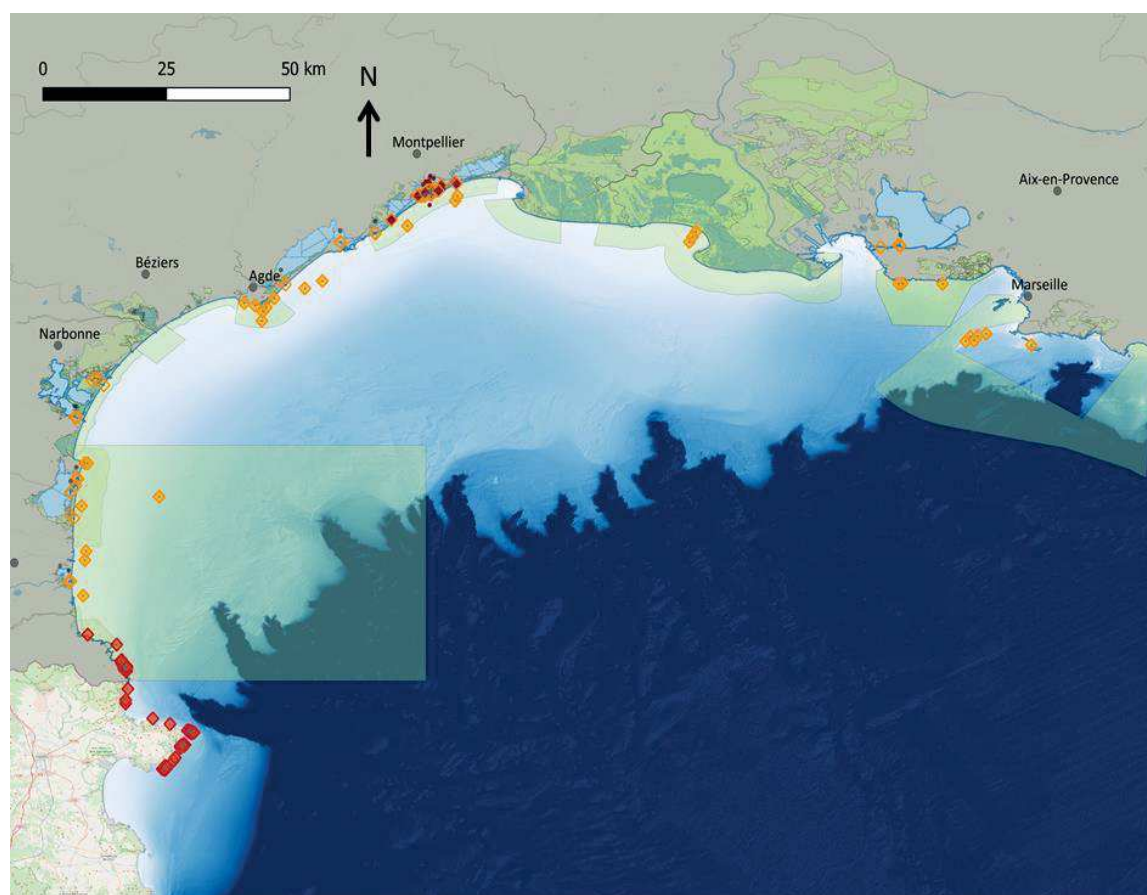


Figure V.S. 3. Carte complète du réseau du réseau d'hydrophones mis en place au sein du golfe du Lion mis en place dans le cadre du projet CONNECT-MED (MARBEC-IFREMER) ainsi que du réseau des partenaires.

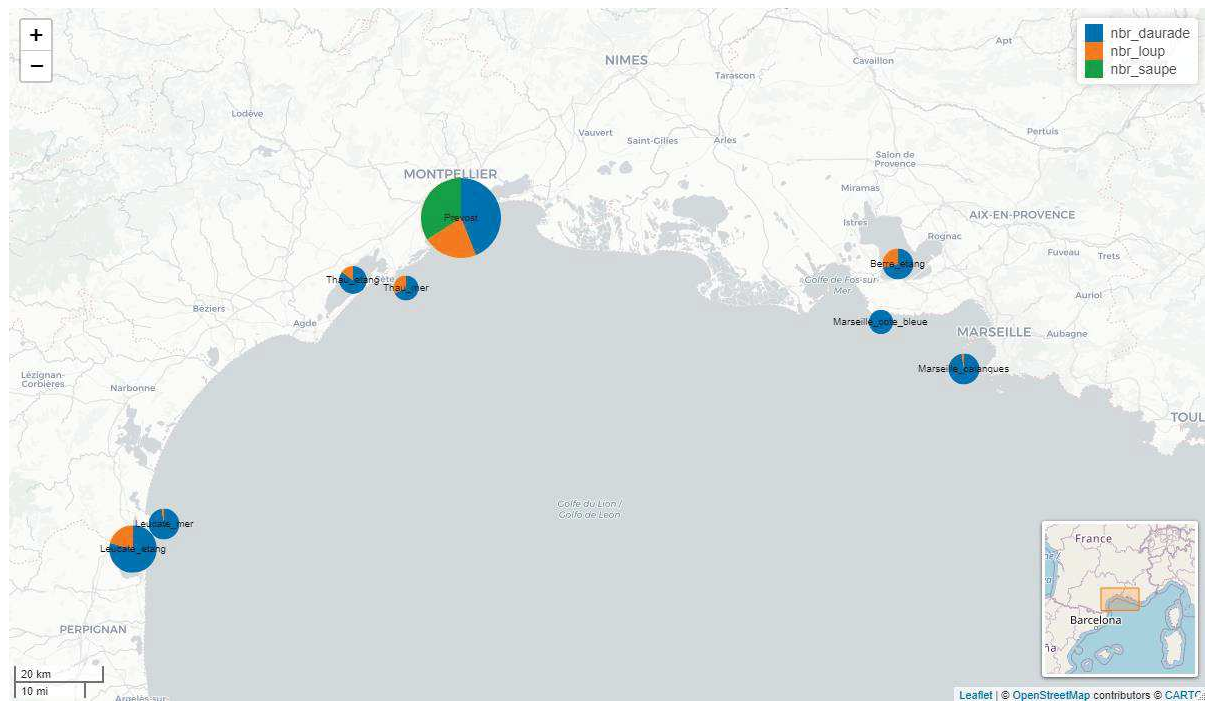


Figure V.S. 4. Pourcentage de chaque espèce marquée (n=587) dans le golfe du Lion dans le cadre du projet CONNECT-MED.

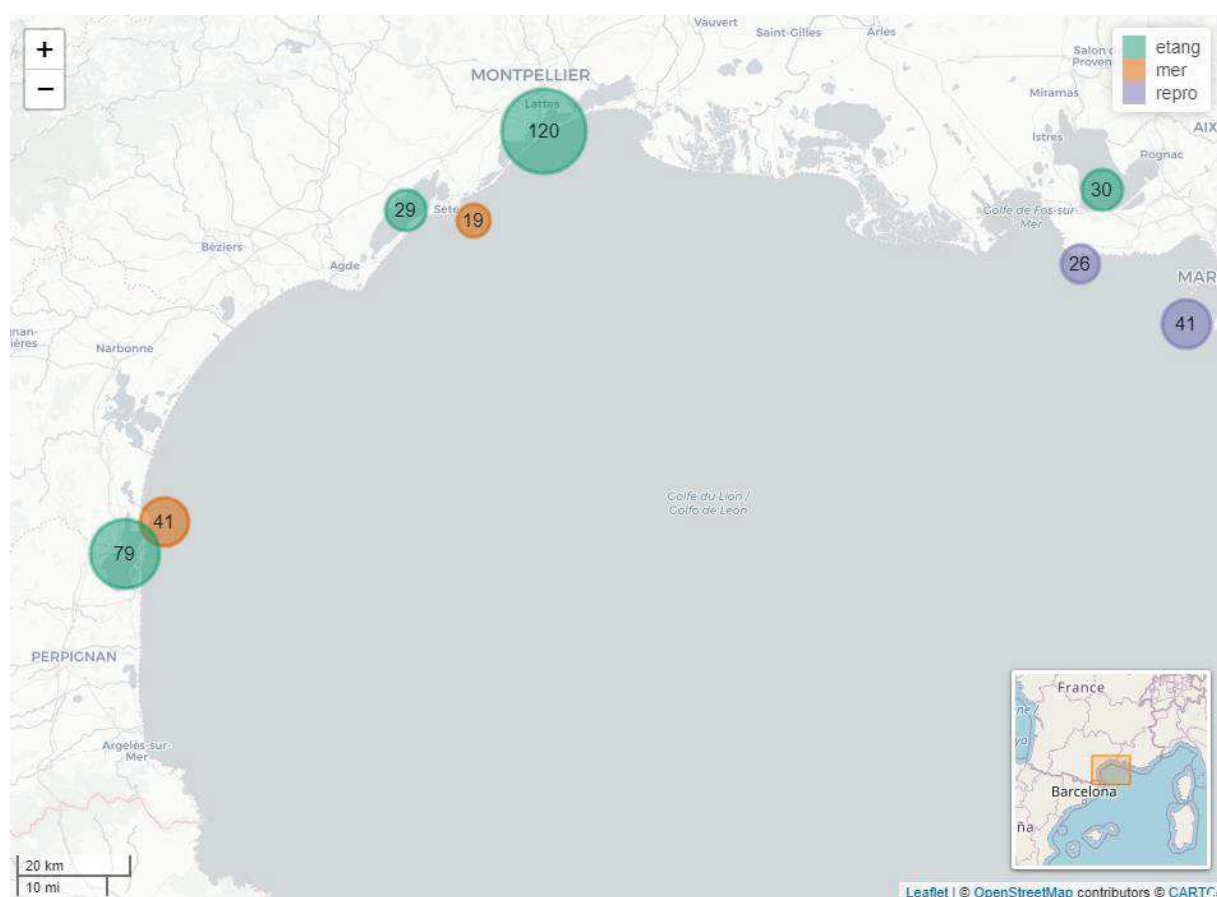


Figure V.S. 5. Nombre de daurades marquées (n=387) dans le golfe du Lion dans le cadre du projet CONNECT-MED. « Repro » fait référence aux sites de reproduction présumés des daurades.

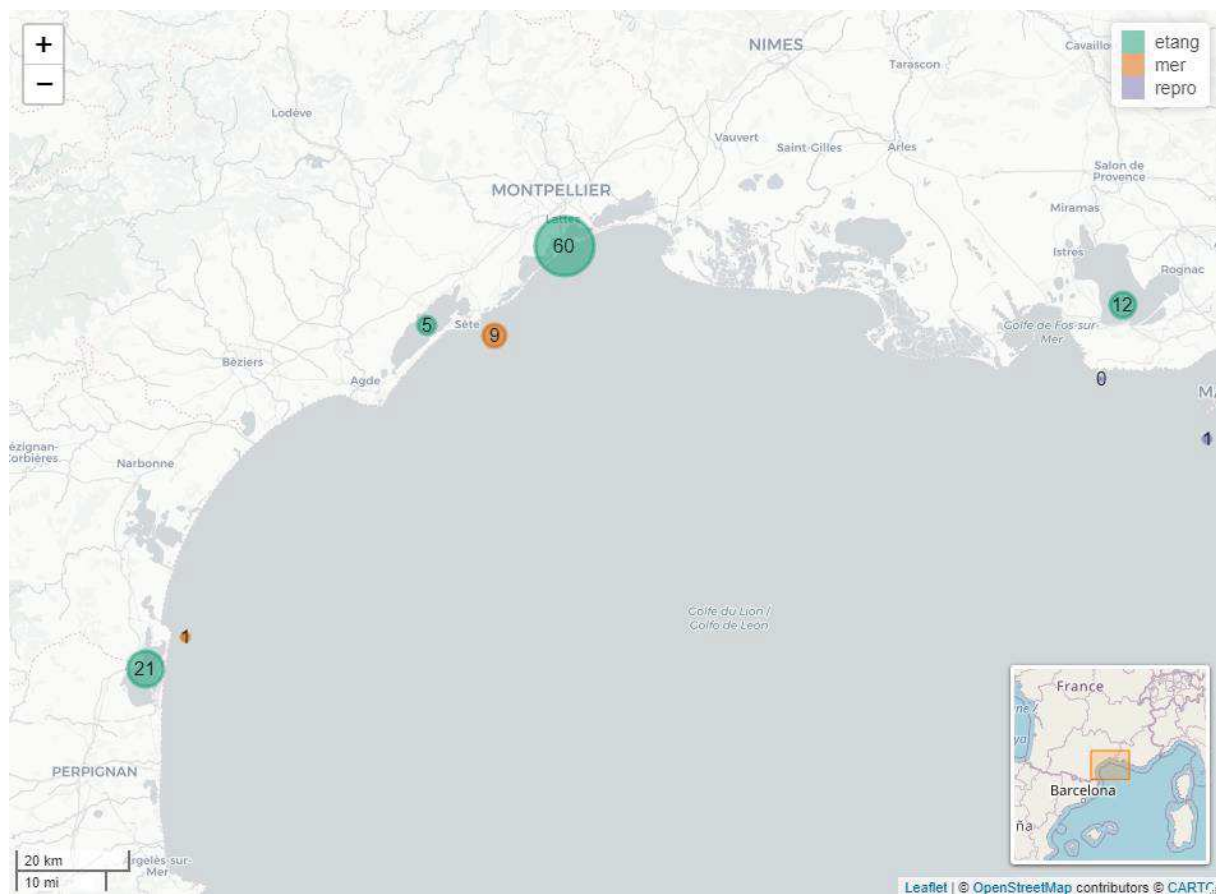


Figure V.S. 6. Nombre de loups marqués (n=107) dans le golfe du Lion dans le cadre du projet CONNECT-MED. « Repro » fait référence aux sites de reproduction présumés des loups.

