



HAL
open science

Dynamiques spatiales et temporelles des communautés halieutiques en milieu estuarien : apport de la géostatistique à la compréhension d'une nurricerie de poissons plats en baie de Seine

Thibault Cariou

► To cite this version:

Thibault Cariou. Dynamiques spatiales et temporelles des communautés halieutiques en milieu estuarien : apport de la géostatistique à la compréhension d'une nurricerie de poissons plats en baie de Seine. Sciences agricoles. Université Montpellier, 2021. Français. NNT : 2021MONTG085 . tel-03615086

HAL Id: tel-03615086

<https://theses.hal.science/tel-03615086v1>

Submitted on 21 Mar 2022

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

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

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Sciences de la Mer

École doctorale GAIA (ED 584)

Unité de recherche UMR MARBEC

Dynamiques spatiales et temporelles des communautés halieutiques en milieu estuarien : apport de la géostatistique à la compréhension d'une nourricerie de poissons plats en baie de Seine

Présentée par Thibault CARIOU

Le 9 décembre 2021

Sous la direction de Nicolas BEZ

Devant le jury composé de

Hervé LE BRIS, Professeur, AgroCampus Ouest

Marie-Pierre ETIENNE, Maîtresse de conférences, AgroCampus Ouest

David NERINI, Maître de conférences, MIO

François LE LOC'H, Directeur de recherche, LEMAR, IRD

Catherine ALIAUME, Professeure, Université de Montpellier, UMR MARBEC

Nicolas BEZ, titre, Université de Montpellier, UMR MARBEC

Laurent DUBROCA Cadre de recherche, IFREMER

Camille VOGEL, Cadre de recherche, IFREMER

Président du jury

Rapportrice

Rapporteur

Examineur

Examinatrice

Directeur de thèse

Co-encadrant de thèse

Co-encadrante de thèse



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER



Préambule

Cette thèse s'est déroulée à la station IFREMER de Port-en Bessin dans le laboratoire Ressources Halieutiques de l'unité Halieutique Manche Mer du Nord (Ifremer/HMMN/LRHPB) et au sein de l'école doctorale GAIA : Biodiversité, agriculture, alimentation, environnement, terre, eau (ED 584) de l'Université de Montpellier. Elle est co-encadrée par un chercheur de l'UMR MARBEC (IRD, Ifremer, Université de Montpellier, CNRS) et des chercheurs du laboratoire RH de l'Ifremer de Port-en-Bessin.



La thèse se rattache à l'action NOURSEINE, un projet financé dans le cadre de la mesure 40.1c du FEAMP « Amélioration des connaissances sur les zones fonctionnelles halieutiques » en partenariat avec le CRPMEM Normandie. Les objectifs du projet NOURSEINE (FEAMP, 2017-2020), associés aux campagnes de suivi de la nourricerie de la baie de Seine, se déclinaient en 2 axes : (1) améliorer la connaissance des zones fonctionnelles halieutiques en baie de Seine orientale et estuaire de Seine en assurant une campagne de suivi annuelle de 2017 à 2020 prolongeant les campagnes antérieures, et (2) estimer la croissance journalière moyenne des juvéniles des espèces présentes dans la zone. Les travaux menés par la thèse se rattachent à ce premier objectif, en analysant le fonctionnement de la nourricerie de l'estuaire de Seine à l'aide des données issues du suivi des communautés halieutiques. Cette thèse est co-financée par l'Ifremer, le Fond européen pour les affaires maritimes et la pêche (FEAMP) et France Filière Pêche (FFP).



Remerciements

Cette thèse, comme toutes les autres, est associée au doctorant puisqu'elle reflète son travail mené pendant trois ans. Cependant, comme de nombreuses autres avant elle, c'est aussi le résultat d'un travail collectif et d'une dynamique de groupe sans lesquels elle n'aurait pu aboutir. Ces quelques lignes sont donc dédiées à toutes les personnes qui ont participé à cette aventure.

Naturellement les premières auxquelles je pense sont mes encadrants, Nicolas, Camille et Laurent. Pendant trois ans vous m'avez laissé aux commandes de ces travaux, me permettant de les diriger selon mes envies et préférences, ce qui m'a mené ni en écologie pure ni en statistiques mais bien en plein milieu. Vous avez été une équipe encadrante formidable, investie (un peu trop peut-être quand on finit à 4h30, Laurent...) et toujours réactive. J'ai pu apprendre des domaines de compétences de chacun, qui étaient variés, me permettant de piocher entre des concepts concrets de l'écologie estuarienne ou spatiale. Je ne peux qu'espérer ne pas être le seul à avoir appris de cette expérience et que vous retiendrez également quelque chose, pour vos futurs encadrements ou projets.

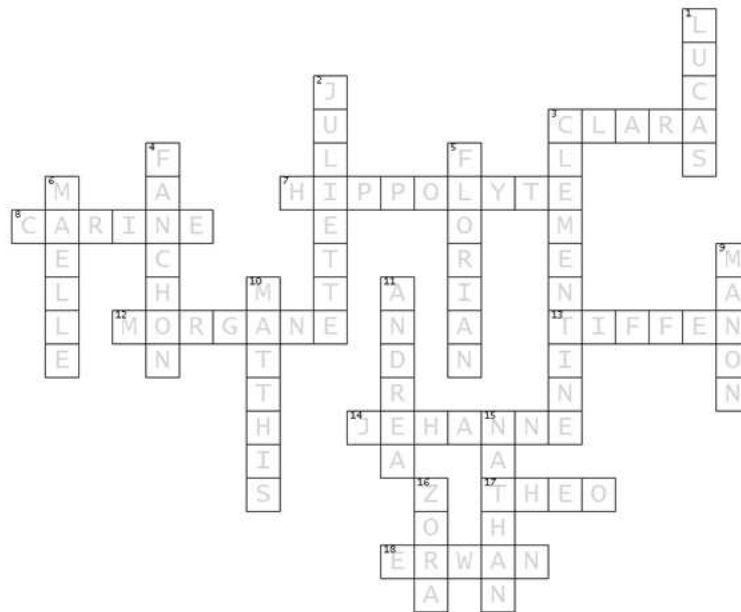
Je souhaite remercier David Nerini et Marie-Pierre Etienne d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ce manuscrit, ainsi que Hervé Le Bris, François Le Loc'h et Catherine Aliaume pour endosser le rôle d'examineurs.

Merci à Olivier Le Pape, Nathalie Niquil, Simon Chamaille, Sandrine Vaz et Tarek Hattab pour avoir accepté de faire partie des différents comités de thèse.

Un remerciement particulier est celui que je fais à Paddy. Elle ne le sait pas et ne le saura sans doute jamais, mais cette aventure n'aurait pas été possible si elle n'avait pas été là. Je dis cela presque sans exagérer. Je te souhaite encore de belles et nombreuses balades.

Une thèse est l'occasion de s'attacher à une communauté scientifique, mais également de s'impliquer dans la vie d'un laboratoire. En cela je souhaite remercier les différents membres du laboratoire de Ressource Halieutique de Port-en-Bessin : Victor, Eric, Joël, Jérôme, David, Marie-Laure, Sophie, Ivan. Vous avez tous participé à mon intégration dans le laboratoire et permis de découvrir les différentes facettes du monde halieutique. Un remerciement particulier pour Sophie, à qui je souhaite des campagnes en baie de Seine les plus paisibles possibles (peut-être que j'étais vraiment un chat noir ?) et pour Ivan, qui m'a accueilli dans son bureau et à qui j'espère avoir pu apprendre deux trois astuces sur l'utilisation de RStudio.

