



HAL
open science

Effets du changement climatique sur la distribution de la macrofaune benthique en Manche

François Gaudin

► **To cite this version:**

François Gaudin. Effets du changement climatique sur la distribution de la macrofaune benthique en Manche. Océanographie. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2017. Français. NNT : 2017PA066182 . tel-01661329

HAL Id: tel-01661329

<https://theses.hal.science/tel-01661329>

Submitted on 11 Dec 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.

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE
Ecole doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme : évolution et écologie

Effets du changement climatique sur la distribution de la macrofaune benthique en Manche

Présentée par

François Gaudin

Spécialité Océanographie Biologique

Dirigée par Eric Thiébaud et Nicolas Desroy

Soutenue publiquement le 28/02/2017

Devant un jury composé de :

Pr Gilles Bœuf, Université Pierre et Marie Curie

Dr Laurent Chauvaud, Université de Bretagne Occidentale - IUEM

Pr Olivier Le Pape, Agrocampus Ouest

Pr Nadia Améziane, Muséum National d'Histoire Naturelle

Dr Silvana Birchenough, CEFAS

Pr Jean-Claude Dauvin, Université de Caen Normandie

Dr Nicolas Desroy, IFREMER

Pr Eric Thiébaud, Université Pierre et Marie Curie

Président

Rapporteur

Rapporteur

Examinatrice

Examinatrice

Examineur

Co-directeur

Co-directeur

« A fundamental component of marine biodiversity is knowing
WHAT, WHERE, and WHEN
species are present »

Mark J. Costello *et al.* (2016) in *The GEO Handbook on Biodiversity Observation Networks*

REMERCIEMENTS

Tenir la barre de ce navire que constitue la thèse n'aurait été possible sans les nombreuses personnes qui ont contribué, de près ou de loin, à le mener à bon port tout en évitant les obstacles. Je souhaiterais ici les remercier.

Tout d'abord, je tiens à adresser mes sincères remerciements à mes directeurs de thèse Eric Thiébaud et Nicolas Desroy, mes deux compas dans cette navigation. Merci de m'avoir fait confiance pour mener à bien ce travail et pour votre encadrement tout au long de celui-ci.

J'exprime ma profonde reconnaissance envers Eric qui, dès la rentrée en 1^{ère} année du Master OEM, il y a déjà maintenant cinq ans et demi, m'a tout de suite fait bonne impression en arborant fièrement un tee-shirt « A l'Aise Breizh » sur lequel était inscrit le nom de la ville où je suis né et ai été scolarisé, Vannes ! Ta parole décontractée et pédagogue ainsi que tes conseils tout au long de mes deux années de Master m'ont été d'un grand soutien. Merci de m'avoir fait confiance en m'acceptant en stage de M2, puis en m'offrant la possibilité de rester un peu plus longtemps à Roscoff, notamment pour écrire un premier article dont j'ai bon espoir qu'il soit publié prochainement, et enfin pour m'avoir mis le pied à l'étrier de cette thèse à laquelle je me suis attaché et qui a filé comme un cheval au galop. Ce fut un honneur de travailler et d'échanger avec toi depuis le début du stage de M2 et plus particulièrement tout au long de ces trois années et quelques mois de thèse. Merci d'avoir toujours su te rendre disponible et d'avoir pris le temps nécessaire à l'avancement de mon travail malgré un emploi du temps souvent très chargé. Je salue également ta pertinence et ton efficacité.

Je remercie encore Nicolas de m'avoir fait confiance en m'acceptant sur ce sujet de thèse à l'issue d'un travail préliminaire réalisé sur les échantillons récoltés en 2012. Merci également pour ta disponibilité, tes conseils et pour m'avoir aidé au début de la phase de déterminations à Dinard, phase qui m'aura occupé une grande partie de la thèse.

Je remercie chaleureusement les membres du jury qui ont accepté d'évaluer ce travail de thèse, les rapporteurs Laurent Chauvaud et Olivier Le Pape, ainsi que les examinateurs Nadia Améziane, Silvana Birchenough, Gilles Bœuf et Jean-Claude Dauvin.

Merci aux membres de mon comité de suivi de thèse, Jean-Claude Dauvin, Steven Degraer et Sandrine Vaz, pour leurs conseils, suggestions et réflexions toujours très constructifs, ainsi qu'à Catherine Leblanc pour avoir accepté de représenter l'école doctorale lors du 2^{ème} comité. Au-delà de ce comité, j'adresse toute ma gratitude à Sandrine pour sa formation sur les modèles d'habitats sous le Soleil de Boulogne-sur-Mer et pour toute l'aide qu'elle m'a apportée pour modéliser la distribution et les abondances des espèces macrobenthiques ciblées au cours de cette thèse. Merci aussi pour ta gentillesse et ta bonne humeur, particulièrement appréciables en mer.

Je tiens également à remercier Louis Cabioch, avec qui je n'ai pu échanger qu'à l'occasion d'un déménagement d'échantillons, et tous ceux qui ont participé, dans les années 1970, aux campagnes d'exploration du macrobenthos des fonds meubles de la Manche, notamment Franck

Gentil, Christian Retière et René Glaçon. Cette thèse n'aurait pu exister sans le travail colossal que vous avez réalisé et l'inestimable jeu de données que vous avez pu constituer.

Je souhaite aussi adresser mes remerciements à tous ceux qui, quarante ans plus tard, ont contribué à l'échantillonnage de 71 stations en 2012 à bord du N/O Côtes de la Manche et/ou m'ont aidé à en échantillonner 184 de plus en 2014 à bord du N/O Thalassa : Antoine Carlier, Jérôme Fournier, Céline Houbin, Patrick Le Mao et mes deux directeurs de thèse sur les deux campagnes ; Nadia Améziane, Caroline Broudin, Stanislas Dubois, Aurélie Foveau, Franck Gentil, Jacques Grall, Lise Latry, Thibaut Nebout et Isabelle Rombouts sur l'une d'entre elles. Merci également à Caro, Céline, Eric, Franck, Jacques, Jérôme, Nico, Patrick et Stan d'avoir participé à la détermination des échantillons de 2012. J'en profite aussi pour remercier chaleureusement les membres d'équipage des deux navires et tous les collègues halieutes, planctonologues et hydrologues croisés au cours de la campagne CAMANOC sur la Thalassa et plus particulièrement les deux chefs de mission Morgane Travers-Trolet et Yves Vérin.

Ma thèse a également pu bénéficier de deux ports d'attache : la Station Biologique de Roscoff et le CRESCO à Dinard. Cela fait donc deux fois plus de personnes à remercier.

Je commence d'abord par les roscovites avec qui j'ai débuté la traversée de ces années de thèse et avec qui j'entre aujourd'hui dans le chenal du port de destination. Merci à tous les membres des équipes DivCo et EFEB pour leur accueil et l'excellente ambiance qu'ils m'ont offerte tout au long de mon séjour à la station. Je tiens particulièrement à remercier ma chef d'équipe, Fred, qui a toujours été enthousiaste et encourageante à chaque occasion que nous avons eue de discuter de mon travail et de mes résultats. Toujours dans la team DivCo, je souhaiterais également adresser des remerciements à Thierry pour son dynamisme, sa bonne humeur et son humour qui m'ont parfois manqué à la pause-café suite à son départ de l'autre côté de la rue, à Thomas, notamment pour ses conseils sur R au début de ma thèse, à Claire pour son soutien et sa gentillesse, et à Christophe pour la deuxième dose d'humour qu'il a apporté à l'équipe. Je souhaite également un bon vent à Lise qui vient de s'embarquer dans une nouvelle thèse auprès d'Eric. Je suis certain que tu navigueras en toute quiétude tout au long de ces trois années. Au sein de la team EFEB, je tiens à remercier tous ceux qui, quotidiennement, ont participé à l'animation du couloir benthos, notamment lors de la sacro-sainte pause-café, et ont aussi accompagné et égayé mes repas du midi. Merci Aline pour ta bonne humeur, ton rire communicatif, pour avoir toujours été bon public et avoir si souvent donné un rythme sportif sur le chemin du Gulf Stream, notamment sous le Soleil breton. Ainsi, je me souviendrai quand nous randonnions rosés à Roscoff... Merci aussi à Erwann pour nos discussions entre thésards du même couloir et pour avoir participé, à grands renforts de stagiaires au turnover du groupe. Je te laisse plein de bonnes ondes pour la fin de ta thèse vers laquelle tu sembles t'acheminer sereinement. Merci Olivier pour toutes nos discussions « p&p » (people & politiques). Merci aussi à Pascal, Dominique, Sophie, Stéphane, Marine, Zujaila, Florian, Doriane, Julie, ... d'avoir contribué à la bonne ambiance générale qui règne à l'étage au-dessus de l'aquarium. J'en profite également pour remercier l'ensemble des stagiaires, qu'ils aient été EFEB, DivCo ou SMO, pour leur enthousiasme, leur sympathie et leurs gâteaux d'arrivée et/ou de départ avec une pensée particulière pour les derniers : Bastien, mon collègue de bureau pendant quelques mois, à qui je souhaite trois excellentes années de thèse entre Brest et Dinard, mais aussi Louis, Katja, Eglantine, Morgane, Paul, ... Merci également à Laure, ma collègue de bureau, pour son soutien et nos discussions quotidiennes, ainsi qu'à tous les membres de l'équipe Chimie marine.

Je tiens également à adresser mes remerciements à l'ensemble du Service Mer et Observation de la station et plus particulièrement à Céline pour m'avoir aidé à la préparation matérielle et logistique de la campagne CAMANOC, ainsi qu'à Noël et François pour avoir parfaitement gréé les six dragues Rallier du Baty embarquées et quelque peu « usées » en 2014. Vous avez tous trois largement contribué au succès de l'échantillonnage réalisé.

Je remercie également l'ensemble du personnel administratif de la station, en particulier Nathalie pour les commandes et les OM CNRS, Léna pour les OM UPMC, Béatrice, Myriam et Céline pour la gestion des contrats et autres tâches associées, Claudie pour nos échanges sur la représentation des étudiants au CA de la station et enfin Brigitte et Christine à l'accueil. Merci à toutes pour votre gentillesse et votre patience. Merci aussi à André pour m'avoir ravitaillé en crêpes les derniers dimanches soirs de rédaction à la station.

Evoquer la nourriture m'amène enfin (ou « en faim », je ne sais plus trop) à remercier l'ensemble du personnel du Gulf Stream pour avoir concocté et servi tous ces bons petits plats que je vais grandement regretter. Ce fut chaque midi un véritable plaisir et un privilège d'être servi à table des mets de qualité dans un cadre aussi agréable.

J'en viens maintenant aux dinardais, équipage plus restreint, avec qui j'ai traversé un an et demi de thèse. Merci à tous les membres du LERBN de l'Ifremer pour leur accueil et leur convivialité. Merci à la chef de station, Claire, pour avoir toujours pris le temps de prendre de mes nouvelles et d'avoir veillé à ma bonne intégration au sein de l'équipe. Merci à Patrick, le sage du labo, pour m'avoir fait partager ses connaissances sur la distribution de certaines espèces et pour avoir participé, avec Ludo que je remercie également, à la détermination des échantillons récoltés en 2014. Merci à Renée pour sa gentillesse et sa bienveillance au quotidien. Je remercie également Auriane, ma collègue du bureau des thésards, pour avoir partagé avec elle des moments clés de nos thèses respectives et lui souhaite que tout se passe au mieux pour sa dernière année. Merci aussi à Julien, Daniel, Aurore, Aurélie, Françoise, Julien, Sandrine, ...

J'adresse également de chaleureux remerciements à tous les collègues du MNHN pour leur accueil et leur sympathie. Merci à Jérôme pour son expertise sédimentaire, pour sa bonne humeur et pour toutes ces discussions passionnées que nous avons eues, et qui, bien souvent, amènent à la réflexion. Merci également à Anne-Laure, Lilou, Clarisse et Flora pour votre soutien et à tous les autres : Eric, Laurent, Seb, Jézabel, Emmanuelle, Sandrine, Alexandre, Anthony, Thomas, Valentin, Julien, ...

Merci aux amis de Master, Alice, Justine, Camilla, Sophie, Fayçal et Debany pour les week-ends, trop rares malheureusement compte-tenu des emplois du temps de chacun, à Paris, Bordeaux/Arcachon, La Rochelle, Dinard et Roscoff ainsi qu'à Laura et Justine à nouveau pour les soirées brestoises et roscovites, trop rares également, toujours pour les mêmes raisons. Ces week-ends et soirées ont été de véritables respirations pendant ces trois années de thèse mais aussi des moments privilégiés pour partager nos doutes et nos inquiétudes tout en nous reboostant les uns les autres. Merci pour tous vos messages de soutien. Je remercie également un OEM d'une autre promo, Thibault, d'avoir régulièrement pris de mes nouvelles (topette!).

Enfin, je remercie mes parents pour leur soutien à la fois moral et logistique, en particulier au cours des nombreux déménagements (six en tout) qui ont jalonné ma période de thèse.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE	1
1. Le changement climatique et ses effets sur les organismes marins.....	3
1.1. Les preuves d'un réchauffement récent des eaux de l'océan mondial et de la Manche	3
1.2. Conséquences pour les organismes et les écosystèmes marins	6
2. Caractéristiques océanographiques de la Manche	14
2.1. Topographie et toponymie générale	14
2.2. Conditions hydrodynamiques et sédimentaires	16
2.3. Conditions hydrologiques : température et salinité	17
2.4. Perturbations anthropiques	21
3. La Manche : zone de transition biogéographique	23
3.1. Biogéographie de l'Atlantique Nord-Est.....	23
3.2. Conséquences sur la distribution des invertébrés benthiques en Manche	25
4. Les modèles de niche écologique	29
4.1. Le concept de niche écologique	29
4.2. Modéliser les niches et les distributions : des étapes fondamentales, une diversité de méthodes.....	32
4.3. Des applications variées	38
5. Objectifs et plan de la thèse	40

CHAPITRE 1

Les communautés benthiques circalittorales des sédiments grossiers de la Manche : influence des paramètres environnementaux et des activités de pêche aux arts traînants

43

1. Introduction	45
2. Matériel et méthodes.....	49
2.1. Zone d'étude	49

2.2. Stratégie d'échantillonnage.....	49
2.3. Traitement des données.....	52
2.3.1. Structure des communautés	53
2.3.2. Lien avec les paramètres environnementaux et géographiques	54
3. Résultats	60
3.1. Description qualitative de la distribution sédimentaire.....	60
3.2. Structure des communautés	61
3.3. Lien avec les paramètres environnementaux et géographiques	69
4. Discussion	73
4.1. Distribution des sédiments grossiers de la Manche : une description souvent difficile.....	73
4.2. Structure des communautés	73
4.2.1. Comparaison avec les travaux britanniques (années 1920 à 1960).....	73
4.2.2. Comparaison avec les travaux français (années 1960 à 2000).....	74
4.2.3. Synthèse de la comparaison avec les travaux existants sur la bionomie benthique en Manche.....	76
4.3. Lien avec les paramètres environnementaux et géographiques	77
4.4. Lien avec les cartographies à grande échelle d'habitats benthiques EUNIS.....	79
5. Conclusion.....	85

CHAPITRE 2

Estimations du réchauffement des eaux de fond en Manche et changements associés de distribution de la macrofaune benthique à 40 ans d'intervalle

87

Marine sublittoral benthos: the great loser in the race for temperature tracking in response to climate change?

89

1. Introduction	92
2. Materials and methods	95
2.1. Recent seabed temperature changes along the English Channel	95
2.2. Sampling procedures adopted in the 1960s-70s and in 2012-14.....	96
2.3. Treatment of 1960s-70s and 2012-14 survey data	98
2.4. Differences in the distribution of the benthic fauna.....	98

3. Results	100
3.1. Recent seabed temperature changes along the English Channel	100
3.2. Distributional range changes of benthic fauna	102
3.3. Spatial occurrence changes of benthic macrofauna	105
4. Discussion	108
4.1. Seabed temperature changes along the English Channel	108
4.2. Linking observed distribution changes of benthic macrofauna to climate change	110
4.3. Towards a loss of benthic biodiversity	114
5. Supplementary material.....	117

CHAPITRE 3

Validation des modèles de distribution d'espèces dans un contexte de changement climatique pour des espèces macrobenthiques de la Manche et évaluation des facteurs environnementaux affectant leur distribution et leurs abondances..... 119

Validation of species distribution models under climate change on macrobenthic species of the English Channel and evaluation of the environmental factors affecting their distribution and abundances 119

1. Introduction	121
2. Material and methods.....	125
2.1. Benthic species distribution and abundance data	125
2.2. Environmental data	126
2.3. Modelling techniques.....	128
2.4. Models construction, selection and evaluation	129
2.5. Relative contribution of environmental factors.....	132
2.6. Predicted distribution and error maps.....	133
2.7. Link between recent climate warming and predicted distributions	135
3. Results	136
3.1. How do models perform on an independent validation dataset?	136
3.2. Does validation on nonindependent distribution data provide good estimates of models' predictive accuracy on independent data?	136

3.3. Which environmental factors affect the distribution of macrobenthic animal species in the English Channel?.....	141
3.3.1. Western species	141
3.4.2. West Channel species.....	153
3.4.3. Sarnian species	159
3.3.4. Eastern species	177
3.3.5. Species present throughout the Channel.....	195
3.4.6. Species not classified.....	221
3.3.7. Synthesis.....	238
3.4. Have species adjusted their distributions in response to recent climate change?.....	240
4. Discussion	242
4.1. Validation and limits of SDMs under climate change	242
4.2. Factors affecting the distribution and abundances of macrobenthic invertebrates in the English Channel	245
4.3. Adjustment of species' distribution in response to recent climate change.....	246
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES	249
Réchauffement des eaux de fond et changements associés de distribution de la macrofaune benthique subtidale	252
Des barrières potentielles au déplacement des espèces en réponse au changement climatique	255
Perspectives	256
Vers des observations et des prédictions futures	256
Vers un changement d'échelle spatiale	258
Vers une approche intégrée de l'impact du changement climatique sur la macrofaune benthique	260
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	265
ANNEXE	285

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** (a) Evolution temporelle de la température moyennée de 0 à 700 m pour la période 1971-2010 (en degrés Celsius par décennie). (b) Evolution temporelle de la température moyennée par secteur (latitude vs. profondeur, en degrés Celsius par décennie) pour la période 1971-2010 et température moyenne par secteur (contours noirs degrés Celsius). (c) Anomalie de température moyenne à l'échelle globale (années vs. profondeur) par rapport à la moyenne de 1971 à 2010. (d) Différence moyenne de température à l'échelle globale entre la surface et les profondeurs de 200 m (en noir : valeurs annuelles, en rouge : moyenne mobile sur 5 ans). Source : IPCC (2013).4
- Figure 2.** Anomalies annuelles de température observées sur la série à long terme (1903-2007) de la station E1, au large de Plymouth, et moyenne mobile sur 5 ans en surface et à 50 m de profondeur. D'après Smyth et al. (2010).5
- Figure 3.** Anomalies annuelles de température près du fond observées de 1960 à 2014 sur la série à long terme du site Astan, au large de Roscoff.6
- Figure 4.** Réponses écologiques potentielles face au changement climatique. D'après Harley *et al.* (2006).7
- Figure 5.** Etapes d'extension et de contraction des aires de distribution des espèces. D'après Bates *et al.* (2014).9
- Figure 6.** Changements annuels et saisonniers d'abondances de l'espèce d'eaux chaudes *Calanus helgolandicus* et de l'espèce d'eaux froides *Calanus finmarchicus* de 1958 à 2009 en mer du Nord et répercussions des changements annuels et saisonniers du zooplancton sur le recrutement des morues de 1958 à 1999 en mer du Nord. D'après Sir Alister Hardy Foundation for Ocean Science (<http://www.sahfos.org>) et Beaugrand *et al.* (2003). 11
- Figure 7.** Changements annuels d'abondance des espèces de balanes intertidales *Chtamalus* spp. et *Semibalanus balanoides* à Cellar Beach, South Devon. D'après Southward *et al.* (2005). 12
- Figure 8.** Carte topographique générale de la Manche pour un niveau moyen d'eau établi à partir d'un Modèle Numérique de Terrain bathymétrique de la façade Atlantique (SHOM, 2015). .. 14
- Figure 9.** Divisions des deux bassins de la Manche. 15
- Figure 10.** Vitesses maximales des courants de marée en Manche. D'après Salomon & Breton (1991). 16
- Figure 11.** Distribution des sédiments superficiels en Manche. Modifié d'après Vaslet *et al.* (1979). 17
- Figure 12.** Distribution des températures moyennes de fond en Manche en (a) mars, (b) septembre et amplitude annuelle (c) pour la période 1962-1979. Modifié d'après Agoumi (1982). 19

Figure 13. Ecarts moyens entre les températures estivales de surface et de fond en Manche occidentale. D'après Dietrich (1950), modifié par Cabioch (1968).	20
Figure 14. Distribution des salinités de surface en Manche (source : climatologie mensuelle Manche - golfe de Gascogne BOBYCLIM_V2.3).	21
Figure 15. Biogéographie de l'Atlantique Nord-Est. D'après Hiscock (1998), modifié par Dinter (2001).	25
Figure 16. Cartes de distribution d'espèces représentatives des différents patrons décrits par Holme (1966) : (a) <i>Astarte sulcata</i> , une espèce très occidentale, (b) <i>Venus casina</i> , une espèce de toute la Manche occidentale, (c) <i>Venus verrucosa</i> , une espèce sarnienne, (d) <i>Buccinum undatum</i> , une espèce orientale et (e) <i>Glycymeris glycymeris</i> , une espèce présente dans toute la Manche (Cabioch, Gentil, Glaçon & Retière, comm pers.).	27
Figure 17. Limites orientales successives d'espèces à « distributions climatiques ». A : <i>Porella compressa</i> ; B : <i>Diphasia pinaster</i> ; C : <i>Thuiaria articulata</i> ; D : <i>Lafaea dumosa</i> ; E : <i>Caryophyllia smithii</i> ; F : <i>Sertularella gayi</i> ; G : <i>Rhynchozoon bispinosum</i>	28
Figure 18. Illustration de la relation entre la distribution hypothétique d'une espèce dans l'espace géographique et dans l'espace environnemental. D'après Pearson (2007).	31
Figure 19. Exemple de courbes « caractéristiques de fonctionnement du récepteur » (ROC) et illustration de distributions de fréquences. D'après Pearson (2007).	37
Figure 20. Nombre d'applications des modèles de distribution d'espèces dans le domaine marin (ligne pleine) et dans le domaine terrestre (ligne pointillée). D'après Robinson <i>et al.</i> (2011). ..	39
Figure 21. Localisation des stations d'échantillonnage en Manche.	50
Figure 22. (a) Drague Rallier du Baty et (b) schéma de son mécanisme de fonctionnement, modifié d'après Trigui (2009).	51
Figure 23. Etapes du traitement d'un échantillon : (a) photographie, (b) sous-échantillonnage à 30 L, (c) tamisage et (d) tri.....	52
Figure 24. Exemple de photographie pour chacun des types de sédiment définis : (a) sables grossiers et très grossiers, (b) graviers, (c) cailloutis et galets, (d) blocs.	57
Figure 25. Données modélisées de températures de fond en Manche : (a) moyenne mensuelle en mars lorsque les températures sont minimales (2003-2012), (b) moyenne mensuelle en septembre lorsqu'elles sont maximales (2002-2011) et (c) amplitude moyenne entre mars et septembre (2002- 2012).	58
Figure 26. Variables environnementales prises en compte (autres que type sédimentaire et température) : (a) données modélisées de profondeur moyenne, (b) données modélisées de tension de cisaillement sur le fond et (c) pression maximale d'abrasion de sub-surface liée à la pêche aux arts traînants entre 2009 et 2013.....	59
Figure 27. Distribution des types sédimentaires dominants.	61

Figure 28. Classification ascendante hiérarchique (groupement moyen, distance de Bray-Curtis « zéro-ajustée ») réalisée sur les données d'abondance des 225 taxons échantillonnés en 2012 et 2014, après transformation par la fonction $\log(x+1)$	63
Figure 29. Distribution des assemblages et sous-assemblages.	64
Figure 30. Analyse en coordonnées principales de la structure des assemblages macrobenthiques..	69
Figure 31. Partition de variance réalisée sur les données d'abondance transformées des espèces macrobenthiques identifiées avec (a) l'ensemble des variables environnementales seul, l'ensemble des variables spatiales seul et l'interaction entre ces deux ensembles et (b) les variables environnementales retenues après sélection.	71
Figure 32. Analyse de redondance basée sur la distance (dbRDA) réalisée à partir de la matrice de similarité de Bray-Curtis « zéro-ajustée » (après transformation $\log(x+1)$ des données d'abondance) et des sept variables environnementales retenues.	72
Figure 33. Cartes d'habitats EUNIS, de niveau 3 pour les habitats rocheux et de niveau 4 pour les habitats sédimentaires, réalisées par (a) Coggan & Diesing (2011) et (b) Hamdi <i>et al.</i> (2010). Une comparaison avec les communautés identifiées au cours de ce chapitre et associées à des habitats EUNIS de niveau 3 est effectuée avec la carte de Hamdi <i>et al.</i> (2010).	81
Figure 34. Location of the 184 stations sampled by Cabioch <i>et al.</i> from 1971 to 1976 and of the 228 stations sampled in 2012 and 2014.	97
Figure 35. Decadal changes in seabed temperature along the English Channel calculated (a) for the period 1985-2011 for the warmest month (September) and (b) for the period 1985-2012 for the coldest month (March).	101
Figure 36. Trends in spatial distribution along a West-East axis.	104
Figure 37. Observed distance and direction of shifts of the distribution centroid of the 64 benthic invertebrates sampled at the two survey periods in at least 10 squares at one of them.	105
Figure 38. Relative changes in the spatial presence of cold-water and warm-water species with decadal seabed temperature increases in (a) September and (b) March.	108
Figure 39. Location of sampling stations.	126
Figure 40. Species distribution modelling framework under two calibration and validation strategies: (a) data splitting and (b) independent validation.	129
Figure 41. Digital environmental layers used to generate spatial predictions of macrobenthic species presence probabilities and abundances from the selected models: (a) mean seabed temperature of the coldest month ($^{\circ}\text{C}$), (b) mean seabed temperature of the warmest month ($^{\circ}\text{C}$), (c) mean depth (m), (d) maximum seabed shear stress ($\text{N}\cdot\text{m}^{-2}$) and (e) sediment types.	134
Figure 42. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Astarte sulcata</i>	142

Figure 43. (a) Presence probability of <i>Astarte sulcata</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.	143
Figure 44. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Gouldia minima</i>	144
Figure 45. (a) Presence probability of <i>Gouldia minima</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.	145
Figure 46. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Limaria hians</i>	146
Figure 47. (a) Presence probability of <i>Limaria hians</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.	147
Figure 48. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Limaria loscombi</i>	148
Figure 49. (a) Presence probability of <i>Limaria loscombi</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.	149
Figure 50. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Palliolum tigrinum</i>	150
Figure 51. (a) Presence probability of <i>Palliolum tigrinum</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.	151
Figure 52. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Clausinella fasciata</i>	154
Figure 53. (a) Presence probability of <i>Clausinella fasciata</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.	155
Figure 54. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Venus casina</i>	156
Figure 55. (a) Presence probability of <i>Venus casina</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.	157
Figure 56. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Nucula nucleus</i>	160
Figure 57. (a) Presence probability of <i>Nucula nucleus</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.	161
Figure 58. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of <i>Nucula nucleus</i>	163
Figure 59. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of <i>Nucula nucleus</i> as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature,	

(c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vFS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.	164
Figure 60. (a) Predicted abundances (ind.30L ⁻¹) of <i>Nucula nucleus</i> in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.	165
Figure 61. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the <i>Nucula nucleus</i> at the 95 th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vFS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.	166
Figure 62. (a) Predicted abundances of <i>Nucula nucleus</i> (ind.30L ⁻¹) at the 95 th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.	167
Figure 63. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Polititapes rhomboides</i>	168
Figure 64. (a) Presence probability of <i>Polititapes rhomboides</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.	169
Figure 65. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of <i>Polititapes rhomboides</i>	171
Figure 66. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of <i>Polititapes rhomboides</i> as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vFS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.....	172
Figure 67. (a) Predicted abundances (ind.30L ⁻¹) of <i>Polititapes rhomboides</i> in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.....	173
Figure 68. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the <i>Polititapes rhomboides</i> at the 75 th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vFS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.	174
Figure 69. (a) Predicted abundances of <i>Polititapes rhomboides</i> (ind.30L ⁻¹) at the 75 th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.	175
Figure 70. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Buccinum undatum</i>	178
Figure 71. (a) Presence probability of <i>Buccinum undatum</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.	179
Figure 72. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of <i>Buccinum undatum</i>	181

Figure 73. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of <i>Buccinum undatum</i> as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.....	182
Figure 74. (a) Predicted abundances (ind.30L ⁻¹) of <i>Buccinum undatum</i> in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.....	183
Figure 75. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the <i>Buccinum undatum</i> at the 90 th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.	184
Figure 76. (a) Predicted abundances of <i>Buccinum undatum</i> (ind.30L ⁻¹) at the 90 th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.	185
Figure 77. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Spisula elliptica</i>	186
Figure 78. (a) Presence probability of <i>Spisula elliptica</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.	187
Figure 79. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of <i>Spisula elliptica</i>	189
Figure 80. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of <i>Spisula elliptica</i> as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.	190
Figure 81. (a) Predicted abundances (ind.30L ⁻¹) of <i>Spisula elliptica</i> in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.	191
Figure 82. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the <i>Spisula elliptica</i> at the 85 th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.	192
Figure 83. (a) Predicted abundances of <i>Spisula elliptica</i> (ind.30L ⁻¹) at the 85 th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.	193
Figure 84. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Aequipecten opercularis</i>	196
Figure 85. (a) Presence probability of <i>Aequipecten opercularis</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.....	197

Figure 86. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of <i>Aequipecten opercularis</i>	199
Figure 87. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of <i>Aequipecten opercularis</i> as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.....	200
Figure 88. (a) Predicted abundances (ind.30L ⁻¹) of <i>Aequipecten opercularis</i> in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.	201
Figure 89. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the <i>Aequipecten opercularis</i> at the 80 th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.	202
Figure 90. (a) Predicted abundances of <i>Aequipecten opercularis</i> (ind.30L ⁻¹) at the 80 th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.	203
Figure 91. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Glycymeris glycymeris</i>	204
Figure 92. (a) Presence probability of <i>Glycymeris glycymeris</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.	205
Figure 93. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of <i>Glycymeris glycymeris</i>	207
Figure 94. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of <i>Glycymeris glycymeris</i> as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.....	208
Figure 95. (a) Predicted abundances (ind.30L ⁻¹) of <i>Glycymeris glycymeris</i> in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.....	209
Figure 96. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the <i>Glycymeris glycymeris</i> at the 90 th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.	210
Figure 97. (a) Predicted abundances of <i>Glycymeris glycymeris</i> (ind.30L ⁻¹) at the 90 th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.	211
Figure 98. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Tritia incrassata</i>	212

Figure 99. (a) Presence probability of <i>Tritia incrassata</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.	213
Figure 100. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of <i>Tritia incrassata</i>	215
Figure 101. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of <i>Tritia incrassata</i> as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.	216
Figure 102. (a) Predicted abundances (ind.30L ⁻¹) of <i>Tritia incrassata</i> in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.....	217
Figure 103. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the <i>Tritia incrassata</i> at the 95 th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.	218
Figure 104. (a) Predicted abundances of <i>Tritia incrassata</i> (ind.30L ⁻¹) at the 95 th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.	219
Figure 105. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Ocenebra erinaceus</i>	222
Figure 106. (a) Presence probability of <i>Ocenebra erinaceus</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.	223
Figure 107. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of <i>Ocenebra erinaceus</i>	225
Figure 108. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of <i>Ocenebra erinaceus</i> as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.....	226
Figure 109. (a) Predicted abundances (ind.30L ⁻¹) of <i>Ocenebra erinaceus</i> in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.....	227
Figure 110. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the <i>Ocenebra erinaceus</i> at the 95 th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.	228
Figure 111. (a) Predicted abundances of <i>Ocenebra erinaceus</i> (ind.30L ⁻¹) at the 95 th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.	229

Figure 112. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of <i>Timoclea ovata</i>	230
Figure 113. (a) Presence probability of <i>Timoclea ovata</i> in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.	231
Figure 114. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of <i>Timoclea ovata</i>	233
Figure 115. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of <i>Timoclea ovata</i> as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.	234
Figure 116. (a) Predicted abundances (ind.30L ⁻¹) of <i>Timoclea ovata</i> in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.	255
Figure 117. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the <i>Timoclea ovata</i> at the 90 th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.	236
Figure 118. (a) Predicted abundances of <i>Timoclea ovata</i> (ind.30L ⁻¹) at the 90 th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.	237
Figure 119. Distribution of <i>Gouldia minima</i> presence probabilities in (a) 1985-1987, (b) 2011-2013 and observed presences in (c) 1959-1976 and (d) 2012-2014.	241
Figure 120. Distribution of <i>Palliolium tigerinum</i> presence probabilities in (a) 1985-1987, (b) 2011-2013 and observed presences in (c) 1959-1976 and (d) 2012-2014.	241
Figure 121. Des changements de distribution de la macrofaune benthique subtidale à l'étape 2 de l'extension des aires de distribution des espèces d'eaux chaudes et de la contraction des aires de distribution des espèces d'eaux froides. D'après Bates <i>et al.</i> (2014).	254
Figure 122. Exemple de projections à 3 périodes différentes pour l'espèce d'eaux froides <i>Palliolium tigerinum</i> et pour l'espèce d'eaux chaudes <i>Gouldia minima</i>	258
Figure 123. Un changement d'échelle spatiale permettrait d'identifier les espèces qui pourraient entrer en Manche et celles qui pourraient passer en mer du Nord.	259
Figure 124. Une approche intégrée de l'impact du changement climatique sur la macrofaune benthique se dessinera à partir de sources et d'approches multiples. Chacune fournit une information utile mais incomplète sur l'exposition au changement climatique, la sensibilité et la capacité adaptative des espèces. L'intégration de ces approches fournira une base plus robuste pour évaluer la vulnérabilité des espèces face au changement climatique. Modifié d'après Dawson <i>et al.</i> (2011).	261

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Exemples de mesures statistiques de la performance prédictive des modèles dérivées de la matrice de confusion. D'après Fielding & Bell (1997).	37
Tableau 2. Caractéristiques des deux assemblages macrobenthiques identifiés en Manche et de leurs sous-assemblages. Les cinq espèces les plus abondantes de chaque assemblage et sous-assemblage sont indiquées avec leur abondance moyenne et l'erreur-type associée. Les cinq espèces les plus caractéristiques sont indiquées avec leur pourcentage de contribution à la similarité totale de l'assemblage (analyses SIMPER), leur abondance moyenne et l'erreur-type associée.	67
Tableau 3. Légende des codes EUNIS de niveau 3 et 4 et descripteurs EUNIS (version 2006).	82
Tableau 4. Correspondances entre les communautés et faciès identifiés, les habitats EUNIS (Connor et al., 2004) et les habitats du référentiel national des habitats marins benthiques (Michez et al., 2015).	83
Tableau 5. Trends in spatial presence. A total of 131 squares were sampled in each of the two surveys (historical: 1959-1976; contemporary: 2012-2014), values are the number of squares in which the species was recorded.	106
Tableau 6. Selected models and predictive accuracy of target species' GLM and RQ, calibrated with 100% of time t_1 data and validated against 100% of time t_2 data.	137
Tableau 7. Selected models and predictive accuracy of target species' GLM and RQ, calibrated with 70% data from time t_1 data and validated against remaining 30% data of time t_1	139
Tableau 8. Marginal and drop contributions of direct environmental factors (i.e. minimal and maximal seabed temperature, sediment types and seabed shear stress) in the selected presence/absence and delta model of the 16 macrobenthic species studied.....	239

Communications

Colloques et congrès nationaux et internationaux

Communications orales

GAUDIN F., DESROY N. & THIÉBAUT E. (Présentation orale) Effects of recent climate warming on the distribution of subtidal benthic macrofauna in the English Channel. 7ème Journée des Jeunes Chercheurs, Roscoff, France, 3 décembre 2015.

GAUDIN F., DESROY N., AMÉZIANE N., BROUDIN C., CARLIER A., DUBOIS S., FOURNIER J., FOVEAU A., GENTIL F., GRALL J., HOUBIN C., LATRY L., LE MAO P. & THIÉBAUT E. (Poster) Unexpected relative stability of sub-littoral macrobenthos in response to climate change in a biogeographical transition zone. Symposium EURASC “Impacts of climate change”, Brest, France, 27-28 octobre 2015.

GAUDIN F., DESROY N., AMÉZIANE N., BROUDIN C., CARLIER A., DUBOIS S., FOURNIER J., FOVEAU A., GENTIL F., GRALL J., HOUBIN C., LATRY L., LE MAO P. & THIÉBAUT E. (Présentation orale) Unexpected relative stability of sub-littoral macrobenthos in response to climate change in a biogeographical transition zone after a forty years period. Aquatic Biodiversity & Ecosystems, Liverpool, Royaume-Uni, 30 août – 4 septembre 2015.

GAUDIN F., DESROY, N. & THIÉBAUT E. (Présentation orale) Control of the distribution of the sub-littoral macrobenthos in a biogeographic transition zone. 6^{ème} Journée des Jeunes Chercheurs, Roscoff, France, 4 décembre 2014.

GAUDIN F., DESROY N. & THIÉBAUT E. Responses of macrozoobenthos to climate variations in the western English Channel. 5ème Journée des Jeunes Chercheurs, Roscoff (France), 5 décembre 2013.

Conférence grand public

GAUDIN F. Réchauffement des eaux en Manche : quel impact sur la distribution de la faune des fonds marins ?. Train du climat, Saint-Malo, 19 octobre 2015.

Plublication

GAUDIN F., DESROY N., DUBOIS S.F., BROUDIN C., FOURNIER J., GENTIL F., GRALL J., HOUBIN C., LE MAO P. & THIÉBAUT E. (in revision) Marine sublittoral benthos: the great loser in the race for temperature tracking in response to climate change? En 2^{nde} révision pour *Marine Ecology Progress Series*.

INTRODUCTION GENERALE

1. LE CHANGEMENT CLIMATIQUE ET SES EFFETS SUR LES ORGANISMES MARINS

1.1. Les preuves d'un réchauffement récent des eaux de l'océan mondial et de la Manche

Il est désormais largement reconnu que le forçage anthropique lié aux émissions de gaz à effet de serre (CO₂, CH₄, N₂O, ozone troposphérique, et chlorofluorocarbones), résultant de la combustion des énergies fossiles, de la modification de l'usage des sols et des activités industrielles et agricoles, contribue de manière significative à changer le climat de la planète (Lee et al., 2006 ; IPCC, 2013). Dans ce contexte, l'océan mondial, qui joue un rôle clé dans la régulation du système climatique, a contribué à plus de 90% du stockage de l'énergie thermique en excès entre 1971 et 2010. Cela s'est notamment traduit par une augmentation de sa température, par une réduction de son pH, par une élévation de son niveau et par une modification de la circulation océanique (IPCC, 2013). Le dernier rapport du GIEC souligne ainsi une tendance globale au réchauffement des 700 premiers mètres de l'océan entre 1971 et 2010, avec une augmentation moyenne de la température des 75 premiers mètres de 0,11°C par décennie sur l'ensemble de la période (Fig. 1 ; IPCC, 2013). Ce réchauffement n'est cependant pas homogène en raison de la circulation océanique, des changements spatiaux des régimes de vent et des interactions avec les modes naturels de variation du climat régional (*e.g.* Oscillation El Niño, Oscillation Nord-Atlantique) (Doney *et al.*, 2012). Il a ainsi été plus important qu'ailleurs dans l'Atlantique Nord et près de la surface (Fig. 1).

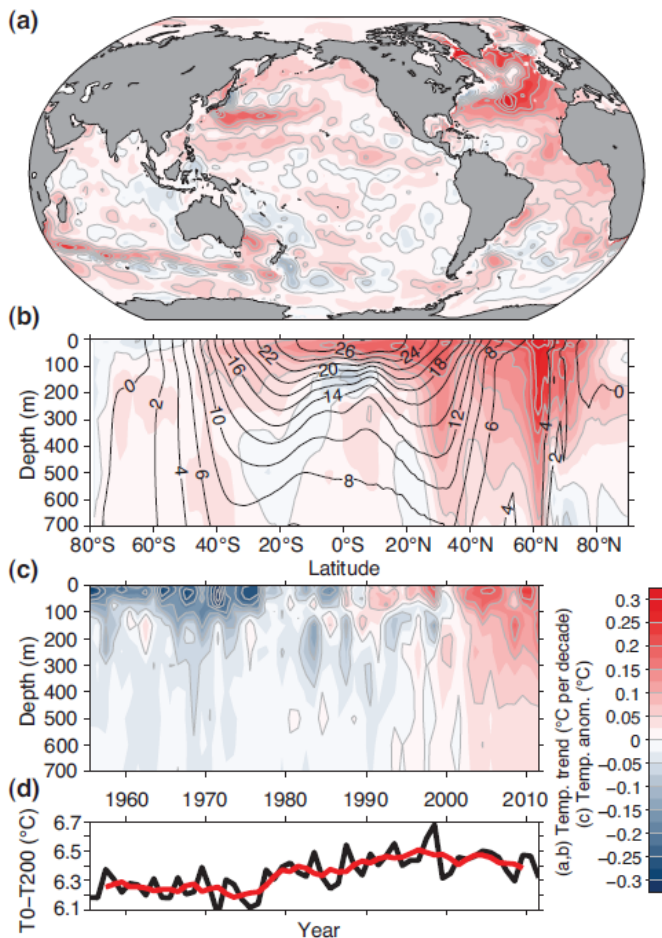


Figure 1. (a) Evolution temporelle de la température moyennée de 0 à 700 m pour la période 1971-2010 (en degrés Celsius par décennie). (b) Evolution temporelle de la température moyennée par secteur (latitude vs. profondeur, en degrés Celsius par décennie) pour la période 1971-2010 et température moyenne par secteur (contours noirs degrés Celsius). (c) Anomalie de température moyenne à l'échelle globale (années vs. profondeur) par rapport à la moyenne de 1971 à 2010. (d) Différence moyenne de température à l'échelle globale entre la surface et les profondeurs de 200 m (en noir : valeurs annuelles, en rouge : moyenne mobile sur 5 ans). Source : IPCC (2013)

A l'échelle de la Manche, des observations synoptiques obtenues depuis 1986 à partir d'images satellitaires indiquent une augmentation moyenne des eaux de surface de $0,6^{\circ}\text{C}$ en deux décennies en dépit d'une relative hétérogénéité locale, notamment entre les eaux côtières et celles du large (Saulquin & Gohin, 2010). Des séries de mesures ponctuelles confirment cette tendance au réchauffement. Ainsi, en Manche occidentale, l'analyse des données de températures de la série à long terme E1 au large de Plymouth, où la colonne d'eau est stratifiée, montre des variations considérables de la température au cours du 20^{ième} siècle avec des anomalies mensuelles de plus ou moins 2°C en surface par rapport à la moyenne de 1903 à 2007 (Smyth *et al.*, 2010). Elle indique en particulier une succession de périodes de réchauffement et de refroidissement : (1) un réchauffement dans les années 1920 et 1930 ; (2) un refroidissement à la fin des années 1940 ; (3) un réchauffement prononcé à la fin des années 1950, (4) une période de refroidissement de 1962 au milieu des années 1980 et (5) l'actuelle période de réchauffement avec une augmentation de la température de $0,6^{\circ}\text{C}$ par décennie en surface et une anomalie de l'ordre de $0,7^{\circ}\text{C}$ par rapport à la moyenne à long terme (1903-2007) à proximité du fond (Fig. 2). Au large de Roscoff, dans une région où la colonne d'eau est homogène, le relevé bimensuel des températures de fond sur la période

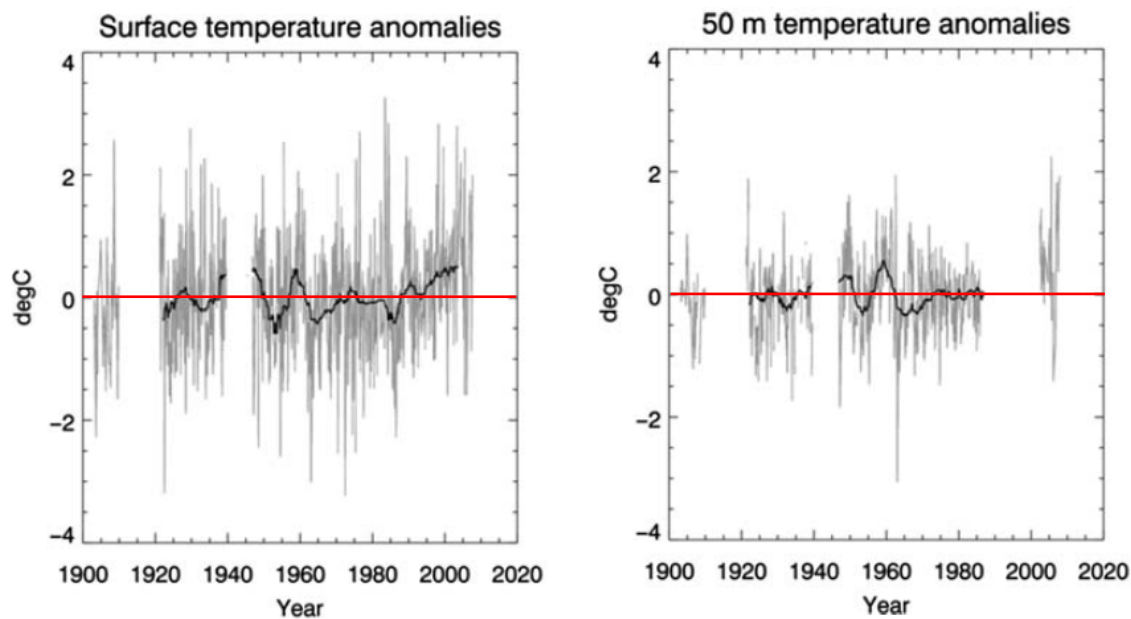


Figure 2. Anomalies annuelles de température observées sur la série à long terme (1903-2007) de la station E1, au large de Plymouth, et moyenne mobile sur 5 ans en surface et à 50 m de profondeur. D'après Smyth et al. (2010). La ligne rouge représente une anomalie nulle. Les données de surface de 1987 à 2002 sont des moyennes mensuelles de températures acquises par satellite et extraites du jeu de données Pathfinder.

1960-2014 confirme les fluctuations de température observées à Plymouth avec, sur la période 1986-2014, une augmentation de la température annuelle de $0,8^{\circ}\text{C}$ et une large proportion d'anomalies positives (Fig. 3 ; P. Morin, comm. pers. et données SOMLIT, INSU-CNRS, Roscoff). Une analyse plus poussée des données de températures de surface sur la période 1998-2013 au même site montre néanmoins une légère tendance au refroidissement de $0,01^{\circ}\text{C}$ par an et une variabilité interannuelle des températures hivernales corrélée aux variations de l'Oscillation Nord-Atlantique (Treguer *et al.*, 2014). Dans les eaux plus continentales du golfe normano-breton, l'examen des moyennes annuelles de la température de surface en un site côtier de Flamanville, calculées sur une période s'étalant de 1986 à 2014, montre un réchauffement d'environ $1,3^{\circ}\text{C}$ (données EDF, traitement Luc Drévès). Ces différentes observations soulignent ainsi que le réchauffement avéré des eaux de la Manche au cours des 30 dernières années varie en intensité en fonction de la période prise en considération et du secteur de la Manche étudié, avec des répercussions sur les organismes marins susceptibles de différer.

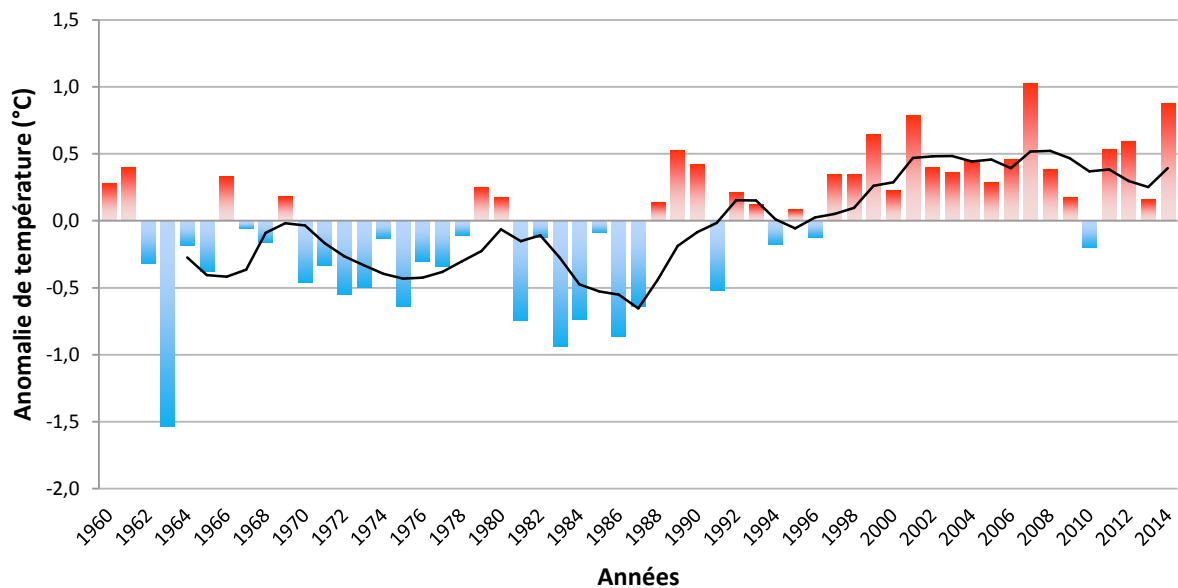


Figure 3. Anomalies annuelles de température près du fond observées de 1960 à 2014 sur la série à long terme du site Astan, au large de Roscoff. Le trait plein indique la tendance calculée par moyenne mobile sur 5 ans.

1.2. Conséquences pour les organismes et les écosystèmes marins

Le changement climatique en cours est considéré comme l'une des menaces les plus sérieuses pesant sur la biodiversité (Dawson *et al.*, 2011 ; Urban, 2015), compromettant en particulier l'intégrité des écosystèmes ainsi que les biens et services qu'ils fournissent (Cardinale *et al.*, 2012). Ses effets deviennent de plus en plus manifestes, par exemple avec les changements écologiques observés dans la phénologie, la distribution et l'abondance des espèces étudiées, qu'elles soient terrestres, dulçaquicoles ou marines (pour une revue de ces changements, voir Parmesan, 2006). La compréhension des impacts potentiels du changement climatique est particulièrement complexe dans les écosystèmes marins du fait (1) de la diversité des variables abiotiques mises en jeu (*e.g.* température, pH, niveau des océans, circulation océanique, stratification de la masse d'eau, taux d'oxygénation) et (2) des différents niveaux de réponses biologiques et écologiques sur lesquelles elles peuvent agir (Fig. 4 ; Harley *et al.*, 2006). Les changements des conditions environnementales physiques et chimiques de l'océan en réponse au changement climatique ont en effet des conséquences directes et indirectes sur la physiologie et le comportement des organismes marins qui se répercutent au niveau des populations et des écosystèmes (Harley *et al.*, 2006 ; Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010 ; Doney *et al.*, 2012). Ainsi, parmi les effets les plus marquants et les mieux documentés de l'impact du changement climatique sur les écosystèmes marins, il convient de mentionner les

changements observés dans la phénologie et la distribution des espèces qui se traduisent principalement par un avancement de la période de reproduction ou de bloom des organismes planctoniques (e.g. Edwards & Richardson, 2004) et par une migration des espèces en relation avec les changements de la distribution des températures vers les pôles ou vers des eaux plus profondes (e.g. Perry *et al.*, 2005 ; Sunday *et al.*, 2012 ; Poloczanska *et al.*, 2013). Une synthèse récente des études menées sur la réponse des seuls organismes marins au changement climatique a montré, en dépit d'une certaine hétérogénéité en fonction des groupes taxonomiques et/ou fonctionnels, que 83 % des espèces avaient répondu de manière cohérente avec les effets attendus quant à la distribution, en migrant vers des eaux plus froides, mais aussi quant à la phénologie, la composition des communautés, l'abondance, la démographie et la calcification des organismes (Poloczanska *et al.*, 2013).

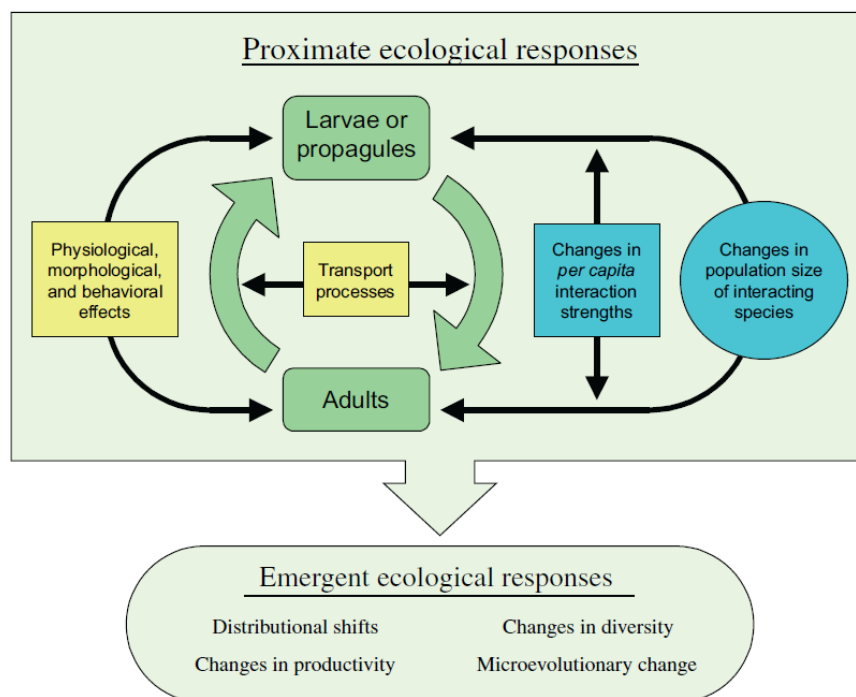


Figure 4. Réponses écologiques potentielles face au changement climatique. D'après Harley *et al.* (2006). Le cycle de vie d'une espèce marine quelconque est représenté en vert. Les changements de variables abiotiques de l'environnement ont des impacts directs (carrés jaunes) sur la dispersion, le recrutement, et sur la performance d'un individu à différentes phases de son cycle de vie. Des effets supplémentaires sont ressentis au niveau de la communauté *via* des changements de taille de la population et *via* des modifications de l'intensité des interactions entre espèces (en bleu). Les effets écologiques immédiats du changement climatique incluent donc des changements de la performance des individus, de la dynamique de leur population, et de la structure des communautés qu'elles composent. Combinés, ces effets immédiats font émerger des réponses écologiques telles que des changements de la distribution des espèces, de biodiversité ou de productivité et la mise en place de mécanismes micro-évolutifs.

Afin de persister face au changement climatique, les populations peuvent (1) s'acclimater aux nouvelles conditions, dans la limite de leurs tolérances physiologiques qui est fonction de leur plasticité phénotypique, (2) s'adapter localement ou (3) se déplacer. Si les limites d'aires de distribution des espèces sont naturellement dynamiques, et que leur déplacement s'effectue à des vitesses différentes sous l'influence de divers mécanismes (*e.g.* changements de température, de disponibilité en ressources trophiques, arrivée ou départ d'espèces ingénieuses), des changements rapides de température sont susceptibles d'entraîner des modifications à de courtes échelles de temps. Ce phénomène se traduit localement par une extension géographique de l'aire de distribution des espèces dans les régions où les conditions sont devenues plus favorables aux populations et, au contraire, par une contraction dans les zones où les conditions sont devenues défavorables. Afin de mieux identifier ces changements en limites d'aires, Bates *et al.* (2014) proposent de les décomposer en trois étapes (Fig. 5). Ainsi, une extension est définie comme une succession (1) de l'arrivée d'un ou de plusieurs individus dans une région nouvelle, (2) d'une croissance de la population par migration et/ou auto-recrutement et (3) d'une persistance de l'espèce dans la région nouvellement colonisée grâce au maintien de populations démographiquement stables. De manière analogue, une contraction résulte d'une succession (1) d'un déclin des performances physiologiques individuelles qui pourra se répercuter sur la population, (2) d'une décroissance de la taille de la population liée à un plus faible taux de reproduction, une augmentation du taux de mortalité ou à l'émigration des individus, et enfin (3) d'une extinction locale. Une revue récente suggère que de telles extinctions au niveau des limites chaudes des aires de distribution des espèces sont déjà très largement répandues dans le monde, affectant 51% des espèces marines étudiées (Wiens, 2016).

L'existence de jeux de données à long terme sur de larges échelles spatiales est essentielle à la détection de changements de distribution et d'abondances. L'histoire ancienne et riche des recherches en océanographie et en écologie marine dans l'Atlantique Nord-Est, en particulier en Mer du Nord et en Manche, font de cette région de l'océan mondial un secteur particulièrement bien étudié (voir revues récentes de Southward *et al.*, 2005 ; et Birchenough *et al.*, 2015). L'organisation de campagnes régulières et fréquentes d'évaluation des stocks pour la pêche, la mise en place précoce de campagnes d'échantillonnages d'opportunité du compartiment planctonique (*e.g.* Continuous Plankton Recorder (CPR) survey) et la facilité d'accès et d'échantillonnage à faibles coûts des estrans ont permis aux changements de distribution des poissons, du plancton et des communautés benthiques intertidales, d'être relativement bien documentés, en comparaison des communautés benthiques subtidales.

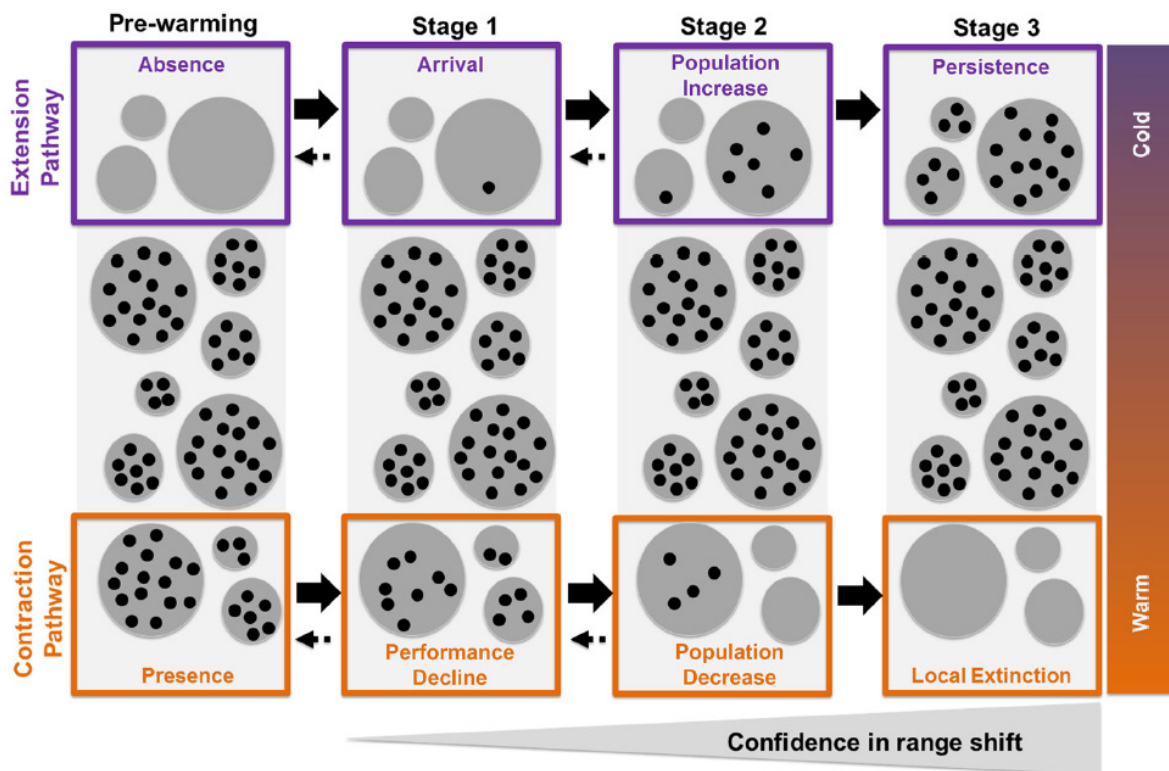


Figure 5. Etapes d'extension et de contraction des aires de distribution des espèces. D'après Bates *et al.* (2014). Les zones grises représentent les habitats potentiels d'une espèce le long d'un gradient de températures. Les individus sont indiqués par des points noirs. L'extension et la contraction d'une aire de distribution peut être considérée comme une progression d'un état historique qui, sous l'influence du changement climatique, est susceptible de transiter à travers trois étapes de changements d'aires (indiqués par des flèches noires pleines). Lors des étapes préliminaires, une transition vers une étape antérieure est probable (flèches pointillées). Il en résulte une plus grande confiance dans le constat d'un changement lorsqu'un établissement (extension) ou une extinction locale (contraction) est détectée comme ayant transité à travers ces étapes et est devenu(e) stable.

A titre d'exemple, des suivis réalisés en Manche ont montré que les stocks de poissons d'affinité d'eaux froides comme le hareng (*Clupea harengus*) s'étaient effondrés au cours des périodes chaudes (1926-1939 et post-1985), alors que ceux de poissons d'affinité d'eaux chaudes comme la sardine (*Sardina pilchardus*) avaient considérablement augmenté (Hawkins *et al.*, 2003 ; Southward *et al.*, 2005). En mer du Nord, 13 espèces sur 15 de poissons d'intérêt commercial (e.g. le cabillaud, *Gadus morhua*) ou non (e.g. la fausse limande, *Arnoglossus laterna*) ont répondu de manière significative au réchauffement climatique de 1977 à 2001 par un déplacement de leur barycentre de distribution vers le nord de 100 km en moyenne (Perry *et al.*, 2005). Plus récemment, Pinsky *et al.* (2013) se sont appuyés sur les données de campagnes d'évaluation des stocks de

poissons et d'invertébrés mégabenthiques des côtes nord-américaines pour montrer que le barycentre de distribution de 74% des espèces ou groupes d'espèces étudiés s'était déplacé en latitude dans la même direction que le déplacement des isothermes, c'est-à-dire vers des eaux préalablement plus froides.

Des résultats similaires ont été obtenus pour le zooplancton à partir des données du CPR. Ainsi, en mer du Nord, l'abondance de l'espèce d'eaux tempérées chaudes *Calanus helgolandicus* a augmenté depuis le milieu des années 1980, alors que celle de l'espèce d'eaux tempérées froides *Calanus finmarchicus* a considérablement décliné (Fig. 6a & 6b). A l'échelle de l'Atlantique Nord-Est, ces résultats spécifiques traduisent en fait d'importants changements de distribution biogéographique des assemblages de copépodes avec (1) une extension des espèces d'eaux chaudes vers le nord de plus de 10° de latitude (*i.e.* de plus de 1000 km) et (2) une diminution parallèle du nombre d'espèces d'eaux froides. Ces changements ont été reliés à l'augmentation de la température résultant à la fois du réchauffement global et des fluctuations décennales de l'Oscillation Nord-Atlantique (Beaugrand *et al.*, 2002). Les modifications observées dans la distribution, la diversité et la structure des communautés zooplanctoniques ont également concerné le phytoplancton et se sont notamment répercutées sur le recrutement de poissons tels que la morue (Fig. 6c). Elles ont été identifiées comme indicatrices d'un changement de régime (« regime shift ») de l'écosystème de la mer du Nord au milieu des années 1980, avec un basculement d'un «équilibre dynamique froid» à un «équilibre dynamique chaud» (Reid *et al.*, 2001 ; Beaugrand, 2004).

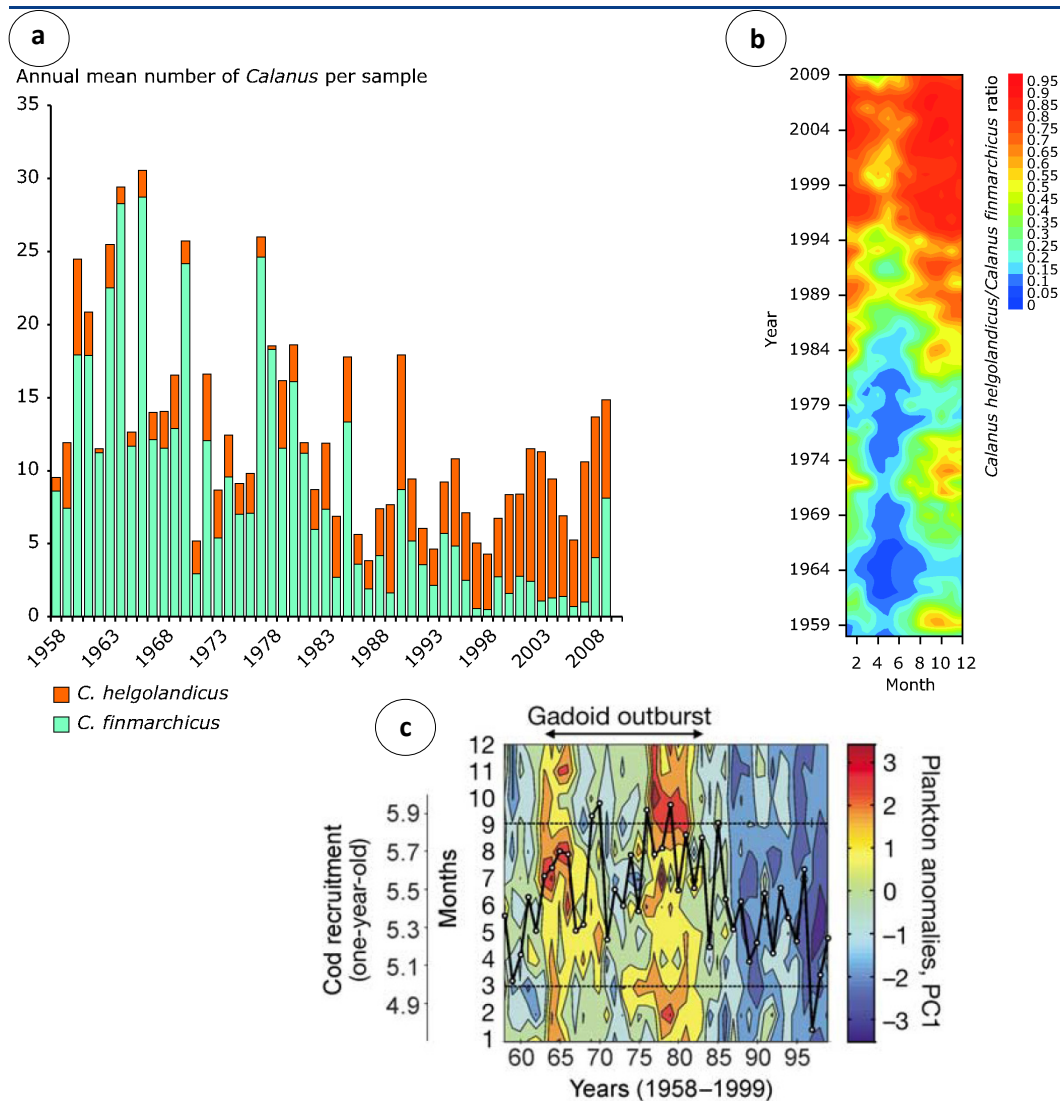


Figure 6. Changements annuels et saisonniers d'abondances de l'espèce d'eaux chaudes *Calanus helgolandicus* et de l'espèce d'eaux froides *Calanus finmarchicus* de 1958 à 2009 en mer du Nord et répercussions des changements annuels et saisonniers du zooplancton sur le recrutement des morues de 1958 à 1999 en mer du Nord. D'après Sir Alister Hardy Foundation for Ocean Science (<http://www.sahfos.org>) et Beaugrand *et al.* (2003). (a) Changements annuels d'abondances des deux espèces de *Calanus*, (b) changements annuels et saisonniers du rapport de leurs abondances et (c) changements annuels et saisonniers de l'indice planctonique et recrutement des morues. L'indice planctonique représente la première composante principale (33,78% de la variance totale) calculée à partir d'une matrice années/mois x indicateurs biologiques. Les principales variables de cette première composante principale sont, par ordre d'importance, l'abondance moyenne (en nombre d'individus par échantillon du CPR) de *C. finmarchicus*, celle des euphausiacés, la taille moyenne des copépodes calanoïdes, l'abondance moyenne de *C. helgolandicus*, la biomasse en copépodes calanoïdes et l'abondance moyenne du genre *Pseudocalanus*. Une anomalie négative de la première composante principale indique une faible valeur de tous les paramètres biologiques à l'exception de l'abondance de *C. helgolandicus* (relation inversée) et de *Pseudocalanus* spp. (pas de relation). Le recrutement des morues âgées d'un an est donné en logarithme décimal (courbe noire) et est superposé avec une année de décalage. Les lignes horizontales pointillées indiquent la période (mars-septembre) d'occurrence des larves de morues en mer du Nord.

Concernant les organismes benthiques intertidaux, des changements marqués d'abondances de différentes espèces de balanes ont été observés en Manche, dans la région de Plymouth, avec une dominance des deux espèces d'affinité méridionale du genre *Chthamalus* lors des périodes plus chaudes, en particulier après le milieu des années 1980, associées à de faibles abondances de l'espèce septentrionale *Semibalanus balanoides* et inversement lors de périodes plus froides (Fig. 7 ; Southward *et al.*, 2005). De telles alternances de dominance relative d'espèces d'eaux chaudes et d'eaux froides ont également été observées de manière moins tranchée pour d'autres groupes d'espèces intertidales, telles que les patelles *Patella depressa* et *P. vulgata* (Southward *et al.*, 2005). A plus large échelle, le long des côtes britanniques, des extensions de l'aire de distribution de différentes espèces ont été constatées au cours des dernières décennies avec, par exemple pour le gastéropode d'eaux chaudes *Phorcus lineatus*, une extension de son aire de distribution de 55 km vers le nord (Mieszkowska *et al.*, 2007), et pour le gastéropode *Gibbula umbilicalis*, une extension de son aire de distribution en Manche de 240 km vers l'est (Hawkins *et al.*, 2009).

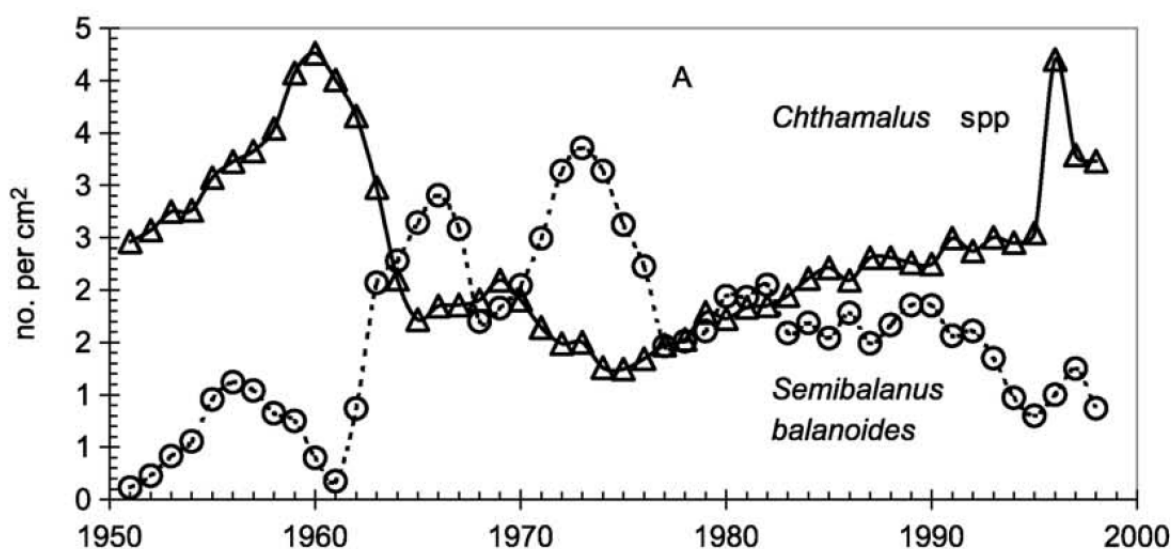


Figure 7. Changements annuels d'abondance des espèces de balanes intertidales *Chthamalus* spp. et *Semibalanus balanoides* à Cellar Beach, South Devon. D'après Southward *et al.* (2005). Nombre moyen d'individus par centimètre carré par an, tous niveaux confondus sur l'estran.

Les études de changements à long terme de la composition des communautés benthiques subtidales sont le plus souvent limitées au plateau continental du nord-ouest de l'Europe et consistent soit en un suivi d'un seul ou d'un nombre limité de sites à un intervalle de temps régulier (1 à 2 fois par an au minimum) (Dauvin, 1998 ; Frid *et al.*, 2009 ; Kröncke & Reiss, 2010), soit en un ré-

échantillonnage à grande échelle sur des intervalles de temps de plusieurs décennies (Capasso *et al.*, 2010 ; Hinz *et al.*, 2011 ; Kröncke *et al.*, 2011). Alors que la première approche, notamment mise en œuvre dans le cadre de la directive-cadre sur l'eau sur les côtes européennes, permet d'établir un lien formel avec des changements dans les paramètres environnementaux engendrés par des phénomènes naturels tels que l'Oscillation Nord-Atlantique ou par des perturbations anthropiques (pollution, eutrophisation, urbanisation) (Frid *et al.*, 2009 ; Kröncke *et al.*, 2011), elle nécessite un effort soutenu d'échantillonnage et d'acquisition de données et ne permet pas de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale de la réponse d'une communauté. *A contrario*, la seconde permet d'évaluer de manière significative des changements de distribution du benthos sublittoral sans qu'il soit toutefois possible d'établir un lien causal, ou même statistique, entre les changements observés et les diverses pressions anthropiques ou climatiques. Ainsi, Kröncke *et al.* (2011) ont montré qu'il n'y avait aucun changement significatif de la distribution de la macrofaune benthique subtidale en mer du Nord entre 1986 et 2000, mais une augmentation des densités des espèces d'affinité d'eaux chaudes, largement associée à une hausse des températures de surface, de la production primaire pélagique et donc des apports trophiques. L'absence de modification des aires de distribution est principalement due à la présence de barrières hydrologiques fortes qui réduisent le potentiel de dispersion de la majorité des espèces. Le long des côtes sud de l'Angleterre, Hinz *et al.* (2011) n'ont pas non plus mis en évidence de changements significatifs majeurs dans la distribution du benthos subtidal au-delà des réponses individuelles de quelques espèces.

2. CARACTERISTIQUES OCEANOGRAPHIQUES DE LA MANCHE

2.1. Topographie et toponymie générale

La Manche est une mer épicontinentale qui relie l'océan Atlantique à la Mer du Nord sur une surface de 91 400 km² suivant les limites définies par le Bureau Hydrographique International. Elle sépare les côtes sud de l'Angleterre des côtes du nord-ouest de la France le long d'un axe WSW-ENE d'environ 570 km (Fig. 8). Sa largeur varie d'une distance voisine de 250 km des côtes de la Baie du Mont Saint-Michel à celles de la baie de Lyme à 32 km au niveau du pas de Calais. La profondeur de la Manche est généralement comprise entre 30 et 80 m. Elle ne dépasse 100 m que très localement à son extrémité occidentale et dans les dépressions axiales avec des profondeurs maximales de 185 m dans la fosse centrale des Casquets et de 204 m dans la fosse d'Ouessant pour un niveau moyen d'eau (Fig. 8 ; SHOM, 2015).

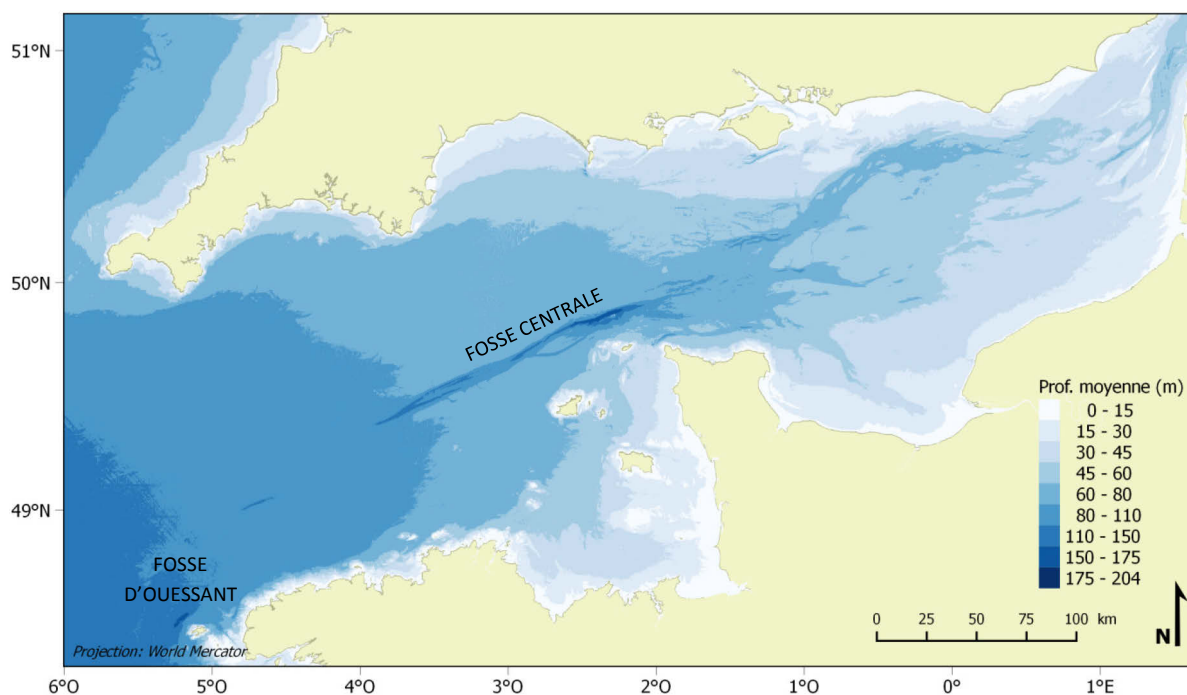


Figure 8. Carte topographique générale de la Manche pour un niveau moyen d'eau, établie à partir d'un Modèle Numérique de Terrain bathymétrique de la façade Atlantique (SHOM, 2015).

La Manche se partage, de part et d'autre d'une ligne reliant l'île de Portland, Les Casquets et le Cap de La Hague, en deux entités principales possédant des caractéristiques hydrologiques et océanographiques distinctes : le bassin occidental sous forte influence Atlantique avec la présence d'une thermocline estivale au large de Plymouth et à l'ouest du front thermique d'Ouessant, et le bassin oriental principalement sous influence des apports d'eau douce de l'estuaire de la Seine (Le Boyer *et al.*, 2009 ; Dauvin, 2012). Dans la continuité des travaux de Southward (1962) et de Holme (1966), Cabioch (1968) propose une division de la Manche en trois grands ensembles qui conservent la délimitation entre les deux bassins tout en intégrant une zone intermédiaire au bassin oriental de la Manche (Fig. 9). On distingue ainsi d'ouest en est :

- La Manche occidentale qui se subdivise en trois sous-ensembles :
 - o les baies de la côte anglaise au nord de la ligne reliant le Cap Lizard, Start Point et l'île de Portland (*i.e.* les baies de Plymouth et de Lyme) ;
 - o le golfe normano-breton au sud-est de la ligne reliant La Hague, les Casquets et les Héaux de Bréhat ;
 - o le bassin occidental *sensu stricto*, lui-même subdivisé en Manche nord-occidentale et Manche armoricaine ;
- la Manche centrale qui inclue la Baie de Seine au sud d'une ligne joignant la Pointe de Barfleur au Cap d'Antifer (Gentil, 1976) ;
- la Manche orientale.

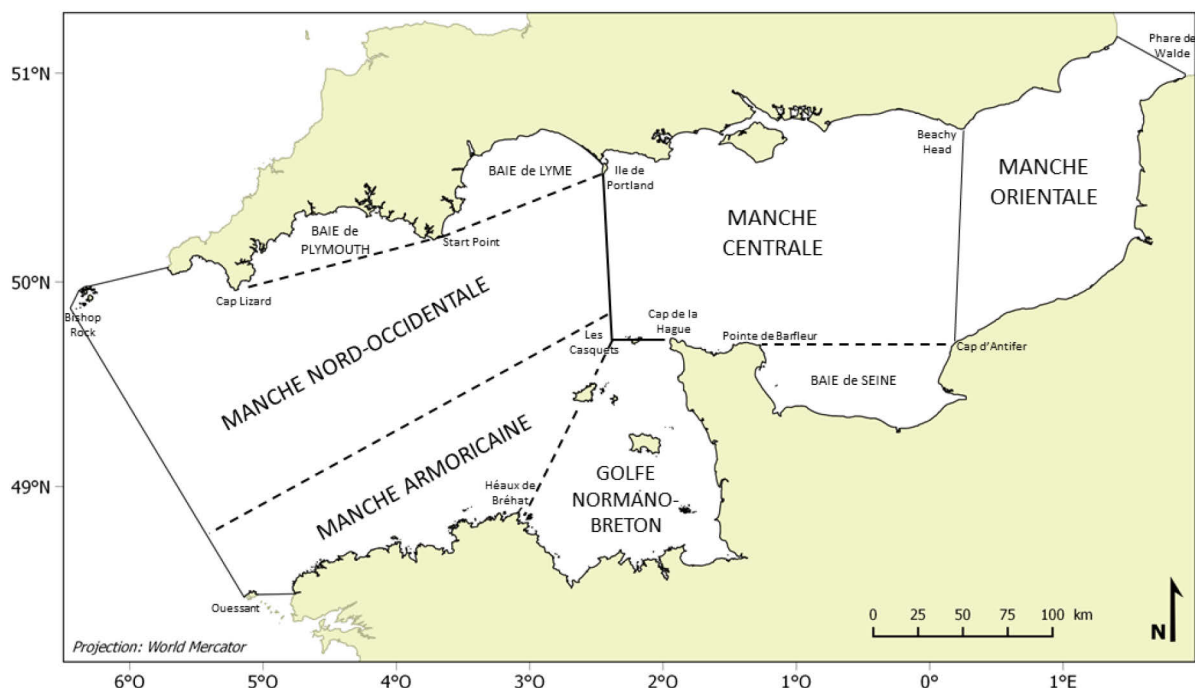


Figure 9. Divisions des deux bassins de la Manche.

Ces séparations ont été largement reprises par la suite dans les travaux ultérieurs sur la bionomie benthique en Manche (Gentil, 1976 ; Retière, 1979 ; Foveau, 2009 ; Trigui, 2009).

2.2. Conditions hydrodynamiques et sédimentaires

La Manche se caractérise par la présence de forts courants instantanés de marée qui favorisent le brassage de la colonne d'eau. L'onde de marée, originaire de l'Atlantique, se propage d'ouest en est. De 3 à 5 m en entrée de Manche occidentale, le marnage s'amplifie progressivement en parcourant le plateau continental et se combine avec une onde réfléchie sur la barrière du Cotentin pour atteindre plus de 11,5 m dans la baie du Mont Saint-Michel en marée de vive-eaux (Cabioch, 1968 ; SHOM, 2016). Pour une marée moyenne supposée périodique, les vitesses maximales des courants de marée varient selon un double gradient côte/large et longitudinal. Elles sont en général inférieures à $0,4 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ dans les baies anglaises et les fonds de baie du littoral français, comprises entre $0,4$ et $0,9 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ dans les eaux du large en Manche occidentale et en Manche orientale, et dépassent le plus souvent $0,9 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ dans le golfe normano-breton ainsi qu'en Manche centrale pour atteindre jusqu'à $1,8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ au nord de la pointe du Cotentin (Fig. 10 ; Salomon & Breton, 1991).

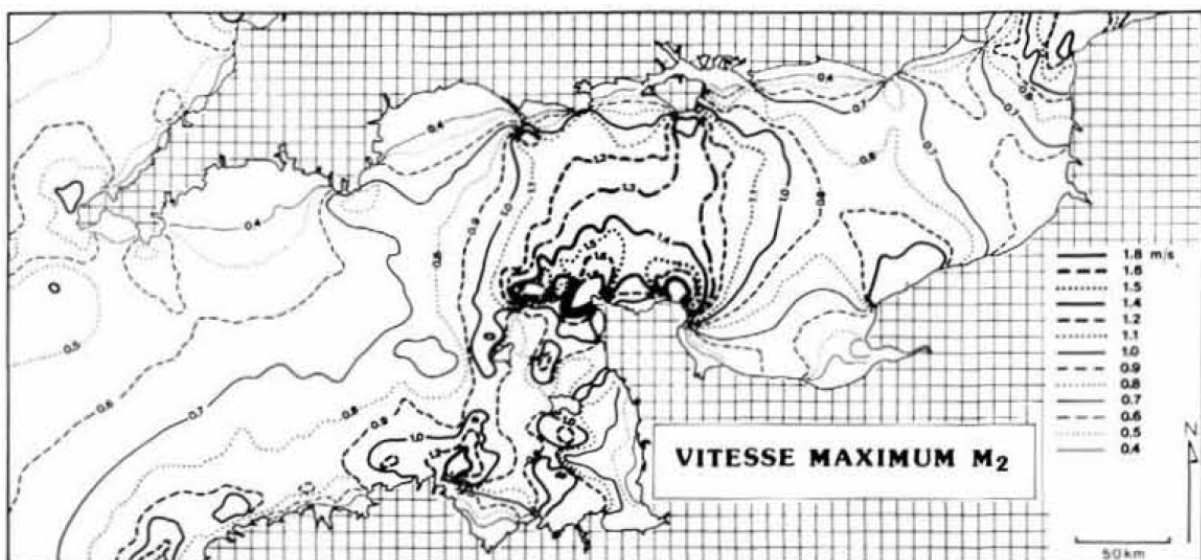


Figure 10. Vitesses maximales des courants de marée en Manche. D'après Salomon & Breton (1991).

La distribution des sédiments superficiels en Manche est fortement liée aux vitesses maximales des courants instantanés de marée (Larsonneur *et al.*, 1982). Les sables fins et les vases sont confinés dans les baies et les estuaires où les vitesses extrêmes des marées ne dépassent pas $0,4 \text{ m.s}^{-1}$. La limite entre les sables moyens et grossiers se situe autour de $0,6 \text{ m.s}^{-1}$. Au-delà de $0,8 \text{ m.s}^{-1}$, les fonds sont dominés par des graviers et des cailloutis et deviennent rocheux pour des vitesses supérieures à $0,9 \text{ m.s}^{-1}$ environ (Salomon & Breton, 1991). La cartographie des sédiments superficiels de la Manche réalisée par Vaslet *et al.* (1979) met ainsi en évidence la prédominance des sédiments grossiers à l'échelle du bassin (Fig. 11).

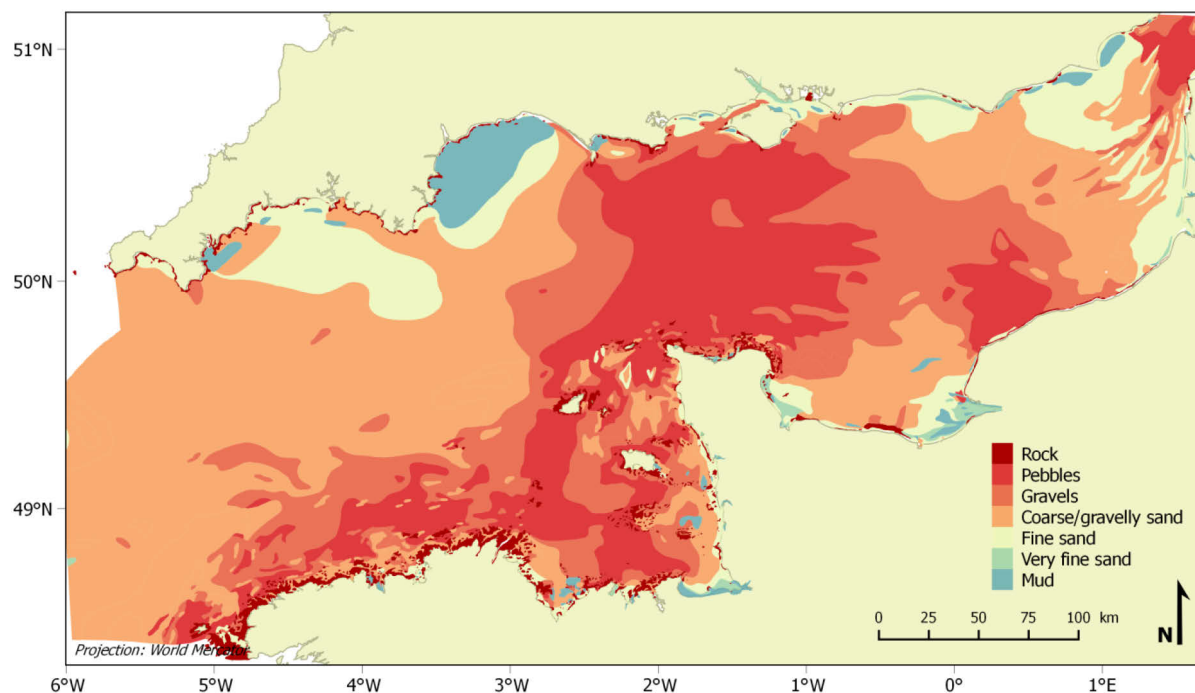


Figure 11. Distribution des sédiments superficiels en Manche. Modifié d'après Vaslet *et al.* (1979).

2.3. Conditions hydrologiques : température et salinité

Les caractéristiques hydrologiques générales de la Manche apparaissent clairement pour la première fois sur les cartes mensuelles de température et de salinité moyennes de surface publiées par Lumby (1935). Ces cartes serviront de référence pendant plusieurs décennies.

Les données de températures de Lumby, acquises à partir de navires d'opportunité suivant des routes régulières, ont notamment été utilisées par Pingree *et al.* (1975) pour développer un modèle mathématique expliquant la distribution observée des températures de surface par l'analyse

quantitative du rôle de la turbulence horizontale dans la redistribution de la chaleur pénétrant les eaux de surface de la Manche. Plus tard, sont apparues des cartes mensuelles des températures moyennes de fond issues de la modélisation du régime thermique de la Manche réalisée par Agoumi (1982) pour la période 1962-1979. Les isothermes de la fin d'hiver (mars) et de la fin d'été (septembre) représentent les conditions extrêmes des températures de fond (Fig. 12a & 12b).

Disposées en chevrons centrés sur la région axiale et pointés vers l'est, elles mettent en évidence, en hiver, un gradient décroissant de la température d'ouest en est et du large vers les côtes, mais au contraire, un gradient croissant suivant les mêmes directions en été. En mars, les températures hivernales diminuent ainsi de 9,6°C en entrée de Manche à 6°C dans le détroit du Pas de Calais alors qu'en septembre, les températures estivales passent de 12 à 17°C. Il résulte de ces gradients opposés une augmentation de l'amplitude thermique annuelle de l'ouest vers l'est, et du large vers les côtes au fur et à mesure de la diminution de profondeur de la Manche, passant ainsi d'eaux océaniques à des eaux sous influence continentale plus prononcée, en particulier en Manche orientale et dans le golfe normano-breton (Fig. 12c). L'amplitude thermique varie ainsi d'environ 2°C à l'entrée de la Manche à 11°C dans le détroit du Pas-de-Calais. Ces résultats sur la distribution des températures ont été confirmés par les observations satellitaires pour les seules eaux de surface et les résultats de modèles hydrodynamiques plus récents tels que MARS (Model for Applications at Regional Scales ; Lazure & Dumas, 2008).

Lors de la saison estivale, une thermocline se forme dans les régions où l'hydrodynamisme est modéré : vers 40 à 50 m en mer Celtique et vers 15 à 20 m en Manche nord-occidentale (Cabioch, 1968). La différence moyenne entre les températures de surface et de fond peut alors atteindre 5°C à l'entrée de la Manche (Fig. 13 ; Cabioch, 1968). Cette différence diminue progressivement en allant vers l'est et devient inférieure à 1°C au-delà d'une ligne allant de l'ouest d'Ouessant à un point situé à une cinquantaine de kilomètres à l'ouest de l'île de Guernesey, au fur et à mesure de l'intensification des courants et de la diminution des profondeurs. Ces deux phénomènes conjugués favorisent un brassage continu à partir du fond qui empêche, en général, la formation d'une thermocline en été dans le golfe normano-breton, en Manche centrale et en Manche orientale.

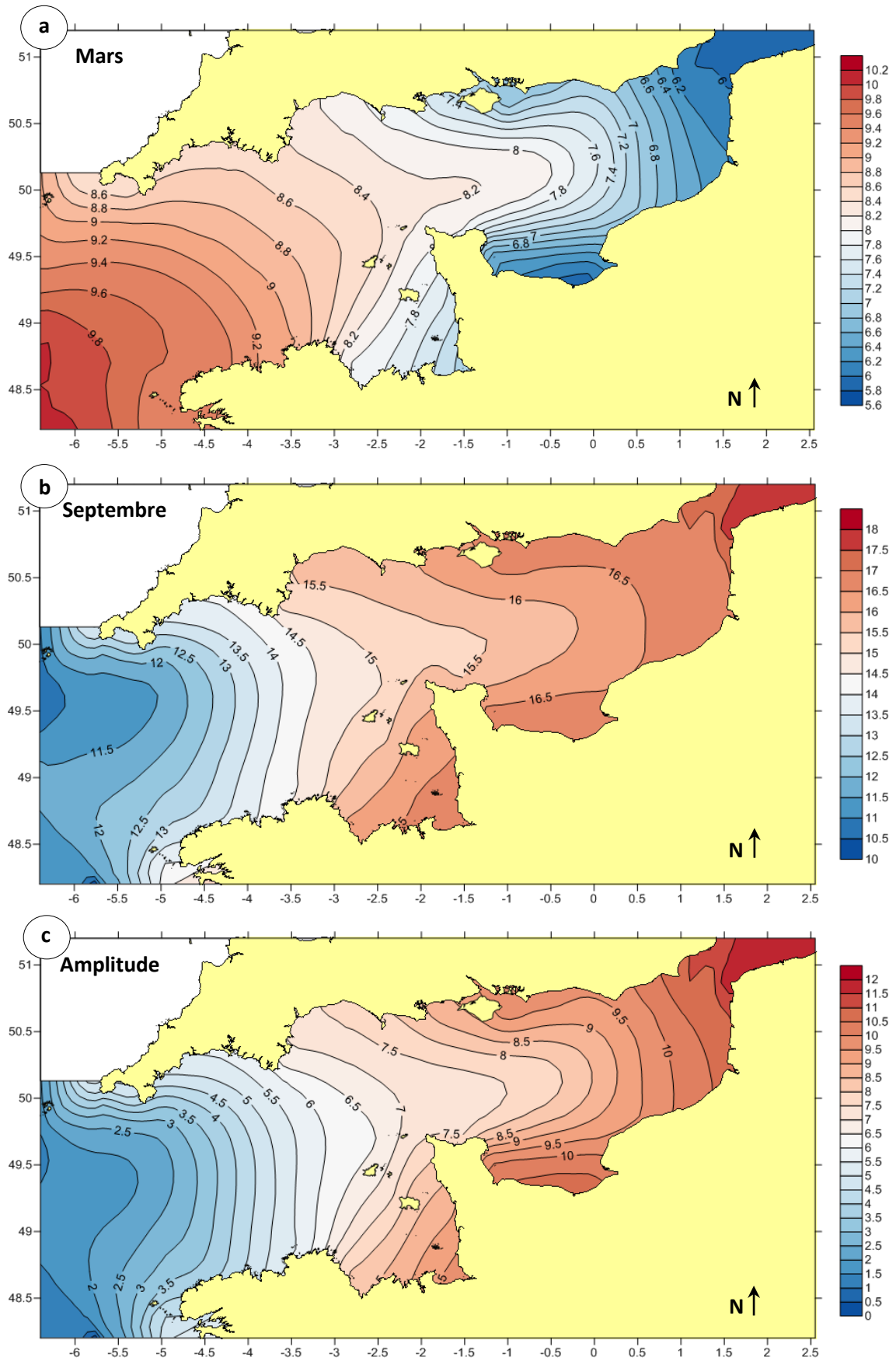


Figure 12. Distribution des températures moyennes de fond en Manche en (a) mars, (b) septembre et amplitude annuelle (c) pour la période 1962-1979. Modifié d'après Agoumi (1982).

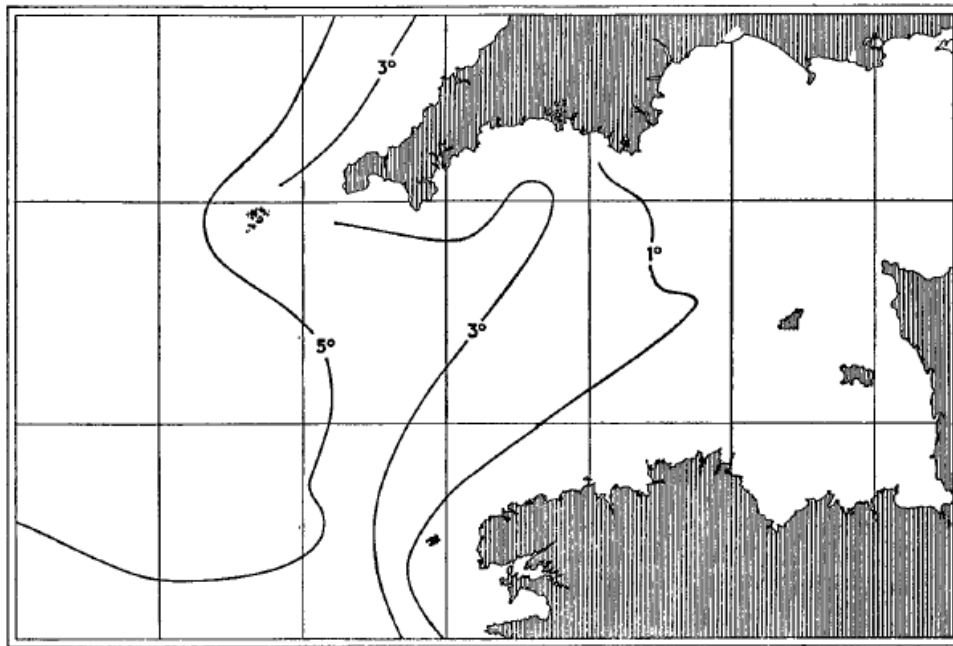


Figure 13. Ecart moyen entre les températures estivales de surface et de fond en Manche occidentale. D'après Dietrich (1950), modifié par Cabioch (1968).

La forte influence des entrées d'eau de l'océan Atlantique et le flux résiduel vers la Mer du Nord qu'elles engendrent (Salomon & Breton, 1991) permettent de maintenir une salinité d'environ 35 dans les eaux de surface du large (Fig. 14). A l'échelle de la Manche, il existe donc peu de variabilité de la salinité susceptibles d'avoir des conséquences écologiques significatives. Seuls les apports d'eau douce de la Seine et la mise en place d'un « fleuve côtier » entretenu par les apports des différents fleuves qui s'échelonnent de l'estuaire de la Seine jusqu'au Pas-de-Calais (Somme, Canche, Authie) contribuent à diminuer la salinité des eaux dans une bande très côtière de quelques milles nautiques (Brylinski *et al.*, 1991).

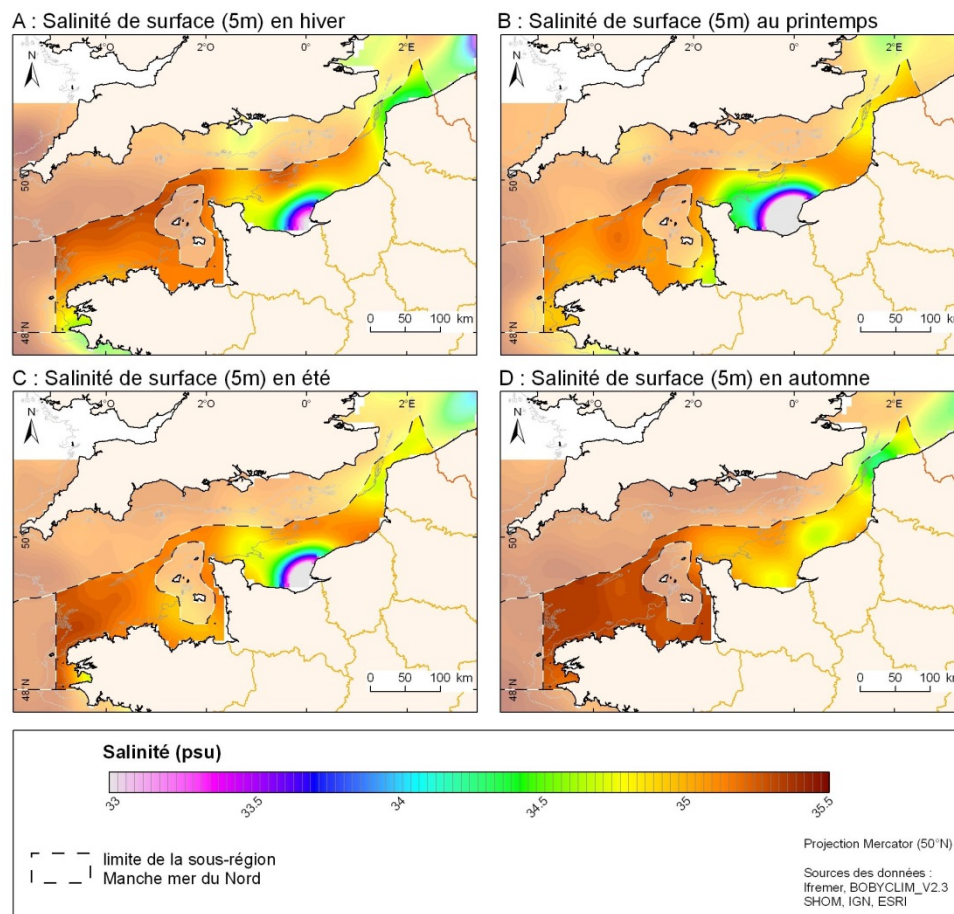


Figure 14. Distribution des salinités de surface en Manche (source : climatologie mensuelle Manche - golfe de Gascogne BOBYCLIM_V2.3)

2.4. Perturbations anthropiques

La Manche fait partie des mers les plus fortement impactées par les activités humaines (Halpern *et al.*, 2008). Son bassin oriental est soumis à davantage de pressions anthropiques que son bassin occidental, notamment avec des pêcheries plus diversifiées et plus importantes, des extractions de granulats marins (essentiellement sables et graviers) plus développées, la présence de grands ports maritimes (Le Havre, Rouen et Dunkerque), la présence de trois centrales thermonucléaires (Paluel, Penly et Gravelines) contre une seule dans son bassin occidental (Flamanville) et des projets de champs d'éoliennes en mer plus avancés et plus nombreux (Dauvin & Lozachmeur, 2006 ; Dauvin, 2012). Parmi les perturbations chroniques susceptibles d'avoir un impact sur la macrofaune benthique, la pêche est probablement la plus importante du fait (1) de son emprise spatiale (Thrush & Dayton, 2002) qui s'est fortement étendue au cours de ces 50 dernières années, (2) de son impact

direct sur de nombreux stocks d'espèces à fort intérêt commercial (poissons, crustacés, bivalves), et (3) de l'altération de la structure et du fonctionnement des peuplements macrobenthiques qu'elle engendre, qui se traduit principalement par un déclin d'espèces sensibles et par le développement d'espèces nécrophages favorisé par le rejet des prises accessoires (Rumohr & Kujawski, 2000).

3. LA MANCHE : ZONE DE TRANSITION BIOGEOGRAPHIQUE

3.1. Biogéographie de l'Atlantique Nord-Est

La faune et la flore de l'Atlantique Nord-Est ont depuis longtemps fait l'objet d'études taxonomiques visant à caractériser leur distribution. Dès le milieu du 19^{ème} siècle, des provinces biogéographiques au sein desquelles les compositions faunistiques et/ou floristiques étaient similaires mais différentes de celles des autres provinces ont été définies. Ainsi, sur la base des travaux pionniers de Lovén (1846), des informations rassemblées du nord au sud de l'Europe et des réflexions géologiques et paléoécologiques, Edward Forbes a proposé une séparation des mers européennes en quatre provinces : arctique, boréale, celtique et lusitanienne (Forbes & Godwin-Austen, 1859). La Manche occidentale marque alors dans cette typologie la limite entre la province lusitanienne, qui s'étend depuis le détroit de Gibraltar, et la province celtique, qui couvre l'ensemble des côtes britanniques, le sud de la mer du Nord et la mer Baltique. Combinant la faunistique avec de nombreuses autres disciplines telles que l'écologie, la phylogénie, la climatologie, la géologie et la paléontologie, les travaux ultérieurs d'Ekman (1953) et de Briggs (1974) ont souligné l'importance de cette limite et n'ont que peu modifié la distribution des provinces définies initialement par Forbes, bien que la province celtique ait été intégrée à la province boréale. Ekman (1953) a notamment introduit la notion de zone de transition biogéographique entre le sud-ouest de la Grande-Bretagne et le nord-ouest de la France pour séparer la province lusitanienne de la province boréale. Deux autres zones de transition ont été définies entre la province boréale et la province arctique : (1) la province boréalo-arctique qui comprend le sud et le nord-ouest de l'Islande, les îles Féroé et Shetland et la côte norvégienne jusqu'à Tromsø et (2) la province arctico-boréale au nord de la province boréalo-arctique. Dans un ouvrage plus récent, Briggs (1995) a inclus dans sa classification du domaine benthique/côtier les côtes anglaises de la Manche occidentale à la province lusitanienne, alors qu'elles étaient encore rattachées à la province boréale dans sa classification de 1974. Plus qu'une limite franche, la Manche occidentale pourrait donc être considérée comme une limite mobile ou zone de transition biogéographique entre la province lusitanienne au sud et la province boréale au nord et à l'est. La correction apportée par Briggs suggère également une modification des compositions faunistiques (en particulier basées dans son travail sur le taux d'endémisme des invertébrés) au niveau des côtes anglaises de la Manche occidentale entre les années 1970 et les années 1990.