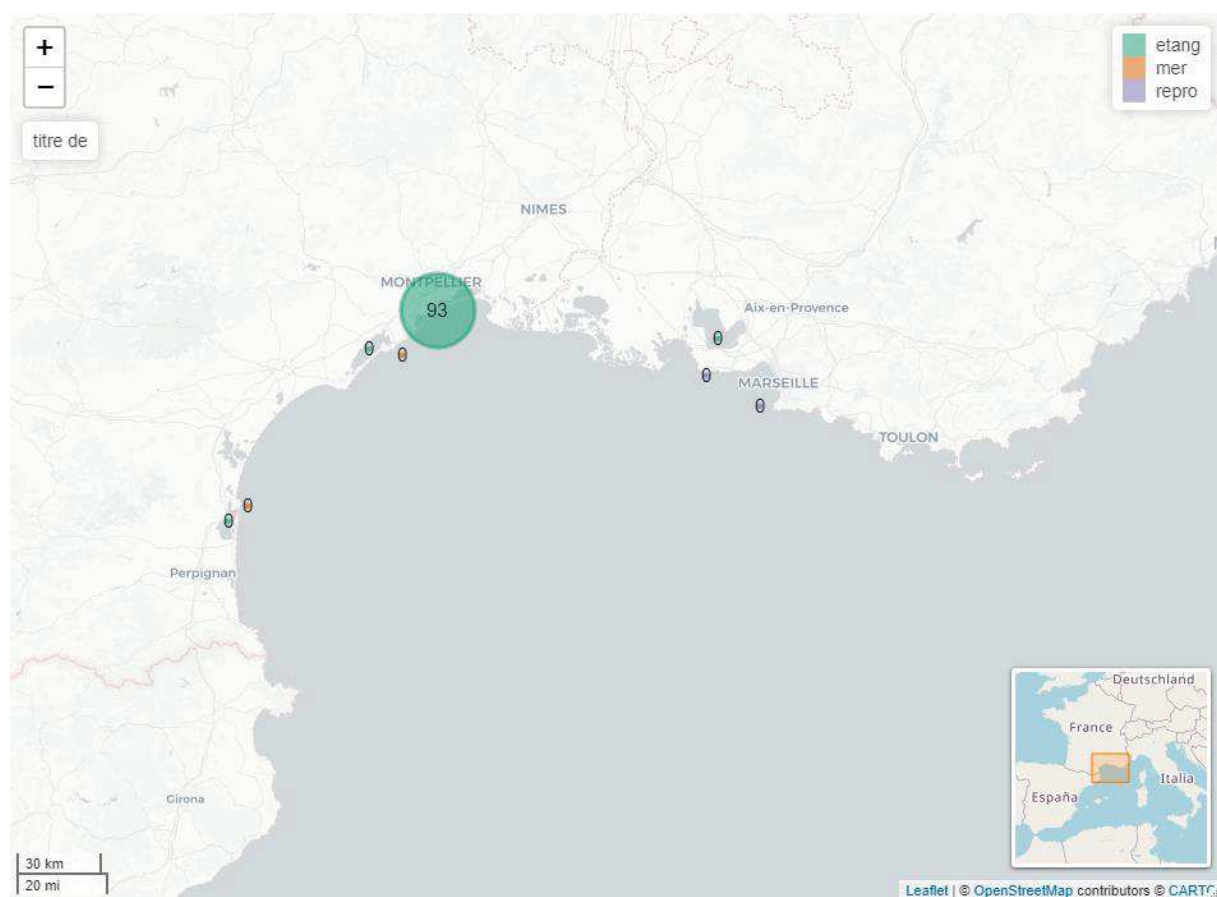


Figure V.S. 7. Nombre de saupes marquées (n=107) dans le golfe du Lion dans le cadre du projet CONNECT-MED. « Repro » fait référence aux sites de reproduction présumés des saupes.

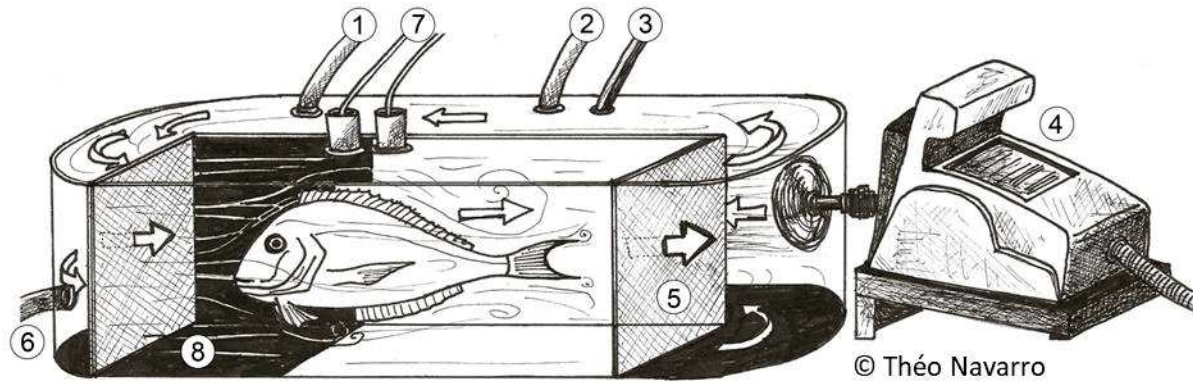


Figure V.S. 8. Représentation schématique du tunnel de nage, aussi appelé respiromètre de nage. Le tunnel de nage permet de faire nager des poissons à des vitesses contrôlées, et de mesurer leur taux de consommation d'oxygène (McKenzie 2011). 1 : Retour de l'eau chauffée, 2 : Eau du tunnel pompée pour être chauffée, 3 : Bullage O₂/Azote, 4 : Boîtier de commande de la vitesse, 5 : Grille, 6 : Tuyau d'évacuation de l'eau, 7 : Sondes à oxygène et température, 8 : Partie sombre du tunnel.

Références bibliographiques

- Abecasis, D. and Erzini, K.** (2008). Site fidelity and movements of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) in a coastal lagoon (Ria Formosa, Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **79**, 758–763.
- Abecasis, D., Bentes, L. and Erzini, K.** (2009). Home range, residence and movements of *Diplodus sargus* and *Diplodus vulgaris* in a coastal lagoon: Connectivity between nursery and adult habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **85**, 525–529.
- Abecasis, D., Bentes, L. and Erzini, K.** (2012). Movements of *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) (Sparidae) in a coastal lagoon (Ria Formosa, Portugal). *Journal Of Applied Ichthyology* **28**, 126–129.
- Able, K. W., 1945- and Fahay, M. P.** (2014). *Ecology of estuarine fishes*. Johns Hopkins University Press.
- Accornero, A., Gnerre, R. and Manfra, L.** (2008). Sediment concentrations of trace metals in the Berre lagoon (France): an assessment of contamination. *Arch Environ Contam Toxicol* **54**, 372–385.
- Afli, A., Boufahja, F., Sadraoui, S., Mustapha, K. B., Aïssa, P. and Mrabet, R.** (2009) Functional organization of the benthic macrofauna in the Bizerte lagoon (SW Mediterranean Sea), semi-enclosed area subject to strong environmental/anthropogenic variations. 14.
- Aissaoui, A., Tort, L. and Altimiras, J.** (2000). Circadian heart rate changes and light-dependence in the Mediterranean seabream *Sparus aurata*. *Fish Physiology and Biochemistry* **22**, 89–94.
- Alekseenko, E., Roux, B., Sukhinov, A., Kotarba, R. and Fougere, D.** (2013). Coastal hydrodynamics in a windy lagoon. *Computers & Fluids* **77**, 24–35.
- Alongi, D. M., Ayukai, T., Brunskill, G. J., Clough, B. F. and Wolanski, E.** (1998). Sources, sinks, and export of organic carbon through a tropical, semi-enclosed delta (Hinchinbrook Channel, Australia). *Mangroves and Salt Marshes* **2**, 237–242.
- Alfonso, S., Zupa, W., Spedicato, M. T., Lembo, G., and Carbonara, P.** (2021). Mapping the Energetic Costs of Free-Swimming Gilthead Sea Bream (*Sparus aurata*), a Key Species in European Marine Aquaculture. *Biology*, **10** (12), 1357.
- Altieri, A. H. and Diaz, R. J.** (2019). Chapter 24 - Dead zones: oxygen depletion in coastal ecosystems. In *world seas: an nvironmental evaluation (Second Edition)* (ed. Sheppard, C.), pp. 453–473. Academic Press.

- Altimiras, J., Aissaoui, A., Tort, L. and Axelsson, M.** (1997). Cholinergic and adrenergic tones in the control of heart rate in teleosts. How should they be calculated? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* **118**, 131–139.
- Anato, C. B. and Ktari, M. H.** (1983). Reproduction of *Boops boops* (Linne, 1758) and of *Sarpa salpa* (Linne, 1758), fish teleosteans, sparida of the Gulf of Tunis.
- Andrade, J. P., Erzini, K. and Palma, J.** (1996). Gastric evacuation and feeding in the gilthead sea bream reared under semi-intensive conditions. *Aquacult Int* **4**, 129–141.
- Andréfouët, S., Dutheil, C., Menkes, C. E., Bador, M. and Lengaigne, M.** (2015). Mass mortality events in atoll lagoons: environmental control and increased future vulnerability. *Global Change Biology* **21**, 195–205.
- Anras, M.-L. B., Lagardère, J.-P. and Lafaye, J.-Y.** (1997). Diel activity rhythm of seabass tracked in a natural environment: group effects on swimming patterns and amplitudes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**, 162–168.
- Antolić, B., Skaramuca, B., Span, A., Mušin, D. and Sanko-Njire, J.** (1994). Food and feeding habits of a herbivore fish *Sarpa salpa* (L.) (Teleostei, Sparidae) in the southern Adriatic (Croatia). *undefined*.
- Arias, A. M.** (1976). Sobre la biología de la dorada, *Sparus aurata*, L., de los esteros de la provincia de Cádiz. *On the biology of sea bream Sparus aurata, L. of the fish ponds in the Cadiz province*.
- Arias, A.** (1980). Growth, food and reproductive habits of sea bream (*Sparus aurata* L.) and sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) in the “esteros” (fish ponds) of Cadiz [Spain]. *Investigacion Pesquera (Spain)*.
- Armstrong, E. A.** (1947). *Bird display and behaviour*. Lindsay Drummond Ltd.
- Arnold, S. J.** (1983). Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, **23** (2), 347-361.
- Atkinson, D.** (1995). Effects of temperature on the size of aquatic ectotherms: exceptions to the general rule. *Journal of Thermal Biology* **20**, 61–74.
- Audouin, J.** (1962). La daurade de l'étang de Thau *Chrysophrys Aurata* (L.). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* **26**, 105–126.
- Awa, T., Burgess, M. D., and Norris, K.** (2009). Investigating the practicality of using radio tracking to determine home range and movements of Picathartidae. *Ostrich*, 80(3), 145-151.
- Azen, R. and Budescu, D. V.** (2006). Comparing predictors in multivariate regression models: an extension of dominance analysis. *Journal of Educational and Behavioral Statistics* **31**, 157–180.

- Bach, P., Legendre, P., Amanieu, M. and Lasserre, G.** (1992). Strategy of eel (*Anguilla anguilla* L.) exploitation in the Thau lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **35**, 55–73.
- Barnabe, G.** (1972). Experiences de reproduction artificielle de loup *Dicentrarchus labrax* (Linne 1758). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* **36**, 185–189.
- Barnabe, G.** (1976). Chronologie de la morphogenese chez le loup ou bar *Dicentrarchus labrax* (L.) (Pisces, Serranidae) obtenu par reproduction artificielle. *Aquaculture* **8**, 351–363.
- Barnes, R. S. K.** (1980). *Coastal Lagoons*. CUP Archive.
- Barnes, H.** (1989). *Oceanography And Marine Biology*. CRC Press.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S.,** (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Bauer, S. and Hoyer, B. J.** (2014). Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide. *Science* **344**, 1242552.
- Baylis, A. M. M., Orben, R. A., Pistorius, P., Brickle, P., Staniland, I. and Ratcliffe, N.** (2015). Winter foraging site fidelity of king penguins breeding at the Falkland Islands. *Mar Biol* **162**, 99–110.
- Bearder, S. T., and Martin, R. D.** (1980). The social organization of a nocturnal primate revealed by radio tracking. In *A handbook on biotelemetry and radio tracking* (pp. 633–648). Pergamon.
- Beck, M. W., Heck, K. L., Able, K. W., Childers, D. L., Eggleston, D. B., Gillanders, B. M., Halpern, B., Hays, C. G., Hoshino, K., Minello, T. J., et al.** (2001). The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates: A better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *BioScience* **51**, 633–641.
- Beebe, T.** (1996). *Ecology and conservation of amphibians*. Springer Science & Business Media.
- Bégout, M.-L. and Lagardère, J.-P.** (1995). An acoustic telemetry study of seabream (*Sparus aurata* L.): first results on activity rhythm, effects of environmental variables and space utilization. In *Space Partition within Aquatic Ecosystems* (ed. Balvay, G.), pp. 417–423. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Bégout Anras, M.-L. and Lagardère, J.-P.** (1998). Variabilité météorologique et hydrologique. Conséquences sur l'activité natatoire d'un poisson marin. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* **321**, 641–648.

