



Faculté des sciences de l'Université de Montpellier

Faut-il restaurer les populations d'oursins *Paracentrotus lividus*?

Diplôme d'Université (DU) « Restauration écologique des
petits fonds marins côtiers »

Année 2024

Cyril MICHEAU

Tutrice : Gwenaëlle DELARUELLE

Rapporteur : Julie DETER

Remerciements

Je fais part de mes remerciements à toute l'équipe pédagogique du diplôme universitaire qui a compté des professionnels de la filière de la restauration écologique en mer Méditerranée. Cette équipe s'est composée de

- Philippe LENFANT, professeur à l'Université de Perpignan, membre du CEFREM, responsable du CREM, docteur en océanographie biologique, HDR, chef de plongée scientifique classe IB,
- Pierre BOISSERY, chargé de l'expertise pour la mer et le littoral méditerranéen au sein de l'Agence de l'eau Rhône-Méditerranée-Corse,
- Gilles LECAILLON, président fondateur d'Ecocean et plongeur professionnel,
- Gwenaëlle DELARUELLE, chargée de projets en milieu marin chez Andromède Océanologie,
- Eirini APAZOGLOU, cheffe de projet chez EuroMarine Network,
- Olivier BOCQUET, directeur de Lab ROUGERIE + TANGRAM.
- Laure THIERRY DE VILLE D'AVRAY, cheffe de projet chez Sulubaaï Environmental Foundation

Je remercie aussi Julie DETER et Valérie BORREL pour avoir été à l'initiative de cette formation passionnante. Merci à Julie de nous avoir guidé, suivi, assisté tout au long de la semaine à Montpellier.

Je voudrais également remercier tous les acteurs qui m'ont donné du temps, des informations et des conseils.

- Sonia TERNENGO de l'Université de Corse
- Thierry THIBAUT de l'Université Aix-Marseille
- Mariachiara CHIANTORE de l'Université de Gênes
- Sylvain COUVRAY de l'Institut Océanographique Paul Ricard
- Benjamin CADVILLE et Eric CHARBONNEL du Parc Marin de la Côte Bleue
- Florence BUZIN de BENTH'OSTREA
- SIH - Système d'Informations Halieutiques
- Michel MARENGO de la STAtion de REcherches Sous-marines et Océanographiques (STARESO)
- Déborah MONDAIN du Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins de PACA

Je tiens à saluer Charles-François BOUDOURESQUE dont les travaux sur les oursins *Paracentrotus lividus* sont incontournables.

Et bien sûr, de chaleureux remerciements à ma tutrice Gwenaëlle DELARUELLE pour ses suggestions et ses nombreuses améliorations apportées au document !

Table des figures

Figure 1 : Carte des impacts cumulés

Figure 2 : Évolution de la réglementation concernant l'environnement, le milieu marin et les petits fonds côtiers

Figure 3 : Arbre phylogénétique des Echinodermata

*Figure 4 : L'oursin comestible *Paracentrotus lividus* et ses différentes couleurs*

*Figure 5 : Chronologie du cycle de vie de l'oursin *Paracentrotus lividus**

Figure 6 : Modèle enveloppe autour de la distribution des tailles

Figure 7 : Schéma décrivant la dynamique des populations d'oursins

Figure 8 : Les oursinades, une culture du partage au bord de l'eau

Figure 9 : Représentation schématique de ganguis

Figure 10 : Débarquement d'oursins comestibles en Méditerranée française - Source FAO

Figure 11 : Débarquement d'oursins comestibles en Méditerranée française Source SIH

Figure 12 : illustration du basculement

*Figure 13 : Population fluctuation of *Paracentrotus lividus* in the South Basin of Lough Hyne*

Figure 14 : Extrait du Journal Officiel de la République Française du 17 décembre 1925

Figure 15 : Arrêté du 21 Mars 1979

Figure 16 : territoire du Parc Marin de la Côte Bleue

*Figure 17 : Comptage d'oursins *Paracentrotus lividus* par le PMCB*

*Figure 18 : Quelques étapes de l'élevage de *P. lividus**

Figure 19 : Oursin "bien rempli"

Figure 20 : Modèle conceptuel du fonctionnement des substrats rocheux recouverts d'algues photophiles en Méditerranée du Nord Ouest

Liste des tableaux

Tableau 1 : Résumé des réglementations de pêche d'oursins

Tableau 2 : Evolution de la réglementation sur la région PACA

Résumé

Conjuguant une riche biodiversité d'espèces souvent endémiques et une pression anthropique intense, la mer Méditerranée est identifiée comme "hotspot de biodiversité". De nombreuses initiatives sont entreprises pour préserver voire restaurer ses écosystèmes, notamment les herbiers de Posidonies et les massifs coralligènes. Parmi ces habitats, un résident fait beaucoup parler de lui : l'oursin comestible, *Paracentrotus Lividus*. Pêché depuis des générations par des particuliers ou des professionnels pour ses qualités gustatives, le poids culturel et économique de cet oursin est non-négligeable. Des comptages ont montré un déclin de la population des oursins *P. Lividus* incitant les pouvoirs publics à restreindre de façon plus drastique les prélèvements. Divers projets sont également lancés pour développer l'échiniculture soit pour repeupler la mer soit pour répondre au marché gastronomique.

Mais d'un point de vue écologique la question de repeuplement des oursins pose question. En effet des études démontrent la capacité du *P. Lividus*, au-delà d'une certaine densité, à transformer des structures algales dressées, riches en biodiversité, en zones désertiques recouvertes d'algues encroûtantes et entraînant un appauvrissement halieutique de la zone. Doit-on mettre à risque les herbiers et autres espaces d'algues structurantes pour maintenir ou développer une activité gastronomique aussi lucrative soit-elle ?

Par ailleurs la grande variabilité tant spatiale que temporelle des communautés d'oursins et de leur recrutement rend tout comptage difficile à lire : le déclin annoncé est-il réel ? Peut-on vraiment considérer l'espèce en danger alors que le recrutement semble assuré ? Et d'ailleurs quelle est la véritable référence d'une densité saine dans un écosystème sain ? Ces questions sont clivantes et chacun des acteurs a son opinion. Dans cette situation, peut on trouver un équilibre entre la préservation d'écosystèmes riches dont les herbiers de posidonie et l'activité socio-économique de pêche professionnelle ou de loisir.

L'objectif de ce mémoire est de parcourir les différents aspects de ce problème épineux puis d'explorer comment certaines discussions comme un suivi exhaustif du stock, une séparation spatiale des activités pourraient participer à une solution pérenne.

Sommaire

Remerciements

Table des figures

Liste des tableaux

Résumé

1. Introduction	1
2. Présentation du <i>Paracentrotus lividus</i>	3
2.1. Généralités	3
2.2. Reproduction du <i>Paracentrotus lividus</i>	4
2.3. Positionnement trophique	5
2.4. Rôle écologique du <i>P. lividus</i>	6
3. Les enjeux socio-économiques	7
3.1. Éléments culturels.	7
3.2. Pêche professionnelle	8
4. Les risques écologiques	10
4.1. Transformation des écosystèmes par surpopulation de <i>P. lividus</i>	10
4.2. Réchauffement climatique	11
4.3. L'effet Allee et la disparition des <i>Paracentrotus lividus</i>	11
5. Pistes envisagées pour une gestion de stock d'oursins	12
5.1. Eradication des oursins pour restaurer les herbiers ou forêts de macroalgues.	12
5.2. Réduction des prélèvements	12
5.3. Réensemencement pour repeuplement	15
5.4. Echiniculture hors sol	16
6. Restauration écologique et <i>Paracentrotus lividus</i>	18
7. Discussion / Conclusion	19
Annexe 1	21
Bibliographie	24

1. Introduction

La mer Méditerranée représente seulement 0,82 % de la surface totale des océans (Defant, 1961) et 0,32 % de leur volume et pourtant elle présente une diversité remarquable de faune et de flore marquée d'un fort taux d'endémisme.

On estime que cette mer semi-fermée abrite entre 8000 et 17000 espèces marines soit entre 4 % et 18 % des réserves mondiales selon les groupes taxonomiques (Bianchi and Morri, 2000; Coll *et al.*, 2012; Cramer *et al.*, 2018). Cette biodiversité est généralement plus élevée à proximité de la côte et sur le plateau continental puis décroît avec la profondeur (Coll *et al.*, 2010).

Cette richesse, longtemps considérée comme infinie, subit une pression anthropique en croissance permanente. La population méditerranéenne ne cesse d'augmenter et de tirer parti des ressources de la mer. A tel point que le bassin méditerranéen a été listé parmi les priorités pour défendre la diversité biologique, les 25 premiers "biodiversity hotspots" (Myers *et al.*, 2000).

L'artificialisation des littoraux, la pêche, le transport maritime, le tourisme et la pollution notamment par les plastiques sont autant de menaces pour les écosystèmes marins côtiers où se concentre la plus forte biodiversité (Daeden, 2015; Holon, 2015). En France, le suivi de 13 pressions anthropiques est effectué depuis 2013 dans le cadre du réseau [IMPACT](#) par Andromède Océanologie avec le soutien de l'Agence de l'eau Rhône Méditerranée et Corse. Les modèles spatiaux disponibles sur la plateforme MEDTRIX permettent de cartographier l'interaction des pressions anthropiques sur le milieu marin du littoral méditerranéen français (Figure 1).

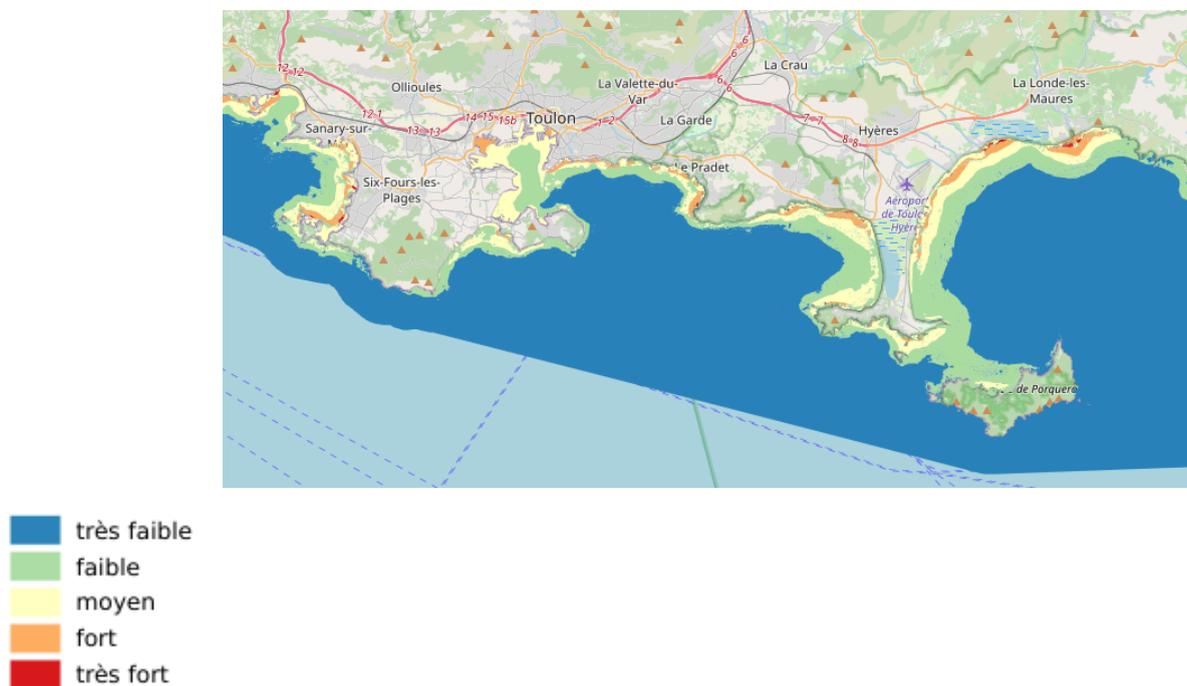


Figure 1: Carte des impacts cumulés entre Sanary sur Mer et La Londe les Maures (IMPACT : Modélisation des pressions anthropiques côtières et des seuils de vulnérabilité - Données consultées en avril 2024 sur la plateforme de surveillance MEDTRIX (<https://plateforme.medtrix.fr>)).

