



**HAL**  
open science

**Inventaire des zones fonctionnelles pour les ressources halieutiques dans les eaux sous souveraineté française.  
Première partie: définitions, critères d'importance et  
méthode pour déterminer des zones d'importance à  
protéger en priorité**

Nicolas Delage, Olivier Le Pape

► **To cite this version:**

Nicolas Delage, Olivier Le Pape. Inventaire des zones fonctionnelles pour les ressources halieutiques dans les eaux sous souveraineté française. Première partie: définitions, critères d'importance et méthode pour déterminer des zones d'importance à protéger en priorité. [Rapport de recherche] Pôle halieutique AGROCAMPUS OUEST. 2016, 36 p. hal-01558432

**HAL Id: hal-01558432**

**<https://institut-agro-rennes-angers.hal.science/hal-01558432v1>**

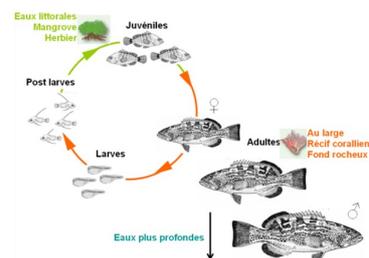
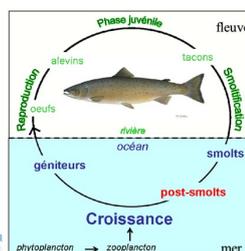
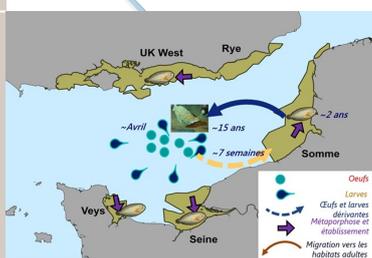
Submitted on 10 Jul 2017

**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.

# Inventaire des zones fonctionnelles pour les ressources halieutiques dans les eaux sous souveraineté française

Première partie : définitions, critères d'importance et méthode pour déterminer des zones d'importance à protéger en priorité





Les publications du Pôle halieutique AGROCAMPUS OUEST n°44



# **INVENTAIRE DES ZONES FONCTIONNELLES POUR LES RESSOURCES HALIEUTIQUES DANS LES EAUX SOUS SOUVERAINETE FRANÇAISE**

## **PREMIERE PARTIE : DEFINITIONS, CRITERES D'IMPORTANCE ET METHODE POUR DETERMINER DES ZONES D'IMPORTANCE A PROTEGER EN PRIORITE**

**Nicolas Delage, Olivier Le Pape  
Septembre 2016**

UMR ESE, Ecologie et santé des écosystèmes, Agrocampus Ouest, INRA  
Pôle halieutique  
Agrocampus Ouest, 35042 Rennes, France



## Table des matières

<b>Introduction .....</b>	<b>2</b>
<b>1. Qu'est-ce qu'une zone fonctionnelle halieutique ?.....</b>	<b>4</b>
1.1. Définition des zones fonctionnelles halieutiques .....	4
1.2. Cycle de vie des espèces d'intérêt et zones fonctionnelles halieutiques .....	4
1.2.1. Développement embryonnaire et vie larvaire.....	6
1.2.2. Croissance des juvéniles.....	7
1.2.3. Maturation et reproduction .....	7
1.2.4. Alimentation des adultes, hors période de reproduction.....	8
1.2.5. Migrations.....	9
<b>2. Critères d'importance d'une zone fonctionnelle halieutique .....</b>	<b>11</b>
<b>3. Peut-on identifier des zones d'importance pour chaque catégorie de zones fonctionnelles ? .....</b>	<b>13</b>
3.1. Frayères .....	13
3.2. Zones de dispersion des œufs et des larves .....	13
3.3. Nourriceries .....	14
3.4. Zones de croissance des adultes .....	14
3.5. Voies de migration.....	15
3.5.1. En milieu tempéré .....	15
3.5.2. En milieu tropical .....	15
3.6. Intérêt des zones fonctionnelles retenues pour le renouvellement des ressources halieutiques .....	16
<b>4. Priorités de conservation des zones fonctionnelles halieutiques .....</b>	<b>18</b>
4.1. Lister les espèces d'intérêt halieutique à prendre en compte .....	18
4.2. Identifier les zones fonctionnelles d'importance par espèce .....	18
4.3. Combiner les cartes des zones fonctionnelles par espèce et par stade pour identifier les zones prioritaires .....	20
4.3.1. Disponibilité de l'information .....	20
4.3.2. Agrégation par espèce .....	20
4.3.3. Agrégation entre espèces .....	20
4.4. Intégrer d'autres critères pour établir des zones de conservation.....	21
4.5. Prendre en compte l'évolution temporelle.....	21
<b>Conclusion .....</b>	<b>23</b>
<b>Références bibliographiques.....</b>	<b>24</b>

## Introduction

Un large panel d'engagements internationaux, européens et nationaux concerne la protection de la biodiversité et des milieux naturels. A l'occasion de la convention internationale sur la diversité biologique de Rio (Nations Unies, 1993), il a été acté que les Etats ont des droits souverains sur leurs ressources biologiques (article 3) et sont responsables de leur utilisation durable ainsi que de la conservation de la biodiversité (article 6). Préserver la diversité biologique exige la conservation *in situ* des écosystèmes et des habitats<sup>1</sup> ainsi que le maintien et la reconstruction de populations viables dans leur milieu naturel (article 8). Cette première convention faisait, dès 1992, nommément mention du milieu marin et des écosystèmes côtiers.

Depuis lors, un continuum de dispositions règlementaires internationales (Déclaration de Johannesburg et plan d'application, 2002) et européennes (Directive Habitat, 1992, Politique commune des pêches) ont poursuivi la démarche initiée à Rio pour aller vers une meilleure prise en compte de la conservation et de la gestion durable des milieux marins et côtiers. La directive cadre-stratégie pour le milieu marin-DCSMM, (Parlement Européen, 2008) en est l'aboutissement au niveau européen. Elle stipule notamment que ce milieu est un patrimoine précieux qu'il convient de protéger, de préserver, et, lorsque cela est réalisable, de remettre en état. La DCSMM précise qu'une importante contribution à la réalisation d'un bon état écologique réside dans l'instauration de zones marines protégées. La création de l'Agence des aires marines protégées en 2007, le grenelle de la mer (Grenelle de la Mer, 2009) puis la stratégie nationale pour la création et la gestion des aires marines protégées (Ministère de l'Écologie, du Développement durable, des Transports et du Logement, 2012) ont traduit les engagements de cette directive au niveau national par la mise en place de zones marines protégées.

En France, un cadre législatif décrit la démarche et les objectifs de la création d'une aire marine protégée (AMP). Ses finalités principales sont (i) un bon état des eaux, des espèces, et des habitats marins, (ii) le bon fonctionnement écologique des milieux, (iii) le développement durable des usages et l'exploitation durable des ressources et (iv) le maintien du patrimoine maritime culturel. Dans ce cadre, les aires marines protégées sont définies comme des espaces délimités en mer au sein desquels un objectif de protection de la nature a été défini, objectif pour lequel des mesures de gestion sont mises en œuvre. Cet objectif de protection n'est toutefois pas exclusif. D'autres finalités, notamment un développement économique maîtrisé (e.g., utilisation et exploitation durable des ressources marines) et la mise en valeur des patrimoines, justifient leur mise en place. L'établissement d'une AMP peut donc être lié à des critères écologiques mais aussi à des enjeux socio-économiques et culturels.

La loi n° 2016-1087 du 8 août 2016 pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages crée une nouvelle catégorie d'AMP, dénommée "zone de conservation halieutique" (ZCH). La vocation des ZCH est de préserver ou de restaurer des zones fonctionnelles importantes pour le cycle de vie des ressources halieutiques au sein des eaux territoriales françaises (et jusqu'à la limite de salure des eaux), en y réglementant les actions et activités susceptibles d'affecter de manière significative leurs fonctionnalités.

---

<sup>1</sup> Un habitat est défini comme une zone au sein de laquelle vit une espèce de façon pérenne ou temporaire au cours de son cycle de vie (Minello *et al.*, 2003).

Le terme de « zone fonctionnelle halieutique » apparaît dans la littérature scientifique dès la première moitié du XX<sup>ème</sup> siècle sous l'appellation « Essential Fish Habitat » (Wright, 1936). Cependant aucune définition précise n'est posée, bien que ce terme soit utilisé de façon récurrente à partir de 1970 (Colloca *et al.*, 1997 ; Guisan et Zimmermann, 2000 ; Kelly, 1978) pour décrire indifféremment les frayères et les nourriceries. Une première définition est donnée aux États-Unis en 1976 (Magnuson-Stevens Fishery Act, 2007) en ces mots : « sont considérées comme zones fonctionnelles pour une espèce l'ensemble des eaux et substrats nécessaires à la ponte, la reproduction, l'alimentation, et la croissance jusqu'à la maturité. »

Les ZCH auront donc pour vocation de préserver ou de restaurer les zones fonctionnelles situées dans les eaux territoriales jusqu'à la limite de salure des eaux et présentant un intérêt majeur pour le cycle de vie des ressources halieutiques. En préalable à l'établissement de ZCH, le Ministère de l'Environnement, de l'Energie et de la Mer a donc souhaité faire réaliser un inventaire des connaissances sur les zones fonctionnelles halieutiques dans les eaux territoriales françaises, métropolitaines et ultramarines. La première phase d'étude, présentée dans ce rapport, est préliminaire à cet inventaire et comporte différentes étapes que l'on peut résumer comme suit :

- définir les différentes catégories de zones fonctionnelles, suivant la fonction assurée par celles-ci pour le renouvellement des ressources halieutiques ;  
définir des critères permettant de qualifier l'importance d'une zone fonctionnelle au regard de l'intérêt particulier qu'elle présente pour les ressources halieutiques ;
- proposer une méthode permettant de prioriser les zones fonctionnelles halieutiques d'importance, pour aider le processus de décision conduisant à établir des ZCH.

## 1. Qu'est-ce qu'une zone fonctionnelle halieutique ?

### 1.1. Définition des zones fonctionnelles halieutiques

**Les espèces d'intérêt halieutique s'entendent ici comme des éléments biotiques des écosystèmes aquatiques présentant un intérêt pour l'exploitation commerciale par la pêche** (FAO, 2016). Cette définition englobe l'ensemble des ressources exploitées ou potentiellement exploitables. Elle inclut les espèces faisant l'objet d'une interdiction temporaire d'exploitation mais exclut celles qui bénéficient d'un statut de protection qui prohibe de façon pérenne leur exploitation.

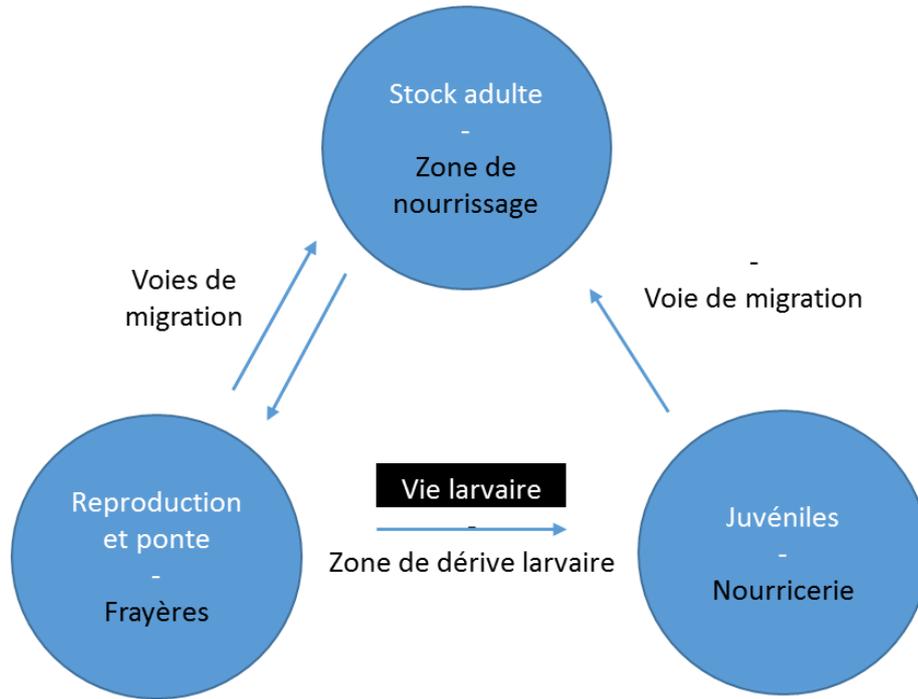
**Un espace est considéré comme une zone fonctionnelle halieutique à partir du moment où il est le siège d'au moins une phase du cycle de vie d'une ressource halieutique.** La NOAA (National Oceanic et Atmospheric Administration, USA) décrit les zones fonctionnelles halieutiques pour une espèce donnée comme l'ensemble des eaux et substrats nécessaires à la reproduction, la ponte, la croissance jusqu'à la maturité et l'alimentation tout au long de la vie (Magnuson-Stevens Fishery Act, 2007). Chaque phase du cycle de vie conditionne le renouvellement de la ressource dans la zone où elle se réalise et au-delà, sur l'aire de répartition de la population à ses différents stades. La dégradation voire la privation, du fait de l'impossibilité d'y accéder ou de leur disparition, de ces zones fonctionnelles est de nature à provoquer une diminution de la ressource halieutique (Beck *et al.*, 2001 ; Peterson, 2003 ; Vasconcelos *et al.*, 2013).

**Dans le cadre de cette définition générale, on considère comme phase du cycle de vie, la naissance, les phases de croissance et d'alimentation (séparées en croissance juvénile et phase adulte), les migrations et le processus de reproduction.** La désignation de ces zones fonctionnelles inclut l'ensemble des éléments constitutifs du milieu (colonne d'eau, substrat et sédiments, conditions physico-chimiques, ressources trophiques) qui conditionnent le succès de ces stades successifs. Cette définition englobe donc l'ensemble des habitats utilisés au cours de tous les stades de développement de chaque espèce considérée. Déclarer ainsi comme zone fonctionnelle l'ensemble des habitats utilisés par une espèce constitue l'application du principe de précaution (Levin et Stunz, 2005). Cependant, cela ne permet pas de prioriser un habitat pour la conservation ou la restauration des ressources qui en dépendent.