Malgré les idées reçues tout n'est pas que travail pendant trois ans. Ainsi, je souhaite remercier les nombreux membres de « Ifremer Team (pas que) », que ce soit pour les rendez-vous journaliers de mots fléchés ou pour les nombreuses sorties sociales : autour d'un verre, d'un barbecue ou juste d'un café.



De manière personnelle, je souhaite remercier ma famille pour le soutien qu'ils m'ont apporté au cours de toutes ces années, et je souhaite ajouter un mot particulier pour mes parents. Vous m'avez laissé suivre le chemin que je voulais, même si je me suis depuis bien écarté de mon idée, quand j'avais 8 ans, de vouloir travailler sur les requins en Australie. Vous avez ainsi sacrifié l'opportunité de voyager dans le Pacifique pour me voir travailler trois ans en Normandie, vous donnant la possibilité à la place de découvrir le Bessin. Je ne peux pas promettre de vous offrir ce voyage sous les tropiques mais mon aventure en recherche ne fait que commencer qui sait ce qu'elle nous réserve !

Enfin, je termine ces remerciements par ceux que j'adresse à Angéline. Tu partages ma vie depuis plus de cinq ans à l'heure où j'écris ces lignes. C'est dire si ces trois ans de thèse ont occupé une place importante dans notre vie. Tu as connu (et subi ?) les coups de rushs, les souvenirs de conférences, les nombreuses incertitudes, la fierté d'aboutir à une publication, et plus récemment les longues nuits de travail et bien plus encore. Tu as su m'épauler quand j'en avais besoin et tu n'imagines pas la chance que j'ai d'être à tes côtés. Maintenant c'est à mon tour de te rendre la pareille, toi qui commence également à préparer ton manuscrit de fin de thèse. J'espère être à la hauteur du soutien que tu m'as apporté. Si nos fins de thèse marquent la fin d'un chapitre dans nos vies, il me tarde d'ouvrir le prochain avec toi.

A tous les lecteurs de passage ou intéressés, j'espère que vous trouverez ce que vous cherchez dans ce manuscrit et je vous souhaite une bonne lecture.

Table des matières

Liste des figures

Liste des tableaux

1	Introduction générale	1
1.1	L'écologie spatiale : composante inhérente de l'écologie	2
1.1.1	La compréhension des processus spatiaux : échelle et hétérogénéité	3
1.1.2	Analyses spatiales : familles d'analyses et traitement statistique	5
1.2	Le milieu estuarien, un écosystème dynamique aux nombreux services : cas de l'estuaire de Seine	6
1.2.1	Fonction de nourricerie : définition et concept	7
1.2.2	État de l'art de la nourricerie de l'estuaire de Seine	10
1.3	Objectifs de la thèse	13
2	Méthodologie	15
2.1	Ordination	15
2.1.1	Décomposition en valeurs singulières	16
2.1.2	Cas de l'analyse en composantes principales (ACP)	17
2.1.3	Usage de l'analyse en composantes principales en écologie	17
2.1.4	Diversité des analyses factorielles	19
2.2	Géostatistique	20
2.2.1	Origines et autocorrélation spatiale	20
2.2.2	Méthodologie géostatistique	23

2.2.3	Application en biologie	32
3	Domaine d'étude : la baie de Seine, espace partagé	35
3.1	Enjeux de la baie de Seine	35
3.1.1	Délimitation et paramètres physiques	35
3.1.2	Pluralité des activités humaines	37
3.1.3	Zones d'importance écologique	38
3.1.4	Une approche spatialisée intégrée : la planification spatiale marine	39
3.2	Régionalisation de la baie de Seine	40
3.2.1	Objectifs et problématiques	40
3.2.2	Méthodologie	41
3.2.3	Baie de Seine régionalisée	46
3.3	Conclusions et bilan	49
4	Sciences des données et écologie	53
4.1	L'écologie, productrice de données	53
4.2	La mise à disposition des données	54
4.2.1	Hébergement pérenne de la donnée et big data	55
4.2.2	Vulgarisation technique : le data paper	56
4.2.3	Data paper : Long term survey of the fish community and as- sociated benthic fauna of the Seine estuary nursery grounds	57
4.3	Le concept de FAIR data et son application dans la thèse	61
5	Dynamique spatio-temporelle des communautés de poissons dans l'estuaire de Seine : taxinomie et fonctionnalité	63
5.1	Approche taxinomique : méthodes	65
5.2	Approche taxinomique : résultats	66
5.2.1	Biodiversité et biomasses dans l'estuaire	66
5.2.2	Composition des communautés et assemblages d'espèces . .	69
5.3	Approche fonctionnelle : méthodes	76
5.4	Approche fonctionnelle : résultats	79

TABLE DES MATIÈRES

5.4.1	Établissement et tendances des groupes fonctionnels dans l'estuaire de Seine	79
5.5	Evolution des communautés en lien avec l'environnement	83
5.6	Discussion : changements de la structure des communautés de l'estuaire de Seine	86
5.6.1	Structure spatiale des communautés	87
5.6.2	Variation temporelle de la composition des communautés	89
5.6.3	Changement taxinomique et changement fonctionnel	91
5.7	Conclusion	94
5.8	Supplément	94
6	Distribution des populations dans la nurricerie de l'estuaire de Seine	99
6.1	Indices géostatistiques des distributions spatiales	101
6.1.1	Jeu de données	101
6.1.2	Indices géostatistiques : théorie	103
6.1.3	Recoupement de deux populations	105
6.1.4	Indices géostatistiques : résultats	105
6.2	Structuration spatiale : analyses factorielles	114
6.2.1	Fonctions empiriques orthogonales et Min/Max Autocorrelation Factor	114
6.3	Discussion	117
6.3.1	Comparaison des méthodes employées	117
6.3.2	Une nurricerie partagée entre les différentes espèces de poissons plats	120
6.3.3	Stabilité temporelle des communautés et évolution des pressions environnementales et anthropiques	124
6.4	Conclusion	125
7	De la répartition dans l'espace à la niche écologique : intégration de nouvelles méthodes géostatistiques pour l'étude des liens entre espèces et environnement	127
7.1	Du krigeage simple au krigeage SPDE	129

7.1.1	Cokrigeage et krigeage en dérive externe	129
7.1.2	Application sur les juvéniles G0 de plie	130
7.1.3	"Niche géostatistique" de la plie	134
7.1.4	Le krigeage SPDE : prise en compte de l'anisotropie locale .	138
7.2	Détermination objective des échelles spatiales des processus écolo- giques : approche géostatistique	143
7.2.1	Le modèle linéaire de corégionalisation	144
7.2.2	Application dans l'estuaire de Seine	145
7.2.3	Discussion	148
7.3	Conclusion	152
8	Discussion générale et perspectives	155
8.1	L'intérêt de l'approche communautaire	155
8.2	Le fonctionnement de la nourricerie de l'estuaire de Seine	157
8.3	L'importance des relations biotiques	160
8.4	Perspectives	163
A	Le doctorat : formations et communications	165
A.1	La formation doctorale	165
A.1.1	La formation de l'école doctorale	165
A.1.2	La formation en laboratoire	167
A.2	Les communications orales et posters	168
B	Travaux développés en parallèle de la thèse	171
B.1	Spatial indicators computation and effects for stock assessment . . .	172
B.2	Turning a time consuming process into a few coded lines : How deep learning can shorten histology slide readings for maturity staging. .	174
C	Articles publiés, soumis ou en rédaction	177
Bibliographie		211