Ces pressions mettent en danger les écosystèmes de la Méditerranée notamment ceux proches de la côte qui sont exposés à des impacts cumulés importants (Figure 1). Ainsi, les herbiers de posidonies (vastes prairies marines formées par l'espèce endémique de Méditerranée *Posidonia oceanica*) et les récifs coralligènes (blocs de concrétions organiques, principalement d'algues calcaires et d'animaux bioconstructeurs) sont souvent nommés parmi les habitats les plus à risque alors qu'ils abritent une grande diversité d'espèces (plus de 400 espèces différentes de végétaux et plusieurs milliers d'espèces animales peuplent les herbiers à *P. oceanica* ; plus de 1800 espèces sont associées aux communautés à coralligène (Bianchi and Morri, 2000; Ballesteros, 2006; Coll *et al.*, 2010)). Ces pressions anthropogéniques croissantes peuvent provoquer des changements de longue durée, d'écosystèmes à forte diversité vers des écosystèmes à faible diversité (Scheffer *et al.*, 2001; Bennett, Peterson and Levitt, 2005; Neil Adger, Arnell and Tompkins, 2005; Carpenter *et al.*, 2006).

Afin de réduire ces pressions sur l'environnement marin, ou tout au moins mieux les gérer, la législation a évolué depuis les années 70. Aujourd'hui les petits fonds côtiers sont au cœur d'un arsenal réglementaire (Figure 2) auquel se rajoutent des réglementations locales, régionales ou communales.

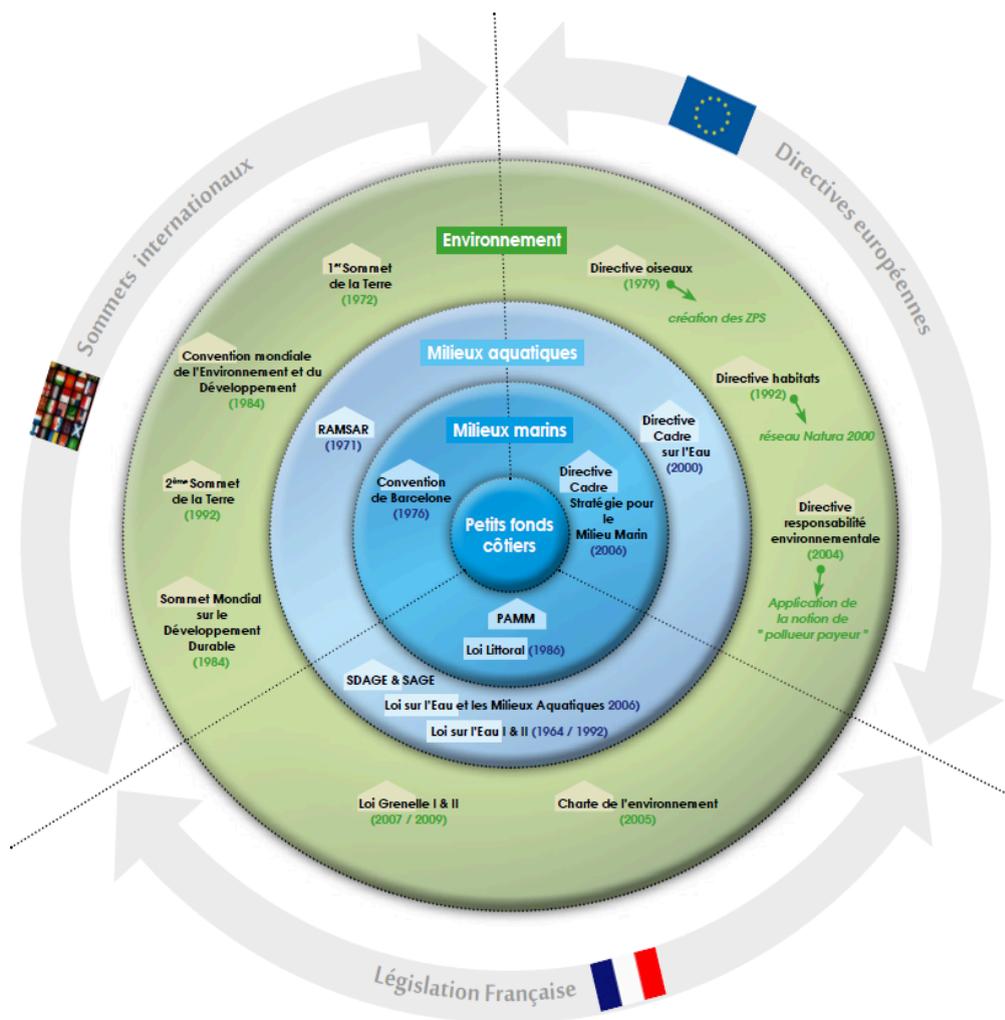


Figure 2: Évolution de la réglementation concernant l'environnement, le milieu marin et les petits fonds côtiers (Lenfant *et al.*, 2015).

Par exemple, l'arrêté préfectoral n°R93-2023-03-29-00001 publié le 29 septembre 2023 a pour objectif de réduire le "risque de disparition de l'oursin comestible" *Paracentrotus lividus* (voir Annexe 1). Cet arrêté augmente drastiquement les périodes d'interdiction de pêche et divise par deux les quantités de prélèvements autorisées sur la région Provence Alpes Côte d'Azur. Cet exemple mérite notre attention et nous y reviendrons plus en détail car, publié pour protéger une espèce particulière, il soulève des interrogations chez les écologues : en mer Méditerranée, l'un des changements de régime les plus fréquents et les plus persistants est la transition brutale d'habitats dominés par des macrophytes à des zones stériles, par suite du surpâturage des oursins tels que *Paracentrotus lividus* (Lamarck) et *Arbacia lixula* (L.) (Guarnieri *et al.*, 2020). Hors, on connaît l'importance de ces biotopes qui servent de nurserie à de nombreuses espèces benthiques et halieutiques. On peut alors se demander s'il faut véritablement protéger les oursins *Paracentrotus lividus* pour qu'ils se développent plus abondamment ou si leur récente baisse de population ouvre la porte à une meilleure préservation des herbiers ou des forêts d'algues structurantes dont la biocénose a besoin.

L'objectif de ce mémoire est de parcourir les différents aspects de ce problème épineux. Après une présentation du *P. lividus* nous explorerons son importance socio-économique, puis les risques écologiques autour de lui. Nous aborderons alors les différentes options envisagées pour la gestion des populations d'oursins *P. lividus* (abattage, réduction des prélèvements, élevage pour repeuplement ou vente directe) et discuterons des possibilités d'équilibre entre écologie, culture et économie.

2. Présentation du *Paracentrotus lividus*

2.1. Généralités

Les *Paracentrotus lividus* sont des Échinodermes de symétrie d'ordre 5 de la classe des Echinoida (Figure 3) avec un squelette qui porte des piquants mobiles, des pédicellaires et des pieds ambulacraires.

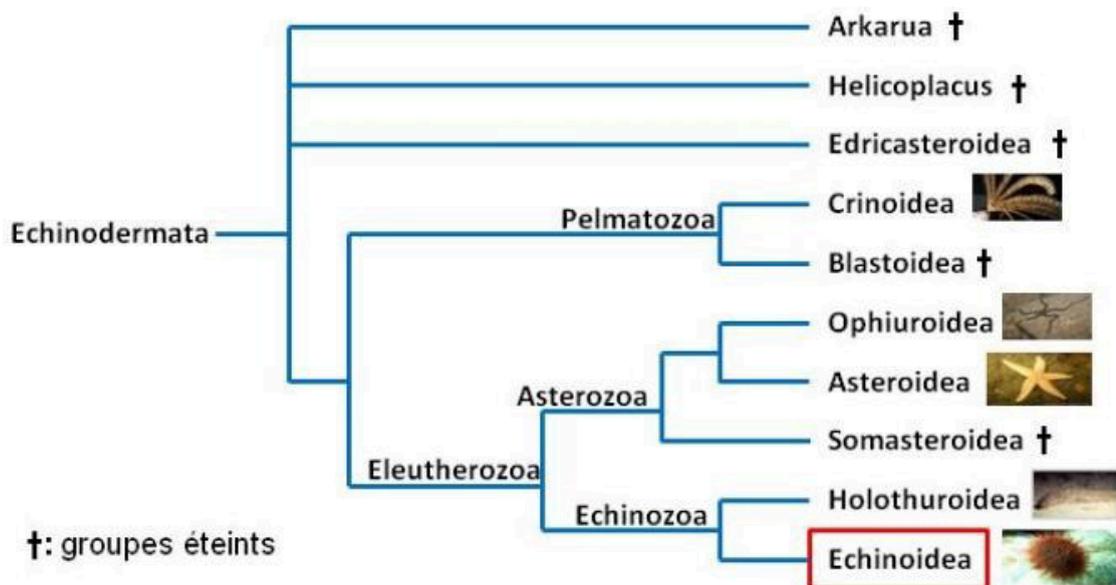


Figure 3: Arbre phylogénétique des Echinodermata.

Souvent appelé oursin violet, sa couleur varie pourtant d'un individu à l'autre : vert olive, violet, brun clair ou foncé (Figure 4). Son test (squelette) est généralement vert, circulaire et légèrement aplati aux pôles et peut atteindre jusqu'à 8 cm de diamètre (Boudouresque et Verlaque, 2020).



Figure 4: L'oursin comestible *Paracentrotus lividus* et ses différentes couleurs (photos : Alex Lopez, Ruben Castrillo, Glori Costas respectivement)

L'espèce *P. lividus* est présente sur tout le pourtour méditerranéen ainsi que sur la façade nord-est de l'Atlantique de l'Ecosse jusqu'au sud du Maroc. Sa zone géographique semble limitée par les températures extrêmes de l'eau, 8°C minimum en hiver et 28°C maximum en été (Boudouresque and Verlaque, 2020). Une mortalité de masse a été observée pour des températures dépassant les 30°C (Yeruham *et al.*, 2015).

On le trouve dans de multiples habitats comme des fonds rocheux ou des herbiers de posidonies ou de zostères, rarement sur les fonds sableux. Il vit souvent dans des anfractuosités ou des creux qu'il peut avoir creusé lui-même à l'aide de ses piquants.

Très sensible à la dessiccation, *P. Lividus* reste sous la surface de l'eau et de préférence au-dessus des 20-30m de profondeur, même s'il a été vu jusqu'à 80m (Tortonese, 1965).

2.2. Reproduction du *Paracentrotus lividus*

Souvent pris à tort pour la femelle de l'oursin noir *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758), *Paracentrotus lividus* est une espèce gonochorique à fécondation externe (ovipare). Une à deux fois par an, mâles et femelles relâchent leurs gamètes dans l'eau. Les raisons de cette émission synchrone au sein d'une population ne sont pas totalement définies. Le succès de la fécondation dépend de nombreux paramètres comme la densité de population ou les courants dans la zone.

Une fois fécondé l'œuf se transforme rapidement en larve qui va commencer un périple pélagique assez long d'environ 3 à 4 semaines (Figure 5).