Ce chapitre 1 a pour objet de décrire les zones fonctionnelles halieutiques sans chercher à établir des priorités d'importance. La sélection de secteurs d'importance, au regard de l'intérêt particulier qu'ils présentent pour les espèces, en prenant en considération des notions d'espace physique, d'exigences physiologiques et de temporalité, sera l'objet des chapitres 2 à 3.

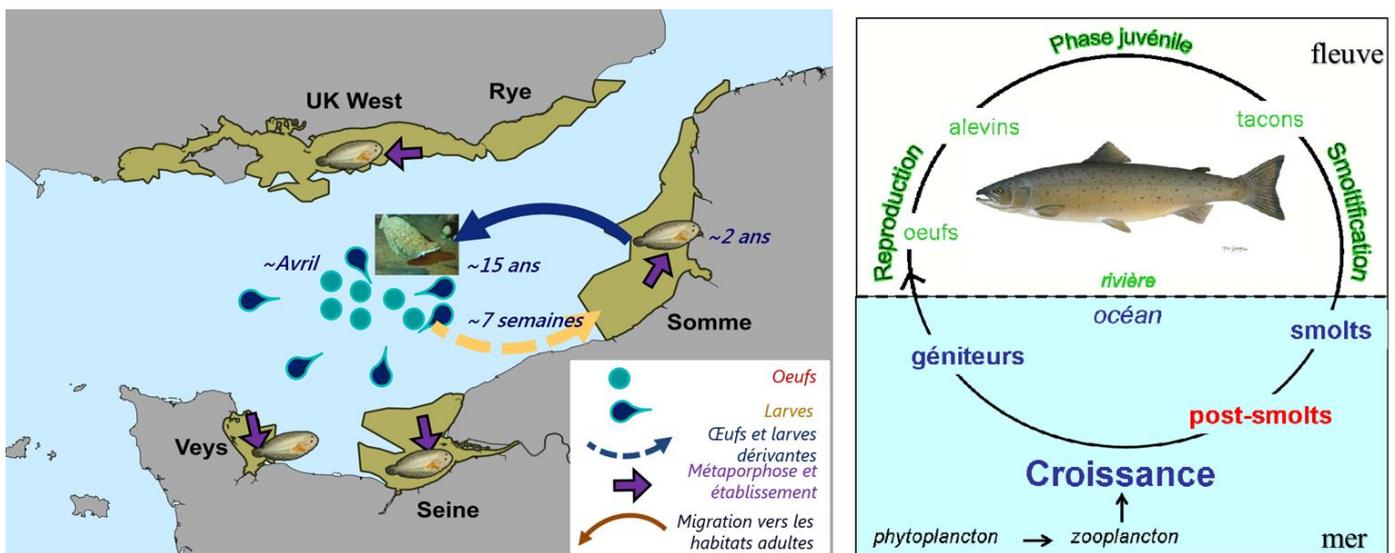
### 1.2. Cycle de vie des espèces d'intérêt et zones fonctionnelles halieutiques

Afin de permettre le bon développement d'un organisme, un ensemble de conditions abiotiques et biotiques (habitat physique, conditions physico-chimiques, relations trophiques) qui varient au cours de la vie doivent être remplies. Ainsi, une zone fonctionnelle peut être définie en fonction du stade de développement des organismes qu'elle abrite et de l'utilisation qu'ils en font (e.g. se reproduire, se nourrir, se protéger des prédateurs). Dans cette partie on définit l'ensemble des zones fonctionnelles utilisables par un organisme en se basant sur son cycle de vie.



**Figure 1 : Représentation schématique du cycle de vie d'une espèce d'intérêt halieutique**  
(d'après Harden Jones, 1968)

Le cycle de vie d'une espèce d'intérêt halieutique suit un schéma de principe relativement constant (Fig.1) et peut être divisé en différentes phases (Harden Jones, 1968). Cette séparation en phases est spécifique à chaque espèce (e.g., Fig.2). Elle se traduit pour de nombreuses d'entre elles par un changement d'habitat physique, qui n'est toutefois pas systématique. En effet, certaines espèces sessiles ou à faible mobilité ont une diffusivité limitée. Elles concentrent plusieurs stades de vie sur un espace unique, à l'image des algues (Biskup *et al.*, 2014), de l'ichtyofaune des récifs coralliens, des lamellibranches ou des gastéropodes par exemple (Newell *et al.*, 2010). Pour ces espèces, seule une phase larvaire pélagique se distingue de la vie benthique fixée ou très peu mobile des stades ultérieurs.



**Figure 2 : Cycle de vie de deux espèces d'intérêt halieutique, la Sole commune, *Solea solea***  
(Archambault, 2014) et le Saumon Atlantique, *Salmo salar* (Cuif, com. Pers.).

### 1.2.1. Développement embryonnaire et vie larvaire

Le **développement embryonnaire** est l'étape qui suit la reproduction. Il s'agit d'une phase sensible du cycle de vie d'un organisme (Pörtner et Farrell, 2008). De façon générale, la tolérance aux variations des conditions physico-chimiques est très faible à ce stade (Barron *et al.*, 2004 ; Incardona *et al.*, 2013). Durant cette période, l'organisme se nourrit sur ses réserves propres, les échanges avec le milieu extérieur sont cantonnés à la respiration et à la diffusion passive par voie tégumentaire<sup>2</sup> (Rombough, 1988). Ainsi, la quantité et la qualité des ressources trophiques ne sont pas des facteurs limitants pour ce stade de développement. **Le développement embryonnaire est réalisé au sein de ce qu'on appelle des zones de ponte dans la suite de ce document.** Si les œufs de certaines espèces sont déposés sur des frayères, et dépendent donc du substrat (Lelièvre *et al.*, 2014), ils sont pour la plupart d'entre elles émis directement dans la colonne d'eau et les embryons dérivent passivement avec le courant (Sassa *et al.*, 2008 ; Asch et Checkley Jr., 2013). La **durée de la période** de développement embryonnaire est **variable** selon l'espèce et les conditions environnementales mais reste relativement **courte**. Par exemple, chez la dorade royale, *Spratus aurata*, la durée du développement embryonnaire à sa température optimale de survie (14,5°C) est de 70 heures (Camus et Koutsikopoulos, 1984).

La **vie larvaire** est la suite immédiate du développement embryonnaire. Cette phase du développement **commence à l'éclosion et se termine**, à l'issue d'une ou plus généralement de plusieurs métamorphoses, **lorsque l'organisme atteint le stade juvénile**. Dans le règne végétal, les stades larvaires et juvéniles sont remplacés par le stade plantule. La durée de la vie larvaire est plus longue que celle des stades embryonnaires ; elle s'étend pour de nombreuses espèces de plusieurs semaines à plusieurs mois et peut atteindre plusieurs années (*e.g.*, anguille européenne, *Anguilla anguilla* ; Bonhommeau *et al.*, 2010). Les organismes **se nourrissent sur des ressources exogènes** imposant la prise en compte des ressources trophiques dans leurs exigences (Vollen *et al.*, 2004). Du fait de l'absence de réserves propres et de la vulnérabilité des stades larvaires, une limitation des ressources trophiques durant cette période conduit à une réduction drastique de la survie et du recrutement (Johnson *et al.*, 2013 ; Johannessen, 2014).

Les espèces halieutiques (à l'exception de quelques cas particuliers tel que les élaasmobranches) émettent une **très grande quantité d'embryons** dont la majeure partie est naturellement éliminée au cours de ces stades (Gallego *et al.*, 2012). Il s'agit d'une **phase de croissance rapide** et de **mortalité très forte** (Houde, 2001). **Un taux de survie de 1 pour 1000** de l'œuf au début du stade juvénile est un ordre de grandeur fréquemment rencontré pour les espèces d'intérêt halieutique marines (Le Pape et Bonhommeau, 2015). Indépendamment de toute activité anthropique, la variabilité du recrutement liée aux fluctuations hydroclimatiques à ces stades est considérable (Levin et Stunz, 2005). La **dégradation des zones de ponte et de dérive larvaire** par les activités anthropiques **peut constituer une source additionnelle de mortalité** et un frein à la production des espèces d'intérêt halieutique (Ameur *et al.*, 2015 ; Corrales *et al.*, 2015).

---

<sup>2</sup> Le tégument, dans le règne animal, représente l'ensemble des tissus et des formations organiques (peau, poils, plumes, carapace, écailles, etc.) qui constituent le revêtement externe du corps. En botanique, le terme de tégument représente la membrane protectrice qui entoure un organe végétal.

### 1.2.2. Croissance des juvéniles

Au cours de la croissance juvénile, la ressource halieutique peut être considérée comme en cours de production. **Cette phase** débute à l'issue de la phase larvaire et va jusqu'à la **première maturation sexuelle** de l'organisme ; elle se déroule sur des **zones de nourricerie**. Une nourricerie est une zone de croissance des organismes juvéniles. Plus encore que les espèces d'intérêt halieutique en elles-mêmes, c'est la **quantité et la qualité des ressources trophiques** sur lesquelles elles s'alimentent qui font l'**intérêt de ces zones** (Le Pape et Bonhommeau, 2015). La densité de juvéniles est liée à la densité en proies au sein d'une nourricerie (Tableau *et al.*, 2015). La quantité et la qualité des proies présentes sont des facteurs clés de la survie et de la croissance des espèces halieutiques (Islam et Tanaka, 2005). Il est toutefois important de noter qu'une mosaïque d'habitats aux fonctions complémentaires est nécessaire à la production des zones de nourricerie. Si les phases d'alimentation sont bien entendu essentielles, les périodes de repos nécessitent, à ce stade de forte vulnérabilité, de bénéficier d'abris et de protection. La **survie des juvéniles** ne dépend, en effet, pas uniquement des **disponibilités alimentaires** mais aussi de la prédation. Le **taux de survie est faible** au stade juvénile pour la majeure partie des ressources marines (de l'ordre de 1 pour 100 de la fin de la vie larvaire à la maturité ; Le Pape et Bonhommeau, 2015).

Cette phase de croissance juvénile permet ensuite de constituer la biomasse de reproducteurs potentiels nécessaire au renouvellement des ressources halieutiques. La réduction de la surface d'une nourricerie particulière (Rochette *et al.*, 2010) et/ou la dégradation de sa qualité (Peterson, 2003) peuvent avoir un impact direct sur le recrutement de l'ensemble d'une population. Dans l'estuaire de la Seine, les conséquences de la diminution de la capacité de nourricerie depuis 1850 du fait de l'impact des perturbations anthropiques a conduit à une diminution de l'abondance des soles en Manche Orientale, de l'ordre de 23% (Archambault *et al.*, sous presse). Au moins autant que la gestion durable de l'exploitation par la pêche, le maintien des fonctionnalités des nourriceries des populations très dépendantes d'habitats restreints au cours de leur vie juvénile est essentiel pour préserver leur potentiel de renouvellement (Levin et Stunz, 2005 ; Van de Wolfshaar *et al.*, 2011). Des mesures efficaces de protection/restauration de ces zones permettraient de maintenir voire de redévelopper les stocks qui en dépendent.

### 1.2.3. Maturation et reproduction

La **première maturation** et la **première reproduction** marquent le passage du stade juvénile au stade adulte. Cette phase est initiée au début du développement des gamètes mâles et/ou femelles. La reproduction est une phase importante du cycle de vie des espèces d'intérêt halieutique. C'est lors de cette phase que de nouvelles ressources sont produites. Cette phase peut être répétée (itéropare<sup>3</sup>) ou unique (sémelpare<sup>4</sup>). Le **processus de reproduction** dans son ensemble représente un **coût énergétique et physiologique**. Les ressources nutritives, qui jusqu'alors n'étaient allouées qu'aux dépenses métaboliques et à la croissance, sont à partir de ce stade partagées avec le coût énergétique des activités reproductives (Callow, 1985). Ces ressources énergétiques sont stockées avant l'initiation du processus de reproduction (Drent et Daan, 1980 ; Stearns, 1989 ; Alonso-Fernández et Saborido-Rey, 2012). **De la qualité de la reproduction dépendra en partie la qualité et la quantité des ressources** halieutiques disponibles à la génération suivante (Henderson *et al.*, 1996 ; Lambert et Dutil, 2000).

---

<sup>3</sup> L'itéroparité est une stratégie de reproduction. Elle désigne une espèce dont les femelles peuvent se reproduire plusieurs fois au cours de leur vie.

<sup>4</sup> La sémelparité est l'inverse de l'itéroparité. Cette stratégie de reproduction repose sur le fait que les femelles ne peuvent se reproduire qu'une seule fois au cours de leur vie.

Dans le cas des espèces vagiles<sup>5</sup>, il est fréquent que ce processus se passe dans des zones spécifiques de très forte concentration, appelées **frayères**. Ces habitats sont caractéristiques des besoins physico-chimiques de la ressource halieutique qui les utilisent (Veiga *et al.*, 2006 ; Colonello *et al.*, 2014). Dans un grand nombre de cas, la zone de reproduction est **identique à la zone de ponte**. Cependant, certaines ressources (*e.g.*, crustacés) transportent les œufs fécondés lors de la phase de reproduction vers un site de ponte plus approprié, ce transport pouvant durer plusieurs mois.

Dans les secteurs où la saisonnalité est marquée, la reproduction est restreinte à une période bien définie dans le temps. Cette période peut, en fonction de la ressource considérée, être figée temporellement ou liée à des conditions extérieures (biotiques ou abiotiques). Ce phénomène de concentration dans le temps des épisodes de ponte peut aussi se retrouver en secteur tropical (rythme de ponte calé sur le cycle lunaire pour les coraux et d'autres espèces). La photopériode est aussi impliquée dans la régulation temporelle de la ponte (Carrillo *et al.*, 1989). Par conséquent, les zones de reproduction sont **définies dans l'espace** mais aussi **dans le temps**. Le maintien du potentiel reproductif d'une population passe par la restriction des pressions anthropiques sur les frayères au cours de la période de reproduction (Hoegh-Guldberg, 2010).