Sur la base des travaux d'Ekman (1953) et de Briggs (1974), mais aussi suivant son interprétation d'une revue de divers autres travaux de biogéographes, et sur les conseils des benthologues Torleiv Brattgard et Michel Glémarec, Hiscock (1998) a proposé une classification des régions et provinces biogéographiques benthiques côtières de l'Atlantique Nord-Est que nous retiendrons dans le cadre de notre étude (Fig. 15). Trois grandes régions ont ainsi été définies :

- la région arctique au nord qui comprend la province arctico-boréale distribuée à l'est de Tromsø et sur la côte nord-est de l'Islande ;
- la région boréale, caractérisée par un climat tempéré froid, qui s'étend du nord-ouest de l'Islande et de la Norvège (Tromsø) jusqu'à la Manche et comprend :
 - o la province boréalo-arctique qui inclut les côtes nord-ouest et sud de l'Islande, les îles Féroé et Shetland et la côte norvégienne depuis Tromsø ;
 - o la province boréale qui s'étend du nord de l'Ecosse et de l'entrée de la mer Baltique à la Manche orientale ;
 - o la province boréalo-lusitanienne qui s'étend des côtes ouest de l'Irlande et de l'entrée de la mer d'Irlande à l'île de Wight ;
- la région lusitanienne, caractérisée par un climat tempéré chaud, qui s'étend de la Manche occidentale aux Açores et au détroit de Gibraltar et comprend :
 - o la province lusitano-boréale du Cap de la Hague à l'estuaire de la Gironde ;
 - o la province lusitanienne de l'estuaire de la Gironde à l'extrémité sud de la région.

D'autres approches de la biogéographie marine de l'Atlantique Nord-Est ont été revus par Dinter (2001) qui a proposé une classification plus détaillée et plus complète, notamment au-delà du cercle polaire arctique. Cette dernière n'a néanmoins aucune incidence sur les limites définies en Manche. Outre des différences dans la composition des communautés marines, les provinces biogéographiques retenues sont aussi le lieu de profonds changements dans la structure génétique de certaines espèces d'invertébrés telles que les polychètes *Pectinaria koreni* et *Owenia fusiformis*, changements définis comme des points de rupture phylogéographiques (Jolly *et al.*, 2005 ; Jolly *et al.*, 2006) répondant à des modifications environnementales historiques telles que l'alternance de périodes glaciaires et interglaciaires (Maggs *et al.*, 2008).

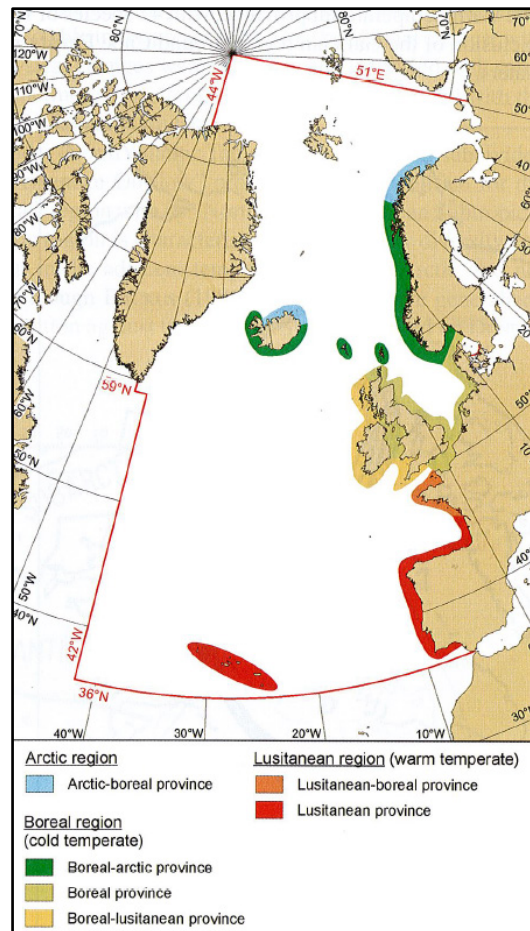


Figure 15. Biogéographie de l'Atlantique Nord-Est. D'après Hiscock (1998), modifié par Dinter (2001).

3.2. Conséquences sur la distribution des invertébrés benthiques en Manche

La conjonction de la situation biogéographique de la Manche et des conditions thermiques propres à sa géomorphologie et à son hydrodynamisme a pour effet de limiter l'aire de répartition des espèces benthiques en fonction de leur affinité pour des eaux tempérées froides ou tempérées chaudes et de leur caractère sténotherme ou eurytherme. En fonction de ces critères, Holme (1966) a défini plusieurs groupes d'espèces qui présentent des différences spatiales de répartition supposées liées à leurs exigences climatiques (Fig. 16) :

- (1) les espèces confinées à l'extrémité occidentale de la Manche (*i.e.* « Western species ») présentes pour la plupart d'entre elles à l'ouest d'une ligne reliant Start Point à

- Guernesey ; ce sont des espèces d'eaux froides et/ou sténothermes, plutôt présentes dans les eaux profondes (*e.g. Astarte sulcata, Gouldia minima, Palliolum tigerinum*) ;
- (2) les espèces de la Manche occidentale (*i.e.* « West Channel species ») présentes sur l'ensemble du bassin occidental de la Manche ; la limite de distribution de ces espèces se situe entre la baie de Poole et le cap de la Hague bien qu'elles soient généralement absentes du golfe normano-breton (*e.g. Clausinella fasciata, Venus casina*) ;
 - (3) les espèces sarniennes (*i.e.* « Sarnian species ») qui sont des espèces méridionales d'eaux chaudes dont la distribution et les plus fortes abondances sont centrées sur le golfe normano-breton (*e.g. Nucula nucleus, Polititapes rhomboides, Venus verrucosa*) ;
 - (4) les espèces orientales (*i.e.* « Eastern species ») qui sont des espèces d'eaux froides plus communes en Manche orientale (*e.g. Buccinum undatum, Spisula elliptica*) ;
 - (5) les espèces présentes dans toute la Manche dont la répartition est gouvernée par des facteurs édaphiques (*e.g. Aequipecten opercularis, Glycymeris glycymeris, Tritia incrassata*).

A ces groupes, Holme (1966) a ajouté une catégorie d'espèces présentant des distributions particulières pouvant résulter de spécificités en termes d'habitats ou d'un échantillonnage insuffisant, en particulier le long des côtes françaises, pour décrire correctement leurs patrons de distribution.

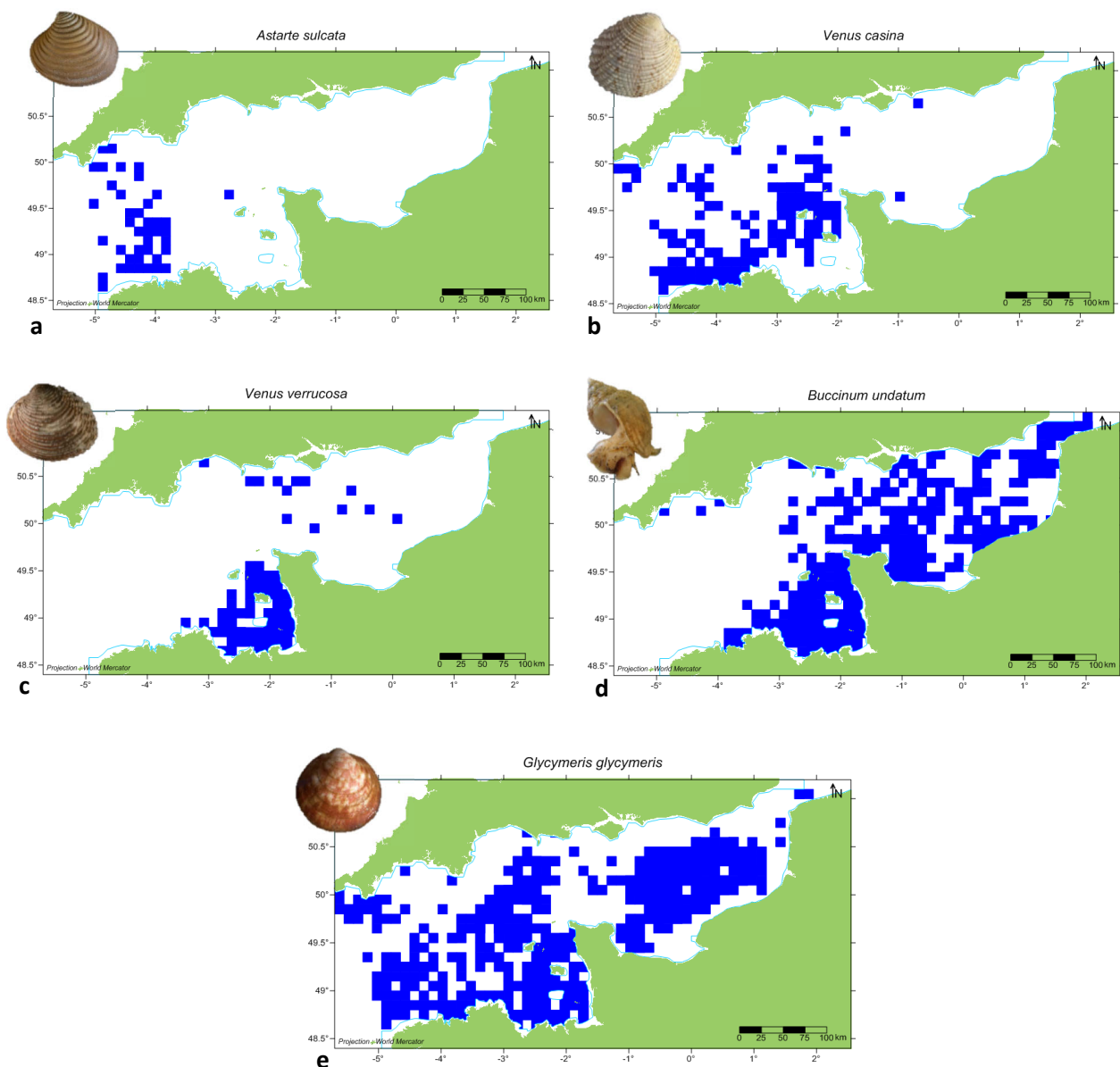


Figure 16. Cartes de distribution d'espèces représentatives des différents patrons décrits par Holme (1966) : (a) *Astarte sulcata*, une espèce très occidentale, (b) *Venus casina*, une espèce de toute la Manche occidentale, (c) *Venus verrucosa*, une espèce sarnienne, (d) *Buccinum undatum*, une espèce orientale et (e) *Glycymeris glycymeris*, une espèce présente dans toute la Manche (Cabioch, Gentil, Glaçon & Retière, comm pers.).

Afin d'étudier les communautés benthiques du nord de la Bretagne occidentale, Louis Cabioch a échantillonné 1691 stations (Cabioch, 1968). Suite à ces travaux, il a entrepris entre 1971 et 1976, en coopération avec des collègues de la Station Biologique de Roscoff, du Laboratoire maritime du Muséum National d'Histoire Naturelle à Dinard, et de l'Institut de Biologie Maritime Régionale de Wimereux (Université de Lille), une exploration de l'ensemble des peuplements

benthiques de la Manche, permettant l'échantillonnage de 2776 stations supplémentaires (Cabioch *et al.*, 1977). Sur l'exemple de l'épifaune sessile, les auteurs de ces travaux ont comparé entre elles les cartes de distribution obtenues et ont classé les espèces en différentes catégories qui reflètent les effets séparés ou conjugués des conditions climatiques et édaphiques (*i.e.* liées à la nature du substrat et indirectement à l'hydrodynamisme) très accusées en Manche (Cabioch *et al.*, 1977). Une première catégorie rassemble les espèces dont la présence est principalement déterminée par des gradients thermiques et dont la pénétration en Manche est limitée vers l'est. Pour ces espèces à « distributions climatiques », il dresse une carte des limites orientales successives (Fig. 17). Une seconde catégorie inclut les espèces à « distributions édaphiques », c'est-à-dire dont la distribution dépend de manière prépondérante de l'hydrodynamisme et de la nature du substrat qui y est associée. Elle regroupe les espèces qui vivent, dans l'ensemble de la Manche, sur les fonds rocheux ou les nappes caillouto-graveleuses soumises à de forts courants (*e.g.* *Pachymatisma johnstonia*, *Tethya aurantium*, *Dysidea fragilis*). Une troisième catégorie, rassemble les espèces dites à « distributions édapho-climatiques », c'est-à-dire dont la distribution est influencée à la fois par les conditions climatiques et par la nature du fond. Si certaines espèces des fonds caillouto-graveleux sont limitées vers l'est (*e.g.* *Phakellia ventilabrum*, *Axinella dissimilis*), d'autres au contraire sont limitées vers l'ouest (*e.g.* *Haliclona oculata*, *Flustra foliacea*) et quelques-unes sont limitées à la fois vers l'ouest et vers l'est (*e.g.* *Stelligera rigida*, *Modiolus barbatus*).

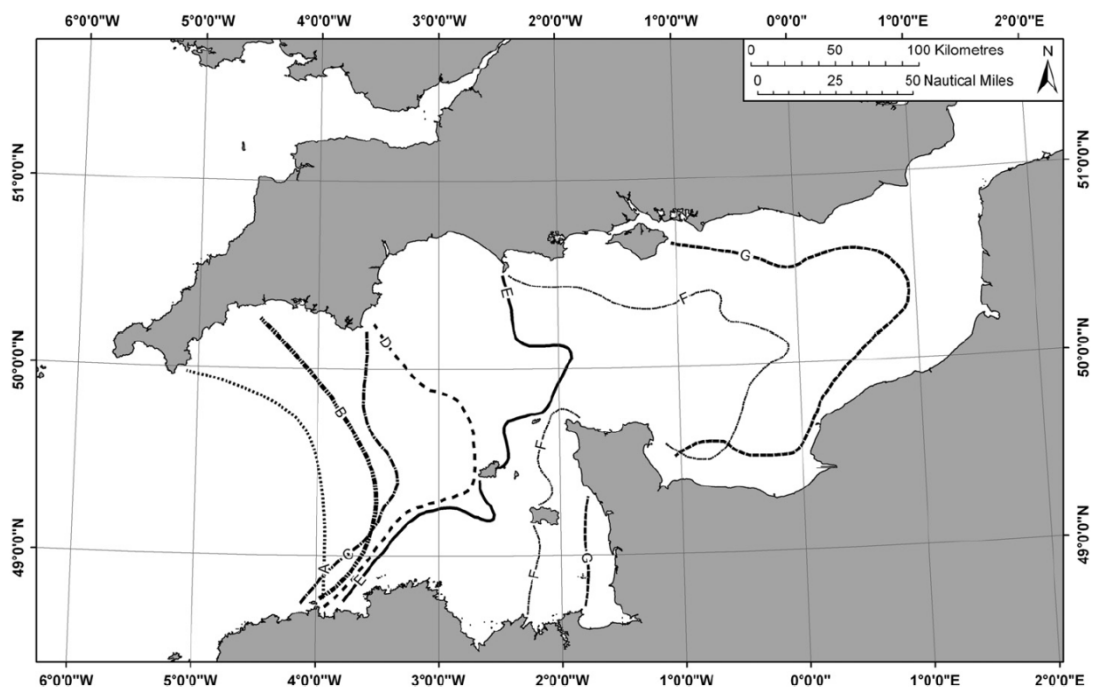


Figure 17. Limites orientales successives d'espèces à « distributions climatiques ». A : *Porella compressa* ; B : *Diphasia pinaster* ; C : *Thuiaria articulata* ; D : *Lafoea dumosa* ; E : *Caryophyllia smithii* ; F : *Sertularella gayi* ; G : *Rhynchozoon bispinosum*.

4. LES MODELES DE NICHE ECOLOGIQUE

4.1. Le concept de niche écologique

Plusieurs définitions ont été attribuées au terme de « niche écologique ». Afin d'éviter toute confusion, il convient ici de les rappeler en préambule. La première est celle du zoologue Joseph Grinnell qui, dans son étude de l'aire de distribution du moqueur de Californie (*Toxostoma redivivum*), définit le concept comme l'ensemble des conditions environnementales nécessaires à l'espèce dans un espace géographique donné. Cet espace inclut à la fois des paramètres abiotiques (*e.g.* température, précipitations) et des paramètres biotiques (*e.g.* ressources trophiques, compétiteurs, prédateurs) (Grinnell, 1917). Une interprétation différente est proposée par Elton (1927) qui définit alors la niche comme le rôle fonctionnel que tient une espèce dans une communauté mettant l'accent plus particulièrement sur sa position dans le réseau trophique. Plus tard, des analyses plus approfondies de la place qu'occupent des espèces dans leur environnement ont été développées. Dans la lignée des travaux de Grinnell, Hutchinson (1957) définit la niche fondamentale d'une espèce comme l'ensemble des conditions environnementales dans lesquelles une espèce peut survivre et se maintenir. Elle peut être représentée par un hypervolume à n dimensions dans lequel « chaque point correspond à un état de l'environnement qui pourrait permettre à l'espèce d'exister indéfiniment ». Chaque axe de cet hypervolume correspond à une variable qui définit l'espace environnemental de l'espèce. Il convient de souligner qu'Hutchinson distingue la niche fondamentale, qui se définit au regard des conditions environnementales dans lesquelles une espèce peut maintenir des populations viables en absence de compétiteurs, de la niche réalisée, qui se réduit aux conditions environnementales dans lesquelles une espèce peut maintenir des populations viables en présence de compétiteurs.

Nous retiendrons dans cette thèse la définition de la niche donnée par Grinnell (complétée par celle d'Hutchinson) du fait de l'accent que cet auteur place sur la niche comme outil pour comprendre la distribution géographique d'une espèce en lien avec les conditions environnementales.

La représentation de la distribution d'une espèce à la fois dans l'espace géographique et dans l'espace environnemental permet de définir des concepts de base essentiels à la modélisation de la distribution d'une espèce et de sa niche écologique (Fig. 18). Les signalements géographiques d'une espèce constituent l'ensemble de ce qui est connu de sa distribution effective bien que l'espèce puisse être présente ailleurs, dans des lieux où elle n'a pas encore été détectée (*e.g.* Fig. 18, zone A).

Si la distribution effective est représentée dans l'espace environnemental, il est alors possible d'identifier la part relative de l'espace environnemental occupée par l'espèce, qui peut être définie comme la niche occupée.

La distinction entre niche occupée et niche fondamentale est similaire mais non identique à la distinction d'Hutchinson (1957) entre la niche fondamentale et la niche réalisée. Si par exemple deux espèces utilisent une ressource commune, Hutchinson décrit la niche réalisée comme un sous-ensemble de la niche fondamentale duquel une espèce n'est pas exclue du fait de la compétition avec l'autre espèce. La définition de la niche occupée élargit ce concept pour inclure les contraintes géographiques et historiques qui entraînent une limitation de l'aptitude d'une espèce à atteindre ou occuper à nouveau toutes les zones favorables en matière de conditions environnementales à son établissement, ainsi que toutes les formes d'interactions biotiques (compétition, prédation, symbiose, parasitisme). Ainsi, la niche occupée reflète toutes les contraintes qui s'imposent à la distribution effective, y compris les contraintes spatiales dues à une limitation de la capacité dispersive, et à de multiples interactions de nature variée avec d'autres organismes.

Si les conditions environnementales retenues dans la niche fondamentale sont représentées dans l'espace géographique, alors la distribution potentielle est obtenue. Toutefois, certaines régions de la distribution potentielle ne sont pas occupées par l'espèce (Fig. 18, zones *B* et *C*), parce que l'espèce (1) a été exclue de ces zones en raison d'interactions biotiques (*e.g.* présence d'un compétiteur, absence de nourriture), (2) est incapable de coloniser ces zones (*e.g.* existence de barrière géographique à la dispersion, le temps écoulé a été insuffisant pour permettre la colonisation) ou (3) a été exclue de la zone après y avoir vécu (*e.g.* modification de la qualité de l'habitat par l'Homme).

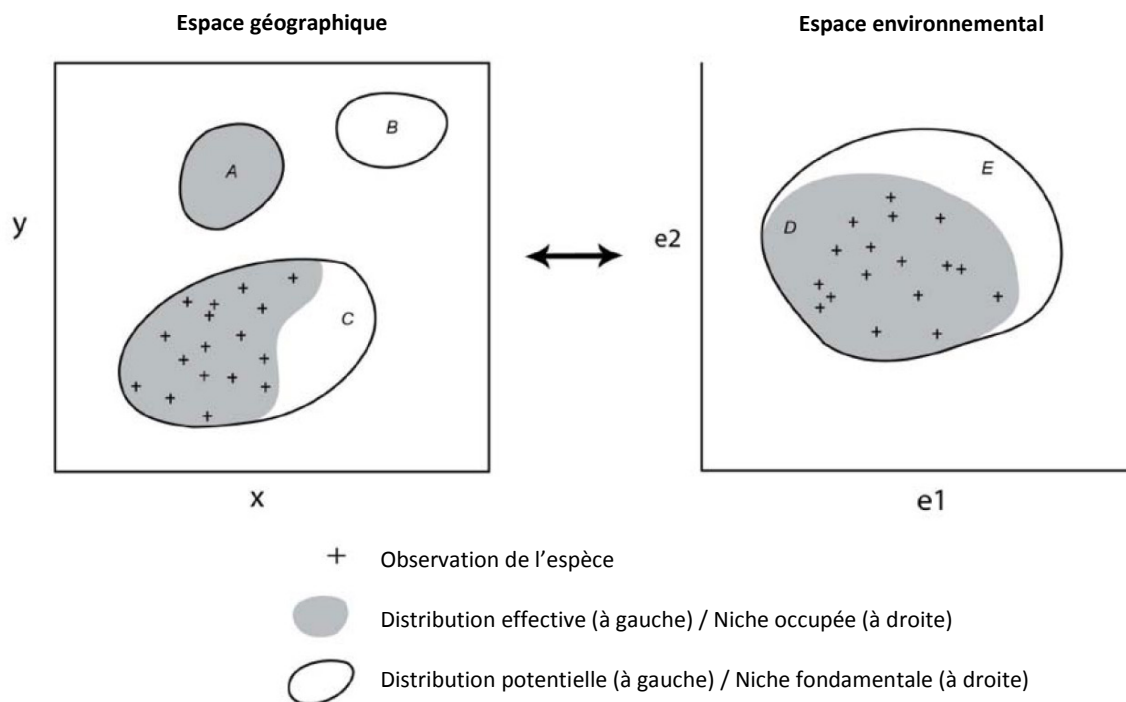


Figure 18. Illustration de la relation entre la distribution hypothétique d'une espèce dans l'espace géographique et dans l'espace environnemental. D'après Pearson (2007). L'espace géographique fait référence à la localisation spatiale telle que communément représentée par des coordonnées x et y . L'espace environnemental fait référence à la niche d'Hutchinson à n dimensions, illustré ici avec seulement deux dimensions (définies par les facteurs environnementaux $e1$ et $e2$). Les croix représentent les observations de l'espèce. Les surfaces grises dans l'espace géographique représentent la distribution effective de l'espèce (i.e. les zones réellement occupées par l'espèce). Des zones de distribution effective peuvent être inconnues (e.g. la zone A est occupée mais l'espèce n'y a pas encore été détectée). La surface grise dans l'espace environnemental représente la part relative de la niche occupée par l'espèce. A nouveau, les observations peuvent ne pas identifier l'ensemble de la gamme environnementale de la niche occupée (e.g. la surface grisée autour de la lettre D n'inclut aucune observation). La ligne noire dans l'espace environnemental délimite la niche fondamentale de l'espèce qui représente la gamme complète des conditions abiotiques pour lesquelles l'espèce est viable. Dans l'espace géographique, la ligne noire délimite les zones où les conditions abiotiques sont celles de la niche fondamentale ; c'est la distribution potentielle de l'espèce. Certaines régions de la distribution potentielle peuvent ne pas être habitées par l'espèce à cause d'interactions biotiques ou de limites à la dispersion. Par exemple, la zone B est favorable à l'espèce en matière de conditions environnementales mais ne fait pas partie de la distribution effective, par exemple parce l'espèce n'a pas été capable de coloniser cette zone en traversant des environnements qui lui sont défavorables. De la même manière, l'espace non grisé autour de la lettre C appartient à la distribution potentielle de l'espèce, mais n'est pas habité, par exemple à cause d'une compétition avec une autre espèce. Ainsi, les zones non grisées autour de la lettre E identifient ces parties inoccupées de la niche fondamentale.

4.2. Modéliser les niches et les distributions : des étapes fondamentales, une diversité de méthodes

Les modèles de niche écologique, également connus sous les noms de « modèles d'habitat », « modèles de distribution d'espèces » ou « modèles d'enveloppe bioclimatique », bien qu'il existe des nuances entre ces différentes appellations (encadré 1), consistent à établir un lien mathématique entre la présence ou l'abondance d'une espèce et une combinaison de variables environnementales afin d'expliquer son patron de distribution (Guisan & Zimmermann, 2000).

Encadré 1 : Terminologie utilisée dans la littérature pour désigner des modèles explorant les relations entre la présence ou l'abondance d'une espèce et des prédicteurs environnementaux. D'après Araújo & Peterson (2012).

Modèle de niche écologique : estimation de l'espace environnemental qui correspond au mieux à la distribution observée d'une espèce en lien avec la théorie de la niche écologique, qui prend sa source avec les travaux de Grinnell et d'Hutchinson.

Modèle d'habitat : expression liée à la définition de la « niche » puisqu'elle se rapporte à l'espace géographique dont les caractéristiques environnementales sont favorables à une espèce plutôt qu'à sa distribution effective. Le terme « habitat » met l'accent sur l'espace physique où vit une espèce et sur les ressources qu'elle peut utiliser. Ainsi, cela ouvre la porte à l'incorporation de variables trophiques et de facteurs biotiques souvent absents des modèles. Cette définition est plus appropriée aux études à plus petite échelle spatiale dans lesquelles de telles connexions sont plus facilement établies.

Modèle de distribution d'espèce : modélisation de la distribution géographique de l'espèce (en matière de probabilité d'occurrence ou d'abondance). La plupart des applications de tels modèles caractérise l'espace environnemental multivarié qui délimite la distribution des espèces, et projette ensuite un sous-ensemble de l'espace environnemental dans l'espace géographique. Des mécanismes importants, tels que la dispersion d'une espèce, son établissement ou les interactions biotiques ne sont pas pris en compte. Si seul le caractère approprié/habitable d'un espace géographique est modélisé, un modèle de distribution d'espèce estimera quelque chose proche de la distribution potentielle.

Modèle d'enveloppe bioclimatique : estimation de l'espace multivarié de variables climatiques (l'enveloppe) qui correspond au mieux à la distribution observée de l'espèce. Le terme d'« enveloppe » a souvent été utilisé pour définir les approches multivariées utilisant des données de présence seulement, mais tous les modèles qui construisent un espace multivarié de variables prédictives peuvent être considérés comme générant une enveloppe. Le mot « bioclimatique » peut être réducteur puisque les espèces peuvent être reliées à d'autres covariables environnementales que celles liées au climat. Des termes plus génériques, tels que « enveloppe abiotique » ou « environnementale », surmontent cette limitation.

Bien qu'il existe une grande variété de méthodes et d'applications, une même approche est en général utilisée pour modéliser les niches écologiques et estimer les distributions géographiques des espèces. Le processus peut être résumé de la manière suivante (Hirzel *et al.*, 2002) :

1. la zone d'étude est modélisée en tant que carte digitale au format raster, composée d'une grille de cellules à une résolution déterminée ;

2. la variable dépendante est la distribution connue d'une espèce ;
3. une série de variables environnementales est collectée afin de caractériser chaque cellule ;
4. une fonction des variables environnementales est générée afin de mesurer le degré avec lequel une cellule est appropriée pour l'espèce.

En pratique, quatre étapes concrètes intervenant dans le processus de modélisation peuvent être identifiées (Peterson *et al.*, 2011).

Etape 1 : Préparation des données

La première étape pour construire un modèle de niche consiste à collecter, traiter, vérifier et formater les données. Deux types de données sont nécessaires : les données biologiques, décrivant la distribution connue d'une espèce, et les données environnementales, décrivant l'espace dans lequel se trouve l'espèce. Les données de distribution d'une espèce peuvent être soit des présences seules (*i.e.* des signalements de l'espèce), soit des présences/absences (*i.e.* des signalements de présences et d'absences aux lieux échantillonnés), soit des abondances (*i.e.* des nombres d'individus de l'espèce aux lieux échantillonnés). Les variables environnementales peuvent comprendre soit des variables continues telles que la température ou la tension de cisaillement sur le fond, soit des variables qualitatives telles que la nature du sédiment. Les données qualitatives ne peuvent cependant pas être utilisées par un certain nombre d'algorithmes développés pour la modélisation des niches écologiques.

Etape 2 : Modélisation de la niche

Une fois les données collectées, l'étape suivante consiste en l'utilisation d'un algorithme de modélisation pour caractériser la niche écologique de l'espèce en fonction des variables environnementales. Il existe aujourd'hui un certain nombre d'algorithmes alternatifs permettant d'identifier les relations potentiellement complexes et non-linéaires dans l'espace environnemental multidimensionnel (encadré 2 ; Guisan & Zimmermann, 2000 ; Peterson *et al.*, 2011).

Encadré 2 : Les grandes familles de méthodes utilisées pour modéliser la distribution des espèces.**Les enveloppes bioclimatiques**

Les enveloppes bioclimatiques caractérisent les sites de l'espace environnemental multidimensionnel occupés par une espèce. **BIOCLIM** est un modèle d'enveloppe qui utilise la moyenne et l'écart-type de chaque variable environnementale pour calculer les enveloppes bioclimatiques. Des données de présence seulement sont nécessaires.

Les méthodes de régressions généralisées

La régression est une approche statistique qui relie une variable réponse (dépendante) et des variables explicatives (indépendantes). Les *modèles linéaires généralisés (GLM)* sont des extensions des méthodes de régression basiques par la méthode des moindres carrés qui sont plus flexibles, notamment en permettant différentes distributions de la variable réponse. Ils permettent ainsi de relier la moyenne de la variable réponse à une combinaison de variables explicatives (linéaires, quadratiques ou polynomiales). Les *modèles additifs généralisés (GAM)* sont des extensions semi-paramétriques des GLM plus adaptées à la modélisation de relations non-linéaires complexes sans *a priori* par rapport à la forme de la réponse aux variables prédictives. Ils appliquent une fonction de lissage à chaque prédicteur et calculent la réponse par cumulation. Les *régressions multivariées par splines adaptatifs (MARS)* constituent une alternative pour décrire les réponses non linéaires en utilisant des régressions linéaires par partition récursive. Les *régressions quantiles (RQ)* permettent de modéliser n'importe quelle borne relative de la distribution des données plutôt que la moyenne.

Les techniques de classification et les arbres de régression

Les *arbres de classification* ou *Classification Tree Analysis (CTA)* sont construits par la partition répétée des données en deux groupes mutuellement exclusifs, chacun étant le plus homogène possible. Les *Random Forest (RF)* génèrent de multiples arbres de classification avec un sous-ensemble aléatoire de prédicteurs. Le nombre de prédicteurs utilisés pour réaliser la partition à chaque branche est aléatoire et les arbres sont moyennés.

Les analyses discriminantes

Les *analyses discriminantes linéaires (LDA)* considèrent que la distribution des présences et celle des absences suivent chacune une distribution Gaussienne. Les *analyses discriminantes flexibles (FDA)* sont des extensions des LDA qui permettent de mélanger plusieurs distributions Gaussiennes.

Les méthodes d'apprentissage

Les méthodes d'apprentissage ne s'appuient sur aucun modèle particulier de courbe de réponse défini *a priori* mais « apprennent » la relation entre la variable réponse et ses prédicteurs. Les *réseaux neuronaux artificiels (ANN)* « apprennent » ainsi la réponse d'une espèce aux variables environnementales prédictives en faisant passer de manière répétée les données de construction du modèle à travers un réseau artificiel de « neurones ». En ajustant les structures internes du réseau neuronal après chaque itération, les ANN estiment une réponse dans une partie du réseau sur la base des données des variables environnementales qui entrent à des points différents du réseau. Les *arbres de régression boostés (BRT)* sont destinés à améliorer la performance des arbres de régression et de classification en ajustant un grand nombre de modèles et en les combinant pour créer des prédictions. Ils s'appuient sur les arbres de l'itération précédente en se focalisant de manière séquentielle sur les données observées les plus difficiles à prédire. **MAXENT** estime la distribution d'une espèce en identifiant la probabilité de distribution d'entropie maximum (*i.e.* la plus répandue) contrainte par la valeur attendue de chaque variable environnementale pour correspondre à la moyenne empirique.

Etape 3 : Prédications et évaluation

En fonction de l'algorithme retenu, plusieurs types de prédictions peuvent être obtenus : des prédictions binaires (présence/absence), des probabilités d'occurrence, des probabilités de trouver des cellules similaires à celles déjà observées, des quantités liées aux enveloppes décrivant l'appartenance à un ensemble, des abondances moyennes ou encore des abondances à un quantile de distribution spécifié. En fonction des réalités biologiques et des hypothèses formulées, les prédictions peuvent correspondre de manière plus ou moins proche aux espaces géographique et environnemental occupés par l'espèce. L'évaluation de la justesse de prédiction d'un modèle, connue sous le nom de « validation » ou d' « évaluation » est une étape essentielle du processus de modélisation. Dans l'idéal, les données utilisées pour l'évaluation du modèle doivent être collectées indépendamment des données utilisées pour sa calibration (Peterson *et al.*, 2011). Il est toutefois commun d'utiliser une approche de partition des données pour générer un sous-ensemble de données destiné à la calibration et un autre destiné à son évaluation.

Dans le cas des modèles basés sur des données de présence/absence, deux types d'erreurs de prédiction sont possibles : les faux positifs et les faux négatifs. La performance prédictive peut être résumée par une matrice de confusion (encadré 3) pour laquelle des prédictions binaires plutôt que des probabilités d'occurrence sont requises. Ainsi, lorsque les sorties du modèle sont continues, il est souvent nécessaire de convertir ces prédictions continues en prédictions binaires en choisissant une valeur seuil à partir de laquelle l'espèce étudiée est considérée comme présente ou absente. A partir de cette matrice de confusion, plusieurs mesures statistiques ont été proposées pour évaluer la performance prédictive des modèles (Tableau 1 ; Fielding & Bell, 1997). Lorsque les sorties du modèle sont continues, l'évaluation de sa performance prédictive par l'utilisation de ces mesures est sensible au choix de la méthode utilisée pour sélectionner un seuil permettant de définir la prédiction binaire. Il est donc souvent utile d'utiliser un test statistique qui fournisse une mesure de performance indépendante du choix d'un seuil. C'est ce qu'offre l'aire sous la courbe « caractéristique de fonctionnement du récepteur » ou AUC (Area Under the Receiver Operating Characteristic Curve, Fig. 19).

Encadré 3 : La matrice de confusion : une méthode d'évaluation de la performance prédictive des modèles de présences/absences.

La **matrice de confusion**, également appelée « matrice d'erreur » ou « tableau de contingence », rassemble les fréquences de chacun des quatre cas possibles lors de la confrontation des prédictions avec les données d'évaluation du modèle.

		Observations	
		Présence	Absence
Prédictions	Présence	a Vrais positifs	b Faux positifs
	Absence	c Faux négatifs	d Vrais négatifs

Erreur de type 1 = taux de faux positifs

où a est le nombre de présences correctement prédites par le modèle, b le nombre de présence prédites à tort par le modèle, c le nombre d'absences prédites à tort par le modèle et d le nombre d'absences correctement prédites par le modèle.

$$\text{Sensibilité} = \frac{a}{a+c}$$

$$\text{Spécificité} = \frac{d}{b+d}$$

Erreur de type 2 = taux de faux négatifs

Les faux positifs correspondent à l'erreur de type 1 ou erreur de « commission ». Les faux négatifs correspondent à l'erreur de type 2 ou erreur d'« omission ». La proportion d'occurrences observées correctement prédites est appelée « sensibilité » ou « taux de vrais positifs ». La proportion d'absences observées correctement prédites est appelée « sensibilité » ou « taux de vrais négatifs ». Chaque élément de la matrice de confusion peut être représenté dans l'espace géographique (d'après Pearson, 2007) :

L'espace géographique représenté utilise la même distribution effective hypothétique que dans la figure 18. Chaque symbole décrit un site échantillonné où la présence ou l'absence de l'espèce est observée (on suppose ici que si le site d'échantillonnage fait partie de la distribution effective de l'espèce, alors elle est détectée). Ces observations constituent les données de calibration du modèle.

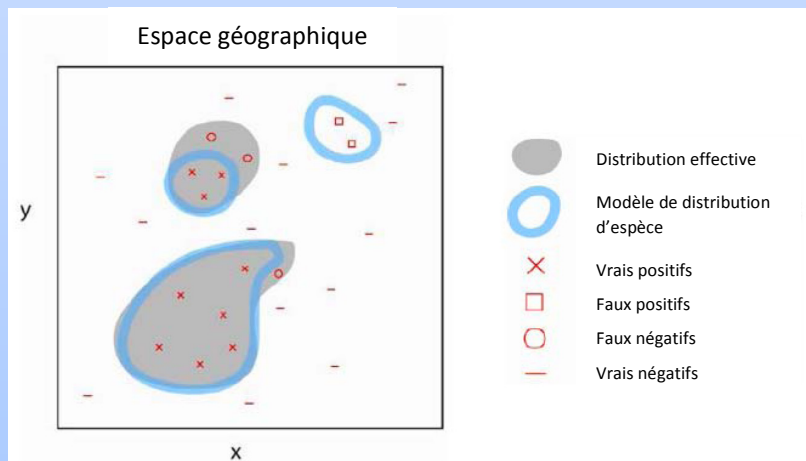


Tableau 1. Exemples de mesures statistiques de la performance prédictive des modèles dérivées de la matrice de confusion. D'après Fielding & Bell (1997).

<i>Measure</i>	<i>Calculation</i>
Prevalence	$(a + c)/N$
Overall diagnostic power	$(b + d)/N$
Correct classification rate	$(a + d)/N$
Sensitivity	$a/(a + c)$
Specificity	$d/(b + d)$
False positive rate	$b/(b + d)$
False negative rate	$c/(a + c)$
Positive predictive power (PPP)	$a/(a + b)$
Negative predictive power (NPP)	$d/(c + d)$
Misclassification rate	$(b + c)/N$
Odds-ratio	$(ad)/(cb)$
Kappa	$[(a + d) - ((a + c)(a + b) + (b + d)(c + d))/N] / [N - ((a + c)(a + b) + (b + d)(c + d))/N]$
NMI n(s)	$[-a \cdot \ln(a) - b \cdot \ln(b) - c \cdot \ln(c) - d \cdot \ln(d) + (a + b) \cdot \ln(a + b) + (c + d) \cdot \ln(c + d)] / [N \cdot \ln N - ((a + c) \cdot \ln(a + c) + (b + d) \cdot \ln(b + d))]$

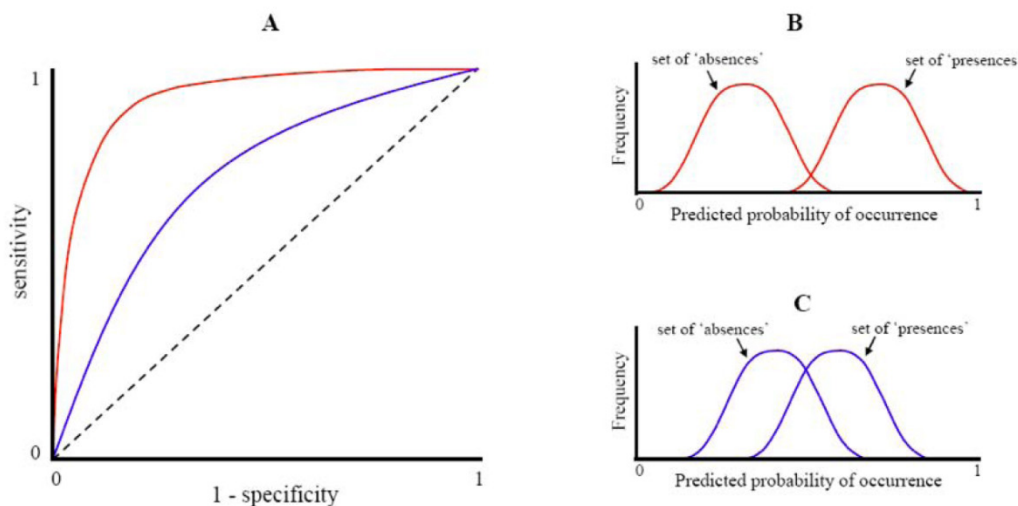


Figure. 19. Exemple de courbes « caractéristiques de fonctionnement du récepteur » (ROC) et illustration de distributions de fréquences. D'après Pearson (2007). (A) Courbes ROC créées en reportant la sensibilité en fonction de « 1 – la spécificité ». Deux courbes sont représentées. La courbe la plus haute (en rouge) traduit une meilleure performance prédictive du modèle. La ligne pointillée représente une performance prédictive égale au hasard et pour laquelle il est impossible de distinguer les sites occupés des sites inoccupés. (B) et (C) montrent des exemples de distributions de fréquences des probabilités prédites par un modèle pour les « présences » et « absences » observées. Les résultats montrent que (B) possède une bonne capacité à distinguer les présences des absences alors que les résultats pour (C) montrent davantage de chevauchement entre les distributions de fréquences, mettant en évidence une mauvaise capacité à distinguer les présences des absences. Le cas représenté en (B) produirait une courbe ROC similaire à la courbe rouge en (A). Le cas présenté en (C) donnerait une courbe ROC plus semblable à la courbe bleue en (A).

Etape 4 : Transférabilité du modèle

Pour certaines applications, il est nécessaire de transférer les conditions modélisées de la niche afin de prédire la distribution potentielle d'une espèce dans une nouvelle région ou pour une période de temps différente. Si transférer un modèle dans l'espace géographique permet d'identifier des régions avec un environnement similaire à celui modélisé pour une espèce, le transférer dans l'espace environnemental revient au contraire à prédire au-delà de la gamme de variabilité environnementale observée ayant servi à calibrer le modèle et est à même de présenter certains risques (*e.g.* Pearson *et al.*, 2006).

4.3. Des applications variées

Les modèles de niche écologique sont utilisés en écologie avec un double objectif qui reflète la dualité de l'espace modélisé (environnemental et géographique) : (1) comprendre les relations entre les organismes et une sélection de variables environnementales et (2) prédire la distribution géographique des espèces. Alors que beaucoup d'études se sont d'abord concentrées sur le premier objectif, le développement des sciences statistiques et informatiques, la plus grande disponibilité de données environnementales à de larges échelles spatiales, et la forte demande de cartographies pour la conservation et la gestion des écosystèmes, ont encouragé l'utilisation des modèles à des fins prédictives (Guisan & Thuiller, 2005 ; Elith & Leathwick, 2009). Ainsi, les modèles de niche ont été utilisés pour explorer une grande variété de questions en écologie, comme la découverte de nouvelles populations (Feria & Peterson, 2002 ; Bourg *et al.*, 2005) ou d'espèces alors inconnues (Raxworthy *et al.*, 2003), la définition de stratégies de conservation (Williams *et al.*, 2005 ; Wilson *et al.*, 2005 ; Araujo *et al.*, 2011), l'évaluation de la distribution potentielle d'espèces invasives (Peterson *et al.*, 2008 ; Pearson *et al.*, 2013), la prédiction des effets du changement climatique sur la distribution des espèces (Araujo & Rahbek, 2006 ; Huntley *et al.*, 2008 ; Lawler *et al.*, 2009) et sur la diversité phylogénétique (Thuiller *et al.*, 2011), et l'identification de refuges historiques pour la biodiversité (Carnaval & Moritz, 2008 ; Vega *et al.*, 2010).

En comparaison avec le domaine terrestre, les applications des modèles de niche écologique (ou modèles de distribution d'espèces) aux organismes marins sont plus rares, bien que leur nombre augmente depuis quelques années (Fig. 20 ; Robinson *et al.*, 2011). Ce retard peut s'expliquer par la moindre disponibilité de données biologiques géoréférencées avec précision et de données environnementales sur de larges échelles spatiales. Par ailleurs, les propriétés physiques propres aux

habitats marins et les caractéristiques biologiques des organismes qui y vivent ont une influence sur la validité et les hypothèses des modèles développés à l'origine pour les organismes terrestres (Robinson *et al.*, 2011). La plupart des études récentes se sont intéressées à la distribution d'espèces de poissons, probablement du fait de leur intérêt commercial et de la disponibilité de données pour ces espèces (*e.g.* Cheung *et al.*, 2009 ; Rochette *et al.*, 2010). Un certain nombre de méthodes ont ainsi été utilisées afin d'aider les gestionnaires à prendre des mesures spatialisées pour gérer les stocks (pour une revue, voir Le Pape *et al.*, 2014). La modélisation de la distribution des mammifères marins est également assez commune et appliquée notamment à la conservation (Bailey & Thompson, 2009 ; Embling *et al.*, 2010). Peu d'études ont en revanche appliqué les modèles de niche écologique aux espèces benthiques. Suivant la tendance générale, les premières approches se sont intéressées à la compréhension des relations entre les organismes et une sélection de facteurs environnementaux (Meißner *et al.*, 2008 ; Willems *et al.*, 2008 ; Gogina *et al.*, 2010), alors que les plus récentes ont été destinées à prédire la distribution des espèces (pour une revue, voir Reiss *et al.*, 2015), par exemple en réponse au changement climatique (Rombouts *et al.*, 2012 ; Jones *et al.*, 2013 ; Raybaud *et al.*, 2013).

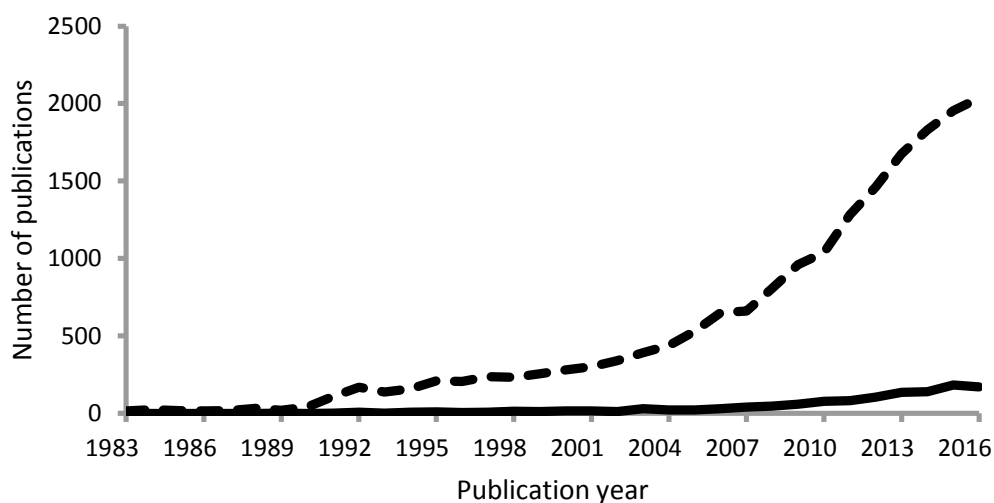


Figure 20. Nombre d'applications des modèles de distribution d'espèces dans le domaine marin (ligne pleine) et dans le domaine terrestre (ligne pointillée). Complété d'après Robinson *et al.* (2011). Données issues d'une recherche effectuée sur le service ISI Web of Science avec pour sujet de recherche : « species distribution » OR « ecological niche » OR « habitat preference » OR « environmental preference » OR « bioclimate envelope » OR « bioclimate » OR « environmental niche » OR « habitat suitability » AND model*. Une sous-recherche a été effectuée avec le sujet « marine » et le nombre de publications correspondant soustrait du nombre total de publications identifiées pour chaque année en supposant que le nombre de publications restant ne concerne que le domaine terrestre, bien que des exemples dulçaquicoles puissent être inclus.

5. OBJECTIFS ET PLAN DE LA THESE

Les échantillonnages de Louis Cabioch et collaborateurs entre 1959 et 1976 en près de 4500 stations réparties à travers toute la Manche fournissent un jeu de données unique et inestimable pour appréhender le rôle des facteurs climatiques sur l'évolution de la distribution de la macrofaune benthique. Celui-ci présente un double intérêt :

- 1) Il a été constitué au cours d'une période qui correspond à des températures froides à l'échelle du 20^{ème} siècle, précédant le réchauffement rapide constaté depuis le milieu des années 1980.
- 2) Il couvre une zone de transition biogéographique d'un grand intérêt à l'échelle de l'Atlantique Nord-Est qui rassemble, sur une étendue relativement restreinte, des séries de conditions écologiques plus largement étalées ou dispersées dans les autres mers épicontinentales du nord-ouest de l'Europe.

En s'appuyant sur l'analyse de ces données historiques et de celles collectées lors de deux campagnes océanographiques réalisées en 2012 et 2014 en suivant une stratégie d'échantillonnage de la macrofaune benthique rigoureusement identique à celle de Cabioch et collaborateurs, l'objectif majeur de ce travail de thèse a été **d'évaluer les effets du changement climatique récent sur la distribution de la macrofaune benthique en Manche.**

Afin de s'affranchir autant que possible de l'influence des facteurs édaphiques sur la distribution des espèces, seul l'habitat des sédiments grossiers/graveleux circalittoraux a été pris en compte. Celui-ci couvre la majeure partie des fonds de la zone d'étude et sa distribution est continue de l'entrée occidentale de la Manche à son extrémité orientale (Coggan & Diesing, 2011),.

Dans ce contexte général, le présent manuscrit s'articule autour de trois chapitres complémentaires visant successivement (1) à analyser la structure des communautés macrobenthiques circalittorales actuelles en Manche, (2) à évaluer les changements de distribution d'une sélection d'espèces en réponse au changement climatique et enfin (3) à juger de la pertinence des modèles de distribution d'espèces pour prédire la réponse de la macrofaune benthique au changement climatique.

Le premier chapitre porte sur les communautés benthiques circalittorales échantillonnées et a pour objectif de s'assurer de l'homogénéité de l'habitat étudié au cours de ce travail. La structure des communautés, leur distribution spatiale ainsi que l'influence des paramètres géographiques,

environnementaux (*i.e.* le type de sédiment, les températures minimales et maximales, la profondeur, la tension de cisaillement sur le fond) et anthropiques (*i.e.* activités de pêche aux arts traînants) sur ces communautés sont analysées.

Le second chapitre s'intéresse aux effets du changement climatique récent sur la distribution de 65 espèces de macroinvertébrés benthiques en lien avec leur groupe biogéographique tel que défini par Holme (1966) et leur affinité pour des eaux tempérées froides ou chaude. Une estimation spatialisée de l'ampleur du réchauffement des eaux de fond entre 1985 et 2012 est effectuée à partir de données mensuelles modélisées. Deux types de changements de distribution sont étudiés en lien direct avec les valeurs estimées d'amplitude du réchauffement : les changements longitudinaux de distribution et les changements de nombre d'occurrences.

Enfin, le troisième chapitre a pour double objectif de valider les modèles de distribution d'espèces dans un contexte de changement climatique et d'évaluer les effets relatifs de différents types de facteurs environnementaux (*i.e.* le type de sédiment, les températures minimales et maximales, la profondeur, la tension de cisaillement sur le fond) sur la distribution d'une sélection d'espèces macrobenthiques présentant des patrons de distribution contrastés et pour lesquelles des changements de distribution auront été mis en évidence. Le caractère potentiellement hasardeux de l'utilisation des modèles de distribution d'espèces pour prédire les impacts du changement climatique a souvent été souligné en raison de l'absence de données indépendantes pour leur validation (*e.g.* Araújo *et al.*, 2005). L'emploi de deux jeux de données acquis à différentes périodes (années 1960-70 et 2012-2014) permet ici de s'affranchir de ce problème de validation. Pour les espèces pour lesquelles le facteur température est retenu, une évaluation de l'ajustement de leur distribution en réponse au changement climatique est réalisée.

CHAPITRE 1

Les communautés benthiques circalittorales des sédiments grossiers de la Manche : influence des paramètres environnementaux et des activités de pêche aux arts traînants

1. INTRODUCTION

La connaissance de la nature et de la distribution des habitats benthiques est indispensable à la prise de mesures de gestion et de conservation efficaces pour les écosystèmes marins. En Europe, la mise en œuvre des directives adoptées par le parlement européen (*e.g.* directive habitats, directive-cadre sur l'eau - DCE, directive-cadre stratégie pour le milieu marin - DCSMM) a contraint les états membres à améliorer leur connaissance des habitats marins. Dans ce contexte, plusieurs typologies d'habitats ont été développées en Europe. Leur harmonisation, ainsi que celle de la terminologie utilisée en écologie benthique par la communauté scientifique, les gestionnaires et les législateurs se sont donc naturellement imposées (Dauvin *et al.*, 2008a, b) (encadré 1). Développé entre 1996 et 2001 par l'Agence Européenne pour l'Environnement avec la contribution des experts des groupes de travail du CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer) et de la commission OSPAR, le système de classification des habitats EUNIS (European Union Nature Information System) est devenu le système commun de référence en Europe (Davies & Moss, 1999 ; Davies *et al.*, 2004 ; EEA 2012). Il s'appuie sur les travaux menés en Irlande et en Grande Bretagne par le JNCC (Joint Nature Conservation Committee) et le MNCR (Marine Nature Conservation Review) dans le cadre du programme européen BioMar (Connor *et al.*, 1997a ; Connor *et al.*, 1997b ; Connor *et al.*, 2004). Le système EUNIS compte six niveaux de classification hiérarchique. Dans le domaine marin (niveau 1), les niveaux 2 et 3 caractérisent les habitats selon leurs paramètres abiotiques (étage, nature du substrat, intensité de l'hydrodynamisme) alors que le niveau 4 se base sur la notion de communauté pour définir les habitats de substrats rocheux et continue de discriminer les habitats de substrats meubles sur la base de facteurs abiotiques (étage, propriétés du sédiment). Les niveaux suivants ne reposent en revanche que sur les communautés, quelle que soit la nature du substrat, le niveau 5 intégrant les espèces dominantes des communautés et le niveau 6, les espèces caractéristiques associées permettant de discriminer les habitats entre eux (Davies *et al.*, 2004 ; EEA 2012).

En Manche, la description de la biodiversité des fonds marins a pris un essor considérable à partir de la fin du 19^{ème} siècle avec l'implantation des stations marines de Roscoff (Université de Paris) en 1872, de Luc-sur-Mer (Université de Caen) en 1874, de Wimereux et du Portel (Université de Lille) respectivement en 1874 et 1888, de Plymouth (Marine Biological Association of the United Kingdom) et de Tatihou sur la côte Nord du Cotentin (Muséum National d'Histoire Naturelle) en 1888. Cependant, ce n'est qu'au début des années 1920, avec les travaux de Ford (1923) conduits au

Encadré 4 : Terminologie utilisée pour décrire les différents niveaux d'organisation de la faune benthique et de son environnement, par ordre croissant de complexité (en partie d'après Dauvin *et al.*, 2008a).

Population : ensemble des individus d'une même espèce sujet aux mêmes événements démographiques

Assemblage : ensemble d'espèces (populations) vivant dans un lieu ou un environnement donné, sans aucune notion d'interrelation entre les espèces (Pérès, 1982). Il s'agit du terme le plus approprié pour désigner un groupe de stations ayant une forte similitude faunistique identifiée statistiquement avec les résultats d'une ordination ou d'une partition.

Peuplement : ensemble des populations d'un même niveau taxonomique vivant dans le même environnement abiotique et qui forme une entité relativement stable et homogène sur une zone étendue (*e.g.* le peuplement des vénéridés des sables grossiers du circalittoral).

Communauté : ensemble de populations d'une biocénose identifié quantitativement à travers l'abondance, la dominance ou la constance, et considéré comme relativement stable et cosmopolite au niveau du genre ou de la famille (Thorson, 1957). Les termes « peuplement » et « biocénose » (également orthographié « biocénose ») ont parfois été utilisés pour désigner une communauté dans la littérature francophone sur la bionomie benthique, à tort par rapport aux définitions données ici de chacun de ces termes. Holme (1966) utilise également le terme « association » pour désigner une communauté.

Faciès : cas particulier d'une communauté lorsque, localement, l'importance de certains facteurs écologiques, notamment l'hydrodynamisme, les variations hydrologiques et l'apport en matière organique, conduit à la dominance d'une ou d'un nombre réduit d'espèces (*e.g.* le faciès à *Ophiothrix fragilis* de la communauté des cailloutis à épibiose sessile au large du cap Gris-Nez dans le pas de Calais (Davoult & Gounin, 1995)).

Biocénose : ensemble de tous les organismes vivants (microorganismes inclus) liés par des relations d'interdépendance dans un biotope dont les caractéristiques dominantes sont relativement homogènes (Pérès & Picard, 1964). La phytocénose (l'ensemble des végétaux) et la zoocénose (l'ensemble des animaux) sont parfois considérées séparément.

Biotope : milieu défini par des caractéristiques physico-chimiques stables (hydrodynamiques, topographiques, sédimentaires, thermiques, de salinité, ...) qui permettent d'abriter une biocénose. Le biotope et sa biocénose constituent un écosystème.

Habitat (définition applicable à ce chapitre) : lieu regroupant l'ensemble des conditions environnementales (abiotiques et biotiques) nécessaires à l'établissement de communautés associées. Les facteurs permettant de décrire un habitat dépendent de l'échelle spatiale d'observation : du microhabitat (quelques cm²) à des ensembles biosédimentaires étendus sur plusieurs km².

large de Plymouth, qu'est ébauchée pour la première fois en Manche une description des communautés benthiques subtidales de substrats meubles, sur la base des travaux pionniers de Petersen (Petersen & Boysen-Jensen, 1911 ; Petersen, 1913, 1914, 1915a, b, 1918) dans les eaux danoises. Ce n'est ensuite qu'au début des années 1960, suite à de premières observations menées au large des côtes sud de l'Angleterre, que le scientifique britannique Norman Holme entreprend l'étude des communautés benthiques à l'échelle de la Manche (Holme, 1961, 1966). En parallèle, Louis Cabioch commence la prospection des fonds marins du nord de la Bretagne occidentale en 1959 (Cabioch, 1968), puis s'associe à partir de 1971 à d'autres chercheurs des stations marines de Roscoff, Dinard et Wimereux pour étendre l'exploration à l'ensemble des communautés benthiques de la Manche (Cabioch & Gentil, 1975 ; Cabioch & Glaçon, 1975 ; Cabioch *et al.*, 1977 ; Cabioch & Glaçon, 1977). Près de 4500 stations sont ainsi échantillonnées (Cabioch, 1968 ; Cabioch *et al.*, 1977). De ces études, six communautés macrobenthiques majeures ont été identifiées : la communauté d'épifaune des fonds durs à *Musculus discors* (bivalve), la communauté des fonds caillouto-graveleux à épibiose sessile, la communauté des sables grossiers et granules à *Amphioxus* (céphalochordé), la communauté des sables fins à moyens propres dunaires à Ophélidés (polychètes) et Mactridés (bivalves), la communauté des sables très fins à fins plus ou moins envasés à *Abra alba* (bivalve) et enfin la communauté des vases d'estuaires à *Macoma balthica* (bivalve) (Gentil & Cabioch, 1997). Leur caractérisation, liée à la fois à des facteurs abiotiques et biotiques, se rapproche alors déjà de la typologie utilisée aujourd'hui dans le cadre du système EUNIS (pour une revue de la description des communautés benthiques en relation avec les variations de température à l'échelle du plateau continental du nord-ouest européen, voir Glémarec, 1973).

Suite à la phase exploratoire menée à l'échelle de la Manche, les travaux de recherche se sont notamment concentrés localement, dans les années 1980 et 1990, sur les observations à long terme de certaines communautés proches des côtes telles que la communauté des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba* de la baie de Morlaix après la marée noire de l'Amoco Cadiz (Dauvin, 1998) ou celle de la partie est de la baie de Seine (Thiébaud *et al.*, 1997). Ce n'est que récemment, au début des années 2000, que de nouvelles campagnes de large emprise spatiale sont conduites en Manche. Ainsi, un état des lieux de la distribution spatiale des communautés macrobenthiques de la Manche orientale a montré la pérennité de ces communautés (Foveau, 2009). Des études plus spécifiques, focalisées sur les communautés associées aux sédiments grossiers, ont porté sur l'effet de structures hydrodynamiques particulières (*e.g.* les tourbillons du golfe normano-breton) sur la structure des communautés (Trigui, 2009) ou sur l'analyse de leur variabilité pluri-annuelle en Manche centrale (Lozach, 2011). Elles ont également permis d'affiner leur description biocénotique

tout en soulignant leur constance à travers le temps et l'espace (Trigui, 2009 ; Lozach, 2011). Au large des côtes sud de l'Angleterre, le ré-échantillonnage en 2006 de 44 des stations échantillonnées par Holme entre 1958 et 1959 n'a pas permis de mettre en évidence des changements à grande échelle des communautés benthiques en réponse au changement climatique mais a néanmoins confirmé l'influence de l'hydrodynamisme et de la nature des sédiments sur la distribution et la composition faunistique des communautés (Hinz *et al.*, 2011). La mise en œuvre de la DCSMM a récemment permis de faire une synthèse de la littérature existante sur les communautés benthiques des fonds meubles circalittoraux de la sous-région marine Manche – Mer du Nord et de l'exprimer suivant le référentiel EUNIS (Rolet & Desroy, 2012). L'application de cette directive favorise également le développement de cartes d'habitats EUNIS de niveau 3 pour les substrats rocheux et de niveau 4 pour les substrats meubles, modélisées à partir de variables environnementales abiotiques pour la Manche et d'autres régions de l'Atlantique Nord-Est (Hamdi *et al.*, 2010 ; Cameron & Askew, 2011 ; Coggan & Diesing, 2011 ; Vasquez *et al.*, 2015).

Les travaux de Cabioch et de ses collaborateurs ont montré que la composition et la distribution des communautés macrobenthiques subtidales de la Manche étaient étroitement liées aux conditions environnementales, parmi lesquelles la pénétration de la lumière, la nature du fond et les conditions hydrodynamiques jouent un rôle fondamental (Gentil & Cabioch, 1997). Il n'est donc pas étonnant que la cartographie récente des habitats benthiques de la Manche par modélisation de Coggan & Diesing (2011) ait mis en évidence un niveau de concordance relativement important avec les communautés décrites par Holme (1966), en particulier pour les sédiments grossiers sublittoraux (82% de concordance). Toutefois, l'augmentation de l'effort de pêche et l'expansion des pêcheries d'espèces démersales suggérées en Manche par Molfese *et al.* (2014) à partir de la fin des années 1970 avec l'augmentation du tonnage débarqué et la diminution parallèle du niveau trophique moyen est susceptible d'avoir modifié la composition des communautés benthiques subtidales. C'est notamment ce que semblent montrer les comparaisons à long terme réalisées par Capasso *et al.* (2010) et Hinz *et al.* (2011), qui mettent en évidence des diminutions d'abondance d'espèces connues pour être vulnérables aux activités de chalutage et des augmentations d'abondance d'espèces nécrophages. Il est donc fort probable que la pression d'abrasion exercée sur le fond par les engins de pêche soit devenue l'un des facteurs structurants des communautés benthiques subtidales en Manche. Son incidence reste néanmoins minimale en certains secteurs comme dans le golfe normano-breton où la pêche aux arts dormants, telle que pratiquée avec les casiers, prévaut (Kaiser & Spence, 2002).

Dans ce contexte et dans le cadre de la stratégie d'échantillonnage mise en place afin d'évaluer les changements de distribution de la macrofaune benthique en Manche entre les années 1960-70 et 2012-2014 en réponse au réchauffement de l'eau de mer (tout en s'affranchissant de l'influence de facteurs environnementaux autres que la température sur la distribution des espèces) (cf. chapitre 2), il est important d'étudier au préalable le degré d'hétérogénéité des stations ciblées. L'objectif de ce premier chapitre n'est donc pas de re-décrire les communautés benthiques de la Manche mais (1) de s'assurer que l'échantillonnage a bien été réalisé à travers un habitat présentant des assemblages faunistiques homogènes et (2) d'évaluer le degré d'incidence des facteurs environnementaux et des pressions anthropiques sur ces assemblages.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Zone d'étude

Les sédiments grossiers circalittoraux constituent l'habitat le plus vaste en Manche (Coggan & Diesing, 2011). Il résulte des forts courants instantanés de marée, dont les vitesses maximales dépassent $0,8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Salomon & Breton, 1991), et de la forte tension de cisaillement sur le fond qui y est associée. Par ailleurs, il s'agit du seul habitat continu à l'échelle de la Manche, de son extrémité occidentale au pas de Calais (Coggan & Diesing, 2011). Les sédiments grossiers circalittoraux sont soumis à de fortes pressions anthropiques (Dauvin, 2012) : aux activités humaines traditionnelles (pêche, dépôt de sédiments, etc.) s'ajoutent de nouvelles activités en pleine émergence telles que l'exploitation intensive des granulats ou encore l'implantation programmée de champs d'éoliennes/hydroliennes en mer dans un futur proche.

2.2. Stratégie d'échantillonnage

Afin d'évaluer les changements de distribution de la macrofaune benthique en réponse au changement climatique observé au cours de ces trois dernières décennies, 252 stations ont été échantillonnées, du 3 au 14 mai 2012 à bord du NO « Côtes de la Manche » (71 stations) et du 16 septembre au 12 octobre 2014 à bord du NO « Thalassa » (183 stations), le long de 3 radiales allant de la mer d'Iroise à la Manche centrale (Fig. 21 ; chapitre 2). Ces radiales ont été définies de manière à traverser les limites d'aire de distribution de nombreuses espèces pour lesquelles la distribution a

été décrite par Holme (1961, 1966) et par Cabioch et collaborateurs (données non publiées). En 2014, certaines stations situées en dehors des 3 radiales principales ont également été échantillonnées.

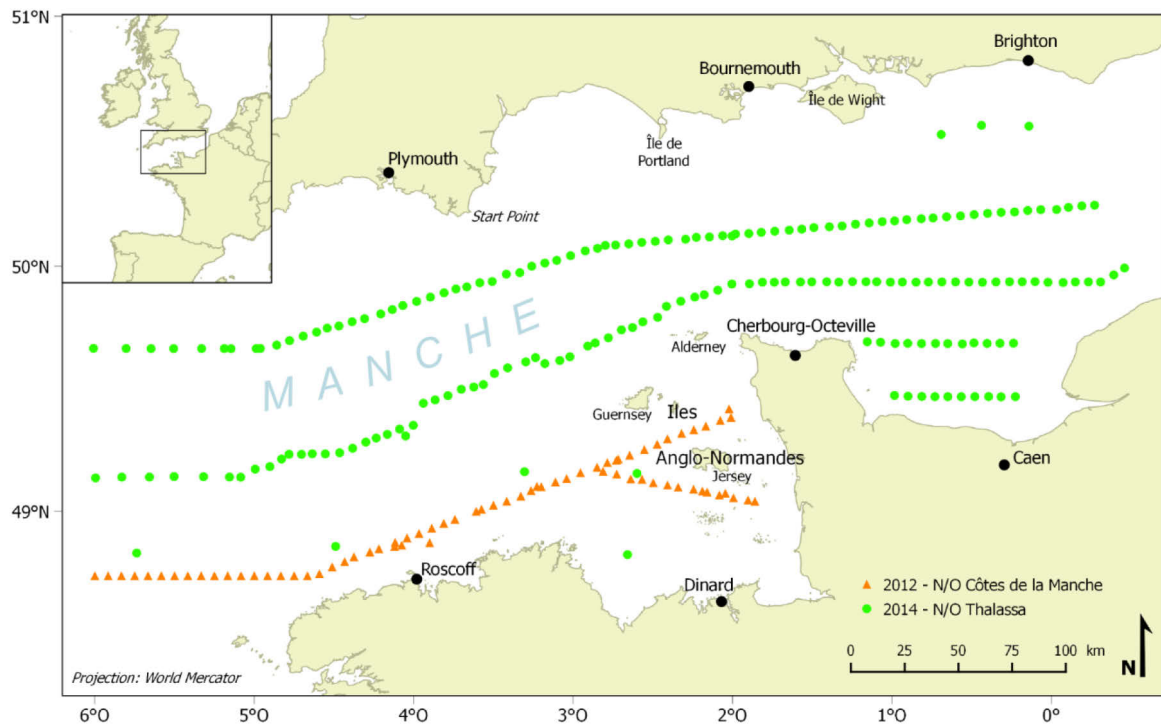


Figure 21. Localisation des stations d'échantillonnage en Manche.

A chaque station, une stratégie d'échantillonnage rigoureusement identique à celle adoptée par Cabioch et collaborateurs a été appliquée. Ainsi, une drague Rallier du Baty (diamètre : 0,45 m, Fig. 22) a été mise à l'eau et traînée sur le fond pendant 5 à 10 minutes environ. L'échantillon récolté a été décrit de façon qualitative et photographié avec un étiquetage permettant de donner une indication de l'échelle (Fig. 23a). Un premier sous-échantillon de 30 L de sédiment (Fig. 23b) a été tamisé sur une maille de 2 mm (Fig. 23c). Le refus de tamis a été trié à bord (Fig. 23d) et les espèces fixées à l'éthanol 96°. Au laboratoire, les individus appartenant aux groupes taxonomiques des mollusques, des échinodermes et des crustacés décapodes ont été déterminés, en général jusqu'à l'espèce, et dénombrés. Les individus de l'espèce *Branchiostoma lanceolatum*, communément connue pour être associée à un habitat particulier (les sables grossiers et graviers à *Branchiostoma lanceolatum*), ont également été dénombrés et ajoutés au jeu de données. Un second sous-échantillon a été conservé pour des analyses granulométriques quantitatives non réalisées dans le

cadre de cette thèse car jugées non pertinentes compte tenu des objectifs fixés et des biais engendrés par le mode de prélèvement (*i.e.* intégration de sédiment sur 300 à 400 m, lessivage des fractions fines à la remontée de la drague, etc.).

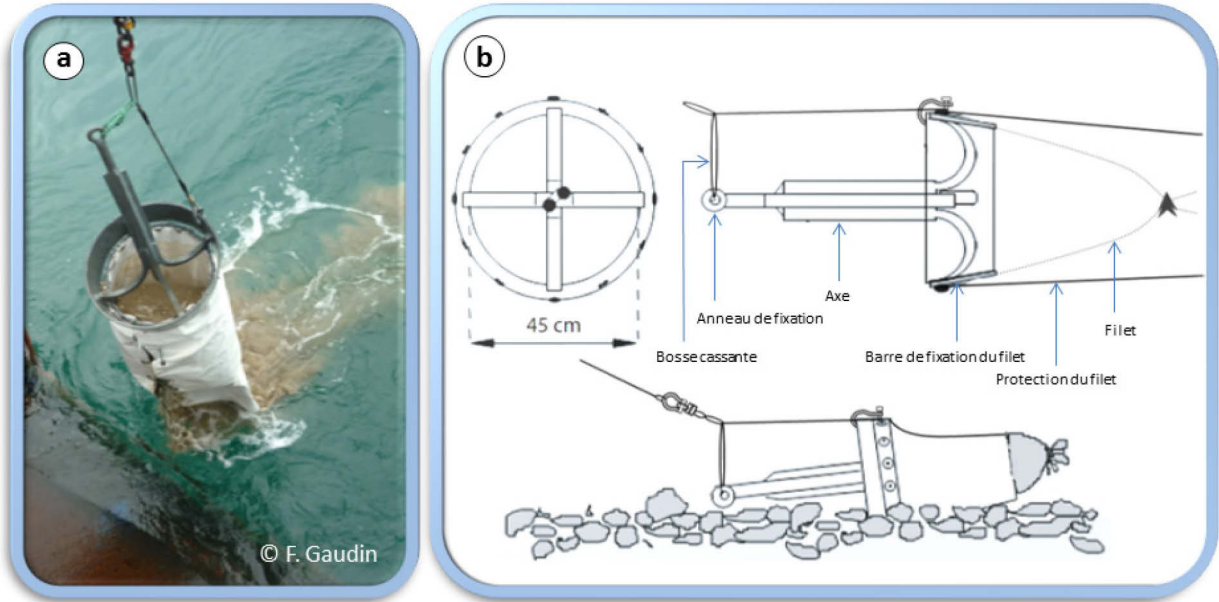


Figure. 22. (a) Drague Rallier du Baty et (b) schéma de son mécanisme de fonctionnement, modifié d'après Trigui (2009).



Figure 23. Etapes du traitement d'un échantillon : (a) photographie, (b) sous-échantillonnage à 30 L, (c) tamisage et (d) tri.

2.3. Traitement des données

Les noms scientifiques des espèces ont été mis à jour en utilisant le registre mondial des espèces marines (en anglais « World Register of Marine Species » ou « WoRMS », consulté le 05/09/2016). Afin de ne pas ajouter artificiellement d'espèces au jeu de données, les individus qui n'ont pu être identifiés qu'au genre ont été retirés de la matrice lorsque la détermination à l'espèce a pu être réalisée sur d'autres individus du même genre.

2.3.1. Structure des communautés

Les analyses de structure des communautés benthiques circalittorales des sédiments grossiers de la Manche ont été effectuées avec le logiciel PRIMER v6 (Clarke & Gorley, 2006) à partir des données d'abondances de groupes taxonomiques ciblés qui composent très majoritairement ces communautés (*i.e.* les mollusques, les échinodermes, les crustacés décapodes et le céphalochordé *Branchiostoma lanceolatum*) et qui sont correctement échantillonnés par le protocole d'échantillonnage mis en œuvre (prélèvements à la drague, tri à bord). Afin de réduire l'influence des espèces localement très abondantes (*e.g.* *Ophiothrix fragilis*, *Glycymeris glycymeris*, *Pisidia longicornis*), une transformation $\log(x+1)$ a été appliquée aux données issues des dénombrements. La similarité de composition faunistique entre paires de stations a été calculée en utilisant le coefficient de similarité de Bray-Curtis « zéro-ajusté » (Clarke *et al.*, 2006). Il s'agit d'une simple modification du coefficient de Bray-Curtis classique qui correspond à l'addition d'une « espèce factice » à la matrice « espèce-stations », prenant la valeur d'abondance 1 pour toutes les stations. Cette modification est particulièrement appropriée pour la prise en compte d'« assemblages » dépourvus d'espèces ou très oligospécifiques sur la base des taxons retenus dans l'étude dans la mesure où ils le sont pour la même raison. En effet, deux « assemblages » complètement dépourvus d'espèces deviennent alors 100% similaires. Si des échantillons vierges d'espèces prises en compte dans les analyses peuvent être rencontrés à des sites/traitements/temps complètement différents du fait d'un effort d'échantillonnage insuffisant ou de distributions très localisées d'organismes, il est alors probablement plus prudent de retirer ces échantillons du jeu de données et d'utiliser le coefficient de Bray-Curtis standard (Clarke *et al.*, 2006). Les données d'abondances ayant été préalablement transformées, la valeur de la variable factice ajoutée correspond à la valeur de $\log(x+1)$ pour $x = 1$ (*i.e.* $\log 2 = 0,69315$).

L'identification des assemblages qui correspondent à des groupements de stations de composition faunistique homogène a ensuite été réalisée à l'aide d'une classification ascendante hiérarchique basée sur la matrice de similarité de Bray-Curtis « zéro-ajustée » en utilisant la méthode de groupement moyen. A partir de cette même matrice, les espèces les plus caractéristiques des différents assemblages identifiés (*i.e.* celles qui contribuent le plus à la similarité entre stations de chaque groupe) ont été déterminées en utilisant la procédure SIMPER (« similarity percentages »). Cette procédure décompose, au sein de chaque assemblage, toutes les similarités de Bray-Curtis entre paires d'échantillons en pourcentages de contribution de chaque espèce. Le pourcentage de contribution de chaque espèce à la similarité entre stations de chaque groupe est donc la moyenne

des contributions de chaque espèce à la similarité entre chaque paire de stations du groupe en question.

Afin de visualiser les différences de structures des assemblages, une analyse en coordonnées principales (en anglais « principal coordinates analysis » ou « PCO ») a été réalisée (Anderson *et al.*, 2008). Contrairement au positionnement multidimensionnel non métrique (en anglais « non-metric multi-dimensional scaling » ou « nMDS ») qui s'applique à préserver l'ordre des rangs de dissimilarités entre paires de stations pour un nombre de dimensions choisi *a priori* (en général 2 ou 3), la PCO consiste en une projection d'objets (représentants ici les assemblages faunistiques de chaque station) sur les axes qui minimisent la variance résiduelle dans l'espace de la mesure de ressemblance choisie (*i.e.* ici celle de Bray-Curtis). Il est par ailleurs possible, de manière exploratoire, de superposer à la projection graphique des vecteurs représentant d'éventuelles relations linéaires ou monotones entre les variables relatives aux espèces et les axes de l'ordination. La longueur de ces vecteurs a été calculée pour chaque espèce à partir des coordonnées (x, y) qui correspondent aux coefficients de corrélations de Spearman entre l'abondance transformée et chacun des axes 1 et 2 de la PCO, respectivement. Seules les espèces dont la longueur du vecteur était supérieure à 0,5 ont été retenues dans la représentation graphique.

2.3.2. Lien avec les paramètres environnementaux et géographiques

Afin de déterminer les relations entre les compositions faunistiques, telles que décrites par la matrice de similarité, et les paramètres environnementaux et géographiques, des partitions de variance et une analyse de redondance basée sur la distance (en anglais « distance-based redundancy analysis » ou « dbRDA ») ont été réalisées avec la routine DISTLM (« distance-based linear modelling ») de l'extension PERMANOVA+ (Anderson *et al.*, 2008) du logiciel PRIMER v6 (Clarke & Gorley, 2006). Cette routine permet de partitionner la variance dans un nuage de points décrit par une matrice de ressemblance en fonction d'un modèle de régression construit à partir de variables en général quantitatives et continues qui peuvent être considérées individuellement ou dans des ensembles spécifiés. Les valeurs-p permettant de tester l'hypothèse nulle de l'absence de relation entre le nuage de points et la variable considérée (soit seule, soit de manière conditionnelle avec d'autres variables) sont obtenues en utilisant des méthodes de permutations. La dbRDA est une simple ordination des valeurs du nuage de points ajustées à un modèle de régression multivariée. Elle est réalisée en effectuant une décomposition en valeurs propres du nuage de données ajusté au modèle. Alors qu'une PCO effectuée sur la matrice de ressemblance originale est une ordination non

contrainte, une dbRDA est contrainte à trouver les combinaisons linéaires de variables prédictives qui expliquent le plus de variation dans le nuage de points. Contrairement à une analyse de redondance classique (« RDA »), la db-RDA est réalisée sur des mesures de dissimilarité appropriées aux données à expliquer. Ainsi, lorsque des distances euclidiennes sont utilisées pour générer une matrice de dissimilarité, la dbRDA équivaut à une RDA traditionnelle réalisée directement sur une matrice de variables à expliquer. De même que pour la PCO, il est possible de superposer à la projection graphique des vecteurs permettant de visualiser les variables qui jouent un rôle important en tirant vers elles la variation le long des axes de la dbRDA et ainsi de déterminer la force et la direction de la relation entre chaque variable et chacun de ces axes. La longueur et la direction des vecteurs sont obtenues par le calcul des corrélations multiples partielles entre chaque variable et les axes de la dbRDA. Ainsi, ces vecteurs peuvent être interprétés comme l'effet d'une variable donnée sur la construction de l'image de l'ordination contrainte ; plus le vecteur est long, plus l'effet de la variable représentée est important dans la construction des axes visualisés de la dbRDA. Il est à noter que le calcul de la corrélation entre chaque variable et chaque axe de la dbRDA est conditionnel à l'ajustement au modèle de toutes les autres variables prédictives.

Une première partition de variance a été effectuée pour calculer la proportion de variance des données d'abondance transformées expliquée par l'ensemble des variables environnementales seul, par l'ensemble des variables spatiales seul et par l'interaction entre ces deux ensembles (Borcard *et al.*, 1992 ; Legendre & Legendre, 1998). Il est en effet possible que certains assemblages faunistiques et des variables environnementales partagent une structure spatiale commune. Ceci peut être lié à l'effet de descripteurs environnementaux spatialement structurés sur les variables biotiques dépendantes ou encore à un quelconque effet d'une autre variable, non incluse dans le modèle, qui ferait ressortir une structure spatiale commune aux variables explicatives et aux variables à expliquer du modèle (Borcard *et al.*, 1992).

Les variables environnementales qui ont été prises en compte sont le type de sédiment, la température de fond (moyennes mensuelles en mars lorsque les températures sont minimales, en septembre lorsqu'elles sont maximales et amplitude moyenne entre ces deux mois sur la période septembre 2002 - mars 2012), la profondeur moyenne, la tension de cisaillement sur le fond et la pression maximale d'abrasion de sub-surface liée à la pêche aux arts traînants entre 2009 et 2013 (Fig. 24, 25 & 26). Le type de sédiment a été classé à partir des descriptions et photographies réalisées à bord selon quatre catégories : les sables grossiers et très grossiers, les graviers, les cailloutis et galets, les blocs (Fig. 24). Aux coordonnées de chaque début de trait de drague, les températures de fond ont été récupérées à partir de l'analyse du UK Meteorological Office basée sur le modèle « Forecasting Ocean Assimilation Model 7 km Atlantic Margin Model » (FOAM AMM7) (Fig.

25), les profondeurs moyennes à partir du MNT bathymétrique réalisé dans le cadre du projet HOMONIM (SHOM, 2015) (Fig. 26a), les tensions de cisaillement sur le fond (en $N.m^{-2}$) à partir d'un modèle hydrodynamique de 8 km de résolution développé à l'origine pour la mer d'Irlande (Aldridge & Davies, 1993) et étendu à l'échelle du plateau continental du nord-ouest européen (Fig. 26b) et les pressions maximales d'abrasion de sub-surface liées à la pêche à partir des cartes produites par le CIEM (ICES, 2015a), exprimées en surface balayée par surface totale de cellule de 0,05 degré de côté (Fig. 26c). Les cartes de pression d'abrasion liée à la pêche aux arts traînants ont été développées à partir des données VMS (« Vessel Monitoring System ») et des journaux de pêche (« logbook ») de 9 pays européens (la France, le Royaume-Uni, l'Irlande, la Belgique, l'Allemagne, les Pays-Bas, le Danemark, la Norvège et la Suède) parmi les 16 Parties contractantes de la Commission OSPAR et autres pays (ou commission) sollicités par le CIEM pour les années 2009 à 2013. Il est à noter que, pour la période 2009-2011, le VMS n'était obligatoire dans les eaux de l'Union Européenne (UE) que pour les navires de pêche de plus de 15 m de long (certains navires inférieurs à 15 m ont toutefois adopté le VMS sur la base du volontariat avant 2012). Le système est devenu obligatoire dans les eaux de l'UE pour les navires de plus de 12 m à partir du 1^{er} janvier 2012 mais la mise en œuvre a été retardée dans certains pays et certains navires n'utilisant toujours pas le VMS en 2013 n'ont donc pas été pris en compte. Néanmoins, le CIEM a évalué à plus de 90% l'activité totale de pêche aux arts traînants des navires de plus de 10 m représentée par les cartes de pression d'abrasion développées (ICES, 2015b). La tenue d'un journal de pêche n'est pas obligatoire pour les navires de moins de 10 m dont l'activité, principalement très côtière, est peu susceptible d'affecter les estimations de la pression d'abrasion liée à la pêche plus au large. Les engins mobiles en contact avec le fond pris en compte pour le calcul de la pression d'abrasion de sub-surface sont les chaluts à perche, les chaluts à panneaux et les dragues dont la pression est moins bien représentée en raison de leur utilisation par de plus petits navires de pêche visant par exemple la coquille Saint-Jacques ou la coque.

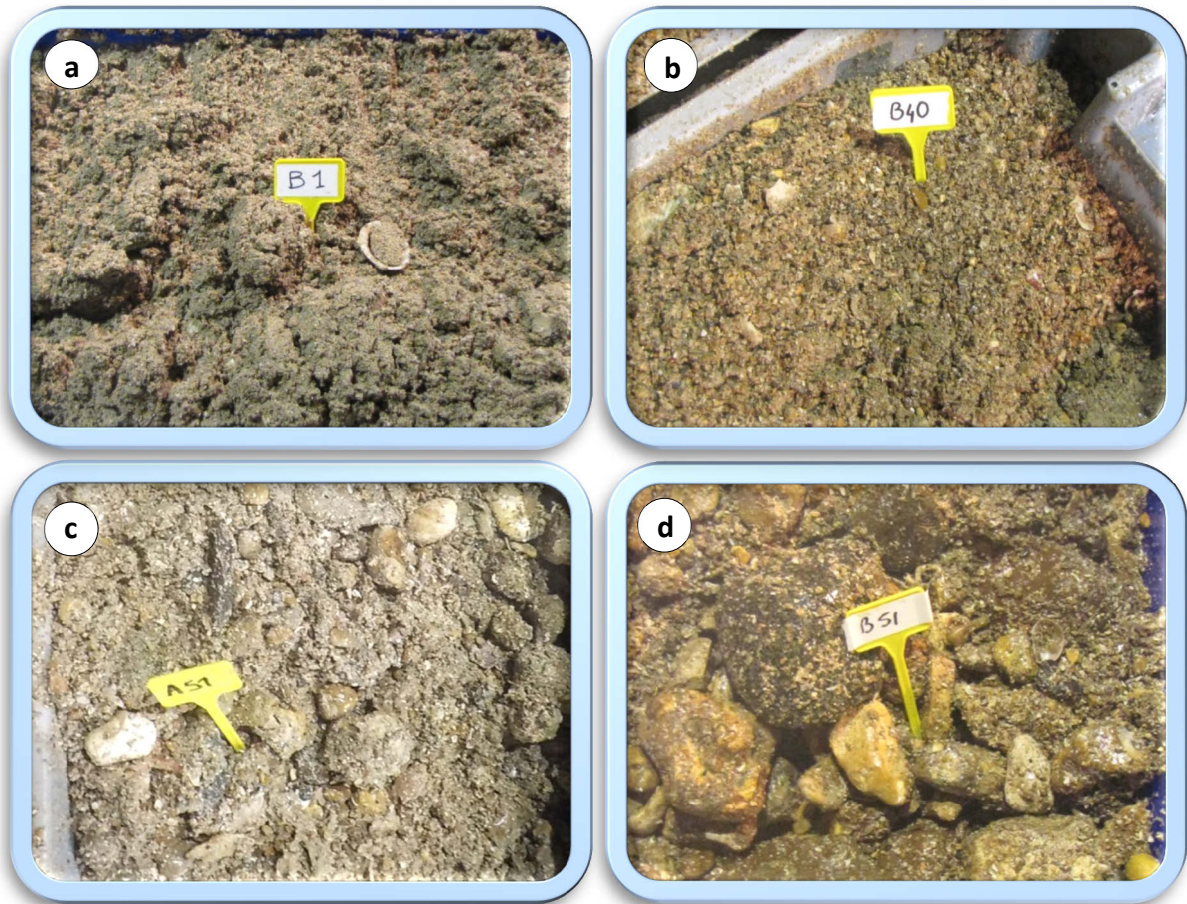


Figure 24. Exemple de photographie pour chacun des types de sédiment définis : (a) sables grossiers et très grossiers, (b) graviers, (c) cailloutis et galets, (d) blocs.

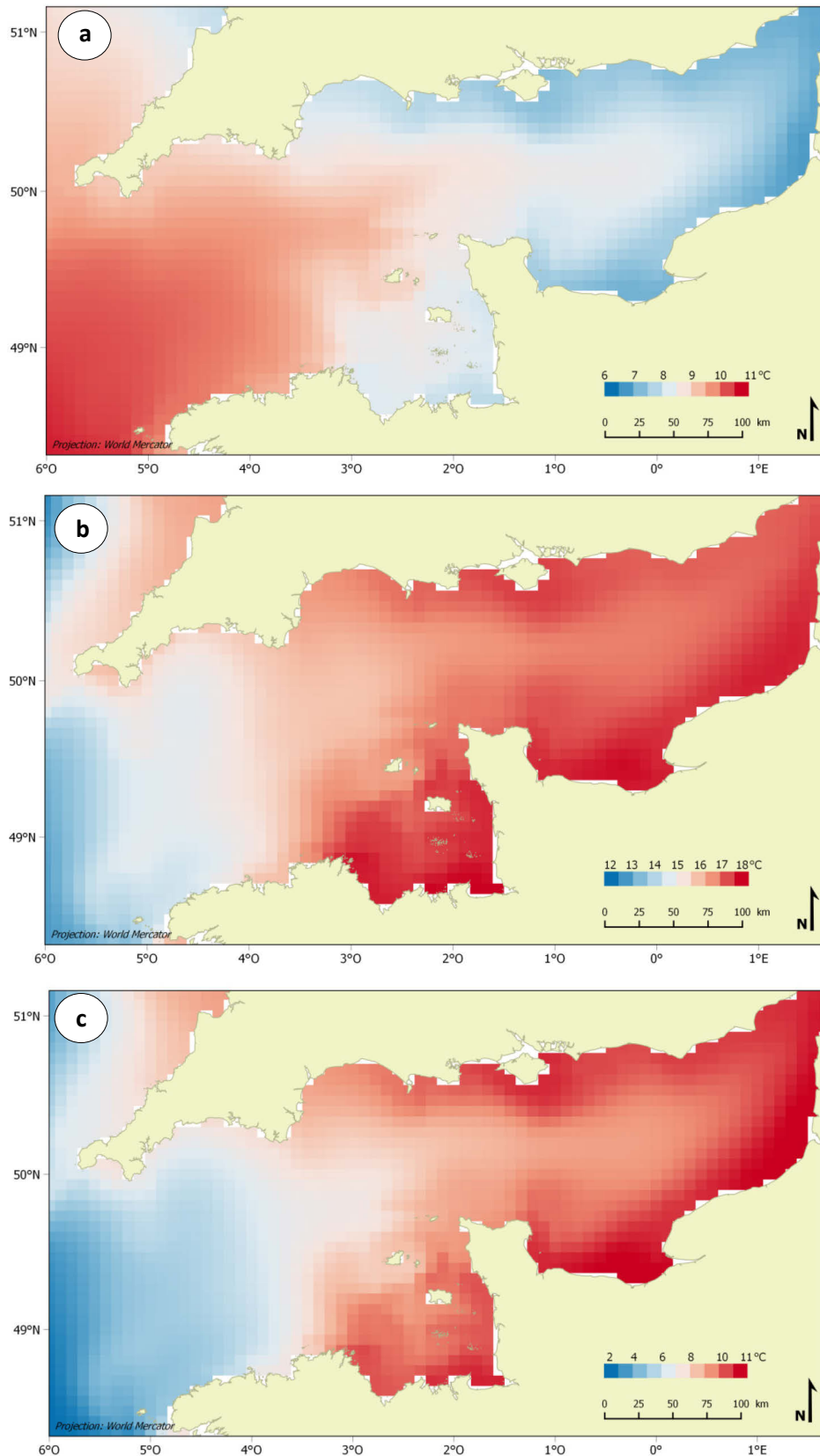


Figure 25. Données modélisées de températures de fond en Manche : (a) moyenne mensuelle en mars lorsque les températures sont minimales (2003-2012), (b) moyenne mensuelle en septembre lorsqu'elles sont maximales (2002-2011) et (c) amplitude moyenne entre mars et septembre (2002- 2012).

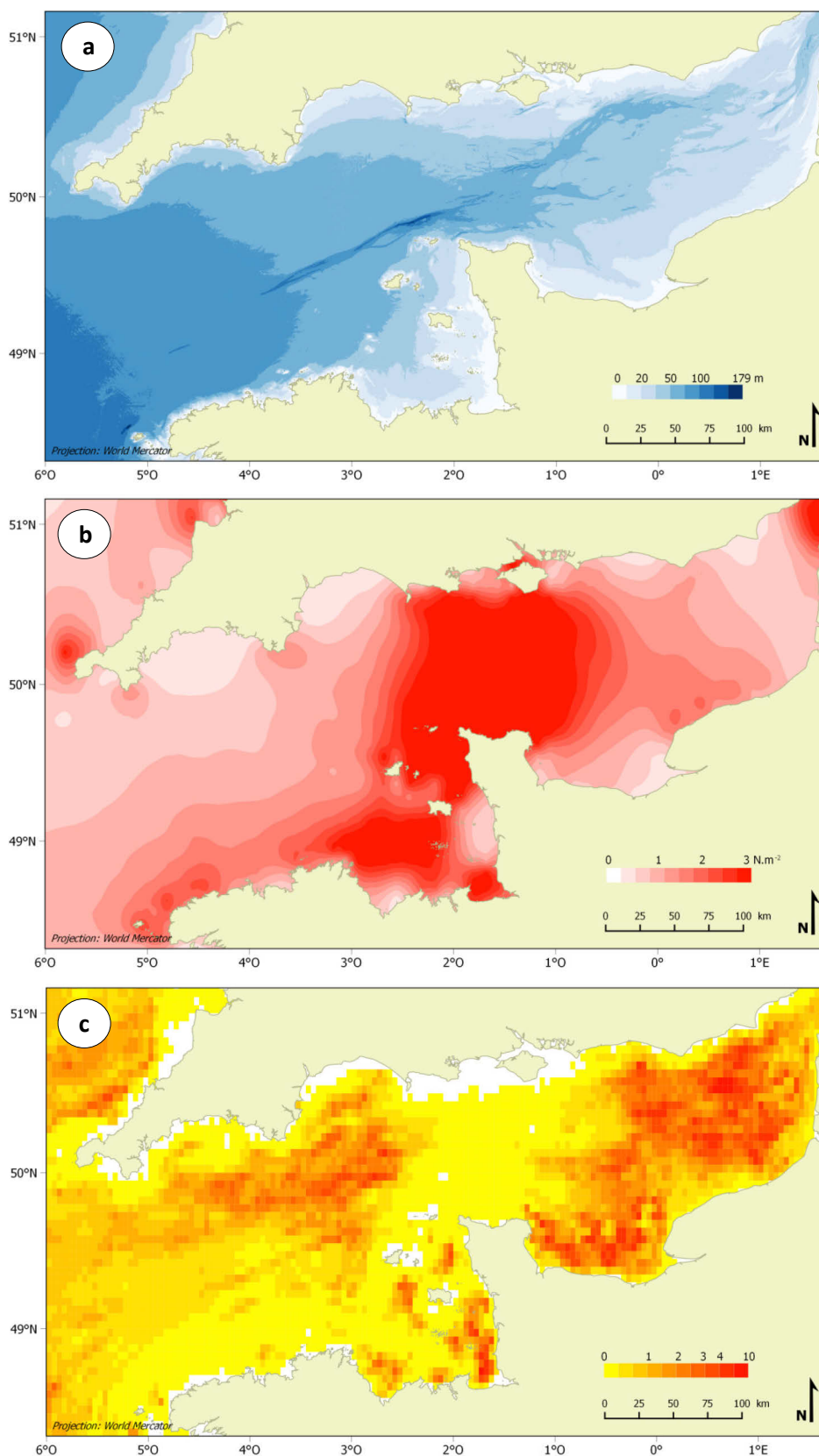


Figure 26. Variables environnementales prises en compte (autres que type sédimentaire et température) : (a) données modélisées de profondeur moyenne, (b) données modélisées de tension de cisaillement sur le fond et (c) pression maximale d’abrasion de sub-surface liée à la pêche aux arts traînants entre 2009 et 2013.

Préalablement aux analyses, des diagnostics rapides ont été réalisés afin d'éviter les problèmes de multi-colinéarité (fortes corrélations) entre variables environnementales. En effet, si deux variables explicatives sont très fortement colinéaires, alors elles contiennent la même information et sont donc redondantes dans les régressions multiples. Ainsi, lorsque plusieurs variables environnementales étaient corrélées (*i.e.* pour le seuil le plus communément appliqué $|r| > 0,7$), celles jugées de moindre importance écologique ont été retirées suivant les recommandations de Dormann *et al.* (2013). La représentation à l'aide d'un « draftsman plot » des variables sélectionnées ayant montré qu'elles sont distribuées de manière relativement homogène sur l'ensemble de leurs gammes de valeurs, aucune transformation n'a été nécessaire.

Afin d'assurer l'extraction des structures spatiales plus complexes, les coordonnées géographiques (x, y) centrées autour de leur moyenne ont été complétées tel que suggéré par Legendre (1990) par l'ajout de tous les termes d'une régression polynomiale de surface de tendance cubique de la forme :

$$z = b_1x + b_2y + b_3x^2 + b_4xy + b_5y^2 + b_6x^3 + b_7x^2y + b_8xy^2 + b_9y^3$$

Ces termes constituent ainsi l'ensemble des variables spatiales utilisées pour l'analyse.

Une deuxième partition de variance a ensuite été réalisée afin de déterminer la part de variabilité des compositions faunistiques expliquée par les variables environnementales retenues après sélection par addition séquentielle des plus explicatives d'entre elles. Enfin, la dbRDA a été menée à partir de la matrice de similarité de Bray-Curtis « zéro-ajustée », de ces mêmes variables environnementales et du modèle de régression multivariée ayant servi à réaliser cette deuxième partition de variance.

3. RESULTATS

3.1. Description qualitative de la distribution sédimentaire

L'identification du type sédimentaire dominant à chaque station, à partir des notes de bord et des photographies, révèle la présence de deux grands ensembles sédimentaires (Fig. 27). Le premier, caractérisé par des sables grossiers à très grossiers bioclastiques, et plus rarement par des sédiments plus graveleux, s'étend principalement sur les radiales médiane et nord, de leur extrémité

occidentale au nord de l'île de Guernesey et au sud de l'île de Portland respectivement (*i.e.* sur près de 300 km de la zone d'étude). Cet ensemble sédimentaire est aussi localement présent à l'extrémité occidentale de la radiale sud et en baie de Seine. Le second ensemble, caractérisé par une alternance de graviers, de cailloutis, de galets et de blocs, s'étend sur la radiale sud, ponctuellement à son extrémité occidentale et de manière plus continue le long des côtes nord de la Bretagne, ainsi que sur les radiales médiane et nord à l'est des îles de Guernesey et de Portland (*i.e.* sur environ 450 km de la zone d'étude).

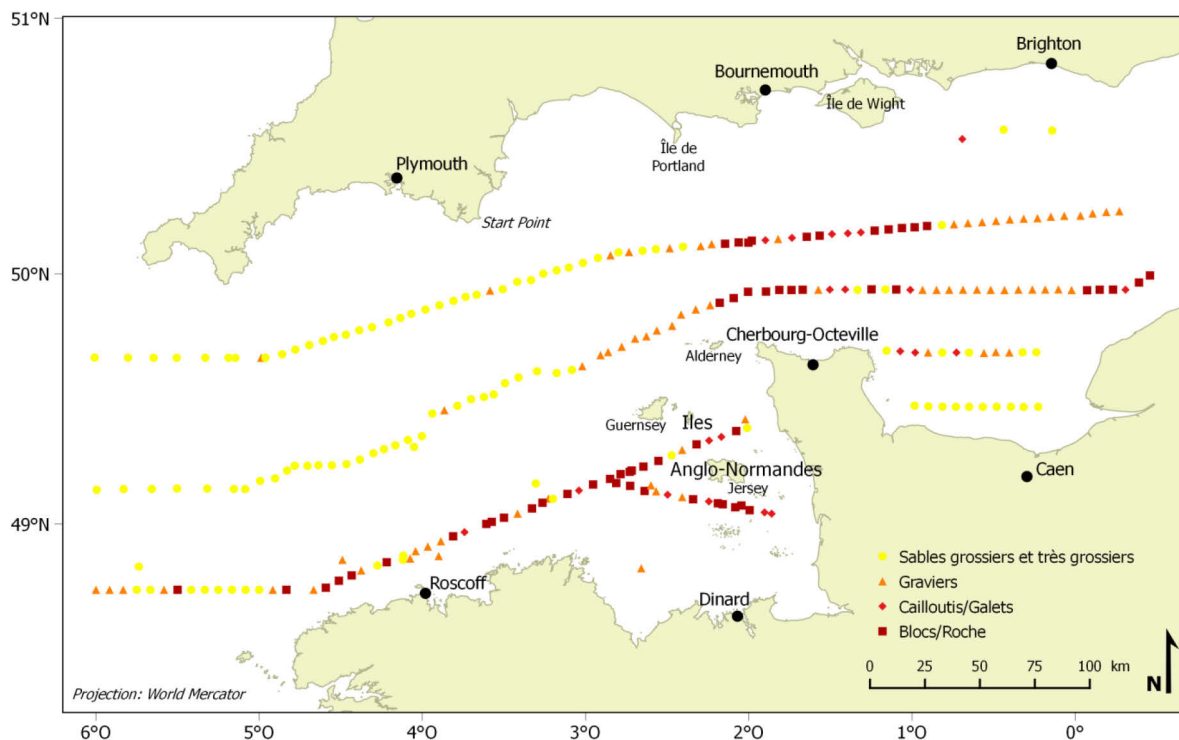


Figure 27. Distribution des types sédimentaires dominants.

3.2. Structure des communautés

Au total, 224 taxons ont été identifiés parmi les 20 925 individus appartenant aux groupes taxonomiques ciblés échantillonnés et à l'espèce *Branchiostoma lanceolatum*. De plus, 42 taxons supplémentaires ont été identifiés parmi les 449 individus de crustacés non décapodes récoltés au cours des campagnes. Parfois mal échantillonnés à la drague Rallier du Baty, ceux-ci n'ont pas été pris en compte dans le reste des analyses. Le groupe le plus riche est celui des mollusques avec 114 espèces et 2 genres identifiés, puis celui des crustacés décapodes avec 74 espèces identifiées et enfin celui des échinodermes avec 32 espèces et 1 genre identifiés. Une liste de l'ensemble des taxons identifiés est fournie en annexe 1.

La classification ascendante hiérarchique réalisée à partir de la matrice de similarité de Bray-Curtis « zéro-ajustée » a permis de distinguer deux grands assemblages faunistiques à un niveau de similarité de 14% (Fig. 28). L'un peut se subdiviser en deux sous-assemblages à un niveau de similarité de 17% et l'autre en quatre sous-assemblages à un niveau de similarité de 24%.