- Behrmann-Godel, J. and Eckmann, R.** (2003). A preliminary telemetry study of the migration of silver European eel (*Anguilla anguilla* L.) in the River Mosel, Germany. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 196–202.
- Bennett, A. F.** (1987). Interindividual variability: an underutilized resource. New directions in ecological physiology, **19**, 147-169.
- Berthold, P.** (1996). *Control of bird migration*. Springer Science & Business Media.
- Berthold, P.** (2001). *Bird migration: a general survey*. Oxford University Press.
- Bivand, R and Lewin-Koh, N.** (2021). maptools: Tools for handling spatial objects. R package version 1.1-1. <https://CRAN.R-project.org/package=maptools>
- Bjarnason, Á., Gunnarsson, A., Árnason, T., Oddgeirsson, M., Sigmarsson, A. B. and Gunnarsson, Á.** (2019). Validation of ECG-derived heart rate recordings in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) with an implantable data logging system. *Animal Biotelemetry* **7**, 13.
- Blasco, F. R., Esbaugh, A. J., Killen, S. S., Rantin, F. T., Taylor, E. W. and McKenzie, D. J.** (2020). Using aerobic exercise to evaluate sub-lethal tolerance of acute warming in fishes. *Journal of Experimental Biology* **223**,.
- Block, B. A.** (2005). Physiological ecology in the 21st century: advancements in biologging science 1. *Integrative and Comparative Biology* **45**, 305–320.
- Block, B. A., Dewar, H., Blackwell, S. B., Williams, T. D., Prince, E. D., Farwell, C. J., Boustany, A., Teo, S. L. H., Seitz, A., Walli, A., et al.** (2001). Migratory movements, depth preferences, and thermal biology of atlantic bluefin tuna. *Science* **293**, 1310–1314.
- Block, B. A., Jonsen, I. D., Jorgensen, S. J., Winship, A. J., Shaffer, S. A., Bograd, S. J., Hazen, E. L., Foley, D. G., Breed, G. A., Harrison, A.-L., et al.** (2011). Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature* **475**, 86–90.
- Bodinier, C., Sucré, E., Lecurieux-Belfond, L., Blondeau-Bidet, E., and Charmantier, G.** (2010). Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in the gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **157** (3), 220-228.
- Bolden, S.** (2000). Long-distance movement of a Nassau grouper (*Epinephelus striatus*) to a spawning aggregation in the central Bahamas. *Fishery Bulletin* **98**,.
- Bonanomi, S., Overgaard Therkildsen, N., Retzel, A., Berg Hedeholm, R., Pedersen, M. W., Meldrup, D., Pampoulie, C., Hemmer-Hansen, J., Grønkjær, P. and Nielsen, E. E.** (2016).

- Historical DNA documents long-distance natal homing in marine fish. *Molecular Ecology* **25**, 2727–2734.
- Boone, R. B., Thirgood, S. J. and Hopcraft, J. G. C.** (2006). Serengeti wildebeest migratory patterns modeled from rainfall and new vegetation growth. *Ecology* **87**, 1987–1994.
- Börger, L., Franconi, N., De Michele, G., Gantz, A., Meschi, F., Manica, A., Lovari, S. and Coulson, T.** (2006). Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology* **75**, 1393–1405.
- Börger, L., Dalziel, B. D. and Fryxell, J. M.** (2008). Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters* **11**, 637–650.
- Bouain, A.** (1977). Study on morphological and anatomical characters of *Dicentrarchus labrax* (Linne 1758) and *Dicentrarchus punctatus* (Bloch 1792) of Tunisian coasts. *Bulletin de la Societe des Sciences Naturelles de Tunisie*.
- Bourjea, J., Lapègue, S., Gagnevin, L., Broderick, D., Mortimer, J. A., Ciccione, S., Roos, D., Taquet, C. and Grizel, H.** (2007). Phylogeography of the green turtle, *Chelonia mydas*, in the Southwest Indian Ocean. *Molecular Ecology* **16**, 175–186.
- Bowler, D. E. and Benton, T. G.** (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews* **80**, 205–225.
- Brijs, J., Sandblom, E., Rosengren, M., Sundell, K., Berg, C., Axelsson, M. and Gräns, A.** (2019). Prospects and pitfalls of using heart rate bio-loggers to assess the welfare of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in aquaculture. *Aquaculture* **509**, 188–197.
- Brodersen, J., Nilsson, P. A., Hansson, L.-A., Skov, C. and Brönmark, C.** (2008). Condition-dependent individual decision-making determines cyprinid partial migration. *Ecology* **89**, 1195–1200.
- Brown, J. S., Kotler, B. P. and Bouskila, A.** (2001). Ecology of fear: Foraging games between predators and prey with pulsed resources. *Annales Zoologici Fennici* **38**, 71–87.
- Brown, R. S., Geist, D. R., and Mesa, M. G.** (2006). Use of electromyogram telemetry to assess swimming activity of adult spring Chinook salmon migrating past a Columbia River dam. *Transactions of the American Fisheries Society*, **135** (2), 281–287.
- Brusle, J. and Cambrony, M.** (1992). Mediterranean lagoons: favorable nurseries and or dangerous traps for juvenile euryhaline fish? Critical analysis of the growth of grey mullet populations (1. year of life) from several brackish water lagoons in the Languedoc-Roussillon [*Liza aurata*, *Mugilcephalus*, *Liza saliens*, *Chelon labrosus*]. *Vie et Milieu (France)*.

- Brusléa-Sicard, S. and Fourcalt, B.** (1997). Recognition of sex-inverting protandric *Sparus aurata*: ultrastructural aspects. *Journal of Fish Biology* **50**, 1094–1103.
- Buckley, L. B., Hurlbert, A. H., and Jetz, W.** (2012). Broad-scale ecological implications of ectothermy and endothermy in changing environments. *Global Ecology and Biogeography*, **21** (9), 873-885.
- Budescu, D. V.** (1993). Dominance analysis: A new approach to the problem of relative importance of predictors in multiple regression. *Psychological Bulletin* **114**, 542–551.
- Burt, W. H.** (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* **24**, 346–352.
- Butler, P. J., Green, J. A., Boyd, I. L. and Speakman, J. R.** (2004). Measuring metabolic rate in the field: the pros and cons of the doubly labelled water and heart rate methods. *Functional Ecology* **18**, 168–183.
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R. A. and Boyce, M. S.** (2010). Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**, 2157–2162.
- Calenge, C.** (2006). The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* **197**, 516–519.
- Campbell, H. A., Watts, M. E., Dwyer, R. G., Franklin, C. E., Campbell, H. A., Watts, M. E., Dwyer, R. G. and Franklin, C. E.** (2012). V-Track: software for analysing and visualising animal movement from acoustic telemetry detections. *Mar. Freshwater Res.* **63**, 815–820.
- Cataudella, S., Crosetti, Donatella, Massa, F., General Fisheries Commission for the Mediterranean (Food and Agriculture Organization of the United Nations) and Food and Agriculture Organization of the United Nations** (2015). *Mediterranean coastal lagoons: sustainable management and interactions among aquaculture, capture fisheries and the environment*.
- Cebrián, J., Duarte, C., Marbà, N., Enríquez, S., Gallegos, M. and Olesen, B.** (1996). Herbivory on *Posidonia oceanica*: magnitude and variability in the Spanish Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **130**, 147–155.
- Chaoui, L., Kara, M. H., Faure, E. and Quignard, J. P.** (2006). Growth and reproduction of the gilthead seabream *Sparus aurata* in Mellah lagoon (north-eastern Algeria). *Scientia Marina* **70**, 545–552.

- Chervinsky, J.** (1974). Sea bass, *Dicentrarchus labrax* Linnaeus (Pisces, Serranidae), a “police-fish” in fresh water ponds and its adaptability to various saline conditions. *Badmige*, 26 (1974), pp. 110-113
- Claireaux, G., Webber, D., Kerr, S. and Boutilier, R.** (1995). Physiology and behaviour of free-swimming Atlantic cod (*Gadus morhua*) facing fluctuating temperature conditions. *Journal of Experimental Biology* **198**, 49–60.
- Chapman, J. W., Reynolds, D. R. and Wilson, K.** (2015). Long-range seasonal migration in insects: mechanisms, evolutionary drivers and ecological consequences. *Ecology Letters* **18**, 287–302.
- Chave, J.** (2013). The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years?. *Ecology letters* **16**, 4-16.
- Claridge, P. N., Potter, I. C. and Hardisty, M. W.** (1986). Seasonal changes in movements, abundance, size composition and diversity of the fish fauna of the severn estuary. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **66**, 229–258.
- Clark, J. R.** (1998). *Coastal Seas: The Conservation Challenge*. John Wiley & Sons.
- Clark, T. D. and Seymour, R. S.** (2006). Cardiorespiratory physiology and swimming energetics of a high-energy-demand teleost, the yellowtail kingfish (*Seriola lalandi*). *Journal of Experimental Biology* **209**, 3940–3951.
- Clark, T. D., Sandblom, E., Hinch, S. G., Patterson, D. A., Frappell, P. B. and Farrell, A. P.** (2010). Simultaneous biologging of heart rate and acceleration, and their relationships with energy expenditure in free-swimming sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J Comp Physiol B* **180**, 673–684.
- Clobert, J., Le Galliard, J.-F., Cote, J., Meylan, S. and Massot, M.** (2009). Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters* **12**, 197–209.
- Collinge, S. K.** (2010). *Spatial Ecology and Conservation*. 7.
- Cooke, S. J., Hinch, S. G., Wikelski, M., Andrews, R. D., Kuchel, L. J., Wolcott, T. G. and Butler, P. J.** (2004). Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **19**, 334–343.
- Cooke, S. J., Hinch, S. G., Farrell, A. P., Patterson, D. A., Miller-Saunders, K., Welch, D. W., Donaldson, M. R., Hanson, K. C., Crossin, G. T., Mathes, M. T., et al.** (2008). Developing a mechanistic understanding of fish migrations by linking telemetry with physiology, behavior,

- genomics and experimental biology: an interdisciplinary case study on adult fraser river sockeye salmon. *Fisheries* **33**, 321–339.
- Cooke, S. J., Schreer, J. F., Wahl, D. H. and Philipp, D. P.** (2010). Cardiovascular performance of six species of field-acclimatized centrarchid sunfish during the parental care period. *Journal of Experimental Biology* **213**, 2332–2342.
- Cooke, S. J., Killen, S. S., Metcalfe, J. D., McKenzie, D. J., Mouillot, D., Jørgensen, C., & Peck, M. A.** (2014). Conservation physiology across scales: insights from the marine realm. *Conservation Physiology*, **2** (1), cou024.
- Cossins, A. R. and Bowler, K.** (1987). Rate compensations and capacity adaptations. In *Temperature Biology of Animals* (ed. Cossins, A. R.) and Bowler, K.), pp. 155–203. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Costa, M. F. and Barletta, M.** (2016). Special challenges in the conservation of fishes and aquatic environments of South America. *Journal of Fish Biology* **89**, 4–11.
- Costa, C. and Cataudella, S.** (2007). Relationship between shape and trophic ecology of selected species of Sparids of the Caprolace coastal lagoon (Central Tyrrhenian sea). *Environ Biol Fish* **78**, 115–123.
- Costa, M. J., Santos, C. I. and Cabral, H. N.** (2002). Comparative analysis of a temperate and a tropical seagrass bed fish assemblages in two estuarine systems: the Mira estuary (Portugal) and the Mussulo lagoon (Angola). 9.
- Cote, J., Bocedi, G., Debeffe, L., Chudzińska, M. E., Weigang, H. C., Dytham, C., Gonzalez, G., Matthysen, E., Travis, J., Baguette, M., et al.** (2017). Behavioural synchronization of large-scale animal movements – disperse alone, but migrate together? *Biological Reviews* **92**, 1275–1296.
- Cowlshaw, M.** (2014). Determinants of home range and territory size in coral reef fishes.
- Cramer W, Guiot J, Fader M, Garrabou J, Gattuso J-P, Iglesias A, Lange MA, Lionello P, Llasat MC, Paz S, Peñuelas J, Snoussi M, Toreti A, Tsimplis MN, Xoplaki E** (2018) Climate change and interconnected risks to sustainable development in the Mediterranean. *Nat Clim Chang* 8:972–980. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0299-2>
- Criscoli, A., Colloca, F., Carpentieri, P., Belluscio, A. and Ardizzone, G.** (2006). Observations on the reproductive cycle, age and growth of the salema, *Sarpa salpa* (Osteichthyes: Sparidae) along the western central coast of Italy. *Scientia Marina* **70**, 131–138.
- Crossin, G. T., Hinch, S. G., Cooke, S. J., Cooperman, M. S., Patterson, D. A., Welch, D. W., Hanson, K. C., Olsson, I., English, K. K. and Farrell, A. P.** (2009). Mechanisms influencing the