#### 1.2.4. Alimentation des adultes, hors période de reproduction

Cette phase du cycle de vie d'une ressource halieutique ne concerne que le stade adulte (organisme ayant subi sa première maturation) et seulement entre les périodes de maturation et de reproduction. La majorité des espèces d'intérêt halieutique (poissons, mollusques et nombreux crustacés) sont itéropares. Leur croissance ne s'arrête pas après la première maturation mais continue avec un rythme ralenti à l'issue de la première reproduction (Colloca *et al.*, 1997 ; Enberg *et al.*, 2008).

Cette phase de vie, d'autant plus étalée au cours de l'année que la période de reproduction est restreinte, permet aux adultes reproducteurs de poursuivre leur croissance et de constituer les réserves énergétiques nécessaires à la maturation de leurs gamètes et à la reproduction. La croissance et le stockage d'énergie sont des processus cycliques chez les espèces d'intérêt halieutique des milieux froids et tempérés, liés aux cycles saisonniers de production. Ils reflètent l'impact de la reproduction sur les conditions physiologiques des ressources (Callow, 1985 ; Stearns, 1992 ; Aristizabal, 2007). Cette saisonnalité est bien moins marquée en milieu tropical, même si la complémentarité nourrissage-reproduction y est aussi indispensable.

Les organismes se situent alors dans des zones de nourrissage des adultes, occupées la majeure partie de l'année, voire en permanence pour les espèces sessiles ou à faible mobilité. L'intérêt des organismes pour ces zones est lié aux conditions abiotiques (conditions physico-chimiques de l'habitat) et aux interactions biotiques, notamment à la quantité et à la qualité des ressources trophiques qu'ils vont pouvoir y trouver (Compaire *et al.*, 2016). Du point de vue écologique, les zones de croissance des adultes et les zones de nourricerie se caractérisent de la même manière, car répondant aux mêmes besoins, même si la nature des ressources trophiques utilisées peut évoluer quand les individus croissent en taille (Wanink et Zwarts, 1993). De plus, en ce qui concerne les espèces mobiles et non inféodées à un habitat particulier, les secteurs de nourrissage des adultes sont généralement répartis sur des **surfaces importantes**, correspondant à l'**aire de répartition de la population**. Ces surfaces étendues sont, pour ces espèces, sans commune mesure avec celles des secteurs restreints de nourricerie

---

<sup>5</sup> Le terme vagile est utilisé pour qualifier un organisme capable de se déplacer dans son environnement, à l'inverse des organismes sessiles qui passent la majeure partie de leur vie fixée à une surface.

dont ils dépendent au stade juvénile ou avec celles des frayères sur lesquelles ils se concentrent pour la reproduction (Cardinale et Svedäng, 2004 ; Bergstad, 2009 ; De Robertis *et al.*, 2016).

### 1.2.5. Migrations

Pour les espèces non sédentaires, afin d'effectuer la transition entre les différentes zones fonctionnelles occupées aux différents stades de vie, **une ou plusieurs phases de migration doivent avoir lieu**. Ces phases transitoires peuvent être passives (dérive des œufs et des larves, déjà traitées au 1.2.1) ou actives (nage dirigée des juvéniles et adultes). Les migrations actives peuvent avoir deux fins, soit alimentaire vers une zone de nourrissage (Nakamura et Tsuchiya, 2008), soit reproductrice, vers les frayères (Block, 2011). Ces migrations sont des passages obligés pour certaines espèces d'intérêt halieutique afin de poursuivre leur cycle biologique. Elles adviennent entre deux stades (de juvéniles vers reproducteurs) ou entre deux phases saisonnières (échanges cycliques entre frayères et zones de nourrissage des adultes). A plus faible échelle spatiale, du fait de leur inféodation à un milieu particulier, on trouve également ce type de comportement migratoire chez les espèces tropicales fréquentant les récifs coralliens (Simpson *et al.*, 2013). Ces migrations séparent des milieux dont les conditions environnementales peuvent être très différentes (*e.g.*, eaux douces/eaux salées pour le saumon, Fig. 2 ; récifs coralliens/lagons/mangroves pour les mérours, Fig. 3 ; vasières estuariennes/plateau continental pour la sole, Fig. 2).

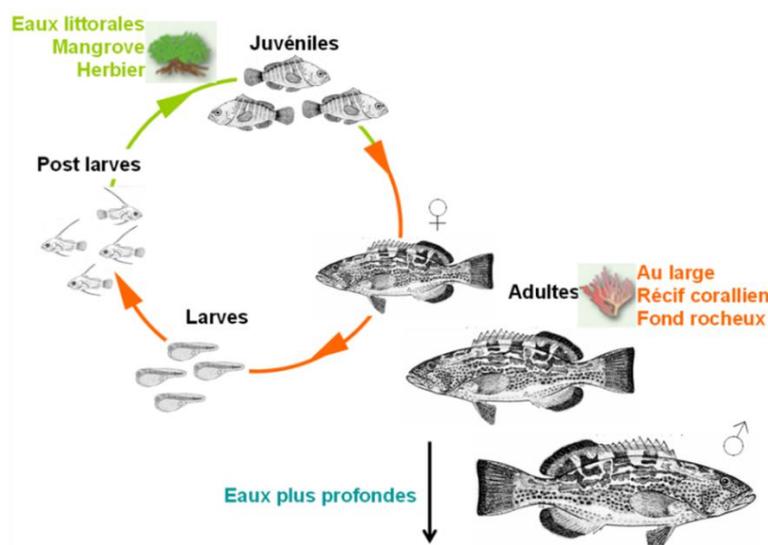


Figure 3 : Cycle de vie d'une espèce d'intérêt halieutique typique des zones côtières tropicales, le mérour (Kimirey *et al.*, 2013 ; Marzin, 2009).

On considère donc comme voies de migration les **couloirs empruntés par une espèce d'intérêt halieutique, dans le but de rejoindre une zone hors de laquelle la poursuite de son cycle biologique n'est pas réalisable**. Le libre passage par ces voies de migrations permet aux organismes de poursuivre leur développement. A l'inverse, empêcher ou restreindre ces migrations limite le renouvellement de ces ressources (Li *et al.*, 2013 ; Tétard *et al.*, 2016). Ces ruptures de connectivité entraînent des pertes d'habitats considérables pour un certain nombre d'espèces qui ne peuvent alors atteindre des zones fonctionnelles essentielles à l'accomplissement de leur cycle de vie (Crook *et al.*, 2015).

Sur la base du cycle de vie des espèces d'intérêt halieutique, plusieurs catégories de zones fonctionnelles ont été caractérisées (Tableau 1).

**Tableau 1 : Identification des différentes catégories de zones fonctionnelles** nécessaires au bon développement d'une ressource halieutique. La zone de ponte, de même que la zone de reproduction sont regroupées dans la suite du document sous l'appellation frayères.

	Quand ?	Pourquoi ?	Conditions nécessaires	Conséquences des perturbations sur la zone
<b>Zone de ponte</b> (frayère)	De la fécondation à l'éclosion	Développement embryonnaire	Conditions physico-chimiques adéquates	Baisse du recrutement
<b>Zone de dispersion larvaire</b>	De l'éclosion à la dernière métamorphose	Développement et croissance	Ressources trophiques Conditions physico-chimiques adéquates	Baisse du recrutement
<b>Zone de nourricerie</b>	De la dernière métamorphose à la première maturation	Croissance	Conditions physico-chimiques et type d'habitat adéquats Ressources trophiques	Baisse du recrutement
<b>Zone de reproduction</b> (frayère)	De la maturation à l'émission des gamètes	Reproduction	Conditions physico-chimiques adéquates Présence de congénères	Diminution de l'efficacité de la reproduction
<b>Zone de croissance adulte</b>	De l'émission des gamètes à la maturation suivante	Croissance	Conditions physico-chimiques adéquates Ressources trophiques	Diminution de la biomasse
<b>Zone de migration</b>	Trajet entre deux zones fonctionnelles	Changement de milieu	Continuité	Rupture de connectivité

**A retenir :**

- Les **espèces d'intérêt halieutique** s'entendent ici comme des éléments biotiques de l'écosystème aquatique présentant un intérêt pour l'exploitation commerciale par la pêche.
- On peut définir une **zone fonctionnelle halieutique** comme un espace en mer au sein duquel se déroule au moins une phase du cycle de vie d'une ressource halieutique.
- On considère comme **phases du cycle de vie**, la naissance et la vie larvaire, les phases de croissance et d'alimentation (séparées en croissance juvénile et phase adulte), le processus de reproduction et les migrations entre ces stades successifs.

Les chapitres qui suivent vont permettre de définir des critères permettant de qualifier l'importance d'une zone fonctionnelle au regard de l'intérêt qu'elle présente pour les espèces d'intérêt halieutique et leur exploitation, et de proposer une méthode permettant de prioriser les zones fonctionnelles halieutiques d'importance, pour aider le processus de décision conduisant à établir des ZCH.

## 2. Critères d'importance d'une zone fonctionnelle halieutique

Les différentes catégories de zones fonctionnelles nécessaires au renouvellement des ressources halieutiques ont été identifiées (partie 1). Cependant la contribution de chaque habitat au renouvellement d'une population n'est pas équivalente (Beck *et al.*, 2001 ; Minello *et al.*, 2003 ; Dahlgren *et al.*, 2006). **Pour une espèce et un stade de vie donné, il s'agit dans cette seconde partie de définir comment hiérarchiser l'importance respective de différents habitats en termes de contribution à ce renouvellement.**

Beck *et al.* (2001) définissent les habitats essentiels en prenant l'exemple des nourriceries. Selon ces auteurs, un habitat est considéré comme une zone de nourricerie pour les juvéniles d'une espèce de poisson ou d'invertébré s'il **contribue de façon disproportionnée à la taille et au nombre d'adultes** par rapport aux autres habitats occupés par des juvéniles de cette même espèce. La forte concentration des juvéniles sur des zones de nourricerie, de surfaces souvent très restreintes au regard de la distribution des adultes, permet d'identifier des secteurs particulièrement déterminant à ce stade de vie (Le Pape *et al.*, 2003 ; Rochette *et al.*, 2010). La biomasse des individus recrutés dans les habitats adultes représente la mesure la plus fiable de la contribution d'un habitat juvénile. Toutefois, du fait de la difficulté d'estimer directement cette contribution, Beck *et al.* (2001) considèrent qu'il est possible d'établir le caractère essentiel de zones de nourricerie sur la base des critères suivants :

- La **densité de juvéniles**, considérée de façon générale comme un bon indicateur d'identification des habitats importants.
- **La croissance et la survie**, dont l'évaluation peut être approchée par la mesure de la biomasse recrutée.

Cependant, malgré une forte densité et une croissance rapide, si les juvéniles n'atteignent jamais les habitats adultes, une nourricerie ne peut être considérée comme une nourricerie efficace. Un dernier critère doit donc être pris en compte :

- **Le succès de la migration** vers les habitats adultes constitue donc un critère essentiel.

Ces notions essentielles ont été définies sur l'exemple bien décrit des nourriceries (Beck *et al.*, 2001 ; Dahlgren *et al.*, 2006). Lorsque l'on considère les autres stades de vie, les mêmes considérations de densité, développement-croissance et survie jusqu'au stade suivant s'appliquent à la reproduction, à l'éclosion, à la survie larvaire et aux processus de croissance et de migration au stade adulte (Vasconcelos *et al.*, 2014).

La définition d'un habitat essentiel de Beck *et al.* (2001) se base sur une **différence de contribution au recrutement par unité de surface**  $\frac{Contribution}{Surf}$ . Dans cette définition, **la superficie de la zone n'est pas prise en compte puisque seule la contribution rapportée à la surface est considérée**. Cependant, si l'on se projette à l'échelle de la population, le recrutement, en nombre ou en biomasse, peut être estimé par la somme de la contribution des différents types d'habitats de la façon suivante (exemple d'une estimation en biomasse) :

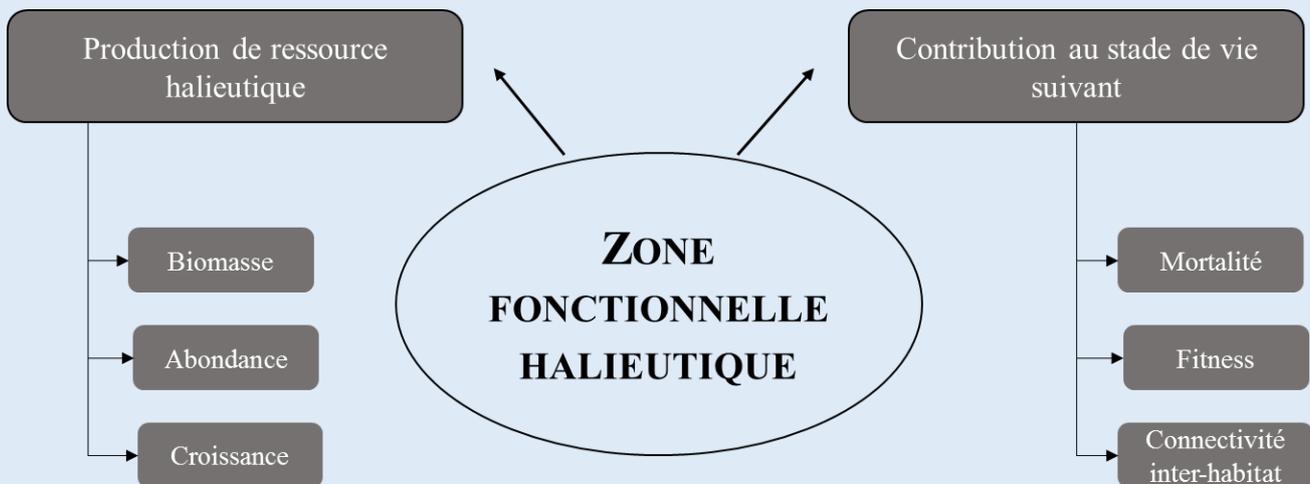
$$Re\ crutement_{population} = \sum_i^{Habitats} \left( \frac{Biomasse_i}{Surf_i} \right) \times Surf_i$$

La définition de Beck *et al.* (2001) qui s'attache uniquement à la contribution par unité de surface sans considération de taille de l'habitat apparaît donc insuffisante. Il convient pour estimer le recrutement issu de l'ensemble des nourriceries, et donc la valeur de différents

types d'habitats comme zone fonctionnelle, de combiner les contributions par unité de surface et les surfaces de chaque type d'habitat (Le Pape *et al.*, 2003). A cette fin, Dahlgren *et al.* (2006) ont défini le concept d'habitat efficace (Effective Juvenile Habitat) qui considère la contribution totale de chaque type d'habitat au recrutement d'adultes, en intégrant une dimension surfacique, comme présenté dans l'équation ci-avant.