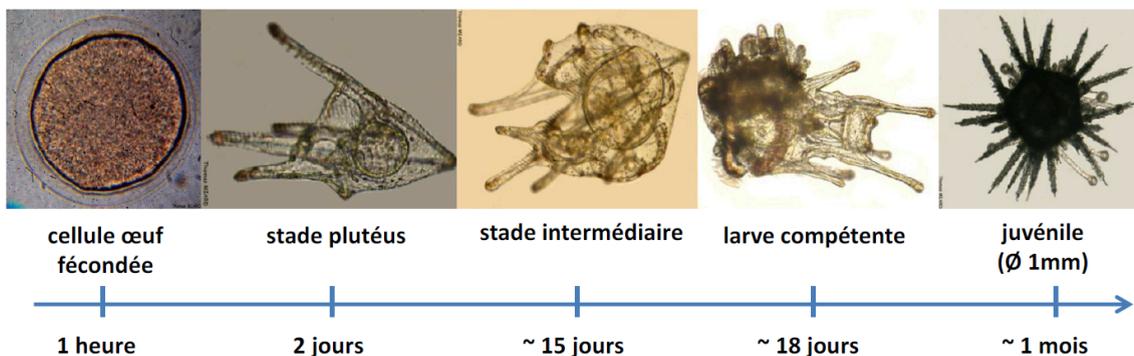


Figure 5: Chronologie du cycle de vie de l'oursin *Paracentrotus lividus* (© T. Miard et S.Couvray)

La larve compétente effectue des aller-retours entre la surface et le fond jusqu'à ce qu'elle considère le substrat propice à sa métamorphose (Gosselin and Jangoux, 1998). L'organisme alors endotrophe se transforme en quelques jours en juvénile avec les caractéristiques principales de l'adulte.

Les juvéniles vont alors rechercher une protection en s'abritant soit dans des anfractuosités soit sous les aiguilles d'autres adultes plus gros (Tegner and Levin, 1983; Grosjean, Spirlet and Jangoux, 1995).

Les oursins grossissent d'environ un cm par an mais la dynamique peut être affectée par de nombreux paramètres comme l'accès à la nourriture ou la présence d'autres congénères. La figure 6 montre une modélisation de l'évolution du diamètre du test en fonction de l'âge. Cette modélisation utilise des régressions quantiles et une extension du modèle appelée "modèle enveloppe" qui prend en compte la variabilité individuelle. L'ensemble montre une croissance asymptotique qui s'infléchit autour de la 4^{ème} année (Grosjean, Spirlet and Jangoux, 2003) :

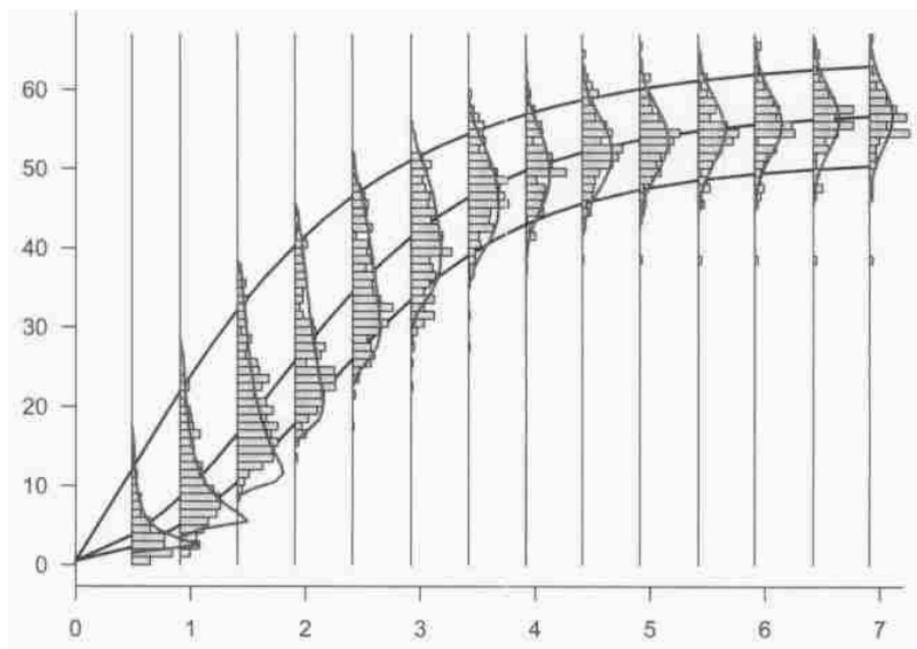


Figure 6: Modèle enveloppe représenté avec des surfaces tridimensionnelles autour de la distribution des tailles (Grosjean, Spirlet and Jangoux, 2003).

2.3. Positionnement trophique

Les oursins *Paracentrotus lividus* sont essentiellement des herbivores et une longue liste des aliments du *P. lividus* a été compilée par Boudouresque et Verlaque. On retiendra principalement la préférence pour la *Posidonia oceanica* et les algues photophiles dressées (*Dictyota dichotoma* et *spiralis* ainsi que les Cystoseires). Pour autant *P. lividus*, assez vorace, se nourrira de ce qu'il trouve en abondance à proximité et inclura volontiers éponges ou toute autre matière organique en suspension. La mise en place de stations d'épuration dans les années 70 a eu pour effet de réduire drastiquement la densité de matière organique en suspension ce qui a eu pour conséquence une chute de la densité des oursins dans les zones de rejets.

Passé la phase de larve que de nombreux poissons et crustacés peuvent manger, l'oursin *Paracentrotus lividus* aura de moins en moins de prédateurs au fur et à mesure qu'il grossit. Boudouresque et Verlaque ont également compilé une liste des prédateurs observés. Les principaux

prédateurs de juvéniles (< 1 cm de diamètre de test) sont les *Labridae Coris julis*, alors que les *Sparidae Diplodus sargus* et *Diplodus vulgaris* sont, eux, capables de manger des adultes (jusqu'à 5 cm de diamètre). Il faut également rajouter à la liste le gastropode *Hexaplex trunculus* (Sala and Zabala, 1996) et l'étoile de mer *Marthasterias glacialis* qui peut manger des oursins de toute taille (Guidetti, Terlizzi and Boero, 2004; Gianguzza *et al.*, 2006). Les oursins, une fois ouverts par les prédateurs directs, attirent de nombreux poissons charognards (Sala, 1997).

La figure 7 décrit l'équilibre entre les populations d'oursins petits et grands, les macrophytes source de nourriture et les prédateurs. On y voit aussi l'importance des prélèvements anthropiques sur l'équilibre naturel soit en puisant directement sur la population d'oursins de taille commerciale soit en réduisant la population de leurs prédateurs.

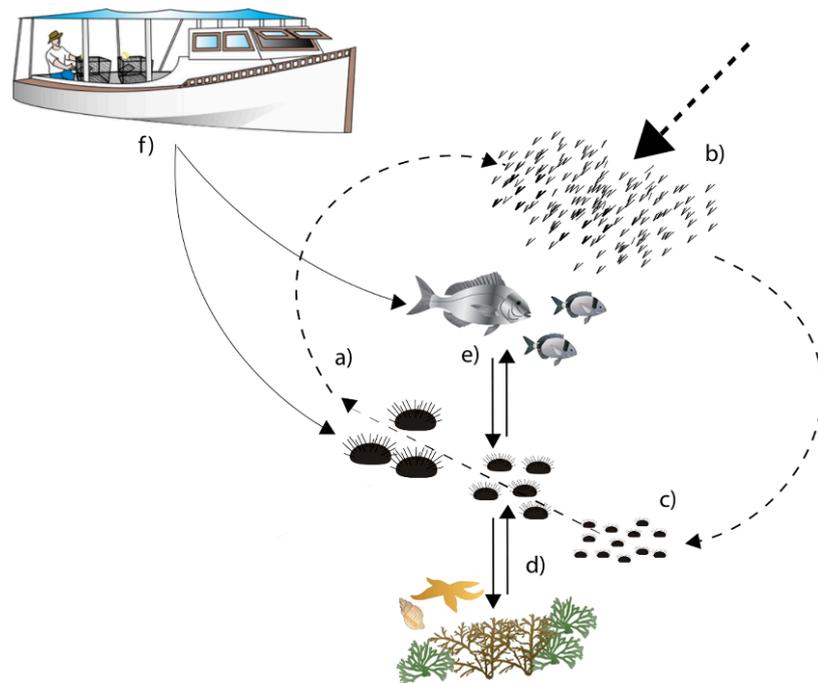


Figure 7: Schéma décrivant la dynamique des populations d'oursins. Les lettres représentent les différentes étapes des populations : (a) population d'oursins adultes et principaux reproducteurs, (b) l'apport en larves, (c) recrutement de juvéniles dans des habitats appropriés, (d) interactions avec les habitats pour nourriture et abri, (e) interactions avec les prédateurs, (f) pression de la pêche (Farina *et al.*, 2020)

2.4. Rôle écologique du *P. lividus*

Contrairement aux mers tropicales, la Méditerranée n'abrite que peu d'herbivores. Hormis la saupe *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) dont les bancs peuvent dépasser la centaine d'individus (Verlaque, 1990), les oursins *Paracentrotus lividus* et *Arbacia lixula* sont les herbivores les plus actifs. Ils jouent à ce titre un rôle crucial dans la régulation des massifs d'algues et herbiers, ce qui a largement été documenté (Hawkins and Hartnoll, 1983; Lawrence, 2001). Leur positionnement trophique participe également à la transformation des nutriments.

D'autre part, les oursins *P. lividus* précipitent le carbonate de calcium présent dans l'eau afin de former leurs test et aiguilles (Asnaghi *et al.*, 2014). Cela participe à la transformation des oligoéléments en minéraux plus grands et ainsi améliore la transparence de l'eau ce qui permet à la lumière de mieux pénétrer le milieu.

3. Les enjeux socio-économiques

3.1. Éléments culturels.

Des recherches archéologiques ont montré que les oursins faisaient partie de l'alimentation humaine dès le Paléolithique. On peut les retrouver sur de nombreuses gravures et peintures rupestres.

Pline l'Ancien les cite dans son *Naturalis historia* pour leur chair nutritive au goût délicieux mais aussi pour leurs vertus médicinales.

Dans son roman *Les Travailleurs de la mer*, Victor Hugo décrit les oursins violets comme une nourriture abondante et bon marché puisqu'on peut les pêcher soi-même.

A l'inverse, Alexandre Dumas les décrit comme des trésors de la Méditerranée que le Comte de Monte Cristo fait servir avec langoustes et homards pour un banquet qu'il veut somptueux.

Plus proche de nous, les oursinades sont une tradition où l'on partage en famille ou avec des amis les oursins tout juste pêchés. Institutionnalisées dans les années 50 et 60 à travers des dégustations puis une journée de l'oursin devenue ensuite un mois de l'oursin, elles donnent lieu aujourd'hui à des rassemblements animés dans de nombreuses villes autour des produits de la mer et du territoire (Figure 8).



Figure 8: Les oursinades, une culture du partage au bord de l'eau (Photo Nadine de Trans)

La qualité gustative et la facilité de pêche poussent les amateurs à braver les restrictions pour déguster une oursinade. Une "ration individuelle" varie généralement d'une douzaine à une trentaine d'oursins par personne mais mon oncle prévoyait jusqu'à 80 oursins par personne ! On comprend dès lors l'importance que peut représenter la pêche dite de loisir sur l'état du stock. De fait, cette pêche récréative est à la fois très établie, ancrée dans la culture locale mais aussi très peu quantifiée. Certains pensent que la pêche de loisir est similaire en volume à la pêche professionnelle (beaucoup moins d'oursins par pêcheur mais beaucoup plus de pêcheurs) mais peu d'études scientifiques permettent de la quantifier de façon précise.

3.2. Pêche professionnelle

Bien que les oursins soient consommés depuis des millénaires, la pêche professionnelle est beaucoup plus récente. En Galice, aujourd'hui source principale d'oursins, elle n'a commencé que dans les années 60 (Fernández-Boán, Fernández and Freire, 2012). En région Sud, la pêche pouvait s'effectuer à l'aide d'une "radasse" ou "gangui", sorte de filet avec ou sans armature traîné au sol par le pointu (Figure 9). Cette pêche est maintenant interdite à cause des dégâts sur les fonds marins et notamment sur les herbiers de posidonies qui étaient ainsi ratissés.