- timing and success of reproductive migration in a capital breeding semelparous fish species, the sockeye salmon. *Physiological and Biochemical Zoology* **82**, 635–652.
- Culurgioni, J., Murtas, R. D., Cannella, S. and Figus, V.** (2010). Parasites of wild European sea bass *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) from St. Gilla lagoon (Sardinia, South western Mediterranean). 12.
- Dalleau, M.** (2013). Écologie spatiale des tortues marines dans le Sud-ouest de l’océan Indien : apport de la géomatique et de la modélisation pour la conservation.
- de Magalhães Lopes, J., Alves, C. B. M., Peressin, A. and Pompeu, P. S.** (2018). Influence of rainfall, hydrological fluctuations, and lunar phase on spawning migration timing of the Neotropical fish *Prochilodus costatus*. *Hydrobiologia* **818**, 145–161.
- Delignette-Muller, M. L. and Dutang, C.** (2015). fitdistrplus: An R package for fitting distributions. *J. Stat. Soft.* **64**,.
- Demšar, U., Buchin, K., Cagnacci, F., Safi, K., Speckmann, B., Van de Weghe, N., Weiskopf, D. and Weibel, R.** (2015). Analysis and visualisation of movement: an interdisciplinary review. *Movement Ecology* **3**, 5.
- Dendrinou, P. and Thorpe, J. P.** (1985). Effects of reduced salinity on growth and body composition in the European bass *Dicentrarchus labrax* (L.). *Aquaculture* **49**, 333–358.
- Derolez, V., Soudant, D., Malet, N., Chiantella, C., Richard, M., Abadie, E., Aliaume, C. and Bec, B.** (2020). Two decades of oligotrophication: Evidence for a phytoplankton community shift in the coastal lagoon of Thau (Mediterranean Sea, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **241**, 106810.
- Dingle, H. and Drake, V. A.** (2007). What Is Migration? *BioScience* **57**, 113–121.
- Donaldson, M. R., Hinch, S. G., Suski, C. D., Fisk, A. T., Heupel, M. R. and Cooke, S. J.** (2014). Making connections in aquatic ecosystems with acoustic telemetry monitoring. *Frontiers in Ecology and the Environment* **12**, 565–573.
- Dorenbosch, M., Verweij, M. C., Nagelkerken, I., Jiddawi, N. and van der Velde, G.** (2004). Homing and daytime tidal movements of juvenile snappers (lutjanidae) between shallow-water nursery habitats in Zanzibar, Western Indian Ocean. *Environmental Biology of Fishes* **70**, 203–209.
- Doyle, T. K., Haberlin, D., Clohessy, J., Bennison, A. and Jessopp, M.** (2017). Localised residence and inter-annual fidelity to coastal foraging areas may place sea bass at risk to local depletion. *Sci Rep* **7**, 45841.

- Driggers, W. B., Frazier, B. S., Adams, D. H., Ulrich, G. F., Jones, C. M., Hoffmayer, E. R. and Campbell, M. D.** (2014). Site fidelity of migratory bonnethead sharks *Sphyrna tiburo* (L. 1758) to specific estuaries in South Carolina, USA. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **459**, 61–69.
- Duarte de Paula Costa, M., Mills, M., Richardson, A. J., Fuller, R. A., Muelbert, J. H. and Possingham, H. P.** (2018). Efficiently enforcing artisanal fisheries to protect estuarine biodiversity. *Ecological Applications* **28**, 1450–1458.
- Dufour, V., Cantou, M. and Lecomte, F.** (2009). Identification of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) nursery areas in the north-western Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **89**, 1367–1374.
- Dülger, N., Kumlu, M., Türkmen, S., Ölçülü, A., Tufan Eroldoğan, O., Asuman Yılmaz, H. and Öçal, N.** (2012). Thermal tolerance of European Sea Bass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles acclimated to three temperature levels. *Journal of Thermal Biology* **37**, 79–82.
- Ekström, A., Brijs, J., Clark, T. D., Gräns, A., Jutfelt, F. and Sandblom, E.** (2016). Cardiac oxygen limitation during an acute thermal challenge in the European perch: effects of chronic environmental warming and experimental hyperoxia. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* **311**, R440–R449.
- Ekström, A., Axelsson, M., Gräns, A., Brijs, J. and Sandblom, E.** (2018). Importance of the coronary circulation for cardiac and metabolic performance in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Biology Letters* **14**, 20180063.
- Eliason, E. J. and Anttila, K.** (2017). 4 - Temperature and the cardiovascular system. In *Fish Physiology* (ed. Gamperl, A. K.), Gillis, T. E.), Farrell, A. P.), and Brauner, C. J.), pp. 235–297. Academic Press.
- Elliott, M. and Dewailly, F.** (1995). The structure and components of European estuarine fish assemblages. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* **29**, 397–417.
- Elliott, M. and Whitfield, A. K.** (2011). Challenging paradigms in estuarine ecology and management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **94**, 306–314.
- English, K. K., Koski, W. R., Sliwinski, C., Blakley, A., Cass, A. and Woodey, J. C.** (2005). Migration timing and river survival of late-run fraser river sockeye salmon estimated using radiotelemetry techniques. *Transactions of the American Fisheries Society* **134**, 1342–1365.
- Erisman, B. E., Allen, L. G., Claisse, J. T., Pondella, D. J., Miller, E. F. and Murray, J. H.** (2011). The illusion of plenty: hyperstability masks collapses in two recreational fisheries that target fish spawning aggregations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **68**, 1705–1716.

- Espinoza, M., Farrugia, T. J., Webber, D. M., Smith, F. and Lowe, C. G.** (2011). Testing a new acoustic telemetry technique to quantify long-term, fine-scale movements of aquatic animals. *Fisheries Research* **108**, 364–371.
- Everitt, B. S. and Hand, D. J.** (1981). Finite Mixture Distributions. London: Chapman and Hall.
- Fagan, W. F., Lutscher, F. and Schneider, K.** (2007). Population and community consequences of spatial subsidies derived from central-place foraging. *The American Naturalist* **170**, 902–915.
- FAO.** (2013). Fishery Information, data and statistics unit GFCM capture production 1970-2010. FISHSTAT J - *Universal software for fishery statistical time series*.
- FAO.** (2018). The state of world fisheries and aquaculture 2018 - meeting the sustainable development goals. Rome. Accessed at <http://www.fao.org/3/i9540en/I9540EN.pdf>.
- Farrell, A. P.** (2007). Tribute to P. L. Lutz: a message from the heart – why hypoxic bradycardia in fishes? *Journal of Experimental Biology* **210**, 1715–1725
- Farrell, A. P.** (2011). Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment. Academic press.
- Farrell, A. P. and Smith, F.** (2017). 4 - Cardiac form, function and physiology. In *Fish Physiology* (ed. Gamperl, A. K.), Gillis, T. E.), Farrell, A. P.), and Brauner, C. J.), pp. 155–264. Academic Press.
- Farrell, A. P., Hinch, S. G., Cooke, S. J., Patterson, D. A., Crossin, G. T., Lapointe, M., and Mathes, M. T.** In Press. Pacific salmon in hot water: applying aerobic scope models and biotelemetry to predict the success of spawning migrations. *Physiological and Biochemical Zoology*.
- Fateh, C., Lyamine, M. and Mostefa, B.** (2018). Reproductive cycle of the gilthead sea bream *Sparus aurata* Linnaeus, 1758 (Pisces Perciformes Sparidae) in the Gulf of Skikda (Algerian East coast). **7**.
- Feder, M. E., Bennett, A. F., and Huey, R. B.** (2000). Evolutionary physiology. Annual Review of Ecology and Systematics, **31** (1), 315-341.
- Feidantsis, K., Pörtner, H. O., Lazou, A., Kostoglou, B. and Michaelidis, B.** (2009). Metabolic and molecular stress responses of the gilthead seabream *Sparus aurata* during long-term exposure to increasing temperatures. *Mar Biol* **156**, 797–809.
- Folkedal, O., Fernö, A., Nederlof, M. A. J., Fosseidengen, J. E., Cerqueira, M., Olsen, R. E. and Nilsson, J.** (2018). Habituation and conditioning in gilthead sea bream (*Sparus aurata*): Effects of aversive stimuli, reward and social hierarchies. *Aquaculture Research* **49**, 335–340.

- Forman, R. T. T.** (1995). Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecol* **10**, 133–142.
- Frafjord, K. and Prestrud, P.** (1992). Home range and movements of arctic foxes *Alopex lagopus* in Svalbard. *Polar Biol* **12**, 519–526.
- Franco, A., Franzoi, P., Malavasi, S., Riccato, F., Torricelli, P. and Mainardi, D.** (2006). Use of shallow water habitats by fish assemblages in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **66**, 67–83.
- Franco, A., Franzoi, P. and Torricelli, P.** (2008). Structure and functioning of Mediterranean lagoon fish assemblages: A key for the identification of water body types. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **79**, 549–558.
- Froese, R., Pauly, D.** (2006) *Fish Base*. <http://www.fishbase.org>.
- Fry, F. E. J.** (1971). The effect of environmental factors on the physiology of fish. *Fish Physiology* 1–98.
- Garland Jr, T., and Carter, P. A.** (1994). Evolutionary physiology. Annual review of physiology, **56** (1), 579–621.
- Garrett, J. W. and Bennett, D. H.** (1995). seasonal movements of adult brown trout relative to temperature in a coolwater reservoir. *North American Journal of Fisheries Management* **15**, 480–487.
- Garside, E. T.** (1973). Ultimate upper lethal temperature of Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Can. J. Zool.* **51**, 898–900.
- Gautestad, A. O. and Mysterud, I.** (2005). Intrinsic scaling complexity in animal dispersion and abundance. *The American Naturalist* **165**, 44–55.
- Gesto, M., Zupa, W., Alfonso, S., Spedicato, M.T., Lembo, G. and Carbonara, P.** (2020) Using acoustic telemetry to assess behavioral responses to acute hypoxia and ammonia exposure in farmed rainbow trout of different competitive ability. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **230**, 105084.
- Gibbons, T. C., Rudman, S. M. and Schulte, P. M.** (2016). Responses to simulated winter conditions differ between threespine stickleback ecotypes. *Molecular Ecology* **25**, 764–775.
- Gillanders, B. M., Able, K. W., Brown, J. A., Eggleston, D. B. and Sheridan, P. F.** (2003). Evidence of connectivity between juvenile and adult habitats for mobile marine fauna: an important component of nurseries. *Marine Ecology Progress Series* **247**, 281–295.

- Gollock, M. J., Currie, S., Petersen, L. H. and Gamperl, A. K.** (2006). Cardiovascular and haematological responses of Atlantic cod (*Gadus morhua*) to acute temperature increase. *Journal of Experimental Biology* **209**, 2961–2970.
- Goossens, S., Wybouw, N., Van Leeuwen, T. and Bonte, D.** (2020). The physiology of movement. *Mov Ecol* **8**, 5.
- Graham, A. L. and Cooke, S. J.** (2008). The effects of noise disturbance from various recreational boating activities common to inland waters on the cardiac physiology of a freshwater fish, the largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **18**, 1315–1324.
- Green, J. A., Halsey, L. G., Wilson, R. P. and Frappell, P. B.** (2009). Estimating energy expenditure of animals using the accelerometry technique: activity, inactivity and comparison with the heart-rate technique. *Journal of Experimental Biology* **212**, 471–482.
- Greenwood, P. J.** (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* **28**, 1140–1162.
- GUELORGET, O. and PERTHUISOT, J.-P.** (1983). Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. Lab. Géol.-Ec. Norm. Super.*
- Hachim, M., Rouyer, T., Dutto, G., Kerzerho, V., Bernard, S., Bourjea, J. and McKenzie, D. J.** (2020). Oxygen uptake, heart rate and activities of locomotor muscles during a critical swimming speed protocol in the gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Journal of Fish Biology* **98**, 886–890.
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D’Agrosa, C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., Fox, H. E., et al.** (2008). A Global map of human impact on marine ecosystems. *Science* **319**, 948–952.
- Halsey, L. G., Killen, S. S., Clark, T. D., and Norin, T.** (2018). Exploring key issues of aerobic scope interpretation in ectotherms: absolute versus factorial. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **28**(2), 405–415.
- Hansen, E. A. and Closs, G. P.** (2005). Diel activity and home range size in relation to food supply in a drift-feeding stream fish. *Behavioral Ecology* **16**, 640–648.
- Hansson, L.-A. and Åkesson, S.** (2014). *Animal Movement Across Scales*. Oxford University Press.
- Harzallah, A. and Chapelle, A.** (2002). Contribution of climate variability to occurrences of anoxic crises ‘malaïgues’ in the Thau lagoon (southern France). *Oceanologica Acta* **25**, 79–86.
- Hawkes, L. A., Broderick, A. C., Godfrey, M. H. and Godley, B. J.** (2009). Climate change and marine turtles. *Endangered Species Research* **7**, 137–154.