L'exemple des nourriceries et son extension aux autres catégories de zones fonctionnelles ont permis de mettre en évidence les critères à prendre en compte pour qualifier l'importance respective de différents habitats en tant que zone fonctionnelle halieutique, pour une espèce et un stade de vie donné. A cette fin, il est nécessaire d'identifier des hotspots, c'est-à-dire des **habitats dont la contribution par unité de surface est la plus forte** (habitats halieutiques essentiels ; Beck *et al.*, 2001) ; mais il faut aussi **prendre en compte leur contribution totale au renouvellement de la population, en intégrant leur surface** (habitats halieutiques efficaces ; Dahlgren *et al.*, 2006). Une zone d'importance est restreinte dans l'espace et représente une concentration forte d'individus à un stade de vie donné : elle contribue aussi de façon conséquente au stade de vie suivant.

Les **mesures d'abondance et de biomasse constituent les outils de base d'une estimation de l'importance d'une zone fonctionnelle**. Toutefois, l'utilisation d'un seul indicateur (e.g. nombre d'œufs, de juvéniles ou d'adultes) peut poser des problèmes de fiabilité (Vasconcelos *et al.*, 2014) si sa représentativité en termes de contribution au stade de vie suivant n'est pas validée (e.g. variabilité inter-habitats de la mortalité des œufs ou des juvénile, de la fitness<sup>6</sup> des adultes, contrastes dans le succès de migration vers le stade suivant du fait de gradients de connectivité).



**Figure 4 : Critères de décision pour la détermination des zones fonctionnelles halieutiques d'importance** (intégrant à la fois la contribution surfacique et la surface respective des différents habitats)

<sup>6</sup> Le concept de fitness individuelle est fondamentale en biologie bien qu'il connaisse de multiples définitions (Brommer *et al.*, 2002 ; Metz *et al.*, 1992 ; Murray Jr, 1990 ; Stearns, 1992). On peut le définir comme un indice du futur succès reproducteur.

### 3. Peut-on identifier des zones d'importance pour chaque catégorie de zones fonctionnelles ?

Différentes catégories de zones fonctionnelles, correspondant chacune à un stade de vie, ont été déterminées dans la partie 1. Les critères de qualification de l'importance d'une zone fonctionnelle, pour une espèce et un stade de vie donnés, ont été mis en évidence dans la partie 2. Ces critères sont utilisés ici afin d'analyser, pour chaque catégorie de zone fonctionnelle, si elle représente une phase de concentration sur des surfaces restreintes, essentielle au succès du stade de vie auquel elle correspond, et donc si des zones d'importance sont susceptibles d'être identifiées au sein de chaque catégorie de zones fonctionnelles.

#### 3.1. Frayères

Les zones de reproduction sont définies comme des aires géographiques au sein desquelles les individus reproducteurs se regroupent dans le but d'émettre leurs gamètes. La zone de ponte est définie comme une aire géographique où sont émis les ovocytes fécondés. Du fait de l'étroite relation entre ces deux types de zones pour une très forte proportion d'espèces d'intérêt halieutique, celles-ci seront regroupées sous le terme de frayère comprenant la zone sur laquelle a lieu l'action de reproduction ainsi que celle où les embryons sont émis. Selon Palomera *et al.* (2007) une frayère se définit par :

- **ses conditions physiques** (granulométrie du fond, vitesse de courant, température) et chimiques, particulièrement la salinité ;
- son association avec des **zones de fortes productivités**, telles que des estuaires ou des upwellings. En effet, les frayères sont le fruit d'une évolution sur le long terme qui a sélectionné les habitats offrant la meilleure fitness des produits de la ponte. En conséquence, leur positionnement n'est pas exclusivement lié aux conditions optimales pour les embryons mais aussi à leur devenir. Les frayères sont donc situées dans des secteurs d'où les œufs et les larves dériveront avec succès dans des conditions favorables d'alimentation et de survie vers des secteurs optimaux de nourricerie.

Du fait de son fort impact sur la physiologie, la température est un critère identifié de longue date pour son rôle dans la sélection d'une zone et d'une période de ponte par une espèce (Davy, 1863 ; Christie et Regier, 1988 ; Pankhurst, 1997 ; Pörtner *et al.*, 2001). La sensibilité des très jeunes stades (embryons et larves) aux conditions thermiques est particulièrement forte (Delage *et al.*, 2014). Outre la température, d'autres conditions physico-chimiques du milieu apparaissent déterminantes. Par exemple, chez l'anchois, qui se reproduit le long de la côte nord-ouest de la méditerranée, une forte concentration des embryons est observée en milieu dessalé, à l'embouchure du Rhône et de l'Ebre (Aldebert et Tournier, 1971 ; García et Palomera, 1996).

La localisation d'une frayère est donc caractérisée par des conditions environnementales spécifiques à l'espèce étudiée, et une temporalité marquée. **Sur ces zones et lors de ces périodes, une forte concentration des individus reproducteurs est observée. Il est donc possible d'identifier des zones d'importance au sein des frayères pour une espèce donnée, sur la base des critères définis au chapitre 2.**

#### 3.2. Zones de dispersion des œufs et des larves

Lors de cette phase de leur cycle de vie, les espèces d'intérêt halieutique sont vulnérables et sensibles aux conditions hydroclimatiques, et leur mortalité naturelle est très élevée (Kondrashev, 2008 ; Doyle et Mier, 2015 ; Madeira *et al.*, 2016). Toutefois il ne s'agit pas d'une phase au cours de laquelle la concentration sur des secteurs précis est particulièrement importante, la répartition des œufs et des larves étant de plus très variable selon les conditions hydroclimatiques. En conséquence **il ne paraît pas réaliste d'identifier**

**des habitats localisés dont la contribution au renouvellement de la population est particulièrement forte à ce stade de vie.** Dans le domaine pélagique, le degré d'inféodation est de surcroît faible vis-à-vis d'un habitat particulier. **L'identification de zones d'importance au sein des zones de dérive des œufs et les larves sur la base des critères définis au chapitre 2 paraît peu évidente.**

Cela ne veut pas dire que cette phase du cycle de vie ne peut pas être affectée par des impacts anthropiques. Le circuit externe de refroidissement des centrales nucléaires littorales et ses rejets d'eau chaude ont par exemple un impact considérable sur la mortalité larvaire, comme l'ont montré les études d'impact menées depuis des décennies par l'Ifremer sur les côtes françaises de Manche Atlantique ([http://envlit.ifremer.fr/surveillance/centrales\\_nucleaires/bilan](http://envlit.ifremer.fr/surveillance/centrales_nucleaires/bilan)). Les études d'impact mises en œuvre lors de l'implantation d'activités doivent tenir compte de ces perturbations.

### 3.3. Nourriceries

Une zone de nourricerie se définit comme une aire géographique au sein de laquelle les juvéniles d'une même espèce se regroupent afin d'optimiser leur croissance jusqu'à la première maturation sexuelle. Cette zone est sélectionnée par les organismes en fonction de leurs besoins : disponibilité en nourriture, présence de refuge, conditions physico-chimiques ou encore compétition avec d'autres espèces pour les ressources. Selon Beck *et al.* (2001) et Whitfield et Patrick (2015), un habitat constitue une nourricerie pour les espèces d'intérêt halieutique si :

- les conditions physiques et chimiques du milieu sont adaptées aux besoins physiologiques, spécifiques à chaque de l'espèce ;
- les ressources trophiques sont abondantes et adaptées, la forte productivité et la disponibilité en ressources trophiques étant un critère fondamental (Le Pape et Bonhommeau, 2015) ;
- la protection contre les prédateurs est suffisante (Ebeling et Laur, 1985). Une nourricerie de qualité est, en effet, à la fois riche en nourriture et présente une faible mortalité due à la prédation (Vinagre et Cabral, 2008) ;
- La connectivité inter-habitats permet la colonisation par les larves et les stades précoces puis l'émigration vers les habitats des adultes.

**Pour beaucoup d'espèces, ne nourricerie se caractérise par une très forte concentration en juvéniles sur un espace restreint.** De nombreuses espèces sélectionnent particulièrement certains habitats des zones côtières comme nourriceries, ce qui implique une réelle dépendance des juvéniles vis-à-vis de ces habitats (Whitfield et Patrick, 2015). Leur très forte productivité par rapport aux secteurs situés plus au large est un critère déterminant qui explique la forte concentration de juvéniles (Le Pape et Bonhommeau, 2015 ; Tableau *et al.*, 2015). De plus, la faible profondeur des nourriceries situées en zone côtière limite l'accès de prédateurs piscivores (Paterson et Whitfield, 2000) et la turbidité des eaux côtières constitue une bonne protection pour les jeunes stades (Blaber et Blaber, 1980). Ainsi, la réduction de la taille (Beck *et al.*, 2001 ; Rochette *et al.*, 2010) et de la qualité (Peterson, 2003) d'une nourricerie conduit à une diminution du recrutement et par conséquent de la taille de la population (Archambault *et al.*, sous presse). **Il est donc possible d'identifier des zones d'importance au sein des nourriceries pour une espèce donnée sur la base des critères définis au chapitre 2.**

### 3.4. Zones de croissance des adultes

La croissance adulte se déroule sur une aire géographique au sein de laquelle les individus matures se nourrissent et reconstituent les stocks énergétiques nécessaires à la

prochaine reproduction. Du point de vue écologique, les critères définissant les zones de croissance des adultes sont identiques à ceux qui régissent les zones de nourricerie.

Le maintien de la fonctionnalité de ces zones généralement étendues et de leurs ressources trophiques présente bien évidemment un intérêt pour la préservation des espèces d'intérêt halieutique. Cependant, du fait de leur extension spatiale beaucoup plus importante que les frayères et les nourriceries pour les espèces mobiles, **il est peu évident d'identifier des secteurs restreints de nourrissage des adultes dont la contribution au renouvellement de la population est particulièrement forte** (Parra *et al.*, 2016). Pour les espèces peu mobiles, ces zones de nourrissage ne sont en revanche pas plus étendues que les nourriceries mais s'y superposent (Le Pape com. pers. d'après Brown *et al.*, in prep). De plus, les exigences des adultes en termes de ressources trophiques, et donc leur sensibilité à des carences temporaires en disponibilités alimentaires, sont moindres que celles des juvéniles sur les nourriceries (Nagelkerken *et al.*, 2000 ; Selleslagh *et al.*, 2012). **Il paraît donc peu évident d'identifier des zones d'importance au sein des zones de croissance des adultes pour une espèce donnée sur la base des critères définis au chapitre 2.**

### 3.5. Voies de migration

#### 3.5.1. En milieu tempéré

En milieux tempérés, les **migrations sont particulièrement marquées et sensibles chez les poissons migrateurs amphihalins** (e.g., salmonidés, acipenséridés et anguillidés), conduisant à ce que l'intégralité des populations passent par des couloirs de migrations restreints. Leurs migrations s'effectuent entre les fleuves et la mer (e.g. saumon, Fig. 2) et notamment au sein des estuaires et à leur embouchure (i.e. au sein des délimitations potentielles des ZCH). Ces migrations sont effectuées soit par les adultes afin de rejoindre des frayères (en zone fluviale pour les anadromes et marine pour les catadromes), soit par les juvéniles afin de rejoindre leurs nourriceries (en zone fluviale pour les catadromes et marine pour les anadromes), en conduisant fréquemment à de très fortes concentrations d'individus. La rupture de connectivité entre fleuve et milieu marin inhibe ou empêche ces migrations et est un facteur majeur de diminution de la taille des populations concernées (Feunteun, 2002). **L'identification de zones d'importance au sein des voies de migration des poissons migrateurs amphihalins est donc possible sur la base des critères définis au chapitre 2. Il est donc naturel de considérer cette fonctionnalité comme importante.**

Par ailleurs, en milieu tempéré, les voies de migration côtière des espèces d'intérêt halieutique marines (non amphihalines) ne sont que peu voire pas l'objet de fortes concentrations. **L'identification de zones d'importance au sein des zones migration côtière des espèces d'intérêt halieutique marines (non amphihalines) en milieu tempéré n'est donc pas possible sur la base des critères définis au chapitre 2.**

#### 3.5.2. En milieu tropical

La connectivité écologique est un processus clé dans la structure des réseaux trophiques tropicaux (Sheaves, 2009). Les migrations réalisées particulièrement par les juvéniles entre le récif corallien, la mangrove et les herbiers constituent un relai trophique exportant la matière vivante accumulée sur les nourriceries vers les zones de vie adulte (Fig. 3 ; Kneib, 2002 ; Heck Jr *et al.*, 2008). La présence de mangrove et d'herbiers à une distance de 100 à 1000 m d'un récif y augmente l'abondance de l'ichtyofaune (Kendall *et al.*, 2003 ; Grober-Dunsmore *et al.*, 2007). Les migrations dans le but de pondre sont, elles-aussi, essentielles à la réalisation du cycle de vie des espèces d'intérêt halieutique de ces milieux. Approximativement 50% des espèces dans le paysage marin de Zanzibar utilise deux

habitats ou plus (Berkström *et al.*, 2012). **Cet usage d'habitats multiples implique une forte connectivité entre les différents milieux et donc de disposer de voies de migrations opérationnelles pour permettre la poursuite du cycle de vie.** Ces voies de migrations souvent restreintes (e.g., passes dans les récifs barrières) constituent des zones fonctionnelles d'importance qu'il convient de protéger (Berkström *et al.*, 2012). **Il est donc possible d'identifier des zones d'importance au sein des zones de migration des poissons tropicaux pour une espèce donnée sur la base des critères définis au chapitre 2.**

