



HAL
open science

Réponses fonctionnelles des écosystèmes estuariens dans le contexte du changement global : le cas du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde

Xavier Chevillot

► **To cite this version:**

Xavier Chevillot. Réponses fonctionnelles des écosystèmes estuariens dans le contexte du changement global : le cas du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde. Sciences agricoles. Université de Bordeaux, 2016. Français. NNT : 2016BORD0030 . tel-01342775

HAL Id: tel-01342775

<https://theses.hal.science/tel-01342775>

Submitted on 6 Jul 2016

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

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



Thèse présentée
pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de Bordeaux en
Ecologie Evolutive, Fonctionnelle et des Communautés

Réponses fonctionnelles des écosystèmes estuariens dans le
contexte du changement global.

Le cas du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde.

Par **Xavier CHEVILLOT**

Soutenue publiquement le 25 mars 2016

Après avis de :

- Mr François Le Loc'h (Ingénieur de Recherche à IRD) Rapporteur
- Mr Philippe Koubbi (Pr Université Pierre et Marie-Curie) Rapporteur

Avec l'approbation du jury, composé de :

- Mme. Anik Brind'amour (Cadre de Recherche à Ifremer) Examinatrice
- Mr Patrice Francour (Pr de l'Université de Nice-Sophia Antipolis) Examineur
- Mr Guy Bachelet (Directeur de Recherche au CNRS) Président

Sous la direction scientifique de :

- M. Benoît Sautour (Pr de l'Université de Bordeaux) Directeur de thèse
- M. JérémY LOBRY (Ingénieur de Recherche à Irstea) Directeur de thèse



« Si j'ai pu voir aussi loin, c'est parce que j'étais juché sur les épaules de géants »

Issac Newton

À toi mon cher grand-père. Sur tes épaules, j'ai pu voir la mer comme personne.

Remerciements

Ça y est, il est temps de clore cette belle aventure ! Un peu plus de trois ans se sont écoulés et mon permis d'aller chaque jour, ou presque, au-devant de ce projet. Une chose est sûre aujourd'hui, c'est qu'il n'aurait pas été possible d'en voir le bout sans le soutien d'un grand nombre de personnes. Elles m'ont permis de tenir bon et notamment dans les jours où je nageais derrière la barque plutôt que de la mener. Je prends alors le temps de ces quelques lignes pour les remercier.

Pour commencer si je peux aujourd'hui remercier l'ensemble des acteurs de cette thèse c'est parce que celle-ci a été évaluée avec beaucoup de soin par Mr François Le Loc'h, Mr Philippe Koubbi, Mme Anik Brind'amour, Mr Patrice Francour et Mr Guy Bachelet qui m'ont fait l'immense honneur d'accepter cette tâche. François Le Loc'h, Philippe Koubbi, je tiens à chaleureusement vous remercier d'une part pour avoir lu et commenté ce document ainsi que pour votre bienveillance et pour la rigueur de vos remarques . Merci également pour vos compliments qui mettent un terme très agréable à ces trois années de recherches. Mme Brind'amour, Mr Francour, merci de votre présence le jour de ma soutenance. Par vos remarques, questions et félicitations, vous avez fait de ce moment un véritable moment de science très agréable (je ne pensais pas qu'il puisse l'être) donnant l'envie d'aller plus loin. Guy, tes pairs t'ont consciencieusement nommé président du jury, fonction que tu as brillamment rempli. Je t'en remercie. Au-delà de ce trait d'esprit, je tiens à te remercier pour ces quelques années, où j'ai eu la chance de croiser ta route, où j'ai pu m'enrichir de tes conseils, de ton pragmatisme et de ton expérience. J'espère que notre collaboration pourra se poursuivre, car je pense bien avoir encore « quelques » tuyaux à apprendre.

Ensuite, je souhaite te remercier Éric Rochard, commandant trois étoiles du navire EABX, pour ton accueil à bord. Merci d'avoir maintenu chaque jour l'équipage et les machines en état de marche. Merci également de m'avoir distillé tes conseils : simples, sobres, toujours pertinents et surtout, peut être sans le savoir (mais je n'y crois pas), toujours dans les moments opportuns.

À vous deux maintenant...Jérém', Benoit, comment vous remercier à hauteur de ce que vous m'avez apporté ? Benoit, tu as su me faire confiance, et ce, dès mon master II ! Tu as su me mettre le pied à l'étrier avec autant de rigueur que de sympathie et de bienveillance. Tu as transmis la confiance que tu avais en moi à Jérémy, m'offrant ainsi l'opportunité de poursuivre le chemin. Enfin durant ces trois années tu as été là, tu as continué à garder un œil avisé sur moi (et aussi sur mon foie) avec gentillesse et simplicité . Benoit, je tiens donc à te remercier très sincèrement pour toute cette aventure. Puisse-t'elle reprendre sous d'autres formes plus tard !

Jérémy, quant à toi, tu as été le Chef de chaque jour, celui des matins galères, mais aussi des soirs/(nuits) plus réjouissant(e)s et festif(ve)s. J'ai eu le plaisir de partager tes connaissances, ta rigueur et ton leadership (avec mon/(mes) stagiaires), toujours avec humour comme pour mieux faire passer le message. Hormis le quotidien déjà bien rempli, plusieurs moments d'exceptions, partagés à tes côtés, resteront longtemps gravés : les bières servies dans la piscine-terrace de l'hôtel ****, les dauphins..., le sous-marin et la tortue personnelle de Mr Charles Darwin lui-même). Reçois mes infinis remerciements Jérémy, pour ce que tu es et ce que tu as fait pour moi.

Voilà ! Notre belle aventure prend aujourd'hui fin, nous sommes rendus à bon port. Sachez que d'avoir partagé le navire avec vous fut inoubliable (c'est le moins que l'on puisse dire) et m'a assuré de traverser les détroits sans encombre (ou presque) avec plaisir, passion et envie de poursuivre. Alors, encore mille merci de m'avoir fait tenir le cap sans flancher.

Ensuite, il y a les autres. Non, pas juste ceux à côté, mais bel et bien ceux qui sont montés à bord. Pour une escale ou deux ou pour l'ensemble du voyage, ils étaient là, indispensables et enrichissants. Hilaire, Patrick : pragmatiques, réaliste(s), rêveur, philosophe(s) et génies pour sûr ; merci d'avoir partagé avec moi toutes vos qualités humaines et professionnelles comme des pairs/pères. Mario, Alain, Philippe, GG, Maud, Michel, Gérard, Fred', Françoise vos petits mots, votre aide (immense pour certain(e)s) ne vous ont certainement pas paru notable, mais ils l'ont été pour moi. Vous avez été, chacun, équipier de mon bateau, radeau (certaines fois). Grâce à votre présence, il a pu rester à flot. Alors le mousse que je suis vous remercie avec sincérité.

Je finirai enfin par remercier tout le reste de l'équipage, celui des discussions infinies, du sport/(loisirs) (le doute subsiste, même après trois ans pour la pêche et l'escalade...), celui des midis, des cafés, des soirées, de la plongée et du roller (définitivement ni un sport ni...rien d'ailleurs)... Alors, Valérie, Maria, Maud, Debora, Vincent, Thibaud, Champion du monde (deux fois...), sacré Roro, Jocelyn, Bruno (un merci spécial à tous les deux pour vos longues heures de relecture), Nils, Bérenger, Tomeck', Erika, Aurélie, Felix, Maxime, Clémence, M-A, je vous remercie tous d'avoir rendu l'aventure vivante, dangereuse... et belle.

Ces dernières lignes sont pour ma famille et surtout mon frère et mes soeurs, pour les remercier du chemin parcouru depuis toujours, pour leurs doutes, leurs espérances, leurs encouragements et enfin pour avoir fait continuer la vie, la vraie.

Papa, Maman comment ne pas vous remercier tout particulièrement. Vous le savez déjà, mais absolument rien n'aurait été possible dans ce projet, comme dans les autres, sans vous et votre soutien indéfectible. Ma reconnaissance pour ce que vous êtes est sans fin alors recevez ce Merci, qui même si ne pourra suffire n'en est pas moins profond.

Je termine en vous adressant ces trop peu de mots. Clara, un jour tu liras peut-être ces quelques lignes et tu te demanderas comment du haut de tes 1, 2, 3 et 4 ans tu auras pu être un soutien dans cette aventure. Sache alors que ta présence auprès de nous m'a fait tenir bon chaque jour. Tu as été l'élément « stable » de notre système. Celui qui avançait indéniablement chaque jour et qu'il fallait suivre coûte que coûte.

Toi ma chère et tendre, mon épouse dorénavant, sans conteste tu as été mon phare. Allumé par mer calme ou par gros temps, mon navire n'a avancé que par ton soutien et ton amour sans failles. Bien sûr, l'aventure continue, vers une nouvelle destination, mais sache que si celle-ci fut belle et possible c'est parce que tu as brillé à chaque instant. Dans mes moments de doute, dans notre quotidien autant que dans nos moments forts tu as eu confiance en moi et la réussite de cette thèse est la tienne également. Reçois donc ce tendre et infiniment reconnaissant : Merci, même s'il ne semble que trop petit devant ce que tu as fait pour moi.

Valorisation scientifique

Trois publications scientifiques dans des revues à comité de lecture et avec un facteur d'impact supérieur à 2 :

- Chevillot, X., Pierre, M., Drouineau H., Chaalali A., Sautour B., Lobry J. Accepté. Abrupt shifts in the Gironde fish community: an indicator of ecological changes in an estuarine ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*.
- Chevillot X., Drouineau, H., Lambert, P., Sautour, B., Lobry, J. Soumis. Toward a phenological mismatch in estuarine pelagic food web. *PLoS ONE*.
- Chevillot X., Tecchio S., Chaalali A., Lassalle G., Selleslagh J., Castelnaud G., David V., Bachelet G., Niquil N., Sautour B., Lobry J. Soumis. Global changes jeopardize the trophic capacity of estuarine ecosystems: the Gironde food web as case study. *Progress in Oceanography*

Plusieurs communications à des colloques scientifiques internationaux:

- Chevillot, X., Pierre, M., Drouineau H., Chaalali A., Sautour B., Lobry J. 2014. Impact of climate abrupt shift on fish biodiversity: the case of the Gironde estuary. ECSA 54, 12/05/2014 - 16/05/2014, Sesimbra, Portugal.
- Chevillot, X., Pierre, M., Drouineau H., Rigaud A., Luczak, C., Sautour B., Lobry J. Investigating impacts of environmental factors on the Gironde estuarine fish species dynamics: a typology and modelling of species trajectories using Dynamic Factor Analysis (DFA) and Generalized Linear Mixed Models (GLMM). ECSA 54, 12/05/2014 - 16/05/2014, Sesimbra, Portugal.
- Chevillot X, Selleslagh J, Lassalle G, David V, Bachelet G, Sautour B, Lobry J (2015) Abrupt ecological changes in estuarine food webs. The Gironde estuary as case study ISOBAY 2014, Bordeaux, France
- Chevillot X, Selleslagh J, Lassalle G, David V, Bachelet G, Sautour B, Lobry J (2015) Abrupt ecological changes in estuarine food webs. The Gironde estuary as case study ECSA55, London, UK
- Chevillot X., Pierre M., Drouineau H., Sautour B., Lobry J., 2015. Changements abrupts et modifications phénologiques : des indicateurs de changements fonctionnels dans les écosystèmes estuariens. 12ème colloque scientifique organisé par l'AFH - Montpellier, 1-3 juillet 2015.

Encadrement d'un stagiaire de Master 2 et mémoire correspondant :

- Rigaud A., 2013. Les petits pélagiques dans l'estuaire de la Gironde : Evolutions des abondances des principales espèces dans le contexte du changement global. Mémoire Ingénieur Agronome, Spécialisation Halieutique, AgroCampus Ouest, Rennes.

120 heures d'enseignements (mission complémentaire d'enseignement) à l'Université de Bordeaux :

Enseignement sur une partie des méthodes mises en œuvre dans ce travail de thèse et mobilisation de connaissances générales en biologie et écologie. (UE de Licence 3 et Master 1 : biologie, systématique animale et biostatistiques)

Table des matières

I.	Chapitre 1: Introduction.....	3
I.1.	Le changement global et sa composante climatique	3
I.1.1.	La biosphère impactée par le changement global.....	7
I.1.2.	Modifications des aires de distribution des espèces	9
I.1.3.	Modifications phénologiques des espèces	11
I.1.4.	Les transitions écologiques : la théorie des shifts	15
I.1.5.	Nécessité d'une vision holistique des relations trophiques	18
II.	Chapitre 2 : Fonctionnement et évolutions récentes d'un écosystème estuarien : le cas de l'estuaire de la Gironde.....	23
II.1.	les estuaires, des anthroposystèmes dynamiques.....	23
II.2.	Le fonctionnement estuarien : la Gironde, un estuaire turbide et hétérotrophe	24
II.2.1.	Les processus abiotiques structurant le fonctionnement.....	24
II.2.1.a.	Un hydrodynamisme singulier.....	24
II.2.1.b.	Un gradient de salinité variable dans le temps et l'espace	25
II.2.1.c.	Les apports de l'amont.....	26
II.2.2.	la biocénose et ses processus structurants.....	27
II.2.2.a.	Production primaire et faune bactérienne	27
II.2.2.b.	Faune benthique	27
II.2.2.c.	Le zooplancton.....	28
II.2.2.d.	Ichtyofaune et macrocrustacés	29
II.2.2.e.	Apport de l'écologie théorique : Théorie des écotones - écoclines	30
II.2.2.f.	Structure et fonctionnement du réseau trophique estuarien	32
II.2.2.g.	Le Paradoxe de la Qualité Estuarienne (PQE)	33
II.3.	Evolutions récentes de l'estuaire de la Gironde : état des connaissances sur les principales communautés biologiques.....	34
II.3.1.	L'observation de l'estuaire de la Gironde	35
II.3.1.a.	Données zooplanctoniques.....	36
II.3.1.b.	Macrofaune benthique	36

II.3.1.c.	Suivi de l'ichtyofaune et des crevettes	36
II.3.1.d.	Données hydroclimatiques.....	37
II.3.2.	Evolution du contexte hydroclimatique.....	38
II.3.3.	Evolution de la biocénose	40
II.3.3.a.	La biocénose benthique.....	40
II.3.3.b.	La biocénose zooplanctonique	41
II.3.3.c.	Ichtyofaune et crevettes.....	43
II.3.4.	Transition abrupte dans l'estuaire de la Gironde.....	46
II.4.	Problématiques et objectifs.....	48
III.	Chapitre 3 : Analyse rétrospective des trajectoires de la communauté ichtyologique	55
III.1.	Ruptures dans l'évolution temporelle de la communauté ichtyologique.....	55
III.2.	Focus méthodologique : la détection des shifts	56
III.2.1.	CAH avec contrainte de contiguïté temporelle	56
III.2.2.	La méthode STARS	57
III.3.	Abrupt shifts in the Gironde fish community: an indicator of ecological changes in an estuarine ecosystem.....	60
III.3.1.	Abstract.....	60
III.3.2.	Introduction.....	62
III.3.3.	Materials and Methods	63
III.3.4.	Results	72
III.3.5.	Discussion	77
III.3.6.	Acknowledgments	83
III.4.	Trajectoires spécifiques au sein de la communauté ichtyologique	84
III.4.1.	Les trajectoires communes d'évolution temporelle des espèces.....	84
III.4.2.	Trajectoires individuelles des espèces	88
III.5.	Conclusion	91
IV.	Chapitre 4 : La variabilité saisonnière des espèces dans l'estuaire.....	99
IV.1.	Changements phénologiques et implications trophiques dans l'estuaire de la Gironde	99
IV.2.	Phenological mismatch in estuarine pelagic food web.....	101

IV.2.1.	Abstract	102
IV.2.2.	Introduction.....	103
IV.2.3.	Materials and Methods.....	105
IV.2.4.	Results	115
IV.2.5.	Discussion	118
IV.2.6.	Acknowledgments	122
IV.2.7.	Supporting Information	123
IV.3.	Conclusions	130
V.	Chapitre 5 : Approche holistique du fonctionnement trophique de l'estuaire	137
V.1.	Fonctionnement du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde.....	137
V.2.	Papier 3: GLOBAL changes jeopardize trophic capacity of estuarine ecosystems: the Gironde food web as case study.	139
V.2.1.	Abstract	140
V.2.2.	Introduction.....	141
V.2.3.	Material and methods.....	143
V.2.4.	Results	154
V.2.5.	Discussion	164
V.2.6.	Acknowledgements	168
V.3.	conclusions	169
VI.	Chapitre 6: Discussion et conclusions	174
VI.1.	Regard disciplinaire sur l'évolution rétrospective de l'écosystème Gironde.....	174
VI.1.1.	Trajectoire fonctionnelle de l'estuaire de la Gironde	175
VI.1.1.a.	Une évolution par phases de la diversité biologique.....	175
VI.1.1.b.	Vers une dégradation du fonctionnement de l'écosystème ?	181
VI.1.2.	Un ou des régimes shifts vs un ou des AES: le cadre théorique importe-t-il tant ?.....	185
VI.1.3.	La nurricerie estuarienne est-elle menacée ?	187
VI.2.	Perspectives : La prospective, discipline pour l'intégration des savoirs.....	189
VI.2.1.	La démarche de prospective : en bref.....	190
VI.2.2.	Construction de fiches variables, micro-scénarios et scénarios	190

VI.2.3.	L'intégration de ce travail de thèse.....	192
VI.2.4.	Et demain que se passera-t-il ? Des scénarios contrastés	193
VI.2.5.	Prise de position : apports, ressenti, frustrations par rapport à la démarche prospective	196
VII.	Bibliographie	202
VIII.	Annexes.....	220

Tables des illustrations

Figure I-1 : a) Anomalies de températures annuelles moyennes, observées en surface entre 1850 et 2012 (les anomalies sont calculées à partir de la moyenne des températures de 1961 à 2009, courbe noire). Modélisation des températures sur cette même période (courbes orange et bleue). b) Carte de l'évolution des températures observées en surface entre 1901 et 2012. Les tendances ont été calculées uniquement pour les régions où la disponibilité des données permet une estimation robuste. Les autres régions sont représentées par des pixels blancs. Les signes + - représentent les mailles pour lesquelles une tendance à la hausse est significative. Adaptées de l'IPCC (2013).....	3
Figure I-2 : Les cinq composantes du Changement Global (IPCC 2001).....	4
Figure I-3 : Aperçu synthétique des principales modifications du cycle de l'eau dues au changement global. Le sens des flèches indique la direction du changement (augmentation ou diminution, IPCC (2013).....	5
Figure I-4 : Les principaux effets du changement global sur les espèces et l'organisation des écosystèmes. Adapté de Hughes, (2000). Les cadres colorés mettent en exergue et situent dans ce cadre synthétique les travaux de recherche faisant respectivement l'objet des chapitres III (cadre bleu foncé), chapitre IV (cadre bleu clair) et chapitre V (cadre vert). Le cadre rouge ne fait pas intégralement partie de ce travail de thèse, mais correspond à un travail préliminaire faisant l'objet d'une publication mise en annexe.....	7
Figure I-5 : Intensité des changements de biodiversité quantitatifs a) et qualitatifs b) ayant eu lieu entre les périodes 1960-1969 et 2000-2009. Les zones colorées correspondent aux zones ayant subi des changements, l'intensité de ces derniers est exprimée en pourcentage (Beaugrand et al. 2015).....	9
Figure I-6 : Intensité des changements de biodiversité quantitatifs a) et qualitatifs b) pouvant avoir lieu entre les périodes 2006-2013 et 2080-2100 (sous le scénario de changement climatique RCP2.6 du GIEC). Les zones colorées correspondent aux zones pouvant subir de potentiels changements, l'intensité de ces derniers est exprimée en pourcentage. (Beaugrand et al. 2015).....	10
Figure I-7 : Illustration de la phénologie par l'exemple du cycle saisonnier du peuplier <i>Populus sp.</i> . Synchronisation entre les différents éléments cycliques de la biologie de cette espèce et les variations de l'environnement (Rohde & Bhalerao 2007).....	11
Figure I-8 : Processus de plasticité phénotypique d'une espèce expliquant la resynchronisation de son patron saisonnier sur celui de l'environnement. Les courbes vertes correspondent aux distributions des effectifs d'adultes reproducteurs sur leur lieu de ponte donné. Les courbes bleues correspondent à l'évolution dans le temps de la température sur le lieu de ponte. L'étoile bleue correspond à la température physiologique optimale pour la ponte de l'espèce.	13
Figure I-9 : Conséquence du changement global sur la chaîne trophique de la mésange charbonnière (<i>Parus major</i>). a) situation climatique initiale, la chaîne trophique de la mésange est synchronisée. b) l'augmentation des températures printanières est plus précoce : mismatch entre le stade chenille des phalènes (<i>Opheroptera brumata</i>) et le nourrissage des oisillons de mésange. D'après (Visser et al. 1998, Visser et al. 2006)	14

Figure I-10 : Réponses abruptes des écosystèmes aux variations environnementales : a) évolution des conditions environnementales en fonction du temps ; b) transition abrupte et continue : passage réversible d'un état de dynamique stable à un autre. c) transition discontinue : Passage d'un état de dynamique stable à un autre. Le passage inverse dépend de l'hystérésis du système. Les lignes et cercles verts représentent les points d'attraction théoriques autour desquels oscille l'état de l'écosystème matérialisé par les cercles noirs pleins.	17
Figure II-1 : Piégeage des particules fines (MES) autour du front de salinité : formation du « bouchon vaseux ». Points noirs : MES ; Flèches noires : circulation des MES ; Cercle marron : délimitation du BV.....	26
Figure II-2 : Répartition spatiale de la communauté zooplanctonique le long du gradient de salinité (d'après Nzigou 2012).	28
Figure II-3 : Adaptation du diagramme de Remane 1934, a) par Attrill et al.,2002, évolution du nombre d'espèces marines, dulçaquicoles et estuariennes en fonction du gradient de salinité. Le diagramme introduit la notion de double écocline : double gradient de favorabilité / stress en fonction de si l'on se place du point de vue des espèces marines ou dulçaquicoles. b) par Whitfield et al., 2012. ; il présente une vision plus générale du diagramme de Remane 1934 en intégrant l'ensemble du gradient halin, en prenant en compte la singularité des amphihalins et de la classification des poissons estuariens de Attrill et al.,2002 (voir le texte).....	31
Figure II-4 : Le réseau trophique de l'estuaire de la Gironde (Lobry et al. 2008)	32
Figure II-5 : Localisation de l'ensemble des sites d'échantillonnages sur l'estuaire de la Gironde et vue chronologique des différentes campagnes (extrait de Chevillot et al. soumis ; § V.2).....	35
Figure II-6 : Zone et engins d'échantillonnage utilisés lors des campagnes TRANSECT.	37
Figure II-7 : Processus de « marinisation » de l'estuaire de la Gironde.	38
Figure II-8 : Remontée du bouchon vaseux de l'estuaire de la Gironde entre 1979 et 2014.....	38
Figure II-9 : Evolution du contexte hydroclimatique de l'estuaire de la Gironde entre 1985 et 2014. Série chronologique mensuelle désaisonnalisée, par moyenne mobile (fenêtre de 12 mois), de la température de l'eau, de la salinité, des matières en suspension (MES), des précipitations et du débit. Droites noires : régressions linéaires significatives.....	39
Figure II-10 : Evolution des densités mensuelles de la macrofaune benthique en zone subtidale (à gauche) et en zone intertidale (à droite). Les sites d'échantillonnage correspondent à ceux de la Figure II-5 (Bachelet & Leconte 2015, photos G.Bachelet).....	40
Figure II-11 : Evolution des abondances des espèces zooplanctoniques principales de l'estuaire de la Gironde entre 1978 et 2009 (Chaalali 2013).....	42
Figure II-12 : Variabilité spatiale des abondances annuelles d' (A) <i>Eurytemora affinis</i> , (B) <i>Acartia bifilosa</i> , et (c) des copépodes néritiques de l'estuaire entre l'année 1975 et 1976 (points noirs) et 2003 (points blancs). Le centroïde de la distribution spatiale des espèces a été calculé par période (1975-76 en noir et 2003 en bleu). Les numéros de 1 à 14 correspondent à des sections d'estuaire de 5 km d'amont (1) en aval (14).Centroïde : moyenne des secteurs pondéré des abondance par secteur.....	43

Figure II-13 : Evolution des abondances d'éperlans (a) et de maigres (b) dans l'estuaire de la Gironde vues par les campagnes TRANSECT.	44
Figure II-14 : Augmentation de l'abondance des juvéniles de la plupart des espèces marines dans l'estuaire entre 1991 et 2009 Pasquaud, 2012	44
Figure II-15 : Evolutions comparées des abondances de <i>Palaemon longirostris</i> et de <i>Palaemon macrodactylus</i> dans l'estuaire de la Gironde entre les années 1980 et le début des années 2000 Béguer, 2009	45
Figure II-16 : Exemples de déformations exosquelettiques constatées sur les crevettes blanches de l'estuaire de la Gironde	45
Figure II-17 : Mise en évidence des shifts de 1987 et 2001 à partir de séries chronologiques synthétiques du climat, de l'hydrologie locale et de composantes biotique (communauté ichthyologique et zooplanctonique). Les rectangles en pointillés montrent les ces ruptures temporelles (Chaalali et al., 2013a).	46
Figure II-18 : Volatilité des prix en lien avec la production (issu du rapport de synthèse du projet Liteau, Trajest)47	
Figure II-19 : Contexte et cheminement conceptuel de ce travail de thèse. La figure distingue deux axes de lecture. La lecture verticale met en avant (1) les aspects contextuels de ce travail (constat et questionnement) qui sont ceux du changement global et de ses implications, (2) les cadres (théorique et programmatique) du travail réalisé et enfin (3) le cheminement des réponses apportées. La lecture horizontale permet de faire le lien entre les questionnements, les outils de réponses et les réponses apportées. Les flèches noires permettent de suivre l'ensemble du processus de construction de cette thèse. Les flèches bleues mettent en lien les objectifs et les livrables des deux programmes de recherche impliquant ce travail. Les cadres bleus en pointillés délimitent le champ d'action de chacun des deux programmes de recherche.	50
Figure III-1 : Résultats de la Classification Ascendante Hiérarchique avec contrainte de contiguïté temporelle effectuée à partir des trois premières composantes principales de l'ACP représentant la structure de la communauté ichthyologique. Les différentes valeurs d' <i>Alpha</i> correspondent aux différentes intensités de groupement. Les groupes dissociés par la CAH sont représentés par les différents numéros. Les barres verticales symbolisent les différents shifts détectés.	57
Figure III-2 : Résultats de la méthode STARS appliquée aux trois premières composantes principales de l'ACP effectuée sur la communauté ichthyologique. Les courbes noires représentent les séries brutes des composantes principales. Les ruptures de pente des lignes bleues correspondent aux shifts détectés.	59
Figure III-3 : Résultats de l'Analyse Factorielle Dynamique effectuée sur les séries chronologiques d'abondances des quatorze principales espèces de poissons de l'estuaire de la Gironde. À gauche : Quatre tendances communes se dégageant des séries initiales (Common trend 1 à 4), à droite ; sont présentées des valeurs des « Factor loadings » de chaque espèce. ALA : <i>Alosa alosa</i> , ALF : <i>Alosa fallax</i> , ANC : <i>Engraulis encrasicolus</i> , ANG : <i>Anguilla anguilla</i> , EPE : <i>Osmerus eperlanus</i> , EPI : <i>Gasterosteus aculeatus</i> , FLE : <i>Platichthys flesus</i> , GOB : <i>Pomatoschistus sp.</i> , MAI : <i>Agyrosomus regius</i> , MUP : <i>Liza ramada</i> , SOL : <i>Solea solea</i> , SPT : <i>Sprattus sprattus</i> , SYN : <i>Syngnathus rostellatus</i> . Les courbes grises représentent les courbes de lissage par moyenne mobile des tendances communes.	86

Figure III-4 : Séries chronologiques des abondances, annuelles standardisées, des espèces les plus fréquentes dans l'estuaire de la Gironde de 1985 à 2012. Les lignes verticales en pointillés bleus marquent les shifts détectés dans le paragraphe III.3	90
Figure III-5 : Résultats de la méthode STARS appliquée aux séries chronologiques des abondances des espèces les plus fréquentes dans l'estuaire de la Gironde de 1985 à 2014. Les barres verticales symbolisent les différents shifts détectés : les rouges ceux de forte magnitude et les noirs de faible importance. Les lignes verticales grises marquent les shifts détectés dans le § III.3.	90
Figure III-6 : Synthèse des hypothèses discutées sur l'existence de régimes shifts dans l'évolution temporelle de l'estuaire de la Gironde. Figure adaptée de la « Landscape metaphor for stability and regime shift » (Tett et al. 2013). Pour chacune des périodes, la composition de la communauté ichthyologique est donnée. Les espèces sont groupées par guildes fonctionnelles Elliot et al. 2007 et repris par Franco et al. 2008 : ES : espèces estuariennes, F : espèces d'eau douce, MM : juvéniles marins, A : amphihalin anadrome, C : amphihalin catadrome, MS : espèces marines opportunistes.....	92
Figure IV-1 : « Match-Mismatch Hypothesis » appliquée à l'évolution de la phénologie des poissons dans l'estuaire de la Gironde. a) illustration des cas théoriques de précocité et de retard d'un cycle saisonnier. b) Conséquence du décalage temporel des cycles saisonniers dans les interactions trophiques proies/prédateurs	100
Figure VI-1 Modèle conceptuel de la théorie des filtres écologiques. Présentation des facteurs susceptibles d'influencer la mise en place et le maintien des assemblages de poissons qui résident dans les estuaires tidaux en termes de diversité et d'abondance. Ce modèle illustre les effets des filtres environnementaux (listés à droite) sur la structure des communautés à différentes échelles spatio-temporelles (inspiré de Tonn et al., 1990 ; Barbault, 1993). Figure issue de Nicolas, 2010.....	179
Figure VI-2 : Méthodologie de construction de scénarios prospectifs.	193
Figure VI-3 Schéma représentatif du scénario n°1.	194
Figure VIII-1. Schéma représentatif du scénario n°2.	221
Figure VIII-2. Schéma représentatif du scénario n°3.	224
Figure VIII-3. Représentation schématique du scénario n°4.....	226

Avant-propos

La réalisation de ce travail de recherche a été possible grâce au financement conjoint du Contrat Plan Etat Région Aquitaine 2007-2013 et du programme de recherche TRAJEST (programme LITEAU IV du ministère de l'Écologie). Nous profitons de ce paragraphe pour remercier l'ensemble des personnes qui, de près ou de loin, par leurs appréciations du projet initial ou par leurs contributions, ont permis le financement de cette recherche.

La thèse soutenue dans ce document s'articule autour de trois publications soumises dans des revues scientifiques de rang A. Les deux premiers chapitres de ce manuscrit de thèse se veulent introductifs. Ils présentent les éléments contextuels et théoriques sur lesquels s'appuie la thèse soutenue dans ces pages. La revue bibliographique présentée n'y est volontairement pas exhaustive. Seuls les éléments fondamentaux permettant d'introduire chacun des travaux de recherche y sont présentés et explicités. Le dernier chapitre vise, quant à lui, à mettre en cohérence et en perspective l'ensemble des travaux de recherches réalisés.

Chapitre 1 :

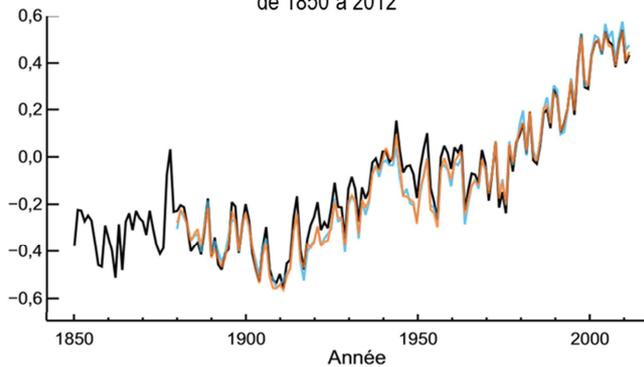
Introduction

I. CHAPITRE 1: INTRODUCTION

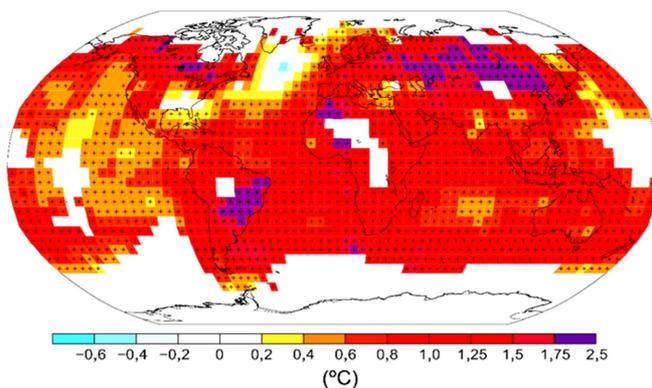
I.1. LE CHANGEMENT GLOBAL ET SA COMPOSANTE CLIMATIQUE

Aujourd'hui, nous pouvons assez aisément imaginer que l'Homme a toujours eu ou a toujours dû porter de l'intérêt au climat dans lequel il évoluait. Les premières traces écrites de cet intérêt datent de 2000 ans avant notre ère. C'est en Chine que ces premiers écrits sont documentés (Linacre 1992). Dans l'actuelle Europe, ce n'est qu'à partir de la Grèce antique que l'on trouve des écrits météorologiques et climatiques. Selon Linacre (1992), le plus marquant est certainement « Meteorologica », écrit par Aristote au IV^e siècle av. J.C. (réédité et traduit par Saint-Hilaire 1863). Son importance fut telle qu'il a fait foi durant les 1000 ans qui lui ont succédé. Dans l'histoire récente, l'intérêt pour l'étude du climat s'est institutionnalisé, dès 1873, avec la création de l'organisation météorologique internationale (OMI)

a) Anomalies observées de températures moyennes en surface de 1850 à 2012



b) Evolution de la température en surface observée entre 1901 et 2012



puis mondiale (OMM), en 1950. Est venue ensuite la création, en 1980, du programme mondial de recherche sur le climat (PMRC). En 1988 a été créé un groupe de scientifiques experts du climat, le GIEC (Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat, en anglais : IPCC, Intergovernmental Panel on Climate Change). Depuis cette date, ce groupe a pour mission de faire la synthèse et l'évaluation des recherches faites sur le climat et sur ses changements à travers le monde. Ses travaux sont principalement focalisés sur l'évaluation de la part anthropique dans ces changements. Leurs contributions immenses à la connaissance

Figure I-1 : a) Anomalies de températures annuelles moyennes, observées en surface entre 1850 et 2012 (les anomalies sont calculées à partir de la moyenne des températures de 1961 à 2009, courbe noire). Modélisation des températures sur cette même période (courbes orange et bleue). b) Carte de l'évolution des températures observées en surface entre 1901 et 2012. Les tendances ont été calculées uniquement pour les régions où la disponibilité des données permet une estimation robuste. Les autres régions sont représentées par des pixels blancs. Les signes + - représentent les mailles pour lesquelles une tendance à la hausse est significative. Adaptées de l'IPCC (2013).

des changements climatiques font l'objet de cinq rapports de synthèses (Assessment Report (AR) de 1 à 5 entre 1990 et 2014). Les auteurs y font état des connaissances (Figure I-1) et proposent des recommandations pour réduire les impacts de l'Homme sur le climat. Ils associent à leurs recommandations des scénarii prospectifs illustrant l'évolution du climat dans chacun d'eux. Cet effort de synthèse et de communication entrepris, depuis lors, permet aujourd'hui un consensus scientifique large sur la réalité d'un changement rapide et récent de la planète et de son climat ayant comme principale origine les activités de l'Homme. Le terme de « changement global » est utilisé pour définir l'ensemble des causes entraînant la modification de l'environnement à l'échelle planétaire (IPCC 2001, 2007 ; Figure I-2).

Ces modifications environnementales sont toutes induites par les changements sociétaux, techniques et philosophiques opérés par l'Homme depuis l'ère préindustrielle (courant du XIX^{ème} siècle). Le siècle lui ayant succédé a, en effet, permis le passage d'une civilisation agraire et artisanale à celle d'une civilisation industrielle tournée vers un commerce mondialisé. Ces évolutions profondes de pratiques trouvent leurs origines dans la maîtrise et le développement de technologies (machine à vapeur, train, voiture, production d'énergie...) utilisant du carbone fossile (charbon, pétrole, gaz).

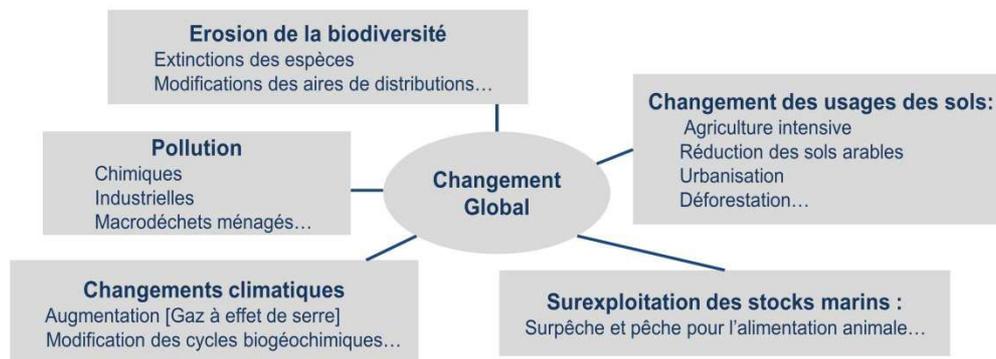


Figure I-2 : Les cinq composantes du Changement Global (IPCC 2001)

Cinq grandes composantes définissent le Changement Global (Figure I-2). Il n'est cependant trop souvent considéré iniquement au travers de sa composante climatique, bien connue et très médiatisée. La manifestation majeure de celle-ci est un réchauffement de l'ensemble de la surface du globe. Celui-ci est notable depuis les années 1950 (Figure I-1). Sa vitesse et son ampleur sont supérieures à celles des changements enregistrés par la Terre sur les derniers 800 000 ans (reconstruits à partir de paléoarchives). L'élévation de la température de l'air sur les 100 dernières années est de 0,74 °C (0,56 °C à 0,92 °C; IPCC 2013). De plus, les trois dernières décennies ont été successivement les plus chaudes depuis 1850, et probablement les plus chaudes, connues dans l'hémisphère nord depuis 1 400 ans (IPCC 2013). Ce réchauffement résulte de l'impact direct de la combustion des carbones fossiles. Le stockage, dans l'atmosphère, des produits de cette combustion (appelés gaz à effet de serre :

dioxyde de carbone 'CO₂', méthane 'CH₄', protoxyde d'azote 'N₂O', et gaz fluorés), entraîne une augmentation de leurs concentrations actuelles. Cette augmentation amplifie « l'effet de serre » naturel. Ce dernier régule la température moyenne de la Terre (Keeling et al. 1995, Hughes 2000, IPCC 2001, 2007). L'augmentation des concentrations atmosphériques de dioxyde de carbone, de méthane et de protoxyde d'azote est telle que ces dernières atteignent des niveaux jamais enregistrés dans les archives géologiques. La concentration du dioxyde de carbone a, quant à elle, augmenté de 40 % depuis l'époque préindustrielle (IPCC 2013).

Les grands cycles biogéochimiques sont directement impactés par le changement global. La composante climatique en est un des moteurs principaux, mais, nous le verrons, d'autres composantes agissent en synergie. Le cycle de l'eau, par exemple, produit une multitude de conséquences à l'échelle du globe (Figure I-3). De nombreux travaux s'accordent et montrent également une augmentation de la température moyenne des océans et de leur acidité. Ces modifications sont respectivement liées au réchauffement de l'atmosphère et à l'augmentation de la concentration en CO₂ (la dissolution du CO₂ dans l'eau diminuant le pH de celle-ci). Ce réchauffement a pour effet direct une dilatation des masses d'eau, qui, associée à une augmentation de la fonte du couvert neigeux, des glaciers de montagne et des calottes glaciaires, entraîne une augmentation du niveau moyen des mers (19 cm depuis 1901; IPCC 2013).

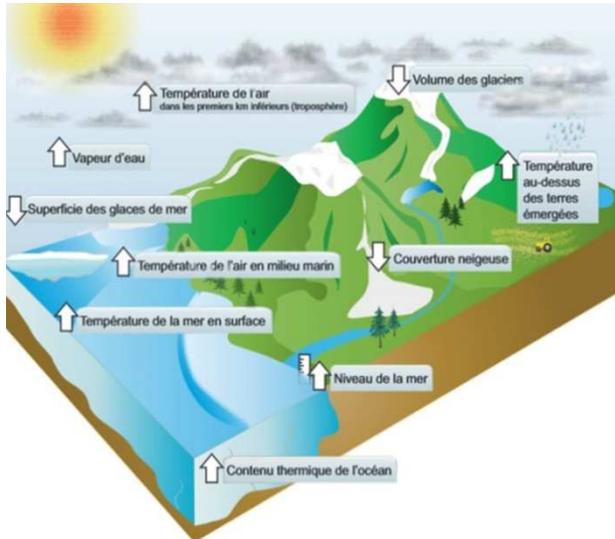


Figure I-3: Aperçu synthétique des principales modifications du cycle de l'eau dues au changement global. Le sens des flèches indique la direction du changement (augmentation ou diminution, IPCC (2013)

Les conséquences du changement climatique d'origine anthropique ne suffisent néanmoins pas à expliquer la totalité des changements observés à l'échelle du globe. La composante liée à la modification des usages des sols, par exemple, agit de façon synergique et amplificatrice sur les changements présentés. L'usage des sols est défini comme étant les pratiques culturales, et leurs conséquences ainsi que par l'urbanisation des espaces naturels. Depuis plusieurs décennies, les sols agricoles sont devenus progressivement de plus en plus grands avec un appauvrissement de leur composition et de leur structure lié au déclin de la rotation historique des

cultures au profit de productions monospécifiques de masse. Des espaces de nature (forêts, plaines...) ont également été défrichés pour permettre cette même agriculture ou l'expansion des espaces urbains. Ces nouveaux usages ont de multiples répercussions. Parmi elles, une augmentation des émissions de

CO₂ dans l'atmosphère qui vient amplifier les processus déjà présentés. Celle-ci est due à la mécanisation grandissante de l'agriculture d'une part, mais aussi à la destruction des « puits » de CO₂ que sont les forêts, les haies, les jachères.... Ces émissions, loin d'être négligeables, représentent, depuis 1750, 30 % des émissions totales contre 70 % liées à la combustion des énergies fossiles. Sans avoir donné un aperçu très exhaustif des changements, nous pouvons néanmoins, au travers de ces quelques exemples prendre la mesure de l'aspect global du changement et de son origine anthropique.

L'important travail de recherche et de synthèse réalisé par les climatologues et les spécialistes des différents processus évoqués plus haut s'est accompagné d'un travail, tout aussi intense, se focalisant spécifiquement sur l'impact de ce changement global sur le vivant. Les années 2000 marquent l'essor de cette thématique de recherche. Celle-ci a notamment pris forme en s'appuyant sur une série d'études marquantes (Parmesan et al. 1999, Hughes 2000, McCarty 2001, Beaugrand et al. 2002, Walther et al. 2002, Parmesan & Yohe 2003).

1.1.1. LA BIOSPHERE IMPACTÉE PAR LE CHANGEMENT GLOBAL

En 2000, Hughes publie, dans la prestigieuse revue « Trends in Ecology and Evolution », une des premières revues de littérature s'intéressant aux effets du changement global sur la biodiversité. Cette étude, que nous considérons comme ayant marqué son temps, fait une synthèse des recherches réalisées sur cette thématique, entre 1995 et 2000. Hughes l'illustre par une figure (Figure I-4) que nous reprendrons comme fil conducteur des paragraphes suivants et qui permettra de situer les travaux de recherche développés durant cette thèse dans un champ plus large.

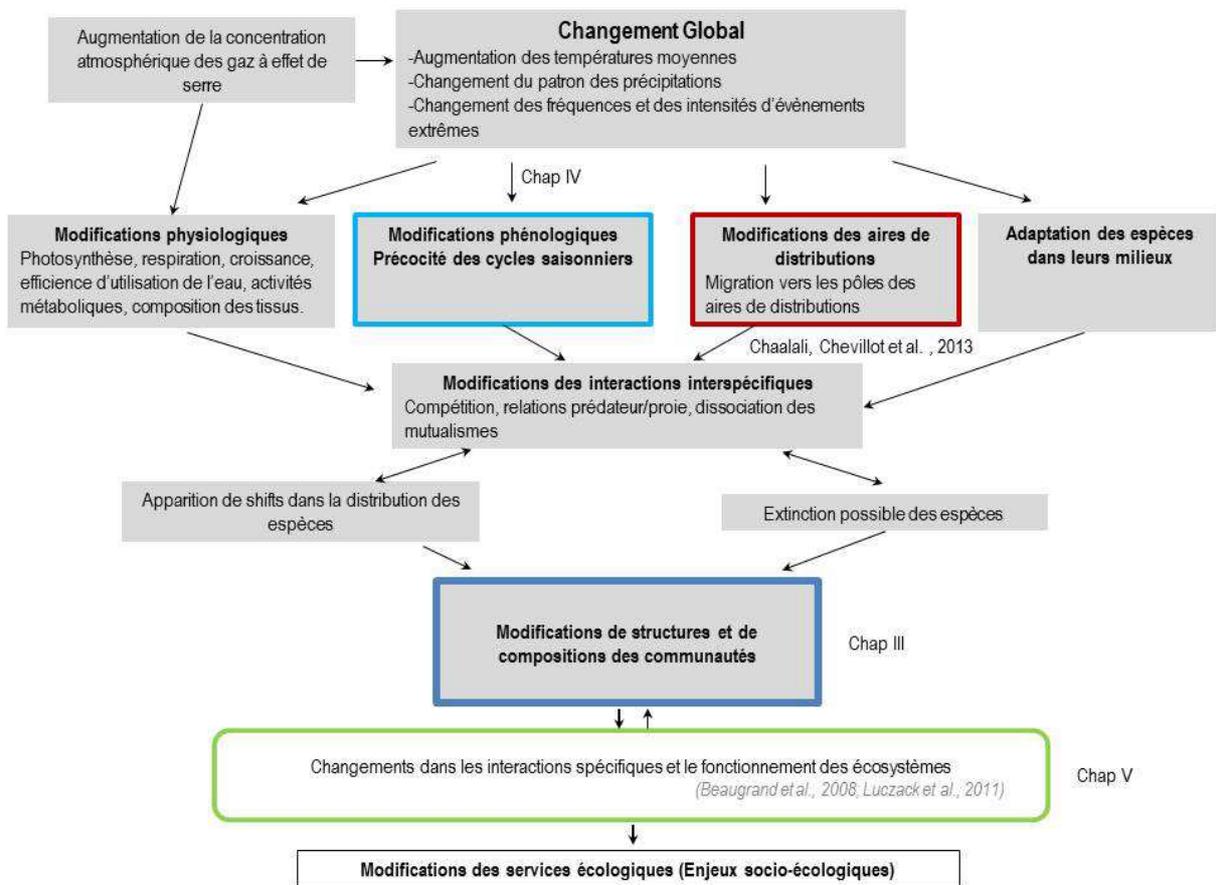


Figure I-4 : Les principaux effets du changement global sur les espèces et l'organisation des écosystèmes. Adapté de Hughes, (2000). Les cadres colorés mettent en exergue et situent dans ce cadre synthétique les travaux de recherche faisant respectivement l'objet des chapitres III (cadre bleu foncé), chapitre IV (cadre bleu clair) et chapitre V (cadre vert). Le cadre rouge ne fait pas intégralement partie de ce travail de thèse, mais correspond à un travail préliminaire faisant l'objet d'une publication mise en annexe.

Le changement global, à travers l'augmentation des températures terrestres et océaniques et la modification des cycles biogéochimiques, impacte les biocénoses (ensembles de populations en interactions). Quatre grands types de « modifications » sont observés chez les espèces confrontées à un changement d'ordre climatique de leur environnement (Figure I-4).

La première est une « adaptation *in situ* ». Ce type d'adaptation est fonction des caractéristiques intrinsèques propres aux espèces et de l'apparition de changements micro-évolutifs entre les différentes générations. Les espèces ectothermes avec un temps de génération court expriment ce type de modifications. En effet, la drosophile étudiée par Rodriguez-Trelles & Rodriguez (1998), est un exemple d'espèce qui ne semble pas être affectée par une augmentation rapide de la température. Dans cette étude, les auteurs ont démontré les mécanismes génétiques sous-jacents à ce maintien.

La seconde modification est l'adaptation de l'organisme au nouvel environnement. Ces modifications sont d'ordre « physiologiques ». Dans de nombreux cas, le réchauffement du milieu aboutit à une accélération métabolique et à de nouveaux compromis physiologiques dans l'allocation de l'énergie au sein de l'organisme. Le compromis entre la maximisation de la croissance et la maximisation de la reproduction en est un exemple. De ce compromis résulte pour de nombreuses espèces (Sheridan & Bickford 2011) une diminution de la taille des individus avec le réchauffement climatique (Gardner et al. 2011). Le « choix » étant ainsi fait de continuer à maximiser la reproduction et par là, la survie de l'espèce.

La troisième modification observée est celle d'un décalage temporel du cycle de vie. Ces « modifications phénologiques » permettent aux espèces d'occuper le milieu dans des conditions environnementales analogues à celles d'avant le changement. Ces modifications mettent en jeu des notions dont la synchronisation qui seront développées plus bas.

Enfin, les espèces peuvent suivre non plus dans le temps, mais dans l'espace les conditions environnementales d'avant le changement (« tracking »). On parle ici de modifications de leurs « aires de distribution ».

Dans un second temps, Hughes (2000), et d'autres auteurs par la suite, ont mis en avant les implications de ces changements sur la structure, la composition des communautés, des relations interspécifiques (prédation, compétition, commensalisme...) et par voie de conséquence sur le fonctionnement des écosystèmes.

La suite du chapitre s'appuiera sur la Figure I-4 et présentera plus exhaustivement les quatre items encadrés en couleurs. Comme dit précédemment, ils correspondent pour chacun d'entre eux au cadre théorique et contextuel des différents chapitres de cette thèse.

Nous aborderons dans un premier temps les modifications d'aires de répartition des espèces. Nous présenterons ensuite les modifications phénologiques et les modifications structurelles des communautés sous l'angle de leurs évolutions temporelles. Enfin, nous expliciterons l'importance d'adopter une vision écosystémique des modifications observées.

1.1.2. MODIFICATIONS DES AIRES DE DISTRIBUTION DES ESPECES

L'aire de distribution d'une espèce (ou aire de répartition) est la zone géographique ayant les conditions environnementales adéquates (enveloppe bioclimatique), permettant de regrouper l'ensemble des populations de celle-ci. La carte (Figure I-1 b) nous permet de constater que le réchauffement terrestre s'est fait de manière inégale. Celui-ci s'accompagne néanmoins d'une remontée généralisée vers les hautes latitudes des isothermes. Les enveloppes bioclimatiques des espèces sont donc contraintes, dans chaque hémisphère, de se déplacer vers les pôles. Comme évoqué précédemment,

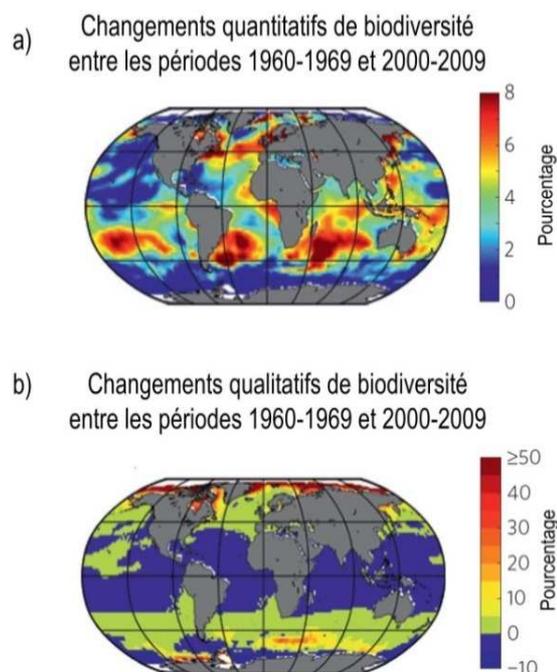


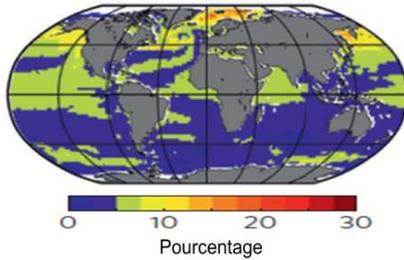
Figure I-5 : Intensité des changements de biodiversité quantitatifs a) et qualitatifs b) ayant eu lieu entre les périodes 1960-1969 et 2000-2009. Les zones colorées correspondent aux zones ayant subi des changements, l'intensité de ces derniers est exprimée en pourcentage (Beaugrand et al. 2015).

les modifications des conditions environnementales peuvent amener à l'extirpation de populations locales des espèces n'ayant pu s'adapter aux nouvelles conditions ou à leur départ. Leurs déplacements sont donc dirigés vers des zones plus froides, i.e. les plus hautes latitudes/altitudes (Walther et al. 2002). Cependant, la réussite de la colonisation des nouveaux habitats est fonction de la disponibilité en ressources du nouvel habitat et des capacités de dispersion intrinsèque des espèces. Notons toutefois que la modification des territoires est à même d'entamer leurs possibilités de dispersion. En effet, les grandes plaines de monocultures, les routes, les aménagements urbains et les pollutions ou encore les barrages en milieu aquatique sont autant d'éléments provoquant la fragmentation, la déconnexion ou la disparition des habitats et donc la perte des continuums écologiques facilitant/ permettant les migrations.

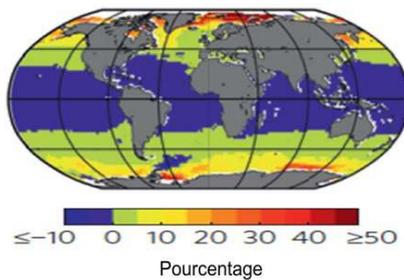
De plus, si ces extirpations de populations ne sont pas compensées par des gains d'habitats plus au nord, alors les espèces peuvent être menées à l'extinction. C'est le cas notamment d'espèces à affinité froide/boréale pour lesquelles l'expansion vers le nord n'est pas illimitée. (Edgar et al. 2005, Parmesan 2006, Schwartz et al. 2006, Le Bohec et al. 2008).

De nombreux glissements d'aire de répartition ont ainsi été documentés ces dernières années, en

- a) Changements quantitatifs de biodiversité entre les périodes 2006-2013 et 2080-2100



- b) Changements qualitatifs de biodiversité entre les périodes 2006-2013 et 2080-2100



milieux terrestre et marin (Parmesan et al. 1999, Thomas & Lennon 1999, Parmesan 2006, Nicolas et al. 2010). Les milieux tempérés, en position médiane dans les hémisphères, sont les carrefours de très nombreuses modifications de la biodiversité (cf. Figure I-5 a) liées notamment aux déplacements vers les pôles d'une partie des espèces au profit de l'essor de nouvelles plus thermophiles (Quero et al. 1998, Poulard & Blanchard 2005, Rose 2005). Les importants changements de biodiversités de ces zones ont été formalisés par Beaugrand et al. (2015). Les milieux polaires ont été quant à eux les témoins (Figure I-5 b) des plus grands changements du point

Figure I-6 : Intensité des changements de biodiversité quantitatifs a) et qualitatifs b) pouvant avoir lieu entre les périodes 2006-2013 et 2080-2100 (sous le scénario de changement climatique RCP2.6 du GIEC). Les zones colorées correspondent aux zones pouvant subir de potentiels changements, l'intensité de ces derniers est exprimée en pourcentage. (Beaugrand et al. 2015)

de vue qualitatif sur cette même période (Beaugrand et al. 2015). Les auteurs définissent ici les changements qualitatifs non pas comme le nombre d'espèces supplémentaires acquises par les écosystèmes, mais comme la résultante nette des invasions et des extirpations.

Les efforts de modélisation de l'évolution de la biodiversité, faites dans cette même étude (Beaugrand et al. 2015) nous indiquent (Figure I-6) qu'il est très probable que dans les 100 prochaines années les pôles seront non seulement des lieux de fortes modifications, d'un point de vue qualitatif (comme pour les 30 dernières années), mais également du point de vue quantitatif comme l'ont été les milieux tempérés jusqu'alors.

1.1.3. MODIFICATIONS PHENOLOGIQUES DES ESPECES

La phénologie est l'étude de la répartition dans le temps de certains traits d'histoires de vie cycliques (reproduction, croissance, migration, alimentation) des espèces en relation avec les variations saisonnières du climat (Figure I-7). C'est il y a trois cents ans que cette discipline scientifique a vu le jour. René- Antoine Ferchault de Réaumur en devient le père quand il montra pour la première fois, en 1735, que l'augmentation des températures printanières favoriserait la levée de dormance¹ et la germination des graines de céréales. Il en modélise les effets et son modèle sera utilisé jusqu'à sa réactualisation à la fin du 20^{ème} siècle (Sarvas 1972). La saisonnalité des facteurs environnementaux tels que la température, la durée d'ensoleillement, la quantité de radiation, la pluviométrie... est intrinsèquement liée à la dynamique de la planète. L'environnement admet donc, avec un rythme prédéfini, avec des périodes plus ou moins favorables pour les espèces. Pour de nombreuses espèces et populations, la synchronisation de leurs cycles phénologiques avec celui de l'environnement permet de maximiser leur fitness² (Martin 1987). Cette synchronisation de leurs traits d'histoires de vie avec les périodes environnementales favorables peut en effet impacter la reproduction, la survie des jeunes stades, ou encore la taille/poids avant la phase de migration...(Visser et al. 2006, Russell et al. 2012). Elle est considérée comme une réponse adaptative des populations (Soularue & Kremer 2012).

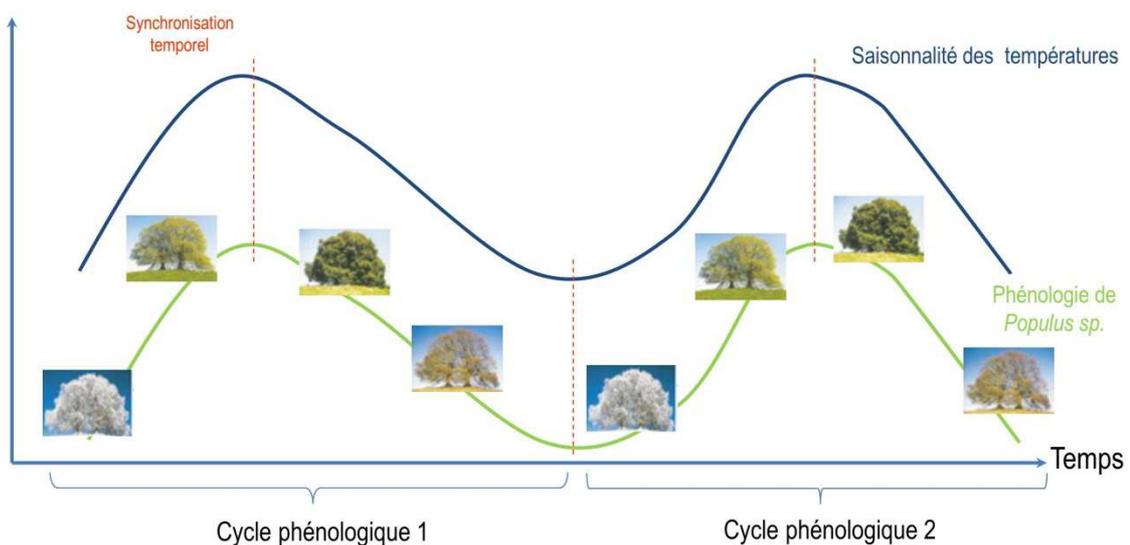


Figure I-7 : Illustration de la phénologie par l'exemple du cycle saisonnier du peuplier *Populus sp.*. Synchronisation entre les différents éléments cycliques de la biologie de cette espèce et les variations de l'environnement (Rohde & Bhalerao 2007).

¹ La levée de dormance : La levée de dormance d'une graine est la période où celle-ci sort d'une phase d'arrêt de développement (la dormance) correspondant à une période peu favorable des conditions climatiques. La graine peut rester en dormance durant quelques mois à plusieurs années afin d'attendre les conditions optimales de germination.

² Fitness : C'est la valeur adaptative ou valeur sélective d'une espèce. Elle correspond à sa capacité à maximiser sa descendance (élément utilisé pour évaluer sa capacité à se maintenir dans l'évolution).

Plusieurs études, menées sur ces 20 dernières années, s'appuyant sur des séries chronologiques d'observations, ont montré que le changement climatique impactait la phénologie des espèces. Ces observations ont été faites pour les principaux groupes zoologiques, i.e. insectes, oiseaux, amphibiens, plantes et poissons (Ellis et al. 1997, Crick & Sparks 1999, Hughes 2000, Durant et al. 2005, Parmesan 2006, Thackeray 2012). L'impact le plus documenté à ce jour est celui d'une précocité (avance) des cycles de vie des espèces. Les événements biologiques tels que le bourgeonnement, la reproduction, la ponte, la migration surviennent plus tôt dans l'année qu'auparavant (Visser et al. 1998, Stenseth & Mysterud 2002, Walther et al. 2002, Winkler et al. 2002, Edwards & Richardson 2004, Visser et al. 2006). Cette avance s'explique par une précocité d'apparition des conditions environnementales printanières (exemple : l'augmentation des températures arrive plus tôt dans l'année qu'auparavant).

Devant ces modifications de la saisonnalité environnementale les espèces doivent pour maintenir leur fitness resynchroniser leurs traits d'histoire de vie. Plusieurs mécanismes peuvent permettre aux espèces d'adapter leur phénologie comme la plasticité phénotypique adaptative qui permet à chaque individu d'adapter la valeur du trait aux conditions environnementales (Perry et al. 2005, Crozier & Hutchings 2014), ou la sélection intergénérationnelle qui va progressivement retenir les traits les plus adaptés

Prenons le cas d'une population se reproduisant au printemps sur une frayère et dont les individus ont une date de ponte variable située autour d'un optimum de température en avril (Figure I-8, situation 1). L'augmentation printanière de température va déplacer progressivement l'optimum de température en mars, la majorité des individus étant alors en retard sur l'optimum et les phénotypes initialement précoces étant favorisés (Figure I-8, situation 2). Les individus précoces vont donc ainsi avoir une fitness maximum, celle des autres, sans toutefois être nulle, sera plus faible.

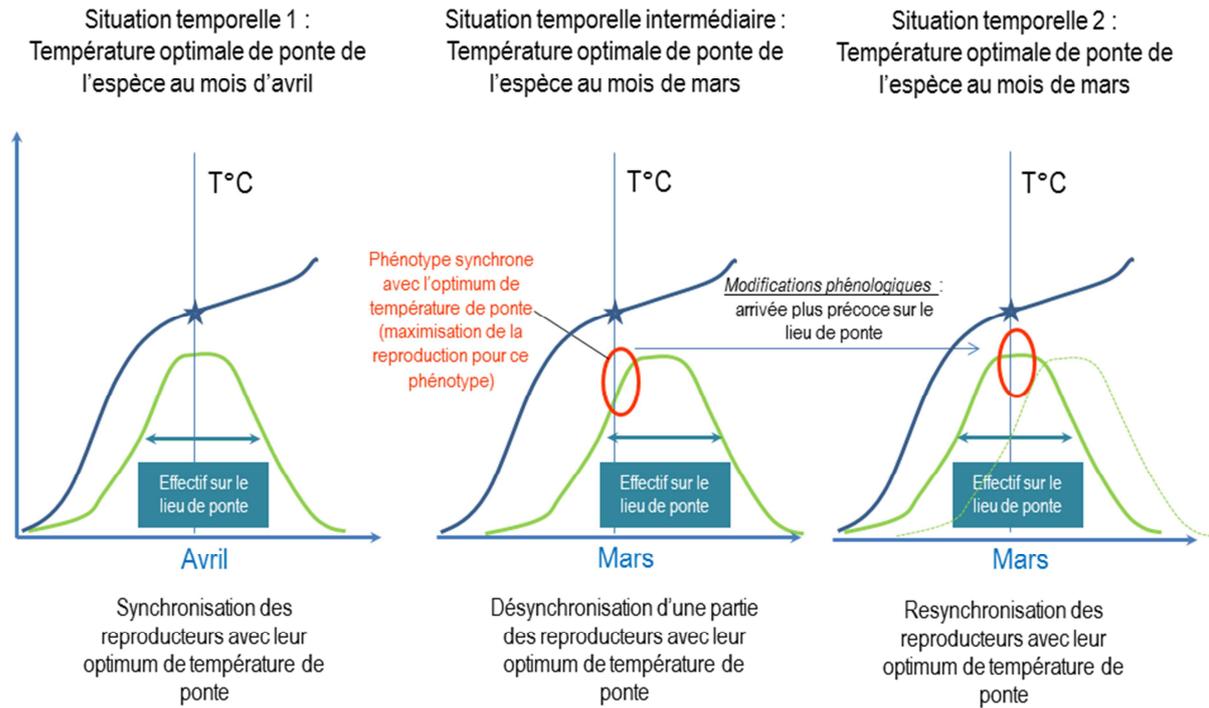
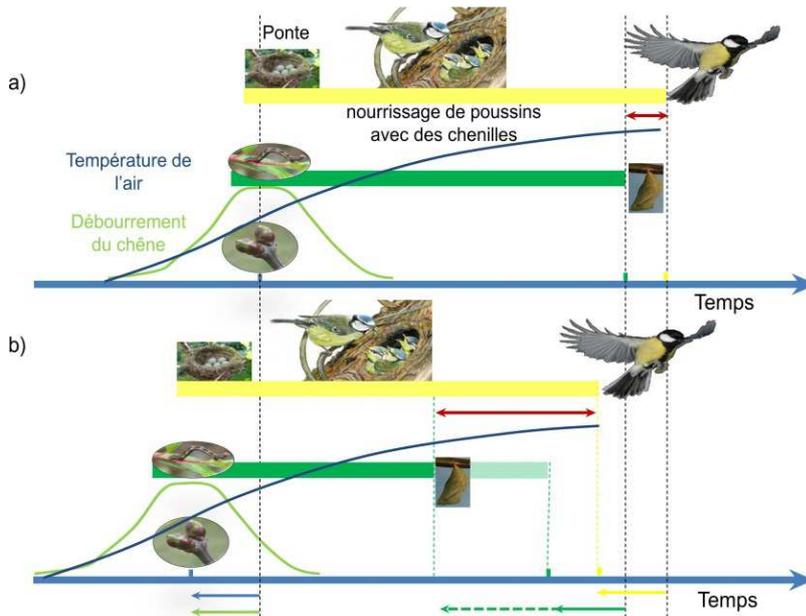


Figure I-8 : Processus de plasticité phénotypique d'une espèce expliquant la resynchronisation de son patron saisonnier sur celui de l'environnement. Les courbes vertes correspondent aux distributions des effectifs d'adultes reproducteurs sur leur lieu de ponte donné. Les courbes bleues correspondent à l'évolution dans le temps de la température sur le lieu de ponte. L'étoile bleue correspond à la température physiologique optimale pour la ponte de l'espèce.

Après plusieurs générations, ce phénotype anciennement « précoce » deviendra le phénotype maximisant la reproduction, et, si la valeur du trait est héréditaire, la majorité des individus seront progressivement resynchronisés avec le nouveau timing de l'optimum thermal (passage de la situation intermédiaire à la situation 2, Figure I-8).

Cet exemple théorique nous montre donc l'importance de la synchronisation des espèces avec l'environnement, pour leur maintien dans la biosphère. Cette notion de synchronisation ne se réduit, néanmoins, pas au seul couple « environnement-espèces ». Les espèces sont, en effet, en interaction permanente avec d'autres espèces, prédatrices, compétitrices ou proies potentielles. Face à l'observation de décalages des cycles saisonniers liés au changement global, la question de la synchronisation des relations trophiques a fait l'objet d'une attention majeure. Ce sont notamment les désynchronisations entre proies et prédateurs, à même de remettre en cause la stabilité des écosystèmes, qui ont été étudiées. Cushing (1990) a proposé un cadre théorique à cette problématique appelée la « Match-Mismatch Hypothesis » (MMH). Une situation de « Match » entre deux espèces en interaction est décrite comme étant une synchronisation spatio-temporelle de ces dernières. La situation

de « Mismatch » correspond, à une désynchronisation. Depuis les années 1990, plusieurs exemples de « mismatch » causés par le changement climatique ont été documentés tant en milieu aquatique qu'en milieu terrestre (Visser et al. 1998, Ottersen et al. 2001, Philippart et al. 2003, Beaugrand et al. 2004, Durant et al. 2005, Visser et al. 2006, Durant et al. 2007). Nous illustrerons (Figure I-9) les implications, d'un « mismatch » dans une chaîne trophique simple en prenant l'exemple bien documenté de la chaîne trophique de la mésange charbonnière (*Parus major*, Visser et al. 1998, Visser et al. 2006).



Dans cette étude Visser et al (2006) ont montré que l'effet immédiat du réchauffement précoce de l'air au printemps provoquait un débourrage plus précoce des chênes (*Quercus robur*). Ce dernier entraînait un développement plus précoce des chenilles de phalène, proies préférentielles des poussins de mésange. Dans certaines zones, les mésanges n'ayant pu adapter leurs dates de ponte se sont retrouvées en situation de mismatch avec la présence des chenilles (Figure I-9 b). Leurs populations n'ont pu se maintenir (exemple au Pays Bas ;Visser et al. 1998). Dans d'autres cas, grâce, entre autres, au mécanisme de plasticité phénotypique, expliqué plus haut, les mésanges ont pu avancer leur date de ponte pour se resynchroniser avec le développement des chenilles (exemple au Royaume Uni, Cresswell & McCleery 2003). Aux changements de phénologie exprimés par ces trois espèces (chênes, chenilles et mésanges) s'est ajouté un changement physiologique de la phalène. L'augmentation des températures a provoqué l'accélération du métabolisme des chenilles et, par conséquent, a raccourci son stade « chenille » (partie verte en pointillée sur la Figure I-9b). Ce changement physiologique a accentué dans certains cas le « mismatch » entre chenille et mésange. L'association de modifications physiologiques et phénologiques dans une chaîne trophique de trois niveaux nous laisse entrevoir la

complexité d'anticiper des changements de biodiversité et de fonctionnement à l'échelle d'un écosystème complet.

Les modifications abordées dans ces paragraphes sont des mécanismes adaptatifs relativement lents ayant cours généralement sur plusieurs générations et permettant aux espèces de répondre à l'hétérogénéité de l'environnement. Dans ce contexte, il est légitime de s'interroger sur la dynamique de réponse des communautés et des écosystèmes devant ces modifications progressives aux niveaux d'intégration inférieurs.

1.1.4. LES TRANSITIONS ECOLOGIQUES : LA THEORIE DES SHIFTS

Les paragraphes précédents se sont attachés à présenter les impacts les plus marquants du changement global à l'échelle des espèces et de leurs proches interactions. Dans ce paragraphe, nous présenterons les patrons de réponses des écosystèmes et/ou des communautés résultant des modifications environnementales et biotiques évoquées précédemment. Nous nous intéresserons spécifiquement aux transitions dites abruptes ou catastrophiques pouvant intervenir au sein de ces biocénoses.