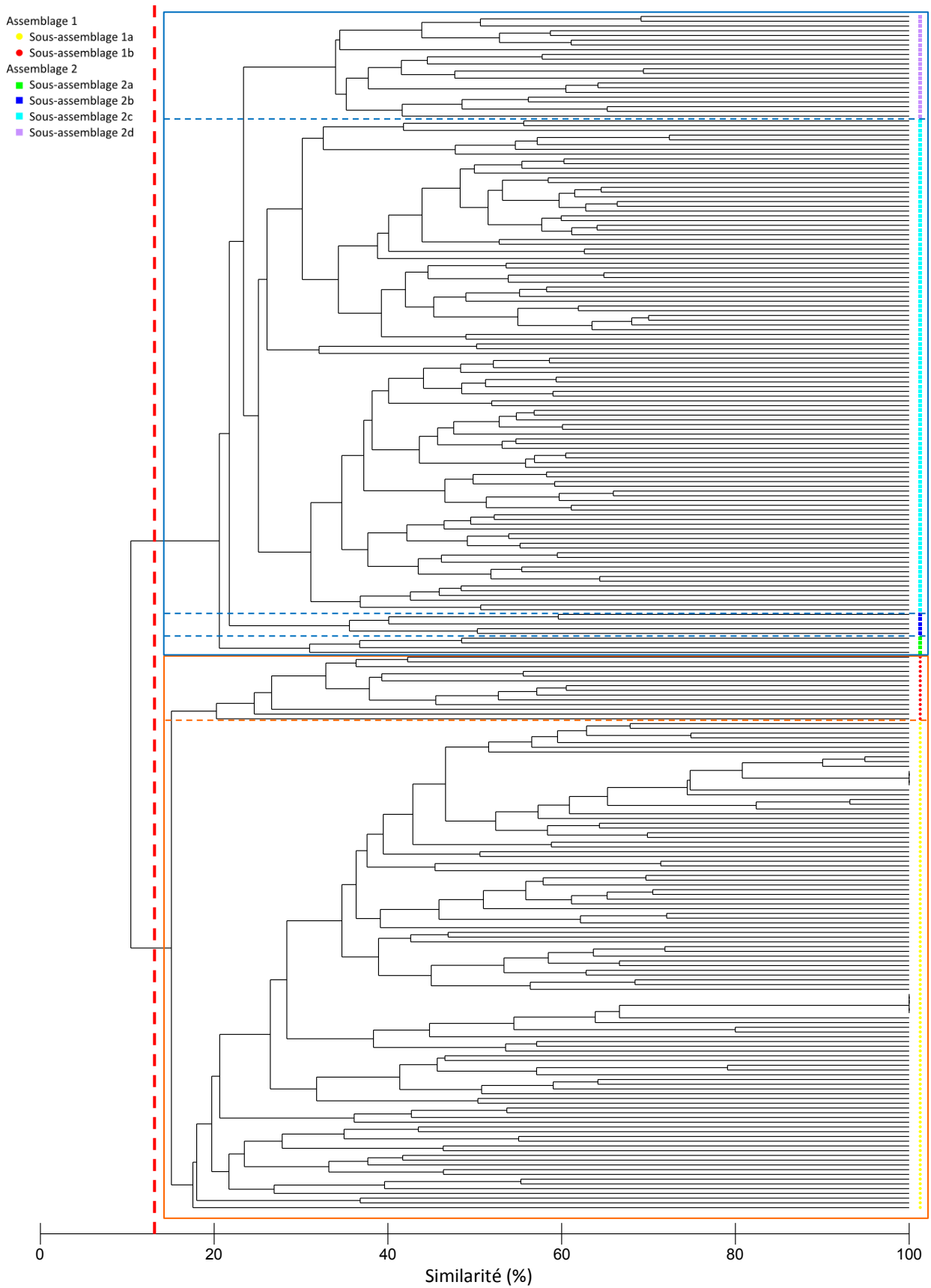


Figure 28. Classification ascendante hiérarchique (groupement moyen, distance de Bray-Curtis « zéro-ajustée ») réalisée sur les données d'abondance des 224 taxons échantillonnés en 2012 et 2014, après transformation par la fonction $\log(x+1)$.

L'assemblage 1 est composé de 117 stations localisées principalement le long des radiales médiane et nord, de leur extrémité occidentale au nord-ouest de Guernesey et au sud de l'île de Portland (Fig. 29). Certaines stations qui composent cet assemblage sont également distribuées à l'extrémité occidentale de la radiale sud, en baie de Seine et, de manière très ponctuelle, le long du reste de la radiale sud (6 stations), au nord de l'île d'Alderney (2 stations), à l'extrémité orientale des radiales médiane et nord (4 stations) et au large de Brighton (3 stations). L'assemblage 1 se caractérise par une richesse spécifique moyenne faible de $5,4 \pm 4,0$ espèces. Il est dominé en terme d'abondance moyenne par le céphalochordé *Branchiostoma lanceolatum*, l'échinoderme *Echinocyamus pusillus* et le bivalve *Polititapes rhomboides* avec des densités moyennes respectives (faibles également) de $2,2 \pm 3,3$, $2,0 \pm 11,5$ et $1,2 \pm 5,1$ individus pour 30 L de sédiment (Tableau 2). L'espèce qui contribue le plus à la similarité inter-stations au sein de cet assemblage est *Branchiostoma lanceolatum* (à 57,6%).

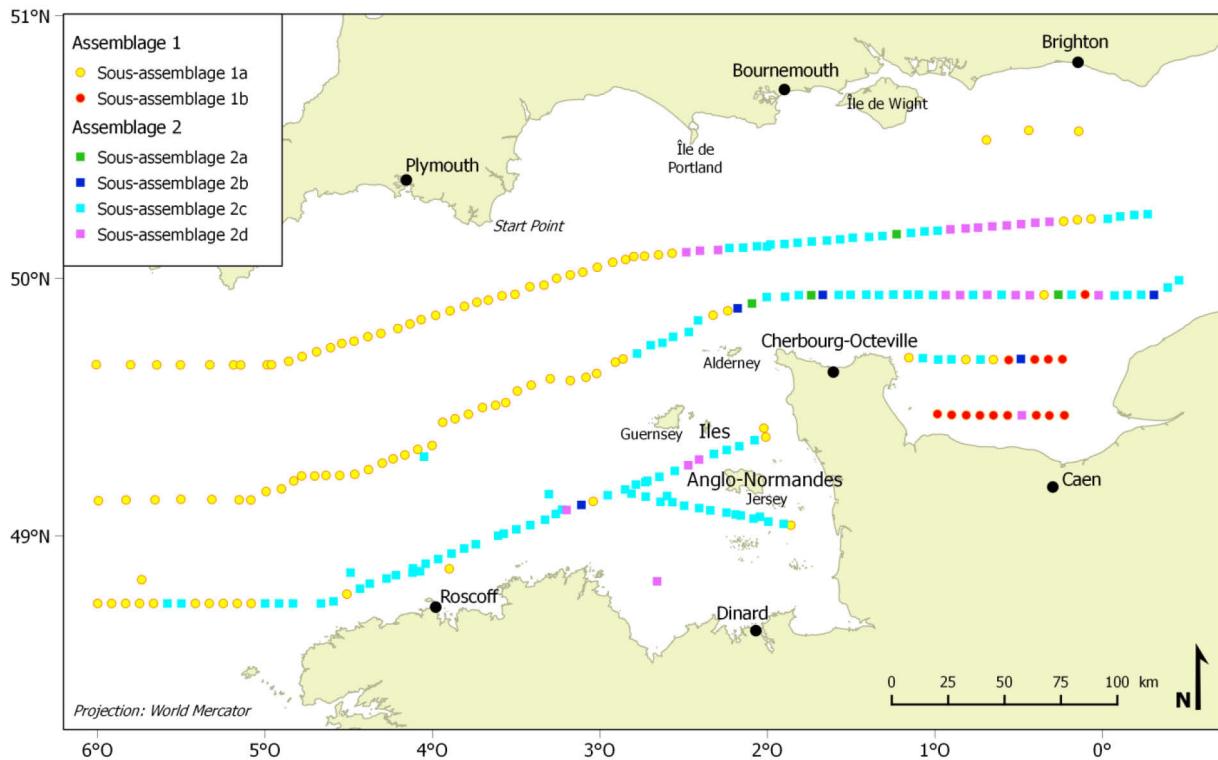


Figure 29. Distribution des assemblages et sous-assemblages.

A un niveau de similarité de 17%, l'assemblage 1 peut se subdiviser en deux sous-assemblages (Fig. 28). Le sous-assemblage 1a, le plus grand, est constitué de 103 stations alors que le sous-assemblage 1b est composé de seulement 14 stations distribuées quasi-exclusivement en Baie de Seine (Fig. 29). Le sous-assemblage 1a possède une richesse spécifique moyenne plus faible que

celle de l'assemblage 1 auquel il appartient avec moins de 5 espèces (Tableau 2). *A contrario*, le sous-assemblage 1b possède une richesse spécifique moyenne plus élevée avec près de 10 espèces (Tableau 2). Alors que le sous-assemblage 1a est dominé, en terme d'abondance moyenne, par le céphalochordé *Branchiostoma lanceolatum* et l'échinoderme *Echinocyamus pusillus*, le sous-assemblage 1b l'est plutôt par les bivalves *Polititapes rhomboides* et *Nucula hanleyi*. Les deux espèces les plus abondantes de chacun de ces deux sous-assemblages sont également celles qui contribuent le plus à la similarité entre toutes les paires de stations de chacun d'eux (Tableau 2).

L'assemblage 2 est composé de 135 stations localisées principalement le long des côtes nord de la Bretagne ainsi que dans le golfe normano-breton et sur les radiales médiane et nord à l'est des îles de Guernesey et de Portland (Fig. 29). Il se caractérise par une richesse spécifique moyenne assez élevée, de $20,2 \pm 8,4$ espèces (Tableau 2). Les espèces dominantes sont l'échinoderme *Ophiothrix fragilis*, le crustacé décapode *Pisidia longicornis*, et les bivalves *Glycymeris glycymeris* et *Nucula nucleus* avec, respectivement, des densités moyennes de $45,1 \pm 147,3$, $12,2 \pm 30,6$, $11,9 \pm 34,0$ et $11,1 \pm 31,7$ individus pour 30 L de sédiment. Contrairement aux observations faites pour l'assemblage 1, ce n'est pas une espèce unique qui contribue majoritairement à la similarité inter-stations de l'assemblage 2 mais un cortège d'espèces au sein duquel *Pisidia longicornis*, *Ophiothrix fragilis*, *Glycymeris glycymeris*, *Nucula nucleus* et le bivalve *Timoclea ovata* cumulent 41,5% de contribution (Tableau 2).

A un niveau de similarité de 24%, l'assemblage 2 peut se subdiviser en quatre sous-assemblages (Fig. 28). Le plus important en nombre de stations est le sous-assemblage 2c (104 stations) présent partout où se trouve l'assemblage 2 et où les sous-assemblages 2a (4 stations), 2b (5 stations) et 2d (22 stations) alternent de manière très localisée (Fig. 29). Le sous-assemblage 2c est de loin le plus riche avec en moyenne 23 espèces par station (Tableau 2). Les richesses spécifiques moyennes ne sont que de 9 espèces pour les sous-assemblages 2a et 2b et d'environ 12 espèces pour le sous-assemblage 2d. Le sous-assemblage 2c est numériquement dominé par *Ophiothrix fragilis*, *Nucula nucleus* et *Pisidia longicornis*. Toutefois, les espèces les plus caractéristiques sont *Pisidia longicornis*, *Timoclea ovata* et le crustacé *Galathea nexa*, qui totalisent 27,6% de contribution à la similarité entre paires de stations de ce sous-assemblage. Le sous-assemblage 2a, composé de seulement 4 stations, est dominé par le pétoncle noir *Mimachlamys varia* (bivalve) dont l'abondance moyenne est de 5,5 individus pour 30 L de sédiment. Il est caractérisé par l'association de *Pisidia longicornis*, *Nucula nucleus* et *Galathea nexa* qui contribuent à 82,1% à la similarité inter-stations (Tableau 2). Le sous-assemblage 2b est caractérisé par une abondance moyenne élevée d'*Ophiothrix fragilis* (88,6 individus pour 30 L de sédiments). Cette espèce est également la plus typique avec près

de 78% de contribution à la similarité totale entre stations (Tableau 2). L'espèce *Pisidia longicornis* peut également être présente en forte abondance dans ce sous-assemblage (jusqu'à 246 individus pour 30 L de sédiment) mais n'est pas caractéristique puisqu'elle n'est présente que dans 2 des 5 stations. Enfin, le sous-assemblage 2d est dominé en matière d'abondance par l'ophiure *Ophiothrix fragilis* et l'amande de mer *Glycymeris glycymeris*, cette dernière contribuant à elle seule à près de 46% à la similarité inter-stations (Tableau 2).

Tableau 2. Caractéristiques des deux assemblages macrobenthiques identifiés en Manche et de leurs sous-assemblages. Les cinq espèces les plus abondantes de chaque assemblage et sous-assemblage sont indiquées avec leur abondance moyenne et l'erreur-type associée. Les cinq espèces les plus caractéristiques sont indiquées avec leur pourcentage de contribution à la similarité totale de l'assemblage (analyses SIMPER), leur abondance moyenne et l'erreur-type associée.

	Richesse spécifique	Espèces dominantes		Espèces caractéristiques			
		Espèce	Abond. moy ± E.T.	Espèce	% contrib.	% contrib. cumulées	Abond. moy ± E.T.
Assemblage 1 (n = 117)	Moy ± E.T. = 5.4 ± 4.0 Min = 0 Max = 19	<i>Branchiostoma lanceolatum</i>	2.2 ± 3.3	<i>Branchiostoma lanceolatum</i>	57.6	57.6	2.2 ± 3.3
		<i>Echinocyamus pusillus</i>	2.0 ± 11.5	<i>Echinocyamus pusillus</i>	9.2	66.8	2.0 ± 11.5
		<i>Polititapes rhomboides</i>	1.2 ± 5.1	<i>Glycymeris glycymeris</i>	4.0	70.8	0.6 ± 1.7
		<i>Glycymeris glycymeris</i>	0.6 ± 1.7	<i>Spatangus purpureus</i>	3.3	74.1	0.3 ± 0.6
		<i>Nucula hanleyi</i>	0.5 ± 1.8	<i>Liocarcinus pusillus</i>	2.7	76.8	0.2 ± 0.6
- Sous-assemblage 1a (n = 103)	Moy ± E.T. = 4.8 ± 3.5 Min = 0 Max = 15	<i>Branchiostoma lanceolatum</i>	2.4 ± 3.4	<i>Branchiostoma lanceolatum</i>	63.3	63.3	2.4 ± 3.4
		<i>Echinocyamus pusillus</i>	2.1 ± 12.3	<i>Echinocyamus pusillus</i>	9.3	72.6	2.1 ± 12.3
		<i>Glycymeris glycymeris</i>	0.4 ± 1.2	<i>Spatangus purpureus</i>	3.8	76.4	0.3 ± 0.7
		<i>Spisula elliptica</i>	0.4 ± 0.9	<i>Atelecyclus rotundatus</i>	2.9	79.3	0.2 ± 0.4
		<i>Spatangus purpureus</i>	0.3 ± 0.7	<i>Abra prismatica</i>	2.6	81.9	0.2 ± 0.7
- Sous-assemblage 1b (n = 14)	Moy ± E.T. = 9.8 ± 4.8 Min = 4 Max = 19	<i>Polititapes rhomboides</i>	9.1 ± 12.4	<i>Nucula hanleyi</i>	22.8	22.8	3.9 ± 3.9
		<i>Nucula hanleyi</i>	3.9 ± 3.9	<i>Polititapes rhomboides</i>	18.1	40.8	9.1 ± 12.4
		<i>Ensis arcuatus</i>	2.6 ± 2.7	<i>Ensis arcuatus</i>	17.9	58.7	2.6 ± 2.7
		<i>Glycymeris glycymeris</i>	1.9 ± 3.6	<i>Antalis vulgaris</i>	14.3	73.0	1.4 ± 1.2
		<i>Antalis vulgaris</i>	1.4 ± 1.2	<i>Glycymeris glycymeris</i>	8.1	81.1	1.9 ± 3.6
Assemblage 2 (n = 135)	Moy ± E.T. = 20.2 ± 8.4 Min = 4 Max = 42	<i>Ophiothrix fragilis</i>	45.1 ± 147.3	<i>Pisidia longicornis</i>	13.5	13.5	12.2 ± 30.6
		<i>Pisidia longicornis</i>	12.2 ± 30.6	<i>Ophiothrix fragilis</i>	8.1	21.6	45.1 ± 147.3
		<i>Glycymeris glycymeris</i>	11.9 ± 34.0	<i>Glycymeris glycymeris</i>	7.6	29.2	11.9 ± 34.0
		<i>Nucula nucleus</i>	11.1 ± 31.7	<i>Timoclea ovata</i>	7.2	36.4	6.1 ± 13.2
		<i>Timoclea ovata</i>	6.1 ± 13.2	<i>Nucula nucleus</i>	5.1	41.5	11.1 ± 31.7
- Sous-assemblage 2a (n = 4)	Moy ± E.T. = 9.0 ± 3.6 Min = 5 Max = 12	<i>Mimachlamys varia</i>	5.5 ± 10.3	<i>Pisidia longicornis</i>	35.1	35.1	2.5 ± 1.7
		<i>Pisidia longicornis</i>	2.5 ± 1.7	<i>Nucula nucleus</i>	31.2	66.3	2.0 ± 1.4
		<i>Nucula nucleus</i>	2.0 ± 1.4	<i>Galathea nexa</i>	15.8	82.1	1.3 ± 1.3
		<i>Galathea nexa</i>	1.3 ± 1.3	<i>Glycymeris glycymeris</i>	5.1	87.2	1.0 ± 1.2
		<i>Glycymeris glycymeris</i>	1.0 ± 1.2	<i>Ebalia tuberosa</i>	4.6	91.8	0.5 ± 0.6
- Sous-assemblage 2b (n = 5)	Moy ± E.T. = 9.0 ± 4.0 Min = 4 Max = 15	<i>Ophiothrix fragilis</i>	88.6 ± 74.7	<i>Ophiothrix fragilis</i>	77.9	77.9	88.6 ± 74.7
		<i>Pisidia longicornis</i>	53.6 ± 108.0	<i>Pisidia longicornis</i>	5.0	82.9	53.6 ± 108.0
		<i>Ophiocomina nigra</i>	1.6 ± 2.3	<i>Aequipecten opercularis</i>	4.0	86.9	0.8 ± 0.8
		<i>Timoclea ovata</i>	1.4 ± 3.1	<i>Ophiocomina nigra</i>	3.2	90.1	1.6 ± 2.3
		<i>Mimachlamys varia</i>	1.0 ± 2.2	<i>Crossaster papposus</i>	1.6	91.7	0.4 ± 0.5
- Sous-assemblage 2c (n = 104)	Moy ± E.T. = 23.0 ± 6.9 Min = 4 Max = 42	<i>Ophiothrix fragilis</i>	42.8 ± 144.7	<i>Pisidia longicornis</i>	13.9	13.9	12.9 ± 25.5
		<i>Nucula nucleus</i>	13.0 ± 35.2	<i>Timoclea ovata</i>	7.5	21.4	7.6 ± 14.7
		<i>Pisidia longicornis</i>	12.9 ± 25.5	<i>Galathea nexa</i>	6.3	27.6	4.4 ± 9.1
		<i>Glycymeris glycymeris</i>	8.0 ± 29.2	<i>Ophiothrix fragilis</i>	5.6	33.3	42.8 ± 144.7
		<i>Timoclea ovata</i>	7.6 ± 14.7	<i>Ebalia tuberosa</i>	5.0	38.3	2.1 ± 2.6
- Sous-assemblage 2d (n = 22)	Moy ± E.T. = 11.6 ± 6.3 Min = 4 Max = 30	<i>Ophiothrix fragilis</i>	54.1 ± 183.8	<i>Glycymeris glycymeris</i>	45.8	45.8	35.1 ± 50.2
		<i>Glycymeris glycymeris</i>	35.1 ± 50.2	<i>Ophiothrix fragilis</i>	8.3	54.1	54.1 ± 183.8
		<i>Abra alba</i>	6.9 ± 32.2	<i>Nucula nucleus</i>	7.8	61.9	6.5 ± 16.3
		<i>Nucula nucleus</i>	6.5 ± 16.3	<i>Timoclea ovata</i>	6.0	67.9	1.2 ± 2.3
		<i>Galathea intermedia</i>	2.3 ± 3.3	<i>Galathea intermedia</i>	5.8	73.7	2.3 ± 3.3

L'analyse en coordonnées principales, dont les deux premiers axes permettent d'expliquer 32,1% de la variance totale inhérente à la matrice de similarité, sépare clairement les stations de l'assemblage 1 de celles de l'assemblage 2 le long de l'axe 1 (Fig. 30). La superposition graphique des vecteurs montre une forte corrélation négative entre l'abondance de l'amphioxus *Branchiostoma lanceolatum* et l'axe 1 (corrélation indicatrice du sous-assemblage 1a ; $\rho = -0,62$) et de fortes corrélations positives entre les abondances de tout un cortège d'espèces, en particulier du crustacé décapode *Pisidia longicornis* ($\rho = 0,82$) et ce même axe (corrélations indicatrices de l'assemblage 2). Ces espèces n'ont que peu de relations avec l'axe 2. En revanche, l'abondance du bivalve *Polititapes rhomboides*, corrélée positivement avec l'axe 2 ($\rho = 0,49$), et celle de l'échinoderme *Echinocyamus pusillus*, fortement corrélée négativement avec ce même axe ($\rho = -0,61$), semblent bien séparer les deux sous-assemblages de l'assemblage 1 (Fig. 30). De même, l'abondance du bivalve *Glycymeris glycymeris*, corrélée positivement avec les deux premiers axes ($\rho_1 = 0,41$; $\rho_2 = 0,30$), contribue à différencier l'assemblage 2d.

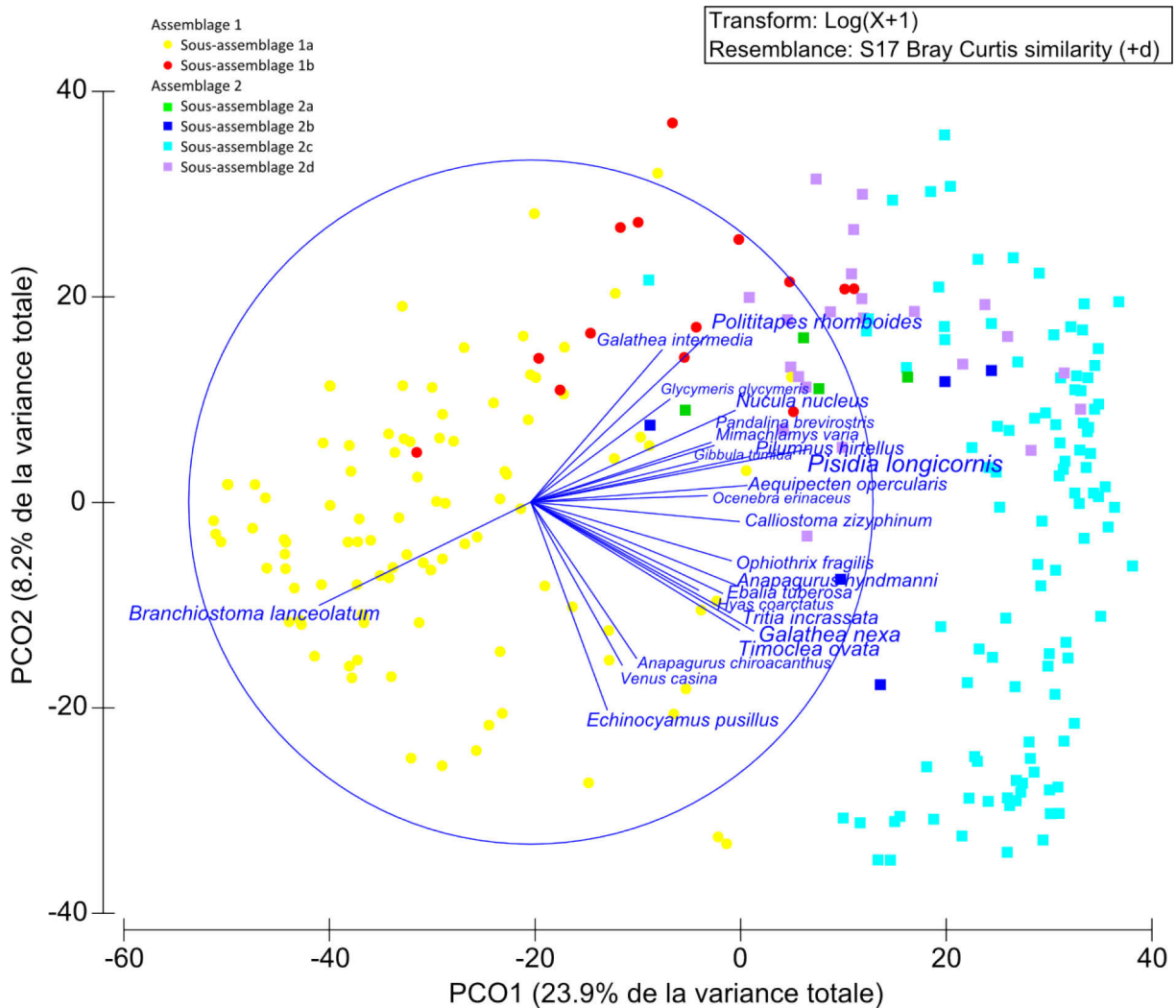


Figure 30. Analyse en coordonnées principales de la structure des assemblages macrobenthiques. PCO1 et PCO2 correspondent aux axes 1 et 2 de l'ordination ; le pourcentage de variance expliquée par chaque axe est indiqué. Les vecteurs représentent les relations monotones entre les variables relatives aux espèces et les axes de l'ordination. Leur longueur est calculée pour chaque espèce à partir des coordonnées (x, y) qui correspondent aux coefficients de corrélations de Spearman entre l'abondance transformée de chaque espèce et chacun des axes 1 et 2 de la PCO, respectivement. La taille de la police des noms d'espèce est proportionnelle à la longueur de ces vecteurs.

3.3. Lien avec les paramètres environnementaux et géographiques

Après élimination des variables environnementales jugées de moindre importance écologique lorsque de fortes colinéarités ont été observées, les variables retenues sont : les différents types de sédiment, l'amplitude thermique annuelle (qui était fortement corrélée aux températures minimales et maximales et avec la profondeur), la tension de cisaillement sur le fond et enfin la pression maximale d'abrasion de sub-surface liée à la pêche. La partition de variance

réalisée sur les abondances transformées avec l'ensemble des variables environnementales retenues et l'ensemble des variables spatiales comme descripteurs a mis en évidence une proportion de variance expliquée significative de chacun d'entre eux ($p = 0,0001$). La variance totale expliquée par les variables environnementales et géographiques s'élève à 35,6% dont près de la moitié (16,2 %) est expliquée par la structure spatiale des descripteurs environnementaux (Fig. 31a). La variance des données multivariées d'abondances reste donc assez largement inexpliquée. Si l'ensemble des sept variables environnementales et son interaction avec l'espace géographique expliquent 24,3% de la variance totale, l'ensemble des variables environnementales seul n'explique que 8,1% de cette variance. De même, si l'ensemble des neuf variables spatiales et son interaction avec l'environnement expliquent 27,5% de la variance totale, la prise en compte de l'ensemble des variables spatiales seul n'en explique que 11,3%.

Chacun des quatre sous-ensembles de variables environnementales retenues (*i.e.* le type de sédiment, l'amplitude thermique annuelle, la tension de cisaillement sur le fond et la pression maximale d'abrasion de sub-surface liée à la pêche aux arts traïnants) explique une proportion significative de la variance totale au sein du jeu de données d'abondance ($p = 0,0001$), qu'il soit considéré seul ou de manière séquentielle avec les autres ensembles. Le type de sédiment draine, à lui seul, la plus grande part de la variance du nuage de données d'abondance des espèces des communautés circalittorales des substrats meubles de la Manche (15,9%). Après avoir pris ce paramètre en compte dans le modèle, la variable environnementale expliquant le plus de variance est la température (à 5,2%), puis la tension de cisaillement (à 2,0%) et enfin la pression maximale d'abrasion (à 1,2%) (Fig. 31b).

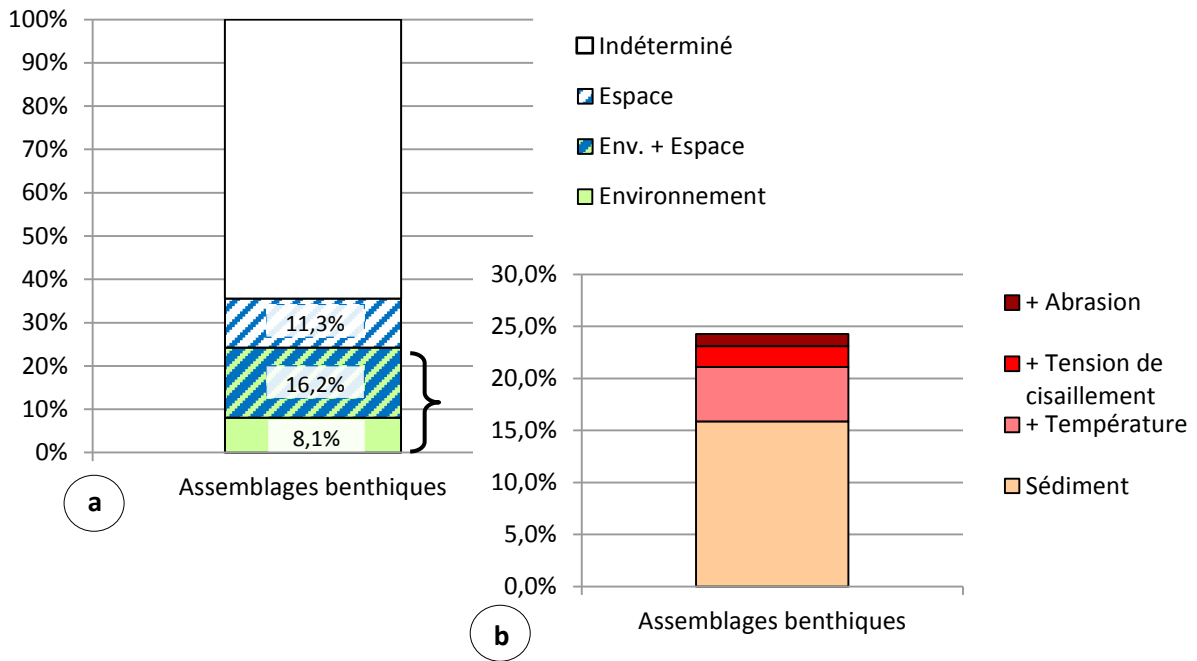


Figure 31. Partition de variance réalisée sur les données d'abondance transformées des espèces macrobenthiques avec (a) l'ensemble des variables environnementales seul, l'ensemble des variables spatiales seul et l'interaction entre ces deux ensembles et (b) les variables environnementales retenues après sélection.

L'analyse de redondance basée sur la distance (dbRDA) a permis d'expliquer 87,9% de la variance ajustée au modèle et 21,3% de la variance totale sur les deux premiers axes (Fig. 32). Le premier axe de la dbRDA est fortement lié au type de sédiment (sables grossiers et très grossiers vs. blocs/roche) et à la tension de cisaillement. Le second sépare les assemblages faunistiques soumis à de fortes amplitudes annuelles de températures et à de fortes pressions d'abrasion de sub-surface liées à la pêche de ceux qui le sont plus faiblement.

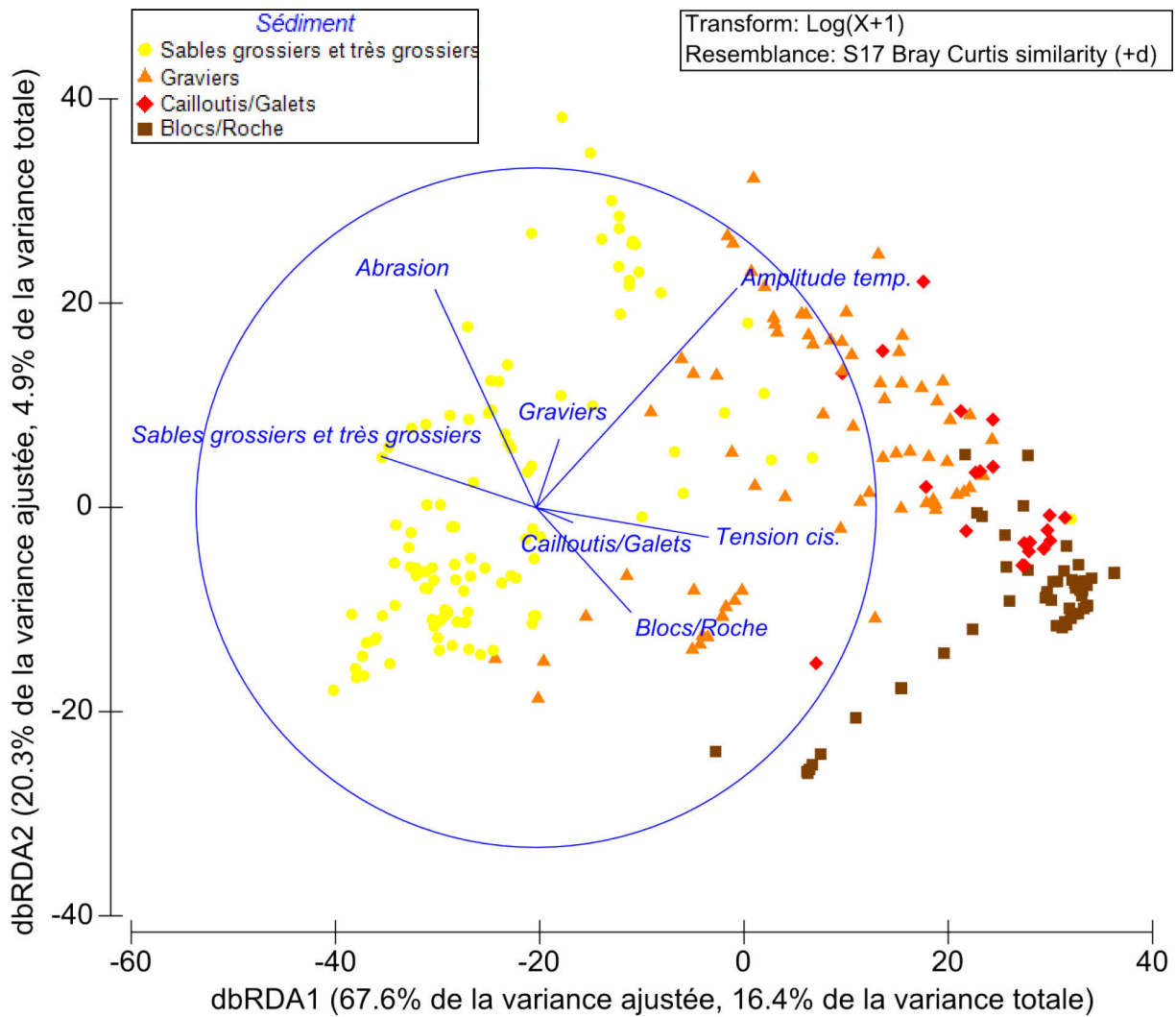


Figure 32. Analyse de redondance basée sur la distance (dbRDA) réalisée à partir de la matrice de similarité de Bray-Curtis « zéro-ajustée » (après transformation $\log(x+1)$ des données d'abondance) et des sept variables environnementales retenues. Les symboles représentent le type sédimentaire dominant associé à l'assemblage macrobenthique de chaque station. Les vecteurs représentent les variables environnementales incluses dans le modèle. La longueur de chaque vecteur correspond à la force de la relation entre la variable représentée et les axes de la dbRDA.

4. DISCUSSION

4.1. Distribution des sédiments grossiers de la Manche : une description souvent difficile

En Manche, l'importante variabilité de la nature du fond et la difficulté qu'elle engendre dans la caractérisation d'une « image faunistique satisfaisante » est soulignée dès la première description des communautés benthiques par Ford (1923) qui préfère alors laisser de côté la question des relations animal-sédiment, qui sera revue en détail un demi-siècle plus tard par Gray (1974), puis Snelgrove & Butman (1994). Dans une étude telle que la nôtre, un biais potentiel lié à la description qualitative du sédiment tout au long des deux campagnes d'échantillonnage par différentes personnes n'ayant pas nécessairement la même perception ou expérience existe. Il a toutefois été minimisé grâce à l'analyse des photographies et des notes de bord par un sédimentologue. La catégorisation en types sédimentaires dominants a montré que ce sont bien les sédiments très grossiers et caillouteux, prédominants en Manche (Vaslet *et al.*, 1979 ; Larsonneur *et al.*, 1982), qui ont été échantillonnés. Si deux grands ensembles sédimentaires ont été distingués, une gamme importante de sédiments hétérométriques a pu être observée. Ainsi, par exemple, les sables grossiers peuvent, selon les stations, être coquilliers « propres » ou gravelo-vaseux, et les blocs, mêlés à des graviers et/ou des sables grossiers. Une granulométrie réalisée sur des échantillons obtenus à la benne ou au carottier aurait pu permettre de préciser l'hétérométrie des sables grossiers. Pour les autres types de sédiment décrits dans cette étude, les résultats issus de l'usage d'une colonne de tamis auraient été biaisés avec la présence dans les échantillons de galets ou de blocs qui représentent un poids important par rapport aux sédiments plus fins. La question de la représentativité d'un prélèvement ponctuel par rapport aux prélèvements biologiques à la drague se serait également posée. La méthode utilisée ici a permis d'obtenir une description qualitative de la distribution sédimentaire suffisante pour répondre aux objectifs fixés.

4.2. Structure des communautés

4.2.1. Comparaison avec les travaux britanniques (années 1920 à 1960)

Aux deux grands ensembles sédimentaires identifiés correspondent deux grands assemblages faunistiques. La comparaison de ces derniers avec les communautés décrites en Manche au cours du 20^{ième} siècle présente de fortes similitudes. Ainsi, l'assemblage 1, principalement

caractérisé par *Branchiostoma lanceolatum* et associé aux sédiments grossiers, peut se référer à la communauté décrite pour la première fois en Manche, au large de Plymouth, par Ford (1923) sous le nom de « *Spatangus purpureus*–*Venus fasciata* community (SpVf) ». Plus tard, l'absence dans ses échantillons du bassin oriental de la Manche d'espèces caractérisant les communautés telles que dénommées par Ford a amené Holme (1966) à préférer la classification proposée par Jones (1950). Cette dernière repose principalement sur des caractéristiques physiques de l'environnement, permettant de s'affranchir de confusions lorsque des espèces caractéristiques différentes du fait de leur localisation désignent en réalité une même association. La communauté à *Spatangus purpureus*–*Venus fasciata* (SpVf) a ainsi été renommée « boreal offshore gravel association » par Holme (1966) qui en dresse alors la liste d'espèces caractéristiques. Elle inclut évidemment *Spatangus purpureus* et *Venus fasciata* mais aussi les trois espèces qui contribuent le plus à la similarité inter-stations de l'assemblage 1, à savoir *Amphioxus lanceolatus* (désormais *Branchiostoma lanceolatum*), *Echinocyamus pusillus* et *Glycymeris glycymeris*. Du fait de leur mélange fréquent dans les échantillons récoltés à la drague, est jointe à cette association des graviers du large celle associée à des fonds plus durs où se trouvent notamment les bancs d'*Ophiothrix*. Cette dernière association, absente des échantillons de Ford (1923), récoltés au large de Plymouth, correspond à l'assemblage 2 décrit dans ce chapitre. La carte de distribution des différentes associations alors définies par Holme (1966) met ainsi en évidence la prédominance des associations graveleuses (incluant les fonds de blocs et les bancs d'*Ophiothrix*) le long des 3 radiales échantillonnées dans le cadre de cette thèse.

4.2.2. Comparaison avec les travaux français (années 1960 à 2000)

Les travaux parallèles de Louis Cabioch (1968), publiés deux ans après ceux de Holme, entérinent définitivement la distinction entre les deux assemblages groupés par le scientifique britannique. Pour chacun d'eux, plusieurs faciès sont décrits. C'est ainsi qu'est défini, au sein de l'ensemble pré littoral, la « biocœnose des sédiments grossiers à *Venus fasciata* » (correspondant à l'assemblage 1), présente sur le banc de sable zoogène graveleux du Trezen vraz, situé au large de l'île de Batz, ainsi qu'en Manche armoricaine nord-occidentale (Cabioch, 1968). La liste des espèces électives de cette « biocœnose » est celle du faciès-type de l'ensemble fronto-littoral, incluant les espèces caractéristiques de l'assemblage 1 *Branchiostoma lanceolatum* et *Glycymeris glycymeris* à laquelle s'ajoutent notamment *Echinocyamus pusillus* et *Spatangus purpureus*, également caractéristiques de l'assemblage 1, mais aussi l'oursin *Echinocardium pennatifidum* qui permet à Cabioch de définir un faciès à part entière dans les sédiments grossiers profonds de la Manche armoricaine nord-occidentale. Des « peuplements des fonds de cailloutis et graviers pré littoraux »,

correspondant à l'assemblage 2, sont également définis et classés en différents faciès dont les espèces caractéristiques appartiennent principalement à l'épifaune. Des faciès à *Ophiothrix fragilis* y sont néanmoins décrits.

Dans le golfe normano-breton, Retière (1979) retrouve une biocénose des sédiments grossiers à *Venus fasciata* qu'il reconnaît comme un faciès à *Venus fasciata* du « peuplement des sédiments grossiers sablo-graveleux à *Amphioxus lanceolatus* - *Glycymeris glycymeris* ». Il y identifie également, entre autres, un « peuplement des cailloutis à épibiose sessile » qu'il caractérise, contrairement à Cabioch (1968), par des espèces de l'endofaune et de l'épifaune vagile. Les deux espèces les plus caractéristiques de l'assemblage 2 (*i.e.* *Pisidia longicornis* et *Ophiothrix fragilis*) y figurent comme les deux seules à être définies comme constantes du peuplement. A celles-ci s'ajoutent notamment le bivalve *Venus ovata* (désormais *Timoclea ovata*) et le crustacé *Ebalia tuberosa* comme constantes du peuplement « type » auquel peut être associé le sous-assemblage 2c qui comprend également ces espèces parmi les plus caractéristiques. Un faciès climatique caractérisé par la présence de *Nucula nucleus*, définie comme constante, est également décrit par Retière (1979). Ce faciès pourrait correspondre au sous-assemblage 2a au sein duquel le bivalve *Nucula nucleus* est présent dans toutes les stations, contribuant à 31% de la similarité entre paires de stations. Un faciès à *Ophiothrix fragilis*, au sein duquel les populations de l'ophiure caractéristique constituent parfois des bancs extrêmement denses, est aussi défini. Il pourrait être associé au sous-assemblage 2b.

Dans la partie sud de la Manche centrale et en baie de Seine, Gentil (1976) décrit notamment un peuplement de fonds grossiers graveleux à *Glycymeris glycymeris* et *Echinocyamus pusillus* qu'il considère alors comme homologue dans son ensemble à la biocénose des cailloutis et graviers pré littoraux côtiers décrite par Cabioch (1968) en Manche armoricaine. Il y identifie aussi une endobiose comparable à celle des sédiments grossiers à *Venus fasciata*, également décrite par Cabioch (1968), tout en notant une plus faible diversité spécifique illustrée par l'absence des espèces les plus caractéristiques de ces types de fonds en Manche occidentale (*e.g.* *Venus fasciata*, *Spatangus purpureus*) qu'il impute notamment à l'eurythermie saisonnière des eaux. Dans une revue plus récente des biocénoses subtidales macrobenthiques de la Manche, Gentil & Cabioch (1997) renomment ce peuplement traversant la baie de Seine d'ouest en est comme celui des graviers plus ou moins ensablés et caractérisent le faciès-type notamment par les bivalves *Nucula hanleyi* et *Polititapes rhomboides*. Ce sont les deux espèces les plus caractéristiques du sous-assemblage 1b que l'on retrouve quasi-exclusivement en baie de Seine. Ils notent que cette unité biocénotique est comparable à celle des « sables grossiers ou gravelles à *Amphioxus* » bien que l'espèce caractéristique, le céphalochordé *Branchiostoma lanceolatum*, soit très peu présente en baie de

Seine ; la majorité de ses collectes se faisant néanmoins précisément dans ce faciès-type. En ce sens, la biocénose des graviers plus ou moins ensablés, décrite comme un faciès associé à la biocénose des cailloutis et galets circalittoraux par Rolet & Desroy (2012), devrait donc plutôt être divisée en deux faciès distincts de deux biocénoses différentes :

- un faciès « baie de Seine » de la biocénose des sédiments grossiers sablo-graveleux à *Clausinella fasciata* et *Branchiostoma lanceolatum* également décrite par Rolet & Desroy (2012) et correspondant au sous-assemblage 1b.
- un faciès des graviers plus ou moins ensablés de la biocénose des cailloutis et galets circalittoraux caractérisé par *Glycymeris glycymeris* et *Ophiothrix fragilis* correspondant au sous-assemblage 2d, principalement distribué en Manche centrale.

En Manche centrale ainsi qu'en Manche orientale, dans la continuité des radiales médiane et nord, Foveau (2009) identifie également deux grands assemblages d'épifaune vagile et d'endofaune correspondant à des graviers ensablés. Ceux-ci sont principalement caractérisés par des espèces d'annélides polychètes. Un assemblage correspondant à des cailloutis, localisé au large du pays de Caux et dans le détroit du pas de Calais, est aussi décrit. Il est caractérisé par le crustacé décapode *Galathea squamifera*, échantillonné dans 7 stations sur les 135 de l'assemblage 2 décrit dans ce chapitre (principalement à l'extrémité orientale de la radiale médiane), et par le gastéropode *Calliostoma granulatum*, échantillonné dans 9 stations de l'assemblage 2 (uniquement le long des côtes nord de la Bretagne). Les deux espèces dominantes et les plus caractéristiques de l'assemblage 2 (i.e. *Ophiothrix fragilis* et *Pisidia longicornis*) figurent notamment parmi les espèces principales de ces trois assemblages correspondants aux graviers et aux cailloutis décrits par Foveau (2009). Aucun assemblage pouvant correspondre à l'assemblage 1 de notre étude n'est en revanche identifié.

4.2.3. Synthèse de la comparaison avec les travaux existants sur la bionomie benthique en Manche

En résumé, à l'échelle de l'échantillonnage des sédiments grossiers circalittoraux réalisé, et sur la seule base des assemblages faunistiques définis par les mollusques, échinodermes, crustacés décapodes et céphalochordés, on distingue :

- la communauté des sédiments grossiers sablo-graveleux à *Branchiostoma lanceolatum* (assemblage 1) avec :
 - o un faciès-type de sables coquilliers à *Branchiostoma lanceolatum* (sous-assemblage 1a)

- un faciès de graviers plus ou moins ensablés à *Nucula hanleyi* et *Polititapes rhomboides* (sous-assemblage 1b)
- la communauté des cailloutis et graviers à *Pisidia longicornis* et *Ophiothrix fragilis* (assemblage 2) avec :
 - un faciès d'appauvrissement à *Nucula nucleus* (sous-assemblage 2a)
 - un faciès d'appauvrissement à *Ophiothrix fragilis* (sous-assemblage 2b)
 - un faciès-type de cailloutis et graviers à *Pisidia longicornis* et *Timoclea ovata* (sous-assemblage 2c)
 - un faciès de graviers plus ou moins ensablés à *Glycymeris glycymeris* (sous-assemblage 2d)

4.3. Lien avec les paramètres environnementaux et géographiques

L'environnement est susceptible d'influencer la distribution des assemblages faunistiques à travers deux composantes : les paramètres environnementaux seuls et/ou leur organisation spatiale. La structure spatiale des variables environnementales peut conduire à une surestimation du rôle strict de ces variables par une forte auto-corrélation spatiale (Legendre & Troussellier, 1988). Toutefois, la partition de variance permet de s'affranchir de ce problème en isolant (1) la composante non spatialisée de l'environnement, (2) la composante spatialement structurée de l'environnement et (3) la composante non-environnementale de la variance totale de la distribution d'une espèce ou d'une structure de communauté (Borcard *et al.*, 1992). Par cette approche, nos résultats montrent que les variables environnementales considérées dans leur ensemble (*i.e.* avec leur composante spatialement structurée) expliquent 24,3% de la variance totale, ce qui signifie que la distribution des assemblages macrobenthiques dépend de manière non négligeable de l'environnement caractérisé par le type sédimentaire dominant, la température, la tension de cisaillement sur le fond et la pression maximale d'abrasion de sub-surface liée à la pêche. Les deux tiers de cette variance expliquée l'est par l'interaction entre les variables environnementales considérées et l'espace géographique, en accord avec les gradients hydrodynamiques (Salomon & Breton, 1991), édaphiques (Vaslet *et al.*, 1979 ; Larssonneur *et al.*, 1982) et thermiques (Lumby, 1935 ; Agoumi, 1982) longitudinaux qui caractérisent ce couloir épicontinental que constitue la Manche.

En gardant à l'esprit l'aspect spatialement structuré des variables environnementales considérées, la seconde partition de variance réalisée montre le rôle majeur du type sédimentaire dominant, qui traduit ici une taille de grain dominante dans le prélèvement, par rapport aux autres paramètres. S'il est bien connu que la taille des particules est déterminante sur la distribution des

individus, populations et communautés de substrats meubles (Gray, 1974 ; Snelgrove & Butman, 1994 ; Anderson *et al.*, 2008), d'autres facteurs liés au sédiment tels que le contenu en matière organique, le degré de porosité, la présence de micro-organismes (notamment de bactéries), la disponibilité et les interactions trophiques ainsi que l'effet des organismes sur le sédiment sont susceptibles de jouer un rôle potentiellement limitant (Gray, 1974 ; Snelgrove & Butman, 1994). La prise en compte de ces facteurs mais aussi de l'hétérométrie observée du sédiment permettrait sans doute d'augmenter la part de variance expliquée par le sédiment. Après l'ajustement des variables sédimentaires au modèle, la variance est principalement expliquée par l'amplitude de température, et donc indirectement par les températures minimale et maximale, en accord avec les travaux de Holme (1966) et de Cabioch *et al.* (1977) relatifs à la distribution des espèces macrobenthiques en Manche en fonction de leurs préférences thermiques. Constituant le cœur de cette thèse, la question de l'effet de la température et de ses changements liés au réchauffement climatique sur la distribution des espèces macrobenthiques circalittorales des substrats meubles de la Manche sera très largement discutée dans les deux chapitres suivants. La tension de cisaillement sur le fond explique une part significative mais toutefois moindre de la variance dans la composition des assemblages macrobenthiques lorsque les paramètres sédimentaires et thermiques ont été pris en compte. Le rôle minoré de ce paramètre peut s'expliquer par un partage marqué de la variance expliquée, lié à la forte interaction entre la tension de cisaillement et la nature du fond notamment mise en évidence par Pingree & Maddock (1977). Enfin, en dépit de l'effet négatif et significatif de la pêche aux arts traïnants sur l'abondance, la biomasse et la richesse spécifique des communautés benthiques démontré par de nombreuses études (Kaiser *et al.*, 2000 ; Hiddink *et al.*, 2006 ; Hinz *et al.*, 2009), la pression maximale d'abrasion de sub-surface liée à la pêche n'explique que 1% de la variance totale liée à la composition des assemblages. La conjonction de deux hypothèses parmi d'autres permettrait d'expliquer cette faible contribution, néanmoins significative. La première est que l'impact des engins de fond est en général plus important sur l'épifaune sessile que sur l'endofaune comme cela a été montré par Tillin *et al.* (2006) en mer du Nord dans le cadre d'une étude de l'effet du chalutage de fond sur la composition fonctionnelle des communautés benthiques. Le compartiment échantillonné au cours de cette thèse serait donc moins sensible que celui sur lequel se sont concentrés Cabioch *et al.* (1977). La deuxième hypothèse est liée au fait que les communautés échantillonnées pourraient être adaptées à des degrés de perturbations naturelles élevés qui leur confèreraient un avantage face aux perturbations liées à la pêche (Queiros *et al.*, 2006 ; Diesing *et al.*, 2013). Les effets directs des différents engins traïnants sur les communautés benthiques sont en effet fortement spécifiques au type d'habitat (Kaiser *et al.*, 2006). Enfin, il est également possible que la structure des communautés échantillonnées en Manche dans le cadre de cette thèse soit tout simplement peu sensible aux perturbations liées à la pêche comme cela a été

montré dans la même région par Kaiser & Spence (2002). Ces auteurs ont également souligné la présence continue de bivalves longévifs de taille importante, considérés comme particulièrement sensibles à la pression de pêche aux arts traînants (Ramsay *et al.*, 2000), à 40 ans d'intervalle.

4.4. Lien avec les cartographies à grande échelle d'habitats benthiques EUNIS

Associées aux conditions environnementales abiotiques, par exemple liées au régime thermique ou encore au substrat et à ses propriétés physico-chimiques, les communautés benthiques constituent des habitats au sens défini par la mise en œuvre des directives européennes (Dauvin *et al.*, 2008a, b). Si la cartographie par modélisation des habitats benthiques de la Manche selon la typologie EUNIS réalisée par Coggan & Diesing (2011) (Fig. 33a) leur permettent d'obtenir un niveau de concordance particulièrement élevé (82%) avec la distribution des communautés de sédiments grossiers sublittoraux proposée par Holme (1966), c'est parce que ce dernier n'a pas différencié dans son approche la communauté des graviers à *Spatangus purpureus-Venus fasciata* de celle des cailloutis à épibiose sessile avec bancs d'*Ophiothrix fragilis*. Les cartes d'habitats EUNIS de niveau 3 et de niveau 4 proposées par Coggan & Diesing ne permettent donc pas de distinguer les deux grandes communautés benthiques circalittorales des sédiments meubles identifiées dans notre étude. Une prise en compte différente de la distribution sédimentaire, dont ce chapitre a souligné l'importance sur le contrôle de la distribution des communautés, a en revanche permis à Hamdi *et al.* (2010), en adoptant six classes de sédiment au lieu de quatre, d'offrir une cartographie plus précise des habitats benthiques circalittoraux de la Manche. Ainsi, le rattachement de la communauté des sédiments grossiers sablo-graveleux à *Branchiostoma lanceolatum* à l'habitat EUNIS de niveau 3 des sédiments hétérogènes sublittoraux (A5.4) et de la communauté des cailloutis et graviers à *Pisidia longicornis* et *Ophiothrix fragilis* à l'habitat des sédiments grossiers sublittoraux (A5.1) permet d'obtenir un niveau de concordance global s'élevant à 84% (Fig. 33b). Le niveau 4 de la classification EUNIS, basé exclusivement sur l'étagement des habitats de substrats meubles, ne permet pas de différencier davantage les communautés macrobenthiques animales. En revanche, la prise en considération du niveau 5, intégrant les espèces caractéristiques des habitats, remet en question l'identification, dès le 3^{ème} niveau, de l'habitat A5.4 « Sublittoral mixed sediment » par Hamdi *et al.* (2010) puisque la communauté des sédiments grossiers sablo-graveleux à *Branchiostoma lanceolatum* à laquelle nous l'avons associé correspond en réalité à un habitat de niveau 5 de l'habitat A5.1 « Sublittoral coarse sediment » : l'habitat A5.145 « *Branchiostoma lanceolatum* in circalittoral coarse sand with shell gravel ». Bien que ne permettant pas de différencier les deux

communautés identifiées dans ce chapitre, pourtant très dissimilaires en terme de composition faunistique, la carte des habitats proposée par Coggan & Diesing (2011) est donc, d'un point de vue purement sédimentaire, plus juste que celle proposée par Hamdi *et al.* (2010). L'échantillonnage à la drague et la détermination des espèces de certains groupes taxonomiques clés permet donc la distinction de communautés et de faciès que la cartographie par modélisation exclusivement à partir de variables environnementales rend impossible.

Si la correspondance entre la communauté des sédiments grossiers sablo-graveleux à *Branchiostoma lanceolatum* et l'habitat EUNIS A5.145 est relativement aisée, celle de la communauté des cailloutis et graviers à *Pisidia longicornis* et *Ophiothrix fragilis* avec un ou plusieurs habitats EUNIS l'est beaucoup moins. En effet, cette dernière correspondrait, notamment selon les conditions hydrodynamiques, à un mélange d'habitats de roches et de blocs fortement battues (A4.1) et d'habitats de sédiments hétérogènes sublittoraux (A5.4) (Tableau 4), ce qui souligne à nouveau une certaine complexité que la cartographie à grande échelle des habitats benthiques EUNIS échoue à rendre compte. Ce mélange peut également souligner une imperfection dans la définition même de ces habitats circalittoraux, souvent constitués d'une mosaïque d'habitats de plus fine échelle et plus difficiles à décrire que les habitats littoraux. La typologie nationale des habitats marins benthiques proposée par le Service du Patrimoine Naturel (SPN), largement inspirée de la typologie EUNIS, n'apporte aucune amélioration à cette dernière concernant les habitats de sédiments grossiers circalittoraux (Michez *et al.*, 2015). Ainsi, la communauté des cailloutis et graviers à *Pisidia longicornis* et *Ophiothrix fragilis* correspondrait, selon la typologie nationale, à un mélange d'habitats de roches et de blocs circalittoraux (R09), d'habitats de sédiments hétérogènes plus ou moins envasés sublittoraux (M11) et d'habitats particuliers (P) (Tableau 4). Au sein de la communauté des cailloutis et graviers que nous avons identifiée, la détermination des seuls groupes taxonomiques des mollusques, échinodermes, crustacés décapodes et céphalochordés ainsi que la méthode de classification adoptée ne nous permet pas d'associer les faciès définis avec des habitats EUNIS de niveau 5, ni avec des habitats de la typologie nationale.

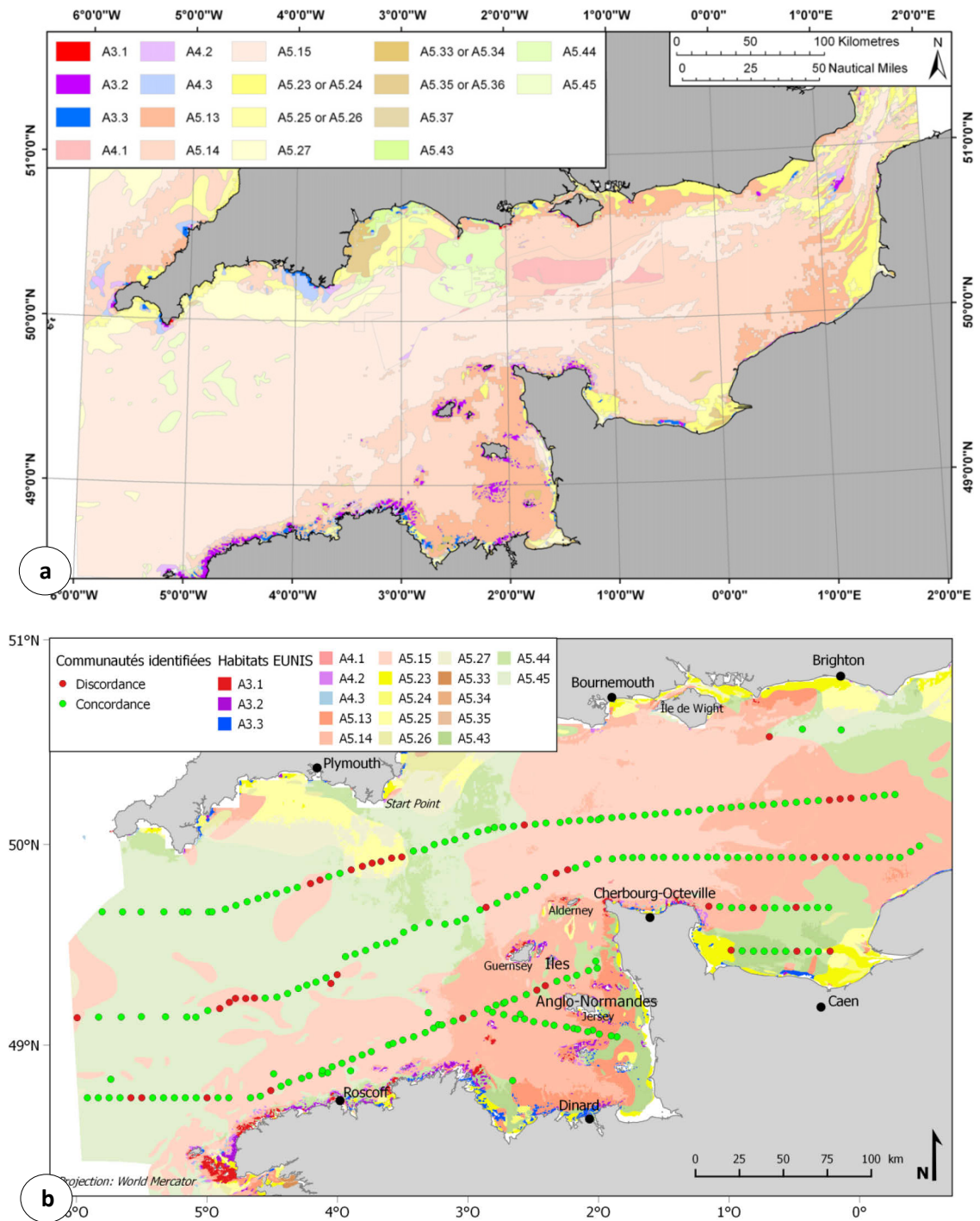


Figure 33. Cartes d'habitats EUNIS, de niveau 3 pour les habitats rocheux et de niveau 4 pour les habitats sédimentaires, réalisées par (a) Coggan & Diesing (2011) et (b) Hamdi *et al.* (2010). Une comparaison avec les communautés identifiées au cours de ce chapitre et associées à des habitats EUNIS de niveau 3 est effectuée avec la carte de Hamdi *et al.* (2010). La concordance est de 84%. Voir Tableau 3 pour la légende des codes d'habitats EUNIS.

Tableau 3. Légende des codes EUNIS de niveau 3 et 4 et descripteurs EUNIS (version 2006).

Code EUNIS	Descripteur d'habitat EUNIS
A3.1	Atlantic and Mediterranean high energy infralittoral rock
A3.2	Atlantic and Mediterranean moderate energy infralittoral rock
A3.3	Atlantic and Mediterranean low energy infralittoral rock
A4.1	Atlantic and Mediterranean high energy circalittoral rock
A4.2	Atlantic and Mediterranean moderate energy circalittoral rock
A4.3	Atlantic and Mediterranean low energy circalittoral rock
A5.13	Infralittoral coarse sediment
A5.14	Circalittoral coarse sediment
A5.15	Deep circalittoral coarse sediment
A5.23	Infralittoral fine sand
A5.24	Infralittoral muddy sand
A5.25	Circalittoral fine sand
A5.26	Circalittoral muddy sand
A5.27	Deep circalittoral sand
A5.33	Infralittoral sandy mud
A5.34	Infralittoral fine mud
A5.35	Circalittoral sandy mud
A5.43	Infralittoral mixed sediments
A5.44	Circalittoral mixed sediments
A5.45	Deep circalittoral mixed sediments

Tableau 4 : Correspondances entre les communautés et faciès identifiés, les habitats EUNIS (Connor *et al.*, 2004) et les habitats du référentiel national des habitats marins benthiques (Michez *et al.*, 2015).

Communautés et faciès identifiés	Habitats EUNIS	Habitats du référentiel national
1. Communauté des sédiments grossiers sablo-graveleux à <i>Branchiostoma lanceolatum</i>	A5.1 Sublittoral coarse sediment A5.14 Circalittoral coarse sediment	M08 Sables grossiers et graviers sublittoraux M08.01 Sables grossiers et graviers circalittoraux marins M08.01.02 Sables grossiers et graviers circalittoraux côtiers M08.01.02.05 Sables grossiers et graviers du circalittoral côtier à <i>Branchiostoma lanceolatum</i> M08.01.03 Sables grossiers et graviers circalittoraux du large M08.01.03.03 Sables grossiers et graviers du circalittoral profond à <i>Astarte sulcata</i> et <i>Venus casina</i>
1a. Faciès-type de sables coquillers à <i>Branchiostoma lanceolatum</i>	A5.145 <i>Branchiostoma lanceolatum</i> in circalittoral coarse sand with shell gravel	M08.01.02 Sables grossiers et graviers circalittoraux côtiers M08.01.02.06 Graviers plus ou moins ensablés du circalittoral côtier
1b. Faciès de graviers plus ou moins ensablés à <i>Nucula hanleyi</i> et <i>Polititapes rhomboides</i>		
2. Communauté des cailloutis et graviers à <i>Pisidia longicornis</i> et <i>Ophiothrix fragilis</i>	A4.1 Atlantic and Mediterranean high energy circalittoral rock A5.4 Sublittoral mixed sediments	R09 Roches et blocs circalittoraux M11 Sédiments hétérogènes plus ou moins envasés sublittoraux
2a. Faciès d'appauvrissement à <i>Nucula nucleus</i>		
2b. Faciès d'appauvrissement à <i>Ophiothrix fragilis</i>		
2c. Faciès-type de cailloutis et graviers à <i>Pisidia longicornis</i> et <i>Timoclea ovata</i>	A4.1 Atlantic and Mediterranean high energy circalittoral rock A4.13 Mixed faunal turf communities on circalittoral rock A4.133 Mixed turf of hydroids and large ascidians with <i>Swiftia pallida</i> and <i>Caryophyllia smithii</i> on weakly tide-swept circalittoral rock A4.134 <i>Flustra foliacea</i> and colonial ascidians on tide-swept moderately wave-exposed circalittoral rock A4.1341 <i>Polyclinum aurantium</i> and <i>Flustra foliacea</i> on sand-scoured tide-swept moderately wave-exposed circalittoral rock A4.1342 <i>Flustra foliacea</i> , small solitary and colonial ascidians on tide-swept circalittoral bedrock or boulders A4.1343 <i>Flustra foliacea</i> and colonial ascidians on tide-swept exposed circalittoral mixed substrata A4.135 Sparse sponges, <i>Nemertesia</i> spp., and <i>Alcyonium diaphanum</i> on circalittoral mixed substrata A4.137 <i>Flustra foliacea</i> and <i>Haliclona oculata</i> with a rich faunal turf on tide-swept circalittoral mixed substrata	R09 Roches et blocs circalittoraux R09.01 Roches et blocs circalittoraux côtiers R09.01.01 Roches et blocs circalittoraux côtiers à gorgones <i>Eunicella verrucosa</i> et Roses de mer <i>Pentapora fascialis</i> et algues sciaphiles R09.01.01.03 Roches et blocs circalittoraux côtiers à hydraires gazonnants mixtes et grandes ascidies avec <i>Swiftia pallida</i> et <i>Caryophyllia smithii</i> R09.01.01.04 Roches et blocs circalittoraux côtiers à <i>Flustra foliacea</i> et colonies d'ascidies R09.01.01.05 Roches et blocs circalittoraux côtiers à spongiaires épars, <i>Nemertesia</i> spp. et <i>Alcyonium diaphanum</i> R09.01.01.07 Roches et blocs circalittoraux côtiers à <i>Flustra foliacea</i> et <i>Haliclona oculata</i> avec une faune gazonnante riche
	A4.2 Atlantic and Mediterranean moderate energy circalittoral rock A4.21 Echinoderms and crustose communities on circalittoral rock A4.211 <i>Caryophyllia smithii</i> and <i>Swiftia pallida</i> on circalittoral rock A4.2111 <i>Caryophyllia smithii</i> , <i>Swiftia pallida</i> and <i>Alcyonium glomeratum</i> on wave-sheltered circalittoral rock A4.2112 <i>Caryophyllia smithii</i> , <i>Swiftia pallida</i> and large solitary ascidians on exposed or moderately exposed circalittoral rock A4.212 <i>Caryophyllia smithii</i> , sponges and crustose communities on wave-exposed circalittoral rock A4.2121 Brittlestars overlying coralline crusts, <i>Parasmittina trispinosa</i> and <i>Caryophyllia smithii</i> on wave-exposed circalittoral rock A4.2122 <i>Caryophyllia smithii</i> and sponges with <i>Pentapora foliacea</i> , <i>Porella compressa</i> and crustose communities on wave-exposed circalittoral rock A4.214 Faunal and algal crusts on exposed to moderately wave-exposed circalittoral rock A4.2141 <i>Flustra foliacea</i> on slightly scoured silty circalittoral rock A4.2142 <i>Alcyonium digitatum</i> , <i>Pomatoceros triqueter</i> , algal and bryozoan crusts on wave-exposed circalittoral rock	R09.01.01.09 Roches et blocs circalittoraux côtiers à <i>Caryophyllia smithii</i> et <i>Swiftia pallida</i> R09.01.01.10 Roches et blocs circalittoraux côtiers à <i>Caryophyllia smithii</i> , spongiaires et communautés d'organismes encroûtants R09.01.01.10.01 Roches et blocs circalittoraux côtiers à ophiures sur des corallinales encroûtantes, <i>Parasmittina trispinosa</i> et <i>Caryophyllia smithii</i> R09.01.01.10.02 Roches et blocs circalittoraux côtiers à <i>Caryophyllia smithii</i> et spongiaires avec <i>Pentapora fascialis</i> , <i>Porella compressa</i> et communautés d'organismes encroûtants R09.01.01.12 Roches et blocs circalittoraux côtiers à faunes et algues encroûtantes R09.01.01.12.01 Roches et blocs circalittoraux côtiers à <i>Flustra foliacea</i> R09.01.01.12.02 Roches et blocs circalittoraux côtiers à <i>Alcyonium digitatum</i> , <i>Spirobranchus triqueter</i> , algues et bryozoaires encroûtants

A4.2143 <i>Alcyonium digitatum</i> with <i>Securiflustra securifrons</i> on tide-swept moderately wave-exposed circalittoral rock	R09.01.01.12.03 Roches et blocs circalittoraux côtiers à <i>Alcyonium digitatum</i> avec <i>Securiflustra securifrons</i>
A4.2144 Brittlestars on faunal and algal encrusted exposed to moderately wave-exposed circalittoral rock	
A4.2145 Faunal and algal crusts with <i>Pomatoceros triquetus</i> and sparse <i>Alcyonium digitatum</i> on exposed to moderately wave-exposed circalittoral rock	R09.01.01.12.04 Roches et blocs circalittoraux côtiers à faunes et algues encroûtantes avec <i>Spirobranchus triquetus</i> et <i>Alcyonium digitatum</i> épars
A4.2146 <i>Caryophyllia smithii</i> with faunal and algal crusts on moderately wave-exposed circalittoral rock	R09.01.01.12.05 Roches et blocs circalittoraux côtiers à <i>Caryophyllia smithii</i> avec faunes et algues encroûtantes
A4.215 <i>Alcyonium digitatum</i> and faunal crust communities on vertical circalittoral bedrock	R09.01.01.13 Roches et blocs circalittoraux côtiers à <i>Alcyonium glomeratum</i> et algues sciaphiles en zone battue R09.01.01.15 Roches et blocs circalittoraux côtiers à hydrides gazonnants en mode battu
A4.3 Atlantic and Mediterranean low energy circalittoral rock	
A4.31 Brachiopod and ascidian communities on circalittoral rock	
A4.313 <i>Antedon</i> spp., solitary ascidians and fine hydroids on sheltered circalittoral rock	R09.01.05 Echinodermes sur roches et blocs circalittoraux côtiers R09.01.05.01 Roches et blocs circalittoraux côtiers à <i>Antedon bifida</i>
A4.22 Ross worm reefs on circalittoral rock	R09.01.06 Roches et blocs circalittoraux côtiers à dominance d' <i>Ophiothrix fragilis</i> et/ou <i>Ophiocomina nigra</i> et de spongiaires
A4.221 <i>Sabellaria spinulosa</i> encrusted circalittoral rock	P13 Récifs à <i>Sabellaria spinulosa</i> P13.01 Récifs à <i>Sabellaria spinulosa</i> sur roches et blocs P13.02 Récifs à <i>Sabellaria spinulosa</i> sur sédiments hétérogènes
A4.24 Mussel beds on circalittoral rock	P09 Bacs de modioles P09.02 Bacs de <i>Musculus discors</i>
A4.242 <i>Musculus discors</i> beds on moderately exposed circalittoral rock	
A5.4 Sublittoral mixed sediments	M11 Sédiments hétérogènes plus ou moins envasés sublittoraux M11.01 Sédiments hétérogènes sublittoraux marins M11.01.02 Sédiments hétérogènes circalittoraux côtiers M11.01.02.04 Sédiments hétérogènes circalittoraux côtiers à <i>Flustra foliacea</i> et <i>Hydrallmania falcata</i> M11.01.04 Bacs d'ophiures sur sédiments hétérogènes M11.01.02 Sédiments hétérogènes circalittoraux côtiers M11.01.02.05 Sédiments sableux hétérogènes avec <i>Alcyonidium diaphanum</i> M11.01.02.06 Gravieres envasés du circalittoral côtier à <i>Pista cristata</i> et <i>Timoclea ovata</i> M11.01.03 Sédiments hétérogènes circalittoraux du large M11.01.03.01 Sédiments hétérogènes circalittoraux du large à <i>Venus</i> et polychètes
A5.44 Circalittoral mixed sediments	
A5.444 <i>Flustra foliacea</i> and <i>Hydrallmania falcata</i> on tide-swept circalittoral mixed sediment	
A5.445 <i>Ophiothrix fragilis</i> and/or <i>Ophiocomina nigra</i> brittlestar beds on sublittoral mixed sediment	
A5.446 Sandy mixed sediment with <i>Alcyonidium diaphanum</i>	
A5.45 Deep circalittoral mixed sediments	
A5.451 Polychaete-rich deep <i>Venus</i> community in offshore mixed sediments	

2d. Faciès de graviers plus ou moins ensablés à *Glycymeris glycymeris*

5. CONCLUSION

L'analyse des données sédimentaires et des données d'abondances des groupes taxonomiques macrobenthiques ciblés (*i.e.* mollusques, échinodermes, crustacés décapodes et céphalochordés) recueillies en 252 stations de sédiments grossiers circalittoraux a permis d'identifier deux grandes unités biosédimentaires au sein desquelles les espèces sont susceptibles de se déplacer en réponse au réchauffement climatique. La première, caractérisée par des sédiments grossiers sablo-graveleux et l'espèce *Branchiostoma lanceolatum*, s'étend sur près de 300 km, depuis l'entrée occidentale de la Manche à une ligne allant du nord-ouest de Guernesey à l'île de Portland. La seconde, caractérisée par des blocs, cailloutis et graviers et par les espèces *Pisidia longicornis* et *Ophiothrix fragilis*, s'étend sur environ 450 km le long des côtes nord de la Bretagne et de l'extrémité orientale de l'unité précédente jusqu'à la Manche orientale. Parmi les 36% de variance totale expliquée dans la composition des assemblages macrobenthiques par les variables environnementales considérées et l'espace géographique, l'interaction entre ces deux ensembles de variables représente la part de variance expliquée la plus importante. Après le sédiment, la température est le facteur environnemental considéré le plus important dans la composition des assemblages échantillonnés. Enfin, l'impact significatif mais très faible (1% de variance expliquée) de la pêche aux arts traînants mis en évidence dans ce premier chapitre permet de s'affranchir en grande partie du biais qu'il pourrait engendrer sur les résultats présentés dans les deux chapitres suivants.

CHAPITRE 2

Estimations du réchauffement des eaux de fond en Manche et changements associés de distribution de la macrofaune benthique à 40 ans d'intervalle

Marine sublittoral benthos: the great loser in the race for temperature tracking in response to climate change?

Article en révision pour Marine Ecology Progress Series

François GAUDIN^{1,2,*}, Nicolas DESROY², Stanislas F. DUBOIS³, Caroline BROUDIN⁴, Jérôme FOURNIER⁵, Franck GENTIL¹, Jacques GRALL⁶, Céline HOUBIN⁴, Patrick LE MAO², Eric THIÉBAUT¹

¹ Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, CNRS, UMR 7144, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, 29680 Roscoff, France

² IFREMER, Laboratoire Environnement et Ressources Bretagne Nord, CRESCO, 38 Rue du Port Blanc, 35800 Dinard, France

³ IFREMER, DYNECO, LEBCO, Technopôle Brest-Iroise, BP 70, 29280 Plouzané, France

⁴ Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, CNRS, FR2424, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, 29680 Roscoff, France

⁵ CNRS, UMR 7208 BOREA, 61 rue Buffon, CP 53, 75231 Paris cedex 05, France

⁶ Université de Bretagne Occidentale, UMS 3113, Observatoire des Sciences de l'Univers, IUEM, Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané, France

ABSTRACT: Species ranges are shifting globally to track temperature changes in response to climate warming, with substantial variability among taxa. In the English Channel, a biogeographical boundary between the cold temperate and warm temperate provinces of the northeast Atlantic, distribution shifts have been relatively well documented for plankton, fish and intertidal benthic organisms, but little information is available on sublittoral benthos. Following a description of the magnitude of the rising seabed temperature (SBT), the changes in the distribution and occupancy of 65 benthic invertebrates were analysed by comparing data collected throughout the English Channel at more than 200 stations sampled during a cool period in the 1960s-70s and at present in 2012-14. A non-uniform warming in SBT for the last three decades was observed at the regional scale, varying from 0.07 to 0.54°C per decade. This warming differs from that reported for sea surface temperature (SST) in stratified areas suggesting that SBT should be used rather than SST to analyse responses of subtidal organisms to climate change. Despite shifts in both minimum and maximum seabed isotherms (2.5 and 3.2 km.yr⁻¹ respectively), the distribution centroid shift of most species remained less than 1.0 km.yr⁻¹, regardless of the average temperatures they usually experience. Conversely, decreases were observed in the occurrence of most “cold-water species” and increases were found in the occurrence of most “warm-water species”. These results suggest that ongoing anthropogenic climate change could lead to a decrease in benthic biodiversity at range limits, especially where connection routes are lacking for new migrants.

KEY WORDS: Benthic invertebrates, Climate change, Biogeography, Range limits, Distribution shifts, Species occupancy, Seabed temperature, English Channel

1. INTRODUCTION

Global warming has intensified over the last few decades (IPCC, 2013) constituting a major threat to living systems (Parmesan & Yohe, 2003 ; Thuiller *et al.*, 2005 ; Parmesan, 2006 ; Urban, 2015). One of the most striking lines of evidence of the impact of climate change on biodiversity are the distribution shifts reported worldwide across lands and oceans (Parmesan & Yohe, 2003 ; Perry *et al.*, 2005 ; Chen *et al.*, 2011 ; Burrows *et al.*, 2014 ; Hiddink *et al.*, 2015). According to the climate variability hypothesis, species latitudinal ranges are expected to reflect their thermal tolerance. With climate warming, species are predicted to expand to their poleward range boundaries (i.e. leading-edges), and contract to their equatorward boundaries (i.e. trailing-edges). A recent analysis on the links between thermal preference and latitudinal range boundaries for marine and terrestrial organisms supported these predictions, showing that marine ectotherms could be qualified as thermal-range conformers, i.e. that their latitudinal ranges should conform to their limits of thermal tolerance (Sunday *et al.*, 2012). Further meta-analyses on the responses of marine organisms to climate change reported that most species have responded in a manner consistent with the expected impacts of climate change, shifting towards previously cooler waters (generally poleward or towards deeper waters), but at different rates and directions within and between regions (Pinsky *et al.*, 2013 ; Poloczanska *et al.*, 2013). Additionally, these studies showed noticeable differences in distribution change rates and response consistency among taxa and functional groups, raising questions on the ability of sessile or slow-moving organisms (i.e. benthic species) to respond or adapt to warming compared to dispersive or highly mobile organisms (i.e. pelagic species). Poloczanska *et al.* (2013) also highlighted that trailing-edge range contractions were significantly slower than leading-edge expansions, contrary to what is expected if marine ectotherms act as thermal-range conformers. Different hypotheses have been proposed to explain such an heterogeneity in species range shifts, including mainly (1) differences in the rate and direction that isotherms shift through space, i.e. climate velocity (Pinsky *et al.*, 2013), (2) idiosyncratic species' responses related to differences in thermal response curves, lags in species responses and barriers to dispersal (Dell *et al.*, 2011 ; La Sorte & Jetz, 2012 ; Dell *et al.*, 2014), and (3) alternative drivers of change.

At the biogeographical boundary between the northern cold temperate Boreal region and the southern warm temperate Lusitanian region (Hiscock, 1998), the western English Channel benefits from a long history of oceanographic and ecological investigations (reviewed in Southward *et al.*, 2005). It is therefore particularly suited to detect biological fluctuations in relation to the temperature changes reported during the last century that, within the English Channel, have displayed alternations between cooler and warmer periods (Hawkins *et al.*, 2003). The consequences of these changes have been relatively well documented for plankton (Beaugrand *et al.*, 2009), fish (Genner *et al.*, 2004 ; Genner *et al.*, 2010) and intertidal benthic organisms (Southward *et al.*, 2005 ; Mieszkowska *et al.*, 2007 ; Hawkins *et al.*, 2008 ; Hawkins *et al.*, 2009). For instance, since the mid-1980s, the main changes associated with benthic intertidal organisms have been increases in abundance and eastward range extensions of several southern species (e.g. *Phorcus lineatus*, Mieszkowska *et al.*, 2007), and decreases in density without major range retractions of northern species (e.g. *Semibalanus balanoides* and *Patella vulgata*, Hawkins *et al.*, 2008). Conversely, studies reporting the response of sublittoral benthos to climate change in this biogeographical transition zone are rare (Hinz *et al.*, 2011), as in other parts of the world ocean. Moreover, despite early interest in the distribution trends of the “bottom fauna” between the considerably different wide western end and the more land-locked eastern part of this sea, particularly in terms of temperature and other hydrographic conditions (Holme, 1961), no studies have been carried out at the scale of the whole Channel.

From 2 large-scale surveys of the benthic fauna carried out throughout the English Channel between 1958 and 1962, Holme classified macrobenthic species according to their patterns of distribution in relation to a longitudinal temperature gradient (Holme, 1961, 1966). This classification includes: (1) the stenothermal cold-water Western species distributed west of a line between Start Point (UK) and Guernsey (UK); (2) the stenothermal cold-water West Channel species generally distributed throughout the western half of the Channel; (3) the eurythermal cold-water Eastern species which are commonest in the eastern part of the Channel; and (4) the warm-water Sarnian species centred around the Channel Islands and in the inner parts of the nearby gulf where annual temperature ranges may be as high as in the eastern end of the Channel. Later, during the 1960s and 1970s, Cabioch and co-workers investigated the macrofauna distribution across the entire English

Channel, concluding that species distribution was due to complex interactions between temperature, current speed and sediment grain size (Cabioch et al., 1977). They highlighted that certain species had their east-most range limits within the Channel related to climatic gradients.

During the last century, climatic conditions in the English Channel underwent considerable temporal variability as reported by different methods (i.e. local measurements, remote sensing observations or modelled data). These methods covered different periods and were more or less suitable to assess the effects of climate change on the benthic macrofauna at a regional scale. The long-term monitoring program off Plymouth covers the longest period (1903-present) and highlights (1) a period of warming from the 1920s to the early 1960s with large year-to-year variability, (2) a period of cooling until the mid-1980's, and (3) the present warming period with a rapid annual temperature increase (Smyth *et al.*, 2010). While very useful to depict the general long-term trend of climatic conditions in the Channel, it provides only local observations. Since the mid-1980s, remote sensing data has provided monthly climatologies at a larger spatial scale but only for SST (Smyth et al., 2010; Saulquin & Gohin, 2010). Finally, in northern Europe, interpolated SST data on a 1° geographic grid from the HadISST1 model developed at the UK Met Office (Rayner *et al.*, 2003) have often been used in studies on the effects of climate variability on benthic communities at regional scales (Southward *et al.*, 2005 ; Hawkins *et al.*, 2008 ; Hinz *et al.*, 2011 ; but see Hiddink *et al.*, 2015). Such models provide widely available data used as a proxy for bottom temperature over larger geographical areas than the extremely sparse and access limited long-term *in situ* time-series (Hughes *et al.*, 2009). However, they only offer a relatively coarse resolution when working at the regional or local scale and may overestimate the temperature in waters that can experience stratification during summer months as reported in the western-most part of the English Channel (Smyth *et al.*, 2010 ; Marrec *et al.*, 2013).

In the light of the warming observed since the mid-1980s, we compared unpublished data on the occurrence of a selection of macrobenthic species collected in the 1960s-70s (during the last cool period throughout the English Channel) with those collected in 2012-14 from the same area. Our aims were to: (1) assess the magnitude of the seabed warming in the Channel using a new gridded product recently released by the European Union

'Copernicus Marine Service' to describe the long-term changes in monthly mean seabed temperature (SBT) and their heterogeneity at a fine scale, (2) assess changes in species distributions and occurrences between the 2 surveys and (3) relate these changes to the actual increase in temperature experienced by the different benthic organisms. Specifically, the main questions we addressed were as follows. Do species respond in consistent ways to climate change according to the climate variability hypothesis? Do species' responses vary according to the biogeographical groups defined by Holme? What is the level of heterogeneity among species' responses to climate change?

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Recent seabed temperature changes along the English Channel

To assess the relative magnitude of temperature changes that benthic organisms experience, interpolated monthly mean SBT data on a $1/15^\circ$ lat by $1/9^\circ$ lon grid from the "North West European Shelf Reanalysis" performed by the UK Met Office were studied. Recently released by the Copernicus Marine Service, this reanalysis is based upon the Forecasting Ocean Assimilation Model 7 km Atlantic Margin Model (FOAM AMM7) and covers the period from January 1985 to July 2012. Although not covering the forty years period elapsing between the start of Cabioch and his colleagues' surveys and our resurvey, the reanalysis was conducted from years coinciding with the beginning of the last warming period in the Channel (Smyth *et al.*, 2010). We are therefore confident in its use to assess the actual changes experienced by the benthic organisms since the beginning of the 1970s. The slope of the regression line between temperature and time was calculated at each pixel of the grid for the period 1985-2011 for the warmest month (September) and for the period 1985-2012 for the coldest month (March). Results were then multiplied by 10 to get a value of temperature change per decade over these periods. Furthermore, to estimate the longitudinal distance and direction of isotherm shifts between the 1970s and the 2000s, nodes were extracted from the monthly averaged maximum and minimum isotherms (September and March) over the first 10 year period (1985-1994) and the last 10 year period

(2002-2011 for September and 2003-2012 for March). The distance was then calculated in a World Mercator + lat 49.5° projection between the average longitudinal position of nodes belonging to the same isotherm at the two periods. Starting in 1985, this calculation may slightly underestimate the actual shifts between the 1970s and the 2000s.

2.2. Sampling procedures adopted in the 1960s-70s and in 2012-14

In 1959, Louis Cabioch started the exploration of the benthic communities of the western Channel, off the northern coast of Brittany, between 3°15'W and 5°00'W. In the following years up to 1968, 1691 stations were sampled in this area (Cabioch, 1968). In collaboration with scientists from several marine stations (i.e. Roscoff, Dinard and Wimereux), he extended the exploration to the whole Channel and sampled 2776 more stations from 1971 to 1976. This produced a large-scale dataset on the benthic populations covering multiple habitats throughout the length of the English Channel (see Cabioch *et al.*, 1977 for results on sessile epifauna). Sampling was done using a 0.45 m diameter Rallier du Baty anchor-dredge, a semi-quantitative circular gear designed to penetrate pebble and gravel layers such as those found on the offshore bottoms of the Channel (Cabioch, 1968). The geographical positioning of each sampling station was obtained via a Decca navigation system which offered relatively good precision (i.e. around 50 m at daylight) and accuracy for that time. Readings were then converted to latitude and longitude. At each station, the anchor-dredge was dragged for 3 to 5 min and a sub-sample of 30 L of sediment was sieved over a 2 mm mesh size (Gentil, 1976). Most species were sorted and identified on board, reporting information on the distribution of about 300 species for the whole of the English Channel. Species not immediately identifiable on board were preserved in 70% ethanol for later analysis in the laboratory, along with a control batch of previously identified species (as large as possible). Available data for the present study included only endofauna immediately identifiable on board but not the complete set of animals sampled at that time.

In 2012 and 2014, 228 stations were sampled along three transects from the Ushant Sea to the central Channel. These transects were defined so as to cross the distribution limits of many species for which the distribution was described by Holme (1961, 1966) and Cabioch and his colleagues (Fig. 34). At each station, we applied a sampling procedure strictly

identical to the one previously adopted by Cabioch. Thus, a similar Rallier du Baty anchor-dredge was used and dragged onto the seabed for 5 to 10 min. A 30 L sub-sample of the collected sediment was then sieved through a 2 mm mesh. The remainder was sorted on board and the species fixed in 96% ethanol for later identification in the laboratory. To enable comparison between the two datasets and to avoid the lack of suitable habitats for species to track temperature changes, we focused our samplings on the most extensive and continuous habitat of the Channel: the circalittoral coarse sediment (Coggan & Diesing, 2011).

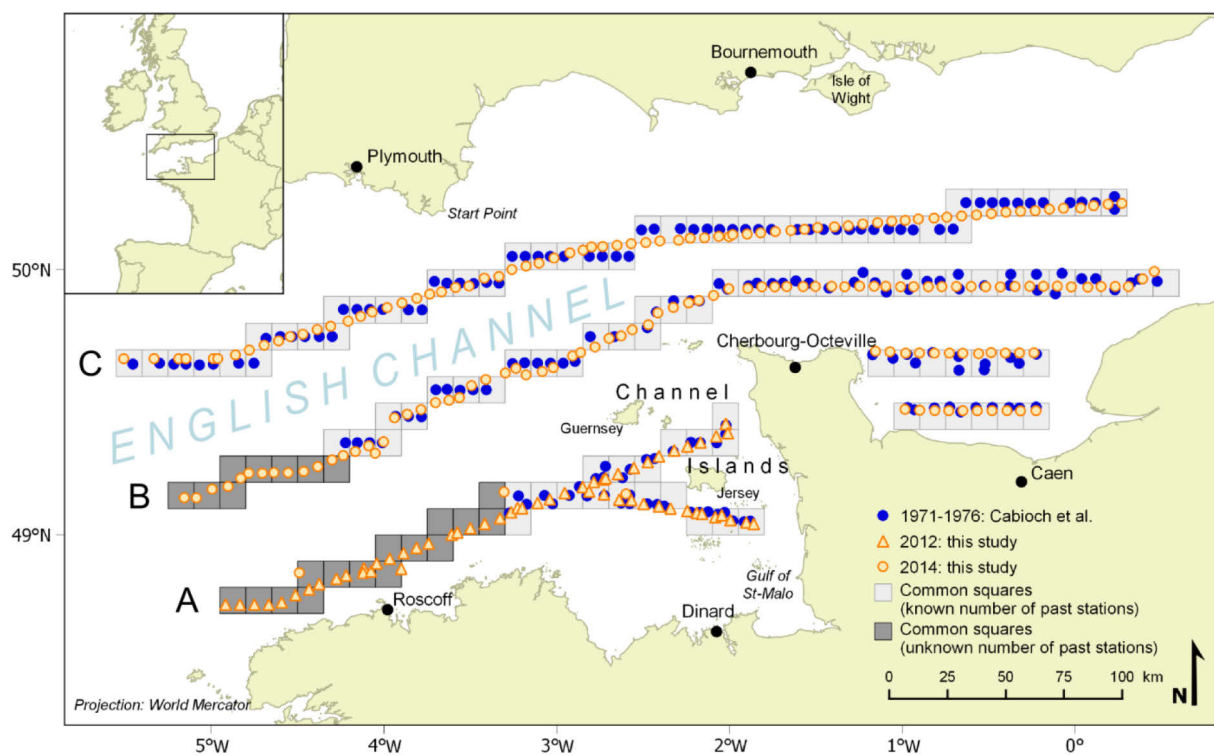


Figure 34. Location of the 184 stations sampled by Cabioch et al. from 1971 to 1976 and of the 228 stations sampled in 2012 and 2014. Squares used for comparison of presence/absence data are represented. Dark squares, off the northern coast of Brittany, are those where only presence/absence data from 1959 to 1968 were available. Blue circles indicate stations sampled from 1971 to 1976, orange triangles indicate stations sampled in 2012 and orange circles indicate stations sampled in 2014. Capital letters A, B and C refer to the three transects.

2.3. Treatment of 1960s-70s and 2012-14 survey data

Only mollusc, echinoderm and decapod crustacean species were considered in the present study as (1) they are best sampled by the Rallier du Baty anchor-dredge, (2) they were those mainly recorded and classified in terms of distribution patterns by Holme (1961, 1966) and (3) taxonomic uncertainties are limited. For the period 1971-76, data were available as number of individuals per station while prior to 1968, only presence/absence data per 6 square nautical miles were available, thus grouping several sampling stations.

To allow spatial comparison of species' occurrence, the sampling stations of the past and present surveys were grouped into 131 squares (each 6 nautical miles²) common to both periods (Fig. 34). The number of sampling stations per square varied between 1 and 3 stations for the contemporary surveys and between 1 and 13 for historical surveys, except off the northern coast of Brittany where only presence/absence data per square were available. To avoid bias in the assessment of range shifts resulting from different sampling effort between periods (Bates et al., 2015), the number of historical stations per square was limited to the number of contemporary stations where it exceeded our sampling effort of 1 to 3 stations per square, keeping only stations which were the closest to the ones we sampled. Off the northern coast of Brittany, 23 squares incorporating an unknown number of stations sampled in the 1960s and 38 stations sampled in 2012 and 2014 were compared (Fig. 34). For the rest of the English Channel, 108 squares incorporating 184 and 190 stations, sampled in the 1970s and in 2012-14 respectively, were considered. Both past and contemporary sets of species were updated to the currently accepted names using the World Register of Marine Species (WoRMS).

2.4. Differences in the distribution of the benthic fauna

Based on the results of his 1958-59 and 1960-62 surveys in the English Channel, Holme (1966) classified species into different biogeographical groups according to their expected thermal tolerance. He identified the stenothermal cold-water Western and West Channel species, the eurythermal cold-water Eastern species, and the warm-water Sarnian species. In addition to these biogeographical groups, he proposed two other groups: (1)

species distributed throughout the length of the Channel and supposed to be insensitive to the thermal gradient reported in the Channel and, (2) species with “miscellaneous distributions” which exhibited patchy distributions at the scale of the Channel according to an insufficient sampling effort and/or in relation to specific edaphic factors. For these species, we used Cabioch and co-workers unpublished records to assign them to the other groups defined by Holme where possible. If not, species remained in a “not classified” group. To compare historical and contemporary datasets, and avoid artefacts of detectability due to the rarity of some species, we selected and analysed the data for species sampled in at least 10 squares out of the 131 in the 1960s-70s or in 2012-14 (i.e. the most common species).

Distributional changes of species were investigated through two metrics: the spatial distribution and the spatial occurrence. Since thermal gradients are longitudinal in the Channel and benthic species are subsequently expected to move preferentially along a West-East axis with rising sea temperature, changes in spatial distribution were assessed by calculating the longitudinal distribution centroid and the longitudinal distribution range of each species transferred along the line of latitude 49.5° in a World Mercator + lat 49.5° projection. Changes in spatial occurrence were analysed based on the presence or absence of the most common species in the 131 squares sampled at both survey periods and detailed for each transect to get a representation of the latitudinal component of these changes. To enable greater confidence in identifying changes in species occurrence, only changes in occurrence by a minimum factor of 1.5 were considered as meaningful. The following categories were thus defined:

- (1) Decreasing spatial occurrence: the total number of squares where a species was recorded was at least divided by 1.5 (33.33% decrease) from the 1960s-70s surveys to the 2012-14 surveys.
- (2) Increasing spatial occurrence: the total number of squares where a species was recorded was at least multiplied by 1.5 (50.00% increase) from the 1960s-70s surveys to the 2012-14 surveys. Some species, present in at least 10 squares in the contemporary survey but absent from the historical one may have been either not recorded or recorded out of the endofauna dataset we used in the present study. These species were therefore not considered in our analyses. Similarly, *Henricia* spp. were excluded because of identification uncertainty

between the Lusitanian species *Henricia oculata* and the circumpolar-boreal species complex *Henricia sanguinolenta*.

- (3) Unchanged spatial occurrence: the total number of squares where a species was recorded changed by less than 20% from the 1960s-70s surveys to the 2012-14 surveys.

Finally, to check if the observed spatial occurrence changes are linked to temperature changes, the relative change in species occurrence (expressed as the ratio of the number of contemporary records against the number of historical records of a species) was plotted as a function of decadal SBT increases experienced at squares centroids between 1985 and 2012 for cold-water and warm-water species in September and in March. Following Holme's original classification, cold-water species included all the Western, West-Channel and Eastern species except the bivalve *Gouldia minima*. This species contrasts with the other Western species in the fact that it is a warm-water species near its northern limit (Holme, 1966). The warm-water species thus included *Gouldia minima* and all the Sarnian species.

3. RESULTS

3.1. Recent seabed temperature changes along the English Channel

Modelled SBT data for the period 1985-2012 showed a noticeable warming trend along the English Channel (Fig. 35). This warming was more prominent in coastal waters (e.g. in the Channel Islands - Dinard area) and in the central and eastern parts of the English Channel where the greatest decadal increase in temperatures represented a 0.50°C increase in the maximum temperature and a 0.54°C increase in the minimum temperature. The western-most areas (deeper and under direct Atlantic influence) experienced far smaller temperature changes, with minimal increases by 0.07°C per decade for the warmest month and by 0.13°C per decade for the coldest month. The magnitude of the warming is also lower along the southern coast of England in March but not in September, increasing the temperature range experienced by benthic organisms in this part of the English Channel.

This spatial heterogeneity in the warming experienced by benthic organisms differed from that observed when using SST (Fig. S1). In particular, in the western-most areas, increases in maximum SST were almost as important as in the central and eastern parts inducing strong differences in decadal changes in temperature between the sea surface and the seabed (Fig. S1).

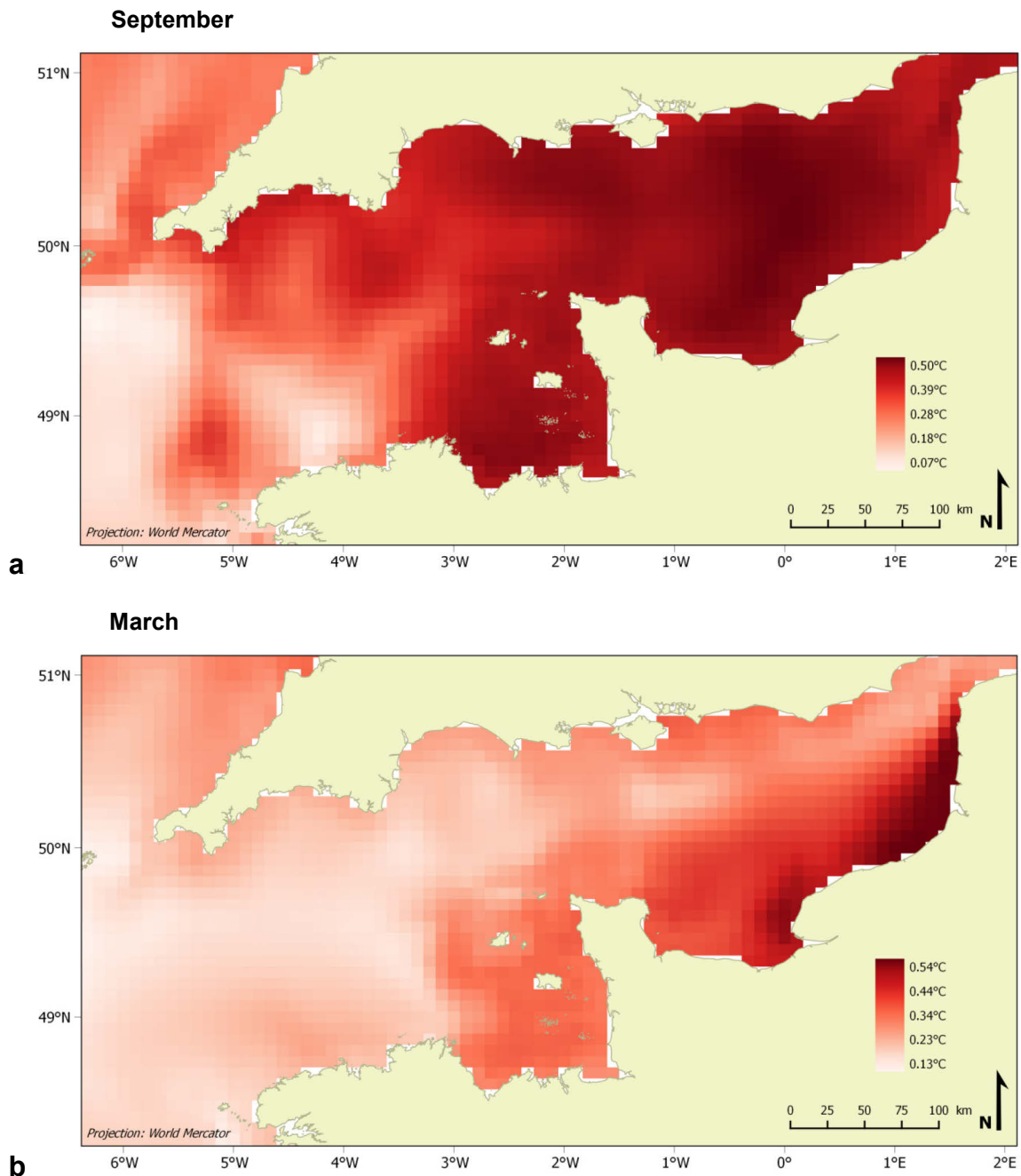


Figure 35. Decadal changes in seabed temperature along the English Channel calculated (a) for the period 1985-2011 for the warmest month (September) and (b) for the period 1985-2012 for the coldest month (March).

As a consequence of this warming, seabed isotherms moved substantially. Between 1985-94 and 2002-12, maximum isotherms longitudinally shifted, on average, 54 km towards the west, while minimum isotherms longitudinally shifted 42 km towards the east (i.e. at mean rates of 3.2 km.yr⁻¹ and 2.5 km.yr⁻¹ respectively). Some variations were, however, observed throughout the Channel, especially for the highest maximum isotherms which shifted a greater distance than the others (e.g. 142 km for the 16.5°C isotherm from the eastern to the central Channel, Table S1).

3.2. Distributional range changes of benthic fauna

A total of 65 mollusc, echinoderm and decapod crustacean species were present in at least 10 squares at one of the two sampling periods, allowing meaningful analyses of their distribution. Regardless their biogeographical group, these species showed only few longitudinal distribution shifts (Fig. 36). On average, they covered a significant shift of 23 km to the East (one-sample Wilcoxon test, $V = 1691$, $p < 0.001$), i.e. 0.6 km.yr⁻¹ assuming a forty years period between the two surveys. The maximum eastward distribution centroid shift of 207 km (5.2 km.yr⁻¹) was observed for the bivalve *Arcopagia crassa* and the maximum westward distribution centroid shift of 80 km (2.0 km.yr⁻¹) for the sea star *Crossaster papposus*. In the specific case of *Arcopagia crassa*, the large shift in its distribution centroid is a result of a major expansion of its regional distribution whereas in the past it was restricted to a small area in the western Channel. Taken individually, each biogeographical group displayed an average longitudinal shift to the East. Western species shifted 45.6 km (one-sample t -test, $t = 2.560$, $p < 0.05$, 1.1 km.yr⁻¹), West Channel species 23.7 km (one-sample t -test, $t = 1.767$, $p = 0.15$, 0.6 km.yr⁻¹), Sarnian species 17.5 km (one-sample t -test, $t = 0.660$, $p = 0.58$, 0.4 km.yr⁻¹), Eastern species 6.6 km (one-sample t -test, $t = 0.437$, $p = 0.70$, 0.2 km.yr⁻¹), species present throughout the Channel shifted 21.0 km (one-sample t -test, $t = 2.672$, $p < 0.05$, 0.5 km.yr⁻¹) and species not classified shifted 23.8 km (one-sample t -test, $t = 2.735$, $p < 0.05$, 0.6 km.yr⁻¹). For 71% of the 65 commonly sampled species, the distribution centroid shift remained less than 40 km (Fig. 37).

At the species level, some distributional range changes were particularly remarkable regardless the biogeographical group as defined by Holme (1961, 1966). In the Western

species group, the range edges of the warm-water bivalve *Gouldia minima* and cold-water bivalve *Palliolum tigerinum* both moved eastward with distribution centroid shifts > 80 km, in the case of *P. tigerinum*, without overlap in distribution between the two periods (Fig. 36). Contractions of the distribution range to the west were observed for West Channel cold-water species like the sea urchin *Echinus esculentus* but also for some species present throughout the Channel (e.g. *Emarginula fissura*) or not classified (e.g. *Parvicardium scabrum*) (Fig. 36). Conversely, extensions of the distribution range were observed as expected for Sarnian warm-water species like the scaphopod *Antalis vulgaris* but also for species present throughout the Channel (e.g. *Moerella donacina*) and for those not classified (e.g. *Abra prismatica*) (Fig. 36).