- Hayden, T. A., Holbrook, C. M., Fielder, D. G., Vandergoot, C. S., Bergstedt, R. A., Dettmers, J. M., Krueger, C. C. and Cooke, S. J.** (2014). Acoustic telemetry reveals large-scale migration patterns of walleye in lake huron. *PLOS ONE* **9**, e114833.
- Hayne, D. W.** (1949). Calculation of size of home range. *Journal of mammalogy*, **30**(1), 1-18.
- Hays, G. C.** (2000). The implications of variable remigration intervals for the assessment of population size in marine turtles. *Journal of Theoretical Biology* **206**, 221–227.
- Heape, W., and Marshall, F. H. A.** (1931). Emigration, migration and nomadism. Periodicals Service Company.
- Heffernan, J. B., Soranno, P. A., Angilletta Jr, M. J., Buckley, L. B., Gruner, D. S., Keitt, T. H., and Weathers, K. C.** (2014). Macrosystems ecology: understanding ecological patterns and processes at continental scales. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **12**(1), 5-14.
- Helfman, G. S.** (1986). Diel distribution and activity of american eels (*Anguilla rostrata*) in a cave-spring. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**, 1595–1605.
- Henderson, P. A., Seaby, R. M. H. and Somes, J. R.** (2011). Community level response to climate change: The long-term study of the fish and crustacean community of the Bristol Channel. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **400**, 78–89.
- Henninger, J., Krahe, R., Sinz, F. and Benda, J.** (2020). Tracking activity patterns of a multispecies community of gymnotiform weakly electric fish in their neotropical habitat without tagging. *Journal of Experimental Biology* **223**,.
- Hernández, J. M., Gasca-Leyva, E., León, C. J. and Vergara, J. M.** (2003). A growth model for gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Ecological Modelling* **165**, 265–283.
- Heupel, M. R. and Webber, D. M.** (2012). Trends in acoustic tracking: Where are the fish going and how will we follow them? *American Fisheries Society Symposium*.
- Heupel, M. R., Semmens, J. M., Hobday, A. J., Heupel, M. R., Semmens, J. M. and Hobday, A. J.** (2006). Automated acoustic tracking of aquatic animals: scales, design and deployment of listening station arrays. *Mar. Freshwater Res.* **57**, 1–13.
- Hinch, S., Cooke, S., Healey, M. and Farrell, A.** (2006). Behavioural physiology of fish migrations: salmon as a model approach.
- Hodgson, S. and Quinn, T. P.** (2002). The timing of adult sockeye salmon migration into fresh water: adaptations by populations to prevailing thermal regimes. *Can. J. Zool.* **80**, 542–555.

- Hothorn, T., Bretz, F. and Westfall, P.** (2008). Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* **50**, 346–363.
- Huey, R. B., Kearney, M. R., Krockenberger, A., Holtum, J. A., Jess, M., and Williams, S. E.** (2012). Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **367** (1596), 1665-1679.
- Hunter, E., Metcalfe, J. D. and Reynolds, J. D.** (2003). Migration route and spawning area fidelity by North Sea plaice. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270**, 2097–2103.
- Hurst, T. P.** (2007). Causes and consequences of winter mortality in fishes. *Journal of Fish Biology* **71**, 315–345.
- Hussey, N. E., Kessel, S. T., Aarestrup, K., Cooke, S. J., Cowley, P. D., Fisk, A. T., Harcourt, R. G., Holland, K. N., Iverson, S. J., Kocik, J. F., et al.** (2015). Aquatic animal telemetry: A panoramic window into the underwater world. *Science* **348**, 1255642.
- Ibáñez, A. L. and Gutiérrez Benítez, O.** (2004). Climate variables and spawning migrations of the striped mullet and white mullet in the north-western area of the Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology* **65**, 822–831.
- Ibarz, A., Fernández-Borràs, J., Blasco, J., Gallardo, M. A. and Sánchez, J.** (2003). Oxygen consumption and feeding rates of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) reveal lack of acclimation to cold. *Fish Physiol Biochem* **29**, 313–321.
- Isnard, E., Tournois, J., McKenzie, D. J., Ferraton, F., Bodin, N., Aliaume, C. and Darnaude, A. M.** (2015). Getting a good start in life? a comparative analysis of the quality of lagoons as juvenile habitats for the gilthead seabream *Sparus aurata* in the Gulf of Lions. *Estuaries and Coasts* **38**, 1937–1950.
- Jachowski, D. S., Slotow, R. and Millsaugh, J. J.** (2012). Physiological stress and refuge behavior by african elephants. *PLOS ONE* **7**, e31818.
- Jadot, C., Ovidio, M. and Voss, J.** (2002). Diel activity of *Sarpa salpa* (Sparidae) by ultrasonic telemetry in a *Posidonia oceanica* meadow of Corsica (Mediterranean Sea). *Aquatic Living Resources* **15**, 343–350.
- Jadot, C., Donnay, A., Acolas, M. L., Cornet, Y. and Bégout Anras, M. L.** (2006). Activity patterns, home-range size, and habitat utilization of *Sarpa salpa* (Teleostei: Sparidae) in the Mediterranean Sea. *ICES Journal of Marine Science* **63**, 128–139.

- Jakobsson, S.** (1988). Territorial fidelity of willow warbler (*Phylloscopus trochilus*) males and success in competition over territories. *Behav Ecol Sociobiol* **22**, 79–84.
- Jeltsch, F., Bonte, D., Pe'er, G., Reineking, B., Leimgruber, P., Balkenhol, N., Schröder, B., Buchmann, C. M., Mueller, T., Blaum, N., et al.** (2013). Integrating movement ecology with biodiversity research - exploring new avenues to address spatiotemporal biodiversity dynamics. *Movement Ecology* **1**, 6.
- Jenni, L. and Kéry, M.** (2003). Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270**, 1467–1471.
- Johansen, J. L., Messmer, V., Coker, D. J., Hoey, A. S. and Pratchett, M. S.** (2014). Increasing ocean temperatures reduce activity patterns of a large commercially important coral reef fish. *Glob Change Biol* **20**, 1067–1074.
- Jones, N. E. and Petreman, I. C.** (2015). Environmental influences on fish migration in a hydropeaking river. *River Research and Applications* **31**, 1109–1118.
- Jonsson, B. and Gravem, F. R.** (1985). Use of space and food by resident and migrant brown trout, *Salmo trutta*. *Environ Biol Fish* **14**, 281–293.
- Jorgensen, S. J., Reeb, C. A., Chapple, T. K., Anderson, S., Perle, C., Van Sommeran, S. R., Fritz-Cope, C., Brown, A. C., Klimley, A. P. and Block, B. A.** (2010). Philopatry and migration of Pacific white sharks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **277**, 679–688.
- Kara, M.** (1997). Cycle sexuel et fécondité du loup *Dicentrarchus labrax* (Poisson Moronidé) du golfe d'Annaba.
- Kara, M. H. and Quignard, J.-P.** (2018a). *Les poissons des lagunes et des estuaires de Méditerranée 3A: Les poissons migrants*. ISTE Group.
- Kara, M. H. and Quignard, J.-P.** (2018b). *Les poissons des lagunes et des estuaires de Méditerranée 3B: Les poissons migrants*. ISTE Group.
- Karplus, I., Popper, D. and Goldan, O.** (2000). The effect of food competition and relative size of group members on growth of juvenile gilthead sea bream, *Sparus aurata*. *Fish Physiology and Biochemistry* **22**, 119–123.
- Katselis, G., Koukou, K., Dimitriou, E. and Koutsikopoulos, C.** (2007). Short-term seaward fish migration in the Messolonghi–Etoliko lagoons (Western Greek coast) in relation to climatic variables and the lunar cycle. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **73**, 571–582.

- Kays, R., Crofoot, M. C., Jetz, W. and Wikelski, M.** (2015). Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science* **348**, aaa2478.
- Keefer, M. L., Moser, Mary. L., Boggs, C. T., Daigle, W. R. and Peery, C. A.** (2009). Variability in migration timing of adult Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) in the Columbia River, U.S.A. *Environ Biol Fish* **85**, 253–264.
- Kendall, B. E. and Fox, G. A.** (1998). Spatial structure, environmental heterogeneity, and population dynamics: analysis of the coupled logistic map. *Theoretical Population Biology* **54**, 11–37.
- Kenkre, V. M., Giuggioli, L., Abramson, G. and Camelo-Neto, G.** (2007). Theory of hantavirus infection spread incorporating localized adult and itinerant juvenile mice. *Eur. Phys. J. B* **55**, 461.
- Kennish, M. J. and Paerl, H. W.** (2010). *Coastal Lagoons: Critical Habitats of Environmental Change*. CRC Press.
- Killen, S. S.** (2014). Growth trajectory influences temperature preference in fish through an effect on metabolic rate. *Journal of Animal Ecology* **83**, 1513–1522.
- Kissil, G. W., Lupatsch, I., Elizur, A. and Zohar, Y.** (2001). Long photoperiod delayed spawning and increased somatic growth in gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Aquaculture* **200**, 363–379.
- Kır, M.** (2020). Thermal tolerance and standard metabolic rate of juvenile gilthead seabream (*Sparus aurata*) acclimated to four temperatures. *Journal of Thermal Biology* **93**, 102739.
- Kır, M., and Demirci, Ö.** (2018). Thermal tolerance and standard metabolic rate of juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*, Linnaeus, 1758) acclimated to four temperatures. *Journal of thermal biology*, **78**, 209-213.
- Knoppers, B.** (1994). Chapter 9 aquatic primary production in coastal lagoons. In *Elsevier Oceanography Series* (ed. Kjerfve, B.), pp. 243–286. Elsevier.
- Largier, J. L.** (1993). Estuarine fronts: How important are they? *Estuaries* **16**, 1–11.
- Lasserre, G.** (1976). *Dynamique des populations ichthyologiques lagunaires; application a Sparus aurata L.* Montpellier (France) Academie de Montpellier, Univ. des Sciences et Techniques du Languedoc.
- Lea, J. S. E., Humphries, N. E., von Brandis, R. G., Clarke, C. R. and Sims, D. W.** (2016). Acoustic telemetry and network analysis reveal the space use of multiple reef predators and enhance marine protected area design. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **283**, 20160717.
- Lee, C. G., Farrell, A. P., Lotto, A., MacNutt, M. J., Hinch, S. G., and Healey, M. C.** (2003). The effect of temperature on swimming performance and oxygen consumption in adult sockeye

- (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon stocks. *Journal of Experimental Biology*, **206** (18), 3239-3251.
- Lehodey, P., Alheit, J., Barange, M., Baumgartner, T., Beaugrand, G., Drinkwater, K., Fromentin, J.-M., Hare, S. R., Ottersen, G., Perry, R. I., et al.** (2006). Climate variability, fish, and fisheries. *Journal of Climate* **19**, 5009–5030.
- Lennox, R. J., Chapman, J. M., Souliere, C. M., Tudorache, C., Wikelski, M., Metcalfe, J. D. and Cooke, S. J.** (2016). Conservation physiology of animal migration. *Conservation Physiology* **4**,.
- Le Quesne, W. J., and Pinnegar, J. K.** (2012). The potential impacts of ocean acidification: scaling from physiology to fisheries. *Fish and Fisheries*, **13** (3), 333-344.
- Lett, C., Barrier, N., Ourmières, Y., Petit, C., Labonne, M., Bourjea, J. and Darnaude, A. M.** (2019). Modeling larval dispersal for the gilthead seabream in the northwestern Mediterranean Sea. *Marine Environmental Research* **152**, 104781.
- Lewis, M. A. and Murray, J. D.** (1993). Modelling territoriality and wolf–deer interactions. *Nature* **366**, 738–740.
- Libosvasky, J. and Darrag, A. H. A.** (1975). Fishing success and weather conditions in winter at Borullus lake [Egypt]. *Zoologicke Listy (Czechoslovakia)*.
- Lloyd, M. J., Metaxas, A. and deYoung, B.** (2012). Patterns in vertical distribution and their potential effects on transport of larval benthic invertebrates in a shallow embayment. *Marine Ecology Progress Series* **469**, 37–52.
- Lo Bianco, S.** (1909). Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*. **8**, 385–440.
- Loher, T.** (2008). Homing and summer feeding site fidelity of Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) in the Gulf of Alaska, established using satellite-transmitting archival tags. *Fisheries Research* **92**, 63–69.
- López-Sepulcre, A. and Kokko, H.** (2005). Territorial defense, territory size, and population regulation. *The American Naturalist* **166**, 317–325.
- Low, R. M.** (1971). Interspecific territoriality in a pomacentrid reef fish, *Pomacentrus Flavicauda* whitley. *Ecology* **52**, 648–654.
- Lowerre-Barbieri, S. K., Kays, R., Thorson, J. T. and Wikelski, M.** (2019). The ocean’s movescape: fisheries management in the bio-logging decade (2018–2028). *ICES Journal of Marine Science* **76**, 477–488.

- Lucas, M. C. and Batley, E.** (1996). Seasonal movements and behaviour of adult barbel *Barbus barbus*, a riverine cyprinid fish: implications for river management. *Journal of Applied Ecology* **33**, 1345–1358.
- Lucas, M. C., Priede, I. G., Armstrong, J. D., Gindy, A. N. Z. and De Vera, L.** (1991). Direct measurements of metabolism, activity and feeding behaviour of pike, *Esox Zucius* L., in the wild, by the use of heart rate telemetry. *Journal of Fish Biology* **39**, 325–345.
- Lucas, M. C., Johnstone, A. D. F. and Priede, I. G.** (1993). Use of physiological telemetry as a method of estimating metabolism of fish in the natural environment. *Transactions of the American Fisheries Society* **122**, 822–833.
- Lund, S. G., Caissie, D., Cunjak, R. A., Vijayan, M. M. and Tufts, B. L.** (2002). The effects of environmental heat stress on heat-shock mRNA and protein expression in Miramichi Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59**, 1553–1562.
- Lupatsch, I., Kissil, G. W. and Sklan, D.** (2003). Comparison of energy and protein efficiency among three fish species gilthead sea bream (*Sparus aurata*), European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and white grouper (*Epinephelus aeneus*): energy expenditure for protein and lipid deposition. *Aquaculture* **225**, 175–189.
- Lutterschmidt, W. I. and Hutchison, V. H.** (1997). The critical thermal maximum: history and critique. *Can. J. Zool.* **75**, 1561–1574.
- Madeira, D., Vinagre, C., Costa, P. M. and Diniz, M. S.** (2014). Histopathological alterations, physiological limits, and molecular changes of juvenile *Sparus aurata* in response to thermal stress. *Marine Ecology Progress Series* **505**, 253–266.
- Magnuson, J. J., Crowder, L. B. and Medvick, P. A.** (1979). Temperature as an ecological resource. *American Zoologist* **19**, 331–343.
- Mahé, K., Evano, H., Mille, T., Muths, D. and Bourjea, J.** (2016). Otolith shape as a valuable tool to evaluate the stock structure of swordfish *Xiphias gladius* in the Indian Ocean. *African Journal of Marine Science* **38**, 457–464.
- March, D., Palmer, M., Alós, J., Grau, A. and Cardona, F.** (2010). Short-term residence, home range size and diel patterns of the painted comber *Serranus scriba* in a temperate marine reserve. *Marine Ecology Progress Series* **400**, 195–206.
- Martins, J., Almada, F., Gonçalves, A., Duarte-Coelho, P. and Jorge, P. E.** (2017). Home sweet home: evidence for nest-fidelity in the rocky intertidal fish, the shanny *Lipophrys pholis*. *Journal of Fish Biology* **90**, 156–166.

