



HAL
open science

Interactions trophiques au sein des communautés benthodémersales : Influence de la disponibilité alimentaire sur la capacité d'accueil des nourriceries côtières de juvéniles de poissons

Adrien Tableau

► **To cite this version:**

Adrien Tableau. Interactions trophiques au sein des communautés benthodémersales : Influence de la disponibilité alimentaire sur la capacité d'accueil des nourriceries côtières de juvéniles de poissons. Biodiversité et Ecologie. Agrocampus Ouest, 2015. Français. NNT : 2015NSARH095 . tel-01494429

HAL Id: tel-01494429

<https://theses.hal.science/tel-01494429>

Submitted on 23 Mar 2017

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

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

RÉSUMÉ ABSTRACT

Interactions trophiques au sein des communautés benthodémersales : influence de la disponibilité alimentaire sur la capacité d'accueil des nurseries côtières de juvéniles de poissons.

Les habitats côtiers à fonds meubles sont essentiels dans le cycle de vie de nombreuses espèces de poissons. Ces habitats ont pour caractéristique d'être peu étendus mais sont aussi très productifs et jouent à ce titre un rôle de nurserie pour les juvéniles de poissons benthodémersaux. Les fortes abondances de proies semblent être l'une des raisons principales de la présence des juvéniles au sein de ces habitats. Bien que déjà étudié, le caractère limitant de la nourriture disponible fait toujours l'objet de débats dans la communauté scientifique. Une des raisons principales est que l'étude des milieux côtiers est rendue complexe par la diversité des facteurs entrant en jeu dans le développement des jeunes stades de poissons. A partir du cas d'étude de la baie de Vilaine, une des nurseries les plus productives du golfe de Gascogne, les recherches menées dans cette thèse visent à définir le rôle du facteur alimentaire dans l'organisation de la nurserie et dans sa capacité à soutenir le développement des juvéniles de poissons. Le fil conducteur de cette thèse est donc de déterminer si le facteur alimentaire limite la production de juvéniles. Les résultats montrent une forte exploitation de la production alimentaire ainsi qu'une superposition spatiale entre les densités de juvéniles de poissons et de leurs proies. La cohérence de ces résultats tend à soutenir l'hypothèse que la capacité d'accueil de la baie de Vilaine est atteinte et donc que le facteur alimentaire est limitant. Les implications de ce mécanisme de régulation sur la dynamique des populations nurserie-dépendantes sont abordées.

Mots-clés : relation prédateur-proie, juvéniles de poissons, disponibilité alimentaire, production secondaire, nurserie côtière, relation spatiale, capacité d'accueil, bioénergétique

Trophic interactions within benthodemersal communities: Influence of food availability on the carrying capacity of juvenile fish coastal nurseries.

Soft sediment coastal habitats are essential in the life cycle of numerous fishes. These habitats are spatially-limited but very productive, and play a key role of nursery for the juveniles of benthic and demersal fishes. High abundance of prey seems to be one of the main reasons of the presence of juvenile fish within these habitats. Although widely studied, the limiting aspect of the feeding factor is still debated in the scientific community. One of the main reasons is that studying coastal habitats is complex because numerous factors influence the development of the first life stages of fish. From the study case of the Bay of Vilaine, one of the most productive nurseries of the Bay of Biscay, research conducted in this thesis aims to define the role of the feeding factor in the organisation of the nursery and in its capacity to support the development of juvenile fish. The common thread of this thesis is thus to determine if the feeding factor limits the juvenile fish production. The results show a strong exploitation of the food production by the juvenile fish community and a spatial match between the densities of juvenile fish and their prey. The consistency of these results tends to support that the hypothesis that the carrying capacity of the Bay of Vilaine is reached, and that the feeding factor is limiting. The consequences of this regulation process on the dynamics of nursery-dependent fish populations are discussed.

Key words: predator-prey relationship, juvenile fish, food availability, secondary production, coastal nursery habitat, spatial relationship, carrying capacity, bioenergetics

Interactions trophiques au sein des communautés benthodémersales : influence de la disponibilité alimentaire sur la capacité d'accueil des nurseries côtières de juvéniles de poissons

AGRO CAMPUS

OUEST



UNIVERSITÉ
EUROPÉENNE
DE BRETAGNE

Adrien TABLEAU • 5 mars 2015

Thèse AGROCAMPUS OUEST
sous le label de l'Université Européenne de Bretagne
pour obtenir le grade de
DOCTEUR D'AGROCAMPUS OUEST
Spécialité Écologie

ÉCOLE DOCTORALE • Vie-Agro-Santé (VAS)
LABORATOIRE D'ACCUEIL • UMR 0985 INRA - AGROCAMPUS
OUEST Écologie et santé des écosystèmes (ESE)



AGROCAMPUS OUEST • Institut supérieur des sciences agronomiques,
agroalimentaires, horticoles et du paysage
65 rue de Saint-Brieuc - CS84215 - F-35042 Rennes Cedex
Tél. : 02 23 48 50 00
www.agrocampus-ouest.fr

Ifremer

Interactions trophiques au sein des communautés benthodémersales : influence de la disponibilité alimentaire sur la capacité d'accueil des nurseries côtières de juvéniles de poissons

Daniel BOISCLAIR
Professeur, Université de Montréal, département
de sciences biologiques, Montréal / *président*

Rachid AMARA
Professeur, Université du Littoral Côte d'Opale,
UMR LOG, Wimereux / *rappporteur*

François LE LOC'H
Ingénieur de recherche, IRD Brest / *examineur*

Jérôme SPITZ
Ingénieur de recherche, Université de la Rochelle /
examineur

Hervé LE BRIS
Professeur AO, UMR INRA - AO ESE / *directeur de thèse*

Anik BRIND'AMOUR
Cadre de recherche, Ifremer Nantes /
co-encadrante de thèse

Thèse H-95 — 2015-3 • TABLEAU Adrien





N° ordre :
N° Série :

THESE / AGROCAMPUS OUEST

Sous le label de l'Université Européenne de Bretagne
pour obtenir le diplôme de :

**DOCTEUR DE L'INSTITUT SUPERIEUR DES SCIENCES AGRONOMIQUES,
AGRO-ALIMENTAIRES, HORTICOLES ET DU PAYSAGE**

Spécialité : Ecologie

Ecole Doctorale : VIE-AGRO-SANTE

présentée par :

ADRIEN TABLEAU

**INTERACTIONS TROPHIQUES AU SEIN DES COMMUNAUTES BENTHO-
DEMERSALES :
INFLUENCE DE LA DISPONIBILITE ALIMENTAIRE SUR LA CAPACITE
D'ACCUEIL DES NOURRICERIES COTIERES DE JUVENILES DE POISSONS**

soutenue le 6 mars 2015 devant la commission d'Examen

Composition du jury :

Rapporteurs :

- Daniel Boisclair, Université de Montréal, département de sciences biologiques, Montréal
- Rachid Amara, Université du Littoral Côte d'Opale, UMR LOG, Wimereux

Membres :

- François Le Loc'h, Institut de Recherche pour le développement, UMR LEMAR, Brest
- Jérôme Spitz, Université de la Rochelle, UMR LIENSs, La Rochelle

Directeurs :

- Hervé Le Bris, Agrocampus Ouest, UMR ESE, Rennes
- Anik Brind'Amour, Ifremer, UR EMH, Nantes



Remerciements

Si ces trois années ont été aussi agréables, c'est principalement dû à toutes les rencontres qui ont ponctué cette super aventure. Pour toutes les personnes avec qui j'ai partagé ces trois années dans la bonne humeur, ces quelques mots vous sont dédiés.

Je souhaite d'abord remercier Anik Brind'Amour et Hervé Le Bris, mes encadrants de thèse. Merci avant tout de m'avoir fait confiance, puis d'avoir répondu présent tout en me laissant une grande liberté durant ces trois ans. Votre enthousiasme communicant et vivifiant aura toujours été le bienvenu et a largement contribué à éveiller et stimuler ma curiosité pour notre domaine d'étude. Votre complémentarité fait de vous un excellent binôme d'encadrants que je recommande à vos futurs étudiants. Anik et Hervé, merci aussi de m'avoir fait participer à la chouette expérience que sont les embarquements, ce fut de très bons moments durant lesquels j'ai pu découvrir à quoi ressemblaient ces fameuses petites "bestioles" qui peuplent le fond de la mer et dont on a tant parlé ensemble.

Hilaire Drouineau, si j'ai pris goût à la recherche, ça vient de l'expérience que j'ai partagé avec toi en stage de master 2, alors merci à toi. Un merci particulier aussi à Olivier Le Pape, avec qui j'ai eu l'occasion de beaucoup échanger durant toute cette thèse, ton apport a été d'une grande importance pour moi. Et forcément, merci à Catherine Le Penven pour ta patience envers mon déficit en compétences administratives. En travaillant avec deux équipes de recherche basées respectivement à Nantes (Ecologie et Modèles pour l'Halieutique) et à Rennes (Ecologie Halieutique), j'ai pu me rendre compte que la communauté scientifique en écologie marine est un monde dans lequel on côtoie quotidiennement des gens passionnés et accessibles, et avec lesquels les discussions sont toujours enrichissantes. C'est dans doute une des principales raisons qui m'amène aujourd'hui à continuer l'aventure, et pour ça, je remercie l'ensemble des membres de ces équipes. Merci également aux membres des comités de thèse pour leurs conseils: Eric Thiébaud, Pascal Laffargue, Christel Lefrançois, et Laure Pecquerie. Merci à Mathieu Woillez et Alexandre Robert pour nos collaborations fructueuses, et Pierre Petitgas pour tes conseils précieux en géostats. Et enfin, merci aux membres du jury d'avoir porté autant d'intérêt à ce travail, ainsi que pour leurs commentaires: Daniel Boisclair, Rachid Amara, François Le Loc'h, et Jérôme Spitz.

Cette thèse a aussi été très riche en amitié, c'était super d'apprendre à connaître les personnes ci-dessous, que ce soit pour tous ces moments de partage et de sciences au quotidien, pour toutes ces soirées de dégoupillage en règle dans les troquets rennais et nantais, sans oublier les apéros du vendredi au labo de Rennes, mais aussi pour les sessions kite tant attendues. Merci à mes deux super collocs Anne et Emilie, aux incontournables nantais dont Pierre, Barbara, Laurence, Oliv, Alex, Mathieu... A la team rennaise dont Felix, Bastien, Benoit, Schnappy, Marion, Jérôme, David, Marion, Max, Fab, Etienne, Marie, Jérôme, Didier... Je pense aussi à tous ceux de passage en stage, post doc ou cdd ainsi qu'à tous les membres permanents avec qui on a pu se défouler au badminton ou en soirée prolongée... Les copains du pays, acolytes de toujours, vous connaissez la place particulière que vous avez toujours eu pour moi, merci pour tout ce qu'on partage: Mouette, Aline, Tido, Laure, Lolo, Oliv, Hélène, Elo, Polo, Pierrot, Marco, Claire, Duchemolle, Sésé, Clém. Un grand merci aussi à toute ma famille pour être simplement toujours présente à mes côtés. Pour terminer par le meilleur, un très gros merci à Delphine, soutien sans faille tout au long de ces trois années, tu es juste au top!

Merci à tous, et que l'aventure puisse continuer ensemble encore longtemps!

Table des matières

RESUME	VIII
INTRODUCTION GENERALE	2
1. DES JUVENILES SE DEVELOPPANT DANS LES NOURRICERIES COTIERES	2
2. LE CONCEPT ECOLOGIQUE DE CAPACITE D'ACCUEIL DES NOURRICERIES	4
3. LE ROLE DU FACTEUR TROPHIQUE	6
4. OBJECTIFS DE LA THESE ET DEMARCHE SCIENTIFIQUE ADOPTEE	10
CHAPITRE 1 : COEFFICIENT D'ENERGIE BENTHIQUE DISPONIBLE (ABEC) : UN OUTIL GENERIQUE PERMETTANT D'ESTIMER LA PRODUCTION ALIMENTAIRE PROFITABLE DANS LES NOURRICERIES COTIERES DE POISSONS	14
ABSTRACT	16
1. INTRODUCTION	17
2. MATERIALS AND METHODS	18
3. RESULTS	27
4. DISCUSSION	33
CONCLUSION	38
ACKNOWLEDGEMENTS	38
LITERATURE CITED	39
APPENDIX	48
CHAPITRE 2 : CORRESPONDANCE SPATIALE DES DISTRIBUTIONS DE MACRO-INVERTEBRES BENTHIQUES ET DE JUVENILES DE POISSON : UN APERÇU DE L'EFFET LIMITANT DU FACTEUR TROPHIQUE AU SEIN D'UNE NOURRICERIE ?	52
ABSTRACT	54
1. INTRODUCTION	55
2. MATERIALS AND METHODS	57
3. RESULTS	63
4. DISCUSSION	69
CONCLUSION	74
ACKNOWLEDGEMENTS	74
LITERATURE CITED	75
APPENDIX	83

CHAPITRE 3 : LE FACTEUR TROPHIQUE EST-IL LIMITANT AU SEIN DES NOURRICERIES ? LE CAS DE LA BAIE DE VILAINE	
TRAITE PAR DEUX APPROCHES COMPLEMENTAIRES -----	86
SECTION 1 : COMPARAISON ENTRE PRODUCTION ET CONSOMMATION ALIMENTAIRES DES JUVENILES DE POISSONS AU SEIN D'UNE NOURRICERIE : LA CAPACITE D'ACCUEIL EST-ELLE ATTEINTE ? -----	87
1. INTRODUCTION-----	88
2. MATERIELS AND METHODES-----	89
3. RESULTATS-----	102
4. DISCUSSION -----	103
CONCLUSION -----	107
REFERENCES -----	108
ANNEXE-----	114
SECTION 2 : VARIATIONS INTERANNUELLES DES QUANTITES D'INVERTEBRES BENTHIQUES AU SEIN D'UNE NOURRICERIE COTIERE : QUEL IMPACT SUR LES JUVENILES DE POISSON ? -----	115
1. INTRODUCTION-----	117
2. MATERIELS ET METHODES -----	118
3. RESULTATS-----	121
4. DISCUSSION -----	124
CONCLUSION -----	128
REFERENCES -----	129
DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES -----	135
1. FACTEUR TROPHIQUE ET NOURRICERIE : LE CAS DE LA BAIE DE VILAINE-----	135
2. UNE CONTRIBUTION A LA COMPREHENSION DU FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES COTIERS -----	139
3. LIMITES ET PERSPECTIVES -----	144
ANNEXE 1 : RESULTATS PRELIMINAIRES DE L'EFFET BOTTOM-UP DE LA DECHARGE FLUVIALE DE LA VILAINE -----	149
REFERENCES GENERALES -----	153

Les habitats côtiers à fonds meubles sont essentiels dans le cycle de vie de nombreuses espèces de poissons. Ces habitats ont pour caractéristique d'être peu étendus mais sont aussi très productifs et jouent à ce titre un rôle de nurserie pour les juvéniles de poissons benthodémersaux. Une fois mûres, ces derniers rejoignent alors les habitats des adultes assurant ainsi le renouvellement des populations. Bien que ces habitats côtiers soient favorables à la croissance et à la survie des juvéniles, les mortalités observées à ce stade de développement restent bien supérieures à celles des adultes. Les nurseries ne peuvent donc pas assurer le développement de l'ensemble des juvéniles ayant atteint ces secteurs côtiers après une phase de dérive larvaire. Il y a donc des facteurs intrinsèques à ces habitats qui impactent le développement des juvéniles. Cet impact ne semble pas stable dans le temps. En effet, les quantités de juvéniles observés dans ces habitats peuvent fluctuer énormément d'une année à l'autre. Ceci a des conséquences directes sur le recrutement et donc sur le renouvellement des populations adultes. L'étude du fonctionnement des habitats côtiers est donc déterminante dans la compréhension de la dynamique des populations des espèces de poissons nurserie-dépendantes.

Les fortes abondances de proies semblent être l'une des raisons principales de la présence des juvéniles au sein de ces habitats. Le facteur trophique, que l'on définit ici comme étant la nourriture disponible, joue donc probablement un rôle clé dans la dynamique d'occupation des nurseries côtières. Bien que déjà étudié, son caractère limitant fait toujours l'objet de débats dans la communauté scientifique. Une des raisons principales est que l'étude des milieux côtiers est rendue complexe par la diversité des facteurs entrant en jeu dans le développement des jeunes stades de poissons. Ces facteurs interagissent également entre eux, ce qui ajoute un niveau supplémentaire de complexité. A partir du cas d'étude de la baie de Vilaine, une des nurseries les plus productives du golfe de Gascogne, les recherches menées dans cette thèse visent à définir le rôle du facteur trophique dans l'organisation de la nurserie et dans sa capacité à soutenir le développement des juvéniles de poissons. Le fil conducteur de cette thèse est donc de déterminer si le facteur trophique limite la production de juvéniles. Une des questions clés associées porte sur l'éventuelle récurrence du phénomène. Pour répondre à ce double objectif, nous avons choisi d'aborder la problématique par différentes approches complémentaires.

Dans un premier temps, nos efforts se sont concentrés sur la caractérisation du facteur trophique et plus précisément sur l'apport que représente un invertébré en tant que proie pour son prédateur. Ce travail a conduit au développement d'un coefficient générique permettant de proposer une estimation de la production annuelle d'énergie à partir de simples données d'observation de biomasses de proies. Ce coefficient, dénommé ABEC (Available Benthic Energy Coefficient), est propre à chacune des espèces de proies et permet de quantifier les quantités de nourriture disponibles dans la nurserie. Il a pour particularité de prendre en compte le niveau d'accessibilité des proies. Ceci a un intérêt majeur dans l'étude des relations trophiques car la pression de prédation exercée par des juvéniles de poissons varie énormément suivant le niveau d'accessibilité des proies. L'intérêt méthodologique de cet outil générique est qu'il peut être employé dans des nurseries similaires à la baie de Vilaine pour l'évaluation des productions alimentaires. Il peut également servir de support pour la gestion spatialisée des écosystèmes côtiers.

Dans un second temps, nous nous sommes intéressés aux relations spatiales entre prédateurs et proies. Sous l'hypothèse que le facteur trophique limite la production de juvéniles, une correspondance entre les distributions spatiales des prédateurs et des proies est attendue. Les juvéniles partageant les mêmes ressources alimentaires, la question de l'échelle d'étude est posée. Lorsque les poissons plats sont considérés seuls, les quantités de proies ne définissent que leurs concentrations maximum, le facteur trophique limite donc seulement la distribution de ce groupe. Lorsque l'ensemble des juvéniles est considéré, la relation spatiale est déterministe. A cette échelle d'étude, le facteur trophique permet donc de prédire la distribution de la communauté de poissons juvéniles à un niveau d'incertitude près. Cette dépendance spatiale souligne

l'importance du facteur trophique dans l'organisation de la nourricerie sans pour autant permettre de conclure sur un éventuel effet limitant de la disponibilité alimentaire sur la production de juvéniles.

Dans un troisième temps, nous avons testé l'hypothèse d'un facteur trophique limitant. Deux approches complémentaires ont été développées. La première a consisté à comparer offre et demande alimentaire. L'offre correspond à la production de nourriture disponible dans la baie, elle est évaluée à partir de l'outil ABEC. La demande correspond à la consommation de nourriture des juvéniles présents l'année étudiée, son évaluation a nécessité de recueillir des informations sur les processus dynamiques des populations de juvéniles (croissance et mortalité). Les résultats montrent que les ressources alimentaires semblent pleinement exploitées, la capacité de la nourricerie à soutenir la production de juvéniles serait atteinte. Mais ces résultats nécessitent d'être pris avec précaution au vu des hauts niveaux d'incertitudes. Dans une seconde approche, la relation entre les variations interannuelles de biomasses de proies et de juvéniles est étudiée. Les résultats montrent une forte corrélation entre les quantités de proies et celles des juvéniles qui sont exclusivement invertivores.

La cohérence de l'ensemble de ces résultats tend à soutenir que la production des juvéniles de certaines espèces de poissons est limitée par la nourriture disponible en baie de Vilaine. Cette hypothèse est discutée à la lumière du fonctionnement d'autres nourriceries. Les implications de ce mécanisme de régulation sur la dynamique des populations nourricerie-dépendantes sont abordées.

Summary

Soft sediment coastal habitats are essential in the life cycle of numerous fishes. These habitats are spatially-limited but very productive, and play a key role of nursery for the juveniles of benthic and demersal fishes. Once a fish achieved its sexual maturity, it reaches adult habitats and therefore participates to the population renewal. Although coastal habitats are favourable to the growth and the survival of juvenile fish, observed mortality for this life stage is far higher than adults. Actually, nursery habitats cannot ensure the development of all young individuals having reached these coastal sectors after a larval drift period. Accordingly, there are some intrinsic factors to these habitats which impact the development of juvenile fish. This impact seems not stable over time; indeed, the observed number of juvenile fish in these habitats can fluctuate greatly from one year to another. This has direct consequences on the recruitment and thus on the renewal of adult populations. Studying the functioning of coastal habitats is therefore determining for the comprehension of the population dynamics of nursery-dependent fishes.

High abundance of prey seems to be one of the main reasons of the presence of juvenile fish within these habitats. The trophic factor, defined here as the food availability, likely plays a key role on the occupancy dynamics of coastal nurseries. Although widely studied, the limiting aspect of the trophic factor is still debated in the scientific community. One of the main reasons is that studying coastal habitats is complex because numerous factors influence the development of the first life stages of fish; these factors also interact, adding an additional level of complexity. From the study case of the Bay of Vilaine, one of the most productive nurseries of the Bay of Biscay, research conducted in this thesis aims to define the role of the trophic factor in the organisation of the nursery and in its capacity to support the development of juvenile fish. The common thread of this thesis is thus to determine if the trophic factor limits the juvenile fish production. One of the main related questions is about the eventual recurrence of the process over time. Different complementary approaches were used to meet both objectives.

Firstly, we focused on the characterization of the trophic factor, more precisely on the intake provided by an invertebrate to its predator. This work led to the development of a generic coefficient providing an estimation of the annual energy production from data of prey biomass. This coefficient, called ABEC (Available Benthic Energy Coefficient), is specific to each prey species and quantifies the food availability in the nursery. One of its features is to account for the prey accessibility; this has a major interest in the studies dealing with trophic relationships because the predation pressure applied by the juvenile fish varies greatly following the accessibility level of prey. The methodological interest of this generic tool is that it can be used to assess the food production in any nursery similar to the Bay of Vilaine. It can also be used as a tool for the spatialised management of coastal ecosystems.

Secondly, we focused on the spatial relationships between predators and prey. Under the assumption that the juvenile fish production is limited by the trophic factor, the spatial distributions of predators and prey are expected to match. Since juvenile fish share the same food resources, the question about the organisational scale to be considered is asked. When the flatfish community is considered, the food availability predicts only the maximum density of fish; thus, the trophic factor limits only the spatial distribution of this organisational level (flatfish community). When the whole fish community is considered (flatfish and roundfish), the predator-prey relationship is deterministic; at this organisational scale, the trophic factor allows the spatial distribution of the juvenile fish community to be predicted with an uncertainty level. This spatial dependency underlines the importance of the trophic factor in the spatial organisation within the nursery, but does not allow to conclude on the eventual limiting effect of the food availability on the juvenile fish production.

In a third time, we tested the hypothesis that the trophic factor is limiting. Two complementary approaches were developed. The first one consists in comparing the food availability to the food requirement. The food availability corresponds to the food production available in the bay, it is assessed thanks to the ABEC tool. The food requirement corresponds to the food consumption of the juvenile fish which were present in the bay

during the studied year; its assessment required to collect data on the dynamic processes of the juvenile fish populations (growth and survival). The results show that food resources seem to be fully exploited. The capacity of the nursery to support the juvenile production may therefore be reached. But these results require to be considered with caution given the high uncertainty levels. In a second approach, the relationship between the interannual variations of both predators and prey biomasses is studied. The results show a high correlation between the quantities of prey and of juvenile fish which are exclusively invertivorous.

The consistency of all results trends to support that the production of a part of the juvenile fish of the Bay of Vilaine is limited by the trophic factor. This assumption is discussed in the light of the functioning of other nurseries. The consequences of this regulation process on the dynamics of nursery-dependent fish populations are discussed.

Introduction générale

Introduction générale

Les habitats proches côtiers et estuariens, très productifs, sont essentiels pour le cycle de vie de nombreuses espèces marines d'invertébrés mais aussi de poissons (Beck et al. 2001). Ces habitats ont un intérêt économique majeur car 44% des espèces halieutiques évaluées par le Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM) en dépendent ; ces espèces, dites nourricerie-dépendantes, représentent par ailleurs 77% des volumes de débarquements (Seitz et al. 2014). Ces habitats, peu étendus en comparaison avec l'océan ouvert, sont colonisés par les juvéniles de nombreuses espèces de poissons benthodémersales (Riley et al. 1981, Peterson et al. 2000, Fulford et al. 2011). Ces juvéniles rejoignent une fois matures les populations d'adultes sur le plateau continental (Dorel et al. 1991). Ces habitats jouent ainsi le rôle de nourriceries pour ces juvéniles (Beck et al. 2001). La forte production secondaire offrant une nourriture abondante aux jeunes poissons semble être un des facteurs principaux expliquant leur présence dans ces milieux (Wouters and Cabral 2009).

Cette introduction définira dans un premier temps le rôle des nourriceries en tant qu'habitats soutenant le développement du stade juvénile des espèces nourricerie-dépendantes. Nous exposerons ensuite les conséquences que peut avoir cette particularité du cycle de vie sur le développement des poissons et les répercussions sur le recrutement des espèces concernées. Nous ferons ensuite un focus sur l'influence du facteur trophique sur le développement des juvéniles. Ceci nous amènera finalement à mettre en avant un questionnement clé concernant le fonctionnement des nourriceries : dans quelle mesure le facteur trophique détermine-t-il la capacité des nourriceries à soutenir le développement des juvéniles et donc participe-t-il au maintien des populations adultes ? Nous introduirons alors notre cas d'étude et la démarche associée pour y répondre.

1. Des juvéniles se développant dans les nourriceries côtières

Les cycles de vie des espèces nourricerie-dépendantes suivent tous plus ou moins le même schéma : les œufs pondus sur les zones de frayères situées sur le plateau éclosent pour donner des larves

pélagiques se développant d'abord sur leurs propres réserves puis sur des sources de nourriture externes. Ces larves, faisant partie du plancton, se déplacent d'abord passivement avec les courants vers les côtes (Le Cann et al. 1992) et se métamorphosent lors de la colonisation des nourriceries (phase d'implantation). Les juvéniles grandissent rapidement au sein de ces habitats puis migrent progressivement vers les zones occupées par les adultes tout en acquérant leur maturité sexuelle (Harden Jones 1968, Beck et al. 2001).

La phase juvénile du cycle de vie se passe ainsi sur des secteurs aux caractéristiques physiques spécifiques : les habitats de nourricerie (Beck et al. 2001, Vasconcelos et al. 2014). Différents modèles d'habitat mettent en évidence les caractéristiques physiques des aires utilisées en tant que nourriceries par les juvéniles : de faibles bathymétries (0-30m) et des fonds meubles (sables fins, vases) (e.g. Le Pape et al. 2007, Trimoreau et al. 2013). Ces habitats offrent des conditions favorables à la croissance et à la survie des juvéniles : l'association d'une forte disponibilité alimentaire à de faibles bathymétries impliquant des températures plus élevées stimule la croissance alors que l'influence estuarienne provoque une dessalure offrant ainsi une protection relative contre certains prédateurs (Miller et al. 1984, Gibson 1994). Finalement, pour qu'un habitat puisse être considéré comme une nourricerie selon Beck et al. (2001), il faut que les paramètres de survie et de croissance des juvéniles soient plus élevés que dans les habitats adjacents et que les densités de juvéniles soient fortes et contribuent significativement au renouvellement des populations adultes.

L'absence de juvéniles de poissons de certaines espèces nourricerie-dépendantes en dehors de ces zones (e.g. la sole, Dorel et al. 1991) souligne le caractère déterminant de ces habitats. Le renouvellement des populations concernées est ainsi impacté lorsque ces habitats restreints sont détériorés. Ces habitats sont d'ailleurs particulièrement sensibles en raison de leur exposition aux pressions anthropiques car une part importante des populations se concentre sur les côtes (60% de la population mondiale est à moins de 100km (Brown 2006)). La gestion des habitats de nourricerie est donc stratégique pour préserver le renouvellement des populations.

Bien que ces habitats soient considérés comme favorables, une des caractéristiques des juvéniles, mais aussi de l'ensemble des jeunes stades de poisson, est qu'ils subissent de fortes mortalités. Ces mortalités ont été estimées par Rochette (2011) pour les différents stades de vie de la sole en Manche-Est : à partir de 1 million d'œufs, 18000 larves en moyenne atteindront la taille requise pour la métamorphose, mais seules 600 d'entre elles rejoindront un habitat de nourricerie. La survie moyenne jusqu'à la métamorphose est donc inférieure à 0,1% ; l'auteur souligne que cette

estimation est toutefois sujette à de fortes variations. Ensuite, sur l'ensemble des individus implantés, seuls 20% passeront le premier été (de juin à septembre). Bien que supérieure à celle des œufs, la survie des juvéniles GO (classe d'âge de juvéniles nés dans l'année) reste très inférieure à celle des poissons adultes qui dépasse les 95% lorsqu'on considère uniquement la survie naturelle sur une même période de temps (4 mois).

Les fortes productions d'œufs et par conséquent de larves subissent donc des mortalités importantes mais très variables. Elles sont vraisemblablement contrôlées par des phénomènes densité-indépendants liés aux fluctuations environnementales telles que l'hydrodynamisme qui joue un rôle important dans les pertes de larves lors de leur dispersion (Rochette 2011). La phase juvénile contraste avec les stades antérieurs car elle se déroule dans des aires de nurserie bien délimitées où la mortalité semble régie par des phénomènes densité-dépendants en raison de la compétition pour l'espace et les ressources (Nash and Geffen 2012, Le Pape and Bonhommeau 2013).

2. Le concept écologique de capacité d'accueil des nurseries

Ces fortes mortalités montrent que les nurseries ne peuvent pas soutenir le développement de tous les juvéniles qui arrivent chaque année. Ils subissent en effet une forte pression de prédation (Gibson 1994, van der Veer et al. 2000), mais ce facteur n'explique pas à lui seul ces mortalités. D'autres facteurs semblent affecter indirectement leur survie et donc le recrutement des espèces nurserie-dépendantes (e.g. Nash and Geffen 2000).

Nous définissons ici le recrutement comme les quantités de poissons d'une classe d'âge mature venant de quitter les nurseries côtières pour rejoindre les habitats des adultes. Ce processus intervient à des âges différents suivant les espèces : e.g. 2 ans pour le rouget (*Mullus surmuletus*) et le merlan (*Merlangius merlangus*), 3 ans pour la sole (*Solea solea*) (Desaunay et al. 1981, ICES 2009). D'une façon générale, le recrutement des espèces nurserie-dépendantes est relativement indépendant des quantités de reproducteurs (Archambault et al. 2014), le nombre de recrues ne s'accroît donc pas avec une augmentation de la population adulte. Par ailleurs, la variabilité du recrutement de ces espèces (e.g. la plie) est inférieure à celle des autres espèces marines (e.g. la sardine) (Archambault et al. 2014). Ces deux caractéristiques du recrutement des espèces

nourricerie-dépendantes appuient l'idée qu'il y a des phénomènes engendrant des mortalités d'autant plus importantes que les densités des jeunes stades sont fortes. Il y a donc un amortissement de la taille des cohortes concernées par ces phénomènes densité-dépendants. Ces derniers semblent s'appliquer au stade juvénile car Rijnsdorp et al. (1992) montrent que le recrutement est directement proportionnel à la taille des nourriceries. Les surfaces restreintes de ces habitats seraient donc bien à l'origine de l'amortissement de la variabilité des abondances des stades pélagiques (œufs et larves) stimulée par une mortalité fluctuante densité-indépendante. L'indépendance du recrutement par rapport aux quantités d'œufs et de larves observé par Nash (1998) serait alors expliquée par ce processus tampon. Ce processus, appelé hypothèse de concentration, a été décrit par Iles and Beverton (2000) et stipule que si le nombre de larves arrivant jusqu'aux sites de nourricerie est supérieur à un certain seuil, alors seul un certain nombre défini par les caractéristiques de la nourricerie survivra au premier été. Ceci met en avant une caractéristique fondamentale des nourriceries : leur capacité d'accueil limitante.

La capacité d'accueil des nourriceries correspond donc à un *potentiel* d'accueil défini par les caractéristiques de la nourricerie (Myers et al. 2001). Plusieurs facteurs sont connus pour influencer sur cette capacité : des facteurs assez stables dans le temps comme la surface couverte par un type de sédiments et une gamme de bathymétrie (Rijnsdorp et al. 1992, Rochette et al. 2010), mais aussi de facteurs variables comme la température, les apports terrigènes influant sur la quantité de nutriments et la salinité, la nourriture disponible ainsi que la présence de prédateurs (Gibson 1994, Le Pape et al. 2003a, Kostecki et al. 2010). Cette capacité d'accueil est donc dynamique dans le temps (Nash et al. 2007). Ce potentiel est à différencier de l'accueil *effectif*, ou accueil *réalisé*, qui correspond aux quantités de juvéniles observés une année donnée et qui peuvent potentiellement être inférieures à celles attendues lorsque la capacité d'accueil est saturée.

Bien que le recrutement soit proportionnel en moyenne aux surfaces des nourriceries, il n'est pas pour autant constant et varie significativement d'une année à l'autre (Pilling et al. 2008). A l'image de la capacité d'accueil, il observe lui aussi une dynamique. Cependant le lien entre les variations de recrutement d'une population et la dynamique des capacités d'accueil des nourriceries associées à cette population n'est pas établi. Une des raisons principales est qu'il est difficile d'évaluer les variations des capacités d'accueil des différentes nourriceries à prendre en compte car de nombreuses composantes entrent en jeu (Gibson 1994).

Parmi ces composantes, le rôle joué par le facteur trophique fait toujours l'objet de débats comme l'atteste une récente revue de littérature publiée sur le sujet (Le Pape and Bonhommeau 2013).

3. Le rôle du facteur trophique

3.1. Régime alimentaire des juvéniles

Après la métamorphose, les juvéniles ont une forte croissance nécessitant une importante consommation de nourriture. Fonseca et al. (2010) montre ainsi que les juvéniles de soles mangent autour de 20% de leur poids quotidiennement durant le premier été. Les juvéniles de poissons benthodémersaux commencent par s'alimenter sur des invertébrés appartenant à la meiofaune (taille < 1mm) pendant une courte période. Il s'ensuit une transition rapide sur des invertébrés appartenant à la macrofaune (Marchand 1991, Rogers 1994, Amara et al. 2001, Darnaude et al. 2001). Ce changement de régime s'explique par une évolution de la capacité des juvéniles à ingérer des proies plus volumineuses en grandissant, l'ouverture de la bouche étant déterminante dans cette transition (Johnson et al. 2012). Les juvéniles des espèces nourricerie-dépendantes partagent ainsi plus ou moins les mêmes ressources alimentaires et ne peuvent donc être considérés séparément dans les études des relations entre prédateurs et proies (Piet et al. 1998). Par ailleurs, ce lien trophique entre juvéniles et macro-invertébrés benthiques s'inscrit dans un réseau trophique complexe. Le régime alimentaire des invertébrés varie d'une espèce à l'autre. Certains se nourrissent de matière organique déposée sur le fond ou en suspension (cas du bivalve *Abra alba*) alors que d'autres sont carnivores et se nourrissent de différentes espèces d'invertébrés (cas du gastéropode *Philina aperta*). Les macro-invertébrés qui constituent des proies pour les juvéniles de poissons sont aussi consommés par d'autres prédateurs appartenant à la mégafaune (cas de l'étoile de mer *Asterias rubens*). L'étude de la relation trophique entre les juvéniles et leurs proies doit ainsi prendre en compte cette complexité.

3.2. Impact potentiel du facteur trophique sur la survie

La survie des juvéniles est influencée directement par la prédation mais aussi indirectement par la disponibilité alimentaire qui affecte avant tout leur croissance. L'impact de la privation de nourriture

est bien identifié à l'échelle de l'individu grâce aux études en laboratoire (e.g. Richard et al. 1991). Un manque de nourriture altère à court terme la condition du poisson, et à moyen terme, freine sa croissance, voire entraîne sa mort si la privation persiste (Gibson 1994). Cependant, les principaux liens entre disponibilité alimentaire et survie semblent être plus sûrement indirects car la survie de l'animal en milieu naturel est affectée dès qu'il y a privation de nourriture. En effet, un manque de nourriture rend les juvéniles plus actifs et donc plus susceptibles de rencontrer un prédateur (McLusky and Berry 1978, Champalbert et al. 1992). A moyen terme, une croissance lente prolonge la période durant laquelle les juvéniles sont vulnérables aux prédateurs tels que les gros crustacés et poissons piscivores (van der Veer and Bergman 1987, Oh et al. 2001). A l'inverse, les gros individus sont d'autant plus favorisés qu'ils peuvent se nourrir sur des proies plus grosses et sont donc ainsi moins en concurrence avec le reste des juvéniles (Kramer 1991, Johnson et al. 2012). La sensibilité aux maladies est par ailleurs accrue par une faible condition (Dick Vethaak 1992).

Au vu de ces observations, il peut sembler évident que la disponibilité alimentaire puisse être limitante et ainsi déterminer la quantité maximale de juvéniles pouvant se développer dans une nourricerie donnée. Si tel est le cas, la capacité d'accueil d'une nourricerie fluctuerait avec les variations de disponibilité alimentaire. Cependant, la diversité de facteurs abiotiques et biotiques caractérisant la nourricerie sont connus pour avoir des impacts plus ou moins conséquents sur la croissance et/ou la survie des juvéniles (Gibson 1994) (Fig. 1).

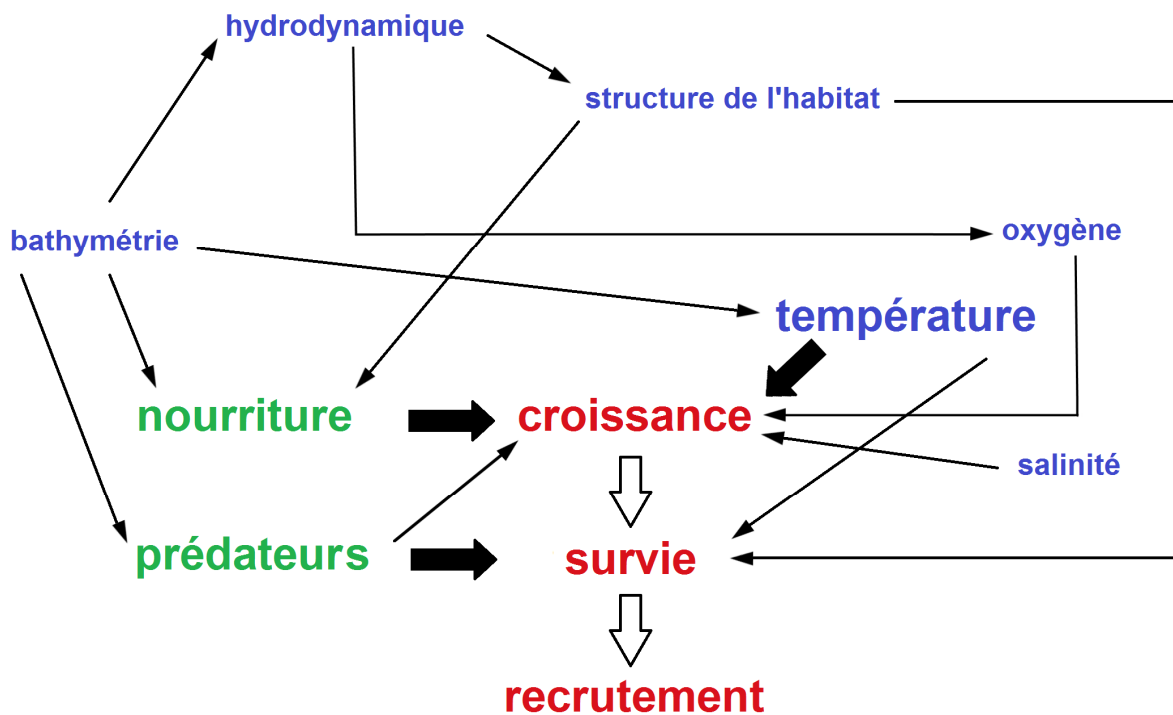


Fig. 1. Diagramme (repris de Gibson 1994) illustrant les interactions entre les facteurs contribuant à la qualité de l'habitat qui influencent la croissance, la survie et donc le recrutement des juvéniles de poissons nourricerie-dépendants. La taille du lettrage et l'épaisseur des flèches sont relatives à l'importance des impacts. Toutes les relations possibles ne sont pas présentées pour plus de clarté. Code couleur : les processus écologiques sont en rouge, les facteurs biotiques en vert, les facteurs abiotiques en bleu.

L'étude de ces facteurs est d'autant plus complexe qu'ils interagissent également entre eux, il est ainsi difficile d'identifier l'impact que chacun peut avoir sur la capacité d'accueil des nourriceries.

3.3. Etude du caractère limitant du facteur trophique

Cette complexité explique le débat qui existe toujours autour du caractère limitant du facteur trophique au sein des nourriceries (Le Pape and Bonhommeau 2013). Certaines études supposent que la pression de prédation exercée par la communauté ichthyologique n'a qu'un faible, voire aucun, impact sur la faune benthique (e.g. Gee et al. 1985). En conséquence, la disponibilité alimentaire ne serait pas un facteur limitant les abondances de poissons dans les nourriceries côtières (van der Veer and Witte 1993, Rogers 1994, Shi et al. 1997, van der Veer et al. 2000, Amara et al. 2001, Curran and Able 2002, Reichert 2003, Ross 2003, Hampel et al. 2005, Vinagre and Cabral 2008). A l'inverse, d'autres études soutiennent que les communautés ichthyologiques exercent une forte pression de prédation sur la faune benthique et qu'ils sont en conséquence le principal facteur de régulation des

communautés d'invertébrés dans les écosystèmes côtiers (Persson 1981, Pihl 1985, Gibson 1994, Nash and Geffen 2000, Craig et al. 2007, Nash et al. 2007, van der Veer et al. 2010). Cette forte compétition pour les ressources alimentaires impliquerait que le facteur trophique soit limitant et donc affecterait la croissance et la survie des juvéniles.

Contrairement aux taux de mortalité, les taux de croissance sont facilement observables à partir d'un échantillon représentatif des populations de juvéniles. De plus, sachant que la disponibilité alimentaire est directement liée à la croissance, la démarche la plus classiquement employée pour détecter un éventuel facteur trophique limitant est d'étudier si les taux de croissance des populations observées en milieu naturel sont inférieurs aux taux attendus ou bien diminuent les années observant de fortes densités de juvéniles (e.g. Amara et al. 2001, Curran and Able 2002, Reichert 2003, Ross 2003, van der Veer et al. 2010). Dans la majorité des cas (à l'exception ici de van der Veer et al. 2010), ces taux semblent optimaux.

Cependant, bien que des études expérimentales en laboratoire ou mésocosme ainsi que des modèles bioénergétiques (e.g. modèle DEB, Dynamic Energy Budget) montrent des réponses très nettes de la condition et de la croissance des populations de poissons à une privation de nourriture (e.g. Costopoulos and Fonds 1989, Selleslagh 2008), il semble que ces prévisions souffrent d'un manque de réalisme environnemental (Laffargue et al. 2007). Ainsi, conclure sur l'absence d'un facteur trophique limitant à partir de ces comparaisons semble trop rapide (Le Pape and Bonhommeau 2013). Une des raisons principales est que la forte mortalité observée aux jeunes stades touche principalement les plus petits individus, on parle de mortalité taille dépendante (Sogard 1997, Le Pape and Bonhommeau 2013). Dans ce contexte, seuls les individus les plus gros sont observés en milieu naturel, la croissance apparente de la population qui est déduite de ces observations est alors proche des valeurs maximales attendues et ne permet pas de différencier une situation de profusion de nourriture d'une situation dans laquelle le facteur trophique est limitant. D'autres investigations semblent nécessaires pour déterminer le rôle du facteur trophique au sein des nourriceries.

4. Objectifs de la thèse et démarche scientifique adoptée

4.1. Objectifs

A travers le cas d'étude de la baie de Vilaine, une nourricerie du Golfe de Gascogne sous influence estuarienne (Dorel et al. 1991), cette thèse vise à mieux comprendre le fonctionnement de ces habitats clés dans le cycle de vie des espèces nourricerie-dépendantes. Nous nous sommes ici intéressés en particulier au rôle joué par le facteur trophique dans le développement et la distribution spatiale des juvéniles de poissons, qui sont marqués par une mortalité élevée. La question est alors de savoir si les ressources alimentaires sont limitantes et jouent un rôle de régulation des quantités de juvéniles de poissons et donc de la capacité d'accueil de la nourricerie. Plus largement, l'étude du fonctionnement de ces habitats vise à mieux appréhender les phénomènes de régulation du recrutement des espèces nourricerie-dépendantes et donc de leur renouvellement et de leur maintien.