Liste des figures

1.1	Différences d'échelles entre les problématiques environnementales et l'information produite par la recherche scientifique. Figure extraite de Legendre and Legendre (2012).	4
1.2	Banc de petits pélagiques. Crédit : Ifremer/Barbaroux	4
1.3	Exemple de la diversité des habitats et leur utilisation dans une nourricerie estuarienne. Figure extraite de James et al. (2019).	9
2.1	Méthodes d'ordinations selon le type de données d'entrées. Figure extraite de http://www.sthda.com/english/wiki/factoextra-r-package-easy-multivariate-data-analyses-and-elegant-visualization	21
2.2	Forme générale d'un variogramme théorique. La ligne horizontale rouge représente le palier. La ligne verticale représente la portée du variogramme. L'écart à l'origine est la représentation de l'effet pépite.	25
2.3	Forme des modèles variographiques les plus courants, pour une portée à 0.7 et un palier à 1.	27
2.4	Simulation non conditionnelle par bandes tournantes avec (a) 1 bande, (b) 10 bandes, (c) 100 bandes et (d) 1000 bandes	30
2.5	Processus de simulation d'une variable catégorielle par gaussienne seuillée (a) données initiales à deux modalités, (b) champ gaussien aléatoire obtenu par simulation conditionnelle par bande tournantes, (c) fonction de densité cumulée ; la ligne horizontale représente la proportion de chaque modalité, (d) champ gaussien aléatoire seuillé résultant de la simulation de la variable catégorielle.	33
3.1	La baie de Seine. Les principaux ports et fleuves sont mis en évidence.	36

3.2	Localisation des contraintes anthropogéniques et des réserves naturelles de la baie de Seine orientale. Figure extraite de Marmin et al. (2014).	41
3.3	Schéma de la méthodologie adoptée afin de réaliser la régionalisation de la baie de Seine sur trois ensembles de paramètres différents, extrait de Rivet (2020). CAH est le sigle pour Classification Ascendante Hiérarchique.	43
3.4	Coordonnées des traits de chalut effectués par la campagne CGFS dans la baie de Seine de 1998 à 2019.	44
3.5	Régionalisations de la baie de seine obtenues pour (haut) les variables environnementales, (milieu) les communautés biologiques basées sur des traits fonctionnels et (bas) les usages marins. Adapté de Rivet (2020).	47
3.6	Boîtes à moustaches résumant la distribution des valeurs de paramètres environnementaux (valeurs divisées par le maximum enregistré) pour chaque zone créée par régionalisation. Extrait de Rivet (2020).	48
3.7	Boîtes à moustaches résumant la distribution des valeurs de densités moyennes (individus par m ²) pour les communautés biologiques dont les différences inter-zones sont les plus fortes. La communauté III regroupe 45 taxons, caractérisés par les anchois et les lançons. La communauté IV regroupe 7 taxons piscivores à haut niveau trophique.	49
3.8	Boîtes à moustaches résumant la distribution des valeurs densités de navires (h.km ⁻¹) pour chaque zone créée par régionalisation. Extrait de Rivet (2020).	50
4.1	Schéma du processus de tri de la capture durant les suivis NOURSEINE (Figure 2 du data paper).	58
4.2	Carte d'échantillonnage du suivi NOURSEINE. Chaque point représente la position moyenne d'un trait de chalut, tandis que les lettres rouges correspondent à la dénomination des strates d'échantillonnages.	59

LISTE DES FIGURES

4.3	Distribution annuelle en boîtes à moustaches du nombre de taxons identifiés dans les traits du suivi NOURSEINE de 1995 à 2019	60
4.4	Nombre d'apparition des taxons par phylum sur les 14 années de suivi NOURSEINE.	61
4.5	Les 4 principes du FAIR data.	62
5.1	Résumé graphique des travaux menés dans ce chapitre.	64
5.2	Anomalies annuelles des indices de Shannon et Piélou, ainsi que de la densité totale et de juvéniles dans l'estuaire de Seine de 1995 à 2019. Les anomalies sont calculées à partir de la moyenne sur la série. Les couleurs dénotent les anomalies positives (jaune) des anomalies négatives (violet). La densité totale et des juvéniles est donnée en nombre d'individus par mètre carré.	67
5.3	Structure spatiale des indices de biodiversité Shannon (H) et Piélou (J) ainsi que de la densité totale de poissons et des juvéniles. Les lettres représentent le nom des strates d'échantillonnages de la campagne NOURSEINE.	68
5.4	Analyse en composantes principales (ACP) de la matrice de communauté après une standardisation de Hellinger. Dans chaque couple de composantes principales, les dix variables avec les plus fortes contributions à la variance sont représentées.	70
5.5	Proportion relative des densités pour les 15 taxons les plus représentés.	71
5.6	Dendrogramme représentant le résultat du groupement des coordonnées de l'ordination de la matrice de communauté. Le critère de Ward est utilisé pour construire le groupement. Les couleurs représentent les quatre assemblages définis par le nombre optimal de groupes obtenu avec la librairie NbClust (Charrad et al., 2014).	72
5.7	Résultats du groupement reportés dans l'espace de l'ACP.	72
5.8	Distribution annuelle des assemblages de communautés dans l'estuaire de Seine. Chaque point représente un trait de chalut effectué et sa couleur correspond à l'assemblage auquel la communauté appartient.	74

-
- 5.9 Boîtes à moustache des valeurs de richesse spécifique (S) de chaque assemblage. La différence entre les valeurs moyennes de richesse est testée avec un test de Kruskal-Wallis et des tests *ad-hoc* de Wilcoxon-Mann-Whitney. Les p-values sont indiquées entre les différentes comparaisons. 75
- 5.10 Variation annuelle des densités relatives des captures de chaque assemblage. Les blancs indiquent des césures dans la série NOURSEINE. La ligne noire représente les densités totales capturées. . . . 76
- 5.11 Boîte à moustache des valeurs des indices multivariés (FRic : richesse fonctionnelle, FEve : équitabilité fonctionnelle et FDis : dispersion fonctionnelle) calculés. Les différences entre ces indices sont testées avec un test de Kruskal-Wallis et des tests *ad-hoc* de Wilcoxon-Mann-Whitney. Les p-values sont notées sur la figure pour chaque couple d'assemblage comparés. 80
- 5.12 Analyse des correspondances multiples (ACM) basée sur la base de traits de Beukhof et al. (2019) et les 44 taxons sélectionnés du suivi NOURSEINE. D'un côté, les variables (traits) sont représentées, de l'autre les individus (taxons). 80
- 5.13 Dendrogramme représentant le résultat de la classification hiérarchique ascendante des coordonnées de l'ordination de la matrice de traits fonctionnels. Le critère de Ward est utilisé pour construire le groupement. Les couleurs représentent les cinq groupes fonctionnels définis par le nombre optimal de groupes obtenu avec la librairie **NbClust** (Charrad et al., 2014). 81
- 5.14 Variation temporelle de la densité de relative des captures regroupées par groupes fonctionnels. Tous les groupes fonctionnels sont présents dans le graphique, mais la représentation graphique est dominée par les groupes qui incorporent la quasi-totalité de la biomasse. 83