Les réponses des systèmes biologiques complexe sous contraintes ont fait, et font toujours, l'objet d'intenses recherches. Afin de pouvoir anticiper et/ou d'accompagner ces modifications écosystémiques, il est crucial pour les instances de gestion de comprendre comment les systèmes biologiques répondent aux pressions auxquelles ils sont soumis (stress environnemental, anthropique...). Dans un grand nombre de cas, la nature admet des réponses (évolutions) graduelles face à des pressions qui le sont aussi. Ces situations, dans une certaine mesure, plus prévisibles peuvent être anticipées et accompagnées par des mesures de gestion adéquates. Néanmoins, de nombreux écosystèmes, e.g. lacustres (Scheffer et al. 1997, Carpenter et al. 1999), désertiques (Rietkerk et al. 1997), ou océaniques (Reid et al. 1998, Beaugrand et al. 2002) ont fait l'objet de bifurcations/ruptures plus ou moins drastiques et soudaines de leur état, sous contraintes de changements graduels de l'environnement. Ces changements abrupts sont appelés « transitions abruptes » ou « transitions catastrophiques ». Le terme anglais le plus couramment utilisé dans la littérature est celui de « regime shift ». Nous l'utiliserons souvent dans ce paragraphe, non pas par simple anglicisme assumé, mais aussi pour illustrer une partie du débat sémantique autour de cette notion de rupture écologique. Dans ce cadre, les termes anglais sont plus à même de témoigner de ces nuances. Le terme « regime shift » apparaît pour la première fois dans la littérature scientifique en 1989

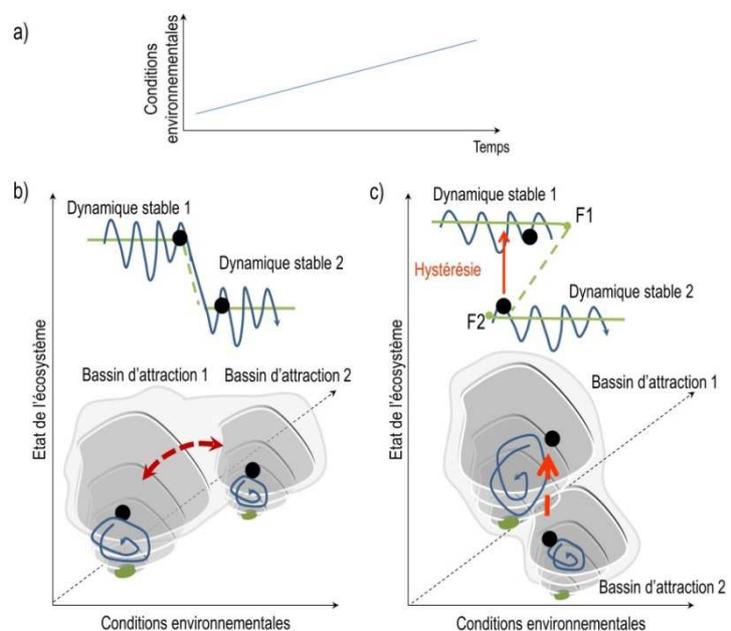
dans l'étude de Lluich-Belda et collaborateurs. Il fut ensuite plus largement défini et repris par Hare & Mantua (2000) et Sheffer et al. (2001). Un « regime shift » désigne alors une transition abrupte d'un état stable de l'écosystème à un autre état stable drastiquement différent et pérenne dans le temps. Les termes de « ecological regime shift », « phase shift », « state shift », « ecosysteme reorganisation » ou « catastrophic transitions » sont aussi trouvés et illustrent une partie de la diversité de la terminologie autour de cette notion (Conversi et al. 2015).

Avant de présenter les différents types de transitions abruptes, définissons ce qu'est un « état stable de l'écosystème » dans ce contexte. Le terme « stable » n'est dans ce cas le plus juste. En effet, les écosystèmes ne sont par nature jamais « stables », mais oscillent autour d'un « attracteur » théorique stable (illustré avec les lignes et les points verts dans la Figure I-10). Il est donc plus approprié de parler de dynamique stable, de régime stable ou d'équilibre dynamique. Dans des conditions environnementales données, l'écosystème répond donc de manière toujours plus ou moins analogue (structure, composition, interactions biotiques...) avec une gamme de variations intrinsèque (telles que des variations saisonnières). De manière plus théorique, l'écosystème se comporte comme une bille qui se déplacerait dans un espace multidimensionnel (ou chaque dimension représenterait une composante du système) appelé « bassin d'attraction » au fond duquel se trouverait l'attracteur théorique stable (Figure I-10 b et c). Son déplacement dans cet espace serait fonction des changements de l'environnement et des pressions externes (anthropiques par exemple). Cet espace serait l'espace de stabilité dynamique du système. Dans une transition abrupte, l'écosystème qui la subit se voit modifié en profondeur. La composition et la structure de ses communautés changent, mais également les interactions biotiques et abiotiques qu'il entretient. La caractéristique principale de ces « regimes shifts » repose sur le fait que face à l'augmentation d'une pression, l'écosystème la subissant ne va pas réagir jusqu'au moment où cette pression franchit un « point critique » (« tipping point » ou « critical threshold ») et fait basculer abruptement et rapidement le système dans une autre dynamique stable (ou un autre bassin d'attraction). La théorie des « regimes shifts » distingue deux types de transition. La première est la transition abrupte et continue (Figure I-10 b).

L'écosystème passe d'un état de dynamique stable à un autre en subissant une augmentation graduelle des conditions environnementales. Ce changement demeure réversible et sous-entend qu'il n'existe qu'un seul état de dynamique stable pour chacune des conditions environnementales d'avant et d'après la rupture. Le second type est la transition discontinue (ou transition catastrophique Figure I-10 c). L'écosystème passe d'un état à un autre toujours sous contrainte des conditions environnementales. Ce passage n'est réversible que sous certaines conditions. Cette deuxième situation admet qu'il peut exister deux formes possibles de dynamiques stables sous les mêmes conditions environnementales.

Le passage entre les deux états de dynamique stable n'est pas impossible, mais son « coût », appelé hystérésis (Figure I-10 c), peut être important. Dans cette situation le passage entre les états 1 et l'état 2 (Figure I-10 c) se fera avec une faible variation des conditions environnementales depuis le point F₁. Le passage entre l'état 2 et 1 pourra se faire à condition d'une forte modification des conditions environnementales, amenant le système au point F₂. On dit que le système fait preuve d'hystérésis (le passage de 2 vers 1 demande de plus grands changements environnementaux que pour le passage de 1 vers 2). Cette notion d'hystérésis est une notion très importante en écologie de la restauration.

Figure I-10 : Réponses abruptes des écosystèmes aux variations environnementales : a) évolution des conditions environnementales en fonction du temps ; b) transition abrupte et continue : passage réversible d'un état de dynamique stable à un autre. c) transition discontinue : Passage d'un état de dynamique stable à un autre. Le passage inverse dépend de l'hystérésis du système. Les lignes et cercles verts représentent les points d'attraction théoriques autour desquels oscille l'état de l'écosystème matérialisé par les cercles noirs pleins.



Le cadre théorique, relativement rigide, entourant la notion de « regime shifts » contraint dans certains cas son application pratique et fait encore débat. Sans toutefois remettre en question explicitement leurs existences, certains auteurs (Hare & Mantua 2000, Reid & Edwards 2001, Scheffer & Carpenter 2003, Beaugrand et al. 2008) mettent en avant la difficulté de définir des états de dynamique stable dans certains écosystèmes, notamment quand la longueur des séries chronologiques d'observation n'est pas suffisamment longue. Leurs travaux révèlent néanmoins la présence de ruptures abruptes dans l'évolution des écosystèmes marins pélagiques. Sans se désolidariser complètement de la théorie initiale, Beaugrand et al. (2008) proposent un cadre pour ces transitions abruptes, plus pragmatique, et mieux adapté aux milieux où les états de dynamique stable sont difficilement perceptibles. Ils proposent de nommer ces ruptures « Abrupt Ecosystems Shift ». Elles sont caractérisées comme étant des périodes d'accélération de la variabilité naturelle (dans le temps et l'espace) des écosystèmes. Enfin, récemment, Conversi *et al.* (2015) ont proposé un autre cadre plus souple pour les « regimes shifts ». Ils les nomment « Ecological Regime Shift » et les définissent comme étant des changements

drastiques dans la structure des communautés (comme dans la définition initiale), mais rendent optionnels dans cette définition la présence d'états et de dynamiques stables. Cette récente redéfinition englobant l'ensemble de celles proposées depuis les années 2000 sera donc certainement la plus à même de faire consensus au sein de la communauté scientifique. Le débat sémantique et technique reste pour le moins ouvert et attend la mise en pratique de cette dernière définition.

Cette présentation des transitions abruptes, bien que succincte dans le cadre de ce manuscrit, permet néanmoins de poser les bases théoriques nécessaires à la compréhension du chapitre III. Cette notion de « regime shifts » en sera l'un des cadres théoriques, et y sera rediscutée.

1.1.5. NECESSITE D'UNE VISION HOLISTIQUE DES RELATIONS TROPHIQUES

Les précédents paragraphes nous ont permis de présenter les effets du changement climatique à l'échelle de l'individu, de la population et de l'espèce. Cependant, ces approches mono et/ou plurispécifiques (courtes chaînes trophiques « proies-prédateurs ») s'avèrent peu adaptées pour comprendre de façon plus globale comment réagissent les écosystèmes face à ces changements. Par définition, un écosystème est « un système d'interactions entre des ensembles d'espèces (biocénose) associées à leur milieu physique (dit aussi abiotique, le biotope) » (Frontier et al. 2008). De cet ensemble d'interactions, structuré dans le temps et l'espace, se dégagent des propriétés dites « émergentes », n'appartenant proprement à aucune des composantes du système, mais profitant à l'ensemble d'entre elles. Il apparaît donc nécessaire d'adopter une vision holistique des relations entre les espèces telle que le permet une approche systémique³ de la nature. Une telle vision macroscopique nous permet alors d'aborder l'impact du changement global sur les propriétés émergentes des écosystèmes et ainsi d'affiner nos capacités de compréhension et d'anticipation de ces changements.

³ Approche systémique : l'approche systémique telle que définie par Frontier et al. (2008) est une manière d'aborder l'étude d'un système, ici écologique, en prenant ce système comme (i) un ensemble d'interactions entre des éléments vivants et physico-chimiques, (ii) un ensemble insécable pour lequel le fractionnement serait une dénaturation (ou l'étude d'un nouveau système), et (iii) un ensemble doté de propriétés intrinsèques émergeant des interactions entre ses parties.

Nous nous sommes intéressés dans ce travail de thèse spécifiquement aux écosystèmes estuariens tempérés pour lesquels nous avons décidé d'aborder les changements observés dans les différents écosystèmes mondiaux. Ce choix du système estuarien comme modèle d'étude repose sur des éléments scientifiques forts justifiant une étude approfondie.

Les écosystèmes estuariens sont, en effet, particulièrement vulnérables au changement global (Hénocque & Denis 2001, Hoegh-Guldberg & Bruno 2010a) de par premièrement leur position à l'interface entre océan et continent. De plus, ils concentrent aujourd'hui près de 60 % de la population humaine (Goodland 1995) et 75 % d'ici à 2025 (Bianchi 2006) (phénomène de « littoralisation »), ce qui les rend de plus en plus exploités et contaminés (Budzinski et al. 1997, Matthiessen & Law 2002a). Les impacts déjà observés sur leur biodiversité (Carlton 1989, Beaugrand et al. 2015) conduisent à s'interroger sur la durabilité de leurs diverses composantes biotiques et abiotiques, et sur la fonctionnalité de ces anthroposystèmes (Décamps 2010).

L'étude des impacts du changement global sur les écosystèmes nécessite, comme pour les niveaux d'intégration inférieurs, des séries d'observation longues issues de suivis long-terme d'une majorité de composantes du système et une compréhension fine des mécanismes et des processus, souvent imbriqués et multi-spécifiques.

Parmi les estuaires tempérés, l'estuaire de la Gironde se pose comme un « cas d'étude » particulièrement pertinent pour étudier les impacts du changement global. Considéré comme l'un des plus grands estuaires de la façade atlantique européenne (Salomon 2002, Lobry et al. 2003), la représentativité des changements qui y seront et qui y sont déjà observés en fait un cas de référence. De plus, l'estuaire de la Gironde fait l'objet d'un large suivi écologique depuis 1979. L'évolution de l'ensemble des principaux groupes taxonomiques ainsi que celle des variables environnementales y sont enregistrées depuis cette date. L'observation longue durée de l'ensemble des compartiments biotiques et abiotiques de cet estuaire constitue donc un contexte de recherche propice et unique pour l'étude du changement global en milieu estuarien.

Chapitre 2 :
Fonctionnement et évolutions récentes
d'un écosystème estuarien :
Le cas de l'estuaire de la Gironde

II. CHAPITRE 2 : FONCTIONNEMENT ET EVOLUTIONS RECENTES D'UN ECOSYSTEME ESTUARIEN : LE CAS DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE

II.1. LES ESTUAIRES, DES ANTHROPOSYSTEMES DYNAMIQUES

Les écosystèmes côtiers, et notamment les estuaires, ont une importance économique indéniable (carrefours maritimes, zones portuaires d'importance, grandes pêcheries; Gucu 2002). Ils représentent 6% des eaux marines, mais contribuent néanmoins pour 33 % à leur valeur économique (Costanza et al. 1997).

Ces écosystèmes, faisant le lien entre les milieux marins et terrestres, sont associés à de forts enjeux sociaux et économiques. La majorité des mégapoles de plus de 2 millions d'habitants est, en effet, située à proximité des estuaires. Ils accueillent ainsi, à eux seuls, près de 60 à 75 % de la population mondiale (Goodland 1995, Bianchi 2006). Cette forte anthropisation les soumet à de nombreux forçages. En offrant des voies navigables et des ports naturellement abrités, les estuaires sont historiquement des lieux de commerce maritime et de pêche. Ils sont également le réceptacle de nombreuses pollutions industrielles et agricoles venant des activités riveraines directes, mais également, des bassins versants qu'ils drainent (Elliott & McLusky 2002, Wilson 2002, Goberville et al. 2010).

Selon Pritchard (1967) et Perillo (1995), "un estuaire est un système constitué par une masse d'eau côtière semi-close qui s'étend jusqu'à la limite d'influence des marées, avec une ou plusieurs connexions libres avec la mer ouverte, significativement diluée par de l'eau douce issue du drainage continental et pouvant contenir des espèces euryhalines durant une partie ou leur cycle de vie complet". Du fait de leur position à l'interface continent / océan, ils sont soumis à une forte variabilité spatiotemporelle de leurs paramètres physico-chimiques (ex. débit, cycle tidal, température, salinité et matières en suspension ; Heip et al. 1995) les rendant hostiles pour une majorité d'espèces marines et dulçaquicoles (les espèces sténohalines, incapables de gérer les salures et/ou les dessalures du milieu). Les espèces qu'ils comptent y trouvent néanmoins un compromis évolutif intéressant. En effet, ce sont des écosystèmes très productifs (forte productivité zooplanctonique et benthique). Associé à la présence en faible nombre de prédateurs piscivores, capables de s'adapter, ces écosystèmes jouent un

important rôle écologique et biologique important en servant de zones de nourriceries, de refuges ou de lieux de croissance (Blaber & Blaber 1980, Beck et al. 2001).

II.2. LE FONCTIONNEMENT ESTUARIEN : LA GIRONDE, UN ESTUAIRE TURBIDE ET HETEROTROPHE

II.2.1. LES PROCESSUS ABIOTIQUES STRUCTURANT LE FONCTIONNEMENT

II.2.1.a. Un hydrodynamisme singulier

Les écosystèmes estuariens, de par leurs positions d'interfaces, ont un fonctionnement physico-chimique et hydrodynamique singulier piloté en grande partie par l'environnement des fleuves qui les forment.

Naissant de la confluence des fleuves Garonne et Dordogne l'estuaire de la Gironde (Figure II-5) se jette dans l'Océan Atlantique au niveau du Golfe de Gascogne. C'est un estuaire de plaine côtière moyennement profond et latéralement structuré par des vasières intertidales, chenaux et zones humides.

Deux processus hydrodynamiques s'opposent dans un estuaire. La marée en premier lieu, phénomène oscillatoire de transgression (flot⁴) et de régression (jusant⁵), entraîne une intrusion et une sortie d'eau marine régulière. En Gironde, ce cycle de marée est de type semi-diurne et dure 12 h 25. Ces mouvements d'entrées et de sorties font varier la hauteur d'eau de l'estuaire (marnage) de 1,5 à 5 m en fonction du coefficient de la marée (Sottolichio & Castaing 1999). Ce fort marnage caractérise les estuaires dits « macrotidaux ». L'onde de marée est hypersynchrone. Elle se modifie au cours de sa progression, vers l'amont. Symétrique à son entrée dans l'estuaire, son amplitude augmente lors de sa progression du fait de la convergence des rives et de la diminution de la profondeur (Le Floch 1961, Allen 1972, Latouche & Jouanneau 1994). Nous en aborderons, plus bas, les conséquences. Au phénomène de marée s'ajoute l'hydrodynamisme des fleuves. La Garonne et la Dordogne ont un régime hydrologique de type pluvionival. Il est piloté par la saisonnalité des précipitations et la fonte des neiges de montagne (Pyrénées et Massif Central). Les débits de la Gironde sont caractérisés par des *maxima* hivernaux (crues importantes principalement en janvier-février- Figure 2 §- IV.2) et par des *minima* (étiages – Figure 2 §- IV.2) estivaux (juillet-septembre). La confrontation de ces deux processus

⁴ Flot : ou marée montante

⁵ Jusant : ou marée descendante

hydrodynamiques (marée et débit) entraîne une circulation résiduelle ou partiellement mélangée (Pritchard 1955) des masses d'eaux douces et salées. La stratification de la colonne d'eau augmente, d'amont en aval et avec la diminution de l'amplitude des marées (Allen 1972). Les eaux douces circulent en surface vers l'aval, tandis que les eaux salées, plus denses, circulent sur le fond vers l'amont.

II.2.1.b. Un gradient de salinité variable dans le temps et l'espace

La dynamique du mélange des deux principaux flux, marins et fluviaux, crée un gradient de salinité d'amont en aval très variable dans le temps et l'espace. Trois dynamiques spatiales structurent le gradient de salinité.

- Un gradient longitudinal amont-aval (l'augmentation de la salinité se fait d'aval en amont avec une salinité comprise entre 35 et 0⁶)
- Un gradient latéral : une diminution de la salinité est notée de la rive gauche vers la rive droite (circulation d'eau douce plus importante en rive droite).
- Un gradient vertical : directement lié à la circulation résiduelle des masses d'eau douces et salées.

S'ajoutent à ces dynamiques spatiales, trois dynamiques temporelles superposées.

- Variation de la salinité au cours d'un cycle de marée. La salinité en tout point de l'estuaire dépend de la progression de l'onde de marée. Ce gradient aval-amont change toutes les 6 heures.
- Variation de la salinité en fonction du coefficient de marée. Plus les coefficients de marée sont élevés plus la masse d'eau salée pénètre vers l'amont. La partie amont de l'estuaire est donc plus salée lors des hautes mers de vives eaux.
- Variations saisonnières des débits fluviaux. La pénétration des eaux marines dépend, en effet, de la quantité d'eau douce apportée par les fleuves, qui « repousse » le front salé vers l'aval.

Afin de simplifier ces dynamiques spatiales et temporelles qui créent une hétérogénéité forte dans le gradient de salinité, les estuaires sont classiquement décrits en trois zones de salinité : oligohaline (< 5), mésohaline (5 à 18) et polyhaline (> 18). Bien qu'elles soient variables dans le temps et l'espace,

⁶ La mesure de salinité ne se fait plus comme un rapport de masse (entre sel et eau) depuis la mise en place de l'échelle pratique de salinité. Même si certaines références bibliographiques utilisent encore le ‰, le PSU ou le g.Kg⁻¹ nous n'utiliserons pas d'unité dans l'ensemble de nos travaux de recherche.

ces zones de salinité permettent une description pragmatique du gradient halin, même si celle-ci admet toutefois des imprécisions.

II.2.1.c. Les apports de l'amont

Les apports d'eau douce provenant de l'amont charrient un ensemble de matériaux biologiques (animal et végétal), terrigènes et détritiques. Ces matières en suspension (MES) sont « stoppées » en amont du front de salinité. C'est l'asynchronie de l'onde de marée associée aux écoulements résiduels évoqués plus haut qui sont à l'origine de cette agrégation. Le phénomène résulte d'un processus hydrodynamique complexe (simplifié Figure II-1) que nous ne décrivons pas en détail (voir Sottolichio & Castaing 1999, Etcheber et al. 2011, Sottolichio et al. 2011). L'accumulation de ces MES (allant de 0,1 à 10 g.l⁻¹ ; Castaing & Allen 1981, Etcheber et al. 2011) en amont (autour de l'isocline 0,5) forme une zone de turbidité maximale appelée localement « bouchon vaseux » (BV).

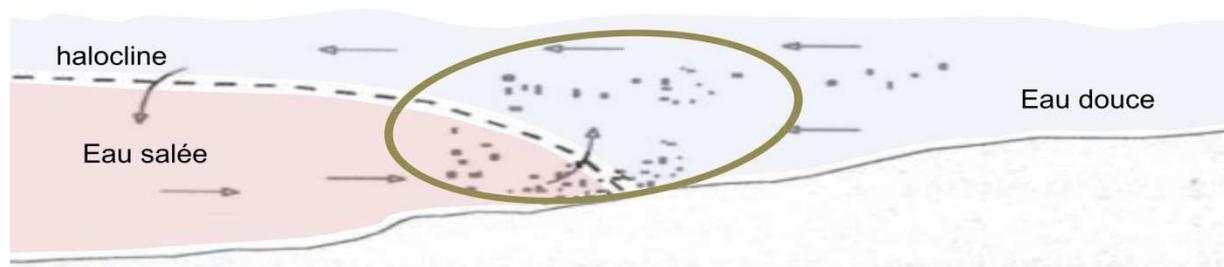


Figure II-1 : Piégeage des particules fines (MES) autour du front de salinité : formation du « bouchon vaseux ». Points noirs : MES ; Flèches noires : circulation des MES ; Cercle marron : délimitation du BV

L'activité bactérienne de minéralisation de la matière organique continentale y est très intense et la respiration de ces organismes hétérotrophes provoque des déficits plus ou moins sévères en oxygène dans la masse d'eau (Heip et al. 1995, Lanoux et al. 2014). De par sa nature et son activité microbienne, le bouchon vaseux se présente également comme un élément structurant la dynamique spatiale et temporelle de certains compartiments biotiques tel que le zooplancton ou les poissons migrateurs amphihalins (Castel & Feurtet 1989, Sautour & Castel 1995, Delage et al. 2014, Lanoux et al. 2014).

II.2.2. LA BIOCENOSE ET SES PROCESSUS STRUCTURANTS

II.2.2.a. Production primaire et faune bactérienne

Du fait de sa forte turbidité, ne laissant pas pénétrer la lumière dans la colonne d'eau, l'estuaire de la Gironde a une production primaire autochtone très faible (voire quasiment nulle, Nzigou 2012) en comparaison avec les autres estuaires nord-européens (Lemaire et al. 2002). La biomasse chlorophyllienne mesurée dans l'estuaire est, pour l'essentiel, issue d'une production allochtone amont ou très aval dans l'estuaire qui est distribuée spatialement par les processus hydrodynamiques. N Zigou (2012) a formalisé ces connaissances à l'aide d'un modèle de réaction et de transport qui confirme la très faible production primaire pélagique autochtone et impute une partie de celle retrouvée (1) à la remise en suspension du microphytobenthos intertidal, comme Irigoien et Castel, (1997) avant lui, et (2) aux apports de phytoplancton marin.

Cette faible présence de producteurs primaires est néanmoins compensée par une biomasse et une production secondaire bactérienne supposées très importantes. La présence en grand nombre de ces bactéries hétérotrophes, capables de dégrader la matière organique, servent de base, nous le verrons, au réseau trophique. Paradoxalement, celles-ci sont peu étudiées en Gironde et leur biomasse reste non définie. Nous verrons dans les chapitres suivants quelles approximations devront être faites pour pallier ce manque de connaissances.

II.2.2.b. Faune benthique

La grande productivité des estuaires, déjà évoquée dans ce chapitre est due en partie à la production d'origine benthique. La répartition spatiale de cette faune benthique est très structurée. La production secondaire benthique est notamment importante sur les zones intertidales malgré le fait qu'elle ne repose que sur un faible nombre d'espèces (paucispécificité de la communauté macrobenthique; Bachelet et al. 1981, Bachelet 1985). Les plus abondantes sont *Streblospio shrubsolii*, *Scrobicularia plana*, *Corophium volutator* et *Tubificoides heterochaetus*. Les zones subtidales, et notamment les chenaux de navigation (dragués régulièrement), présentent des abondances très faibles d'*Heteromastus filiformis*, *Streblospio shrubsolii*, *Boccardiella lierica* et *Gammarus zaddachi*. La biomasse, ainsi que la richesse spécifique, diminuent rapidement en remontant vers l'amont de l'estuaire. Les zones intertidales amont sont, par exemple, quasiment exclusivement composées de *Limnodrilus hofmeisteri*.

II.2.2.c. Le zooplancton

Quatre espèces natives composent la communauté (holo)zooplanctonique autochtone de l'estuaire (mésos- et oligo-halin). Celles-ci se répartissent dans deux taxa, de copépodes (*Eurytemora affinis* et *Acartia bifilosa*) et de mysidacés (*Neomysis integer* et *Mesopodopsis slabberi* ; Sorbe 1981, Castel 1993). Une espèce de copépode exotique introduite dans les années 1980, *Acartia tonsa*, s'est développée jusqu'à atteindre aujourd'hui des biomasses équivalentes à celle d'*E. affinis*, l'espèce dominante (Figure II-11). Elle fait donc aujourd'hui partie de la communauté et sera prise en compte dans ce travail de thèse. Les organismes méroplanctoniques ainsi que quelques espèces dulcicoles, présents sporadiquement, ne seront pas pris en compte. La distribution spatiale des copépodes (Figure II-2) présente une variabilité saisonnière spécifique d'une espèce à l'autre. Le barycentre de dispersion d'*E. affinis* se situe en amont ou dans le bouchon vaseux. *E. affinis* se comporte pour partie comme les matières en suspension et, au même titre, se retrouve piégée par les mêmes processus (§ - II.2.1.c) en amont de l'estuaire (§ - I.1.1.a et Castel & Feurtet 1989, Sautour & Castel 1995). Les espèces du genre *Acartia* affectionnent, quant à elles, les eaux plus salées de la zone poly-mesohaline (Castel 1993). Si l'on connaît relativement bien la distribution des copépodes, celle des mysidacés est moins bien connue. *Mesopodopsis slabberi* est retrouvé dans l'ensemble des zones méso et polyhaline et *Neomysis integer* dans les eaux moins salées des zones oligo et mesohalines.

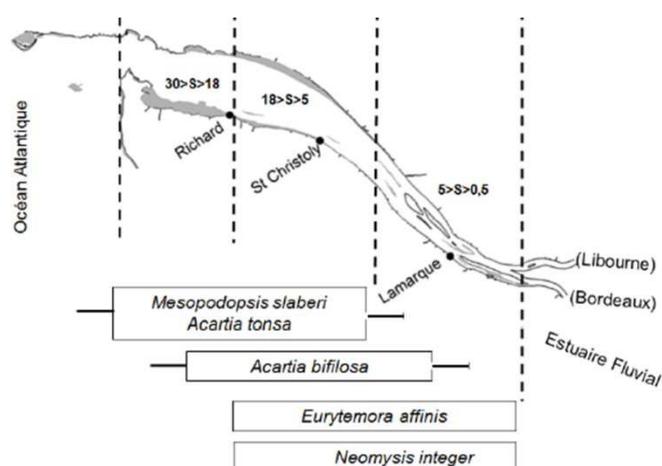


Figure II-2 : Répartition spatiale de la communauté zooplanctonique le long du gradient de salinité (d'après Nzigou 2012).

II.2.2.d. Ichtyofaune et macrocrustacés

La diversité ichtyofaunistique de la Gironde est remarquable. Soixante-quinze espèces y ont été répertoriées (Lobry et al. 2003), réparties dans plusieurs guildes écologiques⁷. Cette richesse apparente cache néanmoins une multitude de situations singulières. En effet, les contraintes du milieu (Thiel & Potter 2001, Lobry 2004) ne permettent qu'à 3% des espèces recensées d'effectuer l'intégralité de leur cycle de vie dans l'estuaire. C'est le cas des gobies *Pomatoschistus minutus*, seule espèce résidente présentant une forte abondance. Une grande majorité des espèces est d'origine marine : 60 % de l'ichtyofaune est composée d'espèces euryhalines marines, 21 % d'espèces euryhalines d'eau douce et le reste est composé d'espèces amphihalines et résidentes (Lobry 2004). Elles occupent l'estuaire de façon transitoire avec une saisonnalité propre à chacune. L'estuaire est donc un lieu de croissance, de reproduction, lieu de refuge et d'alimentation, et enfin lieu de passage pour les migrants amphihalins (Elie & Marchand 1983, Maes et al. 1998, Maes 2000, Costa et al. 2002, Elliott & Hemingway 2002). Cet assemblage d'espèces est aussi marqué par de grandes disparités dans les abondances et les occurrences de chacune d'entre elles. Lobry et al., (2004) montrent que 80 % d'entre elles n'y sont présentes que moins de 10 % du temps. Cette caractéristique n'est, néanmoins, pas propre à l'estuaire de la Gironde et se retrouve dans d'autres estuaires ou zones côtières (Ross et al. 1987, Clark et al. 1994, Letourneur et al. 2001, Prista et al. 2003).

Le groupe des macrocrustacées est composé principalement de deux espèces natives de crevettes (*Palaemon longirostris*, *Crangon crangon*) et d'une espèce exotique (*Palaemon macrodactylus*) dont nous expliciterons la dynamique de colonisation de l'estuaire dans le paragraphe II.3. Les crabes, tels que *Eriocheir sinensis* et *Carcinus maenas* font également partie de ce groupe, mais ne sont pas étudiés en Gironde.

⁷ Guildes écologiques : Une gilde est un groupe d'espèces permanent ou temporaire qui exploitent une ressource identique de la même façon (Root, 1967). Ces groupes sont créés à partir d'attributs fonctionnels des espèces qui ne tiennent pas compte de leur taxinomie. Cependant, les espèces d'une même gilde, partageant des traits morphologique ou adaptatifs identique, sont souvent taxonomiquement proches (Blondel, 2003)

II.2.2.e. Apport de l'écologie théorique : Théorie des écotones - écoclines

Les écosystèmes estuariens font la transition entre la biodiversité marine et fluviale. Ils sont caractérisés par une paucispécificité d'espèces résidentes, du fait des fortes variations hydrologiques et principalement des gradients de salinité. Malgré cela, la forte productivité de ces quelques espèces permet la présence de nombreuses autres, présentes temporairement. Les estuaires accueillent notamment des juvéniles de poissons marins en leur offrant des conditions de croissance optimales (faible prédation et nourriture en quantité). Ils assurent également une fonction de corridor migratoire pour les poissons migrateurs amphihalins⁸ et les oiseaux. Certains de ces derniers restent même quelques mois en hivernage (Musseau et al. 2014).

Cette présence, plus ou moins permanente, des espèces est à l'origine d'un questionnement récurrent en écologie estuarienne. Celui du degré de dépendance des populations, marines ou dulcicoles, vis-à-vis de ces écosystèmes (Speirs & Gurney 2001, Blaber 2002, Able 2005, Ray 2005). Cette notion de dépendance renvoie à la complexité de ces systèmes « transitoires » ou « d'interfaces ». Le statut « particulier » de ces derniers a fait l'objet de nombreuses publications s'attachant à les qualifier tantôt « d'écotone », tantôt « d'écoclines ».

Avant de nous situer dans ce débat, nous définirons ces deux termes. Nous proposons ici les définitions d'Attrill & Rundle (2002). Un « écotone » est une zone d'interface entre deux écosystèmes différents et relativement homogènes. Les changements y sont rapides, rendant ces zones souvent instables. Donnons un exemple d'écotone en prenant une mare au milieu d'une prairie. L'écotone entre ces deux écosystèmes mare-prairie se trouve juste au bord de l'eau dans les quelques centimètres - mètres où la prairie est immergée par la mare, au gré des pluies et du ruissellement. Il est donc aisé d'imaginer que les changements de diversité de ces zones peuvent y être rapides et que la survie des animaux et des végétaux présents est dépendante de la vitesse des changements. Une « écocline » est également une zone de transition entre deux écosystèmes, mais celle-ci est graduelle, souvent pilotée par le gradient d'un facteur environnemental. Les communautés biologiques y sont relativement hétérogènes, mais la stabilité de ces zones est bien supérieure à celle des écotones. Les estuaires, de par leur fort gradient de salinité, sont définis par Attrill et Rundle (2002) comme des écoclines. Les auteurs précisent néanmoins que le niveau de stress subi par les espèces le long du gradient halin n'est pas le même qu'elles soient d'origines marine ou dulçaquicole. Le stress physiologique des espèces marines est croissant d'aval en amont de l'estuaire et d'amont en aval pour les espèces d'eau douce (Figure II-3).

⁸ Migrateurs amphihalins : Les poissons migrateurs amphihalins sont des espèces qui ont la caractéristique de devoir effectuer des migrations entre les eaux douces et marines afin de réaliser l'ensemble de leur cycle biologique. Elles sont respectivement anadromes ou catadromes si elles se reproduisent en eau douce ou marine.

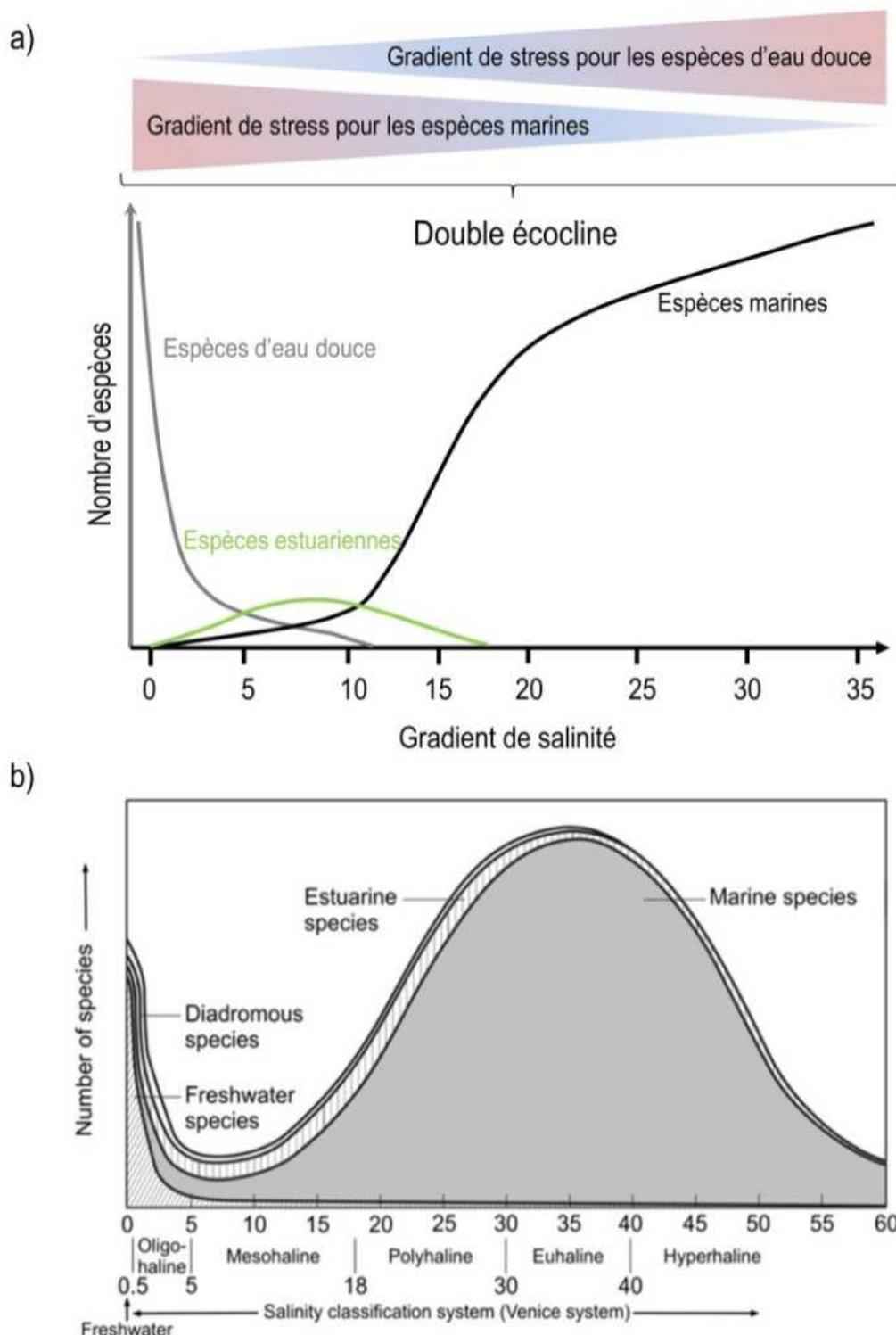


Figure II-3 : Adaptation du diagramme de Remane 1934, a) par Attrill et al.,2002, évolution du nombre d'espèces marines, dulçaquicoles et estuariennes en fonction du gradient de salinité. Le diagramme introduit la notion de double écocline : double gradient de favorabilité / stress en fonction de si l'on se place du point de vue des espèces marines ou dulçaquicoles. b) par Whitfield et al., 2012. ; il présente une vision plus générale du diagramme de Remane 1934 en intégrant l'ensemble du gradient halin, en prenant en compte la singularité des amphihalins et de la classification des poissons estuariens de Attrill et al.,2002 (voir le texte)

Le constat de ce double processus permet à Attrill et Rundle (2002) de parler pour les estuaires de « double écocline ». Sans aller plus loin dans la description fine de ces notions d'écotone et d'écocline, nous rejoignons, dans cette thèse, la définition de « double écocline » proposée par Attrill et Rundle (2002), pour caractériser les écosystèmes estuariens.

Les auteurs attirent néanmoins notre attention sur le fait que la considération de ce double continuum de stress rend caduque la notion d'espèces estuariennes initialement prévue par Remane (1934) - (Figure II-3a). En effet, cette notion souligne plutôt l'incapacité de beaucoup d'espèces d'eau douce et marines à tolérer de faibles salinités, alors que les véritables espèces saumâtres sont très euryhalines et capables de prospérer dans de larges variations de salinité. Cette notion de répartition en fonction du gradient de salinité a été reprise plus récemment par Elliott & Quintino (2007) sous le terme de « stress-subsidy continuum » et par Whitfield et al. (2012) - (Figure II-3b). Leur diagramme de Remane revisité fait apparaître de façon plus claire la singularité des espèces amphihalines, qui n'était jusqu'alors pas considérées, et celle des espèces estuariennes.

II.2.2.f. Structure et fonctionnement du réseau trophique estuarien

La quasi absence de producteurs primaires et la forte production secondaire fait que l'estuaire de la Gironde est qualifié d'hétérotrophe par de nombreux auteurs (Goosen et al. 1999, David et al. 2006c, Lobry et al. 2008), Le réseau trophique est principalement soutenu par la consommation du pool détritique venant de l'amont. La minéralisation de la matière organique particulaire allochtone est

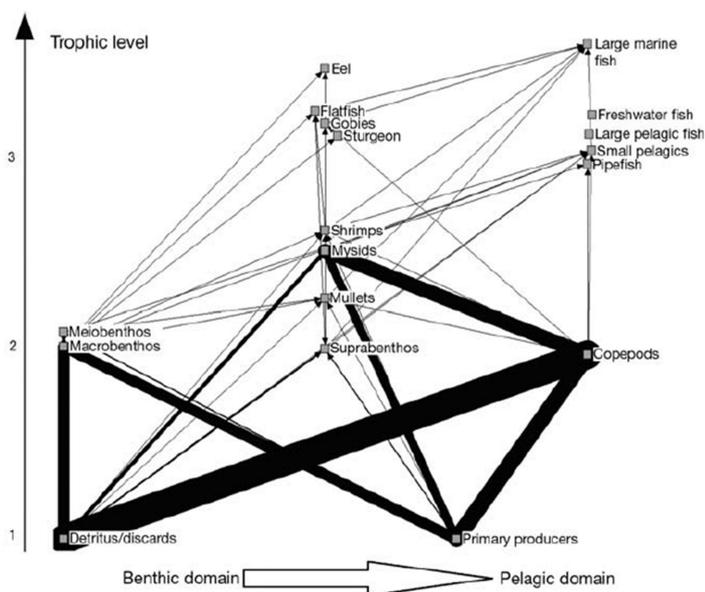


Figure II-4 : Le réseau trophique de l'estuaire de la Gironde (Lobry et al. 2008)

réalisée par le compartiment bactérien et les protozoaires. Ils représentent près de 75 % de l'hétérotrophie totale du système (David 2006, Lobry et al. 2008). Comme le montrent Lobry et al., (2008- Figure II-4) les copépodes sont le compartiment clé du réseau trophique. La majorité des flux de matière se fait entre eux et le pool [détritus-bactéries-protozoaires] (appelé « Détritus » sur la Figure II-4). Cette caractéristique fonctionnelle majeure de l'estuaire est néanmoins commune à de nombreux autres écosystèmes estuariens (Mees et al. 1995, Gasparini & Castelt 1997, Tackx et al. 2003).

L'estuaire est, par nature, un écosystème « exploité ». Ici, la définition de l'exploitation est celle de Frontier et al., (2008). Ils définissent l'exploitation d'un écosystème comme « *toute exportation de sa biomasse, quelle qu'en soit la modalité* ». Pour l'estuaire de la Gironde, comme pour tous les estuaires, l'exportation de biomasses est due à l'hydrodynamisme qui transfère vers l'extérieur une partie des éléments nutritifs apportés et de la biomasse produite. Ce flux de matière ouvert se dirigeant d'amont en aval, entretenu et piloté par les apports externes, maintient l'écosystème estuarien perpétuellement dans un « état juvénile » (au sens de la succession écologique ; Clements 1936). Cette immaturité entretenue « naturellement » est caractérisée par une structure trophique simple et un peuplement « pionnier » composé d'un faible nombre d'espèces ubiquistes. Cette immaturité est, néanmoins, associée à une stabilité importante notamment due à vicariance⁹ des espèces présentes.

L'exploitation naturelle de l'estuaire nous amène à rencontrer une situation paradoxale lorsque nous nous intéressons à l'étude de l'impact du changement global sur celui-ci. Cette situation a été nommée le « Paradoxe de la qualité estuarienne » (« Estuarine Quality Paradox » ; Dauvin 2007, Elliott & Quintino 2007).

II.2.2.g. Le Paradoxe de la Qualité Estuarienne (PQE)

Les auteurs de « l'Estuarine Quality Paradox » notent la situation paradoxale, qui associe ces systèmes, naturellement stressés (contraintes hydromorphosédimentaires fortes) et composés de communautés écologiques paucispécifiques dominées par quelques espèces adaptées, à de nombreuses fonctions écologiques - dont une production biologique importante. Le paradoxe soulevé ici, questionne donc la relation entre biodiversité et processus écosystémiques et rend difficile la distinction des effets additionnels du stress d'origine anthropique (Elliott & Quintino 2007). L'étude du changement global qui, nous l'avons vu, associe ces deux types de stress devient donc, en estuaire, un véritable challenge scientifique

⁹ Espèces vicariantes : des espèces vicariantes sont des espèces qui au sein d'un même réseau trophique peuvent avoir la même niche trophique. Celles-ci peuvent se remplacer et ainsi apporter de la redondance au système d'interaction.

II.3. EVOLUTIONS RECENTES DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE : ETAT DES CONNAISSANCES SUR LES PRINCIPALES COMMUNAUTES BIOLOGIQUES.

Les 40 ans, de suivis hydroclimatiques et biologiques dont a bénéficié l'estuaire de la Gironde ont permis de mettre en avant de nombreuses évolutions temporelles induites en partie, nous le verrons, par le changement global. Les évolutions récentes de l'estuaire de la Gironde qui seront présentées dans ce paragraphe doivent être mises en regard avec les éléments théoriques et les changements à échelle mondiale traités dans le premier chapitre.

Avant de présenter l'évolution des principales variables physico-chimiques et groupes zoologiques nous présenterons succinctement les différents suivis nous ayant permis l'ensemble de ces observations (voir aussi les différentes publications). Notons toutefois que les inégalités de traitement des évolutions qui seront présentées reflètent, d'une part le focus contextuel de ce travail de thèse, mais également le niveau de connaissances de chacune d'elles.

II.3.1. L'OBSERVATION DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE

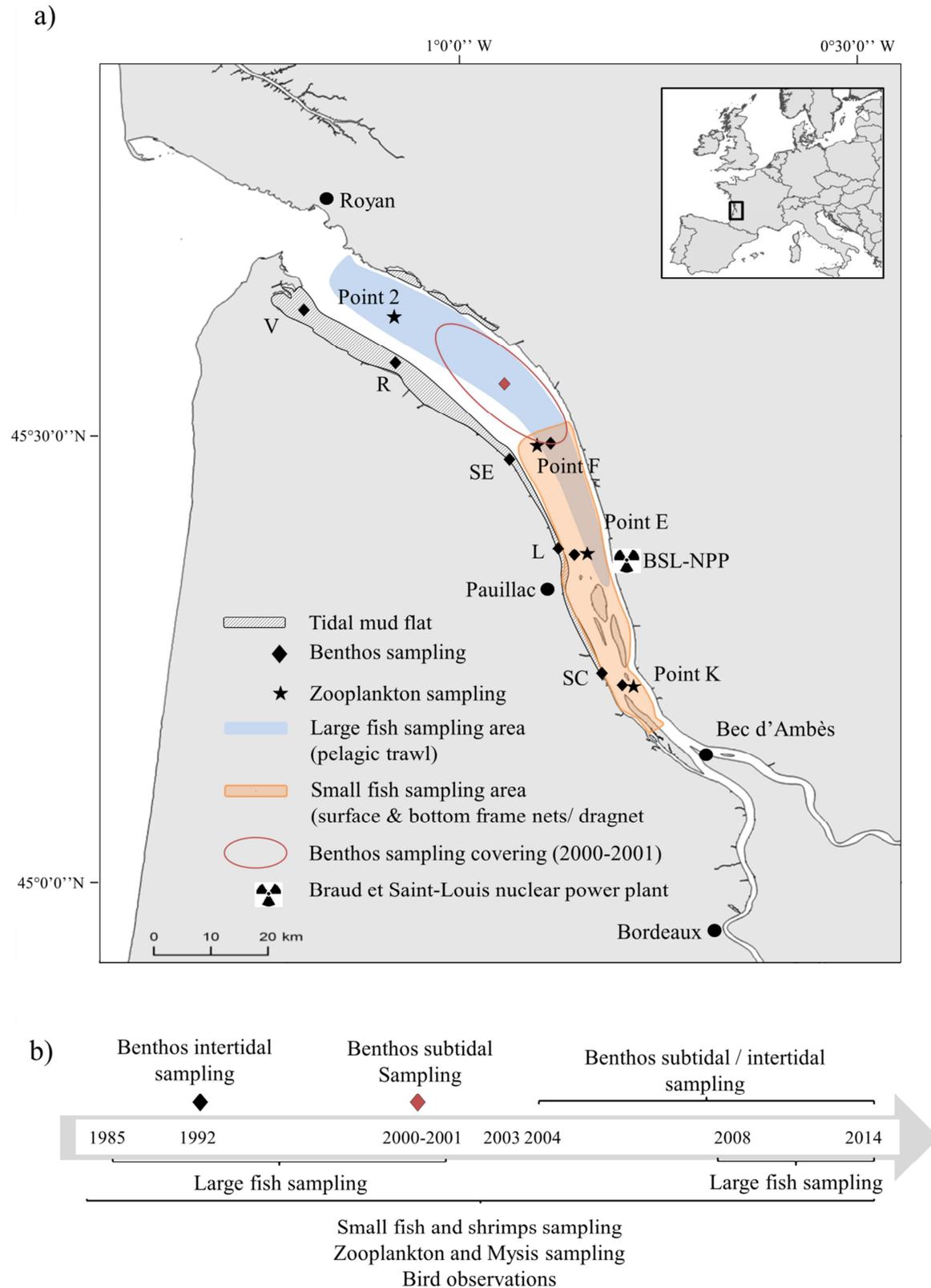


Figure II-5 : Localisation de l'ensemble des sites d'échantillonnages sur l'estuaire de la Gironde et vue chronologique des différentes campagnes (extrait de Chevillot et al. soumis ; § V.2).

II.3.1.a. Données zooplanctoniques

La communauté zooplanctonique décrite précédemment fait l'objet d'un suivi régulier depuis 1979 dans l'estuaire de la Gironde. Ce suivi est réalisé à partir de deux programmes complémentaires de surveillance et d'observation, le suivi environnemental du CNPE du Blayais (Figure II-5) ainsi que le suivi opéré par le SOMLIT¹⁰ réalisé par l'Université de Bordeaux (David et al. 2007, Chaalali et al. 2013a). Les échantillons zooplanctoniques sont collectés mensuellement entre mars et novembre depuis 1979, à 1 m sous la surface et 1m au-dessus du fond, à 3h d'intervalle durant un cycle de marée et à quatre stations localisées le long du gradient de salinité (point 2, F, E et K, Figure II-5). Ils sont réalisés avec un filet à plancton WP2 (200µm).

II.3.1.b. Macrofaune benthique

Différentes séries de campagnes d'échantillonnage de la macrofaune benthique ont été réalisées dans l'estuaire. La première a permis d'échantillonner le macrobenthos intertidal en Avril et Octobre 1991 et 1992 dans quatre stations (V, R, SE, L; Figure II-5). Douze carottes de 0,04 m² par station ont été prélevées. La deuxième concernait le macrobenthos subtidal, échantillonné pendant les années 2000 et 2001. Soixante-dix échantillons ont été prélevés en juin 2000 et 106 en mai 2001, en aval de l'estuaire (zone rouge, Figure II-5). Ils ont été prélevés avec une benne Shipek de 0,04 m² (voir détails dans Brosse 2003). La troisième série d'échantillonnage consiste en un suivi du macrobenthos intertidal et subtidal effectué depuis 2004. Il est réalisé par l'Université de Bordeaux d'Avril à Novembre (plus Février pour les zones intertidales). Les prélèvements intertidaux sont réalisés avec 10 carottes de 0,06 m² sur trois sites d'échantillonnage (SE, L, SC; Figure II-5). Les échantillons subtidaux sont faits à partir de 5 coup de bennes Smith-McIntyre de 0,1 m² sur trois sites d'échantillonnage (Points F, E et K; Figure II-5).

II.3.1.c. Suivi de l'ichtyofaune et des crevettes

Deux types de suivi sont réalisés par Irstea. Le premier, correspondant au protocole TRANSECT, est réalisé depuis 1979. Depuis 1991, les stations sont localisées sur 4 transects (T2 à T5, un seul est opéré avant 1991, le T4, Figure II-6). Ces transects relient, sur une partie de l'estuaire, la rive Saintonge et la rive Médoc. Chaque transect comprend 3 stations distribuées de la même façon, une des stations se situant près de chaque rive et la 3^{ème} étant sur l'axe médian de l'estuaire. Pour chaque station, un prélèvement de surface et un prélèvement de fond sont réalisés. Chaque prélèvement dure 5 à 7 minutes, est effectué de jour, entre la moitié du flot et l'étalement de pleine mer. Les engins (Figure II-6) sont tirés à contre-courant. Le maillage des engins utilisés (Figure II-6) permet de cibler spécifiquement les stades juvéniles des poissons (recrues, 1+ et 2+ principalement) ainsi que les trois espèces de crevettes présentées précédemment.

¹⁰ Service d'Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS, <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr>

Le protocole, et notamment le maillage spatial et temporel, a évolué depuis la mise en place de TRANSECT. Toutefois, on considère que depuis 1985 les types de prélèvements sont restés les mêmes, ce qui permet de comparer les observations sur la série temporelle à partir de cette année-là.

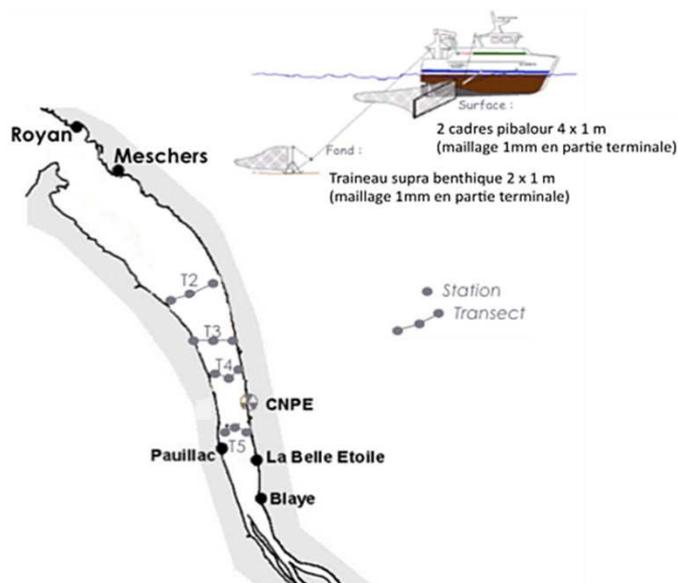


Figure II-6 : Zone et engins d'échantillonnage utilisés lors des campagnes TRANSECT.

Le second suivi ichtyofaunistique, correspondant au protocole STURAT, cible principalement la population d'esturgeon européen *Aspenser sturio*. Il a été implémenté dans l'estuaire de la Gironde par Irstea entre 1986 et 2002 et a repris depuis 2008. Il est réalisé mensuellement ou une fois tous les 2 mois dans la zone aval de l'estuaire (zone bleue Figure II-5).

Lors de chaque campagne, une vingtaine de traits de chalut à panneaux (3 m d'ouverture verticale, 13 m d'ouverture horizontale, 70mm de maillage terminal) de 30 minutes est réalisée de jour. L'ensemble des poissons capturés est déterminé, compté et mesuré.

II.3.1.d. Données hydroclimatiques

Les variables physico-chimiques de l'estuaire (température, salinité, oxygène...) sont mesurées depuis 1979 conjointement à l'échantillonnage zooplanctonique présenté précédemment (Goberville et al. 2010, Chaalali 2013). Les débits journaliers de l'estuaire sont fournis par Bordeaux Port Atlantique. Les données des variables climatiques (température de l'air, précipitation, vitesse et direction du vent) sont mesurées quotidiennement par Météo France et les données utilisées dans ce travail proviennent de la station de Pauillac (Figure II-5).

Quatre indices climatiques ont été utilisés pour caractériser le climat à l'échelle régionale : l'indice NAO (North Atlantic Oscillation, Hurrell et al. 2001, Marshall et al. 2001), l'indice AMO (Atlantic Multidecadal Oscillation, Knight et al. 2005), l'indice EAP (East Atlantic Pattern, Barnston & Livezey 1987, deCastro et al. 2006) et l'indice NHT (Northern Hemisphere Temperature index). Les données mensuelles de ces indices proviennent de la NOAA (United States National Oceanic and Atmospheric Administration's (NOAA) Climate Prediction Center (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov>)).

II.3.2. EVOLUTION DU CONTEXTE HYDROCLIMATIQUE

Le contexte hydroclimatique de l'estuaire de la Gironde a subi de nombreuses modifications ces trois dernières décennies. Celles-ci ont été décrites dans de précédents travaux de recherche (David et al. 2005, David 2006, David et al. 2007, Goberville et al. 2010, Chaalali et al. 2013a), c'est pourquoi nous ne présenterons ici, que les éléments que nous considérons majeurs dans ce travail de thèse. Ils sont

au nombre de trois.

Le premier élément de contexte est celui du processus dit de « marinisation » (David et al. 2007, Goberville et al. 2010, Pasquaud et al. 2012) subi par l'estuaire de la Gironde depuis 30 ans (§ II.3.2). Il se définit comme un processus lent d'intrusion d'eaux marines vers l'amont de l'estuaire. La marinisation

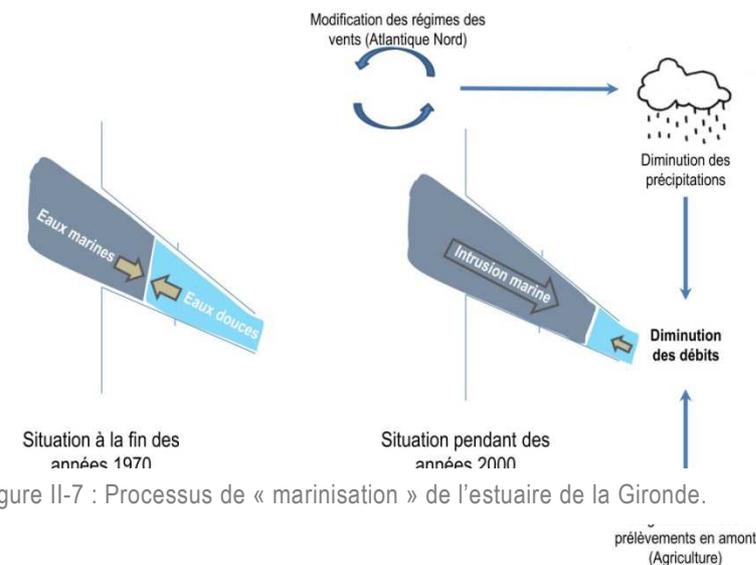


Figure II-7 : Processus de « marinisation » de l'estuaire de la Gironde.

a pour conséquence directe l'observation d'une salinisation (Figure II-9) de l'estuaire saumâtre (ou moyen). L'hypothèse qui fait actuellement consensus explique que cette intrusion haline est induite par la baisse des précipitations sur le bassin versant et l'augmentation de l'usage de l'eau en amont des bassins versants provoquant une diminution des débits fluviaux (Figure II-9).

Le deuxième élément de contexte est une des conséquences directes de la baisse des débits et de la remontée du front de salinité vers l'amont. En effet, on observe conjointement à ces deux processus une remontée du BV (Figure II-8) jusqu'en aval de la Dordogne et de la Garonne (Sottolichio & Castaing 1999, Etcheber et al. 2011). Ce phénomène, passif, est lié au processus de formation du BV (§ II.2.1.c).

Le déplacement vers l'amont du BV provoque également son étalement spatial et la concentration des MES.

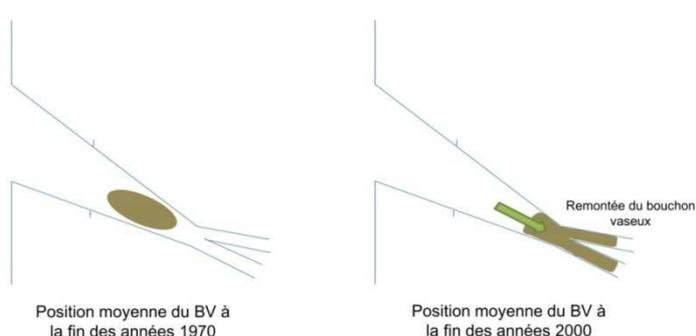


Figure II-8 : Remontée du bouchon vaseux de l'estuaire de la Gironde entre 1979 et 2014.

Ces deux éléments, à même d'accentuer la surface et l'importance des zones hypoxiques sont à la base de certaines hypothèses pouvant expliquer la diminution des populations de migrateurs amphihalins (Heip et al. 1995, Lanoux et al. 2014).

Enfin, le dernier élément est celui de l'augmentation de la température de l'eau constatée localement (Figure II-9). Conséquence directe du changement climatique, nous verrons dans les prochains chapitres quelles en sont les implications.

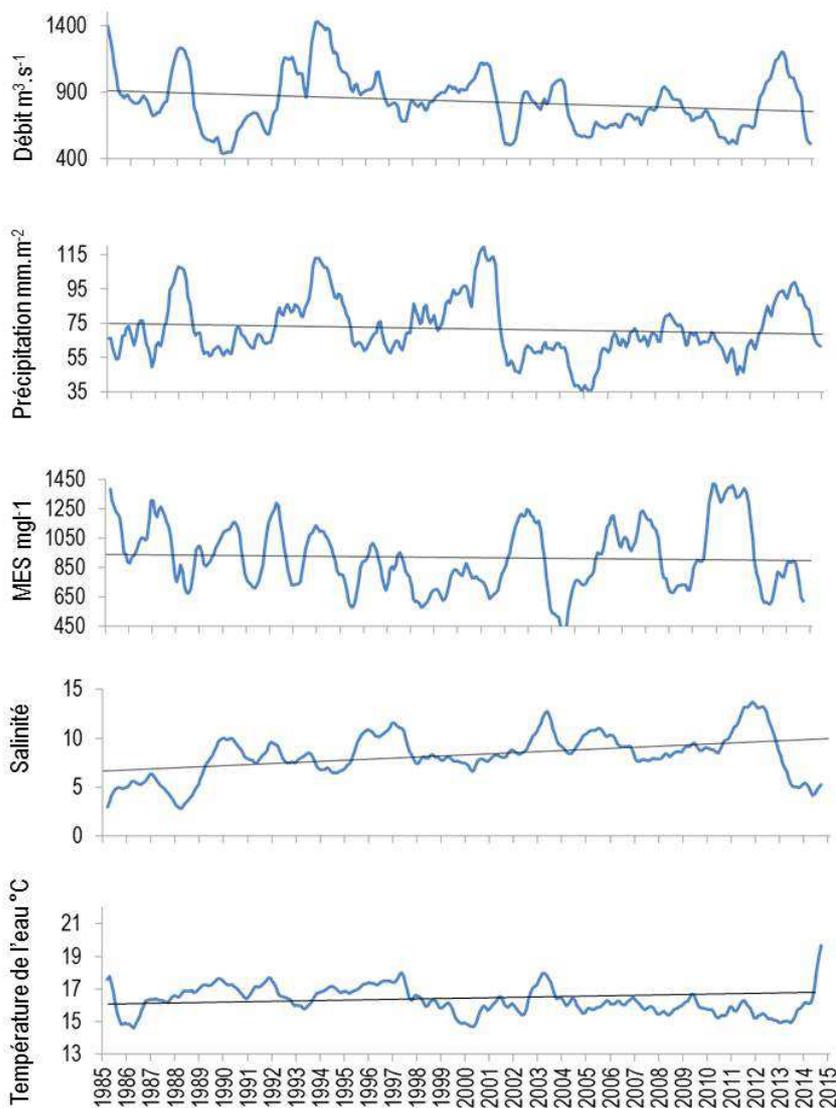


Figure II-9 : Evolution du contexte hydroclimatique de l'estuaire de la Gironde entre 1985 et 2014. Série chronologique mensuelle désaisonnalisée, par moyenne mobile (fenêtre de 12 mois), de la température de l'eau, de la salinité, des matières en suspension (MES), des précipitations et du débit. Droites noires : régressions linéaires significatives.

II.3.3. EVOLUTION DE LA BIOCENOSE

II.3.3.a. La biocénose benthique

L'évolution temporelle de ce compartiment est marquée par un événement majeur. En effet, la macrofaune benthique a subi une chute brutale de son abondance et de sa richesse spécifique entre 2005 et 2006 (Figure II-10). Celle-ci est notable pour les communautés intertidales, mais remarquable pour celles situées en zone subtidales qui enregistrent une baisse jusqu'à un facteur 100 dans certaines zones de l'estuaire (Bachelet & Leconte 2015). Aucune explication n'a été donnée jusqu'à présent. Plusieurs hypothèses sont néanmoins avancées. Celles d'une modification des habitats benthiques, d'une réponse différée au shift qu'a subi l'écosystème dans le début des années 2000 (Goberville et al. 2010, Chaalali et al. 2013a) ou d'une cause trophique. Aucune d'entre elles n'a pour l'instant fait l'objet d'études approfondies. Ce travail de thèse propose, nous le verrons, quelques éléments permettant d'étayer ces hypothèses.

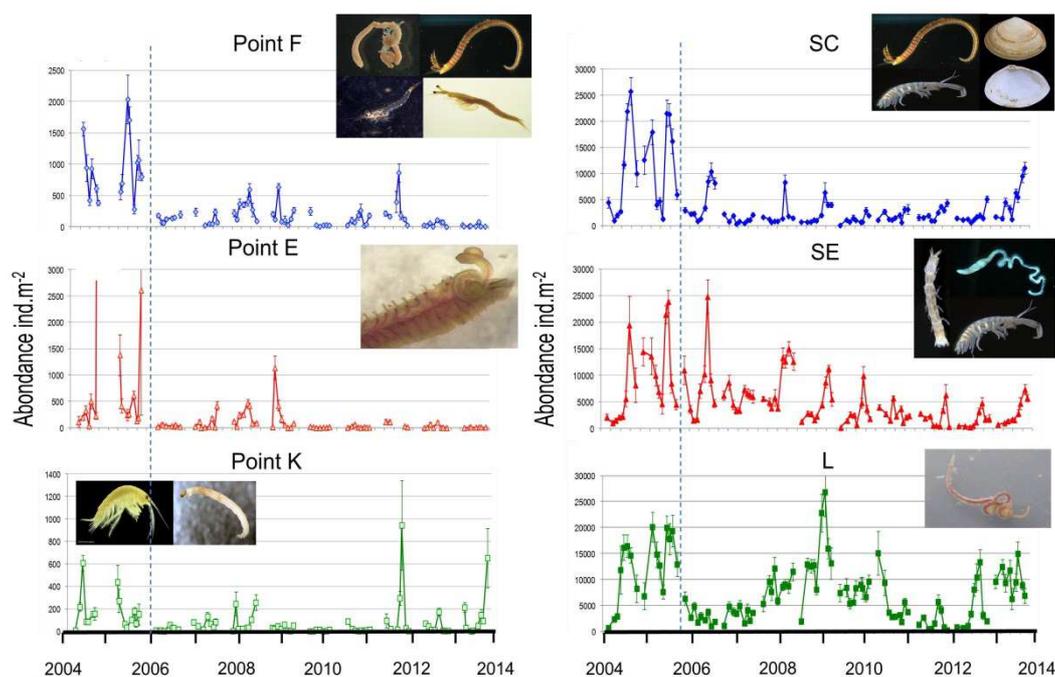


Figure II-10 : Evolution des densités mensuelles de la macrofaune benthique en zone subtidale (à gauche) et en zone intertidale (à droite). Les sites d'échantillonnage correspondent à ceux de la Figure II-5 (Bachelet & Leconte 2015, photos G.Bachelet).

II.3.3.b. La biocénose zooplanctonique

En 2007, David et al. sont les premiers à décrire la dynamique temporelle de la colonisation de l'estuaire par l'espèce *Acartia tonsa* (Figure II-11). L'hypothèse avancée, comme pour beaucoup d'autres espèces marines (telle que les crevettes ; Béguer et al. 2011), est celle d'une introduction dans l'estuaire par l'intermédiaire des eaux de ballasts des navires marchands. Chaalali et al. (2013b) montrent également comment la modification du climat (réchauffement de l'eau et salinisation) a permis à cette espèce de trouver les conditions optimales d'un développement rapide et important. Ces deux études montrent également comment cette espèce et sa compétitrice native (*Acartia bifilosa*, présente dans la même zone au même moment) ont modifié leurs phénologies pour réduire cette compétition. Ils observent qu'*A. bifilosa* a décalé son pic saisonnier en juillet août (contre août-septembre auparavant) et font l'hypothèse que cette modification a permis l'exclusion compétitive avec le pic saisonnier d'*Acartia tonsa* (août-septembre).

En plus de ces modifications temporelles de composition spécifique (Figure II-10), Chaalali et al. (2013c) ont observé un déplacement vers l'amont des populations d'*E.affinis* et *A.bifilosa* ainsi qu'une pénétration plus importante des copépodes néritiques dans l'estuaire (Figure II-12). Au déplacement passif induit mécaniquement par la marinisation s'ajoute un déplacement de leur niche écologique vers l'amont, et ce, sous contrainte du changement global (Chaalali et al., 2013bc).

Ces modifications tendanciennes observées à l'échelle spécifique s'associent à une toute autre dynamique temporelle à l'échelle de la communauté. En effet, Chaalali et al., (2013a) montrent que l'évolution de la communauté zooplanctonique s'est faite autour de deux transitions abruptes se faisant de façon synchrone avec des ruptures dans l'évolution de la communauté ichtyologique. Nous expliciterons ces shifts dans un paragraphe commun (ci-dessous).

Récemment, les suivis zooplanctonique et ichtyologique ont conjointement observé une augmentation importante du plancton gélatineux dans les parties poly- et mésahalines de l'estuaire (en particulier cnidaires et cténares). La description de ce compartiment (biomasse, distribution temporelle...) est en cours d'étude (Nowaczyk et al. in prep). Les auteurs font l'hypothèse que cette augmentation de la biomasse est liée au réchauffement de l'eau et à la marinisation. Ce phénomène est observé à l'échelle globale (Brotz et al. 2012, Purcell 2012) et son fort développement pose de nombreuses questions tant à l'échelle locale que globale (Richardson et al. 2009). En effet, même si sa capacité de prédation reste à définir localement, son statut de compétiteur ou de prédateur potentiel, notamment du zooplancton (copépodes) et des jeunes stades de l'ichtyofaune, peut, a priori, modifier les relations trophiques préexistantes (Mills 2001, Purcell & Arai 2001).

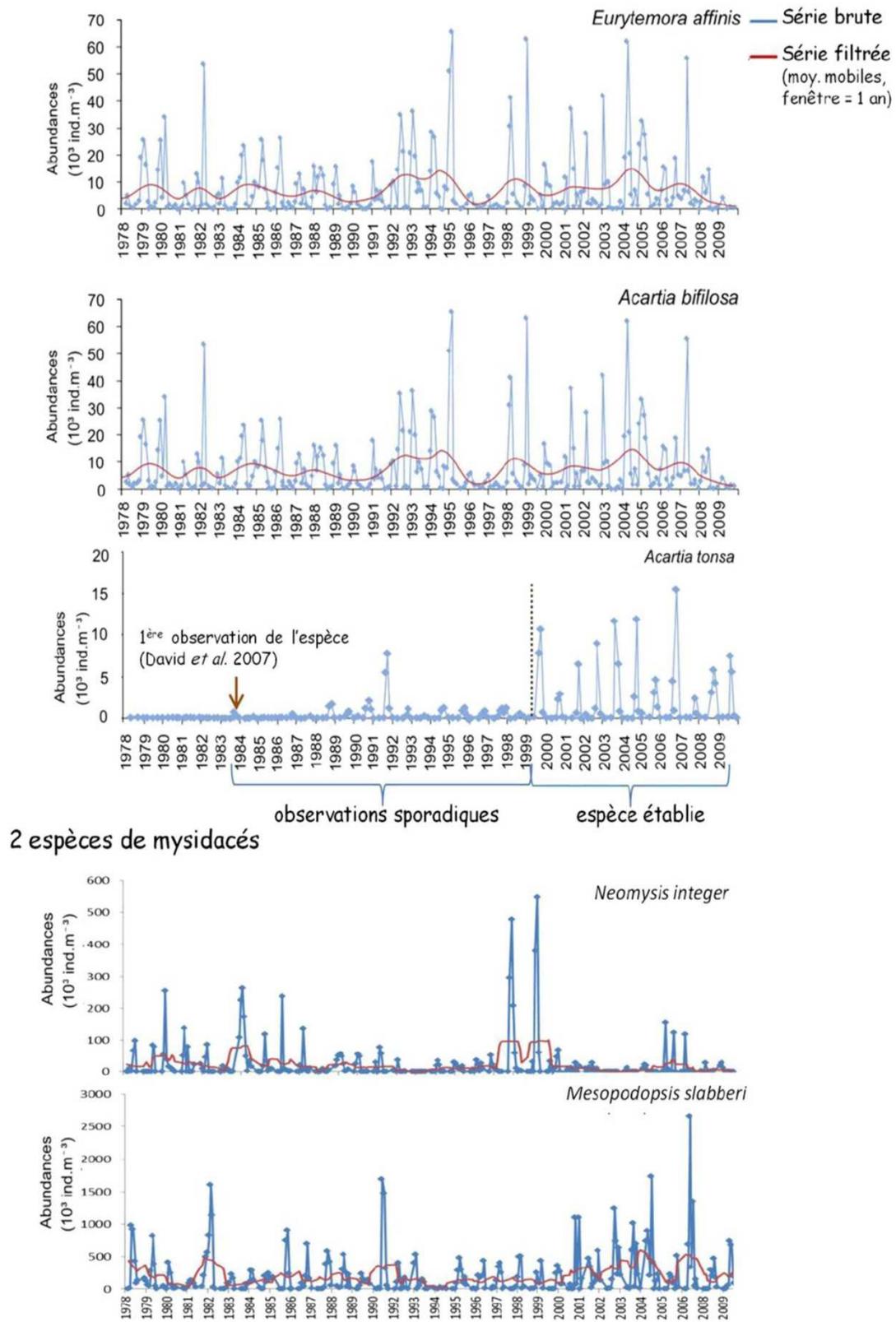


Figure II-11 : Evolution des abondances des espèces zooplanctoniques principales de l'estuaire de la Gironde entre 1978 et 2009 (Chalali 2013)

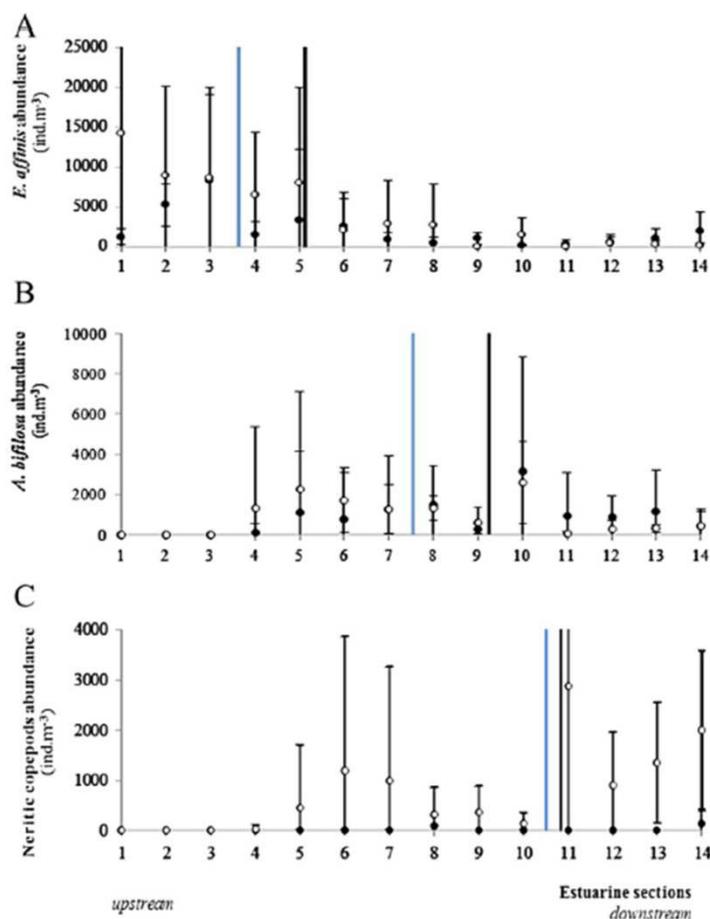


Figure II-12 : Variabilité spatiale des abondances annuelles d' (A) *Eurytemora affinis*, (B) *Acartia biflosa*, et (c) des copépodes néritiques de l'estuaire entre l'année 1975 et 1976 (points noirs) et 2003 (points blancs). Le centroïde de la distribution spatiale des espèces a été calculé par période (1975-76 en noir et 2003 en bleu). Les numéros de 1 à 14 correspondent à des sections d'estuaire de 5 km d'amont (1) en aval (14). Centroïde : moyenne des secteurs pondéré des abondance par secteur.