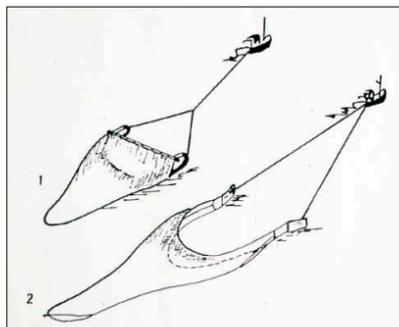


Figure 9: Représentation schématique du gangui à armature (1) et du gangui à panneaux (2)

On pouvait aussi utiliser une grappe fixée au bout d'une longue tige pour pêcher depuis le bateau par temps calme. Cette méthode était très limitante car il fallait une mer très lisse pour voir les oursins depuis la surface. De plus, seuls les oursins à portée de perche pouvaient être pêchés et malgré toute l'habileté des pêcheurs la profondeur de pêche restait limitée à 2-3 m de fond. Aujourd'hui, la pêche se fait sous l'eau avec un petit grappin à main adapté à la taille minimale de récolte (50 mm). Dans les départements du Var et des Alpes Maritimes la pêche doit s'effectuer en apnée mais dans le département des Bouches-du-Rhône la plongée en scaphandre autonome est autorisée. La pêche sous-marine donne ainsi accès à une zone plus grande que celle accessible depuis la surface et malgré les restrictions successives, les quantités pêchées ont pu se maintenir. La plongée sous-marine permet également une pêche très sélective qui n'a que peu d'impacts collatéraux sur l'environnement (habitats ou autres espèces).

En revanche, les pêcheurs vont cibler en priorité les zones à forte densité et les spécimens les plus gros, jusqu'à la limite autorisée, ce qui ne laisse que des populations tronquées dont les capacités de reproduction sont moindres. La baisse de densité peut déclencher un effet Allee et ainsi entraîner une croissance négative jusqu'à effondrement de la population (Leviton and Sewell, 1998; Botsford, Campbell and Miller, 2004). Cet effet n'est pas visible dans les chiffres de débarquement des grandes pêcheries mondiales car les lieux de pêche continuent de se déplacer et d'attaquer de nouveaux spots, permettant le maintien des quantités pêchées. De manière générale, les pêcheries d'oursins dans le monde ne sont pas réputées pour être pérennes à cause du manque d'évaluation précise du stock et d'une gestion inefficace de la ressource (Andrew *et al.*, 2002).

Les quantités débarquées sont enregistrées de longue date mais la fiabilité des données est toute relative puisqu'il s'agit de données déclaratives. En Galice, on pratiquait des prix unitaires flottants pour tenir compte des quantités supérieures aux quotas en vigueur et ne déclarer que des volumes autorisés tout en rémunérant les pêcheurs à hauteur de leur pêche (Farina *et al.*, 2020). Peu de contrôles sont effectués et la dissémination des points de débarquement tout le long de la côte ne facilite pas un suivi rigoureux. Ci-dessous le tableau des débarquements d'oursins pêchés en Méditerranée rapporté à la FAO (Food and Agriculture Organization) (Figure 10).

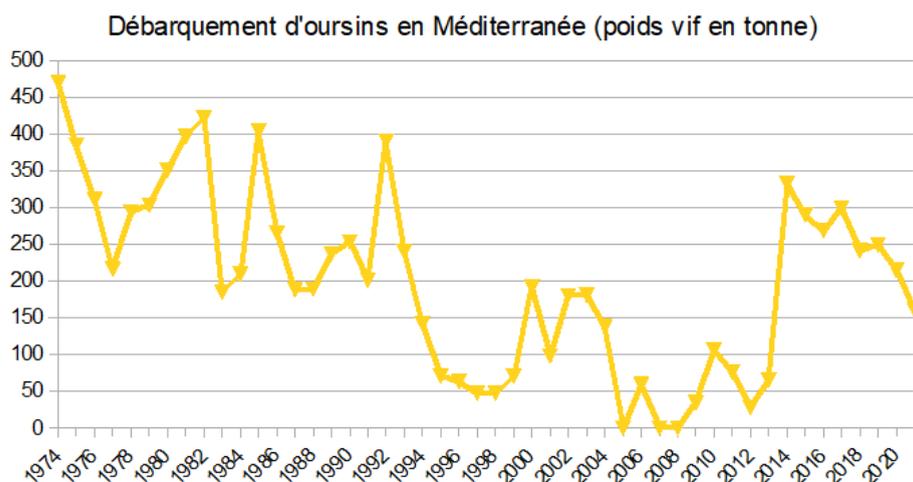


Figure 10: Débarquement d'oursins comestibles en Méditerranée française (Source FAO. 2023. Statistiques des pêches et de l'aquaculture. www.fao.org/fishery/fr/statistics/software/fishstatj).

On peut remarquer de fortes variations d'une année sur l'autre et une tendance à la baisse ces dernières années (depuis 2015) qui, sur la période globale 1974-2021, ne paraît pas alarmante mais qui, sur une échelle de temps plus courte, inquiète professionnels et politiques.

Les données fournies par l'IFREMER (Figure 11) ne sont pas concordantes et présentent, elles aussi, des points d'ombre. Sur la période 2008-2022 les données rapportées en quantité et en poids ne correspondent pas, selon les trimestres le poids moyen d'un oursin varierait de 1g à plusieurs kilos. D'autre part, des débarquements sont déclarés dans les périodes où la pêche est interdite.

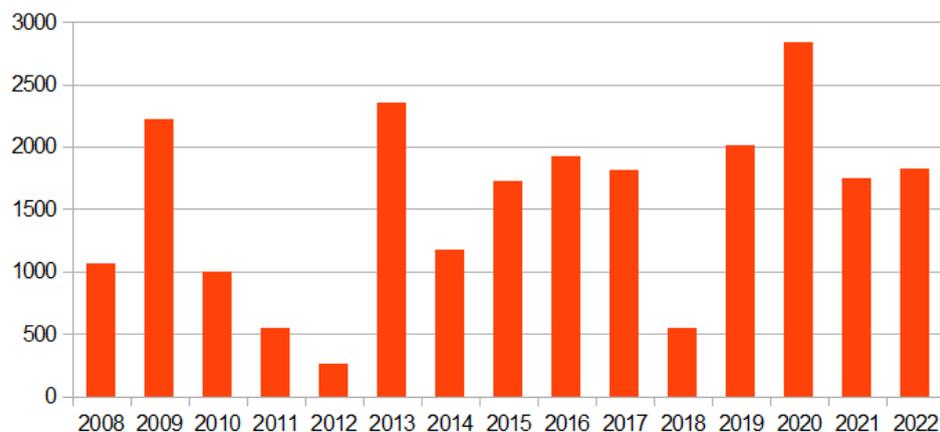


Figure 11: Débarquement d'oursins comestibles en Méditerranée française (poids vif en kilos) (Source SIH - Système d'Informations Halieutiques).

Comme on peut le constater les différentes données obtenues ne sont pas concluantes et ne permettent pas d'en déduire des tendances cohérentes.

Le commerce se pratique sur des oursins entiers vivants ou sur le corail uniquement en petits pots. Les prix des oursins entiers varient de 14 Euros la douzaine à la sortie de l'eau à 10 Euros l'unité chez les écaillers. Les oursins entiers ne se conservent pas, les amateurs savent que quelques heures après la pêche, le goût change déjà. Le corail se vend en petits pots, autour des 400 Euros le kilo. On conçoit aisément l'intérêt de la filière à conserver un flux massif et constant des arrivages.

4. Les risques écologiques

4.1. Transformation des écosystèmes par surpopulation de *P. lividus*

Le broutage modéré des forêts d'algues et des herbiers va stimuler la croissance des plantes et participer à la transition des nutriments (Eklöf *et al.*, 2008). Néanmoins, lorsque leur densité atteint un seuil, les oursins sont capables de faire basculer les biotopes structurés d'algues molles ou d'herbiers de phanérogames, ainsi que des communautés benthiques qui s'y réfugient, en zones désertiques communément appelées *barren* (Lawrence, 2001; Eklöf *et al.*, 2008; Flukes, Johnson and Ling, 2012)(Figure 12). On observe même un gradient de richesse benthique entre les zones désertifiées et les zones saines pourvues d'algues dressées (Giakoumi *et al.*, 2012). Les facteurs de stress anthropiques peuvent jouer un rôle crucial dans le déclenchement et le maintien de ce changement en érodant la résilience des lits de macroalgues tout en augmentant la persistance des barrens d'oursins (Ling *et al.*, 2015). Par exemple, l'épuisement des populations de prédateurs de l'oursin causé par la surpêche (notamment des labridés) a été invoqué comme le principal facteur conduisant à l'effondrement des lits de laminaires dans différentes régions du monde (Giakoumi *et al.*, 2012; Filbee-Dexter and Scheibling, 2014).



Figure 12: illustration du basculement. a) Forêt de varech saine b) Roches mises à nue par surpâturage c) herbier de posidonie sain d) Ravages causés par les oursins *Centrostephanus rodgersii* - photo a) et b) Andrew B. Stowe et Zaferkisilkaya, c) Futura-sciences.com d) John Turnbull.

Ce basculement n'est pas réversible facilement et présente une hystérésis importante. En effet, la densité d'oursins nécessaire pour que les organismes photophiles dressés se régénèrent est un ordre de grandeur inférieur à la densité seuil du basculement (Ling *et al.*, 2015).

En éliminant totalement les oursins sur une zone qui a périclité, les algues brunes structurantes peuvent reprendre le dessus mais l'écosystème n'arrive pas à se régénérer comme à l'origine (Guarnieri *et al.*, 2020). La restauration de ces forêts algales peut prendre 15 à 25 ans (Galobart *et al.*, 2023).

4.2. Réchauffement climatique

P. lividus semble montrer une résistance certaine vis à vis du changement climatique tant que les températures de la mer restent en deçà de 30°C : les oursins étaient très communs sur les côtes israéliennes avec des densités oscillant de 2 à 10 individus par m². Aujourd'hui ils sont devenus très rares et cela a été corrélé à la hausse de la température de la mer au-delà des 30,5 °C (Yeruham *et al.*, 2015).

On peut craindre également que l'acidification des océans soit une menace pour les oursins puisque leurs tests sont constitués de la forme la plus soluble du carbonate de calcium, une calcite très riche en magnésium mais l'étude menée par Valentina Asnaghi semble démontrer que le pCO₂ a peu d'impact sur la croissance de l'oursin (Asnaghi *et al.*, 2014).

4.3. L'effet Allee et la disparition des *Paracentrotus lividus*

Il y a peu d'études sur la disparition totale des *P. lividus* mais comme beaucoup d'invertébrés marins les populations sont soumises à l'effet d'Allee (Levitan and Sewell, 1998; Botsford, Campbell and Miller, 2004; Kuparinen, Keith and Hutchings, 2014). Lorsque les densités sont trop faibles, la croissance de la population devient négative et la population s'effondre. Il se pourrait que cela explique l'effondrement observé à Lough Hyne (Barnes *et al.*, 2002) où des variations significatives ont été observées pendant des décennies avant que les *P. lividus* ne franchissent un seuil bas et disparaissent totalement. On peut noter que le seuil fatal se situerait autour de 0,1 individu par m² (Figure 13).

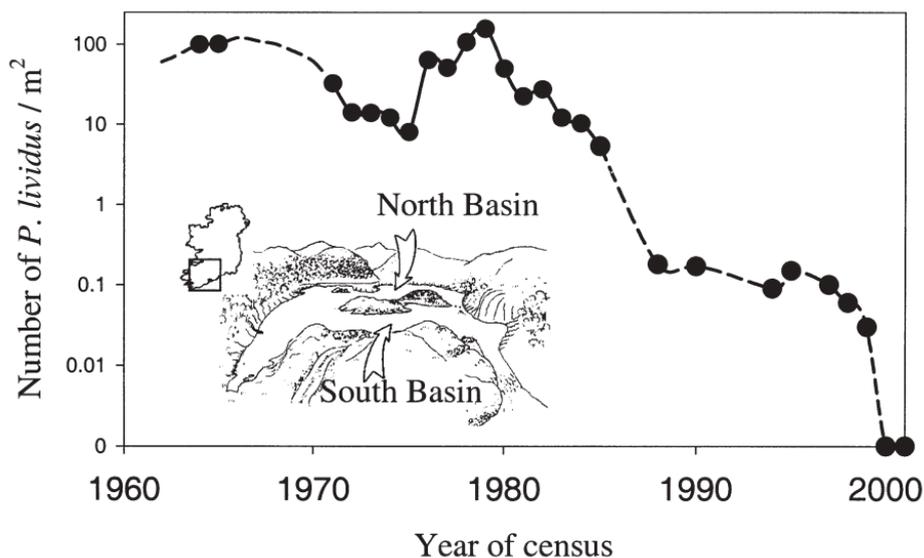


Figure 13: Population fluctuation of *Paracentrotus lividus* in the South Basin of Lough Hyne. *P. lividus* census data from Muntz *et al.* (1965), Kitching (1987), Barnes *et al.* (2001) and present study (2000 and 2001 points). Data prior to the 1960s is not shown, as actual censuses were not recorded. Insert is the position of Lough Hyne in Ireland

5. Pistes envisagées pour une gestion de stock d'oursins

On voit donc que les parties prenantes ont des objectifs antagonistes. Entre pêche, de loisir ou professionnelle, et préservation des habitats de macro-algues ou d'herbiers, les positions sont compréhensibles mais incompatibles et parfois même conflictuelles. Nous allons passer en revue les quatre familles principales d'initiatives préconisées par les différents acteurs.