5.15	Évolution annuelle des anomalies des différents paramètres environnementaux (Chlorophyll : concentration en chlorophylle en $mg.m^{-3}$ a , flow : débit fluvial en $m^3.s^{-1}$, NAO : indice de l'oscillation nord-atlantique, SST : température de surface en degrés celsius, turbidity : turbidité, basée sur le coefficient d'atténuation). Les anomalies sont calculées par rapport à la moyenne de la série temporelle complète. Les couleurs soulignent le signe des anomalies (positif en jaune et négatif en violet).	86
5.16	Densités moyennes annuelles (individus par mètres carrés) des taxons appartenant aux groupes fonctionnels benthopélagique et pélagique, capturés en baie de Seine lors de la campagne CGFS de 1988 à 2019.	92
6.1	Résumé graphique des travaux menés dans ce chapitre, extrait de (Cariou et al., 2021).	101
6.2	Boîtes à moustaches des tailles pour chaque classe d'âge et chaque espèce de poissons plats étudiées.	102
6.3	Évolution des centres de gravité et de l'inertie des distributions en densité de 3 poisson plats de 1995 à 2019 : (gauche) positions des centres de gravité pour la limande (violet), la plie (bleu) et la sole (jaune). L'ellipse représente l'inertie associée à chaque centre de gravité. (Droite) boîtes à moustaches et isotropie annuelle pour les trois espèces de poissons plats. La taille du point pour l'isotropie annuelle est proportionnelle à l'inertie. Les figures sont créées pour les juvéniles G0 (1ère ligne), G1 (2e ligne) et les G2p (3e ligne). . .	107
6.4	Évolution de deux indices d'occupation spatiale pour trois espèces et trois cohortes de poissons plats dans l'estuaire de Seine de 1995 à 2019.	108
6.5	Nombre de patches détectés toutes années confondues pour trois cohortes de poissons plats dans l'estuaire de Seine. Le seuil de distance défini pour la création des patches est de 0.19 degrés (distance euclidienne dans le système de coordonnées WGS84). La taille des points est proportionnelle à la densité des individus capturés. . . .	109

6.6	Stations chalutées entre 1995 et 2019 (points noirs) et stations définies pour le suivi temporel sur des points fixes dans le temps (rouges).	110
6.7	Distribution des indices global et local de co-localisation (GIC et LIC, en boîte à moustache en violon) pour les juvéniles G0 de limandes, plies et soles.	111
6.8	Indices global et local de co-localisation (GIC et LIC) calculés pour toutes les paires d'années pour chaque espèce de poissons plats de 1995 à 2019. Le terme <i>communauté</i> est ici synonyme de groupe. Elles sont obtenues à l'aide de l'algorithme de Louvain qui maximise la modularité d'un réseau multiplexe. L'épaisseur d'une arête est proportionnelle à la valeur de l'indice. Pour chaque couche, seules les arêtes contenant 50% de valeurs les plus élevées sont représentées.	113
6.9	Variogrammes empiriques des treize MAFs pour les juvéniles G0 des trois espèces de poissons plats (dab : limande, plaice : plie, sole : sole).	116
6.10	Scores des trois premiers MAFs pour les juvéniles G0 des trois espèces de poissons plats étudiés.	118
6.11	Dendrogramme construit à l'aide du critère de Ward pour les juvéniles G0 de trois espèces de poissons plats. Le nombre de groupes indiqué est obtenu à l'aide d'un critère appelé indice de structure simple. Pour chaque espèce, les branches colorés indiquent les appartenances de chaque année à un groupe. Ceux-ci sont différents entre espèces : par exemple, le groupe 1 du dendrogramme de la plie est différent de celui de la sole. Les lignes en pointillées correspondent aux branches du dendrogramme non liées à un seul et unique groupe.	119
7.1	131
7.2	Variogrammes simples : variogramme moyen annuel des densité de plie G0 (panneau du haut), bathymétrie (panneau gauche), et variogramme croisé ou covariogramme de la densité et de la bathymétrie (panneau en bas à gauche).	132

7.3	Résultats des krigeages de la densité de plie G0 dans le cas d'un cokrigeage densité de plie et bathymétrie (COK : carte de gauche) et dans le cas où la bathymétrie en intégrée en dérive externe (KED : carte de droite). Les zones blanches dans le krigeage en dérive externe ne sont pas des artefacts de calcul mais le résultats d'un filtrage à 1.5, valeur la plus élevée du cokrigeage.	132
7.4	Boites à moustache de l'erreur quadratique de l'estimation des densités de plies G0 pour chaque année de suivi (OK : krigeage ordinaire ; COK : cokrigeage avec la bathymétrie ; KED : krigeage avec bathymétrie en dérive externe). L'axe des ordonnées varie pour chaque méthode de krigeage afin de mieux représenter la distribution des valeurs. Pour chaque année, un variogramme théorique est ajusté à l'aide des données échantillonnées standardisées.	133
7.5	Exemple d'un schéma de seuillage défini à l'aide de deux gaussiennes seuillées. Chaque couleur représente un type de faciès. Les distributions des deux gaussiennes seuillées sont présentées en abscisse et en ordonnée.	136
7.6	Carte des habitats EUNIS de l'estuaire de Seine. Image tirée de https://www.emodnet-seabedhabitats.eu/access-data/launch-map-viewer/	137
7.7	Variogrammes simples et croisés des champs gaussiens obtenus par simulation conditionnelle à partir des catégories EUNIS. Une réalisation des champs gaussiens est également présentée.	138
7.8	Variogrammes simples et croisés de la présence de plies, de soles et des gaussiennes modélisant l'habitat.	139
7.9	Résultat du cokrigeage des présences de plies G0 intégrant les présence de soles et les deux gaussiennes représentant l'habitat EUNIS.	139
7.10	Résultat du krigeage SPDE des densités de juvéniles G0 de plie en 2010 (droite) avec l'anisotropie locale associée (gauche). La carte des anisotropies locales est calculée sur une grille régulière à partir de données sur le gradient bathymétrique.	143

7.11 Variogrammes simples (sur la diagonale supérieure) et croisés expérimentaux (panneaux inférieurs) des 12 variables, avec l'ajustement des variogrammes théoriques par le modèle linéaire de corégionalisation (ligne bleue). Un variogramme croisé est déterminé en recoupant les variables indiquées sur la diagonale (par exemple le variogramme croisé de la limande G1 avec la température est représenté sur la deuxième colonne et la neuvième ligne de l'ensemble des figures).	146
7.12 Variance relative de l'importance de chaque structure du modèle linéaire de corégionalisation (Lin : modèle linéaire, Long : modèle sphérique de portée 6 km, Short : modèle sphérique de portée 12km, Nugget : effet pépite).	147
7.13 Analyse en composantes principales de chacune des matrices de corégionalisation pour les 12 variables étudiées. Matrices : effet pépite (Nugget), modèle sphérique de portée 6km (Short spheric), modèle sphérique de portée 12km (Long spheric), modèle linéaire (Linear). Variables : densité des soles des groupes G0 et G1 (SolGO et SolG1), densité des limandes des groupes G0 et G1 (DabGO et DabG1), densité des plies des groupes G0 et G1 (PlaGO et PlaG1), température de l'eau (Temp), turbidité (Turb), faciès sédimentaire et profondeur (Sed et Depth), densité de navires de pêche (Vessel).	149
7.14 Analyse en composantes principales de la matrice de variance-covariance du modèle de corégionalisation pour les 12 variables étudiées. Variables : densité des soles des groupes G0 et G1 (SolGO et SolG1), densité des limandes des groupes G0 et G1 (DabGO et DabG1), densité des plies des groupes G0 et G1 (PlaGO et PlaG1), température de l'eau (Temp), turbidité (Turb), faciès sédimentaire et profondeur (Sed et Depth), densité de navire de pêches (Vessel). . .	150
8.1	162
A.1 Photos de groupes des participants à deux colloques : intégration à différents réseaux de chercheurs	169