4.2. Cas d'étude : la baie de Vilaine

Le site d'étude est une baie dans laquelle se jette la Vilaine, un fleuve alimenté par un bassin versant de plus de 10 000km², son débit moyen est d'environ 90m³/s mais varie énormément avec les saisons (Le Pape et al. 2003b). Les fonds de cette baie, qui s'étend sur environ 400km² dans une gamme de bathymétrie comprise entre 0 et 30m, sont caractérisés par des sédiments vaseux (Le Bris and Glémarec 1996). La présence du barrage d'Arzal en amont de l'estuaire bloque la remontée des marées et favorise l'envasement de la baie (Le Bris and Glémarec 1996).

La communauté des invertébrés présents est dominée dans la partie subtitale Nord de faible profondeur (5-10m) par les espèces *Owenia fusiformis*, *Acrocnida brachiata* et *Sternaspis scutata*. Dans la partie Sud plus profonde (15-25m) ce sont les espèces *Haploops nirae*, *Owenia fusiformis* et *Abra alba* qui structurent la communauté (Brind'Amour et al. 2014). Cette baie est identifiée comme étant l'une des nourriceries les plus productives du Golfe de Gascogne (Desaunay et al. 1981, Trimoreau et al. 2013) et participe à ce titre au renouvellement de nombreuses espèces d'intérêt halieutique. On retrouve ainsi de fortes abondances de juvéniles de poissons plats dont la sole (*Solea solea*) qui est l'espèce dominante, la plie (*Pleuronectes platessa*) ou encore le céteau (*Dicologlossa*

cuneata). On retrouve également des juvéniles de tacaud (*Trisopterus luscus*), de merlan (*Merlangius merlangus*) ou encore de rouget (*Mullus surmuletus*).

4.3. Démarche adoptée

Les études traitant des relations trophiques au sein des nourriceries ont montré la difficulté de mettre en évidence des liens de cause à effet entre prédateurs et proies (Le Pape and Bonhommeau 2013). Ce constat nous a amenés à mettre en place une démarche abordant la question sous différents angles. La confrontation des résultats associés nous permettra ainsi de discuter de l'aspect limitant du facteur trophique et donc de son rôle dans la détermination de la capacité d'accueil de la nourricerie étudiée.

Les juvéniles s'alimentant sur les mêmes ressources alimentaires, une approche à l'échelle des communautés a été privilégiée. La multitude des espèces de proies impliquées dans cette relation trophique nous a conduits dans une première étape à évaluer les ressources alimentaires disponibles pour les juvéniles, tout en prenant en compte la spécificité des différents invertébrés (Chapitre 1). Dans une seconde étape, un focus sur la relation spatiale entre prédateurs et proies a été fait (Chapitre 2). Les résultats nous ont amené à développer une troisième étape de recherche en deux approches complémentaires pour conclure sur l'aspect limitant du facteur trophique (Chapitre 3) : la première approche a consisté à comparer l'offre à la demande alimentaire afin d'évaluer le niveau de prédation des juvéniles sur les ressources. La seconde approche s'est concentrée sur le niveau de similitude des variations interannuelles de proies et de prédateurs. Finalement, les résultats ont été discutés et l'importance du facteur trophique lors de la phase juvénile dans le renouvellement des populations a été abordée (cf. résumé Fig. 2).

DEMARCHE SCIENTIFIQUE

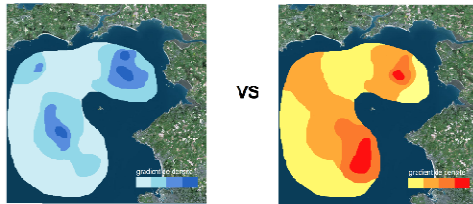
chapitre 1

EVALUATION DE LA PRODUCTION ALIMENTAIRE



chapitre 2

RELATION SPATIALE PROIES VS PREDATEURS



chapitre 3
section 1

COMPARAISON PRODUCTION VS CONSOMMATION ALIMENTAIRE

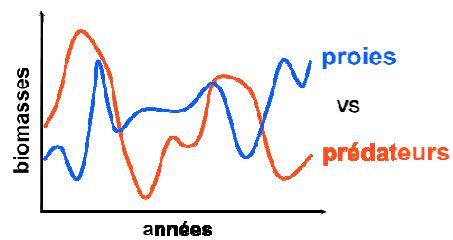


Stage Master 2: Alexandre Robert

"rythmicité alimentaire et
compétition interspécifique
entre juvéniles de poissons
benthodémersaux"

chapitre 3
section 2

RELATION INTERANNUELLE :
BIOMASSES PROIES VS BIOMASSES PREDATEURS



Annexe
effet bottom-up des
apports fluviaux
de la Vaine

Fig. 2. Résumé illustré de la démarche adoptée et des travaux satellites associés

Chapitre 1

Coefficient d'énergie benthique disponible
(ABEC) : un outil générique permettant
d'estimer la production alimentaire profitable
dans les nourriceries côtières de poissons

***Coefficient d'énergie benthique disponible (ABEC) :
un outil générique permettant d'estimer la
production alimentaire profitable dans les
nourriceries côtières de poissons¹***

¹Les résultats de ce chapitre ont été présentés lors du colloque de l'AFH, Association Française d'Halieutique, Bordeaux (13/06/2013) et du séminaire Amédée (Atelier Méthode d'Etude de la Dynamique des Exploitations haliEutiques) sous forme préliminaire (18-10-2012). Ce papier est accepté dans la revue *Marine Ecology Progress Series* et est actuellement sous presse.

*Available Benthic Energy Coefficient (ABEC): a generic tool
to estimate the food profitability in coastal fish nurseries*

A. Tableau^{1,2*}, H. Le Bris¹, A. Brind'Amour²

¹ AGROCAMPUS OUEST, UMR985 ESE Ecologie et santé des écosystèmes, 65 rue de St Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes Cedex, France

² Ifremer, EMH, rue de l'île d'Yeu, BP 21105, 44311 Nantes Cedex 03, France

Abstract

The benthic production of prey seems one of the main drivers among many environmental factors that influence the quality of fish nurseries and potentially limit their carrying capacity. However, the contribution of food availability in the growth and survival of juveniles is still widely discussed. The Available Benthic Energy Coefficient (ABEC) aims to assess the trophic *profitability* of benthic invertebrate prey; this concept reflects the combination of energy richness and availability of prey. A value of the coefficient was associated with each prey species. This value was calculated from the product of four components: i) mass energy, ii) productivity, iii) regeneration and vi) accessibility. Thus, this coefficient is expressed as a quantity of energy per unit of weight and per year. From this coefficient, it is simple to calculate the annual production of profitable energy for the fish community in a delimited nursery; it only needs information about the biomass of benthic invertebrates via a standard sampling method. This tool appears decisive in properly estimating the carrying capacity of such a fish nursery. Prey classifications based on taxonomy or trophic guilds are widely used in predator-prey studies; comparison with a classification based on ABEC highlighted the energetic heterogeneity of these groups. ABEC can also be used as an index of profitable energy, thereby substituting the usual classifications of prey in trophic studies.

Keywords: predator-prey relationship, secondary production, prey availability, demersal fish, nursery habitat, carrying capacity, bioenergetics

1. Introduction

Coastal habitats are used as nurseries by many species and are thus considered essential for achieving the life cycle of several demersal and benthic fish species (e.g. *Solea solea* or *Pleuronectes platessa*) (Riley et al. 1981, Peterson et al. 2000, Beck et al. 2001, Fulford et al. 2011). Among the many environmental factors that influence the quality of a nursery habitat and thus potentially limit its carrying capacity (depth, sediment, predation, food availability, etc.), the benthic production of potential prey seems one of the main drivers (Gibson 1994, Wouters & Cabral 2009). However, the relative contribution of food availability to the growth and survival of juveniles is still widely discussed (Le Pape & Bonhommeau 2013). Some authors suggest that predation pressure from the fish community has no or relatively little impact on the biomass of benthic fauna (e.g. Gee et al. 1985, Shaw & Jenkins 1992). Thus, food availability would not be a limiting factor for the juveniles in these nursery grounds (Rogers 1994, Shi et al. 1997, van der Veer et al. 2000, Curran & Able 2002, Ross 2003, Hampel et al. 2005, Vinagre & Cabral 2008). However, other authors posit that fish communities regulate the distribution of benthic fauna in estuarine and coastal ecosystems. Food availability in such habitats would thus be a limiting factor (Persson 1981, Pihl 1985, van der Veer & Witte 1993, Gibson 1994, Nash & Geffen 2000, Craig et al. 2007, Nash et al. 2007).

Studies that arrive at these contradictory conclusions use different methodologies; some are based on analysis of negative density-dependent growth, which reflects competition for food (e.g. van der Veer & Witte 1993, Craig et al. 2007); others directly test the hypothesis that the quantity of available food determines the carrying capacity (hereafter called the '*trophic carrying capacity*') by comparing fish demand for food with the food supply (e.g. Collie 1987, Vinagre & Cabral 2008). To test this hypothesis, we suggest that an energetic approach, developed at the fish-community scale (unlike the previously cited studies), would provide a suitable framework to estimate the trophic carrying capacity of nurseries and, thus, determine the relative importance of food availability in these habitats. Prior to any assessment of the trophic carrying capacity, it seems essential to energetically quantify the food available to the fish community. Food availability can be estimated using generic tools that should consider life history traits of benthic invertebrates to relevantly quantify the benthic energetic supply available to fish species.

Most predator-prey studies describe benthic prey as a simple quantity of dry mass or gross energy (Collie 1985, Pihl 1985, Vinagre & Cabral 2008). However, according to optimal foraging theory

(Emlen 1966, MacArthur & Pianka 1966), a predator must be '*energetically*' penalised to account for the energy it invests to obtain its prey. The term '*profitability*' was first introduced by Charnov (1976) to describe this concept of energetic gain when composing with the energy demand of foraging. It is now commonly used in experimental and modelling studies through the E/T ratio (energy benefit/searching and handling time) (e.g. Werner et al. 1983, Lai et al. 2011, Visser & Fiksen 2013). However, the time investment of a predator is not directly observable given the technical constraints of large-scale *in situ* surveys. Following optimal foraging theory, a predator tends to maximise this ratio; thus, the variation in predation rates among prey species is expected to reflect this E/T ratio, i.e. the predators' interest in the prey species studied. Assuming that biological and behavioural features of benthic invertebrates (e.g. burrowing, diving) make them more or less accessible to fish, and thus available and interesting as potential prey, it is possible to relate the variation in predation rate to these features. A coefficient of 'interest' is therefore associated with these features. Consequently, the gross energy provided by prey can be weighted by this penalising component within an energetic tool to properly reflect its interest as a food supply.

This study aimed to develop the Available Benthic Energy Coefficient (ABEC), a generic energetic tool in which the profitability of prey is defined as a combination of its energy supply (i.e. energetic gain) and its accessibility to predators (i.e. energetic penalty). We developed and applied ABEC using data from a coastal case study, the Bay of Vilaine located in the northern Bay of Biscay, France. The development of ABEC raised three main issues which are thoroughly assessed in this study: i) finding a method to calculate the annual estimated energy of prey using a 'one-time' observation of biomass from scientific surveys, ii) defining relevant criteria (generic and consistent with empirically known predator-prey relationships) for assigning any benthic prey species to an accessibility class, and iii) developing and fitting coefficients for each accessibility class. These coefficients are key components of ABEC, as they weight the energy supplied by prey to a predator.

2. Materials and methods

2.1. Study site

The Bay of Vilaine (Fig. 1) is one of the most productive nursery grounds in the Bay of Biscay (Le Pape et al. 2003). It has been studied for more than 30 years, producing valuable knowledge about its fish

(Nicolas et al. 2007, Kopp et al. 2013) and benthic invertebrate communities (Le Bris & Glemarec 1995, Brind'Amour et al. 2009, Brind'Amour et al. 2014). Given such data and a knowledge-rich context, the bay constitutes a relevant framework for developing an energetic tool of benthic invertebrate prey. The studied area covers the subtidal grounds located from 5-30 m in depth. It is mostly covered by sediments with high proportions of fine particles (diameter < 63 μ m); between 40-80% for sandy muds and above 80% for muds (Le Bris & Glemarec 1995).

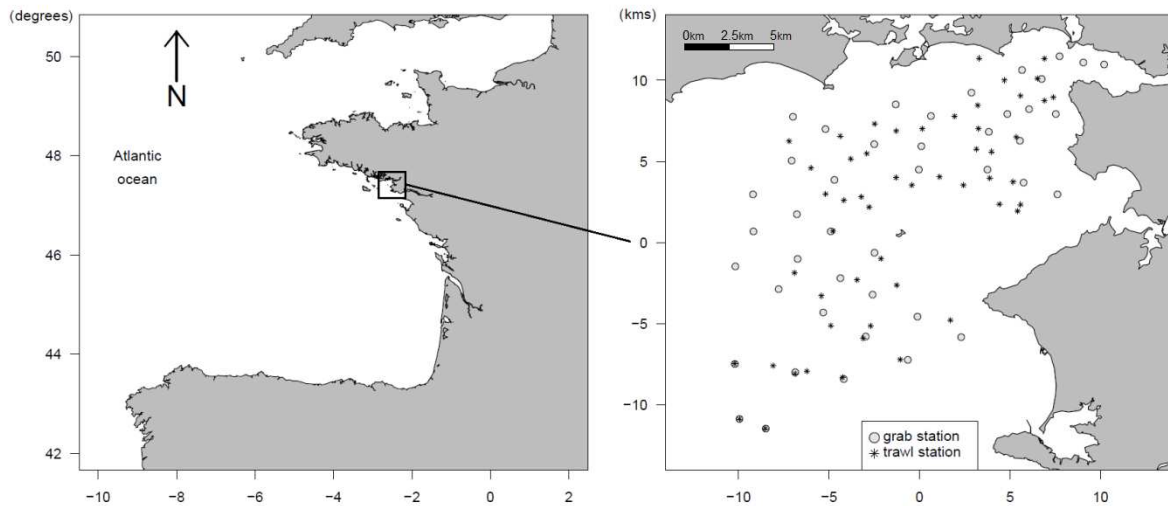


Fig. 1. Location of the Bay of Vilaine in the Bay of Biscay, France, and of the sample stations (trawls and grabs). Crosses indicate mean coordinates of each haul.

2.2. Sampling protocol

2.2.1. Benthic invertebrate sampling

Benthic macrofauna of the Bay of Vilaine were sampled using a Van Veen grab (van Veen 1933) during the late summer (September) of 2008 (Fig. 1). Once aboard, grab samples were immediately rinsed with a 1 mm mesh on the boat deck and then collected in zipper bags and fixed with formalin to a final concentration of 7%. In the laboratory, samples were rinsed with water and then fractionated using a column of 5 successive sieves of different mesh sizes (from 16 mm to 1 mm square mesh). The benthic invertebrates from each mesh size were stored in a 70% ethanol solution and identified to species whenever possible or to higher taxa, then weighed. A total of 160 taxa were identified. The three replicates performed in each of the 42 sampling stations were pooled and density of benthic invertebrate fauna was estimated given a grab-sampled area of 0.1 m² (Gallardo 1965, Eleftheriou & McIntyre 2005).

2.2.2. Gut content data

Along with the grab sampling, the Bay of Vilaine was also sampled using a 2.9 m wide and 0.5 m high beam trawl, with a 20 mm stretched mesh net in the cod-end. Each haul was performed in stations displaying homogeneous sediment and water depth and lasted 15 min, covering a mean surface of 4500–5000 m². A total of 52 hauls were conducted. Each haul was weighed and fish were identified, counted and weighed by species. We selected the five most numerically dominant species within the fish community and kept them for gut content analyses: four flatfish species (*Buglossidium luteum*, *Dicologlossa cuneata*, *Pleuronectes platessa*, *Solea solea*) and a demersal species (*Trisopterus luscus*). These species are representative of the fish community that feeds on benthic macro-invertebrates (they correspond to 80% of the total biomass of this community). A total of 426 guts sampled from 18 stations were removed and fixed with formalin at 10%, then rinsed with water for ultimate dissection. All benthic invertebrates from stomachs and intestines were stored in a 70% ethanol solution to be identified to species whenever possible or to higher taxa. A total of 114 taxa were identified.

Prey from gut contents were partially damaged by the digestion process; thus, the identification resolution was generally lower than that in the grabs. To improve identification of prey in gut contents, we compared prey taxa from the gut to the corresponding grab taxa; for instance, if arms of the genus *Ophiura* (*Echinodermata*) were observed in gut contents and the species *Ophiura ophiura* was found only in the associated grabs, the genus was identified to the *Ophiura ophiura* species. When no prey from the grab closely matched those from the gut, nothing was changed, and the prey was identified at the lowest level possible. These modifications corresponded to 3% of the total abundance of prey.

2.2.3. Selection of potential prey

A taxon was considered as potential prey if its relative abundance and occurrence reached an arbitrary threshold of 1% in the gut contents of at least one fish species. For taxa poorly identified in the gut contents, e.g. *Abra*, we kept all the related species (*Abra abra*, *Abra nidita*) found in grabs, as those species represented more than 1/1000th of the total biomass or 0.5/1000th of the total abundance. This step allowed a large set of potential prey to be retained. Species found mainly in the 16 mm sieve of the grab sample were rejected as they were larger than the mouth size of the fish species studied (Wainwright & Richard 1995). Thus, a total of 95 taxa were considered as potential

prey of the five fish species. These prey represented 98.9% and 95.7% of the *in situ* abundance and biomass of the benthic fauna, respectively.

2.3. Composition of ABEC, the Available Benthic Energy Coefficient

ABEC aims to estimate the energetic value of benthic invertebrate prey which is profitable for an assemblage of predators. A value is thus associated with each prey species. The assemblage of predators considered are fish commonly found in the benthic-demersal community. The ABEC value is calculated from the product of four components: i) mass energy (E), ii) productivity (π), defined as the annual production divided by the annual mean biomass and, is a measure of a species biomass turnover rate (Dolbeth et al. 2012), iii) a coefficient of regeneration (R), and iv) a coefficient of accessibility (A):

$$ABEC_i = E_i \times \pi_i \times R_i \times A_i \quad (1)$$

where E is expressed in kJ.g^{-1} , π in year^{-1} , R and A unitless. Thus, the coefficient corresponds to a quantity of energy per unit of wet mass and per year for prey species i .

2.3.1. Mass energy coefficient (E)

Conversion of the wet mass of benthic invertebrates to gross energy quantities was accomplished using a coefficient of ash free fry mass divided by the wet mass (AFDM/WM) and an energy conversion factor (energy/AFDM) in kJ.g^{-1} , taken from a database developed by Brey et al. (2010). Individual energy quantities were estimated from the product of both coefficients and individual biomasses. Whenever a conversion factor for a studied species was not available or was based on a single data point, we used the conversion factor of the closest taxon (e.g. *Ampelisca* for *Ampelisca spinipes*).

2.3.2. Productivity (π)

We retrieved 300 productivity values from 64 published articles or theses (available from the corresponding author). π ratios from the literature were used only for taxa identified at the species level. Given the variability in π values for a single species, we chose to use mean π whenever at least five values were available from sites with environmental conditions (temperature and depth) similar to the studied site. The empirical productivity model built by Brey (2012) was used for the remaining

taxa. Table 1 displays the input data required to calculate productivity values. Mean body energy was calculated from the product of mean body wet mass of each taxon and the associated mass energy (Brey et al. 2010). The mean bottom temperature used was computed from the MARS 3D model (Huret et al. 2013) using data from the Bay of Vilaine. The mean temperature in 2008 was 13.9°C at the bottom and varied in the studied area from 13.3-14.5°C. Depth was recorded during the scientific survey. Mobility and feeding parameters were assessed using different sources: WoRMS (WoRMS Editorial Board 2013), MarLIN (MarLIN 2006), and Lincoln (1979). Finally, reliable productivity ratios were obtained from the literature for 6 of the 95 selected taxa. The Brey (2012) model was used for the remaining 89 taxa.

Table 1. Data required in the Brey model (2012) to provide benthic invertebrate productivity ratios.

Numerical resolution	Variable
Quantitative	Body mass [kJ]
	Temperature [°C]
	Depth [m]
Qualitative	Taxon [<i>Mollusca</i> / <i>Annelida</i> / <i>Crustacea</i> / <i>Echinodermata</i>]
	Mobility [infauna/sessile/crawler/facultative swimmer]
	Feeding [herbivore/omnivore/carnivore]

2.3.3. Coefficient of regeneration (R)

Productivity data gathered from the literature did not consider the regeneration process of benthic species. However, according to de Vlas (1985), production associated with somatic regeneration can be as high as the classical growth production: this was observed notably for the bivalve *Macoma balthica* and the polychaete *Arenicola marina*. Based on Clavier (1984), Brey (2001), Skold et al. (1994), and Bourgoin & Guillou (1994), regeneration due to fish cropping on the polychaete *Euclymene oerstedii*, the echinoderms *Amphiura filiformis* and *Acrocnida brachiata* was estimated, respectively, at 20%, 15% and 18% of the annual production. Bowmer & Keegan (1983) reported that *Amphiura filiformis* bodies regenerated at an average of 25%, a value which was roughly consistent with previous results and confirms the phenomenon for this species.

Given the dearth of information in the literature regarding regeneration rates, we extrapolated the available data on species for which we knew cropping by fish occurred, but for which no data was available (half the species in the sample). This was done by following the precautionary principle. In concrete terms, production of polychaetes and echinoderms with long arms were raised by 20% and 15%, respectively (i.e. the minimum value in the literature). Since only one value was available for bivalve species with a developed siphon, we arbitrarily assumed half of this value, i.e. 50%. In all cases, these values were most likely underestimated (de Vlas 1985). A coefficient for regeneration was calculated by adding one to the regeneration rate (i.e. $R = 1 + \text{regeneration rate}$). The product of this coefficient and the productivity equalled effective productivity. For instance, for *Amphiura filiformis*, given that $\pi = 0.73$ and *regeneration rate* = 15%, *effective productivity* = $\pi \times R = 0.73 \times (1 + 0.15) = 0.84$.

2.3.4. Coefficient of accessibility of prey (A)

The combination of the first three components along with the biomass provides the gross energy annually produced by a community of prey. However, as mentioned in the introduction, the catch rate of prey varies among prey species, based on their accessibility to predators. The term 'accessibility' is related here to predator and prey abilities and behaviours (i.e. capture and avoidance). We hypothesise that accessibility reflects the availability of prey. We thus associated an accessibility level with each prey species and then computed a coefficient for each accessibility level which reflected predator investment. In practice, this was achieved by i) defining two categories of prey accessibility and associating all prey species with one or the other, ii) computing predation rates by comparing the *in situ* composition of benthic invertebrates (i.e. grab samples) with that observed in the guts of the studied fish species, and iii) modelling the predation rate as a function of accessibility. The accessibility coefficients fitted from the model were then standardised for use as the accessibility component of ABEC (i.e. A).

Accessibility categories

Benthic prey species were categorised into two groups of accessibility (hardly or easily accessible), according to their ability to avoid benthic-demersal predators. The grouping criteria were based on either location within the sediment or morphological and behavioural features. Species found above or just beneath the sediment surface are considered 'easily accessible': *Bivalvia* species with a short siphon (e.g. *Cerastoderma edule*), surface living *Crustacea* (e.g. *Diastylis bradyi*), *Echinodermata* (e.g. *Ophiura ophiura*) and *Gastropoda* (e.g. *Philine aperta*). Species buried more deeply are considered

'hardly accessible': *Bivalvia* species with a developed siphon (e.g. *Abra alba*), sub-surface living *Echinodermata* (e.g. *Amphiura filiformis*), *Gastropoda* (e.g. *Turitella communis*) and sedentary *Polychaeta* (e.g. *Lagis koreni*). Species with the ability to quickly shelter in the sediment are also considered 'hardly accessible': it concerns tube-dwelling crustaceans (e.g. *Haploops nirae*) and errant polychaetes (e.g. *Nephtys* sp) due to their ability to escape thanks to their burying capacity.

Computation of accessibility coefficients

For each prey species found in the stomach contents of a predator (i.e. fish), the predation rate was computed in two steps. First, the abundance of an invertebrate species caught by the studied fish species (representative of the fish community) was estimated for each sampling station as follows:

$$prey\ total\ abundance = \sum_{j \in N_{fish\ species}} \overline{prey}_j * fish_j \quad (2)$$

where \overline{prey}_j is the mean number of a prey species, computed from the gut contents of all fish individuals of a species j captured in a sampling station, and $fish_j$ is the abundance of the fish species j observed at the same sampling station. Therefore, *prey total abundance* is the sum of all the prey caught by the studied fish species at each sampling station. Second, we computed the predation rate as the ratio of the total abundance of prey over the density of prey found in the grab samples (i.e. the *in situ* density of prey):

$$predation\ rate = \frac{prey\ total\ abundance}{in\ situ\ grab\ prey\ density} \quad (3)$$

The predation rate as defined here assumes that each predator can potentially eat all the prey. Each grab was associated with adjacent sampling stations if it was located within a 3 km radius, the maximum area potentially prospected daily by a juvenile given their swimming ability (Riley 1973, Gibson et al. 1998, Burrows et al. 2004, Vinagre et al. 2006).

Using the following generalised linear model, we tested the hypothesis that the accessibility level of prey has an effect on the predation rate and quantified the coefficients related to each accessibility class. We used the Gaussian family and \log_{10} link function; the intercept term was removed because the aim was to assess the effect of each accessibility level and not to assess how these accessibility levels are distributed around the mean predation rate:

$$\log_{10}(predation\ rate) \sim accessibility \quad (4)$$

As previously mentioned, prey accessibility was defined in two categories (hardly or easily accessible). The model was deemed relevant if i) the accessibility variable had a significant effect (as tested with an ANOVA) and ii) its estimates were consistent with the assumption that '*hardly accessible*' prey had a lower predation rate than '*easily accessible*' prey. As the model was developed using \log_{10} transformed data, both predictions of predation rate, which directly corresponded to both estimates of the accessibility categories, were exponentially transformed using the correction of Laurent to obtain unbiased predicted values (Laurent 1963). The normality assumption was tested using the Wilk-Shapiro test.

Lastly, we standardised both estimates by dividing them by the highest estimate of the two accessibility categories, i.e. the '*easily accessible*' category. This standardisation provided generic coefficients of accessibility. Therefore, the ABEC accessibility coefficient of a prey species corresponded to the standardised estimate of the accessibility category k to which it belonged:

$$A_k = \frac{\text{accessibility estimate}_k}{\text{"easily accessible" estimate}} \quad (5)$$

Variability in ABEC composition within the prey community

To represent and identify patterns of variation in ABEC components between prey taxa, Principal Component Analysis (PCA) was performed in R environment (R Core Team 2012) using the package FactoMineR (Lê et al. 2008). Values of each component and ABEC were detailed for the seven most abundant species.

2.4. Comparison of prey classifications

Groups of benthic prey are commonly used as explanatory biotic variables in habitat models or in the description of predator-prey relationships (Molinero & Flos 1992, Cabral 2000, Darnaude et al. 2001, Amara et al. 2001, Le Pape et al. 2007, Nicolas et al. 2007, Brind'Amour et al. 2009, Kopp et al. 2013). These groups, most often based on taxonomic classification or trophic guilds, are useful as they reduce the number of variables to include in a model. However, they often have little relevance in terms of energetic gain. In this study, we proposed a substitute to the usual classifications (i.e. trophic guilds and taxonomy) of benthic prey. This new energetic classification used ABEC as an index to define groups of prey based on the energy they may provide. It was calculated as follows: Once ABEC was calculated for the 95 prey taxa, hierarchical ascendant classification of these prey species

was performed using the Euclidean distance with the Ward classification algorithm (Ward 1963). The classification algorithm is simple: each species starts in its own group (95 groups initially), and pairs of groups are merged iteratively following a similarity criterion (Euclidian distance). The best partition was identified using the inertia-based criterion of the HCPC function (Hierarchical Clustering on Principal Components) developed in the R package FactoMineR (Lê et al. 2008). The partition displaying the lowest value was used to assess the best number of groups corresponding to the most compact ABEC values. Concurrently, species were attributed to categories following their taxonomy and trophic guilds (WoRMS Editorial Board 2013). Comparison between the three classifications (ABEC, trophic guilds, and taxonomy) was done using boxplots and by computing Mantel correlations (Mantel 1967) on classifications matrix-transformed with the Jaccard similarity coefficient (Jaccard 1901).

2.5. Application of the ABEC in the Bay of Vilaine nursery ground

Scientific surveys in the Bay of Vilaine were conducted in March and September 2008, corresponding respectively to the beginning and end of the main period of macrobenthic production at this latitude. This peak of production is mainly due to the increase in temperature during summer and is associated to an increase of biomass (e.g. *Lagis koreni* (Nicolaidou 1983, Elkaim & Irlinger 1987); *Ampelisca brevicornis* (Klein et al. 1975); *Hediste diversicolor* (Gillet & Torresani 2003); *Abra alba* (Hily & Le Bris 1984); *Cerastoderma edule* (de Montaudouin & Bachelet 1996)). Thus, the biomasses recorded during these periods were considered as minima (B_{min}) and maxima (B_{max}) for most prey species. π ratios, and consequently ABEC, need to be applied to values of annual mean biomass ($\bar{B}_{in\ situ}$) to provide an value of production. Therefore, we estimated $\bar{B}_{in\ situ}$ as the mean biomass between the two sampling periods. As B_{min} were missing for several species, but B_{max} were recorded for all of the species, we estimated \bar{B} using a simple linear regression between $\bar{B}_{in\ situ}$ and B_{max} for the species for which we had all the data, and we used the coefficient of regression (α) to predict \bar{B}_{pred} for all the benthic species.

$$\bar{B}_{pred} = \alpha B_{max} \tag{6}$$

ABEC was calculated for all the prey species sampled in the Bay of Vilaine. Values of the coefficient are expressed in $\text{kJ.g}^{-1}.\text{year}^{-1}$. The product of the ABEC along with the predicted annual mean biomass of prey (a wet mass expressed in g), provided an estimate of the production (in $\text{kJ}.\text{year}^{-1}$), available for the fish community. The production assessment is consequently based on two assumptions: i) the

production peak and consequently the dynamic of the biomass and density are synchronized among species; this assumption is coherent with the literature observing a peak of production in summer (cf. references above); ii) the body mass dynamic is also similar among species and allows to get productivity values from Brey's model. This latter assumption is supported by the adequacy between outputs of Brey's model and productivity ratios collected in the review (cf. the discussion section: "Reliability of core data").

To illustrate the contribution of each component to the final coefficient (ABEC), and to compare the spatial distributions of profitable production and biomass, we successively added each ABEC component over the annual mean biomass. We tested whether the distribution of the available energy production values (estimated in using ABEC) corresponded to the distribution of gross biomass values using analyses accounting for spatial correlation. A linear model between these two variables, in which the autocorrelation structure was considered via latitude and longitude, was built using the function 'gls' from 'nlme' package (Pinheiro et al. 2013). All computation and statistical analyses were done using R (R Core Team 2012).

3. Results

3.1. Fitted accessibility coefficients

Predation rates were estimated for 60% of the taxa identified in gut contents. Around 30% of the remaining taxa are rarely caught by predators; they represent less than 14% of the abundance of prey items ingested. Though these taxa were observed in the study site, they were absent in the grab stations associated with the trawl stations involved; the distance between grab and trawl samples was sometimes > 1 km, which could explain this lack of information. Only a few taxa (around 10%) that occurred in gut contents were never sampled in the grab. These taxa were very small benthic invertebrates (meiofauna) or highly mobile suprabenthic invertebrates of the *Crangonidae* family, representing less than 3% of the prey items.

Coefficients of accessibility were applied to the 95 prey taxa. The standardised coefficients were, respectively, 0.11 and 1.00, for the 'hardly' and 'easily' accessible prey categories (Fig. 2). Differences

between the two values (ANOVA: p value < 0.001) clearly underlined the disparity between the two prey categories. The accessibility effect explained 20% of the variation in predation rate.

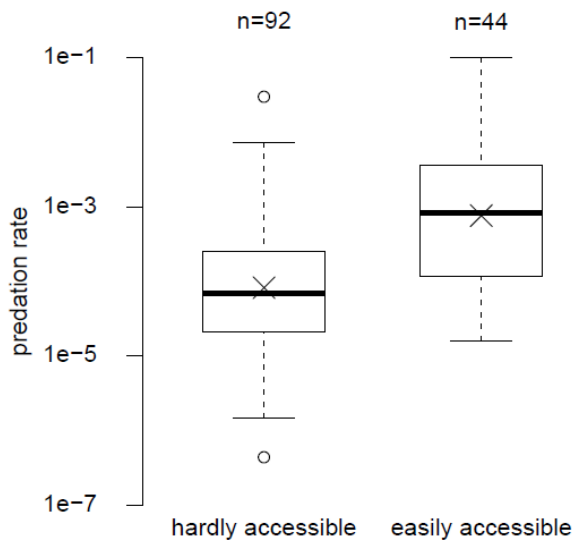


Fig. 2. Distribution of \log_{10} -transformed predation rates for each accessibility category, displayed as Tukey boxplots; the thick line and the cross indicate respectively the median and the mean rates; the bottom and top of the boxes indicates the first and third quartiles; the ends of the whiskers are the lowest and highest data values within 1.5 IQR (interquartile range) of the lower quartile and the upper quartile respectively; the dots are outliers. The mean rates correspond to the estimates of the model. After standardisation, they are used as accessibility coefficients.

3.2. Diversity of ABEC composition within the prey community of the Bay of Vilaine

The first two axes of the PCA accounted for 76% of ABEC variance. The four variables structuring ABEC represented on the first PCA plane were weakly correlated with each other (Fig. 3). Axis 2 was highly correlated with mass energy (E), whereas axis 1 was associated with the three other variables; the regeneration coefficient (R) was negatively correlated with accessibility (A). Positions of prey along axis 2 highlighted that the polychaetes contained more energy than echinoderms (Student test: $p < 0.001$) and species with shells gastropods and bivalves) (for both Student tests: $p < 0.001$). Furthermore, crustaceans had higher productivity and were generally more accessible than the other groups (Student test: $p < 0.001$).

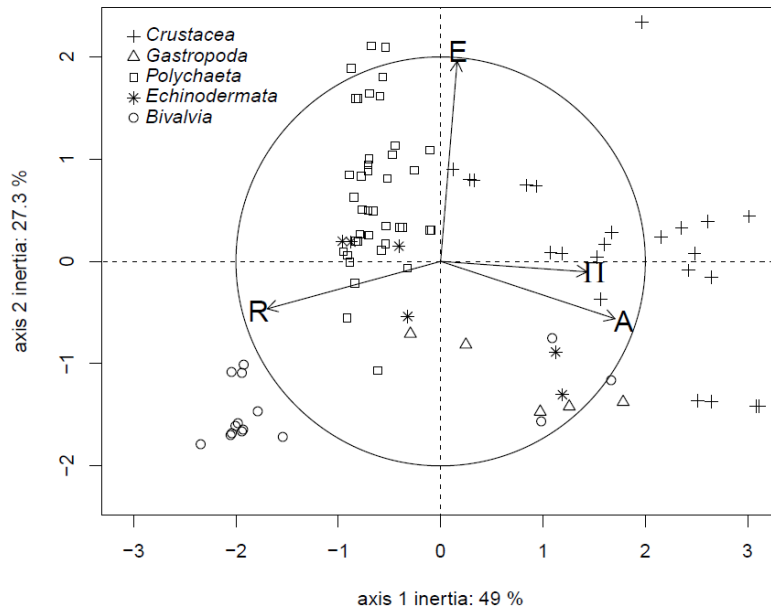


Fig.3. PCA displaying prey taxa projection on the four Available Benthic Energy Coefficient (ABEC) components (E: mass energy, π : productivity, R: regeneration, A: accessibility). Prey taxa are classified in taxonomic groups. The correlation circle of variables is displayed to help interpret the axes.

Detailed data for the seven most representative species (Table 2) seemed to indicate that ABEC values were weakly associated with taxonomic groups, except for echinoderms. Thus, combination of the four components of ABEC smoothed the previously observed trend. All ABEC values are detailed in Appendix 1.

Table 2. Component values of ABEC for the seven main species of the Bay of Vilaine.

species	taxonomic group	mass energy (kJ.g ⁻¹)	productivity (year ⁻¹)	regeneration	accessibility	ABEC (kJ.g ⁻¹ .year ⁻¹)
<i>Haploops nirae</i>	Crustacea	3.64	2.87	1.00	0.11	1.15
<i>Owenia fusiformis</i>	Polychaeta	5.18	1.69	1.20	0.11	1.16
<i>Sternaspis scutata</i>	Polychaeta	3.13	1.60	1.20	0.11	0.66
<i>Acrocnida brachiata</i>	Echinodermata	2.99	0.44	1.15	0.11	0.17
<i>Amphiura filiformis</i>	Echinodermata	2.99	0.73	1.15	0.11	0.28
<i>Cerastoderma edule</i>	Bivalvia	1.06	0.82	1.00	1.00	0.87
<i>Abra alba</i>	Bivalvia	1.11	1.92	1.50	0.11	0.35

3.3. Comparison of prey classifications

Classification analyses on ABEC values suggested three groups of prey (Fig. 4). Group A (ABEC > 3.00kJ.g⁻¹.year⁻¹) corresponded to easily accessible prey species with high effective productivity; $\pi \times R = 4.9$ vs. 2.0 and 2.7 for groups B and C, respectively. Group B (ABEC < 0.75kJ.g⁻¹.year⁻¹) was characterised by hardly accessible prey species with low mass energy coefficients; $E = 2.2$ kJ.g⁻¹, on average, vs. 3.1 and 3.6kJ.g⁻¹ for groups A and C, respectively. Group C (ABEC from 0.75-3.00kJ.g⁻¹.year⁻¹), included both hardly and easily accessible prey.

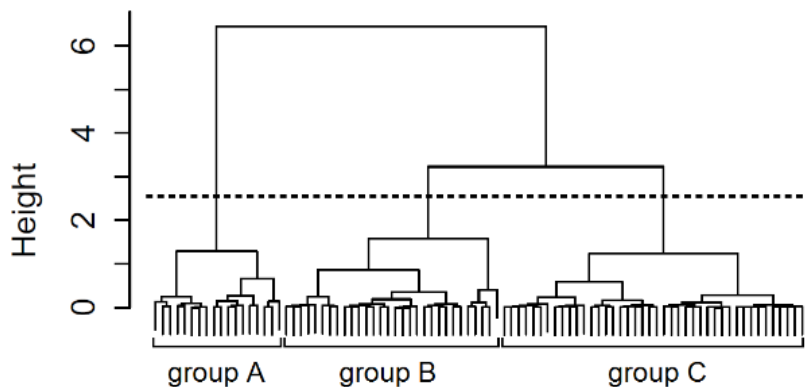


Fig. 4. Hierarchical cluster analysis (Ward algorithm) using the Euclidean distance computed on Available Benthic Energy Coefficient (ABEC) values of the prey. The number of groups was determined using the inertia-based criterion of the HCPC function (Lê et al. 2008).

Groups of ABEC were weakly correlated with the taxonomic groupings (Mantel $r = 0.28$, p -value = 0.001) and were uncorrelated with the trophic guilds (Mantel $r = -0.01$, p -value = 0.76), confirming the trend already observed in Table 2. Furthermore, the ABEC calculated by taxonomic groups or

trophic guilds (Fig. 5) confirmed the Mantel test results: no differences among trophic guilds and significant differences among taxonomic groups. The latter corresponded mainly to the *Crustacea* group, which had a mean ABEC value ten times as high as those of the other groups.

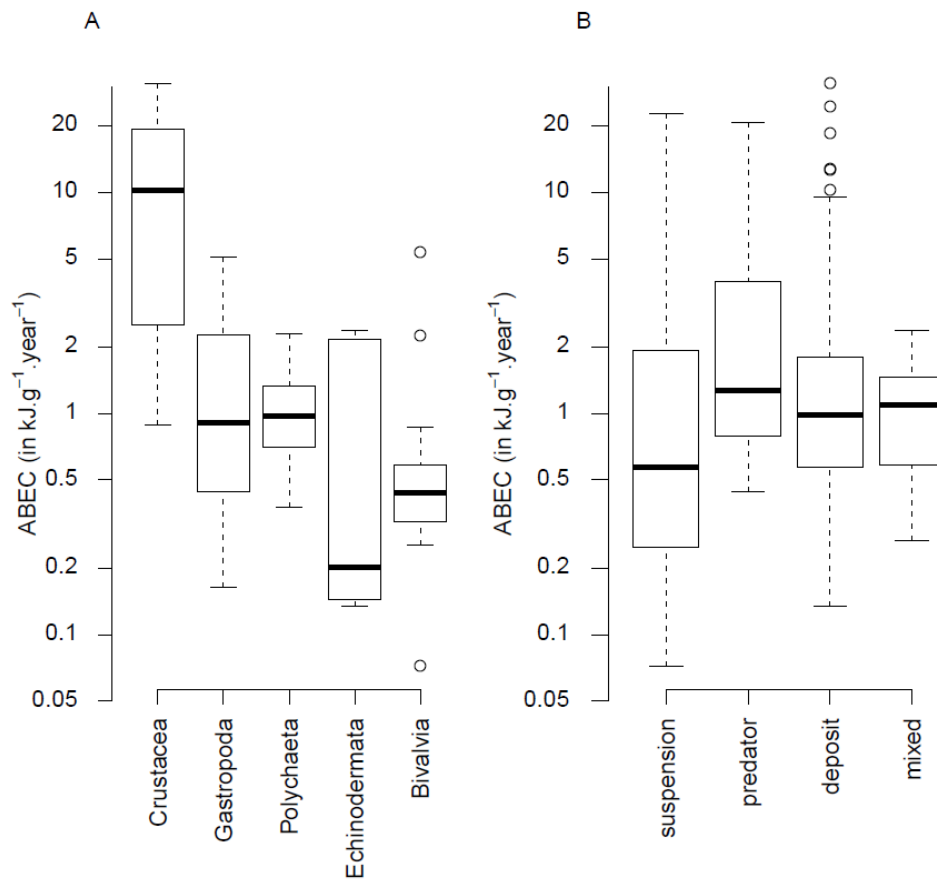


Fig. 5. ABEC values calculated by A) taxonomic groups and B) trophic guilds.

3.4. Profitability assessment using ABEC in the Bay of Vilaine

Annual mean biomass was fitted for the 20 species observed in both March and September and present in at least 10 sampling stations. The regression coefficient (i.e. slope) was 0.68, explaining 96% of variation.

Fig. 6 presented the steps for calculating the spatial distribution of available energy production for benthic-demersal fish predators in the the Bay of Vilaine nursery ground in 2008. Fig. 6A corresponded to the predicted annual mean biomass, whereas Fig. 6B to 6E presented the relative contribution of each component of ABEC to the total profitable energy.

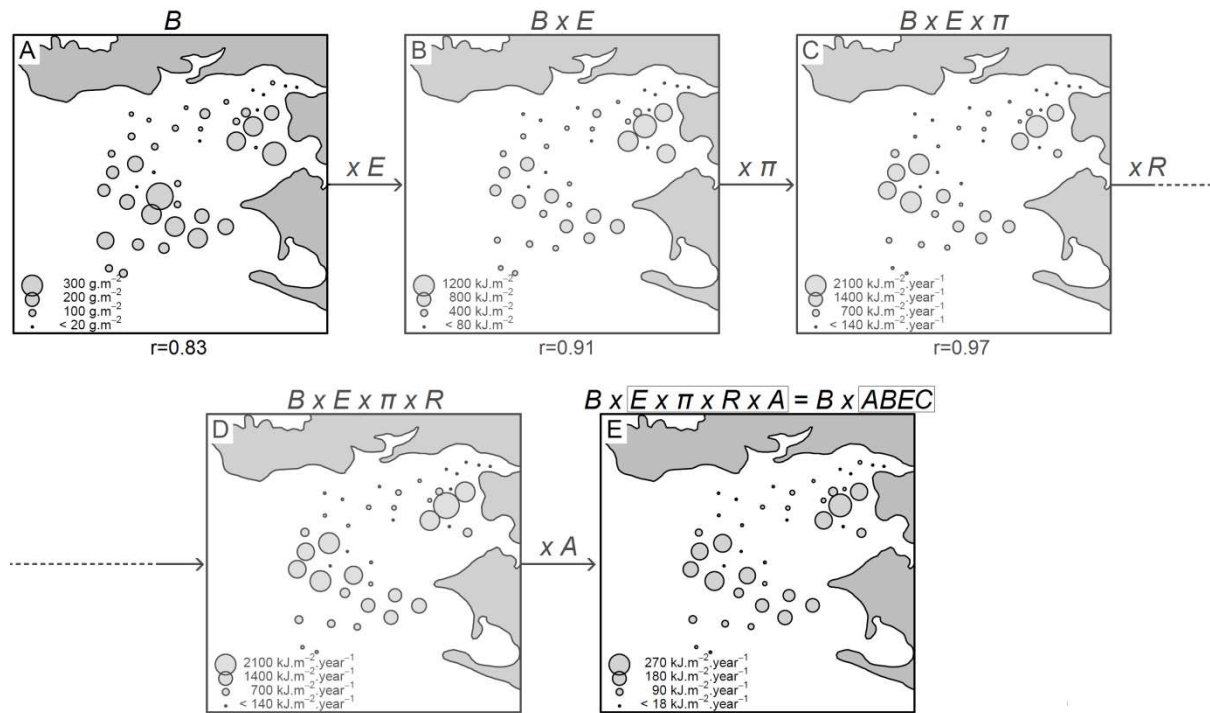


Fig. 6. Spatial distribution of the biomass (B : map A) and the profitable production ($B \times ABEC$: map E); components of $ABEC$ are successively included to display their contribution to the spatial variability (map B, C and D); Pearson correlation coefficient (r) between the last map (E: the profitable production) and each other map is displayed. For reminder, B : biomass, E : mass energy, π : productivity, R : regeneration, A : accessibility.