### 3.6. Intérêt des zones fonctionnelles retenues pour le renouvellement des ressources halieutiques

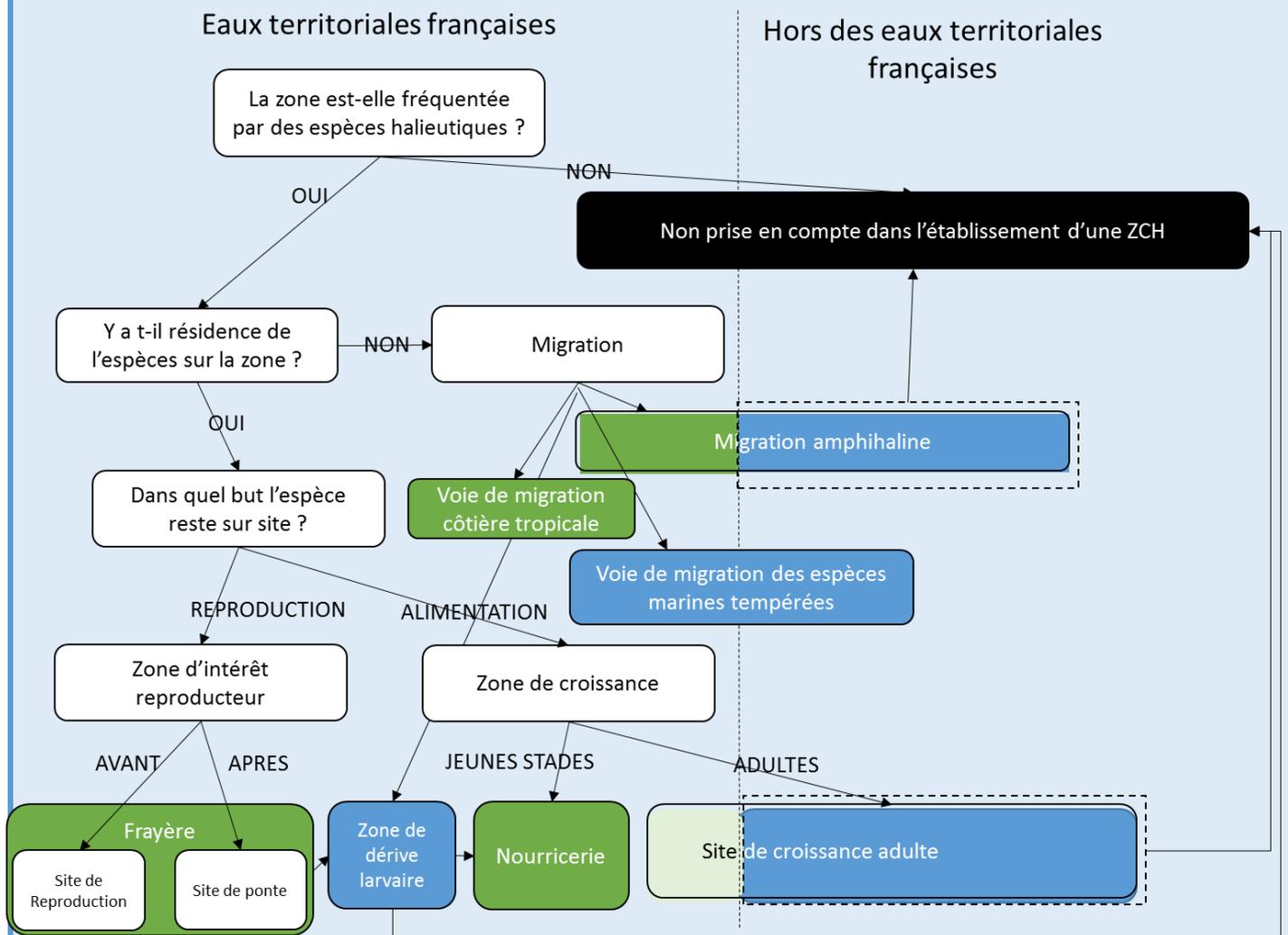
Une ZCH est définie dans la loi biodiversité comme est un espace maritime pouvant être défini entre la limite de salure des eaux et les 12 milles marins.. De ce fait, **les zones fonctionnelles des milieux hauturiers** (e.g., certaines frayères de grands pélagiques ou encore les habitats essentiels des espèces de grands fonds) ne pourront pas faire l'objet de ZCH, malgré les enjeux forts de leur préservation.

Il est toutefois **important de noter que, l'application des critères d'importance définis au chapitre 2 permet de retenir des catégories de zones fonctionnelles situées dans les eaux territoriales qui concernent une très large proportion des espèces d'intérêt halieutiques exploitées.** Aux Etats-Unis, les trois quarts des débarquements de la pêche proviennent d'espèces qui dépendent des habitats côtiers et estuariens pour au moins une phase de leur cycle de vie (Fodrie et Mendoza, 2006). Une analyse similaire sur les ressources évaluées par le CIEM en Atlantique Nord arrive à une estimation du même ordre (77% des débarquements ; Seitz *et al.*, 2014). Plus précisément, les deux tiers des débarquements sont réalisés sur des espèces qui dépendent de nourriceries côtières, la moitié sur des espèces qui se nourrissent en milieu côtier au stade adulte mais dont la majorité utilise aussi ces secteurs comme nourricerie. Les espèces qui dépendent des secteurs côtiers pour se reproduire représentent 10% des débarquements, tout comme les espèces effectuant des migrations côtières et estuariennes (Le Pape com. pers. d'après Brown *et al.*, in prep). Si ce type d'estimation n'est pas disponible pour les milieux tropicaux à notre connaissance, il ne fait aucun doute que cette proportion y est aussi élevée, *a fortiori* en milieu récifal.

Sur la base de ce troisième chapitre, trois catégories de zones fonctionnelles halieutiques sont finalement retenues, afin d'identifier des secteurs prioritaires pour établir des ZCH dans les eaux territoriales (Fig. 5) :

- **les frayères**, siège de la reproduction et des premiers stades de développement,
- **les nourriceries**, habitats où se réalise la croissance des juvéniles,
- **les voies de migration**, pour les espèces amphihalines et récifales.

Chacune de ces zones représente une concentration importante sur des surfaces restreintes pour un stade de vie donné. Elle est le siège d'une phase essentielle du cycle de vie des espèces d'intérêt halieutique dont la privation entraînerait des conséquences pour le renouvellement des populations.



**Figure 5 : Arbre de décision pour l'identification des catégories de zones fonctionnelles halieutiques pour lesquelles des zones d'importance peuvent être identifiées.** Les cases vertes indiquent les types de zones présentant un intérêt majeur pour la conservation des ressources dans les eaux territoriales du fait d'une **forte concentration de ressources sur des surfaces restreintes** (la partie vert pâle qui concerne les sites de croissance adulte rappelle leur importance, plus faible et/ou superposée au nourriceries); les cases bleues signalent les zones exclues du fait de leur caractère diffus et/ou les zones fonctionnelles situées hors des eaux territoriales (entourées de pointillés).

## 4. Priorités de conservation des zones fonctionnelles halieutiques

Après avoir identifié les catégories de zones fonctionnelles halieutiques **au sein desquelles des zones d'importance peuvent être identifiées** dans le chapitre précédent, il s'agit de proposer une démarche pour **prioriser** des secteurs afin d'établir *in fine* des ZCH.

### 4.1. Lister les espèces d'intérêt halieutique à prendre en compte

Pour rappel, **le terme d'espèce d'intérêt halieutique intègre les éléments biotiques des écosystèmes aquatiques présentant un intérêt pour l'exploitation commerciale par la pêche** (FAO, 2016). Cette définition englobe l'ensemble des ressources exploitées ou potentiellement exploitables Elle inclut donc les espèces faisant l'objet d'une interdiction temporaire d'exploitation mais exclut celles qui bénéficient d'un statut de protection pérenne.

A partir d'une méta-analyse des données bibliographiques, sur la base des critères évoqués dans la partie 2, Minello *et al.* (2003) concluent que la qualité d'un habitat est liée à l'espèce. De ce fait, les zones fonctionnelles d'importance dépendent de l'espèce considérée. Cependant, **une approche monospécifique seule ne permet pas une évaluation satisfaisante de l'importance d'un habitat**. En effet, le fait qu'une même zone fonctionnelle soit utile pour le cycle de vie de plusieurs espèces renforce son caractère prioritaire. Sans contrainte particulière, il paraît donc logique, sur une région ou une façade donnée, d'intégrer toutes les espèces d'intérêt halieutique dans une démarche d'identification de zones fonctionnelles.

Toutefois, pour des raisons diverses, tenant tout autant de l'urgence éventuelle concernant les objectifs de gestion d'une ressource donnée (e.g. plan de restauration d'un stock halieutique) que de la volonté d'avancer sur la base des informations disponibles, il sera possible d'opérer des choix et de se focaliser sur une ou quelques espèces, tout au moins à court ou moyen terme.

### 4.2. Identifier les zones fonctionnelles d'importance par espèce

Pour une espèce donnée, l'objectif sera d'identifier quantitativement ses zones fonctionnelles d'importance (i.e., frayères, nourriceries et/ou voies de migration pour les espèces amphihalines ou récifales). Le travail sera donc mené séparément pour chaque catégorie de zone fonctionnelle afin d'identifier les zones fonctionnelles d'importance.

Les critères de qualification du caractère essentiel et efficace d'une zone fonctionnelle halieutique pour une espèce donnée ont été établis (partie 2). De façon générale, pour les zones fonctionnelles retenues (partie 3), cette importance peut être, au moins en partie, qualifiée par **l'abondance et/ou la biomasse** de la ressource au stade considéré, en tenant compte des surfaces respectives d'habitat pour qualifier des habitats efficaces (Dahlgren *et al.*, 2006). Le critère d'abondance/biomasse est identique pour les trois catégories de zones fonctionnelles halieutiques retenues au chapitre 3. Ainsi, plus un habitat de nourricerie héberge une densité/concentration forte de juvéniles, plus il contribuera au recrutement des ressources halieutiques. Dans le cas d'une frayère, c'est la concentration en biomasse d'individus reproducteurs et/ou d'œufs sur une faible aire géographique en période de ponte qui montre l'importance de la zone ; plus la concentration en géniteurs et/ou en produits de ponte sera forte plus elle contribuera à la production de nouvelles ressources. Dans le cas des voies de migration, l'abondance traduit une forte fréquence de passage.

Différentes méthodes basées sur des campagnes scientifiques d'échantillonnages permettent de parvenir à une **cartographie quantitative de zones fonctionnelles** sur la base

d'indices d'abondances aux stades, par interpolation géostatistique des données ou par modélisation d'habitats et couplage avec des systèmes d'information géographiques (Rochette *et al.*, 2010 ; Trimoreau *et al.*, 2013). La constance relative de la distribution des juvéniles en phase de croissance rend ces démarches exploitant des données issues de campagnes scientifiques pertinentes pour identifier des nourriceries (Le Pape *et al.*, 2014). Les données issues de la pêche professionnelle ne répondent pas à un plan d'échantillonnage mais à une quête opportuniste et sont donc à traiter en tenant compte de ce biais. Elles peuvent néanmoins s'avérer très utiles pour analyser la distribution des ressources. Ainsi le couplage de données VMS<sup>7</sup> (Vessel Monitoring System) avec des déclarations de débarquements peut permettre de cartographier la distribution des espèces d'intérêt halieutique, tout au moins aux stades commerciaux (Gerritsen et Lordan, 2010). Cette source de donnée peut être particulièrement pertinente, notamment pour identifier des frayères (au cours de la période de reproduction) ou des voies de migration, dont le caractère ponctuel et saisonnier est rarement bien couvert par les campagnes scientifiques (Campbell *et al.*, 2014 ; Russo *et al.*, 2016 ; Vermard *et al.*, 2010).

Toutefois, les indicateurs spatialisés d'abondance et de biomasse présentent l'inconvénient de se baser sur une situation présente, sans permettre d'intégrer des contrastes dans la survie future des œufs (frayères) ou des juvéniles (nourriceries). Il est important d'adjoindre aux informations portant sur l'abondance et la biomasse, d'autres données et des connaissances expertes afin de valider le lien entre abondance ou biomasse aux stades considérés et contribution au stade de vie suivant (partie 2). Ces données et/ou informations complémentaires seront particulièrement utiles pour valider (i) que les zones de frayères identifiées à partir de concentrations d'adultes contribuent bien au renouvellement de la population et ne constituent donc pas des puits<sup>8</sup>, (ii) que les nourriceries identifiées à partir des densités de juvéniles sont bien susceptibles d'alimenter le stock adulte, notamment lorsque cette identification se fait sur de très jeunes stades dont la mortalité naturelle est forte et variable (Le Pape et Bonhommeau, 2015). A cette fin, l'utilisation complémentaire d'approches basées sur des traceurs d'histoire de vie peut apporter un complément utile pour valider les cartes quantitatives réalisées sur des indices d'abondance. Par exemple, l'utilisation de la microchimie des otolithes<sup>9</sup> permet de connaître l'origine géographique d'un individu. Ainsi, cette technique permet d'estimer, sur une frayère, la proportion d'individus provenant de tel ou tel type d'habitat de nourricerie (Morat *et al.*, 2014).