5.1. Eradication des oursins pour restaurer les herbiers ou forêts de macroalgues.

Lorsque, à la suite du broutage d'oursins, l'écosystème riche en forme de canopée a basculé vers un état pauvre et ras, une faible densité d'oursins suffit à maintenir cet état appauvri (Bonaviri *et al.*, 2011). Même sous le niveau de densité fatale, les oursins continuent à étendre la zone dépeuplée en broutant à la frontière, élargissant ainsi la zone dénudée (Bulleri, 2013). Le projet MERCES (Marine Ecosystem Restoration in Changing European Seas) est allé plus loin en éradiquant tous les oursins sur 1,2 ha pour voir la capacité du lieu à se régénérer. L'étude démontre que l'éradication massive (92500 oursins détruits à coup de marteau) a stoppé la propagation de l'état désertifié mais n'a pas permis seul le retour à l'état initial (Guarnieri *et al.*, 2020). Un état intermédiaire avec des algues courtes s'est rapidement installé (constat un an après abattage) mais n'a pas évolué au cours des deux années suivantes. Trois ans après l'abattage des oursins aucune différence de diversité d'espèces n'était visible avec les zones témoins. Il est également à noter que les oursins n'ont pas recolonisé les zones test.

La conclusion de l'étude est que l'éradication d'oursins seule ne suffit pas à restaurer les habitats originaux mais reste une bonne méthode en préparation d'autres activités de restauration pour faire revenir des algues plus structurantes pour favoriser le recrutement de plus d'espèces. Si l'abattage des oursins est une opération peu coûteuse, les activités parallèles à entreprendre pour restaurer complètement la zone démultiplient les efforts et l'investissement nécessaires.

5.2. Réduction des prélèvements

En France la pêche des oursins est réglementée depuis le 17^{ème} siècle. Dès 1681 un arrêt du Conseil d'Etat interdit sa pêche pendant la période de reproduction. Les dates d'ouverture et de fermeture de pêche sont déterminées dans certaines zones à partir du 19^{ème} siècle.

Au cours du 20^{ème} siècle on assiste à une harmonisation des réglementations locales mais cela ne dure pas compte tenu des variabilités spatiales des populations (Figures 14 et 15).

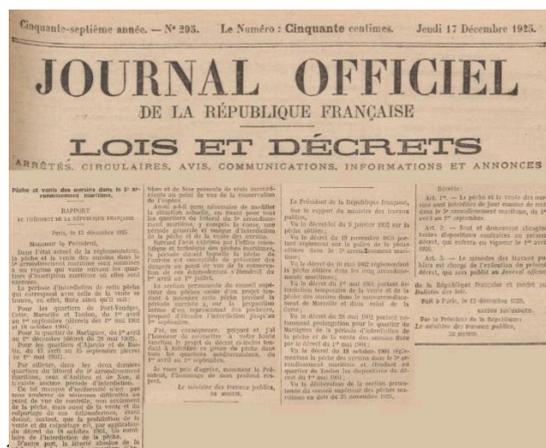
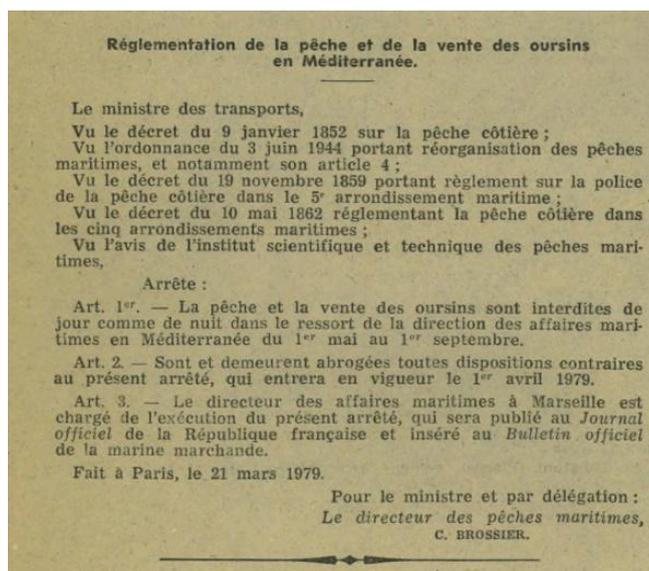


Figure 14: Extrait du Journal Officiel de la République Française du 17 décembre 1925 avec le décret d'harmonisation des interdictions de pêche sur tous les quartiers méditerranéens du 1er Avril au 1er Septembre.

Figure 15: Arrêté du 21 Mars 1979 qui stipule une interdiction de pêche comme de vente du 1er Mai au 1er Septembre



Les autorisations de pêche varient le long du littoral méditerranéen français selon les départements et sont définies par arrêté préfectoral. La région Provence-Alpes-Côte d'Azur a publié un arrêté couvrant les Alpes-Maritimes, Var et Bouches-du-Rhône (AP R93-2023-09-29-00001), alors que pour le reste du littoral chaque département a publié son arrêté propre (Gard: AP 262 du 19 sept 2011; Hérault: AP 262 du 19 sept 2011; Aude: AP 2015076-0002 du 03 janvier 2023, Pyrénées-Orientales : AP 2015076-0002 du 03 janvier 2023). Le tableau 1 met en évidence les différences de restrictions selon les départements.

Tableau 1: Résumé des réglementations de pêche d'oursins sur le littoral français méditerranéen (Source: Communiqués de la Direction InterRégionale de la Mer Méditerranée et Recueil des Actes Administratifs des départements concernés et années correspondantes).

	Loisir		Professionnels		Méthode (Apnée/ Bouteille)
	Période d'interdiction de pêche	Quantités en douzaine (dz) par ind; par navire Par jour	Période d'interdiction de pêche	Quantités en douzaine (dz) par ind; par navire Par jour	
Alpes-Maritimes	1 Mar – 14 Dec	2 dz ; 5 dz	16 Avr – 14 Dec	2 dz ; 5 dz	Apnée
Var	1 Mar – 14 Dec	2 dz ; 5 dz	1 Mar – 14 Dec	2 dz ; 5 dz	Apnée
Bouches-du-Rhône	1 Mar – 14 Dec	2 dz ; 5 dz	1 Mar – 14 Dec	2 dz ; 5 dz	Bouteille
Corse	16 Avr – 14 Fev	2 dz ; 7 dz	16 Avr – 14 Fev	2 dz ; 7 dz	Apnée
Gard	16 Avr – 31 Oct	4 dz ; 10 dz	16 Avr – 31 Oct	4 dz ; 10 dz	Apnée
Hérault	16 Avr – 31 Oct	4 dz ; 10 dz	16 Avr – 31 Oct	4 dz ; 10 dz	Apnée
Aude	1 Mai – 1 Sep	pas de quota	1 Mai – 1 Sep	pas de quota	Apnée
Pyrénées-Orientales	16 Avr – 31 Oct	2 dz ; 6 dz	16 Avr – 31 Oct	2 dz ; 6 dz	Apnée

Le dernier arrêté rendu par le préfet de la région PACA (AP n° R93-2023-09-29-00001 du 29 septembre 2023) restreint de façon drastique les prélèvements. Les périodes ainsi que les quantités autorisées sont réduites de moitié par rapport aux restrictions précédentes (voir Tableau 2).

Tableau 2 : Evolution de la réglementation sur la région PACA.

Date de l'arrêté	Période d'interdiction de pêche	Quantités en douzaine (dz) par ind; par navire Par jour
27 Octobre 2008	16 Avr – 31 Oct	4 dz ; 10 dz
29 Septembre 2021	16 Avr – 30 Nov	4 dz ; 10 dz
29 Septembre 2023	1 Mar – 14 Dec	2dz ; 5dz

L'arrêté stipule que la décision a été prise en considération des recommandations du projet [MEDFISH](#) ainsi que sur les comptages du Parc Marin de la Côte Bleue (PMCB) et de leurs analyses scientifiques.

Le projet MEDFISH est né de l'association du World Wide Fund et du Marine Stewardship Council pour "analyser en profondeur les pêcheries françaises et espagnoles" en Méditerranée. Ce projet a publié une pré-évaluation de la pêcherie d'oursins *Paracentrotus lividus* en Juillet 2019 et a préconisé un plan d'action en Juin 2021 pour pérenniser une pêche durable. L'évaluation s'effectue sur trois axes, #1 la connaissance du stock, #2 l'impact sur l'écosystème et #3 la gouvernance de la pêche. Pour le projet MEDFISH la pêche pratiquée aujourd'hui ne rencontre pas les critères d'une pêche durable pour les axes #1 et #3: d'une part la variabilité spatiale et temporelle des oursins n'est pas suivie de façon exhaustive (même si des comptages ont lieu à certaines périodes ou dans certaines zones) et d'autre part la gestion des règles apparaît insuffisante (manque de contrôle du respect des règles et de sanctions, manque de mécanisme de suivi pour ajuster les règles). Le projet s'est poursuivi avec la publication en 2021 d'un deuxième rapport qui liste des points d'amélioration à poursuivre dont les points suivants :



- indicateurs robustes de l'état des stocks
- volume réel des prélèvements
- règles d'exploitation tenant compte du stock
- processus de concertation de tous les acteurs
- mécanismes de contrôle et de sanctions en cas d'infraction

On notera que l'arrêté préfectoral en question n'adresse pas directement les points de faiblesse relevés.

Le Parc Marin de la Côte Bleue est un espace protégé depuis 1983. Situé dans les Bouches-du-Rhône entre l'anse des Laurons à l'Ouest et la pointe de Corbières à l'Est, et le milieu marin adjacent jusqu'à 6 milles au large, soit devant les communes de Martigues, Sausset les Pins, Carry le Rouet, Ensues-la-Redonne, et le Rove (Figure 16). Ses objectifs sont à la croisée de la connaissance du patrimoine marin, de la préservation des milieux naturels marins, de la gestion des ressources halieutiques et des politiques locales sur le milieu marin et la frange littorale.

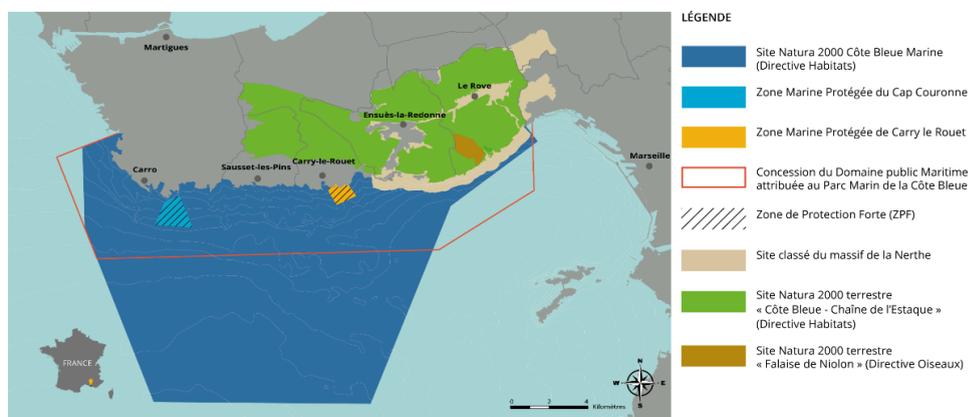


Figure 16: territoire du Parc Marin de la Côte Bleue (Source: Accueil - Parc Marin de la Côte Bleue (parcmarincotebleue.fr)).