Spatial distribution of the biomass of benthic invertebrates identified two areas with high biomass (eastern and southern parts of the bay) and two areas with lower biomass (mouth of the estuary and northern part of the bay). Quantitative and qualitative variables based on sediment, organic matter, oxygen, temperature, depth and salinity were tested. None of these explained the spatial variability observed. Converting the biomass data (Fig. 6A) into energy (Fig. 6B) reduced the relative contribution of the southern part of the bay to the overall energy budget. This was particularly obvious for five of the stations which had very low energy (400 kJ.m^{-2}) but relatively high biomass ($> 200 \text{ g.m}^{-2}$). This drop in energy was due to the echinoderm *Amphiura filiformis* and the bivalve *Abra alba*, which represented 50-90% of the biomass recorded in these stations. Indeed, echinoderms have a low energy content, and most bivalve mass corresponds to the shell (Brey et al. 2010). Multiplying energy values by productivity (π ; Fig. 6C) increased the contribution of the western part of the bay, which was composed of the crustacean *Haploops nirae* (60-95% of the biomass). The contribution of the regeneration coefficient uniformly increased the production (Fig. 6D; Pearson $r=0.99$ with data in Fig. 6C). The accessibility coefficient greatly penalised gross energy production but scarcely modified the patterns described previously (Fig. 6E; Pearson $r=0.99$ with data in Fig. 6D).

This illustrates that hardly and easily accessible benthic invertebrates were uniformly distributed in the study area.

Finally, profitable energy production estimated using the ABEC (Fig. 6E) was partially correlated with biomass (Pearson $r = 0.83$). Moreover, ABEC provided a more contrasting distribution of available food than using biomass alone. Production maxima (Fig. 6E) were located on muds at depths of 15-25 m and sandy muds at depths of 5-10 m. These two areas were mainly dominated by *Haploops nirae* - *Owenia fusiformis* - *Abra alba* and *Owenia fusiformis* - *Acrocnida brachiata*, respectively.

4. Discussion

The combination of three energy-related components, weighted by the accessibility of prey, provides an energetic coefficient that can be computed for any type of marine benthic prey. This coefficient, called ABEC, converts the gross biomass of benthic invertebrates into an annual production of profitable energy. To the best of our knowledge, it is the first integrated coefficient to be developed that assesses the profitability of benthic prey that benefit the fish community. Although other tools can assess food preference or prey accessibility (e.g. Ivlev 1961, Strauss 1982, Walters et al. 1997), these aspects are not included in the trophic studies that compare food availability and demand (e.g. Collie 1987, Vinagre & Cabral 2008). ABEC is a relevant tool for estimating the carrying capacity of similar nurseries due to two features: time integration, by considering annual production instead of a temporal snapshot of biomasses, and the weighting of energy supply. The secondary production computed provides insights about recruitment, mortality, size, cohort structure, growth type, etc. Therefore, when compared to biomass, ABEC is a major step towards the assessment of spatial distribution of benthic production. Before extending the use of ABEC to other ecosystems to assess the carrying capacity, it seems relevant to validate the calibration of the accessibility component. However, that component being associated to the whole fish community and independent of the predator density (the component is standardized), it is expected to be resilient among various ecosystems and potentially usable as is.

4.1. ABEC: a theoretically-sound and integrated coefficient

The optimal foraging theory, developed by Emlen (1966) and MacArthur & Pianka (1966), states that the foraging behaviour of a predator is driven by the maximisation of energy intake per time unit. More specifically, it stipulates that a predator that attempts to maximise energy intake (E) is penalised by the handling (H) and searching (S) time of its prey ($E / (H + S)$). This non-random behaviour of a predator can be interpreted as a preference for certain prey (Shorygin 1931, Hoar et al. 1979, Floeter & Temming 2003). The large variation in predation rates observed between the prey species selected in our study corroborates this idea of food preference. However, according to Visser & Fiksen (2013), the concept of feeding preference remains abstract and is hardly practical in differentiating *in situ* prey. Griffin et al. (2012) suggested using the accessibility of prey, similar to the vulnerability concept of prey (Walters et al. 1997, Ahrens et al. 2012), to explain variations in predation intensity. We posit that the coefficient of accessibility developed in this study theoretically reflects the 'searching time' of the optimal foraging formula. Specific prey characteristics, such as mobility and position within the sediment, could easily be associated with this accessibility concept. In a study conducted in the southern North Sea, Hinz et al. (2005) made an initial attempt to relate prey characteristics (position, mobility, and palatability) and variation in abundance to the diet of *Limanda limanda*. In the present study, we showed that combining two prey characteristics (mobility and position) into a unique component, accessibility, explains a large part of variability in predation intensity: the prey most accessible to benthic-demersal fish correspond mainly to epibenthic species, whereas the least accessible ones correspond mainly those that bury into or live beneath the surface. This concurs with several other studies conducted in similar ecosystems or experiments (e.g. Hall et al. 1990, Posey et al. 2002). Adding complexity to this "penalising" component would be an interesting perspective. Considering additional accessibility categories is an initial solution; our analyses showed that a third category, associated with an intermediate burying level, seems relevant but was not significant with the data available (results not shown). Another source of predator energy expenditure is handling time; the rigidity of prey bodies could be a reliable proxy (Hinz et al. 2005), but it would need to be combined with the existing burying criteria to provide relevant mixed categories.

The accessibility component used in this study did not modify the dispersion patterns of food in the Bay of Vilaine, as hardly and easily accessible prey are homogeneously distributed in the bay. However, examples occur where the inaccessibility of a highly profitable and abundant prey (e.g.

tubicolous species) might strongly decrease the gross energy available for predators. For instance, *Haploops nira*, a tubicolous amphipod, represents more than 90% of the total biomass in the Bay of Concarneau (Rigolet et al. 2014), but this species is rarely accessible to most fish species and is thus absent from most fish diets (unpublished data). The way our coefficient is designed, profitable energy would be closer to gross energy in areas of sandy sediment, where surface-living fauna, notably some amphipods and cumaceans are usually abundant (i.e. easily accessible prey) as observed in coastal ecosystems on the Atlantic Coast (Hily 1976, Menesguen 1980, Le Bris & Glémarec 1996).

4.2. Reliability of core data

Much of the information included in the ABEC comes from the literature. The lack of relevant productivity data (π), one of the main components of the ABEC, led us to estimate productivity for most prey in the study using the model developed by Brey (2012). Other studies also using the Brey model compared their results with other empirical models (Dolbeth et al. 2005, Cusson & Bourget 2005) and concluded that the former model performed best in a variety of circumstances. Although we do not have any productivity values at the scale of the Bay of Vilaine with which to compare, we are fairly confident in our estimates. For instance, productivity estimates for six species (*Abra alba*, *Cerastoderma edule*, *Corophium volutator*, *Macoma balthica*, *Mytilus edulis*, *Nephtys hombergii*) and three taxa (*Ampelisca*, *Bivalvia*, *Polychaeta*) for which we had a minimum of five π values from different study sites fell within the range of what is commonly found in the literature. Additionally, Brey (2001) states that the error associated with estimating the production of a single species generally remains high, but decreases greatly when averaged over multi-species communities, thus making his model well-suited for this study.

Regeneration data were available for few species and were extrapolated to others. This aspect likely generated uncertainties in ABEC values (Appendix 1). Assessing the range of these uncertainties is unfortunately impossible given the paucity of data. However, failing to include regeneration leads to underestimating benthic production. In our study, aggregating these values at the community scale smooths these uncertainties. Furthermore, the regeneration component improves production estimates without modifying the spatial pattern of production (i.e. Pearson $r = 0.99$ between Fig. 6C and Fig. 6D).

Prey biomass in the Bay of Vilaine was estimated using a Van Veen grab. This device is one of the most common tools for collecting and estimating benthic infauna, with a sampling efficiency estimated at 90% in subtidal zones (Lie & Pamatmat 1965). The remaining 10% mainly concerns highly mobile suprabenthic organisms (e.g. *Crangon crangon* and *Philocheiras trispinosus*) escaping from the grab and very small organisms (e.g. *Ostracoda* and *Harpacticoida*) that are flushed by the grab mechanism. In our study, some of the aforementioned taxa were found in the diet of the fish but were absent from the grab samples. We assume that these missing taxa had only a small impact on the estimated profitable production of the Bay of Vilaine, as they correspond to only 3% of the predators' diet.

4.3. Implications for trophic ecology studies

ABEC was used in the Bay of Vilaine to convert biomass data into annual profitable production for each prey taxon. This production was then aggregated to obtain the production of the entire directly usable prey community to calculate the annual quantity of food that is profitable for a set of predators. When compared to the spatial distribution of biomass, ABEC revealed more heterogeneous food patterns. Therefore, biomass may not be the best proxy to estimate food spatial distribution on an annual basis. Nevertheless, discrepancies between biomass and ABEC distributions remained moderate given the high correlation (Pearson $r=0.83$, Fig. 6). Spatial distributions of biomass and profitable production in the Bay of Vilaine suggest that the two values are most likely produced by different processes occurring at different temporal scales. Biomasses are observed at a single moment (a temporal snapshot), whereas profitable production, estimated from ABEC, is calculated on a yearly basis and by definition integrates productivity rates. The dynamic dimension of ABEC combined with biomass data provides integrated information about the food supply. Therefore, the ABEC is a good candidate for trophic ecology studies, which require work at an annual time scale. We believe that ABEC is especially relevant in benthic studies that investigate anthropogenic impact on benthic communities, such as trawling impacts (Hinz et al. 2009) or hypoxia (Gray et al. 2002). ABEC is also a good candidate to quantify available energetic inputs in bioenergetic studies.

4.4. A flexible and generic tool

The multi-component structure of ABEC offers a framework that can be easily manipulated and adapted to other sites that have a different community of prey and/or predators. Applying ABEC to another site requires knowing the biomass of the prey community and readjusting the productivity model, as productivity varies with the temperature of the site. However, prey accessibility categories were defined according to widespread morphological or behavioural traits available in the literature, and the associated accessibility coefficients were fitted to predation pressure data measured at the scale of the predator community (i.e. benthic-demersal fish); therefore, they are not specific to a unique fish species. Consequently, ABEC could be used to compare the quantity of food available from different nursery grounds even if benthic invertebrate communities differ. Additionally, given that biomass data are available on a yearly timescale, ABEC could also be used as an indicator of changes in benthic production.

The mean distance between two grab stations in our study is nearly 3 km. The high spatial variability of profitable production between some adjacent stations suggests that a finer sampling resolution would have been more appropriate. For instance, sampling on a 1 km grid would have been suitable given the relative continuity observed. The Bay of Vilaine is characteristic of an open shallow and muddy estuarine area under the influence of freshwater runoff (Gilliers et al. 2006) and is composed of benthic communities commonly found in other estuarine ecosystems (Brind'Amour et al. 2014). Therefore, we believe that the optimal spatial resolution suggested here would also be appropriate for other coastal nurseries. Alternatively, the sampling design in areas with more heterogeneous substrates, such as the continental shelf, would likely require increasing the sampling effort and/or stratifying the sampling protocol to better describe such ecosystems.

4.5. An energetic classification of benthic invertebrate prey

Taxonomic groups were not distinguished by ABEC, except for crustaceans. This can be explained by their high productivity and high accessibility for most of them. Conversely, the absence of correlation between ABEC and trophic guilds was somewhat expected. There are no functional reasons that would explain why a filter-feeder, feeding mainly on particulate organic matter, would be of higher (or lower) energetic value than a deposit-feeder feeding on microphytobenthos (Grall et al. 2006). We argue that ABEC values accurately reflect profitability of the prey community. Nevertheless,

analysing invertebrate communities with the ABEC classification in habitat models would provide a trophic variable that contains information about energetic aspects of the prey community.

Conclusion

The generic architecture of ABEC, when combined with biomass data, is able to properly quantify the profitable production of prey for fish communities in nurseries. This tool is thereby determining in estimating the trophic carrying capacity of such habitats. Hopefully, it will help to resolve debates about the influence of the trophic factor on the actual carrying capacity of such essential habitats.

Acknowledgements

The authors would like to thank Lucille Grimaud and Alexandre Mahuas for their technical help in sorting macrobenthos and analysing gut contents, and the crew of the Oceanographic Vessel Gwen-Drez during the RetroBay and Nurse scientific surveys of 2008. They also acknowledge anonymous reviewers for their helpful comments on an earlier version of the manuscript.

Literature cited

Ahrens RNM, Walters CJ, Christensen V (2012) Foraging arena theory. *Fish Fish* 13:41–59

Amara R, Laffargue P, Dewarumez JM, Maryniak C, Lagardere F, Luczac C (2001) Feeding ecology and growth of O-group flatfish (sole, dab and plaice) on a nursery ground (Southern Bight of the North Sea). *J Fish Biol* 58:788–803

Beck MW, Heck KL, Able KW, Childers DL, Eggleston DB, Gillanders BM, Halpern BS, Hays CG, Hoshino K, Minello TJ, Orth RJ, Sheridan PF, Weinstein MP (2001) The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates. *Bioscience* 51:633–641

Bourgoin A, Guillou M (1994) Arm regeneration in two populations of *Acrocnida brachiata* (Montagu) (Echinodermata: Ophiuroidea) in Douarnenez Bay, (Brittany: France): An ecological significance. *J Exp Mar Biol Ecol* 184:123–139

Bowmer T, Keegan BF (1983) Field survey of the occurrence and significance of regeneration in *Amphiura filiformis* (Echinodermata: Ophiuroidea) from Galway Bay, west coast of Ireland. *Mar Biol* 74:65–71

Brey T (2001) Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook. Version 01.2. <http://www.thomas-brey.de/science/>

Brey T (2012) A multi-parameter artificial neural network model to estimate macrobenthic invertebrate productivity and production. *Limnol Oceanogr-Methods* 10:581–589

Brey T, Mueller-Wiegmann C, Zittier ZMC, Hagen W (2010) Body composition in aquatic organisms - A global data bank of relationships between mass, elemental composition and energy content. *J Sea Res* 64:334–340

Brind'Amour A, Laffargue P, Morin J, Vaz S, Foveau A, Le Bris H (2014) Morphospecies and taxonomic sufficiency of benthic megafauna in scientific bottom trawl surveys. *Cont Shelf Res* 72:1–9

Brind'Amour A, Rouyer A, Martin J (2009) Functional gains of including non-commercial epibenthic taxa in coastal beam trawl surveys: A note. *Cont Shelf Res* 29:1189–1194

- Burrows MT, Gibson RN, Robb L, Maclean A (2004) Alongshore dispersal and site fidelity of juvenile plaice from tagging and transplants. *J Fish Biol* 65:620–634
- Cabral HN (2000) Comparative feeding ecology of sympatric *Solea solea* and *S-senegalensis*, within the nursery areas of the Tagus estuary, Portugal. *J Fish Biol* 57:1550–1562
- Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor Popul Biol* 9:129–136
- Clavier J (1984) Production due to regeneration by *Euclymene oerstedii* (Claparède) (Polychaeta: Maldanidae) in the maritime basin of the Rance (Northern Brittany). *J Exp Mar Biol Ecol* 75:97–106
- Collie JS (1985) Life history and production of three amphipod species on Georges Bank. *Mar Ecol Prog Ser* 22
- Collie JS (1987) Food-Consumption by Yellowtail Flounder in Relation to Production of Its Benthic Prey. *Mar Ecol Prog Ser* 36:205–213
- Craig JK, Rice JA, Crowder LB, Nadeau DA (2007) Density-dependent growth and mortality in an estuary-dependent fish: an experimental approach with juvenile spot *Leiostomus xanthurus*. *Mar Ecol Prog Ser* 343:251–262
- Curran MC, Able KW (2002) Annual stability in the use of coves near inlets as settlement areas for winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). *Estuaries* 25:227–234
- Cusson M, Bourget E (2005) Global patterns of macroinvertebrate production in marine benthic habitats*. *Mar Ecol Prog Ser* 297:1–14
- Darnaude AM, Harmelin-Vivien ML, Salen-Picard C (2001) Food partitioning among flatfish (Pisces : Pleuronectiforms) juveniles in a Mediterranean coastal shallow sandy area. *J Mar Biol Assoc U K* 81:119–127
- de Montaudouin X, Bachelet G (1996) Experimental evidence of complex interactions between biotic and abiotic factors in the dynamics of an intertidal population of the bivalve *Cerastoderma edule*. *Oceanol Acta* 19:449–463
- de Vlas J (1985) Secondary production by siphon regeneration in a tidal flat population of *Macoma balthica*. *Neth J Sea Res* 19:147–164

- Dolbeth M, Cusson M, Sousa R, Pardal MA (2012) Secondary production as a tool for better understanding of aquatic ecosystems. *Can J Fish Aquat Sci* 69:1230–1253
- Dolbeth M, Lillebø AI, Cardoso PG, Ferreira SM, Pardal MA (2005) Annual production of estuarine fauna in different environmental conditions: An evaluation of the estimation methods. *J Exp Mar Biol Ecol* 326:115–127
- Eleftheriou A, McIntyre A (2005) *Methods for the Study of Marine Benthos*, 3rd edn. Blackwell Science, Oxford
- Elkaim B, Irlinger JP (1987) Contribution à l'étude de la dynamique des populations de *Pectinaria koreni* Malmgren (polychète) en baie de Seine orientale. *J Exp Mar Biol Ecol* 107:171–197
- Emlen JM (1966) The Role of Time and Energy in Food Preference. *Am Nat* 100:611–617
- Floeter J, Temming A (2003) Explaining diet composition of North Sea cod (*Gadus morhua*): prey size preference vs. prey availability. *Can J Fish Aquat Sci* 60:140–150
- Fulford RS, Peterson MS, Grammer PO (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. *Ecol Model* 222:3203–3215
- Gallardo VA (1965) Observations on the biting profiles of three 0.1 m² bottom-samplers. *Ophelia* 2:319–322
- Gee JM, Warwick RM, Davey JT, George CL (1985) Field experiments on the role of epibenthic predators in determining prey densities in an estuarine mudflat. *Estuar Coast Shelf Sci* 21:429–448
- Gibson R (1994) Impact of Habitat Quality and Quantity on the Recruitment of Juvenile Flatfishes. *Neth J Sea Res* 32:191–206
- Gibson RN, Pihl L, Burrows MT, Modin J, Wennhage H, Nickell LA (1998) Diel movements of juvenile plaice *Pleuronectes platessa* in relation to predators, competitors, food availability and abiotic factors on a microtidal nursery ground. *Mar Ecol Prog Ser* 165:145–159
- Gillet P, Torresani S (2003) Structure of the population and secondary production of *Hediste diversicolor* (O.F. Müller, 1776), (Polychaeta, Nereidae) in the Loire estuary, Atlantic Coast, France. *Estuar Coast Shelf Sci* 56:621–628

Gilliers C, Le Pape O, Desaunay Y, Bergeron J-P (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 the Erika oil spill. *Sci Mar* 70:183–192

Grall J, Le Loc'h F, Guyonnet B, Riera P (2006) Community structure and food web based on stable isotopes (δ N-15 and δ C-13) analysis of a North Eastern Atlantic maerl bed. *J Exp Mar Biol Ecol* 338:1–15

Gray JS, Wu RS, Or YY (2002) Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Mar Ecol Prog Ser* 238:249–279

Griffin R, Pearce B, Handy RD (2012) Dietary preference and feeding selectivity of common dragonet *Callionymus lyra* in U.K. *J Fish Biol* 81:1019–1031

Hall S, Raffaelli D, Basford D, Robertson M (1990) The Importance of Flatfish Predation and Disturbance on Marine Benthos. *J Exp Mar Biol Ecol* 136:65–76

Hampel H, Cattrijsse A, Elliott M (2005) Feeding habits of young predatory fishes in marsh creeks situated along the salinity gradient of the Schelde estuary, Belgium and The Netherlands. *Helgol Mar Res* 59:151–162

Hily C (1976) Ecologie benthique des pertuis charentais. Thèse de doctorat de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale

Hily C, Le Bris H (1984) Dynamics of an *Abra-Alba* Population (bivalve Scrobiculariidae) in the Bay of Brest. *Estuar Coast Shelf Sci* 19:463–475

Hinz H, Kroencke I, Ehrich S (2005) The feeding strategy of dab *Limanda limanda* in the southern North Sea: linking stomach contents to prey availability in the environment. *J Fish Biol* 67:125–145

Hinz H, Prieto V, Kaiser MJ (2009) Trawl disturbance on benthic communities: chronic effects and experimental predictions. *Ecol Appl* 19:761–773

Hoar WS, Randall DJ, Brett JR (1979) Growth and Bioenergetics. Academic Press, New York

Huret M, Sourisseau M, Petitgas P, Struski C, Léger F, Lazure P (2013) A multi-decadal hindcast of a physical–biogeochemical model and derived oceanographic indices in the Bay of Biscay. *J Mar Syst* 109–110, Supplement:S77–S94

Ivlev VS (1961) Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale University Press, New Haven

Jaccard P (1901) Distribution de la flore alpine dans le bassin des Dranses et dans quelques régions voisines. Bull Société Vaudoise Sci Nat 37:241–272

Klein G, Rachor E, Gerlach SA (1975) Dynamics and productivity of two populations of the benthic tube-dwelling amphipod *Ampelisca brevicornis* (Costa) in Helgoland Bight. Ophelia 14:139–159

Kopp D, Le Bris H, Grimaud L, Nerot C, Brind'Amour A (2013) Spatial analysis of the trophic interactions between two juvenile fish species and their preys along a coastal-estuarine gradient. J Sea Res 81:40–48

Lai Y-T, Chen J-H, Lee L-L (2011) Prey selection of a shell-invading leech as predicted by optimal foraging theory with consumption success incorporated into estimation of prey profitability. Funct Ecol 25:147–157

Laurent AG (1963) The Lognormal Distribution and the Translation Method: Description and Estimation Problems. J Am Stat Assoc 58:231–235

Lê S, Josse J, Husson F (2008) FactoMineR: An R package for multivariate analysis. J Stat Softw 25:1–18

Le Bris H, Glemarec M (1995) Macrozoobenthic communities of an oxygen under-saturated coastal ecosystem: The Bay of Vilaine (Southern Brittany). Oceanol Acta 18:573–581

Le Bris H, Glémarec M (1996) Marine and Brackish Ecosystems of South Brittany (Lorient and Vilaine Bays) with Particular Reference to the Effect of the Turbidity Maxima. Estuar Coast Shelf Sci 42:737–753

Le Pape O, Baulier L, Cloarec A, Martin J, Le Loc'h F, Desaunay Y (2007) Habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France): A quantitative description using indicators based on epibenthic fauna. J Sea Res 57:126–136

Le Pape O, Bonhommeau S (2013) The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. Fish Fish DOI: 10.1111

Le Pape O, Chauvet F, Desaunay Y, Guerault D (2003) Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *J Sea Res* 50:177–185

Lie U, Pamatmat MM (1965) Digging characteristics and sampling efficiency of 0.1m² van Veen grab. *Limnol Oceanogr* 10:379–384

Lincoln RJ (1979) *British Marine Amphipoda: Gammaridea*. British Museum, London

MacArthur RH, Pianka ER (1966) On Optimal Use of a Patchy Environment. *Am Nat* 100:603–609

Mantel N (1967) The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. *Cancer Res* 27:209–220

MarLIN (2006) BIOTIC - Biological Traits Information Catalogue. Marine Life Information Network. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom. www.marlin.ac.uk/biotic

Menesguen A (1980) La macrofaune benthique de la baie de Concarneau: peuplements, dynamique de populations, predation exercée par les poisons. Thèse de doctorat de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale

Molinero A, Flos R (1992) Influence of Season on the Feeding-Habits of the Common Sole *Solea solea*. *Mar Biol* 113:499–507

Nash RDM, Geffen AJ (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 RDM, Geffen AJ, Burrows MT, Gibson RN (2007) Dynamics of shallow-water juvenile flatfish nursery grounds: application of the self-thinning rule. *Mar Ecol Prog Ser* 344:231–244

Nicolaidou A (1983) Life history and productivity of *Pectinaria koreni* Malmgren (polychaeta). *Estuar Coast Shelf Sci* 17:31–43

Nicolas D, Le Loc'h F, Desaunay Y, Hamon D, Blanchet A, Le Pape O (2007) Relationships between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (Bay of Biscay, France) nursery ground. *Estuar Coast Shelf Sci* 73:639–650

Persson L-E (1981) Were macrobenthic changes induced by thinning out of flatfish stocks in the Baltic proper? *Ophelia* 20:137–152

Peterson CH, Summerson HC, Thomson E, Lenihan HS, Grabowski J, Manning L, Micheli F, Johnson G (2000) Synthesis of linkages between benthic and fish communities as a key to protecting essential fish habitat. *Bull Mar Sci* 66:759–774

Pihl L (1985) Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Mar Ecol Prog Ser* 22:169–179

Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Development Core Team (2013) *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R Foundation for Statistical Computing

Posey MH, Alphin TD, Cahoon LB, Lindquist DG, Mallin MA, Nevers MB (2002) Top-down versus bottom-up limitation in benthic infaunal communities: Direct and indirect effects. *Estuaries* 25:999–1014

R Core Team (2012) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Rigolet C, Dubois SF, Thiébaud E (2014) Benthic control freaks: Effects of the tubicolous amphipod *Haploops niraе* on the specific diversity and functional structure of benthic communities. *J Sea Res* 85:413–427

Riley JD (1973) Movements of 0-group plaice *Pleuronectes platessa* L. as shown by latex tagging. *J Fish Biol* 5:323–343

Riley JD, Symonds DJ, Woolner L (1981) On the factors influencing the distribution of 0-group demersal fish in coastal waters. *Rapport de Procès Verbal de la Réunion Annuelle du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*:223–228

Rogers S (1994) Population-Density and Growth-Rate of Juvenile Sole *Solea solea* (L). *Neth J Sea Res* 32:353–360

Ross SW (2003) The relative value of different estuarine nursery areas in North Carolina for transient juvenile marine fishes. *Fish Bull* 101:384–404

- Shaw M, Jenkins GP (1992) Spatial variation in feeding, prey distribution and food limitation of juvenile flounder *Rhombosolea tapirina* Günther. J Exp Mar Biol Ecol 165:1–21
- Shi YB, Gunderson DR, Sullivan PJ (1997) Growth and survival of 0(+) English sole, *Pleuronectes vetulus*, in estuaries and adjacent nearshore waters off Washington. Fish Bull 95:161–173
- Shorygin AA (1931) Foods, selective capacity, and food interrelationships of certain Gobiidae of the Caspian Sea. Zool Zh 18:27–53
- Skold M, Loo L, Rosenberg R (1994) Production, Dynamics and Demography of an *Amphiura-Filiformis* Population. Mar Ecol Prog Ser 103:81–90
- Strauss RE (1982) Influence of Replicated Subsamples and Subsample Heterogeneity on the Linear Index of Food Selection. Trans Am Fish Soc 111:517–522
- 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 J Mar Sci 57:202–215
- van der Veer HW, Witte JIJ (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 Veen J (1933) Onderzoek naar het zandtransport von rivieren. Ing 48:151–159
- Vinagre C, Cabral HN (2008) Prey consumption by the juvenile soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*, in the Tagus estuary, Portugal. Estuar Coast Shelf Sci 78:45–50
- Vinagre C, França S, Cabral HN (2006) Diel and semi-lunar patterns in the use of an intertidal mudflat by juveniles of Senegal sole, *Solea senegalensis*. Estuar Coast Shelf Sci 69:246–254
- Visser AW, Fiksen O (2013) Optimal foraging in marine ecosystem models: selectivity, profitability and switching. Mar Ecol Prog Ser 473:91–101
- Wainwright P, Richard B (1995) Predicting Patterns of Prey Use from Morphology of Fishes. Environ Biol Fishes 44:97–113
- Walters C, Christensen V, Pauly D (1997) Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. Rev Fish Biol Fish 7:139–172

Ward JH (1963) Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *J Am Stat Assoc* 58:236–244

Werner EE, Mittelbach GG, Hall DJ, Gilliam JF (1983) Experimental Tests of Optimal Habitat Use in Fish: The Role of Relative Habitat Profitability. *Ecology* 64:1525

WoRMS Editorial Board (2013) World Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org>

Wouters N, Cabral HN (2009) Are flatfish nursery grounds richer in benthic prey? *Estuar Coast Shelf Sci* 83:613–620

Appendix

Appendix 1. ABEC values for all prey taxa in the Bay of Vilaine. These values are estimates and include uncertainties that are not quantified.

Taxa	ABEC (in kJ.g⁻¹.year⁻¹)
<i>Abludomelita obtusata</i>	30.96
<i>Abra alba</i>	0.35
<i>Abra nitida</i>	0.34
<i>Acanthocardia echinata</i>	2.25
<i>Acrocnida brachiata</i>	0.14
<i>Ampelisca</i>	1.87
<i>Ampelisca spinimana</i>	2.00
<i>Ampelisca spinipes</i>	1.09
<i>Ampharete acutifrons</i>	1.49
<i>Amphiura filiformis</i>	0.24
<i>Aphrodita aculeata</i>	0.53
<i>Apseudopsis latreillii</i>	24.40
<i>Asthenognathus atlanticus</i>	0.88
<i>Bivalvia</i>	0.34
<i>Bodotria scorpioides</i>	12.71
<i>Brachyura</i>	16.90
<i>Capitella capitata</i>	1.81
<i>Capitellidae</i>	1.79
<i>Capitomastus minima</i>	1.37
<i>Caprella</i>	20.26
<i>Cerastoderma edule</i>	0.87
<i>Cerebratulus</i>	0.36
<i>Chaetopterus variopedatus</i>	0.63
<i>Chaetozone setosa</i>	1.58
<i>Corbula gibba</i>	0.25
<i>Corophium volutator</i>	2.40
<i>Cylichna cylindracea</i>	0.44
<i>Diastylis</i>	12.58
<i>Diastylis bradyi</i>	10.18
<i>Diastylis rathkei</i>	9.47
<i>Diopatra neapolitana</i>	0.74
<i>Euclymene lumbricoides</i>	0.84
<i>Euclymene oerstedii</i>	0.83
<i>Gammaridae</i>	20.54
<i>Gastropoda</i>	5.11
<i>Glycera</i>	1.32
<i>Glycera convoluta</i>	0.84
<i>Glycera unicornis</i>	0.62
<i>Gnathia maxillaris</i>	20.23
<i>Golfingia (Golfingia) elongata</i>	0.45
<i>Haploops nirae</i>	1.15
<i>Heteromastus filiformis</i>	1.33
<i>Inachus dorsettensis</i>	10.58
<i>Kurtiella bidentata</i>	0.57
<i>Labidoplax digitata</i>	0.17
<i>Labioleanira yhleni</i>	0.51
<i>Lagis koreni</i>	0.46
<i>Lanice conchilega</i>	0.98

<i>Leptopentacta elongata</i>	0.13
<i>Liocarcinus holsatus</i>	2.66
<i>Liocarcinus navigator</i>	3.96
<i>Liocarcinus pusillus</i>	8.06
<i>Lumbrineris gracilis</i>	1.65
<i>Lumbrineris latreilli</i>	1.27
<i>Macoma balthica</i>	0.27
<i>Macra stultorum</i>	0.44
<i>Magelona alleni</i>	1.05
<i>Maldane glebifex</i>	0.70
<i>Melinna palmata</i>	1.51
<i>Mytilus edulis</i>	5.32
<i>Nassarius reticulatus</i>	0.91
<i>Nemertea</i>	1.63
<i>Neoamphitrite edwardsi</i>	0.49
<i>Nephtys cirrosa</i>	0.89
<i>Nephtys hombergii</i>	0.97
<i>Nephtys hystericis</i>	0.79
<i>Nereis zonata</i>	0.68
<i>Notomastus latericeus</i>	0.44
<i>Nucula nitidosa</i>	0.31
<i>Ophiura albida</i>	2.16
<i>Ophiura ophiura</i>	2.36
<i>Orbinia cuvierii</i>	0.38
<i>Owenia fusiformis</i>	1.16
<i>Paguridae</i>	7.28
<i>Phascolion (Phascolion) strombus</i>	0.57
<i>Phaxas pellucidus</i>	0.60
<i>Pherusa monilifera</i>	0.88
<i>Pherusa plumosa</i>	0.82
<i>Philine aperta</i>	2.26
<i>Pholoe minuta</i>	1.25
<i>Photis longicaudata</i>	18.36
<i>Pisidia longicornis</i>	22.75
<i>Pista cristata</i>	1.02
<i>Polititapes virgineus</i>	0.07
<i>Polychaeta</i>	1.12
<i>Scalibregma inflatum</i>	0.97
<i>Schistomeringos rudolphii</i>	2.28
<i>Sipunculus (Sipunculus) nudus</i>	0.30
<i>Spiochaetopterus costarum</i>	1.39
<i>Spiophanes bombyx</i>	1.86
<i>Spisula subtruncata</i>	0.55
<i>Sternaspis scutata</i>	0.66
<i>Terebellides stroemii</i>	0.99
<i>Thyasira flexuosa</i>	0.54
<i>Turritella communis</i>	0.16

Chapitre 2

Correspondance spatiale des distributions de macro-invertébrés benthiques et de juvéniles de poisson : un aperçu de l'effet limitant du facteur trophique au sein d'une nourricerie ?

Correspondance spatiale des distributions de macro-invertébrés benthiques et de juvéniles de poisson : un aperçu de l'effet limitant du facteur trophique au sein d'une nurricerie ? ²

Dans le chapitre précédent, nous nous sommes intéressés au rôle de nurricerie des habitats côtiers pour les juvéniles de poissons benthodérmersaux. Dans ce cadre, nous avons proposé une représentation quantitative des macro-invertébrés benthiques en tant que proies de juvéniles de poissons. Cette représentation prend en compte les fortes différences d'accessibilité de ces invertébrés pour les juvéniles et met en évidence la disparité spatiale de la nourriture disponible au sein de la baie de Vilaine, la nurricerie étudiée.

L'influence du facteur trophique sur les juvéniles peut être approchée à partir de cette caractéristique : en effet, si la nourriture est un facteur limitant la croissance et la survie des juvéniles, alors nous devrions observer que les prédateurs qui sont les juvéniles s'organisent dans l'espace en fonction de la disparité spatiale des proies observée au chapitre précédent. Etant donné que les juvéniles partagent ces ressources alimentaires, l'enjeu principal est de définir à quel niveau d'organisation des prédateurs (e.g. population ou communauté) doit être abordée la question.

²Les résultats ont été présentés lors du *Flatfish symposium* 2014, Seattle (09/11/2014) ainsi que sous forme préliminaire au séminaire *Amédée*, Rennes (27/03/2014). Ce papier est soumis dans un numéro spécial du *Journal of Sea Research* qui fait suite au colloque.

Spatial overlap between benthic macro-invertebrates and juvenile fish: insight of food limitation in a nursery ground?

A. Tableau^{1,2*}, A. Brind'Amour², M. Woillez³, H. Le Bris¹

¹ AGROCAMPUS OUEST, UMR985 ESE Ecologie et santé des écosystèmes, 65 rue de St Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes Cedex, France

² Ifremer, EMH, rue de l'île d'Yeu, BP 21105, 44311 Nantes Cedex 03, France

³ Ifremer, LBH, ZI de la Pointe du Diable, CS 10070, 29280 Plouzané

Abstract

Soft sediments in coastal shallow waters constitute shelter and nursery habitats for juveniles of several flatfish species. The quality of a nursery is defined by its capacity to optimise the growth and the survival of the juveniles. The influence of abiotic factors on these characteristics is well studied at the scale of a nursery ground, unlike biotic factors, and especially food availability. The limiting aspect of the food availability on juvenile performances is still debated within the scientific community. A spatial approach in the Bay of Vilaine, a productive nursery ground, is used in here to understand the influence of food availability on the distribution of different benthic and demersal fish juveniles. We quantified the spatial overlap between benthic macro-invertebrates and their predators (fish juveniles) to assess if juveniles were spatially covering the most productive areas of the bay. Three scenarios were tested to qualify properly the strength of that relationship and consequently the importance of the trophic factor in determining the fish distribution. Our results underline that food availability, which is very contrasted over the nursery ground, drives the distribution of benthic-demersal fish juveniles in the Bay of Vilaine. However, since fish predation pressure on macrobenthos also varies over the studied area, it seems that other factors may determine locally the juvenile fish density. These spatial results will help for further quantitative investigations in order to explore the food limitation hypothesis and the impact of benthic-demersal juveniles in the food web of coastal nurseries.

Keywords: predator-prey relationship, nursery habitat, demersal fish juveniles, spatial overlap, food limitation, carrying capacity

1. Introduction

Soft substrate grounds in coastal shallow waters constitute shelter and nursery habitats for juveniles of several flatfish species of commercial interest (e.g. sole, plaice) but also of demersal species (e.g. pouting, whiting) (Gibson 1994, Elliott and Hemingway 2002, Able 2005, Franco et al. 2006). For most of those fish, the juvenile phase is characterised by strong growth and high mortality rates, followed by a migration toward deeper zones at sexual maturity (Dorel et al. 1991, Le Pape et al. 2003). Thus, this phase represents a bottleneck with regard to recruitment, making a large proportion of commercial species highly dependent on coastal habitats (Seitz et al. 2014).

The total number of juveniles produced yearly shows a large spatial and temporal variability (Rijnsdorp et al. 1992). These variations are notably influenced by the quality and the surface area of the nursery grounds (Rijnsdorp et al. 1992, Rochette et al. 2010), the environmental fluctuations such as temperature (van der Veer et al. 2000), salinity (Pasquaud et al. 2012), and/or river discharge (Le Pape et al. 2003, Kostecki et al. 2010). Within a nursery area, high spatial variations of juvenile density are also observed (e.g. Dorel et al. 1991, Rogers 1992, Kopp et al. 2013). The plurality of forcing variables explaining these spatial and temporal variations is caused by the complexity and spatial heterogeneity of these coastal habitats; the physico-chemical properties vary between sectors and may exceed the physiological tolerance of certain juveniles (e.g. hypoxic stress, salinity or temperature tolerance). Predation and food availability, although less often studied (Johnson et al. 2013), are two main biotic factors impacting the growth, the survival and the spatial distribution of juveniles within nursery grounds (Gibson 1994).

Competition for food is expected to regulate growth and survival performances of juveniles but the importance of the trophic factor is still widely discussed (Le Pape and Bonhommeau 2013). Some authors support that food is limiting the carrying capacity of nurseries (Persson 1981, Pihl 1985, Gibson 1994, Nash and Geffen 2000, Craig et al. 2007, Nash et al. 2007, van der Veer et al. 2010), whereas others strongly support the opposite and suggest that there is enough food for all the species in nurseries (van der Veer and Witte 1993, Rogers 1994, Shi et al. 1997, van der Veer et al. 2000, Amara et al. 2001, Curran and Able 2002, Reichert 2003, Ross 2003, Hampel et al. 2005, Vinagre and Cabral 2008). In the case of food limitation, we expect that fish are more concentrated in sectors where prey are abundant as the mobility of the benthic invertebrates is negligible in comparison to the potential distance travelled daily by a fish; magnitude order: 1 km (Berghahn

1987, Burrows et al. 1994, 2004, Gibson et al. 1998, Morrison et al. 2002, Vinagre et al. 2006). In the case where food is not limiting, we expect a weak (or no) spatial relationship between the fish and their prey.

Liebig's law of the minimum states that ecological processes, such as the growth of juveniles, may be influenced by a multitude of factors, but is only controlled by the most scarcest resource, that is the limiting factor (Cade et al. 1999, Hiddink and Kaiser 2005), e.g. the oxygen concentration or the food availability (Gibson 1994). The effects of factors influencing such a process are thus not additive but multiplicative; indeed, only one unfavourable factor among all is enough to penalise the response process. This concept can be broadened to give a general framework to test the food limitation hypothesis (Johnson et al. 2012) in nurseries, by characterizing the spatial relationship between the fish and their prey. In that context, we acknowledge that any environmental factor can potentially limit fish growth or abundance, but we explicitly test for the effect of the trophic factor (i.e. the quantity of prey: the available benthic macro-invertebrates). Three scenarios are thus expected (Fig. 1). In the first scenario, the relationship between predators and prey is highly predictive and underlines that juveniles are located where there is high density of food. This suggests that the prey drive the behaviour of juveniles, either because of a food limitation effect, or to optimise their energetic spending for foraging (Rose and Leggett 1990). No additional limiting factor is detected in this scenario and the potential influence of unmeasured factors is possible but negligible compared to the trophic factor. In the second scenario, there is a weak or no predictive relationship between the fish and their prey. The juveniles are found in high densities even in sectors where prey abundance is relatively low. This suggests that food seems to be in excess and consequently is not a limiting factor. In the third scenario, high densities of juveniles are restricted to areas of high prey densities, suggesting either food limitation or a behavioural response of the predator optimising its probability of catching a prey. Low densities of juveniles in sectors with high prey abundance indicate that other unmeasured factors are potentially limiting (Johnson et al. 2012). This scenario also suggests that the factor determining the fish density varies from a sector to another.

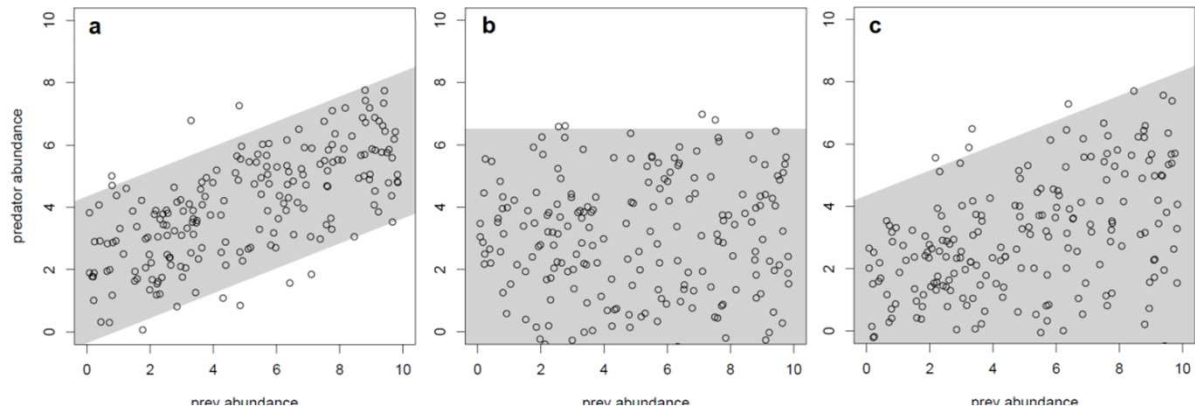


Fig. 1. Description of the three scenarios used to infer of the food limitation hypothesis (simulated data). (a) prey density is the main factor influencing the spatial distribution of the predators. Natural variability constitutes the noise in the signal; (b) prey density is independent of the predator density; in that scenario the food is not limiting; (c) prey density regulates partially the predator spatial distribution but other unmeasured factors seem also to be limiting locally.

The present study aims to assess the influence of benthic prey availability on the spatial distribution of benthic-demersal fish juveniles in a nursery ground, the Bay of Vilaine. This was done in two steps. We first explore the influence of the level of predator aggregation (species, morphological group or community scale), given that many predators displayed similar prey spectrum (Piet et al. 1998) and that the ultimate response is to be inferred at the scale of the nursery. We secondly tested the three aforementioned scenarios to quantify the spatial overlap between juveniles and their prey and conclude on the regulation potential of the food availability in the studied nursery.

2. Materials and methods

2.1. Study site

The Bay of Vilaine (Fig. 2) is a soft bottom ground used by several demersal fish species of commercial interest as a nursery (Desaunay et al. 1981, Dorel et al. 1991). It has been studied for more than 30 years, producing valuable knowledge on its fish (Marchand 1991, Le Pape et al. 2003, Nicolas et al. 2007, Kopp et al. 2013) (Le Pape et al. 2003, Nicolas et al. 2007, Kopp et al. 2013) and benthic invertebrate communities (Le Bris and Glemarec 1995, Brind'Amour et al. 2009, 2014). Given such data and knowledge-rich context, the bay constitutes a relevant framework to analyse predator-prey relationships. The studied area covers the subtidal zone located from 5-30m depth and is mostly

constituted of fine soft sediments from muds to sandy muds (Le Bris and Glemarec 1995). All samples were collected exclusively on this type of sediment explaining the geographic domain of the study (Fig. 2).