- Mather, M., Finn, J., Ferry, K., Deegan, L. and Nelson, G.** (2009). Use of non-natal estuaries by migratory striped bass (*Morone saxatilis*) in summer. *Fishery Bulletin- National Oceanic and Atmospheric Administration* **107**, 329–338.
- Mayer, P., Estruch, V., Blasco, J. and Jover, M.** (2008). Predicting the growth of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) farmed in marine cages under real production conditions using temperature- and time-dependent models. *Aquaculture Research* **39**, 1046–1052.
- McClelland, J. W. and Valiela, I.** (1998). Linking nitrogen in estuarine producers to land-derived sources. *Limnology and Oceanography* **43**, 577–585.
- McCormick, S. D., Hansen, L. P., Quinn, T. P. and Saunders, R. L.** (1998). Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**, 77–92.
- McEwen, B. S. and Wingfield, J. C.** (2003). The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Hormones and Behavior* **43**, 2–15.
- McIntyre, T.** (2014). Trends in tagging of marine mammals: a review of marine mammal biologging studies. *African Journal of Marine Science* **36**, 409–422.
- McKenzie, D. J.** (2011). Swimming and other activities | Energetics of Fish Swimming. In *Encyclopedia of Fish Physiology*, pp. 1636–1644. Elsevier.
- McKenzie, D. J., Pedersen, P. B. and Jokumsen, A.** (2007). Aspects of respiratory physiology and energetics in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) families with different size-at-age and condition factor. *Aquaculture* **263**, 280–294.
- McKenzie, D. J., Zhang, Y., Eliason, E. J., Schulte, P. M., Claireaux, G., Blasco, F. R., Nati, J. J. H. and Farrell, A. P.** (2021). Intraspecific variation in tolerance of warming in fishes. *Journal of Fish Biology* **98**, 1536–1555.
- McMichael, G. A., Eppard, M. B., Carlson, T. J., Carter, J. A., Ebberts, B. D., Brown, R. S., Weiland, M., Ploskey, G. R., Harnish, R. A. and Deng, Z. D.** (2010). The juvenile salmon acoustic telemetry system: a new tool. *Fisheries* **35**, 9–22.
- Mehanna, S. F.** (2007). A preliminary assessment and management of gilthead bream *Sparus aurata* in the port said fishery, the Southeastern Mediterranean, Egypt. 8.
- Mehanna, S. F.** (2010). Population dynamics and fisheries regulations for the european seabass *dicentrarchus labrax* (moronidae) at bardawil lagoon, egypt. 12.
- Mercier, L., Panfili, J., Paillon, C., N'diaye, A., Mouillot, D. and Darnaude, A. M.** (2011). Otolith reading and multi-model inference for improved estimation of age and growth in the gilthead seabream *Sparus aurata* (L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **92**, 534–545.

- Mercier, L., Mouillot, D., Bruguier, O., Vigliola, L. and Darnaude, A. M.** (2012). Multi-element otolith fingerprints unravel sea–lagoon lifetime migrations of gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Marine Ecology Progress Series* **444**, 175–194.
- Metzger, N. and Zare, R. N.** (1999). Interdisciplinary research: from belief to reality. *Science* **283**, 642–643.
- Meyer, C. G., Papastamatiou, Y. P. and Clark, T. B.** (2010). Differential movement patterns and site fidelity among trophic groups of reef fishes in a Hawaiian marine protected area. *Mar Biol* **157**, 1499–1511.
- Mignucci, A., Bourjea, J., Forget, F., Allal, H., Dutto, G., Gasset, E. and McKenzie, D. J.** (2021). Cardiac and behavioural responses to hypoxia and warming in free-swimming gilthead seabream, *Sparus aurata*. *Journal of Experimental Biology* **224**,.
- Milardi, M., Gavioli, A., Lanzoni, M., Fano, E. A. and Castaldelli, G.** (2019). Meteorological factors influence marine and resident fish movements in a brackish lagoon. *Aquat Ecol* **53**, 251–263.
- Millet, B. and Guelorget, O.** (1994). Spatial and seasonal variability in the relationships between benthic communities and physical environment in a lagoon ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* **108**, 161–174.
- Milner-Gulland, E. J., Fryxell, J. M. and Sinclair, A. R. E.** (2011). *Animal Migration: A Synthesis*. Oxford University Press.
- Miranda, M., Silva, A. C. and Stoddard, P. K.** (2008). Use of space as an indicator of social behavior and breeding systems in the gymnotiform electric fish *Brachyhypopomus pinnicaudatus*. *Environ Biol Fish* **83**, 379–389.
- Moorcroft, P. R., Lewis, M. A. and Crabtree, R. L.** (2006). Mechanistic home range models capture spatial patterns and dynamics of coyote territories in Yellowstone. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **273**, 1651–1659.
- Morales, J. M., Moorcroft, P. R., Matthiopoulos, J., Frair, J. L., Kie, J. G., Powell, R. A., Merrill, E. H. and Haydon, D. T.** (2010). Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**, 2289–2301.
- Morat, F.** (2011). Influence des apports rhodaniens sur les traits d’histoires de vie de la sole commune (*Solea Solea*) : apports de l’analyse structurale et minéralogique des otolithes.
- Mohr, C. O.** (1947). Table of equivalent populations of North American mammals. *Am. Midland Nat.* **37**:223-249.

- Morretti, A. and Nations, F. and A. O. of the U.** (1999). *Manual on Hatchery Production of Seabass and Gilthead Seabream*. Food & Agriculture Org.
- Morse, D. H. and Fritz, R. S.** (1987). The consequences of foraging for reproductive success. In *Foraging Behavior* (ed. Kamil, A. C.), Krebs, J. R.), and Pulliam, H. R.), pp. 443–455. Boston, MA: Springer US.
- Mouillot, D., Gaillard, S., Aliaume, C., Verlaque, M., Belsher, T., Troussellier, M. and Do Chi, T.** (2005). Ability of taxonomic diversity indices to discriminate coastal lagoon environments based on macrophyte communities. *Ecological Indicators* **5**, 1–17.
- Mouillot, D., Parravicini, V., Bellwood, D. R., Leprieur, F., Huang, D., Cowman, P. F., Albouy, C., Hughes, T. P., Thuiller, W. and Guilhaumon, F.** (2016). Global marine protected areas do not secure the evolutionary history of tropical corals and fishes. *Nat Commun* **7**, 10359.
- Muller, C., Childs, A.-R., Duncan, M. I., Skeeles, M. R., James, N. C., van der Walt, K.-A., Winkler, A. C. and Potts, W. M.** (2020). Implantation, orientation and validation of a commercially produced heart-rate logger for use in a perciform teleost fish. *Conservation Physiology* **8**,.
- Muller-Feuga, A.** (1990). Modélisation de la croissance des poissons en élevage.
- Nash, K. L., Graham, N. A. J. and Bellwood, D. R.** (2013). Fish foraging patterns, vulnerability to fishing, and implications for the management of ecosystem function across scales. *Ecological Applications* **23**, 1632–1644.
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D. and Smouse, P. E.** (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *PNAS* **105**, 19052–19059.
- Nay, T. J., Johansen, J. L., Habary, A., Steffensen, J. F. and Rummer, J. L.** (2015). Behavioural thermoregulation in a temperature-sensitive coral reef fish, the five-lined cardinalfish (*Cheilodipterus quinquelineatus*). *Coral Reefs* **34**, 1261–1265.
- Neill, W. H., Magnuson, J. J. and Chipman, G. G.** (1972). Behavioral thermoregulation by fishes: a new experimental approach. *Science* **176**, 1443–1445.
- Newton, A. and Weichselgartner, J.** (2014). Hotspots of coastal vulnerability: A DPSIR analysis to find societal pathways and responses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **140**, 123–133..
- Newton, A., Icely, J., Cristina, S., Brito, A., Cardoso, A. C., Colijn, F., Riva, S. D., Gertz, F., Hansen, J. W., Holmer, M., et al.** (2014). An overview of ecological status, vulnerability and

- future perspectives of European large shallow, semi-enclosed coastal systems, lagoons and transitional waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **140**, 95–122.
- Nikolsky, G. V.** (1963). The ecology of fishes. 6. ed. London, Academic Press, 353p.
- Noda, T., Wada, T., Mitamura, H., Kume, M., Komaki, T., Fujita, T., Sato, T., Narita, K., Yamada, M., Matsumoto, A., et al.** (2021). Migration, residence and habitat utilisation by wild and cultured Japanese eels (*Anguilla japonica*) in a shallow brackish lagoon and inflowing rivers using acoustic telemetry. *Journal of Fish Biology* **98**, 507–525.
- Nyboer, E. A. and Chapman, L. J.** (2013). Movement and home range of introduced Nile perch (*Lates niloticus*) in Lake Nabugabo, Uganda: Implications for ecological divergence and fisheries management. *Fisheries Research* **137**, 18–29.
- O'Brien, P. H.** (1984). Feral goat home range: Influence of social class and environmental variables. *Applied Animal Behaviour Science* **12**, 373–385.
- O'Connor, K. I., Metcalfe, N. B. and Taylor, A. C.** (2000). Familiarity influences body darkening in territorial disputes between juvenile salmon. *Animal Behaviour* **59**, 1095–1101.
- Olsson, O. and Brown, J. S.** (2010). Smart, smarter, smartest: foraging information states and coexistence. *Oikos* **119**, 292–303.
- Oren, O. H.** (1981). Aquaculture of Grey Mullet. CUP Archive.
- Osgood, G. J. and Baum, J. K.** (2015). Reef sharks: recent advances in ecological understanding to inform conservation. *Journal of Fish Biology* **87**, 1489–1523.
- Papadakis, V. M., Glaropoulos, A., Alvanopoulou, M. and Kentouri, M.** (2016). A behavioural approach of dominance establishment in tank-held sea bream (*Sparus aurata* L.) under different feeding conditions. *Aquaculture Research* **47**, 4015–4023.
- Pasarić, M. and Orlić, M.** (2001). Long-term meteorological preconditioning of the North Adriatic coastal floods. *Continental Shelf Research* **21**, 263–278.
- Pauly, D. and Yáñez-Arancibia, A.** (1994). Chapter 13 Fisheries in coastal lagoons. In *Elsevier Oceanography Series* (ed. Kjerfve, B.), pp. 377–399. Elsevier.
- Pawson, M. G. and Pickett, G. D.** (1996). The annual pattern of condition and maturity in bass, *Dicentrarchus Labrax*, in waters around England and Wales. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **76**, 107–125.

- Pawson, M. G., Pickett, G. D., Leballeur, J., Brown, M. and Fritsch, M.** (2007). Migrations, fishery interactions, and management units of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) in Northwest Europe. *ICES Journal of Marine Science* **64**, 332–345.
- Payne, N. L., Gillanders, B. M., Webber, D. M. and Semmens, J. M.** (2010). Interpreting diel activity patterns from acoustic telemetry: the need for controls. *Marine Ecology Progress Series* **419**, 295–301.
- Pendoley, K. L., Schofield, G., Whittock, P. A., Ierodiaconou, D. and Hays, G. C.** (2014). Protected species use of a coastal marine migratory corridor connecting marine protected areas. *Mar Biol* **161**, 1455–1466.
- Penney, C. M., Nash, G. W. and Gamperl, A. K.** (2014). Cardiorespiratory responses of seawater-acclimated adult Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) to an acute temperature increase. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **71**, 1096–1105.
- Peres, H. and Oliva-Teles, A.** (1999). Effect of dietary lipid level on growth performance and feed utilization by European sea bass juveniles (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture* **179**, 325–334.
- Pérez-Ruzafa, A. and Marcos, C.** (2011). Coastal lagoons: “transitional ecosystems” between transitional and coastal waters. *J Coast Conserv* **15**, 369–392.
- Person-Le Ruyet, J., Mahé, K., Le Bayon, N. and Le Delliou, H.** (2004). Effects of temperature on growth and metabolism in a Mediterranean population of European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture* **237**, 269–280.
- Phillipson, J., Lowe, P. and Bullock, J. M.** (2009). Navigating the social sciences: interdisciplinarity and ecology. *Journal of Applied Ecology* **46**, 261–264.
- Phiri, H. and Shirakihara, K.** (1999). Distribution and seasonal movement of pelagic fish in southern Lake Tanganyika. *Fisheries Research* **41**, 63–71.
- Pickett, G. D., Kelley, D. F. and Pawson, M. G.** (2004). The patterns of recruitment of sea bass, *Dicentrarchus labrax* L. from nursery areas in England and Wales and implications for fisheries management. *Fisheries Research* **68**, 329–342.
- Pickett, G. D. and Pawson, M. G.** (1994). Sea bass: biology (Vol. 12). Springer Science & Business Media.
- Piper, W. H.** (2011). Making habitat selection more “familiar”: a review. *Behav Ecol Sociobiol* **65**, 1329–1351.
- Pita, P. and Freire, J.** (2011). Movements of three large coastal predatory fishes in the northeast Atlantic: a preliminary telemetry study.