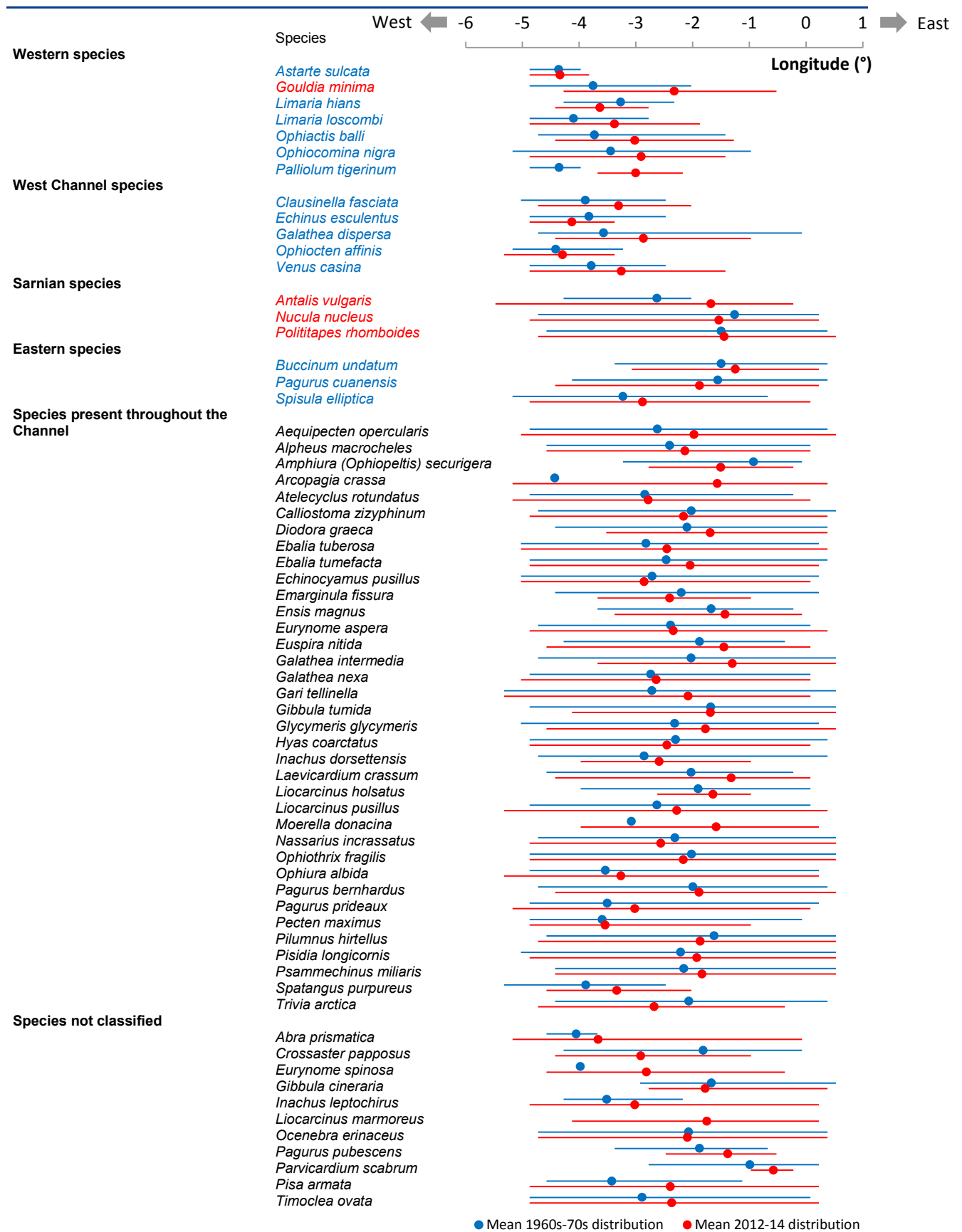


Figure 36. Trends in spatial distribution along a West-East axis. Points represent longitudinal distribution centroids of the species and horizontal bars their distribution range. Names associated to cold-water species are coloured in blue and those associated to warm-water species are coloured in red.

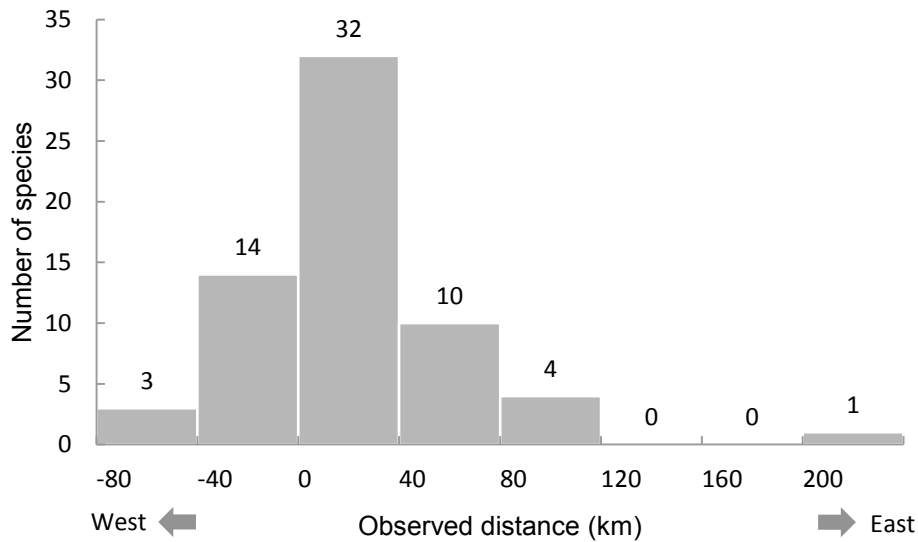


Figure 37. Observed distance and direction of shifts of the distribution centroid of the 64 benthic invertebrates sampled at the two survey periods in at least 10 squares at one of them. The crab *Liocarcinus marmoreus*, present in more than 10 squares in 2012-14 was absent in 1959-1976. Therefore, no shift calculation was possible for this species.

3.3. Spatial occurrence changes of benthic macrofauna

The presence of 7 cold-water species out of 14 was reduced by one third or more between the two survey periods (Table 5). These decreases mostly affected species from the stenothermal Western and West Channel species groups (e.g. *Astarte sulcata* and *Ophiocomina nigra*). The 3 eurythermal Eastern species also showed decreases (by 27-32%) which were however slightly inferior to the threshold we set to fall within one of the defined categories. Overall, the occurrence of cold-water species decreased throughout the English Channel. Moreover, of the 39 widely distributed species, 12 (belonging to multiple taxonomic groups) saw the number of squares in which they were observed reduced by one third or greater. Decreases in spatial occurrence equally affected the three transects studied, with the exception of increases in the occurrence of the West Channel cold-water squat lobster *Galathea dispersa* and the widely distributed echinoderms *Spatangus purpureus* and *Crossaster papposus* along the southern transect (Table 5).

Table 5. Trends in spatial presence. A total of 131 squares were sampled in each of the two surveys (historical: 1959-1976; contemporary: 2012-2014), values are the number of squares in which the species was recorded.

Species	1959-1976			2012-2014			Observed change					
	Total	Transect A	Transect B	Transect C	Total	Transect A	Transect B	Transect C	Total	Transect A	Transect B	Transect C
Western species												
<i>Astarte sulcata</i> ^{CW}	11	6	3	2	5	5	0	0	↓	↓	↓	↓
<i>Limaria loscombi</i> ^{CW}	10	8	1	1	5	4	1	0	↓	↔	↓	↓
<i>Ophiactis balli</i> ^{CW}	23	7	8	8	15	5	6	4	↓	↓	↓	↓
<i>Ophiocovina nigra</i> ^{CW}	30	18	12	0	13	10	2	1	↓	↓	↓	↑
<i>Palliolum tigrinum</i> ^{CW}	12	8	4	0	4	4	0	0	↓	↓	↔	↔
<i>Gouldia minima</i> ^{WW}	14	11	1	2	25	22	3	0	↑	↑	↓	↓
<i>Limaria hians</i> ^{CW}	11	9	2	0	10	10	0	0	↔	↑	↓	↔
West Channel species												
<i>Echinus esculentus</i> ^{CW}	17	13	3	1	9	7	1	1	↓	↓	↓	↔
<i>Galathea dispersa</i> ^{CW}	18	3	9	6	12	7	3	2	↓	↑	↓	↓
<i>Clausinella fasciata</i> ^{CW}	27	12	9	6	27	17	6	4	↔	↑	↓	↓
<i>Ophiocten affinis</i> ^{CW}	10	0	1	9	10	0	4	6	↔	↔	↑	↓
<i>Venus casina</i> ^{CW}	31	18	8	5	35	22	7	6	↔	↑	↓	↑
Sarnian species												
<i>Antalis vulgaris</i> ^{WW}	4	4	0	0	12	11	0	1	↑	↑	↔	↑
<i>Nucula nucleus</i> ^{WW}	26	12	3	11	48	20	17	11	↑	↑	↑	↔
<i>Politapes rhomboides</i> ^{WW}	51	28	11	12	61	26	20	15	↔	↓	↑	↑
Eastern species												
<i>Buccinum undatum</i> ^{CW}	0	37	17	8	12	25	9	6	10	↓	↓	↓
<i>Pagurus cuanensis</i> ^{CW}	29	17	5	7	20	13	5	2	↓	↔	↓	↓
<i>Spisula elliptica</i> ^{CW}	33	18	11	4	24	13	10	1	↓	↓	↓	↓
Species present throughout the Channel												
<i>Amphiura (Ophiopeltis) securigera</i>	12	4	5	3	2	1	0	1	↓	↓	↓	↓
<i>Emarginula fissura</i>	15	5	6	4	6	5	0	1	↓	↔	↓	↓
<i>Gari tellinella</i>	20	11	3	6	6	1	1	4	↓	↓	↓	↓
<i>Gibbula tumida</i>	53	17	20	16	35	14	10	11	↓	↓	↓	↓
<i>Inachus dorsettensis</i>	10	6	2	2	4	4	0	0	↓	↓	↓	↓
<i>Laevicardium crassum</i>	13	10	1	2	7	4	1	2	↓	↓	↓	↔
<i>Liocarcinus holsatus</i>	13	3	4	6	7	3	1	3	↓	↔	↓	↓
<i>Pagurus prideaux</i>	26	11	11	4	10	7	1	2	↓	↓	↓	↓
<i>Spatangus purpureus</i>	36	11	12	13	21	12	4	5	↓	↓	↓	↓
<i>Crossaster papposus</i>	16	4	5	7	10	6	1	3	↓	↓	↓	↓
<i>Pagurus pubescens</i>	21	5	9	7	6	1	2	3	↓	↓	↓	↓
<i>Parvicardium scabrum</i>	11	6	1	4	6	5	1	0	↓	↔	↓	↓
<i>Arcopagia crassa</i>	1	1	0	0	21	10	7	4	↑	↑	↑	↑
<i>Euspira nitida</i>	7	6	0	1	14	5	2	7	↑	↑	↑	↑
<i>Galathea nexa</i>	30	13	10	7	50	28	12	10	↑	↑	↑	↑
<i>Moerella donacina</i>	1	0	0	1	26	8	11	7	↑	↑	↑	↑
<i>Nassarius incrassatus</i>	18	11	6	1	39	27	10	2	↑	↑	↑	↑
<i>Pecten maximus</i>	7	6	1	0	12	9	2	1	↑	↑	↑	↑
<i>Trivia arctica</i>	11	4	4	3	21	12	3	6	↑	↓	↑	↑
<i>Aequipecten opercularis</i>	73	28	27	18	67	26	23	18	↓	↓	↓	↔
<i>Atelecyclus rotundatus</i>	28	8	8	12	27	13	9	5	↑	↑	↑	↑
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	41	19	15	7	43	23	11	9	↑	↑	↑	↑
<i>Diodora graeca</i>	17	5	7	5	19	7	6	6	↑	↓	↑	↑
<i>Ebalia tuberosa</i>	72	28	27	17	70	29	23	18	↑	↑	↑	↑
<i>Ebalia tumefacta</i>	32	18	11	3	30	13	11	6	↑	↔	↑	↑
<i>Ensis magnus</i>	14	8	0	6	14	6	3	5	↓	↑	↓	↓
<i>Eurynome aspera</i>	34	14	7	13	28	18	5	5	↔	↑	↓	↓
<i>Glycymeris glycymeris</i>	71	26	23	22	69	32	17	20	↑	↓	↓	↓
<i>Hyas coarctatus</i>	45	21	15	9	47	25	10	12	↑	↑	↑	↑
<i>Liocarcinus pusillus</i>	48	14	20	14	40	17	17	6	↑	↓	↓	↓
<i>Ophiura albida</i>	29	11	8	10	26	12	8	6	↑	↔	↓	↓
<i>Pilumnus hirtellus</i>	38	13	17	8	45	19	16	10	↑	↓	↓	↑
<i>Pisidia longicornis</i>	73	23	28	22	72	35	22	15	↑	↑	↓	↓
<i>Alpheus macrocheles</i>	20	11	5	4	29	12	10	7	↑	↑	↑	↑
<i>Echinocyamus pusillus</i>	49	26	17	6	66	35	20	11	↑	↑	↑	↑
<i>Galathea intermedia</i>	63	20	20	23	41	12	13	16	↓	↓	↓	↓
<i>Ophiotrix fragilis</i>	86	37	28	21	57	30	14	13	↓	↓	↓	↓
<i>Pagurus bernhardus</i>	46	21	13	12	31	13	11	7	↓	↓	↓	↓
<i>Psammecinus miliaris</i>	49	29	14	6	34	16	15	3	↓	↑	↓	↓
Species not classified												
<i>Abra prismatica</i>	4	0	0	4	12	1	3	8	↑	↑	↑	↑
<i>Eurynome spinosa</i>	2	2	0	0	17	11	0	6	↑	↔	↑	↑
<i>Inachus leptochirus</i>	9	8	1	0	15	10	4	1	↑	↑	↑	↑
<i>Liocarcinus mammoreus</i>	0	0	0	0	13	1	5	7	↑	↑	↑	↑
<i>Gibbula cineraria</i>	20	7	8	5	22	7	9	6	↔	↑	↑	↑
<i>Timoclea ovata</i>	64	33	21	10	61	38	14	9	↔	↑	↓	↓
<i>Ocenebra erinaceus</i>	49	26	12	11	35	17	11	7	↓	↓	↓	↓
<i>Pisa armata</i>	13	12	0	1	16	7	5	4	↓	↑	↑	↑

^{WW}Warm-water species
^{CW}Cold-water species

The spatial occurrence of 3 of the 4 warm-water species increased by more than 50% between the historical survey and the contemporary survey (Table 5). Seven of the 39 species present throughout the Channel and 4 of the 8 species not classified also increased in their presence by more than 50% between the two surveys. With a few negligible exceptions, these increases in spatial occurrence equally affected the three studied transects.

Across the English Channel, just 4 cold-water species out of 14 (e.g. *Venus casina*) showed less than 20% change in spatial occurrence from the 1960s-70s to 2012-14 (Table 5). Similar results were obtained for 1 warm-water species out of 4 (i.e. the bivalve *Polititapes rhomboides*), for 14 of the 39 species present throughout the English Channel (e.g. *Glycymeris glycymeris*), and for 2 of the 8 species not classified (e.g. *Timoclea ovata*). Most of these species slightly increased their number of occurrences along the southern transect while they decreased or increased their number of occurrences more erratically along the other two transects.

The magnitude of the changes in the occurrence of the 14 species considered “cold-water species” and of the 4 species considered “warm-water species” varied according to the intensity of the decadal SBT increases (Fig. 38). Indeed, the number of squares where cold-water species were recorded decreased between the historical surveys and our resurveys regardless of the magnitude of the decadal September and March warming, with the exception of squares where minimum SBT warmed by more than 0.40°C per decade. Conversely, the number of squares where warm-water species were recorded increased for a warming greater than 0.20°C per decade in both September (Fig. 38a) and March (Fig. 38b).

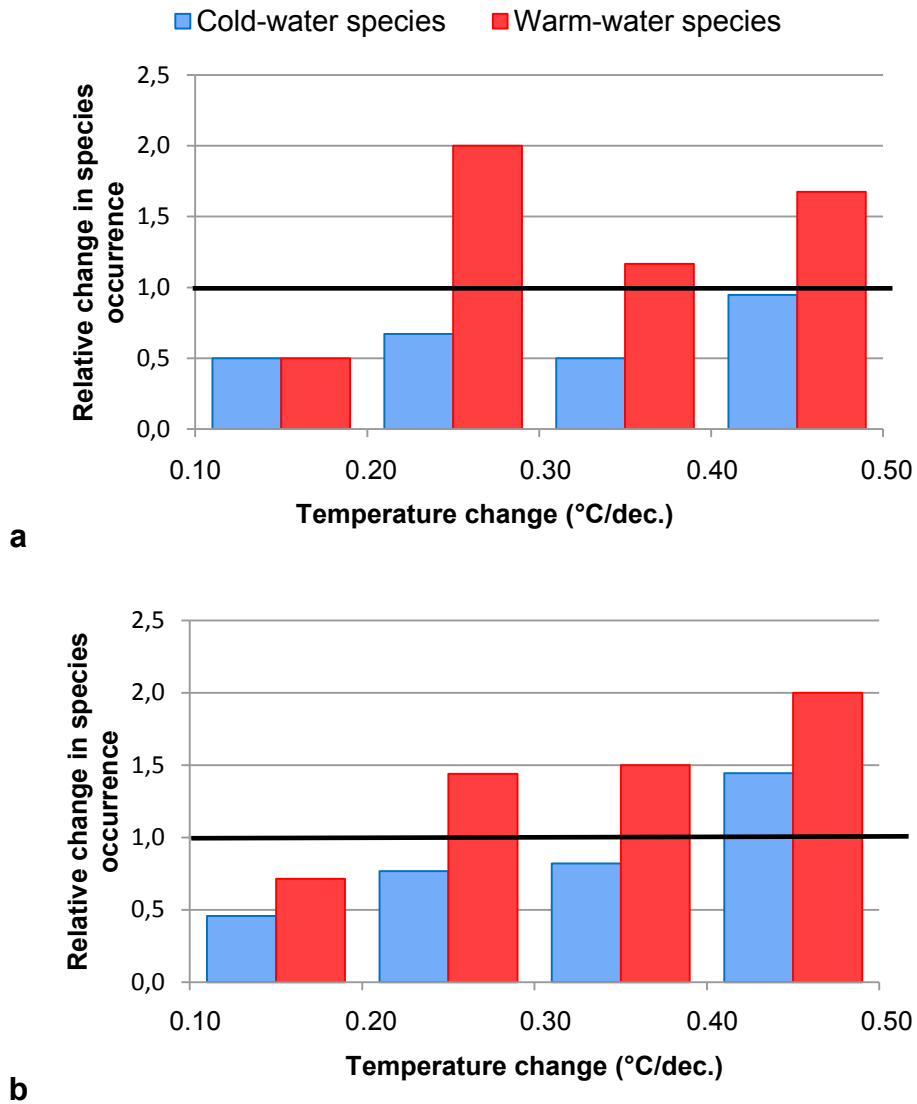


Figure 38. Relative changes in the spatial presence of cold-water and warm-water species with decadal seabed temperature increases in (a) September and (b) March. The ratio is the number of contemporary records against the number of historical records.

4. DISCUSSION

4.1. Seabed temperature changes along the English Channel

Following results obtained for SST, either locally off Plymouth (Hawkins *et al.*, 2009 ; Smyth *et al.*, 2010) or at the scale of the English Channel (Saulquin & Gohin, 2010), a clear

warming trend of SBT was found between 1985 and 2012 for both minimum and maximum temperatures. However, the magnitude of this warming was not as high as that displayed in SST. Saulquin & Gohin (2010) reported a sea surface warming rate of 0.3°C per decade in the Channel off Brittany over the period 1986-2006, Smyth *et al.* (2010) a rate of 0.6°C per decade off Plymouth over the period 1985-2009 and Hawkins *et al.* (2003) of almost 1°C also off Plymouth during the 1990's using either satellite data, a combination of satellite and *in situ* data, or data from the Hadley Centre for Climate Prediction and Research. In our study, we found a yearly average increase in SBT of 0.26°C per decade (September: 0.31°C per decade; March: 0.21°C per decade) for the same area over the period 1985-2012. This lower value could be explained by several reasons. The first one is obviously the difference created when comparing SBT data and SST data, the latter overestimating the maximum summer seabed temperatures and the warming magnitude in waters subject to stratification. Second, the different datasets incorporated slightly different periods, in particular the SBT dataset included the extreme cold winters of 2009-2010 and 2010-2011, potentially altering the linear trend used to estimate the average decadal warming. Third, our results also highlighted a non-uniform warming, with maximum temperature increases ranging from 0.07°C per decade in the western end to 0.50°C per decade in the eastern part, which alter comparisons with local observations. This difference between the most western areas and the eastern half of the Channel has previously been noted by Saulquin & Gohin (2010) who attributed it to the interplay between local physical and hydrodynamic conditions on the observed warming of the water masses. Generally in the English Channel, September and March isotherms longitudinally shifted at mean rates of 3.2 [0.2 to 8.4] km.yr⁻¹ to the west and 2.5 [1.4 to 3.4] km.yr⁻¹ to the east respectively which is more than the value reported by Hiddink *et al.* (2015) in the North Sea for the maximum temperature (mean 1.2 km.yr⁻¹) and slightly less than the one reported for the minimum temperature (mean 3.3 km.yr⁻¹).

Finally, discrepancies between the simulated results from the North West European Shelf (NWS) Reanalysis and previously observed data could result from the quality of the simulation. Despite a broad agreement between simulations and *in situ* observed temperature fields from the World Ocean Database, the NWS data tend to overestimate seabed temperature in stratified areas and consequently understate the longitudinal thermal gradient in the English Channel (Wakelin *et al.*, 2015). For instance, modelled SBT

data exceed by a few tens of a degree SBT data measured at the water column moorings E1 (50°02'N, 4°22'W) and L4 (50°15'N, 4°13'W) in the Western Observatory Channel by Plymouth Marine Laboratory, while observed and simulated SST data display greater similarity.

4.2. Linking observed distribution changes of benthic macrofauna to climate change

While site occupancy (i.e. proportion of sites in which a species is present), detectability and variation in sampling effort have been shown to influence accuracy in range shift estimates (Bates *et al.*, 2015), we took great caution to assess the changes in the distribution of the benthic macrofauna in relation to climate change with the best possible level of confidence. Strictly identical sampling methodology and sampling effort were used for the two compared periods, a conservative occupancy threshold was set, only easily identifiable species were kept in the analyses and only changes in occurrence by a minimum factor of 1.5 were considered as meaningful.

For different biogeographical groups of macrobenthic species, Holme (1966) attempted to describe the main trends in distribution which could occur during a period of rising sea temperature by comparing his data with data collected off Plymouth by Ford (1923). Assuming that species distribution reflects their temperature tolerance, he postulated that (1) stenothermal cold-water Western species retreated off the Plymouth area, either westward towards cooler waters or towards mid-Channel into deeper waters, (2) cold-water Eastern species retreated up-Channel, and (3) warm-water Sarnian species spread northward from the Channel Islands and extended their range both east and west. He hypothesized that all these changes were probably connected directly or indirectly with sea temperature and would therefore be reversed if sea temperatures were to fall. Most of the historical data we used in this paper were recorded by Cabioch and co-workers during a cooler period lasting until the mid-1980s. This can then be used to test Holme's hypotheses at a larger spatial scale, i.e. the whole English Channel, during a more intense period of sea temperature warming than that observed by Holme, and assess changes in species distribution in response to climate change.

As the warming was found to be more prominent in the central and eastern parts of the English Channel, greater distribution changes were expected for the cold-water Eastern species and the warm-water Sarnian species. However, despite average distribution centroid shifts clearly lagging behind shifts in SBT for all the biogeographical groups, as defined by Holme (1966), our analyses revealed a slightly greater shift for the Western species group. Paradoxically, the direction of this shift was opposite to the one postulated by Holme (1966). The stenothermal cold-water Western species were expected to retreat westward with rising sea temperatures. Instead, their distribution centroids moved slightly to the east in the same direction as the March isotherms. While these species are now located in areas with higher minimum temperatures, and therefore potentially more favourable winter conditions than in the 1960s-70s, they are also located in areas with higher summer temperatures. This may be the reason for the decrease in spatial presence of 5 of the 6 cold-water Western species, 4 of which displayed decreases greater than 50% of their 1960's-70's occurrence and, subsequently, have become fragmentally distributed. Observations for the bivalve *Gouldia minima* were more consistent with expectations since, in contrast to the other Western species, it is classified as a warm-water species near its northern limit. Its distribution centroid and distribution range shifted eastward towards warmer waters in summer and its presence increased by more than 78% in the area between the two periods, probably in response to the rise in seabed temperature. *Gouldia minima* could therefore constitute a good indicator species of climate change. Following Holme's hypotheses and the low magnitude of warming in the western Channel, distribution centroids of the West Channel species did not move significantly. However, a slight eastward shift was found (23.7 km on average) for all the species of this group apart from the sea urchin *Echinus esculentus* which underwent a contraction of its distribution range to the West and a decrease of its presence by 47%. The cold-water Eastern species hypothesised to retreat eastward up the Channel due to the rise in seabed temperature observed in their distribution area were those displaying the lesser spatial distribution changes despite some slight but not meaningful decreases in their occurrence. Overall, while only a few minor changes were observed in terms of distribution centroids and distribution ranges for the 14 species considered as cold-water species, major decreases in occurrence were highlighted between the two surveys regardless of the magnitude of the decadal summer and winter warming.

In accordance with Holme's hypothesis, the scaphopod *Antalis vulgaris* is the only Sarnian species to have extended its range both west and east, particularly in the Bay of Seine. This range extension was accompanied by a sharp increase in its occurrence. Such an increase was also observed for the bivalve *Nucula nucleus*, as was expected from a warm-water species. While two of the four species considered as warm-water species extended their range (i.e. *Gouldia minima* and *Antalis vulgaris*), all species displayed an increased number of occurrences, particularly in areas coinciding with the greatest increases in SBT. As expected, distributional range and spatial occurrence changes of species present throughout the Channel, or of those showing patchy distributions, were highly variable among species and difficult to interpret in the light of climate change.

With few exceptions, our surveys of the sublittoral benthic macrofauna in the English Channel, forty years after those of Cabioch and colleagues, did not reveal major distribution centroid shifts and/or range shifts despite warming of seabed waters. A similar absence of broad-scale distributional changes of sublittoral benthic species has already been described along the southern coast of England (Hinz *et al.*, 2011). However, this could be attributed to the comparison of data collected during two warm periods (i.e. 1958-62 and 2006); to the sampling of different habitats; or to the restricted scale of the survey area. Despite these observations and potential sampling biases between the two compared surveys, the authors reported range extension and increased occurrence of the sting winkle *Ocenebra erinaceus* which they considered as a warm-water species. In our study, this gastropod did not increase its range, and even tended to decrease in occurrence at the scale of the whole English Channel between the two periods, rather its distribution is controlled by edaphic factors. This constitutes a good example of the difficulty of unravelling local and regional scale impacts from global climate driven changes (Firth & Hawkins, 2011) and of the importance of considering large scales when assessing distribution changes in response to climate change. Such absences of sustained distribution changes of sublittoral benthic macrofauna with increases in sea temperature in the English Channel contrasts with observations carried out on other groups of organisms. For example, plankton have displayed shift rates reaching 23.2 km.yr⁻¹ (Beaugrand *et al.*, 2009); fish have displayed increases in species richness (Genner *et al.*, 2004 ; Hiddink & ter Hofstede, 2008); and intertidal organisms have shown distribution shifts of between 3.4 km.yr⁻¹ for the warm-water trochid gastropod *Phorcus*

lineatus (Mieszkowska *et al.*, 2007) and 28.3 km.yr⁻¹ for the barnacle *Balanus perforatus* (Southward *et al.*, 2005). Biological traits such as slow life cycle and low mobility of sublittoral benthos compared to those of plankton and fish respectively, as well as the influence of factors such as air temperature and coastal currents on intertidal organisms, could explain much of this variation (Poloczanska *et al.*, 2013). Due to stronger warming of surface and coastal waters, especially in stratified areas, plankton, intertidal organisms, pelagic and coastal fish may also experience greater temperature changes, therefore exhibiting greater distribution changes than benthos from the circalittoral coarse sediment. On the other hand, thermal preferences of species were based on their distribution and classification in biogeographical groups, not on direct observations of their thermal response curves which may vary among species and even among populations within species (Sorte *et al.*, 2011 ; Dell *et al.*, 2014), potentially altering our understanding of species' responses to climate change.

Nevertheless, the impact of climate change on sublittoral benthos is probably not null since our study revealed that, between the 1960s-70s and 2012-14, most cold-water species decreased in occurrence while most warm-water species increased in occurrence. Similar results were obtained by Kröncke *et al.* (2011) in the North Sea where only one cold-temperate species was observed to decrease in abundance between 1986 and 2000. However Kröncke *et al.* (2011) also showed that various species with a southern distribution increased in abundance and extended spatially within their core distribution areas. While data on temporal changes of shelf fauna communities at regional scales are scarce (but see Hinz *et al.*, 2011 ; Hiddink *et al.*, 2015), some single-species studies have reported large poleward shifts in the geographic range of some subtidal species like the sea urchin *Centrostephanus rodgersii* in SE Australia (Ling *et al.*, 2009) or the gastropod *Kelletia kelletii* off California (Zacherl *et al.*, 2003).

The diversity of species responses to changes in climatic conditions among marine taxa, particularly in the sublittoral benthos, can be explained by an extensive range of hypotheses (Hiscock *et al.*, 2004 ; Harley *et al.*, 2006). Besides the direct effects of sea temperature on the physiology of the different life stages, including adult survival, frequency of successful gonad development or broods, larval development and survival and, subsequently, consistency in the recruitment among year classes, many other factors may

influence the responses of the different organisms. These include changes in hydrodynamics which may alter transport processes, geographical barriers to spread and life history characteristics (reproductive mode, dispersal capability and longevity) (Sunday *et al.*, 2015). Modifications of habitats and in the magnitude of biotic interactions including trophic interactions are also factors likely to influence species distributions in response to climate change (Philippart *et al.*, 2003 ; Heikkinen *et al.*, 2007).

In addition to climate change, other anthropogenic impacts including mainly commercial demersal fishing and eutrophication may have influenced changes in the occurrence of benthic invertebrates at large spatial scales. Increased fishing effort and fishery expansion since the early 1970s have been shown to alter food webs of the Channel ecosystem by significantly declining the mean trophic level, replacing demersal finfish with invertebrates (Molfese *et al.*, 2014). Chronic bottom-fishing disturbance was also found to cause significant and widespread changes in the structure of shelf sea benthic communities and habitats (Kaiser *et al.*, 2000 ; Callaway *et al.*, 2007). For instance, physical trawling and dredging has been shown to severely affect species with fragile tests or shells, as well as long-lived species, while favouring scavenger and predator species like crustaceans which benefit from the additional food provided by large amounts of discards and damaged benthos. Although it could be difficult to disentangle the impact of climate change from the impact of trawl fishery, increased fishing effort is unlikely to explain the decrease in occurrence of most cold-water species and the sharp increase in occurrence of most warm-water species, particularly because no generalized scavenger outburst has been evidenced. Just the observed range contraction and decrease in spatial presence of the echinoid *Echinus esculentus*, reported as being sensitive to physical disturbances (Kaiser *et al.*, 2000), could be related to fishing disturbance.

4.3. Towards a loss of benthic biodiversity

Despite apparent absence of generalized distribution changes of sublittoral benthos in response to climate change, our study revealed a decrease in spatial occurrence of most cold-water species and an opposite change of most warm-water species in a biogeographical transition zone. While the range was not significantly altered, the distribution of species

displaying decreases in occurrence have become increasingly patchy in response to warming, and potentially other stressors such as commercial fishery, acting either directly or indirectly through habitat alteration and modification of species interactions. Fragmentation of the distribution of sublittoral benthic invertebrates may lead to isolation of populations no longer linked through dispersal, which may, in turn, exacerbate their decrease in occurrence. As suggested on metapopulation studies, benthic species can go extinct when distances between refugia become greater than the scale of larval dispersal (Quinn *et al.*, 1993). Furthermore, within species, recolonization of areas of high mortality by populations having higher thermal tolerances or able to acclimate to new thermal conditions can only happen if populations are connected via dispersal (Sorte *et al.*, 2011). Given these observations and the potential effects mentioned earlier due to rising seawater temperatures on key biological mechanisms, we postulate that fragmentation of the distribution, increased dispersal distances and reduced survival of both larvae and adults at the limits of their range will continue decreasing the occurrence of cold-water species and facilitate the extinction of some of them within the English Channel. As no introduction of warm-water species was observed to counteract this potential decline in biodiversity, the English Channel may act, as suggested by Burrows *et al.* (2014), as a climate source area, i.e. an area where “locally novel conditions are not connected to areas where similar climates previously occurred”. Benthic biodiversity may therefore decrease in the Channel as sources lack connection routes for new migrants and as unadapted sessile or lowly mobile cold-water marine sublittoral benthos go extinct instead of migrating to convergence areas. On the other hand, at the scale of the ecosystem, the evidence of different responses across interacting taxa (e.g. demersal fish vs. benthic macrofauna) is likely to cause profound changes in the functioning of the ecosystem and in the delivery of ecosystem services as already reported in the North Sea through complex alterations of the North Sea trophodynamics (Kirby & Beaugrand, 2009). While maintaining long-term series is challenging in terms of logistics and resources, routine large scale spatial surveys sampling in parallel different ecosystem components over time are crucial to improve understanding of the relationships between climate change and biodiversity, but also understanding of the ecosystem functioning and of the nature’s benefits.

Acknowledgement.: We thank N. Améziane, A. Carlier, A. Foveau, L. Latry, I. Rombouts, N. Guidal, F. Le Ven and the crew of the RVs 'Côtes de la Manche' and 'Thalassa' for help at sea and providing logistic support. We also thank all involved in the 1960's-70's surveys, especially Louis Cabioch for making the data available. We acknowledge three anonymous reviewers for their constructive and valuable comments on the first version of the manuscript. Thanks to Joseph Kenworthy for English proof reading. This study was supported by the EC2CO National Program on Coastal Environments and has been conducted using E.U. Copernicus Marine Service Information. F.G. was funded by a Région Bretagne/Ifremer PhD grant.

5. SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S1. Average longitudinal shifts in seabed isotherms between 1985-94 and 2002-12

Temperature	Isotherms (°C)	Distance (kms)	Direction
Minimum	7.0	45	East
	7.5	34	East
	8.0	48	East
	8.5	54	East
	9.0	58	East
	9.5	23	East
	10.0	31	East
	Maximum	13.0	16
13.5		5	West
14.0		4	West
14.5		25	West
15.0		41	West
15.5		42	West
16.0		85	West
16.5		142	West
17.0		113	West
17.5	72	West	

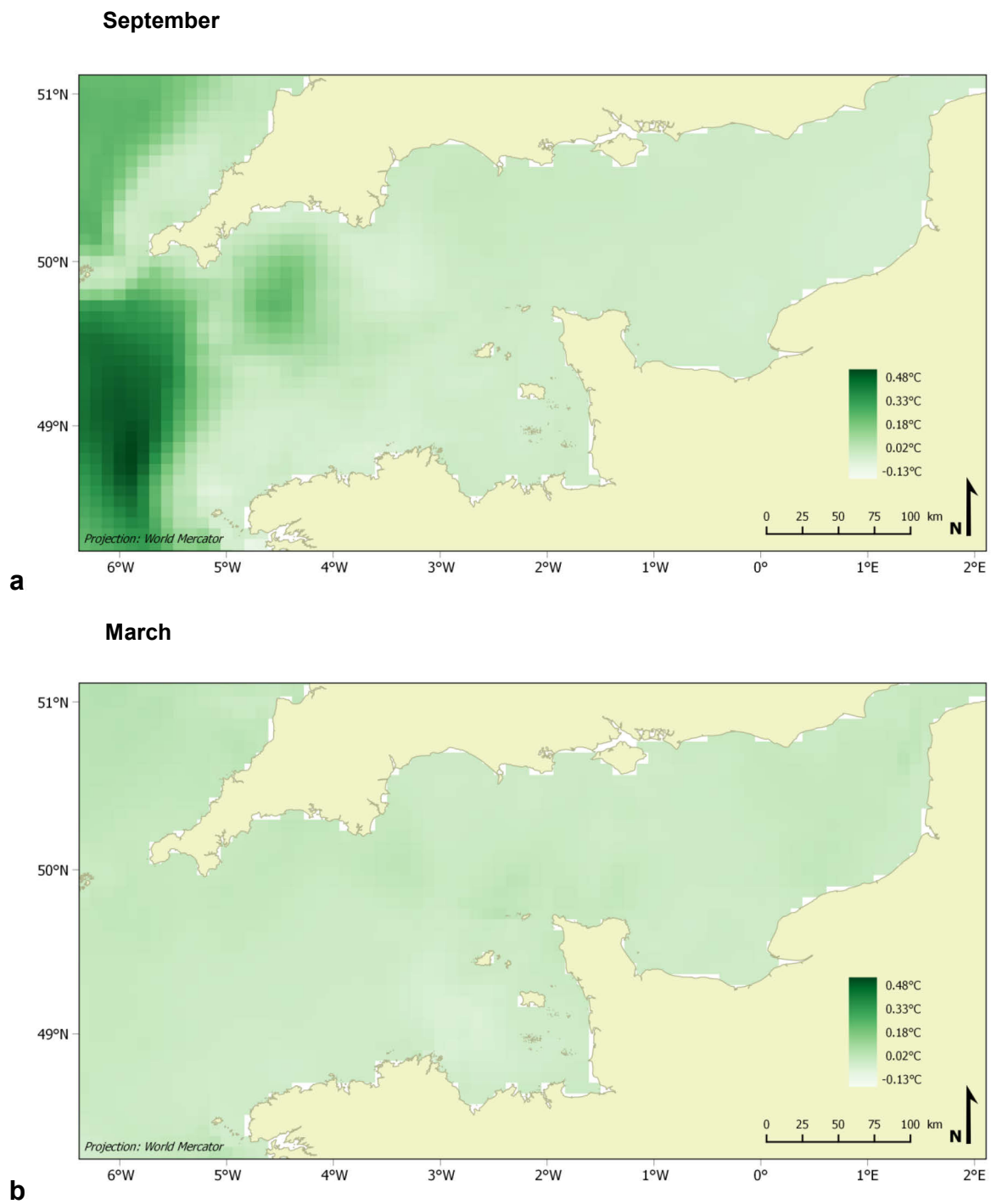


Figure S1. Differences between decadal changes in sea surface temperature and seabed temperatures along the English Channel calculated (a) for the period 1985-2011 for the September and (b) for the period 1985-2012 for the March

CHAPITRE 3

Validation des modèles de distribution d'espèces dans un contexte de changement climatique pour des espèces macrobenthiques de la Manche et évaluation des facteurs environnementaux affectant leur distribution et leurs abondances

Validation of species distribution models under climate change on macrobenthic species of the English Channel and evaluation of the environmental factors affecting their distribution and abundances

1. INTRODUCTION

Climate change is expected to become one of the major threats to biodiversity in the 21st century (Dawson *et al.*, 2011 ; Urban, 2015). Impacts are increasingly manifest in the recently observed phenological responses, shifts in species ranges and changes in spatial occupancy across all ecosystems (Parmesan, 2006 ; Burrows *et al.*, 2014 ; Gaudin *et al.*, in revision). Limiting the consequences for biodiversity will require effective spatial management and conservation planning for the coming years and decades. To this aim, and to maintain the goods and services they support, it is crucial to know where the species live and maintain viable populations and to identify the relative contribution of temperature and other factors, whether they are climate-related or not in shaping species distribution.

Assessments of climate-change impacts on species distribution have largely been based on bioclimatic envelope models or species distribution models (SDMs) correlating present-day species occurrence records with climate variables to project distributions of species under future climate scenarios (for reviews, see Guisan & Zimmermann, 2000 ; Pearson & Dawson, 2003 ; Araújo & Peterson, 2012). In addition to the inherent limitations of correlative models (for review, see Guisan & Zimmermann, 2000), projections arising from bioclimatic envelope models have received many criticisms (for review, see Araújo & Peterson, 2012). Attention was particularly drawn to two major issues: (1) that model validation is most often not truly independent and (2) that many factors other than climate may play an important role in determining species distribution.

Validation (also referred to as evaluation) of SDMs under climate change remains difficult and poorly explored. The reason is that their aim is to predict events that have not yet occurred (Araújo *et al.*, 2005). Consequently, most studies have assessed accuracy using 'resubstitution', in which the data used to calibrate models are re-sampled to evaluate them, and data partitioning, whereby data are most often split into calibration and validation samples by random process (Araújo *et al.*, 2005). These approaches are limited insofar as the interplay of spatial and temporal autocorrelation often makes them inflating estimates of models' predictive accuracy. Thus, models showing good accuracy when validated using 'resubstitution' or data partitioning may perform poorly when transferred to a new area or time period (Heikkinen *et al.*, 2012).

Selection of predictor variables entering the models, type and level of adjustment between the response and predictor variables, then evaluation of the relative contribution of selected variables to the predicted response of a species are essential keys prior to projecting distributions

under future climate scenarios (Guisan & Zimmermann, 2000 ; Araújo & Guisan, 2006 ; Heikkinen *et al.*, 2006 ; Ashcroft *et al.*, 2011). Especially when environmental factors are correlated, it is crucial to disentangle the effect of each factor in order to achieve effective conservation strategies (Murray & Conner, 2009 ; Ashcroft *et al.*, 2011).

While there has been a rapidly increasing use of SDMs in the terrestrial realm over the past 20 years, addressing a wide range of theoretical and applied questions, applications in the marine environment remain relatively recent and scarce (Robinson *et al.*, 2011). Stimulated by increasing availability of broad-scale marine environmental data and need for spatially explicit predictive tools for marine conservation planning (Degraer *et al.*, 2008 ; Grüss *et al.*, 2014), SDMs are particularly suited to applications to the marine systems, where fauna is more difficult to access and monitor than in terrestrial environments. Most recent studies have focussed on the distribution of commercial fish species and/or life stages using a wide array of statistical techniques to help decision-makers designing spatialized management measures for fisheries (for review, see Le Pape *et al.*, 2014). In contrast, few studies have applied SDMs to marine benthos. Moreover, applications on benthic invertebrates have often been carried out using single modelling techniques on local scales in the southern North Sea, either discriminant function analysis (DFA; Degraer *et al.*, 2008), multivariate adaptive regression splines (MARS; Meißner *et al.*, 2008) or generalized linear models (GLMs) and artificial neural network (ANN; Willems *et al.*, 2008) or later at the regional scale in the Baltic Sea with GLMs (Gogina & Zettler, 2010). In the eastern basin of the English Channel, Dauvin *et al.* (2009) modelled the distribution patterns of two macrobenthic species of commercial interest (*Homarus gammarus* and *Pecten maximus*) using GLMs and regression quantiles (RQ) and Foveau (2009) modelled the distribution of 22 dominant or characteristic macrobenthic species using RQ. Modelling the contemporary distribution of four macrobenthic species (*Pecten maximus*, *Glycymeris glycymeris*, *Abra alba* and *Ophelia borealis*) in the North East Atlantic using the Non-Parametric Probabilistic Ecological Niche model (NPPEN), Rombouts *et al.* (2012) predicted shifts into the North Sea and southern Norwegian coast for the four species during the 21st century and their disappearance in the English Channel in 2090-2099, except for *A. alba*. In response to the need for comparative studies of species distribution modelling methods in marine ecosystems similar to those carried out in the terrestrial realm (Segurado & Araujo, 2004 ; Elith *et al.*, 2006 ; Marmion *et al.*, 2009), Reiss *et al.* (2011) applied and compared 9 different SDM methods (GLM, GBM, FDA, SVM, RF, Maxent, BIOCLIM, GARP and MARS) on a set of 20 macrobenthic species of the North Sea. With the exception of the BIOCLIM models, all showed good or very good performances. More locally in the Baltic Sea, Bučas *et al.* (2013) also compared 4 non-linear SDM methods (GAMs, MARSs, RF and Maxent) which showed almost equally good performances in predicting the distribution and abundance of

numerous benthic species. Finally, Meißner *et al.* (2014) compared 3 different modelling methods (MARS, TreeNet and Maxent) which showed good overlap in the overall pattern of prediction for most of the 8 benthic species of the Icelandic waters they studied.

At the biogeographical boundary between the northern cold temperate Boreal region and the southern warm temperate Lusitanian region (Hiscock, 1998), the western English Channel benefits from a long history of oceanographic and ecological investigations (for review, see Southward *et al.*, 2005). As early as the end of the 1950s, Holme (1961) suggested that temperature and other hydrographic factors such as turbidity and bottom-disturbances played a part in the distribution of offshore soft-bottom species. Highlighting the difficulties in assessing the relative importance of each factor in controlling the distribution of species, he identified different biogeographic patterns and classified the species he collected into different groups. This classification includes the stenothermal cold-water Western and West Channel species respectively limited to a line Start Point – Guernsey and generally distributed throughout the western half of the Channel, the eurythermal cold-water Eastern species commonest in the eastern part of the Channel, the warm-water Sarnian species centred around the Channel Islands and species distributed throughout the length of the Channel (Holme, 1966). During the 1960s and 1970s, Cabioch and co-workers sampled the circalittoral seabed across the entire Channel. Based on the example of the sessile epifauna, they compared the distribution maps they obtained and classified species into categories reflecting the separated or conjoined effects of the climatic and edaphic conditions found in the Channel (Cabioch *et al.*, 1977). A first category was made up of taxa whose distribution was mainly determined by climatic gradients, being limited in their penetration to the East. This “climatic distributions” group corresponds to the Western and West Channel species described by Holme (1961, 1966). A second category was characterised by the overriding importance of tidal currents speed and associated nature of the substrate, certain species present in the entire Channel being limited to exposed areas of rocky or stony seabed. Actually, this “edaphic distributions” group more or less fits the distributions of the Eastern species described by Holme. A third category, named “edapho-climatic distributions”, gathered taxa influenced by both climatic conditions and seabed type, being associated to rocky or stony seabed and limited to the East for most of them, but to the West for some others commonest in the Eastern Channel and to both directions for a few species.

In most circumstances, projections of species distributions under future climate-change scenarios are unlikely to be validated because of data limitations. It is therefore important to test the accuracy of the predictions, and consequently the validity of the approach, using an independent dataset. Because most model evaluations assess accuracy using nonindependent validation data, it is important to identify the amount of accuracy caused by temporal autocorrelation and the degree to

which measures on nonindependent data correlate with validations on independent data. Likewise, as the use of nonindependent validation data may overfit models in the model building process, it is important to determine which environmental factors affect species' distribution by evaluating models on independent datasets. This procedure penalises overfitted models and therefore avoids selecting them. Besides, it is also important to better understand what is "behind the model" in identifying the relative contribution of each factor estimated to affect the distribution of a species, especially when models are used to predict the consequences of future climate change on its distribution and abundances. To address these questions, independent data adequate for model validation are required, which is rarely available for climate-change impact assessments. In this study, and to our knowledge for the first time in the marine realm, we attempt to address these issues using macrobenthic species distributional and abundance records in the 1960s-70s, during a cool period of the 20th century in the Channel (Smyth *et al.*, 2010), and more than 40 years later in 2012-14. Although collected in the same region and therefore including some degree of nonindependence, these data constitute a rare record of observed changes in distribution and abundances which allowed us to investigate, in a complementary way, three facets of correlative models in modelling the probable habitat of species using presence/absence records but also their preferential and potential habitats using abundance records. Furthermore, these data also have the advantage of including species for which changes in distribution and occupancy have been reported (Gaudin *et al.*, in revision). In the same vein, we also evaluated whether present species distributions were better correlated with past or present temperature. As the spatial distribution of warming was not uniform in the Channel between 1985 and 2012 (Gaudin *et al.*, in revision), models of species that have not adjusted their distribution may perform better with past temperatures than with current temperatures. Alternatively, if species have adjusted their distribution, then we expected models to perform significantly better when validated with current temperatures than with past temperatures.

In a nutshell, the questions we addressed are: (1) how do models perform on an independent validation dataset? (2) does validation on nonindependent distribution data provide good estimates of models' predictive accuracy on independent data? (3) which environmental factors affect the distribution and abundance of macrobenthic animal species in the English Channel? and (4) have species adjusted their distribution in response to recent climate change?

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Benthic species distribution and abundance data

The benthic species distribution and abundance data were extracted from count data collected by Cabioch *et al.* (1977) between 1971 and 1976 (t_1) across multiple habitats throughout the Channel, and by Gaudin *et al.* (in revision) between 2012 and 2014 (t_2), mainly across the circalittoral coarse sediment habitat of the western and central Channel. Only species data (including abundances) for which environmental information was available were used in this study. This represented 2,676 stations for the entire Channel for the period 1971-1976 and 251 stations for the period 2012-2014 (Fig. 39). Details of sampling and sample processing are provided by Gaudin *et al.* (in revision) who compared the distribution range and occupancy of 65 benthic invertebrate species in the Channel. Occurrence records only available for 6 square nautical miles (samples prior to 1968) used in this previous study were not taken into account here because they were not georeferenced with precision and encompassed several types of sediment. Based on the results of Gaudin *et al.* (in revision), we selected 16 circalittoral molluscan species that represented both contrasting distributions in the Channel according to Holme (1966) and Cabioch *et al.* (unpublished data) and contrasting responses to climate change in terms of distribution range and occupancy. This selection included 5 Western species, namely *Astarte sulcata*, *Gouldia minima*, *Limaria hians*, *Limaria loscombi* and *Palliolium tigrinum*, 2 West Channel species, namely *Clausinella fasciata* and *Venus casina*, 2 Sarnian species, namely *Nucula nucleus* and *Polititapes rhomboides*, 2 Eastern species, namely *Buccinum undatum* and *Spisula elliptica*, 3 species present throughout the Channel, namely *Aequipecten opercularis*, *Glycymeris glycymeris* and *Tritia incrassata* and 2 species not clearly assignable to one of the previous groups, namely *Ocenebra erinacea* and *Timoclea ovata*.

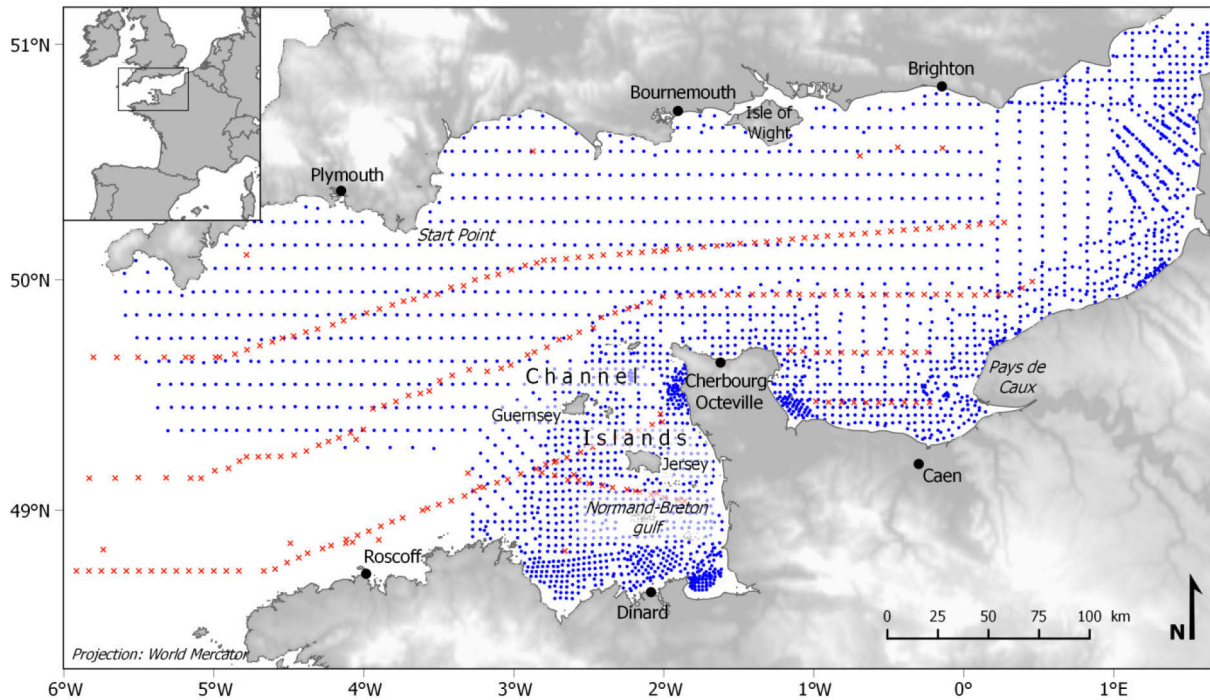


Figure 39. Location of sampling stations. Blue dots represent stations sampled during the period 1971-1976 and red crosses represent those sampled during the period 2012-2014.

2.2. Environmental data

A set of five environmental variables known to influence patterns of macrobenthic species distribution in the Channel and reflecting the most extreme climatic and hydrodynamic conditions likely to be experienced during an average year was selected (Holme, 1966 ; Cabioch *et al.*, 1977 ; Freeman & Rogers, 2003). This set included mean seabed temperature of the coldest month (°C) in the study system, mean seabed temperature of the warmest month (°C), mean depth (m), maximum seabed shear stress ($N.m^{-2}$) and sediment type as a categorical variable.

Monthly mean seabed temperatures were derived from the “North West European shelf Reanalysis physics” produced by the UK Met Office, a model based upon the Forecasting Ocean Assimilation Model 7 km Atlantic Margin Model (FOAM AMM7) which is comprised of version 3.4 of the Nucleus for European Modelling of the Ocean (NEMO) ocean model code (Madec, 2012) coupled to the European Regional Seas Ecosystem Model (ERSEM) (Blackford *et al.*, 2004). The model’s horizontal resolution is $1/15^{\circ}$ lat by $1/9^{\circ}$ lon (approximately 7 km). It covers the period January 1985 until July 2014. Mean values of seabed temperature of the coldest month (March) and of the warmest month (September) were calculated at each grid cell for two time periods: 1985-1987,

representing the t_1 period in the absence of seabed temperature data matching the 1970s species records, and 2011-2013, representing the t_2 period. These 3-year baselines were chosen so as to match as far as possible the time range of samples as recommended by Roubicek *et al.* (2010). We acknowledge that 10-year baselines would have been more appropriate to better smooth for potential particular years but observed warming between the two sampling periods would also have been underestimated in the models given the lack of seabed temperature data prior to 1985.

Mean depth (i.e. bathymetry with a mean sea level) was extracted from the bathymetric DTM of the French Atlantic margin produced by the Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM) within the framework of the HOMONIM project (SHOM, 2015). The spatial resolution is 0.001° (approximately 100 m).

Maximum seabed shear stress (in $\text{N}\cdot\text{m}^{-2}$), a measure of the pressure exerted on the seabed due to tidal forcing (M2 constituent), was extracted using a 2D hydrodynamic model of the north-west European shelf originally developed for the Irish Sea at the Proudman Oceanographic Laboratory (POL) at a spatial resolution of $1/12^\circ$ lat by $1/8^\circ$ lon (approximately 8 km cell size) (Aldridge & Davies, 1993).

Seabed sediment types were derived from a digital version of the map of the surficial sediments of the English Channel (Vaslet *et al.*, 1979). The original map was created using data collected until 1977 including around 12,000 samples (in part collected together with the t_1 species data) plus additional information derived from British publications, navigation charts, rock coring and seismic profiles. Each sampled station was assigned a sediment type based on its granulometry and its calcium carbonate content. The resulting 40 digitised classes were aggregated into 7 broader classes considered to have ecological relevance to the 16 selected macrobenthic species, namely mud, very fine sand, fine sand, coarse and gravelly sand, gravels, pebbles. Contrary to the other environmental factors, which were considered as continuous variables, sediment type was considered as a categorical variable.

To prevent multicollinearity among environmental predictors, we calculated the generalised variance inflation factor (gVIF; Fox & Monette, 1992). As recommended by Guisan & Zimmermann (2000), this was preferred to analysis of pairwise correlation between predictors because near linear dependencies may involve more than two predictors. Following the recommendation by Dormann *et al.* (2013), collinearity was assessed in both training and prediction datasets. All environmental variables had gVIF < 5 , i.e. below the most commonly applied threshold of 10 (Booth *et al.*, 1994).

2.3. Modelling techniques

Models were developed in R (R Development Core Team, 2013) using the 'stats' package for generalised linear models (GLMs) and the 'quantreg' package for regression quantiles (RQ).

Generalized linear models

GLMs are regression-based models describing the mean of a response variable to a combination of predictors through a link function (e.g. logit for binomial distributions, identity for Gaussian distributions). They can handle linear relationships between response and predictor variables but also nonlinear responses by using quadratic, cubic, or other parametric transforms. GLMs, as their non-parametric counterparts generalised additive models (GAMs), have been extensively used in species' distribution modelling because of their strong statistical foundation and ability to realistically model ecological relationships (Austin, 2002). This modelling method have successfully been applied to model the distribution of benthic invertebrates in the southern North Sea (Willems *et al.*, 2008) and in the Baltic Sea (Gogina & Zettler, 2010). It was also shown to perform as well as other methods when applied on a set of 20 characteristic or dominant species of the North Sea (Reiss *et al.*, 2011). In our study, GLMs were preferred to GAMs because the latter, more flexible and therefore more adapted to describe complex non-linear relationships without prior assumption on the shape of the response to environmental descriptors (e.g. asymmetric responses to temperature, see Pörtner, 2010), require more extensive datasets (Le Pape *et al.*, 2014), which was not desirable for modelling the distribution of the Western and West Channel species. Moreover, when applied on widely distributed species, GAMs may overfit the calibration data, resulting in a good adjustment but a low predictive power (Koubbi *et al.*, 2006).

Regression quantiles

Regression quantiles (RQ) are also regression approaches (Koenker, 2005). They allow a data distribution to be split into classes so that any part may be modelled rather than the mean. The upper bounds of observed distribution data can therefore be estimated (typically abundance between 0.75 and 0.95 quantiles) as a function of environmental factors. This technique is adapted to estimate the limiting effects of the environment on a species distribution (Hiddink & Kaiser, 2005). The predictions resulting from an upper quantile illustrate the spatial distribution of a species in ideal conditions and tend to describe potential distribution patterns highlighting every possible area exhibiting suitable conditions to the studied species (Le Pape *et al.*, 2014). RQ have been successfully applied to 16 of the most abundant marine fish and cephalopods of the eastern English Channel (Vaz *et al.*, 2008).

GLMs and RQ were used in a complementary way to obtain three different types of habitat prediction. GLMs were first used with presence/absence data to predict the probable habitat of the 16 studied species and then with abundance data to predict their preferential habitat. RQs were used to predict the potential habitat of the selected macrobenthic species and estimate their maximum response to environmental factors.

2.4. Models construction, selection and evaluation

Two runs were conducted. In the first run, models were calibrated on a 70% random sample of the original time t_1 data and predictive accuracy was evaluated on the remaining 30% of the data (Fig. 40a), a commonly used ratio in one-time data splitting for evaluation of models' performance. In the second run, models were calibrated using 100% of the original time t_1 data (2,676 stations) and evaluated on the independent time t_2 data (251 stations, representing about 9% of the time t_1 data) (Fig. 40b).

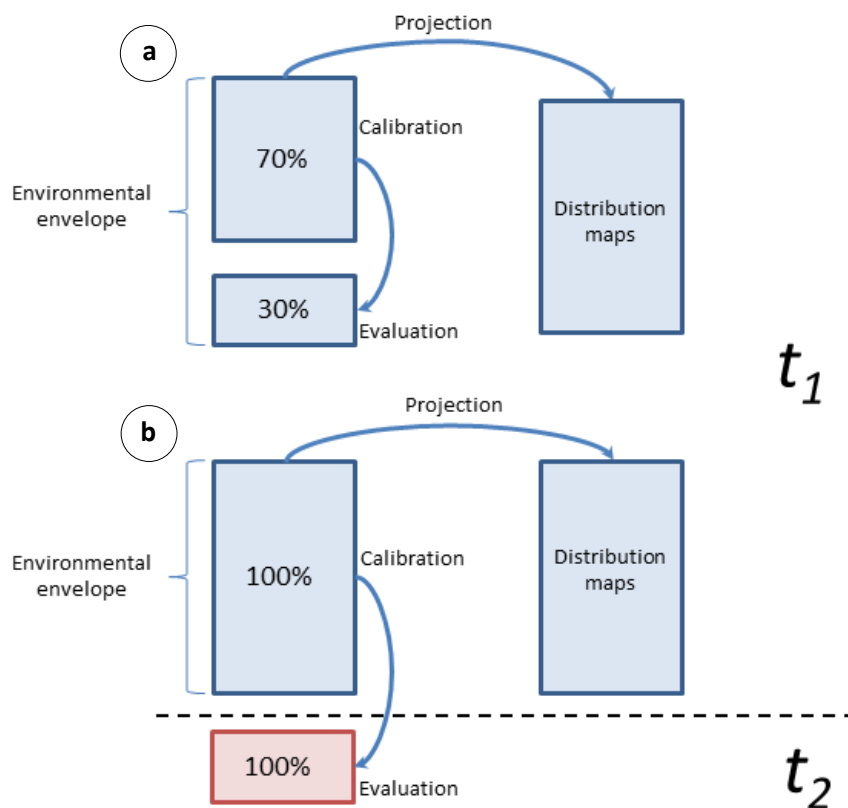


Figure 40. Species distribution modelling framework under two calibration and validation strategies: (a) data splitting and (b) independent validation.

Probable habitats

To predict probable habitats, species abundance data were first transformed into presence/absence data. In each run, models were first fitted using a binomial error distribution with all main effects (i.e. first-order interactions with the continuous environmental variables and sediment type as a categorical factor). To remove redundancy among variables, reject spurious relationships and therefore select the most parsimonious model, four alternative approaches were used: minimization of the Akaike's Information Criterion (AIC; Akaike, 1974) in backward selection, minimization of the AIC in forward selection, minimization of the Bayesian Information Criterion (BIC; Schwarz, 1978) in backward selection and minimization of the BIC in forward selection. Models were then fitted with all main effects and their quadratics (with sediment type as a categorical factor). The most significant variables were selected using the same four alternative approaches.

The 10 resulting models (i.e. full models with and without second-order polynomials and models resulting from the stepwise selection procedures) were then evaluated on their predictive performance at sites. We used two statistics, the Area Under the Curve (AUC) of the Receiver Operating Characteristic (ROC) and the coefficient of determination (R^2), to test the agreement between the presence-absence records and the predictions. The AUC is a threshold independent measure representing the relationship between the true positive rate (sensitivity) and the false positive rate ($1 - \text{specificity}$). Values of AUC range from 0 to 1, where a score of 1 indicates perfect predictions. Their interpretation is frequently based on the following guidelines with reference to Swets (1988): $\text{AUC} \geq 0.90$ = excellent; $0.80 \leq \text{AUC} \leq 0.90$ = good; $0.70 \leq \text{AUC} \leq 0.80$ = fair; $0.60 \leq \text{AUC} \leq 0.70$ = poor; $\text{AUC} \leq 0.60$ = fail. The R^2 is a measure based on the explained variance. Contrary to the AUC, it is not a rank-based measure but a parametric test evaluating the model's goodness-of-fit. The model with the best predictive performance (i.e. trade-off between the highest AUC and R^2 values) was selected as the final model. When there was hardly anything to choose between the scores of two or more models, the most parsimonious was selected.

Preferential habitats

As there was an overdispersion of abundance data due to the large amount of null values, a delta model approach was applied (Stefansson, 1996 ; Welsh *et al.*, 1996). This is a conditional approach coupling two independent sub-models: one testing for the presence of the species and another one estimating the abundance where presence is predicted. Thus, modelled species probabilities of occurrence were first transformed into presence/absence records on the basis of the minimal threshold obtained using the two following methods working on presence/absence data: sensitivity-specificity equality and maximization of the sum of sensitivity and specificity (Liu *et al.*, 2005).

Optimal thresholds were calculated using the 'PresenceAbsence' package in R (R Development Core Team, 2013). A $\log(y_i + 1)$ -transformation was applied to the abundance data to bring them closer to normality. GLMs were then fitted using a Gaussian distribution on non-null log-transformed abundances only and coupled to predicted presence/absence values. As our calculations of optimal thresholds are correlated to prevalence (i.e. the proportion of sampled stations in which the species was recorded as present), commission error is increased for rare species, resulting in over predicted distributions (Manel *et al.*, 2001). Delta models were therefore only fitted for species present in at least 10% of the sampled stations in time t_1 . As for models fitted using a binomial error distribution, in each run, models using a Gaussian distribution error on non-null abundances were first fitted with all main effects and their quadratics (with sediment type as a categorical factor). The most significant variables were then selected using the AIC and the BIC in both backward and forward selections. The same procedure was used with models fitted with all main effects and their quadratics (with sediment type as a categorical factor).

The 10 resulting models (i.e. the two full models and models resulting from the stepwise selection procedures) were then evaluated on their predictive performance at sites. Two statistics were used as evaluation measures: the Mean Absolute Error (MAE) and the coefficient of determination (R^2). The MAE is a widely used measure in model evaluations. It is calculated as: $MAE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |\mu_i - y_i|$ where n is the total number of sites, μ is the fitted value for site i and y is the observed value for site i . The model with the best predictive performance (i.e. trade-off between the lowest MAE and the highest R^2 values) was selected as the final model. When there was hardly anything to choose between the scores of two or more models, the most parsimonious was selected. Non-null abundance models were evaluated using Spearman's rank correlation coefficients (Spearman's ρ) between observed and predicted values. This test was preferred to that of Pearson because it does not assume a linear relationship between the variables.

Potential habitats

RQ models were fitted on $\log(y_i + 1)$ -transformed abundance data at five quantile intervals from the 75th to the 95th. In each run (i.e. calibration and validation using the split time t_1 dataset on the one hand and using the 100% times t_1 and t_2 datasets on the other hand), at each studied quantile, a selection procedure similar to that used for GLMs was performed. Models were first fitted with all main effects (with sediment type as a categorical factor) and the most significant variables selected

using the AIC and the BIC in both backward and forward selections. Then, the same procedure was used with all main effects and their quadratics (still with sediment as a categorical factor).

The 10 resulting models of each quantile were evaluated on their predictive performance at sites. The two statistics used to assess the agreement between observed and predicted abundance values were the correct classification test and Spearman's rank correlation coefficient (Spearman's ρ). Correct classification for a regression quantile is defined by the proportion of predicted values that fall above those observed in the validation dataset (Eastwood *et al.*, 2003 ; Vaz *et al.*, 2008). For example, if a SDM was developed from the 90th quantile of the abundance distribution, correct classification would require at least 90% of all predicted abundance values to fall above and at most 10% below those observed. Because the values predicted by an upper quantile regression model are, by construction, higher than most of the observed values, Spearman's rank correlation coefficient (Spearman's ρ) was preferred to that of Pearson as it does not assume a linear relationship between the variables. At each quantile, the model with the best predictive performance (i.e. trade-off between the lowest correct classification test and the highest Spearman's ρ) was selected as the final model. The same evaluation measures were used to select the quantile for which the final model was the one with the best predictive performance.

2.5. Relative contribution of environmental factors

For all GLMs validated with independent t_2 validation data (fitted on either presence/absence or abundance data), we investigated the relative influence of each predictor by looking at their marginal and drop contributions to the total explained variance of the model, both calculated using the coefficient of determination. Marginal or alone contribution corresponds to the contribution of a predictor on its own whereas drop contribution corresponds to the contribution of a predictor when it is dropped from the final model. If there was an important marginal contribution of predictors to the total explained variance, then this would suggest that, alone, they explain a great part of the total variance. Alternatively, if there were no or only low marginal contributions, then this would suggest that the selection procedure kept them in the model because they may contain additional information not captured by the other predictors. Thus, if there was an important drop in explained variance when predictors were excluded from models, then this would suggest that they contain unique information that cannot be captured by the other predictors. Alternatively, if there were no drop in explained variance, then this would reduce confidence in models using that predictor, because there were feasible alternatives using a combination of other predictors.

2.6. Predicted distribution and error maps

In order to maximise the use of available data, digital (raster) maps were processed at the highest possible spatial resolution of 0.001° (approximately 100 m), as available from the SHOM data. The four other environmental data were therefore resampled to a resolution of 0.001° with ArcGIS 10.3.1 (ESRI) and Surfer 11.6 (Golden Software, Inc.). Prior to this, all digital maps were limited to the extent of the English Channel, so as to avoid extrapolating outside the model development bounds (Fig. 41). Main effect quadratics digital maps of the four continuous environmental parameters were created with ArcGIS 10.3.1 (ESRI). For the species for which sediment type was selected in the final non-null abundance model but which were absent from certain types of sediment (e.g. very fine sand), corresponding grid cells were recoded as missing values (NAs) for preferential habitat mapping. Predictive mapping was done by calculating prediction values (either presence probabilities or predicted $\log(y_i + 1)$ -transformed abundances) at each of the 22,330,000 grid cells of the digital maps in R (R Development Core Team, 2013). Predicted $\log(y_i + 1)$ -transformed abundances were then anti-logged by calculating the exponential and removing 1 to each grid cell. Projection maps presented here were displayed in QGIS 2.14 Essen (GNU General Public License).

For preferential habitat maps, the relative prediction or model error (defined as the absolute difference between observed and predicted species abundance, relative to the maximum observed value) was also computed to illustrate model adjustment. For potential habitat maps, however, the error was set to zero if the observed value was lower than the predicted value (which is the expected behaviour of that type of model). The spatial distribution of the model error ratios was mapped for each model using geostatistics and kriging in Surfer 11.6 (Golden Software, Inc.), the value of 1 corresponding to the maximum possible prediction error.

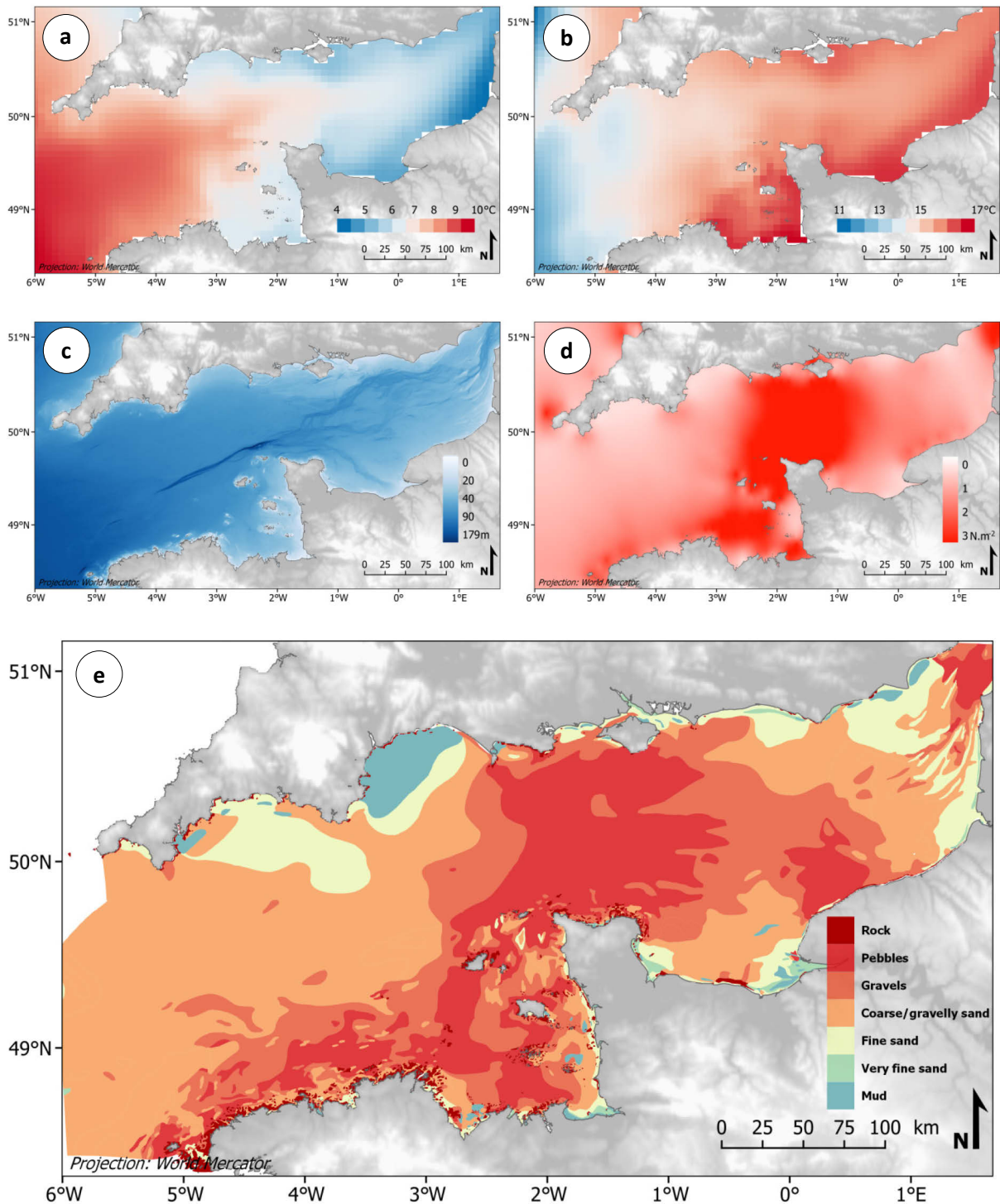


Figure 41. Digital environmental layers used to generate spatial predictions of macrobenthic species presence probabilities and abundances from the selected models: (a) mean seabed temperature of the coldest month (°C), (b) mean seabed temperature of the warmest month (°C), (c) mean depth (m), (d) maximum seabed shear stress (N.m⁻²) and (e) sediment types.

2.7. Link between recent climate warming and predicted distributions

For species for which seabed temperature was selected in the final presence/absence model validated with independent t_2 data, we used a paired Student t -test to compare the performances (defined as AUC scores) of models evaluated on time t_2 temperature data with t_2 distribution data with models evaluated on time t_1 temperature data with t_2 distribution data. The alternative hypothesis H_1 was better predictions when validations are both based on temperature and distribution data from time t_2 . This was effectively testing whether present seabed temperature grids contained unique information. If the 2011-2013 temperature predictors contained unique information, this would suggest that species showing relationships with temperature already shifted their distribution to match current conditions.

3. RESULTS

3.1. How do models perform on an independent validation dataset?

Presence/absence models' predictive accuracy on independent validation was good around the median value (i.e. $0.80 < \text{AUC} < 0.90$), but poor near the lower quartile distribution of accuracy values (i.e. $0.60 < \text{AUC} < 0.70$) (Table 6). For two species (i.e. the bivalves *Clausinella fasciata* and *Spisula elliptica*), models even failed when fitted on independent presence/absence validation data (i.e. $\text{AUC} < 0.60$). Upper quartile accuracy value was good (i.e. $0.80 < \text{AUC} < 0.90$). Correlations between observed and predicted abundance using GLM were quite low and, for most species, not significant; average $\rho \pm \text{SE}$ was 0.18 ± 0.16 (6 out of 9 species showing non-significant associations; $P > 0.05$). The highest significant correlations were found for the bivalve *Polititapes rhomboides* ($\rho = 0.45$) and for the gastropod *Tritia incrassata* ($\rho = 0.37$). For regression quantiles, models' predictive accuracy was generally quite high (average $\rho = 0.38 \pm 0.18$). Results were significant ($P < 0.001$) for all but 2 species (i.e. the bivalves *Aequipecten opercularis* and *Spisula elliptica*).

3.2. Does validation on nonindependent distribution data provide good estimates of models' predictive accuracy on independent data?

Because of the lack of independent data for their validation, especially when current species distributions are used to predict distributions under future climates, models' accuracy is most often assessed using nonindependent data. It is therefore useful to estimate the degree to which predictive accuracy measured with nonindependent t_1 distribution data provides a good surrogate for accuracy evaluated on t_2 independent data. Our results show that presence/absence models' accuracy evaluated on a nonindependent 30% subset of t_1 data was generally higher (Table 7) than accuracy evaluated on independent t_2 data (Table 6). Nevertheless, four species (i.e. the gastropods *Buccinum undatum* and *Tritia incrassata* and the bivalves *Nucula nucleus* and *Palliolium tigrinum*) displayed AUC scores unexpectedly higher with validation on independent t_2 data. Drops in accuracy from calibration to validation sets (i.e. accuracy in validation minus accuracy on calibration sets) were most often higher for models validated with independent t_2 validation data (i.e. average drop $\pm \text{SE}$ of -0.08 ± 0.14 , Table 6) than for models validated with nonindependent t_1 validation data (i.e. average drop $\pm \text{SE}$ of 0.00 ± 0.03 , Table 7). When models were validated with independent t_2 data, the maximum drop in accuracy was -0.34 (*Limaria loscombi*) with the best result being an increase in

Table 6. Selected models and predictive accuracy of target species' GLM and RQ, calibrated with 100% of time t1 data and validated against 100% of time t2 data. In 'Fitted parameters t1 + t2', bedstress = sea bed shear stress, Tmin = minimal sea bed temperature, Tmax = maximal seabed temperature, sed = sediment type, 2 alongside the variable indicates the use of second order polynomial. AUC (presence/absence models) and Spearman's rank correlation coefficients (abundance models) are shown with associated significance for abundance models where ns = non-significant ($P \geq 0.05$), * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. Δ_{acc} corresponds to the difference between accuracy measured on the 100% time t2 validation set and accuracy measured on the 100% time t1 calibration set.

Species	Fitted parameters t1 + t2	Calibration 100% t1	Validation 100% t2	Δ_{acc}	
Presence/absence					
Western species					
<i>Astarte sulcata</i>	Tmax + Tmax2 + depth + depth2	0.97	0.94	-0.03	
<i>Gouldia minima</i>	bedstress2 + Tmin + Tmin2 + sed	0.86	0.67	-0.19	
<i>Limaria hians</i>	bedstress + Tmin + depth + sed	0.94	0.94	0.00	
<i>Limaria loscombi</i>	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax + Tmax2 + depth + depth2 + sed	0.95	0.61	-0.34	
<i>Palliolium tigerinum</i>	bedstress + bedstress2 + Tmax + Tmax2 + depth + depth2	0.95	0.92	-0.03	
West Channel species					
<i>Clausinella fasciata</i>	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax2	0.91	0.56	-0.35	
<i>Venus casina</i>	bedstress + Tmin + Tmax + depth + sed	0.86	0.82	-0.04	
Sarnian species					
<i>Nucula nucleus</i>	bedstress + Tmin + Tmax + depth + sed	0.73	0.79	0.06	
<i>Polititapes rhomboides</i>	bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax + depth + depth2 + sed	0.84	0.83	-0.01	
Eastern species					
<i>Buccinum undatum</i>	sed + depth2 + depth	0.69	0.82	0.13	
<i>Spisula elliptica</i>	bedstress + Tmin + depth + sed	0.71	0.46	-0.25	
Species throughout the Channel					
<i>Aequipecten opercularis</i>	depth + depth2 + Tmin + Tmin2	0.75	0.68	-0.07	
<i>Glycymeris glycymeris</i>	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax2 + depth + depth2 + sed	0.83	0.82	-0.01	
<i>Tritia incrassata</i>	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + depth + sed	0.78	0.81	0.03	
Species not classified					
<i>Ocenebra erinacea</i>	bedstress + sed	0.83	0.85	0.02	
<i>Timoclea ovata</i>	Tmin + Tmax + sed	0.82	0.77	-0.05	
Abundance					
Sarnian species					
<i>Nucula nucleus</i>	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax + Tmax2 + depth + sed	0.43***	0.10 ^{ns}	-0.33	
<i>Polititapes rhomboides</i>	Tmax + sed + Tmin + Tmin2	0.46***	0.45***	-0.01	
Eastern species					
<i>Buccinum undatum</i>	bedstress + Tmin + Tmax + depth + sed	0.19***	0.12 ^{ns}	-0.07	
<i>Spisula elliptica</i>	bedstress + Tmin + Tmax + depth + sed	0.4***	-0.06 ^{ns}	-0.46	
Species throughout the Channel					
<i>Aequipecten opercularis</i>	Tmin + sed	0.32***	0.06 ^{ns}	-0.26	
<i>Glycymeris glycymeris</i>	sed	0.26***	0.15 ^{ns}	-0.11	
<i>Tritia incrassata</i>	Tmax2	0.1*	0.37**	0.27	
Species not classified					
<i>Ocenebra erinacea</i>	bedstress + depth + sed	0.38***	0.32*	-0.06	
<i>Timoclea ovata</i>	bedstress + Tmin + Tmax + sed	0.52***	0.13 ^{ns}	-0.39	
Regression Quantiles					
Quantile					
Sarnian species					
<i>Nucula nucleus</i>	95	bedstress + Tmin + Tmax + depth + sed	0.28***	0.47***	0.19
<i>Polititapes rhomboides</i>	75	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax + Tmax2 + depth2 + sed	0.49***	0.55***	0.06
Eastern species					
<i>Buccinum undatum</i>	90	sed + depth2 + bedstress + Tmax	0.26***	0.34***	0.08
<i>Spisula elliptica</i>	85	sed	0.23 ^{ns}	0.08 ^{ns}	-0.15
Species throughout the Channel					
<i>Aequipecten opercularis</i>	80	sed + depth2 + Tmin2 + Tmin + Tmax + depth	0.35 ^{ns}	0.08 ^{ns}	-0.27
<i>Glycymeris glycymeris</i>	90	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax + Tmax2 + depth + sed	0.43***	0.46***	0.03
<i>Tritia incrassata</i>	95	bedstress + Tmin + Tmax + depth + sed	0.30***	0.44***	0.14
Species not classified					
<i>Ocenebra erinacea</i>	95	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax + Tmax2 + depth + sed	0.46***	0.50***	0.04
<i>Timoclea ovata</i>	95	bedstress + Tmin + Tmin2 + Tmax2 + depth + depth2 + sed	0.49***	0.48***	-0.01

accuracy of 0.13 (*Buccinum undatum*) (Table 6). When models were validated on a 30% random sample of the original t_1 data, drops in accuracy were much more homogeneous with a maximum drop in accuracy of -0.05 (*Spisula elliptica* and *Venus casina*) and the best result being an increase of 0.04 (*Clausinella fasciata*) (Table 7).

Except for *Tritia incrassata*, abundance GLM accuracy evaluated on a nonindependent 30% subset of t_1 data (Table 7) was always higher than accuracy evaluated on independent t_2 data (Table 6), resulting in significant correlations between observations and predictions. Average $\rho \pm SE$ was 0.35 ± 0.14 for models validated on a 30% random sample of the original t_1 data and 0.18 ± 0.16 for models validated on t_2 independent data (only 3 out of 9 species showing significant associations). Drops in accuracy from calibration to validation sets were therefore higher for models validated with independent t_2 validation data (i.e. average drop $\pm SE$ of -0.16 ± 0.23 , Table 6) than for models validated with nonindependent t_1 validation data (i.e. average drop $\pm SE$ of -0.01 ± 0.05 , Table 7).

Lower differences in accuracy were found between RQ models evaluated on a nonindependent 30% subset of t_1 data (Table 7) and those evaluated on independent t_2 validation data (Table 6). Average $\rho \pm SE$ was 0.40 ± 0.14 for models validated on a 30% random sample of t_1 data (all species showing significant associations) and 0.38 ± 0.18 for models validated on t_2 independent data (all but 2 species showing significant associations). Drops in accuracy from calibration to validation sets for models validated with nonindependent validation t_1 data (Table 7) were in average close to those obtained for models validated with independent t_2 validation data (Table 6) (i.e. average drops $\pm SE$ of 0.03 ± 0.07 and 0.01 ± 0.14 respectively). When models were validated on a 30% random sample of the original t_1 data, the maximum drop in accuracy was -0.05 (*Spisula elliptica*) and the best result was an increase in accuracy of 0.20 (*Glycymeris glycymeris*) (Table 7). When models were validated with independent t_2 data, then the maximum drop in accuracy was -0.27 (*Aequipecten opercularis*) whereas the best result was an increase in accuracy of 0.19 (*Nucula nucleus*) (Table 6).

Table 7. Selected models and predictive accuracy of target species' GLM and RQ, calibrated with 70% data from time t1 data and validated against remaining 30% data of time t1. In 'Fitted parameters t1 + t2', bedstress = sea bed shear stress, Tmin = minimal sea bed temperature, Tmax = maximal seabed temperature, sed = sediment type, 2 alongside the variable indicates the use of second order polynomial. AUC (presence/absence models) and Spearman's rank correlation coefficients (abundance models) are shown with associated significance for abundance models where ns = non-significant ($P \geq 0.05$), * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. Δ_{acc} corresponds to the difference between accuracy measured on the 30% randomly chosen time t1 validation set and accuracy measured on the 70% time t1 calibration set.

Species	Fitted parameters t1	Calibration 70% t1	Validation 30% t1	Δ_{acc}	
Presence/absence					
Western species					
<i>Astarte sulcata</i>	bedstress + Tmin	0.95	0.97	0.02	
<i>Gouldia minima</i>	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax + Tmax2 + depth + depth2 + sed	0.86	0.85	-0.01	
<i>Limaria hians</i>	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + depth + depth2 + sed	0.97	0.94	-0.03	
<i>Limaria loscombi</i>	Tmax	0.93	0.91	-0.02	
<i>Palliolium tigerinum</i>	Tmin + Tmin2	0.89	0.91	0.02	
West Channel species					
<i>Clausinella fasciata</i>	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax2	0.90	0.94	0.04	
<i>Venus casina</i>	Tmin + Tmin2 + depth + sed	0.90	0.85	-0.05	
Sarnian species					
<i>Nucula nucleus</i>	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax + Tmax2 + depth + depth2 + sed	0.76	0.78	0.02	
<i>Polititapes rhomboides</i>	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax + depth + depth2 + sed	0.84	0.84	0.00	
Eastern species					
<i>Buccinum undatum</i>	sed + depth2 + depth + bedstress + Tmax + Tmax2 + Tmin + Tmin2	0.73	0.72	-0.01	
<i>Spisula elliptica</i>	Tmin + Tmax + Tmax2 + depth + sed	0.74	0.69	-0.05	
Species throughout the Channel					
<i>Aequipecten opercularis</i>	Tmin + Tmin2 + Tmax + Tmax2 + depth + depth2 + sed	0.78	0.77	-0.01	
<i>Glycymeris glycymeris</i>	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax2 + depth + depth2 + sed	0.83	0.84	0.01	
<i>Tritia incrassata</i>	bedstress + Tmin + depth + sed	0.77	0.78	0.01	
Species not classified					
<i>Ocenebra erinacea</i>	bedstress + Tmin + Tmin2 + Tmax + Tmax2 + depth + sed	0.84	0.87	0.03	
<i>Timoclea ovata</i>	sed + Tmin + Tmax + Tmin2 + bedstress2	0.84	0.83	-0.01	
Abundance					
Sarnian species					
<i>Nucula nucleus</i>	bedstress + Tmin + depth	0.36***	0.37***	0.01	
<i>Polititapes rhomboides</i>	Tmax + sed + Tmin + Tmin2 + depth2 + depth	0.50***	0.51***	0.01	
Eastern species					
<i>Buccinum undatum</i>	sed + Tmin2 + Tmin	0.22***	0.17*	-0.05	
<i>Spisula elliptica</i>	bedstress + Tmin + depth	0.35***	0.46***	0.11	
Species throughout the Channel					
<i>Aequipecten opercularis</i>	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax + Tmax2 + depth + depth2 + sed	0.34***	0.27***	-0.07	
<i>Glycymeris glycymeris</i>	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax2 + depth2 + sed	0.44***	0.42***	-0.02	
<i>Tritia incrassata</i>	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax + Tmax2 + depth + depth2 + sed	0.16**	0.13 ^{ns}	-0.03	
Species not classified					
<i>Ocenebra erinacea</i>	bedstress + Tmin + Tmax + depth + sed	0.38***	0.39***	0.01	
<i>Timoclea ovata</i>	Tmin + Tmax + sed	0.52***	0.47***	-0.05	
Regression Quantiles					
Sarnian species					
<i>Nucula nucleus</i>	80	bedstress + bedstress2 + Tmin2 + depth2 + sed	0.27***	0.32***	0.05
<i>Polititapes rhomboides</i>	95	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax + Tmax2 + depth2 + sed	0.52***	0.52***	0.00
Eastern species					
<i>Buccinum undatum</i>	90	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax + Tmax2 + sed	0.27***	0.28***	0.01
<i>Spisula elliptica</i>	90	bedstress + Tmin + Tmax + Tmax2 + depth + depth2 + sed	0.29***	0.24***	-0.05
Species throughout the Channel					
<i>Aequipecten opercularis</i>	75	bedstress + Tmin + Tmax + depth + sed	0.35***	0.35***	0.00
<i>Glycymeris glycymeris</i>	90	bedstress + bedstress2 + Tmin + Tmin2 + Tmax + Tmax2 + depth + sed	0.43***	0.63***	0.20
<i>Tritia incrassata</i>	95	bedstress + Tmin + Tmax + depth + sed	0.29***	0.29***	0.00
Species not classified					
<i>Ocenebra erinacea</i>	85	bedstress + bedstress2 + sed	0.44***	0.5***	0.06
<i>Timoclea ovata</i>	95	bedstress + bedstress2 + Tmin2 + Tmax + Tmax2 + depth2 + sed	0.50***	0.49***	-0.01

3.3. Which environmental factors affect the distribution of macrobenthic animal species in the English Channel?

The 16 benthic species for which SDMs were developed and the effects of environmental factors studied on their distribution were chosen inter alia because of their differences in geographical distribution patterns and subsequent affiliation to one of the different groups defined by Holme (1966). The following results are presented according to his classification.

3.3.1. Western species

Due to the low prevalence of Western species ($< 10\%$ of sampled stations in time t_1), only presence/absence models were fitted. Models' predictive accuracy on independent validation was poor (i.e. $0.60 < \text{AUC} < 0.70$) for the bivalves *Gouldia minima* and *Limaria loscombi* to excellent (i.e. $\text{AUC} > 0.90$) for the bivalves *Astarte sulcata*, *Limaria hians* and *Palliolum tigrinum* (Table 6). Seabed temperature (i.e. either maximal temperature, minimal temperature or both) was always selected in final models. Seabed shear stress and depth were found to be significant in all but one model and seabed sediment type in all but two models following selection and validation processes. Out of the five models validated with independent t_2 validation data, four included quadratic terms.

Astarte sulcata



Probable habitat

The presence/absence model having the best predictive power on the distribution of *Astarte sulcata* on independent t_2 validation fitted only two environmental factors: depth and maximal seabed temperature (Table 6). Marginal contribution of depth to the total variance explained by the model was slightly greater (86%) than that of maximal temperature (84%) (Fig. 42). Analysis of drop contributions confirmed the slightly greater importance of depth in the predicted distribution of *A.sulcata* with a loss of 16% vs. 14% for maximal temperature (Fig. 42). This resulted in higher presence probabilities in deeper waters where the maximal seabed temperature is low, at the westernmost part of the English Channel (Fig. 43a). Overall, the map of presence probabilities matched relatively well with presences reported by Cabioch and co-workers (Fig. 43b), the optimal threshold for the species to be present being 0.01. However, the highest presence probabilities were not necessarily related to the denser presence records in 1959-1976, north of Brittany.

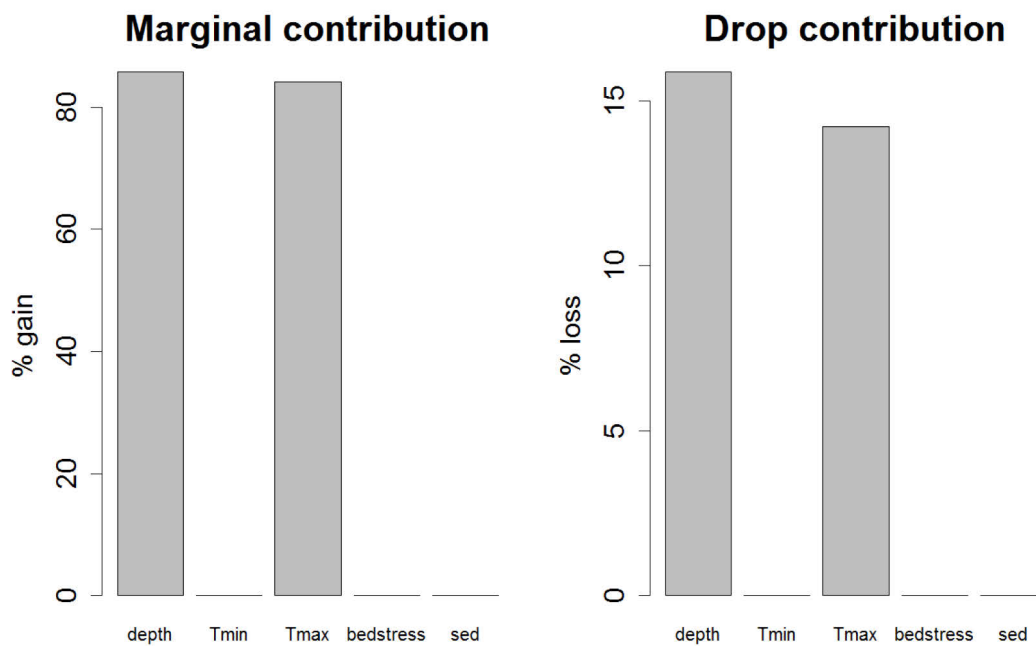


Figure 42. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of *Astarte sulcata*.

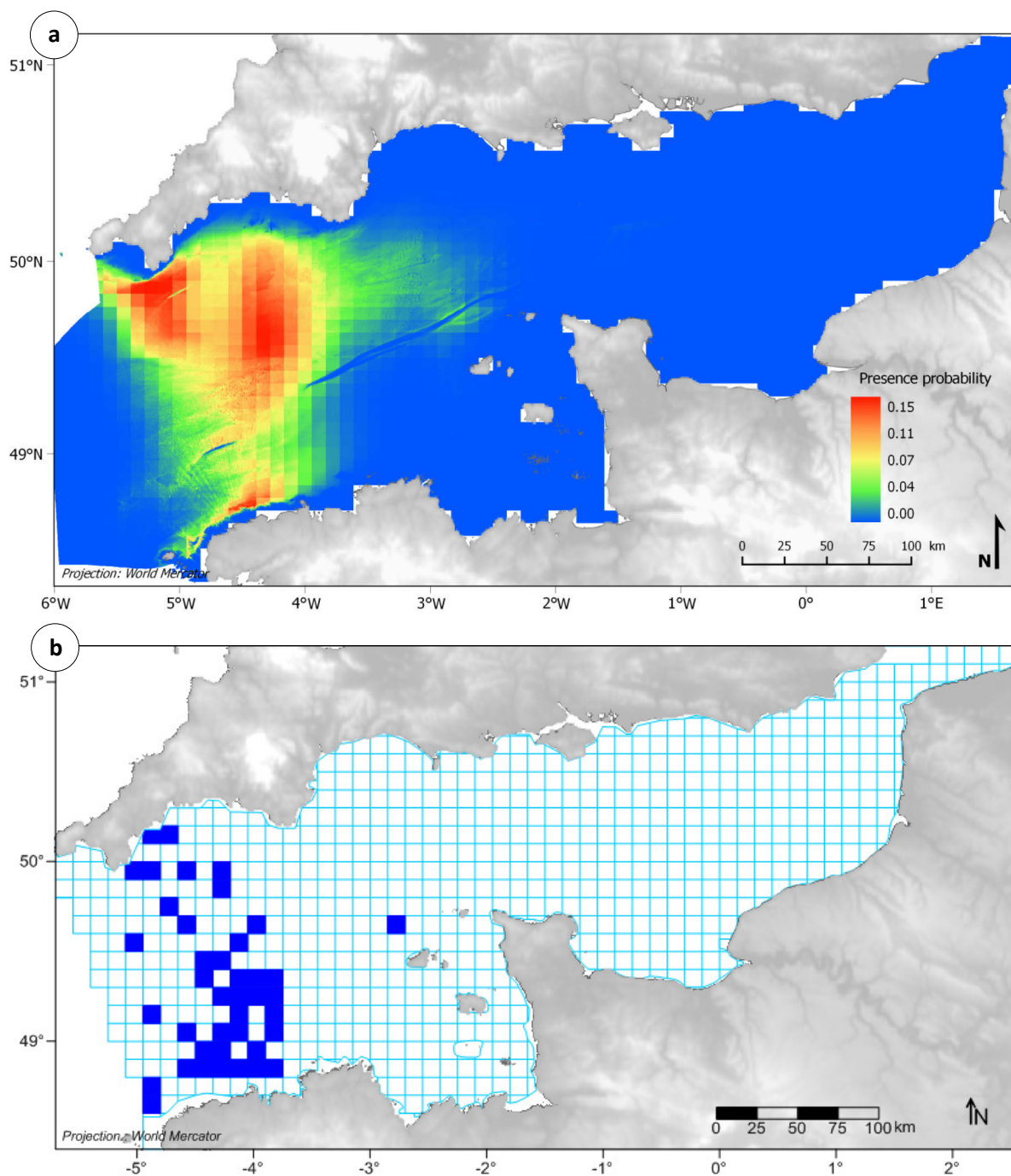


Figure 43. (a) Presence probability of *Astarte sulcata* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

Gouldia minima



Probable habitat

Out of the three environmental factors of the selected presence/absence model for *Gouldia minima* (Table 6), minimal seabed temperature, represented by a polynomial term, was the one contributing the most to the total explained variance with a marginal contribution of 70% and a drop contribution of 66% (Fig. 44). Sediment type contributed more than two times less than minimal temperature with a marginal contribution of 28% and a drop contribution of 29%. Marginal and drop contributions of seabed shear stress were very low (3 and 1%, respectively). Higher presence probabilities were therefore predicted where minimal temperatures were high (> 8°C), especially in gravelly sediments, in the western half of the English Channel (north of Brittany and north of Gurensy) (Fig. 45a). These presence probabilities generally matched with presences reported by Cabioch and co-workers (Fig. 45b), with the exception of the gravels of the central Channel where the species was not found in the 1970's.

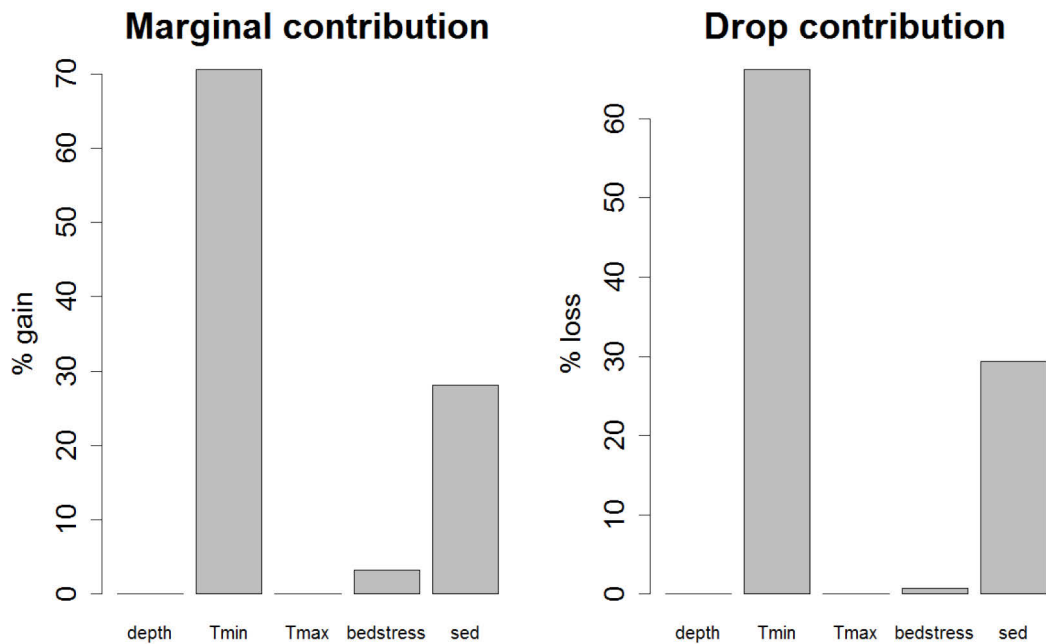


Figure 44. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of *Gouldia minima*.

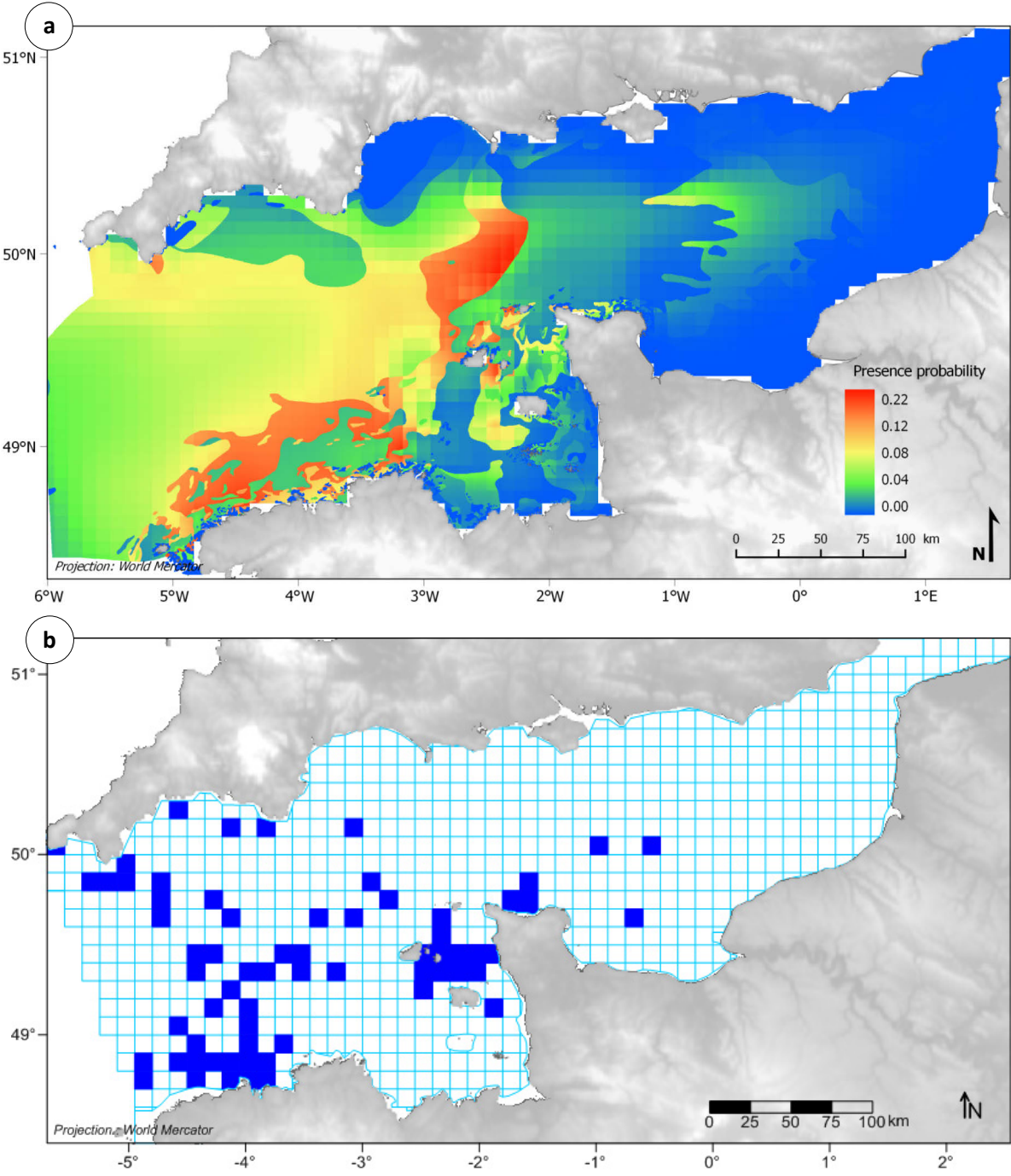


Figure 45. (a) Presence probability of *Gouldia minima* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

Limaria hians



Probable habitat

The final presence/absence model for *Limaria hians* predicted linear relationships with sediment types and three continuous environmental factors: seabed shear stress, minimal seabed temperature and depth (Table 6). Marginal and drop contributions of sediment type to the total variance explained by the model were the most important (26 and 100% respectively) (Fig. 46). Minimal temperature had a null marginal contribution but a strong drop contribution (71%), indicating this factor explained a part of the total variance not captured by the other factors, whereas seabed shear stress had a low marginal contribution but a moderate drop contribution (2% and 39% respectively). Marginal contribution of depth was null and its drop contribution only very low (1%). As a result, the highest presence probabilities were predicted in the western half of the English Channel, from Brittany to the Cotentin peninsula, in gravelly and pebbly grounds where seabed minimal temperatures are not too low for *L. hians* (Fig. 47a). Overall, the map of presence probabilities seemed to match well with presences reported by Cabioch and co-workers (Fig. 47b), the optimal threshold for the species to be present being 0.02.

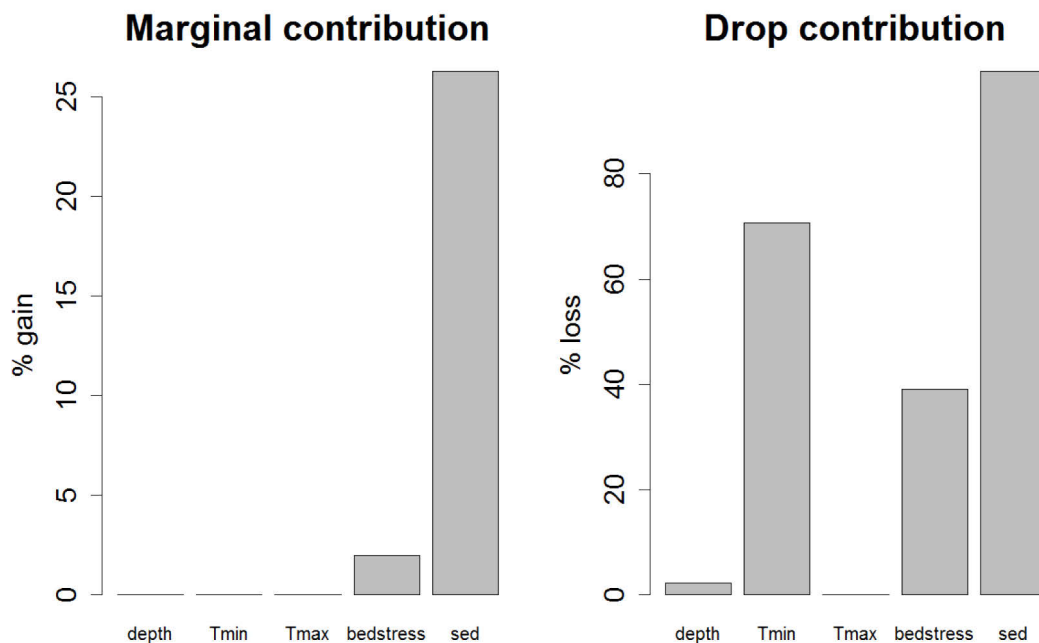


Figure 46. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of *Limaria hians*.