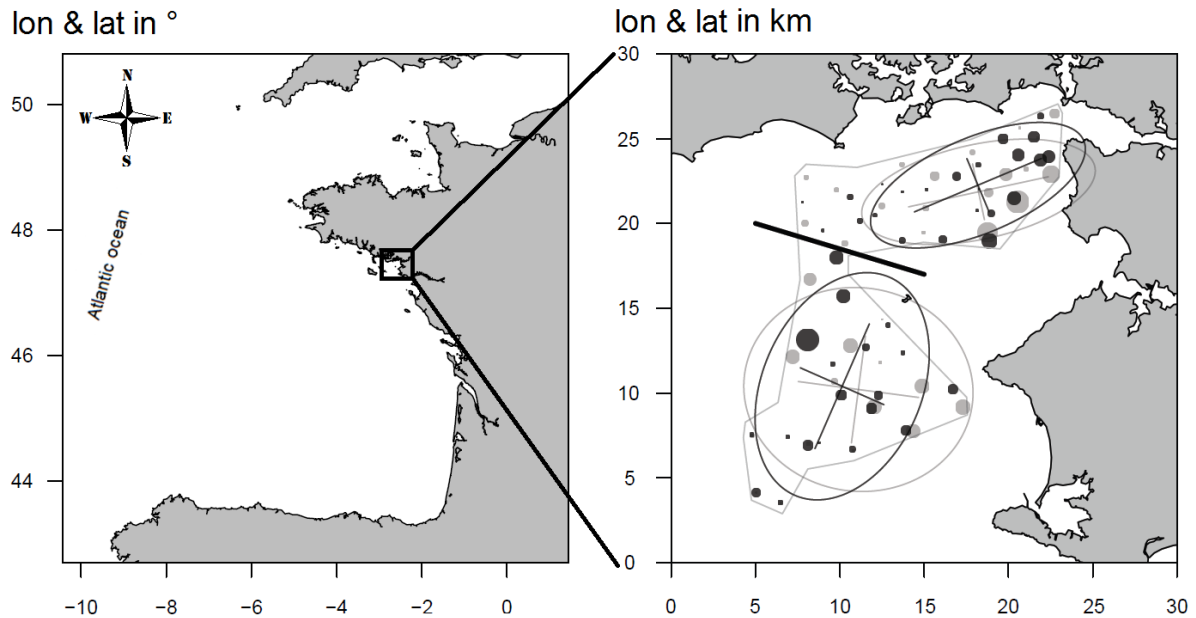


Fig. 2. a) Localisation of the Bay of Vilaine; b) the sampling area is delimited by the polygon (the c-shape is due to a non-sampled rocky shelf West of the bay); dark and light grey circles are proportional to fish predator and prey abundance respectively; inertia ellipses summarise their distributions in each sector (north and south) by displaying the extend of dispersion (inertia) around the centre of gravity.

2.2. Biological data

2.2.1. Fish

The Bay of Vilaine was sampled in late September 2008 using a 2.9m wide and 0.5m high beam trawl, with a 20mm-stretched mesh net in the cod-end. Each haul was carried out on stations displaying homogeneous sediment and water depth and lasted 15min, covering a mean surface of 4500–5000m². It is worth mentioning that the locations of grab and trawl stations did not match spatially. A selection of trawl stations was done to keep only those collected nearby a grab station; a total of 42 hauls were therefore selected. Each haul was weighted and fish were identified, counted and weighted by species.

Juveniles of flatfish species preying exclusively on benthic macro-invertebrates were selected: *Solea solea*, *Dicologlossa cuneata* and *Pleuronectes platessa*. Juveniles of round fish feeding not always exclusively on those benthic prey species were also included in a second time: *Callionymus lyra*, *Trisopterus luscus*, *Merlangius merlangus*, *Mullus surmuletus*. Flat and round fish species represented 73% of the trawled fish biomass. Remaining fish species corresponded either to pelagic species likely caught during the shooting or/and the hauling of the beam trawl (e.g. *Engraulis encrasicolus*), or to large piscivorous species accidentally caught (e.g. *Conger conger* (O'Sullivan et al. 2004)), or to small species such as *Pomatochistus minutus* or *Buglossidium luteum*. The two latter species being excluded from the analyses due to their feeding mainly based of meiofauna (Aarnio and Bonsdorff (1993) and personal observation: meiofauna represent more than 40% of the prey items found in 375 gut contents sampled in the Bay of Vilaine). Though shallow waters do not correspond to the preferential habitat of young hakes (*Merluccius merluccius*), some small specimens were found in the Bay of Vilaine (2% of the catch). The diet of this demersal species is large, from suprabenthic crustaceans to pelagic fish species (Bozzano et al. 2005, Mahe et al. 2007, Stagioni et al. 2011). Le Loc'h (2004) states that benthic macrofauna represents only 10% of the small hake diet. Since the uncertainty around its diet and no gut analyses were available in the bay of Vilaine, this species was also not considered in this study. The individuals of the selected species were either G0 or G1 juveniles.

Given the fast growth of juveniles, their feeding abilities evolve with their size and diet shifts are observed (Juanes and Conover 1994). For most of the G0 juveniles, a shift from meiofauna to small macrofauna is observed shortly after the metamorphosis (Marchand 1991, Rogers 1994, Amara et al. 2001, Darnaude et al. 2001). We thus select the juveniles that fed mainly on the macrobenthic prey according to our gut content analyses realised on *P. platessa*, *T. luscus*, *C. lyra*, *S. solea* and *D. cuneata*. For the three former, we defined a threshold size of 7cm from which meiofauna represented less than 40% of prey items. For *S. solea* and *D. cuneata*, all the juveniles of both species were mainly feeding on benthic macrofauna. It is consistent with the other flatfish species because no individual below 7cm was observed for both species. Then, we extrapolated the 7cm threshold of *T. luscus* and *C. lyra* to the two other roundfish species: *M. merlangus* and *M. surmuletus*.

During their growth, the diet of juveniles may also shift from macrofauna to ichthyofauna. Hamerlynck and Hostens (1993) found therefore a shift from macrofauna to ichthyofauna from 10cm for *T. luscus* and *M. merlangus*. In the Bay of Vilaine, according to the analysis of the gut contents of 272 *T. luscus* ranging from 5 to 15cm-length, ichthyofauna was only observed in the stomach of 7 specimens. By

precautionary measure, the chosen threshold for this shift was set at 15cm. Such a shift is not observed for the other species considered in this study.

2.2.2 Benthic macro-invertebrates

Benthic macrofauna of the Bay of Vilaine was sampled using a Van Veen grab (van Veen 1933) during the late summer of 2008. As explained before, only grab and trawl stations located close to each other were kept in the analyses; 36 stations were therefore selected. Two stations among the 36 stations were excluded because of the nature of the substratum (coarse sediments; shells and gravels); they correspond to some extensions of the non-sampled rocky shelf to the west of the bay (Fig. 2). Once aboard, grab samples were immediately rinsed on a 1mm mesh on the boat deck and then collected in zipper bags and fixed with formalin to a final concentration of 7%. In the laboratory, samples were rinsed with water and then fractionated using a column of 5 successive sieves of different mesh sizes (from 16mm to 1mm square mesh according a geometric progression). The benthic invertebrates sorted from each mesh size were stored in a 70% ethanol solution and identified to species whenever possible or to higher taxa and weighted. A total of 160 taxa was identified in the 34 stations located in the trawled zone. Three replicates performed in each station were pooled and given the grab sampled area of 0.1m², density of benthic invertebrate fauna was estimated (Gallardo 1965, Eleftheriou and McIntyre 2005).

Among the 160 taxa collected, 95 were considered as prey for the fish community (see Tableau et al. (2015) for details on the selection process). They represented 96% in weight of the collected benthos. Although biomass index is commonly used to estimate the distribution of benthic invertebrates (e.g. Collie 1987, Hansson et al. 1996, Vinagre and Cabral 2008), such index is a biased proxy of the energy available for predators (Brey et al. 2010, Tableau et al. 2015). Unlike fish species, the energy density can be very different from a benthic invertebrate species to another because of the presence of a shell for some of them. For instance, it is 1.1kJ/g for the bivalve *Abra alba* whereas it is 5.2kJ/g for the polychaete *Owenia fusiformis*. We thus converted biomass values into energy values thanks to Brey's database (Brey 2001). Moreover, a prey is more or less available for a predator given its ability to hide or escape. It is thus relevant to account for this aspect by weighting the prey energy following its accessibility. We thus combined accessibility data calibrated in the Available Benthic Energy Coefficient (ABEC, (Tableau et al. 2015)) to the energy index. The prey distribution introduced here corresponds therefore to an available energy distribution (in kJ.m⁻²).

Finally, this prey energy variable and the predator biomass were used in this study to characterise more precisely the spatial predator-prey interactions.

2.3. Spatial analyses

2.3.1. Collocation of predators and prey

Spatial indices are relevant tools to summarise spatial data and detect patterns of predator and prey distributions (Bez et al. 1997). The global index of collocation (GIC) quantifies the geographical match between two distributions (Woiillez et al. 2007). It compares the squared distance between their gravity center (ΔGC^2), a gravity center being the mean location of a distribution, and their inertia (I_1 and I_2), i.e. the squared mean distance between 2 individuals of a same distribution:

$$GIC = 1 - \frac{\Delta GC^2}{\Delta GC^2 + I_1 + I_2} \quad (1)$$

Graphically, the two components of the GIC are represented by an ellipse where the centre corresponds to the gravity centre (GC) and the radii correspond to the two main dispersion axes (and reflect directly the inertia I) around the gravity centre (Woiillez et al. 2007; Fig. 2b). Ellipses have been computed for both the predators and the prey. Given the particular configuration of our sampling design, we computed two GIC (for the northern and southern sectors) and estimated the mean GIC for the two sectors.

In this study, we used the mean GIC index to select the most appropriate level of fish organisation (species, morphological group or community scale) to quantify the spatial match between the predator and the prey. The best mean GIC was the one with the largest value. Though GIC provides insight on spatial relation between predator and prey, it does not prove the significance of that relationship.

2.3.2. Ordinary kriging

The spatial mismatch between the sampling of the fish (trawls) and their prey (grabs) led us to use the spatial autocorrelation structure of the two datasets to estimate values on a grid-based sampling space using interpolation methods. The first step consisted in fitting a variogram model (Matheron 1971) for each dataset; both models were constituted of a nugget effect and either an exponential or a spherical or a linear model (but see details in the Results).

Once the variogram was fitted, we kriged each dataset using Ordinary Kriging (Petitgas 1996) to estimate biomass of predators (Z^*_{fish}) and profitable energy of prey (Z^*_{prey}) at the scale of the Bay.

$$Z^* = \sum_{\alpha} \lambda_{\alpha} Z_{\alpha} \quad (2)$$

With λ_{α} , the weight given by some decreasing function of the distance and Z_{α} the sampling data. We chose a moving neighbourhood for which i) the weight of the mean corresponded to a minimum in the estimation of the kriged points and ii) the average error ratio (i.e. the kriging mean over the samples mean) tended toward 1 (Petitgas 1996). The estimation error is defined as follow:

$$\sigma^2 = K_{00} - \sum_{\alpha} \lambda_{\alpha} K_{\alpha 0} - \mu \quad (3)$$

With K_{00} , the covariance between two continuous points, λ_{α} , the kriging weight for the sampling point weight α , $K_{\alpha 0}$, the covariance between the sampling point α and the kriged point, and μ , the Lagrange parameter.

The kriging grid was delimited on the intersection of the two datasets (fish and macro-invertebrates). The limit of extrapolation was defined such that the weight of the mean in the kriging was lower than the arbitrary value of $\frac{1}{2}$. The mesh of the interpolation grid was set to 1km, as that value fell within the range of the distance between two adjacent stations. The geostatistic analyses were performed using RGeostats library (Renard et al. 2014) under R environment (R Core Team 2012). Using the kriged maps of both the predator and prey, we tested the food limitation hypothesis with quantile regressions.

2.3.3. Testing the limiting factor hypothesis

Quantile regression is consistent with the ecological concept of limiting factor (Cade et al. 1999, Hiddink and Kaiser 2005) and is well-suited for testing the three scenarios on limiting factors described in Introduction (Fig. 1). Therefore, we test the significance of the upper and lower quantiles and match the results to one of the scenario. For instance, if both quantiles are significant, then the data fit the first scenario. On the other hand, if both quantile coefficients are not significant, then the data most likely fit the second scenario. While, if the upper quantile is significant but the lower quantile is not, then the data most likely correspond to the second scenario.

Common methods for testing the significance of regression coefficients are however prohibited in here as we deliberately used the spatial structure of the data to interpolate values of predator

biomass and prey profitable energy: the hypothesis of the independence of the data is obviously violated (Legendre and Legendre 2012). Although a wide range of statistical adjustments has been developed to counteract autocorrelation (Fortin and Payette 2002) (e.g. parametric test readjusting the number of degrees of freedom (Dutilleul et al. 1993), or randomisation tests (Smouse et al. 1986)), they cannot be used with quantile regression as the theoretical distribution of the coefficient under the null hypothesis is unknown (Planque and Buffaz 2008). One way to offset that problem is to use a permutation tests procedure where we construct an empirical distribution of regression coefficients under a null hypothesis (H_0). Comparison between the observed regression coefficient and the empirical distribution under H_0 is thus used to test the significance of the regression coefficient. As Planque and Buffaz (2008) clearly stated, *the main issue is to define H_0 and correctly construct the empirical distribution of coefficients under H_0* . In here, H_0 is defined as follow: “the observed relationship between the prey and predator distributions does not differ from the relationship between the prey and a randomly generated distribution for the predators having the same properties as the observed one (same number of observations, identical variogram structure, identical neighbourhood, and identical statistical distribution)”. The statistical analysis consists in testing if the observed regression coefficient belongs to the distribution under H_0 . If not, H_0 is rejected and this leads to conclude on the significance of the observed relationship.

Building the empirical distribution of these regression coefficients needs to have a normal distribution of the kriged datasets. The normality was observed on quantile-quantile plots and confirmed by a Kolmogorov-Smirnov test for the three predator datasets (p -values > 0.05). We thus applied the procedure previously detailed to test the significance of upper and lower quantile coefficients and associated the response to one of the scenarios. Regression adjustments were performed using `quantreg` (Ihaka and Gentleman 1996). Empirical distributions were computed using 10 000 simulations performed with `RGeostats` library (R Core Team 2012, Renard et al. 2014).

3. Results

3.1. Aggregation level of fish predators

The mean GIC between the prey distribution and the predator distributions are estimated for three levels of biological organisation (population, morphological group, and overall community; Table 1).

The indices vary between 0.68 and 0.99, with the highest values being associated with the community level. It is worth mentioning that all the estimated values are quite high as our datasets are collected on a restricted area displaying a well-known nursery function for both juvenile fish populations feeding on benthic invertebrates. The results confirm indeed this ecological function for the almost all the selected species, but most importantly, it underlines the positive effect of the level of fish aggregation on the mean GIC values. However, as the differences among the three levels of organisation remain weak, we decided to explore the predator-prey relationships for the three levels. Since flatfish feed exclusively on benthic invertebrates, unlike the demersal species included in our study (cf. fish section in materials and methods), we present the results in a hierarchical way, describing first the result for the dominant flatfish species (*S. solea* with the highest GIC value), then the pool of flatfish, and finally the whole juvenile community (flatfish and roundfish).

Table 1. Global index of collocation (GIC) between the annual prey production and the predator abundance following different levels of organisation.

Organisation level	population	morphological group	community
Aggregation level	low	medium	high
GIC value	<i>Dicologlossa cuneata</i> : 0.79		
	<i>Pleuronectes platessa</i> : 0.68	flatfish: 0.97	
	<i>Solea solea</i> : 0.96		
	<i>Callionymus lyra</i> : 0.73		community: 0.99
	<i>Merlangius merlangus</i> : 0.91	roundfish: 0.98	
	<i>Mullus surmuletus</i> : 0.95		
	<i>Trisopterus luscus</i> : 0.94		
GIC mean	0.85	0.98	0.99

3.2. Mapping predators and prey distributions

The variogram models for both the predators and the prey were fitted to a maximum distance of 14km (Appendix 1). The four models were best fitted by i) a nugget model reflecting the undetected

small-scale variation and the variability in the data; and ii) a second model among exponential, spherical and linear type. See Table 2 (part 1) for details on the parameter values.

The interpolated maps (Fig. 3) are built by combining these variogram models to a moving neighbourhood with an influence radius of 4km, this value was selected for fulfilling criterion introduced in the Methods (i.e. the weight of the mean corresponded to a minimum and the ratio of the kriging mean over the samples mean tended toward 1). The kriging means and associated errors are introduced in Table 2 (part 2). Error maps are provided in Appendix 2. This justifies our restriction of the surface area (i.e. domain) to the intersection of the two datasets (grab and trawl samplings). The large range of values for all maps points out the heterogeneity of the species spatial distribution over the studied ground.

Table 2. Parameter values of the kriged maps (parts 1 and 2), the p-values of the different correlation tests between the different levels of organisation of predators and prey (parts 3 and 4).

variable	benthic invertebrate (prey)	<i>Solea solea</i>	flatfish	flatfish + roundfish
1				
sill of nugget model for variogram	202	1013	4462	13799
second model type for variogram	exponential: sill=3539 & range=6	exponential: sill=3029 & range=7	linear: slope=552	spherical: sill=100800 & range=9
2				
kriging mean	80 kJ/m ²	75 mg/m ²	110 mg/m ²	625 mg/m ²
error (variation coefficient)	8.8%	9.7%	10.3%	4.5%
3				
p-value for 0.85, 0.90, 0.95 quantile regression significance (p-value < 0.05: *)	/	0.069 0.078 0.044 *	0.048 * 0.023 * 0.016 *	0.014 * 0.016 * 0.028 *
p-value for 0.15, 0.10, 0.05 quantile regression significance (p-value < 0.05: *)	/	0.498 0.545 0.595	0.577 0.620 0.625	0.026 * 0.046 * 0.093
4				
p-value for regression significance by accounting for autocorrelation structure	/	0.305	0.363	0.032 *
p-value for regression significance without accounting for autocorrelation structure	/	0.00008 *	0.00001 *	0 *

Visual comparison of the prey map with *S. Solea* and flatfish maps suggests a good overlap in the south part unlike the north part (Fig. 3). Prey and predator at the community scale display a better match, with notably a biologically poor sector (north-western area) and a relatively highly productive sector (south-eastern area). There are however small discrepancies between the two production maps, notably at the mouth of the estuary where the predators, whatever the aggregation level, displayed medium values of biomass whereas the prey showed relatively low values of production.

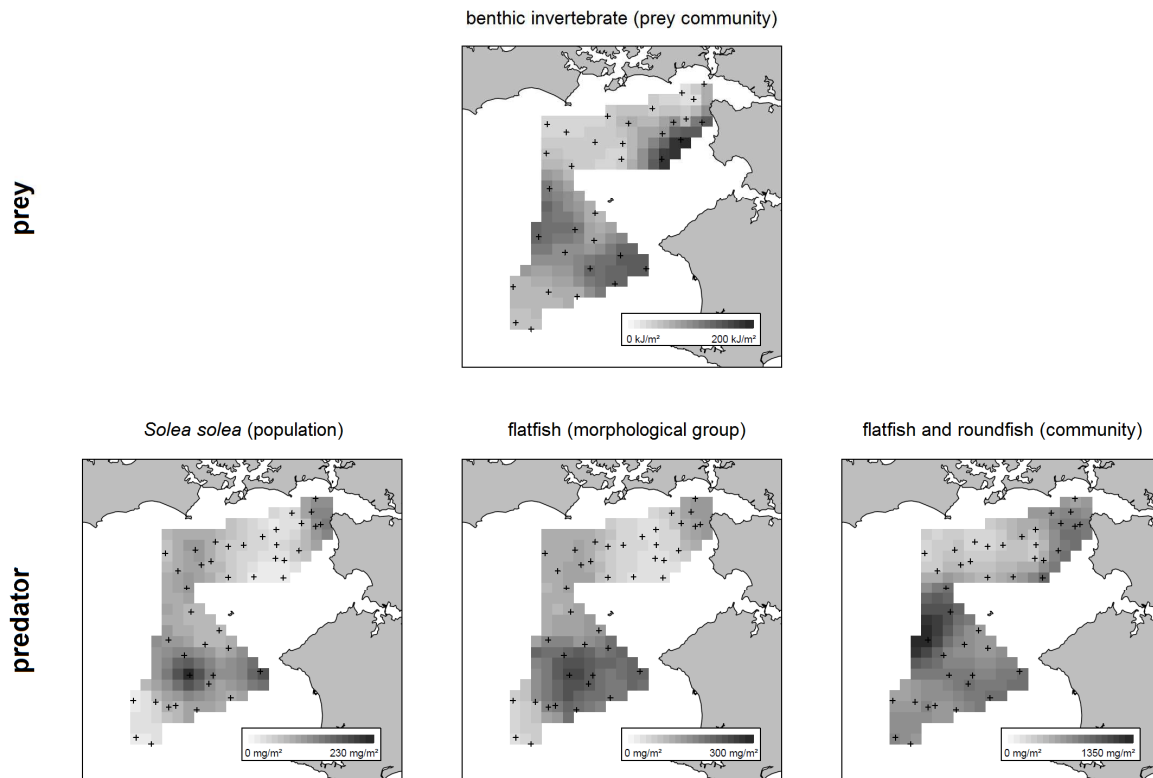


Fig. 3. Distribution maps of the accessible prey energy (top box) and the predator biomass following different levels of organisation (from population (*Solea solea*) to community (flatfish and roundfish)).

3.3. Strength of the predator-prey relationship

Quantitative comparison of the kriged distributions using upper quantile (0.90) regressions clearly shows a positive relationship between predator and prey (Fig. 4), with spots of high prey production corresponding to hotspots of predators. Positive slopes are observed for all predators aggregation levels. Lower quantile (0.10) regressions are however different according to the aggregation level; lower quantiles slope for *S. solea* and the flatfish are close to 0 whereas the slope of the juvenile community is clearly positive.

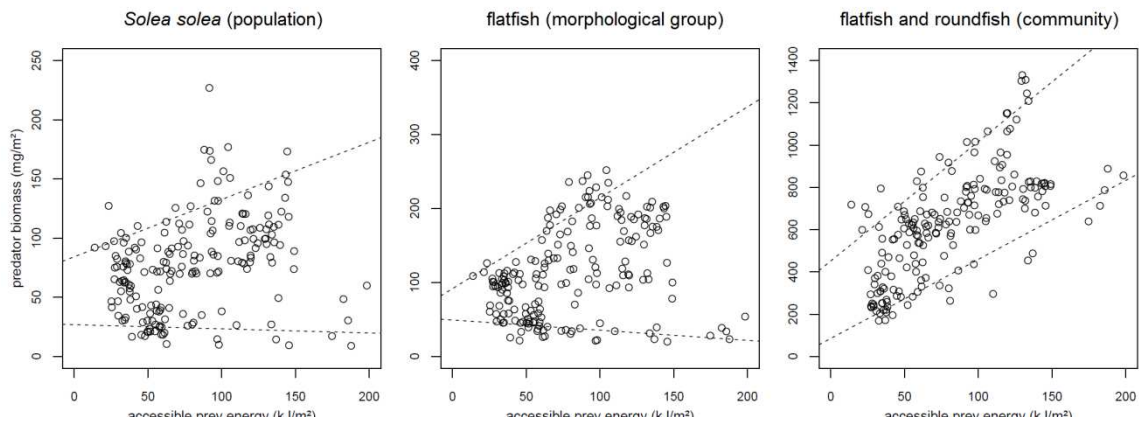


Fig 4. The scatterplots of predator in function of prey for each level of aggregation (respectively low medium and high); the upper and lower dashed lines correspond respectively to the quantile regressions 0.1 and 0.9.

These observations are confirmed statistically. The 0.90 quantile regression coefficients were significantly positive for flatfish and community, but not for *S. solea* though a trend emerged (p -value < 0.1) (Table 2 part 3). Other quantiles were tested and found also significant for flatfish and community (Table 2 part 3), suggesting a strong predator-prey relationship at those two levels. The coefficients of lower quantiles were only significant at the community level. The quantile 0.05 for the community level was not significant and can be partly explained by the sensitivity of this quantile to outliers (cf. the community scatterplot in Fig. 4).

The test of the 0.50 quantile corresponding to the center (median) of the distribution was significant for the community (Table 2 part 4); this is consistent because upper and lower quantile were also significant for this organisation level. Conversely, 0.50 quantile regression coefficients were not significant for the two other organisation levels though the upper quantile coefficients were significant. Usual regression analysis is thus not an approach sufficiently discerning to detect such a subtle trend.

We also compare the p -values with and without accounting for the autocorrelation structure for the three aggregation levels. When the spatial structure was not taken into account, results were always highly significant: p -value < 0.0001 (Table 2 part 4), otherwise, only the community displayed significant results. This confirms the importance of accounting for the spatial dependency in statistical tests.

Taken together, these results support the second scenario previously introduced (Fig. 1) for *S. solea* and flatfish, and the third scenario for the community level, suggesting that fish distribution is strongly driven by the food potential available in the bay.

4. Discussion

Wouters and Cabral (2009) suggested that coastal nursery grounds for benthic-demersal fish juveniles are richer in benthic invertebrate prey in comparison to other surrounding grounds. Given that the distribution of juveniles of many benthic and demersal fish species is restricted to those spatially limited habitats (Peterson et al. 2000, Beck et al. 2001, Fulford et al. 2011), their conclusion lead to an important question of food limitation in nurseries. Several studies have suggested that trophic variable is a significant driver of fish spatial distribution (Vinagre et al. 2006, Le Pape et al. 2007, Selleslagh et al. 2012) but very few of them actually quantified spatially its contribution in a predator-prey relationship (Johnson et al. 2012). Hence most of the studies dealing with food variables do it either using lab experiments or by assessing directly prey availability but on fine spatial scales (order of magnitude from cm^2 to m^2) (Johnson et al. 2012). The present study is undertaken at a broad geographic scale of over 200km^2 and quantifies spatially the predators and prey relationship. We show that fish biomass generally follow the prey spatial distribution and that this relationship varies with the levels of integration (population vs groups vs community). Indeed, we suggest that *in situ* trophic interactions should be studied at the community scale as the food is shared by numerous predators and these interactions may be stronger at higher aggregation levels.

4.1. Nursery: an area of contrasted prey densities

At broad spatial scales, depth and sediment explain a large part of the variability of benthic macrofauna distribution (Burd et al. 2012). The studied nursery ground being relatively homogeneous in terms of depth (coastal ground from 5-30m depth) and sediment (only fine muddy sediments), it should be expected that benthic production would be relatively homogenous over the studied area. However, we observed that profitable energy varies tenfold across the entire bay (see Fig. 4), suggesting that only some sectors highly energetically profitable may fulfil the majority of the feeding function under a food limitation hypothesis.

4.2. Pooling predators at different aggregation scales

Predator-prey coupling is often studied between a single species and its associated prey species (Collie 1987, Hansson et al. 1996, Larsen and Guillemette 2000, Hinz et al. 2005, Vinagre and Cabral 2008, Johnson et al. 2012). But interspecific food competition is especially strong between juveniles as the small size of their mouth strongly limits their prey spectrum (Piet et al. 1998, Johnson et al. 2012). In such context, benthic invertebrates are shared among several benthic-demersal fish species as observed in different nurseries (Darnaude et al. 2001, Tableau et al. 2015). The progressive aggregation of predators in different levels (species to community) in this study underlined the complementarity of the spatial occupancy between the different fish juveniles. This suggests that looking at predator-prey relationship at the scale of a nursery can only be done properly by accounting for all (or the majority) of predators. Our collocation results support this hypothesis as the predator-prey overlap increased with the aggregation level of predators, peaking at the scale of the community. Thus, food limitation processes within coastal nurseries must be studied at the community scale. This partially explains that only some studies accounting for most epibenthic predators state on a potential food limitation process (Evans 1984, Pihl 1985) whereas studies dealing with only one or two species (Collie 1987, Vinagre and Cabral 2008) exclude this hypothesis.

One of the seven studied fish species (*C. lyra*) is non-commercial and represents a significant part of the total fish predator biomass (12%). Excluding that species from our study could have led to misinterpret the predator-prey relationship. Accounting for those non-commercial species is thus essential when a community approach is taken. Concurrently, our study did not include predators other than juveniles of fish species, though benthic-demersal fish are not the only predators feeding on benthic invertebrates (Kopp et al. 2013). Accounting for carnivore mega-invertebrate species (e.g. echinoderms *Asterias rubens* and *Ophiura sp.* or crustaceans like *Liocarcinus holstatus*) would lead to interesting conclusions on the relative contribution of fish in the food web and predator-prey relationship.

4.3. A spatial overlap between predators and prey

The distributions of *S. solea* population and its associated morphological group (the flatfish) were highly contrasted in the bay, with very low biomasses in some sectors. Notwithstanding that spatial heterogeneity, the two levels of aggregation showed (at the 0.95 percentiles) a significant correlation

between predators and prey corresponding to the third scenario in Fig. 1. The particularity observed in the estuary mouth (substantial predator biomass despite low prey biomass) could be explained by the proximity of very productive intertidal flats accessible with tide flow (Rochette et al. 2010).

Given the selected scenario, other environmental factors are suspected to limit locally the biomass of flatfish in the bay (Kopp et al. Submitted, Le Pape et al. 2003, Trimoreau et al. 2013). Habitat models developed for *S. solea* and other flatfish species (*P. platessa* and *D. cuneata*) on the Atlantic coast recently showed the dependency of flatfish to notably sediment type, and bathymetry (Trimoreau et al. 2013). Unfortunately time series of food data are rarely available and are thus seldom included in habitat models (Vinagre et al. 2006).

Considering the whole juvenile community leads to conclude on a strong positive link between predators and prey (i.e. first scenario in Fig. 1). There is few examples stating on a spatial predator-prey relationship at the community scale; Lezama Ochoa et al. (2011) observed such a phenomenon through acoustic survey investigation between a fish pelagic community and macrozooplankton in the Bay of Biscay, Atlantic Ocean.

Rose and Leggett (1990) point out that spatial correlation between Atlantic cod and its main prey, capelin, is negative at small scale (2-3km) and become positive at larger scale (>4-10km). This evolution is explained by two behaviours: prey escapement at small scale and food research of predators at large scale. Such negative correlation is not observed in the present study case despite the fine grain of our sampling (~1.5 km). Indeed, benthic invertebrate movements on the ground can be considered negligible relatively to fish. Though benthic-demersal juveniles move around 1 km daily and less than 5 km over several months (Riley 1973, Gibson et al. 1998, Burrows et al. 2004, Vinagre et al. 2006), they can adjust their position thanks to their swimming ability following their needs. The spatial correlation observed with their food is consequently explained by a movement of fish to sectors with high prey availability. Since fish distribution and other abiotic parameters do not match, this correlation link with food availability would be causal. This seems to be true in summer, but the gradients of abiotic parameters are dynamic in time and for instance, an effect of the salinity variability in winter, from the estuary mouth to offshore areas, should be expected.

Significant abundance of fish is observed in the subtidal part of the mouth of the Vilaine estuary where food availability is low. At first sight, this may reflect other environmental factors are favourable there and the concentration of fish on other sectors with high food availability is only due to an optimisation of their foraging effort and not due to a food limitation process. But a deeper

analysis shows that this sector is closed to intertidal flats very rich in benthic invertebrates and juveniles can migrate with the tide flow to these productive grounds (van der Veer et al. 1991, Rochette 2011).

4.5. Prey availability as a limiting factor in juveniles distribution

4.5.1. Methodological issues

Scenarii comparison is a relevant framework to identify properly the importance of the prey availability relative to other unknown factors influencing the distribution of fish. These scenarii have been performed in the context of the Liebig's law on minimum and allowed to predict a priori the influence of the prey production in defining fish distribution. Quantile regression is a statistical tool perfectly adapted to such studies (Thomson et al. 1996). It has been successfully utilized to detect effect of fish mouth opening on the size of ingested prey (Johnson et al. 2012) or to establish fish recruitment–environment relationships (Planque and Buffaz 2008). In this study, several quantiles are tested because the limiting effect (if there is one) appears progressively by considering successive quantiles as demonstrated in Cade et al. (1999).

Moreover, our results underline that statistically testing a quantile regression must account for the spatial autocorrelation to provide reliable conclusions and not to avoid an overestimation of the correlation between two spatial variables.

4.5.2. Ecological interpretation and other studies

The first scenario being retained at the community scale, other factors are likely not limiting in the studied nursery and play a minor role in defining fish distribution. The food resource is thus exploited by the fish community over the whole bay. The presence of round fish in sectors rich in food but without high flatfish biomass highlights the complementarity of the nursery occupancy between all invertivorous fish species. The main conclusion is that food availability drives consistently the fish distribution in this nursery.

The plume discharge impacts consequently the productivity of coastal habitat under estuarine influence (Darnaude et al. 2004, Hermand et al. 2008). We can expected similar process in the studied nursery which is influenced by the Vilaine river (Le Pape et al. 2003, KostECKI et al. 2010). Moreover, precipitations and consequently the plume discharge are influenced by the climate

fluctuations observed through North Atlantic Oscillation (Salen-Picard et al. 2002). In this context, the climate change might lead to a major evolution on the patterns of invertebrates production and consequently on the spatial organisation of the fish community and on its competition for food resources.

4.6. Thoughts on the food limitation hypothesis

Two main points are observed within nurseries: peaks of benthic invertebrate production and juvenile growth are both observed in summer (Fujii and Noguchi 1995, Le Pape et al. 2007, Nicolas et al. 2007); interannual variations of food availability and fish juvenile biomass seem related (Walsh 1996, Riou et al. 2001, Vinagre et al. 2005, Wouters and Cabral 2009). These temporal synchronisms underline the importance of the trophic factor in the development of juveniles. Though many authors state that food limitation is a widespread phenomenon determining the carrying capacity of coastal nurseries, it is however rarely detected. Indeed, apparent growth of juveniles does not reflect any trophic stress unlike we could expect. Indeed, by a process of size-selective mortality, only faster growing juveniles survive and are accordingly observed (Le Pape and Bonhommeau 2013). Growth condition analysis being not relevant, alternative methods must be explored to conclude on the food limitation hypothesis.

Food availability explains juvenile distribution within the nursery of the Bay of Vilaine. However, concluding that food limits fish growth and survival is far beyond our results. Indeed, fish could concentrate on spots with high food availability to minimize the foraging effort and consequently maximize their ratio of energy gain to energy spend. In this context, the carrying capacity of the nursery would not be affected and the food availability is only the driver of the predator distribution without limiting total fish biomass production. Fish could also select productive areas not only for the food they provide but also for the refuges they offer (Rabaut et al. 2013).

Recruitment of demersal fish species, which are dependent of nursery grounds in first stages of development, is proportional to the surface area of nurseries and consequently to the juvenile production (Rijnsdorp et al. 1992, Levin and Stunz 2005). Grati et al. (2013) observed in a multiannual study that juveniles of *S. solea* are always concentrated in same sectors. This stability associated to the strong spatial association of juveniles and their prey of the Bay of Vilaine lead to think that sectors with higher food production are roughly the same through years. Given the strong variations of the benthic invertebrate production within the studied bay, also observed in other nurseries

(Stoner and Titgen 2003), it seems necessary to identify properly these sectors to preserve the nursery productivity and support the recruitment of demersal species.

Conclusion

Food availability, which can be very contrasted within a same nursery, drives the distribution of benthic-demersal fish juveniles in the Bay of Vilaine. Studying predator-prey relationships by accounting a small part of the predator community could lead to underestimate the trophic interactions and the role of the trophic factor. Associating these results to further quantitative investigations by comparing food production and food consumption seems an appropriate approach to conclude on the food limitation hypothesis and the place of benthic-demersal juveniles in the food web of coastal nurseries.

Acknowledgements

Authors would like to thank Lucille Grimaud and Alexandre Mahuas for their technical help in sorting macrobenthos and analysing gut contents, and the crew of the Oceanographic Vessel Gwen-Drez during the Nurse scientific surveys of 2008. They also would like to thank Pierre Petitgas for his precious advices in geostatistics.

Literature cited

- Aarnio K, Bonsdorff E. 1993. Seasonal variation in abundance and diet of the sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas) in a northern Baltic archipelago. *Ophelia* 37: 19–30.
- 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.
- Amara R, Laffargue P, Dewarumez JM, Maryniak C, Lagardère F, Luzac C. 2001. Feeding ecology and growth of 0-group flatfish (sole, dab and plaice) on a nursery ground (Southern Bight of the North Sea). *Journal of Fish Biology* 58: 788–803.
- Beck MW, Heck KL, Able KW, Childers DL, Eggleston DB, Gillanders BM, Halpern BS, Hays CG, Hoshino K, Minello TJ, Orth RJ, Sheridan PF, Weinstein MP. 2001. The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates. *Bioscience* 51: 633–641.
- Berghahn R. 1987. Effects of tidal migration on growth of 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the North Frisian Wadden Sea. *Meeresforschung* 31: 209–226.
- Bez N, Rivoirard J, Guiblin P, Walsh M. 1997. Covariogram and related tools for structural analysis of fish survey data. *Geostatistics Wollongong '96* Kluwer, Dordrecht: Springer Science & Business Media. p. 1316.
- Bozzano A, Sardà F, Ríos J. 2005. Vertical distribution and feeding patterns of the juvenile European hake, *Merluccius merluccius* in the NW Mediterranean. *Fisheries Research* 73: 29–36.
- Brey T. 2001. Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook. Version 01.2. <http://www.thomas-brey.de/science/>
- Brey T, Mueller-Wiegmann C, Zittier ZMC, Hagen W. 2010. Body composition in aquatic organisms - A global data bank of relationships between mass, elemental composition and energy content. *Journal of Sea Research* 64: 334–340.
- Brind'Amour A, Laffargue P, Morin J, Vaz S, Foveau A, Le Bris H. 2014. Morphospecies and taxonomic sufficiency of benthic megafauna in scientific bottom trawl surveys. *Continental Shelf Research* 72: 1–9.
- Brind'Amour A, Rouyer A, Martin J. 2009. Functional gains of including non-commercial epibenthic taxa in coastal beam trawl surveys: A note. *Continental Shelf Research* 29: 1189–1194.
- Burd BJ, Macdonald TA, van Roodselaar A. 2012. Towards Predicting Basin-Wide Invertebrate Organic Biomass and Production in Marine Sediments from a Coastal Sea. *PLoS ONE* 7: e40295.
- Burrows MT, Gibson RN, Robb L, Comely CA. 1994. Temporal patterns of movement in juvenile flatfishes and their predators: underwater television observations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 177: 251–268.

- Burrows MT, Gibson RN, Robb L, Maclean A. 2004. Alongshore dispersal and site fidelity of juvenile plaice from tagging and transplants. *Journal of Fish Biology* 65: 620–634.
- Cade BS, Terrell JW, Schroeder RL. 1999. Estimating effects of limiting factors with regression quantiles. *Ecology* 80: 311–323.
- Collie JS. 1987. Food-Consumption by Yellowtail Flounder in Relation to Production of Its Benthic Prey. *Marine Ecology Progress Series* 36: 205–213.
- Craig JK, Rice JA, Crowder LB, Nadeau DA. 2007. Density-dependent growth and mortality in an estuary-dependent fish: an experimental approach with juvenile spot *Leiostomus xanthurus*. *Marine Ecology Progress Series* 343: 251–262.
- Curran MC, Able KW. 2002. Annual stability in the use of coves near inlets as settlement areas for winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). *Estuaries* 25: 227–234.
- Darnaude A m., Harmelin-Vivien M l., Salen-Picard C. 2001. Food partitioning among flatfish (Pisces: Pleuronectiforms) juveniles in a Mediterranean coastal shallow sandy area. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81: 119–127.
- Darnaude AM, Salen-Picard C, Polunin NVC, Harmelin-Vivien ML. 2004. Trophodynamic Linkage between River Runoff and Coastal Fishery Yield Elucidated by Stable Isotope Data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oecologia* 138: 325–332.
- Desaunay Y, Perddou JB, Beillois P. 1981. Etude des nurseries de poissons du littoral de la Loire-Atlantique. *Science et Pêche* 319: 1–23.
- Dorel D, Koutsikopoulos C, Desaunay Y, Marchand J. 1991. Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* (L.)) in the nursery ground of the bay of Vilaine (Northern bay of Biscay). *Netherlands Journal of Sea Research* 27: 297–306.
- Dutilleul P, Clifford P, Richardson S, Hemon D. 1993. Modifying the t Test for Assessing the Correlation Between Two Spatial Processes. *Biometrics* 49: 305–314.
- Eleftheriou A, McIntyre A. 2005. *Methods for the Study of Marine Benthos*. Oxford: Blackwell Science.
- Elliott M, Hemingway K. 2002. *Fishes in Estuaries*. Oxford: Blackwell Science.
- Evans S. 1984. Energy budgets and predation impact of dominant epibenthic carnivores on a shallow soft bottom community at the Swedish west coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 18: 651–672.
- Fortin MJ, Payette S. 2002. How to test the significance of the relation between spatially autocorrelated data at the landscape scale: A case study using fire and forest maps. *Ecoscience* 9: 213–218.
- Franco A, Franzoi P, Malavasi S, Riccato F, Torricelli P. 2006. Fish assemblages in different shallow water habitats of the Venice Lagoon. *Hydrobiologia* 555: 159–174.

- Fujii T, Noguchi M. 1995. Interactions between released and wild 1 Japanese flounder 2 (*Paralichthys olivaceus*) on a nursery ground. Proceedings of the twenty second US-Japan 3 aquaculture panel symposium. United States Japan 4 Cooperation Technical Report 22: 57–65.
- Fulford RS, Peterson MS, Grammer PO. 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.
- Gallardo VA. 1965. Observations on the biting profiles of three 0.1 m² bottom-samplers. *Ophelia* 2: 319–322.
- Gibson R. 1994. Impact of Habitat Quality and Quantity on the Recruitment of Juvenile Flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research* 32: 191–206.
- Gibson RN, Pihl L, Burrows MT, Modin J, Wennhage H, Nickell LA. 1998. Diel movements of juvenile plaice *Pleuronectes platessa* in relation to predators, competitors, food availability and abiotic factors on a microtidal nursery ground. *Marine Ecology Progress Series* 165: 145–159.
- Grati F, Scarcella G, Polidori P, Domenichetti F, Bolognini L, Gramolini R, Vasapollo C, Giovanardi O, Raicevich S, Celić I, Vrgoč N, Isajlovic I, Jenič A, Marčeta B, Fabi G. 2013. Multi-annual investigation of the spatial distributions of juvenile and adult sole (*Solea solea* L.) in the Adriatic Sea (northern Mediterranean). *Journal of Sea Research* 84: 122–132.
- Hamerlynck O, Hostens K. 1993. Growth, feeding, production, and consumption in 0-group bib (*Trisopterus luscus* L.) and whiting (*Merlangius merlangus* L.) in a shallow coastal area of the south-west Netherlands. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 50: 81–91.
- Hampel H, Cattrijsse A, Elliott M. 2005. Feeding habits of young predatory fishes in marsh creeks situated along the salinity gradient of the Schelde estuary, Belgium and The Netherlands. *Helgoland Marine Research* 59: 151–162.
- Hansson S, Rudstam LG, Kitchell JF, Hilden M, Johnson BL, Peppard PE. 1996. Predation rates by North Sea cod (*Gadus morhua*) - Predictions from models on gastric evacuation and bioenergetics. *Ices Journal of Marine Science* 53: 107–114.
- Hermend R, Salen-Picard C, Alliot E, Degiovanni C. 2008. Macrofaunal density, biomass and composition of estuarine sediments and their relationship to the river plume of the Rhone River (NW Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79: 367–376.
- Hiddink JG, Kaiser MJ. 2005. Implications of Liebig's law of the minimum for the use of ecological indicators based on abundance. *Ecography* 28: 264–271.
- Hinz H, Kroencke I, Ehrich S. 2005. The feeding strategy of dab *Limanda limanda* in the southern North Sea: linking stomach contents to prey availability in the environment. *Journal of Fish Biology* 67: 125–145.
- Ihaka R, Gentleman R. 1996. R: A Language for Data Analysis and Graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5: 299–314.
- Johnson AF, Jenkins SR, Hiddink JG, Hinz H. 2013. Linking temperate demersal fish species to habitat: scales, patterns and future directions. *Fish and Fisheries* 14: 256–280.