II.3.3.c. Ichtyofaune et crevettes

Pasquaud et al. (2012) montrent que le réchauffement et la salinisation de la partie mésohaline de l'estuaire (marinisation, cf § II.3.2) entraînent une augmentation des abondances de juvéniles de poissons marins dans cette zone depuis 1991 (*Engraulis encrasicolus*, *Sprattus sprattus*, *Dicentrarchus labrax*, *Solea solea*, *Argyrosomus regius*, *Merlangius merlangus* ; (Figure II-14). Conjointement, on observe une diminution des abondances d'éperlan (Figure II-13). Pronier et Rochard (1998) avaient fait l'hypothèse d'une extirpation locale de cette espèce en relation avec l'augmentation de la température. L'absence d'observations d'éperlan après 2006 tend à confirmer leur hypothèse.

Parallèlement, une augmentation des abondances de maigres (*A. regius*, Figure II-13) dans l'estuaire est notée depuis 2003. Une hypothèse est privilégiée pour l'expliquer. Historiquement présente dans la zone côtière proche et en aval de l'estuaire, cette espèce thermophile a progressé vers la zone mesohaline probablement en relation avec la progression vers le nord de sa limite nord d'aire de

répartition (habituellement trouvée dans les eaux plus chaude du sud; Quero & Vayne 1985). Cette hypothèse soutenue par Cabral et al. (2001) et Nicolas et al. (2011) s'appuie sur le fait que l'on observe l'augmentation progressive de son abondance dans les estuaires allant du sud vers le nord de

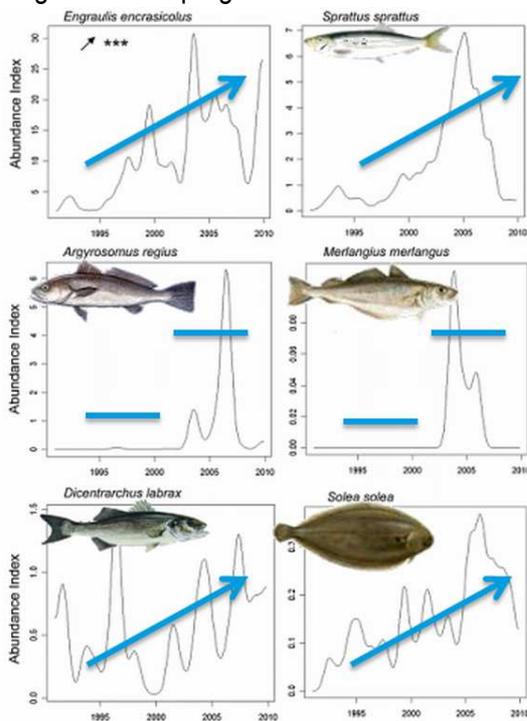


Figure II-14 : Augmentation de l'abondance des juvéniles de la plupart des espèces marines dans l'estuaire entre 1991 et 2009 Pasquaud, 2012

ces chutes d'abondances. La pêche, très lucrative et intensive à partir des années 60, notamment celle de l'esturgeon et des civelles, est potentiellement un des éléments clé de la chute des stocks halieutiques dans l'estuaire. L'anthropisation du bassin versant (barrage, extraction de granulats, pollution) ayant eu cours ces 50 dernières années a également indéniablement impacté leurs abondances.

l'hémisphère. Sa présence en plus grand nombre dans les estuaires fait l'objet d'hypothèses fortes sur sa capacité à être un compétiteur direct du bar (*Dicentrarchus labrax* ; Cabral & Ohmert 2001) et un prédateur supérieur supplémentaire dans le réseau trophique.

Opposée à l'augmentation des espèces marines dans l'estuaire, une diminution des migrateurs amphihalins est observée. C'est le cas des aloses vraies et feintes (*Alosa alosa* et *Alosa fallax*) (Rougier et al. 2012, Girardin et al. 2014) mais aussi de l'esturgeon européen *Acipenser sturio* dont la population s'est effondrée dans les années 80. Elle n'est plus maintenue aujourd'hui que grâce à de l'alevinage. Plusieurs causes, agissant probablement en synergie, sont pointées du doigt pour expliquer

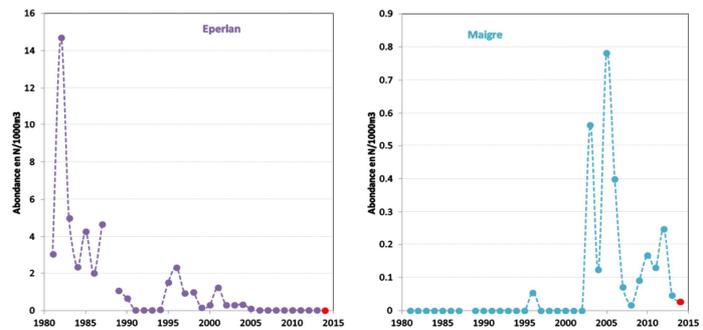


Figure II-13 : Evolution des abondances d'éperlans (a) et de maigres (b) dans l'estuaire de la Gironde vues par les campagnes TRANSECT.

La biodiversité du « compartiment » crevettes a également évolué depuis trente ans. Aux espèces natives s'est ajoutée une troisième, introduite dans les années 80, *Palaemon macrodactylus* (Béguer et al. 2011, Béguer et al. 2012).

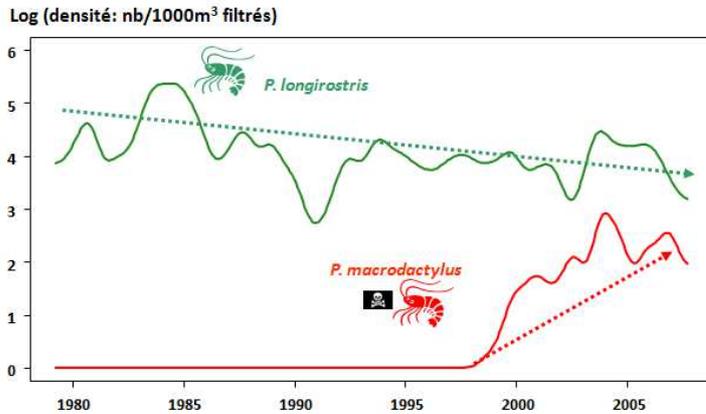


Figure II-15 : Evolutions comparées des abondances de *Palaemon longirostris* et de *Palaemon macrodactylus* dans l'estuaire de la Gironde entre les années 1980 et le début des années 2000 (Béguer, 2009)

Par ailleurs, depuis quelques années, des déformations de la carapace des crevettes blanches ont été mises en évidence (Béguer et al. 2008, Feuillassier et al. 2012), et font l'objet d'une attention toute particulière (Figure II-16 - thèse de Bérénger Levesque en cours à Irstea). Le taux de déformations constaté est très important. Il est de 20 à 30 % en moyenne et peut atteindre 80 % suivant les prélèvements observés. Nous avons encore peu de certitudes sur l'origine et l'impact de ces déformations, mais la contamination des eaux de l'estuaire pourrait être un facteur explicatif.

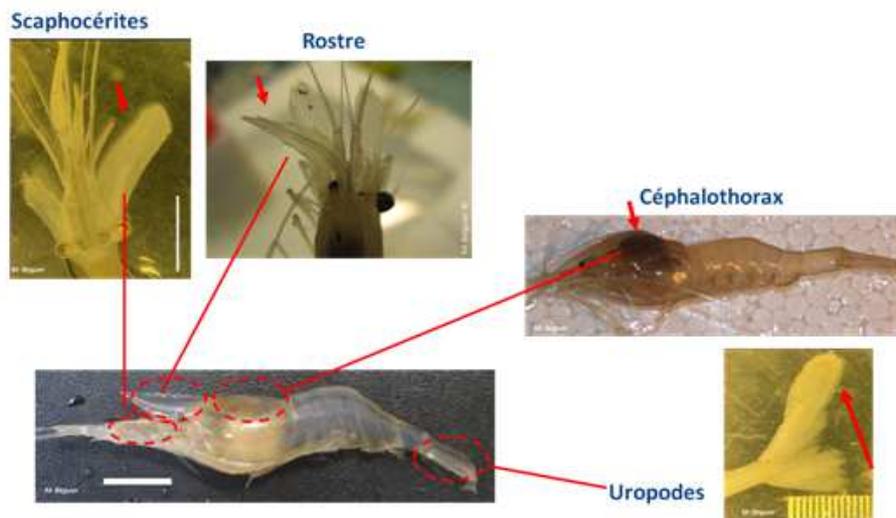


Figure II-16 : Exemples de déformations exosquelettiques constatées sur les crevettes blanches de l'estuaire de la Gironde.

II.3.4. TRANSITION ABRUPTE DANS L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE

Nous avons abordé dans le chapitre introductif les notions de « regime shift » et de « transitions abruptes » et avons présenté les théories sous-jacentes. Comme évoqué dans le précédent paragraphe, une étude majeure (Chaalali et al. 2013a) a permis de mettre en évidence deux transitions abruptes dans l'évolution temporelle des communautés zooplanctoniques et ichthyologiques de l'estuaire de la Gironde. Ces ruptures datées autour des années 1987 et 2001 sont survenues de façon synchrone avec des ruptures dans l'évolution des variables hydroclimatiques locales et à large échelle. Des analyses multivariées ont permis, en construisant des variables synthétiques, de mettre en avant ces ruptures et leurs synchronismes (Figure II-17).

Ces shifts sont donc des éléments majeurs de l'évolution récente de l'écosystème de l'estuaire de la Gironde en relation avec le climat à grande échelle (Chaalali et al. 2013a). Cet élément de contexte a servi de base à l'analyse rétrospective que nous avons effectuée dans cette thèse.

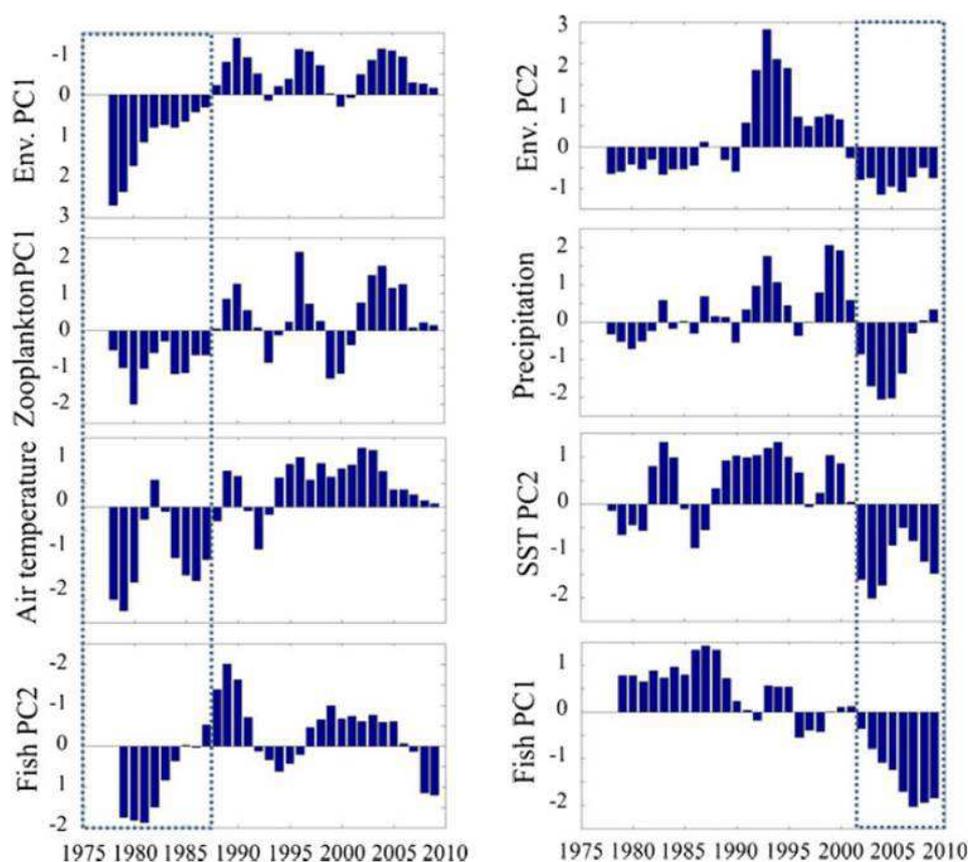
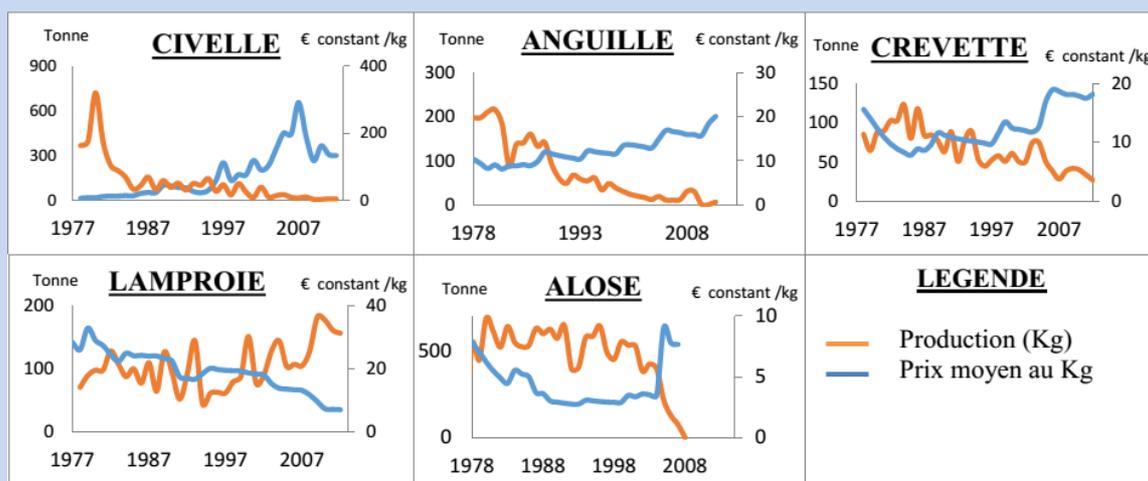


Figure II-17 : Mise en évidence des shifts de 1987 et 2001 à partir de séries chronologiques synthétiques du climat, de l'hydrologie locale et de composantes biotique (communauté ichthyologique et zooplanctonique). Les rectangles en pointillés montrent les ces ruptures temporelles (Chaalali et al., 2013a).

Histoire de pêcheurs : la chute de la ressource

Le patrimoine biologique de l'estuaire de la Gironde a permis le développement de la pêche et de l'aquaculture depuis la fin du 19^{ème} siècle. Ces activités se sont considérablement développées dans la seconde moitié de ce siècle grâce à une amélioration des techniques. La pêche devient alors une activité rémunératrice grâce à la production de caviar sauvage (Castelnaud 2011) dans un premier temps, puis des civelles (alevins d'anguille). Leurs prix de vente très élevés ont provoqué un engouement sans précédent pour leur pêche dans l'estuaire de la Gironde entre 1950 et 1970 (Castelnaud et al. 1994, Castelnaud & Cauvin 2002). En parallèle, l'activité ostréicole s'est développée depuis 1900 et s'est orientée vers la production de naissains et de demi-élevage à destination d'Arcachon et de Marennes-Oléron (Bregeon et Chandor, 1978). Depuis la fin des années 70, les stocks des espèces halieutiques dans l'estuaire de la Gironde ont fortement fluctué. Certaines espèces, abondantes autrefois, et aujourd'hui sérieusement menacées ont été remplacées par d'autres (maigre, bar, sole). La conjugaison de ces fluctuations biologiques et des évolutions institutionnelles (plan de sortie de flotte...) ont eu des impacts sur la production halieutique (Figure II-18). La production de la filière ostréicole a été divisée par soixante et le nombre d'ostréiculteurs par vingt depuis 1968. La production de la filière pêche a quant à elle été divisée pratiquement par cinq et le nombre de pêcheurs par trois depuis 1978. L'activité de pêche professionnelle, bien que fortement réduite aujourd'hui, dans l'estuaire de la Gironde, reste néanmoins un élément économique patrimonial et culturel structurant, de la vie sociale en bord d'estuaire.



II.4. PROBLEMATIQUES ET OBJECTIFS

Nous avons vu au gré des deux chapitres précédents que le fonctionnement des écosystèmes est indissociable de la dynamique des activités humaines (Vitousek 1997). Il est largement établi que, depuis quelques décennies, des changements environnementaux à l'échelle locale et globale menacent la durabilité même des écosystèmes en modifiant le rapport entre les services écosystémiques et leurs rapports aux activités humaines (Folke et al. 2005). Les conséquences écologiques du changement global sur les fonctions écologiques et, par voie de conséquence, sur la fourniture aux sociétés humaines des biens et services écologiques qui leur sont associés sont désormais au cœur des préoccupations sociétales (MEA : Mooney et al. 2005, IPCC : Solomon et al. 2007). Nous avons montré que les écosystèmes côtiers et estuariens (Hénocque & Denis 2001, Hoegh-Guldberg & Bruno 2010a) et notamment l'estuaire de la Gironde sont particulièrement vulnérables à ces évolutions (Chaalali et al., 2013 abc ; David et al., 2007 ; Pasquaud et al., 2012).

Les modifications de la biodiversité observées depuis trente ans dans l'estuaire de la Gironde : arrivée de *A. tonsa*, de *P. macrodactylus*, d'*A. regius* et diminution des amphihalins tels que l'Alose et l'Esturgeon sont à même d'entraîner des déséquilibres de structure des communautés, des propriétés fondamentales et du fonctionnement global de l'écosystème (Williams & Jackson 2007).

La complexité des interactions écologiques et de la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes estuariens (Dauvin 2007, Elliott & Quintino 2007) rend nécessaire la mise en perspective fonctionnelle de l'évolution de la structure des assemblages biologiques.

Notre capacité collective à atténuer les effets du Changement Global et à gérer ou restaurer la qualité écologique de l'écosystème de l'estuaire de la Gironde passe donc par notre capacité à :

- (1) caractériser en termes de propriétés fonctionnelles, les observations que nous avons faites sur la structure et la composition des communautés ;
- (2) caractériser les trajectoires passées de l'estuaire pour construire, dans une démarche interdisciplinaire, des scénarios prospectifs pertinents pour la gestion des écosystèmes complexes (Coreau et al. 2009).

L'objectif général de cette thèse est donc d'appréhender la trajectoire fonctionnelle de l'estuaire de la Gironde, en faisant une synthèse des différents éléments de connaissance de l'évolution écologique passée, de nature à éclairer les réflexions prospectives sur l'évolution future de cet écosystème estuarien

Pour répondre à cet objectif, il apparaît nécessaire de changer de paradigme, d'aller plus loin que la description des changements de biodiversité et d'explicitier le lien entre biodiversité/structure et processus/fonctionnement à l'échelle de l'estuaire. Thompson et al. (2012) proposent de réunir, dans une approche intégrée, l'écologie des communautés et celle des écosystèmes au travers de l'analyse des réseaux trophiques. Celle-ci nous permettra d'appréhender la trajectoire fonctionnelle de l'estuaire dans le contexte du changement global (Livingston 2002). Cette thèse est donc construite autour de trois axes qui permettront d'apporter des éléments de réponse à notre questionnement

Axe 1 : il a pour objectif de faire une analyse rétrospective de la structure et de la composition de la communauté ichtyologique de l'estuaire. L'échelle prise en compte est interannuelle et s'inscrit dans le cadre théorique de l'évolution non linéaire des communautés biologiques précédemment décrite. Cet axe s'attachera également à mettre en avant les possibles changements fonctionnels de l'écosystème.

Axe 2 : il a pour objectif de faire une analyse rétrospective des dynamiques saisonnières des espèces estuariennes, dans le cadre théorique de la « Match-Mismatch Hypothesis », ce qui nous permettra de formaliser d'éventuelles modifications trophiques et fonctionnelles.

Axe 3 : il a pour objectif de mettre en perspective l'ensemble des modifications de structure et de biodiversité observées dans un cadre de modélisation des réseaux trophiques. Les modifications fonctionnelles, si elles ont lieu, pourront être quantifiées à travers l'analyse du réseau trophique.

Enfin, un travail de synthèse et de mise en perspective permettra de voir comment cette analyse rétrospective peut donner du corps à une démarche interdisciplinaire de création de scénarios prospectifs.

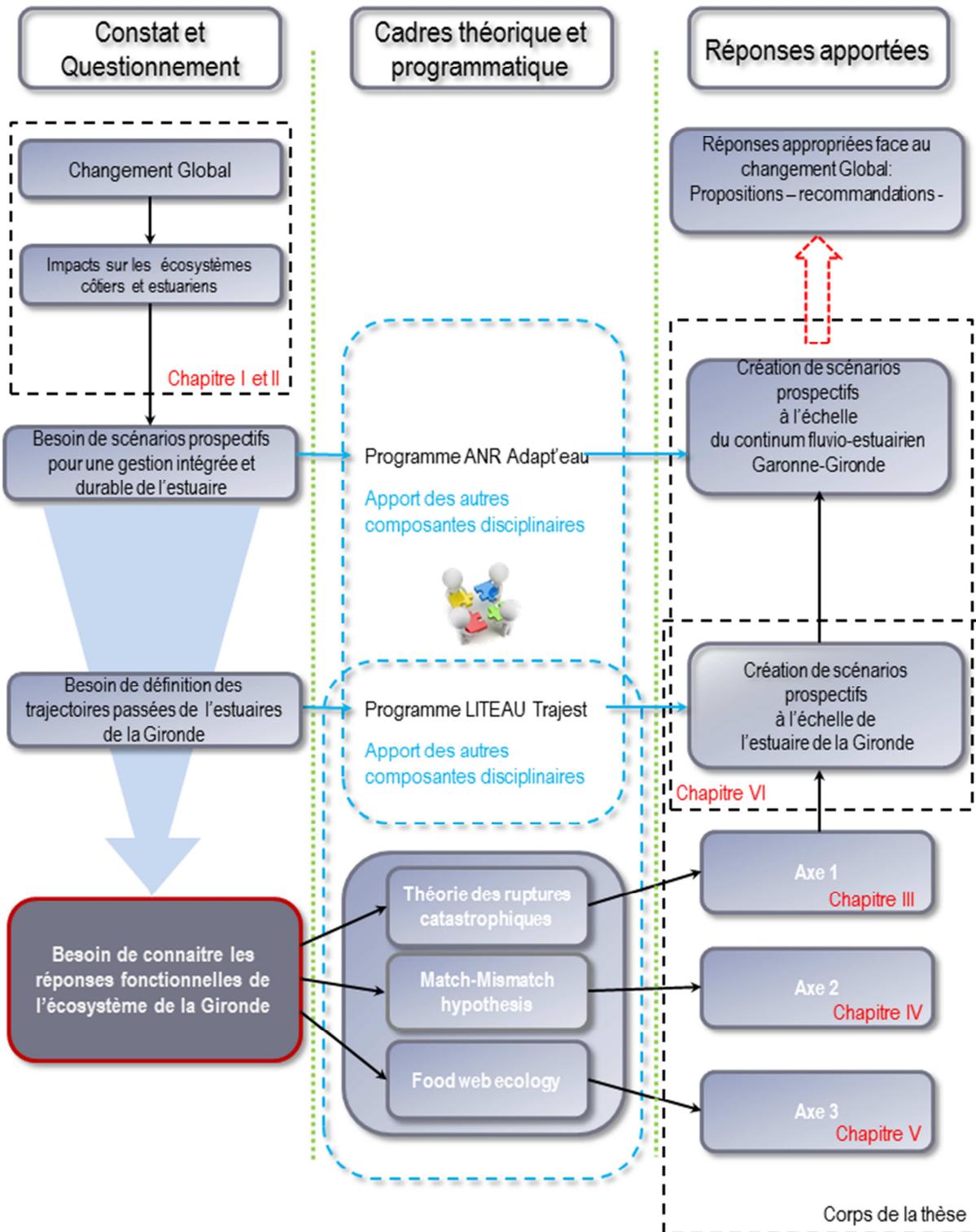


Figure II-19 : Contexte et cheminement conceptuel de ce travail de thèse. La figure distingue deux axes de lecture. La lecture verticale met en avant (1) les aspects contextuels de ce travail (constat et questionnement) qui sont ceux du changement global et de ses implications, (2) les cadres (théorique et programmatique) du travail réalisé et enfin (3) le cheminement des réponses apportées. La lecture horizontale permet de faire le lien entre les questionnements, les outils de réponses et les réponses apportées. Les flèches noires permettent de suivre l'ensemble du processus de construction de cette thèse. Les flèches bleues mettent en lien les objectifs et les livrables des deux programmes de recherche impliquant ce travail. Les cadres bleus en pointillés délimitent le champ d'action de chacun des deux programmes de recherche.

Chapitre 3 :

Analyse rétrospective des trajectoires de la communauté ichtyologique

III. CHAPITRE 3 : ANALYSE RETROSPECTIVE DES TRAJECTOIRES DE LA COMMUNAUTE ICHTYOLOGIQUE

III.1. RUPTURES DANS L'EVOLUTION TEMPORELLE DE LA COMMUNAUTE ICHTHYOLOGIQUE

L'analyse rétrospective des trajectoires temporelles des espèces et de la communauté ichtyofaunistique, dont ce chapitre fait l'objet, s'inscrit dans le contexte d'une évolution non linéaire de l'écosystème de l'estuaire de la Gironde. Chaalali et al., (2013a) ont recensé deux shifts de l'écosystème entre 1978 et 2009, un premier à la fin des années 80 et un second au début des années 2000. Les auteurs font l'hypothèse que ces derniers ont été induits par des forçages hydroclimatiques globaux ayant des répercussions locales.

La théorie associée à ces transitions abruptes prévoit que l'écosystème admet différents états de dynamique stable, pour chacune des périodes séparées par les shifts (nous avons nommé ces périodes dans l'ensemble de notre travail, des inter-shifts). Chacun de ces états correspondant à un fonctionnement singulier de l'écosystème. Bien que concevable en théorie, ils n'ont toutefois pas de définition pragmatique ou unanime, permettant de les caractériser avec les observations courantes. L'objectif de ce chapitre a donc été de définir, de caractériser et de comparer l'état de l'écosystème, durant chacune des trois périodes intershift définies, dans l'étude de Chaalali et al. (2013a).

Dans notre approche, la structure et la composition de la communauté ichtyologique, considérée comme un indicateur fonctionnel des écosystèmes (Karr 1981, Hughes et al. 1998, Delpech et al. 2010), ont été utilisées comme un proxy du fonctionnement de l'estuaire. En se basant sur la théorie des filtres écologiques (Tonn et al. 1990, Keddy 1992b), nous avons défini que le lien entre environnement et communauté ichtyologique était une propriété émergente des processus fonctionnels sous-jacents au sein de l'écosystème. Les changements constatés dans la relation structure/environnement seront donc interprétés comme des modifications de fonctionnement de l'écosystème dans sa globalité. Le parti pris méthodologique induisant l'étude seule de la communauté ichtyologique nous a contraint à utiliser une série chronologique de durée différente de celle utilisée par les précédents auteurs. La détection des shifts a donc dû être faite sur cette nouvelle chronique temporelle. Ce travail, n'apparaissant que partiellement dans la publication présentée dans ce chapitre, fait l'objet d'un focus méthodologique complémentaire.

Afin d'approfondir l'approche fonctionnelle réalisée à l'échelle de la communauté ichtyologique, nous sommes ensuite intéressés aux trajectoires individuelles des espèces la composant. Une Analyse Factorielle Dynamique a été réalisée afin de mettre en évidence de potentielles coévolutions temporelles des espèces et la méthode STARS, de détection de shifts, a été appliquée à l'échelle spécifique pour étudier les ruptures à cette même échelle.

III.2. FOCUS METHODOLOGIQUE : LA DETECTION DES SHIFTS

Le focus méthodologique donné dans ce paragraphe est à mettre en regard de la publication présentée dans le paragraphe III.3 afin d'apporter des compléments utiles à la compréhension de cette dernière. La prise en compte de la communauté ichtyologique seule et la nécessité d'utiliser des séries d'échantillonnages mensuelles dépourvues de données manquantes dans les modélisations mixtes (GLMM), nous a contraint à n'utiliser que des données ultérieures à 1985 et donc à redéfinir la temporalité des ruptures écologiques Chaalali et al. (2013a)

Rappelons que nous raisonnons ici sur l'évolution de la structure et de la composition de la communauté ichtyologique et que celle-ci est prise en compte à partir de la construction de variables numériques faisant la synthèse des évolutions d'abondances relatives des espèces. Ces indicateurs temporels de structure sont issus de l'extraction des trois premières composantes principales d'une ACP effectuée sur les séries chronologiques des espèces constituant la communauté ichtyologique (§ - III.3). Les variables de synthèse ont été appelées Fish_PC1, Fish_PC2 et Fish_PC3.

La détection des shifts s'est faite à partir de ces trois variables. Nous proposons d'utiliser deux méthodes de détection de ces shifts : la Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) avec contrainte de contiguïté temporelle (Legendre & Legendre 1998) ainsi que la méthode STARS proposée par Rodionov (2004).

III.2.1. CAH AVEC CONTRAINTE DE CONTIGUÏTE TEMPORELLE

Une CAH est une méthode de groupement basée sur la maximisation de l'inertie interclasses. Dans le cas de la CAH avec contrainte de contiguïté temporelle la méthode consiste à contraindre le groupement des individus dans un ordre chronologique. L'hypothèse sous-jacente admet que deux années successives ont plus de chance de présenter une structure/ composition de même nature. Elle nous permet donc d'obtenir des groupes ayant une cohérence historique. Nous avons utilisé un lien flexible d'agglomération (Lance & Williams 1967, Kaufman & Rousseeuw 2009), intégrant la plupart des méthodes d'agréations d'une part et d'autre part permettant de maximiser la cohérence de notre travail

somme toute assez subjectif, de la longueur initiale de la fenêtre temporelle qui nous a amenés à questionner plus haut l'automatisation des détections. Des tests, non présentés ici, ont été réalisés pour évaluer la sensibilité de ces choix. Leurs résultats montrent des variations faibles par rapport à ceux présentés Figure III-2.

Les résultats de ces deux analyses nous indiquent clairement que la structure de la communauté ichtyologique a fait l'objet de transitions abruptes ces trois dernières décennies. Les deux premiers shifts détectés ont eu lieu autour des années 1988 et 2002. Même si ces derniers sont numériquement différents de ceux trouvés par Chaalali et al.(2013a), nous les considérons comme écologiquement identiques et assumons d'affecter les différences observées à des artefacts méthodologiques et numériques provenant notamment de l'utilisation de périodes chronologiques différentes (Webster 1973, Legendre & Legendre 1998, Beaugrand et al. 2014).

Par rigueur numérique, ce sont les nouvelles dates de ces deux shifts qui ont été utilisés pour définir le contexte d'évolution temporelle non linéaire de l'estuaire de la Gironde dans la publication 1 (§ - III.3).

Deux shifts supplémentaires ont été identifiés par les deux méthodes utilisées, autour de l'année 2010 et 2012. La signification et la pertinence écologiques de ces derniers font néanmoins débat et nécessitent, *a minima*, une confirmation du fait du trop faible nombre d'années de recul suivant l'observation de ces derniers. Ces derniers apparaissent néanmoins comme saillants avec un niveau d'agrégation faible ($\alpha = 0,01$), signifiant leurs importances respectives (Figure III-1). Les observations qui seront effectuées sur ce compartiment poisson, dans les années à venir, seront à même de les confirmer (ou de les infirmer). L'observation et la détection de ces deux shifts sont observées sur d'autres compartiments biologiques (zooplancton, Sautour comm. pers.), pour une série chronologique actualisée, corrobore la pertinence de leur présentation. Même si ce travail ne peut trancher définitivement la question d'un ou plusieurs possibles nouveaux shifts en fin de série, ceux-ci questionnent néanmoins la stabilité actuelle de l'écosystème de l'estuaire de la Gironde. Ils ouvrent également un pan de recherche sur la profondeur des théoriques de bassins d'attractions pour cet environnement, associés aux différents états de dynamique stable admis dans ce travail. Leur profondeur précédemment définie comme la résistance/homéostasie des écosystèmes n'est-elle pas en train de se réduire dans les trajectoires d'évolution de l'estuaire de la Gironde ?

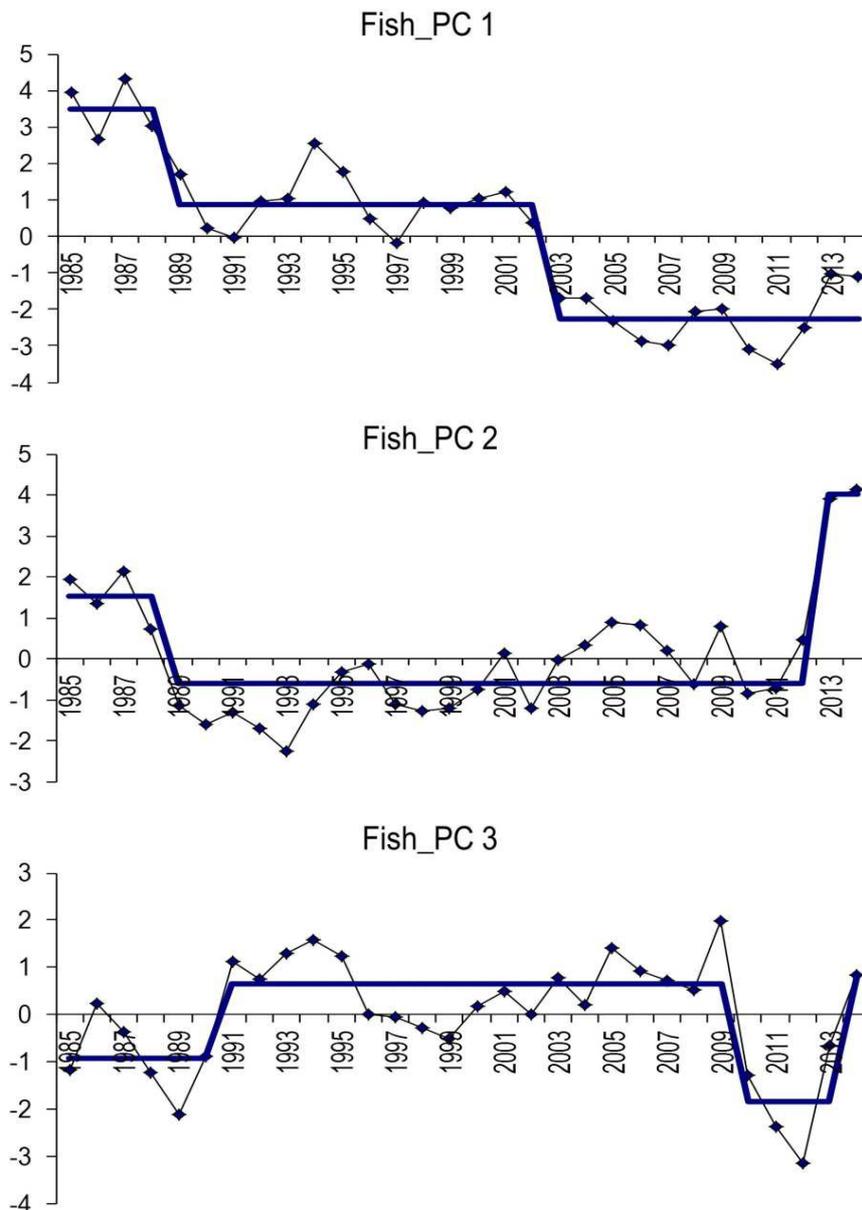


Figure III-2 : Résultats de la méthode STARS appliquée aux trois premières composantes principales de l'ACP effectuée sur la communauté ichthyologique. Les courbes noires représentent les séries brutes des composantes principales. Les ruptures de pente des lignes bleues correspondent aux shifts détectés.

Le paragraphe suivant présente la publication « Abrupt shifts in the Gironde fish community: an indicator of ecological changes in an estuarine ecosystem » (en révision pour sa publication dans la revue Marine Ecology Progress Series).

III.3. ABRUPT SHIFTS IN THE GIRONDE FISH COMMUNITY: AN INDICATOR OF ECOLOGICAL CHANGES IN AN ESTUARINE ECOSYSTEM

Vol. 549: 137–151, 2016
doi: 10.3354/meps11681

MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES
Mar Ecol Prog Ser

Published May 10



Abrupt shifts in the Gironde fish community: an indicator of ecological changes in an estuarine ecosystem

**Xavier Chevillot^{1,*}, Maud Pierre¹, Arthur Rigaud¹, Hilaire Drouineau¹,
Aurélie Chaalali², Benoit Sautour³, Jérémy Lobry¹**

¹Irstea, UR EABX, 50 Avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France

²Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (Ifremer), Département Ecologie et Modèles pour l'Halieutique,
Rue de l'île d'Yeu, BP 21105, 44311 Nantes, France

³Université Bordeaux, Environnements et Paléoenvironnements Océaniques et Continentaux, CNRS UMR 5805 (EPOC),
Station Marine d'Arcachon, 2 rue du Pr. Jolyet, 33120 Arcachon, France

Keywords: "Ecosystem state", "Fish diversity", "Estuary", "Generalised Linear Mixed Models (GLMM)",
"Time series", "Shift", "inter-shift periods"

III.3.1. ABSTRACT

Since decades, Global Change pressured directly and indirectly the structure and function of ecosystems. Abrupt changes of the biodiversity have already been observed in response to linear or sudden modifications of the environment. These abrupt shifts can cause lasting reorganization of ecosystems, with communities showing new functional responses to environmental factors. The Gironde estuary has experienced two abrupt shifts in both the physical and chemical environments and in the pelagic communities in the last 3 decades. Rather than describing the shifts and their origins, we here focused on the 3 inter-shift periods by describing the fish community structure and its relationships with environment during these periods. The fish biodiversity was described in a limited set of descriptors taking into account both species composition and relative species abundances. Inter-shift ecosystem states were defined based on the relationship between this description of fish biodiversity and hydro-physico-chemical variables and climatic indices defining main features of environment.

This relationship was described using Generalized Linear Mixed Models on the whole time series and for each inter-shifts period. The results indicate that (1) the fish community structure was significantly modified, (2) environmental drivers influencing fish diversity have changed over the three periods and that (3) the fish environment relationships have been modified through time. This led us to assume that a regime shift occurred in the Gironde estuary. We also highlighted that anthropogenic influence has increased which re-emphasize the importance of local management in maintaining fish diversity and associated goods and services even in a context of climate change.

III.3.2. INTRODUCTION

The ecosystems' structure and function have undergone numbers of environmental and anthropogenic changes (Loreau et al. 2001, Beaugrand et al. 2008, Cloern et al. 2010). Such changes can reduce species diversity, modify predator/prey interactions, and ultimately erode the resilience of the ecosystem as a whole (Holling 1973, Barnosky et al. 2012). Consequently, sudden, non-linear, substantial and temporally persistent changes in ecosystem states, (Scheffer et al. 2001, Goberville et al. 2014) also known as Abrupt Ecosystem Shifts (or AES-Beaugrand et al. 2014) can be observed. Understanding these changes and identifying their causes is particularly important for managing coastal and estuarine zones (Harley et al. 2006) as they provide goods (food, raw materials, etc.) and services (support of commercial and leisure activities, etc., Costanza et al. 1997) for the 75% of world's human population that is concentrated around these types of areas (Goodland 1995). Due to this abundance of people and services (Hénocque & Denis 2001) these coastal zones are vulnerable to global changes (Barnosky et al. 2012) including both climate (Hoegh-Guldberg & Bruno 2010b) and anthropogenic changes (e.g climate change associated with anthropogenic changes: pollution, erosion of biodiversity, land uses, fishing, dredging, chemical pollution, nutrient loading etc, Henocque 2001, Matthiessen & Law 2002b). Associated with many important ecological functions for various taxa, particularly fish (nursery, migratory routes, trophic areas, etc., Elliott & Hemingway 2002) estuarine ecosystems are also exposed to changeable environmental conditions at various temporal and spatial scales (tidal and flood regimes, seasonal temperature variations, etc., McLusky & Elliott 2004). Detecting, understanding, characterizing and (if possible) predicting changes in the biodiversity and functioning of estuarine ecosystems in the face of these multiple threats remains both an ecological challenge and a necessity for estuary management.

Previous study showed that the Gironde estuary, considered as the largest estuarine area in southwest Europe (Lobry et al. 2003) and as one of the principal nursery areas for commercially popular fish species in the Bay of Biscay (Le Pape et al. 2003a), exhibited significant changes in its biodiversity. The zooplankton community has been deeply modified with the setting up of an exotic species as well as significant changes in the number of species and in the abundance and probably in the ecological niche of native species (Chaalali et al. 2013b). The invasion of an Asiatic shrimp species and deep modifications in the dynamics of the native one have also been shown (Béguer et al. 2012). Concerning fish, an emblematic species, the smelt *Osmerus eperlanus* seems to have disappeared from the area (Pronier & Rochard 1998) since several years while another one, the meagre *Argyrosomus regius*, is now frequent (Lobry et al. 2003). Several authors have suggested that the Gironde estuary, like many other estuarine ecosystems (Goberville et al. 2010), is going through a process of "marinisation". Firstly termed by David et al. (2007) and later used in several papers (Pasquaud et al. 2012a, Chaalali et al. 2013a), it designates the facts that marine waters enter far upstream in the Gironde basin and thus into the continent due to a drop in river discharge. This was caused by the synergistic effect of reduced precipitation on the catchment area and increase in water uptake for irrigated agriculture. The annual mean salinity significantly increased in all sections of the estuary even if this trend was more perceptible in the downstream sections (Chaalali et al. 2013c). Consequently, this led to a progressive increase in the number of

marine fish species in the estuarine area (Pasquaud et al. 2012). Recently, Chaalali et al. (2013a), who analysed environmental and biological data sets over the 1979-2009 time period, reported that the Gironde estuarine ecosystem has experienced 2 climate-caused Abrupt Ecosystem State Shifts over the last 3 decades. The first was detected at the end of the 80s (*circa* 1988) and the second at the beginning of the 21st century (*circa* 2002). The results of Chaalali et al. showed that the principal biological compartments of the ecosystem (zooplankton and fish community) shifted at the same time as the large-scale hydro-climatic indices and local hydro-physical variables. These results would appear to suggest that the structure and functioning of ecological communities are subject to significant changes under the influence of local and large-scale hydro-climates. On the line of previous paper by Chaalali et al. (2013 a), the purpose of the present study is to describe the structure and dynamics of the Gironde estuarine fish community during the periods between ecological shifts (inter-shift periods).

The Gironde estuary fish biodiversity was first described here through the structure of the fish community by carrying out multivariate analysis of a fauna data-set. This approach of biological diversity analysis, which accounts for both species composition and relative species abundances, is classical in numerical ecology and has been used in numerous similar studies (see for instance Hare & Mantua 2000, Weijerman et al. 2005). It allowed combining all fish variables into a limited set of descriptors. The dynamics of the fish biodiversity during inter-shift periods were analyzed based on the relationship between this description of fish biodiversity and the environment. The environment was described using climatic indices, hydrological variables and physico-chemical data. These relationships are defined as the “state” or “dynamic regime” of the ecosystem (Scheffer et al. 2001). In our approach, we assume that the fish community structure is a good indicator of ecosystem health and function (Karr 1981, Hughes et al. 1998, Delpech et al. 2010). We also consider that the fish-environment relationship is an emergent property of underlying ecological processes shaping fish communities, based on the theory of “environmental filters” (Tonn et al. 1990, Keddy 1992a). Modifications in these relationships may suggest that the ecosystem mechanisms themselves are undergoing changes. This assumption will allow us to discuss (i) the occurrence of a regime shift in the ecosystem, (ii) the homeostasis capacities of the estuarine fish community and, (iii) implications for ecosystem and biodiversity management.

III.3.3. MATERIALS AND METHODS

Study site

The Gironde estuary (45° 20'N, 0°45'W; Fig. 1) is 70 km long, from its mouth (Royan, Fig. 1) to the confluence of the Garonne and Dordogne Rivers. The historical upstream salinity limit (where salinity is equal to 0) situated around the zone of confluence of the two rivers during low water periods has been moving upstream for the last few years as a result of the marination process (Chaalali et al. 2013c). The city of Bordeaux, which is almost 25 km upstream along the Garonne River is the current salinity limit in summer (unpublished data, Fig. 1). This macro-tidal estuary is highly turbid, with concentrations of suspended particulate matter (SPM) often higher than

500 mg l⁻¹ (Allen et al. 1980, Abril 1999, Sottolichio & Castaing 1999, Sottolichio et al. 2011). Mean freshwater discharge is around 953 m³ s⁻¹ (1960 to 2004; Girardin et al. 2005).

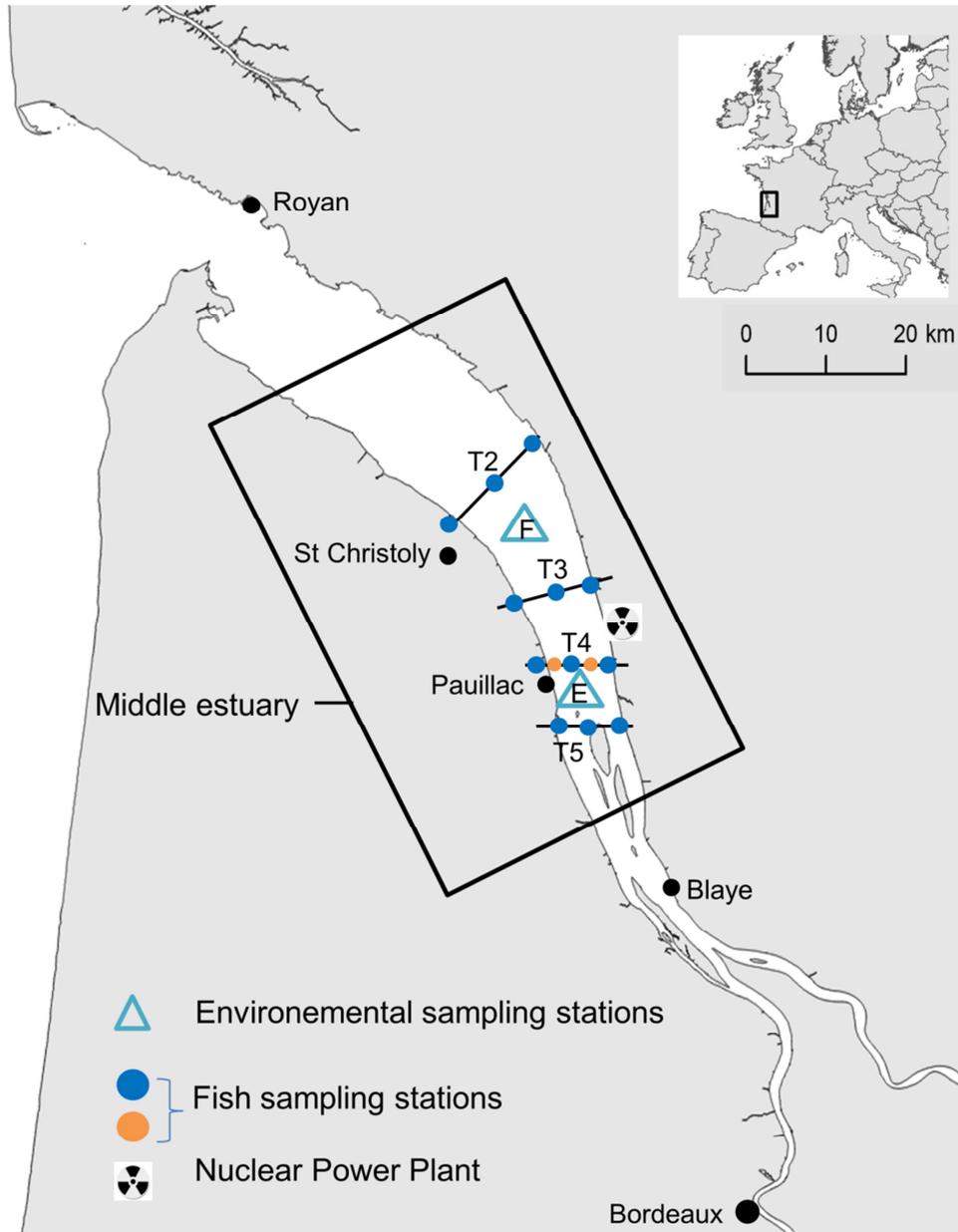


Fig. 1: Location of the study area in the Gironde estuary. Sampling stations for environmental parameters (blue triangles) and fish hauls (blue and orange points on transects T2, T3, T4, T5) are shown. Orange points are fish sampling stations, sampled from 1979 to 1989.

Data; time series

The main biological compartments (especially fish) and environmental parameters of the Gironde estuary have been regularly surveyed for several decades by various ecological monitoring programs (e.g. impact of the Blayais nuclear power plant, Service d'Observation en Milieu Littoral SOMLIT). We focused on the middle zone of the Gironde estuary for two reasons, the first being that it presents the greatest diversity and variations in biological communities including autochthonous, allochthonous and migratory species (Pasquaud et al. 2012, Chaalali et al. 2013b). The second reason is that the surveys carried out in this area provide the most abundant and diverse range of data (Chaalali et al. 2013a).

Hydro-climatic data

We chose four climatic indices defined at the scale of the Northern hemisphere to study the impact of general climate on the fish community structure. The North Atlantic Oscillation (NAO) is the dominant mode of variation in the northern hemisphere. It describes the variation of the position of low atmospheric pressure around Iceland compared to the subtropical Atlantic high pressure center (Hurrell et al. 2001, Marshall et al. 2001). The NAO influences wind intensity and direction, thus regulating quantities of precipitation over the North-Atlantic (Hurrell 1995). The Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO) index describes an oscillation between warm and cold temperature phases of the North Atlantic (Knight et al. 2005). This oscillation has a strong impact on sea surface temperature (SST) at a large scale. The European summer climate is highly correlated with the AMO (Kerr 2000). The East Atlantic Pattern (EAP) index is similar to the NAO but relates to the subtropical area (Barnston & Livezey 1987, deCastro et al. 2006). This index is an important element to take into account because of its strong influence on the environment of Western Europe and the French coast (Msadek & Frankignoul 2009).

The Northern Hemisphere Temperature index (NHT) is defined as the combination of land and sea surface temperature anomalies over the Northern hemisphere.

Monthly standardized values from 1985 to 2014 (Table 1) were provided for the above data by the United States National Oceanic and Atmospheric Administration's (NOAA) Climate Prediction Center (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov>).

Five variables were used to describe meteo-hydrological influence. Estuary water discharge (Flow) data were provided by the Bordeaux Port Authority (Bordeaux Port Atlantique). This variable represents the combined effects of both natural (precipitation and snow melt) and anthropogenic (water use and regulation) influences at the catchment scale. Air temperature (T_{air}) and precipitation (precip) data were

provided by Météo France Mérignac (data collected at the Pauillac meteorological station - Fig 1). Precipitation data are used as a proxy of precipitation on the catchment area. The difference in trends between local precipitation and river discharge may thus be interpreted, at least partially, as the effect of anthropogenic activity. Local air temperature combines effects of large-scale processes and local variations to be compared to the NHT.

Wind force (Wind_F) and direction (Wind_D) data were measured at the mouth of the estuary (Royan, Fig 1) to account for local ocean influence which can affect marine water mass input and fish larva transport (Huret et al. 2010, Petitgas et al. 2013).

Wind intensity, Flow, Tair and precip data were deseasonalised by a moving average (order = 13, a weight of 0.5 was given to the bound values) to take account of within-year variability. Wind direction data were transformed to a code that indicates the number of months (per year) for which the north-western wind is dominant. The north-western wind is the prevailing wind for the Gironde estuary. All data were normalized to scale the units, between 1985 and 2014.

Physico-chemical data

The physico-chemical data come from ecological monitoring programs for estuarine water bodies, performed both for the Blayais nuclear power plant ecological survey and the SOMLIT monitoring program (Service d'Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS, <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr>; Goberville et al. 2010, Savoye et al. 2012). We used water temperature (T_{water}), salinity (S), and suspended particulate matter (SPM). These parameters are assumed to have a direct impact on fish species composition and community structure (Selleslagh & Amara 2008, Pasquaud et al. 2012). Samples were collected monthly from March to November (1m below the water surface and 1m above the bottom, at 3h intervals during the tidal cycle). Two sampling stations (E and F; Fig. 1) were located in our study area.

Data provided from the two sampling stations E and F were averaged out monthly to integrate tidal and vertical variability. Monthly means of physico-chemical data were regularized using linear methods to fill missing data and were deseasonalised using the above described method, between 1985 and 2014 (Table 1). All of the environment variables were shown in a multi-panel plot (Fig.2).

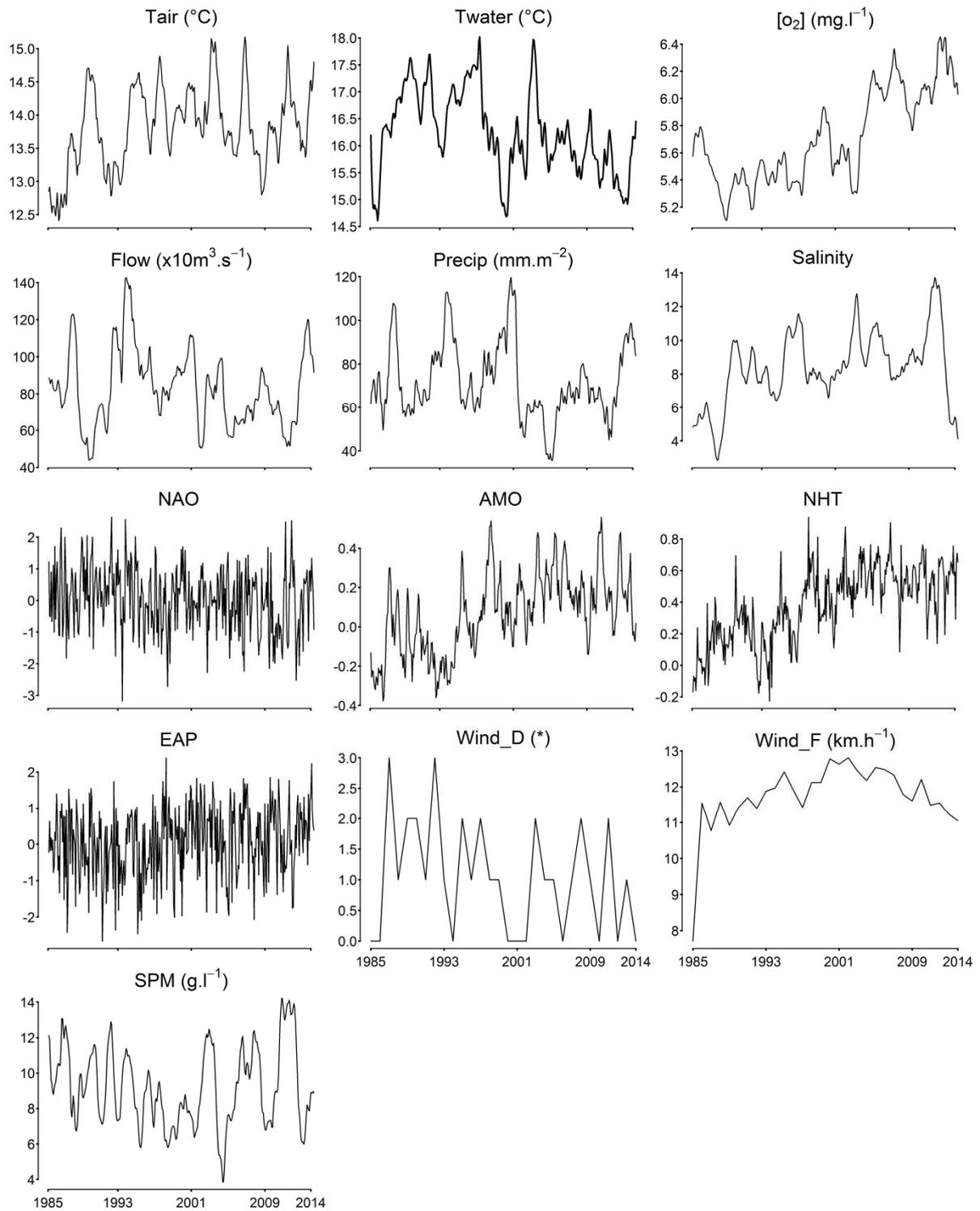


Fig. 2: Multi-panel plot of environmental variables. Data were deseasonalised (see methods). (*) Unit of the Wind_D (wind direction) are a number of month in a year with the north-west wind is dominant.

Fish sampling data

Fish data were collected during fish surveys set up by the French Institute for Research in Environmental Science and Technology (Irstea). Irstea has been carrying out these surveys since 1979, with the aim of monitoring small/juvenile fish stages and shrimps, around the Blayais nuclear power plant. This survey is still ongoing (see for instance Lobry et al. 2006, Selleslagh et al. 2012b). Fish surveys were undertaken at least once a month. The sampling protocol has been slightly modified over time, but has remained unchanged since 1991 without affecting the abundance indices estimate (Pronier & Rochard 1998). The sampling sites are located along four transects (numbered from 1 to 4 downstream to upstream - Fig. 1). Each transect consists of three sites, one close to each bank and one on the middle axis of the estuary. Single samples are taken simultaneously from each site, one from near the surface using two 4.0×1.0 m rectangular frame nets and another from near the bottom using a dragnet (maintained at 0.2 m above the bed) with a 2.0×1.2 m frame. Sampling lasts five to seven minutes and is performed in the daytime, between the halfway stage of the flood tide and the high tide slack, with the gear being towed against the current (see details in Pronier & Rochard 1998, Lobry et al. 2006, Selleslagh et al. 2012a).

We used data collected between 1985 and 2014. Before 1985, too many data points were missing for meaningful analysis of the data. Fish densities per sampling station, expressed as number of individuals per 1 000 m³, were averaged monthly from bottom and surface samples to obtain one mean value per month and per year (Table 2). Only fish species that had a frequency over 2 % (number of appearance of species in sampling / total number of sampling) (Lobry et al. 2003) were selected in this study, in order to remain consistent with a previous study by Chaalali et al. (2013a ; Table. 2). 17 months of data were missing over the time period we analyzed which represents 5% of total fish data. So, data were linearly regularized on a monthly basis to fill missing data. They were deseasonalised using the method described above. They were normalized to reduce the variation in abundance between species.

Table. 1: Metadata of variables used in this study.

Data	Temporal range	Spatial range	Units	sources
NAO	1985-2014	North Atlantic ocean	-	United States National Oceanic and Atmospheric Administration's Climate Prediction Center
AMO	1985-2014	Atlantic ocean	-	
NHT	1985-2014	North hemisphere	°C	
EAP	1985-2014	Atlantic ocean	-	
Flow	1985-2014	Gironde estuary	m ³ .s ⁻¹	Bordeaux Port Atlantique
Wind_D	1985-2014	Gironde estuary	Number of month per year	Météo France (Mérignac station)
Wind_F	1985-2014	Gironde estuary	Km.h ⁻¹	
Tair	1985-2014	Gironde estuary	°C	
Precip	1985-2014	Gironde estuary	mm.m ⁻²	
water	1985-2014		°C	
S	1985-2014	Middle of the Gironde estuary	-	SOMLIT program
SPM	1985-2014		g.l ⁻¹	

Table 2: List of the fish species selected in the present study. "frequency" corresponds to the frequency of appearance in the sampling data (Lobry et al. 2003) between 1985 and 2014.

Species	Common name	Species code	Indices of frequency(%)
<i>Alosa alosa</i>	Allis shad	ASH	9.5
<i>Alosa fallax</i>	Twaite shad	TSH	27.0
<i>Anguilla anguilla</i>	Eel	EEL	25.3
<i>Argyrosomus regius</i>	Meagre	MEG	3.0
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Seabass	SBS	27.5
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Anchovy	ANC	34.8
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Stickleback	STK	21.2
<i>Liza ramada</i>	Mullet	MUL	45.5
<i>Osmerus eperlanus</i>	European smelt	SME	13.44
<i>Platichthys flesus</i>	Flounder	FLO	4.4
<i>Pomatoschistus sp</i>	Goby	GOB	73.5
<i>Solea sp</i>	Sole	SOL	3.3
<i>Sprattus sprattus</i>	Sprat	SPT	19.9
<i>Syngnathus rostellatus</i>	Pipefish	PIP	39.8

Data analysis

Fish community structure: standardized Principal Component Analysis

A standardized Principal Component Analysis (PCA, see details in Beaugrand et al. 2002, Chaalali et al. 2013a) was carried out on fish matrix (360 months x 14 fish species). This PCA provided an overview of the structure and composition of the fish community through time. A new matrix was created (matrix Fish_PC) from the results of this PCA. This matrix gathered monthly loadings for the first three principal components from the PCA (360 months x 3 variables: fish_PC1; fish_PC2, fish_PC3).

Study of ecosystem states: Statistical models

First, fish time series were constructed using fish_PC1; fish_PC2, fish_PC3. This chronological dataset was analyzed using Chronoclust (Legendre & Legendre 1998) and STARS (Rodionov 2004) in order to put forward shifts in the series (results not presented here). The dates of these shifts were compared with the ones obtained by Chaalali et al. (2013a).

Generalized linear mixed models (GLMM) were used to describe the relationship between fish community structure (as described by PCA results) and environmental variables at both local and regional scales. GLMM was an appropriate tool to investigate these relationships because it can account for between year variability without explicitly examining it (Bolker et al. 2009).

Models were implemented at two different scales to address the two main goals of this study. The first question was:

(i) Has the relationship between environment and community structure (defined by the three principal components of the fish PCA) remained constant over the last 3 decades?

To address this first question, one GLMM model was built for each component of the fish community structure (each Fish_PC).

All 12 environmental variables (Table 1) were treated as fixed effects. A period factor variable defining inter-shift periods (1985-1988, 1989-2002 or 2003-2014) was also treated as a fixed effect. The same applied to all interactions between the environmental and period variables. A random effect variable (year) was added to take into account variability in between-year fish abundance.

A forward stepwise strategy was used to select the best models based on the Akaike Information Criterion (AIC) (Akaike 1973) Models were selected when their AIC was two points lower than the

previous model. All possible models were computed. Those with the smallest AIC were selected for each Fish-PC.

The models were constructed as follows:

$$\gamma = \alpha + \beta x + p + \beta x * p + u + \varepsilon$$

With γ the Fish_PCX, i.e. the loadings of Fish principal component (PC) 'X', βx the environmental variable, p the period variable, u the year random effect and ε the statistical error.

When the interaction between variable and periods was significant, a HSD Tukey test (Tukey 1949) was performed to compare the three different inter-shift periods.

The second question was:

(ii) What were the main environmental drivers during each inter-shift period? Did they remain consistent throughout the whole time series?

In this second case, one GLMM model was built for each component of the fish community structure and for each period (3 Fish_PCs x 3 periods = 9 models). All the 12 environmental variables were put into fixed effect. A *year* random effect was also added to take into account the between-year fish abundance variability. The same forward method (described above) was used.

The models were constructed as follows:

$$\gamma = \alpha + \beta x + u + \varepsilon$$

With y the Fish_PCX, i.e. the scores of Fish principal component (PC) 'X', β the environmental variable, u the year random effect and ε the statistical error.

After some preliminary tests, a Gaussian distribution was used with an identity link for each model of the study. The normality and homoscedasticity of the residuals were verified using a graph. Two types of model R^2 were calculated using the method developed by Nakagawa & Schielzeth (2013). The first is the marginal R^2 (R^2_m) and the second is the conditional R^2 (R^2_c). Both values consider the quality of the model adjustment with and without the random effect respectively.

All analyses were conducted using the R software; lme4 package (Bates & Maechler 2009, R Development Core Team 2013).

III.3.4. RESULTS

Features and variations of the fish community structure

Changes in the fish community structure

Fish community structure was described using a standardized PCA (Fig. 3). We selected the first three principal components which accounted for 65.87 % of total variance. The first (Fish_PC1) explained 35.86 % of total variance of the fish community structure. It mainly opposed a positively correlated ($r > 0.5$) group of diadromous species (catadromous C and anadromous A, e.g. Table 2) composed of Allis shad (ASH), twaite shad (TSH), eel (EEL), smelt (SME) and stickleback (STK) to Marine Migrants species (MM) (e.g. anchovy (ANC)) negatively correlated ($r = -0.87$). The second principal component (Fish_PC2) explained 18.11 % of total variance. It was associated to demersal and benthic Marine Migrant species, such as sole (SOL), meager (MEG), seabass (SBS), mullet (MUL) and flounder (FLO) which is a catadromous species ($r > 0.4$). All were positively correlated to this component. The third principal component (Fish_PC3), which explained 11.92 % of total variance, was positively correlated to goby (GOB) and sole (SOL) ($r > 0.6$) and negatively correlated to the Marine Migrants mullet (MUL) and sprat (SPT) ($r < -0.4$).

Dates of the shifts in the particular analysis of the fish time series (~1988 and ~2003) were slightly different but were consistent with those obtained previously by Chaalali et al. (~1987 and ~2001). We used the new dates in our study.

The right hand side of Fig.3 shows yearly loadings for the first three principal components. An ellipse surrounds each group of years corresponding to the 3 inter-shift periods defined by Chaalali (2013a). We observed that for the three individual projection maps, the three groups of years were very distinct. The first inter-shift period observed before 1988 was characterized by a high proportion of diadromous species (ASH, TSH, EEL, SME, STK, C and A, Table.2) and a low proportion of Marine Migrant like anchovy. This period was also mainly associated with a high proportion of sole (SOL), flounder (FLO) and mullet (MUL) and, to a lesser extent, seabass (SBS) and meager (MEG). The third period, after 2002, had an opposite composition with a high proportion of anchovy and a low proportion of diadromous species. Between 1988 and 2002, the structure of the fish community was more mixed. During this period, the fish community composition was in a halfway situation (middle of the plan) between the initial situation corresponding to an estuarine community with high proportion of diadromous species and a Marine Migrant community

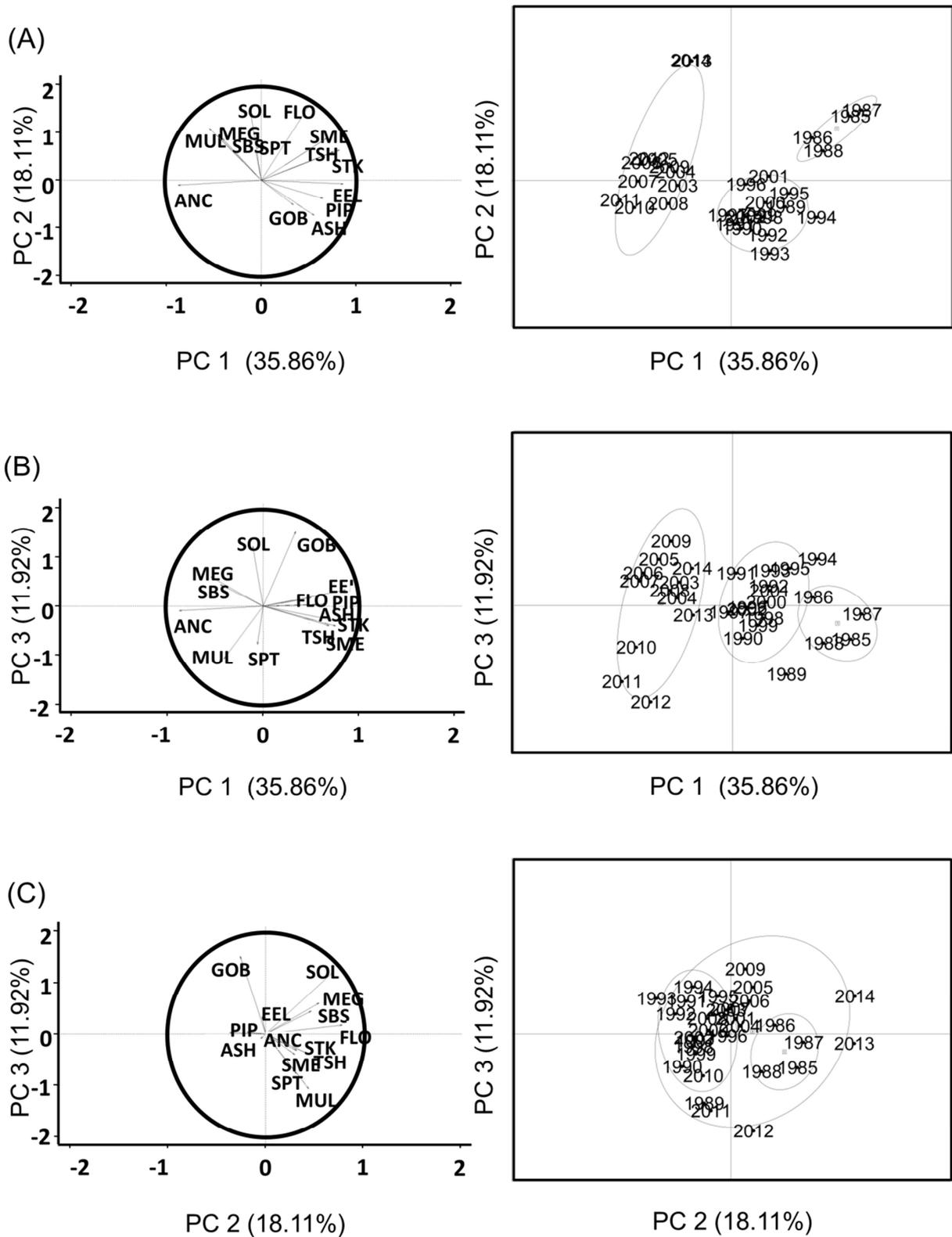


Fig. 3: Standardized Principal Components Analysis on fish data. (A, B, C) Variables correlation circle of the first three principal components. In brackets: percentage of explained variance for each PC (relative eigenvalues). Species codes are provided in Table 1. The corresponding loadings maps are presented on the right hand side.

Statistical modelling of the fish community – environment relationship

Constancy of fish-environment relationships

Table 3 shows the results of the three GLMM models computed for each principal component across the whole 30 year series. All significant variables (p value < 0.05) were presented and, when the interaction was significant, the sign of slope of the relationship with the environmental variable was also specified for each period. Six variables were selected to explain the variation of Fish_PC1 over the last 30 years (periods, salinity, MES, Wind_D, precip, and AMO). Four variables explained the fish community structure with an inter-shift period interaction (MES, Wind_D, precip and AMO). Their slopes changed for at least two periods. A Tukey test showed that the interaction between community structure (Fish_PC1) and environmental drivers are significantly different between the three periods. Five variables were selected to explain the variation of the Fish_PC2 during the last 30 years (periods, MES, Flow, Wind_F and Twater). Three variables explained the fish community structure with an inter-shift period interaction (MES, Flow and Wind_F). Their slopes changed for at least two periods. A Tukey tests showed that the interaction between community structure (Fish_PC2) and environmental drivers are significantly different between the two first periods. Two variables explained the last part of the fish community structure (Fish_PC3) with an inter-shift period interaction (MES and AMO). A Tukey test showed that the interaction between community structure (Fish_PC3) and environmental drivers are significantly different between the three periods.