Depuis 1994 le Parc Marin de la Côte Bleue effectue un comptage des populations d'oursins *Paracentrotus lividus*. Les chiffres montrent une baisse du stock depuis 2016-2017 (Figure 17).

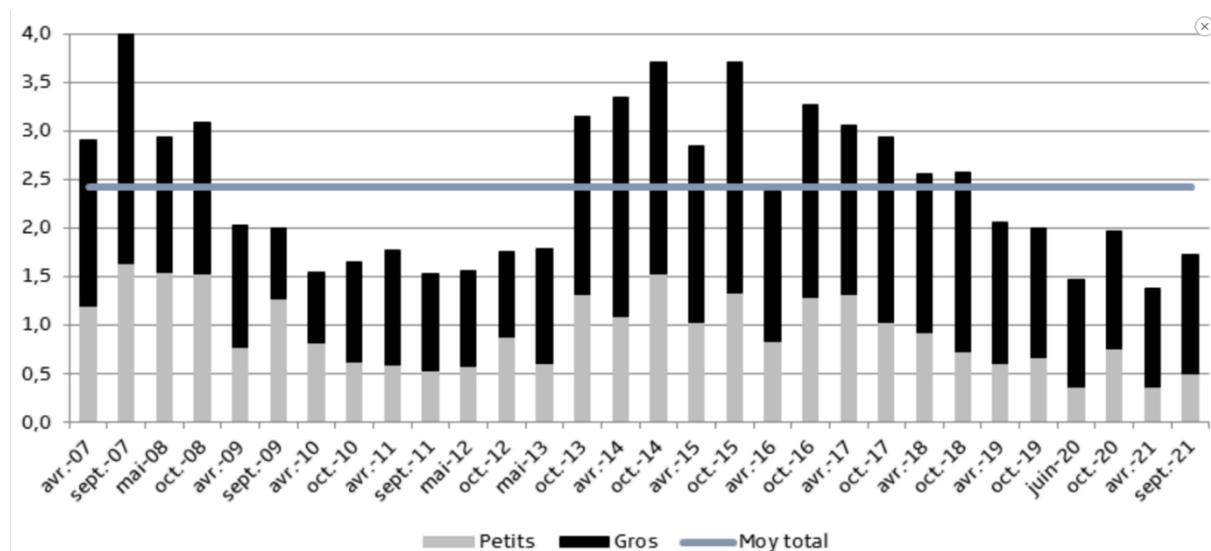


Figure 17: Comptage d'oursins *Paracentrotus lividus* par le PMCB (source Suivi de l'oursin comestible - Parc Marin de la Côte Bleue (parcmarincotebleue.fr))

D'autres suivis ont déjà montré des variations significatives d'une année sur l'autre ou d'une période sur l'autre (Azzolina and Wilsie, 1987; Benedetti-Cecchi and Cinelli, 1995) et on peut se demander si la baisse récente n'est pas seulement une phase d'un cycle plus ou moins décennal.

Les techniques de comptage sont aussi sujettes à discussion. Le comptage des petits individus (< 1 cm) est difficile car ils sont souvent cachés sous les cailloux, dans les failles, dans les herbiers, ou dans la matre. Les populations d'oursins n'étant pas réparties uniformément les transects utilisés peuvent montrer de grande variabilité selon s'ils se trouvent sur une zone d'agrégation ou pas.

Il est donc assez difficile de tirer des conclusions définitives à partir de ces données et c'est pourquoi la PMCB a mandaté le CEFREM (Centre de Formation et de Recherche sur les Environnements Méditerranéens) pour des analyses statistiques plus poussées.

Il semblerait donc que l'arrêté de Septembre 2023 soit moins le résultat d'une étude scientifique établissant une nécessité écologique de rétablir une population d'oursins que de la volonté de gérer immédiatement une baisse du stock de *Paracentrotus lividus*, ce qui réduit la capacité de pêche et donc son économie.

5.3. Réensemencement pour repeuplement

Dans certaines zones, les densités anciennement abondantes d'une population semblent faibles et incapables de se régénérer avec le temps (on emploie le terme de population fragilisée). Différentes techniques ont été étudiées pour soutenir leur croissance : le déplacement des populations vers des zones où la nourriture est abondante, l'amélioration de l'habitat pour limiter la prédation et le reensemencement de juvéniles (Andrew *et al.*, 2002). De nombreuses structures ont travaillé sur la reproduction et l'élevage en circuit fermé. On peut citer en France le syndicat mixte SMEL (Synergie MER et Littoral) dès les années 90, l'Institut Océanographique Paul Ricard et la plateforme STELLA MARE, en Espagne le centre océanographique de Vigo, l'ECIMAT (Estación de Ciencias Mariñas de Toralla), en Italie l'université de Genoa.

Dans le [bilan d'activité de STELLA MARE de 2021](#) on peut lire:

“En Corse, la plateforme STELLA MARE (Sustainable TEchnologies for Littoral Aquaculture and MARine REsearch) a pour objectif la maîtrise et la gestion intégrée des ressources halieutiques et littorales de Corse. [L'idée est de] transformer la recherche en richesse [et de transférer] les innovations technologiques vers les professionnels de la mer pour les aider dans la valorisation et la diversification de leurs productions, mais aussi dans la gestion de leurs ressources en favorisant une pêche responsable et une aquaculture durable.”

Les oursins *Paracentrotus lividus* font partie des 10 espèces étudiées par STELLA MARE. Plusieurs dizaines de milliers de juvéniles d'oursins sont produits chaque année, ces individus sont utilisés comme modèle biologique dans d'autres expérimentations (comme l'optimisation d'une culture d'algues servant d'alimentation aux oursins) mais servent surtout à alimenter des expérimentations de restauration écologique et d'aquaculture multitrophique intégrée.

Outre les difficultés techniques et le coût de l'élevage, le lâcher de juvéniles comporte des points d'attention.

- Les juvéniles provenant de quelques reproducteurs, on pourrait craindre un appauvrissement génétique de l'espèce. En fait, les analyses génétiques effectuées sur la population sauvage montrent une homogénéité génétique assez forte dans les zones concernées ce qui limite le risque (Duchaud *et al.*, 2018).
- La question du lieu se pose également : les juvéniles affectionnent les substrats rocheux qui présentent de nombreuses fissures et anfractuosités. Lorsqu'ils deviennent adultes ils ont besoin de plus de nourriture qui doit être abondante à proximité au vu des déplacements limités des oursins.
- Enfin la quantité de juvéniles relâchés est cruciale pour ne pas détruire les macrophytes à proximité.

Le réensemencement apparaît comme un équilibre délicat entre stock suffisant pour la pêche et maintien écologique des écosystèmes d'algues dressées et autres herbiers. C'est donc une méthode assez délicate compte tenu des risques de basculement soudains et radicaux décrits précédemment.

5.4. Echiniculture hors sol

Une autre solution pour fournir la demande en oursins ou corail sans toucher aux écosystèmes macrophytes serait de développer l'échiniculture hors sol. Cela permettrait effectivement d'assurer une production stable sans pour autant affecter les cycles naturels de recrutement et risquer d'impacter les écosystèmes concernés.

L'élevage d'oursins, et de *Paracentrotus lividus* en particulier, n'est pas récent. En 1878, le Journal Officiel de la République Française (N°136 du 18 Mai 1878) fait part des activités aquacoles de Messieurs Gasquet qui élèvent au nord de la presqu'île de Giens huîtres, moules, praires, clovisses et des *Paracentrotus lividus*.

En 2006, Yvan LeGall mettant à profit les recherches de son père sur la reproduction des oursins lance un projet d'échiniculture sur l'île de Ré et produit jusqu'à 6 tonnes d'oursins par an. Ce résultat est obtenu grâce à une surveillance de tous les instants car l'élevage des oursins exige beaucoup d'attention. Au bout de dix ans, "l'Oursine" ferme ses portes car la rentabilité n'est pas suffisante pour embaucher du personnel et permettre aux exploitants de s'absenter ou prendre des vacances.

En 2008, l'Union Européenne subventionne le projet [ENRICH](#) (Enrichement of aquaculture implants by introduction of new marine species from the wild to breeding) piloté par l'UNIVERSITA DEGLI STUDI DI GENOVA pour optimiser l'élevage des *Paracentrotus lividus* et favoriser une échiniculture régionale. En particulier, ce projet étudie les protocoles pour introduire les *Paracentrotus lividus* dans l'élevage d'autres espèces (bar, dorade ou bivalves).

En 2013, Florence Buzin à son tour se lance dans l'échiniculture en partenariat avec un ostréiculteur à Bouin en Vendée, avec en vue l'utilisation des mêmes équipements pour les deux élevages, la diversification devant permettre une meilleure résilience aux aléas. En fait, la combinaison n'est pas gagnante pour plusieurs raisons. Tout d'abord les bassins d'élevage des huîtres ne sont pas profonds et subissent de grandes variations subites de salinité lorsqu'il pleut beaucoup et des chocs thermiques lors d'aléas météorologiques l'hiver. Les oursins *P. lividus* savent s'adapter aux changements lents de salinité ou de température mais supportent mal les variations rapides. Suite à plusieurs années successives avec des mortalités trop importantes, la décision a été prise de se concentrer sur la reproduction et l'élevage des naissains qui sont totalement contrôlés et non sujets aux variations climatiques (Figure 18).



Figure 18: Quelques étapes de l'élevage de *P. lividus* (Photos Florence Buzin - Benth'ostrea)

De nombreuses études s'attachent à déterminer les conditions optimales pour l'élevage, notamment l'alimentation des différentes phases de croissance (Grosjean, Spirlet and Jangoux, 1995; Castilla-Gavilán *et al.*, 2018) mais également pour l'affinage des oursins ce qui permet d'obtenir un corail plus gros (Spirlet, Grosjean and Jangoux, 2000; Ciriminna *et al.*, 2024). Effectivement si la législation n'autorise la pêche qu'au-delà de 5 cm de diamètre, il n'y a pas de limite pour les oursins d'élevage. Hors si l'oursin grossit d'environ 1 cm par an les premières années, la croissance ralentit sensiblement après 4 ans. Il devient alors plus rentable de vendre des oursins de 4 cm bien remplis, c'est-à-dire avec des gonades bien développées (Figure 19), plutôt que d'attendre qu'ils aient atteint les 5 cm de diamètre.



Figure 19 : Oursin bien rempli (Crédit : Florence Buzin)

L'échiniculture hors sol apparaît comme une solution pour répondre à la demande gastronomique mais présente des faiblesses économiques qui rendent cette solution difficile à mettre en place. On peut également se poser les questions écologiques habituelles quant à l'aquaculture (d'où vient la nourriture, quelle nourriture donner, quels sont les rejets,...).

Le modèle conceptuel permet de positionner la biomasse relative des différentes espèces en présence. La mesure de leurs proportions dans des sites de référence plus ou moins bien préservés permet d'en déduire des proportions types selon les niveaux de préservation des écosystèmes. Pour obtenir le meilleur bilan écologique, l'étude préconise une densité d'oursins *P. lividus* inférieure à 2 individus par m².

7. Discussion / Conclusion

Cet article montre que la question du *Paracentrotus lividus* se situe à la croisée entre une approche écologique des écosystèmes et une pression socio-économique de longue date. D'un point de vue écologique, il n'est pas établi que l'espèce soit en danger même si sa population est en déclin car l'état d'équilibre naturel n'est pas scientifiquement reconnu. De plus, la capacité du *Paracentrotus lividus* en forte densité de faire basculer des canopées de macro-algues structurantes qui sont des habitats très riches en biodiversité en zones stériles et n'abritant que peu d'espèces rendent toute action de repeuplement difficiles à défendre par une logique écologique. Les considérations purement écologiques pousseraient donc à limiter les quantités d'oursins sur notre littoral en deçà d'un seuil de deux individus par m².