Les migrations dans le milieu côtier sont moins bien perçues par des données d'abondance et plus compliquées à estimer par des traceurs en zones tropicales. Des données de marquage sont en revanche généralement efficaces pour les caractériser (Freitas *et al.*,

---

<sup>7</sup> Les navires de pêche professionnelle de plus de 12 mètres immatriculés dans l'Union européenne, sont soumis au **système de surveillance des navires par satellite (VMS, Vessel Monitoring System)**. Ce dispositif peut aussi être obligatoire dans certaines zones (e.g. parcs marins), pour des bateaux de plus petite taille. Ce système a pour fonction de fournir la position des navires à intervalle régulier. Plus précisément, les données transmises sont : l'identification du navire de pêche, sa position géographique, la date et l'heure de la position, la vitesse et le cap du navire de pêche. (Source : <http://sih.ifremer.fr/Description-des-donnees/Les-donnees-externes-recues/Les-donnees-de-geolocalisation2/Les-donnees-VMS>)

<sup>8</sup> Une population est qualifiée de **puît** lorsque le nombre des naissances est inférieur à celui des morts sur une zone donnée. Une population puit se maintient au cours du temps par l'immigration de nouveaux individus depuis une autre population. Cette dernière est qualifiée de population source (Pulliam, 1988).

<sup>9</sup> Les **otolithes** sont des concrétions de carbonate de calcium situés dans l'oreille interne des téléostéens et impliquées dans l'équilibre de l'organisme. La croissance de l'otolithe est continue au cours de la vie de l'animal permettant la détermination de l'âge par sclérochronologie. De plus, l'otolithe fixe une partie des éléments chimiques du milieu extérieur permettant la détermination de l'origine géographique de l'individu.

2015).

Cet ensemble d'approches complémentaires devrait permettre de cartographier de façon quantitative les différentes zones fonctionnelles d'importance d'une espèce d'intérêt halieutique au cours de son cycle de vie.

#### 4.3. Combiner les cartes des zones fonctionnelles par espèce et par stade pour identifier les zones prioritaires

Une fois les zones fonctionnelles d'importance identifiées spatialement pour chaque espèce et chaque stade de vie pris en considération (cf. 4.2), il restera à synthétiser l'information pour identifier des zones prioritaires. Au même titre que le choix des espèces à prendre en compte, les critères de pondération entre les cartes issues de l'étape monospécifique portant sur un seul stade de vie (cf. 4.2.) relèvent plus de considérations de gestion que de critères écologiques. Cette partie se contente donc de présenter des critères à prendre en compte, sans prétendre estimer leur importance respective.

##### 4.3.1. Disponibilité de l'information

Le premier écueil pour identifier des zones d'importance concernera la **disponibilité de l'information**. Il paraît hypothétique qu'une cartographie fiable soit disponible pour toutes les zones fonctionnelles de l'ensemble des espèces retenues, et encore moins pour toutes les espèces d'intérêt halieutique listées *a priori*. De même, le degré de fiabilité sur la connaissance disponible sera un critère important. Des données issues d'un échantillonnage systématique suivant un protocole établi auront plus de fiabilité que des données parcellaires obtenues de façon opportuniste. La méthode d'analyse conduisant à l'établissement de cartes des zones fonctionnelles par stade et par espèce devra permettre d'estimer le degré d'incertitude sur la répartition spatiale estimée.

##### 4.3.2. Agrégation par espèce

Ensuite, **il faudra donner une pondération aux différentes cartes de zones fonctionnelles d'importance identifiées pour une espèce donnée**. Il ne paraît pas certain que des critères écologiques objectifs permettent d'y parvenir (e.g., doit-on accorder plus d'importance à la conservation des frayères ou des nourriceries ?). Toutefois, le niveau de concentration des zones identifiées comme d'importance sur un espace restreint pourra constituer un argument de priorisation, tout comme leur état de conservation et leur sensibilité.

##### 4.3.3. Agrégation entre espèces

Une fois définies les zones d'importance par espèce, ce sont surtout les critères de **pondérations entre espèces** qui devront être établis. La liste ci-après se contente de donner des pistes possibles, sans aucune hiérarchie :

*Critères écologiques, intérêt de l'espèce dans l'écosystème*

- Biomasse relative de l'espèce dans la communauté ;
- Intérêt pour le fonctionnement des réseaux trophiques.

*Critères halieutiques et objectifs d'amélioration de l'état des ressources*

- Statut d'exploitation et état des stocks (e.g. ratio effort de pêche / effort de pêche au rendement maximum durable, autres points de référence biologiques, mise en place d'un plan de restauration), afin de mettre l'accent sur les espèces dont l'état écologique n'est pas satisfaisant ;

Les critères de cette liste permettront d'attribuer un poids plus ou moins fort à chaque espèce d'intérêt halieutique afin de compiler les informations disponibles pour chacune d'entre elles et de déterminer des zones prioritaires. Toutefois l'éventuelle prise en compte de chacun de ses critères et, s'il est retenu, son influence dans l'estimation du poids respectif de chaque espèce, restent à définir en fonction d'objectifs de gestion. Les niveaux de captures ou de débarquements et/ou la part du chiffre d'affaires de chacune des espèces dans les débarquements globaux pourront aussi être considérés, afin de prendre en compte l'importance respective des espèces pour l'exploitation.

Sur la base des informations disponibles par espèce et des critères de pondération définis sur la base d'objectifs de gestion, la compilation des cartes quantitatives par stade et par espèce permettra de hiérarchiser des secteurs en fonction de leur intérêt en termes de zones fonctionnelles hébergées, en intégrant l'ensemble des espèces halieutiques prises en considération (Fig. 6).

#### 4.4. Intégrer d'autres critères pour établir des zones de conservation

Les ZCH ont notamment pour objet de permettre un développement durable des activités halieutiques. Les zones identifiées selon la démarche proposée ci-avant, constituent donc des outils d'aide à la décision afin de statuer ensuite sur l'établissement de ZCH en tenant compte de considérations socio-économiques.

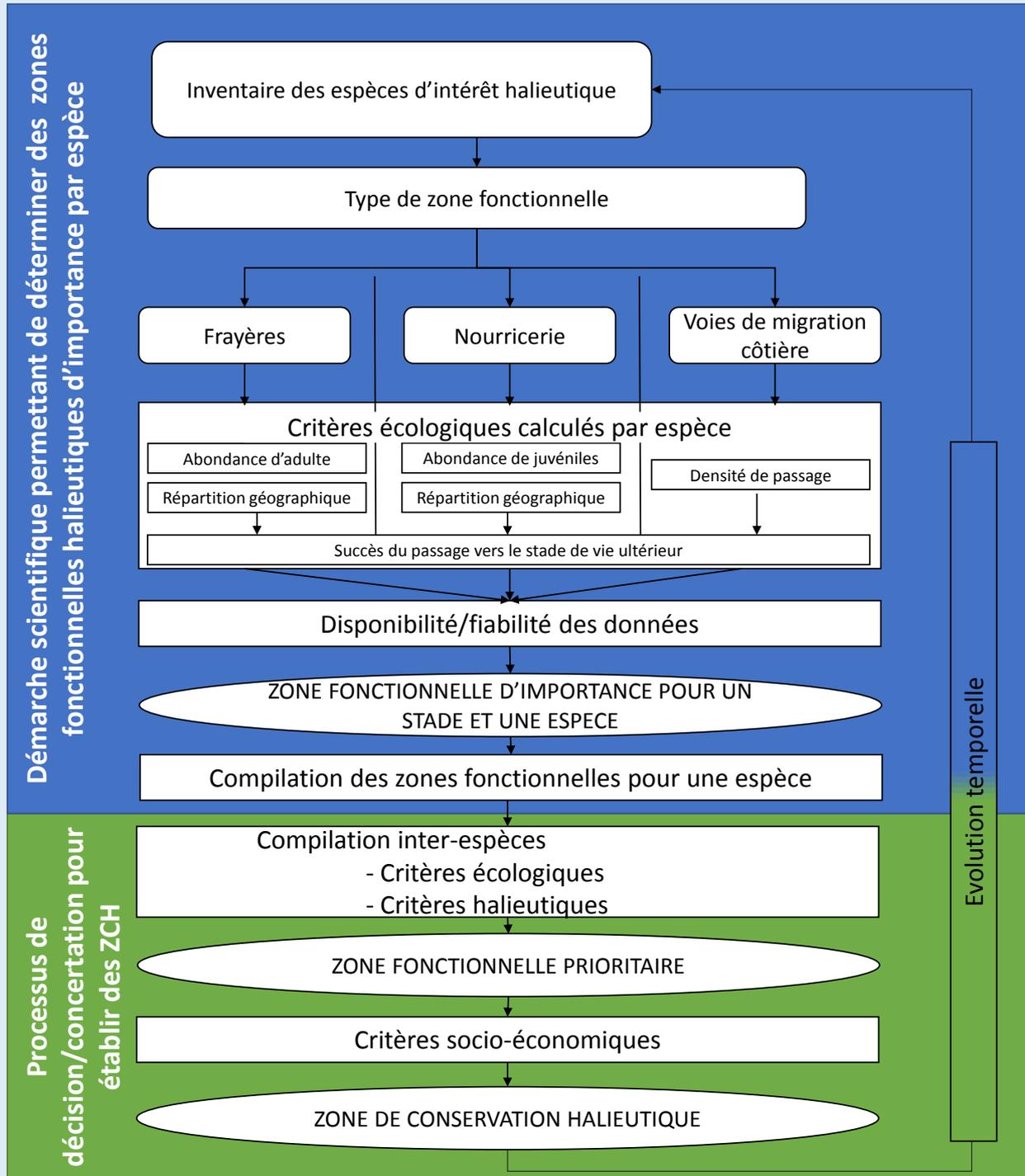
A cette fin, le « coût » inhérent à la mise en place de restrictions d'activités et d'usages au sein de ZCH devront faire partie des critères à prendre en compte. L'impact de ces restrictions sur l'ensemble des activités anthropiques, les pêcheries ainsi que toutes autres activités (plaisance, navigation commerciale, rejets, implantation d'infrastructures), du fait des conséquences qu'impliquent des mesures de protection au sein des ZCH, seront également pris en considération. En parallèle, les niveaux de pressions cumulées subies par les sites potentiels du fait de ces activités devront aussi être pris en compte.

Le statut des zones potentielles de conservation et la réglementation préexistante fera aussi partie des critères de décision.

#### 4.5. Prendre en compte l'évolution temporelle

Les zones fonctionnelles halieutiques, liées à l'occurrence de processus biologiques, sont vouées à évoluer en fonction de l'évolution du climat. Des projections, sur la base de modèles, montrent d'ores et déjà une modification de la répartition spatiale des espèces d'intérêt halieutique et des zones fonctionnelles associées, du fait de ces changements (Fulford *et al.*, 2014 ; Runge *et al.*, 2010 ; Fulford *et al.*, 2014). Les zones fonctionnelles d'importance prioritaires, définies sur la base de la démarche proposée ici, devront donc être reconsidérées périodiquement, à une échelle temporelle de l'ordre de la décennie, afin de valider la pertinence du positionnement des ZCH.

Afin de permettre une hiérarchisation des zones fonctionnelles halieutiques d'importance, on propose donc *in fine* une démarche d'aide à la décision (Fig. 6). Ceci étant, la mise en place de zones de conservation relève davantage de priorités de gestion que de considérations purement écologiques. Si la figure 5 présente un arbre de décision qui résulte d'une réflexion sur les catégories de zones fonctionnelles halieutiques pour lesquelles des zones d'importance peuvent être identifiées sur la base de critères écologiques, la démarche ci-dessous, est loin d'être aussi directive.



**Figure 6 : Démarche proposée pour définir des zones fonctionnelles halieutiques importantes par espèce puis les compiler pour identifier des zones prioritaires, afin établir des zones de conservation halieutiques.**

## Conclusion

Les ZCH se positionnent comme une catégorie supplémentaire d'AMP. Leur but est de protéger les espèces d'intérêt halieutique et surtout les zones fonctionnelles essentielles à l'accomplissement de leur cycle de vie, et donc de soutenir le renouvellement de ces ressources et l'activité de pêche qui y est associée. Parmi les huit finalités de gestion d'une AMP, les zones de conservations halieutiques en englobent quatre : atteindre le bon état des espèces et des habitats (F2), maintenir le rendu de fonctions écologiques clés (F3), soutenir l'exploitation durable des ressources (F5) et le développement durable des usages (F6). Dans ce rapport, un cadre général a été établi afin de définir les espèces concernées par les ZCH, les catégories de zones fonctionnelles pour lesquelles des zones d'importance peuvent être identifiées et les critères permettant de hiérarchiser ces zones les unes par rapport aux autres.

Les ZCH concernent potentiellement toutes les espèces d'intérêt halieutique, exploitées ou potentiellement exploitables, dont tout ou partie du cycle de vie se déroule dans les eaux territoriales françaises (de la limite de salure des eaux jusqu'à la ligne des 12 milles nautiques au large). Cette définition inclut les espèces faisant l'objet d'une interdiction temporaire d'exploitation mais exclut celles qui bénéficient d'un statut pérenne de protection. Le travail présenté dans ce rapport a, tout d'abord, permis d'identifier les différentes catégories de zones fonctionnelles, puis, de sélectionner celles qui apparaissent pertinentes pour établir des ZCH, du fait qu'elles représentent des phases pour lesquelles la dépendance de la ressource à des surfaces restreintes est avérée. La dérive larvaire apparaît comme un stade de vie spatialement diffus durant lequel la mortalité naturelle est très forte et qu'il serait peu efficace de protéger. Les zones de nourrissage des adultes, le plus souvent très étendues chez les espèces mobiles et/ou superposées aux nourriceries des juvéniles, ne sont pas non plus apparues comme de première priorité. Trois catégories de zones fonctionnelles ont été retenues pour établir des ZCH : les nourriceries, les frayères et les voies de migrations pour les espèces amphihalines et récifales.