- Johnson AF, Valls M, Moranta J, Jenkins SR, Hiddink JG, Hinz H. 2012. Effect of prey abundance and size on the distribution of demersal fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69: 191–200.
- Juanes F, Conover DO. 1994. Piscivory and prey size selection in young-of-the-year bluefish: predator preference or size-dependent capture success? *Marine Ecology Progress Series* 114: 59–69.
- Kopp D, Le Bris H, Grimaud L, Nerot C, Brind'Amour A. 2013. Spatial analysis of the trophic interactions between two juvenile fish species and their preys along a coastal-estuarine gradient. *Journal of Sea Research* 81: 40–48.
- Kopp D, Pasquaud S, Brind'Amour A. Submitted. Spatio-temporal distribution of coastal fish assemblages according to their range of temperature and salinity tolerances. *PlosONE*.
- Kostecki C, Le Loc'h F, Roussel J-M, Desroy N, Huteau D, Riera P, Le Bris H, Le Pape O. 2010. Dynamics of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Sea Research* 64: 54–60.
- Larsen JK, Guillemette M. 2000. Influence of annual variation in food supply on abundance of wintering common eiders *Somateria mollissima*. *Marine Ecology Progress Series* 201: 301–309.
- Legendre P, Legendre L. 2012. *Numerical Ecology*. Elsevier.
- Levin PS, Stunz GW. 2005. Habitat triage for exploited fishes: Can we identify essential “Essential Fish Habitat”? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64: 70–78.
- Lezama Ochoa A, Balln M, Woillez M, Grados D, Irigoien X, Bertrand A. 2011. Spatial patterns and scale-dependent relationships between macrozooplankton and fish in the Bay of Biscay: an acoustic study. *Marine Ecology Progress Series* 439: 151–168.
- Le Bris H, Glemarec M. 1995. Macrozoobenthic communities of an oxygen under-saturated coastal ecosystem: The Bay of Vilaine (Southern Brittany). *Oceanologica Acta* 18: 573–581.
- Le Loc'h F. 2004. Structure, functioning and evolution of exploited soft sediment benthic communities of the North Bay of Biscay continental shelf. Université de Bretagne occidentale - Brest.
- Le Pape O, Baulier L, Cloarec A, Martin J, Le Loc'h F, Désaunay Y. 2007. Habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France): A quantitative description using indicators based on epibenthic fauna. *Journal of Sea Research* 57: 126–136.
- Le Pape O, Bonhommeau S. 2013. The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. *Fish and Fisheries* n/a–n/a.
- Le Pape O, Chauvet F, Desaunay Y, Guerault D. 2003. Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Journal of Sea Research* 50: 177–185.

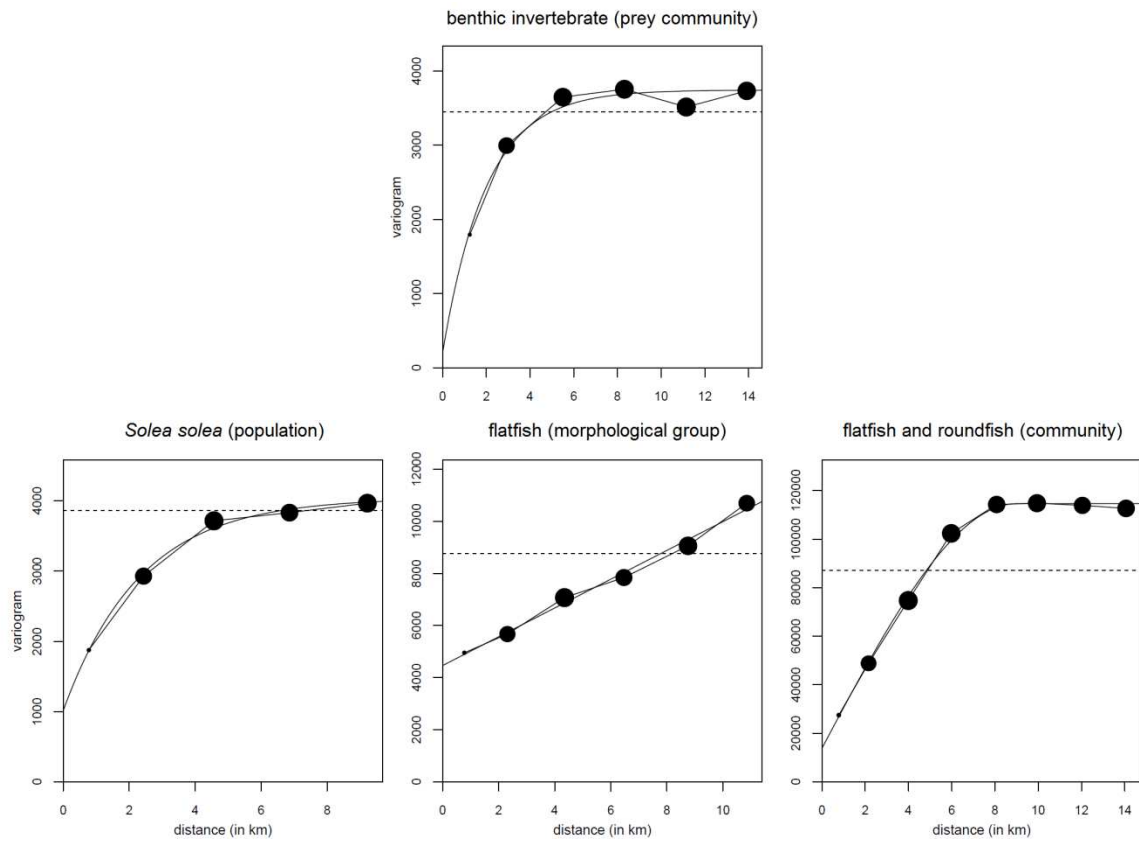
- Mahe K, Amara R, Bryckaert T, Kacher M, Brylinski JM. 2007. Ontogenetic and spatial variation in the diet of hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay and the Celtic Sea. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 64: 1210–1219.
- Marchand J. 1991. The influence of environmental conditions on settlement, distribution and growth of 0-group sole (*Solea solea* (L.)) in a macrotidal estuary (Vilaine, France). Netherlands Journal of Sea Research 27: 307–316.
- Matheron G. 1971. The theory of regionalized variable and its applications. Fontainebleau: Centre de Geostatistique.
- Morrison MA, Francis MP, Hartill BW, Parkinson DM. 2002. Diurnal and Tidal Variation in the Abundance of the Fish Fauna of a Temperate Tidal Mudflat. Estuarine, Coastal and Shelf Science 54: 793–807.
- Nash RDM, Geffen AJ. 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. Journal of Sea Research 44: 101–110.
- Nash RDM, Geffen AJ, Burrows MT, Gibson RN. 2007. Dynamics of shallow-water juvenile flatfish nursery grounds: application of the self-thinning rule. Marine Ecology Progress Series 344: 231–244.
- Nicolas D, Le Loc'h F, Desaunay Y, Hamon D, Blanchet A, Le Pape O. 2007. Relationships between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (Bay of Biscay, France) nursery ground. Estuarine Coastal and Shelf Science 73: 639–650.
- O'Sullivan S, Moriarty C, Davenport J. 2004. Analysis of the stomach contents of the European conger eel *Conger conger* in Irish waters. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 84: 823–826.
- Pasquaud S, Béguyer 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.
- Persson L-E. 1981. Were macrobenthic changes induced by thinning out of flatfish stocks in the Baltic proper? Ophelia 20: 137–152.
- Peterson CH, Summerson HC, Thomson E, Lenihan HS, Grabowski J, Manning L, Micheli F, Johnson G. 2000. Synthesis of linkages between benthic and fish communities as a key to protecting essential fish habitat. Bulletin of Marine Science 66: 759–774.
- Petitgas P. 1996. Geostatistics and their applications to fisheries survey data. Computers in Fisheries Research London: Chapman & Hall. p. 113–142.
- Piet GJ, Pfisterer AB, Rijnsdorp AD. 1998. On factors structuring the flatfish assemblage in the southern North Sea. Journal of Sea Research 40: 143–152.
- Pihl L. 1985. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. Marine Ecology Progress Series 22: 169–179.

- Planque B, Buffaz L. 2008. Quantile regression models for fish recruitment–environment relationships: four case studies. *Marine Ecology Progress Series* 357: 213–223.
- Rabaut M, Audfroid Calderón M, Van de Moortel L, van Dalssen J, Vincx M, Degraer S, Desroy N. 2013. The role of structuring benthos for juvenile flatfish. *Journal of Sea Research* 84: 70–76.
- R Core Team. 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Reichert MJM. 2003. Diet, consumption, and growth of juvenile fringed flounder (*Etropus crossotus*); a test of the “maximum growth/optimum food hypothesis” in a subtropical nursery area. *Journal of Sea Research* 50: 97–116.
- Renard D, Bez N, Desassis N, Beucher H, Ors F, Laporte F. 2014. RGeoS: The Geostatistical package. Mines ParisTech.
- Rijnsdorp AD, Van Beek FA, Flatman S, Millner RM, Riley JD, Giret M, De Clerck R. 1992. Recruitment of sole stocks, *Solea solea* (L.), in the Northeast Atlantic. *Netherlands Journal of Sea Research* 29: 173–192.
- Riley JD. 1973. Movements of 0-group plaice *Pleuronectes platessa* L. as shown by latex tagging. *Journal of Fish Biology* 5: 323–343.
- Riou P, Le Pape O, Rogers SI. 2001. Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel: application of a combined method using generalized linear models and a geographic information system. *Aquatic Living Resources* 14: 125–135.
- Rochette S. 2011. Effet des perturbations anthropiques sur la survie des juvéniles de poissons marins dans les nourriceries et conséquences sur le renouvellement des populations. Application au stock de sole commune (*Solea solea*) en Manche Est. Agrocampus Ouest.
- 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). *Journal of Sea Research* 64: 34–44.
- Rogers SI. 1992. Environmental factors affecting the distribution of sole (*Solea solea* (L.)) within a nursery area. *Netherlands Journal of Sea Research* 29: 153–161.
- Rogers SI. 1994. Population density and growth rate of juvenile sole *Solea solea* (L.). *Netherlands Journal of Sea Research* 32: 353–360.
- Rose GA, Leggett WC. 1990. The Importance of Scale to Predator-Prey Spatial Correlations: An Example of Atlantic Fishes. *Ecology* 71: 33–43.
- Ross SW. 2003. The relative value of different estuarine nursery areas in North Carolina for transient juvenile marine fishes. *Fishery Bulletin* 101: 384–404.
- Salen-Picard C, Darnaude AM, Arlhac D, Harmelin-Vivien ML. 2002. Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven river run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. *Oecologia* 133: 380–388.

- Seitz RD, Wennhage H, Bergström U, Lipcius RN, Ysebaert T. 2014. Ecological value of coastal habitats for commercially and ecologically important species. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 71: 648–665.
- Selleslagh J, Lobry J, N’Zigou AR, Bachelet G, Blanchet H, Chaalali A, Sautour B, Boët P. 2012. 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.
- Shi YB, Gunderson DR, Sullivan PJ. 1997. Growth and survival of 0(+) English sole, *Pleuronectes vetulus*, in estuaries and adjacent nearshore waters off Washington. *Fishery Bulletin* 95: 161–173.
- Smouse PE, Long JC, Sokal RR. 1986. Multiple Regression and Correlation Extensions of the Mantel Test of Matrix Correspondence. *Systematic Zoology* 35: 627–632.
- Stagioni M, Montanini S, Vallisneri M. 2011. Feeding Habits of European Hake, *Merluccius merluccius* (Actinopterygii: Gadiformes: Merlucciidae), from the Northeastern Mediterranean Sea. *Acta Ichthyologica Et Piscatoria* 41: 277–284.
- Stoner AW, Titgen RH. 2003. Biological structures and bottom type influence habitat choices made by Alaska flatfishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 292: 43–59.
- Tableau A, Le Bris H, Brind’Amour A. 2015. Available Benthic Energy Coefficient (ABEC): a generic tool to estimate the food profitability in coastal fish nurseries. *Marine Ecology Progress Series* n/a–n/a.
- Thomson JD, Weiblen G, Thomson BA, Alfaro S, Legendre P. 1996. Untangling Multiple Factors in Spatial Distributions: Lilies, Gophers, and Rocks. *Ecology* 77: 1698–1715.
- Trimoreau E, Archambault B, Brind’Amour A, Lepage M, Guitton J, Le Pape O. 2013. A quantitative estimate of the function of soft-bottom sheltered coastal areas as essential flatfish nursery habitat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 133: 193–205.
- Van der Veer HW, Bergman M. J. N., Dapper R, Witte JI. 1991. Population dynamics of an intertidal 0-group flounder *Platichthys flesus* population in the western Dutch Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* 73: 141–148.
- Van der Veer HW, Freitas V, Koot J, Witte JI, Zuur AF. 2010. Food limitation in epibenthic species in temperate intertidal systems in summer: analysis of 0-group plaice *Pleuronectes platessa*. *Marine Ecology Progress Series* 416: 215–227.
- Van der Veer HW, Geffen AJ, Witte JIJ. 2000. Exceptionally strong year classes in plaice *Pleuronectes platessa*: are they generated during the pelagic stage only, or also in the juvenile stage? *Marine Ecology Progress Series* 199: 255–262.
- Van der Veer HW, Witte JIJ. 1993. The Maximum Growth Optimal Food Condition Hypothesis - a Test for 0-Group Plaice *Pleuronectes-Platessa* in the Dutch Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* 101: 81–90.
- Van Veen J. 1933. Onderzoek naar het zandtransport von rivieren. *De Ingenieur* 48: 151–159.

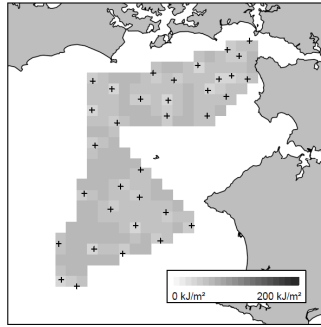
- Vinagre C, Cabral HN. 2008. Prey consumption by the juvenile soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*, in the Tagus estuary, Portugal. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 78: 45–50.
- Vinagre C, França S, Cabral HN. 2006. Diel and semi-lunar patterns in the use of an intertidal mudflat by juveniles of Senegal sole, *Solea senegalensis*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 69: 246–254.
- Vinagre C, França S, Costa MJ, Cabral HN. 2005. Niche overlap between juvenile flatfishes, *Platichthys flesus* and *Solea solea*, in a southern European estuary and adjacent coastal waters. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 114–120.
- Walsh SJ. 1996. Life history and ecology of long rough dab *Hippoglossoides platessoides* (F) in the Barents Sea. *Journal of Sea Research* 36: 285–310.
- Wuillez M, Poulard J-C, Rivoirard J, Petitgas P, Bez N. 2007. Indices for capturing spatial patterns and their evolution in time, with application to European hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 64: 537–550.
- Wouters N, Cabral HN. 2009. Are flatfish nursery grounds richer in benthic prey? *Estuarine Coastal and Shelf Science* 83: 613–620.

Appendix

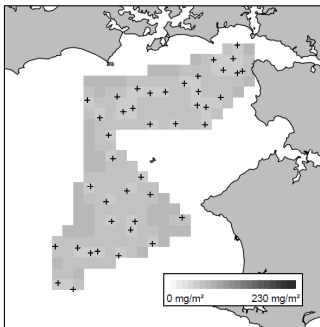


Appendix 1: Fitted experimental variograms for prey (top box) and fish predator following different levels of aggregation (respectively *Solea solea*, flatfish, flatfish and roundfish). The size of the circles is proportional to the number of data values for the corresponding distance lag.

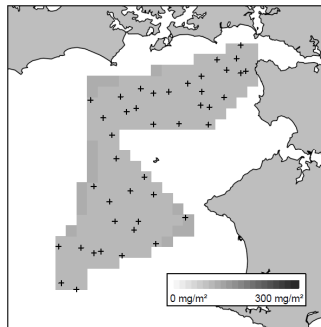
benthic invertebrate (prey community)



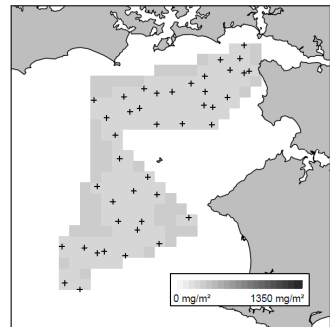
Solea solea (population)



flatfish (morphological group)



flatfish and roundfish (community)



Appendix 2: Error distribution maps of the accessible prey energy (top box) and the predator biomass following different levels of organisation (from population (*Solea solea*) to community (flatfish and roundfish)).

Chapitre 3

Le facteur trophique est-il limitant au sein des
nourriceries ? Le cas de la baie de Vilaine
traité par deux approches complémentaires

Le facteur trophique est-il limitant au sein des nourriceries ? Le cas de la baie de Vilaine traité par deux approches complémentaires

Le chapitre 2 met en évidence une distribution spatiale des juvéniles significativement structurée par les abondances de proies, du moins en 2008. Cette conclusion amène une nouvelle question concernant le processus générant cette structuration : les juvéniles de poissons se concentrent-ils sur les secteurs de fortes abondances de proies afin d'optimiser leur temps de recherche ou est-ce la nourriture qui est limitante?

Dans ce chapitre, nous tentons de répondre à cette question en testant dans un premier temps l'hypothèse d'un « facteur trophique limitant » sur une année (2008) avant d'explorer dans un second temps l'éventuelle récurrence de la conclusion émise pour l'année 2008. Ce chapitre est ainsi composé de deux sections complémentaires.

Dans la première section du chapitre, la démarche consiste à évaluer quantitativement la pression de prédation des juvéniles sur les ressources alimentaires. Cette démarche soulève 3 enjeux principaux ; i) un enjeu conceptuel : comment à partir de données ponctuelles dans le temps (des biomasses d'invertébrés et de poissons prélevées fin août) pouvons-nous reconstituer des données de production et de consommation sur une période d'un an ? ii) un enjeu concernant l'origine diverse des données requises : la démarche proposée requière d'importantes quantités de données issues de la littérature, certaines espèces sont parfois mal renseignées, l'incertitude des résultats est donc importante et nécessite d'être évaluée. iii) un enjeu d'interprétation : à partir de quel niveau de pression peut-on considérer que les ressources alimentaires sont pleinement exploitées sachant qu'elles sont aussi partagées avec d'autres prédateurs non pris en compte ici.

***Section 1 : Comparaison entre production
et consommation alimentaires des
juvéniles de poissons au sein d'une
nourricerie : la capacité d'accueil est-elle
atteinte ? ³***

³Les résultats de cette première section ont été présentés sous forme préliminaire lors du *Flatfish symposium*, Seattle (9/11/2014). Ce papier fera l'objet d'une soumission prochainement.

1. Introduction

La qualité d'une nourricerie côtière est déterminée par sa capacité à optimiser la croissance et la survie des juvéniles de poissons ; on parle alors de capacité d'accueil d'une nourricerie. Cette capacité semble être limitée car d'après Rijnsdorp et al. (1992), le nombre de recrues d'une espèce nourricerie-dépendante est *a priori* proportionnel à la superficie de ces habitats côtiers occupés au stade juvénile. La capacité d'accueil correspond donc à un *potentiel* d'accueil régit par les caractéristiques de l'écosystème étudié (Myers et al. 2001). Cette capacité est d'abord définie par des facteurs assez stables dans le temps comme la surface couverte par un type de sédiments et une gamme de bathymétrie (Rijnsdorp et al. 1992, Rochette 2011). Mais elle est aussi influencée directement par des facteurs biotiques très fluctuants que sont la nourriture et la présence de prédateurs. Certains facteurs abiotiques, également variables au cours de temps, jouent un rôle prépondérant : la température, les apports terrigènes influant sur la quantité de nutriments et la salinité. Cette capacité d'accueil est donc dynamique dans le temps (Nash et al. 2007). Ce potentiel est à différencier de l'accueil *effectif*, ou accueil *réalisé*, qui correspond aux quantités de juvéniles observés une année donnée et qui peuvent potentiellement dépendre d'autres facteurs impactant les individus plus tôt dans leur histoire de vie. L'objectif est donc de comparer l'accueil effectif de juvéniles au potentiel d'accueil pour conclure si la capacité est atteinte ou non. Cette démarche ne peut se faire que par des moyens indirects car aucun modèle n'est en mesure actuellement d'estimer cette capacité d'accueil à partir de facteurs propres à la nourricerie.

Wouters and Cabral (2009) montrent que les nourriceries côtières colonisées par les juvéniles benthodémersaux sont particulièrement riches en proies. Le facteur trophique joue donc sans doute un rôle prépondérant dans la détermination de la capacité d'accueil des nourriceries mais ce point fait toujours débat dans la communauté scientifique comme l'atteste une revue de littérature récente sur le sujet (Le Pape and Bonhommeau 2013). Ceci nous a amené à nous intéresser à la pression de prédation des juvéniles sur la nourriture disponible offerte par la communauté d'invertébrés benthiques pour ainsi pouvoir discuter de l'aspect limitant ou non du facteur trophique. Cette pression de prédation est évaluée quantitativement à travers le calcul de l'efficacité d'exploitation qui correspond à la part de la production de proies consommée par leurs prédateurs. Collie (1987) soulignait déjà le peu d'études quantifiant cette pression et mettait en cause les contraintes techniques d'évaluation de consommation et de production. A l'heure actuelle, il existe toujours peu d'études proposant des estimations précises du taux d'exploitation des invertébrés

benthiques au sein des nourriceries côtières. Or ces taux d'exploitation, aussi appelé efficacités écotrophiques, sont d'un intérêt majeur pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes, et sont d'ailleurs au cœur du développement des modèles écosystémiques (e.g. modèle de type ECOPATH, (Walters et al. 1997)).

La baie de Vilaine, grâce aux données acquises en 2008, est le cadre idéal pour développer une méthode d'évaluation de la pression de prédation par les juvéniles en comparant offre et demande alimentaire. Ceci nous amènera à discuter de l'influence du facteur trophique sur la capacité d'accueil de la nourricerie.

2. Matériels and méthodes

2.1. Données de campagne

2.1.1. Echantillonnage

Le site d'étude est la baie de Vilaine (Fig. 1). Seule la zone sur fonds meubles (vases sableuses) est échantillonnée.

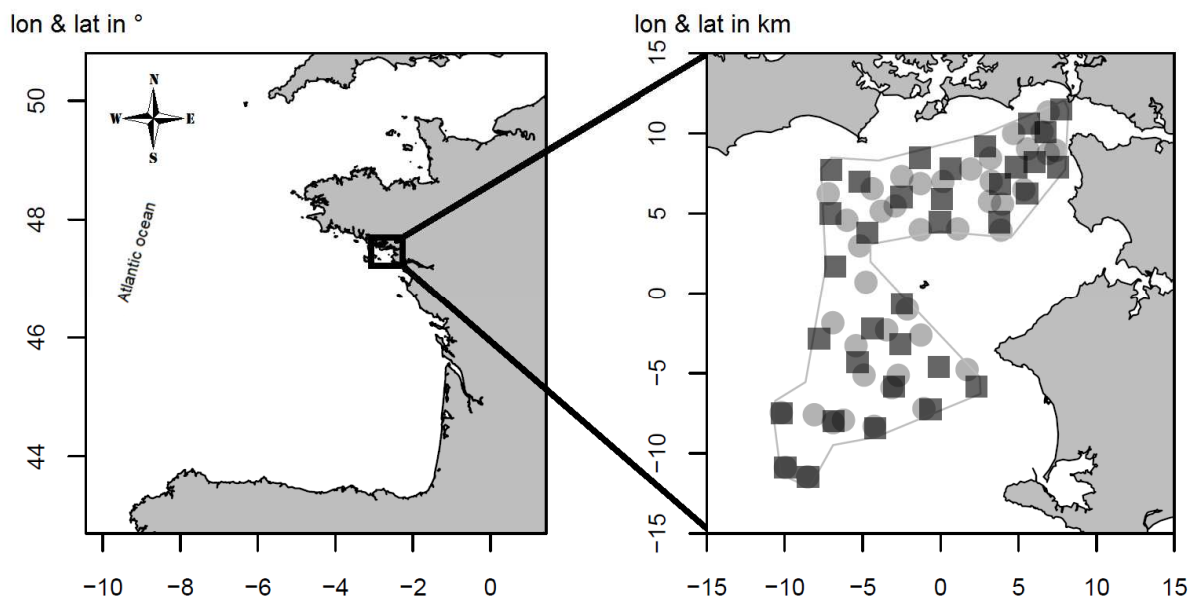


Fig. 1. a) Situation géographique de la baie de Vilaine; b) les cercles gris clairs et les carrés gris foncés correspondent respectivement aux stations d'échantillonnage de l'ichtyofaune et des invertébrés de la zone d'étude.

Deux types d'échantillonneurs sont utilisés ; un chalut à perche visant l'ichtyofaune et ayant une ouverture de 2,9m pour une hauteur de 0,5m; une benne Van Veen de 0,1m² permettant la collecte des invertébrés benthiques. La zone d'étude est restreinte à l'intersection entre le secteur échantillonné au chalut et celui échantillonné à la benne (cf. chapitre 2). Le traitement des échantillons est détaillé dans le chapitre 2 et l'année d'échantillonnage est 2008.

2.1.2. Sélection de l'ichtyofaune

Nous retenons les espèces de poissons se nourrissant entièrement ou partiellement sur les macro-invertébrés benthiques ; 3 espèces de poissons plats : *Solea solea*, *Dicologlossa cuneata* et *Pleuronectes platessa* et 5 espèces de poissons ronds *Callionymus lyra*, *Merlangius merlangus*, *Merluccius merluccius*, *Mullus surmuletus* et *Trisopterus luscus* ; l'ichtyofaune entre plus ou moins dans le régime des espèces gadiformes (*M. merlangus*, *M. merluccius*, *T. luscus*). Les espèces *Pomatochistus minutus* or *Buglossidium luteum* n'ont pas été retenues car elles se nourrissent principalement de meiofaune (Freitas et al. 2011 et observation personnel, cf. chapitre 2 pour plus de détails). L'ensemble des espèces retenues représente 75% des biomasses capturées.

2.1.3. Sélection des macro-invertébrés benthiques

Seuls les invertébrés identifiés comme proies potentielles des juvéniles sont retenues dans l'analyse (cf. Chapitre 1 pour le détail). Ils se répartissent dans 95 taxons et représentent 96% des biomasses capturées dans les prélèvements réalisés à la benne Van Veen.

2.2. Calcul de la production et de la consommation de nourriture

Le calcul de la production et de la consommation de nourriture à partir de données d'observation ponctuelles nécessite une intégration sur le temps des processus dynamiques tels que la croissance et la mortalité. Les histoires de vie des invertébrés benthiques ainsi que les connaissances que nous en avons sont très différentes de celles des espèces de poissons considérées. Ceci nous a amené à utiliser deux approches distinctes pour atteindre nos objectifs.

2.2.1. Production de nourriture (FP for Food Production)

Les composantes introduites dans cette section viennent de l'outil ABEC (Available Benthic Energy Coefficient) et sont précisément détaillées au chapitre 1 (Tableau et al. 2015).

Le calcul de la production de nourriture (Eq. 1) à partir d'un jeu de données collecté fin août nécessite deux types de données additionnels : i) la vitesse de renouvellement de la biomasse de chaque espèce d'invertébré, ceci correspond au terme de productivité (ratio de la production annuelle sur la biomasse moyenne) corrigé par un facteur prenant en compte la régénération ; la productivité, exprimée en année⁻¹, est le terme d'intégration sur le temps, il intègre les paramètres dynamiques de l'espèce considérée : croissance et mortalité ; ii) un coefficient convertissant la biomasse observée fin août en une estimation de la biomasse annuelle moyenne (cf. Tableau et al. (2015) pour le détail).

Finalement, la production de biomasse ainsi calculée est convertie en énergie. Cette opération est nécessaire car il existe une forte variabilité de l'énergie massique, appelée communément densité énergétique (e.g. Hartman and Brandt 1995), d'une espèce d'invertébré à une autre (e.g. la densité énergétique du bivalve *Corbula gibba* est de 1.0kJ/g alors qu'elle est de 5.8kJ/g pour les polychètes *Lumbrineris latreilli* (Brey 2001)).

Equation 1. FP for Food Production : la production de nourriture

$$FP = \sum_{i \in 1:I \text{ prey species}} \bar{B}_i \cdot \pi_i \cdot (1 + R_i) \cdot E_i \quad (1)$$

Avec \bar{B}_i , la biomasse moyenne annuelle de l'espèce i (en g.m²), $\pi_i \cdot (1 + R_i)$, la productivité (π_i) corrigé par un coefficient de régénération (R_i) (en année⁻¹), E_i , la densité énergétique (en kJ.g⁻¹).

Le taux de capture des invertébrés benthiques par la communauté de juvéniles de poissons varie largement d'une espèce à une autre. Ceci est partiellement dû au niveau d'accessibilité de chaque proie. Dans ce contexte, il est donc pertinent de pondérer la production énergétique d'une espèce par un coefficient d'accessibilité calibré à partir de la variabilité des taux de capture entre espèces d'invertébrés. Seules deux catégories d'accessibilité ont été trouvées significativement différentes. Le coefficient des proies facilement accessibles a été fixé à 1. La différence relative entre les taux de capture moyens des proies facilement et difficilement accessibles a permis de calibrer le second coefficient (catégorie des proies difficilement accessibles) à 0.11 (cf. Tableau et al. (2015) pour le détail).

Equation 2. AFP for Available Food Production: la production de nourriture disponible

$$AFP = \sum_{i \in 1:I \text{ prey species}} \bar{B}_i \cdot \pi_i \cdot (1 + R_i) \cdot E_i \cdot A_i = \sum_{i \in 1:I \text{ prey species}} \bar{B}_i \cdot ABEC_i \quad (2)$$

Avec A_i , le coefficient d'accessibilité pour l'espèce i , également inclus dans $ABEC_i$ (Available Benthic Energy Coefficient).

2.2.2. Production pour une unique espèce de poisson

Il est nécessaire de calculer la production de poissons afin d'en déduire leur consommation de nourriture. Contrairement aux invertébrés benthiques, la plupart des espèces de poissons observées dans les habitats côtiers de faible profondeur ne sont pas résidentes, elles passent en effet leur phase adulte dans des eaux plus profondes (e.g. Desautay et al. 1981, Dorel et al. 1991). Or les ratios de production sur biomasse de la littérature, c'est-à-dire les coefficients de productivité, ne se réfèrent qu'à des populations entières. Dans ce contexte, ces coefficients ne sont pas applicables pour évaluer la part de production réalisée durant le stade juvénile au sein des nourriceries. L'approche choisie consiste à utiliser la définition même de la production des espèces considérées : l'intégrale sur le temps du produit entre le taux de croissance instantané et du nombre de poissons au temps t . Etant donné que la part de la production réalisée effectivement sur les macro-invertébrés est restreinte à une période limitée dans l'année, en particulier pour les juvéniles de l'année (G0), la fenêtre de temps d'intégration doit être proprement délimitée.

Equation 3. P : la production de biomasse des juvéniles d'une même espèce et d'une même cohorte durant la période de croissance principale (en g)

$$P = \int_{t=t_0}^{t=T} n(t) \cdot \frac{dw}{dt} \cdot dt \quad (3)$$

Avec t_0 et T , respectivement le premier et le dernier moment de la période de croissance pendant laquelle les juvéniles se nourrissent sur les macro-invertébrés benthiques ; $n(t)$, le nombre d'individus au temps t ; $\frac{dw}{dt}$, le taux de croissance instantané.

Les données fournies dans la littérature ne sont cependant pas continues mais discrètes (le pas de temps est journalier). Nous discrétisons en conséquence la précédente équation. Le pas de temps

journalier est assez petit pour que nous puissions considérer que l'erreur associée à cette étape est négligeable.

Equation 4. P: la production de biomasse des juvéniles d'une espèce (en g)

$$P = \sum_{d=d_0}^{d=D} n_d \cdot (w_d - w_{d-1}) \quad (4)$$

Avec d_0 et D , respectivement le premier et le dernier jour de la période de croissance pendant laquelle les juvéniles se nourrissent sur les macro-invertébrés benthiques ; n_d , le nombre d'individus au jour d ; w_d et w_{d-1} , le poids individuel moyen au jour d et $d - 1$, la différence entre les deux poids correspond à la production individuelle pour le jour d . Les deux termes de l'équation précédente sont alors exprimés en fonction des données observées fin août et des taux de croissance et de mortalité journaliers.

Equation 5. n_d : nombre de poissons au jour d

$$n_d = e^{-(d-s)Z} \cdot n_s \quad (5)$$

Avec s l'indice du jour de la campagne (s for survey) ; Z , le taux de mortalité journalier de l'espèce étudiée (en jour^{-1}), donnée issue de la littérature; n_s , le nombre de poissons au jour de la campagne s .

Equation 6. w_d : poids individuel au jour d

$$w_d = a \cdot [(L_s + (d - s) \cdot G)]^b \quad (6)$$

Avec s l'indice du jour de la campagne; G , le taux de croissance journalier de l'espèce étudiée (en cm/jour), donnée issue de la littérature; L_s , la taille moyenne des poissons observés le jour s ; a et b , les paramètres de la relation taille poids de l'espèce étudiée pour la phase juvénile ; le coefficient d'allométrie b est issu de la littérature (Dorel 1986), il a été validé avec nos données, le coefficient a , propre aux juvéniles, est ajusté à partir de nos données.

Le premier jour de la période étudiée (d_0) est défini lorsque le poisson atteint la taille minimum lui permettant de se nourrir sur la macrofaune. Cette taille est définie à partir d'analyse de contenus digestifs (cf. Chapitre 2).

Equation 7. d_0 : premier jour de la période étudiée

$$d_0 = \frac{L_{d_0} - L_s}{G} + s \quad (7)$$

Avec s l'indice du jour de la campagne; G , le taux de croissance journalier de l'espèce étudiée; L_s , la longueur moyenne des poissons observés le jour s ; L_{d_0} , la taille moyenne du poisson correspondant à une transition du régime alimentaire vers les macro-invertébrés.

Le dernier jour de la période étudiée (D) est défini à la fin de la principale période de croissance, i.e. à la fin de l'automne. Par précaution, la date choisie est le 31 octobre, le taux de croissance commençant à s'atténuer à partir de novembre sous nos latitudes, e.g. pour le tacaud et le merlan (Hamerlynck and Hostens 1993) ou pour la sole (Desaunay et al. 1981).

La production d'une cohorte d'une espèce peut ainsi être exprimée en fonction de l'ensemble des paramètres définis au-dessus:

Equation 8. P : la production de biomasse (en g)

$$P = a \cdot n_s \cdot e^{s \cdot Z} \cdot \sum_{d=d_0}^D e^{-d \cdot Z} [(L_s + (d - s) \cdot G)^b - (L_s + (d - 1 - s) \cdot G)^b] \quad (8)$$

2.2.3. Consommation de nourriture par les juvéniles de poissons (*FC for Food Consumption*)

La consommation de nourriture est calculée à partir des estimations de production de biomasse (P). Cette dernière composante doit être corrigée par la capturabilité de l'engin de pêche pour obtenir une valeur absolue de production. Les macro-invertébrés représentent seulement une part du régime alimentaire des espèces gadiformes; ainsi seule la part correspondante de la production est utilisée pour calculer la consommation effective sur les macro-invertébrés. Les coefficients d'efficacité de conversion brute (gross conversion efficiency) permettent d'évaluer la consommation de nourriture directement à partir de la production de juvéniles; étant donné que ces coefficients sont relatifs à de l'énergie, la production de biomasse est convertie en production d'énergie.

Equation 9. FC for Food Consumption : consommation de nourriture de la communauté de juvéniles

$$FC = \sum_{j \in 1:J \text{ predator species}} P_j \cdot \frac{1}{q_j} \cdot DC_j \cdot E_j \cdot \frac{1}{K} \quad (9)$$

Avec P_j , la production de biomasse de l'espèce j ; q_j , la capturabilité de l'engin pour l'espèce j ; DC_j , la proportion de macro-invertébrés dans le régime de l'espèce j ; E_j , la densité énergétique de l'espèce j ; K , l'efficacité de conversion brute. L'ensemble des paramètres appliqués à la production proviennent de la littérature (Cf. Annexe).

2.3.4. Quantifier la pression de prédation grâce à l'efficacité d'exploitation (EE for Exploitation Efficiency)

Le ratio de la consommation de nourriture (FC) sur la production de nourriture (FP) (ratio de la demande sur l'offre) reflète la pression de prédation appliquée par la communauté de juvéniles sur les proies, ce ratio est appelé l'efficacité d'exploitation (EE). Ce ratio est aussi calculé avec la production de nourriture disponible (AFP).

Equation 10. EE: efficacité d'exploitation

$$EE = \frac{FC}{FP} = \frac{\sum_{j \in 1:J \text{ predator species}} P_j \cdot \frac{1}{q_j} \cdot DC_j \cdot E_j \cdot \frac{1}{K}}{\sum_{i \in 1:I \text{ prey species}} \bar{B}_i \cdot \pi_i \cdot (1 + R_i) \cdot E_i} \quad (10)$$

2.3. Données de la littérature

Les paramètres d'entrée (Table 1) proviennent en partie d'une revue de littérature (Cf. Annexe de cette section). La qualité de ces paramètres dépend de trois caractéristiques différentes; premièrement, les valeurs des paramètres varient plus ou moins entre les différentes espèces, les données d'une espèce sont donc plus ou moins extrapolables aux espèces non renseignées. Ensuite les conditions abiotiques comme la température ou la salinité influencent avec des intensités variables les différents paramètres. Enfin, certains paramètres sont tout simplement mieux documentés que d'autres.

Table 1. Paramètres utilisés pour le calcul de la consommation des juvéniles ; le signe * désigne les données propres à l'espèce, les autres sont des extrapolations en raison de l'absence de données. L_{d0} Longueur à partir de laquelle il y a alimentation sur les macro-invertébrés benthique ; G : Croissance journalière en longueur ; Z : Mortalité journalière ; q : Capturabilité ; DC : Proportion en poids des macro-invertébrés dans les régimes alimentaires E : Densité énergétique ; K : Efficacité de conversion brute, / : aucun $G1$ observé pour les espèces concernées. En grisé les paramètres sur lesquels est effectuée une analyse d'incertitude.

shape	flatfish			roundfish				
	<i>Dicologlossa cuneata</i>	<i>Solea solea</i>	<i>Pleuronectes platessa</i>	<i>Callionymus lyra</i>	<i>Merlangius merlangus</i>	<i>Merluccius merluccius</i>	<i>Mullus surmuletus</i>	<i>Trisopterus luscus</i>
L_{d0} (cm) for G0	7*	7*	7*	7*	7	7	7	7*
L_{d0} (cm) for G1	/	16.6*	/	13.2*	/	/	/	/
G (cm/day)	0.060	0.060*	0.042*	0.052*	0.079*	0.073*	0.080*	0.083*
Z (nb/day)	0.0163	0.0163	0.0163*	0.0015*	0.0076*	0.0077	0.0077	0.0077*
q (proportion)	0.31	0.18*	0.36*	0.46*	0.50*	0.50	0.50	0.50*
sd (q)	0.067	0.038	0.077	0.099	0.108	0.108	0.108	0.108
DC (proportion)	1.00*	1.00*	1.00*	1.00*	0.50*	0.20*	1.00*	0.75*
E (kJ/g)	5.59	5.79*	5.59	5.86	5.86	5.86	5.86	5.85*
sd (E)	0.59	0.32	0.59	0.56	0.56	0.56	0.56	0.49
K (proportion)	0.26	0.26	0.26	0.26	0.26	0.26	0.26	0.26
sd (K)	0.065	0.065	0.065	0.065	0.065	0.065	0.065	0.065

L_{d0} pour les G0 (en cm) :

C'est la longueur correspondant à la transition du régime alimentaire de la méiofaune vers la macrofaune. Elle est basée sur des observations de contenus stomacaux de certaines espèces décrites dans le chapitre 2. Par défaut, les longueurs observées pour ces espèces sont attribuées aux espèces non renseignées. Ces longueurs sont cohérentes avec la littérature (transition à 7 cm pour une autre espèce de gadiformes, la morue (Bastrikin et al. 2014)). Bien entendu, la transition du régime alimentaire vers la macrofaune est progressive, les espèces commencent à se nourrir partiellement sur la macrofaune à partir de tailles inférieures aux tailles retenues ; par précaution, les valeurs choisies ici permettent d'éviter une surestimation de la consommation.

L_{d0} pour les G1 (en cm) :

Cela concerne uniquement la sole et le callionyme, les individus des autres espèces étant uniquement des G0 ; les longueurs obtenues au terme de la période de croissance des G0 sont retenues comme longueur initiale des G1.

G : Croissance journalière en longueur (en cm/jour).

Les données de croissance de juvéniles de baie de Vilaine existantes sont utilisées, en cas d'absence, les données de juvéniles issues des nurseries les plus proches sont retenues. Seul le céteau n'est pas renseigné, la donnée de la sole lui est attribuée par défaut. Les taux de croissance des gadiformes sont plus importants que pour les autres espèces, il semble donc y avoir des patrons de croissance suivant les groupes de poissons. Les données de taille de poissons à la fin août publiées dans les études retenues correspondent aux tailles que nous observons en baie de Vilaine en 2008 ; les données utilisées semblent donc cohérentes.

Z : Mortalité journalière (en jour⁻¹).

Les données de mortalité des juvéniles sont moins abondantes que les données de croissance. Trois espèces sont renseignées. Les méta-analyses de Iles and Beverton (1991) et Poxton et al. (1982) sur la mortalité des juvéniles de poissons plats mettent en évidence une certaine homogénéité au sein de ce groupe bien que des mortalités élevées sont parfois observées. Afin de ne pas surévaluer les densités en début d'été, nous calculons une valeur moyenne pour la plie en excluant les valeurs extrêmes. Par ailleurs, Iles and Beverton (1991) souligne que les mortalités des poissons plats sont plus fortes que pour les ronds. Cette tendance est confirmée dans les données d'études plus récentes (Hamerlynck and Hostens 1993, Shi et al. 1997). Ainsi nous attribuons la mortalité de la plie pour la sole et le céteau, et la moyenne des mortalités du tacaud et du merlan pour le merlu et le rouget (la mortalité du callionyme étant rejetée car n'étant pas basée uniquement sur des G0). Par ailleurs, Shi et al. (1997) met en évidence une diminution de la mortalité dès la fin de la première année, or nous appliquons des taux de mortalité observés en été, ce qui implique une sous-estimation de la consommation que nous ne pouvons éviter par manque de connaissances fiables sur cette évolution.

q : Capturabilité (pas d'unité).

La capturabilité du chalut utilisé varie d'une espèce à une autre. Le chalut à perche employé est l'un des rares engins ayant fait l'objet d'une évaluation de capturabilité (4 études référencées) pour 6 espèces de poissons plats dont la sole (*S. solea*) et la plie (*P. platessa*) ainsi qu'une espèce de poisson rond (*C. lyra*). Aucune donnée précise ne concerne les espèces gadiformes et le rouget (*M. surmuletus*). La capturabilité du tacaud (*T. luscus*) et du merlan (*M. merlangus*) évaluée par Hamerlynck et Hostens (1993) à partir d'une étude de Creutsberg et al (1987) est inférieure à 50%, ce

qui les conduit à fixer leur capturabilité à 20%. Afin de ne pas surestimer la consommation de ces espèces, nous retenons la valeur plafond (50%) pour l'ensemble des gadiformes et du rouget (*M. surmuletus*), valeur cohérente avec celle de l'autre poisson rond, le callionyme (46%). Ce paramètre faisant l'objet d'une forte incertitude, il est défini sous forme d'une distribution de probabilité. Seules deux espèces ont fait l'objet de plusieurs évaluations (la plie *P. platessa* et la limande *L. limanda*). N'ayant pas d'information sur l'incertitude de la capturabilité des autres espèces, nous appliquons le coefficient de variation moyen à l'ensemble des espèces, le calcul de l'écart-type pour chaque espèce en découle directement (écart-type = coefficient de variation x espérance).

DC : Proportion en poids des macro-invertébrés dans les régimes alimentaires (pas d'unité).

Les données de contenus digestifs en baie de Vilaine associées aux données de la littérature montrent que seules les espèces gadiformes se nourrissent à la fois sur des macro-invertébrés et sur de l'ichtyofaune. D'après les données en baie de Vilaine, les tacauds semblent invertivores au moins jusqu'à une taille de 15cm. La comparaison de ces résultats avec les données de la littérature nous ont conduit à modérer le coefficient appliqué à cette espèce qui devient partiellement ichthyophage en grandissant. En raison de l'absence de données en baie de Vilaine pour le merlan et le merlu, leur coefficient est issu de la littérature traitant des juvéniles.

E : Densité énergétique (en kJ/g).

Seules les données de la littérature concernant les juvéniles de poissons sont retenues. Les données de salmonidés sont rejetées pour leur taux de lipides supérieur aux autres espèces. Les données issues d'une analyse sans le foie sont exclues également car le foie est plus riche en énergie que le muscle (ceci est expliqué par la richesse en lipide). Des données fiables sont disponibles uniquement pour les tacauds et les soles. Les moyennes des poissons plats et ronds sont attribuées aux espèces non renseignées suivant leur appartenance à l'un ou l'autre de ces groupes. Cette démarche conduit à des incertitudes importantes, c'est pourquoi elles sont prises en compte (calcul direct des écarts-types). (73 données référencées)

K : Efficacité de conversion brute (pas d'unité).