- Pita, C., Gamito, S. and Erzini, K.** (2002). Feeding habits of the gilthead seabream (*Sparus aurata*) from the Ria Formosa (southern Portugal) as compared to the black seabream (*Spondylusoma cantharus*) and the annular seabream (*Diplodus annularis*). *Journal of Applied Ichthyology* **18**, 81–86.
- Pörtner, H. O. and Farrell, A. P.** (2008). Physiology and climate change. *Science* **322**, 690–692.
- Pörtner, H. O., and Peck, M. A.** (2010). Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding. *Journal of fish biology*, **77** (8), 1745-1779.
- Powell, R. A. and Mitchell, M. S.** (2012). What is a home range? *Journal of Mammalogy* **93**, 948–958.
- Power, G., Brown, R. S. and Imhof, J. G.** (1999). Groundwater and fish—insights from northern North America. *Hydrological Processes* **13**, 401–422.
- Prystay, T. S., Eliason, E. J., Lawrence, M. J., Dick, M., Brownscombe, J. W., Patterson, D. A., Crossin, G. T., Hinch, S. G. and Cooke, S. J.** (2017). The influence of water temperature on sockeye salmon heart rate recovery following simulated fisheries interactions. *Conservation Physiology* **5**,.
- Pusceddu, A., Dell’Anno, A., Danovaro, R., Manini, E., Sara, G. and Fabiano, M.** (2003). Enzymatically hydrolyzable protein and carbohydrate sedimentary pools as indicators of the trophic state of detritus sink systems: A case study in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuaries* **26**, 641–650.
- Putman, N.** (2018). Marine migrations. *Current Biology* **28**, R972–R976.
- Quignard, J., Wai, R. and Vianet, R.** (1984). Les poissons de l’étang de mauguio (Hérault, France) inventaire, structure du peuplement, croissance et polymorphisme des tailles. 12.
- Quinn, T. P. and Ogden, J. C.** (1984). Field evidence of compass orientation in migrating juvenile grunts (Haemulidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **81**, 181–192.
- R. C. Team,** (2019). R: A language and environment for statistical computing.
- Rafail, S. Z.** (1971). A new growth model for fishes and the estimation of optimum age of fish populations. *Mar. Biol.* **10**, 13–21.
- Ramenofsky, M. and Wingfield, J. C.** (2007). Regulation of migration. *BioScience* **57**, 135–143.
- Randall, D. J., Mense, D. and Boutilier, R. G.** (1987). The effects of burst swimming on aerobic swimming in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Marine Behaviour and Physiology* **13**, 77–88.

- Randall, C. F., Bromage, N. R., Thorpe, J. E., Miles, M. S. and Muir, J. S.** (1995). Melatonin rhythms in atlantic salmon (*Salmo salar*) maintained under natural and out-of-phase photoperiods. *General and Comparative Endocrinology* **98**, 73–86.
- Rasmussen, K., Palacios, D. M., Calambokidis, J., Saborío, M. T., Dalla Rosa, L., Secchi, E. R., Steiger, G. H., Allen, J. M. and Stone, G. S.** (2007). Southern Hemisphere humpback whales wintering off Central America: insights from water temperature into the longest mammalian migration. *Biology Letters* **3**, 302–305.
- Ray, G. C.** (2005). Connectivities of estuarine fishes to the coastal realm. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **64**, 18–32.
- Raymond, B., Lea, M.-A., Patterson, T., Andrews-Goff, V., Sharples, R., Charrassin, J.-B., Cottin, M., Emmerson, L., Gales, N., Gales, R., et al.** (2014). Important marine habitat off east Antarctica revealed by two decades of multi-species predator tracking. *Ecography* **38**,.
- Reyier, E. A., Lowers, R. H., Scheidt, D. M. and Adams, D. H.** (2011). Movement patterns of adult red drum, *Sciaenops ocellatus*, in shallow Florida lagoons as inferred through autonomous acoustic telemetry. *Environ Biol Fish* **90**, 343–360.
- Rhodes, J. R., McAlpine, C. A., Lunney, D. and Possingham, H. P.** (2005). A spatially explicit habitat selection model incorporating home range behavior. *Ecology* **86**, 1199–1205.
- Rhoten, D. and Parker, A.** (2004). Risks and rewards of an interdisciplinary research path. *Science* **306**, 2046–2046.
- Rich, H. B., Carlson, S. M., Chasco, B. E., Briggs, K. C. and Quinn, T. P.** (2006). Movements of male sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, on spawning grounds: effects of in-stream residence, density and body size. *Animal Behaviour* **71**, 971–981.
- Richard, M., Forget, F., Mignucci, A., Mortreux, S., Gall, P. L., Callier, M. D., Weise, A. M., McKindsey, C. W. and Bourjea, J.** (2020). Farmed bivalve loss due to seabream predation in the French Mediterranean Prévost Lagoon. *Aquaculture Environment Interactions* **12**, 529–540.
- Richardson, W. J.** (1990). Timing of bird migration in relation to weather: updated review. In *Bird Migration* (ed. Gwinner, E.), pp. 78–101. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Rijnsdorp, A. D., Peck, M. A., Engelhard, G. H., Möllmann, C., and Pinnegar, J. K.** (2009). Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES journal of marine science*, **66** (7), 1570-1583.
- Robichaud, D. and Rose, G. A.** (2001). Multiyear homing of Atlantic cod to a spawning ground. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **58**, 2325–2329.

- Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P. and Le Pape, O.** (2010). Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe). *Journal of Sea Research* **64**, 34–44.
- Rodgers, G. G.** (2016). Climate change in a stable thermal environment: effects on the performance and life history of coral reef fish.
- Romero, L. M.** (2004). Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology & Evolution* **19**, 249–255.
- Romero, M. L. and Butler, L. K.** (2007). Endocrinology of Stress. *International Journal of Comparative Psychology* **20**,.
- Ropert-Coudert, Y. and Wilson, R. P.** (2005). Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. *Frontiers in Ecology and the Environment* **3**, 437–444.
- Rosecchi, E.** (1985). L'alimentation de *Diplodus annualris*, *Diplodus sargus*, *Diplodus vulgaris* et *Sparus aurata* (Pisces, Sparidae) dans le golfe du Lion et les lagunes littorales. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* **49**, 125–141.
- Lenth, R. V.** (2021). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.6.1. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Sabatier, P., Dezileau, L., Barbier, M., Raynal, O., Lofi, J., Briqueu, L., Condomines, M., Bouchette, F., Certain, R., Van Grafenstein, U., et al.** (2010). Late-Holocene evolution of a coastal lagoon in the Gulf of Lions (South of France). *Bulletin de la Société Géologique de France* **181**, 27–36.
- Sacchi, C. F., Bianchi, C. N., Morri, C. and Ambrogi, A. O.** (1985). Biogeographie des lagunes côtières nord-adriatiques. 4.
- Sadovy de Mitcheson, Y., Craig, M. T., Bertoncini, A. A., Carpenter, K. E., Cheung, W. W. L., Choat, J. H., Cornish, A. S., Fennessy, S. T., Ferreira, B. P., Heemstra, P. C., et al.** (2013). Fishing groupers towards extinction: a global assessment of threats and extinction risks in a billion dollar fishery. *Fish and Fisheries* **14**, 119–136.
- Sahinyilmaz, M.** (2017). Evaluation of protein levels in diets for salema porgy (*Sarpa salpa*) juveniles, a new candidate species for the Mediterranean aquaculture. *JFNS* **5**, 107.
- Samuel, M. D., Pierce, D. J. and Garton, E. O.** (1985). Identifying areas of concentrated use within the home range. *Journal of Animal Ecology* **54**, 711–719.

- Sandblom, E., Clark, T. D., Gräns, A., Ekström, A., Brijs, J., Sundström, L. F., Odelström, A., Adill, A., Aho, T. and Jutfelt, F.** (2016). Physiological constraints to climate warming in fish follow principles of plastic floors and concrete ceilings. *Nat Commun* **7**, 11447.
- Sará, G.** (2009). Variation of suspended and sedimentary organic matter with depth in shallow coastal waters. *Wetlands* **29**, 1234–1242.
- Scheiner, S. M.** (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**, 35–68.
- Schoener, T. W.** (1981). An empirically based estimate of home range. *Theoretical Population Biology*, **20**(3), 281–325.
- Schofield, G., Bishop, C. M., MacLean, G., Brown, P., Baker, M., Katselidis, K. A., Dimopoulos, P., Pantis, J. D. and Hays, G. C.** (2007). Novel GPS tracking of sea turtles as a tool for conservation management. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **347**, 58–68.
- Schofield, G., Hobson, V. J., Fossette, S., Lilley, M. K. S., Katselidis, K. A. and Hays, G. C.** (2010). Biodiversity research: Fidelity to foraging sites, consistency of migration routes and habitat modulation of home range by sea turtles. *Diversity and Distributions* **16**, 840–853.
- Schreer, J. F., Cooke, S. J. and McKinley, R. S.** (2001). Cardiac response to variable forced exercise at different temperatures: an angling simulation for smallmouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society* **130**, 783–795.
- Schulte, P. M.** (2015). The effects of temperature on aerobic metabolism: towards a mechanistic understanding of the responses of ectotherms to a changing environment. *Journal of Experimental Biology* **218**, 1856–1866.
- SCHURMANN, H., STEFFENSEN, J. F. and LOMHOLT, J. P.** (1991). The influence of hypoxia on the preferred temperature of rainbow trout *Oncorhynchus Mykiss*. *Journal of Experimental Biology* **157**, 75–86.
- Seebacher, F., and Franklin, C. E.** (2012). Determining environmental causes of biological effects: the need for a mechanistic physiological dimension in conservation biology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **367** (1596), 1607–1614.
- Seginer, I.** (2016). Growth models of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) for aquaculture: A review. *Aquacultural Engineering* **70**, 15–32.
- Shapiro, D. Y.** (1986). Intra-group home ranges in a female-biased group of sex-changing fish. *Animal Behaviour* **34**, 865–870.

- Shaw, A. K.** (2016). Drivers of animal migration and implications in changing environments. *Evol Ecol* **30**, 991–1007.
- Sheaves, M. J., Molony, B. W. and Tobin, A. J.** (1999). Spawning migrations and local movements of a tropical sparid fish. *Marine Biology* **133**, 123–128.
- Sheaves, M., Baker, R., Nagelkerken, I. and Connolly, R. M.** (2015). true value of estuarine and coastal nurseries for fish: incorporating complexity and dynamics. *Estuaries and Coasts* **38**, 401–414.
- Siegwalt, F., Benhamou, S., Girondot, M., Jeantet, L., Martin, J., Bonola, M., Lelong, P., Grand, C., Chambault, P., Benhalilou, A., et al.** (2020). High fidelity of sea turtles to their foraging grounds revealed by satellite tracking and capture-mark-recapture: New insights for the establishment of key marine conservation areas. *Biological Conservation* **250**, 108742.
- Spivak, A. C., Gosselin, K., Howard, E., Mariotti, G., Forbrich, I., Stanley, R. and Sylva, S. P.** (2017). Shallow ponds are heterogeneous habitats within a temperate salt marsh ecosystem. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* **122**, 1371–1384.
- Srygley, R. B., Dudley, R., Oliveira, E. G., Aizprúa, R., Pelaez, N. Z. and Riveros, A. J.** (2010). El Niño and dry season rainfall influence hostplant phenology and an annual butterfly migration from Neotropical wet to dry forests. *Global Change Biology* **16**, 936–945.
- Stamps, J. A.** (1987). Conspecifics as cues to territory quality: a preference of juvenile lizards (*Anolis aeneus*) for previously used territories. *The American Naturalist* **129**, 629–642.
- Stecyk, J. A. W.** (2017). 5 - Cardiovascular responses to limiting oxygen levels. In *Fish Physiology* (ed. Gamperl, A. K.), Gillis, T. E.), Farrell, A. P.), and Brauner, C. J.), pp. 299–371. Academic Press.
- Steele, T. W. and Stier, J. C.** (2000). The impact of interdisciplinary research in the environmental sciences: a forestry case study. *Journal of the American Society for Information Science* **51**, 476–484.
- Stefansdottir, L., Solmundsson, J., Marteinsdottir, G., Kristinsson, K. and Jonasson, J. P.** (2010). Groundfish species diversity and assemblage structure in Icelandic waters during recent years of warming. *Fisheries Oceanography* **19**, 42–62.
- Steffensen, J. F.** (1989). Some errors in respirometry of aquatic breathers: How to avoid and correct for them. *Fish Physiol Biochem* **6**, 49–59.
- Stevick, P. T., Neves, M. C., Johansen, F., Engel, M. H., Allen, J., Marcondes, M. C. C. and Carlson, C.** (2011). A quarter of a world away: female humpback whale moves 10 000 km between breeding areas. *Biology Letters* **7**, 299–302.