La suite de ce rapport a proposé une démarche en étapes successives pour prioriser les zones fonctionnelles halieutiques d'importance à protéger :

- Identifier les espèces d'intérêt halieutique à prendre en compte, à partir d'une liste exhaustive des espèces ou d'une sélection d'espèces prioritaires,
- Sur la base des données disponibles, décrire quantitativement pour chaque espèce les deux (frayères et nourriceries) ou trois (voies de migration des amphihalins et des espèces tropicales) types de zones fonctionnelles à partir de méthodes portant très majoritairement sur des indicateurs d'abondance et de biomasse, afin de déterminer l'importance écologique des zones au sein de chaque catégorie,
- Compiler ces cartes sur la base de critères de pondération qui relèvent d'objectifs de gestion (intérêt écologique, niveau d'exploitation et valeur halieutique),
- Utiliser ces informations comme aide à la décision pour établir des ZCH.

Pour chaque ensemble biogéographique français, la seconde partie de ce travail, sur la base des définitions et des éléments de réflexion apportés par ce rapport, permettra :

- d'identifier les informations disponibles, issues d'études antérieures, qui permettent d'ores et déjà d'identifier ces zones fonctionnelles ;
- de réaliser un inventaire exhaustif des données, publiées ou non, permettant de réaliser dans une seconde phase l'identification des zones fonctionnelles pour les espèces et les secteurs pour lesquels ce travail d'identification et de quantification n'a pas été réalisé au préalable ;
- d'identifier les besoins prioritaires en matière d'acquisitions de connaissances.

## Références bibliographiques

- Aldebert, Y., Tournier, H., 1971. La reproduction de la sardine et de l'anchois dans le golfe du Lion. *Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit.* 35, 57–75.
- Alonso-Fernández, A., Saborido-Rey, F., 2012. Relationship between energy allocation and reproductive strategy in *Trisopterus luscus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 416–417, 8–16. doi:10.1016/j.jembe.2012.02.001
- Ameur, W.B., El Megdiche, Y., de Lapuente, J., Barhoumi, B., Trabelsi, S., Ennaceur, S., Camps, L., Serret, J., Ramos-López, D., Gonzalez-Linares, J., Touil, S., Driss, M.R., Borràs, M., 2015. Oxidative stress, genotoxicity and histopathology biomarker responses in *Mugil cephalus* and *Dicentrarchus labrax* gill exposed to persistent pollutants. A field study in the Bizerte Lagoon: Tunisia. *Chemosphere* 135, 67–74. doi:10.1016/j.chemosphere.2015.02.050
- Archambault, B., Le Pape, O., Baulier, L., Vermard, Y., Véron, M., Rivot, E., 2016. Adult-mediated connectivity affects inferences on population dynamics and stock assessment of nursery-dependent fish populations. *Fish. Res.* 181, 198–213.
- Aristizabal, E.O., 2007. Energy investment in the annual reproduction cycle of female red porgy, *Pagrus pagrus* (L.). *Mar. Biol.* 152, 713–724.
- Asch, R.G., Checkley Jr., D.M., 2013. Dynamic height: A key variable for identifying the spawning habitat of small pelagic fishes. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 71, 79–91. doi:10.1016/j.dsr.2012.08.006
- Barron, M.G., Carls, M.G., Heintz, R., Rice, S.D., 2004. Evaluation of fish early life-stage toxicity models of chronic embryonic exposures to complex polycyclic aromatic hydrocarbon mixtures. *Toxicol. Sci.* 78, 60–67.
- 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., others, 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.
- Bergstad, O.A., 2009. Fish: Demersal Fish (Life Histories, Behavior, Adaptations) A2 - Steele, John H., in: *Encyclopedia of Ocean Sciences (Second Edition)*. Academic Press, Oxford, pp. 458–466.
- Berkström, C., Gullström, M., Lindborg, R., Mwandya, A.W., Yahya, S.A.S., Kautsky, N., Nyström, M., 2012. Exploring “knowns” and “unknowns” in tropical seascape connectivity with insights from East African coral reefs. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 107, 1–21. doi:10.1016/j.ecss.2012.03.020
- Biskup, S., Bertocci, I., Arenas, F., Tuya, F., 2014. Functional responses of juvenile kelps, *Laminaria ochroleuca* and *Saccorhiza polyschides*, to increasing temperatures. *Aquat. Bot.* 113, 117–122. doi:10.1016/j.aquabot.2013.10.003
- Blaber, S., Blaber, T., 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *J. Fish Biol.* 17, 143–162.
- Block, B.A., 2011. FISH MIGRATIONS | Tracking Oceanic Fish A2 - Farrell, Anthony P., in: *Encyclopedia of Fish Physiology*. Academic Press, San Diego, pp. 1928–1936.
- Bonhommeau, S., Castonguay, M., Rivot, E., Sabatié, R., Le Pape, O., 2010. The duration of migration of Atlantic *Anguilla* larvae. *Fish Fish.* 11, 289–306.
- Brommer, J.E., Merilä, J., Kokko, H., 2002. Reproductive timing and individual fitness. *Ecol. Lett.* 5, 802–810.
- Callow, P., 1985. Adaptive aspects of energy allocation, in: *Fish Energetics: New Perspectives*. Tyler P, Callow P, Baltimore, pp. 13–31.

- Campbell, M.S., Stehfest, K.M., Votier, S.C., Hall-Spencer, J.M., 2014. Mapping fisheries for marine spatial planning: Gear-specific vessel monitoring system (VMS), marine conservation and offshore renewable energy. *Mar. Policy* 45, 293–300. doi:10.1016/j.marpol.2013.09.015
- Camus, P., Koutsikopoulos, C., 1984. Incubation expérimentale et développement embryonnaire de la daurade royale, *Sparus aurata* (L.), à différentes températures. *Aquaculture* 42, 117–128. doi:10.1016/0044-8486(84)90359-4
- Cardinale, M., Svedäng, H., 2004. Modelling recruitment and abundance of Atlantic cod, *Gadus morhua*, in the eastern Skagerrak–Kattegat (North Sea): evidence of severe depletion due to a prolonged period of high fishing pressure. *Fish. Res.* 69, 263–282. doi:10.1016/j.fishres.2004.04.001
- Carrillo, M., Bromage, N., Zanuy, S., Serrano, R., Prat, F., 1989. The effect of modifications in photoperiod on spawning time, ovarian development and egg quality in the sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture* 81, 351–365.
- Christie, G.C., Regier, H.A., 1988. Measures of optimal thermal habitat and their relationship to yields for four commercial fish species. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45, 301–314.
- Colloca, F., Cardinale, M., Ardizzone, G.D., 1997. Biology, spatial distribution and population dynamics of *Lepidotrigla cavillone* (Pisces: Triglidae) in the Central Tyrrhenian Sea. *Fish. Res.* 32, 21–32. doi:10.1016/S0165-7836(97)00041-6
- Colonello, J.H., Cortés, F., Massa, A.M., 2014. Species richness and reproductive modes of chondrichthyans in relation to temperature and fishing effort in the Southwestern Atlantic Shelf (34–54° S). *Adv. Fish. Res. Ibero-Am.* 160, 8–17. doi:10.1016/j.fishres.2014.04.015
- Compaire, J.C., Cabrera, R., Gómez-Cama, C., Soriguer, M.C., 2016. Trophic relationships, feeding habits and seasonal dietary changes in an intertidal rockpool fish assemblage in the Gulf of Cadiz (NE Atlantic). *J. Mar. Syst.* 158, 165–172. doi:10.1016/j.jmarsys.2016.02.006
- Corrales, X., Coll, M., Tecchio, S., Bellido, J.M., Fernández, Á.M., Palomera, I., 2015. Ecosystem structure and fishing impacts in the northwestern Mediterranean Sea using a food web model within a comparative approach. *J. Mar. Syst.* 148, 183–199. doi:10.1016/j.jmarsys.2015.03.006
- Crook, D.A., Lowe, W.H., Allendorf, F.W., Erős, T., Finn, D.S., Gillanders, B.M., Hadwen, W.L., Harrod, C., Hermoso, V., Jennings, S., Kilada, R.W., Nagelkerken, I., Hansen, M.M., Page, T.J., Riginos, C., Fry, B., Hughes, J.M., 2015. Human effects on ecological connectivity in aquatic ecosystems: Integrating scientific approaches to support management and mitigation. *Catal. Transdiscipl. Synth. Ecosyst. Sci. Manag.* 534, 52–64. doi:10.1016/j.scitotenv.2015.04.034
- Dahlgren, C., Kellison, G., Adams, A., Gillanders, B., Kendall, M., Layman, C., Ley, J., Nagelkerken, I., Serafy, J., 2006. Marine nurseries and effective juvenile habitats: concepts and applications.
- Davy, J., 1863. *Physiological Researches*. Williams and Norgate.
- De Robertis, A., Taylor, K., Wilson, C.D., Farley, E.V., 2016. Abundance and distribution of Arctic cod (*Boreogadus saida*) and other pelagic fishes over the U.S. Continental Shelf of the Northern Bering and Chukchi Seas. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* doi:10.1016/j.dsr2.2016.03.002
- Delage, N., Cachot, J., Rochard, E., Fraty, R., Jatteau, P., 2014. Hypoxia tolerance of European sturgeon (*Acipenser sturio* L., 1758) young stages at two temperatures. *J. Appl. Ichthyol.* 30, 1195–1202.

- Doyle, M.J., Mier, K.L., 2015. Early life history pelagic exposure profiles of selected commercially important fish species in the Gulf of Alaska. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* doi:10.1016/j.dsr2.2015.06.019
- Drent, R.H., Daan, S., 1980. The Prudent Parent: Energetic Adjustments in Avian Breeding 1). *Ardea* 68, 225–252.
- Ebeling, A.W., Laur, D.R., 1985. The influence of plant cover on surfperch abundance at an offshore temperate reef. *Environ. Biol. Fishes* 12, 169–179.
- Enberg, K., Dunlop, E.S., Jørgensen, C., 2008. Fish Growth, in: *Encyclopedia of Ecology*. Academic Press, Oxford, pp. 1564–1572.
- FAO, 2016. FIRMS. <http://firms.fao.org/firms/concepts/en>
- Fodrie, F.J., Mendoza, G., 2006. Availability, usage and expected contribution of potential nursery habitats for the California halibut. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 68, 149–164. doi:10.1016/j.ecss.2006.01.017
- Freitas, C., Olsen, E.M., Moland, E., Ciannelli, L., Knutsen, H., 2015. Behavioral responses of Atlantic cod to sea temperature changes. *Ecol. Evol.* 5, 2070–2083.
- Fulford, R.S., Peterson, M.S., Wu, W., Grammer, P.O., 2014. An ecological model of the habitat mosaic in estuarine nursery areas: Part II—Projecting effects of sea level rise on fish production. *Ecol. Model.* 273, 96–108. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.10.032
- Gallego, A., North, E.W., Houde, E.D., 2012. Understanding and quantifying mortality in pelagic, early life stages of marine organisms — Old challenges and new perspectives. *Underst. Quantifying Mortal. Pelagic Early Life Stages Mar. Org. Exp. Obs. Models WKMOR Spec. Issue* 93, 1–3. doi:10.1016/j.jmarsys.2011.10.012
- García, A., Palomera, I., 1996. Anchovy early life history and its relation to its surrounding environment in the Western Mediterranean basin.
- Gerritsen, H., Lordan, C., 2010. Integrating vessel monitoring systems (VMS) data with daily catch data from logbooks to explore the spatial distribution of catch and effort at high resolution. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* fsq137.
- Grenelle de la Mer, 2009. *Le Livre bleu des engagements du Grenelle de la Mer*. Paris Ministère Ecol. Energ. Dév. Durable Mer 71.
- Grober-Dunsmore, R., Frazer, T.K., Lindberg, W.J., Beets, J., 2007. Reef fish and habitat relationships in a Caribbean seascape: the importance of reef context. *Coral Reefs* 26, 201–216.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135, 147–186. doi:10.1016/S0304-3800(00)00354-9
- Harden Jones, F.R., 1968. Fish migration.
- Heck Jr, K.L., Carruthers, T.J., Duarte, C.M., Hughes, A.R., Kendrick, G., Orth, R.J., Williams, S.W., 2008. Trophic transfers from seagrass meadows subsidize diverse marine and terrestrial consumers. *Ecosystems* 11, 1198–1210.
- Henderson, B.A., Wong, J.L., Nepszy, S.J., 1996. Reproduction of walleye in Lake Erie: allocation of energy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53, 127–133.
- Hoegh-Guldberg, O., 2010. The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science* 328, 1523–1528. doi:10.1126/science.1189930
- Houde, E.D., 2001. Fish Larvae\* A2 - Steele, John H., in: *Encyclopedia of Ocean Sciences (Second Edition)*. Academic Press, Oxford, pp. 381–391.
- Incardona, J.P., Swarts, T.L., Edmunds, R.C., Linbo, T.L., Aquilina-Beck, A., Sloan, C.A., Gardner, L.D., Block, B.A., Scholz, N.L., 2013. Exxon Valdez to Deepwater Horizon: Comparable toxicity of both crude oils to fish early life stages. *Aquat. Toxicol.* 142, 303–316.
- Islam, M.S., Tanaka, M., 2005. Nutritional condition, starvation status and growth of early juvenile Japanese sea bass (*Lateolabrax japonicus*) related to prey distribution and