Environmental drivers between shifts

Table 4 shows the results of the GLMM models computed for each principal component during each inter-shift period. Variables that are significantly (p -value < 0.05) related to the composition/structure of the Gironde fish community are presented. Without describing all the models in detail, it can be noted here that environmental variables affecting fish community structure changed from one period to another for all three fish components. In some cases, the sign of the interaction changed for a given variable between two periods (e.g. AMO for Fish PC 1). The influence of climate variables (AMO) on Fish_PC1 decreased over time contrary to local hydro-physic-chemical ones MES. Fish_PC 2 showed opposite trends. The results of Fish_PC3 were less clear but we may note that the model had low r^2 values for the two first periods (0.07 and 0.03).

Variables selected in each model are the same as previous models for the whole time series. We can observe that the second defined as in a halfway situation seem to be more complex in terms of environmental relationships. We observed a bigger number of drivers than for the other periods. Note that this period is longer than the others.

Table 3. Results of GLMM modeling for the inter-annual study of fish community environmental drivers. Sig. Var: significant variables. Slope 1 to 3: the slope of variable for each inter-shift periods (respectively: slope 1 to 1985-1988, slope 2 to 1989-2002 and slope 3 to 2003-2014; slope + : positive slope; - : negative slope). TuckeyHSD: result of HSD Tuckey test performed between periods (*,*** correspond to a p.value <0.05 and <0.01).r²_c: conditional r-square and r²_m corresponds to marginal r-square (see Nakagawa & Schielzeth 2013) AIC : the value of Akaike Information Criterion;

Y	Sig.Var	slope 1	slope 2	slope3	TuckeyHSD	R ² _m	R ² _c	AIC
Fish_PC1	Periods	+	-	-	1985-1988 ≠ 1989-2002 * 2003-2014 ≠ 1985-1988*** 2003-2014 ≠ 1989-2002***	0.84	0.97	394.25
	Salinity		-					
	SPM-periods	+	+	-				
	Wind_D- periods	+	-	+				
	precip-periods	+	-	-				
	AMO-periods	+	-	-				
Fish_PC2	Periods	+	-	-	1985-1988 ≠ 1989-2002 * 2003-2014 = 1985-1988*** 2003-2014 = 1989-2002***	0.66	0.94	219.93
	SPM-periods	+	-	-				
	Flow- periods	+	-	-				
	Wind_F - periods	-	+	-				
	Twater		+					
Fish_PC3	Wind_F		+		1985-1988 ≠ 1989-2002 * 2003-2014 ≠ 1985-1988* 2003-2014 ≠ 1989-2002*	0.16	0.92	394.53
	SPM- periods	+	+	-				
	AMO- periods	-	+	-				
	Tair		-					
	precip		+					

Table 4. Results of GLMM modeling for the inter-shift study of fish community environmental driver. Sig. Var: significant variables. r²_c corresponds to conditional r-square and r²_m corresponds to marginal r-square (see Nakagawa & Schielzeth 2013); slope: slope; + : positive slope; - : negative slope.

	1985-1988		1989-2003		2004-2014	
	Sig.Var	Slope	Sig.Var	Slope	Sig.Var	Slope
	R ² _m =0.10	R ² _c =0.83	R ² _m =0.14	R ² _c =0.88	R ² _m =0.21	R ² _c =0.87
Fish_pc1	AMO	+	Precip	-	SPM	-
			Salinity	-		
			AMO	-		
			Twater	+		
	R ² _m =0.66	R ² _c =0.90	R ² _m =0.23	R ² _c =0.88	R ² _m =0.07	R ² _c =0.81
Fish_pc2	SPM	+	Flow	+	Wind_F	+
	Flow	+	Wind_F	+		
	R ² _m =0.07	R ² _c =0.80	R ² _m =0.03	R ² _c =0.91	R ² _m =0.27	R ² _c =0.94
Fish_PC3	NHT	+	SPM	+	Wind_F	+
			AMO	+	SPM	-
			Salinity	-	AMO	-

III.3.5. DISCUSSION

Abrupt shifts in fish composition

Chaalali et al. (2013a) highlighted the occurrence of 2 AESs in the Gironde estuarine ecosystem between the late 1980s and the early 2010s. These authors focused on the co-occurrence of the shifts between climatic indices, environmental variables and several ecological communities, including fish. More specifically, they discussed the synchronicity of the shifts, assuming that ecological changes could be directly linked to abrupt large and small scale climatic and physico-chemical changes.

However, the aforementioned study did not qualify the changes experienced by ecological communities, nor did it discuss their ecological significance as regards the use of the estuary by different species.

Our study focused on fish community structure and composition during 3 inter-shift periods determined over the last 30 years by Chaalali et al. (2013a). We first described changes in the fish community structure over those three periods, allowing us to examine changes in use of the estuary by fish.

By describing the ecological guilds of fish species at each period, we provided a simple but instructive approach to assess changes in the use of the estuary by fish. As mentioned in previous studies (Beck et al. 2001, Gili 2002), estuaries are associated with important ecological functions such as primary and secondary production and nutrient cycling. They also act as essential feeding and nursery grounds for marine species, as well as providing a nursery area and corridor for diadromous fish. Our study shows how the importance of these different estuarine ecological roles has changed over recent decades.

Before 1989: the historical reference

At the beginning of the 1980s, before the first shift that happened around 1988, the community was characterised by a great abundance of diadromous fish species such as Allis and twaite shads, eel, stickleback, European smelt and flounder, and a low abundance of marine species. It indicates that, at that time, the nursery and corridor functions of the area for diadromous fish were very significant, as well as the nursery function for Marine migrants fish species. Fish composition is defined by a number of authors (Mauvais & Guillaud 1994, Elliott & Dewailly 1995) as typical estuarine fish community. Assuming that both climate and human-induced perturbations have increased since the late 80s in the system, we hypothesize that this period looks the most like a reference period compared to the others.

Between 1989 and 2002: the marinisation period

The fish community structure associated with this particular period is not clear. This is evidenced by the central position of these years' loadings on each PCA map. This could be linked to a very weak or - on the contrary - quite a high variability in the community structure regarding both anchovy-diadromous opposition (on PC1) and MM abundances (PC2). The relative variance of the yearly loadings on the factorial map is significantly higher (results not show) for this period, leading us to assume that the variability in the fish community was fairly high. However, this result is partially biased by the number of years for this period compared to the others. Such a result means that the same species occurred in the environment but their abundances tended to oscillate. However, the main structuring change in the fish community during this period probably concerned the global, although nonlinear, increase of marine fish species in the middle Gironde estuary. This is consistent with the results of Pasquaud et al (2012). This period was associated with a 'marinisation' process in several studies (Goberville et al. 2010). On the other hand, even though the causes are probably multiple and entangled, this result corroborates observations of some other authors who have previously observed that diadromous species are sensitive to climate change and increases in temperature (see for instance Lassalle et al. 2009 for a global study, Pronier & Rochard (1998) for the case of smelt and Cabral et al. (2001), Hermant et al. (2010) for the case of flounder in the Bay of Biscay and in the Tagus). Despite this global trend for diadromous species, we observed a brief recovery of Allis shad abundance in the community during the beginning of this period, stressing that driving factors are complex for this particular population (Rougier et al. 2012) and are probably specific to each diadromous fish population.

Post 2002 to the present day

After 2002, the fish community structure appeared to be clearer. It exhibited a large proportion of Marine Migrant species (anchovy, sole and meagre) and a correlatively low relative abundance of diadromous species. It would appear that since 2002, the Gironde estuary has become more of a nursery area for marine fish populations than a nursery or feeding ground/corridor for diadromous fish. The first contribution of this study was to highlight that the fish community of the Gironde estuary has experienced extensive changes over the last 3 decades. Today's fish community is clearly and significantly different from that of the past. It has undergone a marinisation process which, rather than being progressive, continuous and linear, has been characterised by a high variability in fish composition for all types of species.

Our approach is spatially constrained by available data and can, to some extent, be viewed more as a geographical approach than as a hydrological approach. We think that it is very insufficient and need to

be addressed in the Gironde but also in most of the estuarine areas. However, at least, this bias is widespread in the literature. Numerous papers describing estuarine fish biodiversity have been published using this kind of datasets. At the European scales, some examples can be found in a non-exhaustive review published in Elliott & Hemingway (2002). Focusing on the Gironde, several papers were based on similar datasets and/or on the same ones (For instance: Lobry et al. 2003, David et al. 2006c) and provided topical results for the Gironde estuarine biodiversity. The spatial area on which we focused is located in the middle estuary and encompasses the 3 main haline zones (from the polyhaline to the oligohaline zone, depending on the seasons). Considering that these zones are the most important in terms of both fish diversity and abundances in estuaries (Nicolas et al. 2010), we assume that the observations we made at that scale are representative of the overall functioning of the water body. Furthermore, the influence of the sampling area covers between 190 and 250 km² which represents up to 60% of the total estuarine subtidal area – i.e. excluding intertidal mudflats (Lobry et al. 2006). And, finally, if we consider that the estuary moved 25 km upstream in the lower part of the rivers, this increased the estuarine area of less than 75 km² which does not significantly modify the spatial representativeness of the monitored area. Considering all these elements we assume that the data we used are representative of the estuarine fish biodiversity.

In spite of the highlighted changes, the fish community structure stays consistent through time with the Remane diagram (in the revised version suggested by (Whitfield et al. 2012)) which only seems extended in space.

Changes in fish-environment relationships

As suggested by Tonn et al. (1990) and Keddy et al. (1992a) who developed the concept of environmental filters, ecological assemblages are the consequence of different environmental filters which cause a selection of species among the present species in a regional scale. The changes observed in the Gironde fish community structure lead us to question the link between the fish community structure and environment.

We explored the relationship between the fish community and the environment.

The observed fish community structure at a particular time *t* is related both to the environmental context at that time and to the environmental context some times before, for instance at the spawning period or during the critical larval phase. The results of our models show that the environmental factors at time *t* are significantly correlated with fish structure at time *t* suggesting they can explain at least a part of the variability in the fish community structure. The lagged effects are probably embedded in the non-

explained part of the models (the error). These lag effects could also partly explain the differences in the identified years of shifts between Chaalali et al. and the present study.

Environment was defined here as the combination of large scale climate indices, local climate and local hydro-physic-chemistry. Focusing on inter-shift periods is both relevant and innovative. Indeed, identifying drivers of change in animal communities is an important topic, and the way in which ecological changes in particular aquatic systems link to observations of such changes and drivers of changes at larger scales is still a topical issue. We specifically addressed two main questions. Has the fish-environment relationship, considered as a proxy of ecosystem functioning, shifted during the last 3 decades in relation to previously defined AESs? Did the driving environmental factors change between the 3 periods? To address the first question, we constructed a first set of models calibrated for the whole dataset. The significant effects of the interactions between *environmental variables* and *period* in the GLMM models we constructed indicate that the relation between fish community structure and the environment is different between different inter-shift periods. The slope sign of the relationship is different for at least one of the 3 periods for each of the variables selected. Both the intensity and direction of the fish-environment relationship varied from one period to another. The fitted models are particularly significant for PC1 and PC2. The marginal r-square values are high (resp. 0.84 and 0.66) and quite close to those of the conditional r-square (resp. 0.97 and 0.94). As the difference between conditional and marginal r-square (Nakagawa & Schielzeth 2013) can be viewed as a measure of the random effect (here the Year), we can deduce that fixed effects implemented in the model explain the variability in the fish community much better than the inter-annual variability. It would appear that changes in the fish community structure are very well explained by changes in the global, regional and local environment, as examined in our study.

This result is confirmed by a second set of models fitted separately for each period. These models highlight that the main environmental drivers of the fish community are different and can act differently from one period to another, both in terms of intensity and direction. However, the environmental drivers selected in our models are very similar to those highlighted in previous studies (Thiel et al. 1995, Beyst et al. 2001, McLusky & Elliott 2004, Selleslagh & Amara 2008)

Whatever the period, environment acts at both large (AMO index) and local scales (hydro-physico-climatic variables as wind direction and force, precipitation, river flow and SPM). If we consider only the PC1 (which explains more than one third of community structure variability), the main structuring environmental factors during the first period was thus the large scale climate AMO index.

Afterwards, the state of the community shifted to a more variable transition phase, coinciding with the marinisation phase. Both climate (AMO and precipitation) and local hydrology (salinity and water temperature) were related to fish biodiversity variations during this period (1989-2002). After 2002, the

main driver was SPM. This period reflected the importance of anthropogenic pressure. Indeed, SPM variations in the estuary are heavily dependent on river water input and thus the balance between precipitation and water removal upstream (mainly for agriculture). SPM is also related to dredging in the estuary for navigation. So, considering this particular result, we can assume that during the third period identified, fish biodiversity was more sensitive to anthropogenic activity (through SPM and, to a lesser extent, through water flow). This assumption highlights the potential importance of local management in maintaining fish biodiversity and associated goods and services (Vitousek et al. 1997, Pikitch et al. 2004).

Regime shifts versus environmental homeostasis

Our study is based upon an original association of principal component analysis and inferential models. The PCA was performed in order to combine the numerous fish variables (describing fish densities through time) into a metric of fish biodiversity. This approach of biological diversity analysis, which accounts for both species composition and relative species abundances, is classical in numerical ecology and has been used in numerous similar studies (see for instance Weijerman et al. 2005, Chaalali et al. 2013a). GLMM were used to analyze the relationship with environment. By contrast with multivariate methods that allow accounting for explanatory variables either by highlighting correlations between explanatory variables and fish variables (e.g. by including supplementary factors in a PCA) or by directly accounting for explanatory variables in the ordination process of the fish variables (e.g. Redundancy Analysis), GLMM allow performing statistical test to explore the significance and importance of explanatory variables. Furthermore, we included YEAR as a random effect which allowed accounting for between-year variability when exploring the fish-environment relationship with our models. And finally, by using a forward stepwise process using AIC as a selection criterion, we selected the most parsimonious models. All of these led us to use GLMM instead of multivariate methods only.

By modelling the statistical relationship between the fish PCA loadings and the environmental factors, we highlighted that the environmental factors which explain the variability in the fish diversity varied through time. The underlying theoretical framework is that the environmental filters (Tonn et al. 1990, Keddy 1992a) changed and selected different local species pools which responded to different environmental drivers and thus defined different “regimes” or “dynamics states”. Therefore, our results point towards the regime-shift theory (Scheffer et al. 2001, Beaugrand et al. 2014). Indeed if we consider that fish community state is a good indicator of ecosystem state (Karr 1981, Hughes et al. 1998, Delpech et al. 2010) the fact that fish-environment relationships varied from one period to another would appear to suggest the existence of contrasting ecological ‘states’, and thus the occurrence of true

ecological AES (Beaugrand et al. 2014). This leads us to assume that this succession of homogeneous but contrasting periods is evidence that one or more “regime shift(s)” - *sensu* Scheffer et al (2001) and deYoung et al (2008) - occurred in the Gironde estuarine ecosystem.

This study was based data similar to those used by Chaalali et al. (2013a). We considered the same breakpoints for the fish community as these authors evidenced for the whole ecosystem. Our approach differed from that of the aforementioned authors in that we added five years of data. Also, the PCA computed for fish community data shows that these particular years 2013 and 2014 appear atypical compared to others from the same period. These two years were particularly wet years compared to the 2004-2012 period. Loadings for 2013 and 2014 are in an intermediate position on PC1 and PC3 between the third and the second period. It would be unreasonable to assume the occurrence of a new shift based only on these two new years of data. However, they do highlight a high environmental homeostasis within the fish community, which seems able -to a certain extent- to cope with rapid change in its hydrological surroundings. Finally, the rapid responses of fish assemblages to higher freshwater input during 2013/14 when compared to the lower river inputs during 2004-2012 could suggest that estuary-associated species are well adapted to regime shifts and adapt accordingly. This particular observation is very interesting in terms of management because it indicates that, in spite of the large scale deep-rooted impact of climate (via the marinisation process), some hydrologic measures (i.e. regulation of river flow) can have significant effects on fish biodiversity. This also questions perspectives on the evolution of biodiversity and ecosystem function in the estuary, whose dynamics remain very unpredictable, despite there being no concrete confirmation of any form of deep-rooted trend.

Estuarine ecosystems exhibit very high environmental homeostasis capacities (Elliott & Quintino 2007). However, in the Gironde, the intensity of the shifts and their frequency in the last few years (if the 2012 shift is confirmed) let us think that the dynamics of the system and its stability can be questioned. The fact that there have been so many changes - or, at the very least, significant ecological changes - in such a small space of time, (between the 2013-2014 and 2004-2012 periods) would appear to raise questions about the viability of the ecosystem.

The fish community structure is clearly not stable, and our results suggest that ecosystem function is also unstable. However, the relationship between diversity and stability is still subject to debate (McCann 2000) and it would seem that identifying this relationship through empirical studies is far from easy (see for instance Rooney & McCann 2012 for a recent review).

This does not, however, allow us to conclude that there has been a true regime shift in the ecosystem, even though its ecological functioning really does seem to have shifted over the last 3 decades. A relevant dynamics process-based model would probably be necessary to address this theoretical

question. Despite the fact that the impact of environmental variables on fish communities has been widely covered in the literature, there still work to do in order to account for the effects of possible changes in inter-specific relationships, and the synchronization and intensity of those relationships. A holistic modelling approach may be appropriate in developing this line of research.

III.3.6. ACKNOWLEDGMENTS

Particular thanks are due to Patrick Lambert for his help and highly relevant comments. We thank too Arthur Rigaud for his participation and James Emery for his English correction. We thank all TRANSECT and SOMLIT team members, technicians, researchers, captains and crews, who have contributed to samplings since 1979. Data since 1997 can be downloaded at: <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr>. These programs were supported by Electricité de France (EDF), the Institut Français de Recherche pour l'Exploitation des Mers (IFREMER) and the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS). This study is part of the TRAJEST project funded by the French Ministry in charge of Environment and the Regional Council of Aquitaine (CPER program).

III.4. TRAJECTOIRES SPECIFIQUES AU SEIN DE LA COMMUNAUTE ICHTYOLOGIQUE

À la suite de cette étude portant sur l'évolution du fonctionnement de l'écosystème vue à partir de l'évolution de la communauté ichthyologique et de son lien avec l'environnement, nous souhaitons compléter cette vision par celle des trajectoires spécifiques des espèces. Rappelons ici que les espèces évoquées ici constituent des populations ou des fractions de populations (ex : gobies, syngnathes).

Deux aspects seront développés. Le premier portera sur la recherche de trajectoires d'évolutions temporelles communes entre les espèces et le second s'attachera à détecter des shifts dans les trajectoires individuelles de ces mêmes espèces.

III.4.1. LES TRAJECTOIRES COMMUNES D'EVOLUTION TEMPORELLE DES ESPECES

La modification non linéaire de la structure et de la composition de la communauté ichthyologique soulève des questions quant aux évolutions spécifiques des espèces qui la composent. De la partie précédente se dégagent de nettes pistes quant aux évolutions spécifiques, mais une typologie précise de ces tendances d'évolution reste nécessaire

L'Analyse Factorielle Dynamique (DFA) est, à l'instar de l'ACP, une méthode de réduction de dimension. Celle-ci, développée spécialement pour être appliquée aux séries chronologiques, permet (1) de détecter des structures d'évolution communes dans un pool de séries temporelles, et (2) de mettre en évidence des covariables expliquant ces regroupements entre séries. D'abord utilisée en économétrie (Harvey 1990) et en psychologie (Molenaar 1985, Molenaar et al. 1992), elle a été démocratisée en écologie par Zuur et al. (2003a, 2003b), qui l'a décrite et appliquée aux écosystèmes marins.

Nous avons donc utilisé la DFA pour détecter, au sein des quatorze espèces considérées précédemment, des tendances d'évolution temporelles communes.

Ressemblant en apparence à l'ACP, cette analyse a pour objectif de résumer, l'information portée par une multitude de variables, dans un nombre réduit de composantes synthétiques. Néanmoins, dans les faits, celle-ci s'en détache sur trois points essentiels. Le premier est son algorithme de calcul qui indexe une analyse factorielle dans le temps. Les séries temporelles sont modélisées à chaque pas de temps par une combinaison linéaire de tendances communes. Un facteur est ensuite affecté à chaque série, représentant la combinaison des tendances qui la caractérise. Ces facteurs sont utilisés pour grouper entre elles les séries partageant les mêmes évolutions. Zuur et al.(2003b) définissent un niveau

arbitraire de la valeur de ce facteur à 0,2 pour chaque tendance commune résumant une série. En deçà, ils estiment que la série (pour nous l'espèce) est mal représentée par cette tendance commune.

La formalisation mathématique est la suivante :

$$y_t = Z \alpha_t + \epsilon_t$$

$$\alpha_t = \alpha_{t-1} + n_t$$

Où y_t est la matrice $N \times \text{Vec}$, le vecteur contenant les valeurs des n séries chronologiques utilisées (ici 14) au temps t , α_t est un vecteur de dimension M contenant les M tendances communes au temps t . Z , la matrice $N \times M$, contient les valeurs des facteurs qui déterminent la combinaison exacte des tendances communes représentant chaque série. Les erreurs ϵ_t et n_t sont normalement distribuées $\epsilon_t \sim N(0, h)$, $n_t \sim N(0, q)$.

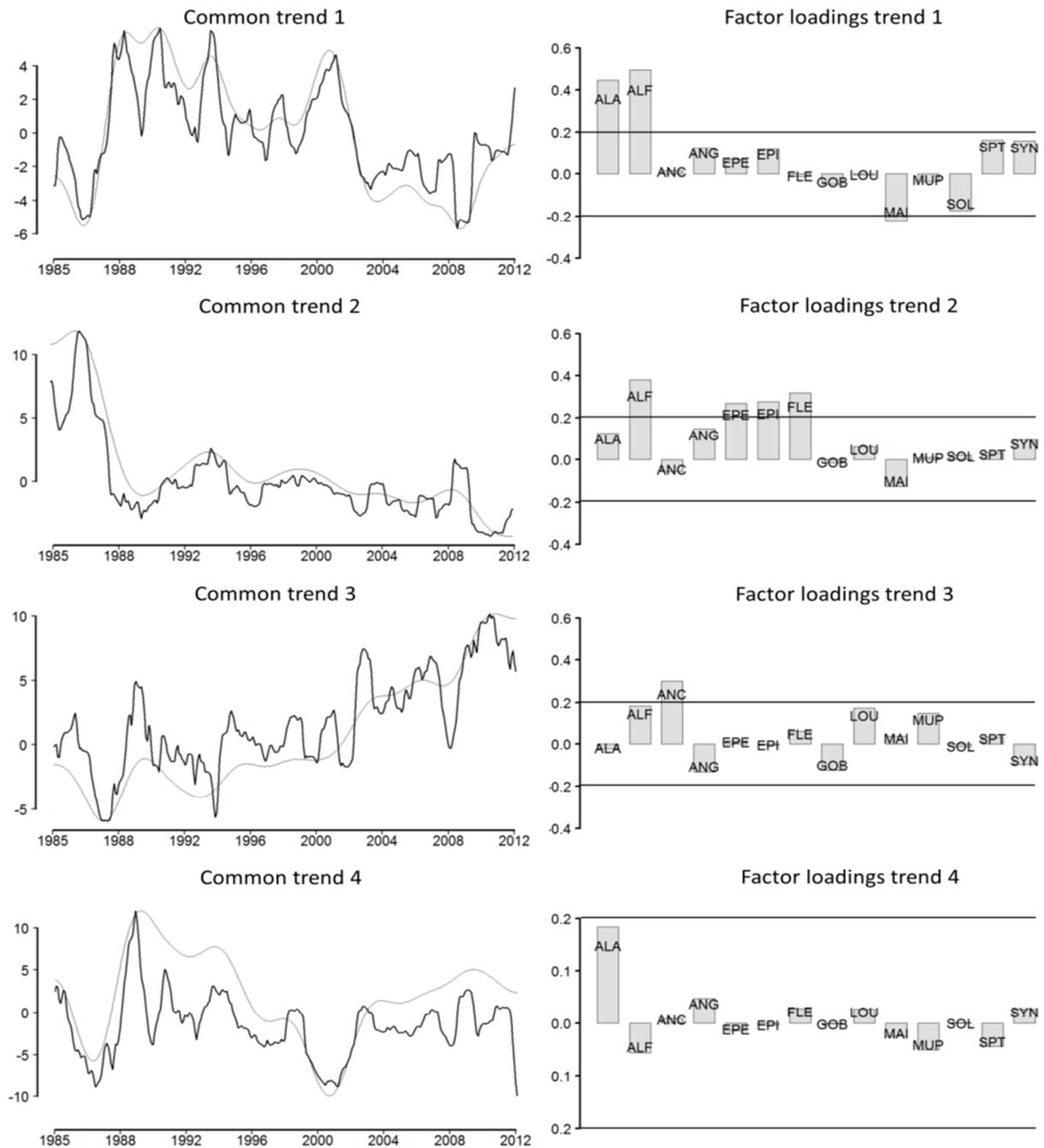


Figure III-3 : Résultats de l'Analyse Factorielle Dynamique effectuée sur les séries chronologiques d'abondances des quatorze principales espèces de poissons de l'estuaire de la Gironde. À gauche : Quatre tendances communes se dégageant des séries initiales (Common trend 1 à 4), à droite ; sont présentées des valeurs des « Factor loadings » de chaque espèce. ALA : *Alosa alosa*, ALF : *Alosa fallax*, ANC : *Engraulis encrasicolus*, ANG : *Anguilla anguilla*, EPE : *Osmerus eperlanus*, EPI : *Gasterosteus aculeatus*, FLE : *Platichthys flesus*, GOB : *Pomatoschistus sp.*, MAI : *Agyrosomus regius*, MUP : *Liza ramada*, SOL : *Solea solea*, SPT : *Sprattus sprattus*, SYN : *Syngnathus rostellatus*. Les courbes grises représentent les courbes de lissage par moyenne mobile des tendances communes.

Le second point différenciant la DFA de l'ACP est le fait que l'on puisse intégrer à cette analyse des variables explicatives à la construction des tendances communes. Celles-ci sont implémentées en ajoutant une matrice D , $N \times L$, et x_t représentent les valeurs des variables explicatives L au temps t .

$$y_t = Z \alpha_t + D x_t + \epsilon_t$$

Le dernier point de différence se fait dans la détermination du nombre pertinent de tendances communes à prendre en compte. Même s'il existe des outils tels que « l'ébouillissement des valeurs propres des composantes principales » le choix du nombre de composantes principales à prendre en considération en ACP revêt un aspect relativement arbitraire (Jolliffe 2002). La DFA guide ce choix, en associant à chaque combinaison de tendances communes M , un critère, celui de l'AIC (Akaike's Information Criterion; Akaike 1973) qui mesure le poids du compromis entre le nombre de tendances communes et la complexité du modèle.

Notons néanmoins qu'à cette méthode séduisante subsiste un défaut majeur, celui de son application technique. Le temps de calcul est en effet très élevé et limite fortement son utilisation.

À titre d'exemple, les résultats obtenus Figure III-3 sont issus d'une combinaison d'itération ayant duré presque 30 heures chacune. Les essais/erreurs (permis par l'ACP et d'autres techniques moins gourmandes en temps de calcul) sont donc très limités dans ce contexte. Ce dernier élément explique pour partie le choix que nous avons fait de ne pas poursuivre le travail exploratoire entrepris et justifie donc le manque d'aboutissement certain de ces résultats.

Nous avons appliqué l'Analyse Factorielle Dynamique, aux quatorze séries chronologiques, d'abondances des principales espèces de poissons de l'estuaire. Après plusieurs tests (non présentés), il apparaît que le modèle retenu avec le plus faible AIC soit celui sans variables explicatives (des variables hydroclimatiques ont été testées : températures, salinité, débit, O_2 , précipitation, vitesse et direction du vent). Nous attirons l'attention du lecteur spécifiquement sur ce dernier point qui ne signifie pas que l'environnement n'a pas d'influence sur la dynamique temporelle des espèces. Il se peut (1) que l'on n'ait pas assez bien décrit l'environnement à travers les variables testées et/ou que (2) la part de variation expliquée par l'environnement, au moins directement, est difficilement déconvoluable des dynamiques intrinsèques des différentes espèces. Quatre tendances communes se dégagent des quatorze séries (Figure III-3 colonne de gauche) et les espèces associées à chacune d'elles sont présentées (Figure III-3 colonne de droite).

Quatre trajectoires d'évolutions se dégagent dans l'ensemble que l'on a défini comme la communauté ichthyologique de l'estuaire. La première de ces trajectoires temporelles, illustrée par la tendance commune, décrit un niveau d'abondance élevé pour les deux espèces d'Aloses entre 1988 et 2002 par

rapport au celles des périodes 1858-1988 et 2003-2012. Les abondances de Maigre et de Soles, empruntent la trajectoire inverse à savoir, une abondance plus faible entre 1988 et 2003 que pour le reste de la série. Le Sprat et le Syngnathe adoptent la même trajectoire temporelle que celle décrite pour les Aloses, mais ils sont moins bien représentés par cette tendance (tendance où ils sont néanmoins le mieux représentés). La deuxième trajectoire, caractérise la chute des abondances des migrateurs amphihalins évoquée dans les chapitres introductifs. Celle-ci est nette et brutale entre 1987 et 1988, elle concerne l'Alose feinte (*Alosa fallax*), l'Éperlan, l'Épinoche et le Flet et dans une moindre mesure l'Alose vraie et l'Anguille. Un bruit de fond d'augmentation d'abondance de l'Anchois (et du Maigre) est confirmé par la troisième trajectoire qui résume quasi exclusivement l'augmentation tendancielle de l'Anchois dans l'estuaire depuis 1985. Le Bar et le Mulet empruntent cette même trajectoire, mais dans une moindre importance.

La quatrième et dernière trajectoire d'évolution temporelle ne représente que très mal les espèces (hormis l'Alose vraie). Nous l'interprétons ici comme une évolution en trois phases de l'ensemble des espèces, qui s'ajoute comme un bruit de fond aux trajectoires plus spécifiques que nous venons de voir. Ces trois phases sont définies entre 1985 et 1988/89, 1989-2002 et 2003-2012. Nous voyons ici que sans contraindre les séries chronologiques dans une démarche de CAH, nous retrouvons les mêmes périodes que celles définies par la détection des shifts, et ce, sur la plupart des séries individuelles des espèces composant la communauté. A minima, comme un bruit de fond pour certaine espèces, cette évolution par phase, est pour d'autres (Aloses), un réel élément structurant.

Nous avons voulu aller plus loin dans l'exploration de ces trajectoires d'évolutions temporelles spécifiques. Nous voulions évaluer la possibilité de détecter les shifts précédemment montrés et remis en avant dans ce dernier paragraphe, dans les séries chronologiques de chaque espèce.

III.4.2. TRAJECTOIRES INDIVIDUELLES DES ESPECES

Nous étudierons dans ce paragraphe les évolutions temporelles à l'échelle spécifique. L'objectif est de rechercher la présence de ruptures abruptes, telles qu'abordées précédemment, dans les trajectoires de chacune des espèces présentées dans la Figure III-4. Nous avons pour cela utilisé la méthode STARS (Rodionov 2004) sur les séries de données annuelles d'abondances (Figure III-4) des espèces suivies jusqu'à présent. Le seuil de significativité α a été choisi égale à 5% et le l égal à 5 ans. Trois grands éléments émanent de ce travail exploratoire (Figure III-5). Nous observons tout d'abord que les shifts précédemment évoqués dans l'étude à l'échelle de la communauté se retrouvent dans la plupart

des trajectoires individuelles. À cette échelle, les résultats sont moins contrastés et plus spécifiques. Le (ou les) shift(s) observé(s) en fin de série (2010, 2012) dans la structure de la communauté (définis comme ceux ou celui ayant la plus grande magnitude) confirme(nt) son / leurs importance(s) en se retrouvant dans onze trajectoires spécifiques. Enfin la période 1989- 2000 s'illustre, pour nombre d'espèces, comme une période présentant de nombreux basculements, notamment autour de 1992 et 1997, mais d'une magnitude plus faible dans la majorité des cas (Figure III-5). D'autres études seraient nécessaires pour discuter de la stabilité de cette période, déjà décrite comme celle d'une possible transition.

La détection de ces shifts de plus ou moins grande importance questionne la propension de cette méthode à détecter systématiquement un ou plusieurs shifts. Une analyse de sensibilité des paramètres α et l serait nécessaire pour donner des éléments de réponse à cette question. Toutefois l'application d'une méthode différente, en parallèle de cette dernière, donne une assise robuste à ces résultats. De plus, les séries chronologiques des espèces nous donnent également quelques éléments descriptifs supplémentaires allant dans le même sens (Figure III-4). Ces éléments, qualitatifs et issus d'une simple analyse visuelle des graphiques, confirme dans certains cas l'évolution temporelle par phase des espèces. L'évolution d'*Alosa alosa* ou en celle de *Sprattus sprattus* semble, en effet, admettre des « états stables » délimités relativement bien par les shifts trouvés par les deux précédentes méthodes. D'autres espèces comme *Engraulis encrasicolus* admettent une évolution qui semble beaucoup plus linéaire.

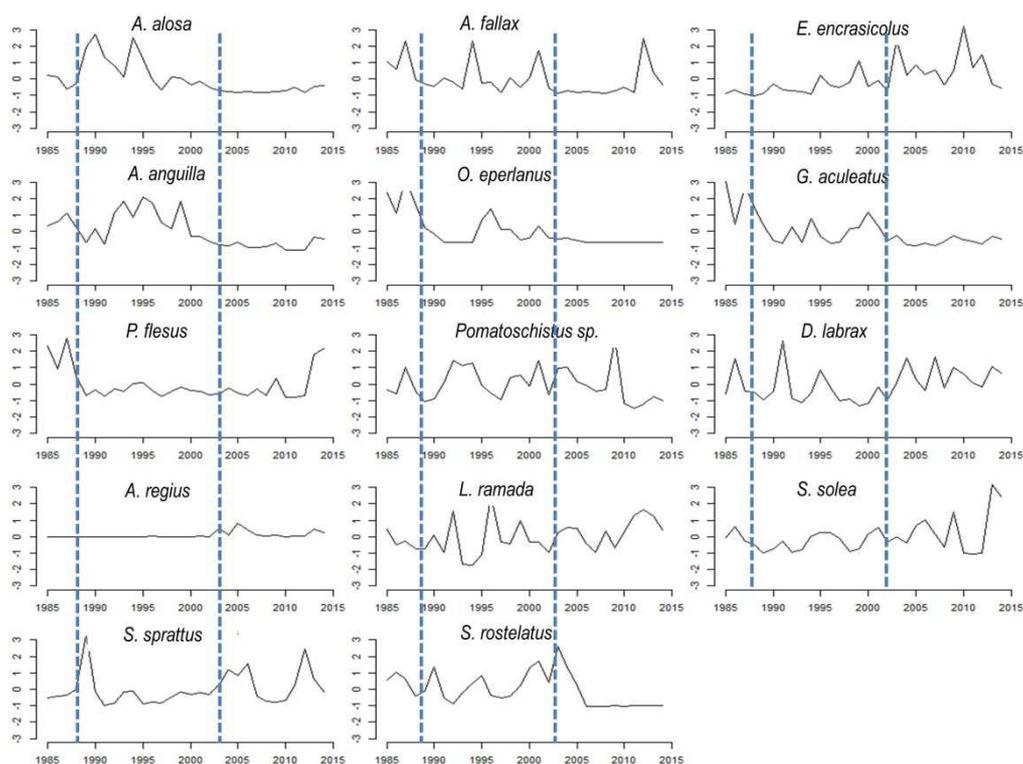


Figure III-4 : Séries chronologiques des abondances, annuelles standardisées, des espèces les plus fréquentes dans l'estuaire de la Gironde de 1985 à 2012. Les lignes verticales en pointillés bleus marquent les shifts détectés dans le paragraphe III.3

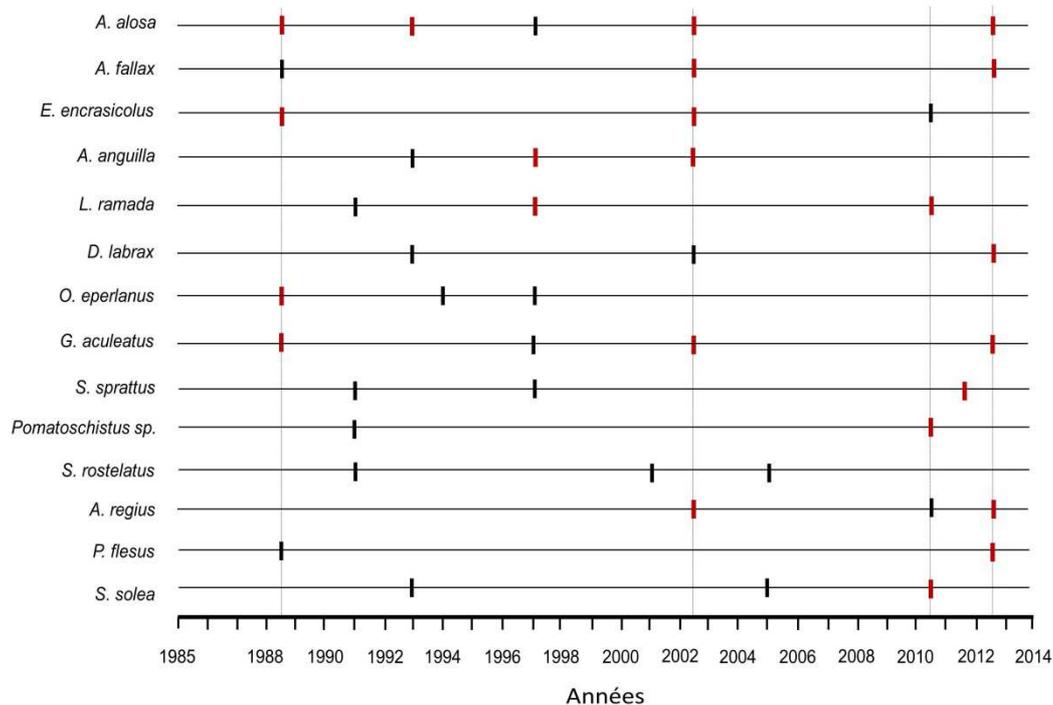


Figure III-5 : Résultats de la méthode STARS appliquée aux séries chronologiques des abondances des espèces les plus fréquentes dans l'estuaire de la Gironde de 1985 à 2014. Les barres verticales symbolisent les différents shifts détectés : les rouges ceux de forte magnitude et les noirs de faible importance. Les lignes verticales grises marquent les shifts détectés dans le § III.3.

III.5. CONCLUSION

Ce chapitre a permis de confirmer les ruptures abruptes dans l'évolution temporelle de la communauté précédemment montrées (Chaalali et al. 2013a), aux niveaux des espèces et de la communauté. Ces derniers, identifiés pour des années différentes, mais proches (1988 contre 1987, 2002 contre 2000) sont considérés comme écologiquement les mêmes en relation avec la taille de la chronique de données utilisée.

Deux shifts ont également été détectés dans la partie de série chronologique que ne pouvait considérer le travail de Chaalali et al. (2013). Un premier survenant en 2010 suivit d'un second en 2013. L'hypothèse forte de leur existence s'appuie sur la double analyse des shifts à l'échelle de la communauté et des espèces. L'analyse des tendances communes aux séries va également dans ce sens. En revanche, trancher la question de la présence d'un ou deux shifts successifs avec si peu d'écart n'est pas réaliste avec le peu de recul que nous offre la série étudiée.

Les différences de fonctionnement dans les périodes inter-shifts, « associées » à la théorie des « regime shifts » sont confirmées dans l'estuaire de la Gironde. Bien que le proxy de la communauté ichthyologique puisse gommer ou biaiser notre vision des différences fonctionnelles, nous estimons que les relations poissons/environnement (considérées comme une propriété émergente du fonctionnement écologique), ont suffisamment changées pour faire l'hypothèse forte de changements fonctionnels profonds dans l'ensemble de l'écosystème de l'estuaire de la Gironde.

Ces résultats mettent en avant un faisceau d'indices nous permettant de dire que l'estuaire de la Gironde serait soumis à un ou deux « regime shifts » (au sens de Scheffer et al. (2001) et de Young et al. (2008)). Sans prendre en compte le ou les derniers shifts de 2010/2012 que nous avons discuté, deux hypothèses peuvent être avancées à l'issue de l'étude des trajectoires temporelles. La première, est celle de l'occurrence de deux « regimes shifts » faisant passer successivement l'écosystème d'un état de dynamique stable considéré dans la période 1985-1988 à un autre de 1989 à 2002 puis un troisième jusqu'en 2010 (ou plus). Cette hypothèse 1 (Figure III-6), s'appuie

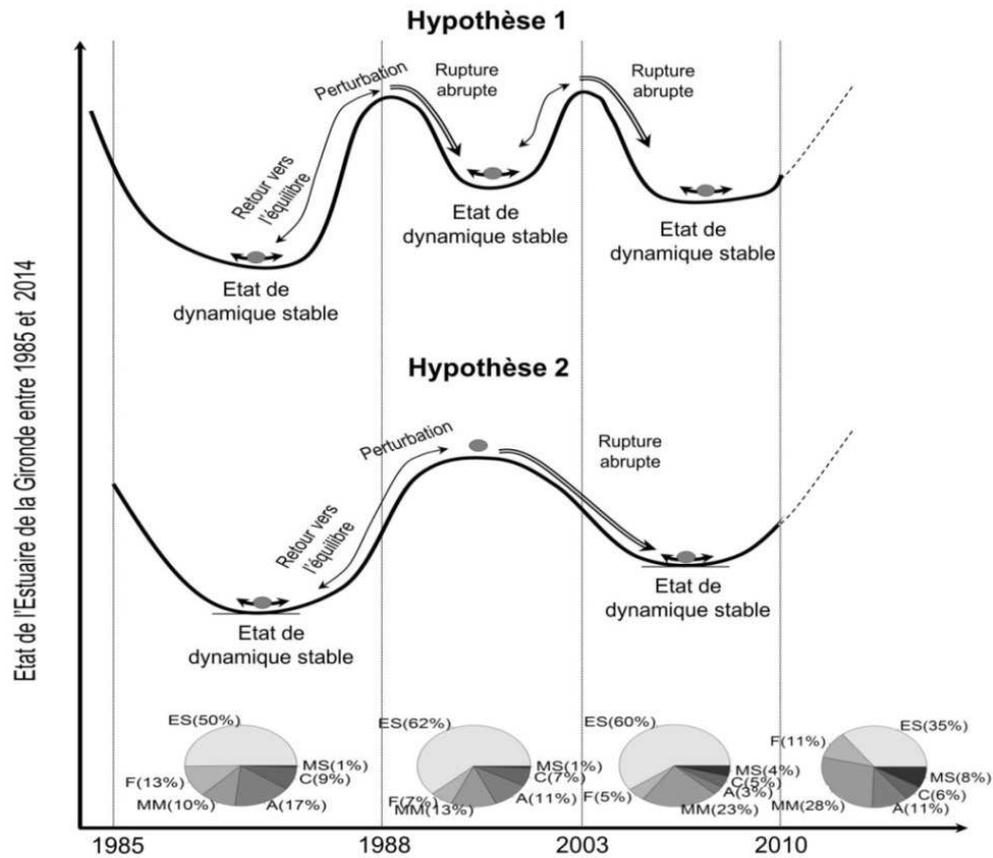


Figure III-6 : Synthèse des hypothèses discutées sur l'existence de régimes shifts dans l'évolution temporelle de l'estuaire de la Gironde. Figure adaptée de la « Landscape metaphor for stability and regime shift » (Tett et al. 2013). Pour chacune des périodes, la composition de la communauté ichthyologique est donnée. Les espèces sont groupées par guildes fonctionnelles Elliot et al. 2007 et repris par Franco et al. 2008 : ES : espèces estuariennes, F : espèces d'eau douce, MM : juvéniles marins, A : amphihalins anadromes, C : amphihalins catadromes, MS : espèces marines opportunistes

sur la différenciation de trois fonctionnements ces trente dernières années. La deuxième hypothèse, que nous privilégions aujourd'hui, est celle de l'occurrence d'un unique « regime shift » dans l'estuaire de la Gironde (Figure III-6), s'appuie sur plusieurs éléments (donnés ici sans ordre d'importance). Le premier est l'observation d'un processus de marinisation particulièrement intense durant la période 1989-2002 (David et al. 2007, Chaalali et al. 2013a) que nous considérons comme une perturbation possible du système.

À l'observation de cette perturbation relativement linéaire s'ajoute le fait que les variables environnementales pilotant la communauté ichtyologique durant cette période apparaissent comme un mélange des variables pilotant les périodes adjacentes. Enfin, l'observation d'une multitude de shifts de faible magnitude dans les séries chronologiques spécifiques durant cette période se présente comme un indice supplémentaire d'instabilité de cette période 1989-2002. Nous considérons donc en nous appuyant sur ce faisceau d'indices que la période 2 est une transition de l'écosystème entre deux états de dynamique plus stable. Nous assumons donc le choix de privilégier cette hypothèse deux, tout en gardant à l'esprit la nécessité d'explorations supplémentaires pour la corroborer.

L'étude des changements fonctionnels dans les périodes intershifts, entamée dans ce chapitre, doit donc se poursuivre. À cette approche, étudiant les trajectoires fonctionnelles sur le long terme, peuvent s'ajouter des approches à plus court terme. La caractérisation des trajectoires fonctionnelles saisonnières à l'échelle pluri-annuelle ainsi que la modélisation de l'ensemble des interactions du réseau trophique sont des possibilités que nous avons choisi d'étudier. Elles feront respectivement l'objet du chapitre suivant et du chapitre V.

CHAPITRE 4 : LA VARIABILITÉ SAISONNIÈRE DES ESPÈCES DANS L'ESTUAIRE

IV. CHAPITRE 4 : LA VARIABILITE SAISONNIERE DES ESPECES DANS L'ESTUAIRE

IV.1. CHANGEMENTS PHENOLOGIQUES ET IMPLICATIONS TROPHIQUES DANS L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE

Afin de compléter et d'apporter un regard nouveau sur les trajectoires fonctionnelles de l'estuaire, nous nous sommes intéressés, dans ce chapitre, à l'évolution du fonctionnement saisonnier de l'écosystème. Notons que nous avons considéré l'évolution interannuelle des trajectoires saisonnières dans le contexte d'évolution non linéaire que nous avons présenté précédemment.

Cette étude s'inscrit dans un contexte mondial dans lequel une multitude de modifications phénologiques ont été montrées dans de nombreux écosystèmes (Hughes 2000, Parmesan 2006). Ces dernières étant à même de modifier les interactions interspécifiques saisonnières sont souvent à l'origine de changements fonctionnels dans les écosystèmes (Visser et al. 1998, Walther et al. 2002, Edwards & Richardson 2004, Visser & Both 2005).

Localement, nous avons d'ores et déjà évoqué des modifications phénologiques dans la communauté zooplanctonique de l'estuaire de la Gironde (David et al. 2005) auxquelles s'ajoutent des observations empiriques des patrons de distribution saisonniers de certains poissons planctonophages, tels que l'anchois (Girardin et al. 2005).

L'objectif premier a donc été de proposer un formalisme rigoureux pour mettre en évidence de possibles modifications saisonnières de migrations et/ou d'occupation de l'estuaire, par les principales espèces des communautés ichtyologiques et zooplanctoniques. Dans un second temps nous avons caractérisé les modifications. Nous sommes enfin intéressés aux conséquences de ces modifications temporelles sur la synchronisation des proies et des prédateurs. L'hypothèse sous-jacente au travail présenté dans ce chapitre considère que la modification de cette synchronisation entre proies et prédateurs est à même de modifier la pérennité de leurs interactions et, par conséquent, celle du fonctionnement de l'écosystème (hypothèse de Match / Mismatch, Cushing 1990, chapitre II).

Ce travail a été réalisé grâce à l'utilisation d'un modèle hiérarchique bayésien avec processus markovien pour (i) caractériser la forme et la temporalité des cycles phénologiques de chaque espèce entre les périodes intershifts définies dans le chapitre précédent (Figure IV-1 a) et (ii) étudier les

impacts de possibles changements phénologiques sur le recouvrement temporel des proies et des prédateurs (proxy de l'intensité de leurs interactions, Figure IV-1 b).

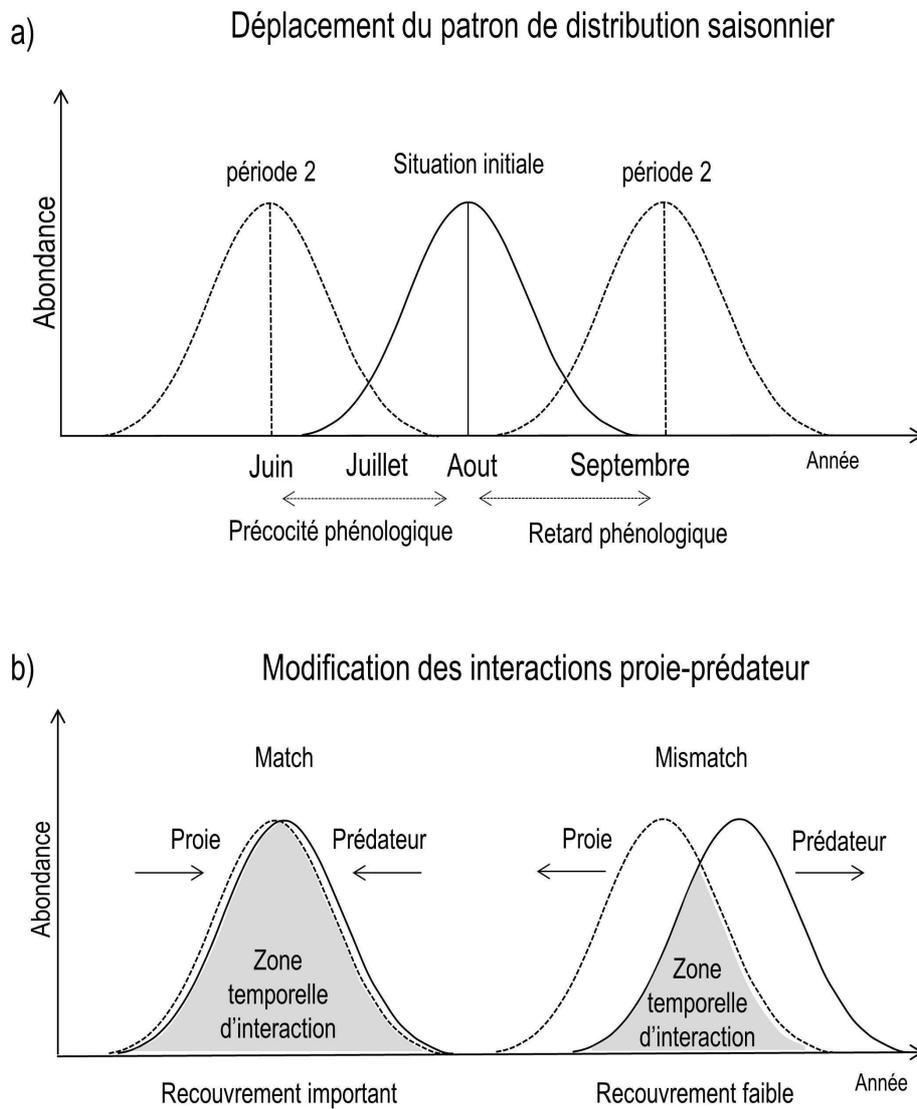


Figure IV-1 : « Match-Mismatch Hypothesis » appliquée à l'évolution de la phénologie des poissons dans l'estuaire de la Gironde. a) illustration des cas théoriques de précocité et de retard d'un cycle saisonnier. b) Conséquence du décalage temporel des cycles saisonniers dans les interactions trophiques proies/prédateurs

IV.2. PHENOLOGICAL MISMATCH IN ESTUARINE PELAGIC FOOD WEB

Toward a phenological mismatch in estuarine pelagic food web?

Xavier Chevillot ^{1*}, Hilaire Drouineau^{1&}, Patrick Lambert^{1&}, Benoit Sautour ^{2&}, Jérémy Lobry ^{1&}

⁽¹⁾Irstea, UR EABX, Cestas, FRANCE

⁽²⁾ Université de Bordeaux, UMR CNRS 5805 EPOC – OASU, Station Marine d'Arcachon, Arcachon, France

Soumise dans la revue Plos One

Key words: “Estuary”, “Fish”, “Zooplankton”, “phenology”, “earlier occurrence”, “Ecosystem shift”, “Mismatch”, “Trophic interactions”, “Climate change”, “seasonal pattern”.

IV.2.1. ABSTRACT

Alterations of species phenology caused by human-induced climate change are now unquestionable. Until now, most studies have reported earlier occurrence of life cycle events as a major phenological response. Desynchronizations of biotic interactions are assumed to have deep consequences on ecosystems functioning. The timing and the mistiming of predator-prey relationships were formalized by the Match-Mismatch Hypothesis (MMH). Coastal environments, especially temperate ones, are considered vulnerable to mismatch risk and some of their consequences have been already documented. Temporal synchronicity between juvenile fish and zooplankton are of major ecological interest, especially in estuarine ecosystems, since they are major nursery grounds for many juveniles of commercial fish species. Numerous changes in biodiversity occurred in the Gironde estuary (SW France) during the last three decades. This ecosystem has experienced two Abrupt Ecosystem Shifts (AES), which defined three different intershift periods. The main aim of this study was to depict modifications in fish and zooplankton phenology between inter-shift periods and to discuss the potential effects of the resulting mismatches at community scale. A flexible Bayesian method was used to estimate and compare yearly patterns of species occurrence in the estuary between the three pre-defined periods. Results highlighted both (1) an earlier peak of zooplanktonic production and entrance /DisplayText><record><rec-number>773</rec-number><foreign-keys><key app="EN" db-id="srp0x0rfifaz9pedzvjsx9xhal changes led to changes in temporal overlap of fish juveniles and zooplanktonic prey co-occurrence in the estuary. This situation questions the efficiency - and even the viability – of nursery functions of this system for fish, including marine species. As the Gironde estuary, because its size is one of the most important nursery grounds of the Bay of Biscay, this could have implication for coastal fisheries in this area.

IV.2.2. INTRODUCTION

Over the last few decades, several authors have observed the ongoing biological effects of climate change (Vitousek et al. 1997, Walther et al. 2002, Parmesan & Yohe 2003, Parmesan 2006, IPCC 2007, Beaugrand et al. 2008) that impacted habitats and species and shaped the structure of ecological communities and the overall functioning of ecosystems (Holbrook et al. 1997, Leakey & Lewin 1997, Beaugrand et al. 2008, Luczak et al. 2012, Chevillot et al. 2016)

Among those impacts, alterations of species phenology are assumed to have major consequences on ecosystems (Hughes 2000, Parmesan 2006). Phenology is defined as the timing of recurring (seasonal) animal and vegetal life cycle processes (Walther et al. 2002). Species exhibit seasonal biological and ecological processes, such as spawning, migrations, bud break, growth and flowering, in response to the seasonal variation of their environment (see Visser & Both 2005 for a review). This synchronization has crucial importance for individuals' fitness because of the generally limited suitable environment window (Martin 1987). However, most of these phenological events at species scale are particularly sensitive to climate change (Parmesan 2006, Thackeray 2012, Ohlberger et al. 2014, Vadadi-Fülöp & Hufnagel 2014). Indeed most animals are ectothermic and are driven by the environmental temperature. An increase in temperature thus accelerates their metabolism. Consequently, until now, most studies have reported earlier occurrence of life cycle events as a response to climate change/warming (Visser et al. 1998, Stenseth & Mysterud 2002, Walther et al. 2002, Edwards & Richardson 2004) either because of earlier favorable environmental conditions (see exemple of producers in Visser et al. 2006, Liu et al. 2011) or because of phenological modifications in preys or predators dynamics (Charmantier et al. 2008). The timing or, more specifically, the mistiming of species' life cycle events can have various implications at community, assemblage, and multi-species scales. Indeed, the interactions between predators and prey at different levels within a food web depend on spatial overlap and temporal synchrony. An increase in time-lag between predator and prey can lead to so-called mismatches (Match-mismatch Hypothesis (MMH); (Cushing 1969)). One notable example is provided by Visser (Visser et al. 1998) who reported a mismatch between oak (*Quercus robur*), moth (*Opheroptera brumata*) and great tit (*Parus major*) in Netherlands. Great tit feed their nestlings with *Opheroptera brumata* caterpillars, which are only available during a relatively short period in spring (period of oak production). In this example, precocious budding of oak trees led to the peak abundance of caterpillars occurring much earlier, thus causing a mismatch with the great tit which population thus declined. However, in some other areas, great tit was able to adapt to this mismatch through phenotypic plasticity (Charmantier et al. 2008) and to maintain its population. Philippart (Philippart et al. 2003) showed the same type of consequences on marine species with a mismatch between phytoplankton, bivalve

(*Macoma balthica*) and shrimp (*Crangon crangon*) predation. Coastal environments, especially temperate ones, are considered among the most vulnerable to climate change pressure and mismatch risk (Edwards & Richardson 2004). Because estuarine ecosystems are important nursery grounds for many fish juveniles, the question of potential match-mismatch induced by climate change, between fishes (predators) and plankton production (preys) is crucial. Indeed, recruitment at higher trophic levels is sensitive both to the degree of synchronization with pulsed zooplanktonic production (Hjort 1914, Cushing 1990) and the number of recruits becoming mature and joining fishing stocks. And, for most species, this is partly dependent on an estuarine growth phase (Quinn 1991, Beck et al. 2001, Elliott & Hemingway 2002, Le Pape et al. 2003b). Ottersen (Ottersen et al. 2001), Durant (Durant et al. 2005, Durant et al. 2007) and Beaugrand (Beaugrand et al. 2004) explored the impacts of phenological mismatch on fish-plankton interactions in coastal areas. Other authors have focused on phenological modifications in estuaries, using a monospecific approach: for example the larval herring (*Clupea harengus*) in the St Lawrence estuary (Fortier & Gagne 1990) or the Striped Bass (*Morone saxatilis*) spawning phenology in the Chesapeake Bay (Peer & Miller 2014). David (David et al. 2005) and Selleslagh (Selleslagh et al. 2012b) have respectively described the seasonal life-cycle of the main zooplankton and fish species in the Gironde estuary. To our knowledge, no study has yet combined phenological species evolution with an analysis of its implications in an estuarine context. The Gironde estuary is one of the largest macro-tidal estuaries in Western Europe (Lobry et al. 2003), as well as being one of the main nursery area for marine juveniles from the Bay of Biscay (Le Pape et al. 2003b). It is also an important migratory corridor for various diadromous fish species (*Alosa alosa*, *Anguilla anguilla*, *Alosa fallax*, *Salmo salar*, *Acipenser sturio*, *Petromyzon marinus*, *Lampetra fluviatilis*...). Significant modifications of ecosystem structure and functioning have been observed as a consequence of global changes (Pronier & Rochard 1998, David et al. 2005, David et al. 2007, Nicolas et al. 2010, Béguer et al. 2012). Pasquaud (Pasquaud et al. 2012) also highlighted significant changes in the structure and dynamics of assemblages of small pelagic fish (anchovy, sprat, and shad) in the middle part of the estuary. Chaalali (Chaalali et al. 2013a), implementing a multivariate approach of time series evolution (Principal Component Analysis), described 2 Abrupt Ecosystem Shifts between 1979 and 2009 (circa 1987 and 2001), in relation with hydro-climatic parameters. Chevillot (Chevillot et al. 2016), who focused on the fish component, implemented both a multivariate and STARS (Rodionov 2004) approach on a 1985-2014 time series, specified these shift circa 1988 and 2002 and defined 3 inter-shift periods with significant differences in ecological dynamics and functioning.

In this context, our article aims to depict phenological modifications between these inter-shift periods in fish and zooplankton species (copepods and mysids being one of the main trophic resources of fishes in the Gironde estuary; (Lobry et al. 2008)) and to assess the potential resulting mismatches at community

scale. We focused on the 1985-2010 time series. Phenological evolutions of considered species are analyzed by tracking changes in yearly patterns of presence in long-term scientific surveys estimated using a Bayesian hierarchical model with hidden Markov process. Traditional phenological indicators were computed in this Bayesian context to characterize these changes. This study focuses specifically on changes in the co-occurrence of predator-prey couples in the estuarine area, as well as discussing the implications of those changes and potential mismatch for food web dynamics.

IV.2.3. *MATERIALS AND METHODS*

Study area

The Gironde estuary (45° 20'N, 0°45'W, central point; Fig 1) is 70 km long, from the mouth (Royan, Fig. 1) to the confluence of the Garonne and Dordogne Rivers (Bec d'Ambès). This macro-tidal estuary is highly turbid. The concentrations of suspended particulate matter (SPM) are often higher than 500 mg l⁻¹ (Allen et al. 1980, Sottolichio et al. 2011). The mean freshwater discharge is around 953m³ s⁻¹ (1960 to 2005; (Girardin et al. 2005)). The main biological compartments (especially fish and zooplankton) and environmental parameters of the Gironde estuary are regularly sampled since 1979, especially in the poly-mesohaline zone of the Gironde estuary.

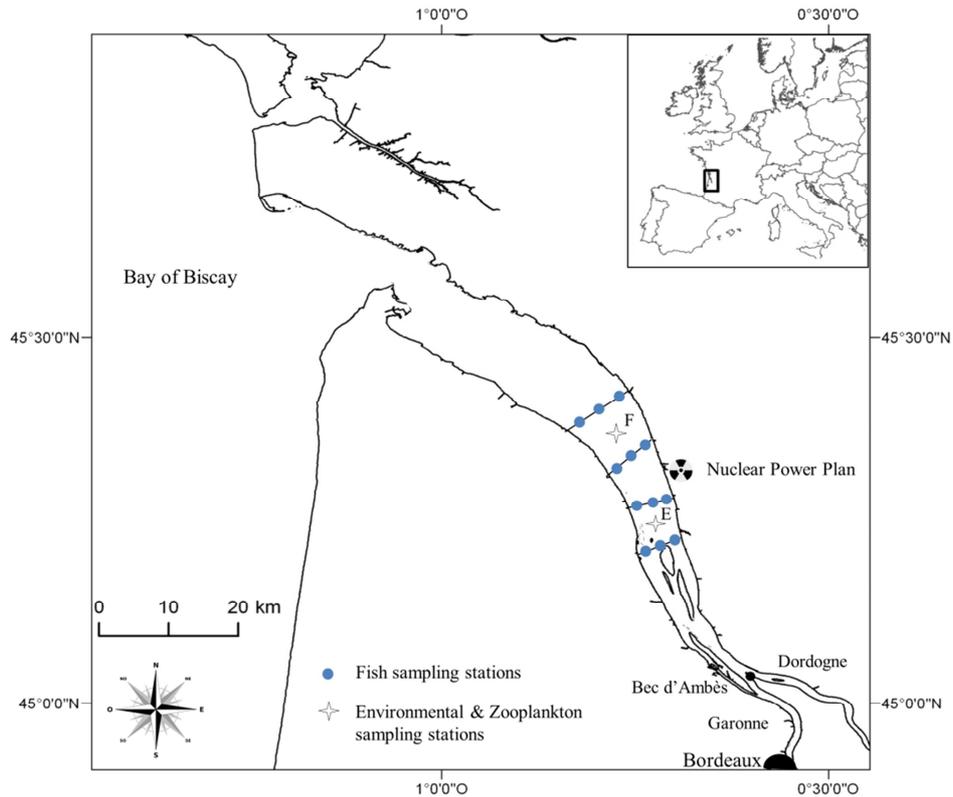


Fig 1: Map of the study area: The samplings are executed in the middle part of the Gironde estuary.

Data

Hydro-climatic data

Daily estuary water discharge data were provided by the Bordeaux Port Authority (Bordeaux Port Atlantique). Air temperature data were provided by the Météo France Center of Mérignac (data collected at the Pauillac meteorological station; middle estuary). These local air temperatures daily measured from 1985 to 2010 combine effects of large-scale process and local variations.

Physico-chemical data were provided by ecological monitoring programs of estuarine water masses, performed both for the Blayais nuclear power plant ecological survey and the SOMLIT monitoring program (Service d'Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS, <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr>, see in (Goberville et al. 2010, Savoye et al. 2012). Water samples were collected monthly from March to November (at 1 m below the water surface and 1 m above the bottom, at 3 h intervals during the tidal cycle) in two sampling stations (E and F; Fig 1) to measure salinity. These three hydro-climatic parameters (estuary water discharge, temperature and salinity) are supposed to be important

environmental cues triggering yearly phenological patterns of species (David et al. 2005, Selleslagh & Amara 2008, Pasquaud et al. 2012, Selleslagh et al. 2012b).

Recent developments

Over the [1985-2010] period covered by our study, Chaalali et al. (2013a) previously showed long term trend on the three hydro-climatic variables presented above. They observed a significant increase in air temperature and salinity associated to a decrease in river flow. In the same time, these variables exhibited seasonal modifications (Fig 2). The long term trend observed (Chaalali et al. 2013a) on the concerned variables are especially observed on their seasonal pattern during the spring months (defined here as months from March to May). Mean spring values of air temperature and salinity were higher after 1988 but mean spring values of the river flow was lower.

For these three hydro-climatic variables the spring season would appear to be the most impacted by climatic changes over the last three decades.

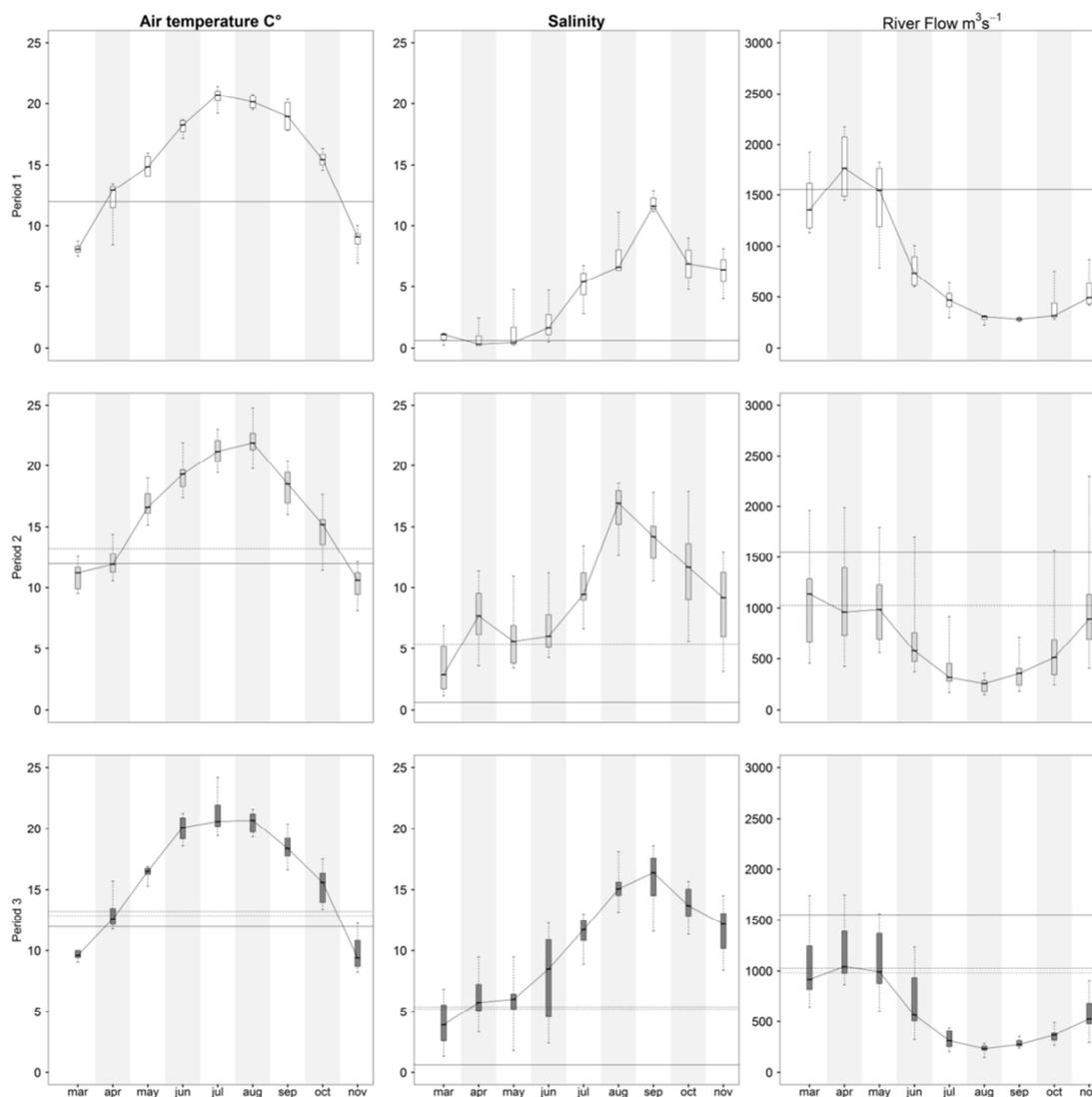


Fig 2: Seasonal changes of abiotic environment in the Gironde estuary between 1985 and 2010. The three columns correspond respectively to the mean seasonal pattern of the air temperature, salinity and river flow for each of the three periods considered in our study (period 1 : 1985 to 1988: white boxplot , period 2 : 1989 to 2002 light-gray boxplot and period 3 : 2003-2010 black-gray boxplot). The thick line of the boxplot presents the median, the box corresponds to the first and third quartile and the whiskers correspond to the 0.025 and 0.975 percentile. Horizontal dotted-line corresponded to the mean value of the “spring month” (March, April and May) for the period. The dotted-lines of mean values were reported on the plot of the next period.

Fish data

Fish data were collected by the ‘Transect’ surveys implemented by the French Institute for Research in Environmental Science and Technology (Irstea) since 1979 to monitor small fish species or juvenile stages of larger species and shrimps, around the Blayais nuclear power plant. Fish surveys were carried out on a monthly basis. The sampling sites were located along 4 transects (Fig 1). Each transect consists of 3 sites, one close to each bank and one on the middle axis of the estuary. At each site,

samples were taken simultaneously near the surface and near the bottom. Each sampling operation lasted five to seven minutes and was performed in the daytime, between the halfway stage of the flood tide and the high tide slack, with gear being towed against the current (see for instance (Lobry et al. 2006, Selleslagh et al. 2012b) for details of the protocol).

Zooplankton data

Zooplankton data were provided by the Blayais ecological monitoring program of the estuarine water bodies (see details in (David et al. 2005, Chaalali et al. 2013a, Chaalali et al. 2013b)). Samples were collected monthly from March to November since 1979 (at 1 m below the water surface and 1 m above the bottom, at 3 h intervals during the tidal cycle). Two sampling stations (E and F; Fig 1) are located in our study area.

Data pretreatment

Data for estuary water discharge, temperature and salinity were monthly averaged from 1985 to 2010. Fish densities from all sampling stations and depths were averaged out to obtain one mean value per month and per year. Only fish species that had a mean frequency of 2 % for the whole period were selected in this study (Table 1). We focused on data collected between 1985 and 2010. Before 1985, no analysis was possible due to the large quantity of missing data.

Studying phenology requires time-units, that must be consistent with ecological events. Therefore we choose to work with ecological years rather than calendar years. Consequently, for the species which are present in the estuary (maximum of presence) during spring and summer (all species except *Liza ramada* and *Anguilla Anguilla*), the year x corresponds to the months from March in year x to February in year x+1, while for species present in winter in the estuary (*Liza ramada* and *Anguilla Anguilla*), year x corresponds to months from July in the year x to June in year x+1.

Table 1: List of the fish species selected in the present study. The term ‘frequency’ corresponds to the frequency of occurrence in the sampling data (Lobry et al. 2003) between 1985 and 2014.

Species	Common name	Frequency(%)
<i>Alosa alosa</i>	Allis shad	9.5
<i>Alosa fallax</i>	Twaite shad	27.0
<i>Anguilla anguilla</i>	Eel	25.3
<i>Argyrosomus regius</i>	Meagre	3.0
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Seabass	27.5
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Anchovy	34.8
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Stickleback	21.2
<i>Liza ramada</i>	Mullet	45.5
<i>Osmerus eperlanus</i>	European smelt	13.44
<i>Platichthys flesus</i>	Flounder	4.4
<i>Pomatoschistus sp</i>	Goby	73.5
<i>Solea sp</i>	Sole	3.3
<i>Sprattus sprattus</i>	Sprat	19.9
<i>Syngnathus rostellatus</i>	Pipefish	39.8

Zooplankton data, taken from the two sampling stations from 1985 to 2010, were monthly averaged to include tidal and vertical variability (data after 2010 are not yet available). We selected the five principal species (regarding their abundance and fodder characteristic) of this zooplankton compartment: *Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa*, *Acartia tonsa*, *Neomysis integer* and *Mesopodopsis slabberi*.