- Stillfried, M., Belant, J. L., Svoboda, N. J., Beyer, D. E. and Kramer-Schadt, S.** (2015). When top predators become prey: Black bears alter movement behaviour in response to hunting pressure. *Behavioural Processes* **120**, 30–39.
- Stillman, J. H.** (2019). Heat waves, the new normal: summertime temperature extremes will impact animals, ecosystems, and human communities. *Physiology* **34**, 86–100.
- Studds, C. E. and Marra, P. P.** (2011). Rainfall-induced changes in food availability modify the spring departure programme of a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **278**, 3437–3443.
- Suau, P. and Lopez, J.** (1976). Contribution to the knowledge of the biology of the gilthead (*Sparus auratus* L.). *Investigacion Pesquera*.
- Sudo, R., Okamura, A., Fukuda, N., Miller, M. J. and Tsukamoto, K.** (2017). Environmental factors affecting the onset of spawning migrations of Japanese eels (*Anguilla japonica*) in Mikawa Bay Japan. *Environ Biol Fish* **100**, 237–249.
- Svendsen, M. B. S., Bushnell, P. G., Christensen, E. a. F. and Steffensen, J. F.** (2016). Sources of variation in oxygen consumption of aquatic animals demonstrated by simulated constant oxygen consumption and respirometers of different sizes. *Journal of Fish Biology* **88**, 51–64.
- Swingland, I. R., 1946-, Greenwood, P. J. and 1952-** (1983). *Ecology of animal movement*. Clarendon Press.
- Tancioni, L., Mariani, S., Maccaroni, A., Mariani, A., Massa, F., Scardi, M. and Cataudella, S.** (2003). Locality-specific variation in the feeding of *Sparus aurata* L.: evidence from two Mediterranean lagoon systems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **57**, 469–474.
- Taylor, S. A. and Friesen, V. L.** (2012). Use of molecular genetics for understanding seabird evolution, ecology and conservation. *Marine Ecology Progress Series* **451**, 285–304.
- Thorarensen, H., Gallagher, P. E. and Farrell, A. P.** (1996). The limitations of heart rate as a predictor of metabolic rate in fish. *Journal of Fish Biology* **49**, 226–236.
- Thorpe, J. E.** (1994). Reproductive strategies in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture Research* **25**, 77–87.
- Thorstad, E. B., Rikardsen, A. H., Alp, A., and Økland, F.** (2013). The use of electronic tags in fish research—an overview of fish telemetry methods. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **13** (5), 881–896.

- Thums, M., Fernández-Gracia, J., Sequeira, A. M. M., Eguíluz, V. M., Duarte, C. M. and Meekan, M. G.** (2018). How big data fast tracked human mobility research and the lessons for animal movement ecology. *Frontiers in Marine Science* **5**, 21.
- Tilman, D. and Kareiva, P.** (1997). *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press.
- Tinkle, D. W., D. McGregor and S. Dana.** (1962). Home range ecology of *Uta stansburiana stejnegeri*. *Ecology* **43**: 223-229.
- Tournois, J., Darnaude, A. M., Ferraton, F., Aliaume, C., Mercier, L. and McKenzie, D. J.** (2017). Lagoon nurseries make a major contribution to adult populations of a highly prized coastal fish. *Limnology and Oceanography* **62**, 1219–1233.
- Treberg, J. R., Killen, S. S., MacCormack, T. J., Lamarre, S. G. and Enders, E. C.** (2016). Estimates of metabolic rate and major constituents of metabolic demand in fishes under field conditions: Methods, proxies, and new perspectives. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **202**, 10–22.
- Tuchkovenko, Y., Tuchkovenko, O. and Khokhlov, V.** (2019). Modelling water exchange between coastal elongated lagoon and sea: influence of the morphometric characteristics of connecting channel on water renewal in lagoon. *eureka: Physics and Engineering* **5**, 37–46.
- Turchin, P.** (1998). Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants / Peter Turchin, Sunderland, Mass: Sinauer Associates.
- Van Buskirk, J., Mulvihill, R. S. and Leberman, R. C.** (2009). Variable shifts in spring and autumn migration phenology in North American songbirds associated with climate change. *Global Change Biology* **15**, 760–771.
- Van der Walt, K. A.** (2019). Thermal tolerance and the potential effects of climate change on coastal intertidal and estuarine organisms in the Kariëga Estuary and adjacent intertidal coastline, Eastern Cape, South Africa.
- Van Winkle, W.** (1975). Comparison of several probabilistic home-range models. *The Journal of wildlife management*, 118-123.
- Vasconcelos, P., Lopes, B., Castro, M. and Gaspar, M. B.** (2008). Gametogenic cycle of *Hexaplex* (Trunculariopsis) *trunculus* (Gastropoda: Muricidae) in the Ria Formosa lagoon (Algarve coast, southern Portugal). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **88**, 321–329.

- Vasconcelos, R. P., Reis-Santos, P., Costa, M. J. and Cabral, H. N.** (2011). Connectivity between estuaries and marine environment: Integrating metrics to assess estuarine nursery function. *Ecological Indicators* **11**, 1123–1133.
- Vázquez, F. J. S. and Muñoz-Cueto, J. A.** (2014). *Biology of European Sea Bass*. CRC Press.
- Venturini, G., Cataldi, E., Marino, G., Pucci, P., garibaldi, L., Bronzi, P. and Cataudella, S.** (1992). Serum ions concentration and atpase activity in gills, kidney and oesophagus of european sea bass (*Dicentrarchus labrax*, pisces, perciformes) during acclimation trials to fresh water. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* **103**, 451–454.
- Verdiell-Cubedo, D., Oliva-Paterna, F. J. and Torralva-Forero, M.** (2007). Fish assemblages associated with *Cymodocea nodosa* and *Caulerpa prolifera* meadows in the shallow areas of the Mar Menor coastal lagoon. *Limnética* **26**, 341–350.
- Verlaque, M.** (1990). Relations entre *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) (Téléostéen, Sparidae), les autres poissons brouteurs et le phytobenthos algal méditerranéen. *Oceanologica Acta* **13**, 373–388.
- Villegas-Ríos, D., Alós, J., March, D., Palmer, M., Mucientes, G. and Saborido-Rey, F.** (2013). Home range and diel behavior of the ballan wrasse, *Labrus bergylta*, determined by acoustic telemetry. *Journal of Sea Research* **80**, 61–71.
- Vinagre, C., Ferreira, T., Matos, L., Costa, M. J. and Cabral, H. N.** (2009). Latitudinal gradients in growth and spawning of seabass, *Dicentrarchus labrax*, and their relationship with temperature and photoperiod. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **81**, 375–380.
- Vinagre, C., Madeira, D., Narciso, L., Cabral, H. N. and Diniz, M.** (2012). Effect of temperature on oxidative stress in fish: Lipid peroxidation and catalase activity in the muscle of juvenile seabass, *Dicentrarchus labrax*. *Ecological Indicators* **23**, 274–279.
- Vlasak, A. N.** (2006). Global and local spatial landmarks: their role during foraging by Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Anim Cogn* **9**, 71–80.
- Wada, T., Kamiyama, K., Mitamura, H. and Arai, N.** (2017). Horizontal movement and emigration of juvenile spotted halibut *Verasper variegatus* released in a shallow brackish lagoon: Matsukawaura, northeastern Japan, revealed by acoustic telemetry. *Fish Sci* **83**, 573–585.
- Wang, M. and Grimm, V.** (2007). Home range dynamics and population regulation: An individual-based model of the common shrew *Sorex araneus*. *Ecological Modelling* **205**, 397–409.
- Wang, T., and Overgaard, J.** (2007). The heartbreak of adapting to global warming. *Science*, **315** (5808), 49-50.

- Ward, T. J., Vanderklift, M. A., Nicholls, A. O. and Kenchington, R. A.** (1999). Selecting marine reserves using habitats and species assemblages as surrogates for biological diversity. *Ecological Applications* **9**, 691–698.
- Ward, A. J. W., Hensor, E. M. A., Webster, M. M. and Hart, P. J. B.** (2010). Behavioural thermoregulation in two freshwater fish species. *Journal of Fish Biology* **76**, 2287–2298.
- Weinz, A. A., Matley, J. K., Klinard, N. V., Fisk, A. T., Colborne, S. F., Weinz, A. A., Matley, J. K., Klinard, N. V., Fisk, A. T. and Colborne, S. F.** (2021). Performance of acoustic telemetry in relation to submerged aquatic vegetation in a nearshore freshwater habitat. *Mar. Freshwater Res.* **72**, 1033–1044.
- Weiss, J., Duchene, J., Evano, H., Guyader, O., Bourjea, J., Derridj, O., Madi, M., Mansuy, E., Demaneche, S., Berthou, P., Leonardi, S., Le Roy, E., Leblond, E., Le Blond, S.** (2019). Synthèse 2018 de l’observation des efforts et débarquements des pêcheries côtières . Estimation des efforts de pêche et des productions dans les régions Méditerranée continentale, La Réunion, Mayotte, Martinique, Guadeloupe et Guyane pour les navires de moins de 12 m. Rapport annuel Convention socle halieutique DPMA-Ifremer 2019 .
- Wendelaar Bonga, S. E.** (1997). The stress response in fish. *Physiological Reviews* **77**, 591–625.
- White, G. C. and Garrott, R. A.** (2012). *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Elsevier.
- Whoriskey, F. and Hindell, M.** (2016). Developments in tagging technology and their contributions to the protection of marine species at risk. *Ocean Development & International Law* **47**, 221–232.
- Wickham, H.** (2016). Programming with ggplot2. In *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis* (ed. Wickham, H.), pp. 241–253. Cham: Springer International Publishing.
- Wiens, J. A.** (1989). Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology* **3**, 385–397.
- Wilke, M.** (1998). Variability of abiotic characteristics in the water of a Mediterranean lagoon, the “etang” de Canet (Pyrenees-Orientales, France). *Vie et Milieu (France)*.
- Wilson, R. P., Liebsch, N., Davies, I. M., Quintana, F., Weimerskirch, H., Storch, S., Lucke, K., Siebert, U., Zankl, S., Müller, G., et al.** (2007). All at sea with animal tracks; methodological and analytical solutions for the resolution of movement. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **54**, 193–210.
- Wood, S. C.** (1991). Interactions between hypoxia and hypothermia. *Annual Review of Physiology* **53**, 71–85.
- Worton, B. J.** (1987). A review of models of home range for animal movement. *Ecological modelling*, **38**(3-4), 277-298.

Références bibliographiques

- Worton, B. J.** (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* **70**, 164–168.

Appendices

Appendice 1 : protocole de test de performance de nage en tunnel extrait du rapport de stage de Théo Navarro.

Les poissons ont été mis dans un tunnel de nage (Fig V.S.8) la veille à une température constante de 25°C, et une vitesse constante de 1 body-length (longueur corporelle) par seconde. Cette unité de mesure de la vitesse est normalisée entre les individus et elle prend en compte l'effet "solid blocking" désignant le poisson bloquant une partie du courant d'eau (McKenzie, 2011). Les poissons nagent instinctivement dans la partie sombre du tunnel. Un circuit intermittent a été utilisé pour éviter l'accumulation de CO₂ et de déchets azotés, avec un cycle de 30 minutes. Les quinze premières minutes, il y a eu un apport d'eau et d'oxygène dans le tunnel jusqu'à saturation. Puis cet apport a été coupé les 15 minutes suivantes, pour mesurer le taux de consommation d'oxygène du poisson (Steffensen, 1989). Lors de l'expérience le lendemain, la vitesse du courant a été augmentée toutes les 30 minutes de 0.5bl.s⁻¹, avec une mesure de consommation d'oxygène à chaque vitesse. Le seuil critique d'effort à la nage a été atteint lorsque le poisson est resté plus de 10 secondes au fond du tunnel, cela correspond à un arrêt de la nage. Les données physiologiques récupérées sur le capteur interne ont été utilisées, tout comme la consommation en oxygène du poisson relevée tout au long du protocole comme une mesure indirecte du taux métabolique (McKenzie, 2011 ; Svendsen et al., 2016 ; Hachim et al., 2020).

Appendice 2 : protocole de tolérance extrait du rapport de stage de Théo Navarro.

Les poissons ont été mis individuellement dans le tunnel de nage (Fig V.S.8) la veille, à une vitesse de 1 bl.s⁻¹ et une température constante de 25°C. Lors de l'expérimentation le lendemain, la vitesse du courant a été augmentée d'abord à une vitesse plus soutenue de 2 bl.s⁻¹. Puis, la température du tunnel a été augmentée toutes les 30 minutes (à 25, 27, 29°C puis un d'un degré toutes les 30 minutes), pour le test de tolérance au réchauffement, baissée toutes les 30 minutes (à 23, 21, 18, 17, 15 puis d'un degré toutes les 30 minutes) pour le test de refroidissement ou la pression partielle en oxygène a été baissée toutes les 30 minutes (à 100%, 80%, 60%, puis de 10% toutes les 30 minutes) pour le test de tolérance à l'hypoxie jusqu'à l'épuisement du poisson (plus de 10 secondes au fond du tunnel), moment auquel il a été enlevé et remis dans une eau à 25°C en normoxie. La marque a enregistré la fréquence cardiaque, la variance d'accélération, et la consommation d'oxygène a été mesurée à chaque palier de température (Blasco et al., 2020 ; Mignucci et al., 2021). La proportion du temps passé à la température la plus élevée pour le test de tolérance au réchauffement, à la plus basse pour le test de tolérance au refroidissement ou à la pression partielle en oxygène la plus basse pour le test de tolérance à l'hypoxie avant l'arrêt de la nage dans le tunnel de nage a permis de définir la seuil critique de nage CT_{swim} pour le réchauffement (Blasco et al., 2020) et selon la même méthodologie le seuil critique de nage pour le refroidissement et l'hypoxie.