Liste des tableaux

5.1	ρ de Spearman pour les taxons dont la corrélation entre leur densité moyenne annuelle et l'année est significative (p-value<0.05).	69
5.2	Liste des six taxons les plus représentatifs de chaque assemblage déterminés par groupement. Un taxon peut être représentatif de l'assemblage soit par une présence plus élevée que la moyenne (statistique V positive) ou par une absence plus marquée (statistique V négative).	73
5.3	Traits compris dans la base de traits d'histoire de vie de Beukhof et al. (2019).	77
5.4	Caractérisation des groupes fonctionnels obtenus par groupement. Les quatre premières colonnes présentent les traits décrivant au mieux le groupe. La cinquième présente les espèces représentatives du groupe fonctionnel. Les colonnes 6 à 9 indiquent la répartition des groupes fonctionnels dans les assemblages.	81
5.5	ρ de Spearman pour les traits dont la corrélation entre leur CWM et l'année est significative (p-value<0.05).	82
5.6	Listes des combinaisons de variables expliquant au mieux les dissimilarités en fonction du nombre de variables choisies dans le modèle. Les (-1) à côté des paramètres indiquent qu'un lag d'un an a été appliqué au paramètre considéré (la corrélation au temps t est effectuée avec la valeur du paramètre l'année $t - 1$).	86

6.1 Occurrences et densités moyennes des trois espèces de poissons plats pour trois cohortes différentes sur les 13 années d'échantillonnage. Pour les âges; G0 correspond aux individus nés l'année de l'échantillonnage, G1 les individus d'un an et G2p les individus âgés de 2 ans ou plus. 103

Table des abréviations

ACM	Analyse des Correspondances Multiples
ACoP	Analyses en Coordonnées Principales
ACP	Analyse en Composantes Principales
AFC	Analyse Factorielle des Correspondances
AFM	Analyse Factorielle Multiple
CHA	Classification Hiérarchique Ascendante
CG	Centre de gravité
CWM	”Community-Weighted Mean”
EOF	Fonctions Empiriques Orthogonales
FDis	Indice de Dispersion fonctionnelle
FEve	Indice d’Equitabilité fonctionnelle
FRic	Indice de Richesse fonctionnelle
GIC	Indice Global de Co-localisation
LIC	Index Local de Co-localisation
LMC	Modèle linéaire de corégionalisation
MAFs	”Minimum/Maximum Autocorrelation Factors”
MSP	Planification Spatiale Maritime
PGS	PluriGaussiennes Seuillées
RUBIN (code)	RoUtine for Biological INformation
SVD	Décomposition en Valeur Singulière

Chapitre 1

Introduction générale

L'écologie est un champ disciplinaire étudiant les relations entre les organismes vivants et leur environnement physique (Tait and Dipper, 1998). Ces relations impliquent nécessairement une dimension spatiale dans laquelle (1) ces organismes interagissent, (2) modifient leur environnement et (3) où l'environnement conditionne la présence de ces organismes (disponibilité en ressources, habitat favorable, etc...). Se faisant, deux éléments interconnectés composent alors l'écosystème : la biocénose qui inclut les éléments biotiques et le biotope rassemblant les composantes du milieu inorganique. L'écologie englobe ainsi une diversité de problématiques qui vont de l'écologie du mouvement (Hays et al., 2016) à l'écologie trophique (Boecklen et al., 2011), en passant par l'écophysiologie (Pintó-Marijuan and Munné-Bosch, 2013) et l'écotoxicologie (Logan, 2007) qui sont des interfaces entre différents champs disciplinaires. Il existe cependant une disparité dans le traitement de ces problématiques selon les écosystèmes étudiés, notamment entre les études en milieu terrestre et marin (Webb, 2012). Cette disparité doit inciter à sortir de son champ d'étude afin de s'inspirer de méthodes qui ont pu être employées sur des problématiques similaires. Ces ponts entre écologie terrestre et écologie marine doivent permettre d'égaliser l'acquisition de connaissance, et dans cette thèse, deux de ces ponts peuvent être distingués.

Le premier pont est méthodologique. Les travaux de thèse cherchent à décrire et quantifier des processus spatiaux. L'espace jouant un rôle majeur en écologie, il semblait important de commencer par comprendre l'écosystème spatialement.

Or, l'écologie spatiale a d'abord pris son essor en milieu terrestre avant d'être appliquée au milieu marin (Wedding et al., 2011). Le deuxième pont est plus contextuel, puisqu'il s'agit de l'objet d'étude : le milieu estuarien. Par définition, les milieux côtiers sont à l'interface entre les sphères d'influence terrestre et marine, c'est pourquoi relier les problématiques de chacune ne peut qu'améliorer la gestion et la compréhension du milieu (Ruttenberg and Granek, 2011). L'introduction s'attachera à définir tout d'abord l'écologie spatiale et les concepts associés, avant de décrire les problématiques liées au milieu estuarien et sa fonction de nourricerie, et plus particulièrement à l'estuaire de Seine.

1.1 L'écologie spatiale : composante inhérente de l'écologie

La dimension spatiale est inhérente à l'écologie de par la définition de cette dernière. Pourtant, les problématiques qu'elle aborde n'ont été popularisées que très récemment (Silvertown and Antonovics, 2001). L'intégration de l'espace est d'abord passée par une phase descriptive (exemple dans Dauvin et al. (2004)), sans liens avec les processus écosystémiques. Une des difficultés de la discipline est que les processus ne peuvent être vus qu'en partie si la structure spatiale n'est pas échantillonnée dans son entièreté. Ainsi, les résultats d'une analyse spatiale ne peuvent être discutés qu'en tenant compte de *l'échelle spatiale*.

Ce terme d'échelle est complexe à discuter puisqu'il possède une définition contradictoire selon que l'on soit en écologie ou en cartographie (Csillag et al., 2000). En écologie spatiale, l'échelle fait principalement référence à l'étendue spatiale des processus écologiques. Deux aspects de l'échelle spatiale coexistent : l'étendue de la zone d'étude et la résolution du plan d'échantillonnage ; la distance entre chaque mesure (Dale and Fortin, 2014). L'étude d'épisodes de précipitation est un exemple de phénomène à grande échelle où les stations sont séparées de plusieurs dizaines de kilomètres (Lakhankar et al., 2010). A l'inverse, la teneur en métaux lourds de sédiment aquatique et marins varie à l'échelle de quelques dizaines de mètres. Le plan d'échantillonnage conditionne ainsi les processus qui pourront être étudiés. L'étude de Wang and Qi (1998) démontre l'effet de la stratégie et de la

taille de l'échantillonnage pour une zone d'étude donnée. La baisse de l'intensité d'échantillonnage entraînait une augmentation des effets de bruits. De plus, une grille régulière de stations donnait une meilleure estimation de la structure spatiale qu'une stratégie aléatoire ou stratifiée. La démocratisation d'engins d'observation autonomes peut permettre d'augmenter le raffinement des plans d'échantillonnage et obtenir des mesures aux échelles souhaitées (Anderson and Gaston, 2013 ; Baxter and Hamilton, 2018).