- feeding in the nursery ground. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 323, 172–183. doi:10.1016/j.jembe.2005.04.007
- Johannessen, T., 2014. Chapter 3 - Causes of Variation in Abundance, Growth, and Mortality in 0-Group Gadoids After Settlement and a Hypothesis Underlying Recruitment Variability in Atlantic Cod, in: *From an Antagonistic to a Synergistic Predator Prey Perspective*. Academic Press, Boston, pp. 39–62.
- Johnson, A.F., Jenkins, S.R., Hiddink, J.G., Hinz, H., 2013. Linking temperate demersal fish species to habitat: scales, patterns and future directions. *Fish Fish.* 14, 256–280. doi:10.1111/j.1467-2979.2012.00466.x
- Kelly, J.E., 1978. The fishery conservation and management act of 1976. *Mar. Policy* 2, 30–36. doi:10.1016/0308-597X(78)90058-1
- Kendall, M.S., Christensen, J.D., Hillis-Starr, Z., 2003. Multi-scale data used to analyze the spatial distribution of French grunts, *Haemulon flavolineatum*, relative to hard and soft bottom in a benthic landscape. *Environ. Biol. Fishes* 66, 19–26.
- Kneib, R.T., 2002. Salt marsh ecoscapes and production transfers by estuarine nekton in the southeastern United States, in: *Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology*. Springer, pp. 267–291.
- Kondrashev, S.L., 2008. Long-wave sensitivity in the masked greenling (*Hexagrammos octogrammus*), a shallow-water marine fish. *Vision Res.* 48, 2269–2274. doi:10.1016/j.visres.2008.07.004
- Lambert, Y., Dutil, J.-D., 2000. Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57, 815–825.
- Le Pape, O., Bonhommeau, S., 2015. The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. *Fish Fish.* 16, 373–398. doi:10.1111/faf.12063
- Le Pape, O., Chauvet, F., Désaunay, Y., Guéroult, D., 2003. Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Proc. Fifth Int. Symp. Flatfish Ecol. Part I* 50, 177–185. doi:10.1016/S1385-1101(03)00061-3
- Le Pape, O., Delavenne, J., Vaz, S., 2014. Quantitative mapping of fish habitat: A useful tool to design spatialised management measures and marine protected area with fishery objectives. *Ocean Coast. Manag.* 87, 8–19. doi:10.1016/j.ocecoaman.2013.10.018
- Lelièvre, S., Vaz, S., Martin, C.S., Loots, C., 2014. Delineating recurrent fish spawning habitats in the North Sea. *J. Sea Res.* 91, 1–14. doi:10.1016/j.seares.2014.03.008
- Levin, P.S., Stunz, G.W., 2005. Habitat triage for exploited fishes: Can we identify essential “Essential Fish Habitat?” *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64, 70–78.
- Li, J., Dong, S., Peng, M., Yang, Z., Liu, S., Li, X., Zhao, C., 2013. Effects of damming on the biological integrity of fish assemblages in the middle Lancang-Mekong River basin. *Ecol. Indic.* 34, 94–102. doi:10.1016/j.ecolind.2013.04.016
- Madeira, D., Araújo, J.E., Vitorino, R., Capelo, J.L., Vinagre, C., Diniz, M.S., 2016. Ocean warming alters cellular metabolism and induces mortality in fish early life stages: A proteomic approach. *Environ. Res.* 148, 164–176. doi:10.1016/j.envres.2016.03.030
- Magnuson-Stevens Fishery Act, 2007. Management Reauthorization Act of 2006. Public Law 479.
- Metz, J.A., Nisbet, R.M., Geritz, S.A., 1992. How should we define “fitness” for general ecological scenarios? *Trends Ecol. Evol.* 7, 198–202.
- Minello, T.J., Able, K.W., Weinstein, M.P., Hays, C.G., 2003. Salt marshes as nurseries for nekton: testing hypotheses on density, growth and survival through meta-analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 246, 39–59.

- Ministère de l'Écologie, du Développement durable, des Transports et du Logement, 2012. stratégie nationale pour la création et la gestion des aires marines protégées.
- Morat, F., Letourneur, Y., Blamart, D., Pécheyran, C., Darnaude, A.M., Harmelin-Vivien, M., 2014. Offshore–onshore linkages in the larval life history of sole in the Gulf of Lions (NW-Mediterranean). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 149, 194–202. doi:10.1016/j.ecss.2014.08.023
- Murray Jr, B.G., 1990. Population dynamics, genetic change, and the measurement of fitness. *Oikos* 189–199.
- Nagelkerken, I., van der Velde, G., Gorissen, M.W., Meijer, G.J., Van't Hof, T., den Hartog, C., 2000. Importance of Mangroves, Seagrass Beds and the Shallow Coral Reef as a Nursery for Important Coral Reef Fishes, Using a Visual Census Technique. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 51, 31–44. doi:10.1006/ecss.2000.0617
- Nakamura, Y., Tsuchiya, M., 2008. Spatial and temporal patterns of seagrass habitat use by fishes at the Ryukyu Islands, Japan. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 76, 345–356. doi:10.1016/j.ecss.2007.07.014
- Nations Unies, 1993. Convention sur la diversité biologique 1992. Recl. Trait. 1760, 169–382.
- Newell, C.R., Short, F., Hoven, H., Healey, L., Panchang, V., Cheng, G., 2010. The dispersal dynamics of juvenile plantigrade mussels (*Mytilus edulis* L.) from eelgrass (*Zostera marina*) meadows in Maine, U.S.A. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 394, 45–52. doi:10.1016/j.jembe.2010.06.025
- Palomera, I., Olivar, M.P., Salat, J., Sabatés, A., Coll, M., García, A., Morales-Nin, B., 2007. Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review. *Ecol. Funct. Iber. Seas Synth. GLOBEC Res. Spain Port.* 74, 377–396. doi:10.1016/j.pocean.2007.04.012
- Pankhurst, N., 1997. Temperature effects on the reproductive performance of fish. *Glob. Warm. Implic. Freshw. Mar. Fish* 61, 159.
- Parlement Européen, 2008. Directive 2008/56/CE du parlement européen et du conseil du 17 juin 2008 établissant un cadre d'action communautaire dans le domaine de la politique pour le milieu marin (directive-cadre "stratégie pour le milieu marin").
- Parra, H.E., Pham, C.K., Menezes, G.M., Rosa, A., Tempera, F., Morato, T., 2016. Predictive modeling of deep-sea fish distribution in the Azores. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* doi:10.1016/j.dsr2.2016.01.004
- Paterson, A.W., Whitfield, A.K., 2000. Do Shallow-water Habitats Function as Refugia for Juvenile Fishes? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 51, 359–364. doi:10.1006/ecss.2000.0640
- Peterson, M.S., 2003. A conceptual view of environment-habitat-production linkages in tidal river estuaries. *Rev. Fish. Sci.* 11, 291–313.
- Pörtner, H.-O., Berdal, B., Blust, R., Brix, O., Colosimo, A., De Wachter, B., Giuliani, A., Johansen, T., Fischer, T., Knust, R., 2001. Climate induced temperature effects on growth performance, fecundity and recruitment in marine fish: developing a hypothesis for cause and effect relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua*) and common eelpout (*Zoarces viviparus*). *Cont. Shelf Res.* 21, 1975–1997.
- Pörtner, H.-O., Farrell, A.P., 2008. Physiology and climate change. *Science* 322, 690–692.
- Pulliam, H.R., 1988. Sources, sinks, and population regulation. *Am. Nat.* 652–661.
- Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P., Le Pape, O., 2010. Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe). *Proc. Seventh Int. Symp. Flatfish Ecol. Part I* 64, 34–44. doi:10.1016/j.seares.2009.08.003

- Rombough, P.J., 1988. 2 Respiratory Gas Exchange, Aerobic Metabolism, and Effects of Hypoxia During Early Life, in: W.S. Hoar and D.J. Randall (Ed.), *Fish Physiology*. Academic Press, pp. 59–161.
- Runge, J.A., Kovach, A.I., Churchill, J.H., Kerr, L.A., Morrison, J.R., Beardsley, R.C., Berlinsky, D.L., Chen, C., Cadrin, S.X., Davis, C.S., Ford, K.H., Grabowski, J.H., Howell, W.H., Ji, R., Jones, R.J., Pershing, A.J., Record, N.R., Thomas, A.C., Sherwood, G.D., Tallack, S.M.L., Townsend, D.W., 2010. Understanding climate impacts on recruitment and spatial dynamics of Atlantic cod in the Gulf of Maine: Integration of observations and modeling. *3rd GLOBEC OSM Ecosyst. Funct. Ecosyst. Predict.* 87, 251–263. doi:10.1016/j.pocean.2010.09.016
- Russo, T., Carpentieri, P., Fiorentino, F., Arneri, E., Scardi, M., Cioffi, A., Cataudella, S., 2016. Modeling landings profiles of fishing vessels: An application of Self-Organizing Maps to VMS and logbook data. *Fish. Res.* 181, 34–47. doi:10.1016/j.fishres.2016.04.005
- Sassa, C., Tsukamoto, Y., Nishiuchi, K., Konishi, Y., 2008. Spawning ground and larval transport processes of jack mackerel *Trachurus japonicus* in the shelf-break region of the southern East China Sea. *Cont. Shelf Res.* 28, 2574–2583. doi:10.1016/j.csr.2008.08.002
- Seitz, R.D., Wennhage, H., Bergström, U., Lipcius, R.N., Ysebaert, T., 2014. Ecological value of coastal habitats for commercially and ecologically important species. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 71, 648–665.
- Selleslagh, J., Lesourd, S., Amara, R., 2012. Comparison of macrobenthic assemblages of three fish estuarine nurseries and their importance as foraging grounds. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 92, 85–97.
- Sheaves, M., 2009. Consequences of ecological connectivity: the coastal ecosystem mosaic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 391, 107–115.
- Simpson, S.D., Piercy, J.J.B., King, J., Codling, E.A., 2013. Modelling larval dispersal and behaviour of coral reef fishes. *Model. Ecol. Process. Proc. MATE 2011* 16, 68–76. doi:10.1016/j.ecocom.2013.08.001
- Stearns, S.C., 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press Oxford.
- Stearns, S.C., 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Funct. Ecol.* 3, 259–268.
- Tableau, A., Brind'Amour, A., Woillez, M., Le Bris, H., 2015. Influence of food availability on the spatial distribution of juvenile fish within soft sediment nursery habitats. *J. Sea Res.* doi:10.1016/j.seares.2015.12.004
- Tétard, S., Feunteun, E., Bultel, E., Gadais, R., Bégout, M.-L., Trancart, T., Lasne, E., 2016. Poor oxic conditions in a large estuary reduce connectivity from marine to freshwater habitats of a diadromous fish. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 169, 216–226. doi:10.1016/j.ecss.2015.12.010
- Trimoreau, E., Archambault, B., Brind'Amour, A., Lepage, M., Guitton, J., Le Pape, O., 2013. A quantitative estimate of the function of soft-bottom sheltered coastal areas as essential flatfish nursery habitat. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 133, 193–205.
- Van de Wolfshaar, K., HilleRisLambers, R., Gårdmark, A., 2011. Effect of habitat productivity and exploitation on populations with complex life cycles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 438, 175–184.
- Vasconcelos, R., Eggleston, D., Le Pape, O., Tulp, I., 2013. Patterns and processes of habitat-specific demographic variability in exploited marine species. *ICES J. Mar. Sci.* 71, 638–647.
- Veiga, P., Vieira, L., Bexiga, C., Sá, R., Erzini, K., 2006. Structure and temporal variations of fish assemblages of the Castro Marim salt marsh, southern Portugal. *Appl. Ecohydrol.*

- Approach Guadiana Estuary Coast. Areas Lessons Learn. Dam Impacted Ecosyst. 70, 27–38. doi:10.1016/j.ecss.2006.05.037
- Vermard, Y., Rivot, E., Mahévas, S., Marchal, P., Gascuel, D., 2010. Identifying fishing trip behaviour and estimating fishing effort from VMS data using Bayesian Hidden Markov Models. *Ecol. Model.* 221, 1757–1769. doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.04.005
- Vinagre, C., Cabral, H., 2008. Prey consumption by the juvenile soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*, in the Tagus estuary, Portugal. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 78, 45–50.
- Vollen, T., Albert, O.T., Nilssen, E.M., 2004. Diet composition and feeding behaviour of juvenile Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Svalbard area. *Proc. Fifth Int. Symp. Flatfish Ecol. Part II* 51, 251–259. doi:10.1016/j.seares.2003.08.006
- Wanink, J.H., Zwarts, L., 1993. Environmental effects of the growth rate of intertidal invertebrates and some implications for foraging waders. *Neth. J. Sea Res.* 31, 407–418. doi:10.1016/0077-7579(93)90057-Y
- Whitfield, A.K., Patrick, P., 2015. Habitat type and nursery function for coastal marine fish species, with emphasis on the Eastern Cape region, South Africa. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 160, 49–59. doi:10.1016/j.ecss.2015.04.002
- Wright, D., 1936. OCEAN.

Réalisation, mise en page : Pôle halieutique AGROCAMPUS OUEST

ISSN 2116-8709 (en ligne)

ISSN 2260-0922 (papier)

© 2016, Pôle halieutique Agrocampus Ouest. Tous droits de reproduction, même partielle, par quelque procédé que ce soit, sont réservés pour tous les pays

Crédit photos : AGROCAMPUS OUEST



Les zones de conservation halieutique auront pour vocation de préserver ou de restaurer les zones fonctionnelles situées dans les eaux territoriales jusqu'à la limite de salure des eaux et présentant un intérêt majeur pour le cycle de vie des ressources halieutiques. En préalable à l'établissement de ZCH, le Ministère de l'Environnement, de l'Energie et de la Mer a donc souhaité faire réaliser un inventaire des connaissances sur les zones fonctionnelles halieutiques dans les eaux territoriales françaises, métropolitaines et ultramarines. La première phase d'étude, présentée dans ce rapport, est préliminaire à cet inventaire et comporte différentes étapes que l'on peut résumer comme suit :

- définir les différentes catégories de zones fonctionnelles, suivant la fonction assurée par celles-ci pour le renouvellement des ressources halieutiques ;
- définir des critères permettant de qualifier l'importance d'une zone fonctionnelle au regard de l'intérêt particulier qu'elle présente pour les ressources halieutiques ;
- proposer une méthode permettant de prioriser les zones fonctionnelles halieutiques d'importance, pour aider le processus de décision conduisant à établir des ZCH.

AUTEURS (AGROCAMPUS OUEST)

Nicolas DELAGE  
Olivier LE PAPE



## CONTACTS

- **AGROCAMPUS OUEST**

Olivier LE PAPE : [Olivier.Le\\_Pape@agrocampus-ouest.fr](mailto:Olivier.Le_Pape@agrocampus-ouest.fr)

Cellule Études et Transfert  
Pôle halieutique  
AGROCAMPUS OUEST

65 rue de Saint Briec  
CS 84215 • 35 042 Rennes Cedex

<http://halieutique.agrocampus-ouest.fr/>

ISSN 2116-8709 (en ligne)  
ISSN 2260-0922 (papier)