Ratio de la croissance sur la quantité de nourriture ingérée (les 2 termes sont exprimés en énergie). Ce coefficient provient essentiellement d'études aquacoles, seules les études en énergie sur juvéniles sont retenues. Les données testant l'effet de conditions de température ou de salinité aux limites de tolérance (et donc extrêmes) sont exclues. Les données sur les pélagiques sont également exclues. Il

n'y a pas de données disponibles sur les espèces étudiées et il n'y a pas non plus de différence significative entre le groupe des poissons ronds et des poissons plats. Un coefficient moyen est donc appliqué à l'ensemble des espèces. Compte tenu de la qualité de cette donnée, les incertitudes autour de ce paramètre sont également prises en compte (calcul direct d'un écart-type). Les conditions d'accès à la nourriture dans les expériences conduisant à l'évaluation de ce paramètre sont bonnes, les poissons font sans doute ainsi moins d'effort pour la recherche de nourriture que dans le milieu naturel. Ce coefficient est donc *a priori* surestimé, ce qui conduit encore une fois à évaluer une consommation minimale des juvéniles dans notre étude. (67 données référencées)

2.4. Analyse d'incertitudes

2.4.1. Incertitude des paramètres de consommation de nourriture

Les paramètres les plus incertains concernent ceux qui sont évalués à partir de données établies sur des espèces différentes de celles étudiées ici. Ces paramètres sont la capturabilité (q), la densité énergétique (E) et l'efficacité de conversion brute (K). L'évaluation de la variabilité de ces paramètres n'est pas arbitraire mais basée sur la variabilité des jeux de données disponibles.

Ces trois paramètres sont définis non pas sous forme d'une valeur unique comme les autres paramètres mais par une densité de probabilité. Les paramètres q et K étant des proportions, ils sont définis entre 0 et 1. Ces paramètres sont ainsi décrits par des lois bêtas (également définies entre 0 et 1) dont les paramètres de forme α et β sont calibrés à partir des données de moyenne (E) et de variance (V) grâce à des changements de variable :

$$\alpha = \frac{E^2 - E^3 - EV}{V} \quad (11)$$

$$\beta = \frac{(1 - E)(E - E^2 - V)}{V} \quad (12)$$

Le paramètre E est défini sous la forme de lois normales directement établies à partir des moyennes et des écart-types des données de la littérature.

2.4.2. Incertitude des paramètres de la production de nourriture issue de la communauté des macro-invertébrés benthiques

Les biomasses d'une espèce d'invertébré ayant une forte productivité (i.e. un cycle de vie court avec un renouvellement de la biomasse rapide) varient de façon plus importante au cours de l'année qu'une espèce à faible productivité. Ainsi, les observations de biomasse faites en fin août reflètent potentiellement moins bien la biomasse moyenne annuelle de cette population. Les biomasses moyennes étant à la source de l'évaluation de la production benthique, il est donc pertinent d'attribuer une incertitude plus importante aux espèces ayant une forte productivité.

Dans ce contexte, nous appliquons arbitrairement un coefficient de variation (ratio de l'écart-type sur la moyenne) aux biomasses moyennes correspondant à 10% de la productivité de l'espèce. Ainsi, le crustacé *Photis longicaudata* ayant une productivité de 5,5, le coefficient de variation associé aux biomasses moyennes sera de 55% ($5,5 \times 10\%$) alors que l'incertitude associée au polychète *Sternaspis scutata* dont la productivité atteint seulement 1,6 ne sera que de 16%.

2.4.3. Calcul de l'efficacité d'exploitation

Le calcul de l'efficacité d'exploitation se fait à l'aide de méthodes de Monte-Carlo. La consommation comme la production sont recalculées 10 000 fois grâce aux équations précédemment établies (nombre d'itérations suffisant pour obtenir la convergence). A chaque fois, un nouveau jeu de paramètres (parmi les paramètres incertains) est tiré aléatoirement dans les densités de probabilité de ces paramètres. La distribution de l'efficacité d'exploitation est établie suivant la même méthode : une valeur de consommation et de production sont tirées aléatoirement dans leur distribution respective et leur ratio est calculé, cette opération est répétée 10 000 fois.

2.5. Hypothèses sur la valeur de l'efficacité d'exploitation

Dans la baie de Vilaine, les macro-invertébrés entrent non seulement dans le régime alimentaire des juvéniles de poissons étudiés ici, mais aussi dans celui de plusieurs prédateurs qui ne sont pas pris en compte, c'est le cas des échinodermes *Asterias rubens* (Allen 1983) et *Ophiura sp.* (Jangoux and Lawrence 1982, Harris et al. 2009), du gastéropode *Philine aperta* ou des crustacés *Crangon crangon* et *Liocarcinus sp.* (Choy 1986). Dans certains cas, la consommation de ces prédateurs peut être supérieure à celle de l'ichtyofaune (Pihl et al. 2000). Des plies G1 se nourrissent également dans la

baie entre le printemps et le début d'été, mais partent dès juillet dans des secteurs plus profonds (Desaunay et al. 1981) et ne sont donc pas prises en compte ici. Les ressources alimentaires étant partagées avec d'autres prédateurs, l'efficacité d'exploitation des juvéniles considérés dans cette étude ne peut donc pas atteindre 100% de la production de nourriture.

Par ailleurs, seule la consommation sur la période estivale (été-début de l'automne) est prise en compte, or les juvéniles continuent de se nourrir durant l'hiver (Nash et al. 1992). Cependant, cette consommation hivernale reste faible (Lockwood 1984) et ne reprend qu'au printemps avec l'augmentation de la température (Costopoulos and Fonds 1989). Ainsi, 85% de la croissance de la sole est réalisée durant la période estivale dans les nurseries côtières du golfe de Gascogne (Desaunay et al. 1981). De même, dans une baie à fond meuble située en Suède, l'estimation de la consommation d'énergie par les espèces de poissons benthiques durant cette même période représente 70% de leur consommation annuelle (Evans 1984).

Finalement, le manque d'information précise sur certains paramètres nous a amené à adopter une approche de précaution, approche qui permet de ne pas surestimer la consommation (c'est donc une estimation de consommation *a minima*).

Ces trois points nous permettent de formuler deux hypothèses : 1) une faible pression de prédation des juvéniles amène à observer une efficacité d'exploitation faible, sans doute de l'ordre du pourcentage comme Vinagre and Cabral (2008) ont pu l'observer sur le Tage ; 2) une forte pression de prédation, qui en retour implique un contrôle bottom-up, est mise en évidence au contraire par une efficacité d'exploitation élevée et donc significativement supérieure au pourcentage, mais tout de même très inférieure à 100% étant donné le cadre d'étude.

3. Résultats

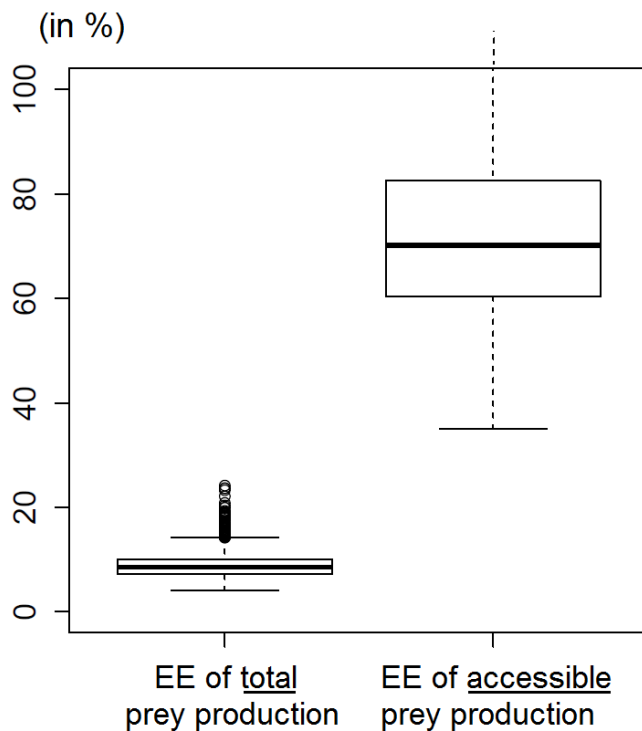


Fig. 2. Estimation de l'efficacité d'exploitation (pourcentage de la production de proies consommées) en prenant en compte ou non l'accessibilité des proies pour les juvéniles.

L'estimation moyenne de l'efficacité d'exploitation de la production d'énergie totale de proies par les juvéniles est de 9% ; l'intervalle de confiance à 95% est compris entre 6 et 15%. L'estimation moyenne de l'efficacité d'exploitation de la production d'énergie accessible aux juvéniles est de 71% ; l'incertitude autour de cette estimation est plus importante, l'intervalle de confiance est compris entre 47 et 120% (Fig. 2).

Les estimations moyennes d'efficacité d'exploitation sont comprises entre 0 et 1. L'estimation de la consommation est donc inférieure à celle de la production comme nous pouvions nous y attendre. Bien que les valeurs des paramètres soient en partie issues d'études réalisées dans des milieux divers, ce résultat souligne que leur utilisation dans notre cas d'étude ne conduit pas à des estimations aberrantes, et justifie en partie la démarche proposée.

4. Discussion

A notre connaissance, ce travail constitue la première étude au sein d'une nourricerie évaluant un taux d'exploitation trophique par des juvéniles de poissons qui prend en compte le niveau d'accessibilité des proies. C'est aussi une des premières études réalisées à cette échelle qui tente d'évaluer la consommation de plusieurs prédateurs sur une même ressource au sein d'une nourricerie côtière de juvéniles de poissons.

4.1. Une consommation alimentaire délibérément estimée a minima

Une approche de précaution a été adoptée tout au long de cette étude pour plusieurs raisons. Peu de connaissances sont disponibles durant la période hivernale (Hurst 2007), seule la période de forte croissance des juvéniles a été considérée. De plus, cette période a été délimitée également avec précaution, la taille minimale étant une estimation haute (L_{d0}), et la fin de la période de croissance maximale est relativement prudente (D). Ensuite, le manque de connaissance concernant la capturabilité du chalut pour les espèces gadiformes nous a amené à utiliser une estimation haute de ce paramètre. Enfin, les estimations des coefficients de conversion brute sont sans doute supérieures à celles qui doivent exister en milieu naturel du fait des conditions expérimentales en laboratoire. Cette approche a donc conduit à proposer une évaluation a minima de la consommation des juvéniles. Il est donc probable que les taux d'exploitation soient supérieurs à ceux présentés dans les résultats.

4.2. Fiabilité des paramètres et conséquences sur les résultats

D'une année à l'autre, des différences de taille sont observées sur les juvéniles en Septembre ; cette constatation est récurrente (Marchand 1991, Fox et al. 2014). Ces différences semblent essentiellement être dues à des événements intervenant dans des stades antérieurs (œuf, larve, métamorphose, implantation) et non pas à des variations de croissance au stade juvénile (Marchand 1991, Fox et al. 2014). Le paramètre de croissance peut ainsi être considéré comme relativement stable durant l'été (Marchand 1991), la période qui nous intéresse ici.

L'absence de variation du taux de croissance durant l'été quelle que soit la disponibilité en nourriture semble essentiellement dû à un phénomène de mortalité taille-sélective ; les individus les plus petits étant plus susceptibles de mourir, la croissance apparente est maximale (Sogard 1997, Le Pape and Bonhommeau 2013). La mortalité des juvéniles est ainsi suspectée d'être plus variable d'une année à l'autre en particulier dans le scénario où la capacité d'accueil est atteinte. Des phénomènes densité-dépendance au sein des nourriceries sont suspectés d'être en cause (Nash and Geffen 2000, Le Pape and Bonhommeau 2013). Dans ce contexte, il serait pertinent d'approfondir l'étude de sensibilité en définissant les taux de mortalité sous forme de densités de probabilité structurées avec de la covariance ; en effet, une année défavorable impliquant une forte mortalité des juvéniles d'une espèce a de fortes chances d'avoir le même effet sur une autre espèce.

L'incertitude autour des résultats rappelle celle des paramètres collectés dans la littérature et pointe les manques de connaissance que nous avons sur les espèces étudiées qui sont pourtant bien identifiées car majoritairement exploitées. Le développement récent de la modélisation DEB (Dynamic Energy Budget) (Kooijman 2009) participe à l'amélioration des connaissances du fonctionnement physiologique des poissons et notamment de la capacité de ces « machines thermodynamiques » à convertir de l'énergie ingérée en croissance suivant différentes conditions environnementales, e.g. température ou disponibilité alimentaire (e.g. Enders et al. 2006, van der Veer et al. 2010, Teal et al. 2012). Pour des contraintes de temps, il n'était toutefois pas envisageable de se lancer dans cette direction dans la présente thèse. Ce type d'approche est très prometteuse et permettrait certainement une amélioration de l'évaluation des taux d'exploitation et donc de la compréhension des écosystèmes.

4.3. Comparaison avec des études similaires

Peu d'études évaluant précisément des taux d'exploitation de la macrofaune benthique existent. Parmi celles qui traitent de cette question, la majorité se concentre uniquement sur la consommation d'un ou deux prédateurs. Collie (1987) étudie la consommation d'invertébrés benthiques par une population adulte de poisson plat *Limanda ferruginea* situé sur le Banc Georges, à l'est des Etats-Unis. L'estimation maximale du taux exploitation est de 16% (calculée à partir des données publiées), l'auteur en conclut qu'il y a probablement une régulation des proies par la limande, mais souligne que l'ensemble des prédateurs doit être pris en compte pour conclure précisément. Vinagre and Cabral (2008) font une étude de la consommation de deux prédateurs

principaux dans l'estuaire du Tage, situé au Portugal : des juvéniles de *Solea solea* et de *Solea senegalensis*. Leur consommation durant l'été représente moins de 1% de la production de nourriture. Cette faible efficacité d'exploitation reflète *a priori* une absence d'effet de la disponibilité alimentaire sur les juvéniles. A l'instar de Collie (1987), les auteurs modèrent cette conclusion par l'absence d'information sur l'impact des autres prédateurs sur la production des proies et ajoutent que le niveau d'accessibilité des proies est une composante centrale pour interpréter l'efficacité d'exploitation, chose que nous avons essayé de faire dans cette étude.

D'autres études ont pour intérêt d'étudier la consommation de l'ensemble des prédateurs se nourrissant sur la macrofaune benthique (poissons et invertébrés) (Evans 1984, Pihl 1985). Ce sont des études à petite échelle, dans des eaux sans marnage de faible profondeur ($< 1\text{m}$) qui ont été réalisées dans des fjords du Nord de l'Europe. L'estimation du taux d'exploitation des proies par la communauté de prédateurs dépasse 60% dans l'étude de Pihl (1985). L'estimation du taux d'exploitation dans l'étude d'Evans (1984) se situe entre 17 et 27%, voire entre 24 et 34% suite à une estimation plus large. Mais il existe une forte disparité d'un groupe de proies à l'autre : ce taux atteint 64% pour les crustacés majoritairement accessibles alors qu'il est seulement de 4% pour les polychètes moins accessibles. La différence entre ces deux groupes correspond à l'ordre de grandeur différenciant les catégories d'accessibilité établie au chapitre 1 de la thèse (Tableau et al. 2015) (i.e. un rapport de grandeur d'environ 10).

Aucune étude de sensibilité sur les paramètres utilisés dans l'évaluation des efficacités d'exploitation n'est faite dans ces études, seuls des scénarios sont parfois testés. Un des éléments d'explication est que l'incertitude autour des paramètres est souvent inconnue, en particulier en ce qui concerne la capturabilité des engins de pêche rarement testée (Evans 1984, Collie 1987, van der Veer and Bergman 1987, Hamerlynck and Hostens 1993, Reichert 2003, Nash et al. 2007, Vinagre and Cabral 2008).

Notre approche se situe entre les deux types d'étude précédemment décrits car nous étudions la consommation d'une partie conséquente des prédateurs (l'ensemble des juvéniles de poissons) sans pour autant évaluer la consommation de l'ensemble de la communauté de prédateurs (les invertébrés carnivores n'ont pas été étudiés). Nos résultats associés à l'ensemble de ces éléments tendent à montrer que l'impact de la prédation sur les macro-invertébrés benthiques de la baie de Vilaine est non négligeable en 2008. Lorsque le niveau d'accessibilité est pris en compte, le taux d'exploitation des proies est élevé : au moins 47%. Or si le facteur trophique impacte les abondances

de juvéniles, il est fortement possible que ce ne soit le cas que sur une petite période dans l'année comme l'observe van der Veer et al. (2010) pour la plie ; l'efficacité d'exploitation observable dans ce contexte serait donc inférieure à 100%. De plus, une exploitation des proies atteignant pratiquement 100% de la production est dans tous les cas improbable car cela conduirait probablement à un effondrement des populations d'invertébrés et donc de l'équilibre de l'écosystème. Les deux estimations d'efficacité d'exploitations présentées dans notre étude laissent donc penser que les ressources en nourriture sont pleinement exploitées. Une des conséquences est que le facteur trophique serait limitant et impacterait significativement les densités de juvéniles. La capacité d'accueil de cette nourricerie semble donc atteinte en 2008.

Peu d'études statuent sur la saturation d'occupation des nourriceries même si beaucoup d'études en font l'hypothèse. Dans ce cadre, la dynamique d'accueil de deux nourriceries côtières (en baie de Port Erin, Ile de Man, mer d'Irlande et baie de Admucknish, Firth of Lorne, côte ouest de l'Ecosse) a été étudiée par Nash et al. (2007). A partir de la règle d'auto-éclaircie (selfthinnig rule, Begon et al 1986), la saturation d'accueil a été établie une année sur le suivi pluriannuel de chaque nourricerie (respectivement 5 et 7 années), ce qui n'est pas forcément étonnant car une seule espèce de prédateur, la plie, est prise en compte (Nash et al. 2007).

La conclusion proposée dans notre étude doit cependant être modérée. En effet, l'accessibilité de chaque espèce de proie est différente, or seules deux catégories d'accessibilité pour l'ensemble des espèces ont pu être établies. L'impact de cette approximation serait énorme si nous travaillions à l'échelle d'une espèce de macro-invertébré. Le calcul de production à l'échelle de la communauté de proies amortit cet impact, mais les résultats restent à appréhender avec précaution malgré les efforts réalisés en termes d'analyse d'incertitude. De plus, le niveau d'accessibilité d'une proie évolue au cours du temps en fonction de son activité mais aussi de l'évolution de sa capacité à s'enfourir par exemple, or les coefficients utilisés ici ont été calibrés uniquement à partir de données collectées fin août. La mobilité des prédateurs permet de faire l'hypothèse que les ressources alimentaires présentes en dehors de la zone étudiée sont probablement exploitées, or certains secteurs comme les marges intertidales sont très productives. La méthode employée sous-estime donc probablement les quantités de nourriture exploitées et doit compenser en partie la sous-estimation de la consommation évoquée précédemment, mais ce sont aussi des sources d'incertitudes supplémentaires.

Conclusion

La nourriture disponible semble pleinement exploitée en 2008, la capacité d'accueil de la nourricerie de la baie de Vilaine semble donc atteinte. Cependant, la fiabilité des paramètres issus d'extrapolation utilisés dans cette étude ne permet pas d'obtenir une évaluation précise de la pression de prédation des juvéniles sur les invertébrés. Une réserve sur les conclusions proposées est donc de mise. Des investigations sur les variations interannuelles des proies et des prédateurs sont nécessaires pour confirmer ou infirmer l'hypothèse avancée dans cette étude et conclure sur la récurrence du phénomène.

Références

- Adron JW, Blair A, Cowey CB, Shanks AM. 1976. Effects of dietary energy level and dietary energy source on growth, feed conversion and body composition of turbot (*Scophthalmus maximus* L.). *Aquaculture* 7: 125–132.
- Allen PL. 1983. Feeding behaviour of *Asterias rubens* (L.) on soft bottom bivalves: A study in selective predation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 70: 79–90.
- Alonso-Fernández A. 2011. Bioenergetics approach to fish reproductive potential: case of *Trisopterus luscus* (Teleostei) on the Galician Shelf (NW Iberian Peninsula). Universidade de Vigo.
- Amara R, Laffargue P, Dewarumez JM, Maryniak C, Lagardère F, Luzac C. 2001. Feeding ecology and growth of O-group flatfish (sole, dab and plaice) on a nursery ground (Southern Bight of the North Sea). *Journal of Fish Biology* 58: 788–803.
- Andersen NG, Riis-Vestergaard J. 2003. The effects of food consumption rate, body size and temperature on net food conversion efficiency in saithe and whiting. *Journal of Fish Biology* 62: 395–412.
- Bastrikin DK, Gallego A, Millar CP, Priede IG, Jones EG. 2014. Settlement length and temporal settlement patterns of juvenile cod (*Gadus morhua*), haddock (*Melanogrammus aeglefinus*), and whiting (*Merlangius merlangus*) in a northern North Sea coastal nursery area. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 71: 2101–2113.
- Borges P, Oliveira B, Casal S, Dias J, Conceição L, Valente LMP. 2009. Dietary lipid level affects growth performance and nutrient utilisation of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) juveniles. *British Journal of Nutrition* 102: 1007–1014.
- Brey T. 2001. Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook. Version 01.2. <http://www.thomas-brey.de/science/>
- Bromley PJ. 1980. The effect of dietary water content and feeding rate on the growth and food conversion efficiency of turbot (*Scophthalmus maximus* L.). *Aquaculture* 20: 91–99.
- Choy SC. 1986. Natural diet and feeding habits of the crabs *Liocarcinus puber* and *L. holsatus* (Decapoda, Brachyura, Portunidae). *Marine Ecology Progress Series* 31: 87–99.
- Collie JS. 1987. Food-Consumption by Yellowtail Flounder in Relation to Production of Its Benthic Prey. *Marine Ecology Progress Series* 36: 205–213.
- Costopoulos CG, Fonds M. 1989. Proximate body composition and energy content of plaice (*Pleuronectes platessa*) in relation to the condition factor. *Netherlands Journal of Sea Research* 24: 45–55.
- Creutzberg F, Duineveld GCA, Noort GJ van. 1987. The effect of different numbers of tickler chains on beam-trawl catches. *Journal du Conseil* 43: 159–168.

- Desaunay Y, Perddou JB, Beillois P. 1981. Etude des nurseries de poissons du littoral de la Loire-Atlantique. *Science et Pêche* 319: 1–23.
- Desmarchelier M. 1986. Contribution à l'étude de la biologie des populations de Tacauds *Trisopterus luscus* (L. 1758) en Manche orientale et dans le sud de la Mer du Nord. Université des sciences et techniques de Lille.
- Dias J, Rueda-Jasso R, Panserat S, Conceição LEC da, Gomes EF, Dinis MT. 2004. Effect of dietary carbohydrate-to-lipid ratios on growth, lipid deposition and metabolic hepatic enzymes in juvenile Senegalese sole (*Solea senegalensis*, Kaup). *Aquaculture Research* 35: 1122–1130.
- Dorel D. 1986. Poissons de l'Atlantique Nord-Est : Relations Taille-Poids. Ifremer.
- Dorel D, Koutsikopoulos C, Desaunay Y, Marchand J. 1991. Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* (L.)) in the nursery ground of the bay of Vilaine (Northern bay of Biscay). *Netherlands Journal of Sea Research* 27: 297–306.
- Edwards RRC, Finlayson DM, Steele JH. 1972. An experimental study of the oxygen consumption, growth, and metabolism of the COD (*Gadus Morhua* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 8: 299–309.
- Edwards R, Steele JH. 1968. The ecology of 0-group plaice and common dabs at Loch Ewe I. Population and food. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 2: 215–238.
- Elliott JM, Hurley MA. 2000. Optimum energy intake and gross efficiency of energy conversion for brown trout, *Salmo trutta*, feeding on invertebrates or fish. *Freshwater Biology* 44: 605–615.
- Enders EC, Boisclair D, Boily P, Magnan P. 2006. Effect of body mass and water temperature on the standard metabolic rate of juvenile yellow perch, *Perca flavescens* (Mitchill). *Environmental Biology of Fishes* 76: 399–407.
- Evans S. 1984. Energy budgets and predation impact of dominant epibenthic carnivores on a shallow soft bottom community at the Swedish west coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 18: 651–672.
- Fonds M, Cronie R, Vethaak AD, Van Der Puyl P. 1992. Metabolism, food consumption and growth of plaice (*Pleuronectes platessa*) and flounder (*Platichthys flesus*) in relation to fish size and temperature. *Netherlands Journal of Sea Research* 29: 127–143.
- Fox CJ, Targett TE, Ciotti BJ, de Kroon K, Hortsmeyer L, Burrows MT. 2014. Size variation of 0-group plaice: Are earlier influences on growth potential a contributing factor? *Journal of Sea Research* 88: 59–66.
- França S, Vinagre C, Costa MJ, Cabral HN. 2004. Use of the coastal areas adjacent to the Douro estuary as a nursery area for pouting, *Trisopterus luscus* Linnaeus, 1758. *Journal of Applied Ichthyology* 20: 99–104.
- Gatta PP, Parma L, Guarniero I, Mandrioli L, Sirri R, Fontanillas R, Bonaldo A. 2011. Growth, feed utilization and liver histology of juvenile common sole (*Solea solea* L.) fed isoenergetic diets with increasing protein levels. *Aquaculture Research* 42: 313–321.

- Hamerlynck O, Hostens K. 1993. Growth, feeding, production, and consumption in 0-group bib (*Trisopterus luscus* L.) and whiting (*Merlangius merlangus* L.) in a shallow coastal area of the south-west Netherlands. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 50: 81–91.
- Harris JL, Maclsaac K, Gilkinson KD, Kenchington EL. 2009. Feeding biology of *Ophiura sarsii* Lütken, 1855 on Banquereau bank and the effects of fishing. Marine Biology 156: 1891–1902.
- Hartman KJ, Brandt SB. 1995. Estimating Energy Density of Fish. Transactions of the American Fisheries Society 124: 347–355.
- Hidalgo F, Alliot E, Thebault H. 1987. Influence of water temperature on food intake, food efficiency and gross composition of juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax*. Aquaculture 64: 199–207.
- Holdway DA, Beamish FWH. 1984. Specific growth rate and proximate body composition of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 81: 147–170.
- Hurst TP. 2007. Causes and consequences of winter mortality in fishes. Journal of Fish Biology 71: 315–345.
- Iles TC, Beverton RJH. 1991. Mortality rates of 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.), dab (*Limanda limanda* L.) and turbot (*Scophthalmus maximus* L.) in European waters: I. Statistical analysis of the data and estimation of parameters. Netherlands Journal of Sea Research 27: 217–235.
- Imsland AK, Foss A, Gunnarsson S, Berntssen MHG, FitzGerald R, Bonga SW, Ham E v, Nævdal G, Stefansson SO. 2001. The interaction of temperature and salinity on growth and food conversion in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). Aquaculture 198: 353–367.
- Imsland AK, Jonassen TM, Stefansson SO, Kadowaki S, Berntssen MHG. 2000. Intraspecific Differences in Physiological Efficiency of Juvenile Atlantic Halibut *Hippoglossus hippoglossus* L. Journal of the World Aquaculture Society 31: 285–296.
- Jangoux M, Lawrence JM. 1982. Echinoderm Nutrition. CRC Press.
- Kacher M, Amara R. 2005. Distribution and growth of 0-group European hake in the Bay of Biscay and Celtic Sea: a spatial and inter-annual analyses. Fisheries Research 71: 373–378.
- Kikuchi K, Ueda A, S H, Takeda S. 2002. Effect of Dietary Inclusion of Blue Mussel Extract on Growth and Body Composition of Japanese Flounder *Paralichthys olivaceus*. Journal of the World Aquaculture Society 33: 41–47.
- Kooijman SALM. 2009. Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organisation. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kuipers B. 1975. On the efficiency of a two-metre beam trawl for juvenile plaice (*Pleuronectes Platessa*). Netherlands Journal of Sea Research 9: 69–85.
- Lee S-M, Lee JH, Kim K-D. 2003. Effect of dietary essential fatty acids on growth, body composition and blood chemistry of juvenile starry flounder (*Platichthys stellatus*). Aquaculture 225: 269–281.

- Le Loc'h F. 2004. Structure, functioning and evolution of exploited soft sediment benthic communities of the North Bay of Biscay continental shelf. Université de Bretagne occidentale - Brest.
- Le Pape O, Bonhommeau S. 2013. The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. *Fish and Fisheries* n/a–n/a.
- Lockwood SJ. 1984. The daily food intake of 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) under natural conditions: changes with size and season. *Journal du Conseil* 41: 181–193.
- Mahe K, Amara R, Bryckaert T, Kacher M, Brylinski JM. 2007. Ontogenetic and spatial variation in the diet of hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay and the Celtic Sea. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 64: 1210–1219.
- Malloy KD, Targett TE. 1991. Feeding, growth and survival of juvenile summer flounder (*Paralichthys dentatus*): experimental analysis of the effects of temperature and salinity. 3: 213–223.
- Marchand J. 1991. The influence of environmental conditions on settlement, distribution and growth of 0-group sole (*Solea solea* (L.)) in a macrotidal estuary (Vilaine, France). *Netherlands Journal of Sea Research* 27: 307–316.
- Mateo I. 2007. A bioenergetics based comparison of growth conversion efficiency of Atlantic cod on Georges Bank and in the Gulf of Maine. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*.
- Merayo CR. 1996. Seasonal changes in the biochemical composition of the muscle and liver of bib *Trisopterus luscus* L. Pisces, Gadidae from the Cantabrian Sea (N Spain). *Scientia Marina* 4: 489–495.
- Myers RA, MacKenzie BR, Bowen KG, Barrowman NJ. 2001. What is the carrying capacity for fish in the ocean? A meta-analysis of population dynamics of North Atlantic cod. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 1464–1476.
- Nash RDM, Geffen AJ. 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. *Journal of Sea Research* 44: 101–110.
- Nash RDM, Geffen AJ, Burrows MT, Gibson RN. 2007. Dynamics of shallow-water juvenile flatfish nursery grounds: application of the self-thinning rule. *Marine Ecology Progress Series* 344: 231–244.
- Nash RDM, Geffen AJ, Hughes G. 1992. Winter growth of juvenile plaice on the Port Erin Bay (Isle of Man) nursery ground. *Journal of Fish Biology* 41: 209–215.
- N'Da K, Deniel C. 2005. Croissance des juvéniles du rouget de roche (*Mullus surmuletus*) dans le nord du golfe de Gascogne. *Cybiurn* 29: 175–178.
- Pandian TJ. 1970. Intake and conversion of food in the fish *Limanda limanda* exposed to different temperatures. *Marine Biology* 5: 1–17.
- Peck MA, Buckley L, Caldarone E, Bengtson D. 2003. Effects of Food Consumption and Temperature on Growth Rate and Biochemical-Based Indicators of Growth in Early Juvenile Atlantic Cod

Gadus Morhua and Haddock *Melanogrammus Aeglefinus*. Fisheries, Animal and Veterinary Sciences Faculty Publications.

- Pihl L. 1985. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Marine Ecology Progress Series* 22: 169–179.
- Pihl L, Modin J, Wennhage H. 2000. Spatial distribution patterns of newly settled plaice (*Pleuronectes platessa* L.) along the Swedish Skagerrak archipelago. *Journal of Sea Research* 44: 65–80.
- Poxton MG, Eleftheriou A, McIntyre AD. 1982. The population dynamics of O-group flatfish on nursery grounds in the Clyde Sea Area. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 14: 265–282.
- Reichert MJM. 2003. Diet, consumption, and growth of juvenile fringed flounder (*Etropus crossotus*); a test of the “maximum growth/optimum food hypothesis” in a subtropical nursery area. *Journal of Sea Research* 50: 97–116.
- Reiss H, Kröncke I, Ehrich S. 2006. Estimating the catching efficiency of a 2-m beam trawl for sampling epifauna by removal experiments. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 63: 1453–1464.
- Reubens JT, Degraer S, Vincx M. 2011. Aggregation and feeding behaviour of pouting (*Trisopterus luscus*) at wind turbines in the Belgian part of the North Sea. *Fisheries Research* 108: 223–227.
- Rijnsdorp AD, Van Beek FA, Flatman S, Millner RM, Riley JD, Giret M, De Clerck R. 1992. Recruitment of sole stocks, *Solea solea* (L.), in the Northeast Atlantic. *Netherlands Journal of Sea Research* 29: 173–192.
- Rochette S. 2011. Effet des perturbations anthropiques sur la survie des juvéniles de poissons marins dans les nourriceries et conséquences sur le renouvellement des populations. Application au stock de sole commune (*Solea solea*) en Manche Est. *Agrocampus Ouest*.
- Rogers SI. 1994. Population density and growth rate of juvenile sole *Solea solea* (L.). *Netherlands Journal of Sea Research* 32: 353–360.
- Rogers SI, Lockwood SJ. 1989. Observations on the capture efficiency of a two-metre beam trawl for juvenile flatfish. *Netherlands Journal of Sea Research* 23: 347–352.
- Shaw M, Diekmann R, Van DerKooij J, Milligan S, Bromley P, Righton D. 2008. Assessment of the diets of cod *Gadus morhua* and whiting *Merlangius merlangus* juveniles in a frontal region close to the Norwegian Trench: co-existence or competition? *Journal of Fish Biology* 73: 1612–1634.
- Shi YB, Gunderson DR, Sullivan PJ. 1997. Growth and survival of 0(+) English sole, *Pleuronectes vetulus*, in estuaries and adjacent nearshore waters off Washington. *Fishery Bulletin* 95: 161–173.
- Sogard SM. 1997. Size-Selective Mortality in the Juvenile Stage of Teleost Fishes: A Review. *Bulletin of Marine Science* 60: 1129–1157.

- Stagioni M, Montanini S, Vallisneri M. 2011. Feeding Habits of European Hake, *Merluccius merluccius* (Actinopterygii: Gadiformes: Merlucciidae), from the Northeastern Mediterranean Sea. *Acta Ichthyologica Et Piscatoria* 41: 277–284.
- Tableau A, Le Bris H, Brind'Amour A. 2015. Available Benthic Energy Coefficient (ABEC): a generic tool to estimate the food profitability in coastal fish nurseries. *Marine Ecology Progress Series* n/a–n/a.
- Teal LR, van Hal R, van Kooten T, Ruardij P, Rijnsdorp AD. 2012. Bio-energetics underpins the spatial response of North Sea plaice (*Pleuronectes platessa* L.) and sole (*Solea solea* L.) to climate change. *Global Change Biology* 18: 3291–3305.
- Van der Veer HW, Bergman MJN. 1987. Predation by crustaceans on a newly settled 0-group plaice *Pleuronectes platessa* population in the western Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* 35: 203–215.
- Van der Veer HW, Creutzberg F, Dapper R, Duineveld GCA, Fonds M, Kuipers BR, Van Noort GJ, Witte JIJ. 1990. On the ecology of the dragonet *Callionymus lyra* L. in the southern North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 26: 139–150.
- Van der Veer HW, Freitas V, Koot J, Witte JI, Zuur AF. 2010. Food limitation in epibenthic species in temperate intertidal systems in summer: analysis of 0-group plaice *Pleuronectes platessa*. *Marine Ecology Progress Series* 416: 215–227.
- Van Ham EH, Berntssen MHG, Imsland AK, Parpoura AC, Wendelaar Bonga SE, Stefansson SO. 2003. The influence of temperature and ration on growth, feed conversion, body composition and nutrient retention of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture* 217: 547–558.
- Vinagre C, Cabral HN. 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.
- Walters C, Christensen V, Pauly D. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7: 139–172.
- Wouters N, Cabral HN. 2009. Are flatfish nursery grounds richer in benthic prey? *Estuarine Coastal and Shelf Science* 83: 613–620.
- Zanuy S, Carrillo M. 1985. Annual cycles of growth, feeding rate, gross conversion efficiency and hematocrit levels of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) adapted to two different osmotic media. *Aquaculture* 44: 11–25.

Annexe

1. Littérature utilisée pour le calcul des différents paramètres

1.1. Coefficient de conversion brut ; 67 données issues de 15 publications retenues :

(Pandian 1970, Edwards et al. 1972, Bromley 1980, Holdway and Beamish 1984, Zanuy and Carrillo 1985, Hidalgo et al. 1987, Malloy and Targett 1991, Fonds et al. 1992, Hamerlynck and Hostens 1993, Elliott and Hurley 2000, Imsland et al. 2000, Andersen and Riis-Vestergaard 2003, Peck et al. 2003, Mateo 2007)

1.2. Densité énergétique ; 73 données issues des 13 publications retenues :

(Adron et al. 1976, Holdway and Beamish 1984, Hidalgo et al. 1987, Costopoulos and Fonds 1989, Merayo 1996, Imsland et al. 2000, 2001, Kikuchi et al. 2002, Lee et al. 2003, Van Ham et al. 2003, Dias et al. 2004, Borges et al. 2009, Alonso-Fernández 2011, Gatta et al. 2011)

1.3. Capturabilité ; 13 données compilées à partir des 6 publications retenues :

(Edwards and Steele 1968, Kuipers 1975, Creutzberg et al. 1987, Rogers and Lockwood 1989, Hamerlynck and Hostens 1993, Reiss et al. 2006)

1.4. Mortalité et croissance ; 11 données compilées à partir des 8 publications retenues :

(Van Der Veer et al. 1990, Iles and Beverton 1991, Marchand 1991, Hamerlynck and Hostens 1993, Rogers 1994, Amara et al. 2001, Kacher and Amara 2005, N'Da and Deniel 2005)

1.5. Proportions des invertébrés dans le régime alimentaire ; 3 données compilées à partir d'observations de contenus digestifs en baie de Vilaine et des 8 publications retenues :

(Desmarchelier 1986, Hamerlynck and Hostens 1993, França et al. 2004, Le Loc'h 2004, Mahe et al. 2007, Shaw et al. 2008, Reubens et al. 2011, Stagoni et al. 2011)

Section 2 : Variations interannuelles des quantités d'invertébrés benthiques au sein d'une nourricerie côtière : quel impact sur les juvéniles de poisson ?

Dans la première section du chapitre, nous avons vu que la pression de prédation exercée par les juvéniles sur la nourriture offerte par les macro-invertébrés benthiques est non négligeable, voire très conséquente si nous considérons le niveau d'accessibilité des proies par les juvéniles. Ces résultats laissent penser que la capacité d'accueil de la baie de Vilaine est atteinte en 2008. La corrélation spatiale entre prédateurs et proies observée dans le chapitre précédent (Chapitre 2) semblerait donc due à un manque de nourriture.

Cependant, le fait que la capacité d'accueil de la nourricerie soit atteinte n'est pas complètement établi en raison des incertitudes autour des résultats. De plus, cette conclusion ne concerne qu'une seule année, mais ne permet pas de discuter de la récurrence de ce processus dans le temps.

L'idéal serait de réitérer l'analyse précédente sur plusieurs années afin de voir si cette pression de prédation fluctue, et auquel cas le manque de nourriture est exceptionnel, ou si elle atteint régulièrement un maximum. Cependant, l'absence de prélèvements sur plusieurs années de la communauté d'invertébrés à la benne Van Veen ne nous permet pas de réaliser ce travail. Mais il est à noter que les suivis annuels sur la baie de Vilaine à l'aide du chalut à perche ne permettent de collecter qu'une partie de la macrofaune benthique servant de proies aux poissons (Brind'Amour et al. 2009, 2014).

Dans cette seconde section du chapitre 3, l'utilisation de données de biomasses d'invertébrés prélevés au chalut peut nous permettre d'observer des caractéristiques de la relation interannuelle entre certains invertébrés benthiques et les juvéniles de poissons de la baie de Vilaine. Ceci nous amènera à discuter de l'impact du facteur trophique sur les biomasses de juvéniles et donc de

l'influence des habitats servant de nurricerie pour le stade juvénile dans la régulation du recrutement des espèces de poissons nurricerie-dépendantes.

1. Introduction

Les habitats côtiers sous influence estuarienne servent de nurserie pour les juvéniles de nombreuses espèces de poissons (Riley et al. 1981, Peterson et al. 2000, Beck et al. 2001, Fulford et al. 2011). Ces secteurs sont spatialement limités, ce qui en fait des habitats clés dans le cycle de vie des espèces concernées. Les processus impliqués au cours des premiers stades de vie conduisant la régulation du recrutement de ces espèces demeurent mal connus. Plusieurs facteurs semblent influencer la croissance et la survie des jeunes stades parmi lesquels on retrouve la salinité, la température, l'oxygène, la nourriture, la prédation (Gibson 1994). Le rôle déterminant de la nourriture disponible au stade juvénile fait toujours débat (Le Pape and Bonhommeau 2013).

L'approche la plus commune pour détecter un effet limitant de la nourriture est l'analyse de la densité dépendance de la croissance des juvéniles. Cependant, plusieurs auteurs montrent que cette approche a ses limites (Sogard 1997, Le Pape and Bonhommeau 2013) ; en effet la mortalité semble toucher principalement les individus les plus faibles et donc les plus petits, la croissance ainsi observée *in situ* est souvent proche d'un maximum bien que les populations soient impactées par un manque de nourriture.

La sous-alimentation altère la condition des juvéniles de poissons, et à moyen terme, freine leur croissance, voire entraîne leur mort (Gibson 1994). Des liens à plus court terme entre sous-alimentation et mortalité ont également été démontrés. Par exemple, un manque de nourriture rend les juvéniles plus actifs et donc plus susceptibles de rencontrer un prédateur (McLusky and Berry 1978, Champalbert et al. 1992). La croissance rapide d'un juvénile accroît ses chances d'éviter de se faire capturer par les petits prédateurs piscivores ; ainsi, les juvéniles de petite taille induite par une croissance lente restent plus longtemps vulnérables aux prédateurs tels que les gros crustacés et poissons piscivores (van der Veer and Bergman 1987, Oh et al. 2001). La survie de ces petits juvéniles est d'autant plus menacée qu'ils ne peuvent pas s'alimenter sur les gammes de tailles de proies ingérables par les plus gros individus (Kramer 1991, Johnson et al. 2012).

Un manque de nourriture a donc un effet notable sur la survie des juvéniles. Sous l'hypothèse que le facteur trophique est effectivement limitant, nous nous attendons à vérifier que les variations interannuelles de juvéniles concordent avec celles de leurs proies. Afin de conclure sur l'importance du rôle de régulation du facteur trophique au sein des nurseries côtières, nous comparons ainsi

des séries temporelles de biomasse de proies et de juvéniles, constituant les prédateurs. Nous analysons dans un premier temps la biomasse totale des juvéniles G0 dans la baie de Vilaine, pour ensuite s'intéresser plus particulièrement à la sole, une espèce abondante résidant 2 années dans les nourriceries côtières. Les résultats de ces analyses nous permettront de discuter des processus en jeu dans la régulation des variations interannuelles du recrutement des espèces nourricerie-dépendantes.

2. Matériels et méthodes

La baie de Vilaine est échantillonnée régulièrement depuis 1984 à la fin de la période estivale à l'aide d'un chalut à perche d'une ouverture de 2,9m pour une hauteur de 0,5m ; la maille étirée du cul de chalut est de 20mm ; la surface échantillonnée au cours de chaque trait est d'environ 4500m². L'ensemble des invertébrés sont dénombrés et pesés uniquement depuis 1997. Dix campagnes d'échantillonnage ont été ainsi prises en compte dans cette étude sur la période 1997-2012 (Fig. 1).

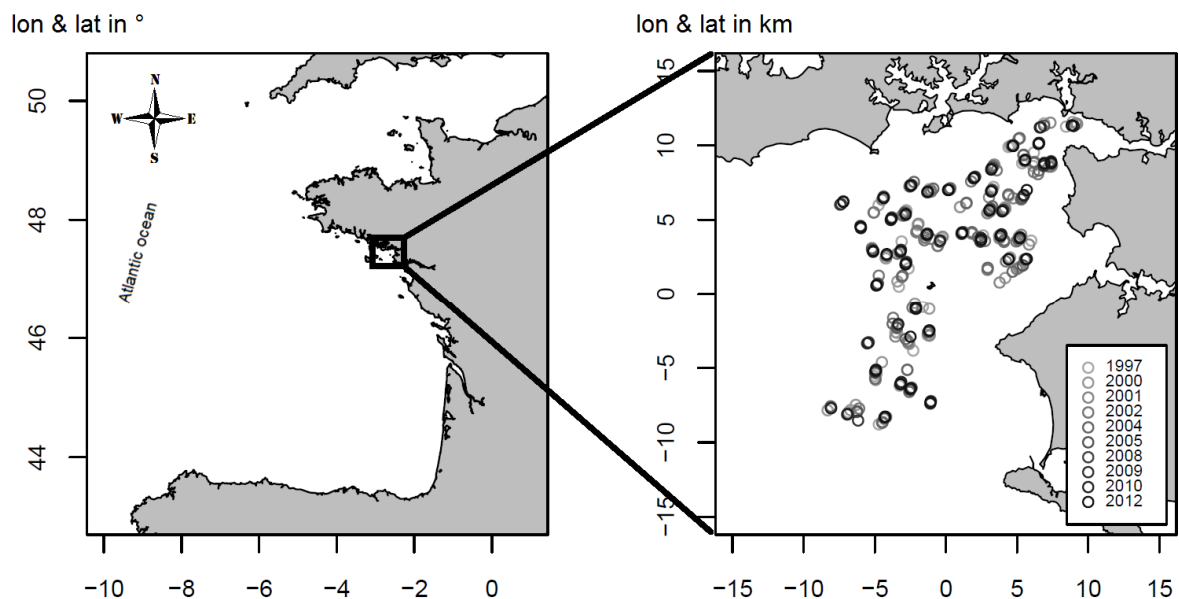


Fig. 1. Localisation de la baie de Vilaine et design d'échantillonnage de la baie en fonction de l'année.