1.1.1 La compréhension des processus spatiaux : échelle et hétérogénéité

Cette notion d'échelle, bien que simple à définir, et plus compliquée à appréhender dans la pratique. Il peut exister plusieurs échelles pour étudier un même processus écologique, mais il est nécessaire de trouver celle qui est pertinente par rapport au plan d'échantillonnage. Par exemple, Ray and Hastings (1996) ont étudié la relation de densité dépendance au sein de différentes populations d'insectes. Une des conclusions de leur étude est que la détection de la densité-dépendance est facilitée si l'étude prend en compte une surface intégrant des déplacements individuels importants pour les stades mobiles, et si la zone d'étude ne dépassait pas un hectare. La plupart des études écologiques menées ont produit des résultats à petites échelles, où les plans expérimentaux sont plus facilement contrôlés (Hewitt et al., 2007). A ces échelles cependant, les variables environnementales, et notamment les impacts anthropiques ne sont pas représentés de manière optimale puisque ces derniers ont des influences qui portent à des échelles plus larges (figure 1.1).

L'inclusion de la notion d'échelle dans les études spatiales d'écologie marine n'est pas encore systématique. Elle est présente principalement dans le concept de densité-dépendance et dans les écosystèmes de récifs coralliens (Sale, 1998 ; White and Warner, 2007). Les avancées méthodologiques en halieutique spatiale considèrent les échelles par une approche hiérarchique (Ciannelli et al., 2008), où l'échelle la plus large est définie en première puis des procédures itératives caractérisent les échelles moyennes et fines. Cette approche pas à pas est développée notamment pour répondre à la nature des distributions pour de nombreuses es-

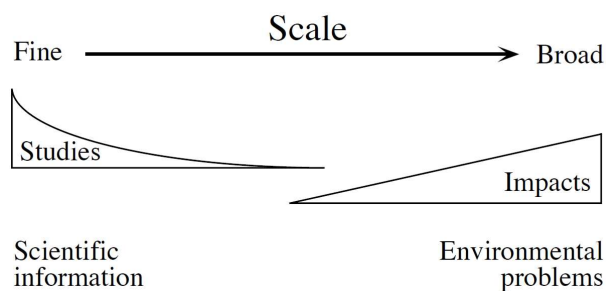


FIGURE 1.1 – Différences d’échelles entre les problématiques environnementales et l’information produite par la recherche scientifique. Figure extraite de Legendre and Legendre (2012).

pièces de poissons : des distributions dites en *patches*. Un patch est une structure spatiale représentant une zone homogène qui se démarque de son environnement alentour (figure 1.2). L’agencement et la fréquence de ces patches définissent le degré d’hétérogénéité spatiale.



FIGURE 1.2 – Banc de petits pélagiques. Crédit : Ifremer/Barbaroux

Cette dernière est une notion qui est souvent liée à l’écologie des paysages (Pickett and Cadenasso, 1995). En milieu terrestre l’hétérogénéité des écosystèmes est visible : la végétation change, les installations humaines instaurent des frontières entre les différents habitats. En milieu marin, la notion peut paraître moins évidente au premier abord, notamment pour les espèces pélagiques où les espaces en trois dimensions peuvent créer des volumes de distribution conséquents (Domeier

and Nasby-Lucas, 2008). Les études abordant l'hétérogénéité spatiale ont d'ailleurs d'abord rattaché cette notion aux habitats benthiques, en deux dimensions, et par extension aux espèces inféodées à ce milieu. (Gilinsky, 1984 ; García-Charton et al., 2004 ; Thorson et al., 2018). Cependant, l'avancement des connaissances montre que le milieu pélagique est un milieu avec de nombreuses perturbations physiques et des niveaux de production primaire contrastés ce qui forme des entités biophysiques distinctes (Kavanaugh et al., 2016).

1.1.2 Analyses spatiales : familles d'analyses et traitement statistique

Les structures spatiales s'abordent avec deux grandes familles d'analyses : l'approche par structure de points et l'approche par structure de surfaces.

L'approche par point étudie la distribution d'objets qui peuvent être individualisés : des bancs de poissons par exemple (Royer et al., 2004). L'écologie terrestre, particulièrement végétale, a été motrice dans le développement de ces analyses (Velázquez et al., 2016). Dans leur revue, Velázquez et collaborateurs font l'observation d'un accroissement de l'intérêt dans l'étude des processus spatiaux et la relie à l'amélioration des techniques d'analyses qui permet l'utilisation de jeux de données à forte résolution spatiale et temporelle (Sagarin and Pauchard, 2010).

Cependant l'approche la plus courante est celle des structures de surface. Cette approche étudie non plus des phénomènes localisés mais des champs continus dans l'espace. Elle permet entre autres d'évaluer l'état d'une population en biomasse ou de lier les réponses d'une communauté à différentes variables environnementales en prenant en compte les structures spatiales (Marshall et al., 2016). L'observation de ce champ continu peut être complète (image satellite, aérienne) ou discrète (stations d'échantillonnage). Ces variables sont les plus courantes en écologie et de nombreuses méthodes existent pour répondre aux différents objectifs de recherche (description de structures spatiale, interpolations, relations espèces-environnement). Dans les travaux présentés au sein de cette thèse, le choix est fait d'utiliser des méthodes géostatistiques, qui analysent des variables régionalisées, et donc ces structures de surfaces.

1.2 Le milieu estuarien, un écosystème dynamique aux nombreux services : cas de l'estuaire de Seine

Les écosystèmes sont soumis à une combinaison d'effets du changement climatique (Doney et al., 2011) qui souvent interagissent avec les perturbations humaines : eutrophisation et hypoxie (Paerl, 2006), pollutions (Driscoll et al., 2013 ; Derraik, 2002) ou encore pêcheries (Jennings and Kaiser, 1998). La réalité des changements écosystémiques interroge sur comment vont répondre les écosystèmes dans leur fonctionnement à des bouleversements potentiellement dommageables (Bastian et al., 2008). Halpern et al. (2008) montrent que l'un des écosystèmes les plus anthropisés, et donc un des plus à risque de perte de fonctionnalité biologique, est l'écosystème estuarien.

Les estuaires sont complexes à aborder de par leur nature d'interface entre terre et mer (Limburg, 1999) et en conséquence il est difficile de trouver une définition qui englobe la totalité des écosystèmes qui peuvent être qualifiés d'estuariens. Elliott and McLusky (2002) proposent la définition physique suivante : une eau côtière semi-fermée qui s'ouvre sur l'océan avec un afflux d'eau douce faisant varier la salinité. Cette notion d'interface amène une diversité écosystémique importante et les travaux d'économie écologique essaient encore d'évaluer la valeur afin de motiver les efforts à mettre sur la préservation de ces écosystèmes (Barbier et al., 2011). Parmi les services énumérés par Barbier et al. (2011), la "maintenance des pêcheries" est l'un des rares domaines dont la valeur est estimée. De fait, les estuaires sont des lieux privilégiés pour le bon déroulement des cycles de vie biologiques et peuvent jouer un rôle de nourricerie pour de nombreuses espèces marines principalement benthodémersales, que ce soit pour les poissons (Vinagre et al., 2008 ; Hobbs et al., 2006) ou les invertébrés (Beukema, 1992 ; Etherington and Eggleston, 2000).