Data analysis

Bayesian hierarchical models with hidden Markov process

We denote $A_s(y,m)$ the abundance observed for species s in year y and month m . The total abundance $A_s(y) = \sum_{m=1}^{12} A_s(y, m)$ corresponds to the total abundance observed in year y . A yearly pattern (S1 Fig. a) $P_s(y)$ is defined as:

$$P_s(y) = \left\{ \frac{A_s(y, 1)}{A_s(y)}, \dots, \frac{A_s(y, 12)}{A_s(y)} \right\}$$

i.e. the vector of proportions of the total abundance of species s that is observed each month of year y . By construction, the elements of $P_s(y)$ sum to one. If year y belongs to an inter-shift period j (defined as a set of successive years between ecological shifts: 1985-1988, 1989-2002, 2003-2010), $P_s(y)$ is assumed to follow a Dirichlet distribution around the average yearly pattern of j :

$$P_s(y) \sim \text{Dirichlet}(\lambda_s \cdot \{a_{s,j,1}, \dots, a_{s,j,12}\})$$

where $a_{s,j,m}$ is the species s average proportion in month m during period j . λ_s is often called Dirichlet concentration parameter (a value below 1 leads to sparse distributions while a value above 1 leads to dense distributions, i.e. closed to the average proportions).

For a given species s , a change between two average patterns from period $j1$ and $j2$ is assumed to be significant when there is at least one month m for which $a_{s,j1,m}$ $a_{s,j2,m}$ are significantly different (i.e. 95% credibility intervals do not overlap).

The model (S2 Fig.) aims to estimate those average yearly patterns $\{a_{s,j,1}, \dots, a_{s,j,12}\}$ of distribution of abundance for each species s (fish and zooplankton) at each defined periods j to detect significant modifications between periods.

We used flat priors for λ_s and $\{a_{s,j,1}, \dots, a_{s,j,12}\}$:

$$\lambda_s \sim Unif(0.3, 2000)$$

$$\{a_{s,j,1}, \dots, a_{s,j,12}\} \sim Dirichlet(\{1/12, \dots, 1/12\})$$

Monospecific phenological indicators

Five usual indicators used in the literature about phenology were calculated at each iteration of the model (see review in (Knudsen et al. 2007, Vadadi-Fülöp & Hufnagel 2014)). We first computed the central tendency ($T_{s,j}$) of each species s distribution during period j . It corresponds to the timing of the monthly peak of presence of the species in the Gironde estuary. It was computed using the month coordinate of the center of gravity of the area below graphs of yearly pattern:

$$T_{s,j} = \frac{\sum_{m=1}^{12} m \cdot a_{s,j,m}}{\sum_{i=1}^{12} a_{s,j,m}}$$

(1)

This index is sensitive to changes in the timing of the seasonal cycle (Colebrook 1979, Edwards & Richardson 2004). However, many coastal temperate ecosystems can exhibit two production peaks: one in spring and the other in autumn. The average yearly pattern over the whole dataset period (1985-2010) for each species was used to determine whether species were unimodal (with only one peak of presence in the year) or bimodal (exhibiting two peaks of presence during the year, generally in spring and summer/autumn). In the cases of unimodal species, the timing of the seasonal peak was calculated throughout the entire year, whereas for bimodal species, the timing of the seasonal peak was calculated separately for the first six months and the last six months of the year.

For each species s , we also calculated *Quantile 10_{s,j}* (respectively *Quantile 90_{s,j}*) which correspond to the date when 10% (respectively 90%) of total year abundance minimum is reached in period j according to the average pattern. *Quantile 10_{s,j}* are calculated in months and we used a linear

approximation between $a_{s,j,m}$ and $a_{s,j,m+1}$. They were defined in this study as respectively the “beginning” and the “end” of species occurrence in the estuary. Similarly, $Quantile\ 50_{s,j}$ correspond to middle time of the occurrence. $Quantile\ 50_{s,j}$ and $T_{s,j}$ are rather similar, however they can provide distinct signals when yearly distribution is asymmetric. Finally, using the average patterns, we also calculated the residence time ($Tr_{s,j}$) as the minimum number of months required to observe 90% of the occurrence in the estuary during the year.

For each indicator, a difference between two periods was assumed to be significant if corresponding 95% credibility intervals did not overlap (S3 Fig., synthesis in Table 2). 95 situations crossed a species with a phenological indicator. To extract from those an intelligible comparison of phenological situation between periods, we have chosen to summarize the informations into four situation of phenological evolution. The four situations were coded as following : “C”, “D”, “I”, and “V” and presented in a decision tree (Fig 3). The “C” corresponds to phenological precocity (for T and quantiles 10, 50 and 90, theoretical view Fig 4 a “precocity”) or a decrease in residence time and of overlap (theoretical view Fig 4 b “mismatch”) in the second period, the third period presenting or not a situation similar to the first period but different to the second period. The “D” corresponds to the inverse situation of phenological delay (for T and quantiles 10, 50 and 90, theoretical view Fig 4 a “delay”) or an increase in residence time and of overlap (theoretical view Fig 4 b “match”) in the second period, the third period presenting or not a situation similar to the first period but different to the second period . The “I” corresponds to phenological precocity (Fig 4 a) across-periods for T and quantiles 10, 50 and 90 or a decreased in residence time and of overlap (Fig 4 b “mismatch”). The “V” corresponds to phenological delay across-periods for T and quantiles 10, 50 and 90 (Fig 4) or an increase in residence time and of overlap (Fig 4 b “match”). The situations which doesn't present any phenological change were noted with “NS” (Not Significant changes).

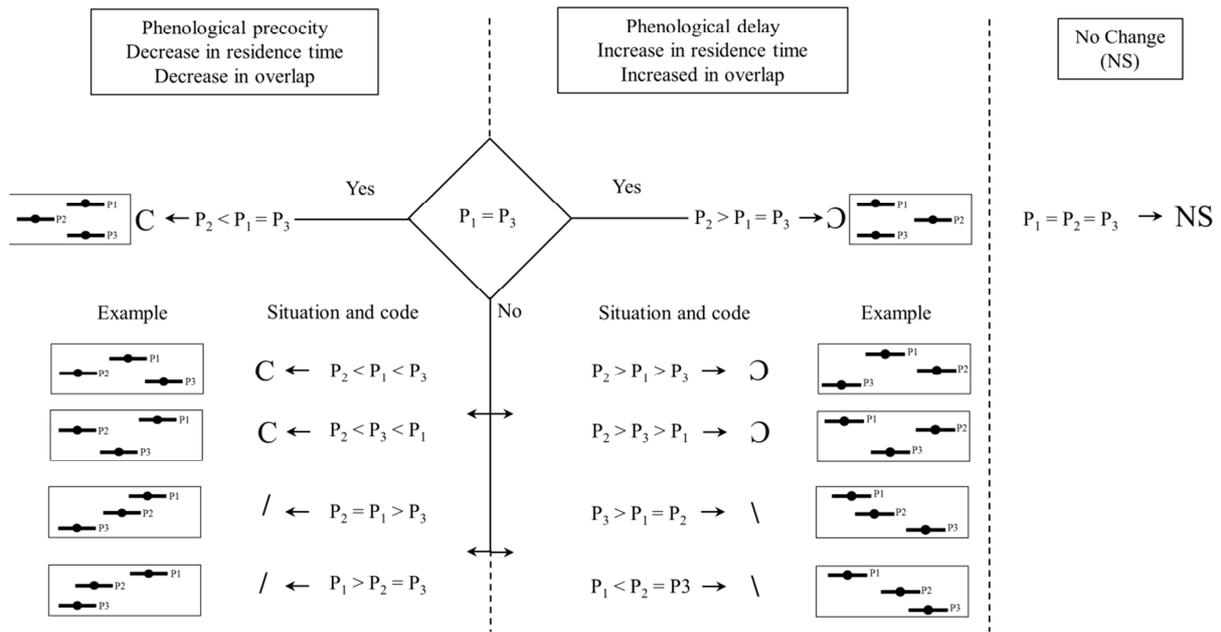


Fig 3: Decision tree: The different situations of phenological evolution between the three periods P1, P2, P3 are summarized into four situations [see text for details]. The decision tree presented each situation with its code and an example (referred to the Fig S3 and S4). Situations are grouped by their ecological issue “phenological precocity”, “phenological delay” and “no phenological changes” (No changes)

Multispecific phenological indicators

Literature documented 46 situations of predator/prey interactions (Lobry et al. 2008, Pasquaud et al. 2012, Selleslagh et al. 2015) between fish and zooplankton in the Gironde estuary. These interactions are defined as occurrence (Durant et al. 2005) between prey and predators for each period. The co-occurrence (overlap; Fig 4 and S4 Fig., synthesis in Table 3) $O_{j,s1,s2}$ of prey $s1$ and predator $s2$ during period j is defined as:

$$O_{j,s1,s2} = \sum_{m=1}^{12} \min(a_{s1,j,m}, a_{s2,j,m})$$

We assume that this indicator is a proxy of the potentiality of a trophic interaction between species $s1$ and $s2$.

The same symbols as for monospecific indicators were used to summarize the results (Fig 3).

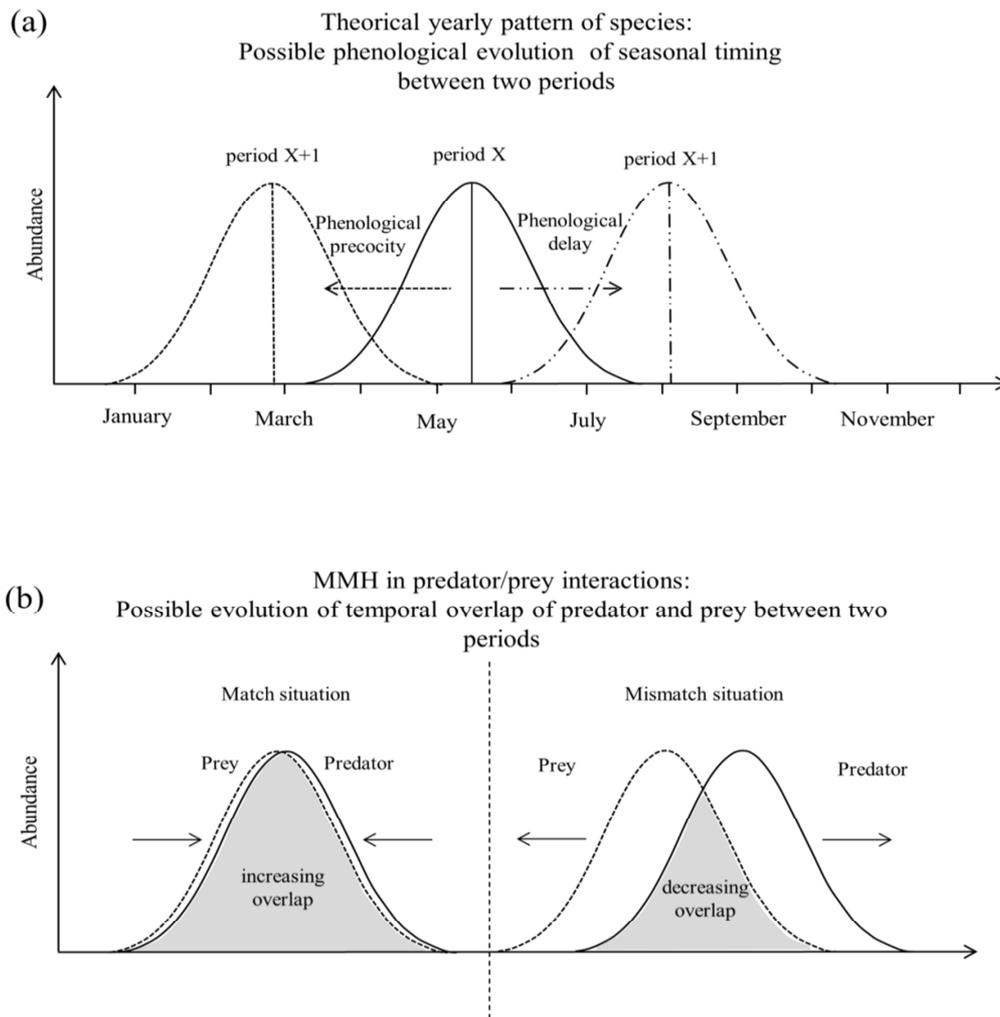


Fig 4: Theoretical evolution of yearly pattern and the trophic interaction between two theoretical temporal periods. (a) Possible evolution of yearly pattern between two periods. "Phenological precocity" corresponds to an advance of the seasonal pattern earlier in the year. "Phenological delay" corresponds to the lag of the seasonal pattern later in the year. (b) Match Mismatch Hypothesis (MMH); an increasing value of temporal overlap between predator and prey between two periods corresponds to a matching situation. A decreasing value of this overlap corresponds to a mismatching situation

Bayesian inference

The S2 Fig. presents the Jags code. All computations were performed within R software (R Development Core Team 2013). Bayesian posterior distributions were approximated via Monte Carlo–Markov chain methods through the open-source Jags software (Plummer 2003). R and jags interface was made using the library runjags (Denwood 2014). Three MCMC-independent chains were used. For each chain, the first 10,000 iterations were discarded. After this "burn-in" period, inferences were derived from a sample of $3 \times 50,000$ iterations. All the modeling results were evaluated by the Gelman–Rubin diagnostic ((Brooks & Gelman 1998), R ratio <1.05 for all variables).

IV.2.4. RESULTS

Yearly patterns

The yearly pattern for each zooplankton and fish species are presented in S1 Fig. Among the 19 species, 14 shown modifications of their yearly pattern S1 Fig. The five phenological indicators and their credibility intervals used to characterize the changes in yearly pattern are presented in S3Fig. and summarized in Table 2. To ensure that the observed significant changes did not occur by chance, we compared the number of observed changes with the theoretical number of changes that would have occurred by chance. For each species/indicator couple, three pairwise differences were theoretically possible (period 1 \neq period 2 \neq period 3, except for *A. regius* which didn't occur in the middle part of the estuary during the first period, consequently 1 difference is possible for the specie). 55 pairwise differences (18 species * 3 pairwise comparisons =54 + 1 specie (*Meager*)* 1 pairwise comparison) were possible for each phenological indicator. The sum of pairwise comparisons counted (Table 2) for each indicators were respectively to 17, 9, 15, 10 and 10 differences. These correspond respectively to 30 %, 16 %, 27 %, 18 % and 18 % of the theoretical possible situations. All five indicators are therefore greater than the random threshold of 5 %.

Monospecific phenological indicators

We tested the 95 possible cases (19 species x 5 phenological indicators) of phenological change situations. Amongst these 95 possible cases, 45.3% exhibited significant changes. Among the 19 species studied, five (*L. ramada*, *A. Anguilla*, *O. eperlanus*, *P. flesus*, and *Solea* sp.) exhibited no phenological modifications. Regarding the four first indicators (central tendency, Q10, Q50 and Q90), we observed significant modifications of species' patterns in almost half of the cases (27 upon 56) for fish and zooplankton (9 upon 20). In most cases (20 cases upon 27 for fish and 9 upon 9 for zooplankton), these changes are associated with earlier occurrences in period 3 compared to period 1 and/or 2 (*I* and *C* patterns). These modifications were allocated for 23.15 % to precocity symbols (*I*), 11.57 % to precocity and recovery symbols (*C*), 6.3 % to lag and recovery symbols (*⊖*), and 4.6 % to lag symbols (*∩*). In considering only the 19 cases of the "time of residence" indicator, 7 cases (37 %) presented significant modifications. They all concerned fish. The most frequent modification was a decrease of the time of residence (the "*I*" symbol represented 42.7 % of the 7 significant modifications). Among the five phenological indicators used in this study, the indicators of central tendency and quantile

50 were those presenting the highest number of modifications. They were modified for 58% of species. Each of the three other indicators represented 7.4 % of the total modifications and they were modified for 35 % of species.

Co-occurrences between predators and preys

Significant changes in patterns of co-occurrences (S4 Fig.) are summarized in Table 3. For each situation, a symbol was assigned (Fig 3) to account for inter-period evolution of indicators. Over the 46 documented cases of predator/prey relationships tested, we observed 16 cases (35 % possible interactions) that presented at least one significant change between two periods. Six of them were associated to an increase followed by a recovery (○), six others to a decrease followed by a recovery (/), one to an increase (\), and three to a decrease followed by a recovery (C). These modifications in overlap were observed when both predator and prey exhibited phenological modifications (94 % of the cases of trophic modifications).

Table 2: Synthesis of phenological indicators results: symbols “C”, “⊖”, “/”, “\” and “NS” refer to decision tree fig.2. The numbers in brackets correspond to the count of significant pairwise difference between periods for each couple species/indicators (T: central tendency, Quantiles 10, 50 and 90, Tr: time of residence). White-gray boxes with “NS” show the situations without phenological changes between periods (any number in brackets are noted cause of any significant difference between periods in these cases)..

species\ Indicators		T	Quantile 10	Quantile 50	Quantile 90	Tr
Fish	<i>L. ramada</i>	NS	NS	NS	NS	NS
	<i>A. anguilla</i>	NS	NS	NS	NS	NS
	<i>A. alosa</i>	/ (3)	/ (2)	/ (3)	/ (2)	⊖ (1)
	<i>A. fallax</i>	/ (2)	NS	/ (2)	/ (2)	/ (2)
	<i>E. encrasicolus</i>	/ (2)	/ (2)	/ (2)	NS	\ (2)
	<i>O. eperlanus</i>	NS	NS	NS	NS	NS
	<i>G. aculatus</i>	/ (2)	NS	/ (1)	/ (2)	/ (2)
	<i>P. flesus</i>	NS	NS	NS	NS	NS
	<i>Pomatoschistus sp.</i>	NS	NS	NS	⊖ (1)	⊖ (1)
	<i>A. reguis</i>	\ (1)	\ (1)	\ (1)	/ (1)	/ (1)
	<i>Dicentrarchus sp.</i>	C (1)	NS	C (1)	NS	NS
	<i>Solea sp.</i>	NS	NS	NS	NS	NS
	<i>S. sprattus</i>	⊖ (1)	⊖ (1)	⊖ (1)	NS	NS
	<i>Syngnathus sp.</i>	C (1)	C (1)	C (1)	C (1)	C (1)
Zooplankton	<i>E. affinis</i>	C (1)	C (1)	NS	NS	NS
	<i>A. bifilosa</i>	/ (2)	NS	/ (1)	NS	NS
	<i>A. tonsa</i>	NS	NS	C (1)	C (1)	NS
	<i>N.integer</i>	/ (1)	NS	/ (1)	NS	NS
	<i>M. slabberi</i>	NS	/ (1)	NS	NS	NS

Table 3: Synthesis of predator/prey interaction results: symbols refer to decision tree fig.2. Black-gray boxes show the undocumented situations of predatory/prey. White-gray boxes show the situations without changes between predator/prey recovering

Fish sp.\ zooplankton Sp.	<i>E. affinis</i>	<i>A. bifilosa</i>	<i>A. tonsa</i>	<i>N.integer</i>	<i>M. slabberi</i>
<i>L. ramada</i>	NS	NS			
<i>A. anguilla</i>				NS	NS
<i>A. alosa</i>	NS	NS	NS	⊖	NS
<i>A. fallax</i>	NS	NS	⊖	∅	NS
<i>E. encrasicolus</i>	NS	⊖	NS	⊖	NS
<i>O. eperlanus</i>	NS	⊖	NS		
<i>G. aculatus</i>				NS	NS
<i>P. flesus</i>				NS	NS
<i>Pomatoschistus sp.</i>	NS	NS	NS	/	NS
<i>A. reguis</i>	/	/	\	/	/
<i>Dicentrarchus sp.</i>	NS	NS	NS	⊖	NS
<i>Solea sp.</i>					
<i>S. sprattus</i>	C	NS	⊖		
<i>Syngnathus sp.</i>				/	⊖

IV.2.5. *DISCUSSION*

Changes to species phenology induced by climate change are now unquestionable (Hughes 2000, Parmesan & Yohe 2003, Root et al. 2003, Visser & Both 2005, Jonzén et al. 2006). Previous studies on phenological changes in temperate coastal and estuarine ecosystems have typically tended to focus on mono-specific changes, generally centered on the first trophic level, such as primary producers (Kromkamp & Van Engeland 2010) or zooplankton (Beaugrand et al. 2002). Attrill and Power (Attrill & Power 2002) and Sims (Sims et al. 2004) studied climate change impacts on estuarine nursery functions in terms of growth and spawning time, but not explicitly in terms of trophic implications.

This paper examines the phenological pattern evolution of juvenile fish species and their prey in the changing climatic and hydrological environment of the Gironde estuary. The links between juvenile fish and zooplankton in estuarine ecosystems are of major ecological interest, since estuaries are major nursery areas for many marine juveniles fishes (Elliott & Dewailly 1995, Beck et al. 2001, Able 2005). Chaalali (2013a) and Chevillot (2016) highlighted abrupt ecological shifts in the Gironde estuarine ecosystem over the last 3 decades. The periods between these shifts (inter-shift periods) exhibited significantly different ecological communities in terms of relative abundance, diversity and functioning. We chose to compare the phenological patterns between these periods to identify whether the already documented consequences of climate change in the Gironde ecosystem also have phenological implications.

An innovative Bayesian framework

A flexible Bayesian method was used to estimate and compare yearly patterns of occurrence in the estuary between three pre-defined ecologically homogeneous intershift periods. The Bayesian model we proposed has several advantages. In phenological studies, authors generally use specific phenological indicators (quantiles, central tendency (Knudsen et al. 2007, Crozier & Hutchings 2014)) estimated directly year by year from counting or fit a Gaussian distribution (Knudsen et al. 2007) and then focus on mean or standard-deviation. Using our model, it is possible to work directly on the yearly pattern without specifying any distribution. Traditional indicators can then be calculated based on estimated patterns with associated credibility intervals to detect significant changes. The computation of these credibility intervals takes account for both the inter-annual variability in the occurrence patterns and the difference of species' occurrence data availability between periods.

We described the distribution of phenological indicators using a credibility interval of 95%. Significant differences between periods were stated when there was no overlap of distributions. This means that

we used a significance level of 5% in the comparisons. This could appear restrictive in some cases, particularly where non-significant changes may be explained by the shortness of the time series. However, with this significance level, we still detected a number of significant changes in phenological indicators (not by chance), suggesting meaningful ecological modifications in the yearly patterns of occurrence of species in the estuarine area.

Changes in the phenology of fish and zooplankton species

Two thirds of the fish species and all zooplankton species exhibited modification in their yearly pattern of presence in the estuarine nursery ground for at least one tested indicator. For most of these species, the modifications are associated with an earlier occurrence in the estuary during the last periods than during the first one. This is for instance consistent with assumptions found in the literature for anchovy (Petitgas et al. 2013) for which authors assume that spawning of the anchovy could lead to modifications in the migration timing toward the coast. Other study reported (Crozier & Hutchings 2014) precocity in downstream migration of fish driven by rising temperature. For copepods and mysids group, it is the first time an early peak of production has been demonstrated in the Gironde estuary, although similar phenological changes have previously been observed in other aquatic systems (Beaugrand et al. 2002, Garcia et al. 2012, Vadadi-Fülöp & Hufnagel 2014). Changes in the timing of annual zooplankton production have been linked to the earlier appearance of the “spring” warmer conditions (Edwards & Richardson 2004, Greve et al. 2005, Richardson 2008).

In the Gironde, the observed upstream movement of copepods, associated with changes in their ecological niche (Chaalali et al. 2013b), could modify the seasonality of their production (Mauchline et al. 1998). Other authors have made the same observations for fish. Indeed, the combination of warming and increasing of river and estuary water discharge is a crucial trigger of movement towards estuaries for marine fish such as Soles and Flounders (Sims et al. 2004) and for diadromous species migration like the *Alosa sapidissima* (Quinn & Adams 1996).

The impact of environmental shifts on species phenological mismatch have been documented in other aquatic and terrestrial ecosystems (Visser et al. 2004, Visser et al. 2006, Genner et al. 2010, Liu et al. 2011, Crozier & Hutchings 2014). However, understanding if phenological modification is a direct response to environmental conditions modifications or an indirect response to prey availability is a challenge. In the Gironde estuary, we observed a synchronous modification of the first three major environmental variables in spring (between March and May). Spring temperatures and salinity were higher during the last two periods, whereas river discharge was lower. This suggests an “earlier spring”

as proposed by Le Treut (2013). A comprehensive study about the causality link between this early spring and the phenological observations is required.

Five species appeared unaffected by phenological mistiming: *L. ramada*, *A. anguilla*, *O. eperlanus*, *P. flesus*, and *Solea* sp.. The first two are recruited in the estuary during the winter season. Their occurrences in the estuary are thus not driven by the same factors as the others. The third stopped appearing in our sampling area from 2006 onwards. The very small abundance of *O. eperlanus* observed in the last decades (Pronier & Rochard 1998, Lobry et al. 2003) and the very fluctuating abundances of flounders in recent years (Chevillot et al. 2016) can numerically explain a missing signal. However, we still cannot explain the case of *Solea solea*, which exhibited mistiming in other temperate estuarine ecosystems (Sims et al. 2004, Greve et al. 2005, Genner et al. 2010).

Our results also show that almost 40% of studied fish species exhibit changes in their residence time in the estuary. Although the situations are contrasted, most of them seemed to reduce the time spent in the estuarine area. These results are not representative of local empirical observations which are based exclusively on anchovy (however this species have become one of the most abundant species in the area), that showed an increase of its residence time (Chevillot et al. 2016). Their time of residence in the estuary increased from the first to the last period, unlike most of the other species. Considering the whole set of indicators, we can assume that the Gironde estuary was a more suitable habitat for anchovies in the last 2 periods - when it became a dominant species - than in the first one.

For other species, less time spent in the estuarine nursery area could have consequences on food intake and therefore on growth/productivity before exiting the estuary towards the coast (Russell et al. 2012). Size/weight is documented as the main factor of ocean survival (Russell et al. 2012). Thus a smaller size or weight could affect the contribution to these fish to marine stocks. The aspects of a possibly decrease in the nursery function (mismatch situations and shorter time of residence) highlighted in our study questioned the more quantitative aspects shown by Pasquaud (Pasquaud et al. 2012) who link up the actual process of marinisation of the estuary and the increase of juvenile marine fish in the median part with an increase of this nursery function. This raises the question of whether or not this function (in quality and in quantity) of the Gironde estuary is ecologically sustainable.

Our study highlighted so two main changes regarding the phenology of the species: (i) an earlier peak of zooplanktonic production and (ii) an earlier entrance/migration of fish species and a decrease in their residence time in the estuary.

While our results were clear and unequivocal, the spatial aspect of species interactions was not taken into account. As our spatial window of observation is fixed, we only have a limited view of the species' seasonal occurrence pattern in the whole estuary. However, the spatial area on which we focused is located in the middle estuary and encompasses the 3 main haline zones (from the polyhaline to the

oligohaline zone, depending on the seasons). Considering that these zones are the most important in terms of both fish diversity and abundances in estuaries (Nicolas et al. 2010), we assume that the observations we made at that scale are representative of the overall functioning of the water body. Nevertheless, another study of the same type would need to be carried out in the upstream part of estuary in order to complete our understanding of the process.

Spring mismatch in predator-prey relationships?

Trophic interactions between prey and predators require spatial overlap and temporal synchronicity (Durant et al. 2005, Thackeray 2012). Synchronicity was assessed in this study by estimating the time overlap between the predator/prey yearly patterns. Our results highlight that monospecific phenological changes probably affects temporal synchronicity between fish juveniles and their zooplanktonic prey. These synchronicities were significantly modified for many predator / prey couples and concerned 9 of the 14 fish species included in the present study. This means that for most of the main fish species, a temporal shift in interaction with at least one of their principal preys occurred in the last 3 decades. Among all the tested interactions, one third changed over the three last decades, with half of that proportion due to a decrease in temporal overlap. For these species, we hypothesize that these mismatches could cause a drop in prey availability which can subsequently affect fish growth, productivity and survival. This mainly concerns *A. fallax*, *Pomatoschistus* sp., *A. regius*, *Dicentrarchus* sp. and *Syngnathus* sp. and, to a lesser extent, *A. alosa*, *E. encrasicolus* and *S. sprattus*. All these species use estuaries as nursery grounds or feeding areas during young stages (or entire life cycle for goby) and most of them exhibit a specialist feeding strategy (Pasquaud et al. 2010a). However, even if this study highlighted a worrying reality it suffer to an incomplete view of the situation. To endorse our assumption further study should be conducted to explicitly explore the possible lack of zooplankton resources, the productivity of fish species during their estuarine life part and the possible changes in their mortality and condition index for example. A good quality habitats/nurseries are assumed to be those where the growth and the biological performance of the fish are the best (Gibson, 1994). In this context quality and contribution of the Gironde estuary to the exploited stock are questioning. These points could give complementary data that should extend our conclusion

N. integer is the zooplankton species which is the most impacted by these trophic changes. Zooplankton (including mysids), including this specific species, is known to be the key component of the Gironde estuarine food web [78] . Consequently, zooplankton abundance and seasonality impact all trophic interactions in the Gironde pelagic food-web. Such possible mismatches have been observed in various other ecosystems compartments around the world, such as between phytoplankton blooms and peak

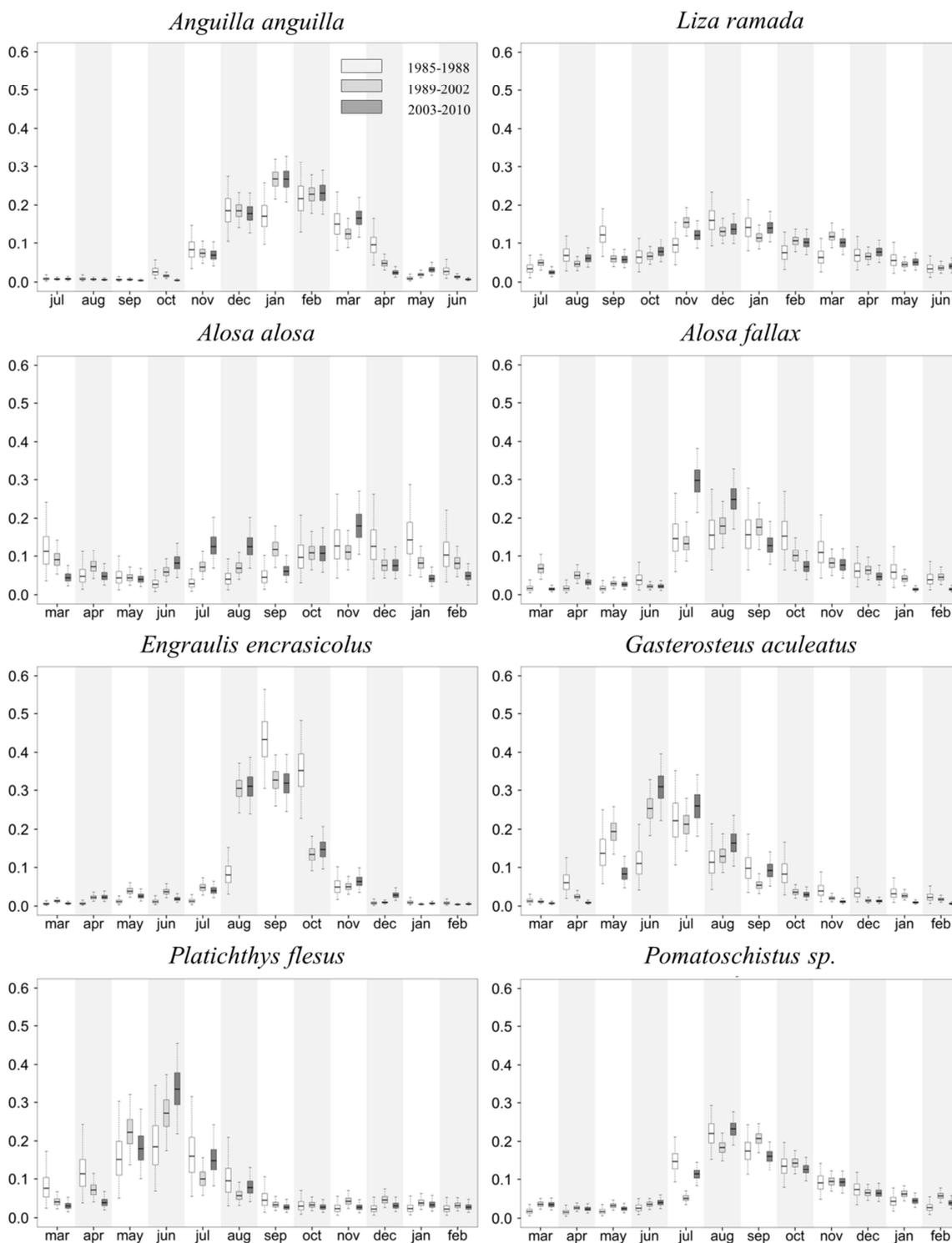
abundance of zooplankton grazers (Edwards & Richardson 2004), seabirds and prey (Hipfner 2008) and fish and plankton (Durant et al. 2005). Their consequences are not easy to observe or predict. The multiple interconnections contained within the food web, as well as possible miss-timings of species at each trophic level, make phenology and its consequences a complicated topic to study. Mastering this will give a greater understanding of the future in terms of climate change. Our study confirms that coastal and estuarine ecosystems can be heavily impacted by global change, affecting not only the structure of biological communities but also ecological patterns and phenology. This can lead to shifts in predator/prey relationships capable of causing deep modifications in the structure and functioning of the food web. This can affect the ecological functions associated with estuarine areas for both marine and diadromous fish species. In particular, the synchronistic decrease in species' residence time and fish predation potential could, in the future, threaten the sustainability of the nursery function of the estuary for many species.

Although its situation is very illustrative of the current problem, the particular case of the Gironde estuary is somewhat paradoxical. While studies have highlighted a deep modification in biodiversity during the last three decades (Chevillot et al. 2016) associated with an increase in marine juveniles in the area (Pasquaud et al. 2012), the present study has highlighted the mistiming of juvenile fish in the Gironde estuary associated with a decrease in residence time and potential mismatch in situations of predation. This situation questions the efficiency - and even the viability - of nursery functions of this system for fish, including marine species. As the Gironde estuary, because its size is one of the most important nursery grounds of the Bay of Biscay, this could have implication for coastal fisheries in this area.

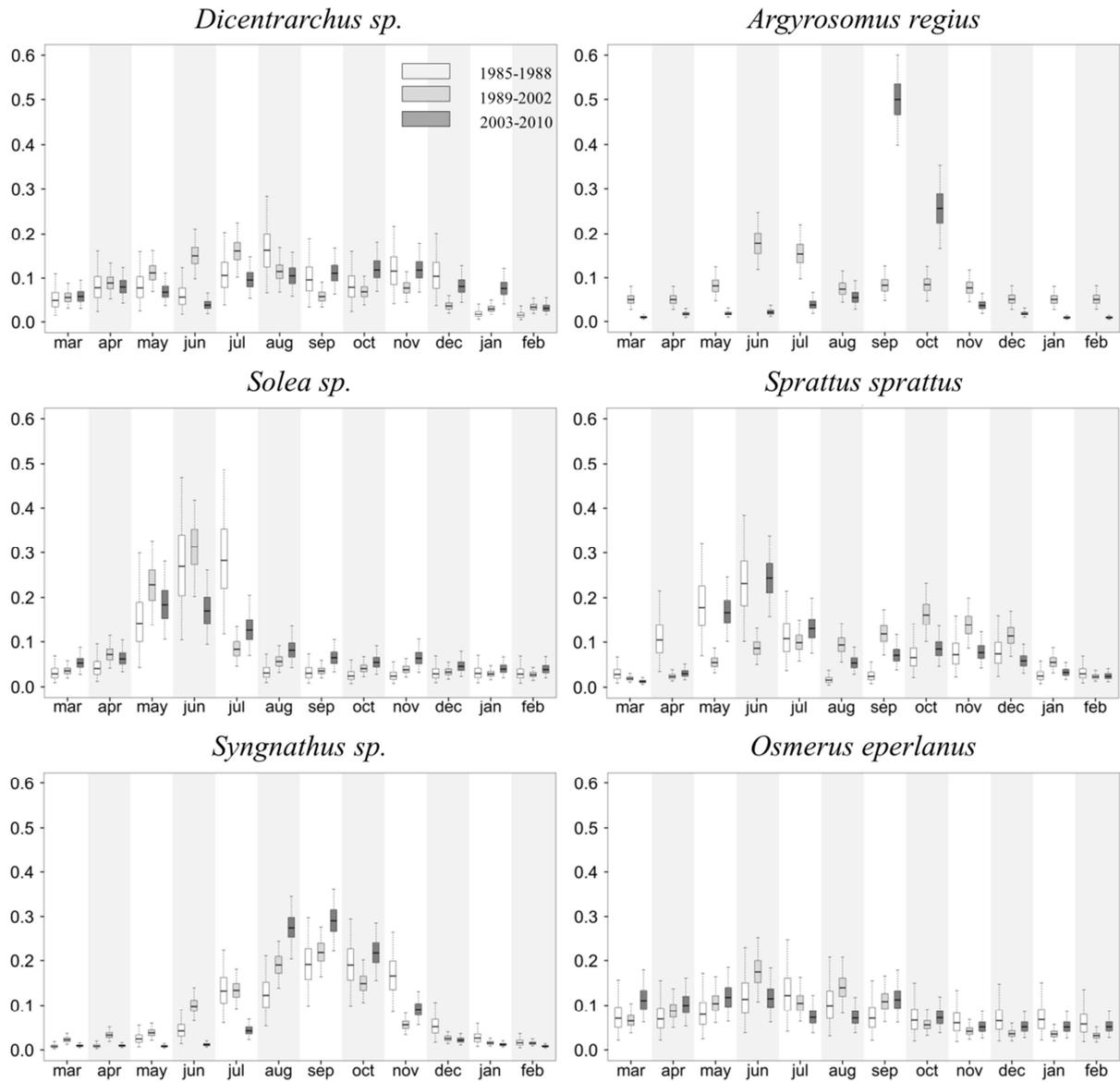
IV.2.6. ACKNOWLEDGMENTS

We thank all TRANSECT and SOMLIT team members, technicians, researchers, captains and crews, who have contributed to sampling since 1979. Data since 1997 can be downloaded at: <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr>. We acknowledge the E-OBS dataset from the EU-FP6 project ENSEMBLES (<http://ensembles-eu.metoffice.com>) and the data providers in the ECA&D project (<http://www.ecad.eu>). This study is a part of the LITEAU-TRAJEST project and the "Sustainable estuary" project of the Regional council of Aquitaine.

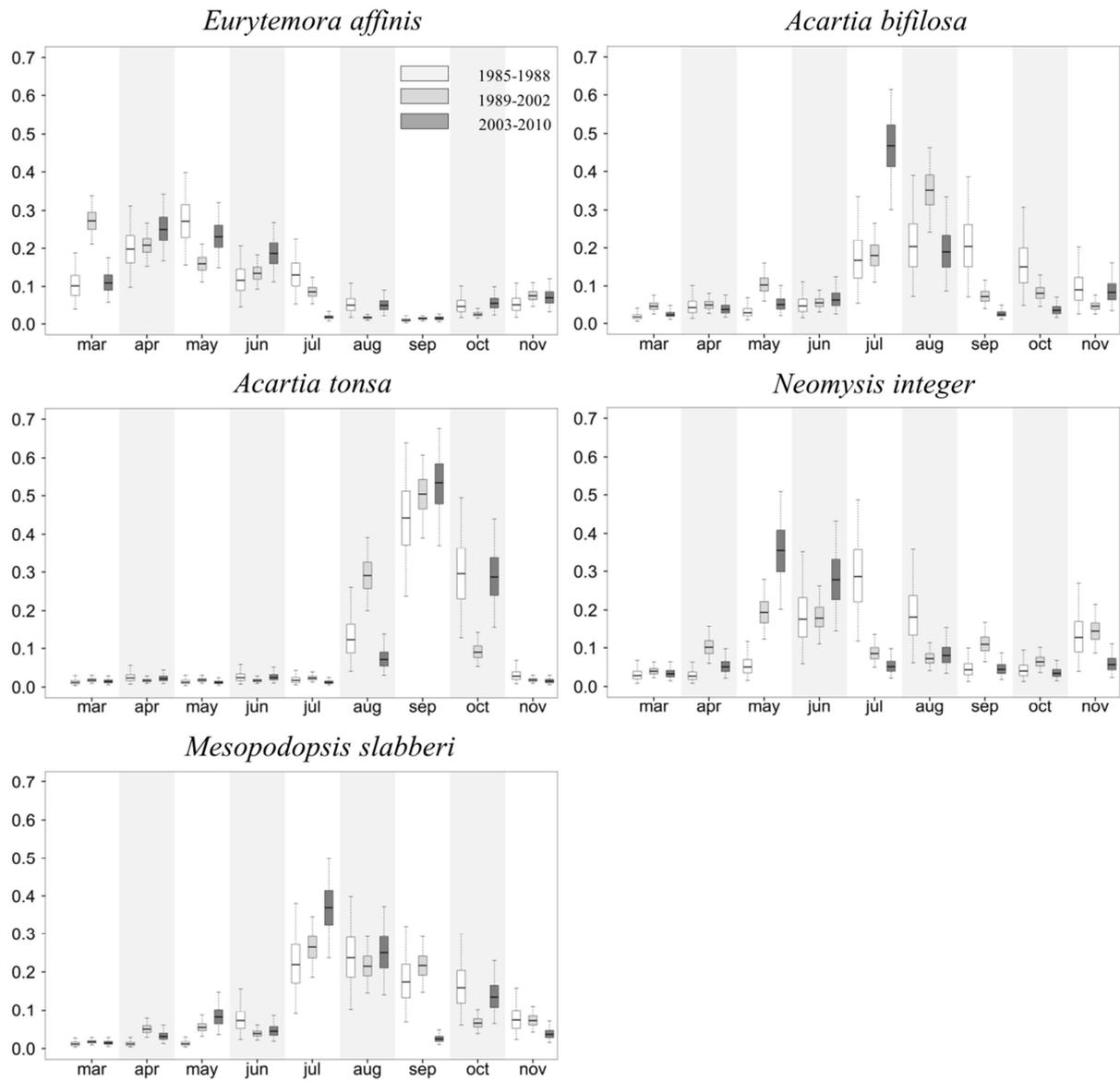
IV.2.7. SUPPORTING INFORMATION



S1 Fig: Mean seasonal pattern of distribution between the three periods. White boxplot, light-gray boxplot and black-gray boxplot correspond respectively to the 1985-1988; 1989-2002 and 2003-2010 periods. The thick line of boxplot present the median of 50,000 iterations, the box correspond to the first and third quartile and the whiskers correspond to the 0.025 and 0.975 percentile.



S1 Fig suite

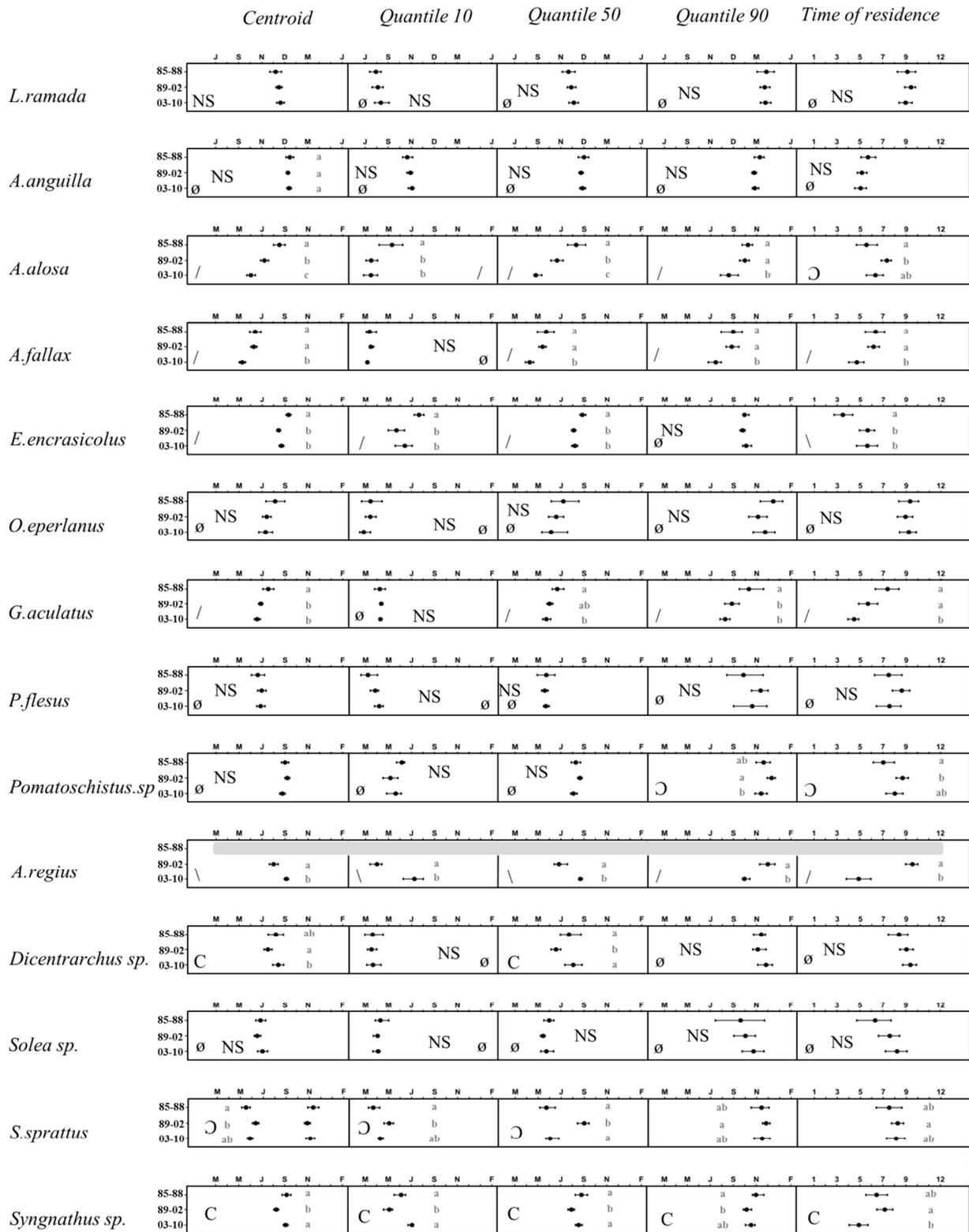


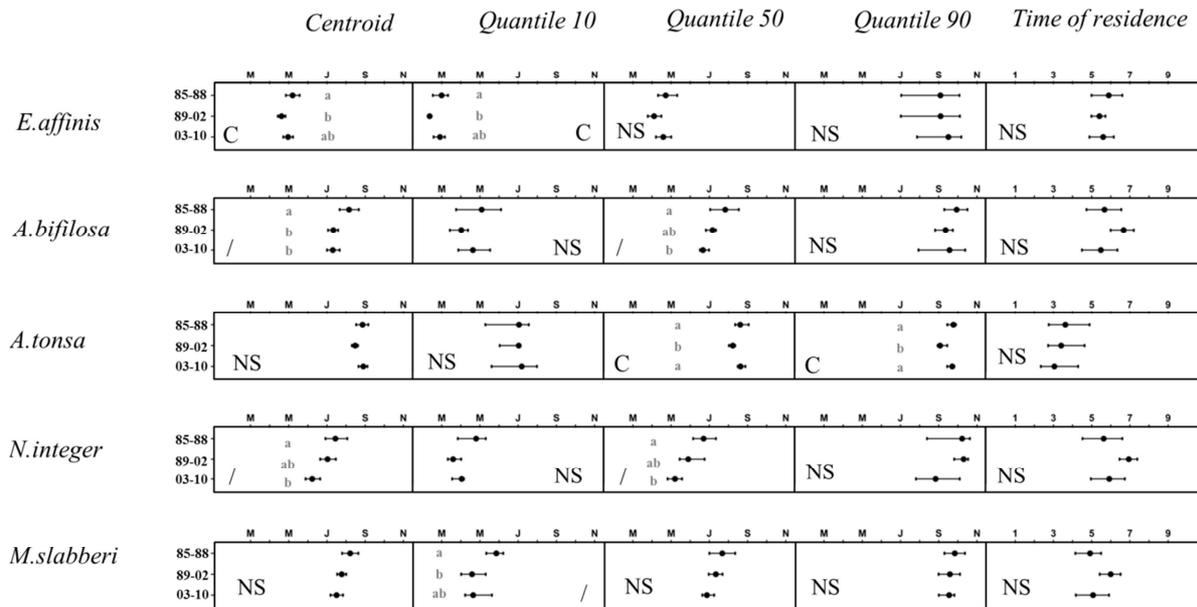
S1 Fig suite

```
model { for( i in 1 : nby)##model definition under all the years “nby”
  {y[i,1:nbm] ~ ddirich(alpha2[group [i],1:nbm] )}##definition of the Dirichlet distribution
  for(g in 1:nbp) { esp [g , 1: nbm] ~ ddirich(alpha[1:nbm])##mean calculation for each month
  at each period
  for(m in 1:nbm){
  alpha2[g,m]<-esp[g,m]*lambda}}## calculation of mean from Dirichlet prior
  for (m in 1:nbm){
  alpha [m]<-1/12}## flat prior, equidistribution of abundance into 12 months
  lambda~dunif(.3,2000)}##distribution of the Dirichlet concentration parameter
```

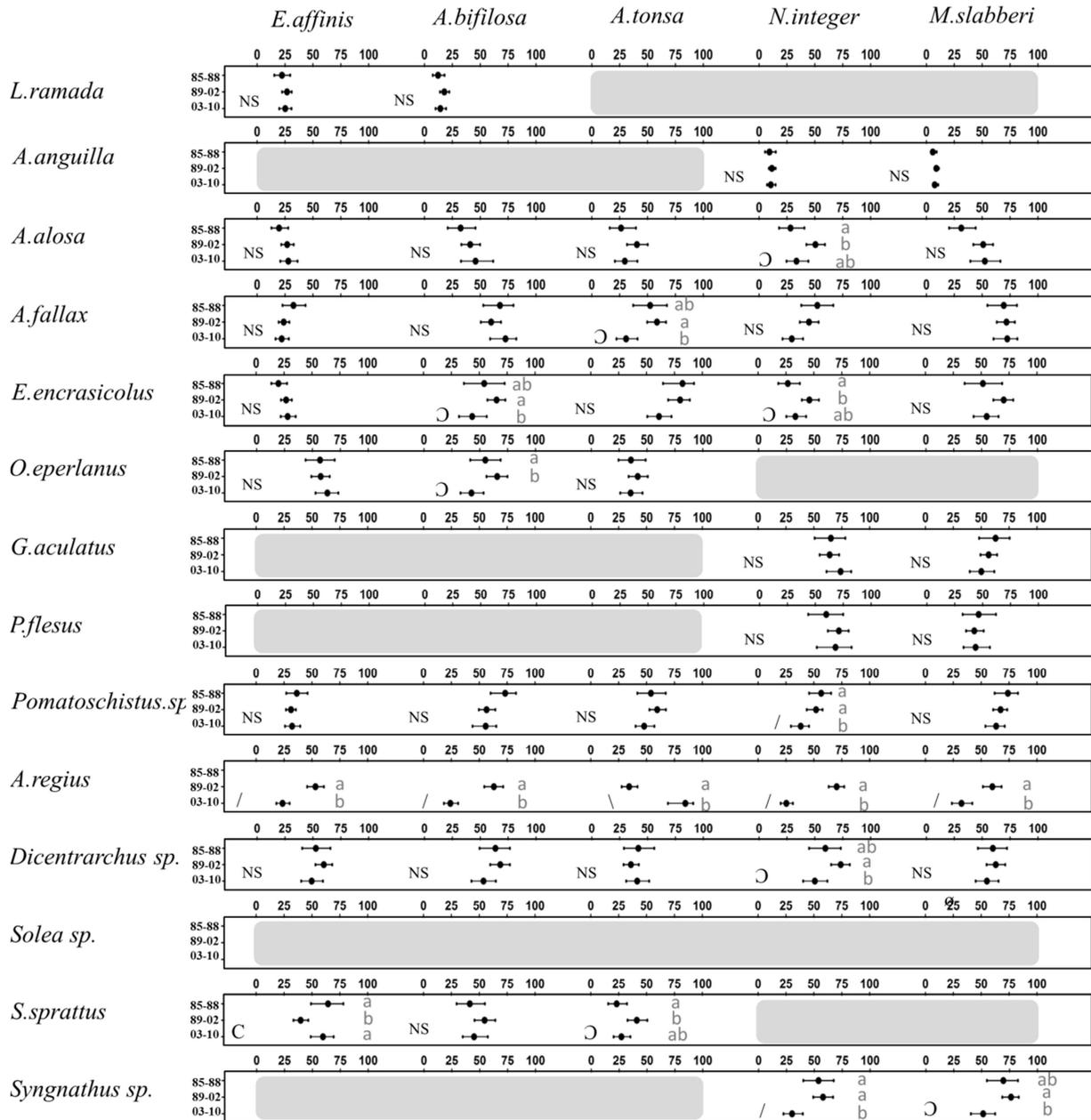
S2 Fig: Bayesian script of the model. Nby:number of years; nbm: number of month; nbp: number of inter-shift period; esp: Mean; lambda: Dirichlet concentration parameter; alpha: flat prior. The code was performed with Jags software.

Chapitre 4 : La variabilité saisonnière des espèces dans l'estuaire





S3 Fig: Evolution of the five phenological indicators between the tree periods (fish and zooplankton species). Intervals around the mean (black points) represent the intervals of credibility at 95 %. For the “Time of residence” numbers correspond to the number of month of residence of species in the estuary. Letter a, b, c show the significant differences between periods. The symbols refer to the decision tree (Fig 3)



S4 Fig: Evolution of the percentage of covering between predators and preys. Intervals around the mean (black points) represent the intervals of credibility at 95 %. Letter a, b, c show the significant differences between periods. The symbols refer to the decision tree (Fig 3)

IV.3. CONCLUSIONS

Ce chapitre a fait l'objet d'une analyse rétrospective des dynamiques saisonnières des poissons et de leurs proies planctoniques. L'étude des changements de patron saisonnier s'est faite dans le contexte d'évolution non linéaire de l'écosystème de l'estuaire de la Gironde décrite précédemment.

Le modèle hiérarchique bayésien avec processus markovien que nous avons proposé nous a permis, en premier lieu, de caractériser les patrons saisonniers de chaque espèce durant les trois périodes inter-shifts définies. Leur comparaison met en avant des modifications phénologiques majeures. La trajectoire temporelle que dessinent ces dernières est celle d'une production zooplanctonique ainsi qu'une entrée plus précoce des poissons juvéniles dans l'estuaire. Le modèle construit dans cette étude n'étant pas adapté aux variables hydro-climatiques nous n'avons pu rigoureusement décrire leurs patrons saisonniers et de ce fait, faire de liens explicites entre la modification de l'environnement et la phénologie des espèces. Ces modifications hydroclimatiques, caractéristiques des mois de mars/,mai (ex : augmentation de la température, modification des débits...), sont décrites par David et al. (2007). Ce résultat obtenu dans l'estuaire de la Gironde vient étayer les observations de précocité phénologique observée dans de multiples écosystèmes (Visser et al. 1998, Stenseth & Mysterud 2002, Walther et al. 2002, Edwards & Richardson 2004).

La deuxième trajectoire d'évolution saisonnière montrée dans cette étude est celle de la diminution du temps de résidence des juvéniles de poissons marins et amphihalins. Les implications trophiques de telles modifications phénologiques sont doubles. La réduction du temps de résidence des juvéniles de poissons met en jeu leur capacité de croissance et ainsi leur taille ou leur poids lors du retour en mer. La modification possible de ces facteurs, connus pour être ceux d'une survie optimale en mer, questionne donc la vulnérabilité des individus. Le deuxième type d'implication trophique de ces modifications phénologiques est celui d'une augmentation observée des situations de désynchronisations temporelles entre proies et prédateurs. Ces situations de mismatch temporel peuvent donner lieu à des modifications quantitatives ou qualitatives des relations prédateurs/proies. Bien que l'aspect des abondances respectives entre proies et prédateurs n'ait pu être explicitement pris en compte, pouvant ainsi biaiser nos conclusions, nous pouvons néanmoins affirmer que ces situations induisent très probablement des modifications de fonctionnement de l'écosystème.

Les modifications phénologiques observées entre les différentes périodes inter-shifts ainsi que leurs conséquences trophiques et en termes de fonctionnement questionnent l'efficacité et la pérennité de la fonction de nourricerie de l'estuaire de la Gironde pour les poissons marins et amphihalins.

Ces résultats combinés avec ceux du chapitre III ont montré l'occurrence de nombreux changements de fonctionnels et trophiques à différentes échelles de temps dans l'estuaire de la Gironde remettant en question la durabilité et l'efficacité de sa fonction de nurserie.

Il semble donc pertinent à ce stade de notre recherche que nous adoptions une vision holistique, intégrative de l'ensemble des compartiments biologiques, pour aborder plus finement les possibles changements fonctionnels observés ainsi que pour statuer sur la capacité de l'estuaire à maintenir sa capacité d'accueil, de juvéniles de poissons et ainsi continuer à rendre les biens et services, tant écologiques qu'anthropiques, que nous lui connaissons.

CHAPITRE 5 :
APPROCHE HOLISTIQUE DU
FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DE
L'ESTUAIRE

V. CHAPITRE 5 : APPROCHE HOLISTIQUE DU FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DE L'ESTUAIRE

V.1. FONCTIONNEMENT DU RESEAU TROPHIQUE DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE

Les chapitres précédents nous ont permis de présenter les nombreux changements observés dans la biodiversité et le fonctionnement de l'estuaire de la Gironde. Différentes approches temporelles ont été adoptées, focalisées uniquement sur les compartiments ichtyologiques et zooplanctoniques.

Ce chapitre a pour objectif de mettre en perspective l'ensemble des modifications observées, de la biodiversité, dans le cadre d'une modélisation holistique de l'ensemble de l'écosystème. Le contexte d'évolution temporelle non linéaire de l'estuaire utilisé tout au long de cette thèse est retenu pour ce chapitre.

Selon Thompson et al.(2012), l'utilisation d'une approche de modélisation des réseaux trophiques est un outil pertinent pour concilier les approches d'écologie des communautés (chapitre III) et celles d'écologie des écosystèmes. Elle consiste à modéliser les réseaux trophiques comme une carte des interactions trophiques entre les espèces. Ces interactions sont généralement simplifiées sous la forme d'échanges de flux énergétiques ou de matière.

L'application dans ce chapitre d'une telle démarche de modélisation pourra nous renseigner sur les conséquences des changements déjà mis en évidence, dans les communautés macrobenthiques, ichtyologiques et zooplanctoniques et sera à même de nous renseigner sur l'évolution de la capacité trophique de l'estuaire de la Gironde. Elle pourra également nous renseigner sur l'évolution de la topologie et de l'intensité des flux au sein du réseau trophique au cours des trente dernières années. L'analyse des propriétés du réseau effectuée grâce à l'« Ecological Network Analysis » (ENA) nous fournira des éléments d'analyse en termes d'évolution des capacités de résilience et de stabilité du système.

Nous avons donc construit un modèle de réseau trophique moyen pour chacune des 3 périodes intershift considérées dans les travaux précédents. Dans un premier temps, nous y avons exploré l'évolution temporelle de la capacité trophique de l'écosystème. Pour cela nous nous sommes appuyés sur un des paramètres du modèle, l'Efficacité Ecotrophique (EE), défini comme étant la proportion de production d'un compartiment utilisée par l'ensemble du système.

Dans un second temps, nous avons réalisé l'analyse du réseau trophique et nous avons discuté de l'évolution de son fonctionnement au travers d'un large éventail d'indices ENA dont nous avons comparé les valeurs entre les trois périodes en tenant compte de l'incertitude sur les données.

V.2. PAPIER 3: GLOBAL CHANGES JEOPARDIZE TROPHIC CAPACITY OF ESTUARINE ECOSYSTEMS: THE GIRONDE FOOD WEB AS CASE STUDY.

Global changes jeopardize the trophic carrying capacity and functioning of estuarine ecosystems: The Gironde food web as a case study

(¹)Chevillot X., (²)Tecchio S., (³)Chaalali A., (¹)Lassalle G., (^{4,5})Selleslagh J., (¹)Castelnaud G., (^{4,5})David V., (^{4,5})Bachelet G., (²)Niquil N., (^{4,5})Sautour B., (¹)Lobry J.

(¹)Irstea, UR EABX, Aquatic Ecosystems and Global Changes, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas, France

(²)Normandie Université UNICAEN, UMR BOREA (MNHN, UPMC, CNRS-7208, IRD-207), CS 14032, 14000 Caen, France

(³)IFREMER, Fisheries Ecology and Modeling Department, 44311 Nantes Cedex 3, France

(⁴)Université de Bordeaux, EPOC, UMR 5805, Station Marine d'Arcachon, 2 Rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France

(⁵)CNRS, EPOC, UMR 5805, Station Marine d'Arcachon, 2 Rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France

Soumise dans la revue Progress in Oceanography

V.2.1. *ABSTRACT*

Estuaries ecosystems link terrestrial and marine biomes. Due to their interface positions, they provide both high ecological productivity, goods, and services to humans. They are also used as nursery, refuge, and growing areas by many species, especially fish but undergo strong anthropogenic pressures. Estuaries ability to maintain their ecological services depend on their carrying capacity and on their sustainability to face these anthropogenic activities. The objective of the present study was to explore three decades of estuarine ecosystem history to detect potential changes in trophic carrying capacity and functioning in response to global changes. Three food-web models of the Gironde estuary were thus constructed, one for each period separated from each other by two shifts that occurred at the end of the 1980's and the beginning of the 2000s. These models characterized the composition, structure, and trophic functioning changes in the Gironde estuary. Their comparison gives a new insight to the previously described changes in diversity and community structure. Results highlighted that the Gironde estuary reached fully its carrying capacity in response to a food limitation, especially in benthic macrofauna and shrimps. At the same time, we observed significant variations in food web indicators of stress. This study assessed whether, in the future, the Gironde estuary could maintain its ecosystem health and nursery function, especially for the demersal fish species.

V.2.2. INTRODUCTION

At the interface between terrestrial and marine biomes, estuaries are crossroads between both high ecological productivity and local anthropogenic pressures. From an ecological point of view, their location makes them rich and productive environments often used as nursery, refuge or growing areas by many species, especially fish (Blaber & Blaber 1980, Beck et al. 2001). They also concentrate important goods and services for human society (e.g. fishery, tourism, production of electricity, maritime traffic activities; Costanza et al. 1997)). However, these anthropogenic activities are well known to impact these coastal grounds (Lotze et al. 2006), directly by habitat destruction (harbor activities or dams construction (Rochette et al. 2010) and indirectly by chemical pollution (Budzinski et al. 1997) or biodiversity changes (Le Pape & Bonhommeau 2015). These habitats and trophic interactions alterations could in turn impact/modify the carrying capacity of estuaries and their ability to fulfill provide their ecological functions (Worm et al. 2006, Le Pape & Bonhommeau 2015). The management of these pressured ecosystems requires having an overview of ecosystem composition, structure, and functioning (Lobry et al. 2008, Niquil et al. 2012, Rombouts et al. 2013, Piroddi et al. 2015, Tecchio et al. 2015).

The Gironde estuary, a large macro-tidal estuary in Western Europe (France), has been studied at the community and ecosystem scales during the last two decades. Recent community ecology studies depicted major changes in the main compartments of the Gironde estuary. David et al. (2007) and Chaalali et al. (2013b) demonstrated the colonization by the copepod *Acartia tonsa*. This species has reached in 20 years a level of abundance comparable to the native species *Eurytemora affinis*. A crash in the macrobenthos abundance was experienced between 2005 and 2006, especially by the subtidal fauna (Bachelet & Leconte 2015). Béguer et al. (2011) explored the colonization of the Gironde estuary by a Japanese shrimp *Palaemon macrodactylus* during the 1990s. This non-indigenous species was found to compete with the native one, *Palaemon longirostris*, and to become a new prey for predators. Nicolas et al. (2010) exposed the potential causes for the increase of meager (*Argyrosomus regius*) and the disappearance of smelt (*Osmerus eperlanus*). Pasquaud et al. (2012) described a gradual increase of marine fish species in the Gironde estuary and Chevillot et al. (submitted) characterized phenological changes for these species and their preys. An overview of the entire fish community changes was given by Chevillot et al. (under review). Both Chaalali et al. (2013a) and Chevillot et al. (under review) reported two climate-related Abrupt Ecosystem Shifts (AES) for the Gironde estuarine ecosystem since the 1970s (circa 1988 and 2002). The main biological pelagic compartments (i.e. zooplankton and fish community) shifted synchronously with large-scale hydro-climatic indices and local hydro-physical variables. These two previously-cited studies suggested that the structure and functioning of ecological

communities, and probably the ecosystem as a whole, had suffered changes in response to the recent human-induced climate change. In the Gironde estuary, few studies adopted an ecosystem approach census Thompson et al. (2012). Nzigou (2012) worked on the microphytobenthos production and respiration of the estuarine mud flats, and David et al. (2006) performed experimental work on the predation by a mysid, *Neomysis integer*, on the native copepod *Eurytemora affinis*, and have calculated some ecological rates (i.e. ingestion rates, prey selectivity).

According to Thompson et al. (2012), the application of a food-web ecological approach can reconcile “biodiversity and ecosystem function in a single conceptual framework”. This approach consists in modeling the food webs of interest as a map of the trophic interactions between species, usually simplified into energy links between them. Equations are used to formalize these carbon flows occurring between nodes of a given system. Ecological Network Analysis (ENA) aims to assess whole-ecosystem properties from the carbon-flow network. It consists in the calculation of a set of indices from algorithms developed by Ulanowicz (1986, 1997, 2009), Wulff et al. (1989), Kay et al. (1989), Baird et al. (1991), and Christensen and Pauly (1993). Many studies focusing on estuarine food-web modelling have successfully used these indices (Patrício & Marques 2006, Lobry et al. 2008, Tecchio et al. 2015). Other authors have proposed ENA indices as proxies of system maturity, resilience, and stress reactions, all being useful notions for the management of ecosystems (Niquil et al. 2012, Scharler 2012, Saint-Béat et al. 2015). In the Gironde estuary, a first food-web model have been made around the years 2000s by Lobry et al. (2008).

The objectives of the present study were to explore the consequences of previously highlighted changes in the zooplanktonic, macrobenthic and fish communities for the functioning of the Gironde estuary food web, its carrying capacity and health status. Firstly, we constructed a food-web model for each of the 3 periods comprised between the two AES described in Chaalali et al. (2013a) and Chevillot et al. (2016). Then, we explored the temporal evolution of the ecosystem trophic capacity through comparisons of biomass and ecotrophic efficiency (EE; the proportion of energy used in the system for each compartment in a food-web model) between models. Finally, we calculated ENA indices to assess the modifications in the structure and functioning of the Gironde estuary during the last three decades.

V.2.3. *MATERIAL AND METHODS*

Study site

The Gironde estuary is located in south-western France (Fig. 1). It is 70 km long, from its mouth opening onto the Bay of Biscay (Royan) to the confluence of the Garonne and Dordogne Rivers (Bec d'Ambès). The annual mean surface and water volume are 393 km² and 2.9 10⁹.m³, respectively (Taverny 1991). The catchment area covers 71,000 km² (Jouanneau & Latouche 1981), and the mean freshwater discharge is around 953 m³.s⁻¹ (average value for the period 1960-2005; Girardin et al. 2005). The upstream salinity limit is situated around the zone of confluence of the two rivers, depending on seasonal fluctuations but can reach the city of Bordeaux. The Gironde estuary is a highly turbid macrotidal system, with semidiurnal tidal cycles. The mudflat zones cover 50 km². Annually, the Garonne and Dordogne rivers carry along 4°10⁶-5°10⁶ tons of suspended sediment to the estuary (Allen 1972). The concentrations of suspended particulate matter (SPM) are often higher than 5 g.l⁻¹ (Allen et al. 1980, Sottolichio et al. 2011) and range between 1 g.l⁻¹ and 10 g.l⁻¹ (Sottolichio & Castaing 1999) in the permanent turbidity maximum zone (MTZ). As a direct consequence of this constant high turbidity, the Gironde phytoplanktonic primary production is reduced (Irigoien & Castel 1997, Nzigou 2012) compared to other similar systems (Lemaire et al. 2002). Primary production measured is essentially due to the resuspension of microphytobenthos and to the marine phytoplankton (Nzigou 2012).

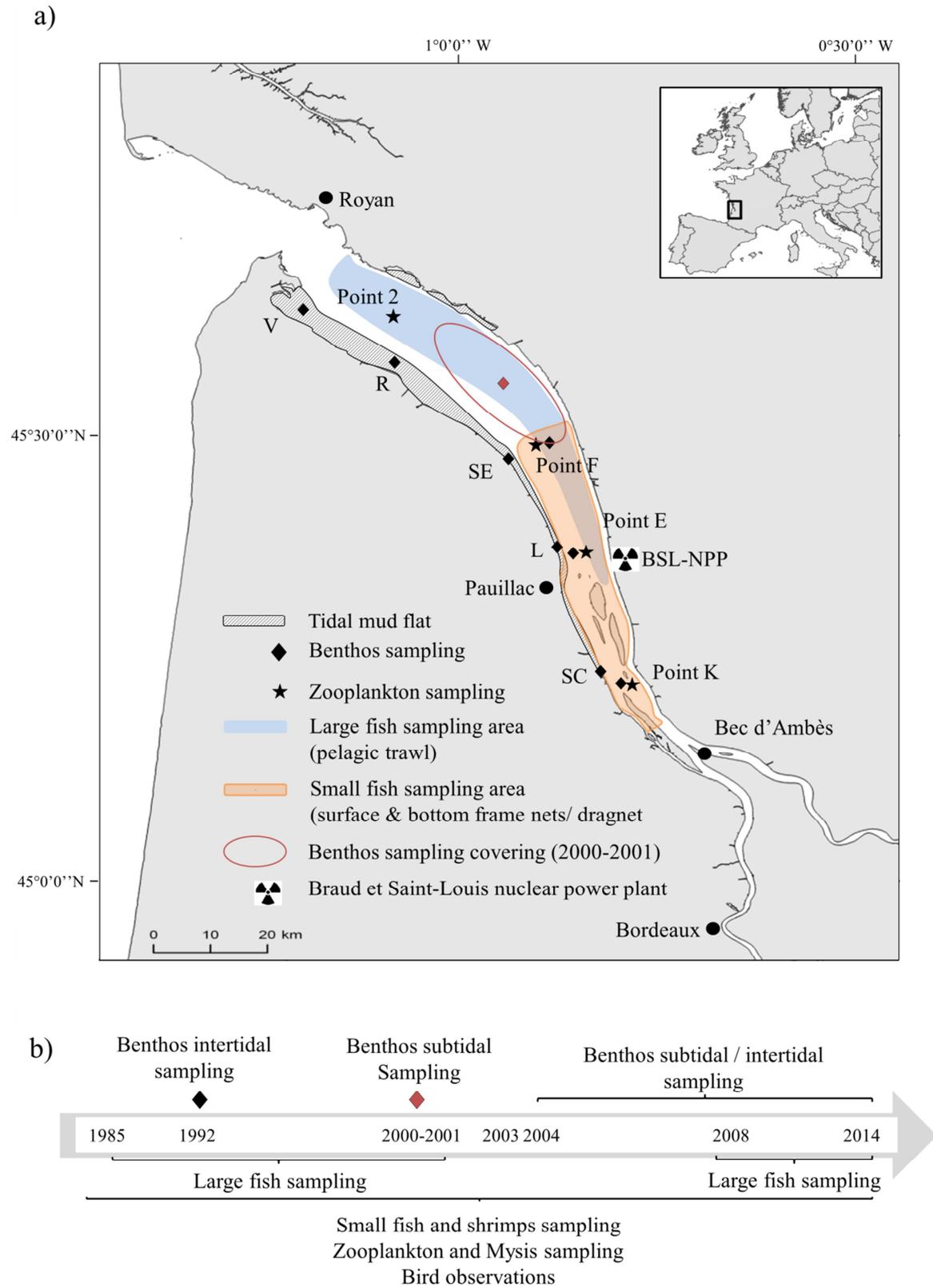


Fig.1: a) Location of sampling sites and areas in the Gironde estuary. b) Biological samplings through time in the Gironde estuary.