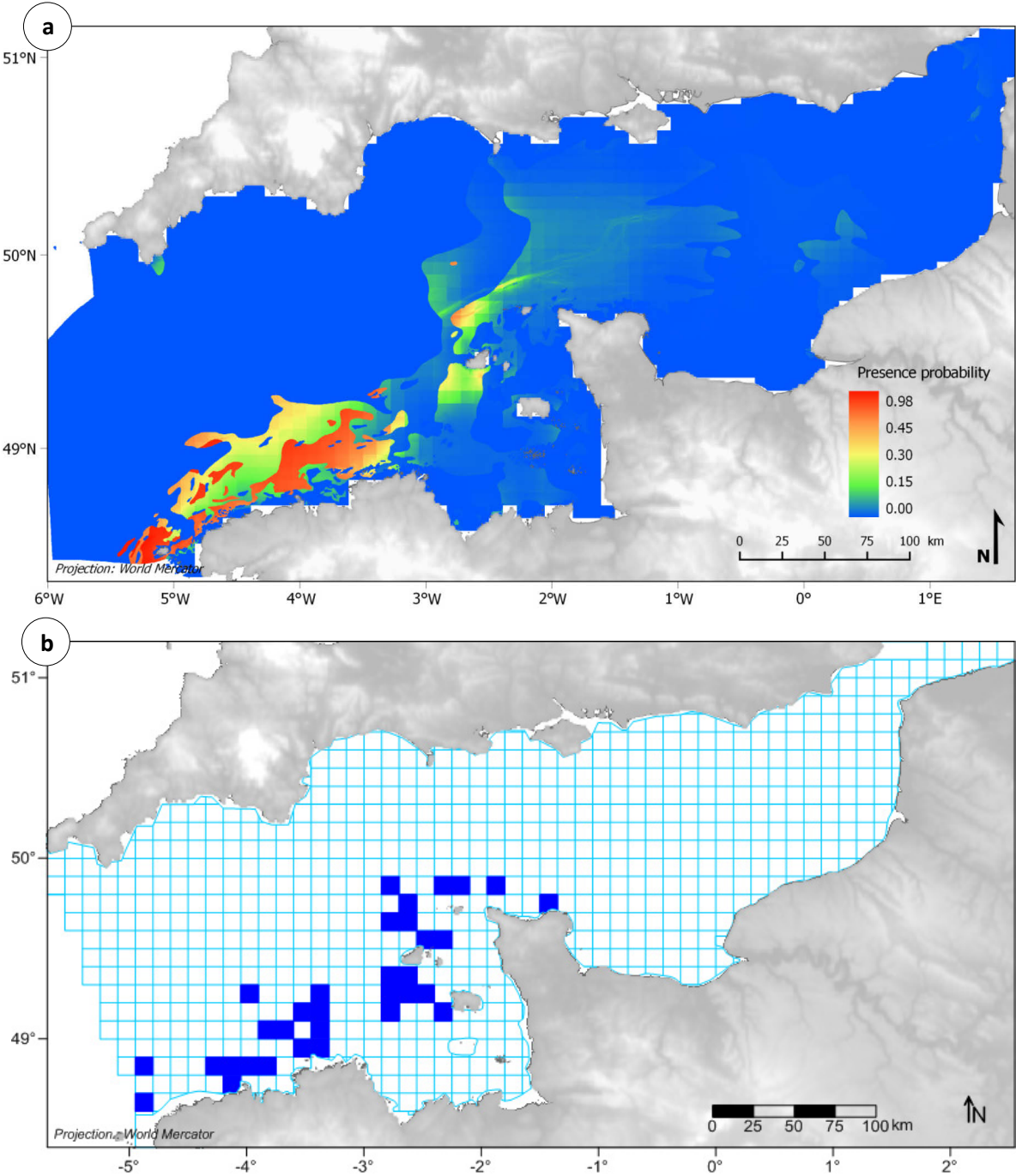


Figure 47. (a) Presence probability of *Limaria hians* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

Limaria loscombi



Probable habitat

The final presence/absence model for *Limaria loscombi* included all five environmental predictors with all quadratic terms on independent t_2 validation (Table 6). Marginal contributions of depth, minimal seabed temperature and maximal seabed temperature to the total variance explained by the model were relatively important, ranging from 46 to 79% (Fig. 48). Those of seabed shear stress and sediment type were much lower (6 and 10% respectively). Analysis of drop contributions confirmed the importance of depth and maximal temperature in the predicted distribution of *L. loscombi* with losses of 21 and 28% whereas the loss related to the removal of minimal temperature from the model was almost null (Fig. 48). Drop contributions of seabed shear stress and sediment type were slightly negative, indicating an increase in the total explained variance when one of these environmental factors is removed from the selected model. Taken as a whole, the final model predicted higher presence probabilities in the deep waters of the western-most part of the English Channel, where maximal seabed temperatures did not rise above around 13°C, but also in locally close to the coasts of Cornwall and western Brittany (Fig. 49a). Overall, presence probabilities matched relatively well with presences reported by Cabioch and co-workers (Fig. 49b), the optimal threshold for the species to be present being 0.01.

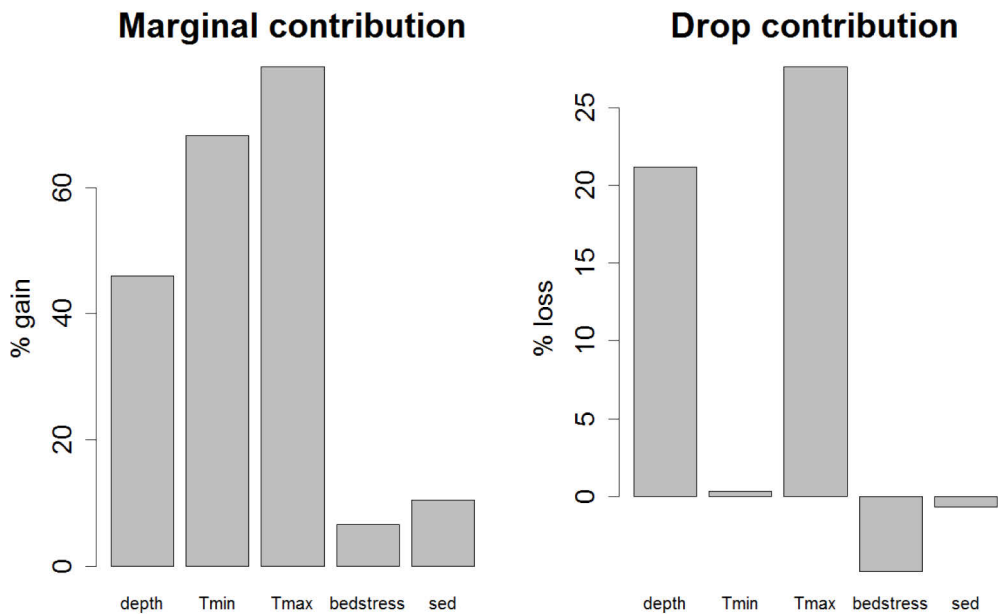


Figure 48. Marginal and drop contribution to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of *Limaria loscombi*.

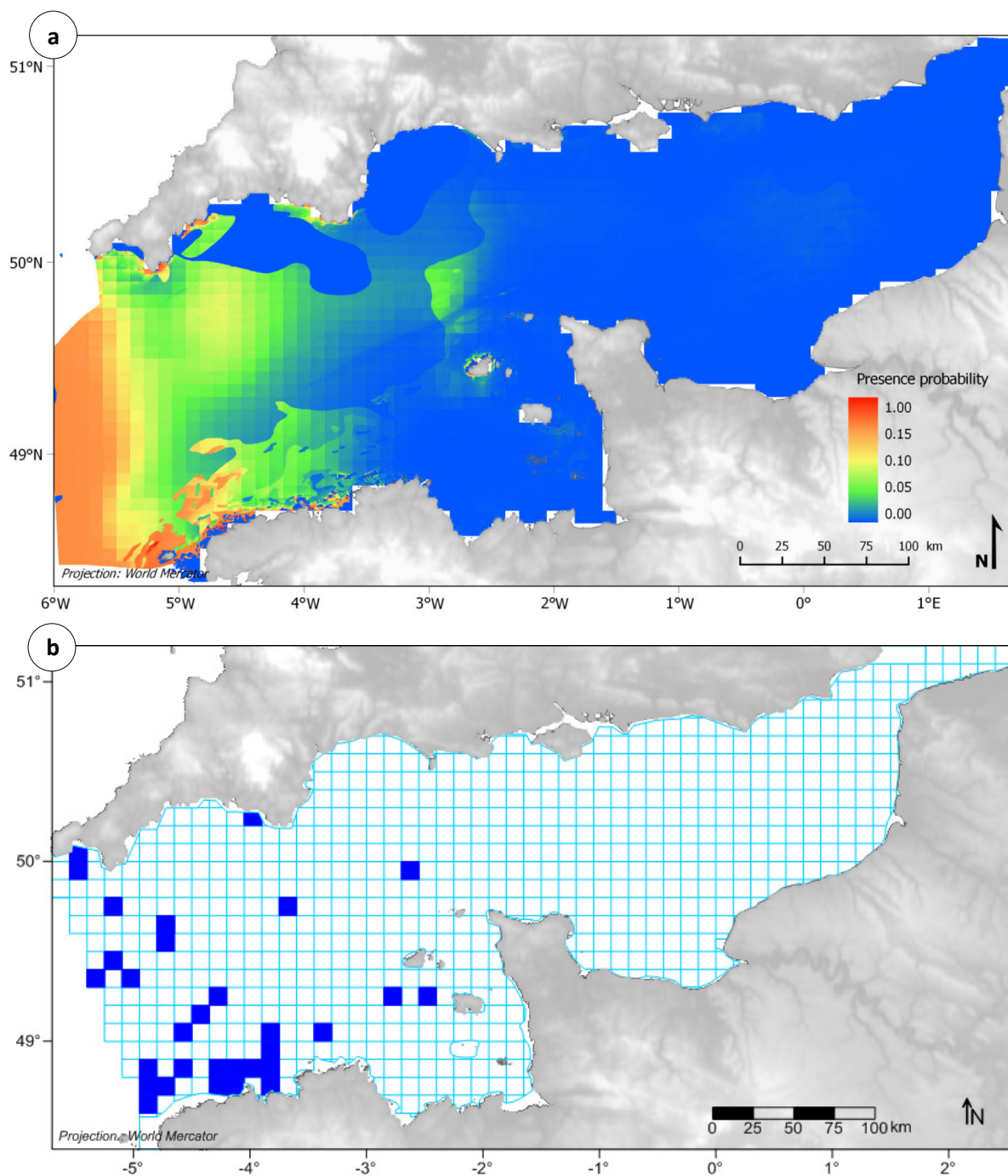


Figure 49. (a) Presence probability of *Limaria loscombi* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

Palliolium tigrinum



Probable habitat

The presence/absence model having the best predictive power on the distribution of *Palliolium tigrinum* on independent validation fitted three environmental factors: depth, maximal seabed temperature and seabed shear stress (Table 6). Marginal contribution of depth to the total variance explained by the model was greater (34%) than that of maximal temperature and shear stress (19 and 9% respectively) (Fig. 50). On the contrary, analysis of drop contributions revealed a greater importance of shear stress in predicting the distribution of *P. tigrinum* (66% vs. 36% for depth and 35% for maximal temperature). This resulted in higher presence probabilities in the deep waters (> 100 m) of the western entrance of the English Channel, where shear stress is weak and maximal seabed temperatures are low (Fig. 51a). Overall, the map of presence probabilities seemed to match well with presences reported by Cabioch and co-workers (Fig. 51b) taking into account the low but above optimal threshold probabilities (i.e. > 0.01) found from the western entrance of the Channel to Guernsey, where seabed shear stress does not exceed 2 N.m⁻². However, comparisons of the highest presence probabilities with observed presences at the western-most part of the Channel (i.e. at the western model development bound) were limited by the lack of available observed data.

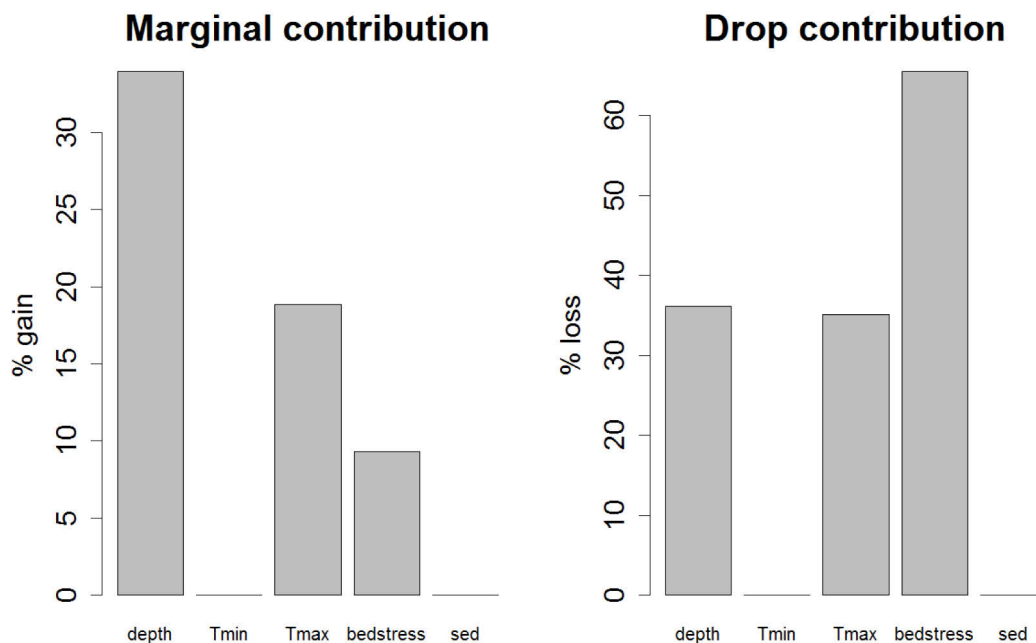


Fig. 50. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of *Palliolium tigrinum*.

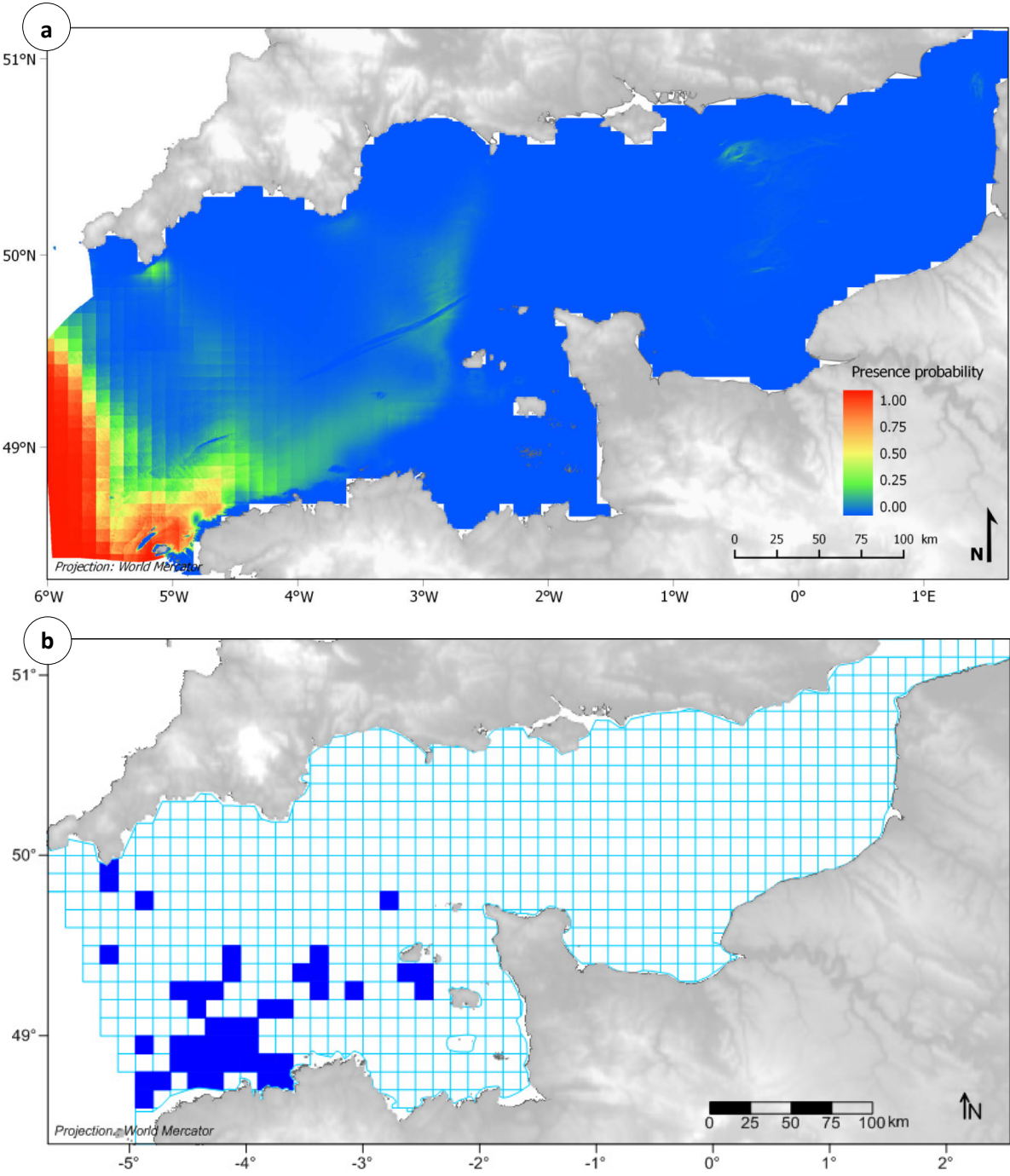


Fig. 51. (a) Presence probability of *Palliolum tigrinum* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

3.4.2. West Channel species

As for Western species, only presence/absence models were fitted for West Channel species because of their low prevalence (< 10% of sampled stations in time t_1). Models' predictive accuracy measured on the full t_1 calibration set was excellent (i.e. $AUC > 0.90$) for *Clausinella fasciata* but the model failed (i.e. $0.50 < AUC < 0.60$) when accuracy was measured on the independent t_2 validation set (Table 6). For *Venus casina*, model's predictive accuracy was good (i.e. $0.80 < AUC < 0.90$) when measured on both types of dataset. For the two species representative of this group, seabed shear stress, minimal and maximal seabed temperatures were selected in the final models.

Clausinella fasciata



Probable habitat

The selected presence/absence model of *Clausinella fasciata* fitted the three environmental factors common to the two analysed West Channel species, i.e. minimal seabed temperature, maximal seabed temperature and seabed shear stress, including quadratic terms (Table 6). Minimal temperature had the strongest marginal contribution to the total variance explained by the model (72%) but the lowest drop contribution (15%) (Fig. 52). Conversely, shear stress had the lowest marginal contribution (5%) but the strongest drop contribution (27%). This indicates that this factor explained a little part of the total explained variance on its own but contained information not captured by the other factors. Marginal and drop contributions of maximal temperature were in between with values of 46 and 17% respectively. Consequently, presence probabilities superior to around 0.10 were predicted in the western half of the Channel with the exception of the Normand-Breton gulf (Fig. 53a). This distribution seems to mirror those of minimal seabed temperatures superior to 7°C and of maximal seabed temperatures inferior to 16°C (Fig. 41) with the highest presence probabilities north of the western end of Brittany, where shear stress is more important (> 1.5 N.m⁻²). Overall, highest presence probabilities matched quite well with presences reported by Cabioch and co-workers (Fig. 53b).

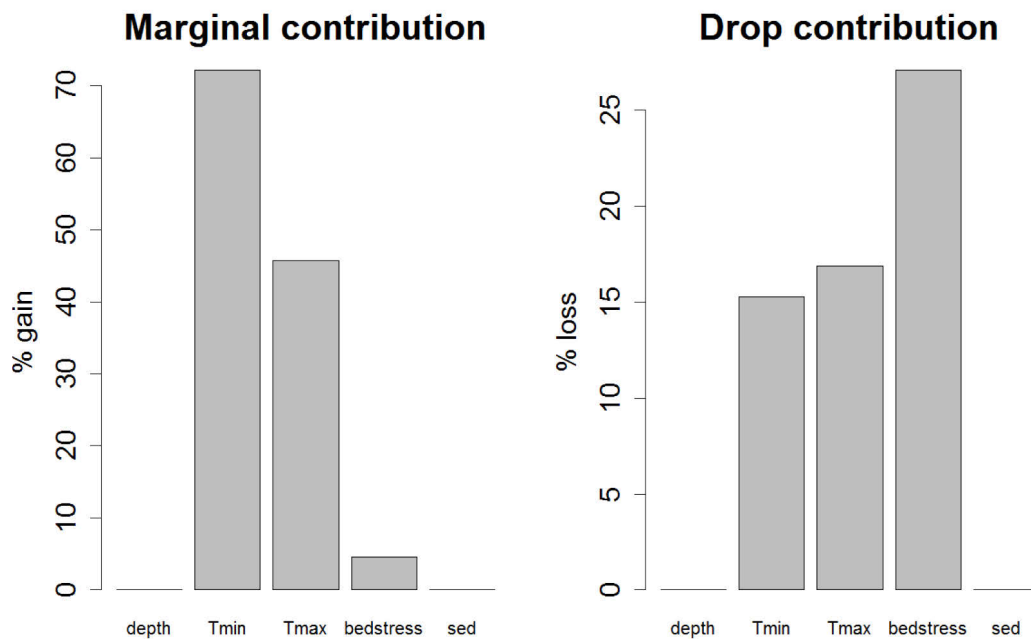


Figure 52. Marginal and drop contribution to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of *Clausinella fasciata*.

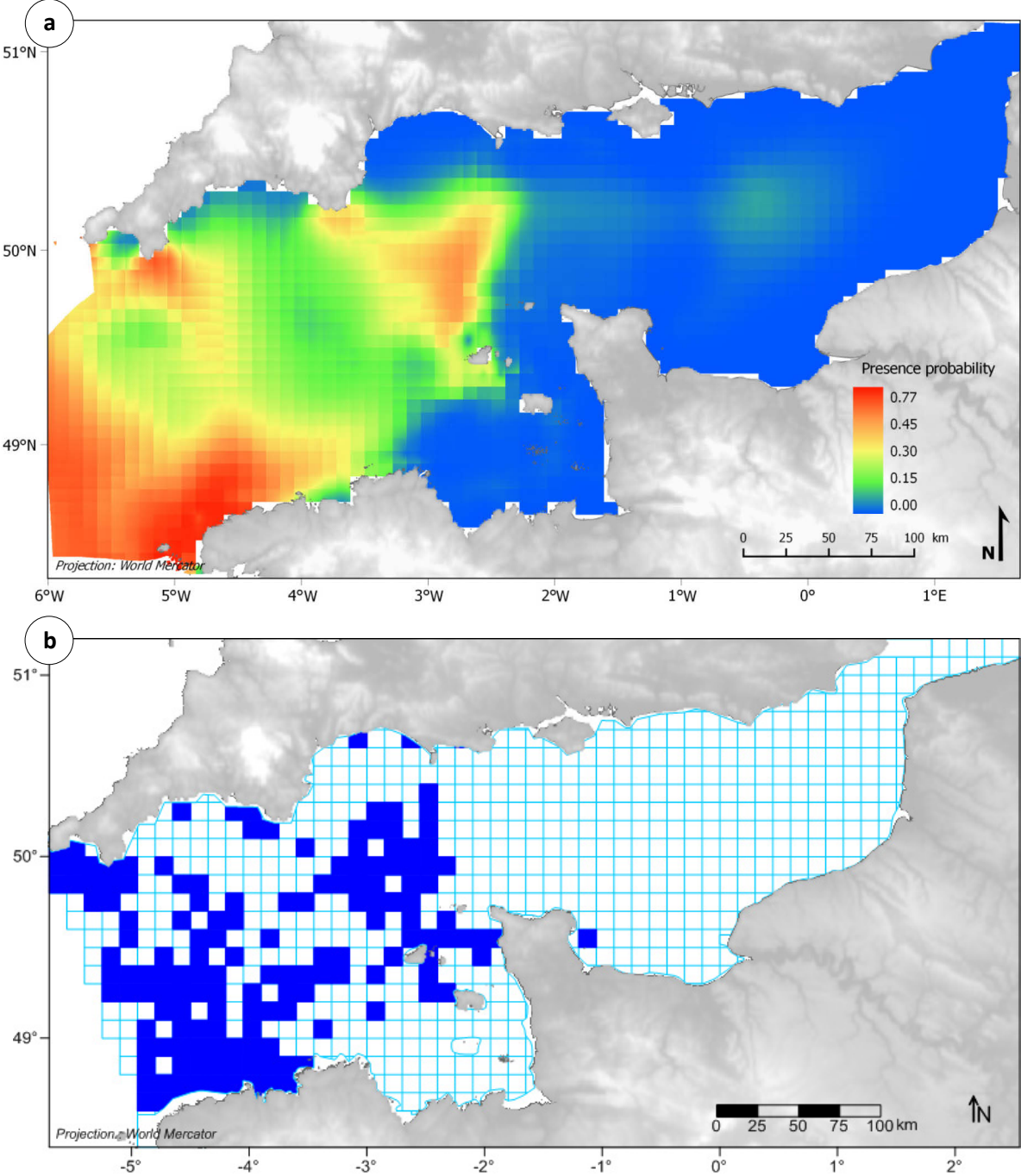


Figure 53. (a) Presence probability of *Clausinella fasciata* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

Venus casina



Probable habitat

The presence/absence model having the best predictive power on the distribution of *Venus casina* on independent t_2 validation included all five environmental predictors without quadratic terms (Table 6). Marginal contributions to the total explained variance ranged from 8% for seabed shear stress to 67% for sediment type (Fig. 54). Drop contributions were relatively important for minimal seabed temperature (16%) and sediment type (22%), less so for shear stress and depth (4 to 5%) and null for maximal seabed temperature. This resulted in higher presence probabilities in gravelly sediments of the western half of the English Channel, more particularly where minimal temperatures did not fall below 8.5°C (i.e. closer to the western end of the Channel) (Fig. 55a & Fig 41). In this area, the species tends to avoid coastal bays and the gulf of Saint-Malo. Overall, the map of presence probabilities matched relatively well with presences reported by Cabioch and co-workers (Fig. 55b), the optimal threshold for the species to be present being 0.03. Nevertheless, a part of the high presence probabilities predicted in the western-most part of the Channel were not related to dense presence records in 1959-76. Again, comparisons are limited by the lack of data outside the western bound of available historical records.

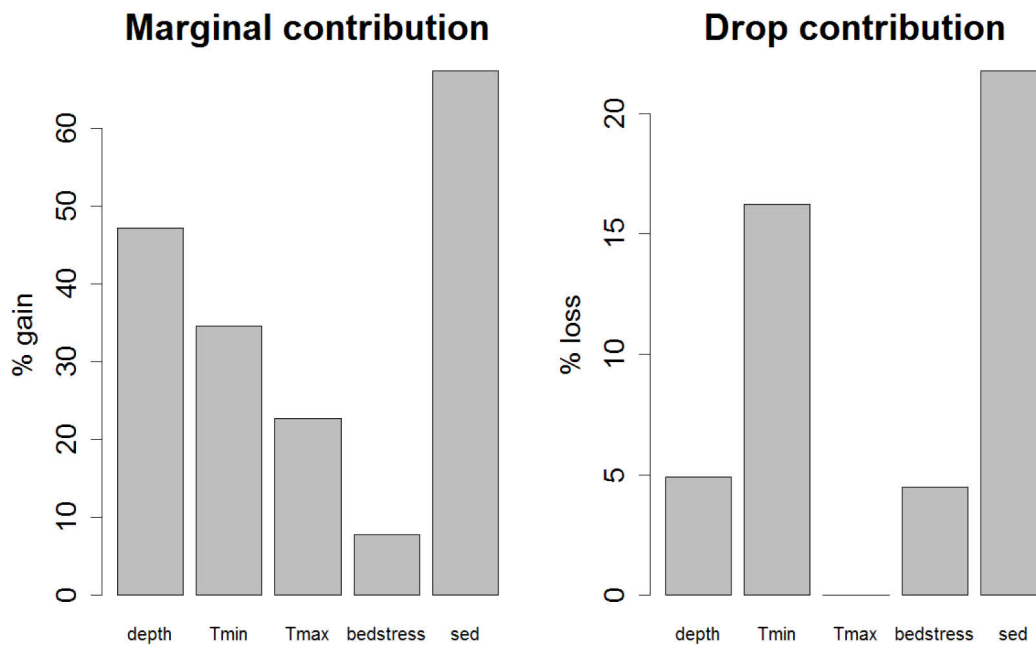


Figure 54. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of *Venus casina*.

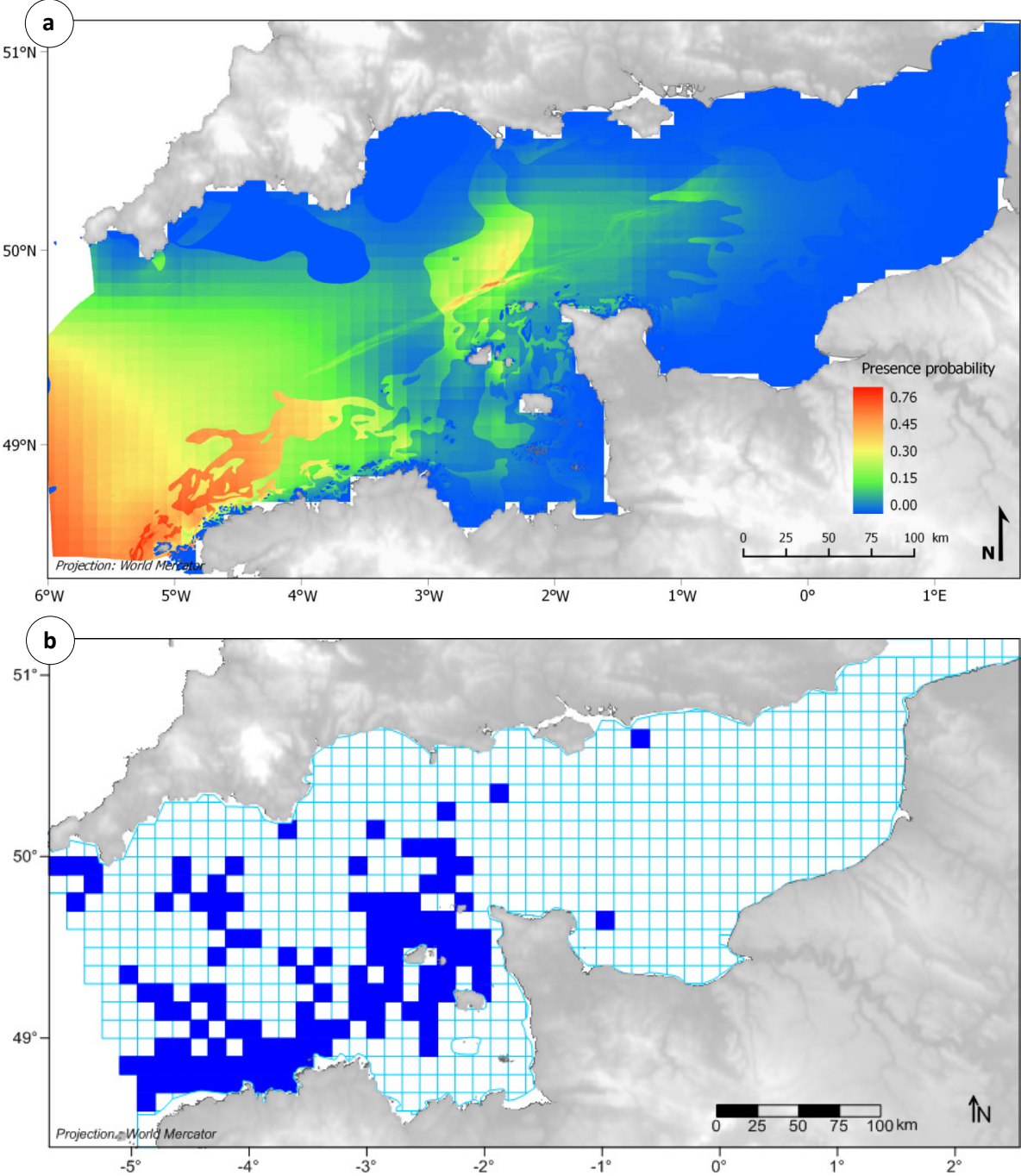


Figure 55. (a) Presence probability of *Venus casina* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

3.4.3. Sarnian species

For species showing a Sarnian distribution (i.e. centred on the Channel Islands – Saint-Malo region), presence/absence models' predictive accuracy on independent validation was fair (i.e. $0.70 < \text{AUC} < 0.80$) for *Nucula nucleus* to good (i.e. $0.80 < \text{AUC} < 0.90$) for *Polititapes rhomboides* (Table 6). For both of these species, all five environmental predictors were kept in final models. Correlations between observed and predicted abundance using GLM were not equivalent between the two species when tested for time t_2 , *P. rhomboides* displaying a high significant correlation ($\rho = 0.45$, $P < 0.001$) and *N. nucleus* displaying a low non-significant correlation ($\rho = 0.10$, $P = 0.191$) (Table 6). Only sediment type and temperature-based parameters were fitted for *P. rhomboides* whereas all environmental factors were fitted for *N. nucleus*. Conversely, predictive accuracy and fitted parameters of models developed using RQ were much more homogeneous between the two species, forecast results being highly and significantly correlated with t_2 observed abundances ($\rho = 0.47$, $P < 0.001$) for *N. nucleus* and ($\rho = 0.55$, $P < 0.001$) for *P. rhomboides* with all five environmental factors included (Table 6).

Nucula nucleus



Probable habitat

Among the five environmental factors fitted for *Nucula nucleus*, sediment type and seabed shear stress had the greatest marginal contributions to the total explained variance (40 and 45% respectively) but also relatively important drop contributions (30 and 17% respectively) (Fig. 56). Marginal contribution of depth was low (2%) but its drop contribution was the highest (36%), indicating it explained a great part of the total variance not captured by the other factors. Minimal and maximal seabed temperatures had both low marginal contributions (2 and 1% respectively) and low drop contributions (5 and 9% respectively). This resulted in higher presence probabilities in the gravelly grounds of coastal waters, around the Channel Islands, west of the Isle of Portland, north of Brittany and along the Cotentin peninsula coasts, where shear stress rises above 2 N.m⁻² (Fig. 57a). The species is also expected to be present in the central Channel. Overall, presence probabilities superior to the optimal threshold (0.15) matched relatively well with presences reported by Cabioch and co-workers (Fig. 57b), except off the southern coast of Cornwall and in the Bay of Seine where the presence of the species was reported but not predicted by the model (Fig. 57).

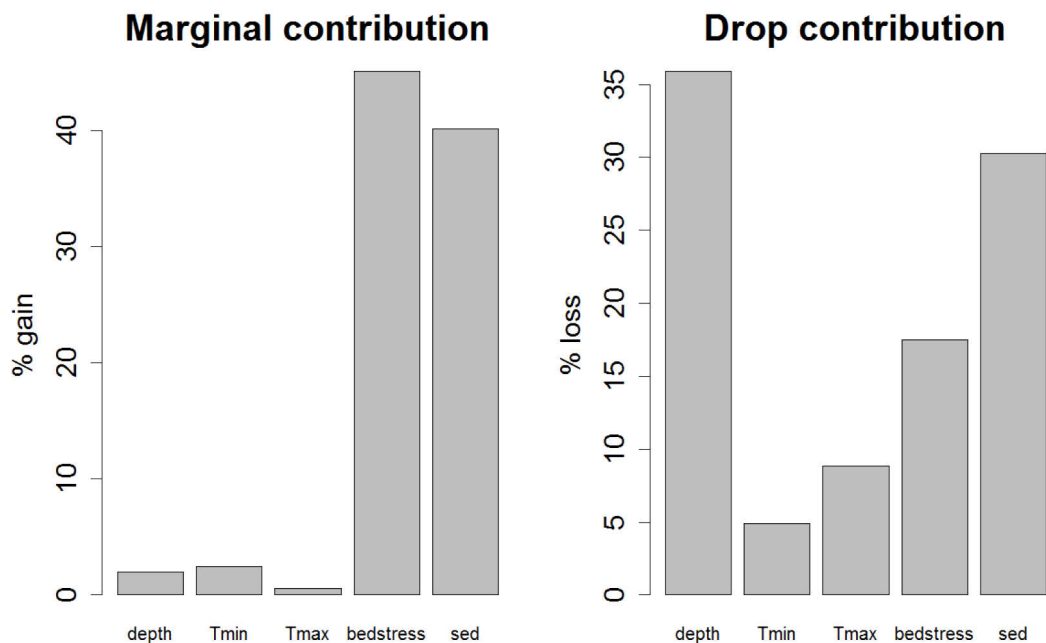


Figure 56. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of *Nucula nucleus*.

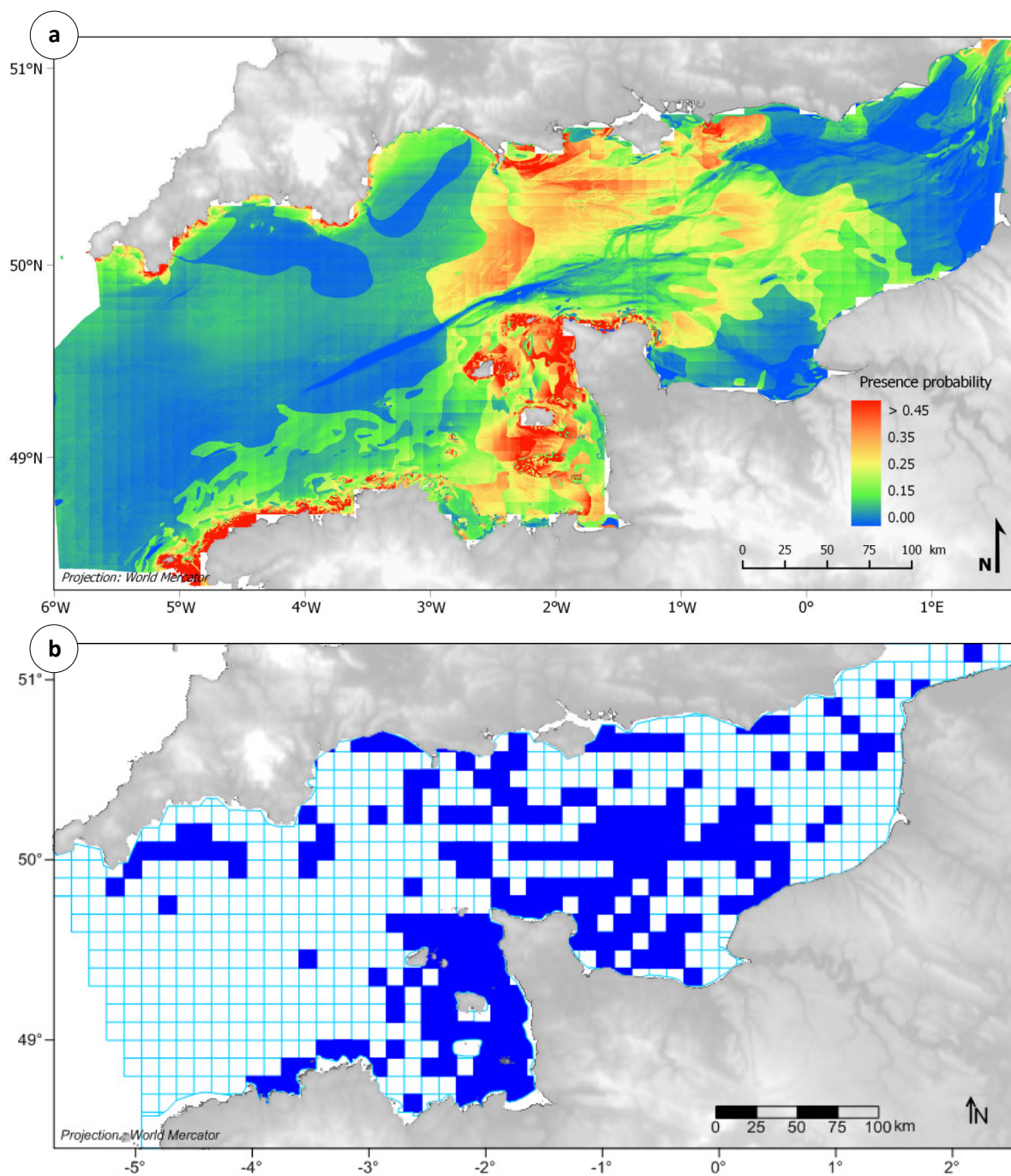


Figure 57. (a) Presence probability of *Nucula nucleus* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

Preferential habitat

As a result of the coupling of the presence/absence model with the positive abundance one, minimal temperature, shear stress and sediment type alone explained between 94 and 98% of the total explained variance. Marginal contributions of maximal temperatures and depth had large marginal contributions ranging between 83 and 85% (Fig. 58). Drop contributions resulted in losses between 1 and 2% for depth and sediment type and inferior to 1% for the other three environmental factors. Higher abundances were predicted for minimal seabed temperatures ranging between 5.5 and 7.5 °C (Fig. 59a) and for the highest maximal seabed temperatures (> 15.5°C) (Fig. 59b). Absent from waters deeper than 90 m, *N. nucleus* showed higher abundances in shallow sediments (< 50 m) (Fig. 59c). Although the species was found on the whole range of seabed shear stress intensities observed in the English Channel, increasing abundances were predicted with increasing values of shear stress (Fig. 59d). Finally, *N. nucleus* was predicted to be more abundant in coarse and gravelly sediments (Fig. 59e). The complex combination of all these environmental relationships with the distribution of *N. nucleus* abundances was highlighted by the map built on the delta model (Fig. 60a) with particularly high abundances predicted primarily in very shallow waters on coarse/gravelly sand and gravels. Nevertheless, some of these high predicted abundances are associated to the highest relative prediction errors (Fig. 60b), the model tending to underestimate observed abundances (Fig. 60c). Besides, a few of the highest mean observed abundances, between 82 and 159 ind.30L⁻¹ (e.g. in the central Channel), did not stand out from the model (Fig. 60).

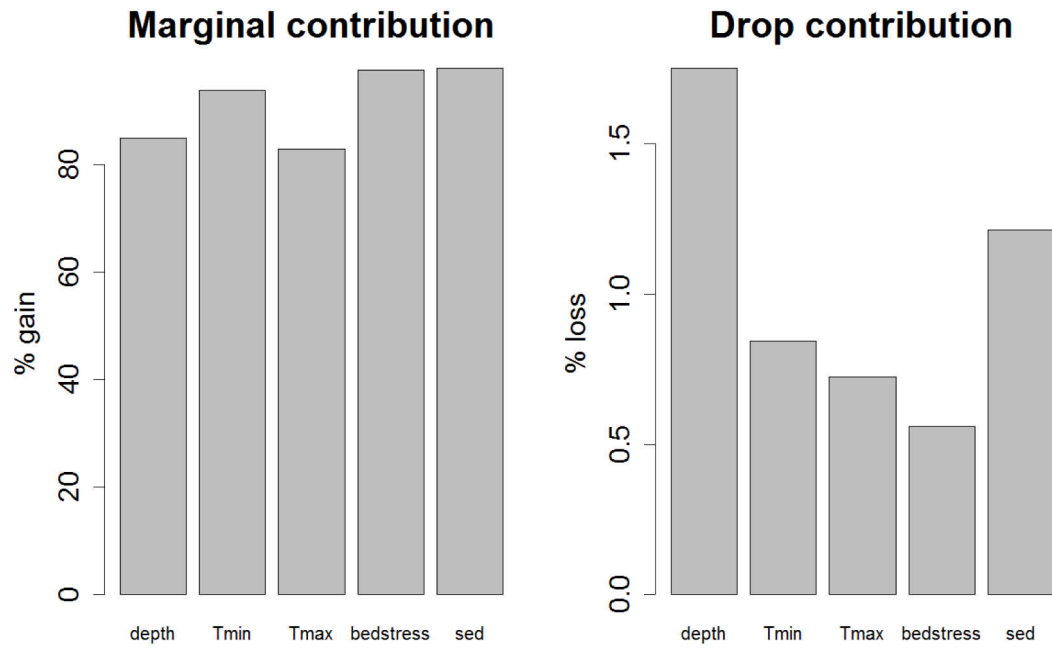


Figure 58. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of *Nucula nucleus*.

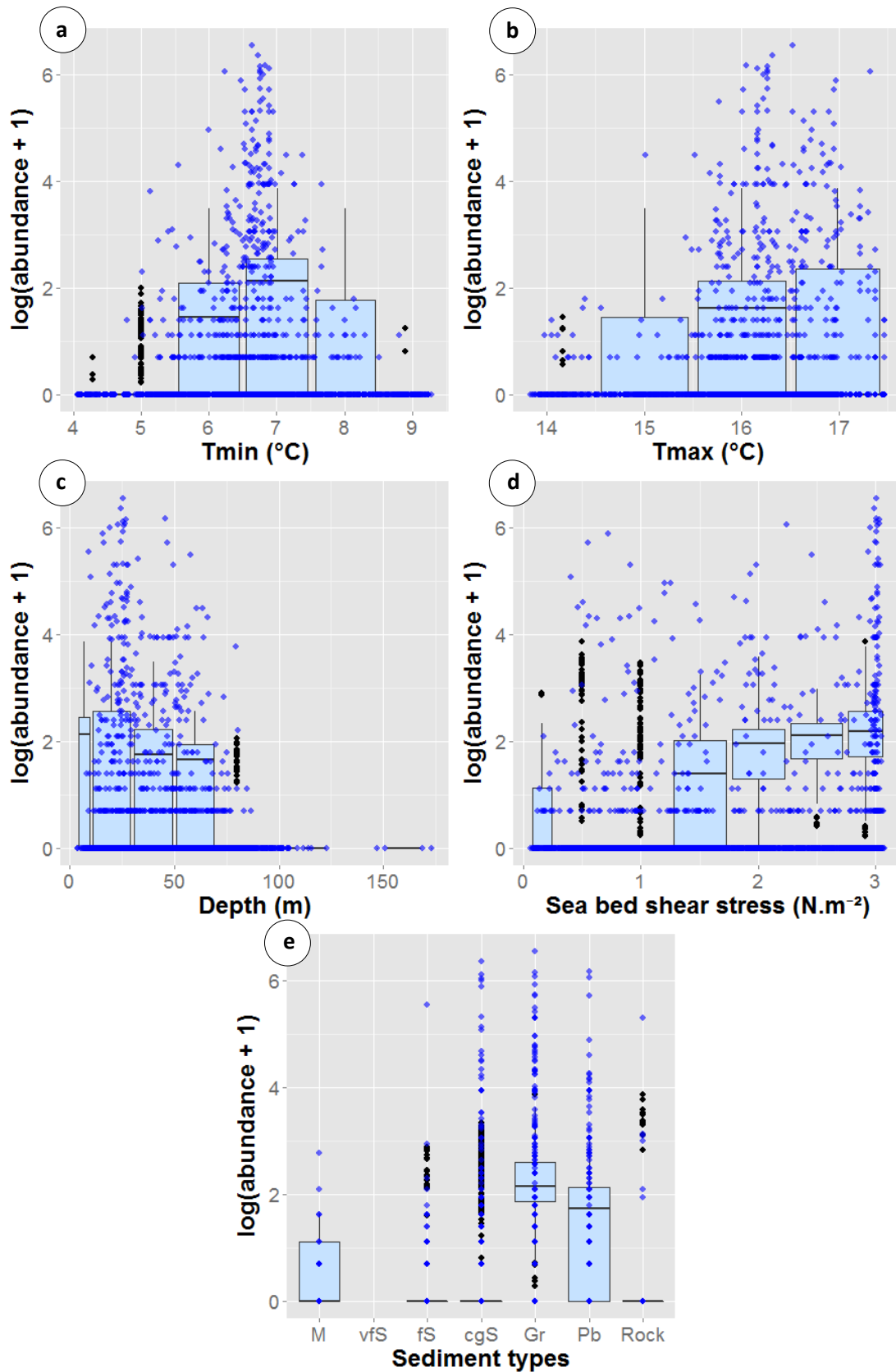


Figure 59. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of *Nucula nucleus* as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.

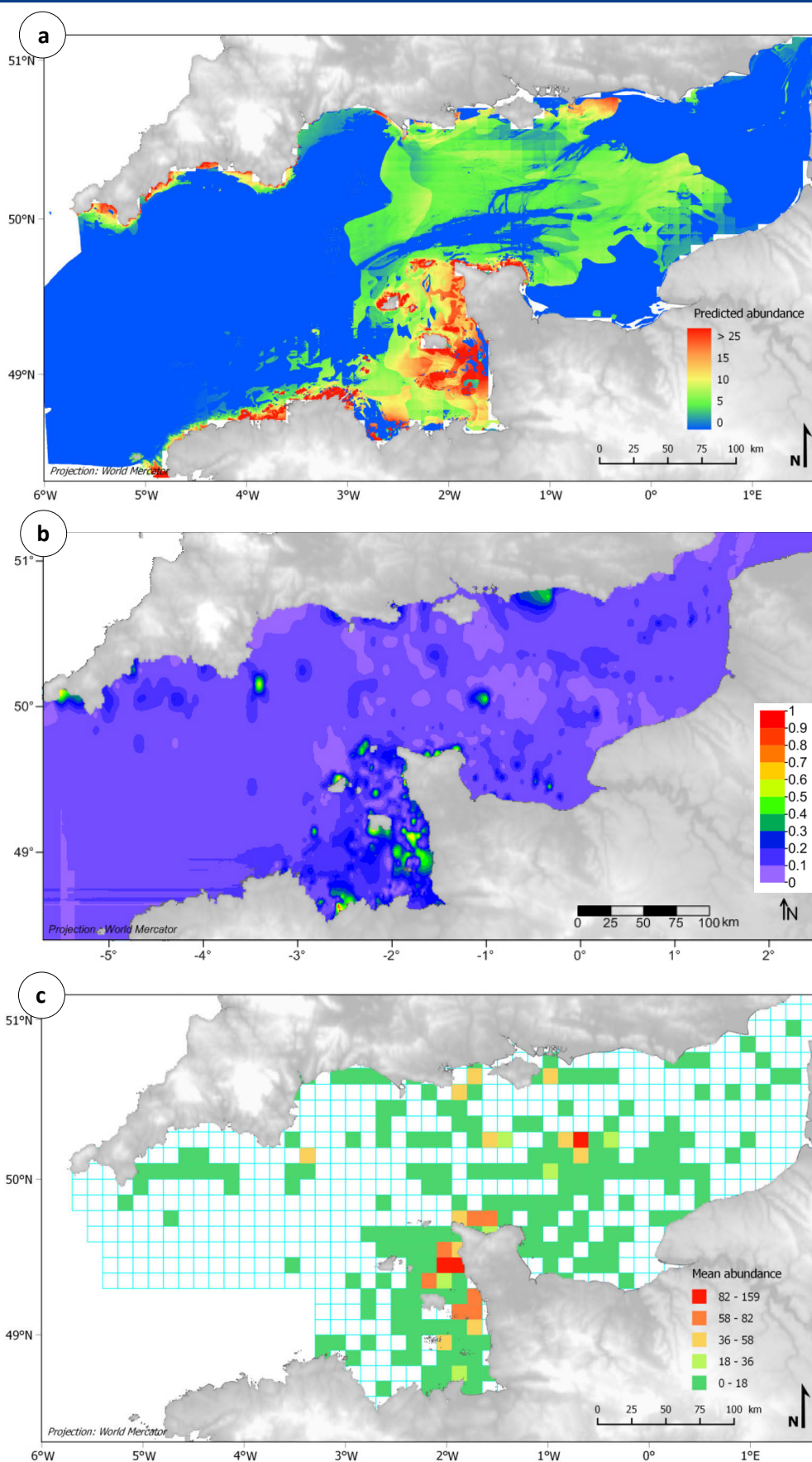


Figure 60. (a) Predicted abundances (ind.30L⁻¹) of *Nucula nucleus* in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.

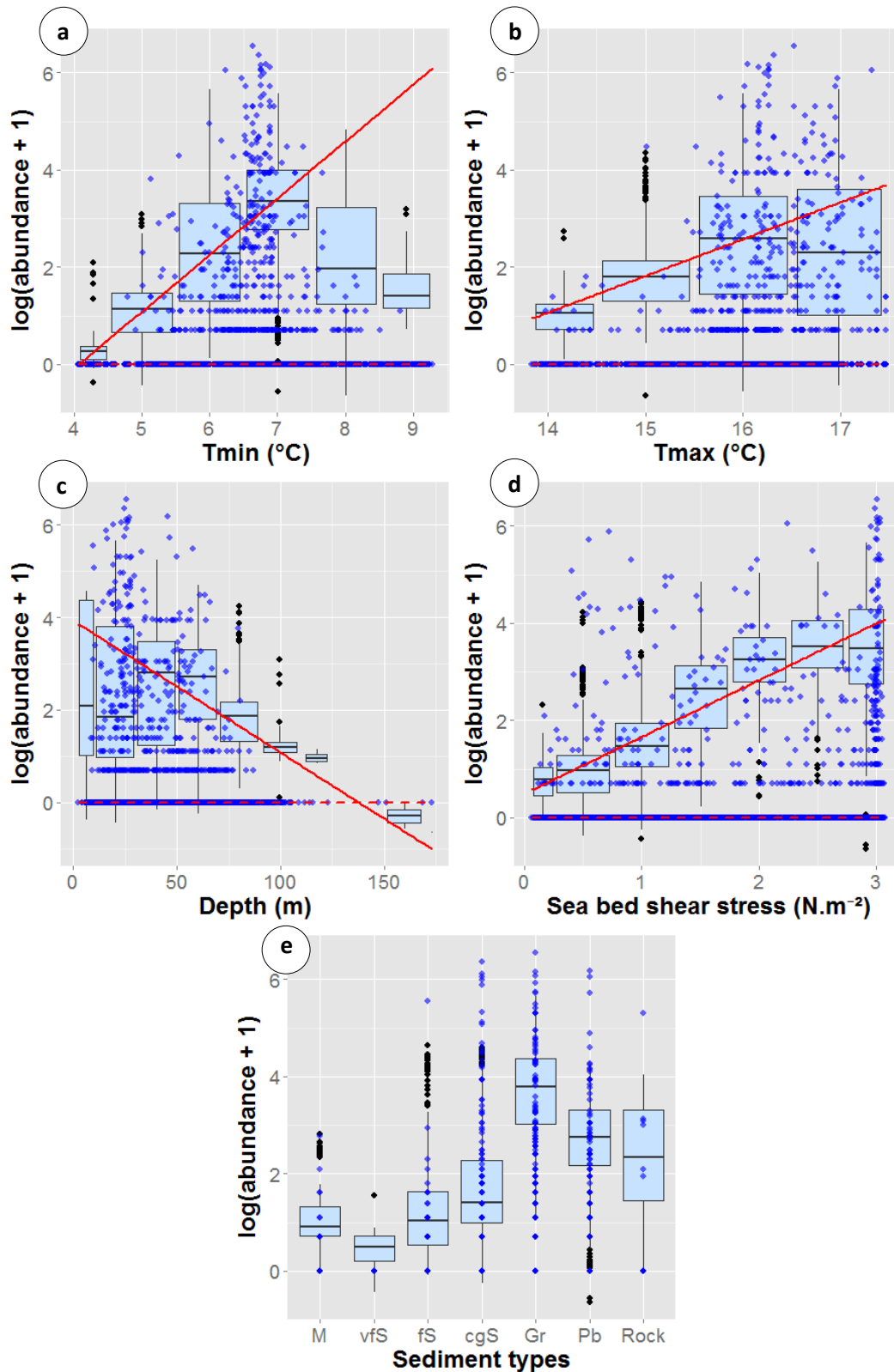


Figure 61. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the *Nucula nucleus* at the 95th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock. Red solid line represents the selected quantile and the red dotted line the 75th quantile.

Potential habitat

Potential abundances distribution modelled at the 95th quantile confirmed observations led on delta model predictions with the advantage of making them more marked. Thus, highest abundances were expected for minimal seabed temperatures between 6 and 8°C, increasing maximal seabed temperatures, decreasing depths, increasing seabed shear stress and increasing sediment size (Fig. 61). *N. nucleus* could therefore potentially reach abundances superior to 80 ind.30L⁻¹ in the shallowest gravelly sediments around the Channel Islands - Saint-Malo region, where the shear stress is high (Fig. 62a). These predictions are however associated to high relative prediction errors (Fig. 62b).

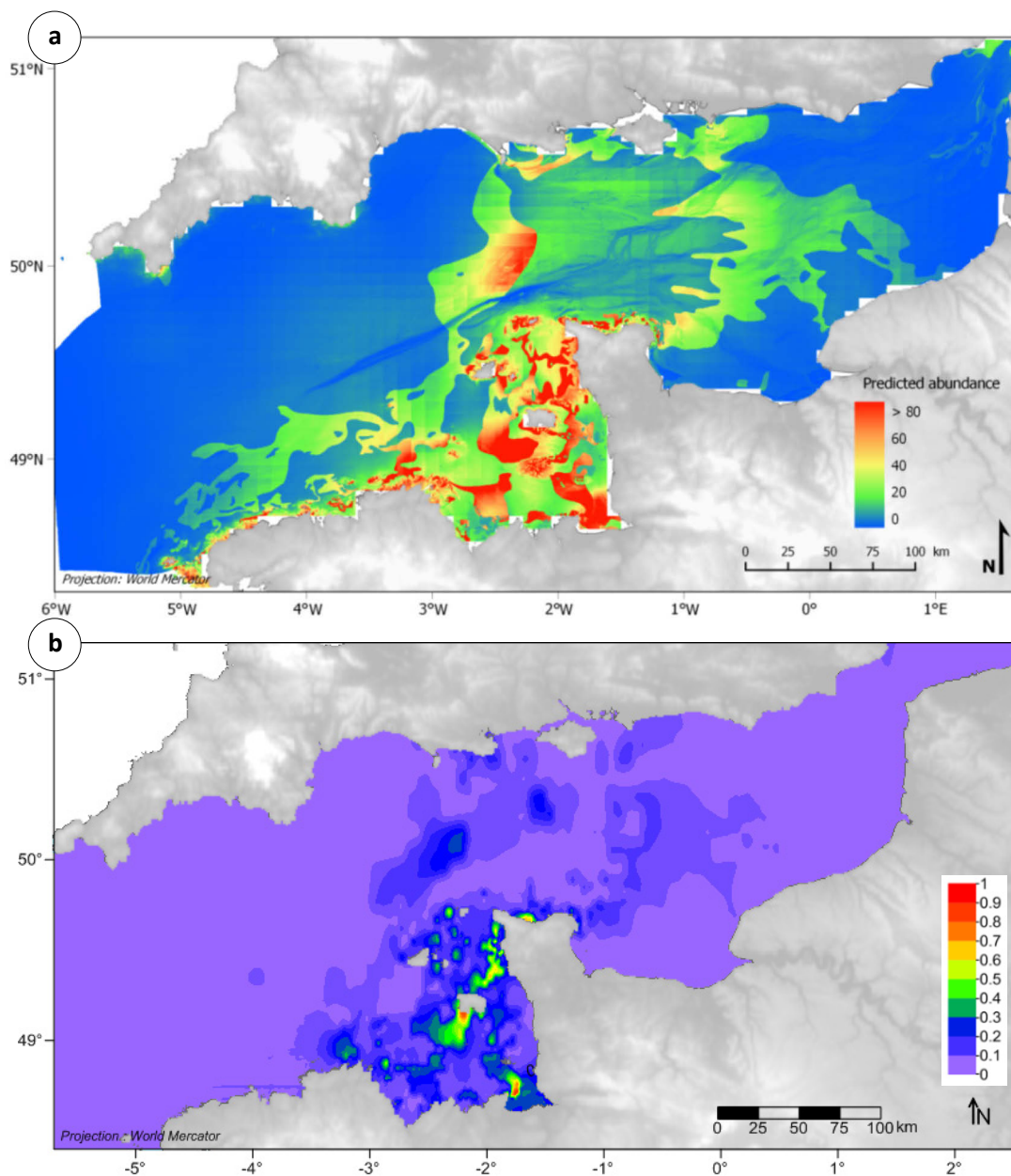


Figure 62. (a) Predicted abundances of *Nucula nucleus* (ind.30L⁻¹) at the 95th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.

Polititapes rhomboides



Probable habitat

Among the five environmental factors fitted in the final presence/absence model for *Polititapes rhomboides*, minimal seabed temperature and sediment type had the greatest marginal contributions to the total explained variance (57 and 43% respectively) and the greatest drop contributions (33 and 16% respectively) (Fig. 63). Considered individually, maximal seabed temperature, seabed shear stress and depth contributed less to the total explained variance, from 9 to 28%. Their drop contribution was also less important than that of minimal temperatures and sediment type, varying from 4 to 10%. This resulted in higher presence probabilities in the gravelly grounds found in a narrow range of minimal temperatures centred on the mid-value of 7°C, in the Normand-Breton gulf and in the central part of the eastern central Channel (Fig. 64a). Overall, highest presence probabilities matched relatively well with presences reported by Cabioch and co-workers (Fig. 64b). Only few observed presences in the western entrance of the Channel were not predicted by the model.

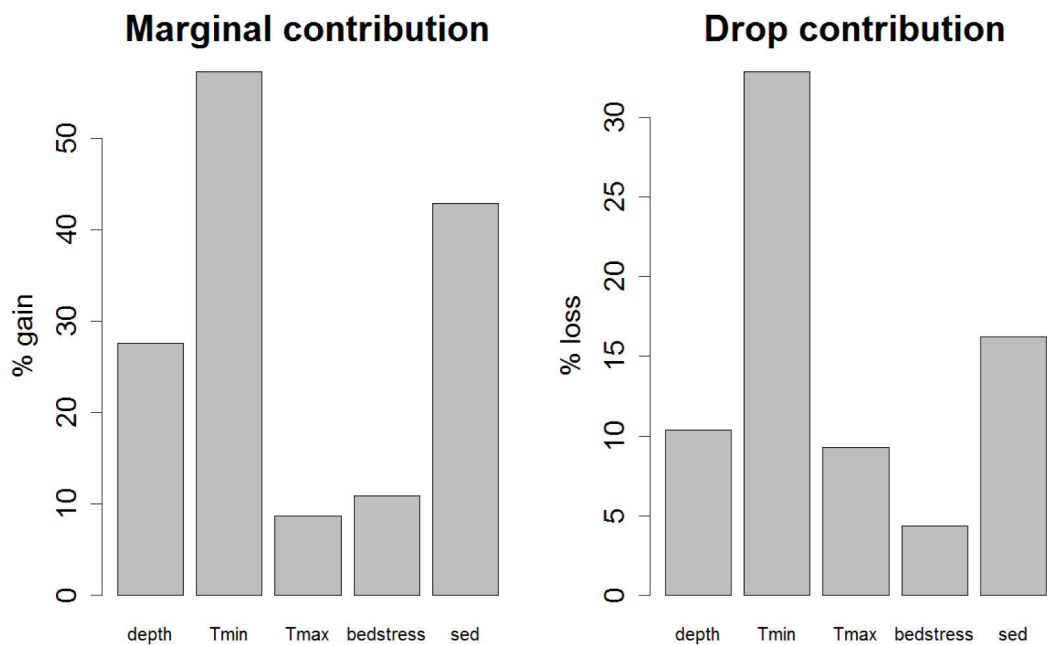


Figure 63. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of *Polititapes rhomboides*.

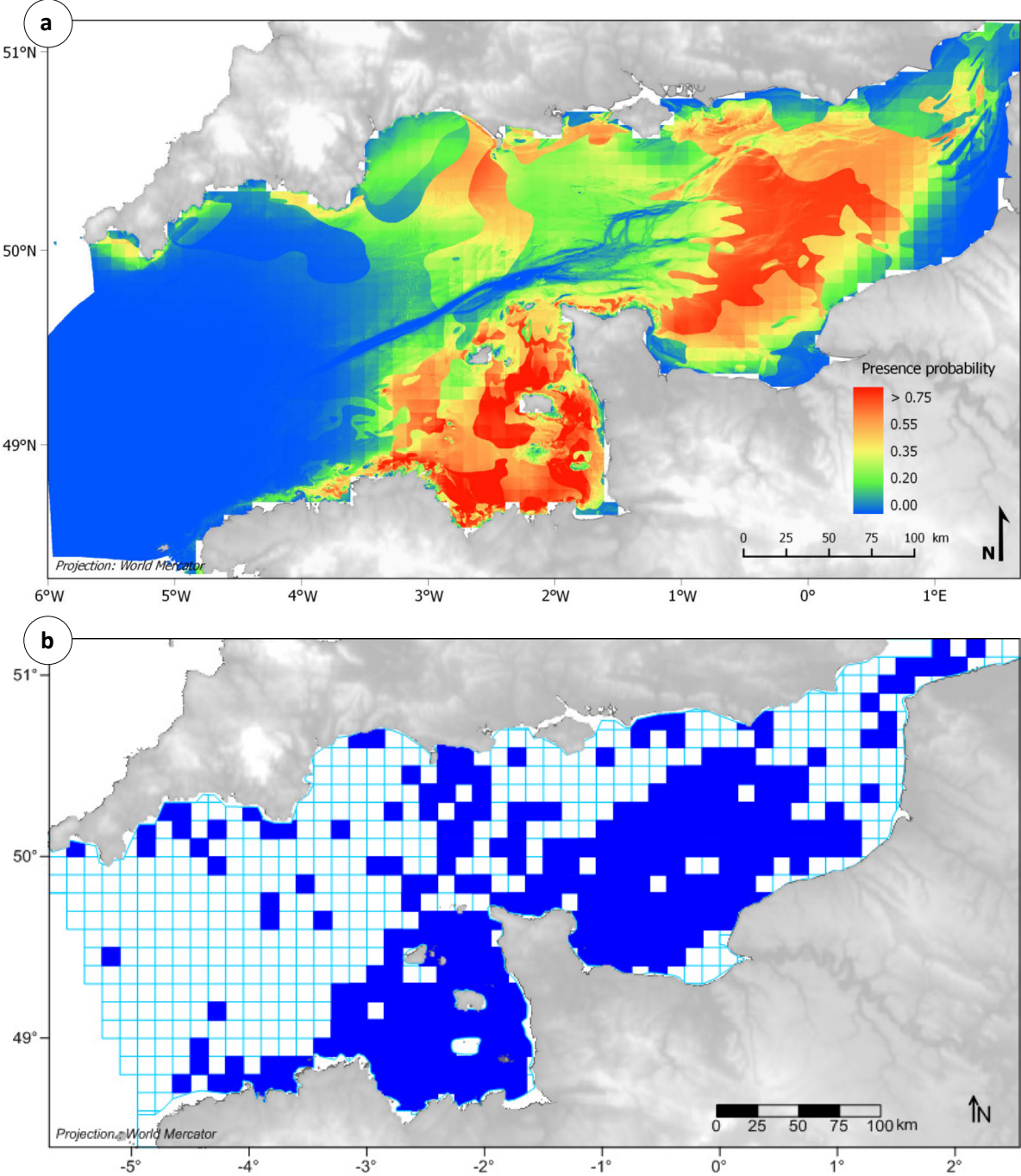


Figure 64. (a) Presence probability of *Polititapes rhomboides* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

Preferential habitat

Minimal seabed temperature and sediment type still had the greatest marginal and drop contributions when coupling the GLM developed on the binomial distribution with the GLM developed on the positive abundance values (Fig. 65). These factors explained 88 and 90% of the total explained variance respectively and their removal from the selected delta model resulted in losses of 8% for minimal temperature and 3% for sediment type. Marginal contributions of the three other environmental factors ranged from 71% for maximal temperature to 85% for shear stress and drop contributions from 1% for shear stress to 3% for maximal temperature. As expected following results obtained for presence probabilities, the highest abundances were observed and predicted around 6.5-7°C (Fig. 66a). High abundances were also observed and predicted for maximal seabed temperatures higher than 15.5°C (Fig. 66b) and for depths lower than 50 m (Fig. 66c). While no distribution pattern was reported in the compared analysis of observed and predicted abundances as a function of seabed shear stress (Fig. 66d), the highest abundances were clearly observed and predicted in gravelly grounds (Fig. 66e). The highest abundances were located in the Normand-Breton gulf (Fig. 67a). The relative error associated to the predicted abundances is globally low (Fig. 67b). As predicted, the highest mean observed abundances were found in the Normand-Breton gulf in the 1970's but also in the bay of Seine with similar levels of abundances that the model fail at predicting (Fig. 67). Overall, as for *N. nucleus*, the model tended to underestimate observed abundances.

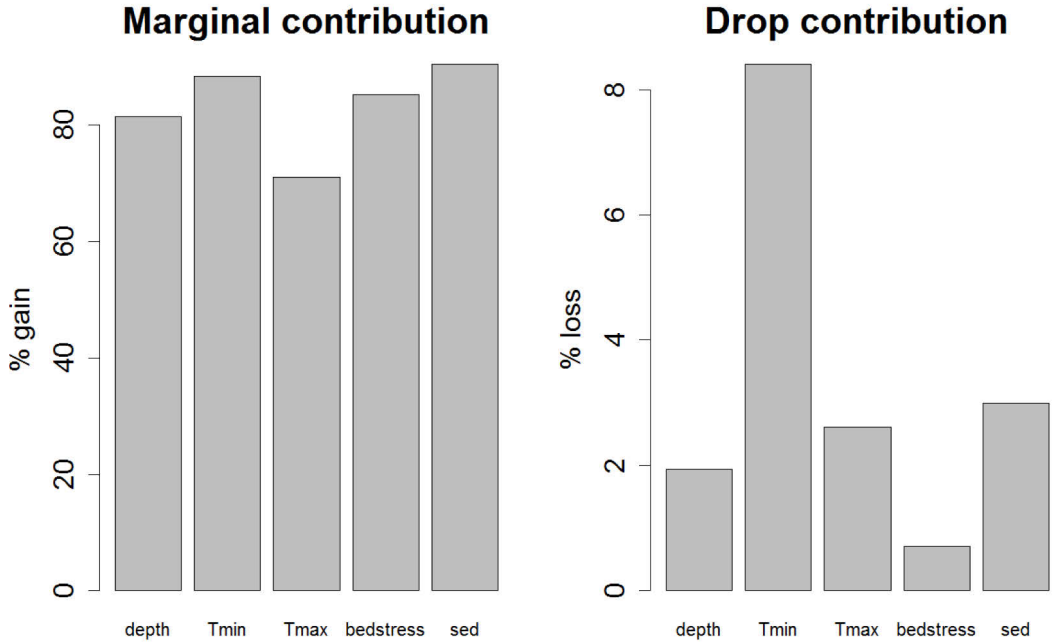


Figure 65. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of *Polittapes rhomboides*.

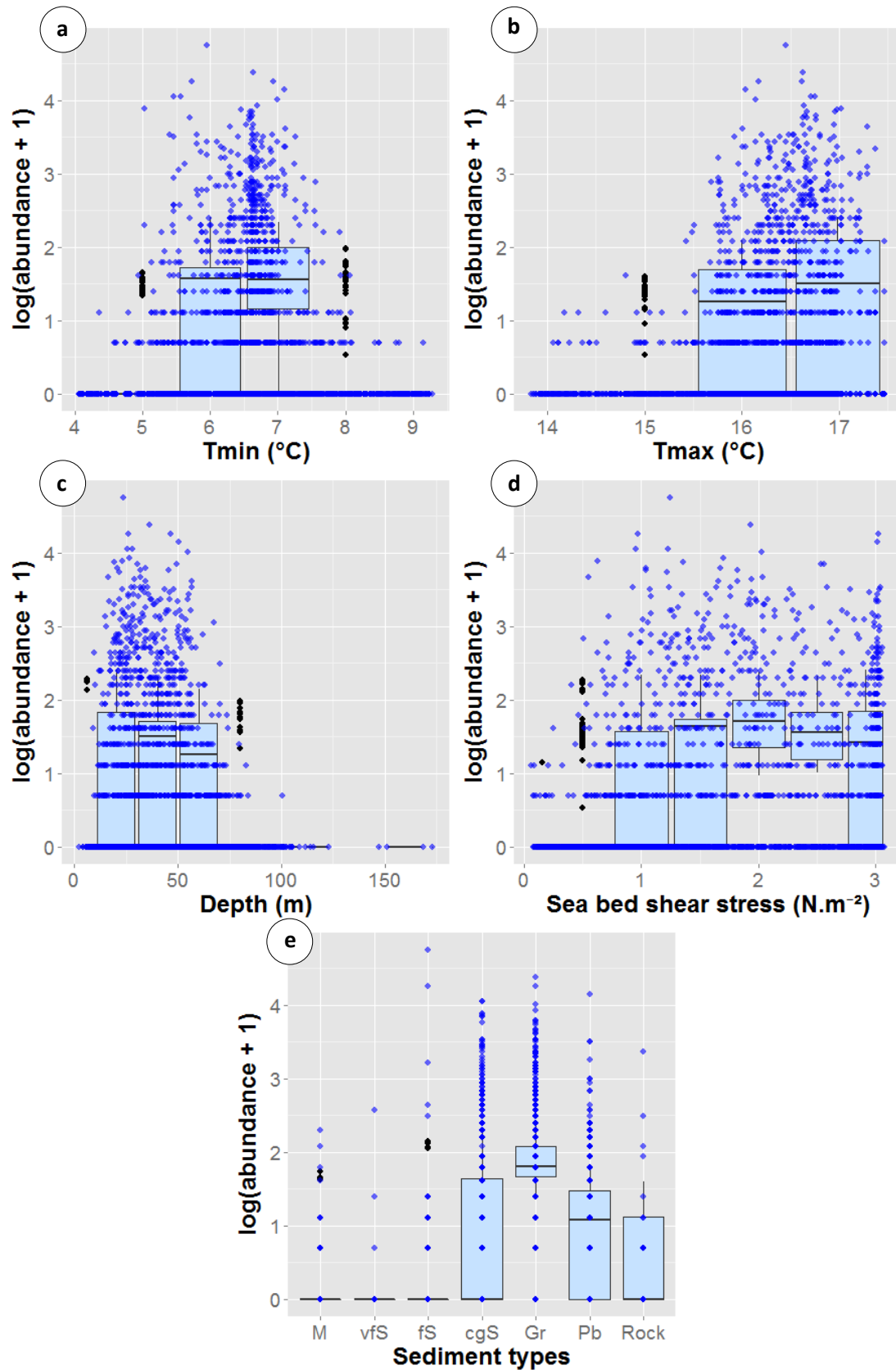


Figure 66. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of *Polititapes rhomboides* as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.

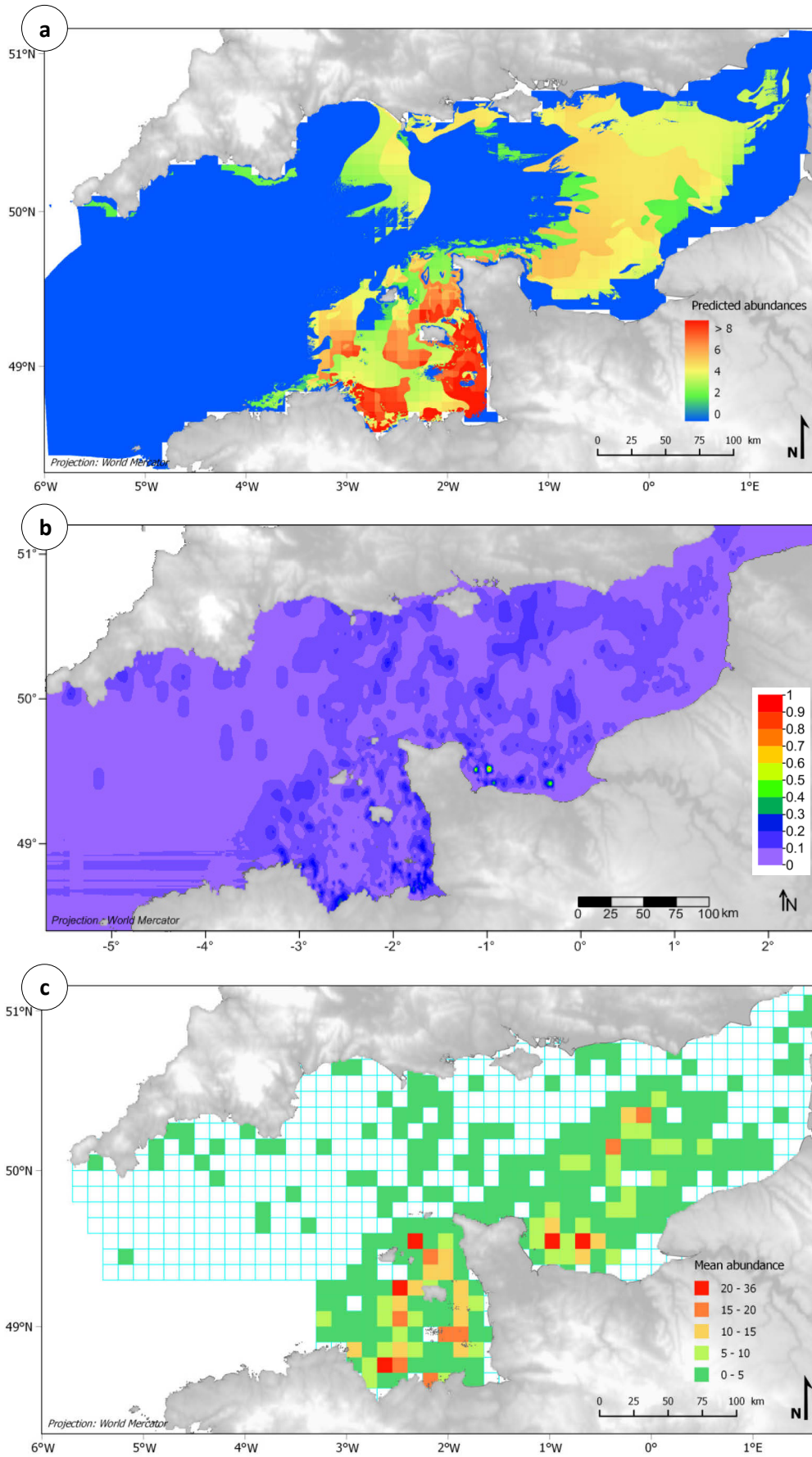


Figure 67. (a) Predicted abundances (ind.30L⁻¹) of *Polititapes rhomboides* in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.

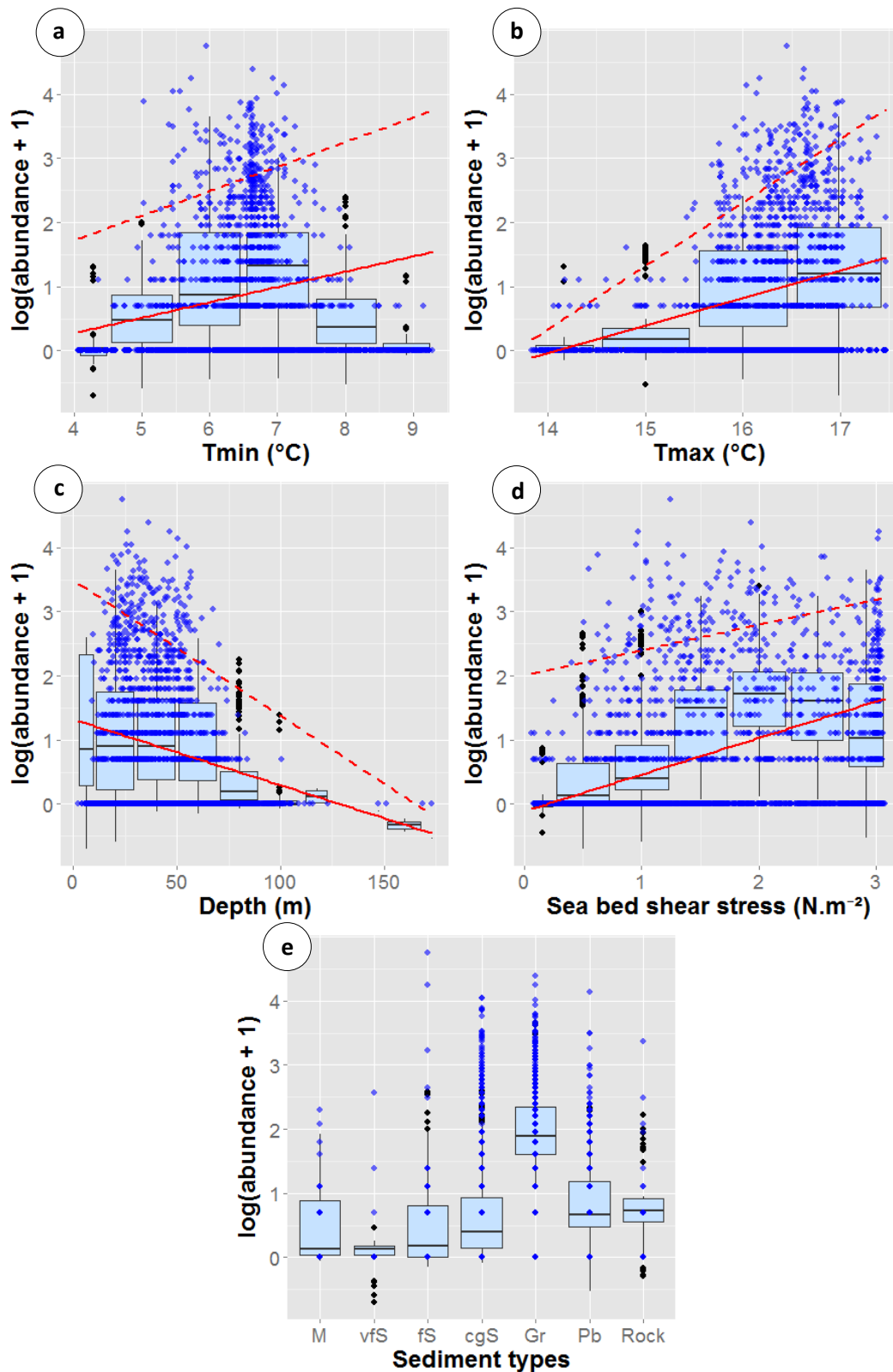


Figure 68. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the *Polititapes rhomboides* at the 75th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (GR), pebbles (Pb), rock. Red solid line represents the selected quantile and the red dotted line the 95th quantile.

Potential habitat

Distribution of potential abundances modelled at the 75th quantile confirmed observations led on delta model predictions and revealed potentially higher abundances with increasing shear stress which were less identifiable with delta model predictions. Thus, highest abundances were expected for minimal seabed temperatures around 6 to 7°C, increasing maximal seabed temperatures, decreasing depths and more particularly in gravels (Fig. 68). The highest potential abundances were predicted in the Normand-Breton gulf (Fig. 69a) with some error that may be related to underestimations (Fig. 69b).

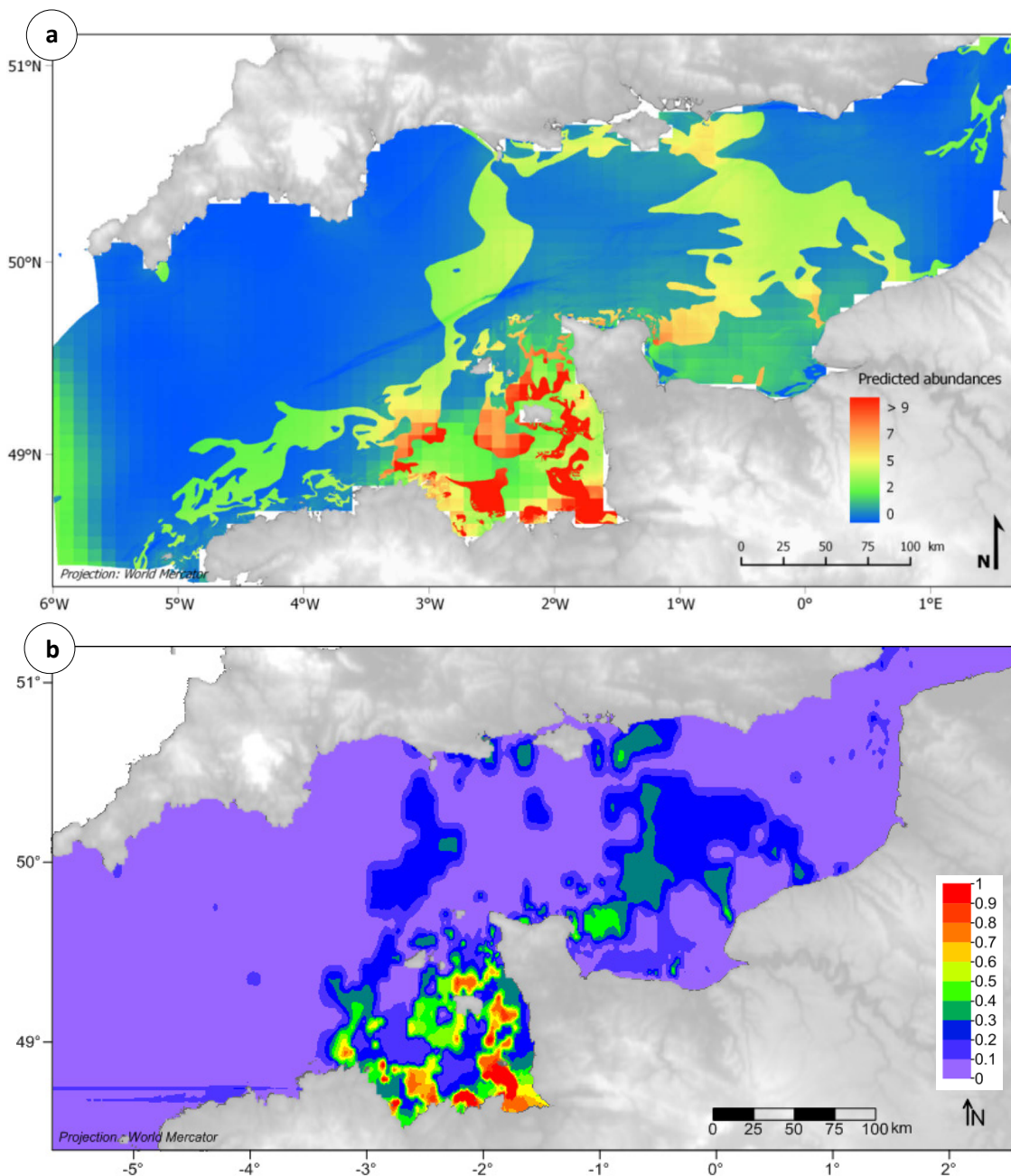


Figure 69. (a) Predicted abundances of *Polititapes rhomboides* (ind.30L⁻¹) at the 75th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.

3.3.4. Eastern species

For species reported by Holme as Eastern species, presence/absence models' predictive accuracy was poor (i.e. $0.60 < \text{AUC} < 0.70$) for *Buccinum undatum* to fair (i.e. $0.70 < \text{AUC} < 0.80$) for *Spisula elliptica* when measured on the full t_1 calibration set but became good (i.e. $0.80 < \text{AUC} < 0.90$) for *B. undatum* when calculated on the independent t_2 validation set (Table 6). Conversely, the model failed (i.e. $\text{AUC} < 0.60$) for *S. elliptica* when measured on the independent data. Three to four environmental factors were fitted in the final presence/absence models. While temperature parameters were always fitted for Western, West Channel and Sarnian species, one of the two Eastern species final presence/absence model did not include any temperature factor (i.e. the model for *B. undatum*). When tested on independent t_2 data, correlations between observed and predicted abundance using GLM were not significant for both species ($P > 0.05$), relationships being predicted with sediment types and the first-order terms of the four continuous environmental factors (Table 6). Using RQ, correlation was significant for *B. undatum* ($\rho = 0.34$, $P < 0.001$) with all but one environmental factor fitted and non-significant for *S. elliptica* ($\rho = 0.08$, $P = 0.103$) with only sediment types fitted on the independent t_2 validation set (Table 6).

Buccinum undatum



Probable habitat

The presence/absence model having the best predictive power on the distribution of *Buccinum undatum* fitted only two environmental factors: sediment type and depth (Table 6). Marginal contribution of sediment type to the total variance explained by the model was greater than that of depth (79 vs.44%) (Fig. 70). Analysis of drop contributions confirmed the greater importance of sediment type in the predicted distribution of *B. undatum* with a loss of 56 vs. 21% (Fig. 70). This resulted in higher presence probabilities in gravelly and pebbly sediments in shallow waters, around the Channel Islands, in the inner parts of the Normand-Breton gulf, in the central and eastern parts of the English Channel, and in the Dover Strait (Fig. 71a). High presence probabilities were also found in shallow waters off the northern coast of Brittany. Overall, highest presence probabilities matched relatively well with presences reported by Cabioch and co-workers (Fig. 71b).

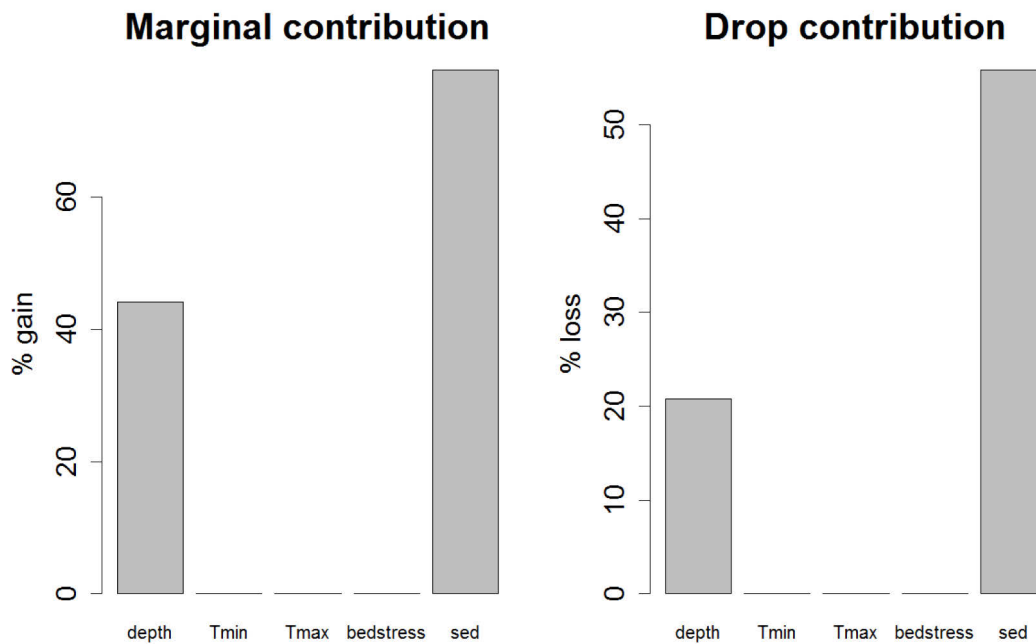


Figure 70. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of the common whelk *Buccinum undatum*.

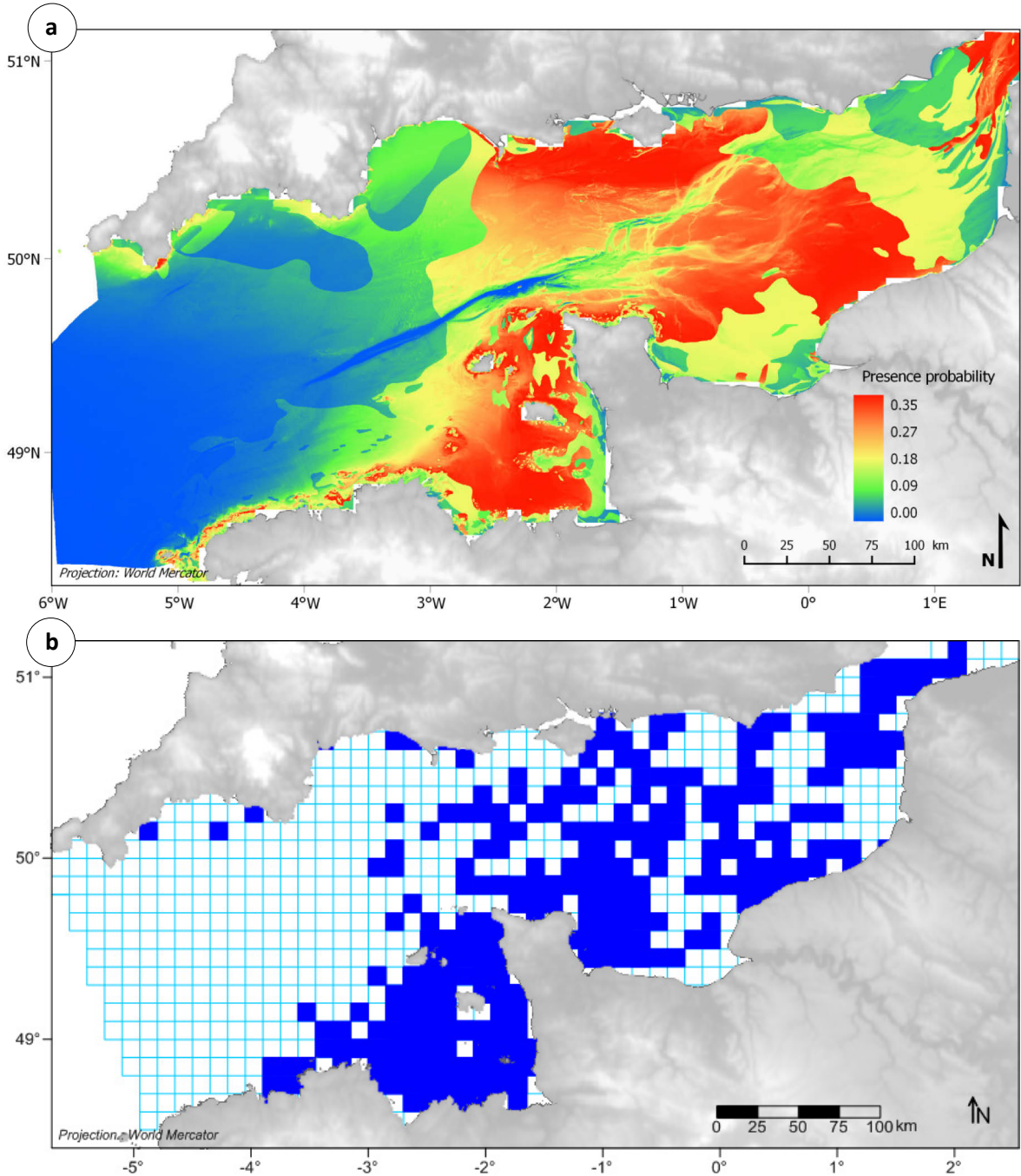


Figure 71. (a) Presence probability of *Buccinum undatum* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

Preferential habitat

As a result of the coupling of the presence/absence model with the positive abundance model, depth and sediment types alone explained between 94 and 99% of the total explained variance (Fig. 72). Seabed shear stress, minimal and maximal seabed temperatures also had large marginal contributions (between 83 and 84%). Drop contributions resulted in a 7% loss for sediment, a 1% loss for depth and in no loss for the three other environmental factors, indicating that, individually, they did not contain information not captured by the other fitted factors. Equal abundances were predicted over the whole range of minimal temperatures where the species was present (Fig. 73a) whereas higher values were predicted for higher maximal temperatures ($> 16^{\circ}\text{C}$) (Fig. 73b). Absent from waters deeper than 75m, *B. undatum* showed higher abundances in the shallowest waters (Fig. 73c). These higher abundances were actually predicted by the model and represented as outliers (Fig. 73c). No distribution pattern was revealed in the analysis comparing observed and predicted abundances as a function of seabed shear stress (Fig. 73d). Conversely, higher abundances were predicted in gravelly and pebbly sediments (Fig. 73e). This pattern was highlighted by the predicted abundances map built on the delta model (Fig. 74a). Nonetheless, while presence probabilities were almost always below the optimal threshold (0.18) in very fine sand, the highest abundances were predicted in the rare areas of very fine sand remaining above the threshold as represented as outliers in Fig. 73e. These high predicted abundances were very localised in the western part of the Bay of Seine and west of Dungeness in eastern England (Fig. 74a). However, these predictions were associated to the highest relative errors (Fig. 74b). Besides, the highest mean observed abundances, which ranged between 6 and 13 individuals, were found where the delta model predicted abundances inferior to $3 \text{ ind.}30\text{L}^{-1}$ of sediment (Fig. 74c).

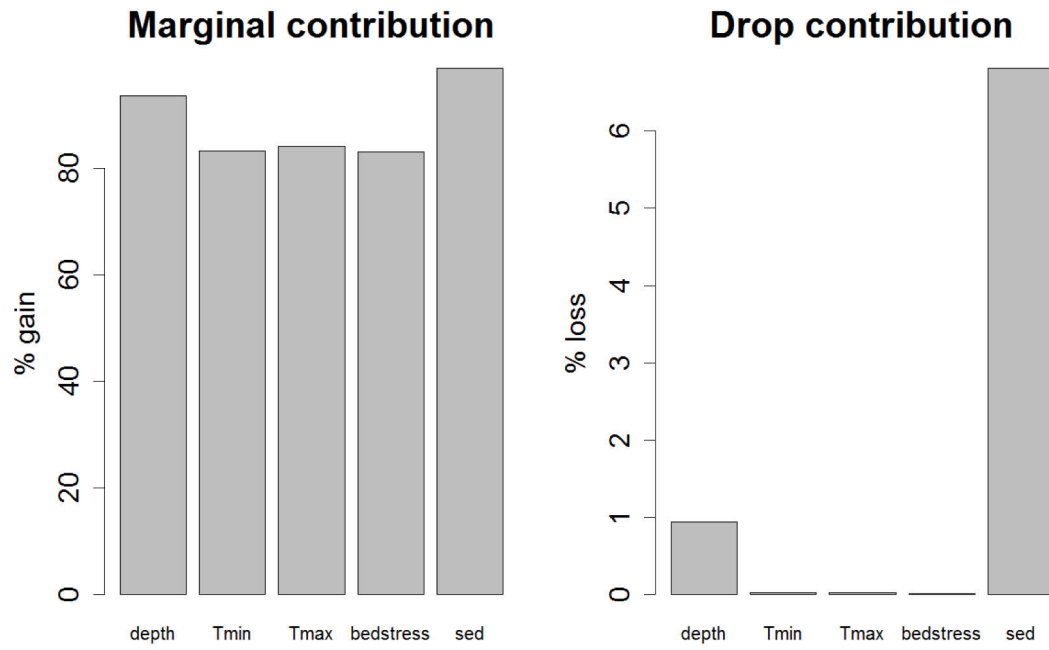


Figure 72. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of *Buccinum undatum*.

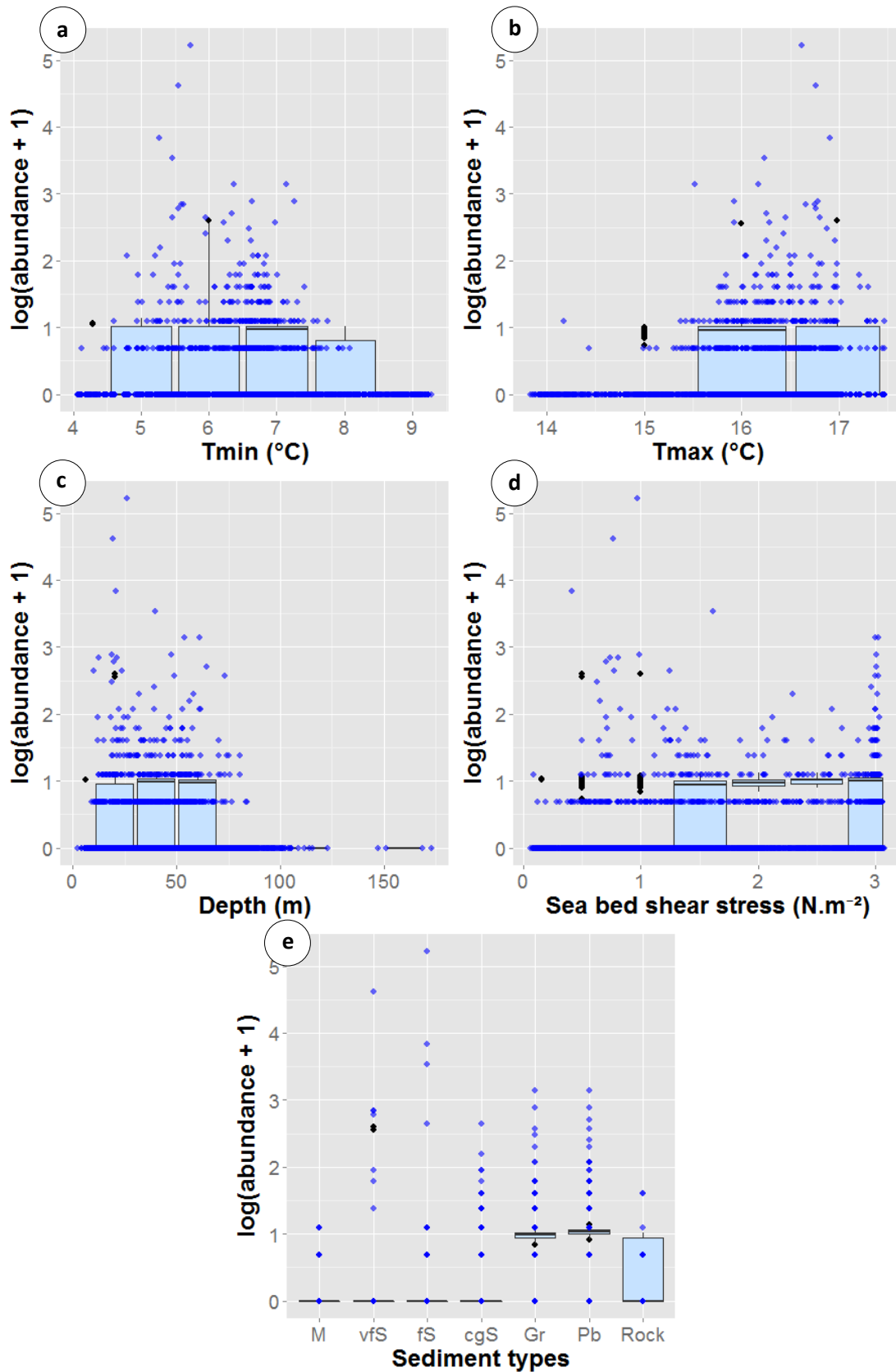


Figure 73. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of *Buccinum undatum* as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.

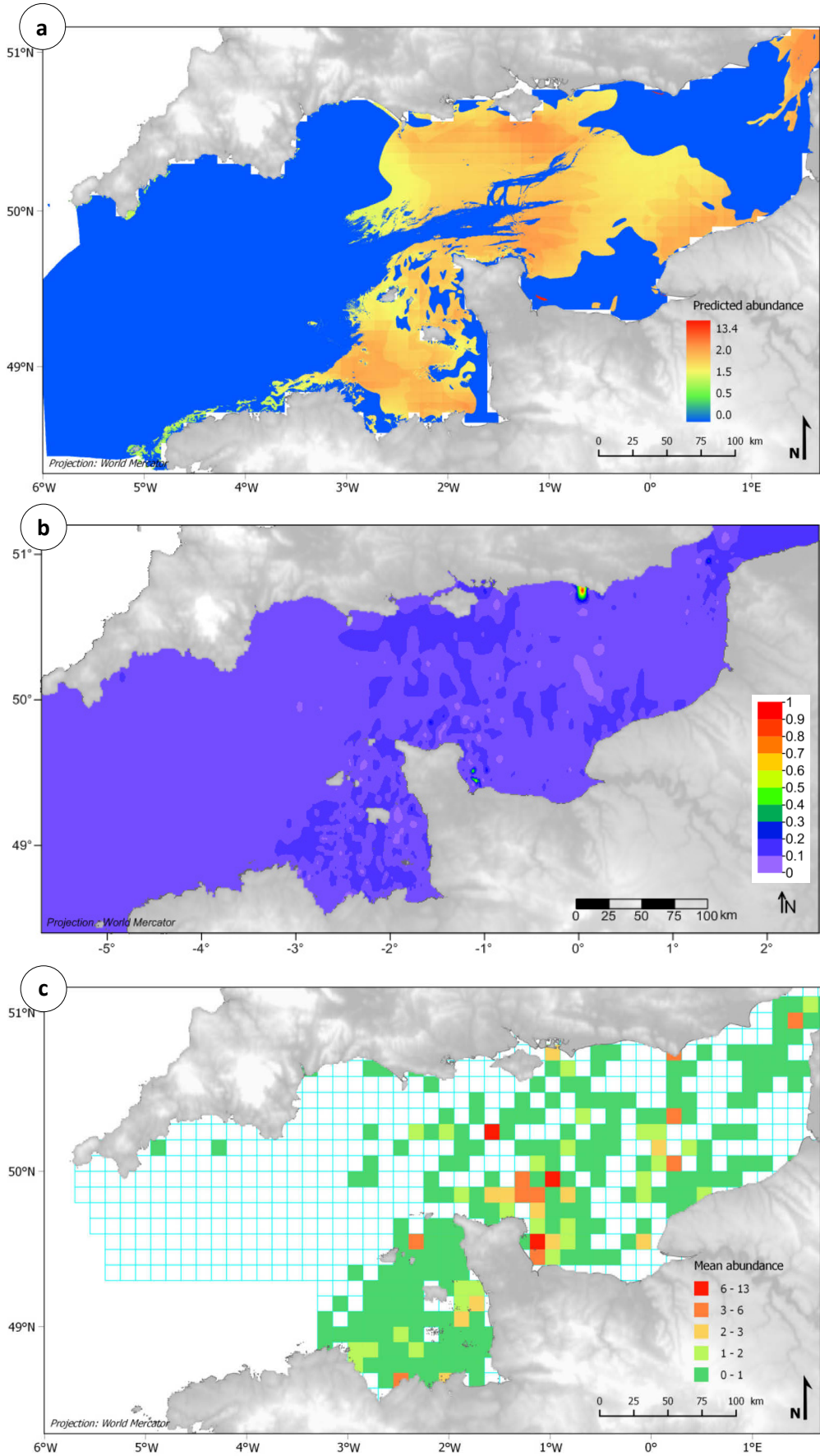


Figure 74. (a) Predicted abundances (ind.30L⁻¹) of *Buccinum undatum* in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.