1.2.1 Fonction de nourricerie : définition et concept

Le concept de nourricerie fait l'objet d'une étude approfondie, dont la définition actuelle est majoritairement attribuée au travail de Beck et al. (2001). Cette étude définit une nourricerie comme étant un habitat abritant une biomasse importante de juvéniles qui rejoignent la population adulte. Cette contribution à la population est le résultat d'une densité et d'une croissance optimisée mais aussi d'une mortalité plus faible localement.

Ce statut extrêmement favorable pour la croissance des juvéniles peut s'expliquer par plusieurs facteurs. L'apport en nutriments terrigènes par les fleuves et rivières permet un enrichissement du milieu côtier, idéal au développement de la biomasse des producteurs primaires (Correll, 1978). Cette forte productivité biologique permet en théorie aux juvéniles d'accéder à une ressource trophique diverse et abondante sur laquelle baser leur croissance. (Vinagre et al., 2008).

La ressource trophique a fait l'objet de nombreuses études sur les nourriceries. La forte capacité trophique impliquerait que le recrutement (*i.e.* l'intégration des individus juvéniles à la population adulte) est limité par la capacité démographique de la nourricerie (Nash et al., 2007). En revanche, certaines études montrent que les nourriceries ne sont pas utilisées au maximum de leur capacité d'accueil, ce qui suggère une limitation par la ressource trophique (Tableau et al., 2016). Ce débat quant à la nature limitante ou non de la ressource trophique en estuaire est résumé par Le Pape and Bonhommeau (2015) pour le cas des poissons plats. Les auteurs arrivent à la conclusion qu'il existe une limitation par la ressource trophique et que l'absence apparente de cette limitation observée dans certaines études est due à un biais d'observation. Il existe une mortalité taille-dépendante affectant les individus nouvellement installés dans la nourricerie. Ainsi, les individus les plus développés sont les plus prélevés, ce qui n'interrompt pas la dynamique de croissance observée.

Ces taux de croissance de juvéniles peuvent fluctuer avec les fortes variations de température et de salinité (Saoud and Davis, 2003 ; Le Pape et al., 2003). Lankford and Targett (1994) ont documenté l'utilisation d'espaces oligohalins suboptimaux pour la croissance par les juvéniles de *Cynoscion regalis*. Il existe des compromis entre la croissance et le taux de survie des individus. Ces milieux de plus faible salinité possèdent également de plus faibles profondeurs et servent donc d'abris

aux juvéniles face à la prédation (Gibson et al., 2002) : que ce soit dans les mangroves dans les estuaires tropicaux ou dans les vases intertidales des estuaires plus tempérés.

La zone de nourricerie en elle-même, bien qu'elle ait une définition formelle depuis 20 ans, présente de fortes lacunes dans la compréhension des interactions entre les juvéniles et leur environnement, ainsi qu'entre la nourricerie et la population adulte.

Si certaines nourriceries sont identifiées depuis plusieurs décennies (Barceló et al., 2016), d'autres le sont depuis plus récemment, que ce soit à grande (Colloca et al., 2009; Paradinas et al., 2015) ou à petite échelle (Ventura et al., 2016). Ces études montrent la diversité des cas de figure correspondant à la définition de nourricerie. Elles peuvent être présentées comme des zones côtières localisées sans réelles frontières qui vont d'une baie (De Raedemaecker et al., 2011; Heupel and Hueter, 2002) à un pan entier de côte (Pihl et al., 2005) ou bien à des bras estuariens (Vasconcelos et al., 2010). Si l'identification de zones de nourriceries semble encore en développement, c'est parce qu'il est nécessaire de prendre en compte les différents habitats marins qui composent cette nourricerie.

Récemment l'idée d'intégrer le paysage marin a émergé afin d'affiner la définition d'une nourricerie (Nagelkerken et al., 2015; Colloca et al., 2015). En méditerranée occidentale à la frontière franco-espagnole, Cheminée et al. (2017) montrent que seuls 11% de la côte rocheuse ayant des caractéristiques de nourricerie étaient au sein d'une réserve partielle ou intégrale. La densité de juvéniles était également corrélée au niveau d'anthropisation de la côte. Augmenter les protections est donc un moyen de préserver des niveaux de juvéniles permettant des recrutements significatifs dans les populations adultes. Les caractéristiques de nourriceries côtières (faible profondeur, productivité accrue) ne suffisent cependant pas à définir finement ces habitats. Bradley et al. (2019) montrent en effet qu'au-delà de l'habitat en lui-même, c'est sa complexité et le contexte environnemental dans lequel il se trouve qui définit la qualité de nourricerie. Ainsi, pour deux habitats présentant des herbiers, celui qui avait un substrat fin nu présentait moins de juvéniles que celui qui avait des débris végétaux en plus. La notion de paysage marin ajoute une complexité supplémentaire à la définition d'une nourricerie puisque les habitats

entourant les nurseries influencent également leur abondance et biomasse en juvéniles (Berkström et al., 2020).

L'identification de ces habitats revêt une grande importance dans la mesure où la gestion de l'écosystème, pour être efficace, doit prendre en compte les différents habitats utilisés par les juvéniles (figure 1.3). La compréhension du fonctionnement de la nurserie passe donc par une description la plus fine possible de celle-ci : de la connectivité des micro-habitats qui la compose à la complexité de ces derniers. D'un côté, cette connectivité oblige à voir en plus grand les aires géographiques considérées (Perry et al., 2018), avec la nécessité de créer des ponts si jamais l'environnement venait à être fragmenté. De l'autre, le lien avec les populations adultes doit être établi puisqu'il existe un continuum dans les déplacements entre les habitats de juvéniles et les habitats utilisés par les populations adultes. (Gillanders et al., 2003)

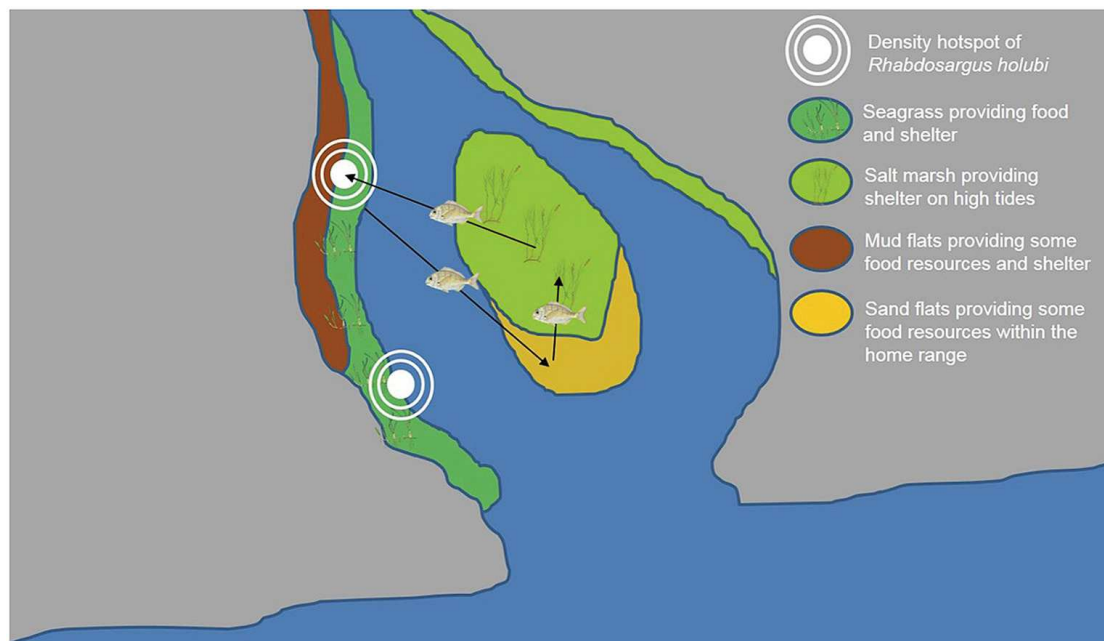


FIGURE 1.3 – Exemple de la diversité des habitats et leur utilisation dans une nurserie estuarienne. Figure extraite de James et al. (2019).