A l'inverse, les gourmets pour leur plaisir et les pêcheurs pour leurs revenus souhaiteraient maximiser les quantités de *P. lividus* à disposition. Sachant que seules les tailles supérieures à 50 mm peuvent être récoltées, cela nécessite une population suffisamment étoffée pour que la classe d'âge supérieure à cinq ans réponde à la demande.

Si plusieurs actions, allant de l'abattage du surplus d'oursins au réensemencement de population, sont envisageables, aucune ne semble présenter un compromis satisfaisant pour toutes les parties prenantes.

Il faut peut-être alors envisager d'autres pistes : à l'instar de la chasse au gros gibier, les prélèvements pourraient être fixés pour chaque zone à chaque période de pêche. La zone en question ne devrait pas être comme aujourd'hui définie à l'échelle du bassin méditerranéen ou des limites départementales mais plutôt à l'échelle de l'écosystème concerné. Pour cela il faudrait des comptages de populations fréquents et avec un maillage suffisamment fins sur tout le littoral. Afin de rendre cette pratique facile à mettre en œuvre, on pourrait s'inspirer de la méthode de comptage géostatistique étudiée en Sardaigne (Addis *et al.*, 2009) et la combiner avec des cartographies précises d'habitats et des prélèvements effectués. La photogrammétrie 3D est une technique d'imagerie numérique sous-marine qui s'est beaucoup développée ces dernières années et pourrait remplacer avantageusement les comptages classiques effectués en plongée avec toute la lourdeur que cela comporte. La photogrammétrie 3D apporte également la capacité de surveiller année après année de grandes surfaces avec un processus reproductible. En développant des algorithmes adaptés on pourrait ainsi cartographier et mesurer la densité d'oursins dans les zones cibles tout en supprimant le côté subjectif de l'observation et ainsi obtenir l'acceptation de tous les acteurs. Une étude a été réalisée entre 2021 et 2023 par Andromède Océanologie en partenariat avec l'Agence de l'eau pour justement définir un protocole pilote non-destructif pour une surveillance de l'habitat de la roche infralittorale à algues photophiles (ANDROMEDE OCEANOLOGIE, 2023).

Une autre voie serait de séparer spatialement les objectifs en juxtaposant les activités conflictuelles plutôt qu'en les superposant dans une cohabitation impossible. Si la gestion spatiale du milieu marin est un sujet très discuté, la variabilité spatiale et temporelle de *P. lividus* rend cette solution difficile à

mettre en œuvre dans ce cas : une zone dédiée à la pêche pourrait rapidement devenir impropre aux prélèvements alors qu'une zone réservée aux macro-algues pourrait être le siège de recrutements abondants. Il faudrait réintroduire des algues brunes structurantes ou des herbiers de posidonies pendant des jachères de pêche de longue durée (quelques années pour que les macrophytes se développent, puis 5 à 6 ans pour que les oursins grossissent). Les surfaces ainsi réquisitionnées pour ces cycles devraient être suffisamment larges pour fournir la demande en oursins sur l'unique parcelle disponible à la récolte. Cela représenterait une anthropisation des petits fonds marins sur de très grandes surfaces et semble aujourd'hui absolument inenvisageable.

En conclusion, la convergence d'intérêts conflictuels autour des oursins *Paracentrotus lividus* rend toute initiative autre que l'observation inacceptable pour certaines parties prenantes. Un "cadastre" maritime évolutif pourrait faciliter une gestion plus fine des populations d'oursins en positionnant les écosystèmes concernés ce qui permettrait des réglementations plus ciblées. D'autre part n'oublions pas que toute cette réflexion ne tient pas compte des capacités de réaction des oursins et des écosystèmes concernés qui ont su cohabiter pendant des centaines de milliers d'années sans notre intervention. Je laisserai le mot de la fin à Charles F. Boudouresque et Marc Verlaque en empruntant la conclusion de leur chapitre fondamental sur ces oursins:

"*P. lividus* est en effet une espèce très irritante pour les biologistes. Au moment même où nous croyons avoir compris un mécanisme, où une succession de causes et d'effets semblent se produire dans un ordre logique, et où nous tentons de poser la dernière pièce du puzzle, celle-ci nous échappe. Cette espèce semble déterminée à discréditer nos théories les plus attrayantes et les plus logiques. En fait, *P. lividus* est un généraliste incroyablement opportuniste, doté d'un très large éventail de réponses adaptatives aux conditions environnementales. Il peut tout faire et c'est presque merveilleux !"



**Direction Interrégionale
de la mer Méditerranée
Service Réglementation/Contrôles**

**Arrêté n° R93-2023-09-29-00001
portant réglementation de la pêche des oursins (*Paracentrotus lividus*) dans les
départements des Bouches du Rhône, du Var et des Alpes Maritimes pour une
durée de trois ans**

Le préfet de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur,
Préfet de la zone de défense et de sécurité Sud,
Préfet des Bouches-du-Rhône,

VU le règlement (CE) n° 1967/2006 du Conseil du 21 décembre 2006 modifié, concernant des mesures de gestion pour l'exploitation durable des ressources halieutiques en Méditerranée et modifiant le règlement (CEE) n°2847/93 et abrogeant le règlement (CE) n°1626/94 ;

VU le règlement (CE) n° 1224/2009 du Conseil du 20 novembre 2009 modifié instituant un régime communautaire de contrôle afin d'assurer le respect des règles de la politique commune de la pêche ;

VU le règlement d'exécution (UE) n° 404/2011 de la commission du 08 avril 2011 portant modalités d'application du règlement (CE) n° 1224/2009 du Conseil instituant un régime communautaire de contrôle afin d'assurer le respect des règles de la politique commune de la pêche ;

VU le règlement (UE) 2019/1241 du parlement européen et du conseil en date du 20 juin 2019 relatif à la conservation des ressources halieutiques et à la protection des écosystèmes marins par des mesures techniques, modifiant les règlements (CE) n°2019/2006 et n°1224/2009 du conseil et les règlements (UE) n°1380/2013, (UE) 2016/1139, (UE) 2019/472 et du 2019/1022 du parlement européen et du conseil ;

VU le livre IX du code rural et de la pêche maritime notamment l'article R 921-20 et suivants ;

VU le décret n°2004-374 du 29 avril 2004, modifié, relatif aux pouvoirs des préfets, à l'organisation et à l'action des services de l'État dans les régions et départements ;

VU le décret n°2010-130 du 11 février 2010, modifié, relatif à l'organisation et aux missions des directions interrégionales de la mer ;

VU l'arrêté ministériel n° 4847 du 1er décembre 1960 modifié portant réglementation de la pêche sous-marine sur l'ensemble du territoire métropolitain ;

VU l'arrêté ministériel 815 P3 du 21 mars 1979 réglementant la pêche et la vente des oursins en Méditerranée ;

VU l'arrêté préfectoral n° 1112 du 27 octobre 2008 fixant les dates d'interdiction de pêche des oursins dans les départements des Bouches du Rhône, du Var et des Alpes Maritimes ;

VU l'arrêté préfectoral n° 412 du 28 avril 2008 modifié portant réglementation particulière de la pêche sous-marine sur le littoral de la Méditerranée continentale ;

VU l'arrêté préfectoral du 24 août 2020 portant délégation de signature à Monsieur Eric LEVERT, Directeur interrégional de la mer Méditerranée ;

VU la délibération du comité régional des pêches et des élevages marins de Provence Alpes Côtes d'Azur n°11/2023 du 15 juin 2023 fixant une période d'interdiction de pêche de l'oursin dans les départements du Var et des Alpes-Maritimes ;

VU la procédure de consultation du public engagée le 04 septembre 2023, et close le 25 septembre 2023 en application de l'art L 120-1 du code de l'environnement, et de l'article L 914-3 du code rural et de la pêche maritime, ainsi que de la synthèse des contributions du public produites à l'issue de celle-ci ;

CONSIDERANT la forte raréfaction de la ressource en oursin (*Paracentrotus lividus*) sur l'ensemble des départements littoraux de la région Provence- Alpes-Côte d'Azur depuis ces trois dernières saisons ;

CONSIDERANT les conclusions des études scientifiques et comptages effectués, par le Parc marin de la Côte Bleue et dans le cadre du Plan d'action oursin du projet MEDFISH indiquant un risque de disparition de l'oursin comestible ;

ARRÊTE

ARTICLE 1er

Dans les départements des Bouches du Rhône, du Var et des Alpes Maritimes, quel que soit le mode de capture, la pêche des oursins (*Paracentrotus lividus*) est interdite chaque année et pour une durée de trois ans suivant le calendrier suivant :

- pour les pêcheurs de loisir du 1er mars au 14 décembre (inclus),
- pour les pêcheurs professionnels des départements des Bouches du Rhône et du Var du 1er mars au 14 décembre (inclus),
- pour les pêcheurs professionnels du département des Alpes Maritimes du 16 avril au 14 décembre (inclus).

ARTICLE 2

Les pêcheurs de loisir pratiquant la récolte des oursins (*Paracentrotus lividus*) dans les départements des Bouches du Rhône, du Var et des Alpes Maritimes sont soumis aux quotas de pêche suivants :

- En pêche sous-marine ou en pêche à pied : 2 douzaines d'oursins par pêcheur et par jour
- En pêche au moyen d'un navire de plaisance : 2 douzaines d'oursins par pêcheur et par jour avec un maximum de 5 douzaines d'oursins par navire et par jour au delà de deux personnes embarquées.

ARTICLE 3

L'arrêté n° 1112 du 27 octobre 2008 modifié fixant les dates d'interdiction de pêche des oursins dans les départements des Bouches du Rhône, du Var et des Alpes maritimes modifié est abrogé.

ARTICLE 4

Le présent arrêté peut faire l'objet d'un recours contentieux auprès de la juridiction administrative compétente, dans un délai de deux mois à compter de sa publicité.

La juridiction administrative peut aussi être saisie par l'application «Télérecours citoyens» accessible par le site <https://www.telerecours.fr>

En cas de recours gracieux l'absence de réponse dans un délai de deux mois fait naître une décision implicite de rejet qui peut être déférée devant la juridiction administrative dans les deux mois suivants.

ARTICLE 5

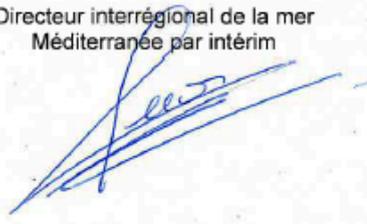
Le secrétaire général pour les affaires régionales, le directeur interrégional de la mer Méditerranée, les directeurs départementaux des Territoires et de la Mer des Bouches du Rhône, du Var et des Alpes maritimes sont chargés, chacun en ce qui le concerne, de l'application du présent arrêté qui sera publié au recueil des actes administratifs de la préfecture de région.

Marseille, le 29 septembre 2023

Pour le Préfet et par délégation,

Stéphane PERON

Directeur interrégional de la mer
Méditerranée par intérim



Diffusion :

- CRPMEM PACA
- DDTM/DML 13, 83, 06

Copies :

RAA DIRM

CNSP ETEL

MICO

Dossier RC

Bibliographie

Addis, P. *et al.* (2009) 'A geostatistical approach for the stock assessment of the edible sea urchin, *Paracentrotus lividus*, in four coastal zones of Southern and West Sardinia (SW Italy, Mediterranean Sea)', *Fisheries Research*, 100(3), pp. 215–221. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.07.008>.

Andrew, N.L. *et al.* (2002) 'Status and management of world sea urchin fisheries', in *Oceanography and Marine Biology*. CRC Press.

ANDROMEDE OCEANOLOGIE (2023) *Développement de la surveillance biologique en Méditerranée française - Année 2021 : Application de la photogrammétrie à la surveillance et compléments à la surveillance biologique*. Contrat Andromède Océanologie / Agence de l'eau, p. 204.