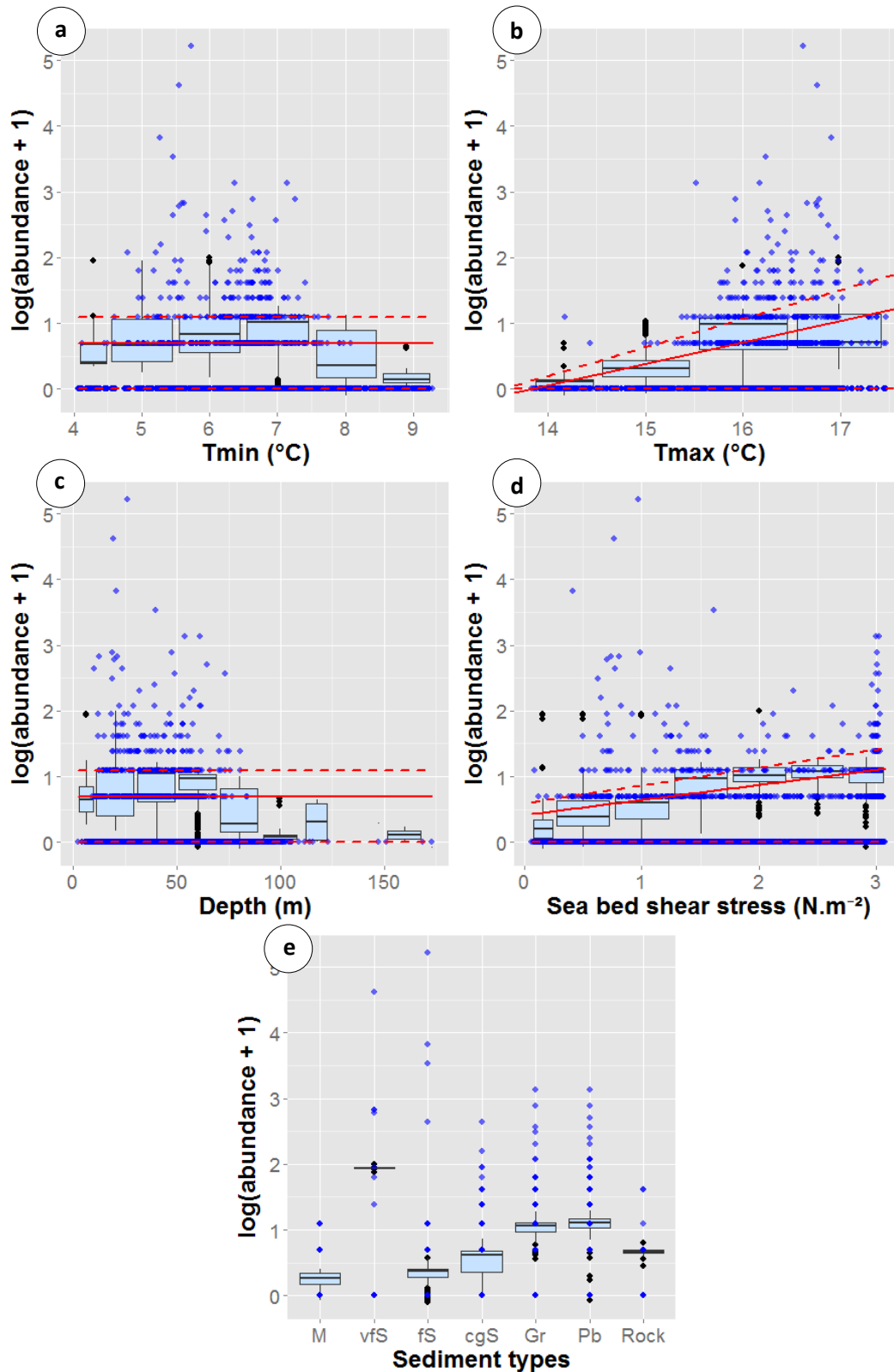


Figure 75. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the *Buccinum undatum* at the 90th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock. Red solid line represents the selected quantile, red dotted lines the 75th and 95th quantiles.

Potential habitat

Potential abundances distribution modelled at the 90th quantile confirmed observations led on delta model predictions. Thus, highest abundances were expected for increasing maximal seabed temperatures, decreasing depths and increasing sediment size with the exception of the highest abundances predicted for very fine sand (Fig. 75). These were highlighted in the potential abundances distribution map in some very coastal zones (Bay of Mont Saint Michel, Bay des Veys, eastern Bay of Seine) (Fig. 76a) but were associated to the greatest error (Fig. 76b).

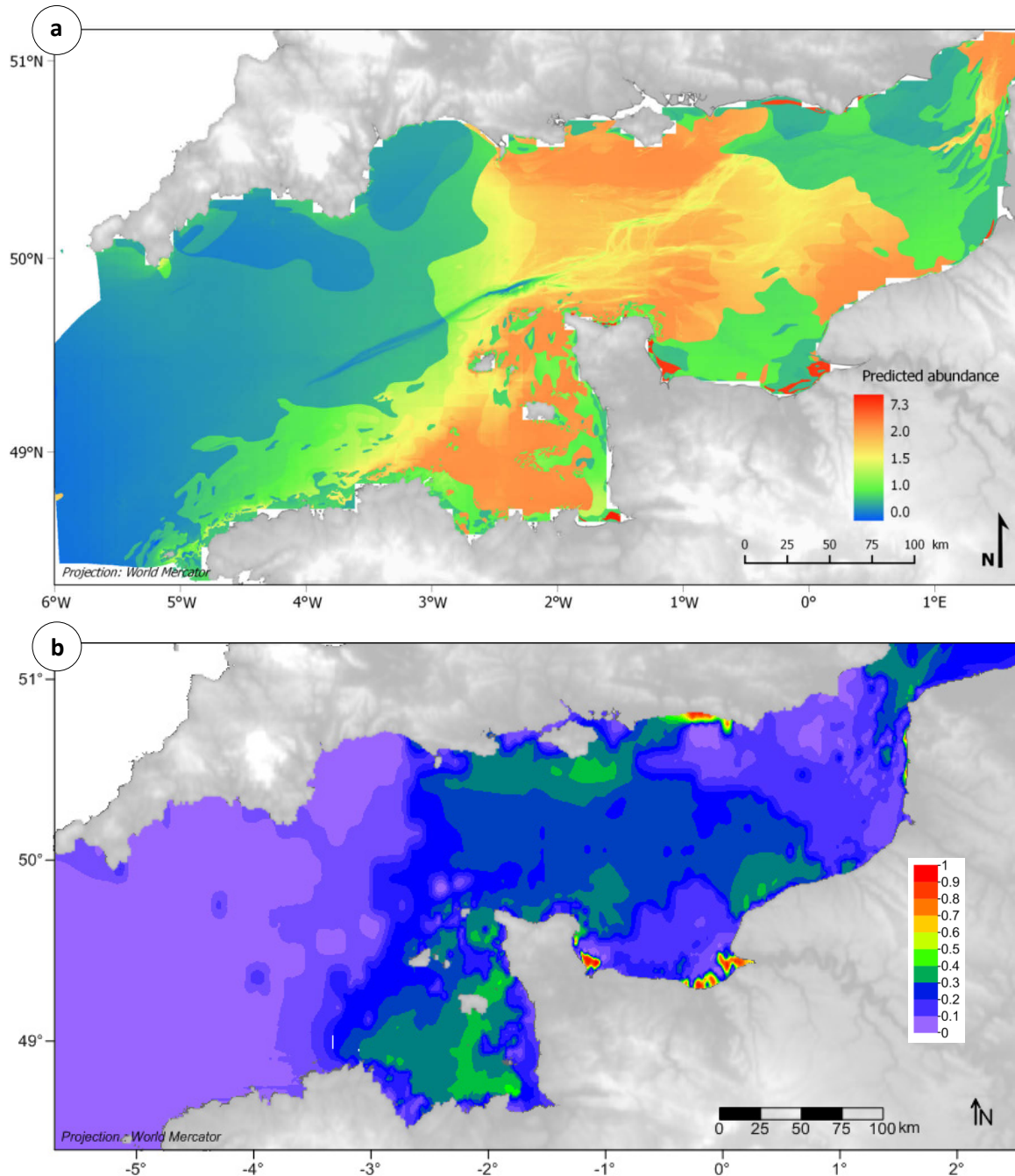


Figure 76. (a) Predicted abundances of *Buccinum undatum* (ind.30L⁻¹) at the 90th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.

Spisula elliptica



Probable habitat

The final presence/absence model for *Spisula elliptica* predicted linear relationships with sediment types and three continuous environmental factors: seabed shear stress, minimal seabed temperature and depth (Table 6). Marginal and drop contributions of sediment type to the total variance explained by the model were the most important (39 and 52% respectively) (Fig. 77). Minimal temperature and depth had low marginal contributions (1 and 11% respectively) but relatively high drop contribution (26 and 37% respectively) whereas seabed shear stress had both low marginal and drop contributions (4 and 1% respectively). Combining these contributions, the model predicted higher presence probabilities in the coarse/gravelly sands and in the gravels of the shallowest waters, around the Channel Islands, in the inner parts of the Normand-Breton gulf and along the coasts of Brittany and Cornwall (Fig. 78a). Overall, the model failed at reproducing the patchy distribution of *S. elliptica* reported by Cabioch and co-workers (Fig. 78). Moreover, the high presence probabilities predicted on the southern coast of Cornwall were not backed up by observations led in the 1960's and 70's. Looking at the maps (Fig. 78), the classification of *S. elliptica* as an Eastern species can greatly be questioned.

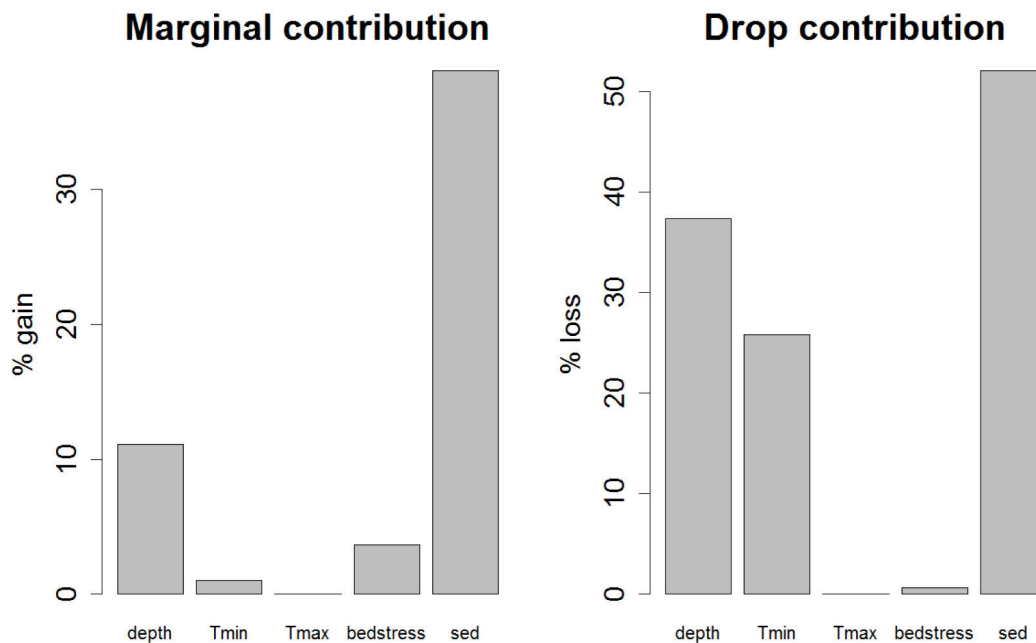


Figure 77. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of *Spisula elliptica*.

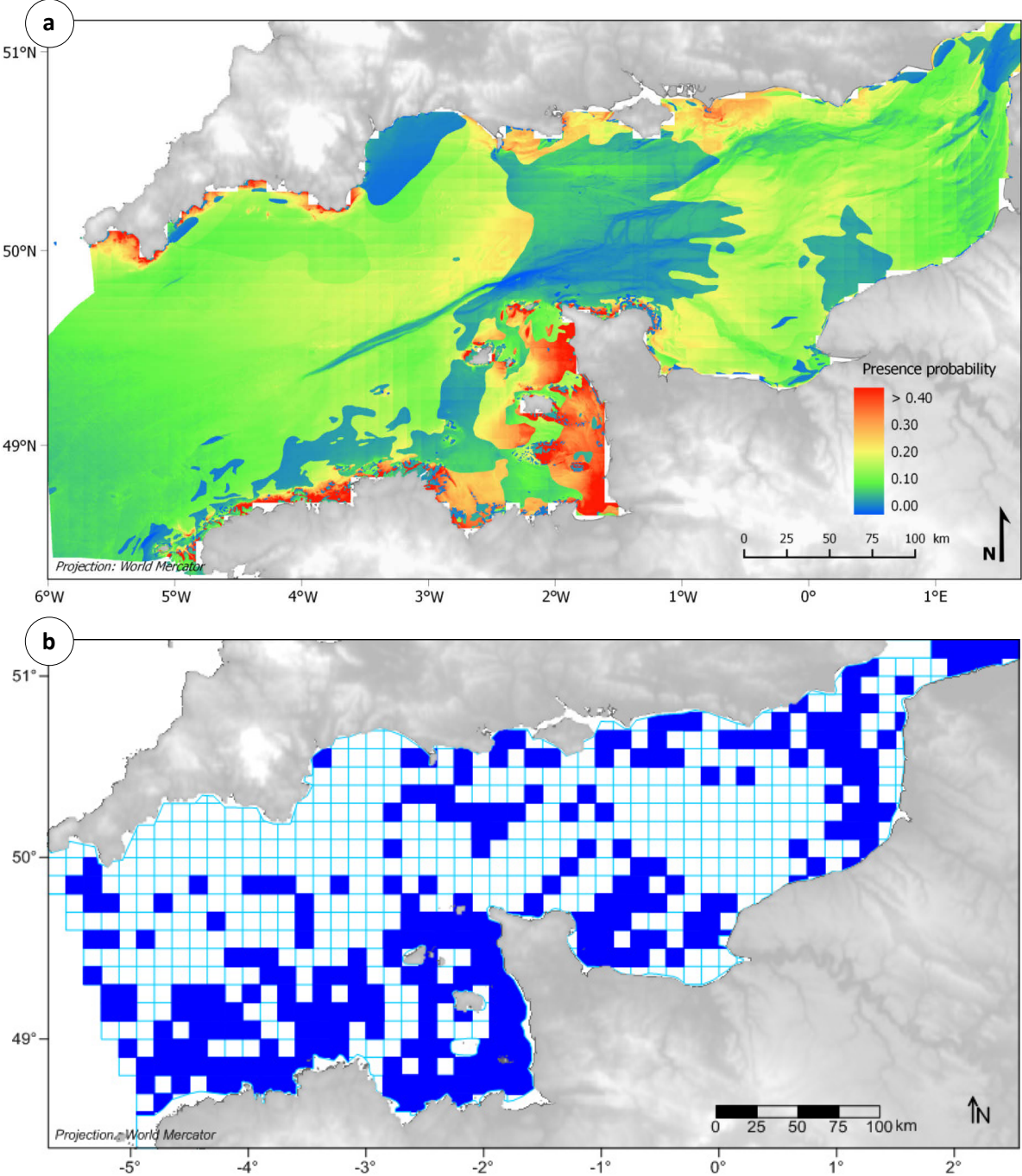


Figure 78. (a) Presence probability of *Spisula elliptica* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

Preferential habitat

Included in the presence/absence model, depth, minimal seabed temperature, shear stress and sediment type had the greatest marginal contributions to the total explained variance of the delta model (ranging from 62% for sediment type to 65% for depth) (Fig. 79). Depth, minimal seabed temperature and sediment type also had the greatest drop contributions to the total explained variance (ranging from 11 to 12%) but not shear stress which displayed a lower value slightly above 4%. Marginal contribution of maximal seabed temperature was low (18%) and its drop contribution was null. Highest abundances were observed and predicted for minimal seabed temperatures around 6 to 7°C (Fig. 80a). Increasing abundances were observed with increasing maximal temperatures but the model failed to accurately reproduce this pattern, predicting almost equivalent abundances for temperatures between 15 and 17°C (Fig. 80b). In harmony with field observations, predicted abundances increased with decreasing depths (Fig. 80c) and slightly tended to increase with increasing seabed shear stress (Fig. 80d). Finally, higher abundances were predicted for increasing sediment grain size (Fig. 80e). The combination of all these environmental relationships with the distribution of *S. elliptica* abundances was highlighted by the map built on the delta model (Fig. 81a). The highest abundances ($> 4 \text{ ind.}30\text{L}^{-1}$) were predicted in very localised shallow and gravelly areas of the Normand-Breton gulf and close to the coasts of northern Brittany and south-western coasts of England (e.g. Cornwall and Devon). While some of these high abundances were relatively well predicted (e.g. west of the Cotentin peninsula), others were predicted where the species was absent in the 1970's (e.g. in the fine sands of the Mont Saint-Michel Bay) and therefore resulted in a high relative prediction error (Fig. 81b).

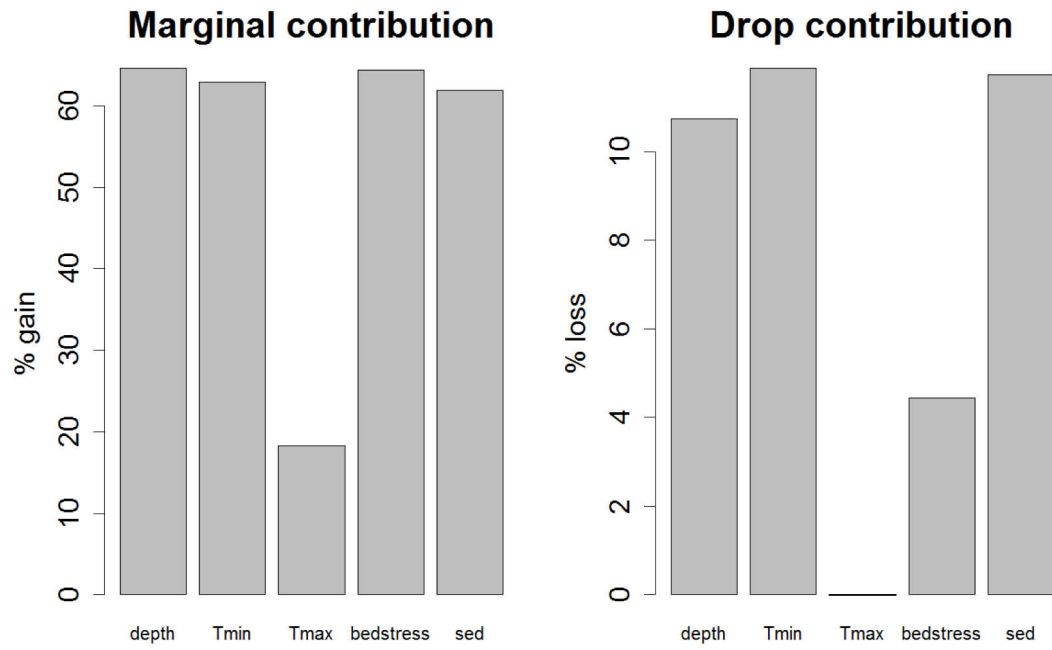


Figure 79. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of *Spisula elliptica*.

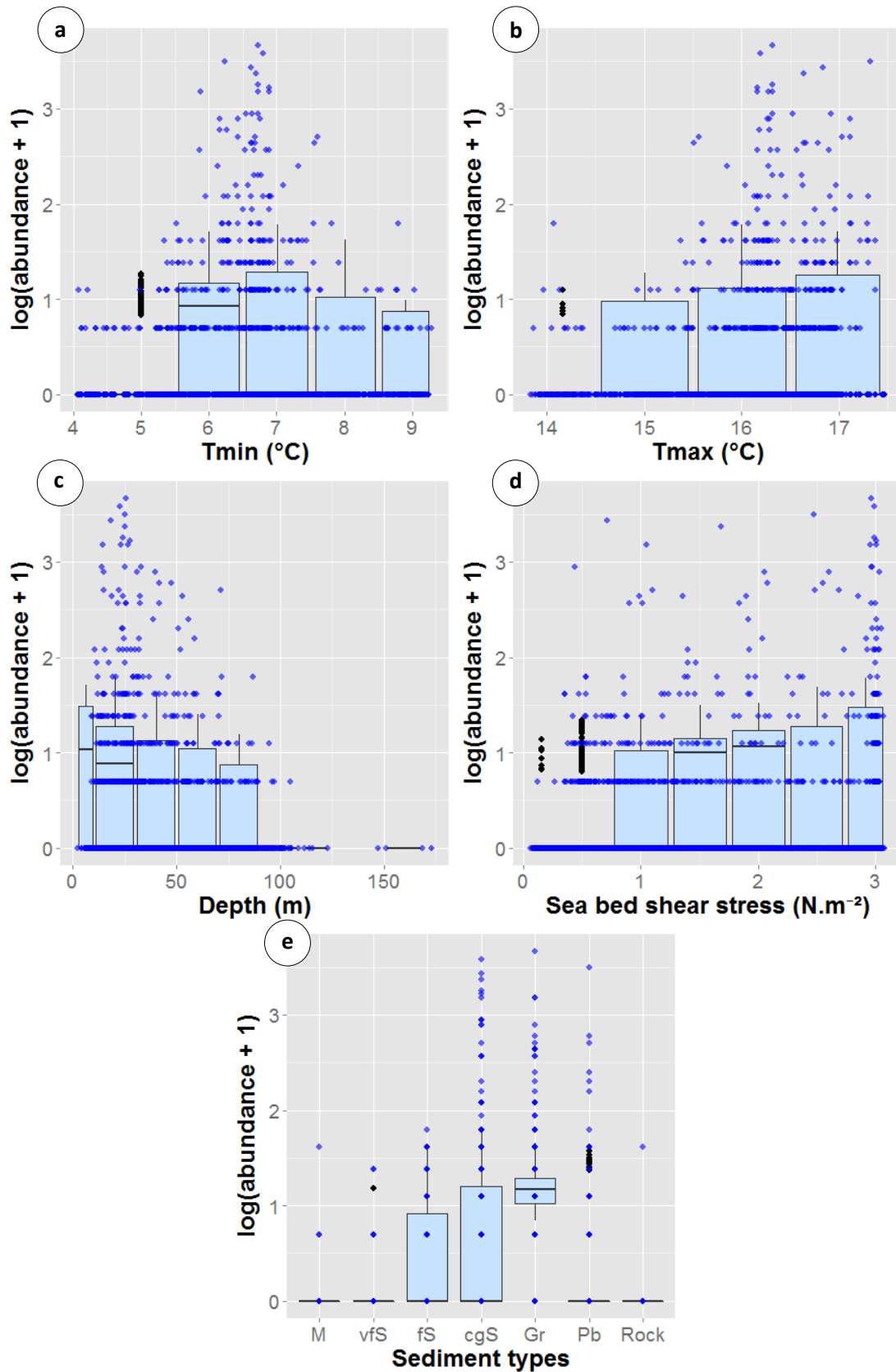


Figure 80. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of *Spisula elliptica* as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.

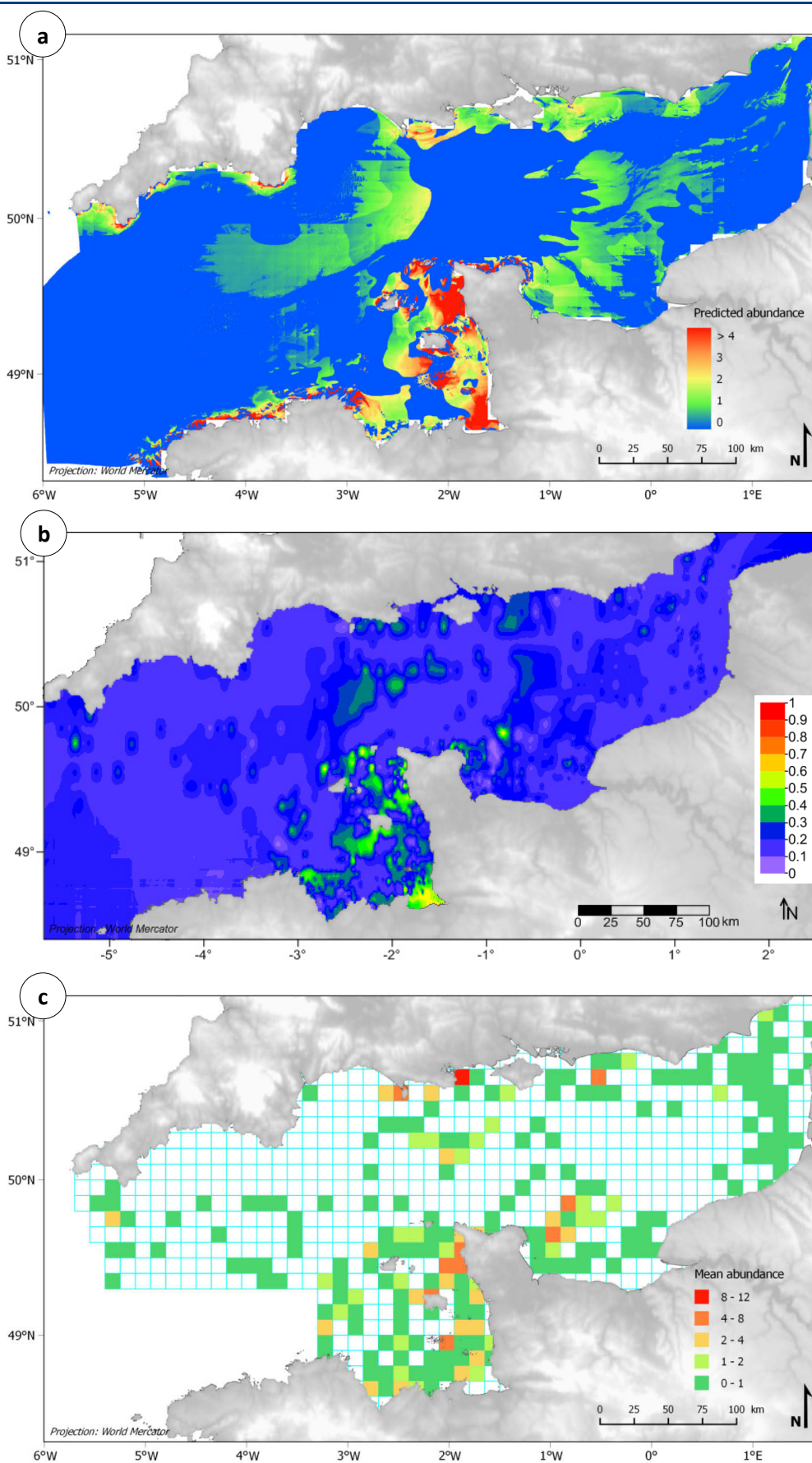


Figure 81. (a) Predicted abundances (ind.30L⁻¹) of *Spisula elliptica* in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.

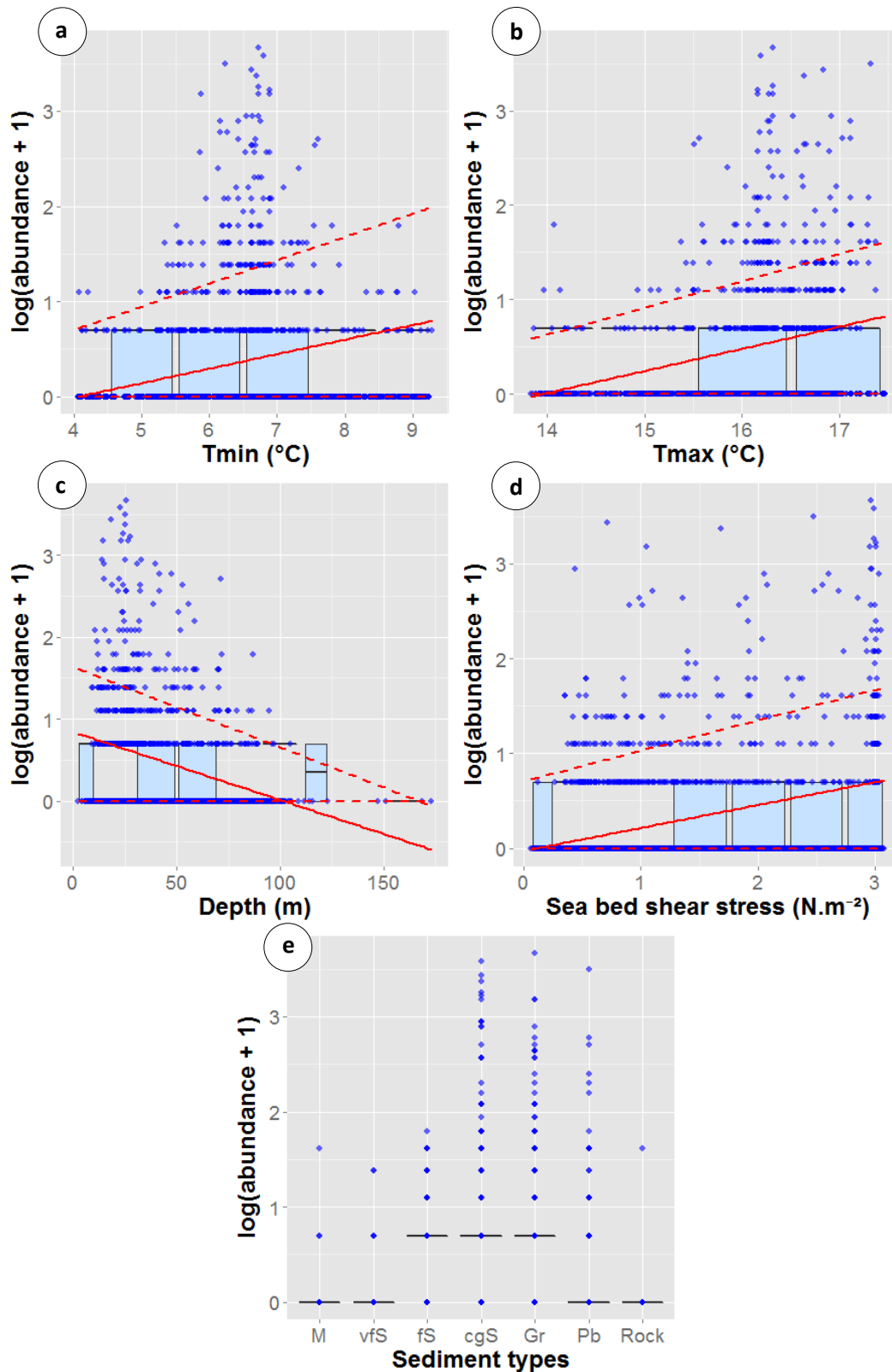


Figure 82. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the *Spisula elliptica* at the 85th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (GR), pebbles (Pb), rock. Red solid line represents the selected quantile, red dotted lines the 75th and 95th quantiles.

Potential habitat

Despite relatively clear linear quantile regression relationships at the 85th quantile with the four continuous environmental factors (Fig. 82), the model having the best predictive power only fitted sediment type (Table 6). Thus potential abundances equal to 1 individual per 30 liters of sediment were predicted in fine, coarse and gravelly sands and in gravels (Fig. 82e, Fig. 83a), resulting in high relative prediction errors, especially in the Normand-Breton gulf (Fig.83b).

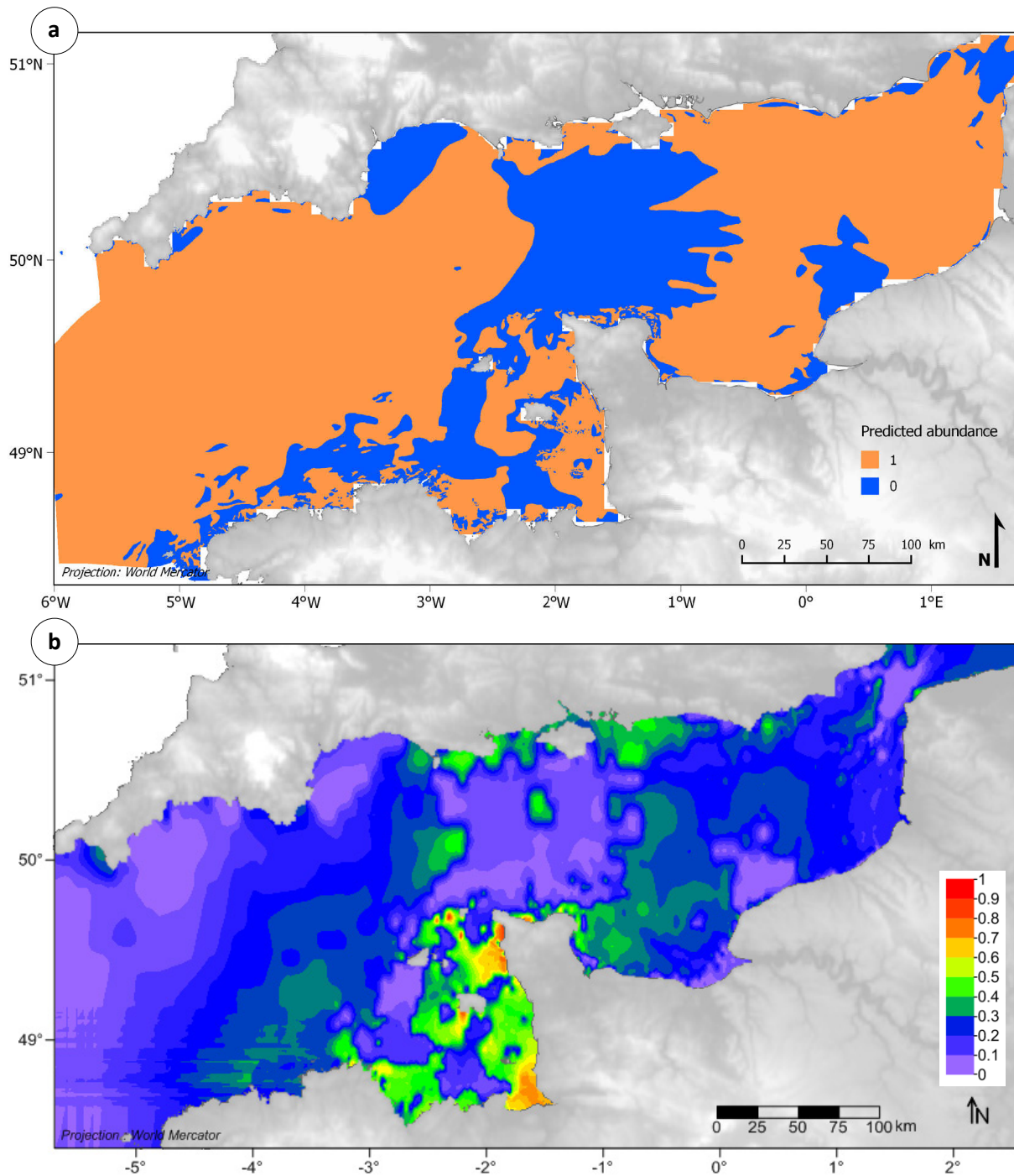


Figure 83. (a) Predicted abundances of *Spisula elliptica* (ind.30L⁻¹) at the 85th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.

3.3.5. Species present throughout the Channel

When measured on the independent t_2 validation data, presence/absence models' predictive accuracy for the most widely distributed species of the Channel was poor (i.e. $0.60 < \text{AUC} < 0.70$) for *Aequipecten opercularis* to good (i.e. $0.80 < \text{AUC} < 0.90$) for *Glycymeris glycymeris* and *Tritia incrassata* (Table 6). For the three analysed species, depth and minimal seabed temperature were always fitted in the final models. Most environmental factors were represented by polynomial terms. Correlations between observed and predicted abundance using GLM were low and non-significant for *A. opercularis* ($\rho = 0.06$, $P = 0.275$) and *G. glycymeris* ($\rho = 0.15$, $P = 0.064$) but relatively high and significant for *T. incrassata* ($\rho = 0.37$, $P < 0.01$) (Table 6). Only one to two environmental factors (i.e. minimal or maximal temperature and/or sediment type) were found to have a relationship with the abundance of species present throughout the Channel. Conversely, all five predictors (except seabed shear stress for *A. opercularis*) were fitted in the final RQ models (Table 6). Correlations between observed and predicted abundance at the selected quantiles in time t_2 were high and significant for *G. glycymeris* ($\rho = 0.46$, $P < 0.001$) and *T. incrassata* ($\rho = 0.44$, $P < 0.001$) but low and non-significant for *A. opercularis* ($\rho = 0.08$, $P = 0.099$). Looking at the three types of models, *T. incrassata* was the species for which we obtained the best predictive performances (Table 6).

Aequipecten opercularis



Probable habitat

The presence/absence model having the best predictive power on the distribution of *Aequipecten opercularis* fitted only two environmental factors represented as polynomials: depth and minimal seabed temperature (Table 6). Marginal contribution of depth to the total variance explained by the model was greater (91%) than that of minimal temperature (69%) (Fig. 84). Analysis of drop contributions confirmed the greater importance of depth in the predicted distribution of *A. opercularis* with a loss of 31 vs. 9% (Fig. 84). This resulted in higher presence probabilities throughout the Channel on seabed neither too shallow nor too deep where waters were neither too cold nor too warm during the coldest month (Fig. 85a). As the species was reported to be widely distributed in the 1960's-70's (Fig. 85b), the optimal threshold obtained (i.e. 0.25) may have been slightly too restrictive to predict its presence (Fig. 85).

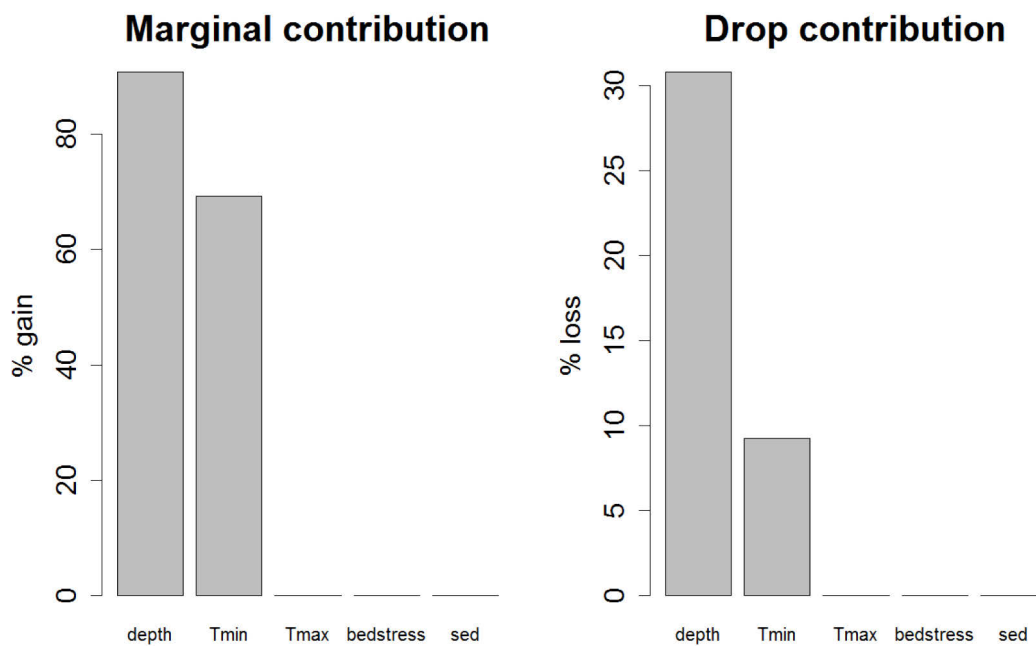


Figure 84. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of *Aequipecten opercularis*.

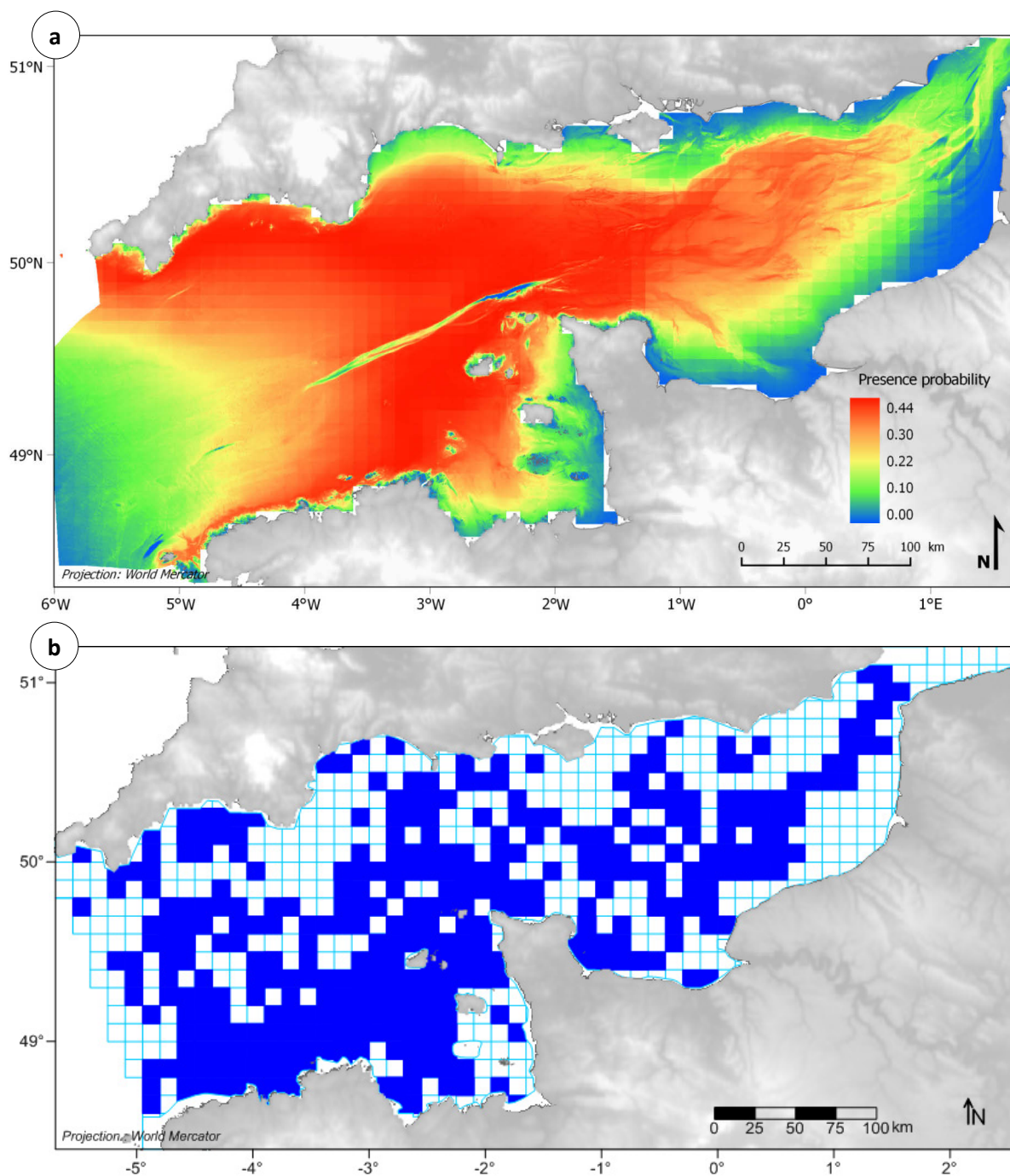


Figure 85. (a) Presence probability of *Aequipecten opercularis* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

Preferential habitat

As a result of the coupling of the presence/absence model with the positive abundance one, minimal seabed temperature, depth and sediment type alone explained between 85 and 99% of the total explained variance (Fig. 86). Drop contributions resulted in losses ranging from 15% for minimal temperature to 16% for sediment type and 20% for depth. Higher abundances were predicted with increasing minimal temperatures (Fig. 87a). Conversely, the relationship between abundance and maximal seabed temperature, not included in the final delta model, was unclear (Fig. 87b). Present until around 125 m depth, *A. opercularis* was more abundant between 50 and 90 m (Fig. 87c). This pattern was relatively well predicted by the model despite underestimation of observed abundances. No distribution pattern was reported in the compared analysis of observed and predicted abundances as a function of seabed shear stress (Fig. 87d) but higher abundances were predicted in fine, coarse and gravelly sand as well as in pebbles (Fig. 87e). This pattern was highlighted by the map of predicted abundances built on the delta model with higher abundances located in the gravelly grounds north of western Brittany (Fig. 88a) where relative prediction error is uncertain because of the lack of observed quantitative data in this area (Fig. 88b&c). Overall, as for many of the species previously analysed, the model tended to underestimate abundances. For example, the highest mean observed abundances were between 7 and 15 ind. $30L^{-1}$ (Fig. 88c) whereas the highest abundances predicted by the delta model were equal to 3 ind. $30L^{-1}$ (Fig. 88a).

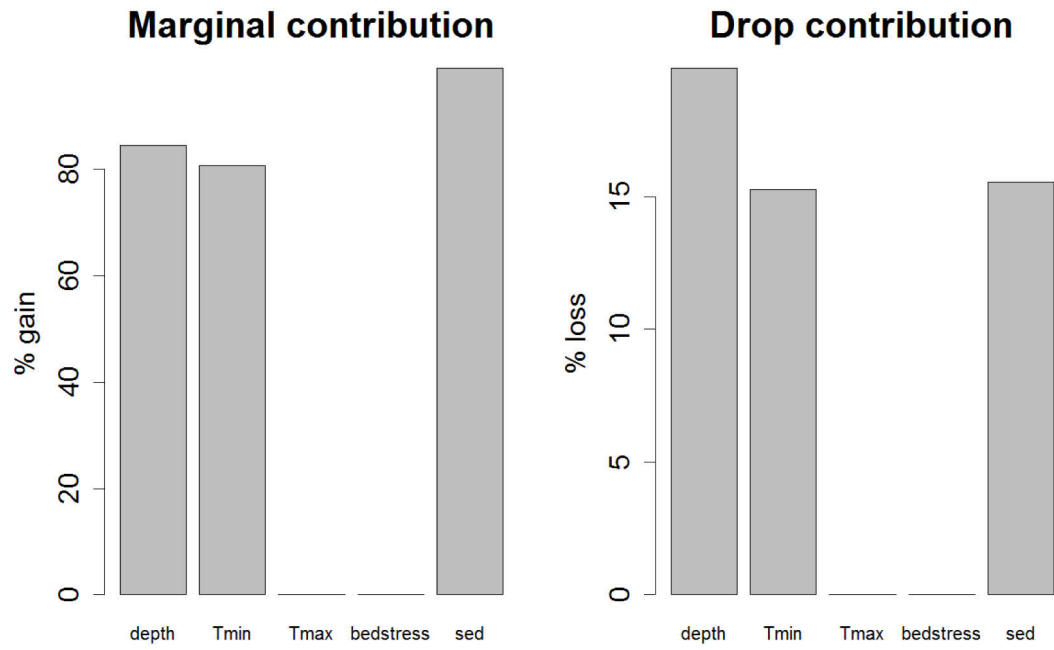


Figure 86. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of *Aequipecten opercularis*.

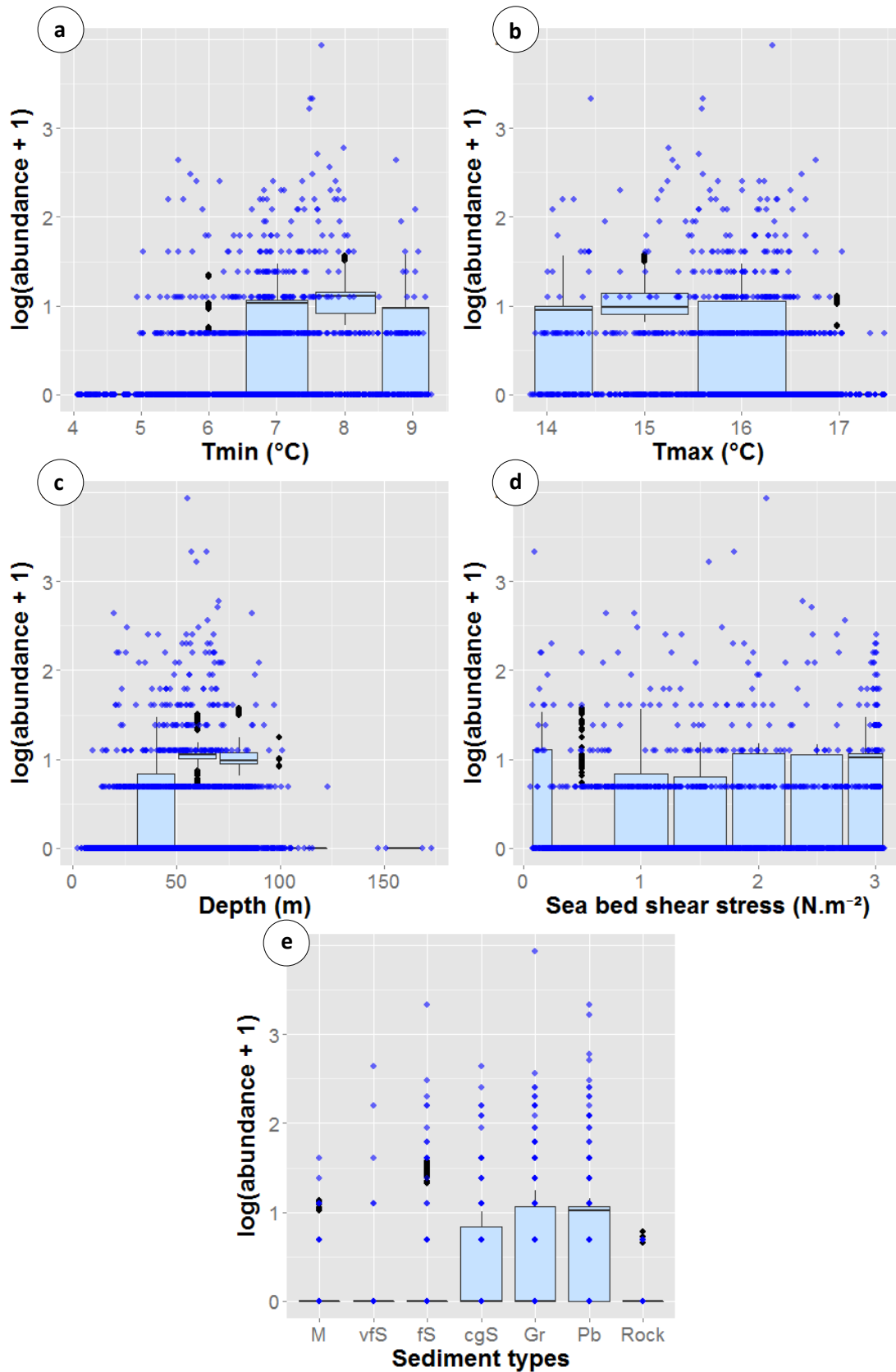


Figure 87. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of *Aequipecten opercularis* as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.

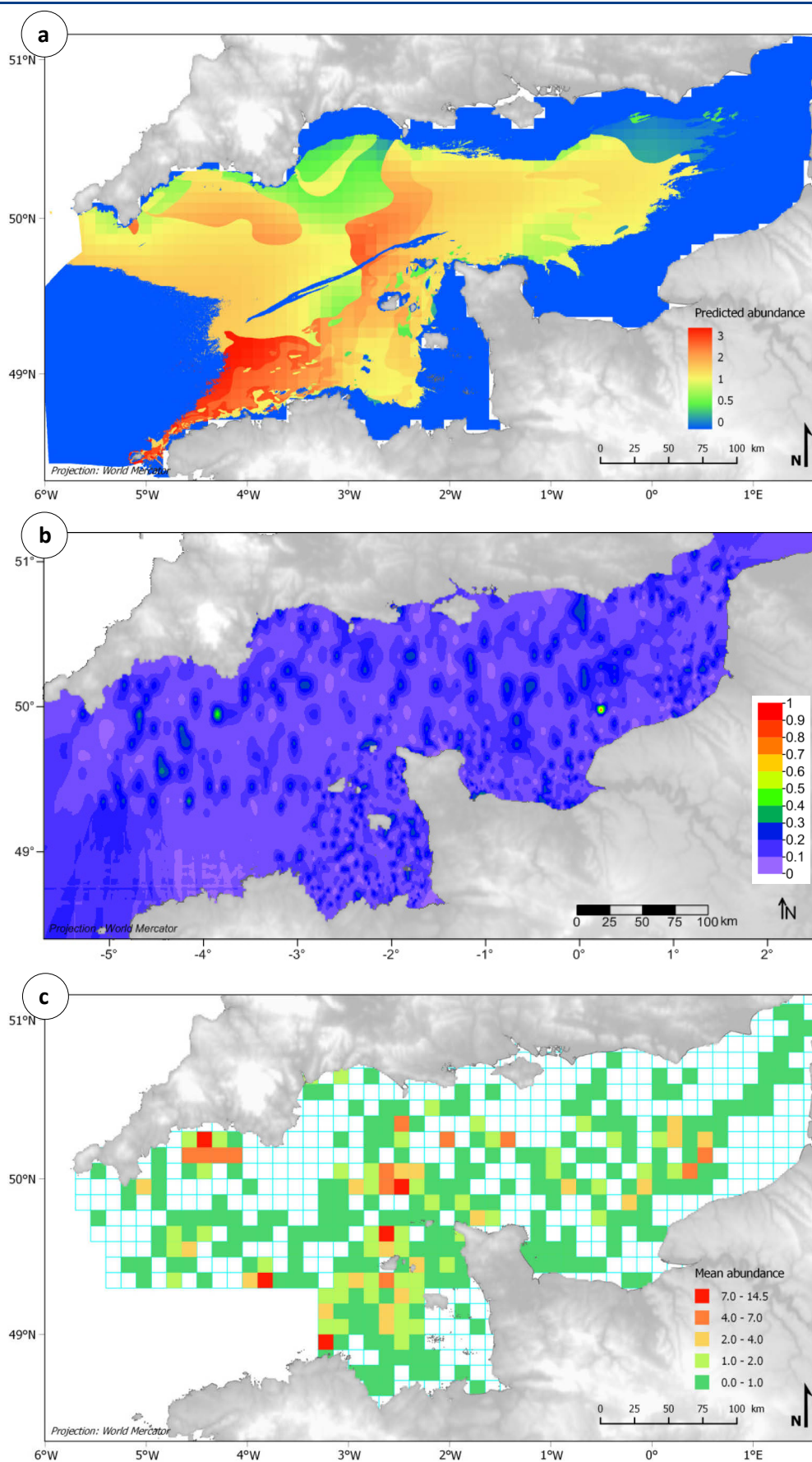


Figure 88. (a) Predicted abundances (ind.30L⁻¹) of *Aequipecten opercularis* in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.

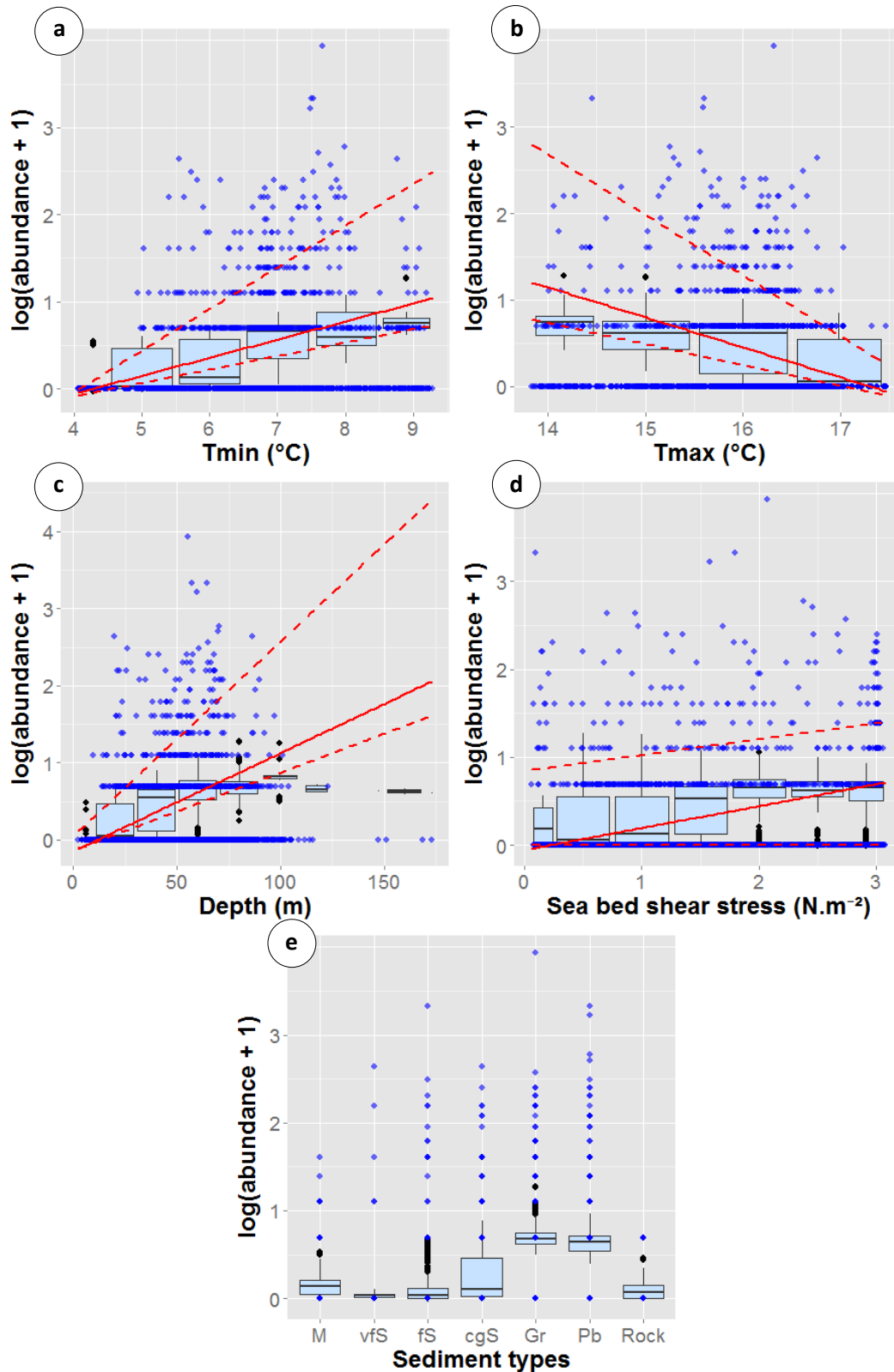


Figure 89. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the *Aequipecten opercularis* at the 80th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock. Red solid line represents the selected quantile, red dotted lines the 75th and 95th quantiles.

Potential habitat

Potential abundances distribution modelled at the 80th quantile confirmed observations led on delta model predictions and, fitting more environmental factors, suggested potentially higher abundances with decreasing maximal seabed temperature (Fig. 89b) and increasing shear stress (Fig. 89d) which were less identifiable with delta model predictions. Thus, highest abundances were also expected for increasing minimal temperatures (Fig. 89a), increasing depths (Fig. 89c, slightly contrasting with delta model predictions) and increasing sediment grain size (Fig. 89e), i.e. for conditions found in the western basin of the Channel (Fig. 90a). Nevertheless, these highest abundances were associated to the greatest relative prediction error (Fig. 90b) with still some uncertainty north of western Brittany.

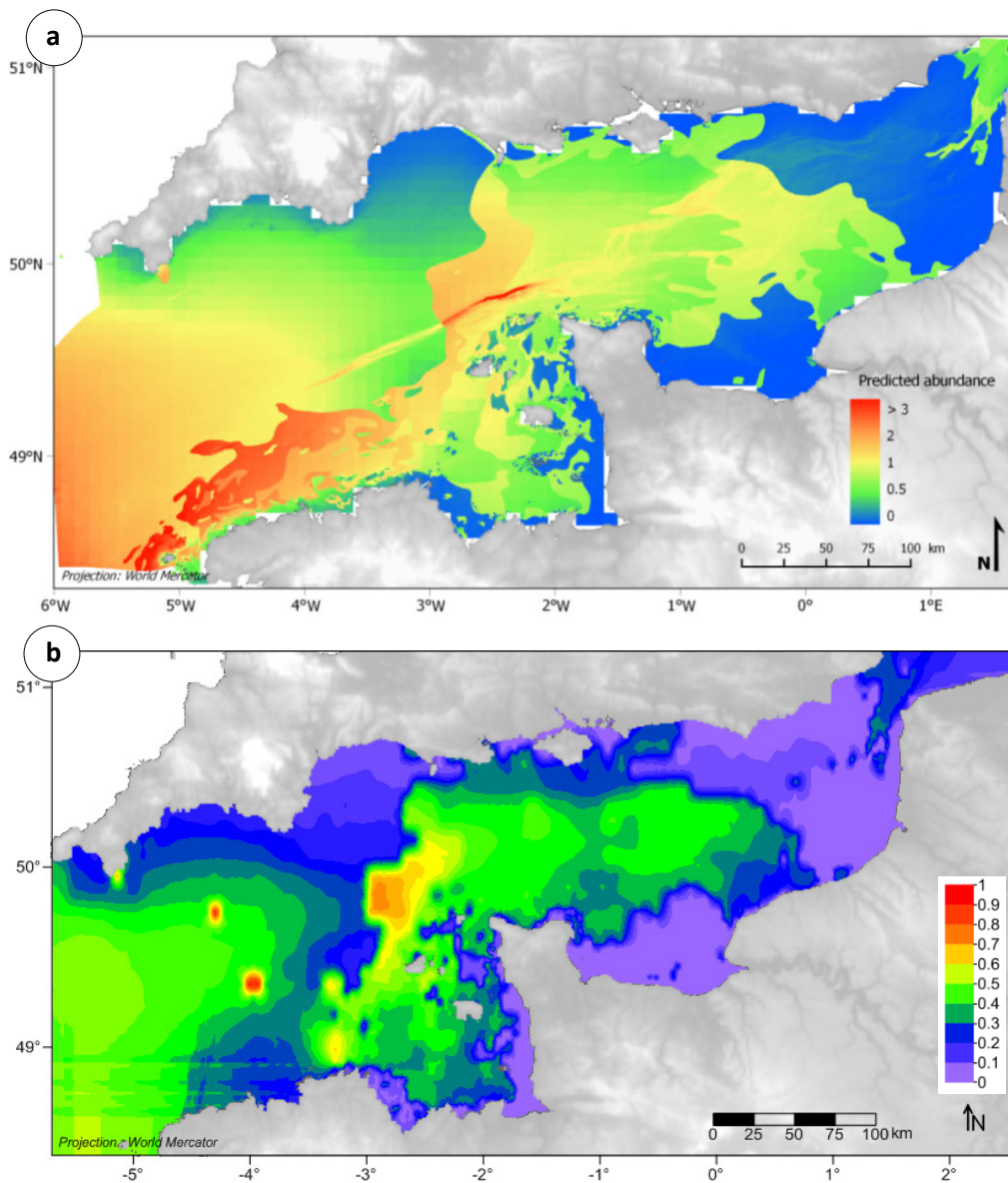


Figure 90. (a) Predicted abundances of *Aequipecten opercularis* (ind.30L⁻¹) at the 80th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.

Glycymeris glycymeris



Probable habitat

Among the five environmental factors fitted in the final presence/absence model for *Glycymeris glycymeris*, sediment type had the greatest marginal and drop contributions to the total explained variance (54 and 30% respectively) (Fig. 91). Seabed shear stress and minimal temperatures alone contributed for 38 and 26%, respectively, to the total explained variance and their drop from the final model resulted in losses of 18 and 15%, respectively. Marginal contributions of depth and maximal seabed temperatures were low (16 and 3% respectively) as their drop contributions (< 1 and 2% respectively). This resulted in higher presence probabilities throughout the length of the Channel in gravelly sediments, where tidal forcing is not the highest and minimal temperatures neither too cold nor too warm (Fig. 92a & Fig. 41). Overall, the highest presence probabilities matched relatively well with presences reported by Cabioch and co-workers (Fig. 92b). Only few observed presences in the western-most part of the Channel were not predicted by the model, the optimal threshold to consider the species as present being 0.20.

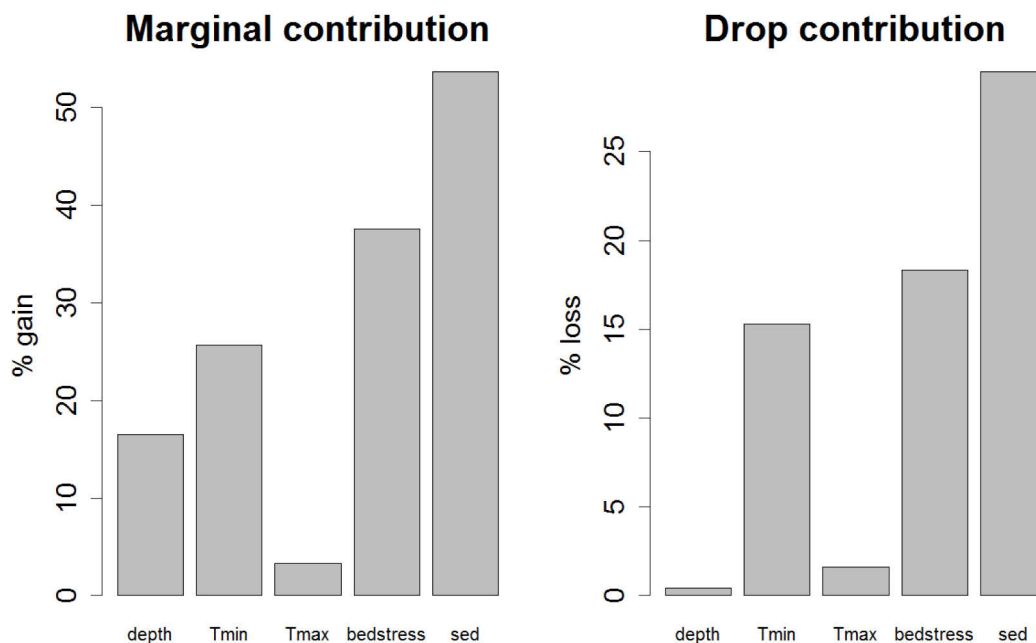


Figure 91. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of *Glycymeris glycymeris*.

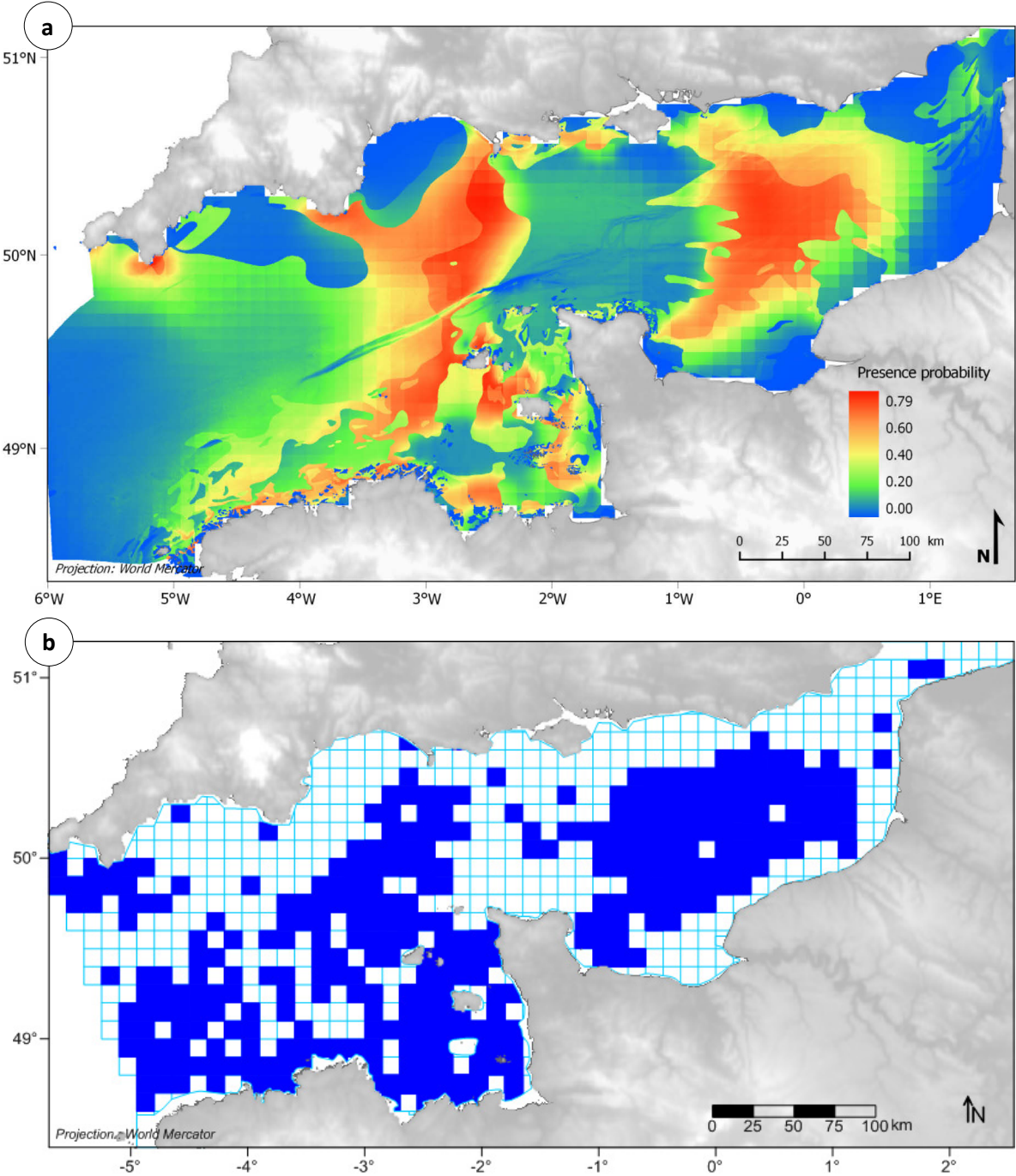


Figure 92. (a) Presence probability of *Glycymeris glycymeris* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

Preferential habitat

In the final delta model, sediment type and seabed shear stress still had the greatest marginal contributions to the total explained variance (87 and 93% respectively) (Fig. 93). Depth, maximal and minimal seabed temperatures had slightly lower marginal contributions, ranging from 77% for maximal temperature to 82% for minimal temperature. Drop contributions were low for sediment type, shear stress and minimal temperature, varying between 2 and 3%, but null for depth and maximal temperature (Fig. 93). Higher abundances were observed and predicted between 6 and 8°C (Fig. 94a). *G. glycymeris* also showed higher abundances with increasing seabed maximal temperature but predicted abundances did not reflect this pattern (Fig. 94b). The highest abundances were found and predicted at depths of 30 to 70 m (Fig. 94c). Observed and predicted abundances also showed a slight upward trend with increasing shear stress (Fig. 94d), especially above 1.25 N.m⁻², and maximal values for gravels (Fig. 94e). Sediment type being the only environmental factor fitted in the positive abundance model, this last pattern was the only one to be highlighted by the predicted abundances map built on the delta model with predicted values of 3 to 4 ind.30L⁻¹ mainly north of Brittany, in the Normand-Breton gulf and on both sides of the most central part of the Channel (Fig. 95a). These values were predicted for coarse and gravelly sand and for gravels (Fig. 94e & Fig. 41e). Relative prediction error was low where the species was predicted to be absent and variable where abundances were predicted (Fig. 95b). Again, the model tended to underestimate observed abundances since the highest ones were in average between 28 and 40 ind.30L⁻¹ (Fig. 95c) whereas the highest predicted abundances were equal to 4 ind.30L⁻¹ (Fig. 95a).

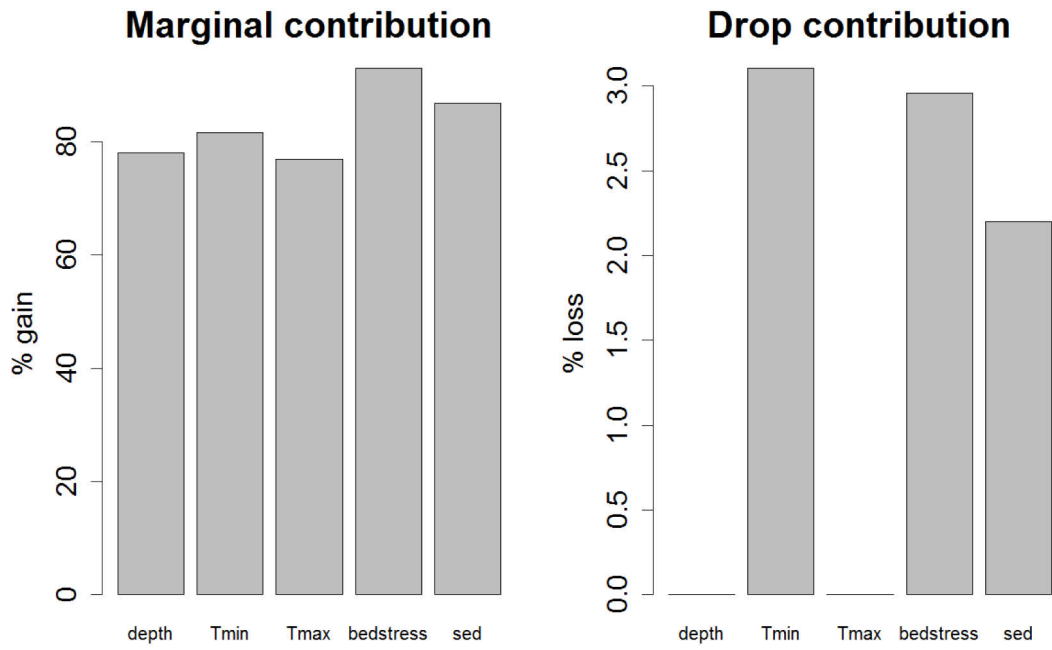


Figure 93. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of *Glycymeris glycymeris*.

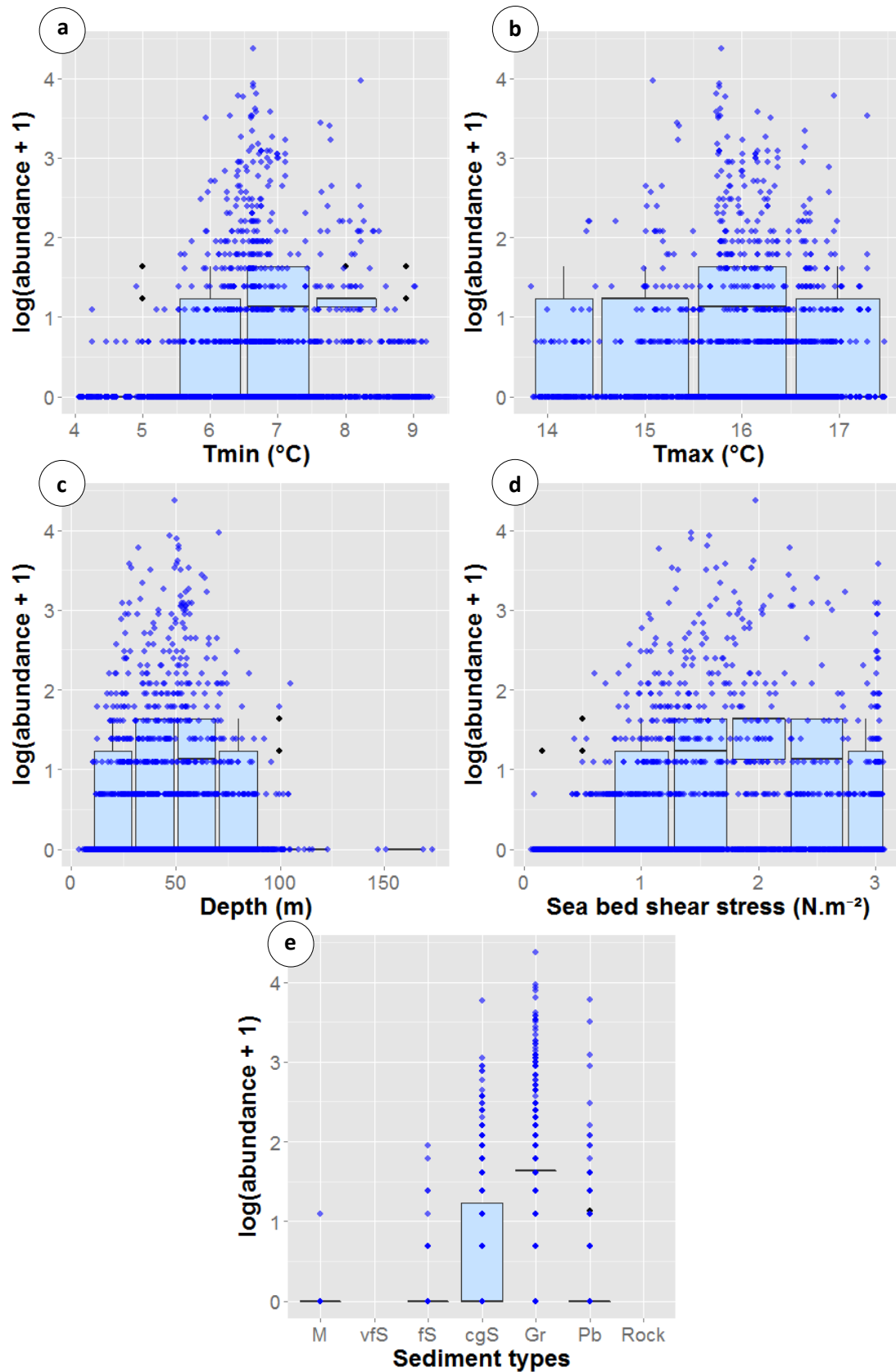


Figure 94. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of *Glycymeris glycymeris* as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.

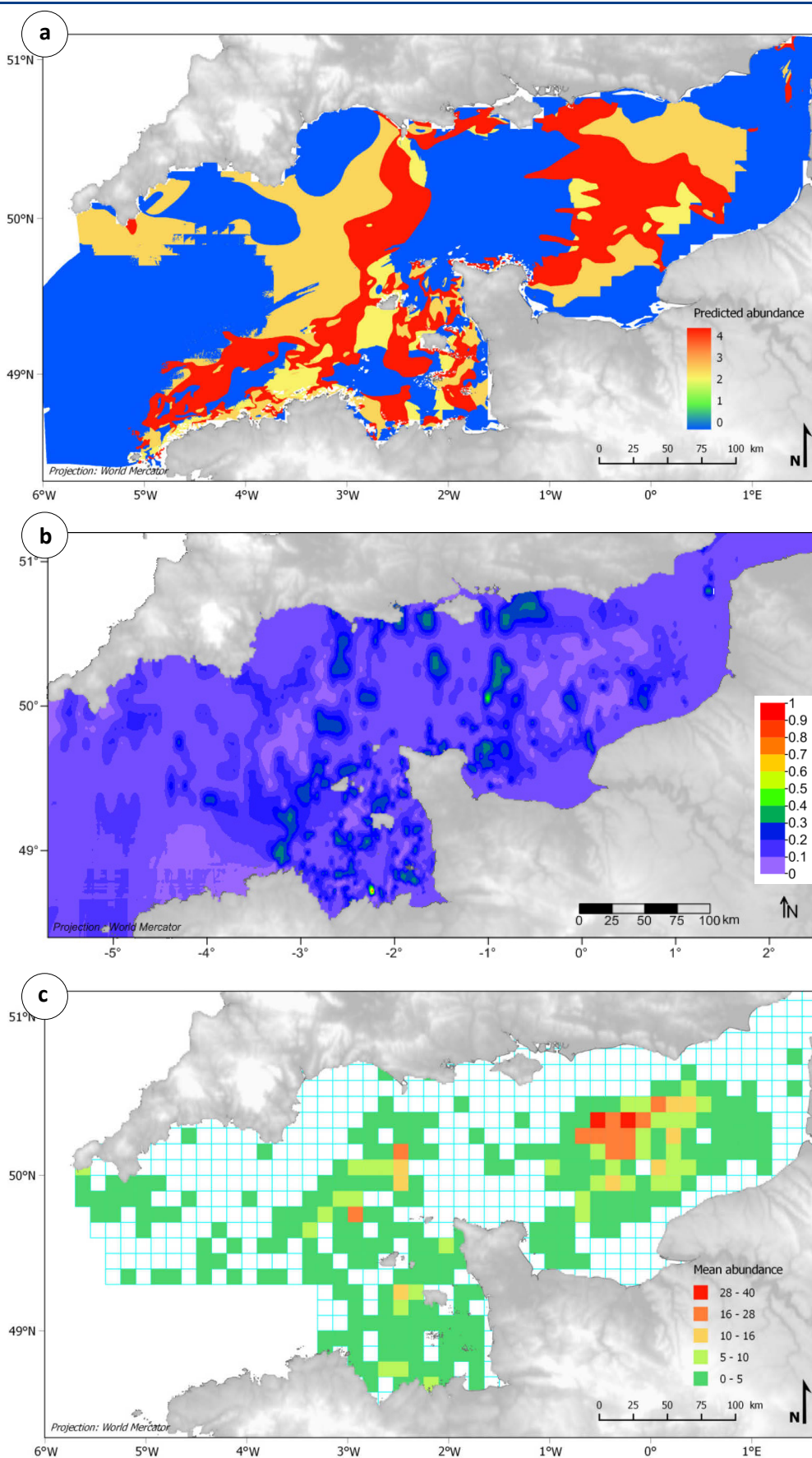


Figure 95. (a) Predicted abundances (ind.30L⁻¹) of *Glycymeris glycymeris* in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.

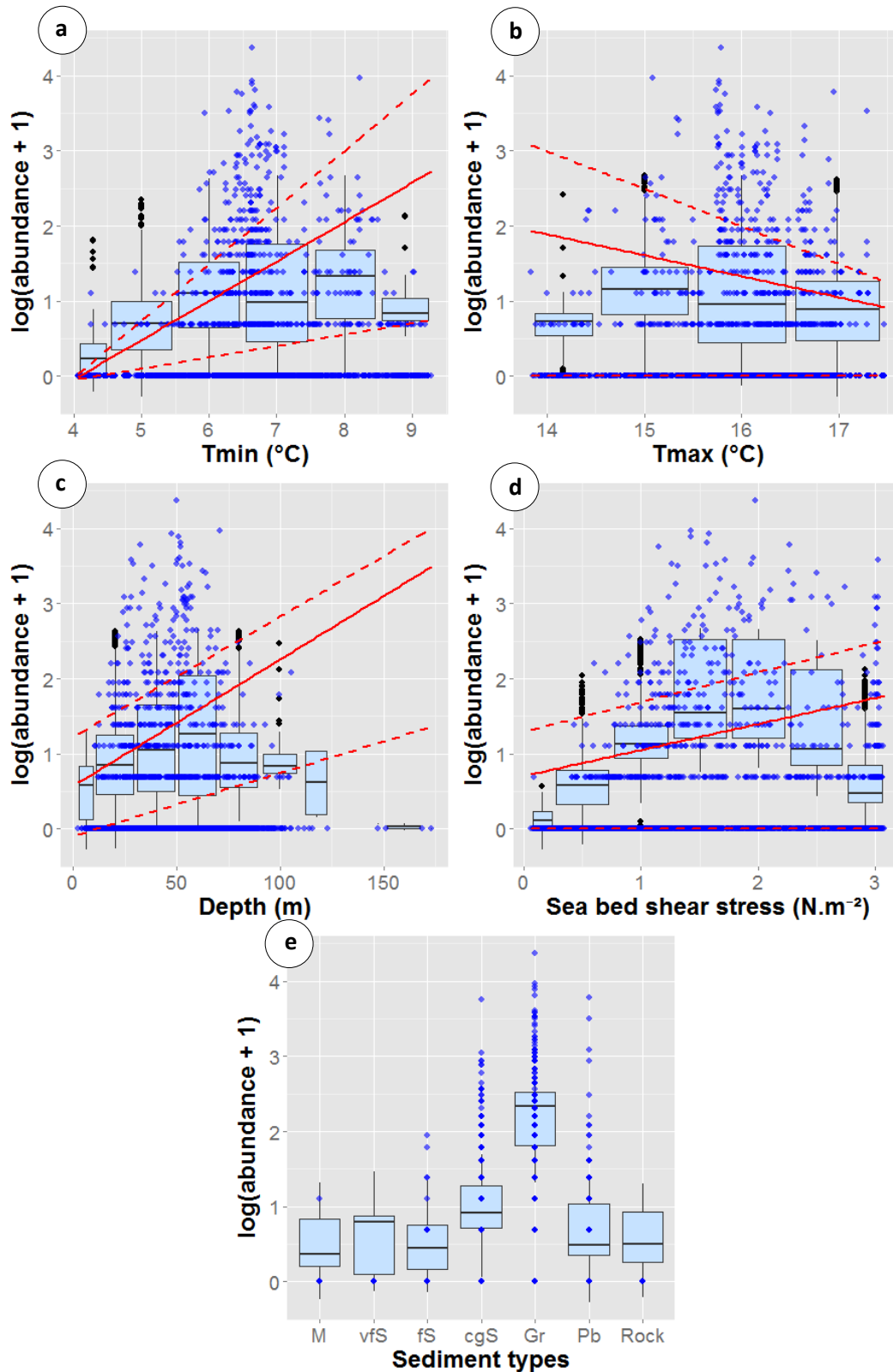


Figure 96. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the *Glycymeris glycymeris* at the 90th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock. Red solid line represents the selected quantile, red dotted lines the 75th and 95th quantiles.

Potential habitat

Contrary to the final positive abundance model, the final RQ model (at the 90th quantile) fitted all environmental predictors on independent validation (Table 6). Thus higher abundances were found to be expected for minimal seabed temperatures between 6 and 8°C (Fig. 96a), for maximal seabed temperatures around 16°C (Fig. 96b), for depths between 50 and 75m (Fig. 96c) and for a shear stress between 1.5 and 2.5 N.m⁻² (Fig. 96d). Finally, the highest abundances were clearly predicted in gravels (Fig. 96e). The potential abundances distribution map (Fig. 97a) matched relatively well with the map of presence probabilities (Fig. 92a), highlighting the previously described patterns throughout the length of the Channel. The highest predicted abundances at the 80th quantile (between 10 and 15 ind.30L⁻¹) were nevertheless associated to the highest relative prediction error (Fig. 97b), the highest mean observed abundance being of 40 ind.30L⁻¹ (Fig. 95c).

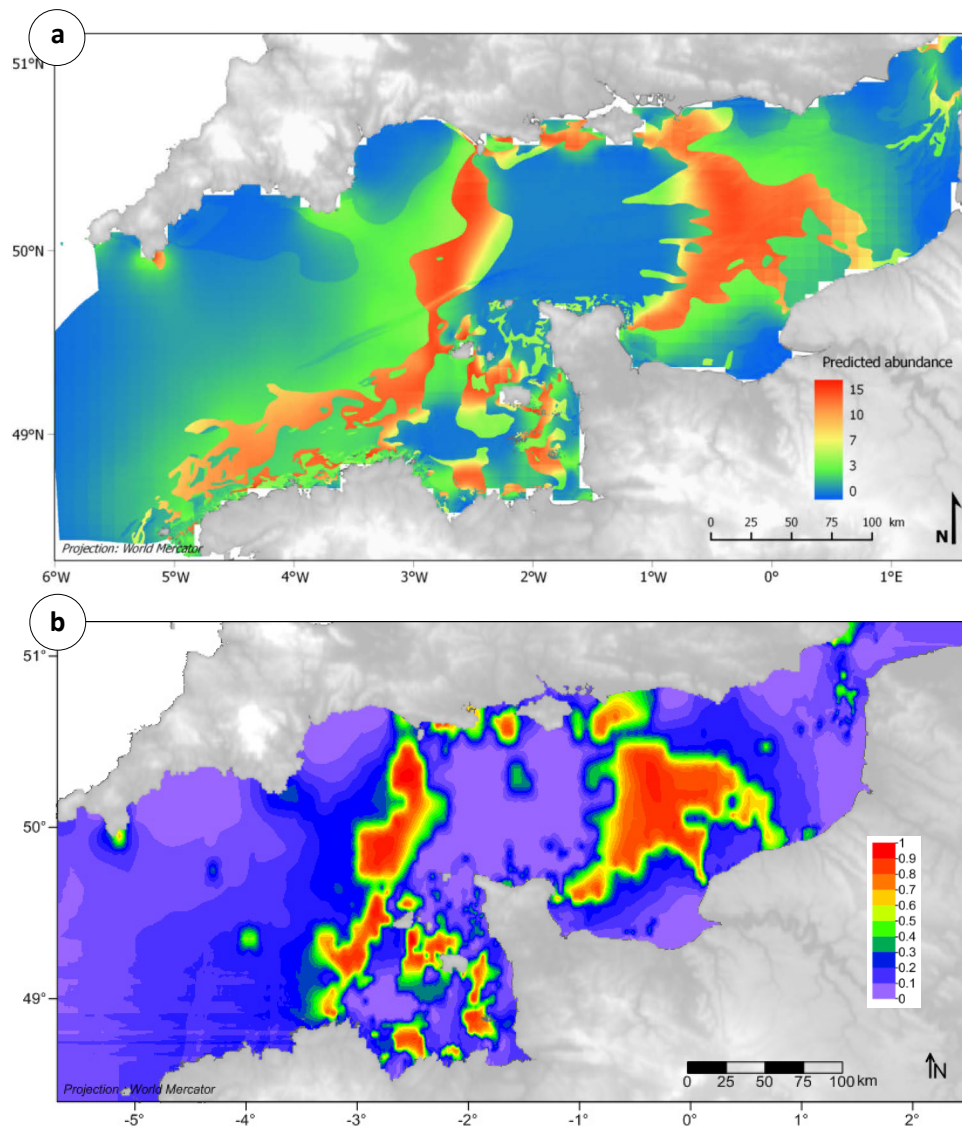


Figure 97. (a) Predicted abundances of *Glycymeris glycymeris* (ind.30L⁻¹) at the 90th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.

Tritia incrassata



Probable habitat

Out of the four environmental factors fitted in the final presence/absence model for *Tritia incrassata* (Table 6), sediment type was the one contributing the most to the total explained variance with a marginal contribution of 83% and a drop contribution of 62% (Fig. 98). Seabed shear stress had a marginal contribution more than two times lower than that of sediment type with a value of 38%. This factor also had a low drop contribution with a value of 3%. Marginal contributions were null for depth and very low for minimal seabed temperature (12%). Drop contributions were low for both of these factors with values of 10 and 6%, respectively. Presence probabilities were therefore primarily predicted as a function of sediment type. They were higher in the gravels and pebbles found north of the Brittany coasts, in the central Channel, north of the Pays de Caux and in the Dover Strait than in the other types of sediment (Fig. 99a). Overall, these higher presence probabilities matched with presences reported by Cabioch and his colleagues (Fig. 99b), with the exception of those located in the coarse and gravelly sand of the western entrance of the Channel in the 1960's and 70's.

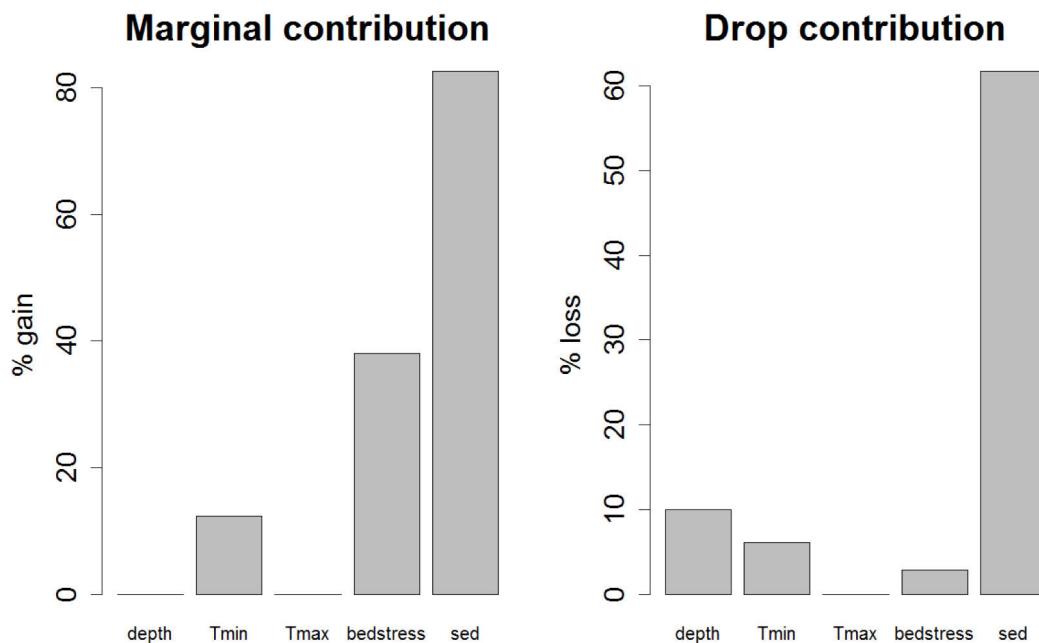


Figure 98. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of *Tritia incrassata*.

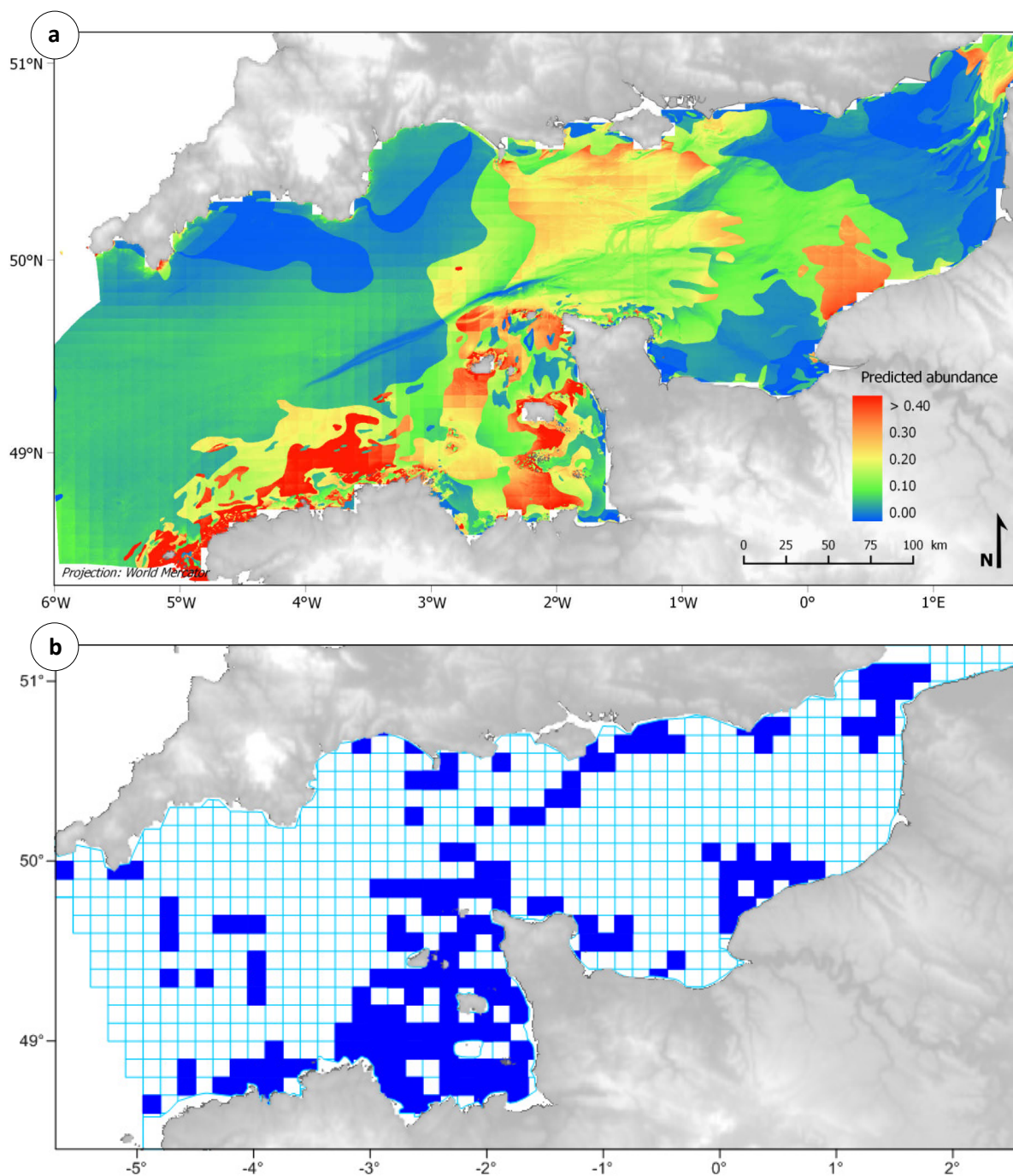


Figure 99. (a) Presence probability of *Tritia incrassata* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

Preferential habitat

Sediment type still had the greatest marginal and drop contributions when coupling the GLM developed on presence/absence data with the GLM developed on positive abundance data (Fig. 100). This factor alone explained 72% of the total explained variance and its removal from the selected delta model resulted in a 45% loss. Seabed shear stress also had a relatively important marginal contribution (54%) but a slightly negative drop contribution (- 1%), indicating an increase in the total explained variance when it is removed from the selected delta model. Marginal contribution of minimal seabed temperature was relatively low (29%) and marginal contributions of maximal seabed temperature and depth were null. Drop contributions were also low for minimal temperature (11%) and depth (7%), and slightly negative (- 1%) for shear stress. The fitting of a single environmental factor (i.e. maximal seabed temperature) to the selected positive abundance model resulted in the absence of clear trends in predicted abundances of *T. incrassata* with the five environmental factors (Fig. 101). Only patterns relative to the presence or absence of the species were identifiable. Thus, almost equal abundances were predicted for:

- the whole range of minimal temperatures (Fig. 101a)
- maximal temperatures superior to 15.5°C, despite a trend towards increasing observed abundances with increasing maximal temperature (Fig. 101b)
- depths inferior to 80 m, despite increasing observed abundances with decreasing depths (Fig. 101c)
- the whole range of shear stress values (Fig. 101d)
- all types of sediment excepting fine and very fine sand, taking into account predicted values represented as outliers (black dots; Fig. 101e)

In sediments favourable for the species to be present, slightly higher abundances were located in the Normand-Breton gulf, where maximal temperatures were the highest (Fig. 102a). Relative prediction error ranged mainly between 0.2 and 0.5 over the whole predicted distribution area (Fig. 102b). As predicted, some of the highest mean observed abundances were found in the Normand-Breton gulf in the 1970's (Fig. 102c) but, as for most of the previously analysed species, the model tended to underestimate observed abundances. For example, the highest mean observed abundances were between 4 and 6 ind.30L⁻¹ (Fig. 102c) whereas the highest abundances predicted by the delta model were equal to 2.6 ind.30L⁻¹ (Fig. 102a).

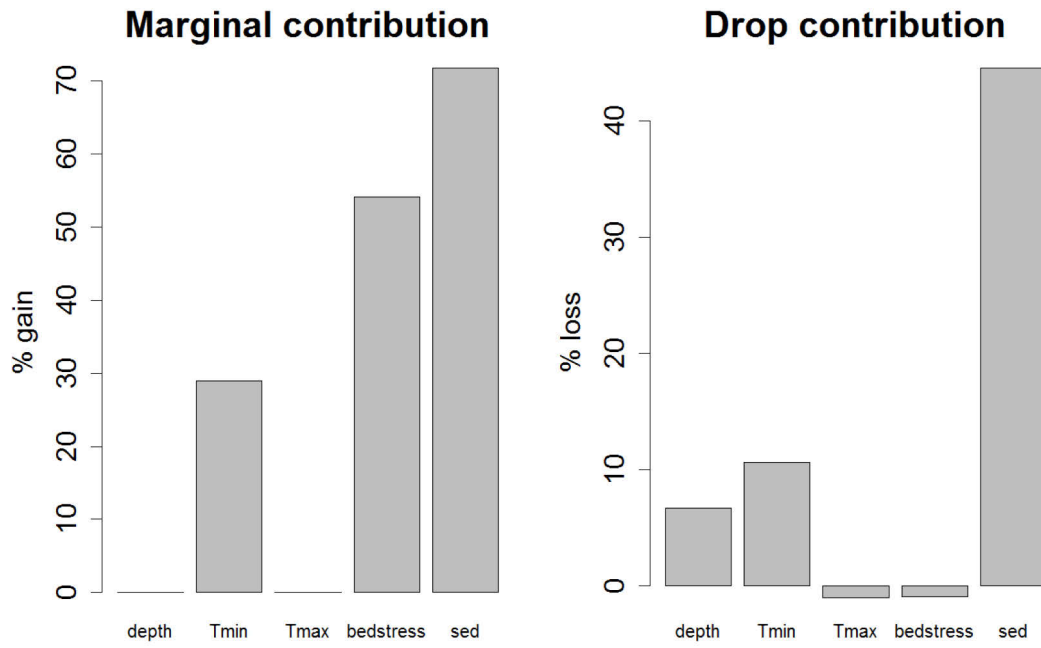


Figure 100. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of *Tritia incrassata*.

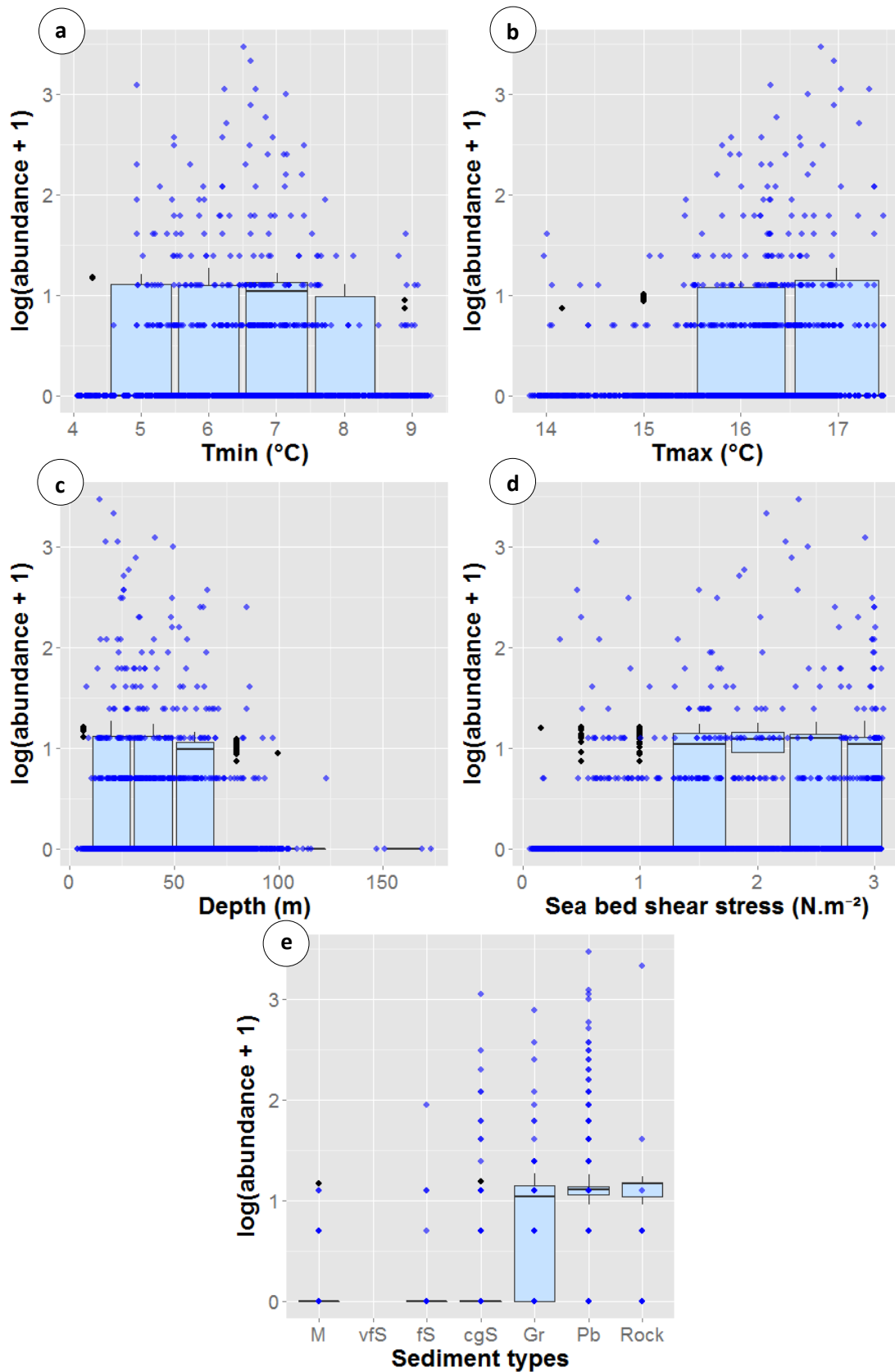


Figure 101. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of *Tritia incrassata* as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.