2.1. Ichtyofaune

Nous retenons uniquement les espèces benthodémersales se nourrissant entièrement ou partiellement sur les macro-invertébrés benthiques ; nous nous intéressons dans un premier temps aux individus nés dans l'année (G0), une seconde analyse comparant les soles G0 des soles G1 est ensuite présentée. Les poissons non commerciaux sont mesurés uniquement depuis 2008, nous ne pouvons donc distinguer les G0 des G1+ pour plusieurs espèces : nous rejetons par conséquent le callionyme (*Callionymus lyra*) ainsi que la petite sole jaune (*Buglossidium luteum*). Le gobie buhotte (*Pomatoschistus minutus*) étant une espèce vivant rarement plus d'un an, nous le prenons en compte. Parmi les espèces restantes (*Dicologlossa cuneata*, *Pleuronectes platessa*, *Solea solea*, *Merlangius merlangus*, *Merluccius merluccius*, *Mullus surmuletus*, *Trisopterus luscus*), seule la sole (*S. solea*) a un nombre significatif d'individus du groupe G1 ; nous distinguons les G0 des G1 par analyse du spectre des tailles. Ainsi, les analyses sont conduites sur 8 espèces différentes dont la sole pour laquelle deux classes d'âge sont identifiées.

2.2. Invertébrés benthiques

Seule une partie des invertébrés capturés dans le chalut se retrouvent fréquemment dans l'alimentation des juvéniles de poissons considérés. Certains sont protégés par une coquille épaisse : les gastéropodes *Turritella communis* et *Nassarius reticulatus*, ainsi que l'ensemble des espèces de pagures se logeant dans les coquilles vides de divers gastéropodes. D'autres ne sont pas ou rarement ingérés en raison de leur trop grande taille ; c'est le cas des polychètes errantes *Aphrodita aculeata* et des échinodermes vagiles *Asterias rubens* et *Ophiura ophiura*. Les espèces d'échinodermes sessiles *Acrocnida brachiata* et *Amphiura filiformis* sont conservées car leurs longs bras sont fréquemment retrouvés dans les contenus stomacaux des juvéniles (analyses de contenus introduits au chapitre 1).

Bien que *Crangon crangon* soit une proie fréquente des juvéniles de poissons, cette espèce bien représentée dans les captures est aussi un prédateur des poissons de petite taille (van der Veer and Bergman 1987, Oh et al. 2001). En raison de cette ambivalence, cette espèce n'est pas prise en compte.

Les espèces considérées sont présentées Table 1. Elles correspondent à des espèces suspensivores, déposivores ou détritivores (niveau trophique 2) à l'exception des philines (*Philine aperta*) qui se nourrissent principalement de petits bivalves, polychètes et crustacés (Boxshall 2013). D'autres espèces entrant dans l'alimentation des juvéniles de poissons ne sont pas prises en compte ici en raison des faibles biomasses capturées au chalut. Les espèces sélectionnées correspondent à environ 75% de la biomasse de proies échantillonnée à la benne Van Veen.

Table 1. Espèces d'invertébrés benthiques pris en compte dans l'étude

Phylum	Species
<i>Annelida</i>	<i>Owenia fusiformis</i>
	<i>Lagis koreni</i>
	<i>Sternaspis scutata</i>
<i>Echinodermata</i>	<i>Acrocnida brachiata</i>
	<i>Amphiura filiformis</i>
<i>Mollusca Bivalvia</i>	<i>Abra alba</i>
	<i>Abra nitida</i>
	<i>Acanthocardia echinata</i>
	<i>Cerastoderma edule</i>
	<i>Nucula nitidosa</i>
	<i>Spisula subtruncata</i>
<i>Mollusca Gastropoda</i>	<i>Philine aperta</i>

2.3. Analyse des données

La biomasse annuelle moyenne \bar{B} (en kg par km²) est calculée pour chaque espèce de poisson et d'invertébré :

$$\bar{B} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{B_i}{S_i} \quad (1)$$

Avec n, le nombre de trait l'année considérée ; B_i, la biomasse en kg de l'espèce considérée dans le trait numéro i ; S_i, la surface chalutée en km² par le trait numéro i. Les biomasses de poissons d'une part et d'invertébrés d'autre part sont ensuite sommées.

Deux premières relations ont été analysées (les données sont log-transformées) : relations des biomasses d'invertébrés avec i) les biomasses de l'ensemble des G0 puis ii) en excluant les G0 qui sont partiellement ichtyophages ; les espèces gadiformes : *M. merlangus*, *M. merluccius*, *T. luscus*. La sole (*S. solea*) est une espèce de poisson plat très représentée dans la nurricerie de la baie de Vilaine. Les 2 premières cohortes de cette espèce vivent dans les nurriceries côtières. Il est intéressant de voir si la nourriture disponible influe non seulement sur les biomasses des G0, mais également sur les biomasses des G1. Ces derniers vivent sur des secteurs plus étendus (Dorel et al. 1991) et ont une gamme de proies potentielles plus large en raison de leur plus grande taille (Johnson et al. 2012) ; cette plasticité les rend *a priori* moins sensibles aux fluctuations d'abondance d'invertébrés. Chaque relation est testée par analyse de variance (ANOVA, test de Fisher) sous l'environnement R (R Core Team 2012).

3. Résultats

3.1. Relation entre les invertébrés et les poissons G0

Les biomasses de l'ensemble des poissons G0 capturés par le chalut varient entre 100 et 700 kg/km² (10² et 10^{2,85} kg/km²) suivant les années, les biomasses d'invertébrés capturés varient entre 30 et 300 kg/km² (10^{1,5} et 10^{2,5} kg/km²). Les biomasses de poissons s'alimentant uniquement sur les invertébrés benthiques varient entre 30 et 300 kg/km² (10^{1,5} et 10^{2,5} kg/km²).

Bien que la tendance soit positive (Fig. 2A : pente = 0,29), la relation entre biomasses d'invertébrés et juvéniles G0 n'est pas significative. En retirant de l'analyse les poissons partiellement ichtyophages (Fig. 2B), la relation positive (pente = 0,78) est hautement significative (p value < 0,01).

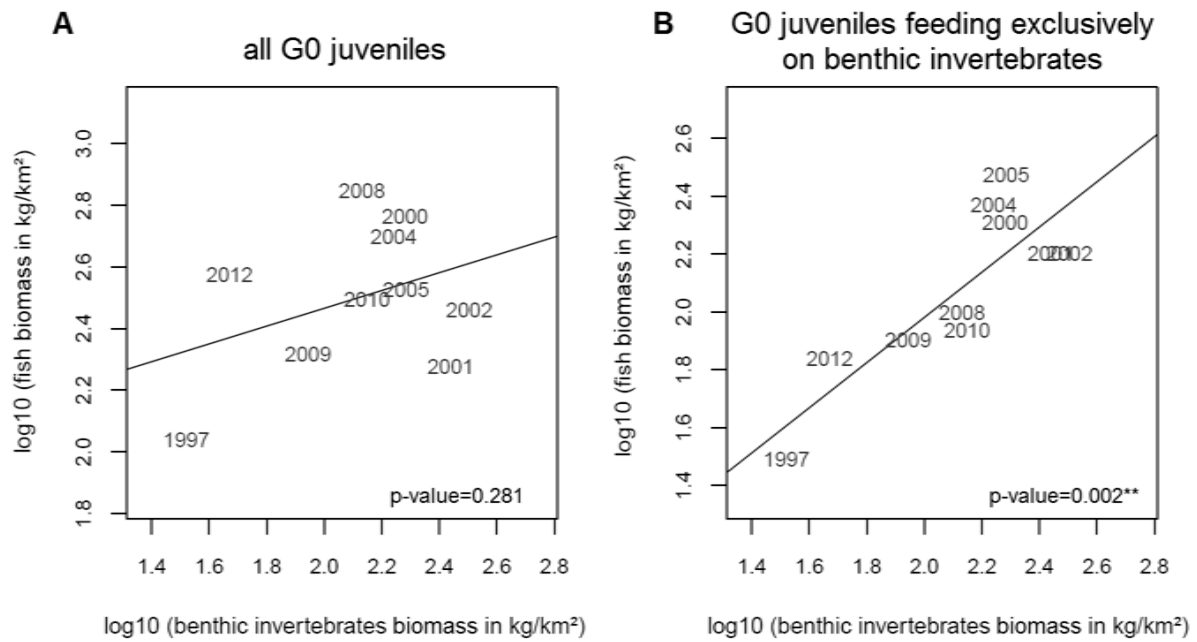


Fig.2. Corrélation entre biomasses de juvéniles de poissons et invertébrés benthiques. A : tous les juvéniles sont pris en compte ; B : seuls les juvéniles se nourrissant exclusivement sur les invertébrés sont considérés. La probabilité d'erreur est affichée (code : * : < 0.05, ** : < 0.01, *** : < 0.001)

3.2. Relation entre les invertébrés et les soles G0 et G1

La Figure 3 présentant les distributions en taille de soles par année nous permet de différencier les abondances de soles G0 des G1. Ceci met aussi en évidence les fluctuations interannuelles des tailles des juvéniles G0 à la fin de la période estivale.

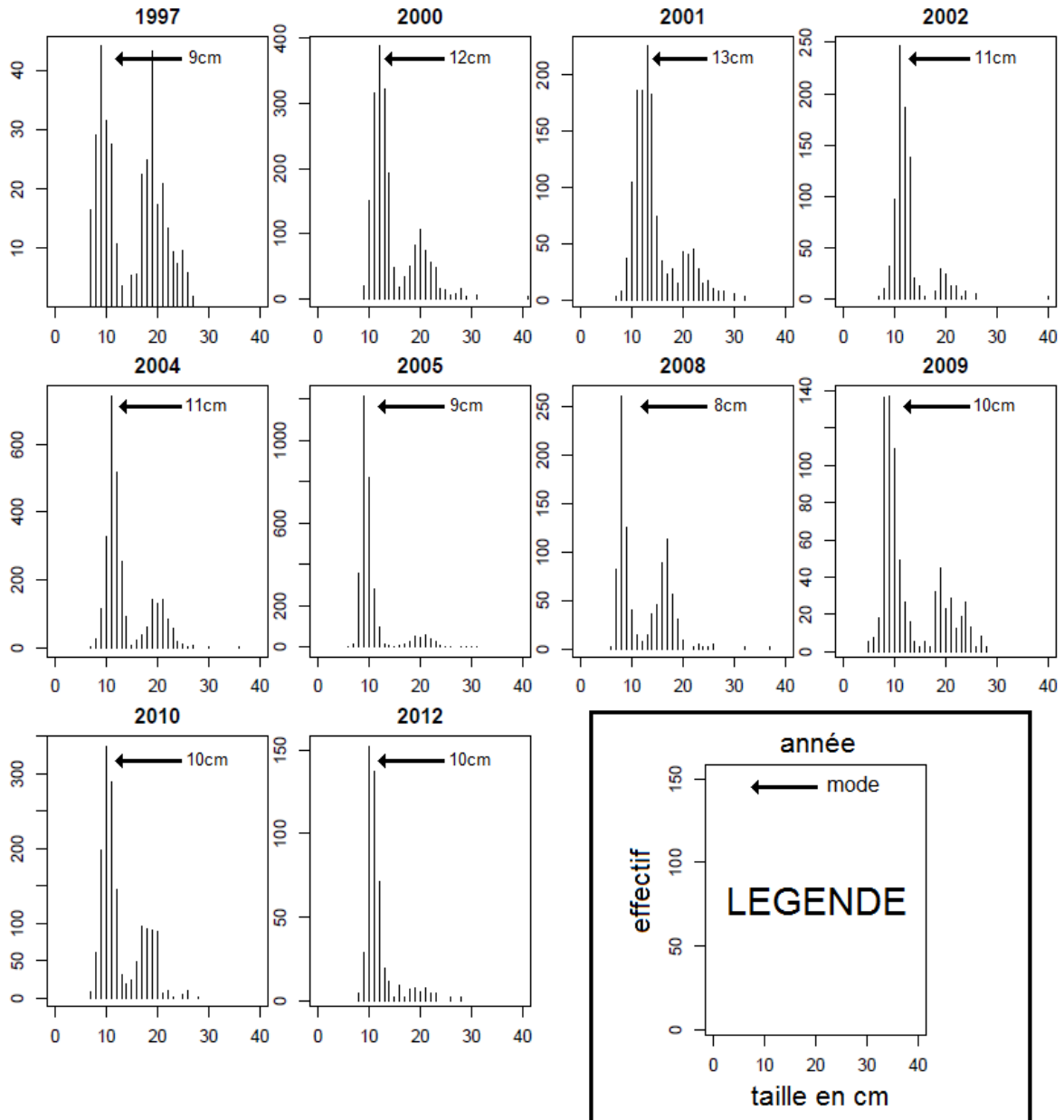


Fig. 3. Spectre de taille des soles par année, le mode de la distribution des G0 est affiché.

Dans la Figure 4, les biomasses de soles G0 varient entre 6 et 80 kg/km² (10^{0,8} et 10^{1,9} kg/km²) suivant les années alors que les biomasses de soles G1 varient entre 13 et 200 kg/km² (10^{1,1} et 10^{2,3} kg/km²). Une relation positive est observée dans les deux cas (pente Fig. 4A = 1,20; pente Fig. 4B = 0,72), le bruit de la relation est plus important pour les G1 que pour les G0. La relation est hautement significative pour les G0 (p value < 0,01). Elle est significative pour les G1 (p value < 0,05). Pour l'année 2008 précédemment étudiée, les abondances de soles G0 sont faibles alors celles des G1 se situent dans la moyenne.

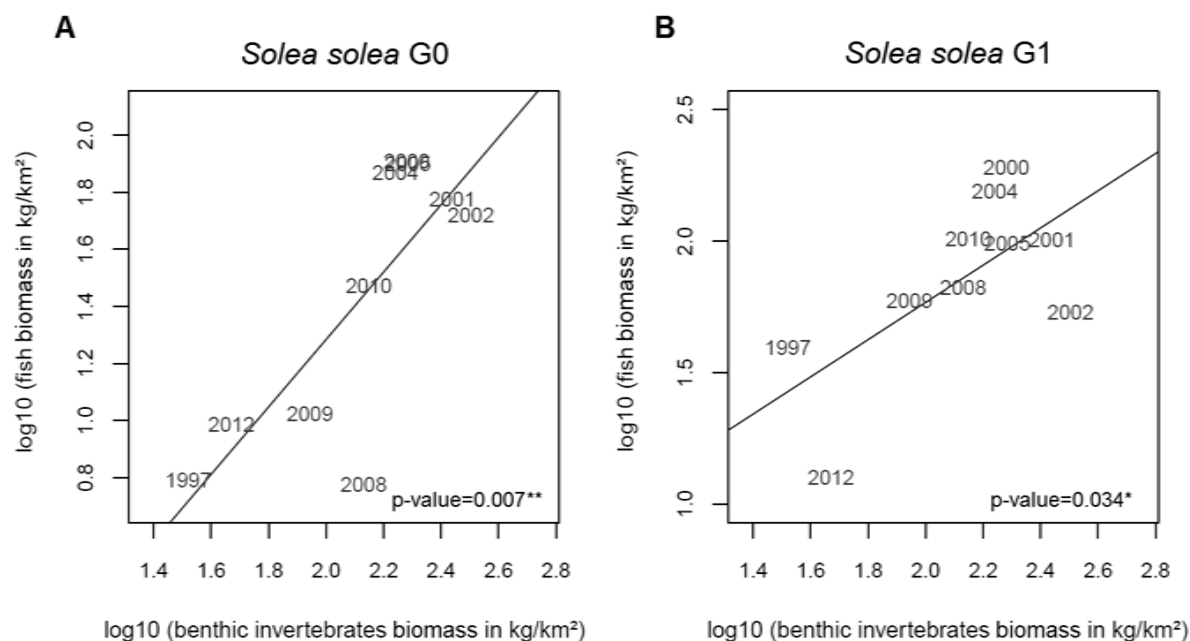


Fig.4. Corrélation entre biomasses de juvéniles de soles et invertébrés benthiques. A : soles du groupe G0 ; B : soles du groupe G1. La probabilité d'erreur est affichée (code : * : < 0.05, ** : < 0.01, *** : < 0.001)

4. Discussion

Les zones côtières sous influence estuarienne sont favorables à une forte production secondaire benthique. De nombreux juvéniles de poissons se développent dans ces habitats en se nourrissant sur la macrofaune benthique. Dans cette étude, nous cherchons à observer si les variations d'abondance d'invertébrés benthiques influent sur celles des juvéniles de poissons ; ceci afin de comprendre l'importance du facteur trophique sur les jeunes stades des espèces concernées et donc sur la régulation du recrutement. L'analyse de données pluriannuelles disponibles à l'échelle de la communauté dans la baie de Vilaine a permis d'observer un processus de régulation de l'abondance de juvéniles par le facteur trophique et ce particulièrement pour la sole.

4.1. Une dépendance trophique des G0 variable suivant les espèces

Le chalut ne capturant pas ou peu les invertébrés inférieurs à 20mm, seuls les plus gros individus d'une population sont observés; si l'espèce est pluriannuelle, ces individus correspondent aux classes d'âge les plus anciennes ; or les proies observées dans les contenus stomacaux des juvéniles se

trouvent dans une gamme de taille majoritairement inférieure à 20mm (A. Robert, pers. comm.), et correspondent plutôt aux jeunes classes d'âge. De plus, la diversité des espèces capturées est limitée, et ne représente qu'une partie de la communauté exploitée par les poissons benthodémersaux considérés (Chapitre 1, Tableau et al. 2015). Pourtant, les espèces d'invertébrés prises en compte dans cette étude correspondent à 74% de la biomasse de la macrofaune collectée par la benne Van Veen, engin d'échantillonnage conventionnel de la macrofaune benthique. Cet indice de biomasse d'invertébrés reste donc un proxy représentatif de la nourriture disponible.

D'après les résultats de cette étude, les juvéniles G0 (*D. cuneata*, *P. platessa*, *S. solea*, *M. surmuletus* et l'espèce résidente à vie courte *P. minutus*) se nourrissant exclusivement sur la macrofaune benthique (voire sur la meiofaune) sont fortement impactés par la nourriture disponible : le facteur trophique limite visiblement leur biomasse et donc impacte leur survie par les différents mécanismes décrits précédemment (cf. Introduction). La capacité d'accueil de la nourricerie semble donc atteinte régulièrement.

Lorsque les espèces se nourrissant également sur de l'ichtyofaune sont prises en compte (*M. merlangus*, *M. merluccius*, *T. luscus*), la relation de dépendance trophique n'est plus observée. Le régime plus diversifié et donc moins dépendant des communautés d'invertébrés benthiques ainsi que la mobilité de ces espèces peuvent expliquer ce point. En effet, les juvéniles de merlu (*M. Merluccius*) se retrouvent généralement sur des secteurs plus profonds (bathymétrie entre 70 et 200m (Kacher and Amara 2005)) et ne sont donc pas spécialement dépendants des habitats du proche côtier, les individus observés occupent peut-être que transitoirement les nourriceries côtières. Les juvéniles de tacaud (*T. luscus*) et de merlan (*M. merlangus*) vivent quant à eux exclusivement sur les secteurs du proche côtier, mais peuvent se déplacer et se nourrir sur les zones rocheuses adjacentes aux fonds meubles étudiés dans cette étude.

4.2. La disponibilité alimentaire impactent les 2 premières années de vie de la sole

La sole (*S. solea*) est l'espèce la plus abondante parmi les poissons en baie de Vilaine se nourrissant exclusivement d'invertébrés benthiques. Elle a la particularité de passer au moins deux ans sur les nourriceries côtières (Dorel et al. 1991). Les résultats mettent en évidence que les biomasses des G0 sont directement liées aux biomasses des invertébrés. Le modèle d'habitat développé par Nicolas et

al. (2007) allait déjà dans ce sens en soulignant le rôle des invertébrés suspensivores. Ces résultats confirment les conclusions précédemment établies à l'échelle de l'ensemble des juvéniles invertivores ; la nourriture disponible est donc directement responsable de la régulation des biomasses de soles G0.

L'outlier de l'année 2008 pour les G0 peut être en partie expliqué : la campagne 2008 a été réalisée 1 à 3 semaines plus tôt que les autres années étudiées. Ceci explique une taille moyenne plus faible des soles G0 cette année-là. Un déséquilibre important de la distribution en taille des G0 de 2008 est visible ; ceci s'explique par la faible capacité du chalut à capturer les individus inférieurs à 7cm (Trimoreau et al. 2013). La biomasse des G0 se trouve donc sous-évaluée, ce qui explique en partie cet outlier.

Les soles du groupe G1 sont par définition plus grandes, et se répartissent sur des surfaces plus importantes en colonisant des secteurs plus profonds (Dorel et al. 1991). Elles peuvent donc se nourrir sur un plus grand spectre de taille de proies et sont donc finalement moins en concurrence pour la nourriture (Trimoreau et al. 2013). Malgré ceci, les résultats semblent montrer que les biomasses et donc la survie des soles G1 est également impactée par la nourriture disponible. Cette conclusion est cependant moins nette que pour les G0 et reste à confirmer car la relation est fortement influencée par une année (Johnson et al. 2012). Une perspective envisageable serait d'affiner l'étude en prenant uniquement en compte les données de biomasses de proies et de prédateurs sur l'aire de répartition des juvéniles G1.

La relation observée avec les biomasses de soles ne se retrouve pas avec leurs abondances (i.e. le nombre d'individus). Il y a en effet des variations de la taille moyenne des populations à la fin de l'été qui semblent être indépendantes des variations de disponibilité alimentaire durant le stade juvénile. Un élément d'explication peut être que des événements durant l'histoire de vie des stades précédant la phase juvénile impactent le développement des individus et aient des conséquences sur les tailles observées à la fin de l'été (Marchand 1991); Fox et al. (2014) montre pour les jeunes plies que ces différences sont dues à des variations de croissance au moment de l'implantation. D'autres événements intervenus plus tôt dans l'histoire de vie, tels que des stress sur les stocks d'adultes impactant la qualité des œufs ou une température printanière défavorable ralentissant la croissance des larves et retardant ainsi l'implantation des individus après métamorphose, peuvent aussi à l'origine de ces variations de taille. Ce point expliquerait ainsi la différence entre la réponse des biomasses et des abondances aux fluctuations de disponibilité alimentaire.

4.3. Quelle répercussion sur le recrutement des espèces nourricerie-dépendantes ?

Pour les espèces nourricerie-dépendantes, on appelle *recrues*, les individus matures ayant migré des zones de nourricerie vers les zones où se trouvent les stocks adultes, zones qui correspondent généralement aux zones de pêche pour les espèces exploitées. Des processus influant la survie des populations de poisson sont identifiés à chaque stade de développement, de l'œuf jusqu'au stade juvénile. Cependant, il est difficile d'identifier les processus clés qui déterminent les quantités finales de recrues pour une cohorte donnée ; ces processus ont un effet « goulot d'étranglement » sur les populations impactées (on parle de « bottleneck effect » dans la littérature).

Le travail présenté dans cette étude montre que le « goulot d'étranglement » se trouve au stade juvénile G0 pour les espèces exclusivement invertivores, voire partiellement au stade G1 en ce qui concerne la sole. En effet, si d'autres processus clés ayant un effet « goulot d'étranglement » se trouvaient avant dans le cycle de vie, nous observerions régulièrement des biomasses de juvéniles inférieures à celles prédites par la relation établie entre les juvéniles et les invertébrés, or ce n'est pas le cas. Ceci laisserait penser que les processus de mortalité densité-dépendante identifiés au stade œuf, larve, implantation après métamorphose n'affecteraient que faiblement le recrutement. Ceci est vrai en Baie de Vilaine mais reste cependant à confirmer pour d'autres nourriceries. L'absence totale de lien entre le nombre de plies à la métamorphose et le nombre de recrues observée par Nash and Geffen (2000) rejoint nos observations.

Les processus de mortalité du stade G0 durant le premier été ne sont pas forcément les seuls régulant le recrutement. En effet, nous n'avons que peu de visibilité sur d'éventuels processus de mortalité densité-dépendante durant le premier hiver, et encore moins sur leur importance relative au processus identifié dans cette étude. Il se peut donc que le recrutement soit régulé encore plus tard dans le cycle de vie (Hurst 2007). Seule une étude sous-entendrait que l'impact du premier hiver est faible pour la sole car la relation observée entre le débit de la Vilaine et les soles G0 se retrouve l'année suivante (Le Pape et al. 2003).

Il est intéressant de noter que la limitation par le facteur trophique au stade juvénile n'est pas observée pour les espèces partiellement invertivores. Il serait pertinent de prendre en compte les

fluctuations de l'ensemble des proies de ces espèces afin de conclure définitivement sur le rôle régulateur du facteur trophique au stade juvénile sur leur recrutement.

Conclusion

Les biomasses des juvéniles invertivores sont impactées principalement par la disponibilité alimentaire des nourriceries qu'ils occupent. La capacité d'accueil de la nourricerie de la Baie de Vilaine semble ainsi atteinte de façon récurrente. Bien qu'importante, la mortalité intervenant avant dans le cycle de vie des poissons considérés ne semble donc pas être suffisante pour impacter les biomasses au stade juvénile. L'hypothèse d'une régulation précoce formulée à partir d'observations effectuées dans diverses nourriceries (van der Veer et al. 2000a) semblerait ne pas s'appliquer à la baie de Vilaine. Ce point rejoint les conclusions tirées d'observations sur la mortalité de la plie dans la baie de Port Erin, Irlande (Nash and Geffen 2000).

Références

- Amara R, Laffargue P, Dewarumez JM, Maryniak C, Lagardère F, Luzac C. 2001. Feeding ecology and growth of 0-group flatfish (sole, dab and plaice) on a nursery ground (Southern Bight of the North Sea). *Journal of Fish Biology* 58: 788–803.
- Beck MW, Heck KL, Able KW, Childers DL, Eggleston DB, Gillanders BM, Halpern BS, Hays CG, Hoshino K, Minello TJ, Orth RJ, Sheridan PF, Weinstein MP. 2001. The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates. *Bioscience* 51: 633–641.
- Boxshall G. 2013. World Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org>
- Brind'Amour A, Laffargue P, Morin J, Vaz S, Foveau A, Le Bris H. 2014. Morphospecies and taxonomic sufficiency of benthic megafauna in scientific bottom trawl surveys. *Continental Shelf Research* 72: 1–9.
- Brind'Amour A, Rouyer A, Martin J. 2009. Functional gains of including non-commercial epibenthic taxa in coastal beam trawl surveys: A note. *Continental Shelf Research* 29: 1189–1194.
- Champalbert G, Macquart-Moulin C, Patrity G. 1992. Experimental study of the swimming activity of larval and juvenile sole, *Solea solea* (L.). *Annales de l'Institut océanographique* 68: 1–17.
- Craig JK, Rice JA, Crowder LB, Nadeau DA. 2007. Density-dependent growth and mortality in an estuary-dependent fish: an experimental approach with juvenile spot *Leiostomus xanthurus*. *Marine Ecology Progress Series* 343: 251–262.
- Curran MC, Able KW. 2002. Annual stability in the use of coves near inlets as settlement areas for winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). *Estuaries* 25: 227–234.
- Dorel D, Koutsikopoulos C, Desaunay Y, Marchand J. 1991. Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* (L.)) in the nursery ground of the bay of Vilaine (Northern bay of Biscay). *Netherlands Journal of Sea Research* 27: 297–306.
- Fox CJ, Targett TE, Ciotti BJ, de Kroon K, Hortsmeyer L, Burrows MT. 2014. Size variation of 0-group plaice: Are earlier influences on growth potential a contributing factor? *Journal of Sea Research* 88: 59–66.
- Fulford RS, Peterson MS, Grammer PO. 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.
- Gibson R. 1994. Impact of Habitat Quality and Quantity on the Recruitment of Juvenile Flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research* 32: 191–206.
- Hampel H, Cattrijsse A, Elliott M. 2005. Feeding habits of young predatory fishes in marsh creeks situated along the salinity gradient of the Schelde estuary, Belgium and The Netherlands. *Helgoland Marine Research* 59: 151–162.

- Hurst TP. 2007. Causes and consequences of winter mortality in fishes. *Journal of Fish Biology* 71: 315–345.
- Johnson AF, Valls M, Moranta J, Jenkins SR, Hiddink JG, Hinz H. 2012. Effect of prey abundance and size on the distribution of demersal fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69: 191–200.
- Kacher M, Amara R. 2005. Distribution and growth of 0-group European hake in the Bay of Biscay and Celtic Sea: a spatial and inter-annual analyses. *Fisheries Research* 71: 373–378.
- Kramer SH. 1991. Growth, mortality, and movements of juvenile California halibut *Paralichthys californicus* in shallow coastal and bay habitats of San Diego County, California. *Fishery Bulletin U.S.* 89: 195–207.
- Le Pape O, Bonhommeau S. 2013. The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. *Fish and Fisheries* n/a–n/a.
- Le Pape O, Desaunay Y, Guerault D. 2003. Relationship between fluvial discharge and sole (*Solea solea*, L.) recruitment in the Bay of Biscay (France). *ICES Marine Science Symposia* 219: 241–248.
- Marchand J. 1991. The influence of environmental conditions on settlement, distribution and growth of 0-group sole (*Solea solea* (L.)) in a macrotidal estuary (Vilaine, France). *Netherlands Journal of Sea Research* 27: 307–316.
- McLusky DS, Berry AJ. 1978. *Physiology and Behaviour of Marine Organisms: Proceedings of the 12th European Symposium on Marine Biology, Stirling, Scotland, September 1977*. Pergamon Press.
- Nash RDM, Geffen AJ. 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. *Journal of Sea Research* 44: 101–110.
- Nash RDM, Geffen AJ, Burrows MT, Gibson RN. 2007. Dynamics of shallow-water juvenile flatfish nursery grounds: application of the self-thinning rule. *Marine Ecology Progress Series* 344: 231–244.
- Nicolas D, Le Loc’h F, Désaunay Y, Hamon D, Blanchet A, Le Pape O. 2007. Relationships between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (Bay of Biscay, France) nursery ground. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73: 639–650.
- Oh C, Hartnoll RG, Nash RDM. 2001. Feeding ecology of the common shrimp *Crangon crangon* in Port Erin Bay, Isle of Man, Irish Sea. *Marine Ecology Progress Series* 214: 211–223.
- Persson L-E. 1981. Were macrobenthic changes induced by thinning out of flatfish stocks in the Baltic proper? *Ophelia* 20: 137–152.
- Peterson CH, Summerson HC, Thomson E, Lenihan HS, Grabowski J, Manning L, Micheli F, Johnson G. 2000. Synthesis of linkages between benthic and fish communities as a key to protecting essential fish habitat. *Bulletin of Marine Science* 66: 759–774.

- Pihl L. 1985. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Marine Ecology Progress Series* 22: 169–179.
- Posey MH, Alphin TD, Cahoon LB, Lindquist DG, Mallin MA, Nevers MB. 2002. Top-down versus bottom-up limitation in benthic infaunal communities: Direct and indirect effects. *Estuaries* 25: 999–1014.
- R Core Team. 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Reichert MJM. 2003. Diet, consumption, and growth of juvenile fringed flounder (*Etropus crossotus*); a test of the “maximum growth/optimum food hypothesis” in a subtropical nursery area. *Journal of Sea Research* 50: 97–116.
- Riley JD, Symonds DJ, Woolner L. 1981. On the factors influencing the distribution of 0-group demersal fish in coastal waters. 223–228.
- Rogers SI. 1994. Population density and growth rate of juvenile sole *Solea solea* (L.). *Netherlands Journal of Sea Research* 32: 353–360.
- Ross SW. 2003. The relative value of different estuarine nursery areas in North Carolina for transient juvenile marine fishes. *Fishery Bulletin* 101: 384–404.
- Shi YB, Gunderson DR, Sullivan PJ. 1997. Growth and survival of 0(+) English sole, *Pleuronectes vetulus*, in estuaries and adjacent nearshore waters off Washington. *Fishery Bulletin* 95: 161–173.
- Sogard SM. 1997. Size-Selective Mortality in the Juvenile Stage of Teleost Fishes: A Review. *Bulletin of Marine Science* 60: 1129–1157.
- Tableau A, Le Bris H, Brind’Amour A. 2015. Available Benthic Energy Coefficient (ABEC): a generic tool to estimate the food profitability in coastal fish nurseries. *Marine Ecology Progress Series* n/a–n/a.
- Trimoreau E, Archambault B, Brind’Amour A, Lepage M, Guitton J, Le Pape O. 2013. A quantitative estimate of the function of soft-bottom sheltered coastal areas as essential flatfish nursery habitat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 133: 193–205.
- Van der Veer HW, Berghahn R, Miller JM, Rijnsdorp AD. 2000a. Recruitment in flatfish, with special emphasis on North Atlantic species: Progress made by the Flatfish Symposia. *Ices Journal of Marine Science* 57: 202–215.
- Van der Veer HW, Bergman MJN. 1987. Predation by crustaceans on a newly settled 0-group plaice *Pleuronectes platessa* population in the western Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* 35: 203–215.
- Van der Veer HW, Freitas V, Koot J, Witte JI, Zuur AF. 2010. Food limitation in epibenthic species in temperate intertidal systems in summer: analysis of 0-group plaice *Pleuronectes platessa*. *Marine Ecology Progress Series* 416: 215–227.

- Van der Veer HW, Geffen AJ, Witte JIJ. 2000b. Exceptionally strong year classes in plaice *Pleuronectes platessa*: are they generated during the pelagic stage only, or also in the juvenile stage? Marine Ecology Progress Series 199: 255–262.
- Van der Veer HW, Witte JIJ. 1993. The Maximum Growth Optimal Food Condition Hypothesis - a Test for 0-Group Plaice *Pleuronectes-Platessa* in the Dutch Wadden Sea. Marine Ecology Progress Series 101: 81–90.
- Vinagre C, Cabral HN. 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.

Discussion générale et perspectives

Discussion générale et perspectives

Dans un premier temps, un rappel des travaux réalisés mettra en avant les différents acquis de cette thèse (1.). Cette discussion replacera ensuite le sujet et ses problématiques dans le contexte actuel de la recherche en sciences halieutiques avant de proposer une synthèse qui permettra de discuter de la pertinence de la démarche proposée et de la contribution de ces travaux à la compréhension de l'écologie des poissons nourricerie-dépendants (2.). Nous exposerons enfin quelles sont les questions que soulèvent ces travaux avant de proposer des perspectives de recherche associées qui nous semblent pertinentes (3.).

1. Facteur trophique et nourricerie : le cas de la baie de Vilaine

Les objectifs de cette thèse visaient à décrire, à comprendre et à quantifier dans la mesure du possible l'impact du facteur trophique sur la qualité des habitats côtiers servant de nourriceries aux jeunes stades de nombreuses espèces de poissons, et particulièrement au stade juvénile. L'objectif sous-jacent est de déterminer si le facteur trophique joue un rôle de régulation de la capacité de ces habitats à soutenir le développement des juvéniles de poissons. Cela revient à déterminer si ce facteur est tout simplement limitant ou non. Cette question est décisive dans la compréhension de la dynamique des populations de poissons dépendant de ces habitats côtiers car elle permet d'appréhender une question plus générale : à quel(s) stade(s) de développement la taille d'une classe d'âge d'une espèce de poissons est-elle déterminée et pour quelle(s) raison(s) ?

La richesse des données disponibles de la baie de Vilaine et de la connaissance acquise depuis plusieurs décennies en fait un terrain propice pour aborder ces questions. Ces données ont été acquises dans le cadre des campagnes Nurse financées par l'Ifremer (Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la MER). Ces campagnes ont débuté au début des années 80 en se concentrant dans un premier temps sur l'échantillonnage des poissons plats dans différentes nourriceries du golfe de Gascogne. L'échantillonnage a été ensuite appliqué à toutes les espèces exploitées et depuis

1997, les données sur l'ensemble des invertébrés benthiques sont collectées. La baie de Vilaine a des caractéristiques communes à de nombreux habitats identifiés comme nourriceries (Desaunay et al. 1981, Trimoreau et al. 2013) ; c'est un habitat côtier peu profond sous influence estuarienne, les fonds sont constitués majoritairement de sédiments meubles, la zone est également relativement abritée des vents dominants par un chapelet d'îles à l'ouest de la baie (Le Bris and Glémarec 1996).

Les premiers travaux de cette thèse ont porté sur la caractérisation du facteur trophique au sein de la baie de Vilaine (chapitre 1). Une fois ce facteur défini, l'étude des relations entre disponibilité alimentaire et juvéniles de poissons (chapitres 2 et 3) a permis de mettre en évidence plusieurs liens de causalité permettant de mieux comprendre l'organisation des habitats côtiers considérés et leur impact sur la dynamique des populations de poissons nourricerie-dépendants.

1.1. Chapitre 1 : caractérisation du facteur trophique

Le chapitre 1 de la thèse s'est concentré sur la caractérisation du facteur trophique et plus précisément sur l'apport que représente un invertébré en tant que proie pour son prédateur. Après avoir identifié quelles étaient les proies des juvéniles de poissons parmi les macro-invertébrés benthiques présents, ce travail a débouché sur **le développement d'un coefficient qui a pour but de décrire la production annuelle d'énergie qui est exploitable par les juvéniles de poissons.** Cette énergie est relative à la production de l'ensemble des invertébrés sur lesquels les juvéniles se nourrissent.

Ce coefficient a pour intérêt la conversion de données de biomasses de proies observées lors d'une unique campagne en une estimation de la production annuelle exprimée en énergie. Ce coefficient est donc intégrateur de la dynamique des populations d'invertébrés. Une des avancées principales est que ce coefficient prend en compte l'accessibilité des proies pour les juvéniles. Ce point est déterminant dans l'évaluation des quantités de nourriture disponible au regard de la variabilité des taux de consommation qu'il peut y avoir entre deux espèces de proies dont l'accessibilité diffère.

L'intérêt méthodologique de cet outil générique est qu'il peut servir facilement de support pour la gestion spatialisée des écosystèmes côtiers, notamment en permettant d'analyser les relations entre activités humaines (e.g. chalutage) et productivité d'un écosystème.

1.2. Chapitre 2 : relation spatiale entre prédateurs et proies

Les résultats du chapitre 1 ont mis en évidence de forts gradients spatiaux de la nourriture disponible à l'échelle de la nourricerie qu'est la baie de Vilaine. Partant de ce constat, les travaux du chapitre 2 ont consisté à **déterminer de quelle façon s'organisent spatialement les juvéniles en fonction de cette disponibilité alimentaire spatialement hétérogène**. Sous l'hypothèse que le facteur trophique est limitant, on s'attend à ce que la distribution des juvéniles corresponde plus ou moins à celle des invertébrés benthiques qui leur servent de proies.

Les juvéniles présents dans cette baie partagent la même source de nourriture. En conséquence, la question de l'échelle d'étude des relations spatiales entre prédateurs et proies est posée. Une analyse considérant les juvéniles à différents niveaux d'agrégation a montré que **le facteur trophique définit seulement les concentrations maximum des poissons plats observés dans la baie**, il limite donc la distribution de ce groupe. En revanche, **il détermine la distribution de l'ensemble de la communauté de juvéniles**, il peut dans ce cadre permettre de prédire, à une erreur près, la distribution de la communauté de poissons juvéniles lorsqu'ils sont considérés comme une unique variable.

Au vu de cette dernière conclusion, l'hypothèse d'un facteur trophique limitant la capacité d'accueil de la nourricerie ne peut être rejetée, mais n'est pas pour autant validée. En effet, il se peut tout à fait que cette forte dépendance spatiale des juvéniles à la disponibilité en nourriture soit due à un simple déplacement des prédateurs vers les zones dans lesquelles l'accès aux proies est facilitée par leurs fortes abondances. Cette hypothèse correspond à une optimisation de la dépense en énergie des prédateurs pour la recherche de nourriture.

1.3. Chapitre 3 : test de l'hypothèse d'un facteur trophique limitant

Les résultats précédents montrent que le facteur trophique joue un rôle structurant dans l'organisation spatiale de la nourricerie étudiée. Cependant, les conclusions mettent en avant la nécessité d'investigations complémentaires afin de **déterminer si le facteur limite ou non les biomasses de juvéniles**. Deux approches complémentaires ont été développées pour apporter des éléments de réponse à cette question.

Dans une première approche, nous avons **comparé l'offre à la demande alimentaire** à l'échelle de l'année afin de déterminer si la pression de prédation par les juvéniles était forte ou négligeable. Cette pression de prédation a été étudiée *via* le ratio de consommation sur production alimentaire, aussi appelé efficacité d'exploitation. Le calcul de la production est fait à partir de l'outil ABEC développé dans le chapitre 1. Le calcul de consommation est plus complexe ; nous avons dû ainsi développer une méthodologie adaptée aux connaissances disponibles. Cette estimation a nécessité de mettre en œuvre la compilation de données issues de sources variées, c'est pourquoi un travail important s'est attaché à l'évaluation des incertitudes autour de cette estimation. Ceci a tout de même permis d'évaluer le niveau d'exploitation des ressources alimentaires par les juvéniles à une incertitude près. Une fois les résultats acquis, la question de leur interprétation s'est posée : sachant que la nourriture est aussi partagée avec d'autres prédateurs que nous n'avons pas pu prendre en compte, à partir de quand la pression de prédation, étudiée *via* le ratio de production sur consommation alimentaire, peut-elle être jugée comme forte ? Ce point a été étudié en comparant nos résultats aux études publiées sur le sujet et a conduit à la conclusion que **les ressources en nourriture sont potentiellement pleinement exploitées l'année étudiée (2008)**. Cependant, l'importance des incertitudes associées aux résultats apporte une réserve quant à ces conclusions et pointent le manque de connaissance que nous avons sur le stade juvénile de ces espèces de poissons qui sont pourtant bien identifiées car majoritairement exploitées.

L'approche précédente apporte une réponse quantitative pertinente à la question soulevée. Cependant, bien que le facteur trophique semble limiter les quantités de juvéniles de poissons se développant dans la nourricerie en 2008, il est tout à fait possible que ce ne soit pas le cas la majorité du temps. Or les données sur la baie de Vilaine permettant ce type d'évaluation ne sont disponibles que pour l'année 2008. Ainsi, cette approche n'offre pas suffisamment de visibilité sur la fréquence du phénomène, c'est pourquoi une seconde approche a été mise en place.

Dans celle-ci, il s'agit d'observer sur plusieurs années non pas le niveau d'exploitation des ressources alimentaires, mais la relation entre les variations de biomasses de proies et de juvéniles sur plusieurs années. Cette étude part du postulat que les fluctuations des biomasses de macro-invertébrés identifiés comme étant des proies capturés par chalutage, sont représentatives de celles de l'ensemble des ressources alimentaires exploitées par les juvéniles. **Une forte relation a ainsi été observée entre les biomasses capturées de juvéniles et d'invertébrés** lorsque l'ensemble des juvéniles exclusivement invertivores est considéré, ce qui tend à valider l'hypothèse que le facteur trophique est limitant. Cette relation n'est d'ailleurs pas retrouvée lorsque les juvéniles de poissons

se nourrissant également en partie sur de l'ichtyofaune sont inclus dans l'analyse. L'influence du facteur trophique semble par ailleurs très structurante pour les espèces invertivores car la relation se retrouve également à l'échelle d'une seule population : la sole.

2. Une contribution à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes côtiers

2.1. Une thèse dans la dynamique actuelle des sciences halieutiques

Une revue de littérature publiée dans *Fish and Fisheries* (Johnson et al. 2013) qui a fait l'objet d'un article dans la revue *Planet Earth* éditée par le *Natural Environment Research Council* (NERC : financeur indépendant le plus important de la recherche en sciences de l'environnement au Royaume-Uni), souligne une dérive actuelle de la recherche en écologie marine, et en particulier en sciences halieutiques. Cette publication recense 109 études décrivant la relation entre espèces de poissons benthiques et leurs habitats, et analyse les différentes échelles spatiales explorées ainsi que les variables d'habitat mesurées. Une des principales conclusions est que la recherche tend à se focaliser sur des échelles spatiales trop étendues pour observer les variations locales et complexes des habitats utilisés par les poissons et que la priorité est attribuée à l'étude des propriétés physiques telles que la température, la salinité ou la bathymétrie au détriment des facteurs biologiques comme les relations entre prédateurs et proies. La facilité de mesure des variables abiotiques ainsi que l'abondance des données associées explique en partie cette tendance.