Asnaghi, V. *et al.* (2014) 'Effects of ocean acidification and diet on thickness and carbonate elemental composition of the test of juvenile sea urchins', *Marine Environmental Research*, 93, pp. 78–84. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2013.08.005>.

Azzolina, J.F. and Wilsie, A. (1987) 'Abondance des juveniles de *Paracentrotus lividus* au sein de l'herbier à *Posidonia oceanica*', in *Colloque international sur Paracentrotus lividus et les oursins comestibles*, Marseille: GIS Posidonie, pp. 159–167.

Ballesteros, E. (2006) 'Mediterranean coralligenous assemblages : a synthesis of present knowledge', in *Oceanography and Marine Biology: An annual review. Volume 44*. CRC Press, pp. 123–195.

Barnes, D. *et al.* (2002) 'Local population disappearance follows (20 yr after) cycle collapse in a pivotal ecological species', *Marine Ecology Progress Series*, 226, pp. 311–313. Available at: <https://doi.org/10.3354/meps226311>.

Benedetti-Cecchi, L. and Cinelli, F. (1995) 'Habitat heterogeneity, sea urchin grazing and the distribution of algae in littoral rock pools on the west coast of Italy (western Mediterranean)', *Marine Ecology Progress Series*, 126, pp. 203–212. Available at: <https://doi.org/10.3354/meps126203>.

Bennett, E.M., Peterson, G.D. and Levitt, E.A. (2005) 'Looking to the Future of Ecosystem Services', *Ecosystems*, 8(2), pp. 125–132. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10021-004-0078-y>.

Bianchi, C.N. and Morri, C. (2000) 'RMESUaLTrSine Biodiversity of the Mediterranean Sea: Situation, Problems and Prospects for Future Research', *Marine Pollution Bulletin*, 40(5).

Bonaviri, C. *et al.* (2011) 'Leading role of the sea urchin *Arbacia lixula* in maintaining the barren state in southwestern Mediterranean', *Marine Biology*, 158(11), pp. 2505–2513. Available at: <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1751-2>.

Botsford, L.W., Campbell, A. and Miller, R. (2004) 'Biological reference points in the management of North American sea urchin fisheries', *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(8), pp. 1325–1337. Available at: <https://doi.org/10.1139/f04-131>.

Boudouresque, C.F. and Verlaque, M. (2020) '*Paracentrotus lividus*', in *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*. Elsevier, pp. 447–485. Available at: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819570-3.00026-3>.

Bulleri, F. (2013) 'Grazing by sea urchins at the margins of barren patches on Mediterranean rocky reefs', *Marine Biology*, 160(9), pp. 2493–2501. Available at:

<https://doi.org/10.1007/s00227-013-2244-2>.

Carpenter, S.R. *et al.* (2006) 'Millennium Ecosystem Assessment: Research Needs', *Science*, 314(5797), pp. 257–258. Available at: <https://doi.org/10.1126/science.1131946>.

Castilla-Gavilán, M. *et al.* (2018) 'Optimising microalgae diets in sea urchin *Paracentrotus lividus* larviculture to promote aquaculture diversification', *Aquaculture*, 490, pp. 251–259. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.02.003>.

Ciriminna, L. *et al.* (2024) 'Evaluation of sustainable feeds for "caviar" production in the Mediterranean sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816)', *Aquaculture Reports*, 35, p. 102017. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2024.102017>.

Coll, M. *et al.* (2010) 'The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats', *PLoS ONE*, 5(8), p. e11842. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011842>.

Coll, M. *et al.* (2012) 'The Mediterranean Sea under siege: spatial overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine reserves', *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), pp. 465–480. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00697.x>.

Cramer, W. *et al.* (2018) 'Climate change and interconnected risks to sustainable development in the Mediterranean', *Nature Climate Change*, 8(11), pp. 972–980. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0299-2>.

Daeden, J. (2015) *Analyse des pressions anthropiques sur l'environnement littoral européen et français*. phdthesis. Université de La Rochelle. Available at: <https://theses.hal.science/tel-01373455> (Accessed: 17 April 2024).

Defant, A. (1961) *Physical oceanography* (2 vol). Oxford etc., Royaume-Uni de Grande-Bretagne et d'Irlande du Nord: Pergamon.

Duchaud, S. *et al.* (2018) 'Spatio-temporal patterns based on demographic and genetic diversity of the purple sea urchin *Paracentrotus lividus* in the area around Corsica (Mediterranean Sea)', *Mediterranean Marine Science*, 19(3), pp. 620–641. Available at: <https://doi.org/10.12681/mms.14184>.

Eklöf, J.S. *et al.* (2008) 'Sea urchin overgrazing of seagrasses: A review of current knowledge on causes, consequences, and management', *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 79(4), pp. 569–580. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.05.005>.

Farina, S. *et al.* (2020) 'The challenge of managing the commercial harvesting of the sea urchin *Paracentrotus lividus*: advanced approaches are required', *PeerJ*, 8, p. e10093. Available at: <https://doi.org/10.7717/peerj.10093>.

Fernández-Boán, M., Fernández, L. and Freire, J. (2012) 'History and management strategies of the sea urchin *Paracentrotus lividus* fishery in Galicia (NW Spain)', *Ocean & Coastal Management*, 69, pp. 265–272. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2012.07.032>.

Filbee-Dexter, K. and Scheibling, R. (2014) 'Sea urchin barrens as alternative stable states of collapsed kelp ecosystems', *Marine Ecology Progress Series*, 495, pp. 1–25. Available at: <https://doi.org/10.3354/meps10573>.

Flukes, E.B., Johnson, C.R. and Ling, S.D. (2012) 'Forming sea urchin barrens from the inside out: an

alternative pattern of overgrazing', *Marine Ecology Progress Series*, 464, pp. 179–194. Available at: <https://doi.org/10.3354/meps09881>.

Galobart, C. *et al.* (2023) 'Addressing marine restoration success: evidence of species and functional diversity recovery in a ten-year restored macroalgal forest', *Frontiers in Marine Science*, 10. Available at: <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1176655>.

Giakoumi, S. *et al.* (2012) 'Relationships between fish, sea urchins and macroalgae: The structure of shallow rocky sublittoral communities in the Cyclades, Eastern Mediterranean', *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 109, pp. 1–10. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.06.004>.

Gianguzza, P. *et al.* (2006) 'The effects of recreational *Paracentrotus lividus* fishing on distribution patterns of sea urchins at Ustica Island MPA (Western Mediterranean, Italy)', *Fisheries Research*, 81(1), pp. 37–44. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.06.002>.

Gosselin, P. and Jangoux, M. (1998) 'From competent larva to exotrophic juvenile: a morphofunctional study of the perimetamorphic period of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata, Echinoida)', *Zoomorphology*, 118(1), pp. 31–43. Available at: <https://doi.org/10.1007/s004350050054>.

Grosjean, P., Spirlet, C. and Jangoux, M. (1995) 'Experimental study of growth in the echinoid *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) (Echinodermata)'.

Grosjean, P., Spirlet, C. and Jangoux, M. (2003) 'A functional growth model with intraspecific competition applied to sea urchin, *Paracentrotus lividus*'. Ottawa, Canada: NRC Research Press.

Guarnieri, G. *et al.* (2020) 'Large-Scale Sea Urchin Culling Drives the Reduction of Subtidal Barren Grounds in the Mediterranean Sea', *Frontiers in Marine Science*, 7, p. 519. Available at: <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00519>.

Guidetti, P., Terlizzi, A. and Boero, F. (2004) 'Effects of the edible sea urchin, *Paracentrotus lividus*, fishery along the Apulian rocky coast (SE Italy, Mediterranean Sea)', *Fisheries Research*, 66(2–3), pp. 287–297. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(03\)00206-6](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(03)00206-6).

Hawkins, S.J. and Hartnoll, R.G. (1983) 'Changes in a rocky shore community: An evaluation of monitoring', *Marine Environmental Research*, 9(3), pp. 131–181. Available at: [https://doi.org/10.1016/0141-1136\(83\)90051-X](https://doi.org/10.1016/0141-1136(83)90051-X).

Holon, F. (2015) *Interactions entre écosystèmes marins et pressions anthropiques: applications au suivi et à la gestion des eaux côtières de la mer Méditerranée*. Available at: <https://www.theses.fr/2015MONT030/document> (Accessed: 29 April 2024).

Kuparinen, A., Keith, D.M. and Hutchings, J.A. (2014) 'Allee Effect and the Uncertainty of Population Recovery', *Conservation Biology*, 28(3), pp. 790–798. Available at: <https://doi.org/10.1111/cobi.12216>.

Lawrence, J.M. (2001) *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*. Elsevier.

Lenfant, P. *et al.* (2015) 'Orientations et principes'.

Levitán, D. and Sewell, M.A. (1998) 'Fertilization success in free-spawning marine invertebrates: review of the evidence and fisheries implications', pp. 159–164.

Ling, S.D. *et al.* (2015) 'Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1659), p. 20130269. Available at: <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0269>.

Myers, N. *et al.* (2000) 'Biodiversity hotspots for conservation priorities', *Nature*, 403(6772), pp. 853–858. Available at: <https://doi.org/10.1038/35002501>.

Neil Adger, W., Arnell, N.W. and Tompkins, E.L. (2005) 'Successful adaptation to climate change across scales', *Global Environmental Change*, 15(2), pp. 77–86. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2004.12.005>.

Personnic, S. *et al.* (2014) 'An Ecosystem-Based Approach to Assess the Status of a Mediterranean Ecosystem, the Posidonia oceanica Seagrass Meadow', *PLoS ONE*. Edited by A.C. Anil, 9(6), p. e98994. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098994>.

Ruitton, S. *et al.* (2014) 'An ecosystem-based approach to assess the status of the Mediterranean coralligenous habitat.', in *RAC/SPA 2nd Mediterranean Symp. on the Conservation of coralligenous and other calcareous bio-concretions*. Portorož, Slovenia: RAC/SPA (Mediterranean Symp. on the Conservation of coralligenous and other calcareous bio-concretions), pp. 153–158. Available at: <https://hal.science/hal-01790546> (Accessed: 30 April 2024).

Sala, E. (1997) 'Fish predators and scavengers of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in protected areas of the north-west Mediterranean Sea', *Marine Biology*, 129(3), pp. 531–539. Available at: <https://doi.org/10.1007/s002270050194>.

Sala, E. and Zabala, M. (1996) 'Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean', *Marine Ecology Progress Series*, 140, pp. 71–81. Available at: <https://doi.org/10.3354/meps140071>.

Scheffer, M. *et al.* (2001) 'Catastrophic shifts in ecosystems', *Nature*, 413(6856), pp. 591–596. Available at: <https://doi.org/10.1038/35098000>.

Spirlet, C., Grosjean, P. and Jangoux, M. (2000) 'Optimization of gonad growth by manipulation of temperature and photoperiod in cultivated sea urchins, *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata)', *Aquaculture*, 185(1), pp. 85–99. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00340-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00340-3).

Thibaut, T. *et al.* (2016) 'Unexpected Temporal Stability of Cystoseira and Sargassum Forests in Port-Cros, one of the Oldest Mediterranean Marine National Parks', *Cryptogamie, Algologie*, 37(1), pp. 61–90. Available at: <https://doi.org/10.7872/crya/v37.iss1.2016.61>.

Thibaut, T. *et al.* (2017) 'An ecosystem-based approach to assess the status of Mediterranean algae-dominated shallow rocky reefs', *Marine Pollution Bulletin*, 117(1–2), pp. 311–329. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.01.029>.

Tortonese, E. (1965) *Fauna d'Italia*. Calderini.

Verlaque, M. (1990) 'Relations entre *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758)(Téléostéen, Sparidae), les autres poissons brouteurs et le phytobenthos algal méditerranéen', *Oceanologica acta*, 13(3), pp. 373–388.

Yeruham, E. *et al.* (2015) 'Collapse of the echinoid *Paracentrotus lividus* populations in the Eastern Mediterranean—result of climate change?', *Scientific Reports*, 5(1), p. 13479. Available at: <https://doi.org/10.1038/srep13479>.