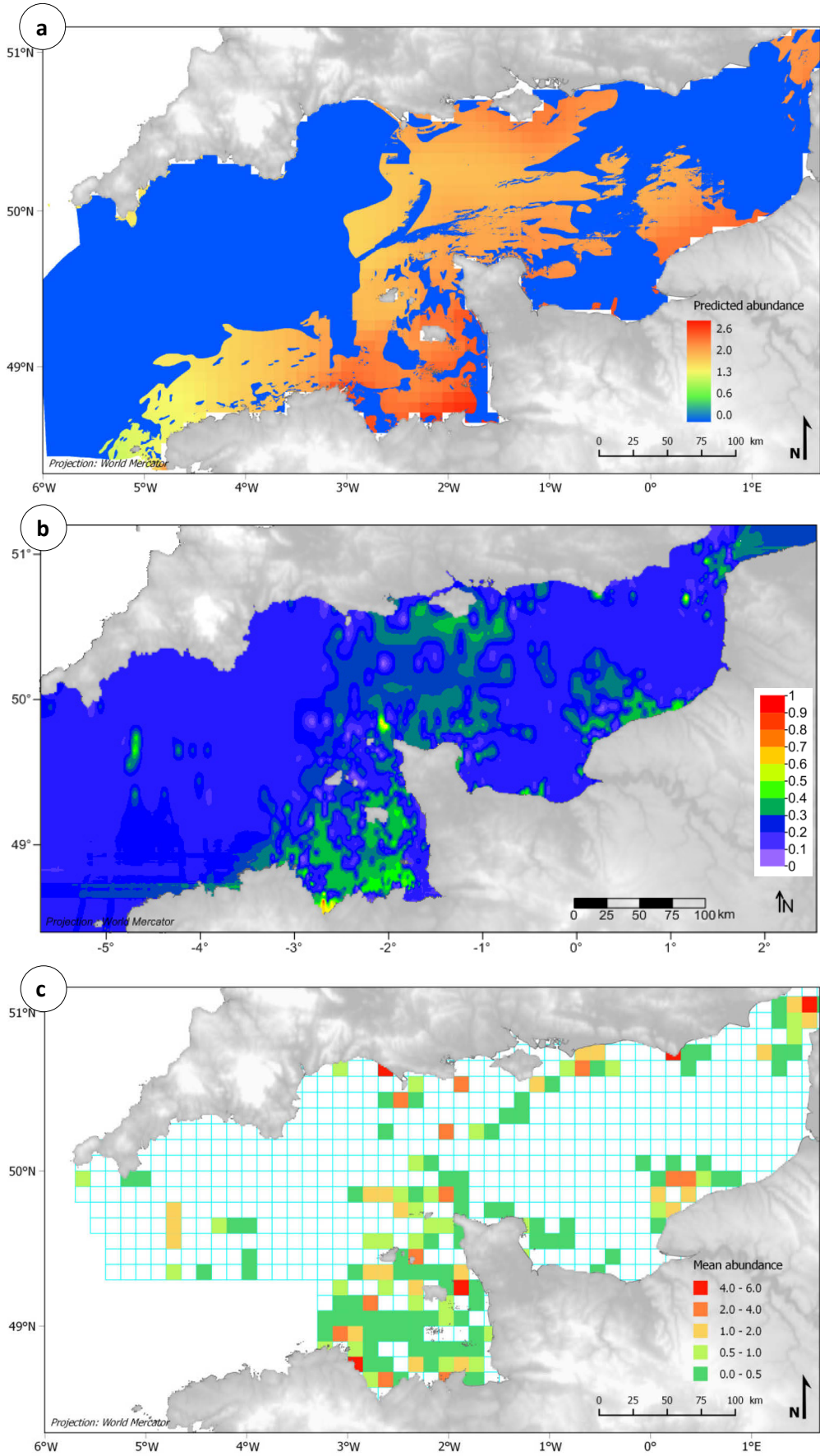


Figure 102. (a) Predicted abundances (ind.30L⁻¹) of *Tritia incrassata* in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.

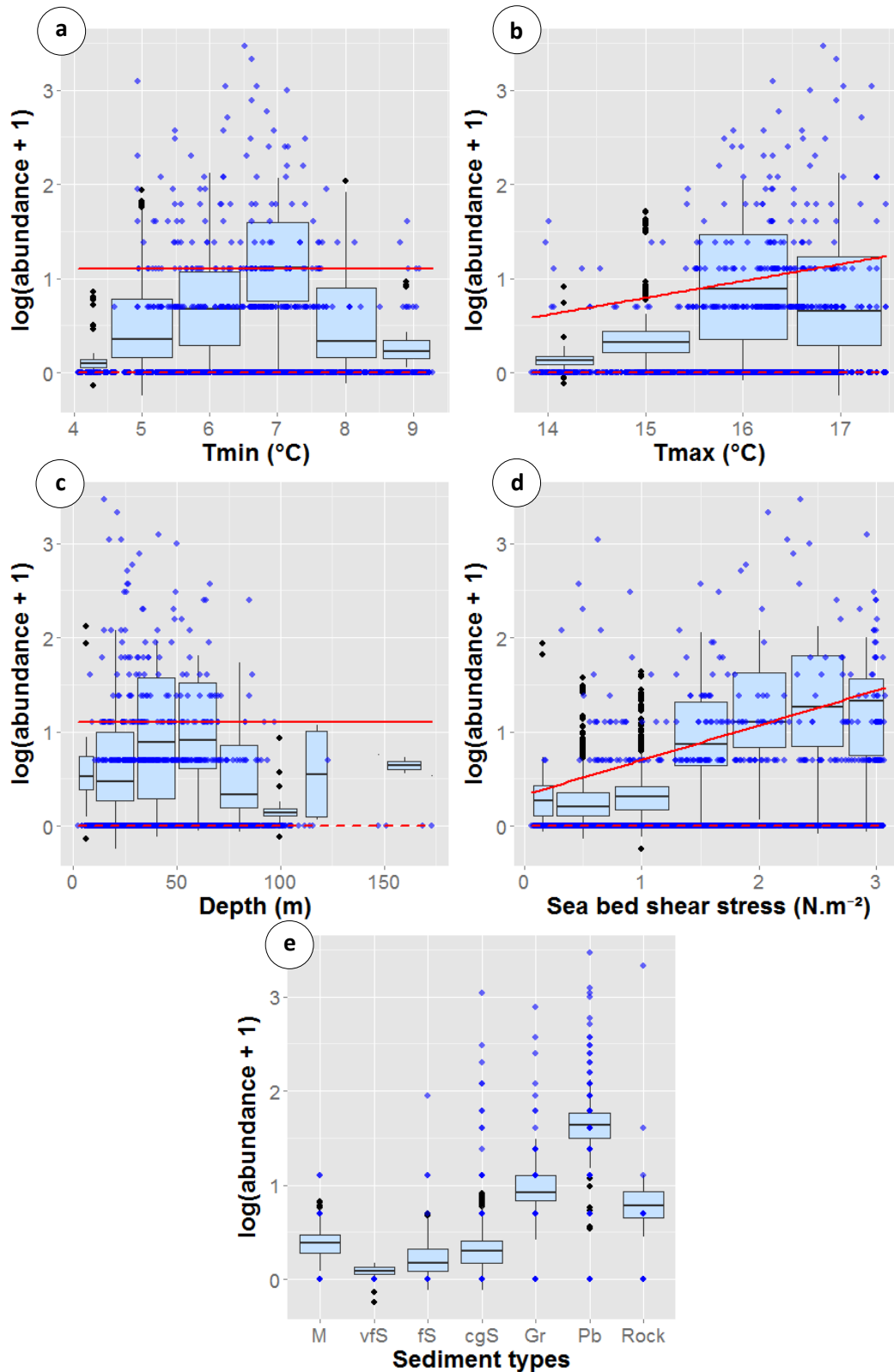


Figure 103. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the *Tritia incrassata* at the 95th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock. Red solid line represents the selected quantile and the red dotted line the 75th quantile.

Potential habitat

Fitting sediment type and the first-order terms of the four continuous environmental factors, the RQ model revealed some trends in the distribution of abundances at the 95th quantile that the delta model did not reveal. Thus, the highest potential abundances were predicted for minimal temperatures around 7°C (Fig. 103a), for maximal temperatures around 16-17°C (Fig. 103b), for depths between 30 and 70 m (Fig. 103c), for maximal values of shear stress (Fig. 103d) and in pebbles (Fig. 103e). These highest abundances were highlighted in the pebbles of the Channel Islands – Saint-Malo area and in those located off the northern coasts of Brittany, Pays de Caux and of the Cotentin peninsula (Fig. 104a) but were also associated to the greatest relative prediction error (Fig. 104b).

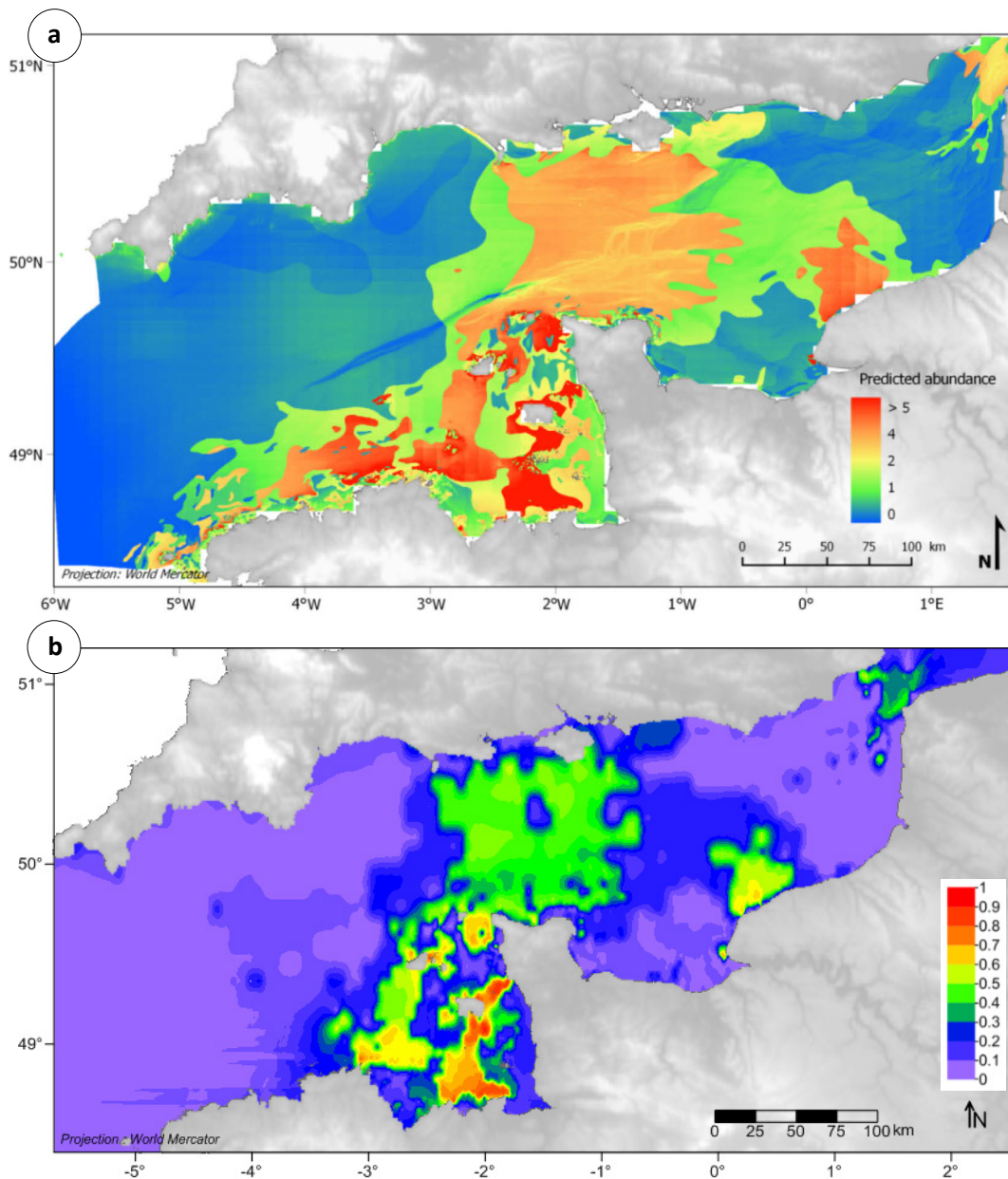


Figure 104. (a) Predicted abundances of *Tritia incrassata* (ind.30L⁻¹) at the 95th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.

3.4.6. Species not classified

For species showing no very clear trends in distribution according to the groups defined by Holme (1966), presence/absence models' predictive accuracy was fair (i.e. $0.70 < \text{AUC} < 0.80$) for *Timoclea ovata* and good (i.e. $0.80 < \text{AUC} < 0.90$) for *Ocenebra erinacea* when measured on independent t_2 validation data (Table 6). As for Eastern species, and contrary to all the other groups, the final presence/absence model of one of the two unclassified species did not include any temperature parameter (i.e. the model for *O. erinacea*). The model included sediment type for both species. Correlations between observed and predicted abundance using GLM were not similar between the two species when tested for time t_2 , *O. erinacea* displaying a significant correlation ($\rho = 0.32$, $P < 0.05$) and *T. ovata* a non-significant correlation ($\rho = 0.13$, $P = 0.113$). Linear relationships were predicted with seabed shear stress and sediment types for both species whereas, again, no temperature parameter was fitted for *O. erinacea*. Using RQ, models' accuracy and fitted parameters were more homogeneous with high and significant correlations between observed and predicted abundances at the selected quantile ($\rho = 0.50$ for *O. erinacea* and $\rho = 0.48$ for *T. ovata*) and all five environmental predictors fitted (Table 6).

Ocenebra erinaceus



Probable habitat

The presence/absence model having the best predictive power on the distribution of *Ocenebra erinaceus* fitted only two environmental factors: sediment type and seabed shear stress (Table 6). Marginal contributions of sediment type and shear stress to the total explained variance were almost the same (82 and 78% respectively) (Fig. 105). Analysis of drop contributions confirmed the almost equivalent importance of the two environmental factors in the predicted distribution of *O. erinaceus* with losses between 18 and 22% (Fig. 105). This resulted in higher presence probabilities in the pebbles of the central Channel, of the Normand-Breton gulf and of the Dover Strait, where the tidal energy is the most important (Fig. 106a). Overall, the map of presence probabilities matched very well with presences reported by Cabioch and co-workers (Fig. 106b), the optimal threshold for the species to be present being 0.18.

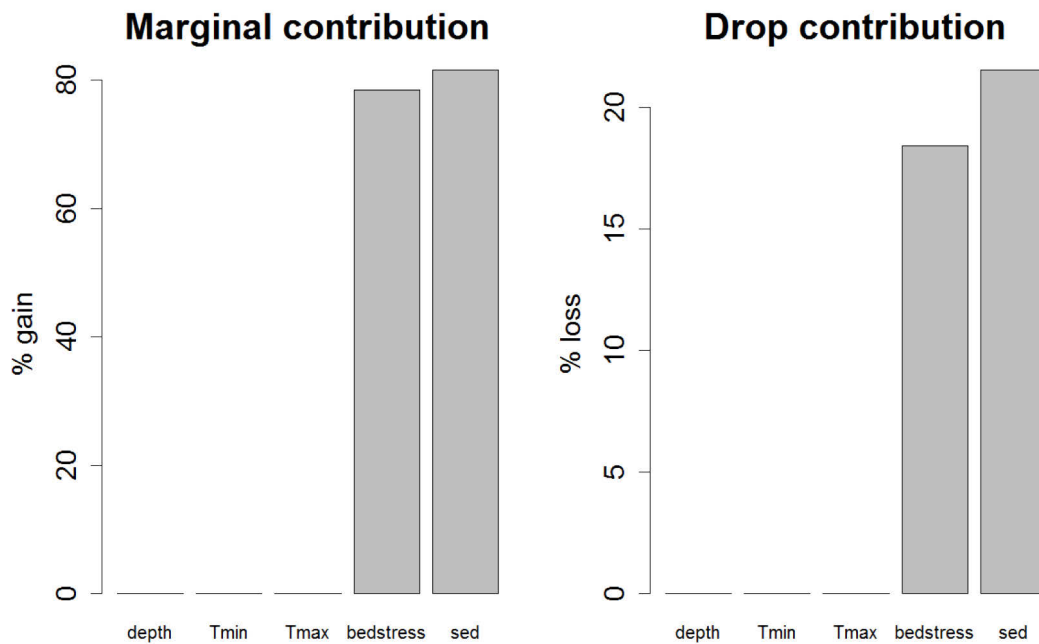


Figure 105. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of *Ocenebra erinaceus*.

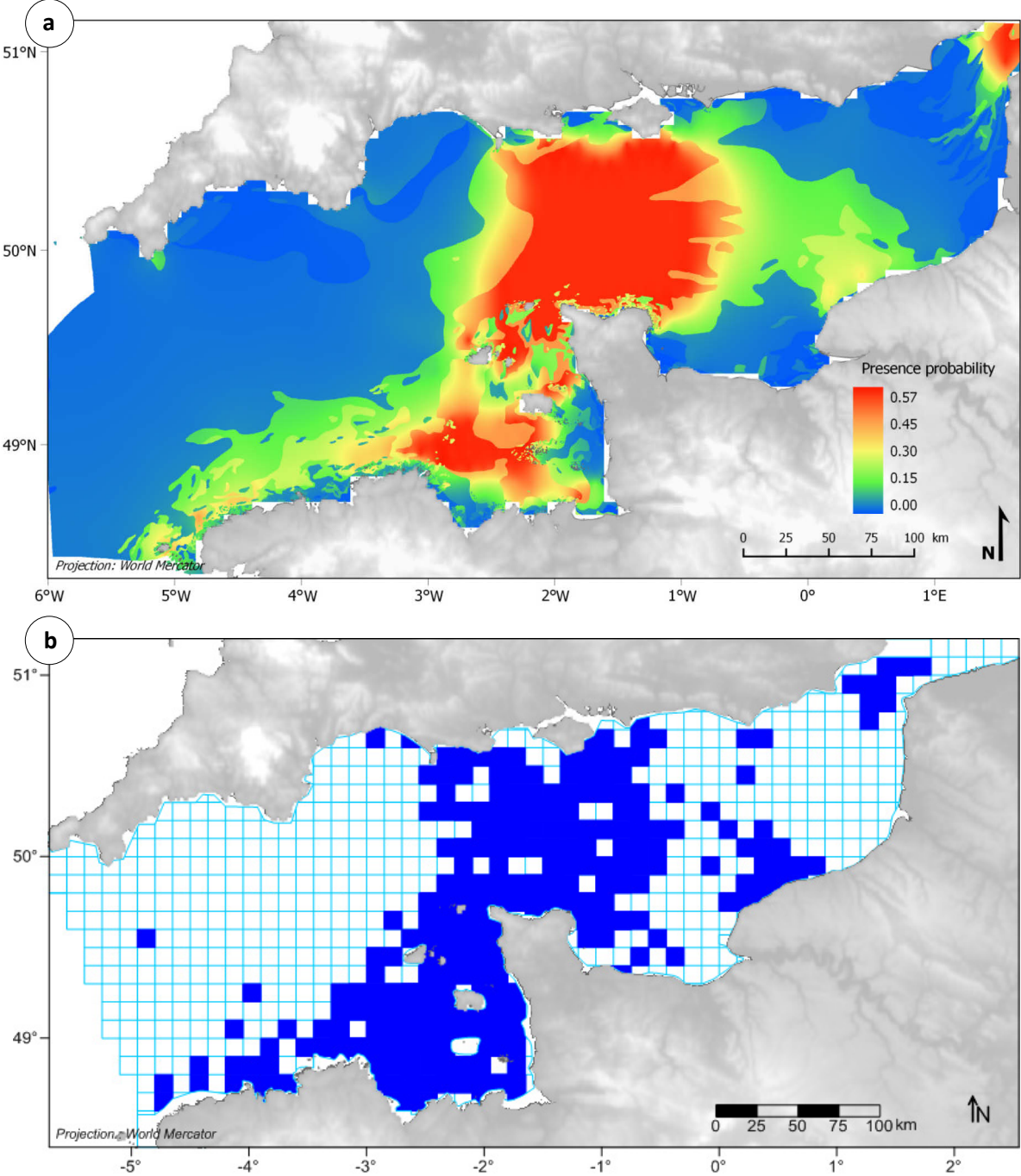


Figure 106. (a) Presence probability of *Ocenebra erinaceus* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

Preferential habitat

As a result of the coupling of the presence/absence model with the positive abundance one, sediment type and seabed shear stress alone explained 96 and 99% of the total explained variance, respectively, whereas depth only explained 37% (Fig. 107). Drop contributions resulted in a 3.5% loss for shear stress, in a 2.0% loss for sediment type and in no loss for depth. The highest abundances were predicted for minimal temperatures around 6-8°C (Fig. 108a), for maximal temperatures around 16-17°C (Fig. 108b), for depths between 30 and 70 m (Fig. 108c), for maximal shear stress (Fig. 108d), in pebbles and on rock (Fig. 108e). The map of abundance predictions matched relatively well with the map of presence probabilities with the exception of the highest abundances predicted on rock (Fig. 109a). Relative prediction error was relatively homogeneous over the whole predicted distribution area (Fig. 109b). As predicted, some of the highest mean observed abundances were found in the central Channel in the 1970's (Fig. 109c) but the model tended to overestimate abundance south of the Channel Islands, resulting in slightly higher relative prediction error in this area (Fig. 109b).

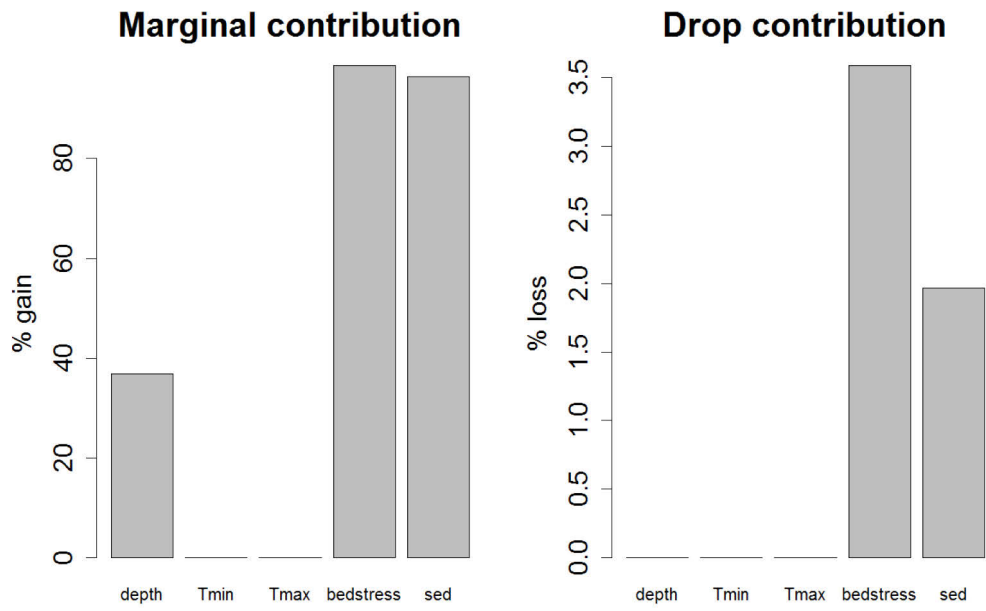


Figure 107. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of *Ocenebra erinaceus*.

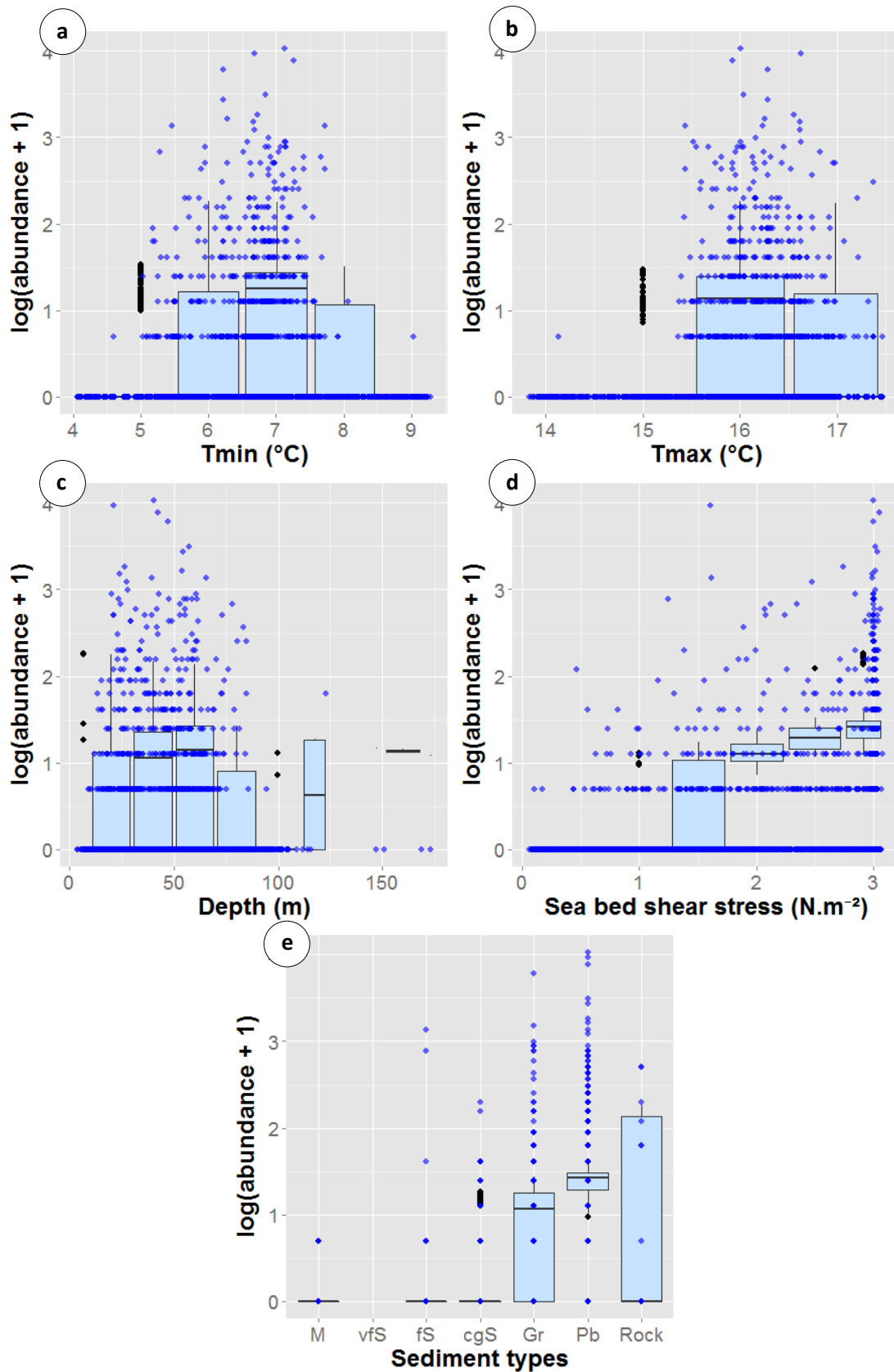


Figure 108. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of *Ocenebra erinaceus* as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.

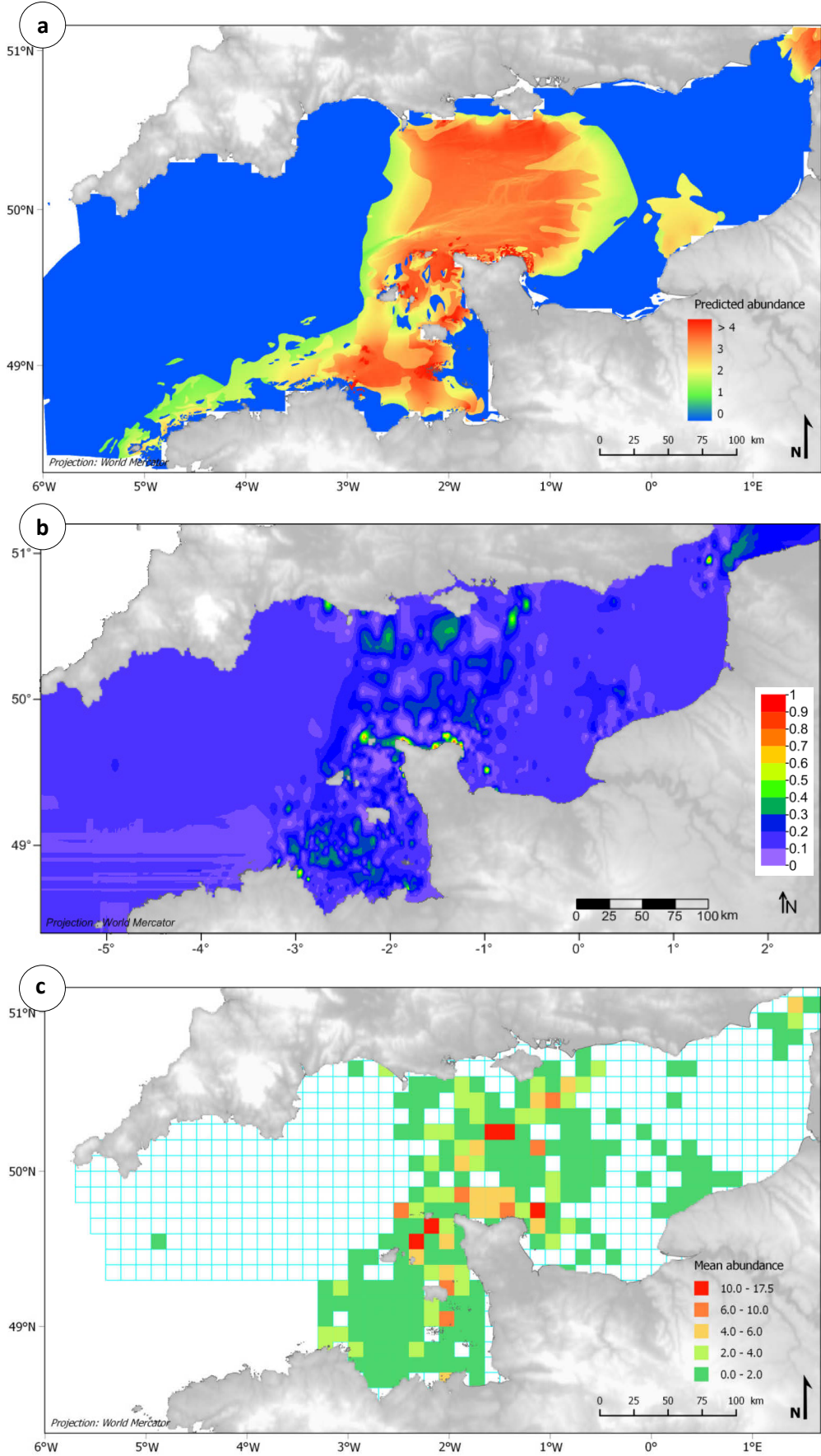


Figure 109. (a) Predicted abundances (ind.30L⁻¹) of *Ocenebra erinacea* in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.

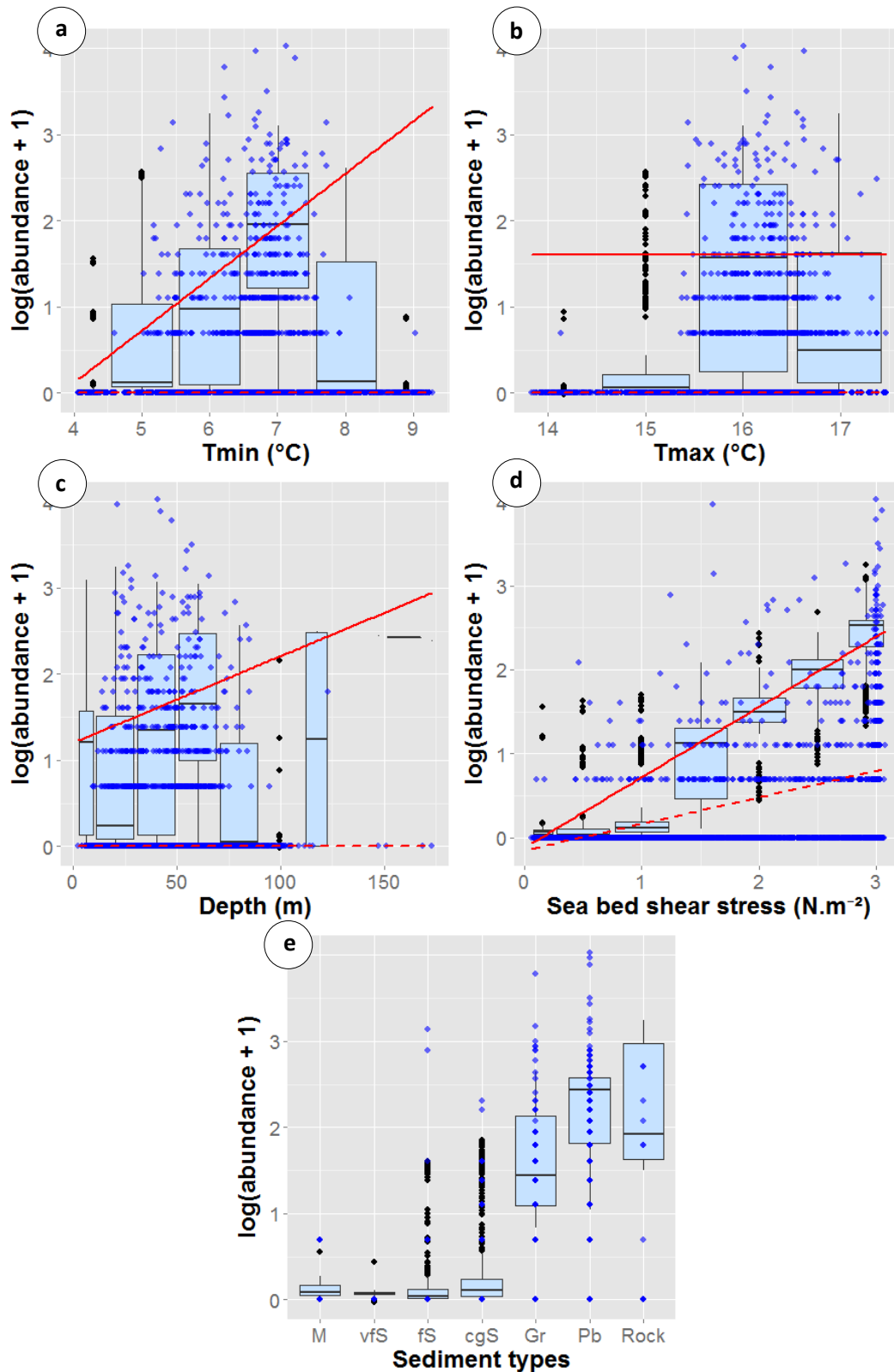


Figure 110. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the *Ocenebra erinaceus* at the 95th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock. Red solid line represents the selected quantile and the red dotted line the 75th quantile.

Potential habitat

Potential abundances modelled at the 95th quantile confirmed observations led on delta model predictions. Thus, the highest abundances were expected for minimal temperatures around 7°C, for maximal temperatures around 16°C, for depths between 30 and 70 m, for maximal shear stress, and in pebbles or on rock (Fig. 110). With three times higher predicted abundances, the predicted potential abundances map (Fig. 111a) is very similar to the predicted mean abundances map (Fig. 109a). The highest values were also associated to the greatest error (Fig. 111b).

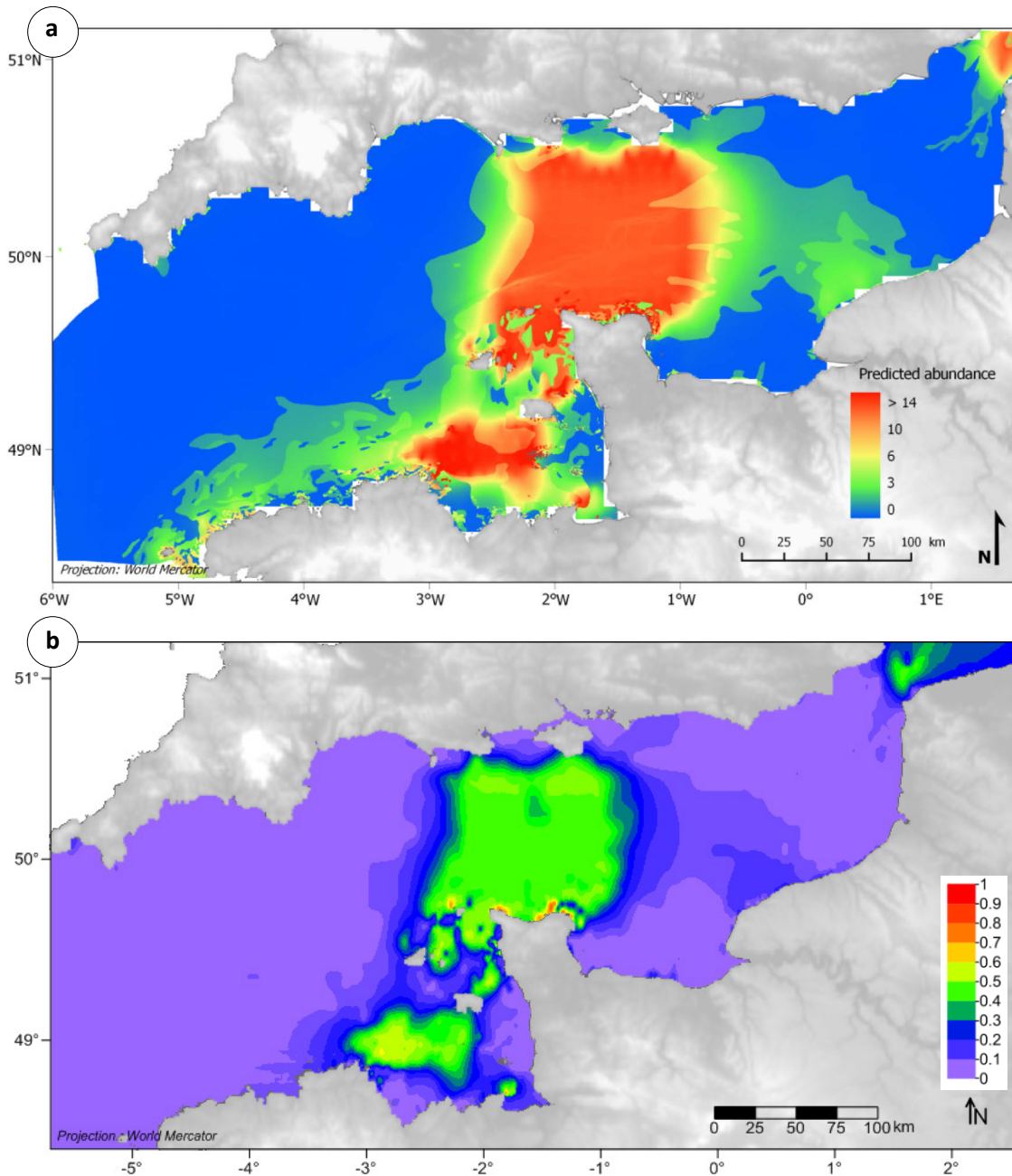


Figure 111. (a) Predicted abundances of *Ocenebra erinaceus* (ind.30L⁻¹) at the 95th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.

Timoclea ovata



Probable habitat

The final presence/absence model for *Timoclea ovata* fitted three environmental factors: minimal seabed temperature, maximal seabed temperature and sediment type (Table 6). Sediment type had the strongest marginal contribution to the total variance explained by the model (41%) but the lowest drop contribution (24%) (Fig.112), indicating that a great part of the total variance explained by this factor was already captured by minimal and maximal temperatures. Minimal temperature had a lower marginal contribution (27%) but the highest drop contribution (59%). Marginal contribution of maximal temperature to the total explained variance was null but its drop contribution was slightly higher than that of sediment type (38%). These contributions resulted in higher presence probabilities in the western half of the Channel, where average minimal temperatures did not fall below 6°C and where average maximal temperatures were superior to around 14°C (Fig. 113a & Fig. 41). In these more favourable areas, presence probabilities were particularly high in gravels. Overall, presence probabilities superior to 0.20 matched relatively well with presences reported by Cabioch and co-workers (Fig. 113b). Nevertheless, we obtained an optimal threshold of 0.36 which was a bit too restrictive according to the 1959-1976 distribution map, in particular in the Bay of Seine.

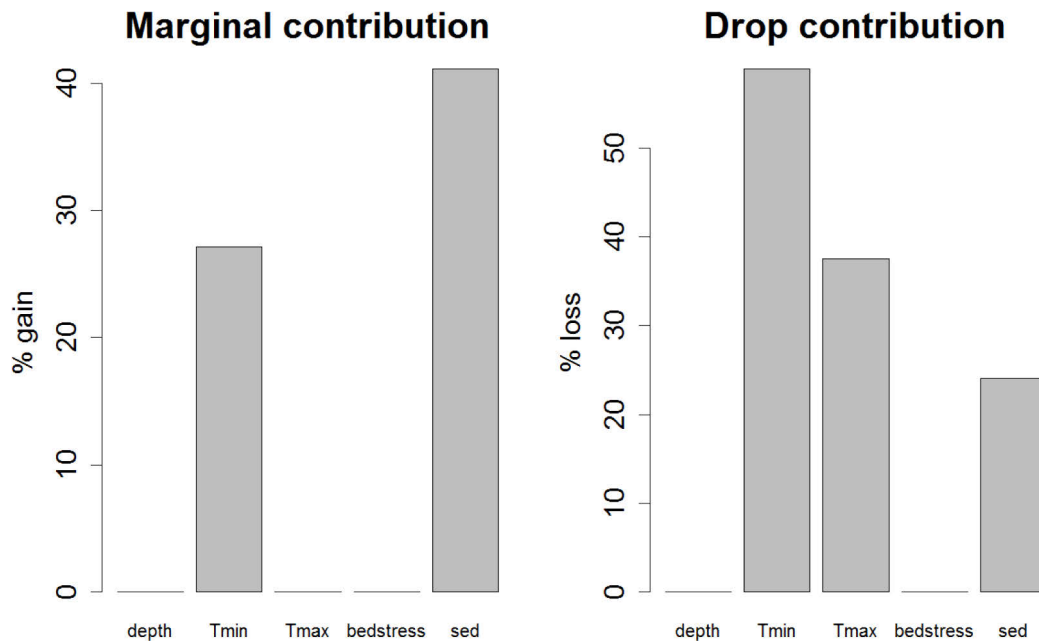


Figure 112. Marginal and drop contributions to the total explained variance of environmental factors in the selected presence/absence model of *Timoclea ovata*.

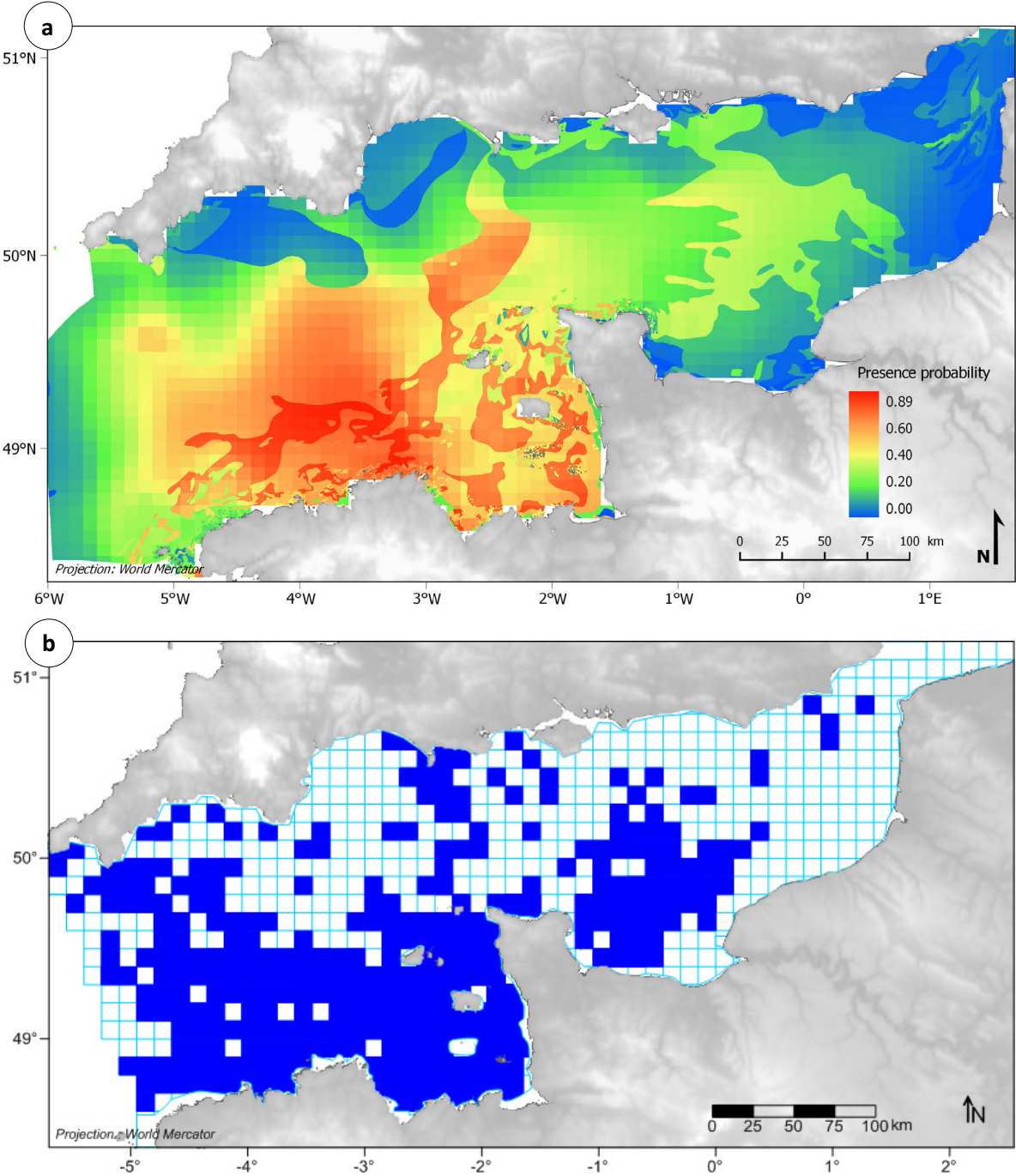


Figure 113. (a) Presence probability of *Timoclea ovata* in 1985-1987 and (b) observed presence in 1959-1976.

Preferential habitat

The final delta model fitted seabed shear stress as an additional predictor for abundances (Table 6). As a result, the four environmental factors had equivalent marginal contributions to the total explained variance (ranging from 86% for minimal seabed temperature to 92% for the three other contributing factors), but contrasting drop contributions (Fig. 114). The removal of maximal seabed temperature from the model resulted in the most important loss of explained variance (10%), the removal of minimal temperature in a 6% loss and the removal of sediment type in a 3% loss (Fig. 114). Removing shear stress resulted in a negative drop contribution ($> -1\%$), indicating a slight increase in the total explained variance. Higher abundances were observed and predicted for minimal temperatures ranging between 6 and 7°C (Fig. 115a) and for maximal temperatures above 16°C (Fig. 115b). Although observed abundances were higher with decreasing depths, predicted abundances failed to reflect this trend (Fig. 115c), depth being absent from the set of fitted predictors. For example, relatively high abundances were predicted for depths between 110 and 130 m whereas observed abundances were low at these depths. Conversely, higher abundances were observed and predicted for increasing shear stress (Fig. 115d) and for gravelly sediments (Fig. 115e). Geographically, these predicted best climatic and edaphic conditions were found in the Normand-Breton gulf and extended to the West, off the Brittany coasts (Fig. 116a). Relative prediction error was relatively low in this area, except in the Mont Saint-Michel Bay (Fig. 116b) where the species was either absent or present with low abundances in the 1970's contrary to what was predicted by the model. Due to a lack of abundance data, relative prediction error is uncertain north of western Brittany, resulting only from kriging. Overall, as for most of the species analysed, the model tended to underestimate observed abundances (Fig. 116c).

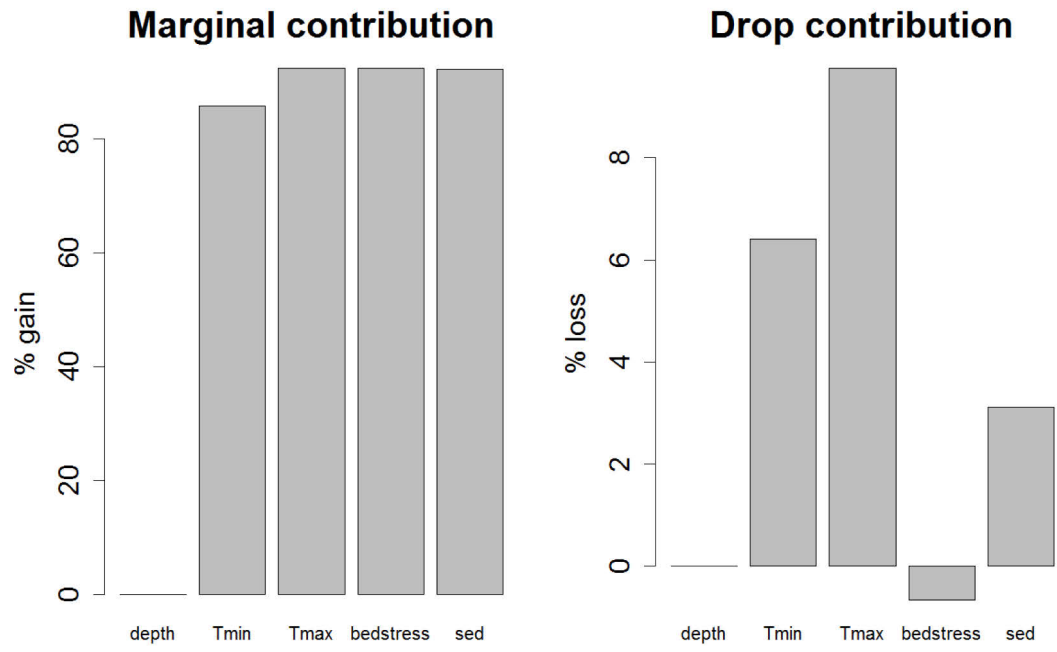


Figure 114. Marginal and drop contributions of environmental factors in the selected delta model of *Timoclea ovata*.

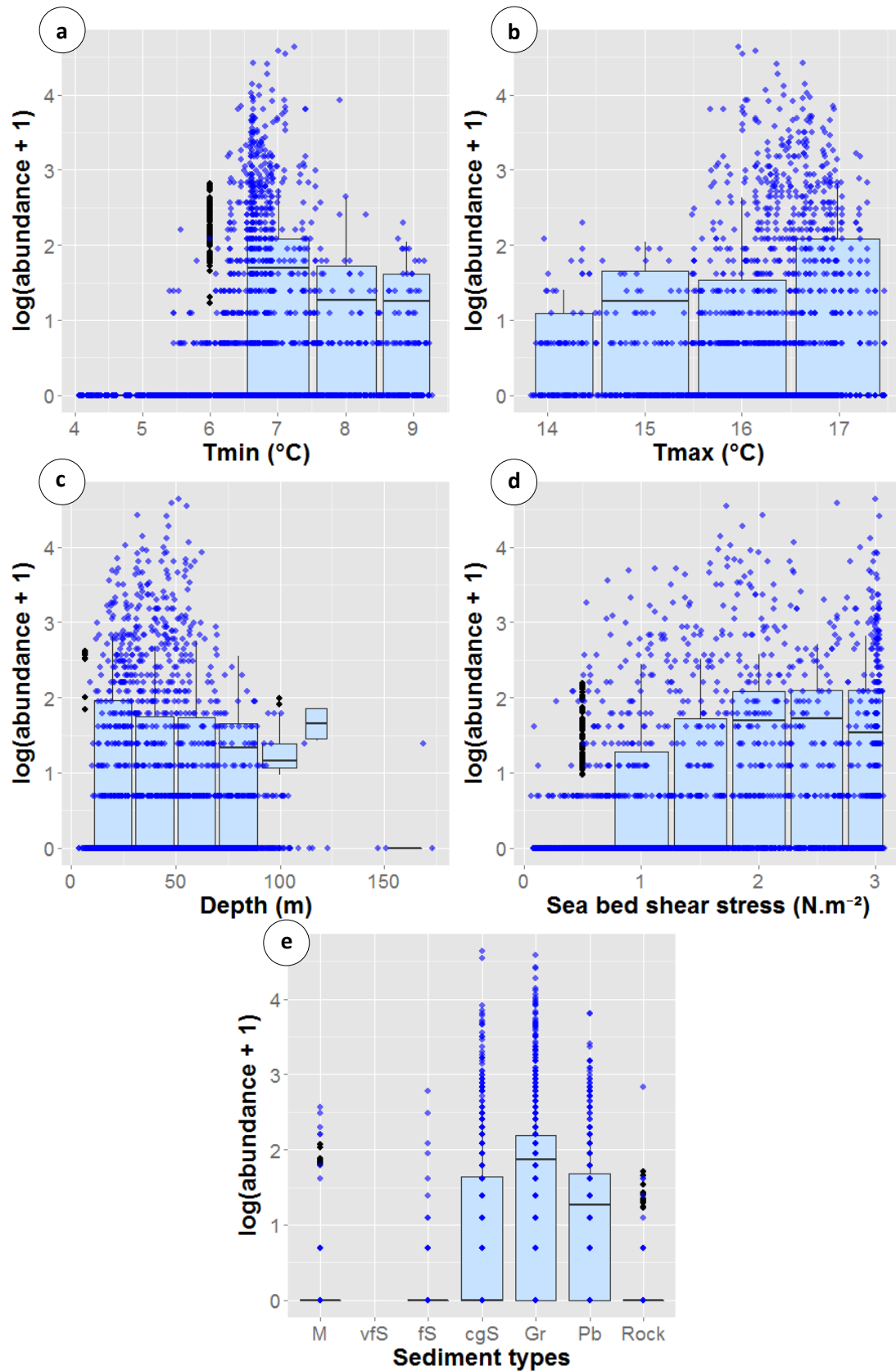


Figure 115. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of *Timoclea ovata* as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock.

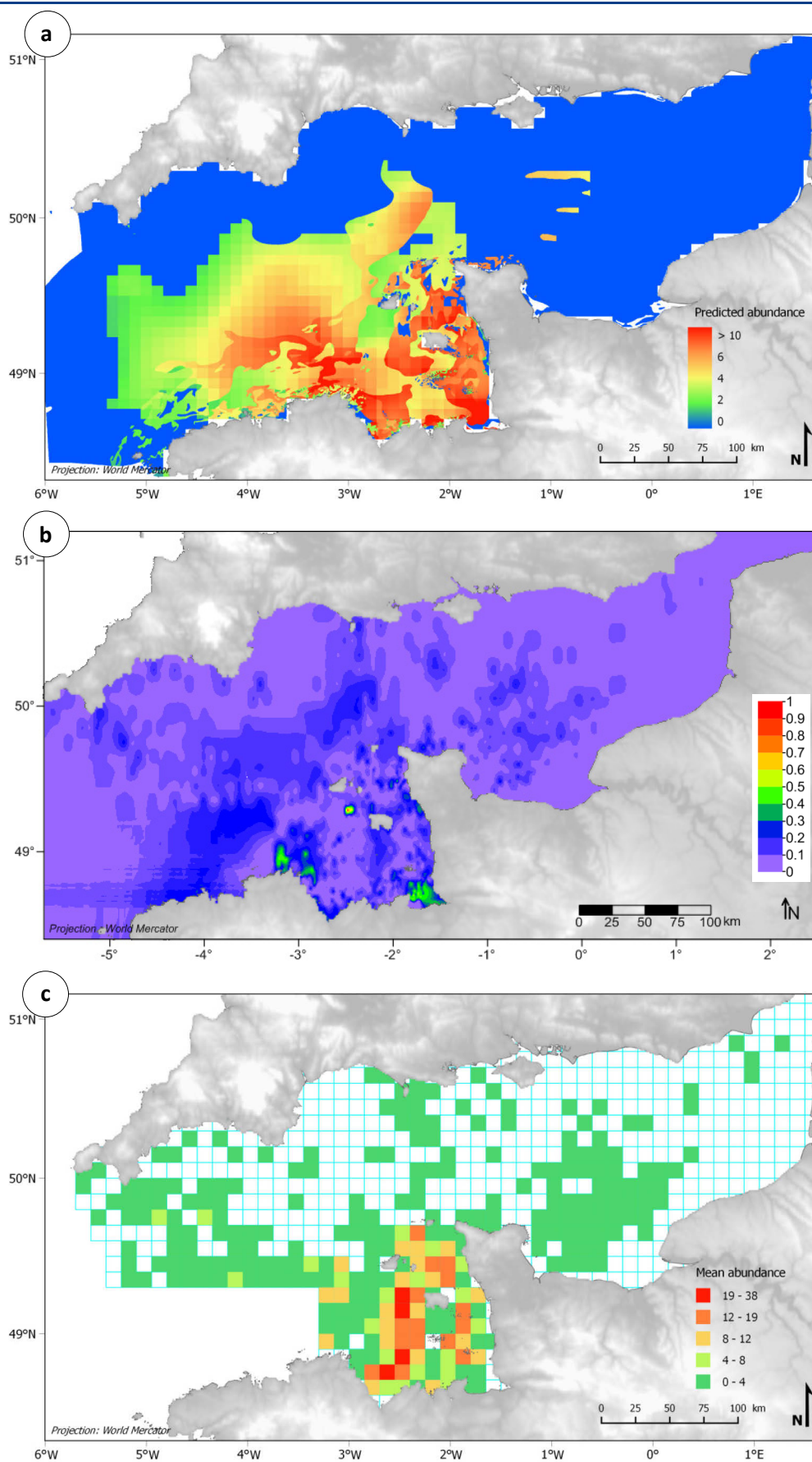


Figure 116. (a) Predicted abundances (ind.30L⁻¹) of *Timoclea ovata* in 1985-1987, (b) associated error map and (c) mean observed abundances in 1971-1976.

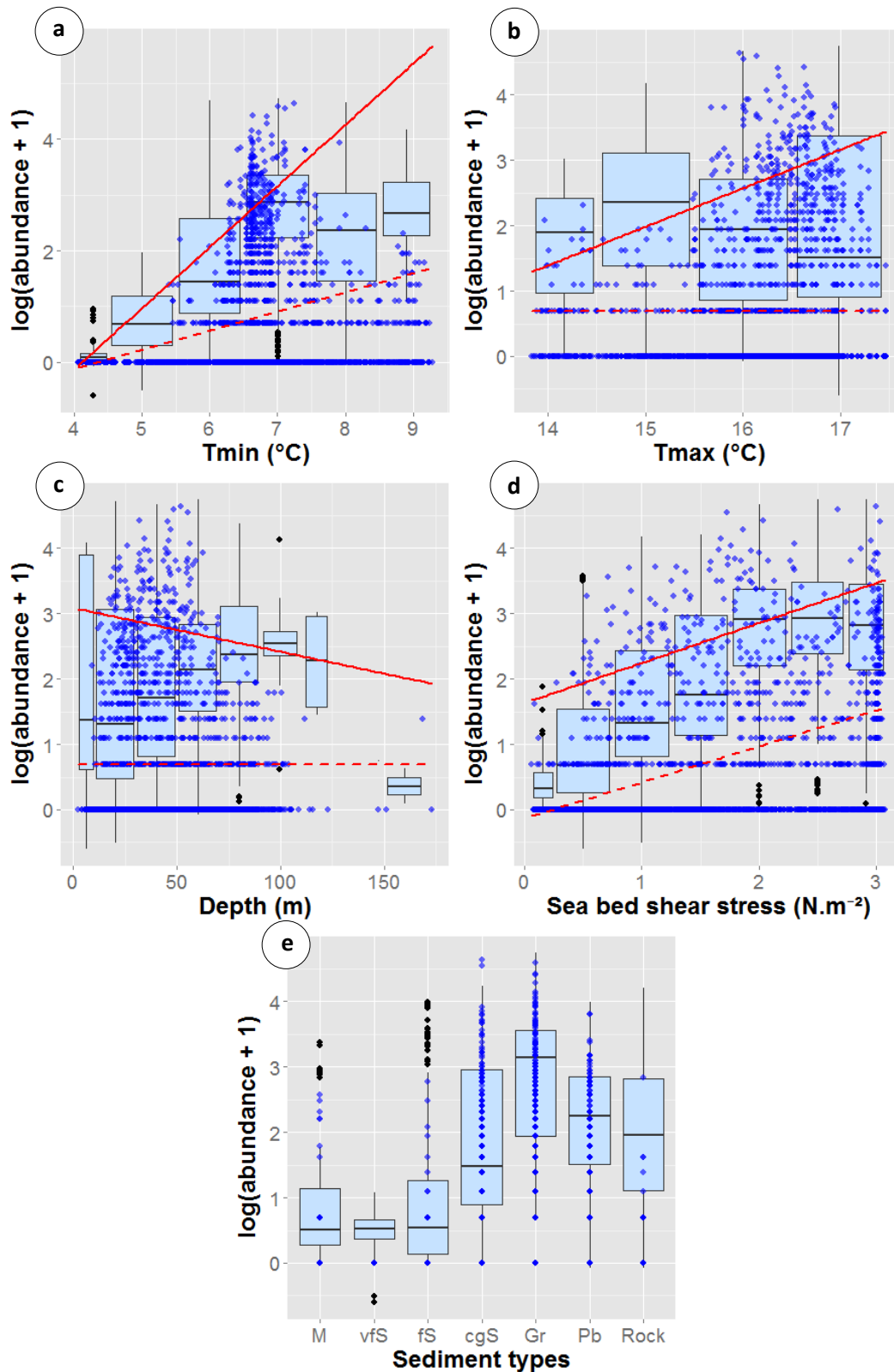


Figure 117. Observed (blue dots) vs. predicted (boxplot) abundances of the *Timoclea ovata* at the 95th quantile as a function of environmental variables: (a) minimal seabed temperature, (b) maximal seabed temperature, (c) depth, (d) seabed shear stress and (e) sediment type: mud (M), very fine sand (vfS), fine sand (fS), coarse and gravelly sand (cgS), gravels (Gr), pebbles (Pb), rock. Red solid line represents the selected quantile and the red dotted line the 75th quantile.

Potential habitat

Using RQ, potential abundances distribution at the 95th quantile revealed slightly different trends compared to those obtained using GLM on abundance data. Thus, the highest potential abundances were predicted for minimal temperatures above 6.5°C (Fig. 117a), for maximal temperatures around 15°C (Fig. 117b), for depths of 70 to 110 m (Fig. 117c), for maximal values of shear stress (Fig. 117d) and in gravels (Fig. 117e). These highest abundances were particularly highlighted in the gravelly sediments north of Brittany (Fig. 118a), but were also associated to the greatest relative prediction error (Fig. 118b) with still some uncertainty north of western Brittany.

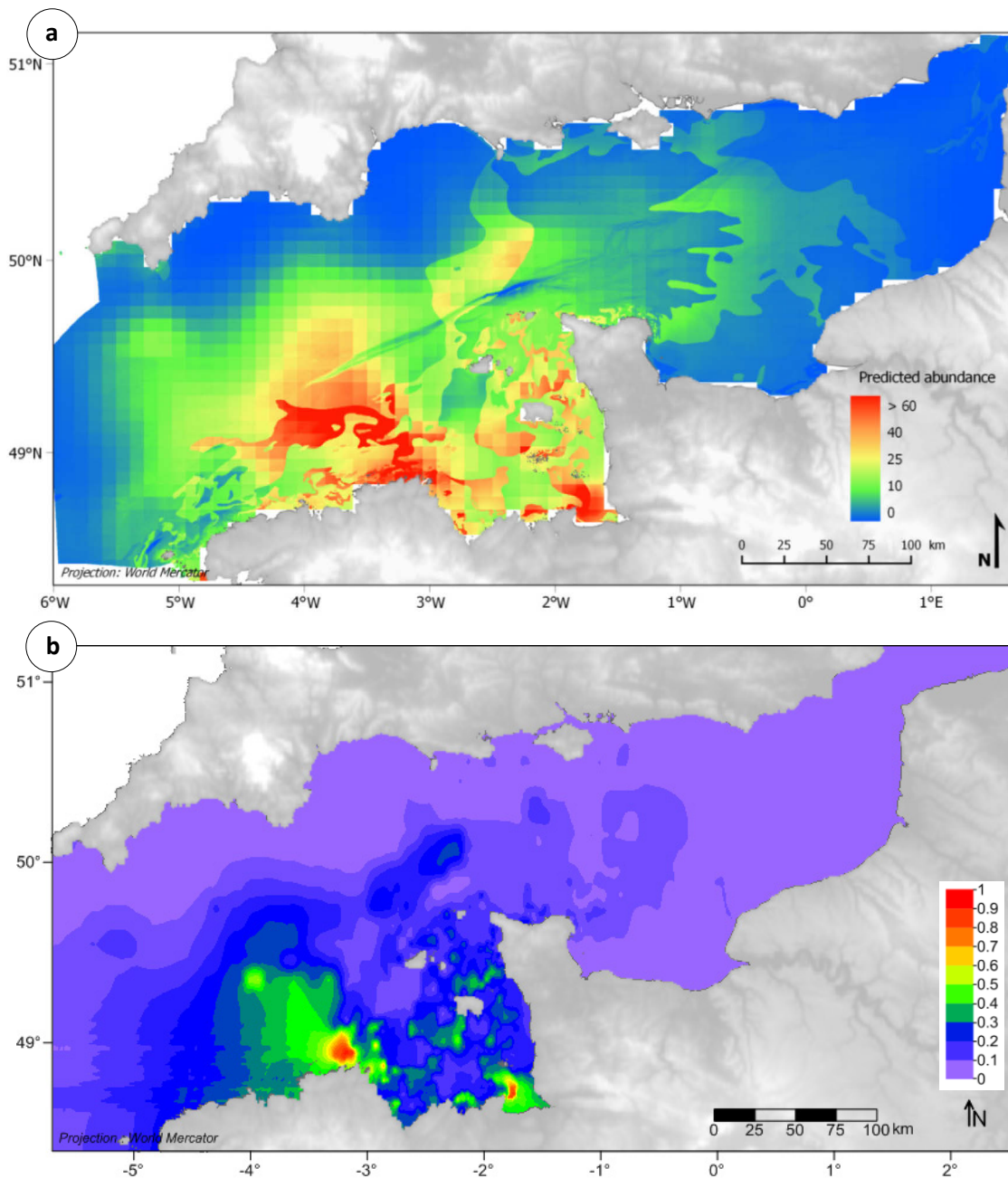


Figure 118. (a) Predicted abundances of *Timoclea ovata* (ind.30L⁻¹) at the 95th quantile in 1985-1987 and (b) associated error map.

3.3.7. Synthesis

Overall, distribution and abundances of the 16 macrobenthic species studied were found to be affected by both climatic and edaphic factors (Table 8). As expected, marginal contribution of climatic factors to the total explained variance was greater than that of edaphic factors for Western and West Channel species, with the exception of *Limaria hians* for which seabed temperature had a null marginal contribution but a strong drop contribution. Results are less straightforward for the other biogeographical groups. Distribution and abundances of Sarnian and Eastern species were expected to be primarily affected by climatic factors whereas species present throughout the length of the Channel and those not classified were expected to be primarily affected by edaphic factors. However, both types of factors contributed almost equally to the total explained variance in the models of these species. Three exceptions have nevertheless to be noticed. The first two concern the Eastern species *Buccinum undatum* and the widely distributed species *Aequipecten opercularis* whose distribution were only affected by seabed temperature and their abundances by both climatic and edaphic gradients. The third concern the not classified species *Ocenebra erinaceus* whose distribution and abundances were only affected by edaphic factors. Overall, contribution of climatic and edaphic factors to the total explained variance was almost always increased from presence/absence models to delta models indicating that factors influencing the distribution and the abundance were the same.

Table 8. Marginal and drop contributions of direct environmental factors (i.e. minimal and maximal seabed temperature, sediment types and seabed shear stress) in the selected presence/absence and delta model of the 16 macrobenthic species studied.

Biogeographical group	Species	Modelled habitat	Marginal contribution		Drop contribution	
Western species	<i>Astarte sulcata</i>	Probable habitat	Red	Light Red	Light Red	Light Red
	<i>Gouldia minima</i>	Probable habitat	Red	Light Red	Red	Light Red
	<i>Limaria hians</i>	Probable habitat	Light Red	Light Red	Red	Dark Brown
	<i>Limaria loscombi</i>	Probable habitat	Red	Light Red	Light Red	Light Red
	<i>Palliolium tigrinum</i>	Probable habitat	Light Red	Light Red	Light Red	Dark Brown
West Channel species	<i>Clausinella fasciata</i>	Probable habitat	Red	Light Red	Light Red	Light Red
	<i>Venus casina</i>	Probable habitat	Light Red	Light Red	Light Red	Light Red
Sarnian species	<i>Nucula nucleus</i>	Probable habitat	Light Red	Light Red	Light Red	Light Red
		Preferential habitat	Red	Light Red	Light Red	Light Red
	<i>Politapes rhomboides</i>	Probable habitat	Light Red	Light Red	Light Red	Light Red
		Preferential habitat	Red	Light Red	Light Red	Light Red
Eastern species	<i>Buccinum undatum</i>	Probable habitat	Light Red	Light Red	Light Red	Light Red
		Preferential habitat	Red	Light Red	Light Red	Light Red
	<i>Spisula elliptica</i>	Probable habitat	Light Red	Light Red	Light Red	Light Red
		Preferential habitat	Light Red	Light Red	Light Red	Light Red
Species present throughout the Channel	<i>Aequipecten opercularis</i>	Probable habitat	Red	Light Red	Light Red	Light Red
		Preferential habitat	Red	Light Red	Light Red	Light Red
	<i>Glycymeris glycymeris</i>	Probable habitat	Light Red	Light Red	Light Red	Light Red
		Preferential habitat	Red	Light Red	Light Red	Light Red
	<i>Tritia incrassata</i>	Probable habitat	Light Red	Light Red	Light Red	Light Red
Preferential habitat		Light Red	Light Red	Light Red	Light Red	
Species not classified	<i>Ocenebra erinaceus</i>	Probable habitat	Light Red	Light Red	Light Red	Light Red
		Preferential habitat	Light Red	Light Red	Light Red	Light Red
	<i>Timoclea ovata</i>	Probable habitat	Light Red	Light Red	Red	Light Red
		Preferential habitat	Red	Light Red	Light Red	Light Red

Marginal contributions		Drop contributions	
Climatic predictors	Edaphic predictors	Climatic predictors	Edaphic predictors
0%	0%	0%	0%
0 – 25%	0 – 25%	0 – 20%	0 – 20%
25 – 50%	25 – 50%	20 – 40%	20 – 40%
50 – 75%	50 – 75%	40 – 60%	40 – 60%
75 – 100%	75 – 100%	60 – 100%	60 – 100%

3.4. Have species adjusted their distributions in response to recent climate change?

Seabed temperature, represented as either minimal temperature, maximal temperature or both, was fitted in the final presence/absence model validated with independent t_2 data of 14 out of 16 species. For these species, average AUC was significantly better when measures were based on time t_2 temperature data with t_2 distribution data than when measures were based on time t_1 temperature data with t_2 distribution data (paired t -test, $t = 2.051$, $P < 0.05$). This indicates that species have actually adjusted their distribution to the temperature changes of the last three decades. For instance, the presence/absence model for the Western species *Gouldia minima*, which was found to constitute a good indicator species of climate change in chapter 2, predicted an eastward distribution range shift and increased presence probabilities between 1985-1987 and 2011-2013 which were consistent with observations (Fig. 119). Similarly, the presence/absence model for the Western cold-water species *Palliolum tigerinum* predicted decreased presence probabilities at the western entrance of the Channel between the t_1 and t_2 periods which were consistent with observations (Fig. 120). Slightly increased presence probabilities were also predicted in the eastern basin of the Channel in 2011-2013 (Fig.120b) but no individual was sampled at the corresponding period in this area (Fig. 120d).

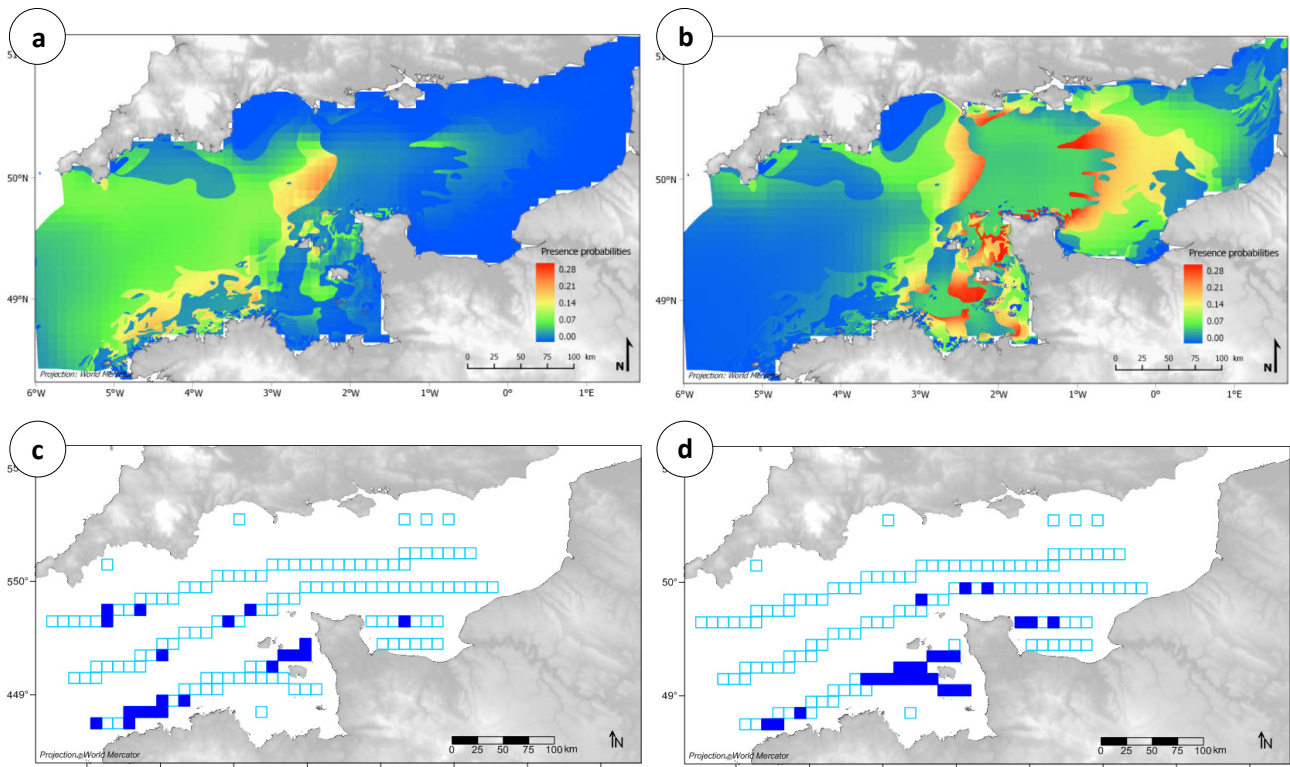


Figure 119. Distribution of *Gouldia minima* presence probabilities in (a) 1985-1987, (b) 2011-2013 and observed presences in (c) 1959-1976 and (d) 2012-2014.

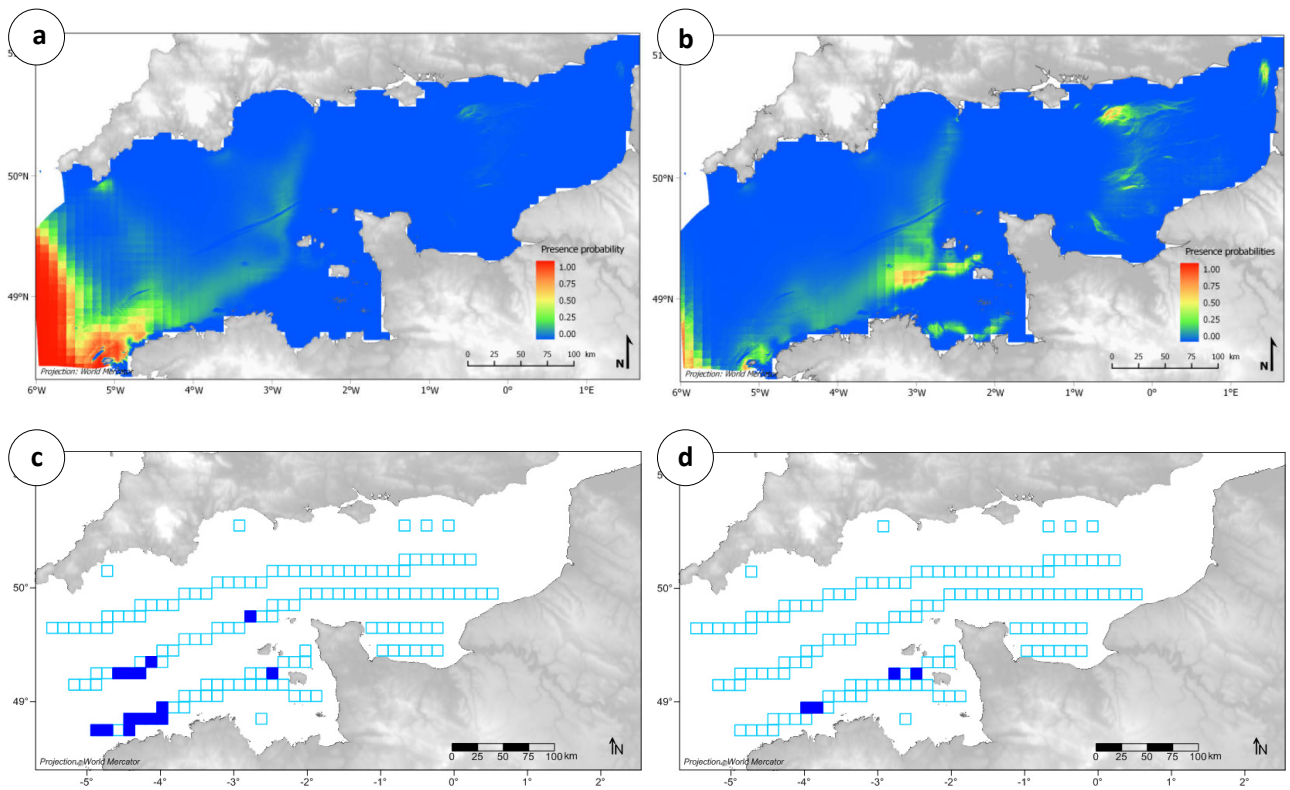


Figure 120. Distribution of *Pallium tigrinum* presence probabilities in (a) 1985-1987, (b) 2011-2013 and observed presences in (c) 1959-1976 and (d) 2012-2014.

4. DISCUSSION

4.1. Validation and limits of SDMs under climate change

In the marine environment, assessments of climate change impacts on species distributions have always been based on a nonindependent validation using data-splitting to make future predictions (e.g. Rombouts *et al.*, 2012 ; Jones *et al.*, 2013 ; Raybaud *et al.*, 2013). This study reports to our knowledge a first attempt to investigate accuracy of SDMs under climate change in the marine environment, using observed changes over 40 years in the distribution and abundances of 16 invertebrate species displaying markedly different biogeographical patterns in the English Channel. To be complete, it also encompasses results obtained modelling three complementary types of habitats: the probable habitat (i.e. presence/absence models), the preferential habitat (i.e. abundance models) and the potential habitat (i.e. upper bounds of abundance models using regression quantiles).

Accuracy was assessed using simple rules of thumb for interpreting measures of agreement between observed and predicted occurrences whereas it was assessed using statistical tests for interpreting correlations between observed and predicted abundance. When using an independent validation dataset, results on presence/absence models showed much variability among species with poor to excellent predictive performance for all species excepting the bivalves *Clausinella fasciata* and *Spisula elliptica* for which the model failed. The excellent predictive performance on independent validation observed for the Western species *Astarte sulcata*, *Limaria hians* and *Palliolum tigerinum* may be related to the combined effects of (1) low and very localized occurrence records resulting in overpredicted distributions (Manel *et al.*, 2001) and (2) relatively low increases in seabed temperature at the western entrance of the Channel (Gaudin *et al.*, in revision). Conversely, failure of model predictions for *S. elliptica* may be due to its patchy distribution, not clearly assignable to environmental gradients, across the entire Channel. On the other hand, low values of predictive accuracy for the model of *C. fasciata* on independent validation may be related to an absence of shift with increasing seabed temperature or even to a shift in an opposite direction to the one predicted by the model. Nevertheless, with a median accuracy value indicating a good performance on an independent dataset, results are encouraging for applications of presence/absence models to assess distribution changes under future climate scenarios.

This was not the case for models predicting mean abundances using GLMs as correlations between observed and predicted values on independent validation were not significant for most

species, highlighting their difficulty to correctly predict abundances under climate change. Indeed, to account for overdispersion of abundance data, a delta model approach was used. This allowed us to disregard the high number of null values when modelling abundances. Nevertheless, our results showed that, most of the time, the delta models tended to underestimate mean observed abundances. This may result from an over-representation of abundance data equal to one individual per 30 litres of sediment, inflating the probability of observing a one and therefore violating the specified Gaussian distribution assumption. One-inflated data may be related to the combined effects of (1) the inherent distribution of the benthic endofauna, generally sparse for most species, and (2) an insufficient sampling effort which was originally set at 30 litres of sediment for exploration purposes and for which a dense mesh of stations was supposed to compensate for the lack of rare species at single stations (Retière, 1979). Modelling abundances using delta models coupling a presence/absence GLM with a non-null abundance GLM assuming a Poisson distribution did not increase the models' accuracy (authors, pers. obs.).

Using RQ, correlations were significant for all but two species (i.e. the bivalves *S. elliptica* and *Aequipecten opercularis*) which were both widely distributed across the Channel in spite of the classification of *S. elliptica* as an Eastern species by Holme (1966). Both species also showed a patchy distribution of their highest mean observed abundances. This could explain why RQ failed at correctly predicting these highest abundances. Overall, contrary to the results obtained using delta models, predicted abundances using RQ were close to mean observed abundances overall, suggesting macrobenthic species lived close to their limiting environmental conditions in the English Channel in the 1960s-70s. Moreover, predictive accuracy on independent validation was always better using RQ than using delta GLMs and the effect of each environmental factor on species' abundances was also most of the time clearer and more easily interpretable using RQ. In the future, we therefore suggest using RQ as an alternative to delta GLMs to better explain the effects of environmental factors on the abundance of macrobenthic species in the Channel and/or to produce abundance prediction maps.

In addition to providing an indication on how models perform, measures of predictive accuracy also provide a relative basis to make comparisons and assess changes in models performance. As reported for the distribution of birds in the UK (Araújo *et al.*, 2005), models of marine benthic species validated with nonindependent t_1 distribution data were found to provide overoptimistic assessments of predictive accuracy when compared with their ability to predict independent t_2 data. Nevertheless, few exceptions should be considered. These concern the presence/absence models of the gastropods *Buccinum undatum* and *Tritia incrassata* as well as the bivalves *Palliolium tigerinum* and *Nucula nucleus* for which predictive accuracy was better on independent validation. For *P. tigerinum*, which is rare in the Channel, this may be due to the

inclusion of the full set of records used to calibrate the model, allowing a better modelling of its distribution. For the other species, increase in predictive accuracy may result from a better selection of environmental factors affecting their distribution, avoiding overfitting to noise (Peterson *et al.*, 2011). Other exceptions concern the abundance GLM and RQ of *T. incrassata* and the RQ of *N. nucleus*, *Polititapes rhomboides* and *Glycymeris glycymeris*. They may also be attributed to a better selection of environmental factors.

Although the critical need for independence of the calibration and evaluation datasets has often been emphasized to allow rigorous assessment of model predictions (e.g. Peterson *et al.*, 2011), quality of the independent dataset is also critical. In this study, we used an independent validation set representing about 9% of the total amount of data used to calibrate and validate the models, being of 251 stations. The smaller size of this dataset relative to the nonindependent one (i.e. about 3 times less data) may have played a role in the more important decreases in predictive accuracy observed for models validated with independent t_2 data, particularly for abundance GLMs. Another possible bias may result from the fact that sampling at time t_2 mainly focussed on circalittoral coarse sediments implying a more restricted coverage of environmental conditions than with the nonindependent 30% subset of the original t_1 data. Species present in diverse types of sediment (e.g. *Buccinum undatum*, *Spisula elliptica*) may be more affected by this bias than those mainly present in coarse sediments (e.g. *Tritia incrassata*, *Ocenebra erinacea*).

Many other factors may be advanced to explain why models' performance generally decreases on independent validation, questioning their ability to predict future distributions and abundances with confidence. These include extrapolation of future projections beyond the range of fitted values among predictors (e.g. Thuiller *et al.*, 2004). This may have arisen in our study for maximal seabed temperatures of the eastern Channel, which have reached values unrecorded in the t_1 period. Model predictions of future distributions under climate change also assume, most of the time, constant values of other environmental factors, even when fitted in the models. While seabed shear stress and depth are unlikely to have changed much between the two time periods, sediment type may have been modified in some places since its cartography of 1979. A relative stability of the sedimentary cover has nonetheless been highlighted in the eastern Channel by Foveau (2009) with variability affecting only coastal embayments, estuaries and sand bank areas, where the species targeted by our study are generally absent. Therefore, it is unlikely that this factor may have affected our model predictions. Another fundamental fact that may influence models' ability to predict future distributions and abundances is that they assume species are in equilibrium with their environment. Therefore, they also assume immediate responses of species to climate change (e.g. Araújo & Pearson, 2005) whereas restricted dispersal ability, changes to existing networks of biotic

interactions, phenotypic plasticity among populations of a same species and possible rapid evolutionary adaptations may prevent such responses from occurring (for review, see Pearson & Dawson, 2003). While a high evolutionary potential has been reported for zooplankton (Peijnenburg & Goetze, 2013), this is unlikely to occur for long-lived macrobenthic organisms at the scale of the present study. Conversely, acclimatization to temperature increase has been observed experimentally for intertidal *Littorina* snails with some variations among populations (Sorte *et al.*, 2011). To tackle some of these problems, approaches that couple SDMs with metapopulation models and physiological measurements can be useful (e.g. Keith *et al.*, 2008 ; Anderson *et al.*, 2009 ; Kearney & Porter, 2009). Finally, it is worth noticing that 3 out of the 16 species studied here are commercially exploited (i.e. *Buccinum undatum*, *Aequipecten opercularis*, *Glycymeris glycymeris*). While fishing pressure was found to have only little influence on the structure of benthic circalittoral communities (chapter 1), as on the distribution changes in response to climate change (Gaudin *et al.*, in revision), it may play a more important role on the abundance of some species.

4.2. Factors affecting the distribution and abundances of macrobenthic invertebrates in the English Channel

Our approach, using three complementary types of habitat modelling, allowed us to identify the factors affecting the distribution and the abundances of 16 invertebrate species displaying different biogeographical patterns at the scale of the English Channel as well as abundances and upper bounds of abundances for 9 of them. As expected, we found that the distribution of Western and West Channel species was mainly explained by climatic factors but not in an exclusive way as edaphic factors like sediment type and/or seabed shear stress were also found to play a role in the distribution of these species, with the exception of *Astarte sulcata*. For the species of the other biogeographical groups, distribution and abundances were mainly explained by both climatic and edaphic factors. In some cases, the species' distribution was only explained by climatic factors (e.g. the widely distributed species *Aequipecten opercularis*) or by edaphic factors (e.g. the Eastern species *Buccinum undatum*) and its abundances by both climatic and edaphic factors illustrating the complementarity of our approach to take into account the different facets of a species' niche. Only the not classified species *Ocenebra erinaceus* had both its distribution and abundances only explained by edaphic factors. While the distribution of Eastern species (i.e. *B. undatum* and *Spisula elliptica*) was expected to be more influenced by climatic factors than by edaphic factors following Holme's classification (Holme, 1966), much different results were found. The distribution of *B. undatum* was only influenced by sediment type and depth and predicted, as expected, in the central

and eastern parts of the Channel, but also off the northern coast of Brittany and in the Normand-Breton gulf. This species should therefore be classified as displaying an “edaphic distribution”. For *S. elliptica*, sediment type was the factor contributing the most to the total explained variance and observed presences clearly showed a patchy distribution throughout the length of the Channel. The species should therefore be classified as such. This Eastern species group actually results from an insufficient sampling by Holme, more particularly off the Brittany coasts. All these results suggest that classification of endofauna species into groups reflecting climatic distributions, edaphic distributions and edapho-climatic distributions is not as straightforward as what has been reported by Cabioch *et al.* (1977) on the sessile epifauna of the Channel as most species would belong, as measured statistically, to the edapho-climatic distributions group.

4.3. Adjustment of species’ distribution in response to recent climate change

Warming of seabed temperature for the last three decades was not uniform at the scale of the English Channel, ranging from 0.07 to 0.54°C per decade (Gaudin *et al.*, in revision). Accordingly, shifts in species distribution may not be linear and/or unidirectional, resulting in the report of complex patterns of distribution centroids shifts all over the Channel (Gaudin *et al.*, in revision). SDMs represent an interesting tool to free oneself from these complex patterns by studying the presence or absence of a species according to climatic conditions regardless of their geographic location. Taking into account the 14 species for which at least one of the two climatic predictors was fitted in the final presence/absence model validated with independent t_2 data, we found a significant difference between the performance of the models based on t_2 temperature data with t_2 distribution data and the performance of those based on t_1 temperature data with t_2 distribution data. Therefore, our results indicated that species have actually adjusted their distribution to match current temperatures. This may have occurred through the decrease in spatial occupancy of cold-water species (e.g. *Astarte sulcata*, *Palliolum tigerinum*, *Limaria loscombi*) where temperatures have become less correlated to their presence and through the increase in spatial occupancy of warm-water species (e.g. *Gouldia minima*, *Nucula nucleus*, *Polititapes rhomboides*) where temperatures have become more correlated to their presence as evidenced by Gaudin *et al.* (in revision). Again, these results are encouraging for applications of presence/absence models to assess distribution changes under future climate scenarios. This is especially encouraging as, due to the lack of spatially explicit seabed temperature data prior to the beginning of the warming period in 1985, we used only 3-year baselines to get as close as possible to the time range of samples while smoothing at least a

bit the effect of potential particular years. Nevertheless, while matching the time periods of the climate data and of the occurrence records was shown to be important for short-lived species (Roubicek *et al.*, 2010), the climate data used for longer-lived species may need to be from a prior and longer time period since some individuals of long-lived species may not have moved or died in response to the warming over the last 30 years.

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

A l'échelle de l'Atlantique Nord-Est, la Manche se situe à un carrefour biogéographique entre la région boréale caractérisée par un climat tempéré froid au nord et à l'est et la région lusitanienne caractérisée par un climat tempéré chaud au sud. Les travaux de Holme (1961, 1966) et de Cabioch *et al.* (1977) sur la distribution des invertébrés macrobenthiques en Manche ont montré qu'il existait, d'ouest en est, des limites successives d'aire de distribution pour de nombreuses espèces en relation avec les gradients de température. Depuis ces observations, les caractéristiques thermiques de la Manche ont été modifiées de manière significative. Différents résultats, acquis à partir de mesures satellitaires et de relevés réguliers en quelques stations de suivi à long-terme, indiquent une augmentation notable d'environ 0,6 à 1,3°C selon les secteurs depuis le milieu des années 1980. Si les conséquences de ce réchauffement ont été assez largement documentées sur la distribution du plancton, des poissons et des organismes benthiques intertidaux, elles sont restées peu étudiées sur la distribution des macroinvertébrés subtidaux. Ainsi, ce travail de thèse avait pour objectif principal d'évaluer les effets du réchauffement climatique récent sur la distribution de la macrofaune benthique en Manche, en particulier sur les espèces en limites d'aire. Les résultats se sont appuyés sur les données acquises en près de 4500 stations réparties sur toute la Manche au cours des années 1960-1970 et sur celles acquises en 2012 et 2014 en 252 stations réparties au sein de l'habitat des sédiments grossiers circalittoraux. Evaluer les effets du changement climatique sur la distribution du benthos subtidal est d'autant plus important que (1) ce compartiment joue un rôle essentiel dans le fonctionnement de l'écosystème en participant notamment au recyclage de la matière organique et à son transfert dans le réseau trophique (Snelgrove *et al.*, 2014) et que (2) les eaux de l'océan mondial, et de la Manche en particulier, vont continuer de se réchauffer au cours du 21^{ème} siècle (IPCC, 2013).

RECHAUFFEMENT DES EAUX DE FOND ET CHANGEMENTS ASSOCIES DE DISTRIBUTION DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE SUBTIDALE

La mise en ligne au cours de l'année 2015 de données modélisées de températures de fond à une résolution d'environ 7 km sur l'ensemble du plateau continental du nord-ouest de l'Europe a permis d'estimer le réchauffement subi par les organismes benthiques subtidaux en Manche. A l'échelle de la zone d'étude, celui-ci n'est pas homogène et varie sur la période 1985-2012 d'environ 0,1°C par décennie à l'entrée de la Manche occidentale à environ 0,5°C par décennie près des côtes françaises de la Manche orientale. Par ailleurs, la différence d'amplitude du réchauffement estival entre les eaux de fond et celles de surface, à l'ouest d'une ligne Start-Point-Ouessant, où une stratification se met en place, souligne l'importance de la prise en considération des températures de fond plutôt que de celles de surface dans l'analyse *in situ* de la réponse des espèces subtidales au changement climatique. D'autre part, le réchauffement des eaux combiné à l'inversion saisonnière du gradient de températures, croissant d'ouest en est l'été et décroissant suivant les mêmes directions l'hiver, a entraîné un déplacement des isothermes dans des directions opposées en fonction de l'extrême estival ou hivernal de température pris en compte, ce qui complique l'interprétation des changements de distribution potentiels.

Le réchauffement ayant été plus prononcé dans le golfe normano-breton, en Manche centrale et en Manche orientale, des changements plus marqués de distribution étaient attendus pour les espèces sarniennes, d'affinité d'eaux chaudes, et les espèces orientales, d'affinité d'eaux froides, suivant la classification proposée par Holme (1966). Toutefois, les résultats n'ont montré que peu de déplacements des gammes longitudinales et des centres de distribution des espèces, quel que soit leur groupe biogéographique, si ce n'est un déplacement moyen vers l'est de 23 km en 40 ans, plus prononcé pour certaines espèces occidentales (*e.g. Gouldia minima, Palliolum tigrinum*) et distribuées sur toute la Manche (*e.g. Arcopagia crassa, Moerella donacina*). Bien que moins rapide, ce déplacement moyen suit la même direction que le déplacement des isothermes hivernaux, évalué à 42 km entre 1985-1994 et 2002-2012. L'étude des changements de distribution des espèces macrobenthiques subtidales sur le plan du nombre d'occurrences a en outre mis en évidence une diminution de la présence spatiale des espèces d'affinité d'eaux froides de 45% en moyenne (*i.e.* une division du nombre d'occurrences par 2 environ) et une augmentation de la présence spatiale des

espèces d'affinité d'eaux chaudes de 96% en moyenne (*i.e.* une multiplication du nombre d'occurrences par 2 environ). Les résultats ont également montré que les plus fortes augmentations d'occurrence spatiale des espèces d'affinité d'eaux chaudes étaient liées aux plus fortes augmentations décennales de température.

Au vu de l'ensemble des résultats de cette thèse, le léger déplacement moyen vers l'est, plus important pour les espèces occidentales, et dans la même direction que les isothermes du mois de mars, pourrait être lié à un ajustement des distributions au changement des températures minimales. En effet, pour les espèces sélectionnées pour lesquelles la température a été retenue dans les modèles finaux de distribution, le chapitre 3 a montré une amélioration significative du pouvoir prédictif des modèles lorsque les prédictions pour la période actuelle étaient réalisées avec les températures minimales et maximales actuelles et non passées. De plus, il faut rappeler que la température minimale est l'un des facteurs environnementaux dont la contribution (marginale ou « drop ») à la variance totale expliquée a été la plus importante pour certaines espèces occidentales (*i.e.* *Gouldia minima*, *Limaria hians* et *Limaria loscombi*) et de la moitié ouest de la Manche (*i.e.* *Clausinella fasciata* et *Venus casina*). Le déplacement moyen apparent du centre de distribution de la macrofaune benthique subtidale vers l'est pourrait également être vu comme une illusion liée à la disparition progressive des espèces occidentales, en particulier dans la partie la plus occidentale de la Manche, telle qu'observée dans le chapitre 3 (section 3.4) avec les exemples de *Gouldia minima* et de *Palliolium tigerinum*. Enfin, d'autres y verront l'action conjuguée du flux résiduel orienté vers la mer du Nord (Salomon & Breton, 1991) et un transport larvaire préférentiellement orienté vers l'est (Lefebvre *et al.*, 2003 ; Nicolle *et al.*, 2016) qui empêcherait un recul des populations vers l'ouest dans le cas où d'autres populations de l'espèce considérée seraient absentes de la mer Celtique.

La forte augmentation du nombre d'occurrences des espèces d'eaux chaudes et la forte diminution du nombre d'occurrences des espèces d'eaux froides permettent d'identifier les changements de distribution de la macrofaune benthique subtidale en cours dans la Manche comme l'étape 2 d'une extension de l'aire de distribution pour les unes et d'une contraction pour les autres, suivant le schéma proposé par Bates *et al.* (2014) (Fig. 121). Cette étape précède immédiatement la persistance et le maintien de populations démographiquement stables des espèces par augmentation de leur taille ou de leur nombre, et précède l'extinction locale des espèces dont la taille de la (des) population(s) diminue(nt). On peut donc supposer que la poursuite du réchauffement des eaux de la Manche entraînera l'extinction locale des espèces d'eaux froides (*e.g.* *Astarte sulcata*, *Limaria loscombi*, *Palliolium tigerinum*) d'ici 10, 20, 30 ans ou plus, et donc des modifications de leurs limites d'aire de distribution à plus grande échelle. De telles extinctions locales ont déjà été récemment suggérées par Hiddink *et al.* (2015) en mer du Nord en raison du décalage

mis en évidence entre le déplacement rapide des isothermes des eaux de surface et celui beaucoup plus lent de la distribution des macroinvertébrés benthiques. Toutefois, ces changements dans la structure des communautés benthiques interviennent de manière beaucoup plus lente que ceux rapportés dans l'Atlantique Nord-Est pour le plancton (Beaugrand *et al.*, 2009), ou en Manche pour les poissons (Genner *et al.*, 2004) et les organismes benthiques intertidaux (Hawkins *et al.*, 2003 ; Southward *et al.*, 2005 ; Mieszkowska *et al.*, 2007). Ainsi, l'existence de temps de réponse différents entre les compartiments est susceptible de bouleverser le fonctionnement de l'écosystème ainsi que les services qu'il délivre, comme cela a pu être mis en évidence à travers l'étude d'interactions complexes sur la dynamique trophique de la mer du Nord (Kirby & Beaugrand, 2009).

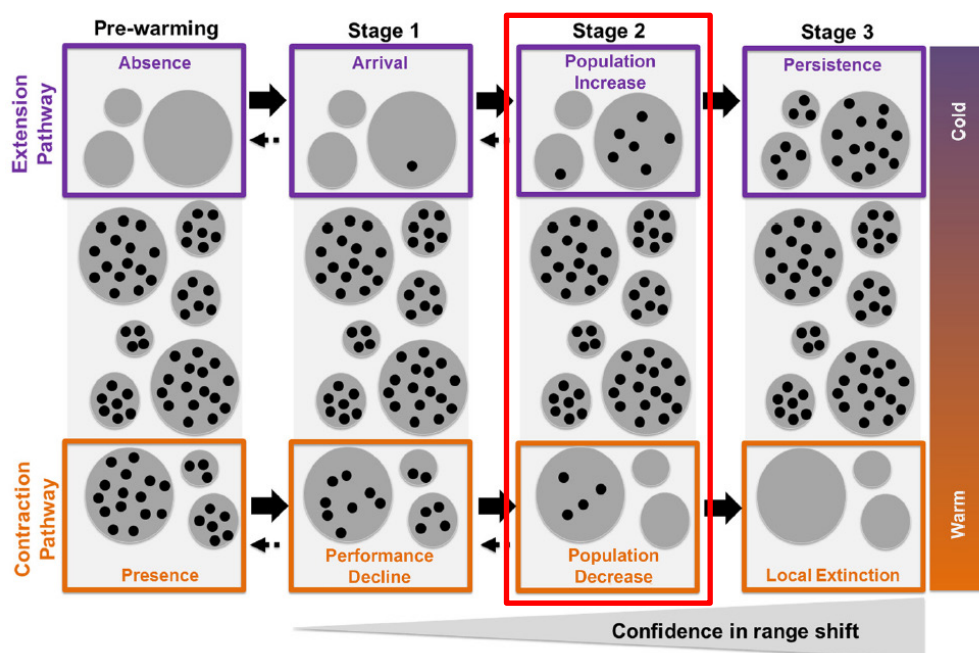


Figure 121. Des changements de distribution de la macrofaune benthique subtidale à l'étape 2 de l'extension des aires de distribution des espèces d'eaux chaudes et de la contraction des aires de distribution des espèces d'eaux froides. D'après Bates *et al.* (2014). Les cercles gris représentent les habitats potentiels d'une espèce le long d'un gradient de températures. Les individus sont indiqués par des points noirs. L'extension et la contraction d'une aire de distribution peut être considérée comme une progression d'un état historique qui, sous l'influence du changement climatique, est susceptible de transiter à travers trois étapes de changements d'aires (indiqués par des flèches noires pleines). Lors des étapes préliminaires, une transition vers une étape antérieure est probable (flèches pointillées). Il en résulte une plus grande confiance dans le constat d'un changement lorsqu'un établissement (extension) ou une extinction locale (contraction) est détectée comme ayant transité à travers ces étapes et est devenu(e) stable.

DES BARRIERES POTENTIELLES AU DEPLACEMENT DES ESPECES EN REPONSE AU CHANGEMENT CLIMATIQUE

Tout au long de ce travail visant à évaluer les effets du réchauffement récent des eaux de la Manche sur la macrofaune benthique subtidale, nous nous sommes efforcés de prendre en considération les effets que pourraient avoir d'autres facteurs sur la distribution des espèces. Ainsi, l'analyse des données sédimentaires et de la structure des communautés macrobenthiques actuelles a montré que l'habitat des sédiments grossiers circalittoraux n'était pas aussi continu à l'échelle de la Manche que ce que pourraient le laisser penser certaines cartographies des habitats benthiques (chapitre 1). Deux grandes unités biosédimentaires bien distinctes ont été identifiées : (1) celle des sédiments grossiers sablo-graveleux à *Branchiostoma lanceolatum*, distribuée de l'entrée occidentale de la Manche à une ligne allant du nord-ouest de Guernesey à l'île de Portland puis en baie de Seine et de manière très localisée à l'extrémité orientale de la Manche centrale, et (2) celle des blocs, cailloutis et graviers à *Pisidia longicornis* et *Ophiothrix fragilis*, distribuée des côtes nord de la Bretagne à la Manche orientale. Si les espèces appartenant à cette deuxième unité sont susceptibles de se déplacer de manière relativement aisée d'un bassin à l'autre en réponse au changement de température, il est moins probable que les espèces des sédiments grossiers sablo-graveleux puissent en faire de même en raison de la présence des blocs et des cailloutis dans les zones où les courants de marée sont maximums au nord du Cotentin. La division de l'habitat des sédiments grossiers sablo-graveleux en deux ensembles séparés et l'absence d'habitats favorables pour le recrutement des espèces inféodées à cet habitat sur une longue distance pourrait ainsi empêcher les larves de survivre suffisamment longtemps pour atteindre les zones propices à leur colonisation.