Data requirements and model construction

Ecopath method and the Gironde estuary model main characteristics

The food-web models of the Gironde estuary were constructed using the *Ecopath with Ecosim* software (EwE) (Polovina 1984, Christensen & Pauly 1992, Christensen & Walters 2004, Cloern et al. 2010, Cloern et al. 2014). Ecopath is a trophic mass-balanced linear model and is designed to build a snapshot of the ecosystem. The parameterization of an Ecopath model is based on satisfying two linear equations for each considered compartment. The first equation describes the term of production for each compartment included in the model:

Production = fishery catch + predation mortality + net migration + biomass accumulation + other mortality (eq. 1)

or, with an appropriate mathematical formalism for a group i and its predators j :

$$B_i \cdot (P/B)_i = Y_i + \sum_j (B_j \cdot (Q/B)_j \cdot DC_{ij}) + E_{xi} + Bacc_i + B_i(1 - EE_i) \cdot (P/B)_i \text{ (eq. 2)}$$

where B is the biomass, P/B the production rate, Q/B the consumption rate, DC the diet composition, DC_{ij} the proportion of group i in the diet of predator j , E_x the net migration rate (emigration – immigration), $Bacc$ the biomass accumulation rate, Y the total catch and EE the ecotrophic efficiency or the amount of a compartment used in a system.

The second equation presents the mass conservation principle into a compartment:

$$\text{Consumption} = \text{production} + \text{respiration} + \text{unassimilated food (eq. 3)}$$

$$B_i \cdot (Q/B)_i = B_i \cdot (P/B)_i + R_i + U_i \text{ (eq. 4)}$$

where R is the respiration flow and U the unassimilated food rate.

Based on these two equations, the required input parameters for each compartment included in the model are three values among B , P/B , Q/B , and EE . If a parameter is unknown for a compartment, it can be estimated from the model. The EE parameter, which corresponds to the part of production for each compartment used in the system, is mostly unknown or poorly estimated. In our study, EE of all compartments were left estimated by the model.

In this study, three models of the haline estuary were constructed, one for each period defined by Chaalali et al. (2013a) and Chevillot et al. (under review). Models 1-3 covered the periods from 1985 to 1988, 1989 to 2002, and 2003 to 2014, respectively. Models covered the whole estuary from Royan (downstream) to Bec d'Ambès (upstream) (Fig. 1). The same 29 compartments (Table 1) were included in the three models to compare the food-web functioning without bias related to model structure in ENA indices. Some ENA indices were demonstrated to respond to the level of aggregation in food-web models (Baird 2009, Johnson et al. 2009). Each model was composed of two primary producers groups, three benthic invertebrates groups, three zooplanktonic ones, one compartment of macrocrustaceans, eighteen of fish, and one of birds. Two anthropogenic compartments were added: the commercial fishery and the Braud and Saint-Louis nuclear power plant.

Each model was built on an annual basis. Biomasses (B) were expressed in carbon weight (kgC.km^{-2}) using conversion factors from literature, while rates (P/B) and (Q/B) were given in yr^{-1} . Flows between compartments were in $\text{kgC.km}^{-2}.\text{yr}^{-1}$.

Biological compartment definition and input parameters

Primary producers. Two compartments of primary producers were implemented; the marine phytoplankton (MPP) entering the lower estuary with the tides and the microphytobenthos (MPB) produced on the estuarine intertidal mudflats. Biomass of MPP and MPB were considered constant over the three periods. B and P/B data were gathered from Savoye et al. (2012) and (Nzigou 2012)(Table 1).

Detritus. This compartment regroups the suspended organic matter (SOM), inputs from the catchment area, the organic matter already stocked in the estuarine sediments, and the flows from living organisms (i.e. dead organisms and feces) in the food web. From 1990 to 1999, a yearly mean of 120,000 T.yr⁻¹ of particular organic carbon (POC) inputs in the system was estimated (Schäfer et al. 2002). The associated mean water flow was 863 $\text{m}^3.\text{s}^{-1}$. These values were considered for the second period '1989-2002'. For the first and third periods ('1985-1988' and '2003-2014', respectively), the inputs of POC were estimated from the mean flow of water during each period (924 $\text{m}^3.\text{s}^{-1}$ and 765 $\text{m}^3.\text{s}^{-1}$, respectively) proportionally to the ratio (POC/water discharge) of the second period. The estuarine stock in sediments was considered constant for each period and set to 83,500 T.yr⁻¹ of POC. The flow of detritus outside the system was estimated to be 40% of the POC inputs for each of the three periods (Savoye et al. 2012). Detritus is a non-living compartment in the EwE model implementation. In our case, we considered that, as for other similar models, they are associated with the bacterial compartment. The Gironde estuary was defined by David et al. (2005) and Lobry et al. (2008) as an 'heterotrophic bacteria

system based'. However, no reliable estimate of bacterial biomass exists for this compartment in the Gironde estuary.

Benthic macrofauna. Benthic macrofauna was divided into two compartments according to their tidal position (inter- and subtidal macrofauna). Compartments were composed principally of annelids, gastropods and bivalves (*Nereis diversicolor*, *Heteromastus filiformis*, *Macoma baltica*, *Hydribia ulvae*, etc.). Data came from three sampling surveys in the Gironde estuary from 1991 to 2014. The first sampled the intertidal macrobenthos in April and October 1991 and 1992 at four stations (V, R, SE, L; Fig. 1). Twelve samples of 0.04 m² per stations were made. The second sampled the subtidal macrobenthos during the years 2000 and 2001, 70 in June 2000, and 106 samplings in May 2001. They were realized with Shipek grab of 0.04 m² (see details in Brosse 2003). The third survey sampled the intertidal and subtidal macrobenthos from 2004 to 2014 between April and November (plus February for intertidal zones). The intertidal samplings were realized with 10 cores of 0.06 m² at the three sampling sites (SE, L, SC; Fig.1). The subtidal samplings were realized with 5 Smith-McIntyre grab of 0.1 m² at the three sampling sites (Points F, E and K; Fig.1). Samples were washed and gently sieved over a 0.5 mm mesh. The ash-free dry weight (AFDW) biomasses of organisms were converted into carbon weight, using the following relation: 1 gC in 2 g of AFDW (McLusky & Elliott 1981). P/B and Q/B values for macrobenthic species were calculated using a weighted mean of the P/B and Q/B of the principal species and their relative abundance in inter- and subtidal areas (Brey 1990)

Data provided by the first two sampling surveys were used to estimate the macrobenthos biomass of the first period ('1985-1988', Model 1). Data of year 2004 and 2005 of the third survey were used to estimate the macrobenthos biomass of the second period ('1989-2002', Model 2). Data of year 2006 to 2014 of the third survey were used to estimate the macrobenthos biomass of the period '2003-2014' (Model 3).

Suprabenthos. Vagile suprabenthic crustaceans (except mysids) were aggregated into this one compartment (*ex: Gammarus sp.*). The biomass of this group comes from the mean of Lobry et al (2008) and David (2005) biomass estimations. Probably underestimated if compared to the high abundances observed in the Gironde estuary (Cemagref, unpubl. data), this compartment suffers of a lack of sampling. P/B, Q/B and DC were estimated using selected values from literature (Christensen et al. 1993, Ainsworth et al. 2001).

Zooplankton. Zooplankton was divided into three compartments according to size. Data were provided by the Blayais ecological monitoring program of the estuarine water bodies (see details in David et al., 2005; Chaalali et al., 2013a and b). Samples were collected monthly from March to November (at 1 m below the water surface and 1 m above the bottom, at 3-hr intervals during the tidal cycle) at four sampling stations (Fig. 1) with a WP2 net. Points E and K were sampled since 1979, Point F since 1992,

and Point 2 since 1998. Microzooplankton biomass was estimated as 40% of mesozooplankton biomass (David, 2005). Mesozooplankton regroups the most abundant copepod species *Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa*, *Acartia tonsa*, and the main neritic species (*Paracalanus parvus*, *Euterpina acutifrons*). Mysids are composed of *Neomysis integer* and *Mesopodopsis slabberi*. Zooplankton abundances (ind.m⁻³) at the four sampling stations were monthly averaged to integrate tidal and vertical variability. The mean biomass per m³ (of the different sampling stations) was extrapolated to the total volume of estuary. The mean abundance at Points 2 (from 1998 to 2014) and F (from 1992 to 2014) were added to the first period. P/B, Q/B and DC came from extensive local studies on the zooplanktonic compartment (David et al. 2006).

Fish and shrimps fauna: Fish and shrimps fauna was composed of 14 mono gender groups. Data were gathered from two sampling surveys operated in the Gironde estuary and targeting different ranges of fish size.

The Transect sampling survey

The 'Transect' survey has been implemented by the National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (Irstea, ex-Cemagref) since 1979, as a monitoring of small fish species or juvenile stages of larger species and shrimps around the Braud-et-Saint-Louis nuclear power plant (see for instance Lobry et al. (2006), Selleslagh et al. (2012b)). Fish surveys were carried out on a monthly basis. The sampling sites were located along 4 transects (orange zone, Fig. 1). Each transect consisted of 3 sites, one close to each bank and one on the middle axis of the estuary. At each site, simultaneously, one fish sample was taken near the surface and one near the bottom. Surface samples were collected using at each edge a rectangular frame net (4.0 m x 1.0 m, stretched mesh size of 18 mm and of 2.8 mm in the cod end). Bottom samples were collected with a dragnet (2.0 m x 1.2 m, with the same mesh as the surface net). The frame was maintained at 0.2 m above the bed. Each sampling lasted five to seven minutes and was performed in the daytime, between the halfway stage of the flood tide and the high tide slack, with the gear being towed against the current. Biomass of each species (fresh weight, g) was measured per m³ (see details in Pronier and Rochard 1998, Lobry et al. 2006, and Selleslagh et al. 2012a). The yearly mean biomasses were calculated from all the sampling stations and extrapolated to the total volume of the estuary.

The trawling sampling survey

This 'no-kill' sampling survey was designed to specifically monitor the European sturgeon (*Acipenser sturio*) from 1986 to 2002 and since 2008. Twenty benthic trawls were performed once a month. Samplings were carried out using a wide-mouth bottom trawl (terminal mesh 70 mm, vertical opening 3 m, horizontal opening 13 m) during the day on the flood or ebb tide. The yearly mean biomasses were calculated using species size-weight relationships. They were expressed in $\text{kgC.km}^{-2}\text{.yr}^{-1}$ by using the conversion factor proposed by Jorgensen et al. (1991). Biomasses were extrapolated to the total surface of the estuary.

For *Dicentrarchus labrax*, *Liza ramada*, *Argyrosomus regius* and the flat fish species (e.g. *Solea solea* and *Platichthys flesus*), the total yearly biomass was calculated as the mean of the two sampling surveys because of a small overlap between surveys in terms of catch size for these species. For all other species, the total yearly biomass was calculated from the 'transect' sampling survey. For each species, P/B was estimated from the literature (Lobry et al. 2008, Selleslagh et al. 2012a, Tecchio et al. 2015) The Q/B ratio was obtained from the empirical equation for fish proposed by Palomares and Pauly (1998). P/B and Q/B were calculated for each functional group as the weight mean of species-specific P/B and Q/B. Shrimp P/B and Q/B were obtained from Béguer (2009). Diet composition was obtained from (Pasquaud et al. 2010a, Selleslagh et al. 2015).

Bird fauna. One compartment of bird was considered in the models. Only species present throughout the year have been selected and included. The migratory species, which have a trophic impact only during a few days or weeks, have been excluded. The yearly mean abundance was expressed as the number of individuals (ind.) per km^2 of intertidal mudflat. Data were provided by the multiannual survey of the avifauna in the Gironde estuary (<http://espacesite.pagesperso-orange.fr/biosphere-environnement/contacts.html>). Ten species were finally selected: *Calidris alpina* (100 ind.), *Anas platyrhynchos* (30 ind.), *Pluvialis squatarola* (30 ind.), *Numenius arquata* (20 ind.), *Actitis hypoleucos* (20 ind.), *Larus ridibundus* (15 ind.), *L. argentatus* (15 ind.), *Tadorna tadorna* (10 ind.), *Ardea cinerea* (2 ind.), and *Egretta garzetta* (1 ind.). A weighted arithmetic mean biomass of this compartment was calculated from individual species weight and abundance (Sueur & Triplet 1999). A carbon to wet mass ratio of 0.1 was used (Heymans & Baird 2000). P/B and Q/B were taken from Tecchio et al. (2015) and Rybarczyk et al. (2003).

Anthropogenic pressures on fish: Anthropogenic pressures were composed of 2 compartments. Firstly, commercial landings were reported from 1979. However, it was not possible to assign landings to the seabass, meager, and flat fish (sole and flounder) compartments. There was no overlap between the minimum size of landings and the maximal size of trawl sampling for these three compartments. As

such, theoretical exploited fish stocks were constructed for each of these three compartments with the relevant fish length to assign landings to these compartments. The mean yearly biomass of these theoretical stocks was estimated from landings Y and Y/B ratio (Lobry et al. 2008) as follows:

$$B_s = Y_s / (Y/B) \text{ (eq. 5)}$$

$$B_y = B_s / 12 \cdot S_L \text{ (eq. 6)}$$

where B_s was the theoretical biomass of each compartment present during the fishing season (4 months for the three compartments), Y_s the landings for each compartment during the fishing season, Y/B the landing rate (i.e. 0.42 for the seabass and meager, and 0.10 for the flat fishes; Lobry et al. 2008), B_y the theoretical yearly biomass of each compartment during a year, 12 the number of months per year, and S_L the length of the fishing season. For other compartments (i.e. eels and shrimps), landings were imputed directly to the sampled compartment.

The second anthropogenic pressure included in the models was the fish and shrimp mortalities due to the Braud-et-Saint-Louis nuclear power plant (BSL-NPP) cooling water intake. Percentage of total biomass impacted by the BSL-NPP for fish and shrimps was collected in Boigontier and Mounié (1984). These values were extrapolated to yearly compartment biomasses at each period.

Manually model balancing and pedigree calculation

Three input parameters among the four previously shown were required to solve the two mass-balance equations (eq. 2 and eq. 4). Model estimated the fourth. In our study, models were estimated all the EE. According to Christensen et al. (2000), the procedure for building Ecopath models is to start with input parameters entered within the range of possible values. If the initial values of parameters gave unbalance models (i.e. model with ecotrophic efficiencies (EE) greater than 1 for any compartment), we modified slightly the less reliable value of P/B and B to ensure that EE values were less than 1. The initial estimated biomass of shrimps for the third period gave an unbalanced model. We increased their biomass by 20% to balance Model 3. Shrimp biomass of Models 1 and 2 was consequently increased by 20% to maintain their future comparison. In the same way, the subtidal macrobenthos compartment in Model 3 was increased by 25%.

The pedigree of the data shows the uncertainty around the inputs. High pedigree values are associated with high levels of data quality (samplings were precise and coming from the study areas). A pedigree values was implemented to each B , P/B , Q/B , Diet composition and anthropogenic estimates. An overall pedigree index was calculated by EwE software ranging from 0 to 1. Lower pedigree values

corresponded to a model constructed with data coming from other models or other ecosystems while high values indicate that the model was constructed with local data (Morissette 2007, Christensen et al. 2008). The overall pedigree index was calculated for each model to assess their quality.

Assessing trophic capacity changes and ecosystem status trends

Trophic capacity assessment through EE and biomass evolution

The EE value was used in this study as a proxy to assess the carrying capacity of estuary for species. When EE value reaches the critical value of 1, which means that all the production of this one is used in the system, we considered that carrying capacity is reached for its predators.

Ecological Network Analysis

ENA was performed for each of the three models. Usually, in EwE modeling, the ENA conclusions are relying on single values of ENA indices given by the model that are compared to those of similar ecosystems. To take into account the uncertainty around input parameters and to provide ENA indices distributions that can be statistically comparable between the three models, the ENAtool routine (Guesnet et al. 2015) was used. The aim of this routine is to associate at each input parameter (i.e. B, P/B, Q/B and DC) of a given Ecopath model an uncertainty interval based on the data quality (e.g. pedigree values) and to sample balanced input parameters matrices within these fixed boundaries. As such, for a given ecosystem, ENA indices are calculated for the set of balanced matrices leading to a distribution of values for each index. Here, a set of 50,000 balanced models were sampled with input parameters boundaries defined according to pedigree values reported in Table 3. A list of 14 ENA indices was calculated (see for a review Saint-Béat et al. 2015)):

The Total System Throughput (TST) is the sum of all flows in the food web and across the neighbouring ecosystem (i.e. imports/exports) (Kay et al. 1989). It measures the global ecosystem activity by the quantification of the total energy flow.

The Finn Cycling Index (FCI) gives the proportion of the total material that is recycled in the system (Finn 1980). Baird et al. (2004a) defined the FCI as a measure of the retentiveness (i.e. capacity to retain) of the system.

The System Omnivory Index (SOI) is a measure of the omnivory of all consumers. A SOI ratio close to 1 means that the consumers are very omnivorous (i.e. feed on the highest amount possible of trophic levels) while a SOI close to 0 means that the consumers are specialized on a single prey (Christensen et al. 2005, Libralato 2008).

The Average Path Length (APL) is the average number of steps that a particle passes through across the food web, from its entry to its exit (Finn 1980, Kay et al. 1989).

The System Ascendency (A) is the quantification of the system activity linked to the organization and specialization of the flows. A greater Ascendency means a higher degree of specialization of flows in the network (Ulanowicz 1986).

The Development Capacity (C) is a measure of the natural upper limit of A.

The Overhead (O) is the unorganized part of the system and as such the difference between A and C.

The Relative Ascendency (A/C) quantifies the part of the system that is organized.

The Internal Ascendency (Ai) / Internal Capacity (Ci) ratio reflects the potential organization based on internal exchanges only. The difference between A/C and Ai/Ci quantifies the dependency of the system to adjacent systems.

The Normalized Ascendency (A/TST) named AMI is considered to be indicative of the developmental status of the ecosystem. It corresponds to the degree of specialization of flows in the network (Ulanowicz 2004).

The Shannon-Wiener index calculated on flows (C/TST) measures the evenness and number of flows in the food web. It was defined as a more dynamic concept than species diversity (Mann et al. 1989, Baird et al. 1998).

The total primary production/total biomass ratio can be a function of ecosystem maturity. Immature systems have a higher production than respiration for most groups. The ratio decreases with the maturity increasing (Christensen et al. 1993).

The Total Biomass / TST ratio is expected to increase in the most mature stages of the system (Odum et al. 1971).

To test for statistical differences between the ENA indices distributions of the three models, the Cliff's delta method was used (Cliff, 1996, Tecchio et al, 2016). This method takes into account the large sample size (here 50,000 values for each ENA index) which is not appropriate to perform ANOVAs. Three pairwise comparisons were performed (ENAx_period1/ENAx_period2; ENAx_period1/ENAx_period3; and ENAx_period2/ENAx_period3). Only large and medium effects, according to the value of Cliff's delta ($|d|$), were taken to consider two distributions as 'different' (i.e. $|d| < 0.147$ "negligible"; $|d| < 0.33$ "small"; $|d| < 0.474$ "medium"; otherwise "large"; (Cliff 1996, Tecchio et al. 2016). This method was not a statistical hypothesis test as the commonly-used Student or Wilcoxon tests. The term 'significant difference' was used to help the reading but it did not have the same meaning as in the original hypothesis tests.

Keystone and dominant species

In keystone diagrams, the overall impact of a compartment is plotted against its keystone index (Libralato et al. 2006) to identify keystone and dominant groups in an ecosystem. Keystone compartments are defined as those playing an important role in the food web with a relatively low biomass. On the contrary, the dominant compartments are those that play an important role and which have a high relative biomass. The keystone index of each species (KS_i) is calculated as follows:

$$KS_i = \log[\varepsilon_i (1-p_i)] \text{ (eq. 7)}$$

Where ε_i is the overall effect expressed as the square root of the sum of m_{ij} square (m_{ij} : the relative impact of a slight increase in biomass of impacting group i on biomass of impacted group j), p_i is the contribution of the functional group i to the total biomass of the food web.

Keystone diagrams were computed for the three models and the relative position and role of benthos invertebrates in the food webs were particularly analyzed as they represent the basis of many fish diet regimes (e.g. sturgeons, ...).

V.2.4. RESULTS

In our study, all three models were not much constrained, i.e. 93% of *EE* values were inferior to 1 with the first set of input parameters. The EwE pedigree index calculated by the model was 0.942 for the three models.

Biomass and EE evolution

Regarding biomass data, eight compartments showed noticeable variation of biomass through time (Fig. 2), both decreases and increases. The intertidal and subtidal benthic macrofauna exhibited marked decrease between the first and third period. The subtidal macrobenthos biomass changed from 963.43 kgC.km⁻².yr⁻¹ to 13.53 kgC.km⁻².yr⁻¹ (Table 1). The decrease of the intertidal macrobenthos was still remarkable but to a lesser extent; its biomass being divided by two. In the same way, the shrimp biomass was reduced by 30% between the first two periods but slightly increased during the third period reaching 80% of its reference level (from first period). Regarding the fish community, the biomass of mullet and seabass increased sharply across the three periods by a factor 2.5 and 5 respectively (Fig. 2). Biomass of meager, almost null during the first period '1985-1988', raised to 50 kgC.km⁻² yr⁻¹ during the second period and then was divided by two during the third period '2003-2014'. The biomass of flat fish (sole and flounder) doubled between the first and second period and then slightly decreased (Fig. 2; Table 1). The last group which exhibited important biomass variations was the whiting. Its biomass, stable during the first two periods, almost doubled in the last period (Fig. 2).

Regarding ecotrophic efficiencies estimations by the Ecopath models, six compartments showed noticeable positive variations of their *EE* with a magnitude up to 3 (Fig. 3). The *EE* of the subtidal benthos compartment sharply rose in the third period and exhibited a value close to 1, its maximum (Table 4). Shrimps exhibited *EE* values close to the maximum during the last two periods and corresponded to a multiplication by almost 4 compared to the first period. Suprabenthos, Anchovy, Sprat and Goby exhibited large variations of *EE* too. For these four compartments the magnitude of change was between 2.5 and 5 (Fig. 3). Only primary producers presented a decreasing trend of *EE* values.

Ecosystem status assessment through ENA indices

For most ENA indices, the initial Ecopath estimate was included in the ENA distribution. The sole exception was for SOI with considerably higher initial estimates than its corresponding distributions (i.e. get from the ENAtool routine; Fig. 4). The Total Biomass (excluding detritus), the Total Biomass/TST ratio, the Developmental Capacity (C) and the Overhead (O) decreased significantly and linearly from the first to the third period (Fig. 4). The Ascendency (A), AMI and the Flow Diversity (C/TST) significantly decreased between the first and the third period. The System Omnivory Index (SOI) ranged from 0.16 to 0.18 between the three periods and all the pairwise comparisons were significant. The SOI for the first period was the highest (0.175 ± 0.007) while the SOI for the second period was the lowest (0.169 ± 0.008). The Total System Throughput (TST) and Ascendency (A) exhibited same patterns of change across the three periods (Fig. 4). The first two periods were characterized by the same range of values (medians; 7.10^5 and 8.10^5 , respectively) but the third period '2003-2014' had significant lowest values for these two related indices (median: 6.10^5 and 7.10^5 , respectively). A_i/C_i and A/C varied in the same way by definition (Fig. 4), the second period '1989-2002' exhibiting the highest value of these indices. The second model had also the highest value of Average Path Length (APL) compared to the two others (Fig. 4). The Finn's Cycling Index (FCI) of the third period was the highest (median: 9.5%) while the second period had the lowest (median 5.5%).

Identification of keystone and dominant species

The species with the keystone index closer to zero and the large relative impact (i.e. top left of the keystone diagram) for the first period were Seabass and, in a lesser proportion, mysids and mesozooplankton (Fig. 5). The second period exhibited almost the same 'keystone' species but not in the same order; mysids and Seabass were still high ranking compartments but Meager replaced mesozooplankton. In the third period, Meager was not ranked as a keystone species, but Seabass and mesozooplankton still were (Fig. 5). Seabass and Meager were two compartments experiencing large variations of biomass through time (Fig. 2).

Chapitre 5 : Approche holistique du fonctionnement trophique de l'estuaire

Table 1: Inputs data for the three ecopath models of the Gironde estuary. B₁ to B₃ are the biomasses for each period (i.e. '1985-1988'. '1989-2002'. '2003-2014'); P/B is the production to biomass ratio; Q/B is the consumption to biomass ratio; Intervals P/B and Q/B are ranges of documented values for P/B and Q/B; Literature lists the references used to determine the intervals; Y₁ to Y₃ are mortality rates due to the CNPE cooling water intake; Y_{p1} to Y_{p3} are the landings of the commercial fisheries for the three Ecopath models.

	B ₁	B ₂	B ₃	P/B	Interval P/B	Q/B	Interval Q/B	Literature	Y ₁	Y ₂	Y ₃	Y _{p1}	Y _{p2}	Y _{p3}
Marine phytoplankton	643	643	643	150	70-200.9	0		Patricio et al.,2006; Tecchio et al.,2015; Selleslagh et al., 2012; Lobry et al., 2008; Liu et al., 2007						
Microphytobenthos	1030	1030	1030	36.50	33-40	0		Tecchio et al., 2015; Rybarczyk et al., 2003; Baeta et al., 2011						
Intertidal macrobenthos	367	342.70	169	7.04	4.2-13.1	19.812	18-32	Tecchio et al., 2015; Lobry et al., 2008; Selleslagh et al., 2012; Prado et al., 2013; Araujo et al., 2005 ; Rybarczyk et al. 2003						
Subtidal macrobenthos	963.43	491	13.53 (+25%)	9.08	4.2-13.1	20.212	18-32	Tecchio et al., 2015; Lobry et al., 2008; Selleslagh et al., 2012; Prado et al., 2013; Araujo et al., 2005 ; Rybarczyk et al. 2003						
Suprabenthos	74.80	74.80	74.80	3.50	2.5-4.6	8.3	8.3-33	Tecchio 2015; Lobry 2008; Selleslagh 2012; Prado 2013						
Microzooplankton	82.50	73.15	107.80	215.00	34-276	410	101.2-620	Fasham, 2013; Araujo 2005						
Mesozooplankton	165	146.00	215.60	52.00	15-62	110	53-198	Tecchio et al., 2015; Lobry et al., 2008; Selleslagh et al., 2012; Prado et al., 2013; Araujo et al., 2005 ; Rybarczyk et al. 2003;Patricio et al., 2006; David et al., 2005						
Mysids	318.00	257.50	247.98	9.50	4.8-15.7	92.83	39.38-92.83	David et al., 2005; Lobry et al., 2008; Tecchio et al., 2015; Rybarczyk et al., 2003						
Shrimps	16.49 (+20%)	10.38 (+20%)	12.48 (+20%)	7.30	0.9-7	25	15.5-54.15	Rybarczyk et al., 2003; Selleslagh et al., 2012;Tecchio et al., 2015; lobry et al., 2008;Patricio et al., 2006	0.63	0.39	0.47	0.96	0.48	0.56
Freshwater fish species	0.60	1.00	0.90	0.59	0.5-1.6	5.9	5.9-16 (4)	Lobry et al., 2008; Matheus et al., 1971						
Mullet	16.8	23.65	38.6	3.47	3.47	7.22	7.5	Lobry et al., 2008	0.05	0.07	0.09			
Sturgeon	4.02	10.40	4.60	0.10	0.10	1.7	1.7-3.29	Lobry et al., 2008						
Anchovy	3.06	2.07	2.88	3.75	08-3.75	12	6.7-17.7	Lobry et al., 2008; Tecchio et al., 2015;Selleslagh et al., 2012	0.0031	0.0016	0.0029			
Sprat	1.70	3.67	2.20	3.75	08-3.75	12	6.7-17.7	Lobry et al., 2008; Tecchio et al., 2015;Selleslagh et al., 2012	0.04	0.10	0.06			
Goby	6.70	4.80	3.90	3.20	1.7-3.0	9	5.5-12.8	Patricio et al., 2006;Lobry et al., 2008; Rybarczyk et al., 2003	0.18	0.13	0.11			
Seabass	3.30	12.20	25.60	1.24	0.3-2	7	2.45-11.42	Patricio et al., 2006;Lobry et al., 2008;Rybarczyk et al., 2003;Selleslagh et al., 2012	0.0033	0.01	0.03			
Meager	0.90	50.70	21.70	2.01	0.3-2	3	2.45-5	Patricio et al., 2006;Lobry et al., 2008;Rybarczyk et al., 2003;Selleslagh et al., 2012						
Flat fishes	6.20	16.29	13.60	1.20	1.03-1.9	5.2	2.9-7.83	Tecchio et al., 2006;Lobry et al., 2008;Rybarczyk et al., 2003;Selleslagh et al., 2012	0.04	0.11	0.10			
Pipefish	4.28	2.20	1.30	1.26	1.26	9	8.35-10.37	Lobry et al., 2008	0.08	0.04	0.02			
Shad	3.29	3.07	1.70	2.00	1.24-3.5	7.5	7.5	Fish base	0.25	0.24	0.13			
Eel	8.30	6.90	13.22	0.59	0.38-0.8	3	2.01-4	Prado et al., 2013; Selleslagh et al., 2012	0.01	0.01	0.01	0.33	0.37	0.09
Ray	0.16	0.35	0.84	1.36	1.36	5.2	2.9-7.83	Tecchio et al., 2015;Lobry et al., 2008						
Whiting	1.68	0.78	8.42	0.53	0.48-0.58	4	3.5-4	Tecchio et al., 2015;Lobry et al., 2008; Elliot et Taylor. 1989						
Smelt	2.20	2.40	3.15	2.27	08-3.75	8.4	8.4	Lobry et al., 2008; Tecchio et al., 2015;Selleslagh et al., 2012 ; Fish base	0.77	0.84	1.10			
Birds	0.29	0.29	0.29	0.01	0.01	0.4	0.32-0.53	Tecchio et al., 2015						
Seabass fishing stock	0.35	0.35	0.12	1.24	0.3-2	7	2.45-11.42	Patricio et al., 2006;Lobry et al., 2008;Rybarczyk et al., 2003;Selleslagh et al., 2012				0.12	0.12	0.04
Meager fishing stock	0,00	5.22	5.37	2.01	0.3-2	3	2.45-5	Patricio et al., 2006;Lobry et al., 2008;Rybarczyk et al., 2003;Selleslagh et al., 2012				0.00	2.19	2.25
Flatfish fishing stock	0.14	0.14	0.14	1.20	1.03-1.9	5.2	2.9-7.83	Tecchio et al., 2006;Lobry et al., 2008;Rybarczyk et al., 2003;Selleslagh et al., 2012				0.07	0.07	0.07
Detritus	209923	209923	209923											

Chapitre 5 : Approche holistique du fonctionnement trophique de l'estuaire

Table 2: Diet composition matrix with predators (in columns) feeding on compartments (in rows). Values were proportions of a total diet. The same table was used for the three Ecopath models of the Gironde estuary.

Prey / predator	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
1 Marine phytoplankton	0.053	0.053	0.2	0	0.13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2 Microphytobenthos	0.45	0	0.2	0	0.08	0.2	0.017	0	0.35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3 Intertidal macrobenthos	0.087	0	0	0	0	0	0.074	0	0.004	0	0	0	0.02	0	0.2	0.2	0.01	0.01	0	0	0	1	0.007	0	0.07	0
4 Subtidal macrobenthos	0	0.087	0	0	0	0	0.096	0.77	0.002	0.74	0	0	0.01	0	0	0.13	0.08	0	0.01	0	0.012	0	0	0	0	0.05
5 Suprabenthos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.16	0.29	0.25	0.4	0	0.15	0.55	0.59	0.38	0	0	0.1	0.14	0.14	0
6 Microzooplankton	0.03	0.03	0.05	0	0.05	0.515	0.11	0	0.134	0	0.089	0.31	0.08	0	0	0	0.075	0	0	0.012	0.28	0	0	0	0	0
7 Mesozooplankton	0	0	0.15	0	0	0.245	0.11	0	0.16	0	0.367	0.25	0.5	0.08	0.042	0	0.72	0.276	0	0	0.01	0.72	0	0.025	0.019	0
8 Mysids	0	0	0	0	0	0	0.16	0.01	0	0.13	0.491	0	0.13	0.14	0.34	0	0	0.048	0.08	0.077	0.254	0	0	0.05	0.145	0
9 Shrimps	0	0	0	0	0	0	0.01	0.07	0	0.08	0	0	0.02	0.31	0.3	0.09	0	0.048	0.229	0.275	0.202	0	0	0.1	0.018	0.03
10 Freshwater fish species	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11 Mullet	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12 Sturgeon	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13 Anchovy	0	0	0	0	0	0	0	0.005	0	0	0	0	0	0.03	0.01	0	0	0.102	0	0	0.025	0	0	0.03	0.006	0
14 Sprat	0	0	0	0	0	0	0	0.005	0	0	0	0	0	0.025	0.005	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0.0029	0
15 Goby	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0.05	0	0	0	0.025	0.023	0	0	0	0.0134	0	0.025	0	0	0.01	0	0
16 Seabass	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17 Meager	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18 Flat fish	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0.008	0.009	0
19 Pipefish	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20 Shad	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0
21 Eel	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22 Ray	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23 Whiting	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24 Smelt	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25 Birds	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26 Seabass fishing stock	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27 Meager fishing stock	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28 Flatfish fishing stock	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29 Detritus	0.38	0.83	0.4	1	0.74	0.04	0.423	0.1	0.35	0	0.053	0.44	0.1	0.06	0.01	0.18	0	0.291	0.094	0.058	0.08	0	0	0	0	0.05
30 Import	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.66	0.66	0.66
31 Sum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Table 3: Pedigree values for the three Ecopath model input parameters. The same table was applied to the three Ecopath models of the Gironde estuary. Values correspond to a percentage of variation around the initial values provided in Table 1. B: biomass; P/B: production to biomass ratio; Q/B: consumption to biomass ratio; diet comp: Diet Composition (DC). Blank cells correspond to parameters that did not apply to a compartment (e.g. Q/B of primary producers) or for which the Ecopath routine did not allow users to set a pedigree value (e.g. P/B of primary producers).

Compartments	B %	P/B %	Q/B %	diet comp %
Marine Phytoplankton	0.3			
Microphytobenthos	0.3	0.1		
Intertidal macrobenthos	0.1	0.2	0.3	0.4
Subtidal macrobenthos	0.1	0.2	0.3	0.4
Suprabenthos	0.3	0.2	0.3	0.3
Microzooplankton	0.1	0.4	0.3	
Mesozooplankton	0.1	0.1	0.3	0.3
Mysids	0.1	0.1	0.3	0.3
Shrimps	0.1	0.1	0.3	0.3
Freshwater fish species	0.1	0.4	0.3	0.8
Mullet	0.1	0.4	0.3	0.3
Sturgeons	0.1	0.4	0.3	0.3
Anchovy	0.1	0.4	0.3	0.3
Sprat	0.1	0.4	0.3	0.3
Goby	0.1	0.4	0.3	0.3
Seabass	0.1	0.4	0.3	0.3
Meager	0.1	0.4	0.3	0.3
Flat fish	0.1	0.4	0.3	0.3
Pipefish	0.1	0.4	0.3	0.8
Shad	0.1	0.4	0.3	0.3
Eel	0.1	0.4	0.3	0.3
Ray	0.1	0.4	0.3	0.3
Whiting	0.1	0.4	0.3	0.3
Smelt	0.1	0.4	0.3	0.3
Birds	0.3	0.4	0.3	
Seabass fishing stock	0.1	0.4	0.3	0.3
Meager fishing stock	0.1	0.4	0.3	0.3
Flatfish fishing stock	0.1	0.4	0.3	0.3
Detritus				

Table 4: Ecotrophic Efficiency initial EwE values for each period

	EE_1985-1988	EE_1989-2002	EE_2003-2014
Marine phytoplankton	0.043	0.033	0.035
Microphytobenthos	0.293	0.253	0.222
Intertidal macrobenthos	0.489	0.488	0.535
Subtidal macrobenthos	0.301	0.311	0.979
Suprabenthos	0.204	0.369	0.544
Microzooplankton	0.969	0.879	0.574
Mesozooplankton	0.873	0.806	0.526
Mysids	0.035	0.059	0.063
Shrimps	0.251	0.800	0.881
Freshwater fish species	0.1	0.1	0.1
Mullet	0.003	0.001	0.001
Sturgeon	0.00	0.00	0.00
Anchovy	0.330	0.476	0.751
Sprat	0.147	0.350	0.782
Goby	0.134	0.440	0.716
Seabass	0.016	0.001	0.001
Meager	0.00	0.00	0.00
Flat fishes	0.071	0.256	0.266
Pipefish	0.024	0.028	0.028
Shad	0.126	0.448	0.454
Eel	0.138	0.184	0.027
Ray	0.00	0.00	0.00
Whiting	0.00	0.00	0.00
Smelt	0.034	0.341	0.334
Birds	0.00	0.00	0.00
Seabass fishing stock	0.645	0.645	0.655
Meager fishing stock	0.00	0.418	0.438
Flatfish fishing stock	0.170	0.166	0.170
Detritus			

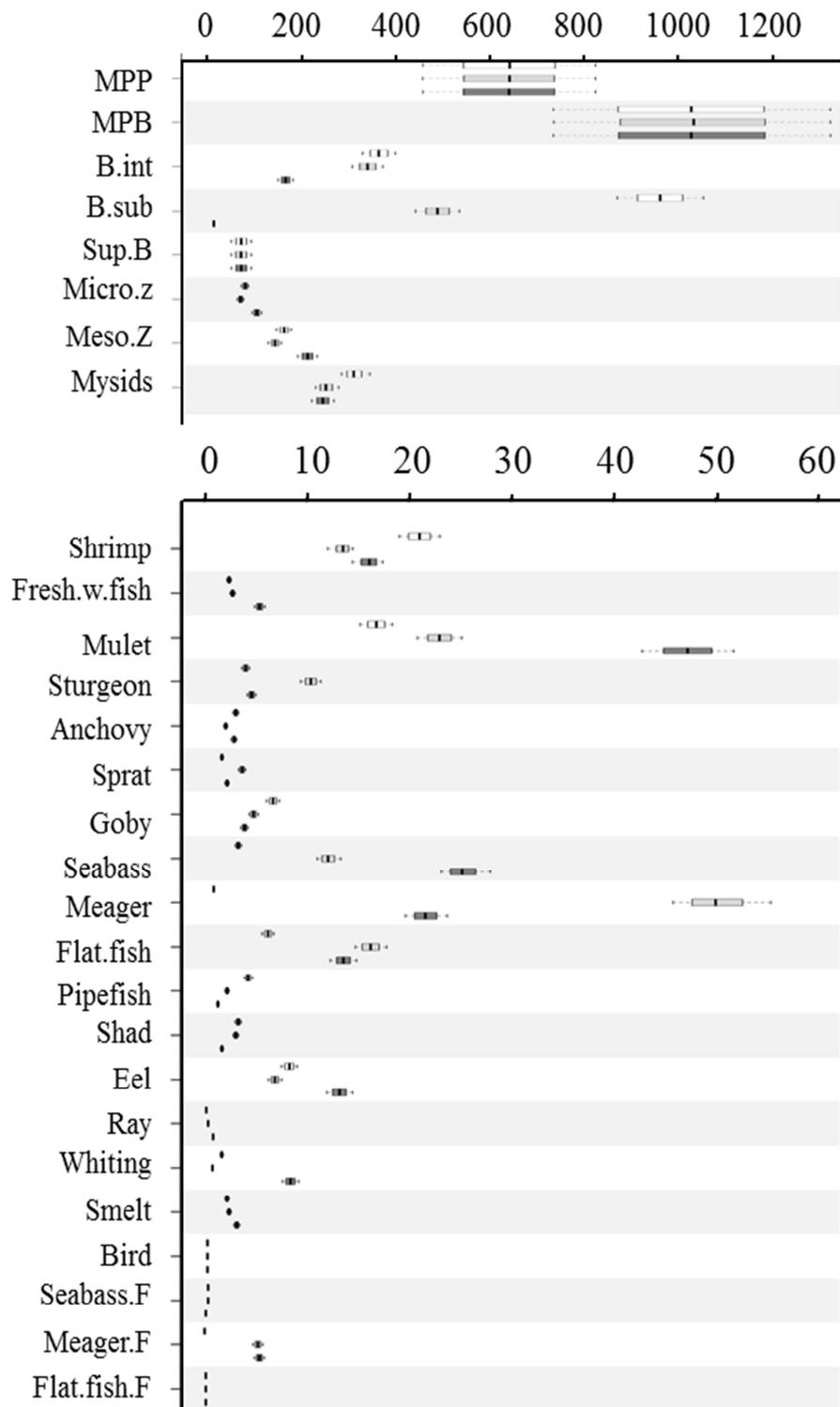


Fig. 2: Biomass changes of each compartment during the three periods (i.e. '1985-1988', '1989-2002', '2003-2014'). Within each column, the white, light-grey, and dark-grey boxplots correspond to the '1985-1988', '1989-2002', and '2003-2014' periods, respectively. The vertical lines in boxplots represent the biomass median of 50.000 balanced models sampled using the routine of Guesnet et al. (2015). The boxes are the first and third quartiles and the whiskers correspond to the 0.025 and 0.975 percentiles. MPP: marine phytoplankton; MPB: microphytobenthos; B.int: intertidal macrobenthos; B.sub: subtidal macrobenthos; Sup.B: suprabenthos; Micro.z: microzooplankton; Meso.z: mesozooplankton; Fresh.w.fish: freshwater fish species; Seabass.F: theoretical biomass of seabass fishing stock; Meager.F: theoretical biomass of meager fishing stock; Flat.fish.F: theoretical biomass of flatfish fishing stock.

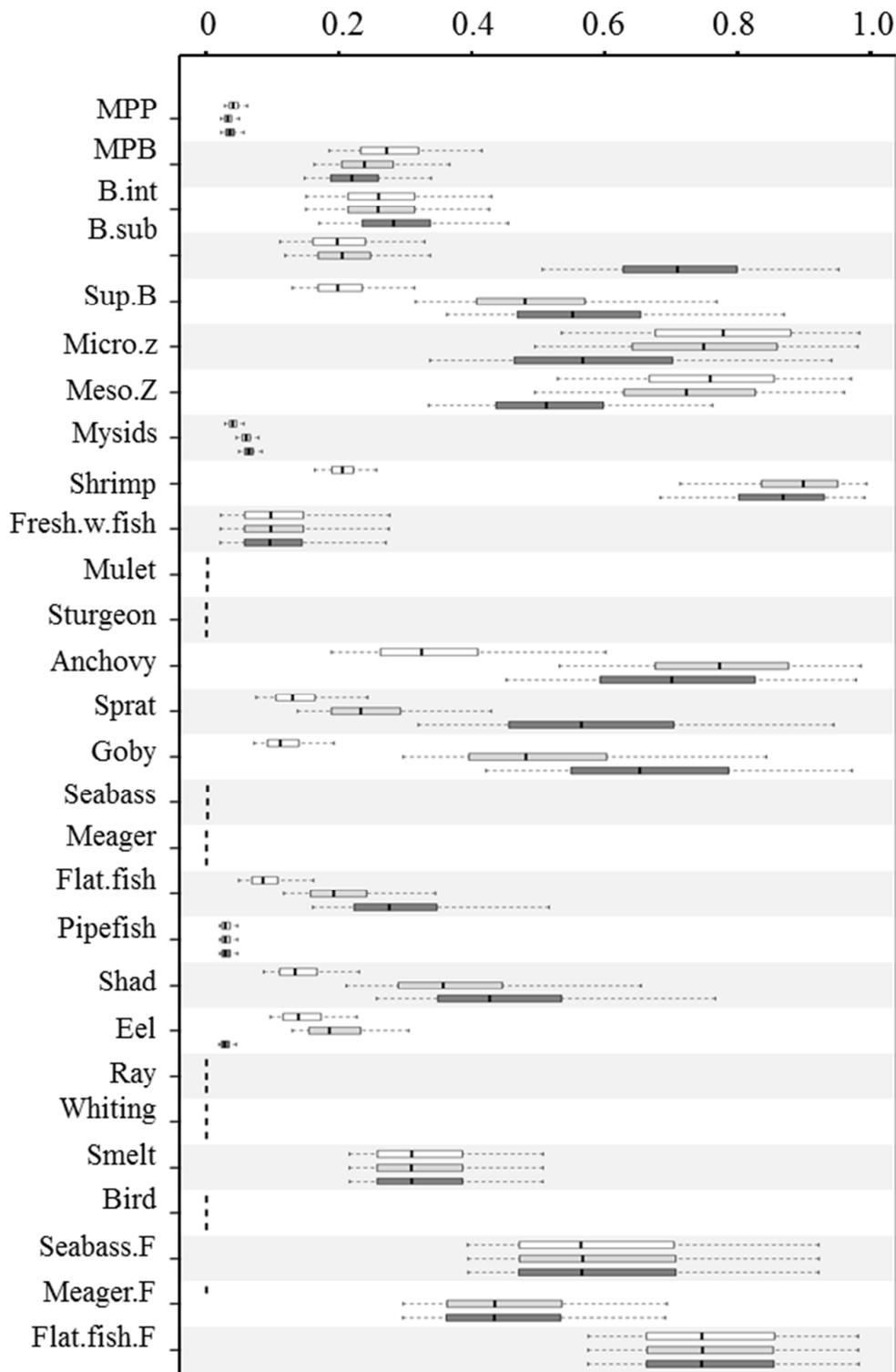


Fig. 3: Ecotrophic Efficiency (EE) changes of each compartment during the three periods (i.e. '1985-1988', '1989-2002', '2003-2014'). Within each column, the white, light-grey, and dark-grey boxplots correspond to the '1985-1988', '1989-2002', and '2003-2014' periods, respectively. The vertical lines of boxplot represent the biomass median of 50.000 balanced models sampled using the routine of Guesnet et al. (2015). The boxes are the first and third quartiles and the whiskers correspond to the 0.025 and 0.975 percentiles. MPP: marine phytoplankton; MPB: microphytobenthos; B.int: intertidal macrobenthos intertidal; B.sub: subtidal macrobenthos; Sup.B: suprabenthos; Micro.z: microzooplankton; Meso.z: mesozooplankton; Fresh.w.fish: freshwater fish species; Seabass.F: theoretical biomass of seabass fishing stock; Meager.F: theoretical biomass of meager fishing stock; Flat.fish.F: theoretical biomass of flatfish fishing stock.

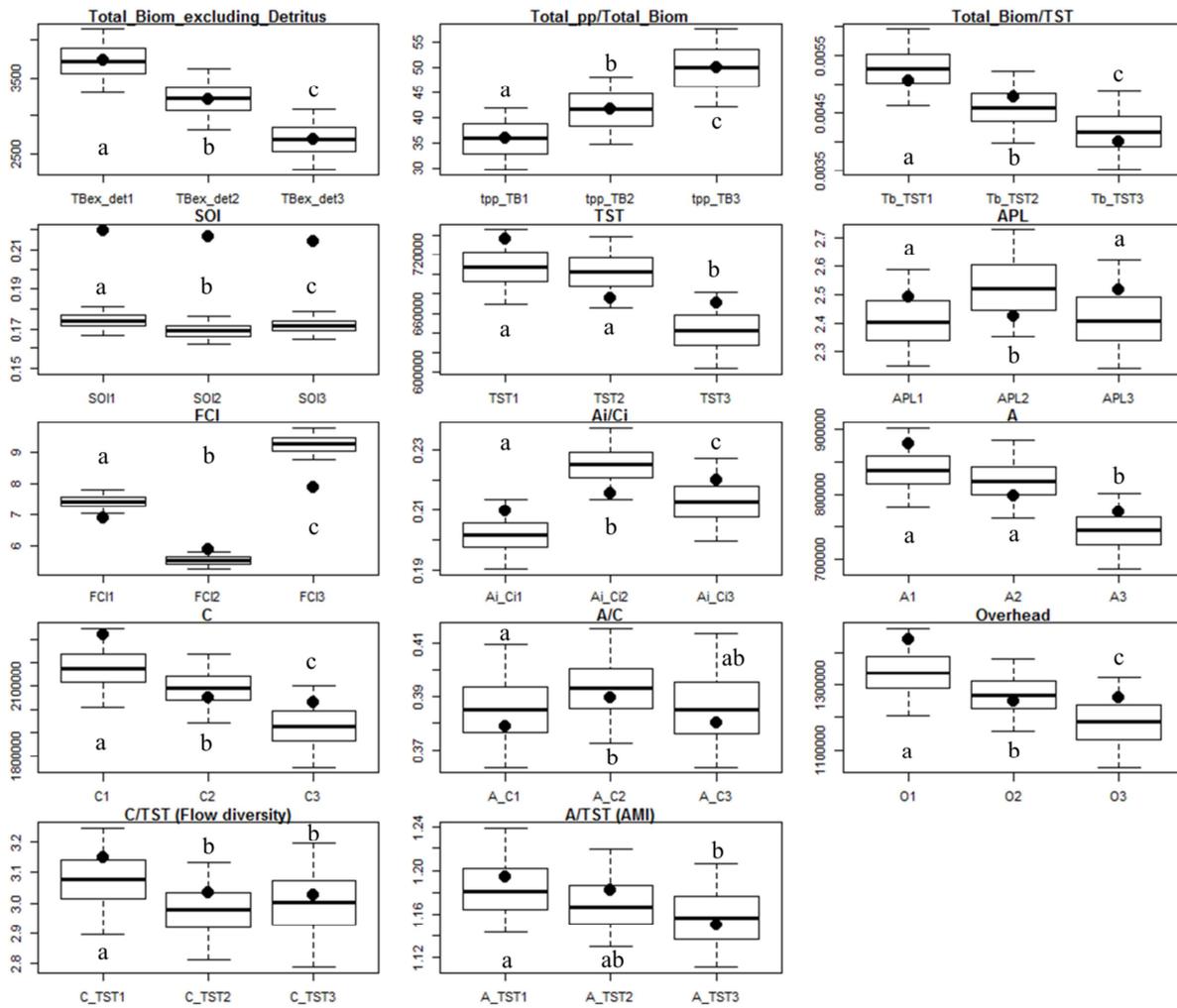


Fig. 4: Fourteen ENA indices calculated for the three Ecopath models of the Gironde estuary. Boxplots 1 (left) to 3 (right) correspond to the ENA indices of the '1985-1988', '1989-2002', and '2003-2014' periods, respectively. The vertical lines in boxplots represent the ENA indices median of 50.000 balanced models sampled using the routine of Guesnet et al. (2015). The boxes are the first and third quartiles and the whiskers correspond to the 0.025 and 0.975 percentiles. Letters indicate the 'significant difference' between the three pairwise comparisons using the Cliff's delta analyses. Only medium and large differences from the Cliff's delta were considered here as indicating a 'significant difference' in ENA index distribution (Cliff 1996, Tecchio et al. 2016). Total_pp: total primary production; Total_Biom: total biomass. Black dots are the Ecopath estimates for each ENA index. See section 2.3.2 for ENA indices abbreviations.

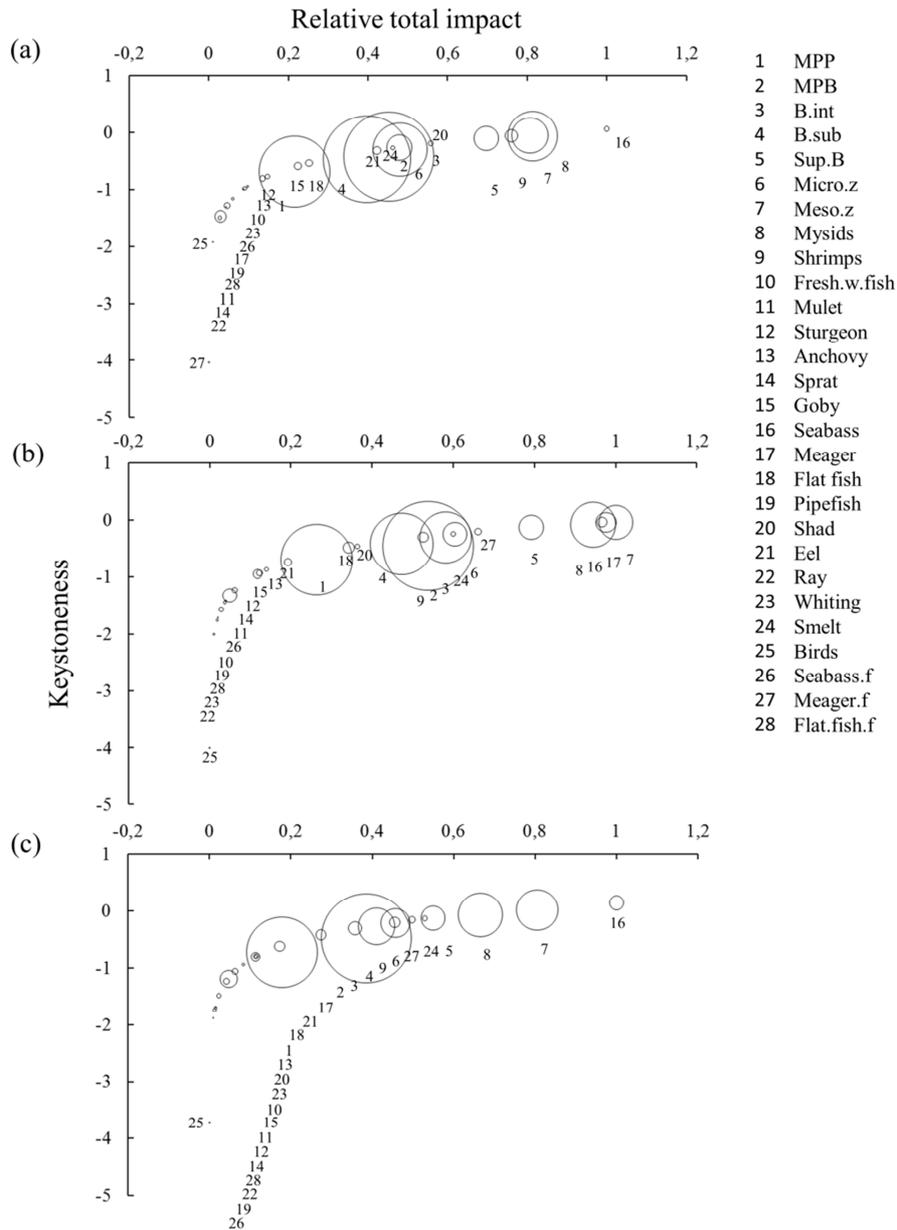


Fig. 5: Keystone diagrams for the three Ecopath models of the Gironde estuary (Libralato et al. 2006). The Y-axis represents the Keystone index and the X-axis the relative total impact of each compartment, (a) '1985-1988' period, (b) '1989-2002' period, and (c) '2003-2014' period. The circle size indicates the relative biomass of each compartment. MPP: marine phytoplankton; MPB: microphytobenthos; B.int: intertidal macrobenthos; B.sub: subtidal macrobenthos; Sup.B: suprabenthos; Micro.z: microzooplankton; Meso.z: mesozooplankton; Fresh.w.fish: freshwater fish species; Seabass.F: theoretical biomass of seabass fishing stock; Meager.F: theoretical biomass of meager fishing stock; Flat.fish.F: theoretical biomass of flatfish fishing stock.

V.2.5. *DISCUSSION*

Model construction strengths and drawbacks

These Ecopath models were based on high quality data. The time coverage, frequency, spatial resolution and diversity of sampling surveys implied high Ecopath Pedigree values compared to the literature (Morissette 2007). For example the Gironde estuary fish sampling surveys have protocols (e.g. different mesh sizes) that allow scientists to sample various age classes. The Transect survey is focused on young of the year (YOY, recruits) while the Trawling survey targets the 2-3 years age classes. Nevertheless, basal trophic compartments, such as bacteria and microphytobenthos which are demonstrated to represent high biomasses and to be important in the functioning of many aquatic ecosystems (Abarca-Arenas & Ulanowicz 2002) were less or not sampled in the Gironde estuary. Consequently, in accordance with Christensen and Pauly (1992), our models aggregated bacteria and detritus in a same compartment even if this pooling may have consequences on ENA indices (Abarca-Arenas & Ulanowicz 2002, Baird 2009, Johnson et al. 2009). According to these authors, important flows between bacteria and protozoarians (as ciliates) not considered totally missing in our case, degraded the magnitude of TST that was observed. The recycling loops associated to these same compartments were totally un-estimated. The FCI value calculated for the Gironde estuary was also underestimated. Consequently stability, maturity, and resilience associated with these values could be miscalculated. However this was not a real problem as it is a constant bias in the three models and their comparisons did not suffered from these approximations.

Estuarine ecosystems are exposed to spatio-temporally dynamic environmental conditions (e.g. tidal and flood regimes, seasonal temperature, runoff variations, etc). Seasonal variability is one of the most important time scales driving biodiversity and community changes (McLusky & Elliott 2004, Chevillot et al. submitted). The three Ecopath models of the Gironde estuary were built on an annual basis due to the resolution of available data but some seasonal variations might be nonetheless taken into account. For example, adult Seabass, Meager and flat fishes are moving between estuaries and adjacent marine areas at well-known periods during the year. During their absence (i.e. the marine part of their annual life cycle), their food consumption was parameterized in the model as imports to the Gironde estuary system. This first approach to include seasonal patterns cannot yet be sufficient to reflect the whole complexity of seasonal changes as described by Lobry et al. (2006, 2008) and David et al. (2005). Ecopath seasonal models existed but their use was rare and more adapted to smallest ecosystem as intertidal mud flats for example (Leguerrier et al. 2007)

Relating changes in biomass, ecotrophic efficiency, and keystone to trophic carrying capacity

For thirty years, the Gironde estuary had experienced major modifications in major keystone biological compartments. Two opposite and synchronous trends were detected thanks to an intense monitoring of the area. The first was a collapse in the benthic macrofauna taking place between 1985 and 2014 (Bachelet & Leconte 2015). The subtidal fraction was mainly impacted; this compartment almost disappeared in the period '2003-2014' with a shift that was dated back to 2004-2005. Potential hypotheses were (1) a lag in the compartment response after the Abrupt Ecosystem Shift (AES) that occurred *circa* 2001 (Chaalali et al. 2013a) and (2) a severe anthropogenic impact due to navigation, gravel extraction and/or pollution. Nevertheless, drivers of this abrupt decrease have to be further investigated by the scientific community. Sampling (e.g. change in sampling protocol between period 1 and the two others) or modelling (e.g. choice regarding the pooling of years within periods) artefacts are not sufficient here to explain the magnitude of this collapse. Ecological implications of such a decrease for the rest of the network were investigated by looking at ecotrophic efficiencies in the models. EE of intertidal benthic macrofauna remained stable at 25% between periods. This value was comparable to the one get/found by Lobry et al (2008). EE of the subtidal benthic macrofauna reached a maximum when its biomass was extremely low (70%) during the third period '2003-2014'. When comparing this value to those obtained in similar systems (Selleslagh et al. 2012a), it did not appear to be at a 'critical level' that could prevent the compartment to play its ecological role. At first glance, the EE value could indicate that these benthic macrofauna compartments, both intertidal and subtidal, still appeared 'underexploited' by the estuarine food web. But this assumption can yet be rejected by the fact that the subtidal benthic macrofauna biomass was largely increased to balance the model. Consequently the EE value of this compartment was highly underestimated and questioned the scarcity or the limitation of benthic biomass for the whole food web. Moreover, this hypothesis is improved by the fact that P/B ratio value inputted in the models was overestimated compared to the value proposed by Cusson and Bourget (2005). Similarly but in a lesser proportion, the shrimp biomass decreased especially between the first two periods and did not recover its initial biomass during the third period. The direct trophic implication was a drop in their EE value for the last two periods with values close from their critical level of 1. Again as for subtidal macrobenthos fauna, during the balancing process, the biomass of shrimps required an increase to maintain its EE value under 1. Simultaneously of the both increased of benthic and shrimp EE values, the demersal predator biomass feeding on shrimps, benthos and suprabenthos (i.e. seabass, meager and flat fishes) increased. Biomass surveys and modelling outputs both raised the

question of food limitation in the estuary for demersal species. The question of a full carrying capacity and thus the viability of the nursery function exercised by estuaries for the demersal species can be asked. This takes an even greater importance when knowing demersal fish species to be keystone species in the Gironde estuary.

The question of nursery carrying capacity opposes several points of view that differ according to specific cases. Some authors mentioned that food resources are often a limiting factor in the capacity of nursery habitats (van der Veer 1993, Nash & Geffen 2000, Nash et al. 2007), but others showed that juveniles are not affected by the resources lake (Curran and Able. 2002; Diaz et al.. 2011; Selleslagh et al.. 2012) and that the carrying capacity of nursery areas is most likely not reached (Van der Veer et al. 2000, Vinagre & Cabral 2008).

This question on the estuarine carrying capacity of nursery, assessed in this study, cannot find a definitive response here. Indeed, even though the food limitation is one of the major factors determining the suitability of nurseries, other complex interactions between species and their habitat take place (e.g. foraging quality, predator avoidance; Sogard 1992, Wennhage & Gibson 1998, Laegdsgaard & Johnson 2001, Able 2005, Sheaves 2009, Fulford et al. 2011). Moreover, numbers of species using the same nursery habitats are able to change their food diet partitioning to limit the food niche overlap with others (Nunn et al. 2012, Le Pape & Bonhommeau 2015). However, static models as Ecopath cannot take into account of this feeding plasticity and switching feeding behaviour. Other investigations must be performed to further explore this assumption of full carrying capacity, for instance by exploring the possible modifications of the food diet partitioning of species in a food limitation context. The results of Pasquaud et al. (2012), used as the main data source for diet composition in this study, could be compared with new replicates easily collected during sampling surveys of the Gironde estuary. Moreover, an important point relies on how far suprabenthos biomass could become a potential prey for the demersal species in case of shrimp depletion. The future management process planned for the Gironde estuary will act in favor of maintaining a high quality of nursery areas as a way to preserve ocean fishing stocks of species depending on coastal nursery habitats (Hodgson et al. 2011).

Relating stability, maturity, and functioning trajectory to trophic carrying capacity

The ENA indices are commonly used to describe the food web emerging properties in terms of structure and functioning (Ulanowicz 2004, Lobry et al. 2008, Rombouts et al. 2013, Tomczak et al. 2013, Schückerl et al. 2015, Tecchio et al. 2015). The analysis of the three food web models, each of them representing an intershift period, allowed integrating the three major community trends (i.e. on subtidal macrobenthos, shrimps, and demersal fish predators biomasses) and to assess their consequences on

the system properties. From a methodological perspective, the application of the ENAtool routine developed by Guesnet et al. (2015) to Ecopath models greatly improved the comparison of ENA indices by permitting to conclude on potential differences and considering input parameters uncertainties. For example, in the present study, comparisons of seven ENA indices between periods did not lead to similar conclusions with and without generating ENA indices distributions. Thus, the Average Path Length (APL) index could provide modellers with opposite conclusions when the comparison was solely based on initial Ecopath-derived values.

In this study, the analyses of ENA indices were performed to explore the impacts of food limitation in terms of functioning, stability, and maturity of the Gironde estuary. Was this ecosystem, which undergone number of biological changes, able to maintain its 'health status'? According to Costanza (1992) and Mageau et al. (1998), a 'healthy' ecosystem is able to maintain its structure (organization) and function over the time (resilience). This temporal status assessment evaluation is generally made by looking at system activity (TST), complexity (SOI), organization (Ai/Ci. À/C), maturity (A. AMI.FCI), and its response to stress not naturally included (TPP/Total biomass, Total biomass/TST).

The total activity of the Gironde ecosystem, measured with TST, has decreased over the three periods. Adding to this, the total biomass decreased despite the fact that each period model was constructed with the same number of compartments. The observed increase in top predators biomass was not sufficient to balance the recorded macrobenthic "crash". This biomass loss should be considered as a first quantitative element underpinning the hypothesis/assertion of a decreasing nursery function of the Gironde estuary.

Here, the flow diversity (C/TST), flow specialization (AMI and SOI), and flow length (APL) were calculated as proxies of system complexity. The C/TST ratio showed a significant decreasing trend between the first and the other two periods indicated a decrease in compartment interactions, a higher degree of irregularity and therefore variability in the flows structure. According to Ulanowicz and Wulff (1991) and to Baird et al. (2004b), the Gironde estuary, as described in the last two periods, would be less able to cope with disturbances. The second period '1989-2002' was characterized by both the highest APL value and the lowest SOI value over the three periods. In parallel, biomass of the higher trophic level predators (seabass, meager) dropped to a minimum during this period, which partly explains the omnivory decrease and the APL increase. Indeed, these species are considered as opportunistic in terms of feeding habits. Their drop in biomass could also be linked to the increase in trophic chain length and a decrease in the total system omnivory. The AMI index evaluates the ability of an ecosystem to maximize the number of useful and not-redundant flows of its network (Ulanowicz 2004, Baird et al. 2012). The decreasing trend in AMI over time confirmed the supposed diminution in flow specialization and system organization (Ulanowicz 2004, Baird et al. 2012).

The global decreasing trend in SOI tends to confirm the degradation of the Gironde estuary status from 1985 to 2014. A previous meta-analysis of estuarine food webs made by Selleslagh et al. (2012) identified the SOI index as a relevant indicator of ecosystem stress.

The decrease of Ascendency (A), Developmental Capacity (C) and Overhead calculated between 1985 and 2014 should be related to a potential decrease in ecosystem health. The ecosystem was found to have lower capacity to develop and also lower ability to return to its "initial" state after a perturbation (i.e. its resilience), here after an AES event. Besides, the decreasing Ascendency (A) reflected less possibility for the system to optimize its organization. According to Odum (1969), all these trends can be related to a decrease in ecosystem maturity and an indication of ecosystem under stress (Patricio et al. 2004). According to Scheffer et al. (2001) and Scheffer and Carpenter (2003), resilience (approached in this study by the Overhead (redundancy), following Christensen (1995) and Heymans et al. (2007), seems suggesting increased probabilities of abrupt shift occurrence. Moreover, the differences between the values of the A/C and A_i/C_i ratios at each period, that were less and less important, had as consequence an increase of the dependency of the system on external connections (Baird et al. 1991), and particularly on detrital inputs. This dependence to adjacent systems reinforced the hypothesis of an ecosystem health degradation.

The drop in FCI values calculated after 2002 associated with shorter food chains (APL) is commonly interpreted to a disturbed/perturbed ecosystem (Odum 1985, Baird et al. 1991, McCann & Hastings 1997, Scharler & Baird 2005). Changes in the two ratios, i.e. Total primary producers biomass/Total biomass and Total biomass/TST, confirm that the ecosystem tended to become more stressed (Odum et al. 1971, Christensen et al. 1993).

V.2.6. *ACKNOWLEDGEMENTS*

Particular thanks are due to Hughes Blanchet, Raphael Musseau and the "Biosphère environnement" team for their benthic and birds data and highly relevant comments. We thank all TRANSECT, SOMLIT and Blayais team members, technicians, researchers, captains and crews, who have contributed to samplings since 1979. Data since 1997 can be downloaded at: <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr>. These programs were supported by Electricité de France (EDF), the Institut Français de Recherche pour l'Exploitation des Mers (IFREMER) and the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS). This study is part of the TRAJEST project funded by the French Ministry in charge of Environment and the Regional Council of Aquitaine (CPER program).

V.3. CONCLUSIONS

Ce chapitre proposait une mise en perspective des modifications de la biodiversité observées durant ces dernières années, dans le cadre d'une modélisation holistique de l'ensemble du réseau trophique. La disponibilité de données temporelles et spatiales fines a permis la construction d'un modèle de haute qualité pour chacune des périodes intershift. L'évolution du fonctionnement et de la capacité trophique de l'écosystème ont été analysées et comparées pour chaque modèle écosystémique.

Cette étude se démarque par la prise en compte de l'incertitude liée aux données implémentées dans les modèles. Cette réelle innovation dans la modélisation trophique avec EwE permet d'appréhender les évolutions du fonctionnement et de la capacité trophique avec une précision impossible jusqu'alors.

Utilisée comme un proxy, l'Efficacité Ecotrophique (EE), a permis, dans cette étude, d'évaluer la capacité d'accueil de la nurserie estuarienne pour chacune des espèces. Les résultats indiquent que cette capacité d'accueil de l'écosystème semble atteinte, ou sur le point de l'être, principalement pour les poissons démersaux marins. Les proies benthiques telles que la macrofaune et les crevettes voient, en effet, leurs abondances chuter et leur prédation par les poissons démersaux augmenter, dans l'estuaire.

En l'état, les résultats de cette étude ne peuvent pas définitivement répondre à cette question de recherche sur la capacité d'accueil, mais apporte des éléments tangibles qui devront faire l'objet d'approfondissements. En croisant des différentes approches développées dans cette thèse, le chapitre VI nous permettra néanmoins d'approfondir et d'étayer ces notions et questionnements en apportant une vision plus large que celle qui nous était permise dans cette étude.

Parallèlement, « l'Ecological Network Analysis » nous a permis d'étudier les propriétés fonctionnelles du réseau trophique. Notre étude conclut clairement que l'estuaire de la Gironde est de plus en plus stressé depuis 30 ans. Sa maturité (au sens de Odum), sa capacité de développement et ses capacités de résilience telles qu'elles sont définies dans la théorie ENA (Christensen 1995), par exemple, ont significativement diminué entre les trois périodes considérées.

Plus stressés et moins stable dans la période la plus récente, la trajectoire future de l'estuaire de la Gironde semble donc encore difficile à prévoir. La prise en compte d'une dynamique temporelle dans ce type de modélisation reste possible et pourrait permettre d'aller plus loin dans la compréhension de cette trajectoire rétrospective. Sa mise en œuvre se présente donc comme une perspective de recherche pertinente.

CHAPITRE 6 :

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

VI. CHAPITRE 6: DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les acquis de cette thèse ont été présentés sous la forme de trois travaux de recherches cohérents et indépendants. Nous souhaitons, par la rédaction de ce chapitre de synthèse, mettre en avant leur complémentarité et expliciter comment ces recherches, liées, construisent un tout, permettant de faire progresser (1) les connaissances en écologie estuarienne (2) notre compréhension du fonctionnement de l'estuaire de la Gironde. Pour illustrer ce dernier point, nous verrons comment ces travaux de recherche ont permis d'amender un travail transdisciplinaire de prospective sur l'environnement fluvio-estuarien de la Gironde. Une telle mise en perspective de ce travail de thèse émane de ma participation à deux programmes de recherche parallèles ayant pour objectif commun une vision prospective. Les différents aspects de cette approche originale et prometteuse seront présentés à la fin de ce chapitre.

VI.1. REGARD DISCIPLINAIRE SUR L'EVOLUTION RETROSPECTIVE DE L'ECOSYSTEME GIRONDE

L'estuaire de la Gironde fait l'objet, depuis 40 ans, de suivis hydroclimatiques et biologiques récurrents. Ils concernent de nombreuses variables environnementales (débit, salinité, température...) ainsi que les principaux groupes zoologiques. Le recul temporel procuré par l'ensemble de ces suivis est une opportunité rare, nécessaire pour poser un regard raisonnable sur l'avenir (Southward 1995). C'est dans ce contexte assez singulier, et d'une incroyable richesse, que ce travail de recherche a pu voir le jour.

Le premier chapitre de cette thèse m'a permis de présenter les principales implications des changements opérés par notre civilisation durant le dernier siècle. L'ensemble des modifications qui en découlent, défini sous le terme de « changements globaux », est, depuis plusieurs années déjà, responsable de la modification des biotopes et des biocénoses. Ces changements ont été observés dans l'ensemble des écosystèmes mondiaux, terrestres et marins (Leakey & Lewin 1997, Visser et al. 1998, Brook et al. 2008, Luczak et al. 2011, Jaffré et al. 2013). Les écosystèmes marins côtiers et, notamment, les estuaires ont été définis comme particulièrement vulnérables à ces changements (Hénocque 2001 ; Hoegh-Guldberg et al. 2010). Localement, les chroniques temporelles climatiques, hydrologiques et biologiques ont permis à de nombreux auteurs avant nous de caractériser, dans l'estuaire de la Gironde, les premiers impacts de ces changements. Les études menées ont pris en compte diverses échelles de temps et d'espace ainsi que des niveaux d'intégration biologique différents. David et al. (2005), Pasquaud et al. (2012), Béguer et al. (2012) et Chaalali et al. (2013b,

2013c) se sont, par exemple, penchés sur des évolutions temporelles longues à échelles spécifiques et multispécifiques. Chaalali et al. (2013a) et Bachelet & Leconte (2015) ont, quant à eux, privilégié l'échelle de la communauté. Le fonctionnement de l'écosystème a également été décrit, en considérant diverses formes de flux et d'interactions spécifiques, à des pas de temps annuels (Lobry et al. 2008) ou bien plus courts (celui de la prédation; David et al. 2006a, Pasquaud et al. 2010a). Aucune de ces études ne s'est, cependant, explicitement intéressée au fonctionnement sous l'angle de son évolution temporelle.

L'objectif de cette thèse a donc été de confirmer et de caractériser, en terme de fonctionnement, les impacts des changements observés depuis ces trente dernières années dans la structure et la composition des communautés biologiques de l'estuaire de la Gironde.

Cette synthèse des implications fonctionnelles des changements constatés dans l'écosystème s'est faite, pour partie, en favorisant l'étude de la communauté ichthyologique. Elle a permis, à partir de la description rétrospective de la trajectoire fonctionnelle de l'estuaire, d'éclairer la démarche de création de scénarios prospectifs, amorcée dans un consortium régional de recherche, au début de cette thèse.