Cependant, les auteurs montrent que ce déséquilibre vers l'étude d'échelles spatiales toujours plus grandes en utilisant les caractéristiques abiotiques des habitats n'est pas justifié car ces travaux de recherche ne fournissent pas suffisamment de nouvelles connaissances sur les besoins des poissons et amènent à négliger des questions importantes. Le constat de l'étendue du manque de connaissances rien qu'au sujet des espèces exploitées va d'ailleurs dans ce sens et rejoint notre incapacité à évaluer précisément les niveaux d'exploitation des ressources alimentaires au sein des nourriceries côtières dans la section 1 du chapitre 3. Une revue de littérature traitant de la dynamique de population de plies au sein des nourriceries (Ciotti et al. 2014) fait également état

d'un besoin important de connaissances sur les processus dynamiques *in situ* pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes associés. Les auteurs de la première étude suggèrent en conséquence d'investir davantage dans l'analyse des variables biotiques des habitats sur des échelles spatiales plus restreintes mais cohérentes avec les contraintes de ce type d'étude. Ceci est d'autant plus pertinent qu'un décalage est observé entre les échelles spatiales actuellement étudiées et celles des outils de gestion se mettant en place comme les aires marines protégées.

Cela présente tout de même certains défis car contrairement aux variables abiotiques, évaluer l'activité biologique ainsi que sa dynamique au sein des écosystèmes n'est pas chose aisée (Nash and Geffen 2012). La collecte de données biologiques est laborieuse et chronophage à l'image de la détermination des espèces d'invertébrés présentes dans la baie de Vilaine. Saisir les changements de l'utilisation des habitats par l'ichtyofaune est une des clés des découvertes à venir dans le domaine de l'écologie marine et est un enjeu crucial pour la gestion des écosystèmes. L'établissement de longues séries temporelles ne négligeant pas la donnée biologique est donc essentiel comme en témoignent par la pertinence de leurs résultats deux études de référence en écologie terrestre publiées dans *Science* et *Nature* (McLaren and Peterson 1994, Post et al. 1999). Ces études, qui mettent en évidence les mécanismes de régulation d'un écosystème forestier suivant un gradient de conditions climatiques, ont été permises grâce à des séries de données biologiques sur 40 ans concernant trois acteurs majeurs de cet écosystème : le loup, l'orignal et une espèce de conifère.

En analysant l'influence du facteur trophique au sein d'un habitat clé dans le cycle de vie des poissons nourricerie-dépendants, cette thèse s'inscrit donc dans cette dynamique de recherche en sciences halieutiques. Les données sur lesquelles elle s'est basée sont issues des campagnes historiques Nurse.

2.2. La saturation de l'occupation d'un écosystème côtier

2.2.1. Une approche adaptée à l'étude du facteur trophique

Dans les études traitant des interactions prédateur-proie dans des écosystèmes terrestres évoquées précédemment, les relations trophiques sont simples : le loup mange l'orignal qui mange les pousses de conifères. Ce n'est pas le cas dans les écosystèmes marins où les relations trophiques sont la majorité du temps complexes (e.g. Colléter et al. 2012). C'est particulièrement le cas dans les écosystèmes côtiers telle que la baie de Vilaine où les ressources alimentaires sont partagées par de

nombreux prédateurs dont des juvéniles de différentes espèces de poissons. Traiter des relations prédateur-proie par une approche à l'échelle de la population n'est donc pas appropriée. C'est d'ailleurs ce que soulignent nos résultats sur les relations spatiales entre juvéniles et invertébrés benthiques. Comme on a pu le voir à travers les méthodes utilisées dans la thèse, travailler à l'échelle de la communauté de juvéniles pose cependant certaines contraintes techniques qui expliquent la quantité limitée de travaux similaires.

Afin de comprendre l'influence du facteur trophique sur le développement des juvéniles, nous avons adopté une démarche scientifique abordant le sujet sous différents angles (Fig. 3). Une première étude (chapitre 2) s'est focalisée sur la composante spatiale des données d'observations d'une seule année (Fig. 3A). A partir des mêmes données et d'informations sur la dynamique des populations de prédateurs et de proies étudiées, la pression de prédation sur une période d'un an a pu être quantifiée (chapitre 1 et chapitre 3 section 1) (Fig. 3B). Enfin, une dernière étude s'est intéressée aux fluctuations de prédateurs et de proies à partir de séries de données pluriannuelles (Fig. 3C).

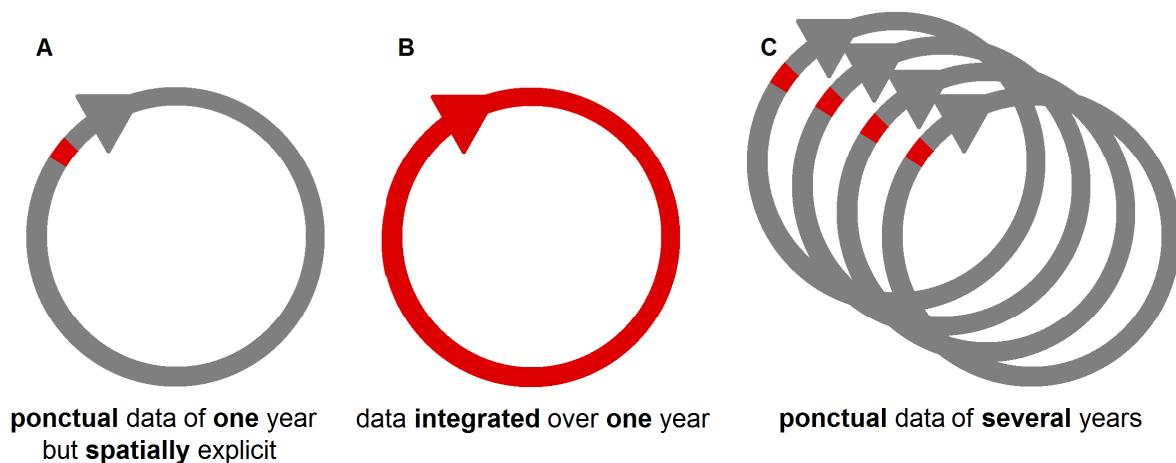


Fig. 3. Schéma résumant les approches utilisées pour déterminer l'influence du facteur trophique sur les juvéniles de poissons ; le cercle gris représente une année, les séquences en rouge correspondent à la période étudiée ; A : approche du chapitre 2, analyse spatiale en 2008 ; B : approche du chapitre 3 section 1 reprenant les résultats du chapitre 1, analyse de l'efficacité d'exploitation en 2008 ; C : approche du chapitre 3 section 2, analyse de la relation des variations interannuelles des ressources alimentaires et des juvéniles.

La mise en relation de ces différentes approches montre la cohérence de leurs résultats : le constat de la pleine exploitation des ressources alimentaires une année (approche B) est cohérent avec l'observation de biomasses de juvéniles qui fluctuent avec les variations de biomasses de leurs proies sur plusieurs années (approche C). Si le facteur trophique influe à de tels niveaux les juvéniles, il n'est pas étonnant d'observer une forte dépendance spatiale entre prédateurs et proies au sein de cet

écosystème (approche A). La convergence de ces résultats appuie l'hypothèse que le développement des juvéniles de poissons, qui se traduit par leur niveau de croissance et de survie, est principalement déterminé par les ressources alimentaires disponibles dans la nurricerie qu'ils occupent.

2.2.2. Capacité d'accueil des nurriceries

Nos résultats laissent donc penser que le facteur trophique, qui est une caractéristique de la nurricerie, peut être limitant des biomasses de juvéniles. Cela met en évidence trois aspects relatifs au fonctionnement de la baie de Vilaine. Premièrement, les fluctuations de la disponibilité alimentaire semblent jouer un rôle prépondérant dans la dynamique de l'occupation de la nurricerie. Nous montrons ainsi que la notion de capacité d'accueil en tant que potentiel maximum d'accueil est délimitée et est donc concrète ; ainsi, la capacité d'accueil est bien une caractéristique définissant ce type d'habitat. Deuxièmement, nous montrons que cette capacité, qui est avant tout liée à la surface de ces habitats (Rijnsdorp et al. 1992, Schmitt and Holbrook 2000), fluctue d'une année à l'autre comme l'a observé Nash and Geffen (2012) dans deux nurriceries côtières. Au vu de nos résultats, nous ajoutons que ces fluctuations semblent directement liées au facteur trophique, lui-même vraisemblablement influencé par d'autres facteurs abiotiques. Troisièmement, l'absence d'années pour lesquelles les biomasses de juvéniles sont inférieures à celles prédites par le facteur trophique montre que l'occupation de la nurricerie étudiée semble toujours proche de son maximum. On observe donc une saturation de l'utilisation de cet écosystème par les juvéniles ; la capacité d'accueil semble atteinte chaque année. Ce point vient à contre-courant des observations de Vinagre and Cabral (2008) et de Nash et al. (2007) qui montrent que cette capacité d'accueil n'est *a priori* atteinte que rarement dans deux autres nurriceries du Royaume-Uni. Ceci ne veut pas pour autant dire que le fonctionnement de la baie de Vilaine diffère des nurriceries étudiées par cet auteur ; en effet, seuls les juvéniles d'une espèce, la plie, y sont considérés alors que l'approche choisie dans cette thèse est développée à l'échelle de la communauté de juvéniles.

2.3. La phase juvénile, un stade de vie clé dans la dynamique des populations

Comme mentionné en introduction, la mortalité dans les jeunes stades des poissons nurricerie-dépendants est beaucoup plus forte que celle des adultes, en particulier pour les stades précédant la métamorphose. Cependant, cette indication n'est qu'une tendance générale et ne permet pas de

comprendre à quel(s) stade(s) de vie ont lieu les origines des variations interannuelles du recrutement. En effet, lorsque les apports de larves sont supérieurs à la capacité d'accueil des nourriceries, des phénomènes de mortalité densité-dépendante liés à la taille et la qualité des nourriceries interviennent (hypothèse de concentration formulée par Iles and Beverton (2000)). Les tailles de populations de juvéniles atteignent alors un plafond et la variabilité du recrutement est en conséquence amortie (van der Veer et al. 2000, Le Pape et al. 2003a). Ce phénomène a été établi pour quelques populations de poissons (e.g. Nash and Geffen 2000, Rooper et al. 2004, Johnson 2007). L'image d'un effet « goulot d'étranglement » de la nourricerie sur les populations concernées illustre bien ce phénomène.

Au vu des précédentes constatations, l'hypothèse de concentration semble s'appliquer aux juvéniles de baie de Vilaine et nos résultats permettent de formuler deux nouvelles hypothèses concernant les mécanismes de régulation des espèces nourricerie-dépendantes : premièrement, la forte relation de dépendance entre biomasses de juvéniles et biomasses de proies indiquerait que c'est bien la disponibilité alimentaire limitée de la nourricerie qui serait une des origines du phénomène de mortalité densité-dépendance des juvéniles. Cette hypothèse est d'ailleurs suggérée dans plusieurs travaux (e.g. Nash and Geffen 2000, Le Pape and Bonhommeau 2013). Ce système de régulation ne s'applique pas pour autant à l'ensemble des habitats servant de nourricerie. En effet, d'autres mécanismes ont par exemple été identifiés en mer du Nord : van der Veer et al. (2000) constate ainsi que les années où de fortes abondances de plies G0 sont observées correspondent à des années dont l'hiver rigoureux à causer de fortes mortalités chez les prédateurs des larves implantées (la crevette *Crangon crangon* et le crabe *Liocarcinus holsatus*). Deuxièmement, l'absence d'années pour lesquelles les biomasses de juvéniles sont inférieures à celles prédites par la disponibilité alimentaire montre que ce phénomène densité-dépendant interviendrait la majorité du temps. Les quantités de larves s'implantant dans la nourricerie seraient donc toujours supérieures à celles pouvant se développer dans la nourricerie. Ce point, qui semble établi à l'échelle de la communauté d'espèces nourricerie-dépendantes, n'est pas forcément vrai à l'échelle d'une seule espèce. Il est d'ailleurs fort possible qu'il y ait des années pour lesquelles les larves d'une espèce ne subissent pas ce phénomène densité-dépendant en raison de fortes mortalités des stades antérieurs (Nash and Geffen 2000). Dans ce cadre, nous pouvons émettre l'hypothèse que la diversité des histoires de vie des espèces colonisant cette nourricerie est à l'origine d'une résilience de la survie des jeunes individus, toutes espèces confondues, colonisant la nourricerie.

3. Limites et perspectives

3.1. Une étude trophique nécessitant d'être élargie

3.1.1. A l'ensemble de l'écosystème

Les ressources alimentaires sur lesquelles se nourrissent les juvéniles de poissons sont également utilisées par d'autres prédateurs présentant de fortes biomasses, principalement des échinodermes (e.g. *Asterias rubens*) et des crustacés (e.g. *Liocarcinus holsatus*). Ainsi le taux d'exploitation total des proies étudiées reste une inconnue. Or cette donnée permettrait d'apporter une information plus complète sur la pression de prédation subie et ainsi de fournir une meilleure description de l'importance de la disponibilité alimentaire pour les juvéniles. Une perspective intéressante serait donc d'estimer ce taux d'exploitation total pour ainsi mieux comprendre les équilibres de la chaîne trophique au sein des nourriceries mais ceci requiert auparavant d'estimer les capturabilités de ces espèces qui sont malheureusement peu étudiées.

Dans cette thèse, seule la zone subtidale a été étudiée. Or les juvéniles de poissons, principalement des GO, occupent également les marges intertidales très productives (e.g. Grati et al. 2013) puis migrent en grandissant vers les zones plus profondes (Dorel et al. 1991). Malheureusement, les marges intertidales sont difficilement échantillonnables avec les moyens utilisés en zone subtidale en raison des faibles bathymétries. Développer un protocole d'échantillonnage adapté aux zones intertidales en maintenant l'utilisation du chalut à perche permettrait de comparer le fonctionnement de ces deux parties de l'écosystème et d'établir les connexions qu'il peut y avoir entre elles.

3.1.2. Mais aussi à d'autres nourriceries

L'hypothèse de régulation par le facteur trophique des biomasses de juvéniles à l'échelle d'une espèce ou de la communauté semble être établie pour la baie de Vilaine. Mais nous n'avons pas d'indication qui nous permette d'affirmer que ce mode de fonctionnement est répandu dans les nourriceries. L'exploration de l'impact du facteur trophique dans d'autres nourriceries est donc nécessaire pour vérifier que la baie de Vilaine fait ou non figure d'exception. La baie de Seine et les pertuis charentais, des nourriceries parmi les plus productives à l'échelle de la France (Rochette et al.

2010, Trimoreau et al. 2013), sont adaptées à ce type d'études en raison de la richesse des données existantes. L'exploration conjointe de différentes nourriceries a également pour intérêt le développement de modèles d'habitat (Le Pape et al. 2007, Nicolas et al. 2007, Trimoreau et al. 2013) basés sur des paramètres peu fluctuants dans le temps (e.g. bathymétrie, types de sédiments). Un des intérêts supplémentaires à ce type d'analyse à large échelle est qu'il pourrait mettre en évidence la contribution relative des paramètres fluctuants (e.g. température, nourriture, prédateurs) aux variations interannuelles de production de juvéniles.

Le caractère générique des outils et approches développés dans le cadre de cette thèse pourront permettre une application relativement aisée de ces méthodes sur des secteurs de nourriceries contrastées en termes d'apports fluviaux. Ce qui constituerait un réel test aux conclusions écologiques de cette thèse.

3.2. Adapter la résolution d'échantillonnage à la variabilité spatiale des organismes étudiés

Les interactions entre composantes biotiques mais aussi abiotiques révélées par analyses spatiales permettent de comprendre en partie le fonctionnement des écosystèmes. C'est ainsi qu'une étude de Lezama Ochoa et al. (2011) visant à décrire la relation prédateur-proie entre poissons pélagiques et macrozooplancton a montré que leur corrélation était positive à petite échelle (< 50 km) alors qu'elle devenait négative à plus large échelle (> 50 km). Cette étude illustre qu'en l'absence de connaissances *a priori* sur les interactions que peuvent avoir deux variables, la capacité des analyses spatiales à révéler directement la complexité de l'interaction en fait un outil performant comparé aux modèles d'exploration classiques (e.g. modèles linéaires). L'expérience acquise à travers les travaux du chapitre 2 souligne la nécessité d'une qualité d'échantillonnage adaptée pour réaliser des analyses spatialisées. En effet, l'augmentation de la résolution d'échantillonnage permettra d'améliorer la robustesse du modèle de variogramme sur lequel repose toute analyse spatiale. Lors de la mise en place d'un suivi biologique sur plusieurs années ayant pour vocation des analyses spatialisées, la question du plan d'échantillonnage se pose. Une réponse qui nous semble pertinente est de modéliser des variogrammes en routine sur les variables d'intérêt dès les premières années ; si la robustesse des modèles n'est pas satisfaisante, alors le plan d'échantillonnage doit être repensé jusqu'à l'obtention de la qualité requise. Dans ce cadre, les échanges entre phases de terrain et phases d'analyse semblent être une des clés d'optimisation de ce type de suivi.

3.3. Comment anticiper les variations du recrutement des espèces nourricerie-dépendantes ?

Un des grands défis des sciences halieutiques est de comprendre quelles sont les facteurs régissant les fluctuations du recrutement des populations. La prévision de ces variations a tout particulièrement un intérêt en termes de gestion des stocks de poissons exploités. Actuellement, la majorité des stocks sont gérés au RMD (rendement maximum durable) qui correspond à la quantité maximum d'un stock qui peut être prélevée chaque année sans compromettre les prélèvements des années suivantes. Or ce mode de gestion ne prend pas en compte les variations du recrutement qui peuvent être importantes d'une année à l'autre et influencer sur la quantité des prélèvements assurant la pérennité du stock (e.g. facteur de variation de 10 pour la plie (Pilling et al. 2008)). Le groupe de travail WGRFE (Working Group on Recruitment Forecasting in a Variable Environment) a ainsi été mis en place au sein du CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer) dans cet objectif.

Au vu de nos résultats en ce qui concerne les espèces nourricerie-dépendantes, une piste de recherche intéressante serait de vérifier si le recrutement de ces espèces est principalement déterminé au stade juvénile. Si c'est effectivement le cas, l'estimation des biomasses de juvéniles dans l'ensemble des nourriceries associées à un stock donné permettrait d'anticiper les variations du recrutement qui intervient lorsque ces juvéniles deviennent matures (à l'âge de 3 ans pour la sole par exemple (ICES 2009)). Vérifier cette relation implique qu'une série temporelle sur des données de biomasses de juvéniles soit disponible sur l'ensemble des nourriceries associées à un même stock.

Malheureusement, aucune série de données de ce type n'est disponible à notre connaissance. Cependant, il existe peut-être un moyen détourné d'établir un indice d'abondance de juvéniles sur une longue période. En effet, plusieurs auteurs ont montré que le débit moyen des fleuves était corrélé aux biomasses de juvéniles de poissons (Le Pape et al. 2003b, 2003b, Taylor et al. 2010, Dutterer et al. 2013). Ce type de relation, également observé dans le secteur côtier sous influence du Rhône, pourrait être dû à une cascade trophique (Letourneur et al. 2001, Salen-Picard et al. 2002, Darnaude et al. 2004) : les apports terrigènes associés à la décharge fluviale contiennent des nutriments et de la matière organique qui stimuleraient la production secondaire et donc la production de proies ainsi disponibles pour les juvéniles de poissons. Ainsi le débit pourrait servir à titre de proxy alimentaire afin d'améliorer les modèles pour les estimations d'indice de recrutement.

Un travail préliminaire a été réalisé dans ce sens (Cf. Annexe 1) et les premiers résultats semblent mettre en évidence cette relation bottom-up entre apports fluviaux et production de juvéniles de soles. Les résultats laissent également envisager une amélioration de la qualité de prédiction des biomasses de juvéniles à partir des données de débit.

Sachant que les juvéniles de poissons nourricerie-dépendants colonisent principalement des habitats côtiers sous influence estuarienne (Miller et al. 1984), il serait pertinent de vérifier si les résultats précédents se retrouvent dans d'autres nourriceries du golfe de Gascogne. Si c'est le cas, la relation entre le recrutement et les estimations de biomasse de soles GO à partir des données de débit pourrait être testée sur des périodes relativement longues. En effet, les données de débits sont facilement accessibles et l'évaluation du recrutement peut être fait à partir de données de campagnes collectées sur le plateau continental du golfe de Gascogne ou en utilisant les sorties d'analyses de population virtuelle (VPA) classiquement utilisées dans le cadre des évaluations de stocks. Si un lien est établi, alors nous pourrions anticiper les variations du recrutement des espèces étudiées et envisager une adaptation des mesures de gestion en conséquence sous réserve que la relation soit suffisamment prédictive.

Annexe 1

Annexe 1 : Résultats préliminaires de l'effet bottom-up de la décharge fluviale de la Vilaine

La baie de Vilaine est influencée par un fleuve, la Vilaine. Le Pape et al. (2003a, 2003b) observe que les biomasses moyennes des juvéniles de soles G0 sont corrélées au débit moyen de la Vilaine sur la période de Janvier à Mai, et émet deux hypothèses expliquant ce lien : 1) les forts débits engendrent des courants de surface de la côte vers le large qui sont compensés par des courants de fonds du large vers la côte favorisant ainsi la remontée des larves dans l'estuaire 2) les forts débits apportent de la matière organique qui stimule la production secondaire, les jeunes soles aurait ainsi plus de ressources alimentaires, c'est l'hypothèse du contrôle bottom-up du débit sur les biomasses de sole. On se propose de vérifier ici l'effet bottom-up du débit sur la productivité de la nurserie. Dans ce cadre, nous avons repris 3 jeux de données : 1) les débits moyens journaliers de la Vilaine calculés au niveau du barrage d'Arzal, 2) la série temporelle de biomasse de la sélection de proies introduite au chapitre 3 section 2, 3) et la série temporelle des biomasses de juvéniles G0 et G1 de sole.

Sous l'hypothèse que le débit influence les soles par un effet bottom-up à travers la chaîne trophique, nous avons sélectionné le débit moyen entre janvier et février, période qui correspond aux plus forts débits de l'année (Le Pape et al. 2003b) et qui participerait donc principalement à la « fertilisation » de la baie. La corrélation entre biomasses de proies et biomasses de soles a été vérifiée au chapitre 3 section 2. On se propose ici de tester dans un premier temps le lien entre débit et biomasses de proies puis de vérifier ensuite la relation débit et biomasses de soles G0 et G1 sur l'ensemble de la série de données actualisée depuis les travaux réalisés par (Le Pape et al. 2003b).

Comme précisé dans le chapitre 3 section 2, seuls les invertébrés les plus gros sont capturés par le chalut, or les espèces considérées vivent majoritairement plus d'un an (Boxshall 2013). Nous observons donc surtout des individus appartenant aux classes d'âge les plus anciennes. Si la disponibilité alimentaire est déterminante surtout la première année de vie à l'image des soles (Le Pape et al. 2003b), alors il est pertinent de tester la relation des biomasses des invertébrés avec les débits moyens des années antérieures (Fig. 1).

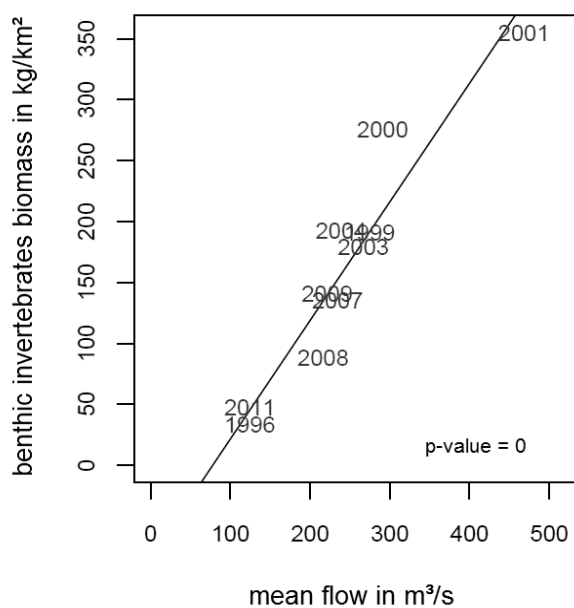


Fig. 1. Relation entre le débit moyen de la Vilaine sur la période janvier-février de l'année i et les biomasses d'invertébrés capturés l'année $i+1$

modèle : biomasse de proies de l'année $i \sim$ débit moyen de la période février-janvier de l'année $i-1$

Seule une relation entre les biomasses d'invertébrés de l'année i avec le débit moyen de l'année $i-1$ a été mise en évidence, bien qu'une tendance soit observée avec le débit de l'année i . Cette relation très nette sous-entend que les individus capturés doivent principalement être des invertébrés G1 et que l'influence du facteur trophique détermine bien les densités de ces invertébrés lors de leur première année. L'hypothèse que le débit « fertilise » la baie et favorise la production secondaire semble validée (Le Pape et al. 2003a, Kosteki et al. 2010).

La relation entre débit et soles G0 de l'année i a été testée sur l'ensemble de la série de données disponible. Cette relation a aussi été testée entre les soles G1 et le débit de l'année précédente (lorsque ces soles étaient donc au stade G0) (Fig.2).

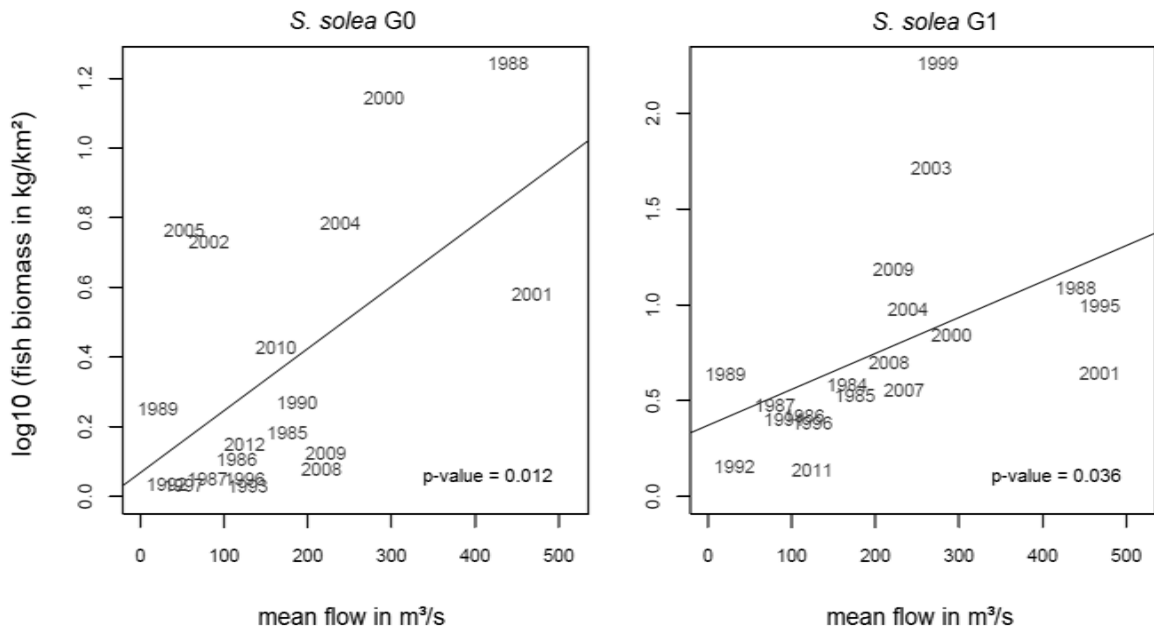


Fig. 2. Relation entre le débit moyen de la Vilaine sur la période janvier février et les biomasses de soles (log-transformées) avec modèle G0 : biomasse de G0 de l'année i \sim débit moyen de la période février-janvier de l'année i et modèle G1 : biomasse de G0 de l'année i \sim débit moyen de la période février-janvier de l'année $i-1$

Bien que bruitée, cette relation se retrouve aux deux âges comme nous pouvions nous y attendre.

Finalement, le lien de causalité entre le débit de la Vilaine et les biomasses de soles semble bien correspondre à un effet bottom-up. Ceci est cohérent avec les résultats de cette thèse qui évoquaient un facteur trophique limitant les biomasses de juvéniles de poissons. Il est par ailleurs intéressant de constater que l'influence du débit se répercute aux différents échelons de la chaîne alimentaire.

La relation entre proies et débit montre qu'il serait pertinent de tester la relation entre biomasses de soles G0 de l'année i et débit en prenant également en compte non seulement le débit de l'année i mais aussi le débit de l'année $i-1$. Ceci pourrait peut-être améliorer la qualité de prédiction des modèles d'estimation de biomasses de soles à partir du débit et sous entendrait que les soles se nourrissent sur des proies de différentes classes d'âge.

Les juvéniles de poissons nurricerie-dépendant colonisent principalement des habitats côtiers sous influence estuarienne (Miller et al. 1984). Ainsi, sous réserve que les résultats précédents se retrouvent dans d'autres nurriceries du golfe de Gascogne, ceci laisse penser que le débit des

rivières lors de la période hivernale détermine indirectement les biomasses de juvéniles de certaines espèces de poissons et pourrait être ainsi un proxy des variations de biomasses de juvéniles de poissons.

Ces résultats soulignent également que les conditions environnementales impactent la capacité d'accueil des nourriceries. Dans un contexte de changement climatique, les répercussions à long terme d'une modification de ces conditions pourraient influencer significativement la qualité des nourriceries et donc le renouvellement des populations de poissons nourricerie-dépendantes (Snickars et al. 2015).

Références générales

- Amara R, Laffargue P, Dewarumez JM, Maryniak C, Lagardère F, Luzac C. 2001. Feeding ecology and growth of O-group flatfish (sole, dab and plaice) on a nursery ground (Southern Bight of the North Sea). *Journal of Fish Biology* 58: 788–803.
- Archambault B, Pape OL, Bousquet N, Rivot E. 2014. Density-dependence can be revealed by modelling the variance in the stock–recruitment process: an application to flatfish. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 71: 2127–2140.
- Beck MW, Heck KL, Able KW, Childers DL, Eggleston DB, Gillanders BM, Halpern B, Hays CG, Hoshino K, Minello TJ, Orth RJ, Sheridan PF, Weinstein MP. 2001. The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates. *BioScience* 51: 633–641.
- Boxshall G. 2013. World Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org>
- Brind'Amour A, Laffargue P, Morin J, Vaz S, Foveau A, Le Bris H. 2014. Morphospecies and taxonomic sufficiency of benthic megafauna in scientific bottom trawl surveys. *Continental Shelf Research* 72: 1–9.
- Brown C. 2006. *Marine and Coastal Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*.
- Champalbert G, Macquart-Moulin C, Patriti G. 1992. Experimental study of the swimming activity of larval and juvenile sole, *Solea solea* (L.). *Annales de l'Institut océanographique* 68: 1–17.
- Ciotti BJ, Targett TE, Nash RDM, Geffen AJ. 2014. Growth dynamics of European plaice *Pleuronectes platessa* L. in nursery areas: A review. *Journal of Sea Research* 90: 64–82.
- Colléter M, Gascuel D, Ecoutin J-M, Tito de Morais L. 2012. Modelling trophic flows in ecosystems to assess the efficiency of marine protected area (MPA), a case study on the coast of Sénégal. *Ecological Modelling* 232: 1–13.
- Costopoulos CG, Fonds M. 1989. Proximate body composition and energy content of plaice (*Pleuronectes platessa*) in relation to the condition factor. *Netherlands Journal of Sea Research* 24: 45–55.
- Craig JK, Rice JA, Crowder LB, Nadeau DA. 2007. Density-dependent growth and mortality in an estuary-dependent fish: an experimental approach with juvenile spot *Leiostomus xanthurus*. *Marine Ecology Progress Series* 343: 251–262.
- Curran MC, Able KW. 2002. Annual stability in the use of coves near inlets as settlement areas for winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). *Estuaries* 25: 227–234.

- Darnaude A m., Harmelin-Vivien M I., Salen-Picard C. 2001. Food partitioning among flatfish (Pisces: Pleuronectiforms) juveniles in a Mediterranean coastal shallow sandy area. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81: 119–127.
- Darnaude AM, Salen-Picard C, Polunin NVC, Harmelin-Vivien ML. 2004. Trophodynamic Linkage between River Runoff and Coastal Fishery Yield Elucidated by Stable Isotope Data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oecologia* 138: 325–332.
- Desaunay Y, Perddou JB, Beillois P. 1981. Etude des nurseries de poissons du littoral de la Loire-Atlantique. *Science et Pêche* 319: 1–23.
- Dick Vethaak A. 1992. Diseases of flounder (*Platichthys Flesus* L.) in the Dutch Wadden Sea, and their relation to stress factors. *Netherlands Journal of Sea Research* 29: 257–271.
- Dorel D, Koutsikopoulos C, Desaunay Y, Marchand J. 1991. Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* (L.)) in the nursery ground of the bay of Vilaine (Northern bay of Biscay). *Netherlands Journal of Sea Research* 27: 297–306.
- Dutterer AC, Mesing C, Cailteux R, Allen MS, Pine WE, Strickland PA. 2013. Fish Recruitment Is Influenced by River Flows and Floodplain Inundation at Apalachicola River, Florida. *River Research and Applications* 29: 1110–1118.
- Fonseca VF, Neill WH, Miller JM, Cabral HN. 2010. Ecophys. Fish perspectives on growth of juvenile soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*, in the Tagus estuary, Portugal. *Journal of Sea Research* 64: 118–124.
- Fulford RS, Peterson MS, Grammer PO. 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.
- Gee JM, Warwick RM, Davey JT, George CL. 1985. Field experiments on the role of epibenthic predators in determining prey densities in an estuarine mudflat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 21: 429–448.
- Gibson R. 1994. Impact of Habitat Quality and Quantity on the Recruitment of Juvenile Flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research* 32: 191–206.
- Grati F, Scarcella G, Polidori P, Domenichetti F, Bolognini L, Gramolini R, Vasapollo C, Giovanardi O, Raicevich S, Celić I, Vrgoč N, Isajlovic I, Jenič A, Marčeta B, Fabi G. 2013. Multi-annual investigation of the spatial distributions of juvenile and adult sole (*Solea solea* L.) in the Adriatic Sea (northern Mediterranean). *Journal of Sea Research* 84: 122–132.
- Hampel H, Cattrijsse A, Elliott M. 2005. Feeding habits of young predatory fishes in marsh creeks situated along the salinity gradient of the Schelde estuary, Belgium and The Netherlands. *Helgoland Marine Research* 59: 151–162.
- Harden Jones F. 1968. *Fish Migration*. London: Edward Arnold Ltd.
- ICES. 2009. Report of the Working Group on the Assessment of the Demersal Stocks in the North Sea and Skagerrak. 1028.

- Iles TC, Beverton RJH. 2000. The concentration hypothesis: the statistical evidence. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 57: 216–227.
- Johnson AF, Jenkins SR, Hiddink JG, Hinz H. 2013. Linking temperate demersal fish species to habitat: scales, patterns and future directions. *Fish and Fisheries* 14: 256–280.
- Johnson AF, Valls M, Moranta J, Jenkins SR, Hiddink JG, Hinz H. 2012. Effect of prey abundance and size on the distribution of demersal fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69: 191–200.
- Johnson DW. 2007. Habitat complexity modifies post-settlement mortality and recruitment dynamics of a marine fish. *Ecology* 88: 1716–1725.
- Kostecki C, Le Loc'h F, Roussel J-M, Desroy N, Huteau D, Riera P, Le Bris H, Le Pape O. 2010. Dynamics of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Sea Research* 64: 54–60.
- Kramer SH. 1991. Growth, mortality, and movements of juvenile California halibut *Paralichthys californicus* in shallow coastal and bay habitats of San Diego County, California. *Fishery Bulletin U.S.* 89: 195–207.
- Laffargue P, Lagardère F, Rijnsdorp AD, Fillon A, Amara R. 2007. Growth performances of juvenile sole *Solea solea* under environmental constraints of embayed nursery areas. *Aquatic Living Resources* 20: 213–222.
- 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.
- Lezama Ochoa A, Balln M, Woillez M, Grados D, Irigoien X, Bertrand A. 2011. Spatial patterns and scale-dependent relationships between macrozooplankton and fish in the Bay of Biscay: an acoustic study. *Marine Ecology Progress Series* 439: 151–168.
- Le Bris H, Glémarec M. 1996. Marine and Brackish Ecosystems of South Brittany (Lorient and Vilaine Bays) with Particular Reference to the Effect of the Turbidity Maxima. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42: 737–753.
- Le Cann B, Koutsikopoulos C, Lacroix N, Champalbert G. 1992. Interactions des processus physiques et biologiques dans la dynamique des stades pélagiques de la sole sur le plateau continental du Golfe de Gascogne, France. *Annales de l'Institut océanographique* 68: 107–115.
- Le Pape O, Baulier L, Cloarec A, Martin J, Le Loc'h F, Désaunay Y. 2007. Habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France): A quantitative description using indicators based on epibenthic fauna. *Journal of Sea Research* 57: 126–136.
- Le Pape O, Bonhommeau S. 2013. The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. *Fish and Fisheries* n/a–n/a.

- Le Pape O, Chauvet F, Desaunay Y, Guerault D. 2003a. Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Journal of Sea Research* 50: 177–185.
- Le Pape O, Desaunay Y, Guerault D. 2003b. Relationship between fluvial discharge and sole (*Solea solea*, L.) recruitment in the Bay of Biscay (France). *ICES Marine Science Symposia* 219: 241–248.
- Marchand J. 1991. The influence of environmental conditions on settlement, distribution and growth of 0-group sole (*Solea solea* (L.)) in a macrotidal estuary (Vilaine, France). *Netherlands Journal of Sea Research* 27: 307–316.
- McLaren BE, Peterson RO. 1994. Wolves, Moose, and Tree Rings on Isle Royale. *Science* 266: 1555–1558.
- McLusky DS, Berry AJ. 1978. *Physiology and Behaviour of Marine Organisms: Proceedings of the 12th European Symposium on Marine Biology, Stirling, Scotland, September 1977*. Pergamon Press.
- Miller JM, Reed JP, Pietrafesa LJ. 1984. Patterns, Mechanisms and Approaches to the Study of Migrations of Estuarine-Dependent Fish Larvae and Juveniles. In: JD McCleave, GP Arnold, JJ Dodson, and WH Neill, editor. *Mechanisms of Migration in Fishes* Springer US. p. 209–225.
- Myers RA, MacKenzie BR, Bowen KG, Barrowman NJ. 2001. What is the carrying capacity for fish in the ocean? A meta-analysis of population dynamics of North Atlantic cod. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 1464–1476.
- Nash RDM. 1998. Exploring the population dynamics of Irish Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L., through the use of Paulik diagrams. *Journal of Sea Research* 40: 1–18.
- Nash RDM, Geffen AJ. 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. *Journal of Sea Research* 44: 101–110.
- Nash RDM, Geffen AJ. 2012. Mortality through the early life-history of fish: What can we learn from European plaice (*Pleuronectes platessa* L.)? *Journal of Marine Systems* 93: 58–68.
- Nash RDM, Geffen AJ, Burrows MT, Gibson RN. 2007. Dynamics of shallow-water juvenile flatfish nursery grounds: application of the self-thinning rule. *Marine Ecology Progress Series* 344: 231–244.
- Nicolas D, Le Loc'h F, Desaunay Y, Hamon D, Blanchet A, Le Pape O. 2007. Relationships between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (Bay of Biscay, France) nursery ground. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73: 639–650.
- Oh C, Hartnoll RG, Nash RDM. 2001. Feeding ecology of the common shrimp *Crangon crangon* in Port Erin Bay, Isle of Man, Irish Sea. *Marine Ecology Progress Series* 214: 211–223.
- Persson L-E. 1981. Were macrobenthic changes induced by thinning out of flatfish stocks in the Baltic proper? *Ophelia* 20: 137–152.

- Peterson CH, Summerson HC, Thomson E, Lenihan HS, Grabowski J, Manning L, Micheli F, Johnson G. 2000. Synthesis of linkages between benthic and fish communities as a key to protecting essential fish habitat. *Bulletin of Marine Science* 66: 759–774.
- Piet GJ, Pfisterer AB, Rijnsdorp AD. 1998. On factors structuring the flatfish assemblage in the southern North Sea. *Journal of Sea Research* 40: 143–152.
- Pihl L. 1985. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Marine Ecology Progress Series* 22: 169–179.
- Pilling GM, Kell LT, Hutton T, Bromley PJ, Tidd AN, Bolle LJ. 2008. Can economic and biological management objectives be achieved by the use of MSY-based reference points? A North Sea plaice (*Pleuronectes platessa*) and sole (*Solea solea*) case study. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 65: 1069–1080.
- Post E, Peterson RO, Stenseth NC, McLaren BE. 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature* 401: 905–907.
- Reichert MJM. 2003. Diet, consumption, and growth of juvenile fringed flounder (*Etropus crossotus*); a test of the “maximum growth/optimum food hypothesis” in a subtropical nursery area. *Journal of Sea Research* 50: 97–116.
- Richard P, Bergeron J-P, Boulhic M, Galois R, Person-Le Ruyet J. 1991. Effect of starvation on RNA, DNA and protein content of laboratory-reared larvae and juveniles of *Solea solea*. *Marine Ecology Progress Series* 72: 69–77.
- Rijnsdorp AD, Van Beek FA, Flatman S, Millner RM, Riley JD, Giret M, De Clerck R. 1992. Recruitment of sole stocks, *Solea solea* (L.), in the Northeast Atlantic. *Netherlands Journal of Sea Research* 29: 173–192.
- Riley JD, Symonds DJ, Woolner L. 1981. On the factors influencing the distribution of 0-group demersal fish in coastal waters. 223–228.
- Rochette S. 2011. Effet des perturbations anthropiques sur la survie des juvéniles de poissons marins dans les nourriceries et conséquences sur le renouvellement des populations. Application au stock de sole commune (*Solea solea*) en Manche Est. *Agrocampus Ouest*.
- 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). *Journal of Sea Research* 64: 34–44.
- Rogers SI. 1994. Population density and growth rate of juvenile sole *Solea solea* (L.). *Netherlands Journal of Sea Research* 32: 353–360.
- Rooper CN, Gunderson DR, Armstrong DA. 2004. Application of the concentration hypothesis to English sole in nursery estuaries and potential contribution to coastal fisheries. *Estuaries* 27: 102–111.
- Ross SW. 2003. The relative value of different estuarine nursery areas in North Carolina for transient juvenile marine fishes. *Fishery Bulletin* 101: 384–404.

- Salen-Picard C, Darnaude AM, Arlhac D, Harmelin-Vivien ML. 2002. Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven river run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. *Oecologia* 133: 380–388.
- Schmitt RJ, Holbrook SJ. 2000. Habitat-Limited Recruitment of Coral Reef Damselfish. *Ecology* 81: 3479–3494.
- Seitz RD, Wennhage H, Bergström U, Lipcius RN, Ysebaert T. 2014. Ecological value of coastal habitats for commercially and ecologically important species. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 71: 648–665.
- Selleslagh J. 2008. Fonctionnement des nourriceries intertidales et estuariennes: influence de l'environnement sur la dynamique et les performances physiologiques de l'ichtyofaune. Université du littoral Côte d'Opale.
- Shi YB, Gunderson DR, Sullivan PJ. 1997. Growth and survival of 0(+) English sole, *Pleuronectes vetulus*, in estuaries and adjacent nearshore waters off Washington. *Fishery Bulletin* 95: 161–173.
- Snickars M, Weigel B, Bonsdorff E. 2015. Impact of eutrophication and climate change on fish and zoobenthos in coastal waters of the Baltic Sea. *Marine Biology* 162: 141–151.
- Sogard SM. 1997. Size-Selective Mortality in the Juvenile Stage of Teleost Fishes: A Review. *Bulletin of Marine Science* 60: 1129–1157.
- Taylor JC, Miller JM, Pietrafesa LJ, Dickey DA, Ross SW. 2010. Winter winds and river discharge determine juvenile southern flounder (*Paralichthys lethostigma*) recruitment and distribution in North Carolina estuaries. *Journal of Sea Research* 64: 15–25.
- Trimoreau E, Archambault B, Brind'Amour A, Lepage M, Guitton J, Le Pape O. 2013. A quantitative estimate of the function of soft-bottom sheltered coastal areas as essential flatfish nursery habitat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 133: 193–205.
- Vasconcelos RP, Eggleston DB, Pape OL, Tulp I. 2014. Patterns and processes of habitat-specific demographic variability in exploited marine species. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 71: 638–647.
- Van der Veer HW, Bergman MJN. 1987. Predation by crustaceans on a newly settled 0-group plaice *Pleuronectes platessa* population in the western Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* 35: 203–215.
- Van der Veer HW, Freitas V, Koot J, Witte JI, Zuur AF. 2010. Food limitation in epibenthic species in temperate intertidal systems in summer: analysis of 0-group plaice *Pleuronectes platessa*. *Marine Ecology Progress Series* 416: 215–227.
- Van der Veer HW, Geffen AJ, Witte JIJ. 2000. Exceptionally strong year classes in plaice *Pleuronectes platessa*: are they generated during the pelagic stage only, or also in the juvenile stage? *Marine Ecology Progress Series* 199: 255–262.

- Van der Veer HW, Witte JIJ. 1993. The Maximum Growth Optimal Food Condition Hypothesis - a Test for 0-Group Plaice *Pleuronectes-Platessa* in the Dutch Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* 101: 81–90.
- Vinagre C, Cabral HN. 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.
- Wouters N, Cabral HN. 2009. Are flatfish nursery grounds richer in benthic prey? *Estuarine Coastal and Shelf Science* 83: 613–620.