L'importance des facteurs édaphiques (*i.e.* ici le type de sédiment et la tension de cisaillement sur le fond) sur la distribution de la macrofaune benthique a été mise en évidence pour les différentes espèces sélectionnées avec néanmoins des différences selon les groupes biogéographiques auxquelles elles appartiennent (chapitre 3). Ces facteurs jouent un rôle central pour expliquer la distribution des espèces présentes dans toute la Manche mais aussi celle des espèces qui n'avaient pu être classées en raison de leur patron de distribution justement lié à des facteurs édaphiques et celle des espèces orientales. En dépit de leur moindre contribution en comparaison des facteurs climatiques à la variance totale expliquée par les modèles de distribution des espèces occidentales, la présence de blocs et de cailloutis et la tension de cisaillement sur le fond sont assez largement corrélées de manière négative avec la présence de certaines espèces telles que

Gouldia minima, *Palliolum tigrinum*, *Clausinella fasciata* et *Venus casina*, plutôt caractéristiques de la communauté des sédiments grossiers sablo-graveleux à *Branchiostoma lanceolatum*. Ainsi, ces facteurs pourraient constituer des barrières potentielles à la dispersion de ces espèces vers des habitats thermiquement plus favorables en réponse au changement climatique. Dans le cas où une telle hypothèse venait à être confirmée, il serait possible d'affiner les sorties des modèles prédictifs pour se rapprocher de la modélisation de l'espace géographique occupé par l'espèce en retirant les régions de distribution probable de l'espèce isolées des occurrences observées par des barrières à la dispersion (Peterson *et al.*, 2002 ; Engler & Guisan, 2009).

PERSPECTIVES

Vers des observations et des prédictions futures

Les espèces macrobenthiques sur lesquelles un impact à long terme du réchauffement de l'eau a été mis en évidence sont actuellement à un moment charnière de leur changement d'aire de distribution. Ainsi, les espèces d'affinité d'eaux froides se dirigent vers une extinction en Manche alors que celles d'affinité d'eaux chaudes vers le développement de populations démographiquement stables dans de nouveaux secteurs. Les résultats de cette thèse ont permis d'identifier des espèces sentinelles de l'impact du changement climatique sur la distribution de la macrofaune benthique, qu'il soit négatif (*e.g. Astarte sulcata*, *Ophiocomina nigra*, *Palliolum tigrinum*) ou positif (*e.g. Gouldia minima*, *Antalis vulgaris*, *Nucula nucleus*). Ils ont également permis d'identifier les secteurs de la Manche où les changements de température sont les plus importants et donc où les changements les plus rapides sur la distribution des espèces sont attendus. Des zones refuges, qui pourraient expliquer pourquoi les espèces d'eaux froides régressent de manière relativement lente, ont aussi été mises en évidence, par exemple au nord de la Bretagne, ainsi qu'avait pu le montrer Gallon *et al.* (2014) dans leur étude des changements d'assemblages de macroalgues subtidales. En s'appuyant sur ces éléments, il serait intéressant de suivre les changements de distribution sur le long terme par la mise en place d'un échantillonnage régulier, le long des trois radiales définies, d'une sélection de stations à un intervalle d'une dizaine d'années. Cette sélection de stations devra permettre de couvrir l'ensemble de la Manche avec une densité plus importante au niveau des limites d'aires de distribution des espèces occidentales et de celles de la moitié ouest, qui ont été peu modifiées en 40 ans, afin d'apprécier de possibles déplacements de

ces espèces, et une densité moins importante ailleurs tout en assurant une certaine détectabilité, c'est-à-dire une aptitude à détecter l'espèce lorsqu'elle est effectivement présente en un endroit donné. Cet échantillonnage régulier devrait être adossé, comme cela a déjà été le cas lors de la campagne réalisée en 2014 dans le cadre de ce travail, à des campagnes halieutiques d'évaluation des stocks telles que celles qui existent déjà en Manche orientale (*e.g.* campagne CGFS, Channel Ground Fish Survey) et en mer du Nord (*e.g.* campagne IBTS, International Bottom Trawl Survey).

Les résultats de cette thèse ont également permis de valider la pertinence de l'utilisation des modèles de distribution d'espèces pour prédire la réponse de la macrofaune benthique subtidale au changement climatique, dans la limite du réchauffement observé. Une des perspectives immédiates est donc la prédiction de la distribution future des espèces. Cela peut se faire en extrapolant le réchauffement futur à partir des tendances mesurées pour chaque pixel de la Manche sur la période 1985-2012 ou en utilisant les projections de modèles climatiques tels que le modèle développé par MetOffice pour les eaux britanniques. Ces projections prévoient notamment une hausse de la température de fond de l'ordre de 2 à 3°C en Manche pour la fin du 21^{ème} siècle. Deux exemples de projections futures utilisant les sorties du modèle climatique de MetOffice pour les années 2080 et les modèles de distribution développés au cours de cette thèse sont présentés en figure 122 : l'un pour une espèce d'eaux froides, *Palliolium tigerinum*, l'autre pour une espèce d'eaux chaudes, *Gouldia minima*. Ces résultats préliminaires illustrent parfaitement le risque de l'extrapolation des projections en dehors de l'espace environnemental ayant servi à calibrer les modèles, en fournissant des résultats pour le moins inattendus et peu réalistes dans le cas de *Palliolium tigerinum*. En effet, le modèle développé pour cette espèce possède un terme quadratique pour la température maximale qui n'est pas calibré pour des températures supérieures à 17°C alors que les prévisions de températures se situent entre 17 et 21°C pour l'ensemble du bassin oriental et une partie du bassin occidental de la Manche. Pour remédier à de tels problèmes, il est nécessaire de calibrer les modèles à partir d'une gamme environnementale plus large et donc de prendre en compte une plus grande échelle spatiale.

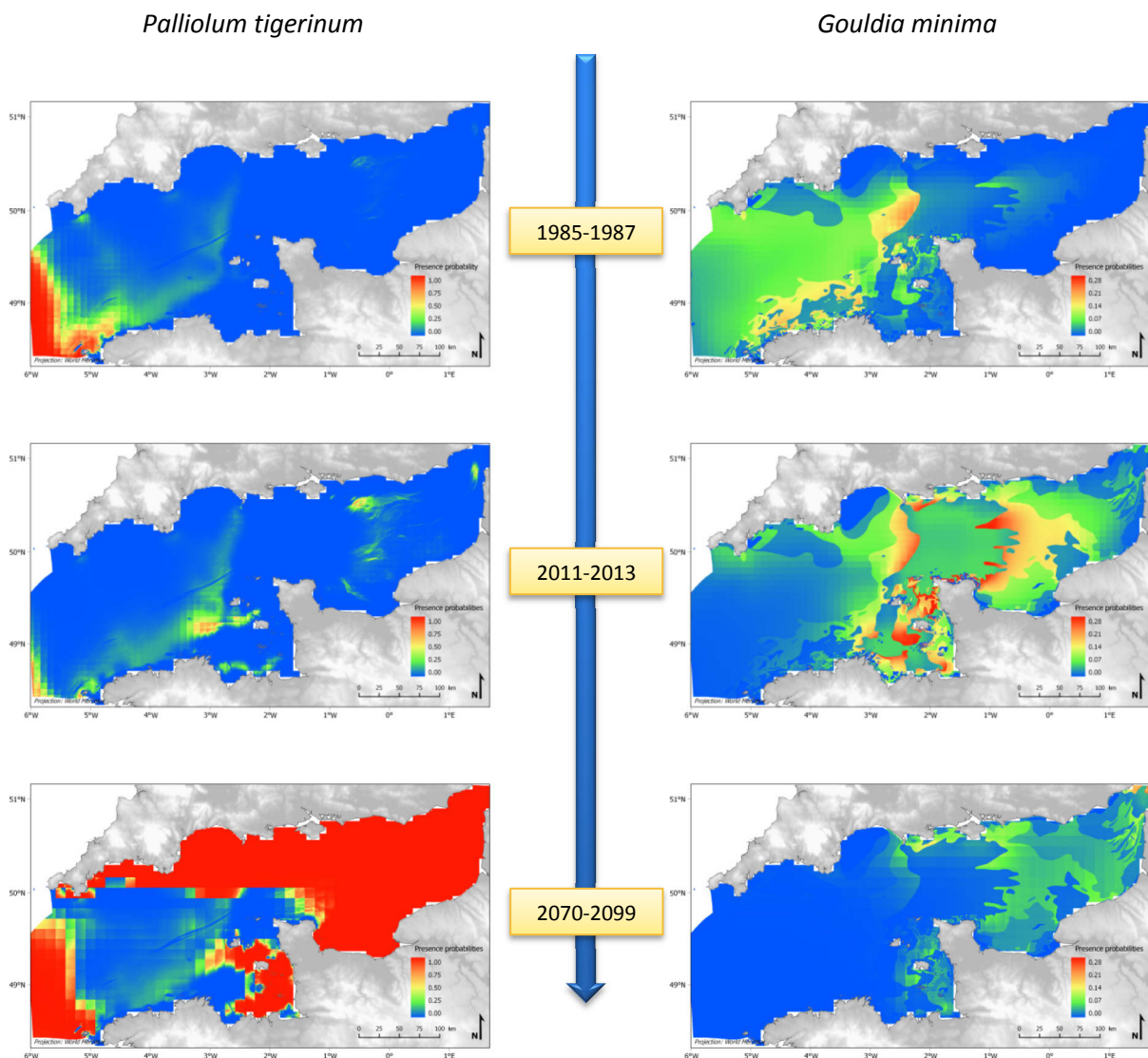


Figure 122. Exemple de projections à 3 périodes différentes pour l'espèce d'eaux froides *Palliolum tigrinum* et pour l'espèce d'eaux chaudes *Gouldia minima*.

Vers un changement d'échelle spatiale

La prise en considération d'une plus grande échelle spatiale offrirait une meilleure évaluation des changements d'aires de distribution de la macrofaune benthique en réponse au changement climatique. Des données sur le golfe de Gascogne permettraient d'identifier les espèces qui pourraient entrer en Manche alors que des données sur la mer du Nord permettraient d'identifier celles qui sont passées ou pourraient passer en mer du Nord en réponse au réchauffement des eaux (Fig. 123). A l'échelle de l'Atlantique Nord-Est, il serait possible d'évaluer les effets de ce réchauffement sur l'ensemble de l'aire de distribution des espèces et ainsi d'identifier les zones où

elles se contractent et où elles s'étendent. L'importance du rôle de la gamme latitudinale de distribution des espèces en tant que proxy de la niche thermique dans l'explication des changements de distribution observés des espèces en réponse au changement climatique a par ailleurs été récemment démontré sur des espèces côtières de poissons et d'invertébrés benthiques dans le sud-est de l'Australie (Sunday *et al.*, 2015).

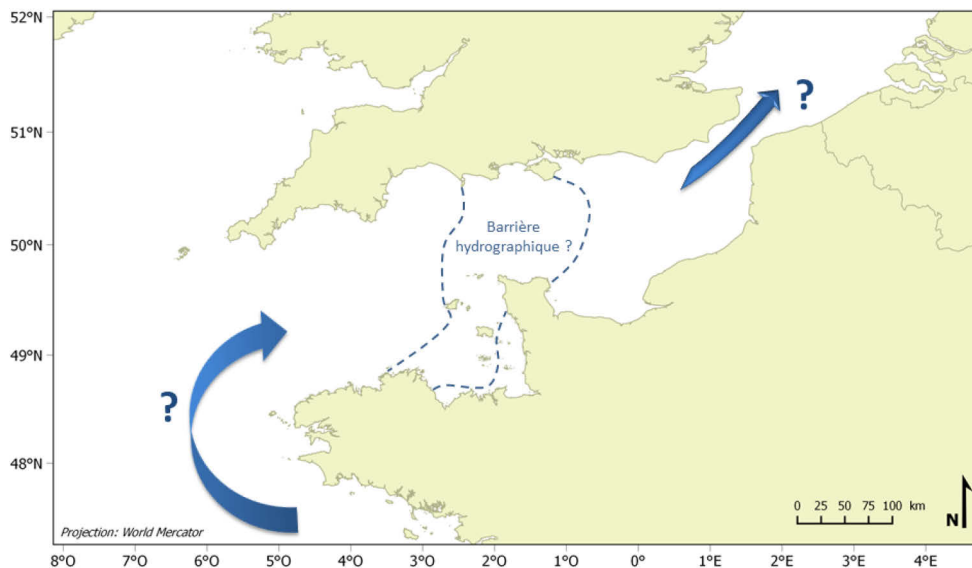


Figure 123. Un changement d'échelle spatiale permettrait d'identifier les espèces qui pourraient entrer en Manche et celles qui pourraient passer en mer du Nord.

Bien qu'un gradient nord-sud de température puisse être observé à l'échelle de l'Atlantique Nord-Est pour les eaux de surface, il n'en est pas de même pour les eaux de fond dont la répartition des isothermes n'est pas homogène. Il existe en effet au nord de l'Atlantique Nord-Est des régions où la température est plus élevée qu'au sud et inversement. Ainsi, dès le milieu du 19^{ème} siècle, Forbes avait par exemple mis en évidence le caractère très lusitanien du golfe normano-breton comparé à celui beaucoup plus boréal de l'estuaire de Vigo sur la côte ouest de l'Espagne. Plus récemment, Narayanaswamy *et al.* (2010) ont montré un gradient de biodiversité croissant du sud vers le nord laissant présager que le sud de la Mer du Nord, tout comme le bassin oriental de la Manche, se caractérisent par une plus faible diversité qui s'expliquerait pour partie par les caractéristiques hydrologiques de cette région de l'Atlantique Nord-Est. Ainsi, un autre indice calculé à grande échelle, le STI (Species Temperature Index), défini comme la température moyenne à laquelle se trouve une espèce sur l'ensemble de son aire de distribution, pourrait être pertinent. Il s'est révélé

être un bon indicateur de l'affinité d'espèces d'oiseaux et de papillons à des températures plutôt basses ou plutôt élevées (Godet *et al.*, 2011 ; Devictor *et al.*, 2012) ; il permet notamment de calculer le CTI (Community Temperature Index) pour un assemblage d'espèces et ainsi de mesurer le taux de changement de sa composition en réponse au changement de température. Appliqué à la macrofaune benthique, le STI pourrait permettre de mieux comprendre et expliquer les changements de distribution observés en Manche en réponse au changement climatique.

Une étude à l'échelle de l'Atlantique Nord-Est permettrait également de calibrer les modèles de distribution d'espèces sur l'ensemble de la niche occupée des espèces (*i.e.* sur l'ensemble des conditions environnementales rencontrées) et ainsi d'éviter autant que possible les risques d'extrapolation. Une approche de modélisation à multi-échelle pourra alors être mise en place afin d'affiner les prédictions des modèles (*e.g.* Hattab *et al.*, 2014).

Vers une approche intégrée de l'impact du changement climatique sur la macrofaune benthique

L'évaluation des effets du changement climatique sur la macrofaune benthique, comme sur la biodiversité en général, est une entreprise aux multiples facettes. Ainsi, Dawson *et al.* (2011) proposent d'intégrer différentes approches (*i.e.* l'observation des réponses aux changements climatiques passés et présents, les modèles de niche écologique, les expériences, et la modélisation mécanistique basée sur l'écophysiologie et la biologie des populations) afin d'évaluer la vulnérabilité des espèces ou des populations de manière plus robuste qu'avec des méthodes uniques apportant chacune une information utile mais incomplète sur l'exposition, la sensibilité et la capacité adaptative (Fig. 124). Tout au long de cette thèse, nous nous sommes plus particulièrement intéressés aux effets du changement climatique sur la distribution de la macrofaune benthique subtidale à travers deux approches complémentaires : les observations directes et les modèles de distribution d'espèces. Bien qu'informatives sur le degré avec lequel le changement climatique peut influencer sur la distribution des espèces et donc sur leur sensibilité et leur capacité adaptative, elles ne permettent pas de savoir sur quels mécanismes biologiques il agit.

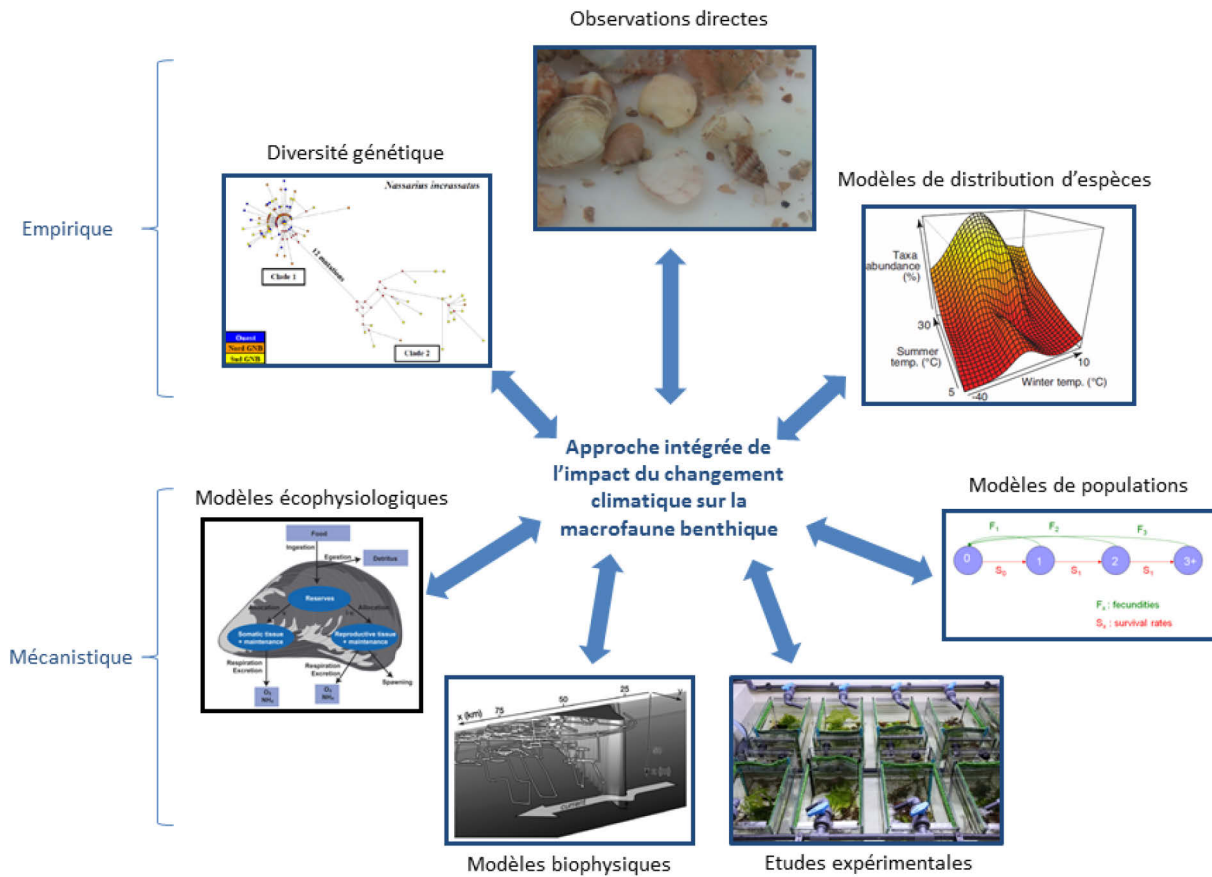


Figure 124. Une approche intégrée de l'impact du changement climatique sur la macrofaune benthique se dessinera à partir de sources et d'approches multiples. Chacune fournit une information utile mais incomplète sur l'exposition au changement climatique, la sensibilité et la capacité adaptative des espèces. L'intégration de ces approches fournira une base plus robuste pour évaluer la vulnérabilité des espèces face au changement climatique. Modifié d'après Dawson *et al.* (2011). [Crédits photos : observations directes, F. Gaudin ; modèles de distribution d'espèces, S. Brewer ; modèles de populations, F. Gaudin ; études expérimentales, W. Thomas ; modèles biophysiques, C. Lett ; modèles écophysiologiques, Marine Ecological Modelling Centre ; diversité génétique, H. Lainé].

En complément d'autres approches, les études futures de l'impact du changement climatique sur la macrofaune benthique subtidale devraient notamment se concentrer sur les effets de la température sur des mécanismes clés de différents stades du cycle de vie d'une sélection d'espèces servant d'espèces indicatrices. Ces mécanismes incluent la tolérance thermique des adultes, la fréquence d'événements de reproduction réussis, la survie et le développement larvaire, le recrutement et la mortalité post-recrutement (Hiscock *et al.*, 2004). Des études expérimentales sur la physiologie des invertébrés marins ont par exemple montré que la fenêtre de températures à laquelle est exposée une espèce correspond à sa fenêtre de registre aérobie (différence entre le taux

métabolique maximal et le taux métabolique basal) et qu'un stress thermique entraîne une perte de performance liée à une hypoxémie et au décalage progressif entre l'apport en oxygène et la demande aux limites de l'enveloppe thermique de l'espèce (Pörtner, 2010). D'autres études sur les invertébrés des estrans rocheux, soumis à un stress naturel élevé, ont montré que les organismes les plus adaptés à la chaleur sont en fait les plus vulnérables parce que leur limite thermique haute est déjà très proche des maxima thermiques auxquels ils sont exposés et que leur aptitude à augmenter leur tolérance thermique en s'acclimatant est limitée (Somero, 2010 ; Tomanek, 2010). En comparaison, les organismes occupant des environnements où la variabilité thermique est plus faible, comme dans le domaine subtidal, seraient moins affectés par le changement climatique parce qu'ils vivent moins proches de leurs maxima thermiques (Tomanek, 2010). Par ailleurs, des populations différentes au sein d'une même espèce peuvent avoir des tolérances thermiques ou des capacités d'acclimatation différentes (Kuo & Sanford, 2009 ; Sorte *et al.*, 2011), ce qui suggère de mener les études expérimentales sur plusieurs populations d'une même espèce. Les seuils physiologiques obtenus par ces expériences pourraient ensuite être utilisés comme proxy de la niche fondamentale de l'espèce, puis combinés aux modèles de distribution d'espèces afin d'améliorer les prédictions futures (pour une revue, voir Kearney & Porter, 2009). Une tentative récente réalisée sur deux espèces de macroalgues au nord-ouest de l'Espagne a toutefois mis en évidence une moindre justesse des seuils physiologiques comparée à celle des modèles de distribution d'espèces en raison d'une impossibilité à identifier les absences lorsque les conditions climatiques font partie de la gamme de tolérance physiologique des espèces (Martinez *et al.*, 2015). Une telle approche pourrait néanmoins remettre en question certaines prédictions des modèles de distribution d'espèces. Enfin, des études expérimentales combinant la hausse de température avec d'autres effets du changement climatique permettraient une meilleure évaluation de son impact, par exemple en prenant en considération la diminution du pH dans le cas d'organismes calcifiants comme les mollusques et les échinodermes retenus dans cette étude (Noisette *et al.*, 2016).

Les informations obtenues sur la physiologie des espèces, sur leur sensibilité et leur capacité adaptative peuvent ensuite être utilisées pour paramétrer des modèles mécanistiques. Ceux-ci incluent des modèles écophysiologiques tels que les modèles DEB (Dynamic Energy Budget) (*e.g.* Bacher & Gangnery, 2006 ; Pouvreau *et al.*, 2006) et des modèles de populations, éventuellement couplés entre eux (*e.g.* Savina & Menesguen, 2008). Des approches couplant des modèles de métapopulations avec des modèles de distribution d'espèces pourraient par ailleurs permettre de prendre en compte des différences de plasticité phénotypique entre populations d'une même espèce (*e.g.* Keith *et al.*, 2008 ; Anderson *et al.*, 2009). Enfin, le développement de modèles biophysiques s'est avéré utile à l'évaluation des effets du changement climatique sur la dispersion et la

connectivité des populations marines (pour une revue, voir Lett *et al.*, 2010). Ainsi, Ayata *et al.* (2010) ont mis en évidence une faible connectivité entre les populations du golfe de Gascogne et celles de la Manche. Les échanges n'ont lieu que pour des conditions hydroclimatiques particulières (*i.e.* débit fluvial élevé et forts vents de sud-ouest) et nécessite des traits biologiques particuliers (*i.e.* longue durée de vie larvaire planctonique).

Enfin, les outils de la génétique peuvent aussi être utiles dans l'identification de points de ruptures phylogéographiques (Jolly *et al.*, 2005 ; Jolly *et al.*, 2006) répondant à des modifications environnementales historiques telles que l'alternance de périodes glaciaires et interglaciaires (Maggs *et al.*, 2008). L'étude de la diversité génétique des espèces pourrait ainsi fournir des explications historiques à leurs limites d'aire de distribution ainsi que des perspectives sur leur potentiel adaptatif (Calosi *et al.*, 2016). Une meilleure compréhension des flux géniques entre populations d'une même espèce pourrait également être essentielle à l'évaluation des impacts du changement climatique sur les invertébrés benthiques (Sanford & Kelly, 2011).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

A

- AGOUMI A. (1982) Modélisation du régime thermique de la Manche. PhD thesis, Ecole Nationale des Ponts et Chaussées, Marne-la-Vallée, France, 127 pp.
- AKAIKE H. (1974) A new look at the statistical model identification. *Ieee Transactions on Automatic Control*, **AC-19**, 716-723.
- ALDRIDGE J.N.& DAVIES A.M. (1993) A high-resolution three-dimensional hydrodynamic tidal model of the eastern Irish Sea. *Journal of Physical Oceanography*, **23**, 207-224.
- ANDERSON B.J., AKCAKAYA H.R., ARAUJO M.B., FORDHAM D.A., MARTINEZ-MEYER E., THUILLER W.& BROOK B.W. (2009) Dynamics of range margins for metapopulations under climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **276**, 1415-1420.
- ANDERSON M.J., GORLEY R.N.& CLARKE K.R. (2008) *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods*, PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK.
- ARAÚJO M.B., ALAGADOR D., CABEZA M., NOGUES-BRAVO D.& THUILLER W. (2011) Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters*, **14**, 484-492.
- ARAÚJO M.B.& GUISAN A. (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, **33**, 1677-1688.
- ARAÚJO M.B.& PEARSON R.G. (2005) Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, **28**, 693-695.
- ARAÚJO M.B., PEARSON R.G., THUILLER W.& ERHARD M. (2005) Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, **11**, 1504-1513.
- ARAÚJO M.B.& PETERSON A.T. (2012) Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, **93**, 1527-1539.
- ARAÚJO M.B.& RAHBEK C. (2006) How does climate change affect biodiversity? *Science*, **313**, 1396-1397.
- ASHCROFT M.B., FRENCH K.O.& CHISHOLM L.A. (2011) An evaluation of environmental factors affecting species distributions. *Ecological Modelling*, **222**, 524-531.
- AUSTIN M.P. (2002) Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, **157**, 101-118.
- AYATA S.D., LAZURE P.& THIEBAUT E. (2010) How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study of larval dispersal between the Bay of Biscay and the English Channel (North-East Atlantic). *Progress in Oceanography*, **87**, 18-36.

B

- BACHER C.& GANGNERY A. (2006) Use of dynamic energy budget and individual based models to simulate the dynamics of cultivated oyster populations. *Journal of Sea Research*, **56**, 140-155.
- BAILEY H.& THOMPSON P.M. (2009) Using marine mammal habitat modelling to identify priority conservation zones within a marine protected area. *Marine Ecology Progress Series*, **378**, 279-287.
- BATES A.E., BIRD T.J., STUART-SMITH R.D., WERNBERG T., SUNDAY J.M., BARRETT N.S., EDGAR G.J., FRUSHER S., HOBDAI A.J., PECL G.T., SMALE D.A.& MCCARTHY M. (2015) Distinguishing geographical range

- shifts from artefacts of detectability and sampling effort. *Diversity and Distributions*, **21**, 13-22.
- BATES A.E., PECL G.T., FRUSHER S., HOBDAJ A.J., WERNBERG T., SMALE D.A., SUNDAY J.M., HILL N.A., DULVY N.K., COLWELL R.K., HOLBROOK N.J., FULTON E.A., SLAWINSKI D., FENG M., EDGAR G.J., RADFORD B.T., THOMPSON P.A. & WATSON R.A. (2014) Defining and observing stages of climate-mediated range shifts in marine systems. *Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions*, **26**, 27-38.
- BEAUGRAND G. (2004) The North Sea regime shift: evidence, causes, mechanisms and consequences. *Progress in Oceanography*, **60**, 245-262.
- BEAUGRAND G., BRANDER K.M., LINDLEY J.A., SOUISSI S. & REID P.C. (2003) Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, **426**, 661-664.
- BEAUGRAND G., LUCZAK C. & EDWARDS M. (2009) Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology*, **15**, 1790-1803.
- BEAUGRAND G., REID P.C., IBANEZ F., LINDLEY J.A. & EDWARDS M. (2002) Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science*, **296**, 1692-1694.
- BIRCHENOUGH S.N.R., REISS H., DEGRAER S., MIESZKOWSKA N., BORJA A., BUHL-MORTENSEN L., BRAECKMAN U., CRAEYMEERSCH J., DE MESEL I., KERCKHOF F., KRONCKE I., PARRA S., RABAUT M., SCHRODER A., VAN COLEN C., VAN HOEY G., VINCX M. & WATJEN K. (2015) Climate change and marine benthos: a review of existing research and future directions in the North Atlantic. *Wiley Interdisciplinary Reviews-Climate Change*, **6**, 203-223.
- BLACKFORD J.C., ALLEN J.I. & GILBERT F.J. (2004) Ecosystem dynamics at six contrasting sites: a generic modelling study. *Journal of Marine Systems*, **52**, 191-215.
- BOOTH G.D., NICCOLUCCI M.J. & SCHUSTER E.G. (1994) Identifying proxy sets in multiple linear regression: an aid to better coefficient interpretation. *Research paper INT-470*, United States Department of Agriculture, Intermountain Research Station, Ogden.
- BORCARD D., LEGENDRE P. & DRAPEAU P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, **73**, 1045-1055.
- BOURG N.A., MCSHEA W.J. & GILL D.E. (2005) Putting a cart before the search: Successful habitat prediction for a rare forest herb. *Ecology*, **86**, 2793-2804.
- BRIGGS J.C. (1974) *Marine Zoogeography*, McGraw-Hill Book Co., New York, USA.
- BRIGGS J.C. (1995) *Global Biogeography*, Elsevier, Amsterdam.
- BRYLINSKI J.M., LAGADEUC Y., GENTILHOMME V., DUPONT J.P., LAFITE R., DUPEUBLE P.A., HUULT M.-F., AUGER Y., PUSKARIC E., WARTEL M. & CABIOCH L. (1991) Le "fleuve côtier" : un phénomène hydrologique important en Manche orientale. Exemple du Pas-de-Calais. *Oceanologica Acta*, **sp 11**, 197-203.
- BUČAS M., BERGSTRÖM U., DOWNIE A.L., SUNDBLAD G., GULLSTRÖM M., VON NUMERS M., ŠIAULYS A. & LINDEGARTH M. (2013) Empirical modelling of benthic species distribution, abundance, and diversity in the Baltic Sea: evaluating the scope for predictive mapping using different modelling approaches. *Ices Journal of Marine Science*, **70**, 1233-1243.
- BURROWS M.T., SCHOEMAN D.S., RICHARDSON A.J., MOLINOS J.G., HOFFMANN A., BUCKLEY L.B., MOORE P.J., BROWN C.J., BRUNO J.F., DUARTE C.M., HALPERN B.S., HOEGH-GULDBERG O., KAPPEL C.V., KIESSLING W., O'CONNOR M.I., PANDOLFI J.M., PARMESAN C., SYDEMAN W., FERRIER S., WILLIAMS K.J. & POLOCZANSKA E.S. (2014) Geographical limits to species-range shifts are suggested by climate velocity. *Nature*, **507**, 492-495.

C

- CABIOCH L. (1968) Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cahiers de Biologie Marine*, **9**, 493-720.
- CABIOCH L. & GENTIL F. (1975) Distribution of benthic communities in eastern part of the Bay of Seine. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences*, **280**, 571-574.
- CABIOCH L., GENTIL F., GLAÇON R. & RETIERE C. (1977) Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche : distribution générale et écologie. In: Keegan BF, Ceidigh PO, Boaden PJS (eds) *Biology of Benthic Organisms*. 115-128. Pergamon Press, Oxford.
- CABIOCH L. & GLAÇON R. (1975) Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, de la baie de Somme au Pas-de-Calais. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences*, **280**, 491-494.
- CABIOCH L. & GLAÇON R. (1977) Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale du cap d'Antifer à la baie de Somme. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences*, **285**, 209-212.
- CALLAWAY R., ENGELHARD G.H., DANN J., COTTER J. & RUMOHR H. (2007) A century of North Sea epibenthos and trawling: comparison between 1902-1912, 1982-1985 and 2000. *Marine Ecology Progress Series*, **346**, 27-43.
- CALOSI P., DE WIT P., THOR P. & DUPONT S. (2016) Will life find a way? Evolution of marine species under global change. *Evolutionary Applications*, **9**, 1035-1042.
- CAMERON A. & ASKEW N. (2011) EUSeaMap - Preparatory Action for development and assessment of a European broad-scale seabed habitat map final report.
- CAPASSO E., JENKINS S.R., FROST M. & HINZ H. (2010) Investigation of benthic community change over a century-wide scale in the western English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **90**, 1161-1172.
- CARDINALE B.J., DUFFY J.E., GONZALEZ A., HOOPER D.U., PERRINGS C., VENAIL P., NARWANI A., MACE G.M., TILMAN D., WARDLE D.A., KINZIG A.P., DAILY G.C., LOREAU M., GRACE J.B., LARIGAUDERIE A., SRIVASTAVA D.S. & NAEEM S. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **486**, 59-67.
- CARNAVAL A.C. & MORITZ C. (2008) Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, **35**, 1187-1201.
- CHEN I.C., HILL J.K., OHLEMULLER R., ROY D.B. & THOMAS C.D. (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, **333**, 1024-1026.
- CHEUNG W.W.L., LAM V.W.Y., SARMIENTO J.L., KEARNEY K., WATSON R. & PAULY D. (2009) Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries*, **10**, 235-251.
- CLARKE K.R. & GORLEY R.N. (2006) *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*, PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK.
- CLARKE K.R., SOMERFIELD P.J. & CHAPMAN M.G. (2006) On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray-Curtis coefficient for denuded assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **330**, 55-80.
- COGGAN R. & DIESING M. (2011) The seabed habitats of the central English Channel: A generation on from Holme and Cabioch, how do their interpretations match-up to modern mapping techniques? *Continental Shelf Research*, **31**, S132-S150.

- CONNOR D.W., ALLEN J.H., GOLDING N., HOWELL K.L., LIEBERKNECHT L.M., NORTHEN K.O. & REKER J.B. (2004) *The Marine Habitat Classification for Britain and Ireland*, Version 04.05. JNCC Report, No. 230, Peterborough, UK.
- CONNOR D.W., BRAZIER D.P., HILL T.O. & NORTHEN K.O. (1997a) *Marine Nature Conservation Review: marine biotope classification for Britain and Ireland*, JNCC Report, No. 229, Peterborough, UK.
- CONNOR D.W., DALGIN M.J., HILL T.O., HOLT R.H.F. & SANDERSON W.G. (1997b) *Marine Nature Conservation Review: marine biotope classification for Britain and Ireland*, JNCC Report, No. 230, Peterborough, UK.

D

- DAUVIN J.-C., DESROY N., DEWARUMEZ J.M., DUPUIS L., FOVEAU A., GARCIA C., MARTIN C., SPILMONT N., VAZ S. & WAREMBOURG C. (2009) Chap. 4, Espèces et habitats / Species and habitats, Partie Invertébrés benthiques / Section Benthic invertebrates. In: Carpentier A, Martin C, Vaz S (eds) *Channel Habitat Atlas for marine Resource Management, final report (CHARM phase II)*. 83-148. INTERREG 3a Programme, IFREMER, Boulogne-sur-mer, France.
- DAUVIN J.C. (1998) The fine sand *Abra alba* community of the Bay of Morlaix twenty years after the Amoco Cadiz oil spill. *Marine Pollution Bulletin*, **36**, 669-676.
- DAUVIN J.C. (2012) Are the eastern and western basins of the English Channel two separate ecosystems? *Marine Pollution Bulletin*, **64**, 463-471.
- DAUVIN J.C., BELLAN G. & BELLAN-SANTINI D. (2008a) The need for clear and comparable terminology in benthic ecology. Part I. Ecological concepts. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, **18**, 432-445.
- DAUVIN J.C., BELLAN G. & BELLAN-SANTINI D. (2008b) The need for clear and comparable terminology in benthic ecology. Part II. Application of the European Directives. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, **18**, 446-456.
- DAUVIN J.C. & LOZACHMEUR O. (2006) Mer côtière à forte pression anthropique propice au développement d'une gestion intégrée : exemple du bassin oriental de la Manche (Atlantique Nord-est). *VertigO*, **7**, 1-14.
- DAVIES C.E. & MOSS D. (1999) EUNIS Habitat Classification. *Final Report to the European Topic Centre on Nature Conservation*, Agency EE, Copenhagen, Denmark, 256 pp.
- DAVIES C.E., MOSS D. & HILL M.O. (2004) EUNIS Habitat Classification Revised 2004. *Report to the European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity*, Agency EE, Copenhagen, Denmark, 307 pp.
- DAVOULT D. & GOUNIN F. (1995) Suspension-feeding activity of a dense *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) population at the water-sediment interface: time coupling of food availability and feeding behaviour of the species. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **41**, 567-577.
- DAWSON T.P., JACKSON S.T., HOUSE J.I., PRENTICE I.C. & MACE G.M. (2011) Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate. *Science*, **332**, 53-58.
- DEGRAER S., VERFAILLIE E., WILLEMS W., ADRIAENS E., VINCX M. & VAN LANCKER V. (2008) Habitat suitability modelling as a mapping tool for macrobenthic communities: An example from the Belgian part of the North Sea. *Continental Shelf Research*, **28**, 369-379.

- DELL A.I., PAWAR S. & SAVAGE V.M. (2011) Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 10591-10596.
- DELL A.I., PAWAR S. & SAVAGE V.M. (2014) Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy. *Journal of Animal Ecology*, **83**, 70-84.
- DEVICTOR V., VAN SWAAY C., BRERETON T., BROTONS L., CHAMBERLAIN D., HELIOLA J., HERRANDO S., JULLIARD R., KUUSSAARI M., LINDSTROM A., REIF J., ROY D.B., SCHWEIGER O., SETTELE J., STEFANESCU C., VAN STRIEN A., VAN TURNHOUT C., VERMOUZEK Z., WALLISDEVRIES M., WYNHOFF I. & JIGUET F. (2012) Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change*, **2**, 121-124.
- DIESING M., STEPHENS D. & ALDRIDGE J. (2013) A proposed method for assessing the extent of the seabed significantly affected by demersal fishing in the Greater North Sea. *Ices Journal of Marine Science*, **70**, 1085-1096.
- DIETRICH G. (1950) Die animale Jahresschwankungen des Warmehälftis im Englischen Kanal, ihre Ursachen und Auswirkungen. *Deutsche Hydrographische Zeitschrift*, **3**, 184-201.
- DINTER W.P. (2001) *Biogeography of the OSPAR Maritime Area*, Federal Agency for Nature Conservation, Bonn, Germany.
- DONEY S.C., RUCKELSHAUS M., DUFFY J.E., BARRY J.P., CHAN F., ENGLISH C.A., GALINDO H.M., GREBMEIER J.M., HOLLOWED A.B., KNOWLTON N., POLOVINA J., RABALAIS N.N., SYDEMAN W.J. & TALLEY L.D. (2012) Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. In: Carlson CA, Giovannoni SJ (eds) *Annual Review of Marine Science, Vol 4*, Vol. 4. *Annual Review of Marine Science*, 11-37. Annual Reviews, Palo Alto.
- DORMANN C.F., ELITH J., BACHER S., BUCHMANN C., CARL G., CARRE G., MARQUEZ J.R.G., GRUBER B., LAFOURCADE B., LEITAO P.J., MUNKEMULLER T., MCCLEAN C., OSBORNE P.E., REINEKING B., SCHRODER B., SKIDMORE A.K., ZURELL D. & LAUTENBACH S. (2013) Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, **36**, 27-46.

E

- EASTWOOD P.D., MEADEN G.J., CARPENTIER A. & ROGERS S.I. (2003) Estimating limits to the spatial extent and suitability of sole (*Solea solea*) nursery grounds in the Dover Strait. *Journal of Sea Research*, **50**, 151-165.
- EDWARDS M. & RICHARDSON A.J. (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, **430**, 881-884.
- EKMAN S. (1953) *Zoogeography of the Sea*, Sidgwick & Jackson Ltd., London.
- ELITH J., GRAHAM C.H., ANDERSON R.P., DUDIK M., FERRIER S., GUISAN A., HIJMANS R.J., HUETTMANN F., LEATHWICK J.R., LEHMANN A., LI J., LOHMANN L.G., LOISELLE B.A., MANION G., MORITZ C., NAKAMURA M., NAKAZAWA Y., OVERTON J.M., PETERSON A.T., PHILLIPS S.J., RICHARDSON K., SCACHETTI-PEREIRA R., SCHAPIRE R.E., SOBERON J., WILLIAMS S., WISZ M.S. & ZIMMERMANN N.E. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129-151.
- ELITH J. & LEATHWICK J.R. (2009) Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, Vol. 40. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 677-697. Annual Reviews, Palo Alto.
- ELTON C.S. (1927) *Animal ecology*, Macmillan Co., New York.

- EMBLING C.B., GILLIBRAND P.A., GORDON J., SHRIMPTON J., STEVICK P.T.& HAMMOND P.S. (2010) Using habitat models to identify suitable sites for marine protected areas for harbour porpoises (*Phocoena phocoena*). *Biological Conservation*, **143**, 267-279.
- ENGLER R.& GUISAN A. (2009) MIGCLIM: Predicting plant distribution and dispersal in a changing climate. *Diversity and Distributions*, **15**, 590-601.
- EUROPEAN ENVIRONMENTAL AGENCY (2012) *EUNIS habitat classification 2007 (Revised descriptions 2012)*, European Environmental Agency, Copenhagen, Denmark.

F

- FERIA T.P.& PETERSON A.T. (2002) Prediction of bird community composition based on point-occurrence data and inferential algorithms: a valuable tool in biodiversity assessments. *Diversity and Distributions*, **8**, 49-56.
- FIELDING A.H.& BELL J.F. (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, **24**, 38-49.
- FIRTH L.B.& HAWKINS S.J. (2011) Introductory comments - Global change in marine ecosystems: Patterns, processes and interactions with regional and local scale impacts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **400**, 1-6.
- FORBES E.& GODWIN-AUSTEN R. (1859) *The Natural History of the European Seas*, Van Voorst, London.
- FORD E. (1923) Animal Communities of the Level Sea-bottom in the Waters adjacent to Plymouth. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom (New Series)*, **13**, 164-224.
- FOVEAU A. (2009) Habitats et communautés benthiques du bassin oriental de la Manche : état des lieux au début du XXIème siècle. PhD thesis, University of Lille 1, France, 308 pp.
- FOX J.& MONETTE G. (1992) Generalized collinearity diagnostics. *Journal of the American Statistical Association*, **87**, 178-183.
- FREEMAN S.M.& ROGERS S.I. (2003) A new analytical approach to the characterisation of macro-epibenthic habitats: linking species to the environment. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **56**, 749-764.
- FRID C.L.J., GARWOOD P.R.& ROBINSON L.A. (2009) Observing change in a North Sea benthic system: A 33 year time series. *Journal of Marine Systems*, **77**, 227-236.

G

- GALLON R.K., ROBUCHON M., LEROY B., LE GALL L., VALERO M.& FEUNTEUN E. (2014) Twenty years of observed and predicted changes in subtidal red seaweed assemblages along a biogeographical transition zone: inferring potential causes from environmental data. *Journal of Biogeography*, **41**, 2293-2306.
- GAUDIN F., DESROY N., DUBOIS S.F., BROUDIN C., FOURNIER J., GENTIL F., GRALL J., HOUBIN C., LE MAO P.& THIÉBAUT E. (in revision) Marine sublittoral benthos: the great loser in the race for temperature tracking in response to climate change? *Marine Ecology Progress Series*.
- GENNER M.J., SIMS D.W., SOUTHWARD A.J., BUDD G.C., MASTERSON P., MCHUGH M., RENDLE P., SOUTHALL E.J., WEARMOUTH V.J.& HAWKINS S.J. (2010) Body size-dependent responses of a marine fish assemblage to climate change and fishing over a century-long scale. *Global Change Biology*, **16**, 517-527.

- GENNER M.J., SIMS D.W., WEARMOUTH V.J., SOUTHALL E.J., SOUTHWARD A.J., HENDERSON P.A. & HAWKINS S.J. (2004) Regional climatic warming drives long-term community changes of British marine fish. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **271**, 655-661.
- GENTIL F. (1976) Distribution des peuplements benthiques en Baie de Seine. PhD thesis, University of Paris VI, France.
- GENTIL F. & CABIOCH L. (1997) Les biocénoses subtidales macrobenthiques de la Manche, conditions écologiques et structure générale. In: Dauvin JC (ed) *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord : synthèse, menaces et perspectives*. 68-78. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- GLÉMAREC M. (1973) The benthic communities of the European North Atlantic continental shelf. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, **11**, 263-289.
- GODET L., JAFFRE M. & DEVICTOR V. (2011) Waders in winter: long-term changes of migratory bird assemblages facing climate change. *Biology Letters*, **7**, 714-717.
- GOGINA M., GLOCKZIN M. & ZETTLER M.L. (2010) Distribution of benthic macrofaunal communities in the western Baltic Sea with regard to near-bottom environmental parameters. 2. Modelling and prediction. *Journal of Marine Systems*, **80**, 57-70.
- GOGINA M. & ZETTLER M.L. (2010) Diversity and distribution of benthic macrofauna in the Baltic Sea Data inventory and its use for species distribution modelling and prediction. *Journal of Sea Research*, **64**, 313-321.
- GRAY J.S. (1974) Animal-sediment relationships. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, **12**, 223-261.
- GRINNELL J. (1917) The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, **34**, 427-433.
- GRÜSS A., DREXLER M. & AINSWORTH C.H. (2014) Using delta generalized additive models to produce distribution maps for spatially explicit ecosystem models. *Fisheries Research*, **159**, 11-24.
- GUISAN A. & THUILLER W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993-1009.
- GUISAN A. & ZIMMERMANN N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147-186.

H

- HALPERN B.S., WALBRIDGE S., SELKOE K.A., KAPPEL C.V., MICHELI F., D'AGROSA C., BRUNO J.F., CASEY K.S., EBERT C., FOX H.E., FUJITA R., HEINEMANN D., LENIHAN H.S., MADIN E.M.P., PERRY M.T., SELIG E.R., SPALDING M., STENECK R. & WATSON R. (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, **319**, 948-952.
- HAMDI A., VASQUEZ M. & POPULUS J. (2010) Cartographie des habitats physiques Eunis - Côtes de France. Convention Ifremer/AAMP n° 09/12177764/FY. 110 pp.
- HARLEY C.D.G., HUGHES A.R., HULTGREN K.M., MINER B.G., SORTE C.J.B., THORNER C.S., RODRIGUEZ L.F., TOMANEK L. & WILLIAMS S.L. (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, **9**, 228-241.
- HATTAB T., ALBOUY C., LASRAM F.B., SOMOT S., LE LOC'H F. & LEPRIEUR F. (2014) Towards a better understanding of potential impacts of climate change on marine species distribution: a multiscale modelling approach. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 1417-1429.

- HAWKINS S.J., MOORE P.J., BURROWS M.T., POLOCZANSKA E., MIESZKOWSKA N., HERBERT R.J.H., JENKINS S.R., THOMPSON R.C., GENNER M.J. & SOUTHWARD A.J. (2008) Complex interactions in a rapidly changing world: responses of rocky shore communities to recent climate change. *Climate Research*, **37**, 123-133.
- HAWKINS S.J., SOUTHWARD A.J. & GENNER M.J. (2003) Detection of environmental change in a marine ecosystem - evidence from the western English Channel. *Science of the Total Environment*, **310**, 245-256.
- HAWKINS S.J., SUGDEN H.E., MIESZKOWSKA N., MOORE P.J., POLOCZANSKA E., LEAPER R., HERBERT R.J.H., GENNER M.J., MOSCHELLA P.S., THOMPSON R.C., JENKINS S.R., SOUTHWARD A.J. & BURROWS M.T. (2009) Consequences of climate-driven biodiversity changes for ecosystem functioning of North European rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*, **396**, 245-259.
- HEIKKINEN R.K., LUOTO M., ARAÚJO M.B., VIRKKALA R., THUILLER W. & SYKES M.T. (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography*, **30**, 751-777.
- HEIKKINEN R.K., LUOTO M., VIRKKALA R., PEARSON R.G. & KORBER J.H. (2007) Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 754-763.
- HEIKKINEN R.K., MARMION M. & LUOTO M. (2012) Does the interpolation accuracy of species distribution models come at the expense of transferability? *Ecography*, **35**, 276-288.
- HIDDINK J.G., BURROWS M.T. & MOLINOS J.G. (2015) Temperature tracking by North Sea benthic invertebrates in response to climate change. *Global Change Biology*, **21**, 117-129.
- HIDDINK J.G., JENNINGS S., KAISER M.J., QUEIROS A.M., DUPLISEA D.E. & PIET G.J. (2006) Cumulative impacts of seabed trawl disturbance on benthic biomass, production, and species richness in different habitats. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63**, 721-736.
- HIDDINK J.G. & KAISER M.J. (2005) Implications of Liebig's law of the minimum for the use of ecological indicators based on abundance. *Ecography*, **28**, 264-271.
- HIDDINK J.G. & TER HOFSTED E R. (2008) Climate induced increases in species richness of marine fishes. *Global Change Biology*, **14**, 453-460.
- HINZ H., CAPASSO E., LILLEY M., FROST M. & JENKINS S.R. (2011) Temporal differences across a biogeographical boundary reveal slow response of sub-littoral benthos to climate change. *Marine Ecology Progress Series*, **423**, 69-82.
- HINZ H., PRIETO V. & KAISER M.J. (2009) Trawl disturbance on benthic communities: chronic effects and experimental predictions. *Ecological Applications*, **19**, 761-773.
- HIRZEL A.H., HAUSSER J., CHESSEL D. & PERRIN N. (2002) Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, **83**, 2027-2036.
- HISCOCK K. (1998) *Benthic marine ecosystems of Great Britain and the north-east Atlantic*, Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, U.K.
- HISCOCK K., SOUTHWARD A., TITTL EY I. & HAWKINS S. (2004) Effects of changing temperature on benthic marine life in Britain and Ireland. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, **14**, 333-362.
- HOEGH-GULDBERG O. & BRUNO J.F. (2010) The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science*, **328**, 1523-1528.
- HOLME N.A. (1961) The bottom fauna of the English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **41**, 397-461.

- HOLME N.A. (1966) The bottom fauna of the English Channel. Part II. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **46**, 401-493.
- HUGHES S.L., HOLLIDAY N.P., COLBOURNE E., OZHIGIN V., VALDIMARSSON H., OSTERHUS S. & WILTSHIRE K. (2009) Comparison of in situ time-series of temperature with gridded sea surface temperature datasets in the North Atlantic. *Ices Journal of Marine Science*, **66**, 1467-1479.
- HUNTLEY B., COLLINGHAM Y.C., WILLIS S.G. & GREEN R.E. (2008) Potential Impacts of Climatic Change on European Breeding Birds. *Plos One*, **3**.
- HUTCHINSON G.E. (1957) Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22**, 415-427.

I

- ICES (2015a) *Fishing abrasion pressure maps for mobile bottom-contacting gears*, ICES, Copenhagen.
- ICES (2015b) OSPAR request to support the development of common and candidate OSPAR biodiversity indicators for benthic habitats: pressure maps. *Report of the ICES Advisory Committee*, ICES Advice 2015, Book 1, Section 1.6.6.3, ICES, Copenhagen, 11 pp.
- IPCC (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

J

- JOLLY M.T., JOLLIVET D., GENTIL F., THIEBAUT E. & VIARD F. (2005) Sharp genetic break between Atlantic and English Channel populations of the polychaete *Pectinaria koreni*, along the North coast of France. *Heredity*, **94**, 23-32.
- JOLLY M.T., VIARD F., GENTIL F., THIEBAUT E. & JOLLIVET D. (2006) Comparative phylogeography of two coastal polychaete tubeworms in the Northeast Atlantic supports shared history and vicariant events. *Molecular Ecology*, **15**, 1841-1855.
- JONES M.C., DYE S.R., PINNEGAR J.K., WARREN R. & CHEUNG W.W.L. (2013) Applying distribution model projections for an uncertain future: the case of the Pacific oyster in UK waters. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, **23**, 710-722.
- JONES N.S. (1950) Marine bottom communities. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **25**, 283-313.

K

- KAISER M.J., CLARKE K.R., HINZ H., AUSTEN M.C.V., SOMERFIELD P.J. & KARAKASSIS I. (2006) Global analysis of response and recovery of benthic biota to fishing. *Marine Ecology Progress Series*, **311**, 1-14.
- KAISER M.J., RAMSAY K., RICHARDSON C.A., SPENCE F.E. & BRAND A.R. (2000) Chronic fishing disturbance has changed shelf sea benthic community structure. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 494-503.
- KAISER M.J. & SPENCE F.E. (2002) Inconsistent temporal changes in the megabenthos of the English Channel. *Marine Biology*, **141**, 321-331.

- KEARNEY M. & PORTER W. (2009) Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, **12**, 334-350.
- KEITH D.A., AKCAKAYA H.R., THUILLER W., MIDGLEY G.F., PEARSON R.G., PHILLIPS S.J., REGAN H.M., ARAUJO M.B. & REBELO T.G. (2008) Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biology Letters*, **4**, 560-563.
- KIRBY R.R. & BEAUGRAND G. (2009) Trophic amplification of climate warming. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **276**, 4095-4103.
- KOENKER R. (2005) *Quantile Regression*, Cambridge University Press, Cambridge.
- KOUBBI P., LOOTS C., COTONNEC G., HARLAY X., GRIOCHE A., VAZ S., MARTIN C., WALLEY M. & CARPENTIER A. (2006) Spatial patterns and GIS habitat modelling of *Solea solea*, *Pleuronectes flesus* and *Limanda limanda* fish larvae in the eastern English Channel during the spring. *Scientia Marina*, **70**, 147-157.
- KRÖNCKE I. & REISS H. (2010) Influence of macrofauna long-term natural variability on benthic indices used in ecological quality assessment. *Marine Pollution Bulletin*, **60**, 58-68.
- KRÖNCKE I., REISS H., EGGLETON J.D., ALDRIDGE J., BERGMAN M.J.N., COCHRANE S., CRAEYMEERSCH J.A., DEGRAER S., DESROY N., DEWARUMEZ J.M., DUINEVELD G.C.A., ESSINK K., HILLEWAERT H., LAVALEYE M.S.S., MOLL A., NEHRING S., NEWELL R., OUG E., POHLMANN T., RACHOR E., ROBERTSON M., RUMOHR H., SCHRATZBERGER M., SMITH R., BERGHE E.V., VAN DALFSEN J., VAN HOEY G., VINCX M., WILLEMS W. & REES H.L. (2011) Changes in North Sea macrofauna communities and species distribution between 1986 and 2000. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **94**, 1-15.
- KUO E.S.L. & SANFORD E. (2009) Geographic variation in the upper thermal limits of an intertidal snail: implications for climate envelope models. *Marine Ecology Progress Series*, **388**, 137-146.

L

- LA SORTE F.A. & JETZ W. (2012) Tracking of climatic niche boundaries under recent climate change. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 914-925.
- LARSONNEUR C., BOUYSSÉ P. & AUFFRET J.P. (1982) The superficial sediments of the English Channel and its western approaches. *Sedimentology*, **29**, 851-864.
- LAWLER J.J., SHAFER S.L., WHITE D., KAREIVA P., MAURER E.P., BLAUSTEIN A.R. & BARTLEIN P.J. (2009) Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology*, **90**, 588-597.
- LAZURE P. & DUMAS F. (2008) An external-internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Advances in Water Resources*, **31**, 233-250.
- LE BOYER A., CAMBON G., DANIAULT N., HERBETTE S., LE CANN B., MARIE L. & MORIN P. (2009) Observations of the Ushant tidal front in September 2007. *Continental Shelf Research*, **29**, 1026-1037.
- LE PAPE O., DELAVENNE J. & VAZ S. (2014) Quantitative mapping of fish habitat: A useful tool to design spatialised management measures and marine protected area with fishery objectives. *Ocean & Coastal Management*, **87**, 8-19.
- LEE T.C.K., ZWIERS F.W., ZHANG X. & TSAO M. (2006) Evidence of decadal climate prediction skill resulting from changes in anthropogenic forcing. *Journal of Climate*, **19**, 5305-5318.
- LEFEBVRE A., ELLIEN C., DAVOULT D., THIEBAUT E. & SALOMON J.C. (2003) Pelagic dispersal of the brittle-star *Ophiothrix fragilis* larvae in a megatidal area (English Channel, France) examined using an advection/diffusion model. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **57**, 421-433.

- LEGENBRE P. (1990) Quantitative methods and biogeographic analysis. In: Garbary DJ, South GR (eds) *Evolutionary Biogeography of the Marine Algae of the North Atlantic. G: Ecological Sciences*, **22**, 9-34. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, Germany.
- LEGENBRE P.& LEGENBRE L. (1998) *Numerical Ecology*, Elsevier Science B.V., Amsterdam, The Netherlands.
- LEGENBRE P.& TROUSSELLIER M. (1988) Aquatic heterotrophic bacteria: modeling in the presence of spatial auto-correlation. *Limnology and Oceanography*, **33**, 1055-1067.
- LETT C., AYATA S.D., HURET M.& IRISSON J.O. (2010) Biophysical modelling to investigate the effects of climate change on marine population dispersal and connectivity. *Progress in Oceanography*, **87**, 106-113.
- LING S.D., JOHNSON C.R., RIDGWAY K., HOBDAJ A.J.& HADDON M. (2009) Climate-driven range extension of a sea urchin: inferring future trends by analysis of recent population dynamics. *Global Change Biology*, **15**, 719-731.
- LIU C.R., BERRY P.M., DAWSON T.P.& PEARSON R.G. (2005) Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, **28**, 385-393.
- LOVÉN (1846) Malakologiska notiser. Nagra anmärkningar öfver de Skandinaviska Hafs-Molluskernas geografiska utbredning. *Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-akademiens förhandlingar*, **3**, 252-274.
- LOZACH S. (2011) Habitats benthiques marins du bassin oriental de la Manche : enjeux écologiques dans le contexte d'extraction de granulats marins. PhD thesis, University of Lille 1, France, 307 pp.
- LUMBY J.R. (1935) Salinity and temperature of the English Channel. *Fishery Investigations. Series 2*, **14**, 1-67.

M

- MADEC G. (2012) NEMO ocean engine. Tech. rep., *Note du Pôle de modélisation*, 27, ISSN No 1288-1619, Institut Pierre-Simon Laplace, Paris, France, 357 pp.
- MAGGS C.A., CASTILHO R., FOLTZ D., HENZLER C., JOLLY M.T., KELLY J., OLSEN J., PEREZ K.E., STAM W., VAINOLA R., VIARD F.& WARES J. (2008) Evaluating signatures of glacial refugia for North Atlantic benthic marine taxa. *Ecology*, **89**, S108-S122.
- MANEL S., WILLIAMS H.C.& ORMEROD S.J. (2001) Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 921-931.
- MARMION M., PARVIAINEN M., LUOTO M., HEIKKINEN R.K.& THUILLER W. (2009) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, **15**, 59-69.
- MARREC P., CARIU T., COLLIN E., DURAND A., LATIMIER M., MACE E., MORIN P., RAIMUND S., VERNET M.& BOZEC Y. (2013) Seasonal and latitudinal variability of the CO₂ system in the western English Channel based on Voluntary Observing Ship (VOS) measurements. *Marine Chemistry*, **155**, 29-41.
- MARTINEZ B., ARENAS F., TRILLA A., VIEJO R.M.& CARRENO F. (2015) Combining physiological threshold knowledge to species distribution models is key to improving forecasts of the future niche for macroalgae. *Global Change Biology*, **21**, 1422-1433.

- MEIBNER K., DARR A.& RACHOR E. (2008) Development of habitat models for *Nephtys* species (Polychaeta: Nephtyidae) in the German Bight (North Sea). *Journal of Sea Research*, **60**, 271-286.
- MEIBNER K., FIORENTINO D., SCHNURR S., ARBIZU P.M., HUETTMANN F., HOLST S., BRIX S.& SVAVARSSON J. (2014) Distribution of benthic marine invertebrates at northern latitudes - An evaluation applying multi-algorithm species distribution models. *Journal of Sea Research*, **85**, 241-254.
- MICHEZ N., AISH A., ANDERSEN A.C., ARGALL E., BAFFREAU A., BAJJOUK T., BLANCHET H., CAJERI P., CHAUVET P., DAUVIN J.-C., DAVOULT D., DE CASAMAJOR M.-N., DERRIEN-COURTEL S., DUBOIS S., FABRI M.-C., FOVEAU A., GENTIL F., GUILLAUMONT B., GRALL J., HILY C., HOUBIN C., LEGALL L., LOZACH S., MENOT L., POPOVSKY J., ROLET C., RUELLET T., SAURIAU P.-G., SOULIER L., THIEBAUT E., TOUROLLE J.& VAN DEN BELD I. (2015) Typologie des habitats marins benthiques de la Manche, de la Mer du Nord et de l'Atlantique Version 2. Rapport SPN 2015 - 45, MNHN-SPN, Paris, 61 pp.
- MIESZKOWSKA N., HAWKINS S.J., BURROWS M.T.& KENDALL M.A. (2007) Long-term changes in the geographic distribution and population structures of *Osilinus lineatus* (Gastropoda : Trochidae) in Britain and Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **87**, 537-545.
- MOLFESE C., BEARE D.& HALL-SPENCER J.M. (2014) Overfishing and the replacement of demersal finfish by shellfish: an example from the English Channel. *Plos One*, **9**.
- MURRAY K.& CONNER M.M. (2009) Methods to quantify variable importance: implications for the analysis of noisy ecological data. *Ecology*, **90**, 348-355.

N

- NARAYANASWAMY B.E., RENAUD P.E., DUINEVELD G.C.A., BERGE J., LAVALEYE M.S.S., REISS H.& BRATTEGARD T. (2010) Biodiversity Trends along the Western European Margin. *Plos One*, **5**.
- NICOLLE A., OGOR J., MOITIÉ R., DUMAS F., FOVEAU A., FOUCHER E.& THIÉBAUT E. (2016) Modelling larval dispersal of *Pecten maximus* in the English Channel: a tool for the spatial management of the stocks. *Ices Journal of Marine Science*, doi: 10.1093/icesjms/fsw1207.
- NOISETTE F., BORDEYNE F., DAVOULT D.& MARTIN S. (2016) Assessing the physiological responses of the gastropod *Crepidula fornicata* to predicted ocean acidification and warming. *Limnology and Oceanography*, **61**, 430-444.

P

- PARMESAN C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **37**, 637-669.
- PARMESAN C.& YOHE G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42.
- PEARSON R.G. (2007) *Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners: Synthesis*, American Museum of Natural History, New York.
- PEARSON R.G.& DAWSON T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361-371.

- PEARSON R.G., PHILLIPS S.J., LORANTY M.M., BECK P.S.A., DAMOULAS T., KNIGHT S.J. & GOETZ S.J. (2013) Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change. *Nature Climate Change*, **3**, 673-677.
- PEARSON R.G., THUILLER W., ARAUJO M.B., MARTINEZ-MEYER E., BROTONS L., MCCLEAN C., MILES L., SEGURADO P., DAWSON T.P. & LEES D.C. (2006) Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*, **33**, 1704-1711.
- PEIJNENBURG K. & GOETZE E. (2013) High evolutionary potential of marine zooplankton. *Ecology and Evolution*, **3**, 2765-2783.
- PÉRÈS J.M. (1982) General features of organismic assemblages in pelagial and benthal. In: Kinne O (ed) *Marine ecology: a comprehensive, integrated treatise on life in oceans and coastal waters: 5. Ocean management: 1*. 47-66 Wiley, Chichester, U.K.
- PERES J.M. & PICARD J. (1964) Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, **31**, 1-137.
- PERRY A.L., LOW P.J., ELLIS J.R. & REYNOLDS J.D. (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, **308**, 1912-1915.
- PETERSEN C.G.J. (1913) Valuation of the sea: II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. *Report of the Danish Biological Station*, **21**, 1-44.
- PETERSEN C.G.J. (1914) Appendix to report 21. *Report of the Danish Biological Station*, **22**, 1-7.
- PETERSEN C.G.J. (1915a) On the animal communities of the sea bottom in the Skagerrak, the Christiania fjord and the Danish waters. *Report of the Danish Biological Station*, **23**, 3-28.
- PETERSEN C.G.J. (1915b) A preliminary result of the investigations on the valuation of the sea. *Report of the Danish Biological Station*, **23**, 29-32.
- PETERSEN C.G.J. (1918) The sea bottom and its production of fish-food. A survey of the work done in connection with the valuation of Danish waters from 1883-1917. *Report of the Danish Biological Station*, **25**, 1-62.
- PETERSEN C.G.J. & BOYSEN-JENSEN P. (1911) Valuation of the sea: I. Animal life of the sea-bottom, its food and quantity. *Report of the Danish Biological Station*, **20**, 1-79.
- PETERSON A.T., ORTEGA-HUERTA M.A., BARTLEY J., SANCHEZ-CORDERO V., SOBERON J., BUDDEMEIER R.H. & STOCKWELL D.R.B. (2002) Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, **416**, 626-629.
- PETERSON A.T., SOBERÓN J., PEARSON R.G., ANDERSON R.P., MARTÍNEZ-MEYER E., NAKAMURA M. & ARAÚJO M.B. (2011) *Ecological Niches and Geographic Distributions*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- PETERSON A.T., STEWART A., MOHAMED K.I. & ARAUJO M.B. (2008) Shifting Global Invasive Potential of European Plants with Climate Change. *Plos One*, **3**.
- PHILIPPART C.J.M., VAN AKEN H.M., BEUKEMA J.J., BOS O.G., CADEE G.C. & DEKKER R. (2003) Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography*, **48**, 2171-2185.
- PINGREE R.D. & MADDOCK L. (1977) Tidal residuals in English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **57**, 339-354.
- PINGREE R.D., PENNYCUICK L. & BATTIN G.A.W. (1975) A time-varying temperature model of mixing in the English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **55**, 975-992.

- PINSKY M.L., WORM B., FOGARTY M.J., SARMIENTO J.L.& LEVIN S.A. (2013) Marine taxa track local climate velocities. *Science*, **341**, 1239-1242.
- POLOCZANSKA E.S., BROWN C.J., SYDEMAN W.J., KIESSLING W., SCHOEMAN D.S., MOORE P.J., BRANDER K., BRUNO J.F., BUCKLEY L.B., BURROWS M.T., DUARTE C.M., HALPERN B.S., HOLDING J., KAPPEL C.V., O'CONNOR M.I., PANDOLFI J.M., PARMESAN C., SCHWING F., THOMPSON S.A.& RICHARDSON A.J. (2013) Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, **3**, 919-925.
- PÖRTNER H.O. (2010) Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate-related stressor effects in marine ecosystems. *Journal of Experimental Biology*, **213**, 881-893.
- POUVREAU S., BOURLES Y., LEFEBVRE S., GANGNERY A.& ALUNNO-BRUSCIA M. (2006) Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. *Journal of Sea Research*, **56**, 156-167.

Q

- QUEIROS A.M., HIDDINK J.G., KAISER M.J.& HINZ H. (2006) Effects of chronic bottom trawling disturbance on benthic biomass, production and size spectra in different habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **335**, 91-103.
- QUINN J.F., WING S.R.& BOTSFORD L.W. (1993) Harvest refugia in marine invertebrate fisheries - models and applications to the red-sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*. *American Zoologist*, **33**, 537-550.

R

- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2013) R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN: 3-900051-07-0, URL: <http://www.R-project.org>.
- RAMSAY K., KAISER M.J., RICHARDSON C.A., VEALE L.O.& BRAND A.R. (2000) Can shell scars on dog cockles (*Glycymeris glycymeris* L.) be used as an indicator of fishing disturbance? *Journal of Sea Research*, **43**, 167-176.
- RAXWORTHY C.J., MARTINEZ-MEYER E., HORNING N., NUSSBAUM R.A., SCHNEIDER G.E., ORTEGA-HUERTA M.A.& PETERSON A.T. (2003) Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*, **426**, 837-841.
- RAYBAUD V., BEAUGRAND G., GOBERVILLE E., DELEBECQ G., DESTOMBE C., VALERO M., DAVOULT D., MORIN P.& GEVAERT F. (2013) Decline in Kelp in West Europe and Climate. *Plos One*, **8**.
- RAYNER N.A., PARKER D.E., HORTON E.B., FOLLAND C.K., ALEXANDER L.V., ROWELL D.P., KENT E.C.& KAPLAN A. (2003) Global analyses of sea surface temperature, sea ice, and night marine air temperature since the late nineteenth century. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, **108**.
- REID P.C., BORGES M.D.& SVENDSEN E. (2001) A regime shift in the North Sea circa 1988 linked to changes in the North Sea horse mackerel fishery. *Fisheries Research*, **50**, 163-171.
- REISS H., BIRCHENOUGH S., BORJA A., BUHL-MORTENSEN L., CRAEYMEERSCH J., DANNHEIM J., DARR A., GALPARSORO I., GOGINA M., NEUMANN H., POPULUS J., RENGSTORF A.M., VALLE M., VAN HOEY G., ZETTLER M.L.& DEGRAER S. (2015) Benthos distribution modelling and its relevance for marine ecosystem management. *Ices Journal of Marine Science*, **72**, 297-315.

- REISS H., CUNZE S., KONIG K., NEUMANN H.& KRONCKE I. (2011) Species distribution modelling of marine benthos: a North Sea case study. *Marine Ecology Progress Series*, **442**, 71-86.
- RETIERE C. (1979) Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normanno-breton. PhD thesis, University of Rennes, France, 431 pp.
- ROBINSON L.M., ELITH J., HOBDAY A.J., PEARSON R.G., KENDALL B.E., POSSINGHAM H.P.& RICHARDSON A.J. (2011) Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 789-802.
- 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.
- ROLET C.& DESROY N. (2012) Biocénoses des fonds meubles du circalittoral. Sous-région marine Manche - mer du Nord. *Evaluation initiale DCSMM*, Ref. DCSMM/EI/EE/MMN/25/2012, MEDDE, AAMP, Ifremer, 29 pp.
- ROMBOUTS I., BEAUGRAND G.& DAUVIN J.C. (2012) Potential changes in benthic macrofaunal distributions from the English Channel simulated under climate change scenarios. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **99**, 153-161.
- ROUBICEK A.J., VANDERWAL J., BEAUMONT L.J., PITMAN A.J., WILSON P.& HUGHES L. (2010) Does the choice of climate baseline matter in ecological niche modelling? *Ecological Modelling*, **221**, 2280-2286.
- RUMOHR H.& KUJAWSKI T. (2000) The impact of trawl fishery on the epifauna of the southern North Sea. *Ices Journal of Marine Science*, **57**, 1389-1394.

S

- SALOMON J.C.& BRETON M. (1991) Courants résiduels de marée dans la Manche. *Oceanologica Acta*, **sp 11**, 47-53.
- SANFORD E.& KELLY M.W. (2011) Local Adaptation in Marine Invertebrates. In: Carlson CA, Giovannoni SJ (eds) *Annual Review of Marine Science, Vol 3*, Vol. 3. *Annual Review of Marine Science*, 509-535. Annual Reviews, Palo Alto.
- SAULQUIN B.& GOHIN F. (2010) Mean seasonal cycle and evolution of the sea surface temperature from satellite and in situ data in the English Channel for the period 1986-2006. *International Journal of Remote Sensing*, **31**, 4069-4093.
- SAVINA M.& MENESGUEN A. (2008) A deterministic population dynamics model to study the distribution of a benthic bivalve with planktonic larvae (*Paphia rhomboides*) in the English Channel (NW Europe). *Journal of Marine Systems*, **70**, 63-76.
- SCHWARZ G. (1978) Estimating the Dimension of a Model. *The Annals of Statistics*, **6**, 461-464.
- SEGURADO P.& ARAUJO M.B. (2004) An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*, **31**, 1555-1568.
- SHOM (2015) MNT Bathymétrie de façade Atlantique (Projet Homonim), DOI: 10.17183/MNT_ATL100m_HOMONIM_WGS84
- SHOM (2016) Marnages sur les côtes françaises de La Manche et de l'Atlantique pour le coefficient 120

- SMYTH T.J., FISHWICK J.R., AL-MOOSAWI L., CUMMINGS D.G., HARRIS C., KITIDIS V., REES A., MARTINEZ-VICENTE V. & WOODWARD E.M.S. (2010) A broad spatio-temporal view of the Western English Channel observatory. *Journal of Plankton Research*, **32**, 585-601.
- SNELGROVE P.V. & BUTMAN C.A. (1994) Animal sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, **32**, 111-177.
- SNELGROVE P.V.R., THRUSH S.F., WALL D.H. & NORKKO A. (2014) Real world biodiversity-ecosystem functioning: a seafloor perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, **29**, 398-405.
- SOMERO G.N. (2010) The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and 'losers'. *Journal of Experimental Biology*, **213**, 912-920.
- SORTE C.J.B., JONES S.J. & MILLER L.P. (2011) Geographic variation in temperature tolerance as an indicator of potential population responses to climate change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **400**, 209-217.
- SOUTHWARD A.J. (1962) The distribution of some plankton animals in the English Channel and approaches. II. Surveys with the Gulf III High-Speed Sampler. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **42**, 275-375.
- SOUTHWARD A.J., LANGMEAD O., HARDMAN-MOUNTFORD N.J., AIKEN J., BOALCH G.T., DANDO P.R., GENNER M.J., JOINT I., KENDALL M.A., HALLIDAY N.C., HARRIS R.P., LEAPER R., MIESZKOWSKA N., PINGREE R.D., RICHARDSON A.J., SIMS D.W., SMITH T., WALNE A.W. & HAWKINS S.J. (2005) Long-term oceanographic and ecological research in the western English Channel. In: Southward AJ, Tyler PA, Young CM, Fuiman LA (eds) *Advances in Marine Biology, Vol 47*, Vol. 47. *Advances in Marine Biology*, 1-105. Academic Press Ltd-Elsevier Science Ltd, London.
- STEFANSSON G. (1996) Analysis of groundfish survey abundance data: Combining the GLM and delta approaches. *Ices Journal of Marine Science*, **53**, 577-588.
- SUNDAY J.M., BATES A.E. & DULVY N.K. (2012) Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Climate Change*, **2**, 686-690.
- SUNDAY J.M., PECL G.T., FRUSHER S., HOBDAV A.J., HILL N., HOLBROOK N.J., EDGAR G.J., STUART-SMITH R., BARRETT N., WERNBERG T., WATSON R.A., SMALE D.A., FULTON E.A., SLAWINSKI D., FENG M., RADFORD B.T., THOMPSON P.A. & BATES A.E. (2015) Species traits and climate velocity explain geographic range shifts in an ocean-warming hotspot. *Ecology Letters*, **18**, 944-953.
- SWETS J.A. (1988) Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, **240**, 1285-1293.

T

- THIÉBAUT E., CABIOCH L., DAUVIN J.C., RETIÈRE C. & GENTIL F. (1997) Spatiotemporal persistence of the *Abra alba* - *Pectinaria koreni* muddy-fine sand community of the eastern Bay of Seine. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **77**, 1165-1185.
- THORSON G. (1957) Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). In: Hedgpeth JW (ed) *Treatise on Marine Ecology and Paleocology*, Vol. 1 Ecology. *The Geological Society of America Memoirs*, **67**, 461-534. Waverly Press, Baltimore, Maryland, USA.
- THRUSH S.F. & DAYTON P.K. (2002) Disturbance to marine benthic habitats by trawling and dredging: Implications for marine biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 449-473.
- THUILLER W., BROTONS L., ARAUJO M.B. & LAVOREL S. (2004) Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography*, **27**, 165-172.

-
- THUILLER W., LAVERGNE S., ROQUET C., BOULANGEAT I., LAFOURCADE B. & ARAUJO M.B. (2011) Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature*, **470**, 531-534.
- THUILLER W., LAVOREL S., ARAÚJO M.B., SYKES M.T. & PRENTICE I.C. (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 8245-8250.
- TILLIN H.M., HIDDINK J.G., JENNINGS S. & KAISER M.J. (2006) Chronic bottom trawling alters the functional composition of benthic invertebrate communities on a sea-basin scale. *Marine Ecology Progress Series*, **318**, 31-45.
- TOMANEK L. (2010) Variation in the heat shock response and its implication for predicting the effect of global climate change on species' biogeographical distribution ranges and metabolic costs. *Journal of Experimental Biology*, **213**, 971-979.
- TREGUER P., GOBERVILLE E., BARRIER N., L'HELGUEN S., MORIN P., BOZEC Y., RIMMELIN-MAURY P., CZAMANSKI M., GROSSTEFFAN E., CARIOU T., REPECAUD M. & QUEMENER L. (2014) Large and local-scale influences on physical and chemical characteristics of coastal waters of Western Europe during winter. *Journal of Marine Systems*, **139**, 79-90.
- TRIGUI R.J. (2009) Influence des facteurs environnementaux et anthropiques sur la structure et le fonctionnement des peuplements benthiques du Golfe Normano-Breton. PhD thesis, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France, 200 pp.

U

- URBAN M.C. (2015) Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, **348**, 571-573.

V

- VASLET D., LARSONNEUR C. & AUFFRET G. (1979) Carte des sédiments superficiels de la Manche : échelle 1/500 000. Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans, France.
- VASQUEZ M., CHACON D.M., TEMPERA F., O'KEEFFE E., GALPARSORO I., ALONSO J.L.S., GONCALVES J.M.S., BENTES L., AMORIM P., HENRIQUES V., McGRATH F., MONTEIRO P., MENDES B., FREITAS R., MARTINS R. & POPULUS J. (2015) Broad-scale mapping of seafloor habitats in the north-east Atlantic using existing environmental data. *Journal of Sea Research*, **100**, 120-132.
- VAZ S., MARTIN C.S., EASTWOOD P.D., ERNANDE B., CARPENTIER A., MEADEN G.J. & COPPIN F. (2008) Modelling species distributions using regression quantiles. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 204-217.
- VEGA R., FLOJGAARD C., LIRA-NORIEGA A., NAKAZAWA Y., SVENNING J.C. & SEARLE J.B. (2010) Northern glacial refugia for the pygmy shrew *Sorex minutus* in Europe revealed by phylogeographic analyses and species distribution modelling. *Ecography*, **33**, 260-271.

W

- WAKELIN S., WHILE J., KING R., O'DEA E., HOLT J., FURNER R., SIDDORN J., MARTIN M., MCEWAN R. & BLOCKLEY E. (2015) Quality Information Document, North West European Shelf Reanalysis. EU Copernicus Marine Service, 49 pp.

- WELSH A.H., CUNNINGHAM R.B., DONNELLY C.F. & LINDENMAYER D.B. (1996) Modelling the abundance of rare species: Statistical models for counts with extra zeros. *Ecological Modelling*, **88**, 297-308.
- WIENS J.J. (2016) Climate-Related Local Extinctions Are Already Widespread among Plant and Animal Species. *PLOS Biology*, **14**, e2001104.
- WILLEMS W., GOETHALS P., VAN DEN EYNDE D., VAN HOEY G., VAN LANCKER V., VERFAILLIE E., VINCX M. & DEGRAER S. (2008) Where is the worm? Predictive modelling of the habitat preferences of the tube-building polychaete *Lanice conchilega*. *Ecological Modelling*, **212**, 74-79.
- WILLIAMS P., HANNAH L., ANDELMAN S., MIDGLEY G., ARAUJO M., HUGHES G., MANNE L., MARTINEZ-MEYER E. & PEARSON R. (2005) Planning for climate change: Identifying minimum-dispersal corridors for the Cape proteaceae. *Conservation Biology*, **19**, 1063-1074.
- WILSON K.A., WESTPHAL M.I., POSSINGHAM H.P. & ELITH J. (2005) Sensitivity of conservation planning to different approaches to using predicted species distribution data. *Biological Conservation*, **122**, 99-112.

Z

- ZACHERL D., GAINES S.D. & LONHART S.I. (2003) The limits to biogeographical distributions: insights from the northward range extension of the marine snail, *Kelletia kelletii* (Forbes, 1852). *Journal of Biogeography*, **30**, 913-924.

ANNEXE

Annexe 1. Liste des taxons identifiés au sein des communautés benthiques circalittorales des sédiments grossiers de la Manche au cours de ce travail de thèse (groupes taxonomiques des mollusques, échinodermes et crustacés). Les noms d'espèces sont ceux acceptés au 05/09/2016 d'après le registre mondial des espèces marines (« World Register of Marine Species » ou « WoRMS »).

Mollusques

Embranchement Mollusca

Classe Solenogastres

Famille Neomeniidae *Neomenia carinata* (Tullberg, 1875)

Classe Polyplacophora

Famille Leptochitonidae *Leptochiton asellus* (Gmelin, 1791)

Famille Ischnochitonidae *Stenosemus albus* (Linnaeus, 1767)

Famille Acanthochitonidae *Acanthochitona crinita* (Pennant, 1777)

Acanthochitona fascicularis (Linnaeus, 1767)

Classe Scaphopoda

Famille Dentaliidae *Antalis entalis* (Linnaeus, 1758)

Antalis vulgaris (da Costa, 1778)

Classe Gastropoda

Sous-classe Vetigastropoda

Famille Fissurellidae *Diodora graeca* (Linnaeus, 1758)

Emarginula fissura (Linnaeus, 1758)

Famille Trochidae *Clelandella miliaris* (Brocchi, 1814)

Gibbula cineraria (Linnaeus, 1758)

Gibbula magus (Linnaeus, 1758)

Gibbula tumida (Montagu, 1803)

Jujubinus exasperatus (Pennant, 1777)

Jujubinus montagui (Wood, 1828)

Jujubinus striatus (Linnaeus, 1758)

Famille Calliostomatidae *Calliostoma granulatum* (Born, 1778)

Calliostoma zizyphinum (Linnaeus, 1758)

Sous-classe Caenogastropoda

Famille Littorinidae *Lacuna crassior* (Montagu, 1803)

Famille Capulidae *Capulus ungaricus* (Linnaeus, 1758)

Famille Calyptraeidae *Calyptraea chinensis* (Linnaeus, 1758)

Crepidula fornicata (Linnaeus, 1758)

Famille Velutinidae *Lamellaria perspicua* (Linnaeus, 1758)

Velutina velutina (O. F. Müller, 1776)

Famille Triviidae *Erato voluta* (Montagu, 1803)

Trivia arctica (Pulteney, 1799)

Trivia monacha (da Costa, 1778)

Famille Naticidae *Euspira nitida* (Donovan, 1804)

Euspira catena (da Costa, 1778)

Euspira montagui (Forbes, 1838)

Famille Muricidae	<i>Nucella lapillus</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Ocenebra erinaceus</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Ocenebrina aciculata</i>	(Lamarck, 1822)
	<i>Trophonopsis barvicensis</i>	(Johnston, 1825)
Famille Buccinidae	<i>Buccinum undatum</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Colus gracilis</i>	(da Costa, 1778)
	<i>Colus jeffreysianus</i>	(P. Fischer, 1868)
Famille Nassariidae	<i>Tritia incrassata</i>	(Strøm, 1768)
	<i>Tritia reticulata</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Mangelia costulata</i>	(Risso, 1826)
	<i>Raphitoma linearis</i>	(Montagu, 1803)
	<i>Raphitoma purpurea</i>	(Montagu, 1803)
	<i>Teretia teres</i>	(Reeve, 1844)
Famille Clathurellidae	<i>Comarmondia gracilis</i>	(Montagu, 1803)
Famille Epitoniidae	<i>Epitonium clathrus</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Epitonium turtonis</i>	(Turton, 1819)
Famille Eulimidae	<i>Melanella alba</i>	(da Costa, 1778)
Sous-classe Heterobranchia		
Famille Pyramidellidae	<i>Turbonilla jeffreysii</i>	(Jeffreys, 1848)
Sous-classe Opisthobranchia		
Famille Tritoniidae	<i>Tritonia</i> sp.	(Cuvier, 1798)
Famille Dotidae	<i>Doto</i> sp.	(Oken, 1815)
Famille Polyceridae	<i>Limacia clavigera</i>	(O. F. Müller, 1776)
Famille Dorididae	<i>Doris pseudoargus</i>	(Rapp, 1827)
	<i>Doris sticta</i>	(Iredale & O'Donoghue, 1923)
Classe Bivalvia		
Famille Nuculidae	<i>Nucula hanleyi</i>	(Winckworth, 1931)
	<i>Nucula nucleus</i>	(Linnaeus, 1758)
Famille Noetiidae	<i>Striarca lactea</i>	(Linnaeus, 1758)
Famille Glycymerididae	<i>Glycymeris glycymeris</i>	(Linnaeus, 1758)
Famille Anomiidae	<i>Anomia ephippium</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Heteranomia squamula</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Monia patelliformis</i>	(Linnaeus, 1761)
Famille Mytilidae	<i>Gibbomodiola adriatica</i>	(Lamarck, 1819)
	<i>Modiolula phaseolina</i>	(Philippi, 1844)
	<i>Modiolus barbatus</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Musculus costulatus</i>	(Risso, 1826)
	<i>Musculus discors</i>	(Linnaeus, 1767)
	<i>Musculus subpictus</i>	(Cantraine, 1835)
Famille Pectinidae	<i>Aequipecten opercularis</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Mimachlamys varia</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Palliolum incomparabile</i>	(Risso, 1826)
	<i>Palliolum tigrinum</i>	(O. F. Müller, 1776)
	<i>Pecten maximus</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Talochlamys pusio</i>	(Linnaeus, 1758)
Famille Limidae	<i>Limaria hians</i>	(Gmelin, 1791)
	<i>Limaria loscombi</i>	(G. B. Sowerby I, 1823)
Famille Astartidae	<i>Astarte elliptica</i>	(Brown, 1827)
	<i>Astarte sulcata</i>	(da Costa, 1778)

Famille Ungulinidae	<i>Diplodonta rotundata</i>	(Montagu, 1803)
Famille Kelliidae	<i>Kellia suborbicularis</i>	(Montagu, 1803)
Famille Lasaeidae	<i>Lepton squamosum</i>	(Montagu, 1803)
Famille Galeommatidae	<i>Galeomma turtoni</i>	(Turton, 1825)
Famille Cardiidae	<i>Acanthocardia echinata</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Laevicardium crassum</i>	(Gmelin, 1791)
	<i>Parvicardium minimum</i>	(Philippi, 1836)
	<i>Parvicardium pinnulatum</i>	(Conrad, 1831)
	<i>Parvicardium scabrum</i>	(Philippi, 1844)
Famille Veneridae	<i>Chamelea striatula</i>	(da Costa, 1778)
	<i>Clausinella fasciata</i>	(da Costa, 1778)
	<i>Dosinia exoleta</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Gouldia minima</i>	(Montagu, 1803)
	<i>Polititapes rhomboides</i>	(Pennant, 1777)
	<i>Timoclea ovata</i>	(Pennant, 1777)
	<i>Venerupis corrugata</i>	(Gmelin, 1791)
	<i>Venus casina</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Venus verrucosa</i>	(Linnaeus, 1758)
Famille Mactridae	<i>Lutraria angustior</i>	(Philippi, 1844)
	<i>Lutraria lutraria</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Lyonsia norwegica</i>	(Gmelin, 1791)
	<i>Pandora pinna</i>	(Montagu, 1803)
	<i>Spisula elliptica</i>	(Brown, 1827)
	<i>Spisula solida</i>	(Linnaeus, 1758)
Famille Tellinidae	<i>Arcopagia crassa</i>	(Pennant, 1777)
	<i>Moerella donacina</i>	(Linnaeus, 1758)
Famille Semelidae	<i>Abra alba</i>	(W. Wood, 1802)
	<i>Abra prismatica</i>	(Montagu, 1808)
Famille Psammobiidae	<i>Gari costulata</i>	(Turton, 1822)
	<i>Gari tellinella</i>	(Lamarck, 1818)
Famille Solecurtidae	<i>Solecurtus scopula</i>	(Turton, 1822)
Famille Pharidae	<i>Ensis magnus</i>	(Schumacher, 1817)
	<i>Ensis directus</i>	(Conrad, 1843)
	<i>Ensis ensis</i>	(Linnaeus, 1758)
Famille Myidae	<i>Mya arenaria</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Sphenia binghami</i>	(Turton, 1822)
Famille Hiatellidae	<i>Hiatella arctica</i>	(Linnaeus, 1767)
Famille Thraciidae	<i>Thracia phaseolina</i>	(Lamarck, 1818)
Classe Cephalopoda		
Famille Sepiolidae	<i>Sepiola atlantica</i>	(d'Orbigny [in Férussac & d'Orbigny], 1839–1842)
Famille Eledonidae	<i>Eledone cirrhosa</i>	(Lamarck, 1798)

Echinodermes

Embranchement Echinodermata

Classe Crinoidea

Famille Antedonidae *Antedon bifida* (Pennant, 1777)

Classe Asteroidea

Famille Luidiidae *Luidia ciliaris* (Philippi, 1837)
 Famille Astropectinidae *Astropecten irregularis* (Pennant, 1777)
 Famille Asterinidae *Anseropoda placenta* (Pennant, 1777)
Asterina gibbosa (Pennant, 1777)
 Famille Poraniidae *Porania (Porania) pulvillus* (O.F. Müller, 1776)
 Famille Solasteridae *Crossaster papposus* (Linnaeus, 1767)
 Famille Echinasteridae *Henricia* sp. (Gray, 1840)
 Famille Asteroiidae *Asterias rubens* (Linnaeus, 1758)
Marthasterias glacialis (Linnaeus, 1758)

Classe Ophiuroidea

Famille Ophiocomidae *Ophiocomina nigra* (Abildgaard in O.F. Müller, 1789)
Ophiopsila aranea (Forbes, 1843)
Ophiothrix fragilis (Abildgaard in O.F. Müller, 1789)
 Famille Ophiactidae *Ophiactis balli* (W. Thompson, 1840)
 Famille Ophiacanthidae *Ophiacantha setosa* (Bruzellius, 1805)
 Famille Amphiuridae *Acrocnida brachiata* (Montagu, 1804)
Amphipholis squamata (Delle Chiaje, 1828)
Amphiura (Ophiopeltis) securigera (Düben & Koren, 1846)
 Famille Ophiuridae *Ophiocten affinis* (Lütken, 1858)
Ophiura albida Forbes, 1839
Ophiura robusta (Ayres, 1854)

Classe Echinoidea

Famille Parechinidae *Psammechinus miliaris* (P.L.S. Müller, 1771)
 Famille Echinidae *Echinus esculentus* (Linnaeus, 1758)
 Famille Echinocyamidae *Echinocyamus pusillus* (O.F. Müller, 1776)
 Famille Spatangidae *Spatangus purpureus* (O.F. Müller, 1776)
 Famille Loveniidae *Echinocardium cordatum* (Pennant, 1777)
Echinocardium flavescens (O.F. Müller, 1776)
Echinocardium pennatifidum (Norman, 1868)

Classe Holothurioidea

Famille Holothuriidae *Holothuria (Panningothuria) forskali* (Delle Chiaje, 1823)
 Famille Cucumariidae *Ocnus lacteus* (Forbes & Goodsir, 1839)
Pawsonia saxicola (Brady & Robertson, 1871)
 Famille Phyllophoridae *Neopentadactyla mixta* (Östergren, 1898 ; Deichmann, 1944)
Thyone fusus (O.F. Müller, 1776)

Crustacés décapodes

Embranchement Arthropoda

Classe Malacostraca

Ordre Decapoda

Infra-ordre Caridea

Famille Alpheidae	<i>Alpheus macrocheles</i>	(Hailstone, 1835)
	<i>Athanas nitescens</i>	(Leach, 1813 [in Leach, 1813-1814])
Famille Thoridae	<i>Eualus cranchii</i>	(Leach, 1817 [in Leach, 1815-1875])
	<i>Eualus occultus</i>	(Lebour, 1936)
	<i>Eualus pusiolus</i>	(Krøyer, 1841)
Famille Hippolytidae	<i>Caridion gordonii</i>	(Spence Bate, 1858)
	<i>Caridion stevensi</i>	(Lebour, 1930)
	<i>Hippolyte varians</i>	(Leach, 1814 [in Leach, 1813-1814])
Famille Processidae	<i>Processa canaliculata</i>	(Leach, 1815 [in Leach, 1815-1875])
	<i>Processa edulis crassipes</i>	(Nouvel & Holthuis, 1957)
	<i>Processa elegantula</i>	(Nouvel & Holthuis, 1957)
	<i>Processa modica modica</i>	(Williamson, 1979 [in Williamson & Rochanaburanon, 1979])
Famille Pandalidae	<i>Processa nouveli holthuisi</i>	(Al-Adhub & Williamson, 1975)
	<i>Pandalina brevirostris</i>	(Rathke, 1843)
Famille Crangonidae	<i>Pandalus montagui</i>	(Leach, 1814 [in Leach, 1813-1814])
	<i>Crangon allmanni</i>	(Kinahan, 1860)
Famille Crangonidae	<i>Philocheras echinulatus</i>	(M. Sars, 1862)
	<i>Philocheras sculptus</i>	(Bell, 1847 [in Bell, 1844-1853])

Infra-ordre Gebiidea

Famille Upogebiidae	<i>Upogebia deltaura</i>	(Leach, 1815)
	<i>Upogebia stellata</i>	(Montagu, 1808)

Infra-ordre Anomura

Famille Munididae	<i>Munida intermedia</i>	(A. Milne Edwards & Bouvier, 1899)
	<i>Munida rugosa</i>	(Fabricius, 1775)
Famille Galatheididae	<i>Galathea dispersa</i>	(Bate, 1859)
	<i>Galathea intermedia</i>	(Lilljeborg, 1851)
	<i>Galathea nexa</i>	(Embleton, 1834)
	<i>Galathea squamifera</i>	(Leach, 1814)
Famille Porcellanidae	<i>Pisidia longicornis</i>	(Linnaeus, 1767)
	<i>Porcellana platycheles</i>	(Pennant, 1777)
Famille Paguridae	<i>Anapagurus chiroacanthus</i>	(Lilljeborg, 1856)
	<i>Anapagurus hyndmanni</i>	(Bell, 1846)
	<i>Anapagurus laevis</i>	(Bell, 1846)
	<i>Cestopagurus timidus</i>	(Roux, 1830)
	<i>Pagurus alatus</i>	(Fabricius, 1775)
	<i>Pagurus bernhardus</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Pagurus cuanensis</i>	(Bell, 1846)
	<i>Pagurus prideaux</i>	Leach, 1815
<i>Pagurus pubescens</i>	Krøyer, 1838	
Famille Diogenidae	<i>Diogenes pugilator</i>	(Roux, 1829)

Infra-ordre Brachyura

Famille Leucosiidae	<i>Ebalia cranchii</i>	(Leach, 1817)
	<i>Ebalia granulosa</i>	(H. Milne Edwards, 1837)

	<i>Ebalia tuberosa</i>	(Pennant, 1777)
	<i>Ebalia tumefacta</i>	(Montagu, 1808)
Famille Atelecyclidae	<i>Atelecyclus rotundatus</i>	(Olivi, 1792)
Famille Thiidae	<i>Thia scutellata</i>	(Fabricius, 1793)
Famille Pirimelidae	<i>Pirimela denticulata</i>	(Montagu, 1808)
Famille Cancridae	<i>Cancer pagurus</i>	(Linnaeus, 1758)
Famille Pilumnidae	<i>Pilumnus hirtellus</i>	(Linnaeus, 1761)
Famille Xanthidae	<i>Monodaeus couchii</i>	(Couch, 1851)
	<i>Xantho pilipes</i>	(A. Milne-Edwards, 1867)
Famille Polybiidae	<i>Bathynectes longipes</i>	(Risso, 1816)
	<i>Liocarcinus corrugatus</i>	(Pennant, 1777)
	<i>Liocarcinus depurator</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Liocarcinus holsatus</i>	(Fabricius, 1798)
	<i>Liocarcinus marmoreus</i>	(Leach, 1814)
	<i>Liocarcinus navigator</i>	(Herbst, 1794)
	<i>Liocarcinus pusillus</i>	(Leach, 1816)
	<i>Macropipus tuberculatus</i>	(Roux, 1830)
	<i>Necora puber</i>	(Linnaeus, 1767)
Famille Pinnotheridae	<i>Nepinnotheres pinnotheres</i>	(Linnaeus, 1758)
	<i>Pinnotheres pisum</i>	(Linnaeus, 1767)
Famille Majidae	<i>Eurynome aspera</i>	(Pennant, 1777)
	<i>Eurynome spinosa</i>	(Hailstone, 1835)
	<i>Maja brachydactyla</i>	(Balss, 1922)
Famille Oregoniidae	<i>Hyas coarctatus</i>	(Leach, 1816)
Famille Inachidae	<i>Achaeus cranchii</i>	(Leach, 1817)
	<i>Inachus dorsettensis</i>	(Pennant, 1777)
	<i>Inachus leptochirus</i>	(Leach, 1817)
	<i>Inachus phalangium</i>	(Fabricius, 1775)
	<i>Macropodia deflexa</i>	(Forest, 1978)
	<i>Macropodia linaresi</i>	(Forest & Zariquiey-Álvarez, 1964)
	<i>Macropodia rostrata</i>	(Linnaeus, 1761)
	<i>Macropodia tenuirostris</i>	(Leach, 1814)
Famille Epialtidae	<i>Pisa armata</i>	(Latreille, 1803)
	<i>Pisa tetraodon</i>	(Pennant, 1777)

Crustacés non décapodes

Classe Hexanauplia

Infra-classe Cirripedia

Ordre Scalpelliformes

Famille Scalpellidae	<i>Scalpellum scalpellum</i>	(Linnaeus, 1767)
----------------------	------------------------------	------------------

Ordre Sessilia

Famille Archaeobalanidae	<i>Acasta spongites</i>	(Poli, 1791)
Famille Austrobalanidae	<i>Austrominius modestus</i>	(Darwin, 1854)
Famille Balanidae	<i>Balanus spongicola</i>	(Brown, 1844)
	<i>Perforatus perforatus</i>	(Bruguère, 1789)

Ordre Kentrogonida

Famille Sacculinidae	<i>Sacculina gerbei</i>	(Guérin-Ganivet, 1911)
----------------------	-------------------------	------------------------

Classe Malacostraca

Ordre Mysida

Famille Mysidae	<i>Praunus neglectus</i>	(G.O. Sars, 1869)
	<i>Gastrosaccus spinifer</i>	(Goës, 1864)

Ordre Isopoda

Famille Cirolanidae	<i>Cirolana cranchi</i>	(Leach, 1818)
	<i>Conilera cylindracea</i>	(Montagu, 1804)
	<i>Eurydice pulchra</i>	(Leach, 1815)
Famille Aegidae	<i>Aegiochus ventrosa</i>	(M. Sars, 1859)
Famille Cymothoidae	<i>Anilocra</i> sp.	(Leach, 1818)
Famille Sphaeromatidae	<i>Cymodoce truncata</i>	(Leach, 1814)
	<i>Lekanesphaera rugicauda</i>	(Leach, 1814)
Famille Idoteidae	<i>Idotea balthica</i>	(Pallas, 1772)
Famille Arcturidae	<i>Astacilla longicornis</i>	(Sowerby, 1806)
Famille Bopyridae	<i>Athelges prideauxii</i>	(Giard & Bonnier, 1890)

Ordre Amphipoda

Sous-ordre Gammaridea

Famille Lysianassidae	<i>Hippomedon denticulatus</i>	(Spence Bate, 1857)
	<i>Lysianassa ceratina</i>	(Walker, 1889)
	<i>Lysianassa insperata</i>	(Lincoln, 1979)
	<i>Lysianassa plumosa</i>	(Boeck, 1871)
	<i>Tryphosella sarsi</i>	(Bonnier, 1893)
Famille Uristidae	<i>Tmetonyx cicada</i>	(Fabricius, 1780)
	<i>Ichnopus spinicornis</i>	(Boeck, 1861)
Famille Ampeliscidae	<i>Ampelisca pectenata</i>	(Reid, 1951)
	<i>Ampelisca spinipes</i>	(Boeck, 1861)
Famille Melitidae	<i>Abludomelita gladiosa</i>	(Spence Bate, 1862)
Famille Maeridae	<i>Maera grossimana</i>	(Montagu, 1808)
	<i>Maerella tenuimana</i>	(Spence Bate, 1862)
	<i>Othomaera othonis</i>	(H. Milne Edwards, 1830)
Famille Eusiridae	<i>Eusirus longipes</i>	(Boeck, 1861)
Famille Aoridae	<i>Microdeutopus anomalus</i>	(Rathke, 1843)
	<i>Aora typica</i>	(Krøyer, 1845)
Famille Corophiidae	<i>Monocorophium sextonae</i>	(Crawford, 1937)
	<i>Leptocheirus tricristatus</i>	(Chevreux, 1887)

Sous-ordre Caprellidea

Famille Caprellidae	<i>Phtisica marina</i>	(Slabber, 1769)
	<i>Pseudoprotella phasma</i>	(Montagu, 1804)

Ordre Stomatopoda

Famille Squillidae	<i>Rissoides desmaresti</i>	(Risso, 1816)
--------------------	-----------------------------	---------------

Classe Pycnogonida

Ordre Pantopoda

Famille Ammotheidae	<i>Achelia vulgaris</i>	(Costa, 1861)
Famille Nymphonidae	<i>Nymphon brevirostre</i>	(Hodge, 1863)
Famille Pycnogonidae	<i>Pycnogonum litorale</i>	(Strøm, 1762)

Chordés

Embranchement Chordata

Classe Leptocardii

Famille Branchiostomatidae *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas, 1774)

Effets du changement climatique sur la distribution de la macrofaune benthique en Manche

Résumé

A l'échelle de l'Atlantique Nord-Est, la Manche se situe à un carrefour biogéographique entre les provinces boréale et lusitanienne. Ainsi, de nombreuses espèces y sont en limite d'aire de distribution. L'objectif de cette thèse est d'évaluer les effets du changement climatique récent sur la distribution de la macrofaune benthique subtidale, peu étudiée à ce jour, en se basant sur la comparaison de données collectées à l'échelle de la Manche lors d'une période froide (*i.e.* années 1960-70) et lors d'une période chaude (*i.e.* 2012 et 2014) dans les sédiments grossiers circalittoraux. L'étude de la structure des assemblages inféodés à cet habitat a mis en évidence deux grandes communautés benthiques : la communauté des sédiments grossiers sablo-graveleux et celle des cailloutis et graviers. L'analyse de l'évolution des températures de fond au cours des 30 dernières années a montré l'hétérogénéité spatiale du réchauffement, variant de 0,1 à 0,5°C par décennie d'ouest en est. Ce réchauffement ne se traduit pas par d'importants déplacements de l'aire de distribution des espèces mais par une forte diminution du nombre d'occurrences des espèces d'eaux froides et une forte augmentation de celui des espèces d'eaux chaudes. Le développement de modèles de distribution d'espèces a permis de déterminer l'importance relative des facteurs climatiques et édaphiques dans la distribution des invertébrés benthiques en Manche et d'apprécier l'aptitude des espèces à ajuster leur distribution à la hausse de températures. L'ensemble de ces résultats suggère que le changement climatique en cours pourrait entraîner une diminution de la biodiversité benthique aux limites d'aires de distribution, en particulier si la connectivité entre populations limite l'arrivée de nouveaux individus.

Mots-clés : macrofaune benthique, changement climatique, température de fond, changements de distribution, modèles de distribution d'espèces, Manche

Abstract

In the North-East Atlantic, the English Channel constitutes a biogeographical transition zone between the Boreal and Lusitanian provinces. Thus, many species reach there their distribution range limits. The aim of this thesis is to assess the effects of recent climate change on the distribution of the subtidal benthic macrofauna, poorly studied to date, basing on the comparison of data collected during a cool period (*i.e.* 1960s-70s) and during a warm period (*i.e.* 2012 and 2014) in the circalittoral coarse sediments. Two large communities were highlighted in the study of the structure of the assemblages found in this habitat: the gravelly coarse sand community and the pebbles and gravels community. The analysis of the evolution of seabed temperature for the last 30 years showed the spatial heterogeneity of the warming, varying from 0.1 to 0.5°C per decade from West to East. This warming did not translate into large species distribution shifts but into a sharp decrease in the number of occurrences of cold-water species and a sharp increase in the number of occurrences of warm-water species. Development of species distribution models allowed to identify the relative importance of climatic and edaphic factors in the distribution of benthic invertebrates in the Channel and to assess the species' ability to adjust their distribution to the rise in temperature. The whole results suggest that ongoing climate change could lead to a decrease in benthic biodiversity at range limits, especially where connection routes are lacking for new migrants.

Key words: benthic macrofauna, climate change, seabed temperature, distribution shifts, species distribution models, English Channel