VI.1.1. TRAJECTOIRE FONCTIONNELLE DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE

Trois types d'approches ont été développées dans ce travail. Deux se sont intéressées aux changements fonctionnels à l'échelle inter-annuelle et la troisième a exploré l'échelle intra-annuelle. Chacune d'elles a permis de mettre en avant des changements fonctionnels à ces différentes échelles temporelles. La mise en commun de leurs résultats respectifs nous permet de discuter et d'argumenter deux thématiques majeures de cette recherche en apportant des éléments, manquants dans chacune des études, mais émergentes de leur combinaison : (1) le choix du cadre théorique adéquat pour discuter des ruptures temporelles observées et (2) la pérennité de la fonction de nurricerie pour les juvéniles de poissons. Dans un premier temps, nous discuterons individuellement chacun des chapitres spécifiques puis nous apporterons l'éclairage transversal nécessaire aux thématiques évoquées.

VI.1.1.a. Une évolution par phases de la diversité biologique

L'évolution temporelle de la « Nature » est intrinsèquement liée à l'évolution conjointe des biocénoses, de l'environnement (climat, habitats) et des activités anthropiques. Il existe des situations dans lesquelles les communautés biologiques ou les écosystèmes admettent des réponses abruptes (shifts) face à l'évolution linéaire des pressions environnementales et/ou anthropiques. Cette évolution

spécifique peut être liée, d'une part, à l'existence d'effets de seuil, notamment dans les réponses physiologiques des organismes (Beaugrand et al. 2008), qui se répercutent à l'échelle des communautés et des écosystèmes (Carpenter & Brock 2006, Scheffer et al. 2009), mais aussi à des changements dans l'adéquation entre le contexte environnemental et les niches écologiques des espèces. La littérature scientifique est riche de nombreux exemples qui illustrent que ces types de changements sont possibles dans une multitude d'écosystèmes (Rietkerk et al. 1997, Carpenter et al. 1999, Beaugrand et al. 2002, Jaffré et al. 2013).

L'estuaire de la Gironde, notre écosystème d'intérêt, en est un exemple. En effet, d'après Chaalali et al. (2013a), il a connu une évolution non linéaire ces trente dernières années. Les auteurs de cette étude ont montré l'occurrence de deux shifts entre 1975 et 2009. La force de leur étude repose sur la détection synchrone (ou quasiment synchrone) de ces deux ruptures sur un ensemble de variables hydroclimatiques locales et globales et sur des variables synthétiques de la biodiversité ichtyologique et zooplanctonique. Rappelons que le premier a été observé à la fin des années 80 (~1987). Son synchronisme avec une rupture observée dans l'évolution des températures de surface de l'océan, à l'échelle de l'Atlantique Nord (Alheit et al. 2005), est prise par les auteurs comme un signe permettant de dire que l'écosystème avait répondu brutalement au réchauffement climatique. Le second AES, observé en début des années 2000, est expliqué dans cette étude comme pouvant être la résultante des modifications de la circulation atmosphérique, mis en avant par Goberville et al. (2010). Ces modifications, ayant pour principales conséquences le changement de la trajectoire de circulation des dépressions atmosphériques, entraîneraient une diminution des précipitations et une modification de leurs patrons saisonniers sur le bassin versant. Par voie de conséquence, les débits estuariens seraient modifiés (Milliman et al. 2008).

Nous avons considéré cette étude comme un point de départ important de ce travail de recherche. Nous avons voulu aller plus loin pour voir si ces changements abrupts, observés dans les communautés biologiques, impliquaient des changements fonctionnels dans l'écosystème. C'est sur ce premier aspect que le focus « poisson » a été le plus marqué. En effet, nous avons fait un choix méthodologique fort, celui de considérer possible l'extrapolation de changements fonctionnels éventuels observés dans la communauté ichtyologique au fonctionnement de l'écosystème dans son ensemble. Ce choix, (partiellement) réductionniste permet de discuter d'implications écosystémiques sans en appréhender complètement la complexité.

Il s'appuie sur le fait que la structure et la composition de la communauté ichtyologique sont définies comme étant un bon indicateur du fonctionnement des écosystèmes estuariens (Karr 1981, Whitfield & Elliott 2002, Delpech et al. 2010). La diversité morphologique et de trait d'histoire de vie des espèces de la communauté ichtyologique permet de couvrir l'ensemble des composantes temporelles et spatiales

inhérentes au fonctionnement des estuaires (composante saisonnière, annuelle, distribution longitudinale et latérale...). La diversité de régimes alimentaires observée dans l'ichtyofaune ainsi que sa distribution verticale - pélagique vs benthique - lui permet également d'avoir de fortes implications trophiques, en faisant, entre autres, le lien entre les réseaux trophiques benthiques et pélagiques (Gibson & Brown 2000). D'autre part, Coates et al., (2007) indiquent que la présence et l'abondance des poissons piscivores, considérés comme des prédateurs supérieurs dans les estuaires, sont des indicateurs de stabilité dans le fonctionnement du réseau trophique. Les poissons peuvent aussi, de par leur niveau trophique élevé, refléter des dommages/modifications invisibles dans d'autres taxons (au cycle de vie plus court par exemple), témoignant de pressions anthropiques et/ou climatiques (Elliott et al. 1988, Whitfield & Elliott 2002) et mises en jeu par des processus de bioamplification dans le réseau trophique. Ce dernier argument, bien que pertinent pour des individus âgés, a moins d'emprise dans notre étude qui considère principalement des juvéniles de l'année (des recrues). Il est cependant indéniable que l'ensemble de ces attributs fonctionnels fait de la communauté ichtyologique un témoin pertinent de l'état fonctionnel de l'écosystème.

Quelques remarques sur les limites de cette approche sont cependant nécessaires.

La communauté ichtyologique considérée dans cette étude est une communauté estuarienne et, nous l'avons vu, sa principale caractéristique est d'être composée d'espèces présentes périodiquement, temporairement et majoritairement composées de jeunes stades. Recrues pour la plupart, les individus sont, tout au plus, âgés de deux ou trois ans et ont pu passer une partie de leur croissance dans l'estuaire aval ou en zone côtière proche.

Par conséquent, en ne considérant (numériquement parlant) que le lien entre (1) des variables de l'environnement local ou très local et (2) la structure et la composition de la communauté dans l'estuaire à un instant t , nous négligeons ce qui se passe en amont ou en aval, durant d'autres phases du cycle de vie et qui peut mettre en jeu d'autres variables environnementales.

Il peut s'agir, par exemple, de variables hydroclimatiques liées à la reproduction en mer ou en rivière, à la migration des adultes et/ou des larves ou des milieux côtiers proches. Toutefois, nous avons vu que les forçages locaux sont liés à des forçages à grande échelle pour les deux AES observés. Nous pensons néanmoins que cette simplification est plus à même de masquer ou d'affaiblir les signaux des changements observés plutôt que de les remettre en question. Cela est d'autant plus vrai que les effets environnementaux testés sont quand même significatifs. Notons également que l'effet aléatoire inclus dans le processus de modélisation statistique prend en compte une part de ces forçages non considérés. Enfin, le choix d'étudier le groupe taxonomique des poissons, capables de déplacements

importants et présentant des seuils de tolérance plus élevés comparés à d'autres groupes (Whitfield & Elliott 2002) peut réduire leur pouvoir indicateur à court terme et à petite échelle spatiale.

Le bilan des avantages et inconvénients reste, toutefois, largement en faveur de l'utilisation de la communauté ichtyologique comme intégrateur du fonctionnement de l'écosystème.

Après avoir conclu sur la pertinence d'extrapoler l'existence des modifications fonctionnelles, de la communauté ichtyologique, à l'écosystème, il nous a fallu définir comment observer ces modifications de fonctionnement, à partir de données d'observation. En nous appuyant sur la théorie des filtres environnementaux (Tonn et al. 1990, Keddy 1992a), nous avons fait l'hypothèse que la relation entre structure-composition de la communauté ichtyologique et environnement était un élément apparent (ou accessible) résultant de processus fonctionnels sous-jacents. Nous avons donc considéré cette relation comme un proxy du fonctionnement écologique, à l'échelle de la communauté ichtyologique et par extrapolation de l'écosystème. Les auteurs de cette théorie postulent, en effet, que l'abondance d'une espèce dans une communauté, dépend d'une part des interactions spécifiques prédation/compétition, mais aussi est surtout, dépend de sa « résistance » face à une succession de forçages environnementaux assimilés à autant de filtres (Figure VI-1). A partir d'un pool régional d'espèces présentes, ont été sélectionnées dans un milieu donné celles possédant les traits biologiques et écologiques leur ayant permis de résister aux contraintes de l'environnement (passage à travers les filtres) influant à des échelles spatiales multiples (Figure VI-1) (Tonn et al. 1990, Keddy 1992a).

Partant de là, nous admettons qu'une modification du lien environnement/communauté ichtyologique témoigne d'un changement fonctionnel dans l'écosystème. Cette modification peut se traduire, dans notre étude, par une modification de l'intensité du lien, de la direction de l'interaction et/ou de la hiérarchie des facteurs structurants. L'évaluation des modifications s'est faite à l'aide de différentes approches de modélisations statistiques au moyen d'un outil particulier : les Modèles Linéaires Mixtes Généralisés dont nous discuterons dans les prochains paragraphes.

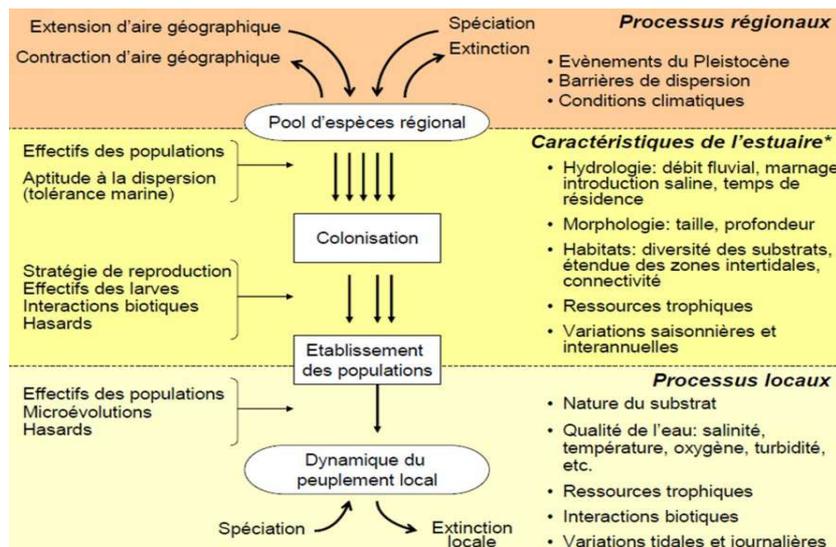


Figure VI-1 Modèle conceptuel de la théorie des filtres écologiques. Présentation des facteurs susceptibles d'influencer la mise en place et le maintien des assemblages de poissons qui résident dans les estuaires tidaux en termes de diversité et d'abondance. Ce modèle illustre les effets des filtres environnementaux (listés à droite) sur la structure des communautés à différentes échelles spatio-temporelles (inspiré de Tonn et al., 1990 ; Barbault, 1993). Figure issue de Nicolas, 2010.

L'évolution temporelle de la structure et de la composition de la communauté ichthyologique a été matérialisée par l'intermédiaire de variables numériques synthétiques. Nous avons fait le choix d'effectuer une ACP standardisée (Beaugrand et al. 2002) combinant l'ensemble des séries d'observation d'abondances des principales espèces de poissons de l'estuaire. Cette approche d'analyse de la diversité biologique, qui prend en compte à la fois la composition des espèces et leurs abondances relatives, est classique en écologie numérique et a été utilisée dans de nombreuses études similaires (Hare & Mantua 2000, Weijerman et al. 2005, Chaalali et al. 2013a, Jaffré et al. 2013). La DFA présentée dans le chapitre III comme étant une méthode spécialement conçue pour les séries chronologiques aurait pu être une alternative. La détection des shifts et la modélisation mixte auraient pu être réalisées sur les quatre tendances communes identifiées. Toutefois, étant donné l'allure des trajectoires observées dans la DFA (Figure III-3), il nous semble très probable que ces résultats aient été semblables à ceux de l'ACP. De plus, la complexité du processus de modélisation des tendances communes ajoute, selon nous, de la complexité numérique sans garantie d'amélioration de la portée des résultats. Il n'en reste pas moins qu'une comparaison formelle de ces deux méthodes est une perspective intéressante de recherche.

Rappelons ici que la redéfinition des shifts, contrainte par l'utilisation de séries chronologiques différentes (plus longues) de celles de Chaalali et al. (2013a) a été faite sur les variables synthétiques issues de l'ACP. Quatre shifts ont été détectés entre 1985 et 2014, et ce, par deux méthodes. Les deux premiers survenants en 1988 et 2002 sont considérés dans cette thèse comme étant identiques à ceux observés par les précédents auteurs (cet élément est discuté en détail chapitre III). Deux nouveaux shifts ont été mis en évidence l'un en 2010 et l'autre en 2013. Le faible recul temporel que nous avons sur ces derniers ne nous permet d'être catégoriques, ni sur leur temporalité exacte, ni sur leur

magnitude, ni très rigoureusement, sur leur existence même. En effet, les deux méthodes de détection utilisées sont mathématiquement dépendantes de la longueur des séries chronologiques (Webster 1973, Legendre & Legendre 1998). Beaugrand et al. 2014 ont également discuté de la dépendance entre la détection des shifts et la taille des séries chronologiques. Le nombre d'années suivant le dernier shift est ici trop faible. Bien qu'étant confrontée aux mêmes problèmes méthodologiques, la présence de ces shifts sur les séries brutes de la quasi-totalité des espèces renforce néanmoins l'hypothèse écologique de leur occurrence. Notre incapacité à trancher cette situation nous fait, ici, toucher du doigt un point sensible relatif à notre capacité/incapacité à détecter de façon précoce ces shifts (Goberville et al. 2011). Dans cette situation, notre incapacité à être formels sur l'occurrence d'un shift, qui plus est, ayant lieu quelques années en arrière, nous éloigne de l'idée même de pouvoir les anticiper. Et pourtant c'est bien de leur anticipation dont nous avons besoin pour mettre en place des plans de gestion cohérents et adaptés.

Pour répondre à cette problématique, certains auteurs se sont intéressés à la recherche de signes avant-coureurs permettant de prévoir ces ruptures. (Kleinen et al. 2003, van Nes & Scheffer 2003, Carpenter & Brock 2006, Beaugrand et al. 2008, deYoung et al. 2008, Goberville et al. 2011, Carpenter et al. 2014).

Ils montrent que, dans de nombreux cas, les shifts écosystémiques sont précédés d'une augmentation de la variance et de l'autocorrélation des séries chronologiques. Ils associent cette augmentation de variances à des excursions ponctuelles de l'écosystème ou d'une communauté dans un autre régime de stabilité appelé « état vacillant » (Brock & Carpenter 2010, Wang et al. 2012). Il nous semble donc que pour aller plus loin dans la prise en compte de ces ruptures, la mise en place de méthodes de détection, en routine, de ces signaux précoces est une piste de recherche à développer dans les prochaines années. Il sera néanmoins nécessaire de vérifier si notre effort d'échantillonnage permet de telles détections, et de l'adapter le cas échéant.

Écologiquement parlant, ces nouvelles ruptures traduisent vraisemblablement le dépassement, par l'écosystème, d'un ou plusieurs nouveaux seuils de tolérance. Ces basculements questionnent donc les propriétés intrinsèques de résistance, et de résilience de l'écosystème (Frontier et al. 2008). La résilience d'un écosystème est sa capacité à revenir à un fonctionnement comparable à son fonctionnement initial suite à une perturbation (Hughes et al. 2005). Ce concept amène celui de la résistance qui définit la capacité d'un système à rester constant ou à ne répondre que très modérément lorsqu'il est soumis à une pression environnementale ou anthropique. Les peuplements pionniers, comme ceux occupant les estuaires, sont, en effet, composés d'espèces adaptées et résistantes aux fluctuations environnementales. L'élimination progressive des espèces vulnérables et la saturation rapide du biotope avec des espèces robustes donnent une impression de stabilité à ces écosystèmes

(Frontier et al. 2008). Cette capacité de l'écosystème estuarien à atteindre et à maintenir stable ses propriétés (productivité, flux, biomasse...) en compensant les variations environnementale est également appelée homéostasie environnementale. Il est communément admis qu'une forte homéostasie environnementale des estuaires est une propriété leur procurant une résilience importante face aux perturbations (Elliott & Quintino 2007).

Sans préjuger de son niveau réel de résilience et d'homéostasie, l'occurrence de nouvelles ruptures dans l'estuaire de la Gironde peut, selon nous, être interprétée, *a minima*, comme un indicateur d'une baisse de ces deux propriétés. Nous verrons comment l'analyse des propriétés du réseau trophique nous permet d'aller dans le sens des hypothèses que nous venons de soulever.

VI.1.1.b. Vers une dégradation du fonctionnement de l'écosystème ?

Le fonctionnement de l'écosystème a été considéré dans ce travail de thèse pour chacune des trois périodes intershift définies. Deux méthodes ont été utilisées pour le caractériser. La première est basée sur l'étude de la constance¹¹ du lien environnement - structure de la communauté ichthyologique. Nous avons discuté précédemment de la pertinence et des fondements de cette approche, nous discuterons ici de ses résultats, ses limites et ses alternatives. La seconde approche nous a permis, à travers l'analyse des indices de réseau trophique, d'aborder les changements fonctionnels de façon beaucoup plus quantitative et, de surcroît, en prenant en compte le réseau trophique dans son ensemble.

La modélisation linéaire du lien environnement/communauté ichthyologique s'est divisée en deux phases. La première, qui cherchait à étudier le lien sur l'ensemble de la série chronologique, a mis en avant son inconstance entre les différentes périodes. Factuellement, nous avons montré que les variables hydroclimatiques prises en compte n'avaient pas le même type d'influence sur la structure de la communauté d'une période à l'autre. Dans les modèles statistiques, cela s'est traduit par (1) l'existence d'interactions période - variable environnementale significatives et par (2) la modification de la valeur (voir du signe) du facteur associé entre les périodes. En s'appuyant sur le corpus théorique présenté, nous avons conclu que l'action différente de celles-ci d'une période à l'autre était le révélateur d'une modification des processus fonctionnels permettant l'installation et le maintien de la communauté. Dans la seconde phase de modélisation, ce sont les drivers principaux de chacune des périodes qui ont été cherchés. Cette approche nous a permis de montrer que la concentration de MES, variable physico-chimique dépendante de forçages naturels et anthropiques, devenait progressivement prépondérante dans le pilotage de la structure de la communauté ichthyologique.

¹¹ Constance : la « constance du lien... » signifie ici que nous cherchons à savoir si ce lien est identique d'une période intershift à l'autre.

Dans cette étude, nous avons fait le choix d'utiliser une modélisation de type GLMM. Néanmoins, plusieurs autres méthodes, multivariées par exemple, permettent la prise en compte de variables explicatives. Parmi les méthodes multivariées, certaines mettent en évidence des corrélations avec la variable à expliquer (en incluant des variables supplémentaires dans une ACP) ou prennent en compte directement des variables explicatives dans le processus d'ordination des variables d'intérêt (Analyse De Redondance ou Analyse Canonique des Correspondances). Toutefois, dans ces derniers cas, et à notre connaissance, les processus de construction sont basés sur des régressions linéaires simples. Formellement, les GLMM offrent la possibilité de tenir compte non seulement de processus linéaires (lien normal), mais permettent aussi de tester d'autres types de relations (ex. : log...). Dans notre cas, nous avons utilisé une transformation logarithmique de nos variables Y et un lien normal. De ce fait, il est vrai que la différence avec une RDA paraît mince. Mais en réalité, en utilisant un processus de sélection de variables explicatives (stepAIC : construction du modèle par étapes en utilisant l'AIC comme un critère de sélection), nous avons créé les modèles les plus parcimonieux. En outre, les GLMM permettent l'exécution de tests statistiques pour explorer la significativité et l'importance des variables explicatives. Enfin, l'inclusion d'un facteur année, en effet aléatoire, a permis de prendre en compte la variabilité interannuelle dans l'exploration de la relation poisson-environnement. En tout état de cause, nous pensons que s'ouvre ici une piste de recherche intéressante sur la comparaison de ces méthodes et sur leur appréhension distincte des changements fonctionnels et des drivers environnementaux de chaque période.

La pertinence des résultats de cette approche simple et novatrice, de mise en évidence de modifications fonctionnelles de l'écosystème par extrapolation, même si elle demeure incomplète sur certains aspects, a été confortée *a posteriori*. En effet, les hypothèses majeures issues de cette modélisation ont été confirmées par une approche plus holistique s'intéressant au fonctionnement de l'écosystème dans son ensemble. Nous en discuterons dans le paragraphe suivant. De plus, les modifications de fonctionnement, supposées dans les théories des AES et des régimes shifts et rarement explicitement démontrées, le sont ici.

Changements fonctionnels a également été appréhendée en modélisant le réseau trophique de chacune des périodes intershifts et en comparant les indices de fonctionnement de chacune d'elles. Les indices ENA, couramment utilisés dans la littérature scientifique pour décrire les propriétés structurelles et fonctionnelles émergentes des réseaux trophiques (Ulanowicz 2004, Lobry et al. 2008, Rombouts et al. 2013, Tomczak et al. 2013, Schückel et al. 2015, Tecchio et al. 2015, Tecchio et al. 2016) ont été le vecteur de cette comparaison.

La diminution de l'ascendance, de la capacité de développement et de la somme des flux entre 1985 et 2014 montre une diminution potentielle de l'état de santé (Costanza 1992, Mageau et al. 1998) de l'estuaire. De plus, la diminution de la capacité de développement et du « overhead¹² » sont également des témoins de la diminution de sa capacité de résilience. Ces tendances à la diminution de l'ensemble de ces marqueurs fonctionnels (Odum 1969) montrent une diminution de la maturité et/ou une augmentation du stress auquel cet écosystème est soumis (Patricio et al. 2004).

D'après Scheffer (2001) et Scheffer & Carpenter (2003) la profondeur des bassins d'attraction des états de l'écosystème est une fonction de la résilience de ce dernier. Abordée ici à travers la notion de « overhead » (Christensen & Pauly 1995, Heymans et al. 2007), l'hypothèse d'une réduction de la profondeur de ces bassins est formulée. Ce comblement est le moteur d'une plus grande instabilité du système. Il témoigne également de sa propension plus forte à « shifter » vers un nouvel état. Sans trop nous avancer toutefois, il est intéressant de relier ce dernier point aux shifts de la fin de la série. En effet, la suspicion de diminution de résilience et de stabilité de l'écosystème discutée dans le paragraphe précédent tend à se confirmer à la lumière de ces nouveaux résultats.

Le résultat de notre première étude, qui mettait en avant l'importance de plus en plus grande de variables pilotées par des processus locaux (MES) est confirmé ici par le constat d'une baisse des rapports (A / C) et (A_i / C_i). Selon Baird et al. (1991), cette baisse marque l'augmentation de la dépendance du système aux intrants et notamment aux détritiques (fortement associés aux MES par le processus de modélisation). L'évolution de nombreux autres marqueurs conclut à une incontestable augmentation du stress subi par l'estuaire de la Gironde (FCI, APL, biomasse de producteurs primaires / biomasse totale et la biomasse totale / Total des flux (TST) ; Odum et al. 1971, Odum 1985, McCann & Hastings 1997, Scharler & Baird 2005).

Le modèle EwE utilisé pour la modélisation du réseau trophique de chacune des périodes intershifts s'est avéré très complémentaire des approches statistiques précédentes et nous estimons que les résultats, qui en sont issus, permettent d'étayer les hypothèses faites dans les cadres (1) des changements abrupts et (2) de la théorie des filtres. Néanmoins, la modélisation du réseau trophique à l'échelle d'une année moyenne pour trois périodes prédéfinies cache indéniablement des trajectoires temporelles d'évolution plus fines que celles que nous laissent voir nos résultats. D'une part, l'agrégation annuelle du réseau trophique modifie et masque dans une certaine mesure la réalité saisonnière, d'autre part, la vision moyenne sur chaque période empêche la mise en évidence d'années atypiques ou, par exemple, l'augmentation de variance théoriquement admise à l'approche des ruptures abruptes. Même si notre approche est satisfaisante, car elle remplit les objectifs fixés en montrant les

¹² Overhead : mesure la quantité de flux non primordiaux pour le système (de la redondance des flux).

changements fonctionnels inter-périodes, l'ajout d'une composante de dynamique interannuelle ainsi que la prise en compte de l'aspect saisonnier des relations trophiques sont deux perspectives majeures à ce travail. Même si celles-ci n'ont pu faire partie de ce projet de thèse, une réflexion est d'ores et déjà menée sur l'implémentation d'une composante Ecosim au modèle. Elle permettrait d'obtenir des séries chronologiques de valeurs d'indices ENA. Les analyses classiques de détection de rupture proposées dans ce travail pourraient être effectuées sur ces dernières (voir par exemple Tomczak et al. 2013).

Le manque de prise en compte explicite de la dynamique saisonnière dans la modélisation trophique, pointé précédemment, a, quant à lui, fait l'objet d'une étude à part entière durant de cette thèse.

Les trajectoires d'évolutions saisonnières ont été abordées dans le chapitre IV. L'objectif de cette étude était de mettre en évidence d'éventuelles modifications des patterns d'occurrence des poissons et de la production zooplanctonique dans l'estuaire.

Trois éléments majeurs ressortent de cette étude. Le premier est la mise en évidence de modifications du pattern saisonnier de 60 % des 19 espèces de poisson et de zooplancton étudiées. Ces modifications se traduisent, pour la majorité d'entre elles, par une précocité soit de la migration dans l'estuaire des poissons (donc occurrence plus précoce), soit de la production zooplanctonique (qui factuellement est toujours présente dans l'estuaire). Le deuxième élément, le plus contrasté de cette étude, montre une modification du temps de résidence des espèces au sein de l'estuaire. Même si une réduction du temps de résidence est majoritairement observée, elle cache des situations spécifiques diverses. Enfin, le troisième résultat met en avant une modification des recouvrements temporels des espèces en interaction proies/prédateurs. Dans une majorité de cas, on observe une diminution de ce recouvrement que nous avons associée à des situations de mismatch. Rappelons l'hypothèse sous-jacente qui était de considérer ces situations de mismatch comme à même de modifier les interactions de prédation, *a minima* de manière qualitative.

Cette approche très complémentaire des deux précédentes, effectuées à l'échelle interannuelle, souffre néanmoins de quelques manques. Bien qu'originale et offrant des résultats puissants en l'état, la méthode utilisée auraient pu être améliorée pour étoffer notre perception de ces changements saisonniers. Rappelons tout d'abord que le modèle développé et utilisé dans cette étude est une réelle avancée méthodologique dans l'étude des changements phénologiques. En effet, très souvent calculés à partir des données de comptage ou ajustés depuis des distributions gaussiennes, les indicateurs phénologiques sont, dans la plupart des travaux, de « simples » moyennes associées à des écarts-types (Knudsen et al. 2007, Crozier & Hutchings 2014). Grâce à notre modèle, il est possible de travailler directement sur l'ensemble du patron saisonnier, et ce, sans spécifier de distribution *a priori*. Cette méthode bayésienne avec processus markovien permet donc de comparer les évolutions

temporelles avec une puissance statistique importante. Toutefois, nous souhaitons souligner deux limites à ce travail. La première fait référence à une prise en compte pas tout à fait aboutie de l'aspect interannuel des variations. Nous avons fait le choix, contraint néanmoins par nos manques techniques, de comparer les patterns saisonniers par période prédéfinie. Il aurait été intéressant, de comparer des patrons saisonniers de chacune des années afin d'observer le type d'évolution temporelle de ces derniers. Auraient-ils connu une évolution continue et progressive entre 1985 et 2010 ou auraient-ils suivi les ruptures observées dans l'écosystème et incluses *a priori* dans l'étude ? Ce questionnement renvoie au chapitre I sur la vitesse des changements phénologiques. Le deuxième aspect, négligé ici, fut celui de la prise en compte des variables environnementales comme potentiel moteur de ces modifications. Les conclusions faites dans la publication (chapitre IV) s'appuient sur l'observation empirique de coévolution entre cycle saisonnier des espèces et saisonnalité de l'environnement. Aucune analyse n'a été menée pour les formaliser.

Ce travail de recherche a donc permis de mettre en évidence la trajectoire fonctionnelle de l'estuaire de la Gironde depuis 1985. Les trois résultats majeurs soutiennent la thèse d'une trajectoire fonctionnelle allant vers une diminution de son état de santé (Costanza 1992, Mageau et al. 1998). Saisonnières autant qu'interannuelles, ces modifications fonctionnelles vraisemblablement liées à l'augmentation des stress climatiques et anthropiques (locaux et globaux) participent à une diminution de la maturité de l'estuaire. L'analyse intégrée de l'ensemble de ces travaux de recherche va nous permettre également de discuter/statuer sur deux points soulevés tout au long de ce travail. Nous aborderons la théorie des régimes shifts à partir de nos travaux de recherche et nous questionnerons la pérennité de la fonction de nourricerie dans l'estuaire de la Gironde.

VI.1.2. *UN OU DES REGIMES SHIFTS VS UN OU DES AES: LE CADRE THEORIQUE IMPORTE-T-IL TANT ?*

Les chapitres II et III de ce manuscrit nous ont permis de poser les bases de la théorie des régimes shifts et de ses variantes. Définies comme le passage abrupt d'un état de dynamique stable à un autre (Scheffer et al. 2001), leur mise en évidence nécessite néanmoins de définir et de caractériser ces états stables. C'est de ce dernier point que naît une sorte de controverse scientifique ou tout du moins une différence de visions. Les Abrupts Ecosystems Shifts, proposés par le courant de pensée de Beaugrand et al. (2008), sont définis par des ruptures abruptes dans l'écosystème, mais ne prennent pas en considération d'état de dynamique stable. D'après notre compréhension de cette théorie, ce choix semble à la fois pragmatique et appuyé sur l'impossibilité de les montrer ou même de les concevoir

dans certains écosystèmes. Il nous sera difficile de trancher objectivement entre ces deux théories ou écoles de pensée, qui dans le fond, ne s'opposent pas vraiment. De plus, les états de dynamique stable proposés à partir des travaux de Holling (1973) et May (1977) sont des notions relativement peu explicites. Nous les comprenons comme un état des espaces multidimensionnels où chacune des dimensions représenterait une fonction, une caractéristique ou une propriété du système. Ces espaces peuvent être vus comme une vallée dont le fond représenterait l'état stable (l'attracteur du système), comparable il nous semble aux espaces multidimensionnels représentant les niches écologiques selon Hutchinson (1957). L'impossibilité, ou l'extrême difficulté, à définir et représenter numériquement ces états rendent la notion d'AES séduisante. Néanmoins, dans notre approche, l'hypothèse sous-jacente consistait à associer l'état de dynamique stable au lien environnement-structure de la communauté que nous avons matérialisé avec des données d'observation. Ces points ont été discutés précédemment.

L'ensemble des trois études menées dans ce travail de thèse nous a permis de mettre en évidence l'occurrence de trois shifts (1988, 2002, 2010-2014) séparant 4 périodes intershifts (1985-1988, 1989-2002, 2003-2010, 2010-12-14). Nous avons également montré que la période 2 (1989-2002) enregistrait de nombreux shifts de faible magnitude à l'échelle spécifique. Enfin, nous avons mis en évidence que le fonctionnement de chacune de ces périodes était drastiquement différent et présentait une diminution globale de l'état de santé de l'écosystème ; une diminution de la résilience, des capacités de développement et une augmentation de la dépendance du système aux apports externes. En somme, l'observation d'un écosystème soumis à un stress de plus en plus grand. À l'issue de l'ensemble de ces constatations, nous disposons d'un faisceau d'indices permettant de conclure à l'existence d'un ou plusieurs régimes shifts au sens de Scheffer et al. (2001). Deux hypothèses ont été proposées dans le chapitre III, à savoir la présence de 2-3 shifts (1988, 2002, autour de 2012) avec 3 états de dynamique stable pour chacune des périodes intershifts (1985-1988, 1989-2002, 2003-2014) ou la présence de 3 shifts (1988, 2002, autour de 2012) et de deux périodes de dynamique stable (1985-1988, 2003-2010-12-14 ; Figure III-6 chapitre III). La deuxième hypothèse considère la période 1989-2002 comme une période de transition durant laquelle l'état du système oscillerait entre deux bassins d'attractions. Cette période est décrite comme celle d'une marinisation importante (David 2006, Chaalali et al. 2013a). Elle se caractérise par des drivers environnementaux semblant appartenir aux deux périodes adjacentes et enfin par une dynamique des espèces très variable. Elle présente, selon nous, les marqueurs d'une période de transition. L'hypothèse d'un régime shift est donc privilégiée même si nous ne considérons pas qu'elle puisse être définitivement tranchée. Du point de vue de la trajectoire fonctionnelle, il semble clair que les vallées représentant la stabilité et la résilience de l'écosystème se combrent signe, selon nous encore, d'une occurrence de futurs shifts (celui de 2010-2012 peut d'ores et déjà en être un exemple).

La discussion autour de notre perception de la trajectoire temporelle rétrospective de l'écosystème reste néanmoins ouverte. Au-delà de l'accord sur la théorie, les résultats sont néanmoins suffisamment robustes pour révéler un indiscutable changement de fonctionnement au cours de chacune de ces périodes intershift.

VI.1.3. LA NOURRICERIE ESTUARIENNE EST-ELLE MENACÉE ?

Nous avons examiné l'évolution de la biodiversité et du fonctionnement du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde au cours des 3 dernières décennies à différentes échelles. L'ensemble de nos conclusions nous conduit à nous interroger sur la capacité fonctionnelle de l'écosystème à maintenir les fonctionnalités écologiques qui lui sont associées, notamment celle de nurricerie pour les juvéniles de poissons. Les trois approches que nous avons développées au cours de ce travail de thèse nous offrent un regard complémentaire pour discuter de cette remise en cause de la fonction de nurricerie.

L'effondrement des populations de poissons migrateurs amphihalins, entraînée par de multiples causes (surpêche, destruction des frayères, qualité de l'eau), s'accompagne d'une augmentation de l'abondance des juvéniles de poissons marins liée au processus de marinisation de l'estuaire de la Gironde.

Ces juvéniles arrivant de plus en plus nombreux et de plus en plus en amont de l'estuaire peuvent-ils tous se nourrir suffisamment ? Cette question est d'autant plus pertinente que leur arrivée plus précoce plus en amont ne leur offre guère plus d'habitats potentiels et plutôt moins de nourriture. Le raccourcissement de leurs contacts avec leurs proies zooplanctoniques provoquant même dans certains cas des phénomènes de mismatch. Enfin, plusieurs signes montrent une possible saturation de la capacité d'accueil de la nurricerie pour les espèces benthopélagiques.

Plus largement, la potentielle dégradation de cette fonction de nurricerie est amplifiée par la mauvaise qualité de l'eau, facteur souvent présenté comme influençant la qualité écologique des nurriceries (Le Pape et al. 2003a, Gilliers et al. 2006, Courrat et al. 2009, Le Pape & Bonhommeau 2015). L'observation de déformations exosquelettiques des crevettes blanches est un exemple témoignant de la pollution importante de l'estuaire et notamment de son impact sur les organismes voire sur les populations (Béguer et al. 2008). L'arrivée en grand nombre de méduses durant la période estivale depuis quelques années est aussi un élément à prendre en compte (Lobry & Castelnaud 2015). Même si leur pouvoir de nuisance (compétition sur la ressource, l'espace...) fait l'objet de recherches très récentes, leur impact sur la nurricerie est une hypothèse sérieuse. Malgré l'ensemble des éléments évoqués, une tendance à l'augmentation des juvéniles marins est observée nous faisant imaginer que

la mortalité n'augmente pas (en proportion). Les impacts de toutes ces perturbations peuvent se traduire en revanche par des croissances plus faibles, des réserves lipidiques moins importantes et par la bioaccumulation de certains contaminants. Tous ces éléments peuvent affecter la contribution des juvéniles sortant de l'estuaire aux stocks marins et, considérant que la Gironde est la plus vaste nourricerie littorale du Golfe de Gascogne, à terme, ces éléments peuvent affecter la fitness des populations.

Ici sont atteintes les limites de notre travail d'investigation sur la pérennité et l'efficience de la fonction de nourricerie remplie par l'estuaire. Ces éléments offrent néanmoins de nombreuses pistes de recherche qui devront s'intéresser, il nous semble, à l'aspect plus qualitatif de la fonction de nourricerie. L'état de santé des poissons (indices de condition, marqueurs de stress physiologique, charge de contaminants, suivi de la mortalité dans les cohortes, ...) devra être étudié ainsi que les répercussions possibles sur la dynamique des populations en mer notamment (survie, fitness...). Il serait également intéressant d'approfondir l'exploration de la plasticité trophique des espèces. Notre étude a permis d'aborder cette notion, mais une approche plus directe pourrait être complémentaire. L'introduction d'incertitude dans la matrice des régimes alimentaires, obligeant le modèle à « modifier » les régimes alimentaires de chaque espèce pour s'équilibrer, est une première approche de cette plasticité trophique. L'exploration plus exhaustive de l'évolution de cette matrice entre les périodes par exemple est une perspective de recherche qui pourrait être très informative. Il serait également intéressant d'équilibrer les modèles de chaque période avec différentes matrices en utilisant des méthodes bayésiennes pour les définir. Une exploration expérimentale pourrait être envisagée en renouvelant le travail de détermination des contenus stomacaux, et en le comparant à celui réalisé par Pasquaud et al. (2010b).

Les conclusions de l'ensemble de ce travail posent une question majeure quant à la gestion future de cette fonctionnalité écologique de l'estuaire. En effet, l'occurrence de shifts, et qui plus est l'augmentation possible de leur fréquence, réduit nos capacités de projection et d'anticipation des évolutions futures. Leur actuelle imprédictibilité challenge donc les plans de gestion de l'écosystème qui sont mis en place. La pertinence de ces derniers s'appuie néanmoins sur nos connaissances actuelles des facteurs potentiellement aggravants et sur nos capacités à les maîtriser. Ils pourront également s'appuyer, dans le futur, sur ce travail de thèse qui propose de nouveaux éléments. En effet, la rétrospective que nous venons de faire, ainsi que la prospective qui sera présentée dans le paragraphe suivant, nous apprennent que différentes trajectoires de l'écosystème sont possibles et que nous somme acteurs de celles-ci de par les choix de société que nous ferons.

La construction de plans de gestion efficaces dépend donc de notre appréhension de l'avenir. Une manière de l'appréhender est de raisonner par analogie et d'imaginer que les situations observées dans le passé peuvent se répéter et se succéder en fonction des conditions climatiques et hydrologiques. C'est ce raisonnement par analogie qui fondera la démarche prospective que nous allons présenter.

VI.2. PERSPECTIVES : LA PROSPECTIVE, DISCIPLINE POUR L'INTEGRATION DES SAVOIRS

L'étude de l'évolution d'un système complexe se heurte souvent au manque d'information sur certaines variables. Quand ces informations sont disponibles, leurs formats peuvent être hétérogènes et/ou non compatibles. Enfin ces dernières peuvent simplement appartenir à des points de vue sur le système qui sont non conciliables. La construction de scénarios permet d'explorer l'avenir de ces systèmes en tenant compte de ces contraintes. Cet outil permet d'intégrer des savoirs déterministes (modélisables), des savoirs non déterministes (choix d'acteurs) et les implications morales ou politiques des choix. Le principe de l'intégration repose sur trois opérations : l'exploration combinatoire de toute l'étendue possible des différentes variables du système, l'élimination des combinaisons impossibles ou peu probables et la construction d'une cohérence interne par un récit qui a du sens. C'est dans ce contexte que se sont construits deux projets de recherche ayant pour objectif une mise en prospective des travaux disciplinaires.

Les projets ANR « ADAPT'EAU » et LITEAU IV « TRAJEST » ont pour objectif, par une approche scientifique interdisciplinaire et une démarche collaborative associant chercheurs et acteurs locaux, de construire des scénarios d'évolution possible de l'environnement fluvio-estuarien de la Gironde (EFE, pour ADAPT'EAU) et spécifiquement de l'estuaire pour TRAJEST. À terme, ces travaux doivent promouvoir l'émergence et la mise à l'épreuve d'options d'adaptation face au changement global.

Les chercheurs du consortium TRAJEST se sont intégrés à la démarche de prospective initiée dans ADAPT'EAU et sur la base des scénarios qui y ont été construits ont fait un focus spécifique sur l'estuaire.

VI.2.1. LA DEMARCHE DE PROSPECTIVE : EN BREF

Les méthodes de construction de scénarios diffèrent dans leur manière de réduire l'étendue des possibles à un petit nombre de scénarios. Les méthodes de prospective stratégique consistent à hiérarchiser les variables en fonction de leur influence réciproque (cette hiérarchisation se fait de manière collective par les participants à l'exercice). Les variables considérées comme les plus influentes sont choisies pour structurer les scénarios autour de valeurs contrastées. Ces méthodes sont dites stratégiques parce qu'elles explorent l'avenir en ciblant quelques leviers d'action jugés les plus importants (Godet 2004). Ces méthodes excluent qu'une variable puisse être déterminante dans certains scénarios et pas dans d'autres. Une autre option (de Jouvenel 1999) consiste à ne pas hiérarchiser les variables, mais à envisager pour chacune plusieurs futurs possibles et à explorer la crédibilité des scénarios construits par combinatoire. Pour réduire le caractère fastidieux de la démarche, les variables peuvent être groupées en grandes composantes pour construire d'abord des micro-scénarios par composante puis des scénarios globaux avec l'ensemble des composantes. C'est la méthode qui a été retenue dans ADAPT'EAU et TRAJEST.

VI.2.2. CONSTRUCTION DE FICHES VARIABLES, MICRO-SCENARIOS ET SCENARIOS

Le continuum Garonne-Gironde et son évolution à long terme ont été structurés autour des quatre grandes composantes suivantes : le changement climatique et l'hydrologie naturelle, le fonctionnement de l'écosystème (ECOSYS), les dynamiques sociales et territoriales (DYNA) et la gouvernance de l'EFE (GOUV). Pour chaque composante, plusieurs variables clefs ont été sélectionnées pour répondre au double objectif (1) de rendre compte au mieux des connaissances disponibles auprès des équipes de recherche impliquées et (2) de caractériser la composante (voir Tableau 1). Le choix de l'année 2050 comme horizon temporel a été guidé par la disponibilité de données (notamment climatiques) ainsi que par la volonté d'entrer en discussion avec la prospective Garonne 2050 conduite par l'Agence de l'Eau Adour Garonne en 2014. Des équipes pluridisciplinaires de chercheurs ont été constituées pour décrire et expliciter, à partir des résultats de leurs recherches, les états actuels et les évolutions passées de chaque variable. Des hypothèses d'évolution à long terme de chaque variable ont alors été formulées (Figure VI-2 étape 1 et 2). Les hypothèses d'évolution des variables de chaque composante ont été croisées et assemblées afin d'aboutir à des images contrastées et cohérentes de futurs possibles sous la forme de quatre scénarios qualitatifs (Figure VI-2, étape 3). Chacun des scénarios propose, en articulant une évolution possible des trois composantes et une hypothèse de changement climatique,

une vision plausible, robuste et cohérente du continuum Garonne-Gironde à l'horizon 2050. Les scénarios intègrent, autour d'un récit, tous les éléments de connaissances de l'état de l'écosystème, des modes de gouvernance de l'eau et des milieux, de la mise en œuvre d'options d'adaptation, des modes de vie, des pratiques et les préoccupations sociétales.

Ces scénarios ont ensuite été mis en discussion avec les acteurs du territoire. Ces sessions ont permis de mettre en débat les enjeux soulevés par ces scénarios et de discuter des politiques à privilégier pour s'adapter sur le territoire de l'EFE Garonne-Gironde.

Tableau 1. Présentation des différentes composantes, variables et disciplines mobilisées dans la construction des scénarios.

Composante	Variables	Disciplines impliquées
Changement climatique et hydrologie naturelle	Changement climatique et hydrologie naturelle	Climatologie, hydrologie
Fonctionnement de l'écosystème de l'EFE (ECOSYS)	Hydrologie et ressources en eau Hydro-morphologie et héritages Sources, circuits et transferts de matières et de contaminants métalliques Fonctionnalités écologiques Diversité biologique	Hydrologie, géohistoire, biogéochimie, biologie, écologie estuarienne, écologie fluviale, ichtyologie
Dynamiques sociales et territoriales de l'EFE (DYNA)	Démographie de l'EFE Occupation des sols sur l'EFE Qualité de vie des communes de l'EFE Expérience habitante du cours d'eau Usages de l'eau sur l'EFE	Géographie, sociologie, statistique, anthropologie,
Gouvernance de l'EFE (GOUV)	Mise en visibilité du changement climatique Gestion locale des risques liés à l'eau Instruments économiques pour la gestion de la ressource et des milieux aquatiques Conflits et lobbying sur l'EFE Science, expertise et référentiels de gestion Politiques environnementales européenne	Sociologie, géographie, science politique, hydrologie, économie, mathématiques appliquées

VI.2.3. L'INTEGRATION DE CE TRAVAIL DE THESE

Cette démarche s'appuie donc sur la sélection de variables pertinentes du système et la description de leurs évolutions temporelles. C'est en grande partie à partir de l'ensemble de mon travail de thèse qu'ont été décrites l'évolution des deux variables « Fonctionnalités écologiques » et « Diversité biologique » dans leur composante estuarienne (Tableau 1). Mon expertise sur l'évolution fonctionnelle de l'estuaire a également été largement mobilisée lors des séances de création de micro-scénarios et scénarios prospectifs afin de vérifier la cohérence de l'utilisation de ces derniers. Pour donner un ordre de grandeur, environ 80 % des éléments d'écologie donnés dans les scénarios prospectifs sont issus de cette thèse.

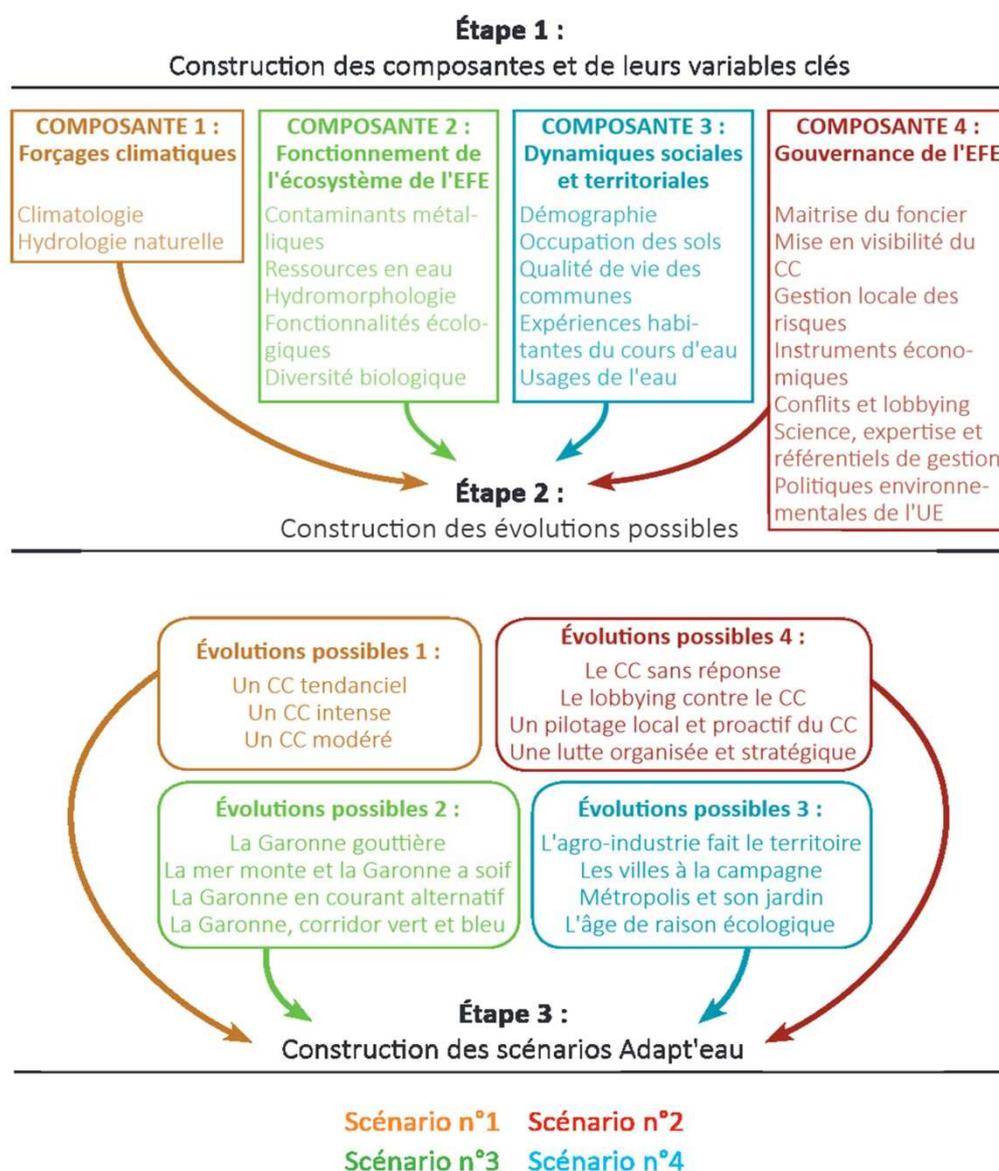


Figure VI-2 : Méthodologie de construction de scénarios prospectifs.

VI.2.4. *ET DEMAIN QUE SE PASSERA-T-IL ? DES SCENARIOS CONTRASTES*

La combinaison des savoirs fonctionnalistes acquis sur l'écosystème estuarien et de l'analyse socio-économique en termes d'héritage et d'innovation a permis de construire quatre scénarios contrastés d'évolution possible de l'estuaire intégrant : (i) ce que peuvent dire les différentes disciplines scientifiques sur l'anthroposystème, (ii) les capacités des acteurs et (iii) différents choix possibles. Le premier, qui s'intitule « tout bouge, mais rien ne change », est un scénario tendanciel qui décrit une adaptation au changement climatique par ajustement de l'anthroposystème. Dans le deuxième scénario, « Puisqu'il faut de l'eau », l'adaptation se fait par le développement de l'offre en eau. Le troisième scénario présente une dynamique d'adaptation du système via l'économie verte dans laquelle le milieu est apprivoisé par et pour ses métropoles. Enfin, dans le scénario n°4, « une voix pour l'écosystème » s'élève et l'adaptation se fait par des pratiques alternatives.

Nous présentons ici une version courte des scénarios avec un focus sur la partie Gironde qui est donc plus directement liée au projet TRAJEST. Ce zoom reprend des éléments proposés par le consortium TRAJEST au moment de la construction des scénarios, mais aussi certains éléments complémentaires issus de travaux spécifiques menés dans TRAJEST (dynamique de la filière pêche-aquaculture, métropolisation) qui n'ont pu être mobilisés dans ADAPT'EAU en raison des timings parallèles.

Dans le corps du manuscrit, nous avons choisi ici de ne présenter que le premier scénario à titre d'exemple pour que le lecteur (i) s'informe des résultats (ii) s'imprègne de la spécificité des récits et (iii) y évalue la contribution de ce travail. Les autres scénarios sont présentés en annexe.

Scénario n°1 : Tout bouge, mais rien ne change – Une adaptation par ajustement

Résumé

Dans ce scénario, l'EFE connaît en 2050 une dynamique d'urbanisation identique à celle des années 2010. Le territoire se structure autour de deux types d'espaces qui se développent et se confrontent : des villes qui s'étalent et se densifient autour des deux métropoles (Bordeaux et Toulouse) et une agriculture intensive dont les prélèvements en eau sont conséquents. Malgré ses impacts avérés, le changement climatique n'est toujours pas considéré comme un enjeu central sur l'EFE. Les organismes gestionnaires interviennent ponctuellement pour répondre à des situations de crise. L'écosystème est doublement impacté par le mode de développement territorial et par l'absence de décisions politiques proactives en faveur de l'environnement. Ainsi, les débits moyens de la Garonne diminuent et la qualité écologique de l'hydrosystème se dégrade continuellement à partir des années 2010 pour atteindre un état critique en 2050.

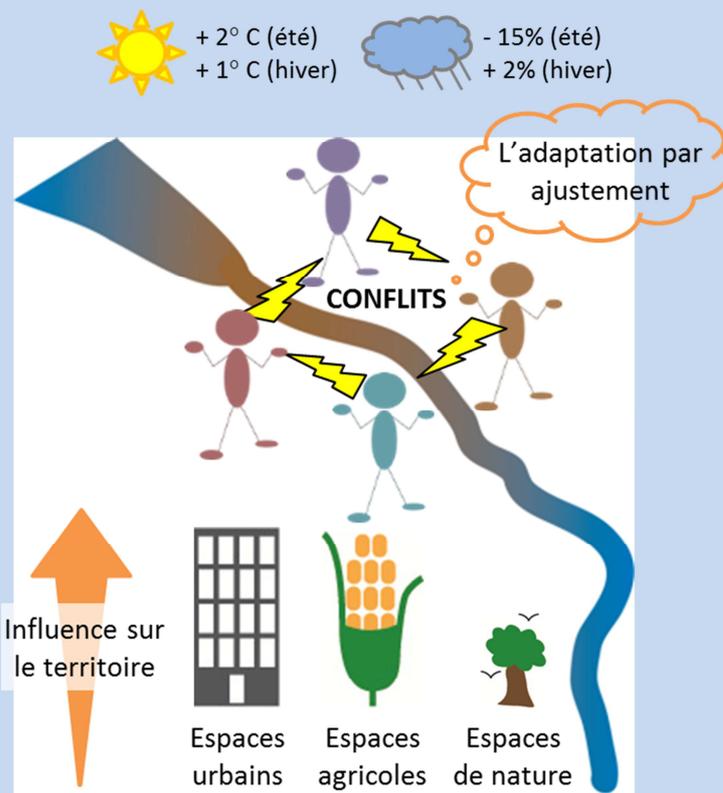


Figure VI-3 Schéma représentatif du scénario n°1.

Focus sur l'estuaire

Ce scénario fait figure de scénario tendanciel. La période 2010 – 2050 voit une poursuite de la diminution globale des débits de la Garonne. En période hivernale, les débits connaissent une légère diminution (- 2%) qui s'accroît en période d'étiages (- 15%).

Les moindres débits de la Garonne entraînent une diminution du transfert sédimentaire global et des flux métalliques bruts associés. Le temps de résidence des eaux et des matières en suspension estuariennes augmente, et, avec lui, la taille du « bouchon vaseux » et l'étendue vers l'amont des eaux salées. Cette tendance peut entraîner des rétroactions morphodynamiques dans l'estuaire amont, actuellement difficiles à prévoir. L'envasement entraîne une forte diminution des sections estuariennes, qui peut se traduire (1) par l'augmentation de l'effet de convergence, et par la même une augmentation de l'amplitude et de l'asymétrie de la marée, et donc une amplification de la remontée du bouchon vaseux jusqu'au comblement des voies fluviales; ou bien (2) par une augmentation de l'effet de frottement, et donc un amortissement inattendu de la marée, qui entraînera un repositionnement du bouchon vaseux et de l'intrusion saline plus en aval, limitant les effets de marinisation.

Sans tenir compte de ces modifications morphodynamiques imprévisibles, on considère dans ce scénario que le processus de marinisation se poursuit. Les fonctionnalités écologiques sont profondément modifiées par cette baisse des débits moyens dans la Garonne. D'une manière générale, la qualité écologique de l'EFE diminue et la note DCE sur l'ensemble de l'écosystème baisse régulièrement. Un des premiers effets observés concerne l'augmentation de la salinité de l'estuaire due à la diminution des débits. Les communautés écologiques sont profondément modifiées. Les espèces marines sont ainsi de plus en plus abondantes. Cependant, du fait de l'augmentation de la contamination chimique et de la faible diversité des habitats disponibles (notamment intertidaux) dans les parties médiane et haute de l'estuaire, le bénéfice écologique est nul, voire négatif pour ces populations. Parallèlement, la remontée du bouchon vaseux engendre des épisodes d'hypoxie (voire d'anoxie) durable, constituant une barrière physique et chimique pour les poissons migrateurs dont le déclin se poursuit. Plus largement, malgré la montée du niveau marin, à l'horizon 2050, la régression des zones humides latérales entraîne une diminution des zones de reproduction, de nurserie et de refuge qui affecte l'ensemble des espèces.

Marinisation et réchauffement climatique provoquent l'apparition de plus en plus fréquente de discontinuités spatio-temporelles et de mismatch trophiques. Globalement, la capacité d'accueil trophique continue à diminuer et la viabilité du fonctionnement du réseau trophique est menacée. De nouveaux régimes shifts apparaissent. La composition spécifique des communautés est profondément modifiée et les compétitions trophiques s'accroissent (par ex. l'abondance du maigre continue de croître,

induisant des compétitions avec d'autres espèces comme le bar). Les politiques de conservation sont toujours soutenues pour certaines espèces emblématiques comme l'esturgeon ou le saumon, mais les objectifs de conservation sont de plus en plus difficiles à atteindre, sinon par des procédés artificiels (migration assistée pour la remontée et la dévalaison). Dans ce contexte de maintien de l'abondance du maigre, la filière pêche pourrait se trouver des remèdes à ses fragilités en se restructurant autour de cette pêcherie et d'aides au maintien de la pêche artisanale.

VI.2.5. PRISE DE POSITION : APPORTS, RESSENTI, FRUSTRATIONS PAR RAPPORT A LA DEMARCHE PROSPECTIVE

C'est pour moi une grande fierté que de conclure mon manuscrit de thèse par la présentation de ce travail de prospective. Même si le choix a été fait de ne présenter qu'un seul scénario prospectif, et nous invitons vivement le lecteur à poursuivre leur lecture (Annexe 1), j'espère toutefois qu'il suffit à prendre la mesure de l'implication de mon travail de thèse.

Cette démarche, à laquelle j'ai mis un peu de temps à adhérer, me semble aujourd'hui proposer des résultats pertinents. En effet, la complexité d'un anthroposystème tel que l'estuaire de la Gironde (et son environnement fluvial) ne peut s'affranchir d'une telle approche faute de quoi sa gestion resterait vide de sens et adopterait les mêmes travers qu'actuellement. Le cadre théorique, très structuré, procure à cette méthode les garde fous nécessaires pour éviter les écueils divinatoires.

Néanmoins, quelques frustrations persistent, certainement dues à mon manque d'expérience, à ma naïveté vis-à-vis du déroulement des programmes de recherches, ainsi qu'à mes espoirs initiaux. Celles-ci sont néanmoins dépassées par l'expérience acquise. Il est, en effet, difficile pour moi de concevoir, d'accepter ou de me résoudre à ne faire que des scénarios qualitatifs après tant d'heures de modélisations quantitatives. De plus, la prise en compte de l'incertitude habituellement chiffrée et bornée dans ma discipline apparaît ici comme une multitude de choix, chacun illustré par un scénario. Assez frustrant d'une part, mais grisant de l'autre, la nécessité d'avancer sans certitudes ni incertitudes quantifiées pour proposer un avenir potentiel audible et pertinent à la fois.

Enfin, je considère ma participation à cette prospective comme une véritable chance. Celle-ci a, je pense, changé pour longtemps ma perception de la science et de la manière de la faire. De la mise en commun des savoirs et, assez souvent, de leur confrontation ressort une envie de participer ou de construire des projets de recherche plus larges et ouverts. Même si, assez laborieuses par moments, j'en suis aujourd'hui convaincu, ces approches transdisciplinaires seront, dans quelques années, assez communes dans notre manière de faire la science.

Bibliographie

VII. BIBLIOGRAPHIE

- Abarca-Arenas LG, Ulanowicz RE (2002) The effects of taxonomic aggregation on network analysis. *Ecological Modelling* 149:285-296
- Able KW (2005) A re-examination of fish estuarine dependence: Evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64:5-17
- Abril G (1999) Dynamique du carbone dans les estuaires européens: Processus de minéralisation et transfert continent-ocean-atmosphère. Université de Bordeaux I
- Ainsworth C, Feriss B, Leblond E, Guénette S (2001) The bay of biscay, france: 1998 and 1970 models. *Fish Cent Res Rep* 9:271-313
- Akaike H (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov BN, Csaki F (eds) *Second International Symposium on Information Theory*. Akadémiai Kiado, p 267-281
- Alheit J, Möllmann C, Dutz J, Kornilovs G, Loewe P, Mohrholz V, Wasmund N (2005) Synchronous ecological regime shifts in the central baltic and the north sea in the late 1980s. *ICES J Mar Sci* 62:1205-1215
- Allen GP (1972) Etude des processus sédimentaires dans l'estuaire de la gironde. Thèse Doctorat, Université de Bordeaux I
- Allen GP, Salomon JC, Bassoullet P, Du Penhoat Y, de Grandpré C (1980) Effects of tides on mixing and suspended sediment transport in macrotidal estuaries. *Sediment Geol* 26:69-90
- Attrill MJ, Power M (2002) Climatic influence on a marine fish assemblage. *Nature* 417:275-278
- Attrill MJ, Rundle SD (2002) Ecotone or ecocline: Ecological boundaries in estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55:929-936
- Bachelet G (1985) Distribution et structure des communautés benthiques dans l'estuaire de la gironde Actes colloq BORDOMER, p 541-554
- Bachelet G, Bouchet J, Lissalde J (1981) Les peuplements benthiques dans l'estuaire de la gironde: Biomasse, productivité et évolution structurale. *Oceanis* 6:593-620
- Bachelet G, Leconte M (2015) Macrofaune benthique. In: Surveillance écologique du site du blayais, année 2014. Rapp. IFREMER RST ODE/DYNECO/AG/15-01, p 199-228
- Baeta A, Niquil N, Marques JC, Patrício J (2011) Modelling the effects of eutrophication, mitigation measures and an extreme flood event on estuarine benthic food webs. *Ecological Modelling* 222:1209-1221
- Baird D (2009) An assessment of the functional variability of selected coastal ecosystems in the context of local environmental changes. *ICES J Mar Sci* 66:1520-1527
- Baird D, Asmus H, Asmus R (2004a) Energy flow of a boreal intertidal ecosystem, the sylt-rømø bight. *Marine Ecology Progress Series* 279:45-61
- Baird D, Asmus H, Asmus R (2012) Effect of invasive species on the structure and function of the sylt-rømø bight ecosystem, northern wadden sea, over three time periods. *Marine Ecology, Progress Series* 462:143-161
- Baird D, Christian RR, Peterson CH, Johnson GA (2004b) Consequences of hypoxia on estuarine ecosystem function: Energy diversion from consumers to microbes. *Ecological Applications* 14:805-822
- Baird D, Luczkovich J, Christian RR (1998) Assessment of spatial and temporal variability in ecosystem attributes of the st marks national wildlife refuge, apalachee bay, florida. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 47:329-349
- Baird D, McGlade J, Ulanowicz R (1991) The comparative ecology of six marine ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 333:15-29
- Barbault R (1993) Une approche écologique de la biodiversité. *Natures-Sciences-Sociétés* 1:322-329
- Barnosky AD, Hadly EA, Bascompte J, Berlow ELand others (2012) Approaching a state shift in earth's biosphere. *Nature* 486:52-58
- Barnston AG, Livezey RE (1987) Classification, seasonality and persistence of low-frequency atmospheric circulation patterns. *Monthly Weather Review* 115:1083-1126
- Bates D, Maechler M (2009) lme4: Linear mixed-effects models using {s4} classes.{r} package version 0.999375-32
- Beaugrand G, Brander KM, Lindley JA, Souissi S, Reid PC (2004) Plankton effect on cod recruitment in the north sea. *Nature* 426:661-664

- Beaugrand G, Edwards M, Brander K, Luczak C, Ibanez F (2008) Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts in the north atlantic. *Ecology Letters* 11:1157-1168
- Beaugrand G, Edwards M, Raybaud V, Goberville E, Kirby RR (2015) Future vulnerability of marine biodiversity compared with contemporary and past changes. *Nat Clim Change* 5:695-701
- Beaugrand G, Harlay X, Edwards M (2014) Detecting plankton shifts in the north sea: A new abrupt ecosystem shift between 1996 and 2003. *Marine Ecology Progress Series* 502:85-104
- Beaugrand G, Reid PC, Ibañez F, Lindley JA, Edwards M (2002) Reorganization of north atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* 296:1692-1694
- Beck MW, Heck K.L, Jr., Able KW, Childers D and others (2001) The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience* 51:633-641
- Béguer M (2009) Réponses d'une population aux forçages environnementaux et anthropiques : Le suivi à long terme de la crevette *palaemon longirostris* de l'estuaire de la gironde (1979-2007). Thèse doctorat, Université de Bordeaux I
- Béguer M, Bergé J, Gardia-Parège C, Beaulaton L, Castelnaud G, Girardin M, Boët P (2012) Long-term changes in population dynamics of the shrimp *palaemon longirostris* in the gironde estuary. *Estuaries and Coasts* 35:1082-1099
- Béguer M, Bergé J, Martin J, Martinet J, Pauliac G, Girardin M, Boët P (2011) Presence of *palaemon macrodactylus* in a european estuary: Evidence for a successful invasion of the gironde (sw france). *Aquatic Invasions* 6:301-318
- Béguer M, Pasquaud S, Noël P, Girardin M, Boët P (2008) First description of heavy skeletal deformations in *palaemon* shrimp populations of european estuaries: The case of the gironde (france). *Hydrobiologia* 607:225-229
- Beyst B, Hostens K, Mees J (2001) Factors influencing fish and macrocrustacean communities in the surf zone of sandy beaches in belgium: Temporal variation. *J Sea Res* 46:281-294
- Bianchi TS (2006) Biogeochemistry of estuaries, Vol. Oxford University Press
- Blaber S (2002) 'Fish in hot water': The challenges facing fish and fisheries research in tropical estuaries. *Journal of Fish Biology* 61:1-20
- Blaber S, Blaber T (1980) Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *Journal of fish biology* 17:143-162
- Blondel J (2003) Guilds or functional groups: Does it matter? *Oikos* 100:223-231
- Boigontier B, Mounié D (1984) Contribution à la connaissance de la dynamique de la macrofaune benthodémersale et pélagique en gironde. Tentatives et difficultés pour relativiser l'impact mécanique d'une centrale nucléaire: Le blayais (gironde). Doctorat de 3ème cycle, ENSAT
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS (2009) Generalized linear mixed models: A practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24:127-135
- Brey T (1990) Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. *MEERESFORSCHUNG/REP MAR RES* 32:329-343
- Brock WA, Carpenter SR (2010) Interacting regime shifts in ecosystems: Implication for early warnings. *Ecological Monographs* 80:353-367
- Brook BW, Sodhi NS, Bradshaw CJA (2008) Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* 23:453-460
- Brooks SP, Gelman A (1998) General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *J Comput Graph Stat* 7:434-455
- Brosse L (2003) Caractérisation des habitats des juvéniles d'esturgeon européen, *acipenser sturio*, dans l'estuaire de la gironde: Relation trophiques, hiérarchisation et vulnérabilité des habitats.
- Brotz L, Cheung WW, Kleisner K, Pakhomov E, Pauly D (2012) Increasing jellyfish populations: Trends in large marine ecosystems. *Hydrobiologia* 690:3-20
- Budzinski H, Jones I, Bellocq J, Piérard C, Garrigues P (1997) Evaluation of sediment contamination by polycyclic aromatic hydrocarbons in the gironde estuary. *Mar Chem* 58:85-97
- Cabral HN, Costa MJ, Salgado JP (2001) Does the tagus estuary fish community reflect environmental changes? *Climate Research* 18:119-126
- Cabral HN, Ohmert B (2001) Diet of juvenile meagre, *argyrosomus regius*, within the tagus estuary. *Cahiers de biologie marine* 42:289-293
- Carlton JT (1989) Man's role in changing the face of the ocean: Biological invasions and implications for conservation of near-shore environments. *Conservation Biology* 3:265-273

- Carpenter SR, Brock WA (2006) Rising variance: A leading indicator of ecological transition. *Ecology Letters* 9:308-315
- Carpenter SR, Brock WA, Cole JJ, Pace ML (2014) A new approach for rapid detection of nearby thresholds in ecosystem time series. *Oikos* 123:290-297
- Carpenter SR, Ludwig D, Brock WA (1999) Management of eutrophication for lakes subject to potentially irreversible change. *Ecol Appl* 9:751-771
- Castaing P, Allen GP (1981) Mechanisms controlling seaward escape of suspended sediment from the gironde: A macrotidal estuary in france. *Marine Geology* 40:101-118
- Castel J (1993) Long-term distribution of zooplankton in the gironde estuary and its relation with river flow and suspended matter. *Cahiers de Biologie Marine CBIMA* 5 34
- Castel J, Feurtet A (1989) Dynamics of the copepod *eurytemora affinis hirundoides* in the gironde estuary: Origin and fate of its production. *Sci Mar* 53:577-584
- Castelnaud G (2011) Sturgeon fishing, landings, and caviar production during the twentieth century in the garonne basin and the coastal sea. In: *Biology and conservation of the european sturgeon acipenser sturiol 1758*. Springer, p 177-193
- Castelnaud G, Cauvin G (2002) Site atelier de la gironde. Léauté JP (2002) Caractéristiques des petites pêches côtières et estuariennes de la côte atlantique du sud de l'Europe Rapport Final Sites ateliers EC/DG Fish (DGXIV): Contrat 99:58
- Castelnaud G, Guerault D, Desaunay Y, Elie P (1994) Production et abondance de la civelle en france au début des années 90. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*:263-287
- Chaalali A (2013) Évolution à long terme de l'écosystème estuarien de la gironde.
- Chaalali A, Beaugrand G, Boët P, Sautour B (2013a) Climate-caused abrupt shifts in a european macrotidal estuary. *Estuaries and Coasts* 36:1193-1205
- Chaalali A, Beaugrand G, Raybaud V, Goberville E, David V, Boët P, Sautour B (2013b) Climatic facilitation of the colonization of an estuary by *acartia tonsa*. *PLoS ONE* 8
- Chaalali A, Chevillot X, Beaugrand G, David Vand others (2013c) Changes in the distribution of copepods in the gironde estuary: A warming and marinisation consequence? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 134:150-161
- Charmantier A, McCleery RH, Cole LR, Perrins C, Kruuk LEB, Sheldon BC (2008) Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science* 320:800-803
- Chevillot X, Drouineau H, Lambert P, Sautour B, Lobry J (submitted) Toward a phenological mismatch in estuarine pelagic food web? *PLoS ONE*
- Chevillot X, Pierre M, Chaalali A, Drouineau H, Sautour B, Lobry J (2016) Abrupt shifts in the gironde fish community: An indicator of ecological changes in an estuarine ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser* 549:137-151
- Christensen V (1995) Ecosystem maturity - towards quantification. *Ecological Modelling* 77:3-32
- Christensen V, Pauly D (1992) Ecopath ii—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological modelling* 61:169-185
- Christensen V, Pauly D (1995) Fish production, catches and the carrying capacity of the world oceans. *Naga, the ICLARM Quarterly* 18:34-40
- Christensen V, Pauly D, Management ICLAR, Sea ICE (1993) Trophic models of aquatic ecosystems, Vol. International Center for Living Aquatic Resources Management
- Christensen V, Walters C, Pauly D (2000) Ecopath with ecosim version 4, help system©. University of British Columbia, Fisheries Centre, Vancouver, Canada and ICLARM, Penang, Malaysia
- Christensen V, Walters C, Pauly D (2005) Ecopath with ecosim version 5, help system©. University of british columbia. Fisheries Centre, Vancouver, Canada
- Christensen V, Walters C, Pauly D, Forrest R (2008) Ecopath with ecosim version 6 user guide. Lenfest Ocean Futures Project:235
- Christensen V, Walters CJ (2004) Ecopath with ecosim: Methods, capabilities and limitations. *Ecological modelling* 172:109-139
- Clark B, Bennett B, Lamberth S (1994) A comparison of the ichthyofauna of two estuaries and their adjacent surf zones, with an assessment of the effects of beach-seining on the nursery function of estuaries for fish. *South African Journal of Marine Science* 14:121-131
- Clements FE (1936) Nature and structure of the climax. *The Journal of Ecology*:252-284

- Cliff N (1996) Answering ordinal questions with ordinal data using ordinal statistics. *Multivariate Behavioral Research* 31:331-350
- Cloern JE, Foster SQ, Kleckner AE (2014) Phytoplankton primary production in the world's estuarine-coastal ecosystems. *Biogeosciences* 11:2477-2501
- Cloern JE, Hieb KA, Jacobson T, Sans Band others (2010) Biological communities in san francisco bay track large-scale climate forcing over the north pacific. *Geophysical Research Letters* 37
- Coates S, Waugh A, Anwar A, Robson M (2007) Efficacy of a multi-metric fish index as an analysis tool for the transitional fish component of the water framework directive. *Marine Pollution Bulletin* 55:225-240
- Colebrook JM (1979) Continuous plankton records: Seasonal cycles of phytoplankton and copepods in the north atlantic ocean and the north sea. *Marine Biology* 51:23-32
- Conversi A, Dakos V, Gårdmark A, Ling Sand others (2015) A holistic view of marine regime shifts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 370:20130279
- Coreau A, Pinay G, Thompson JD, Cheptou P-O, Mermet L (2009) The rise of research on futures in ecology: Rebalancing scenarios and predictions. *Ecology Letters* 12:1277-1286
- Costa MJ, Cabral HN, Drake P, Economou ANand others (2002) Recruitments and production of commercial species in estuaries. In: Elliott M, Hemingway KL (eds) *Fishes in estuary*. Blackwell Science Ltd, London, p 54-123
- Costanza R (1992) Toward an operational definition of ecosystem health. *Ecosystem health: New goals for environmental management*:239-256
- Costanza R, D'Arge R, De Groot R, Farber Sand others (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260
- Courrat A, Lobry J, Nicolas D, Laffargue Pand others (2009) Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81:179-190
- Cresswell W, Mccleery R (2003) How great tits maintain synchronization of their hatch date with food supply in response to long-term variability in temperature. *Journal of Animal Ecology* 72:356-366
- Crick HQP, Sparks TH (1999) Climate change related to egg-laying trends [8]. *Nature* 399:423-424
- Crozier LG, Hutchings JA (2014) Plastic and evolutionary responses to climate change in fish. *Evolutionary Applications* 7:68-87
- Cushing DH (1969) The regularity of the spawning season of some fishes. *Journal du Conseil* 33:81-92
- Cushing DH (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: An update of the match/mismatch hypothesis. In: Blaxter JHS, Southward AJ (eds) *Advances in marine biology*, Vol Volume 26. Academic Press, p 249-293
- Cusson M, Bourget E (2005) Global patterns of macroinvertebrate production in marine benthic habitats*. *Marine Ecology Progress Series* 297:1-14
- Dauvin J-C (2007) Paradox of estuarine quality: Benthic indicators and indices, consensus or debate for the future. *Marine Pollution Bulletin* 55:271-281
- David V (2006) Dynamique spatio-temporelle du zooplancton dans l'estuaire de la gironde et implications au sein du réseau trophique planctonique., Université Bordeaux 1
- David V, Chardy P, Sautour B (2006a) Fitting a predator-prey model to zooplankton time-series data in the gironde estuary (france): Ecological significance of the parameters. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 67:605-617
- David V, Sautour B, Chardy P (2007) Successful colonization of the calanoid copepod *acartia tonsa* in the oligo-mesohaline area of the gironde estuary (sw france) - natural or anthropogenic forcing? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71:429-442
- David V, Sautour B, Chardy P, Leconte M (2005) Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: The gironde estuary (france). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64:171-184
- David V, Sautour B, Galois R, Chardy P (2006b) The paradox high zooplankton biomass-low vegetal particulate organic matter in high turbidity zones: What way for energy transfer? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 333:202-218
- de Jouvenel H (1999) *La démarche prospective. Un bref guide méthodologique*, Vol. Futuribles, Paris
- Décamps H (ed) (2010) *Evènements climatiques extrêmes. Réduire les vulnérabilités des systèmes écologiques et sociaux*, Vol. EDP Sciences
- deCastro M, Lorenzo N, Taboada JJ, Sarmiento M, Alvarez I, Gomez-Gesteira M (2006) Influence of teleconnection patterns on precipitation variability and on river flow regimes in the miño river basin (nw iberian peninsula) *Handbook of Environmental Chemistry, Volume 5: Water Pollution*, p 63-73

- 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. *Journal of Applied Ichthyology* 30:1195-1202
- Delpech C, Courrat A, Pasquaud S, Lobry Jand others (2010) Development of a fish-based index to assess the ecological quality of transitional waters: The case of french estuaries. *Marine Pollution Bulletin* 60:908-918
- Denwood MJ (2014) Runjags: An r package providing interface utilities, model templates, parallel computing methods and additional distributions for mcmc models in jags. *Journal of Statistical Software*
- deYoung B, Barange M, Beaugrand G, Harris R, Perry RI, Scheffer M, Werner F (2008) Regime shifts in marine ecosystems: Detection, prediction and management. *Trends in Ecology and Evolution* 23:402-409
- Durant JM, Hjermmann DØ, Anker-Nilssen T, Beaugrand G, Mysterud A, Pettorelli N, Stenseth NC (2005) Timing and abundance as key mechanisms affecting trophic interactions in variable environments. *Ecology Letters* 8:952-958
- Durant JM, Hjermmann DØ, Ottersen G, Stenseth NC (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research* 33:271-283
- Edgar PW, Griffiths RA, Foster JP (2005) Evaluation of translocation as a tool for mitigating development threats to great crested newts (*triturus cristatus*) in england, 1990–2001. *Biological Conservation* 122:45-52
- Edwards M, Richardson AJ (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430:881-884
- Elie P, Marchand J (1983) Contribution à l'étude des ressources benthodémersales de l'estuaire de la loire : Biologie et écologie des principales espèces, Vol IV. CSEEL/Ministère de l'Environnement/Ministère de la Mer, Nantes
- Elliott M, Dewailly F (1995) The structure and components of european estuarine fish assemblages. *Neth J Aquatic Ecol* 29:397-417
- Elliott M, Griffiths A, Taylor C (1988) The role of fish studies in estuarine pollution assessment. *Journal of Fish Biology* 33:51-61
- Elliott M, Hemingway K (eds) (2002) *Fishes in estuaries*, Vol. Blackwells, London
- Elliott M, McLusky DS (2002) The need for definitions in understanding estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55:815-827
- Elliott M, Quintino V (2007) The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine Pollution Bulletin* 54:640-645
- Ellis WN, Donner JH, Kuchlein JH (1997) Recent shifts in phenology of microlepidoptera, related to climatic change (lepidoptera). *Entomologische Berichten* 57:66-72
- Etcheber H, Schmidt S, Sottolichio A, Maneux Eand others (2011) Monitoring water quality in estuarine environments: Lessons from the magest monitoring program in the gironde fluvial-estuarine system. *Hydro Earth Syst Sci* 15:831-840
- Feuillassier L, Beguer M, Pauliac G, Boet P, Girardin M, Elie P (2012) Morphological anomalies in estuarine shrimp larvae. *Crustaceana* 85:11
- Finn JT (1980) Flow analysis of models of the hubbard brook ecosystem. *Ecology*:562-571
- Folke C, Hahn T, Olsson P, Norberg J (2005) Adaptive governance of social-ecological systems. In: *Annual review of environment and resources*, Vol 30. Annual Reviews, Palo Alto, p 441-473
- Fortier L, Gagne JA (1990) Larval herring (*clupea harengus*) dispersion, growth, and survival in the st lawrence estuary: Match/mismatch or membership/vagrancy. *Can J Fish Aquat Sci* 47:1898-1912
- Frontier S, Pichod-Viale D, Leprêtre A, Davoult D, Luczak C (2008) *Écosystèmes - 4ème édition - structure, fonctionnement, évolution: Structure, fonctionnement, évolution*, Vol. Dunod
- Fulford R, Peterson MS, Grammer P (2011) An ecological model of the habitat mosaic in estuarine nursery areas: Part i—interaction of dispersal theory and habitat variability in describing juvenile fish distributions. *Ecological modelling* 222:3203-3215
- Garcia AM, Vieira JP, Winemiller KO, Moraes LE, Paes ET (2012) Factoring scales of spatial and temporal variation in fish abundance in a subtropical estuary. *Marine Ecology Progress Series* 461:121-135
- Gasparini S, Castelt J (1997) Autotrophic and heterotrophic nanoplankton in the diet of the estuarine copepods *eurytemora affinis* and *acartia biflosa*. *Journal of Plankton Research* 19:877-890
- Genner MJ, Halliday NC, Simpson SD, Southward AJ, Hawkins SJ, Sims DW (2010) Temperature-driven phenological changes within a marine larval fish assemblage. *Journal of Plankton Research* 32:699-708
- Gibson GR, Brown ML (2000) *Estuarine and coastal marine waters: Bioassessment and biocriteria technical guidance*, Vol. United States Environmental Protection Agency, Office of Water

- Gili JM (2002) Towards a transitory or ephemeral key habitat concept. *Trends in Ecology and Evolution* 17:453
- Gilliers C, Le Pape O, Desaunay Y, Bergeron J-P, Schreiber N, Guerault D, Amara R (2006) Growth and condition of juvenile sole (*solea solea* L.) as indicators of habitat quality in coastal and estuarine nurseries in the bay of biscay with a focus on sites exposed to erika oil spill. *Scientia marina* 70:183-192
- Girardin M, Castelnaud G, Beaulaton L (2005) Surveillance halieutique de l'estuaire de la gironde : Suivi des captures 2003. Etude de la faune circulante 2004. Report No. 105, Cemagref, Cestas
- Girardin M, Castelnaud G, Beaulaton L (2014) Surveillance halieutique de l'estuaire de la gironde : Suivi des captures 2013. Etude de la faune circulante 2012. Report No. 105, Cemagref, Cestas
- Goberville E, Beaugrand G, Edwards M (2014) Synchronous response of marine plankton ecosystems to climate in the northeast atlantic and the north sea. *J Mar Syst* 129:189-202
- Goberville E, Beaugrand G, Sautour B, Tréguer P (2010) Climate-driven changes in coastal marine systems of western europe. *Marine Ecology Progress Series* 408:129-147
- Goberville E, Beaugrand G, Sautour B, Tréguer P (2011) Evaluation of coastal perturbations: A new mathematical procedure to detect changes in the reference state of coastal systems. *Ecol Indic* 11:1290-1300
- Godet M (2004) Manuel de prospective stratégique, Vol. Dunod, Paris
- Goodland R (1995) The concept of environmental sustainability. *Annual review of ecology and systematics*:1-24
- Goosen NK, Kromkamp J, Peene J, van Rijswijk P, van Breugel P (1999) Bacterial and phytoplankton production in the maximum turbidity zone of three european estuaries: The elbe, westerschelde and gironde. *J Mar Syst* 22:151-171
- Greve W, Prinage S, Zidowitz H, Nast J, Reiners F (2005) On the phenology of north sea ichthyoplankton. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 62:1216-1223
- Gucu A (2002) Can overfishing be responsible for the successful establishment of *mnemiopsis leidyi* in the black sea? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54:439-451
- Guesnet V, Lassalle G, Chaalali A, Kearney Kand others (2015) Incorporating food-web parameter uncertainty into ecopath-derived ecological network indicators. *Ecological Modelling* 313:29-40
- Hare SR, Mantua NJ (2000) Empirical evidence for north pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Prog Oceanogr* 47:103-145
- Harley CDG, Hughes AR, Hultgren KM, Miner BGand others (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9:228-241
- Harvey AC (1990) Forecasting, structural time series models and the kalman filter, Vol. Cambridge university press
- Heip CH, Goosen N, Herman P, Kromkamp J, Middelburg J, Soetaert K (1995) Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries.
- Henocque Y (2001) Urban communities and environmental management in france: The example of the toulon bay contract. *Ocean Coast Manage* 44:371-377
- Hénocque Y, Denis J (eds) (2001) A methodological guide: Steps and tools towards integrated coastal area management, Vol 42. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, Paris
- Heymans J, Baird D (2000) A carbon flow model and network analysis of the northern benguela upwelling system, namibia. *Ecological Modelling* 126:9-32
- Heymans JJ, Guénette S, Christensen V (2007) Evaluating network analysis indicators of ecosystem status in the gulf of alaska. *Ecosystems* 10:488-502
- Hipfner JM (2008) Matches and mismatches: Ocean climate, prey phenology and breeding success in a zooplanktivorous seabird. *Marine Ecology Progress Series* 368:295-304
- Hjort J (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern europe, viewed in the light of biological research. Andr. Fred. Høst & Fils, Copenhagen, Denmark
- Hoegh-Guldberg O, Bruno JF (2010a) The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science* 328:1523-1528
- Holbrook SJ, Schmitt RJ, Stephens Jr JS (1997) Changes in an assemblage of temperate reef fishes associated with a climate shift. *Ecological Applications* 7:1299-1310
- Holling CS (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:1-23
- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: Is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15:56-61

- Hughes RM, Kaufmann PR, Herlihy AT, Kincaid TM, Reynolds L, Larsen DP (1998) A process for developing and evaluating indices of fish assemblage integrity. *Can J Fish Aquat Sci* 55:1618-1631
- Hughes TP, Bellwood DR, Folke C, Steneck RS, Wilson J (2005) New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends in ecology & evolution* 20:380-386
- Huret M, Petitgas P, Woillez M (2010) Dispersal kernels and their drivers captured with a hydrodynamic model and spatial indices: A case study on anchovy (*engraulis encrasicolus*) early life stages in the bay of biscay. *Prog Oceanogr* 87:6-17
- Hurrell JW (1995) Decadal trends in the north atlantic oscillation: Regional temperatures and precipitation. *Science* 269:676-679
- Hurrell JW, Kushnir Y, Visbeck M (2001) The north atlantic oscillation. *Science* 291:603-605
- Hutchinson GE (1957) A treatise on limnology, Vol vol. I. John Wiley & Sons, New York
- IPCC (2001) Climate change 2001: The science basis. Contribution of working group i to the third assessment report of the intergovernmental panel on climate change, Vol. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New-York, USA
- IPCC (2007) Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of working group i to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change, Vol. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New-York, USA
- IPCC (2013) Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of working group i to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change, Vol. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New-York, USA
- Irigoiien X, Castel J (1997) Light limitation and distribution of chlorophyll pigments in a highly turbid estuary: The gironde (sw france). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44:507-517
- Jaffré M, Beaugrand G, Goberville É, Jiguet Fand others (2013) Long-term phenological shifts in raptor migration and climate. *PLoS ONE* 8
- Johnson GA, Niquil N, Asmus H, Bacher C, Asmus R, Baird D (2009) The effects of aggregation on the performance of the inverse method and indicators of network analysis. *Ecological Modelling* 220:3448-3464
- Jolliffe I (2002) Principal component analysis, Vol. Wiley Online Library
- Jonzén N, Lindén A, Ergon T, Knudsen Eand others (2006) Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds. *Science* 312:1959-1961
- Jouanneau JM, Latouche C (1981) The gironde estuary. *The Gironde Estuary*
- Karr JR (1981) Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries* 6:21-27
- Kaufman L, Rousseeuw PJ (2009) Finding groups in data: An introduction to cluster analysis, Vol 344. John Wiley & Sons
- Kay JJ, Graham LA, Ulanowicz RE (1989) A detailed guide to network analysis. In: *Network analysis in marine ecology*. Springer, p 15-61
- Keddy PA (1992a) Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157-164
- Keddy PA (1992b) The seven deadly sins and the three poisons: A commentary on barriers to environmental information. *Environmental Monitoring and Assessment* 20:135-139
- Keeling CD, Whorf TP, Wahlen M, Van Der Plicht J (1995) Interannual extremes in the rate of rise of atmospheric carbon dioxide since 1980. *Nature* 375:666-670
- Kerr RA (2000) A north atlantic climate pacemaker for the centuries. *Science* 288:1984-1985
- Kleinen T, Held H, Petschel-Held G (2003) The potential role of spectral properties in detecting thresholds in the earth system: Application to the thermohaline circulation. *Ocean Dynamics* 53:53-63
- Knight JR, Allan RJ, Folland CK, Vellinga M, Mann ME (2005) A signature of persistent natural thermohaline circulation cycles in observed climate. *Geophysical Research Letters* 32:1-4
- Knudsen E, Lindén A, Ergon T, Jonzén Nand others (2007) Characterizing bird migration phenology using data from standardized monitoring at bird observatories. *Climate Research* 35:59-77
- Kromkamp JC, Van Engeland T (2010) Changes in phytoplankton biomass in the western scheldt estuary during the period 1978-2006. *Estuaries and Coasts* 33:270-285
- Laegdsgaard P, Johnson C (2001) Why do juvenile fish utilise mangrove habitats? *Journal of experimental marine biology and ecology* 257:229-253
- Lance GN, Williams WT (1967) A general theory of classificatory sorting strategies ii. Clustering systems. *The computer journal* 10:271-277

- Lanoux A, Lepage M, De Watteville J, Jatteau P, Schmidt S, Sottolichio A (2014) Effects of hypoxia on the fish and crustacean fauna in the gironde estuary (france)
- Lassalle G, Béguyer M, Beaulaton L, Rochard E (2009) Learning from the past to predict the future: Responses of european diadromous fish to climate change. In: Haro AJ, Smith KL, Rulifson RA, Moffitt CM and others (eds) Challenges for diadromous fishes in a dynamic global environment, Vol 69. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, p 175-193
- Latouche C, Jouanneau J (1994) Etude de la dynamique de l'eau et des sédiments. Livre blanc de l'Estuaire de la Gironde:8-21
- Le Bohec C, Durant JM, Gauthier-Clerc M, Stenseth NC and others (2008) King penguin population threatened by southern ocean warming. Proceedings of the National Academy of Sciences 105:2493-2497
- Le Floch J (1961) Propagation de la marée dynamique dans l'estuaire de la seine et la seine maritime. Unpublished PhD dissertation, University of Paris, France
- Le Pape O, Bonhommeau S (2015) The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. Fish and Fisheries 16:373-398
- Le Pape O, Chauvet F, Mahévas S, Lazure P, Guérault D, Désaunay Y (2003a) Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*solea solea*, l.) in the bay of biscay (france) and the contribution of different habitats to the adult population. J Sea Res 50:139-149
- Le Pape O, Holley J, Guérault D, Désaunay Y (2003b) Quality of coastal and estuarine essential fish habitats: Estimations based on the size of juvenile common sole (*solea solea* l.). Estuarine, Coastal and Shelf Science 58:793-803
- Leakey R, Lewin R (1997) The sixth extinction: Patterns of life and the future of humankind. 1997 29
- Legendre P, Legendre L (eds) (1998) Numerical ecology Vol. Elsevier
- Leguerrier D, Degré D, Niquil N (2007) Network analysis and inter-ecosystem comparison of two intertidal mudflat food webs (brouage mudflat and aiguillon cove, sw france). Estuarine, Coastal and Shelf Science 74:403-418
- Lemaire E, Abril G, De Wit R, Etcheber H (2002) Effet de la turbidité sur la dégradation des pigments phytoplanctoniques dans l'estuaire de la gironde. Comptes Rendus Geoscience 334:251-258
- Letourneur Y, Darnaude A, Salen-Picard C, Harmelin-Vivien M (2001) Spatial and temporal variations of fish assemblages in a shallow mediterranean soft-bottom area (gulf of fos, france). Oceanologica Acta 24:273-285
- Libralato S (2008) System omnivory index. In: Fath SEJD (ed) Encyclopedia of ecology. Academic Press, Oxford, p 3472-3477
- Libralato S, Christensen V, Pauly D (2006) A method for identifying keystone species in food web models. Ecological Modelling 195:153-171
- Linacre E (1992) Climate data and resources: A reference and guide, Vol. Psychology Press
- Liu Y, Reich PB, Li G, Sun S (2011) Shifting phenology and abundance under experimental warming alters trophic relationships and plant reproductive capacity. Ecology 92:1201-1207
- Livingston RJ (2002) Trophic organization in coastal systems, Vol. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA
- Lluch-Belda D, Crawford R, Kawasaki T, MacCall A, Parrish R, Schwartzlose R, Smith P (1989) World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: The regime problem. South African Journal of Marine Science 8:195-205
- Lobry J (2004) Quel référentiel de fonctionnement pour les écosystèmes estuariens ? Le cas des cortèges de poissons fréquentant l'estuaire de la gironde. Thèse de doctorat, Cemagref Bordeaux 1
- Lobry J, Castelnaud G (2015) Surveillance halieutique de l'estuaire de la gironde : Suivi des captures 2014. Etude de la faune circulante 2013. Report No. 105, Cemagref, Cestas
- Lobry J, David V, Pasquaud S, Lepage M, Sautour B, Rochard E (2008) Diversity and stability of an estuarine trophic network. Marine Ecology Progress Series 358:13-25
- Lobry J, Lepage M, Rochard E (2006) From seasonal patterns to a reference situation in an estuarine environment: Example of the small fish and shrimp fauna of the gironde estuary (sw france). Estuarine, Coastal and Shelf Science 70:239-250
- Lobry J, Mourand L, Rochard E, Elie P (2003) Structure of the gironde estuarine fish assemblages: A european estuaries comparison perspective. Aquatic Living Resources 16:47-58
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J and others (2001) Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. Science 294:804-808

- Lotze HK, Lenihan HS, Bourque BJ, Bradbury R and others (2006) Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* 312:1806-1809
- Luczak C, Beaugrand G, Jaffré M, Lenoir S (2011) Climate change impact on balearic shearwater through a trophic cascade. *Biol Lett* 7:702-705
- Luczak C, Beaugrand G, Lindley JA, Dewarumez JM, Dubois PJ, Kirby RR (2012) North sea ecosystem change from swimming crabs to seagulls. *Biol Lett* 8:821-824
- Maes J (2000) The structure of the fish community of the zeeschelde estuary. Doctorat, Katholieke Universiteit
- Maes J, Taillieu A, Van Damme PA, Cottenie K, Ollevier F (1998) Seasonal patterns in the fish and crustacean community of a turbid temperate estuary (zeeschelde estuary, Belgium). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 47:143-151
- Mageau MT, Costanza R, Ulanowicz RE (1998) Quantifying the trends expected in developing ecosystems. *Ecological Modelling* 112:1-22
- Mann KH, Field JG, Wulff F (1989) Network analysis in marine ecology: An assessment, Vol. Springer
- Marshall J, Kushnir Y, Battisti D, Chang P and others (2001) North atlantic climate variability: Phenomena, impacts and mechanisms. *Int J Climatol* 21:1863-1898
- Martin TE (1987) Food as a limit on breeding birds: A life-history perspective. *Annual review of ecology and systematics* Vol 18:453-487
- Matthiessen P, Law R (2002) Contaminants and their effects on estuarine and coastal organisms in the united kingdom in the late twentieth century. *Environ Pollut* 120:739-757
- Mauchline J, Blaxter JHS, Southward AJ, Tyler PA (1998) The biology of calanoid copepods *Advances in Marine Biology*, p 1-660
- Mauvais JL, Guillaud JF (1994) Etat des connaissances sur l'estuaire de la gironde, Vol. Agence de l'eau Adour-Garonne, Toulouse
- May RM (1977) Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269:471-477
- McCann K, Hastings A (1997) Re-evaluating the omnivory-stability relationship in food webs. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 264:1249-1254
- McCann KS (2000) The diversity-stability. *Nature* 405:228-233
- McCarty JP (2001) Ecological consequences of recent climate change
consecuencias biológicas de cambios climáticos recientes. *Conservation Biology* 15:320-331
- McLusky D, Elliott M (1981) The feeding and survival strategies of estuarine molluscs. In: *Feeding and survival strategies of estuarine organisms*. Springer, p 109-121
- McLusky DS, Elliott M (2004) *The estuarine ecosystem: Ecology, threats and management*, Vol. OUP Oxford
- Mees J, Fockedeij N, Hamerlynck O (1995) Comparative study of the hyperbenthos of three european estuaries. *Hydrobiologia* 311:153-174
- Milliman JD, Farnsworth K, Jones P, Xu K, Smith L (2008) Climatic and anthropogenic factors affecting river discharge to the global ocean, 1951-2000. *Global and planetary change* 62:187-194
- Mills CE (2001) Jellyfish blooms: Are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? In: *Jellyfish blooms: Ecological and societal importance*. Springer, p 55-68
- Molenaar PC (1985) A dynamic factor model for the analysis of multivariate time series. *Psychometrika* 50:181-202
- Molenaar PC, De Gooijer JG, Schmitz B (1992) Dynamic factor analysis of nonstationary multivariate time series. *Psychometrika* 57:333-349
- Mooney H, Cropper A, Capistrano D, Carpenter S (2005) Millennium ecosystem assessment. *Ecosystems and human well-being: Synthesis*, Vol. Island Press, Washington, DC
- Morissette L (2007) Complexity, cost and quality of ecosystem models and their impact on resilience. *Citeseer*
- Msadek R, Frankignoul C (2009) Atlantic multidecadal oceanic variability and its influence on the atmosphere in a climate model. *Clim Dyn* 33:45-62
- Musseau R, Herrmann V, Bénard S, Kerbiriou C, Herault T, Jiguet F (2014) Ecology of aquatic warblers *acrocephalus paludicola* in a fall stopover area on the atlantic coast of france. *Acta Ornithologica* 49:93-105
- Nakagawa S, Schielzeth H (2013) A general and simple method for obtaining r^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4:133-142
- Nash R, Geffen A (2000) The influence of nursery ground processes in the determination of year-class strength in juvenile plaice *pleuronectes platessa* L. In port erin bay, irish sea. *J Sea Res* 44:101-110

- Nash RD, Geffen AJ, Burrows MT, Gibson RN (2007) Dynamics of shallow-water juvenile flatfish nursery grounds: Application of the self-thinning rule.
- Nicolas D, Lobry J, Lepage M, Sautour B and others (2010) Fish under influence: A macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among european tidal estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86:137-147
- Niquil N, Chaumillon E, Johnson GA, Bertin X and others (2012) The effect of physical drivers on ecosystem indices derived from ecological network analysis: Comparison across estuarine ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 108:132-143
- Nunn A, Tewson L, Cowx I (2012) The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22:377-408
- Nzigou AR (2012) Production primaire et fonctionnement écologique en milieu estuarien turbide, cas de l'estuaire de la gironde (france) L'UNIVERSITÉ BORDEAUX I
- Odum EP (1969) The strategy of ecosystem development. *Sustainability: Sustainability* 164:58
- Odum EP (1985) Trends expected in stressed ecosystems. *Bioscience* 35:419-422
- Odum EP, Odum HT, Andrews J (1971) *Fundamentals of ecology*, Vol 3. Saunders Philadelphia
- Ohlberger J, Thackeray SJ, Winfield IJ, Maberly SC, Vøllestad LA (2014) When phenology matters: Age - size truncation alters population response to trophic mismatch. *Proc R Soc B Biol Sci* 281
- Ottersen G, Planque B, Belgrano A, Post E, Reid PC, Stenseth NC (2001) Ecological effects of the north atlantic oscillation. *Oecologia* 128:1-14
- Palomares MLD, Pauly D (1998) Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Marine and freshwater research* 49:447-453
- Parnesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, p 637-669
- Parnesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill JK and others (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399:579-583
- Parnesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42
- Pasquaud S, Bégue M, Larsen MH, Chaalali A, Cabral H, Lobry J (2012) Increase of marine juvenile fish abundances in the middle gironde estuary related to warmer and more saline waters, due to global changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 104-105:46-53
- Pasquaud S, David V, Lobry J, Girardin M, Sautour B, Elie P (2010a) Exploitation of trophic resources by fish under stressful estuarine conditions. *Marine Ecology Progress Series* 400:207-219
- Pasquaud S, Pillet M, David V, Sautour B, Elie P (2010b) Determination of fish trophic levels in an estuarine system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86:237-246
- Patrício J, Marques JC (2006) Mass balanced models of the food web in three areas along a gradient of eutrophication symptoms in the south arm of the mondego estuary (portugal). *ecological modelling* 197:21-34
- Patrício J, Ulanowicz R, Pardal M, Marques J (2004) Ascendency as an ecological indicator: A case study of estuarine pulse eutrophication. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 60:23-35
- Peer AC, Miller TJ (2014) Climate change, migration phenology, and fisheries management interact with unanticipated consequences. *North American Journal of Fisheries Management* 34:94-110
- Perillo GM (1995) Definitions and geomorphologic classifications of estuaries. *Geomorphology and sedimentology of estuaries Developments in Sedimentology* 53:17-47
- Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD (2005) Ecology: Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308:1912-1915
- Petitgas P, Rijnsdorp AD, Dickey-Collas M, Engelhard G and others (2013) Impacts of climate change on the complex life cycles of fish. *Fisheries Oceanography* 22:121-139
- Philippart CJM, Van Aken HM, Beukema JJ, Bos OG, Cadée GC, Dekker R (2003) Climate-related changes in recruitment of the bivalve *macoma balthica*. *Limnology and Oceanography* 48:2171-2185
- Pikitch EK, Santora C, Babcock EA, Bakun A and others (2004) Ecosystem-based fishery management. *Science* 305:346-347
- Piroddi C, Teixeira H, Lynam CP, Smith C and others (2015) Using ecological models to assess ecosystem status in support of the european marine strategy framework directive. *Ecol Indic* 58:175-191
- Plummer M (2003) Jags: A program for analysis of bayesian graphical models using gibbs sampling *Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing*, Vienna, Austria

- Polovina JJ (1984) Model of a coral reef ecosystem - i. The ecopath model and its application to french frigate shoals. *Coral Reefs* 3:1-11
- Poulard J-C, Blanchard F (2005) The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the bay of biscay. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 62:1436-1443
- Prista N, Vasconcelos RP, Costa MJ, Cabral H (2003) The demersal fish assemblage of the coastal area adjacent to the tagus estuary (portugal): Relationships with environmental conditions. *Oceanologica Acta* 26:525-536
- Pritchard DW (1955) Estuarine circulation patterns. Johns Hopkins University, Chesapeake Bay Institute
- Pritchard DW (1967) What is an estuary: Physical viewpoint. *Estuaries* 83:3-5
- Pronier O, Rochard E (1998) Fonctionnement d'une population d'éperlan (*osmerus eperlanus*, osmériiformes osmeridae) située en limite méridionale de son aire de répartition, influence de la température. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 350-51:479-497
- Purcell JE (2012) Jellyfish and ctenophore blooms coincide with human proliferations and environmental perturbations. *Annual Review of Marine Science* 4:209-235
- Purcell JE, Arai MN (2001) Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: A review. *Hydrobiologia* 451:27-44
- Quero J-C, Du Buit M-H, Vayne J-J (1998) Les observations de poissons tropicaux et le réchauffement des eaux dans l'atlantique européen. *Oceanologica Acta* 21:345-351
- Quero J-C, Vayne J-J (1985) Le maigre, *argyrosomus regius* (asso, 1801)(pisces, perciformes, sciaenidae) du golfe de gascogne et des eaux plus septentrionales. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes* 49:35-66
- Quinn TJ, II (1991) *Copeia* 1991:861-863
- Quinn TP, Adams DJ (1996) Environmental changes affecting the migratory timing of american shad and sockeye salmon. *Ecology* 77:1151-1162
- R Development Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Ray GC (2005) Connectivities of estuarine fishes to the coastal realm. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64:18-32
- Reid PC, Edwards M (2001) Long-term changes in the pelagos, benthos and fisheries of the north sea. *Senckenb Maritima* 31:107-115
- Reid PC, Edwards M, Hunt HG, Warner AJ (1998) Phytoplankton change in the north atlantic. *Nature* 391:546-546
- Remane A (1934) Die brackwasserfauna. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 36:34-74
- Richardson AJ (2008) In hot water: Zooplankton and climate change. *ICES J Mar Sci* 65:279-295
- Richardson AJ, Bakun A, Hays GC, Gibbons MJ (2009) The jellyfish joyride: Causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in ecology & evolution* 24:312-322
- Rietkerk M, Van den Bosch F, Van de Koppel J (1997) Site-specific properties and irreversible vegetation changes in semi-arid grazing systems. *Oikos* 80:241-252
- 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). *J Sea Res* 64:34-44
- Rodionov SN (2004) A sequential algorithm for testing climate regime shifts. *Geophysical Research Letters* 31:L09204 09201-09204
- Rodríguez-Trelles F, Rodríguez MA (1998) Rapid micro-evolution and loss of chromosomal diversity in drosophila in response to climate warming. *Evolutionary Ecology* 12:829-838
- Rohde A, Bhalerao RP (2007) Plant dormancy in the perennial context. *Trends in Plant Science* 12:217-223
- Rombouts I, Beaugrand G, Fizzala X, Gaill Fand others (2013) Food web indicators under the marine strategy framework directive: From complexity to simplicity? *Ecol Indic* 29:246-254
- Rooney N, McCann KS (2012) Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends in Ecology and Evolution* 27:40-45
- Root RB (1967) The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological monographs* 37:317-350
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421:57-60
- Rose G (2005) On distributional responses of north atlantic fish to climate change. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 62:1360-1374

- Ross ST, McMichael RH, Ruple DL (1987) Seasonal and diel variation in the standing crop of fishes and macroinvertebrates from a gulf of mexico surf zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 25:391-412
- Rougier T, Lambert P, Drouineau H, Girardin Mand others (2012) Collapse of allis shad, alosa alosa, in the gironde system (southwest france): Environmental change, fishing mortality, or allee effect? *ICES J Mar Sci* 69:1802-1811
- Russell IC, Aprahamian MW, Barry J, Davidson ICand others (2012) The influence of the freshwater environment and the biological characteristics of atlantic salmon smolts on their subsequent marine survival. *ICES J Mar Sci* 69:1563-1573
- Rybarczyk H, Elkaïm B (2003) An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: The seine estuary (eastern channel, normandy, france). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58:775-791
- Saint-Béat B, Baird D, Asmus H, Asmus Rand others (2015) Trophic networks: How do theories link ecosystem structure and functioning to stability properties? A review. *Ecol Indic* 52:458-471
- Saint-Hilaire JB (1863) *Aristote "meteorologie"*, Vol. Durand
- Salomon J-N (2002) L'inondation dans la basse vallée de la garonne et l'estuaire de la gironde lors de la " tempête du siècle"(27-28 décembre 1999)/flooding in the garonne valley and the gironde estuary caused by the " storm of the century"(27-28 december 1999). *Géomorphologie: relief, processus, environnement* 8:127-134
- Sarvas R (1972) Investigations on the annual cycle of development of forest trees. Active period. *Metsantutkimuslaitoksen Julkaisuja* 76
- Sautour B, Castel J (1995) Comparative spring distribution of zooplankton in three macrotidal european estuaries. *Hydrobiologia* 311:139-151
- Savoie N, David V, Morisseau F, Etcheber Hand others (2012) Origin and composition of particulate organic matter in a macrotidal turbid estuary: The gironde estuary, france. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 108:16-28
- Schäfer J, Blanc G, Lapaquellerie Y, Maillet N, Maneux E, Etcheber H (2002) Ten-year observation of the gironde tributary fluvial system: Fluxes of suspended matter, particulate organic carbon and cadmium. *Mar Chem* 79:229-242
- Scharler U (2012) Ecosystem development during open and closed phases of temporarily open/closed estuaries on the subtropical east coast of south africa. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 108:119-131
- Scharler UM, Baird D (2005) A comparison of selected ecosystem attributes of three south african estuaries with different freshwater inflow regimes, using network analysis. *J Mar Syst* 56:283-308
- Scheffer M, Bascompte J, Brock WA, Brovkin Vand others (2009) Early-warning signals for critical transitions. *Nature* 461:53-59
- Scheffer M, Carpenter S, Foley JA, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591-596
- Scheffer M, Carpenter SR (2003) Catastrophic regime shifts in ecosystems: Linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution* 18:648-656
- Scheffer M, Rinaldi S, Gragnani A, Mur LR, Van Nes EH (1997) On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology* 78:272-282
- Schückel U, Kröncke I, Baird D (2015) Linking long-term changes in trophic structure and function of an intertidal macrobenthic system to eutrophication and climate change using ecological network analysis. *Marine Ecology Progress Series* 536:25-38
- Schwartz MW, Iverson LR, Prasad AM, Matthews SN, O'Connor RJ (2006) Predicting extinctions as a result of climate change. *Ecology* 87:1611-1615
- Selleslagh J, Amara R (2008) Environmental factors structuring fish composition and assemblages in a small macrotidal estuary (eastern english channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79:507-517
- Selleslagh J, Blanchet H, Bachelet G, Lobry J (2015) Feeding habitats, connectivity and origin of organic matter supporting fish populations in an estuary with a reduced intertidal area assessed by stable isotope analysis. *Estuaries and Coasts* 38:1431-1447
- Selleslagh J, Lobry J, Amara R, Brylinski J-M, Boët P (2012a) Trophic functioning of coastal ecosystems along an anthropogenic pressure gradient: A french case study with emphasis on a small and low impacted estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 112:73-85
- Selleslagh J, Lobry J, N'Zigou AR, Bachelet Gand others (2012b) Seasonal succession of estuarine fish, shrimps, macrozoobenthos and plankton: Physico-chemical and trophic influence. The gironde estuary as a case study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 112:243-254

- Sheaves M (2009) Consequences of ecological connectivity: The coastal ecosystem mosaic. *Marine Ecology, Progress Series* 391:107-115
- Sheridan JA, Bickford D (2011) Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Clim Change* 1:401-406
- Sims DW, Wearmouth VJ, Genner MJ, Southward AJ, Hawkins SJ (2004) Low-temperature-driven early spawning migration of a temperate marine fish. *Journal of Animal Ecology* 73:333-341
- Sogard SM (1992) Variability in growth rates of juvenile fishes in different estuarine habitats. *Marine ecology progress series* Oldendorf 85:35-53
- Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z and others (2007) Climate change 2007: Synthesis report. Contribution of working group i, ii and iii to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Summary for policymakers, Vol
- Sorbe J (1981) La macrofaune vagile de l'estuaire de la gironde. Distribution et migration des espèces, modes de reproduction, régimes alimentaires. *Oceanis* 6:9-5
- Sottolichio A, Castaing P (1999) A synthesis on seasonal dynamics of highly-concentrated structures in the gironde estuary. *C R Acad Sci Ser Ila Sci Terre Planetes* 329:795-800
- Sottolichio A, Castaing P, Etcheber H, Maneux E, Schmeltz M, Schmidt S (2011) Observations of suspended sediment dynamics in a highly turbid macrotidal estuary, derived from continuous monitoring. *J Coast Res*:1579-1583
- Soularue J-P, Kremer A (2012) Assortative mating and gene flow generate clinal phenological variation in trees. *BMC evolutionary biology* 12:79
- Southward A (1995) The importance of long time-series in understanding the variability of natural systems. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 49:329-333
- Speirs DC, Gurney WS (2001) Population persistence in rivers and estuaries. *Ecology* 82:1219-1237
- Stenseth NC, Mysterud A (2002) Climate, changing phenology, and other life history traits: Nonlinearity and match-mismatch to the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:13379-13381
- Sueur F, Triplet P (1999) Les oiseaux de la baie de somme. SMACOPI, Groupe Ornithologique Picard
- Tackx M, Herman P, Gasparini S, Irigoien X, Billiones R, Daro M (2003) Selective feeding of eurytemora affinis (copepoda, calanoida) in temperate estuaries: Model and field observations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56:305-311
- Taverny (1991) Contribution à la connaissance de la dynamique des populations d'aloses (alosa fallax lacépède) dans le système fluvio-estuarien de la gironde: Pêche, biologie et écologie. Etude particulière de la dévalaison et de l'impact des activités humaines., Université de Bordeaux I
- Tecchio S, Chaalali A, Raoux A, Tous Rius A and others (2016) Evaluating ecosystem-level anthropogenic impacts in a stressed transitional environment: The case of the seine estuary. *Ecol Indic* 61: 833-845
- Tecchio S, Rius AT, Dauvin JC, Lobry J and others (2015) The mosaic of habitats of the seine estuary: Insights from food-web modelling and network analysis. *Ecological Modelling* 312:91-101
- Tett P, Gowen RJ, Painting SJ, Elliott Mand others (2013) Framework for understanding marine ecosystem health. *Marine Ecology Progress Series* 494:1-27
- Thackeray SJ (2012) Mismatch revisited: What is trophic mismatching from the perspective of the plankton? *Journal of Plankton Research* 34:1001-1010
- Thiel M, Nordhausen W, Reise K (1995) Nocturnal surface activity of endobenthic nemertines on tidal flats. Biology and ecology of shallow coastal waters Proc 28th European marine biology symposium, Iraklio, Crete, 1993:283-289
- Thiel R, Potter IC (2001) The ichthyofaunal composition of the elbe estuary: An analysis in space and time. *Marine Biology* 138:603-616
- Thomas CD, Lennon JJ (1999) Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399:213-213
- Thompson RM, Brose U, Dunne JA, Hall RO and others (2012) Food webs: Reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 27:689-697
- Tomczak MT, Heymans JJ, Yletyinen J, Niiranen S, Otto SA, Blenckner T (2013) Ecological network indicators of ecosystem status and change in the baltic sea. *PLoS ONE* 8
- Tonn WM, Magnuson JJ, Rask M, Toivonen J (1990) Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: The balance between local and regional processes. *The American Naturalist* 136:345-375
- Tukey JW (1949) Comparing individual means in the analysis of variance. *Biometrics* 5:99-114

- Ulanowicz RE (1986) Netwrk3: A package of computer algorithms to analyze ecological flow networks, Vol. Chesapeake Biological Laboratory
- Ulanowicz RE (1997) Ecology, the ascendent perspective: Robert e. Ulanowicz, Vol. Columbia University Press
- Ulanowicz RE (2004) Quantitative methods for ecological network analysis. *Computational Biology and Chemistry* 28:321-339
- Ulanowicz RE (2009) The dual nature of ecosystem dynamics. *Ecological modelling* 220:1886-1892
- Ulanowicz RE, Wulff F (1991) Comparing ecosystem structures: The chesapeake bay and the baltic sea. In: *Comparative analyses of ecosystems*. Springer, p 140-166
- Vadadi-Fülöp C, Hufnagel L (2014) Climate change and plankton phenology in freshwater: Current trends and future commitments. *J Limnol* 73
- van der Veer HW (1993) The 'maximum growth/optimal food condition' hypothesis: A test for 0-group plaice *pleuronectes platessa* in the dutch wadden sea. *Mar Ecol Prog Ser* 101:81-90
- Van der Veer HW, Berghahn R, Miller JM, Rijnsdorp AD (2000) Recruitment in flatfish, with special emphasis on north atlantic species: Progress made by the flatfish symposia. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 57:202-215
- van Nes EH, Scheffer M (2003) Alternative attractors may boost uncertainty and sensitivity in ecological models. *Ecological Modelling* 159:117-124
- Vinagre C, Cabral H (2008) Prey consumption by the juvenile soles, *solea solea* and *solea senegalensis*, in the tagus estuary, portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78:45-50
- Visser ME, Both C (2005) Shifts in phenology due to global climate change: The need for a yardstick. *Proc R Soc B Biol Sci* 272:2561-2569
- Visser ME, Both C, Lambrechts MM (2004) Global climate change leads to mistimed avian reproduction *Advances in Ecological Research*, p 89-110
- Visser ME, Holleman LJM, Gienapp P (2006) Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* 147:164-172
- Visser ME, Van Noordwijk AJ, Tinbergen JM, Lessells CM (1998) Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*parus major*). *Proc R Soc B Biol Sci* 265:1867-1870
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277:494-499
- Walther G-R, Post E, Convey P, Menzel A and others (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389-395
- Wang R, Dearing JA, Langdon PG, Zhang E, Yang X, Dakos V, Scheffer M (2012) Flickering gives early warning signals of a critical transition to a eutrophic lake state. *Nature* 492:419-422
- Webster R (1973) Automatic soil-boundary location from transect data. *Mathematical Geology* 5:27-37
- Weijerman M, Lindeboom H, Zuur AF (2005) Regime shifts in marine ecosystems of the north sea and wadden sea. *Marine Ecology Progress Series* 298:21-39
- Wennhage H, Gibson R (1998) Influence of food supply and a potential predator (*crangon crangon*) on settling behaviour of plaice (*pleuronectes platessa*). *J Sea Res* 39:103-112
- Whitfield AK, Elliott M (2002) Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries: A review of progress and some suggestions for the future. *Journal of Fish Biology* 61:229-250
- Whitfield AK, Elliott M, Basset A, Blaber SJM, West RJ (2012) Paradigms in estuarine ecology – a review of the remane diagram with a suggested revised model for estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 97:78-90
- Williams JW, Jackson ST (2007) Novel climates, no-analog communities and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:475-482
- Wilson J (2002) Productivity, fisheries and aquaculture in temperate estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55:953-967
- Winkler DW, Dunn PO, McCulloch CE (2002) Predicting the effects of climate change on avian life-history traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:13595-13599
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE and others (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314:787-790
- Wulff F, Field JG, Mann KH (1989) Network analysis in marine ecology-methods and applications-coastal and estuarine studies formerly lecture notes on coastal and estuarine studies, Vol. Springer-verlag
- Zuur AF, Fryer R, Jolliffe I, Dekker R, Beukema J (2003a) Estimating common trends in multivariate time series using dynamic factor analysis. *Environmetrics* 14:665-685

Zuur AF, Tuck ID, Bailey N (2003b) Dynamic factor analysis to estimate common trends in fisheries time series.
Can J Fish Aquat Sci 60:542-552

Annexes

VIII. ANNEXES

Annexe 1 : Scénarios 2 à 4 de la prospective ADAPT'EAU et TRAJEST. Ils sont issus du rapport de fin de projet TRAJEST :

Scénario n°2 : Puisqu'il faut de l'eau – Une adaptation par développement de l'offre en eau

Résumé

En 2050 (voir Figure VIII-1), l'agriculture irriguée est considérée comme le facteur principal de la gestion de l'eau sur l'EFE (Environnement Fluvio-Estuarien). Une priorité politique est accordée aux surfaces agricoles irriguées ainsi qu'aux aménagements de stockage et de prélèvement d'eau. Les dispositifs de gestion et de gouvernance de l'eau (comité de bassin, SAGE, EPTB...) sont dominés par les acteurs de la filière agro-industrielle. Les enjeux quantitatifs de la ressource monopolisent la question de l'adaptation au changement climatique. Les outils de gestion de l'eau sont mobilisés pour favoriser la mise à disposition et l'écoulement de l'eau pour satisfaire les usages. L'anthropisation de l'EFE est renforcée par des aménagements dédiés aux besoins quantitatifs de la ressource, au contrôle et à l'atténuation des événements extrêmes (crues, sécheresses...). Les débits moyens connaissent donc une diminution progressive. En 2050, l'EFE est devenu un milieu homogène dont la qualité écologique n'intéresse plus les acteurs : les espèces tolérantes de l'aval colonisent les eaux douces et l'estuaire connaît une marinisation importante.

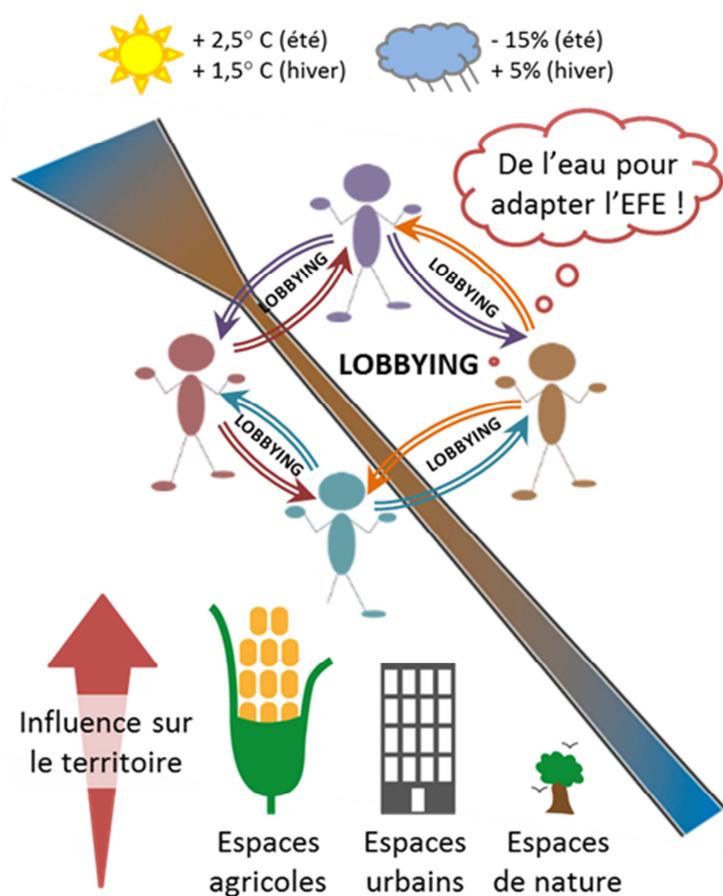


Figure VIII-1. Schéma représentatif du scénario n°2.

Focus sur l'estuaire

Les nombreux aménagements hydrauliques permettent d'atténuer et de lisser les effets des événements extrêmes. On assiste à une diminution globale, mais progressive des débits de la Garonne sur la période 2010 – 2050, perturbée par une alternance répétée d'événements extrêmes dont la fréquence augmente (pour les étiages et pour les crues), mais pas l'intensité. Les débits connaissent une légère augmentation en période hivernale (+2%), mais ils diminuent fortement à l'étiage (- 15%). La priorité de gestion est mise sur le développement de l'offre en eau.

L'estuaire connaît une dégradation forte : l'endiguement est privilégié pour protéger les zones urbaines des submersions marines, et le bouchon vaseux, dont la taille augmente, remonte continuellement. Le bouchon vaseux n'étant plus expulsé, les concentrations des matières en suspension augmentent dans l'estuaire. Ce phénomène est accentué par le dragage massif de l'estuaire et la remobilisation de sédiments contaminés lors des travaux d'aménagement du lit. Lors des crues exceptionnelles, les flux et les concentrations des contaminants particuliers augmentent considérablement. Les possibilités de rétroactions morphodynamiques dues à la persistance du bouchon vaseux, cette fois, seront sous l'influence supplémentaire de l'endiguement, qui limitera fortement toute expansion latérale du flux

liquide et rendra plus difficile le maintien de l'équilibre morphologique naturel de l'estuaire. Ces aménagements auront tendance à favoriser l'augmentation de l'asymétrie de la marée et des courants, et donc l'effet du flot et la remontée plus massive des eaux salées et du bouchon vaseux. À terme, un possible effet seuil dû au fort envasement pourrait finalement entraîner un amortissement de la marée et une réduction de l'effet de marinisation. Deux effets antagonistes peuvent être favorisés : approfondissement par creusement du lit ou bien envasement par dépôt excessif du bouchon vaseux.

La qualité écologique de l'EFE n'est pas une préoccupation centrale des gestionnaires. La priorité est donnée à la construction de digues, à l'aménagement portuaire, et aux ouvrages permettant de protéger les zones urbaines (casiers hydrauliques, bassins de rétention...). Dans l'estuaire, l'absence d'expulsion du bouchon vaseux et son « engraissement » continu provoquent des phénomènes d'hypoxie récurrents. Les zones latérales étant aménagées, les zones de reproduction et de nurserie des poissons migrateurs et estuariens disparaissent. Les poissons marins sont « piégés » dans l'estuaire. Ils sont nombreux, mais leur contribution au stock est faible et menace la fitness des populations du Golfe de Gascogne.

Le réchauffement climatique, la régulation planifiée des débits et la régression des zones de nurserie impactent la phénologie des populations aux différents niveaux du réseau trophique. Dans l'estuaire, les espèces marines sont favorisées, mais la qualité écologique et la disponibilité d'habitats fonctionnels diminuant, ces populations peinent à s'installer durablement. La contribution de l'estuaire aux populations marines diminue tandis que les populations migratrices sont particulièrement impactées. De nouveaux régimes shifts apparaissent et la viabilité du fonctionnement du réseau trophique est menacée. Dans ces conditions, les capacités d'adaptation de la filière pêche-aquaculture pour maintenir son activité économique semblent compromises. Les exploitations ostréicoles restent anecdotiques tandis que le nombre de pêcheurs continue de s'effondrer.

Scénario n°3 : Un EFE apprivoisé par et pour ses métropoles – Une adaptation par l'économie verte

Résumé

En 2050 (voir Figure VIII-2), la lutte contre le changement climatique est au cœur des dispositifs de gestion de l'eau. Très interventionnistes, les décideurs publics mettent en œuvre des aménagements afin de contrôler les variations des régimes hydrologiques, quitte à contraindre la dynamique naturelle de l'EFE. Les acteurs, organisés autour de puissantes filières socio-économiques (tourisme, industrie, énergie), mettent en œuvre des options d'adaptation, dans la mesure où elles sont recevables socialement et économiquement. L'urbanisation se densifie sur une partie du territoire, alors que certains tronçons de l'EFE sont aménagés pour offrir des services aux urbains et favoriser des options d'adaptation. Ce développement permet d'améliorer l'attractivité touristique de l'EFE tout en diminuant les prélèvements en eau par une sobriété collective. L'érosion de la qualité écologique de l'EFE ralentit, la diminution des débits moyens est enrayée, et la biodiversité s'améliore.

Focus sur l'estuaire

L'évolution du climat sur la zone de l'EFE (stabilisation des températures et des précipitations aux niveaux des années 2010), couplée à des mesures fortes de gestion des étiages par un soutien des débits et une baisse des prélèvements, conduit à une faible diminution puis une stabilisation globale des débits en moyenne.

Cette stabilisation des débits moyens se traduit par une forte hydraulité de l'hydrosystème, favorisée par l'aménagement d'espaces de liberté. Les gestionnaires font le choix d'aménagements permettant l'expression de la mobilité latérale du fleuve et de l'estuaire en tolérant, sur certains tronçons, une dégradation des protections existantes (enrochements, digues), ce qui conduit à une régénération des zones humides. Cette nouvelle dynamique contribue à la restauration écologique. L'augmentation de l'hydraulité et la liberté (re)gagnée par le fleuve permettent de diminuer et de repousser le bouchon vaseux vers l'aval.

Une autre conséquence de cette nouvelle dynamique fluviale concerne l'augmentation des flux sédimentaires et de contaminants métalliques particuliers et une diminution des concentrations des contaminants métalliques. Le transfert sédimentaire vers l'estuaire se déroule de manière régulière et,

dans le même temps, l'augmentation des débits permet une meilleure dilution des contaminants métalliques. Cependant, les substances piégées à un moment donné sont susceptibles d'être remobilisées, ce qui participe à la quantité de métaux bio-disponibles en zone côtière.

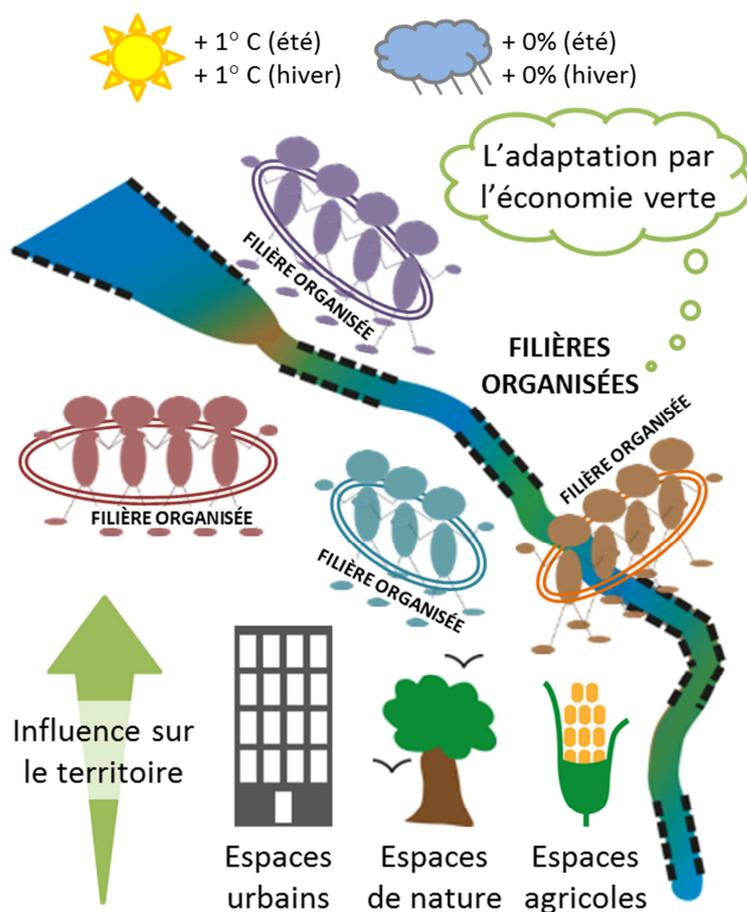


Figure VIII-2. Schéma représentatif du scénario n°3.

Du point de vue hydromorphosédimentaire, la forte hydraulité favorise l'effet de jusant, et donc une limitation de la remontée du bouchon vaseux, qui sera positionné plus en aval, mais avec une plus forte concentration, donc une tendance au comblement de la partie aval. La restauration des zones humides favorise un état d'équilibre morphologique de l'ensemble de l'estuaire, avec probablement plus de variations rapides des sections et de l'hydraulique des courants de marée, pour assurer une stabilité morphodynamique globale. La dynamique latérale sera plus forte, en particulier en ce qui concerne la submersion et la sédimentation dans les zones humides. Cet équilibre peut toutefois être modifié par l'augmentation progressive du niveau marin, qui favorisera une asymétrie plus forte de la marée, et donc une nouvelle remontée du bouchon vaseux, avec toutefois des effets d'envasement moindre si les crues hivernales sont suffisamment fortes pour jouer l'effet de chasse.

D'une manière générale, la qualité et les fonctionnalités écologiques de l'EFE augmentent progressivement grâce aux interventions des gestionnaires. La stabilisation des débits moyens de la

Garonne permet à la fois une diminution de la salinité de l'estuaire qui retrouve une dynamique typique des milieux de transition, ainsi qu'une stabilisation, voire une migration vers l'aval du bouchon vaseux certaines années. La restauration des continuités latérales et longitudinales sur certains tronçons entraîne une amélioration sensible des fonctions de nourricerie de l'estuaire, notamment pour les poissons marins. La superficie des zones intertidales retrouve son niveau des années 2010, et augmente même dans certains secteurs. Cette amélioration globale de la qualité écologique de l'estuaire se traduit par une augmentation progressive de la note DCE qui finit par atteindre un palier.

Les espèces emblématiques amphihalines, comme le saumon ou l'esturgeon qui ne dépendent pas entièrement de la qualité de l'habitat, restent dépendantes des efforts de conservation. Les autres espèces emblématiques (soles, bars), dont les abondances dépendent beaucoup de la qualité de l'environnement, sont favorisées par une amélioration progressive de leurs habitats. Malgré l'augmentation de la température causée par le réchauffement climatique, la stabilisation globale des débits permet un certain contrôle de la température de l'eau. Dès lors, les phénomènes de discontinuités spatio-temporelles phénologiques restent faibles. Favorisées par les interventions de restauration des continuités latérales et longitudinales, le soutien des effectifs, et le contrôle des espèces invasives, les populations natives et d'intérêts patrimoniaux se maintiennent dans l'écosystème. Plus généralement, le système connaît une restructuration progressive des différents compartiments biologiques. Les conditions sont réunies pour que la filière pêche se pérennise et que la filière ostréiculture se (re)développe. Toutefois, les perspectives économiques de ces filières continuent à dépendre de la capacité des acteurs à s'organiser pour défendre leurs intérêts vis-à-vis des autres acteurs du territoire. L'existence de quelques ports de pêche le long de l'estuaire devient un facteur d'attractivité paysagère et certains pêcheurs professionnels jouent la carte du tourisme

Scénario n°4 : Une voix pour l'écosystème – Une adaptation par les pratiques alternatives

Résumé

En 2050 (voir la Figure VIII-3), la dynamique du fleuve et ses aléas sont acceptés. Une nouvelle logique de gestion et de gouvernance est partagée sur l'ensemble du territoire : l'adaptation à la nouvelle dynamique de l'EFE s'impose et se substitue à la volonté de la contraindre. Étiages sévères et crues se succèdent pour façonner un EFE qui se régénère périodiquement et dont les débits moyens diminuent « en dents de scie ». La diminution de la qualité écologique de l'EFE ralentit, mais reste préoccupante. La variation des régimes hydrologiques est devenue une préoccupation centrale pour la population. Les modes de vie et de consommation changent et les rares aménagements s'effectuent dans le respect de l'environnement. L'adaptation est impulsée par des pionniers dont les pratiques alternatives se diffusent puis servent de modèle sur l'ensemble du territoire. Une nouvelle approche intégrative de l'environnement est prônée par les gestionnaires qui favorisent et soutiennent la mise en œuvre d'options d'adaptation.

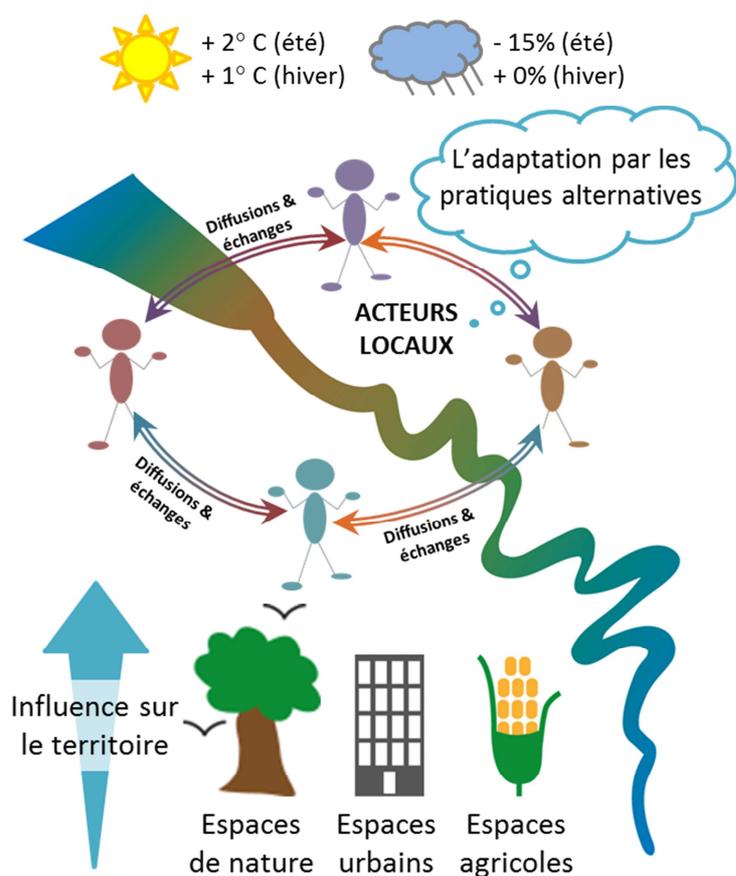


Figure VIII-3. Représentation schématique du scénario n°4

Focus sur l'estuaire

Dans ce scénario, les débits moyens de la Garonne connaissent une diminution globale sur la période 2010 – 2050, couplée à une augmentation des événements extrêmes en fréquence, intensité et durée pour les étiages ; en fréquence et en intensité pour les crues (des crues débordantes tous les 10 ans). Cette diminution s'effectue ainsi « en dents de scie » avec l'alternance d'années sèches et d'années humides.

Durant les périodes de sécheresse, le bouchon vaseux s'accroît fortement et remonte vers l'amont. À l'inverse, des crues débordantes plus intenses permettent une certaine régénération de l'hydrosystème. Elles entraînent notamment le bouchon vaseux très en aval. Les gestionnaires décident de tirer profit de ces crues débordantes en restaurant au coup par coup certains secteurs par désendiguement, dépoldérisation, désenrochement, injection de galets, ou encore réouverture de bras morts.

Du point de vue hydro-morphosédimentaire, le contraste saisonnier des débits fluviaux et la restauration des zones humides favorisent les dynamiques longitudinales et latérales, assurant un meilleur équilibre morphologique à l'estuaire. Les mécanismes de déplacement du bouchon vaseux très en aval ou vers l'amont pourraient théoriquement favoriser une distribution plus équilibrée des flux de dépôt entre l'amont et l'aval, avec peu de modifications notables des sections. Toutefois, s'agissant d'effets antagonistes, les conséquences à plus long terme sont très difficiles à prévoir, en ce qui concerne la forme de l'onde de marée et la tendance à la remontée du bouchon vaseux et des eaux salées.

La récurrence et l'amplitude des étiages et des crues produisent des situations extrêmes qui impactent les milieux et leurs fonctionnalités écologiques. Le stock « naturel » de poissons migrateurs est fortement impacté par le bouchon vaseux. Durant les épisodes d'étiages sévères, le phénomène d'hypoxie s'accroît et entraîne des mortalités importantes (mulets, alosons). La continuité latérale et longitudinale reste en moyenne faible sur l'hydrosystème, même si celle-ci est restaurée lors des années humides grâce aux crues débordantes. Finalement, les bienfaits des crues régénératrices ne font que retarder la dégradation progressive de la qualité écologique de l'EFE.

Le réchauffement climatique et la diminution des débits en moyenne entraînent une augmentation de la température de l'eau sur l'estuaire. Les périodes d'occurrence dans l'estuaire sont modifiées, provoquant l'apparition de plus en plus fréquente de discontinuités spatio-temporelles de la phénologie. Malgré des effets perturbateurs, l'alternance d'années sèches et d'années humides permet de dynamiser des milieux hétérogènes qui se régénèrent régulièrement. Dans l'estuaire, la répétition des périodes d'étiages entraîne un accroissement moyen de la salinisation, ce qui favorise les peuplements plutôt marins. Cependant, l'augmentation de la contamination chimique et la diminution d'habitats

disponibles pénalisent les populations qui utilisent l'estuaire comme zone de nurricerie. Globalement, la qualité écologique de l'estuaire n'augmente pas. La situation du début des années 2000 perdure finalement. Les poissons marins sont « piégés » dans l'estuaire. Ils sont nombreux, mais leur contribution au stock est faible et menace la fitness des populations du Golfe de Gascogne. Les conditions de maintien de la filière pêche-aquaculture sont très incertaines. La survie de l'activité dépend alors essentiellement de la capacité des acteurs à identifier des stratégies très alternatives comme celles basées sur différentes formes d'agrotourisme

Annexe 2 : Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary : A warming and marinisation consequence (Chaalali et al. 2013c)

Estuarine, Coastal and Shelf Science 134 (2013) 150–161



Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Estuarine, Coastal and Shelf Science

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecss

Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: A warming and marinisation consequence?



Aurélien Chaalali^{a,*}, Xavier Chevillot^{a,c}, Grégory Beaugrand^b, Valérie David^a,
Christophe Luczak^b, Philippe Boët^c, Aldo Sottolichio^d, Benoît Sautour^a

^aUMR CNRS 5805, Environnements et Paléoenvironnements Océaniques et Continentaux, Université Bordeaux 1, Station Marine d'Arcachon,

2 rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France

^bCNRS UMR 8187, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, Station Marine de Wimereux, France

^cIssta, Unité Ecophysioles estuariens et Poissons migrants amphihalins, Geste Gazinet, France

^dUMR CNRS 5805 EPOC, Université Bordeaux 1, Talence, France

ABSTRACT

Keywords:
Gironde estuary
marinisation
copepods
temperature
climate change
environmental envelope

The Gironde is the largest estuary of South-West Europe and is one of the best monitored estuarine systems in the world. This macrotidal estuary is characterized by a low biodiversity in both oligo- and mesohaline zones. Its zooplankton community is constituted by only five major species, three calanoid copepods (including one invasive species) and two mysids. Retrospective analyses have already documented a warming associated to a phenomenon of marinisation. Here, we investigate the influence of both marinisation and warming on the spatial distribution and the abundance of copepods (i.e. *Eurytemora affinis*, *Acartia biflosa* and neritic species) in the Gironde estuary. We modelled the environmental envelope of the copepods as a function of salinity and temperature to demonstrate that the alteration of their longitudinal distribution in the estuary between 1975 and 2003 was the result of both changing temperature and salinity. Although the upstream movement of neritic species was mostly related to salinity, we show that the augmentation of both temperature and salinity was at the origin of the upstream progression of both *A. biflosa* and *E. affinis*. These results suggest that the distribution of copepods can be affected by both anthropogenic forcing and climatic change, which modulate the physico-chemistry of the Gironde estuary.

© 2012 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The effects of climate change on marine ecosystems have become unequivocal since recent years (Hatun et al., 2009; Cloern et al., 2010). Changes concern all biological compartments and are altering the biodiversity of both marine and estuary ecosystems (Attrill and Power, 2002; Halpern et al., 2008; Goberville et al., 2010). Estuarine ecosystems, which have an undeniable economic value (e.g. fishing ground, important tourism, industrial, and traffic area (Costanza et al., 1997)), at the interface between marine and freshwater systems, constitute complex environments characterised by great ecological and biological values (e.g. habitat for many species, nursery, refuge or growth area (Blaber and Blaber, 1980; Haedrich, 1983; Beck et al., 2001)). Consequences of Global

Change on these environments have also been recently documented. Two processes are frequently described: a marinisation, i.e. an increased intrusion of marine waters (David et al., 2005) and a surface water warming with a possible incidence on the estuary hydrological properties (Scavia et al., 2002; Goberville et al., 2010).

Temperature and salinity are important parameters since they govern both the spatial and temporal changes occurring along an estuary (Pritchard, 1967; Elliott and McLusky, 2002). Changes in the thermal regime have often profound consequences for the dynamic regime of coastal ecosystems (Scavia et al., 2002; Goberville et al., 2010). Temperature effects on biological processes were first described by Arrhenius (1889) as leading the kinetics of many metabolic reactions (e.g. speed of enzymatic reaction, increase in metabolism). Temperature has also well-known ecological effects on reproduction, locomotion, feeding rates and species interaction (Magnuson et al., 1979; Mauchline, 1998; Beaugrand and Reid, 2003), the influence of this parameter ramifying throughout the trophodynamics of the ecosystem (Kirby and Beaugrand, 2009).

* Corresponding author.

E-mail address: a.chaalali@epoc.u-bordeaux1.fr (A. Chaalali).

Abstract

The philosophical and technical changes associated with the emergence of our "modern" civilization caused numbers of physical, chemical and biological changes those led to changes in the functioning of "Nature". The necessity to understand this functioning has led to question the reconfiguration process of the various eco-sociosystems' components and features under the influence of Global Change. The Gironde estuary, one of the largest estuaries in Western Europe, has shown since three decades, signs of this Global Change. In this context, this study highlights the functional trajectory of this estuarine ecosystem during the last thirty years. Three aspects of its functioning are described, analyzed and discussed. First, the study of the inter-annual fish community evolution highlighted three periods with distinct functioning. The exploration of the seasonal patterns of the fish and zooplankton dynamics during each period shows phenological changes able to cause, in some cases, prey-predator mismatch. This leads to question the stability of trophic interactions and the trophic capacity of the ecosystem for fish. Finally, within each of these three periods, the estuarine food web was modeled within a holistic framework. The comparison of the functional properties of each model highlighted an increase in the stress of the Gironde estuary and questioned the sustainability of its nursery function for Bay of Biscay marine stocks. Four forecasting scenarios summarize conclusions of this study and let see possible futures of this ecosystem.

Résumé

Les changements philosophiques et techniques qui ont accompagné l'avènement de notre civilisation « moderne » laissent dans leurs sillages un cortège de bouleversements physiques, chimiques et biologiques à l'échelle du globe. Aujourd'hui les preuves sont nombreuses pour affirmer que ce changement global modifie le fonctionnement de la « Nature ». La nécessité d'appréhender et de comprendre ce fonctionnement a conduit à interroger les processus de reconfiguration des diverses composantes et fonctionnalités des éco-sociosystèmes sous l'influence des changements globaux. Concentrant aujourd'hui près de 75 % de la population humaine, les écosystèmes estuariens et côtiers sont particulièrement vulnérables, de plus en plus exploités et contaminés et leur biodiversité est largement impactée. L'estuaire de la Gironde, un des plus grands estuaires d'Europe de l'Ouest, montre depuis au moins trois décennies des signes de ce changement global. C'est dans ce contexte que cette thèse décrit la trajectoire fonctionnelle de l'écosystème estuarien au cours des trente dernières années. Trois aspects du fonctionnement y sont décrits, analysés et discutés. L'étude de la dynamique interannuelle du cortège ichthyologique a permis, tout d'abord, de mettre en avant trois périodes de fonctionnement distinctes dans les dernières décennies. L'exploration des rythmes saisonniers des poissons et de leurs proies zooplanctoniques dans chacune d'elle a ensuite permis de montrer des modifications de la phénologie de ces espèces à même d'engendrer, pour certaines, des désynchronisations temporelles entre proies et prédateurs questionnant, par conséquent, la stabilité des relations trophique et la capacité trophique du milieu. Enfin, un modèle holistique du réseau trophique a été réalisé pour chacune des trois périodes. La comparaison des propriétés de chacun d'eux a permis de conclure à une augmentation du stress de l'estuaire de la Gironde et à remettre en question sa capacité à durablement jouer son rôle de nourricerie pour les stocks de poissons marins du Golfe de Gascogne. Quatre scénarii d'évolutions prospectifs synthétisent les conclusions de cette étude et donnent à voir des avenir possibles de cet écosystème.