1.2.2 État de l'art de la nourricerie de l'estuaire de Seine

Identification et contexte de la nourricerie

L'embouchure de la Seine joue un rôle majeur dans le cycle de vie de plusieurs espèces de poissons. Les études de Duval (1982, 1985) sont les premières en baie de Seine à décrire les communautés halieutiques et notamment les cohortes de juvéniles de différentes espèces (sole, limande, sprat, tacaud). Il faudra ensuite attendre 10 ans et le projet d'extension du Port Autonome du Havre pour effectuer de nouvelles campagnes d'observation sur ces mêmes nourriceries (Morin et al., 1997). Ces premières campagnes font état d'un milieu où la variabilité inter-annuelle d'abondance est très importante, mais aussi que l'embouchure de Seine est un estuaire avec une forte hétérogénéité spatiale en termes d'occupation par les juvéniles. Ces résultats seront confirmés par Riou (1999), qui montre des fluctuations dans les densités de juvéniles à l'échelle de la Manche Est. La problématique d'aménagement portuaire est d'autant plus préoccupante que l'estuaire de la Seine a subi de fortes pollutions, principalement chimique (Abarnou and Simon, 1985). Le bassin versant est fortement anthropisé, à tel point que la Seine avait été déclarée comme étant un fleuve mort dans les années 1960 (UNESCO, 2003). L'étude de Meybeck et al. (2018) résume les différentes pollutions ayant lieu dans l'estuaire et les réponses politiques et sociétales qui ont été apportées. Ces temps de réponses peuvent être longs, avec des cycles 'altération-identification-restauration' menés sur une période de 50 ans pour les problèmes d'eutrophication et de plus de 100 ans pour les pollutions organiques et métalliques.

Réseaux trophiques de l'estuaire de Seine

Les études dans le cadre de l'extension du port du Havre se sont également rapportées au réseau trophique de l'estuaire. Les résultats montrent que deux chaînes trophiques existent : une en amont avec dominance d'un compartiment pélagique, et une en aval avec un réseau trophique benthique (Mouny et al., 1998). Les études dans cet écosystème se sont succédées, chacune améliorant la compréhension de la complexité des relations trophiques avec l'avancement technologique (Rybarczyk and Elkaim, 2003 ; Tecchio et al., 2015).

L'estuaire étant une nourricerie, une attention toute particulière a été apportée sur le régime alimentaire des juvéniles afin de déterminer les ressources nécessaires au développement de ces espèces. D'abord fin des années 1990, l'analyse de contenus stomacaux a permis une description des régimes et comportements alimentaires d'espèces phares de l'estuaire (le bar, la sole, le flet, le merlan, le tacaud et la plie) (Morin et al., 1997). Puis fin des années 2000, dans le cadre du projet COLMATAGE (Dauvin et al., 2012, annexe 7), de nouvelles analyses de contenus stomacaux ont porté sur la distribution et l'alimentation de certains Pleuronectiformes (la sole, *Solea solea*, la plie, *Pleuronectes platessa* et la petite sole jaune *Buglossidium luteum*). Ces études ont montré les liens forts entre les poissons plats et la faune benthique ainsi que l'apport des milieux intertidaux pour des poissons ronds (bar, tacaud). Les espèces se partagent les différentes ressources de l'estuaire et peu de chevauchements existent dans les niches trophiques.

Ces différents projets ont permis de construire une base de données conséquente sur les nourriceries des juvéniles de poissons, ce qui a motivé des études sur la dynamique de ces milieux, à commencer par le projet MODHANOUR (Brind-Amour et al., 2018). Il avait pour objectif d'identifier les paramètres explicatifs de la variabilité des abondances des espèces utilisant l'estuaire de Seine en tant que nourricerie. Des variables trophiques et abiotiques ont été intégrées pour expliquer les distributions spatiales et de premiers modèles d'habitats ont été construits. Des limitations ont pu être mises en avant sur la qualité de données environnementales disponibles, ainsi que l'apport de variables biotiques portant sur les relations trophiques. D'autres relations biotiques autres que trophiques peuvent donc être envisagées et les données lacunaires environnementales doivent être adressées, soit par interpolation, soit en changeant de méthodologie.

Études populationnelles de juvéniles

La nourricerie de l'estuaire de Seine a fait l'objet d'études approfondies liées à la population de soles. Riou (1999) constate que les juvéniles qui en sont issus, malgré la taille et la productivité de la nourricerie, contribuent moins à la population adulte qu'attendu. Les juvéniles de l'estuaire de Seine contribueraient à 4% de la population adulte de Manche Est, alors que la baie des Veys, ayant une surface

plus restreinte et des débits fluviaux plus faibles, aurait une contribution s'élevant à 10%. Ils établissent pour leur étude un modèle de densité potentielle en fonction du sédiment et de la profondeur dans les nourriceries de la Manche Est. La pollution et les activités humaines sont des facteurs importants dont l'influence sur les juvéniles de soles dans l'estuaire de Seine a été étudiée (Gilliers et al., 2006 ; Amara et al., 2007 ; Le Pape et al., 2007 ; Rochette et al., 2010 ; Archambault et al., 2018). L'étude de Rochette et al. (2010) a approfondi également les cartes d'habitats potentiels de la sole qui étaient initiées par Riou et al. (2001). Elles constituent à ce jour l'état le plus avancé de la connaissance de la structuration spatiale dans l'estuaire de Seine pour les juvéniles de soles. Néanmoins, les connaissances sur la nourricerie de l'estuaire de Seine ne se limitent pas à la sole, bien que cette espèce représente la majeure partie de la littérature. Pour les autres espèces, on retrouve des études sur la qualité des habitats pour les juvéniles de flet (Amara et al., 2009) ou de plusieurs espèces estuaire-dépendantes (Courrat et al., 2009). L'occupation spatiale pour quatre espèces (sole, plie, bar et merlan) a été récemment abordée, présentant notamment les liens avec la ressource trophique (Day et al., 2021). Cette étude montre l'importance des vasières intertidales dans la contribution aux régimes alimentaires de certaines espèces et renforce les connaissances sur la séparation des ressources trophiques dans l'estuaire.

De cet état de l'art de la nourricerie deux conclusions émergent. La première est que bien qu'il soit reconnu que plusieurs espèces sont présentes au stade juvénile dans l'estuaire de Seine, seule la sole a donné lieu à une littérature fournie. Or les interactions biotiques existent et doivent être prises en compte afin de mieux comprendre l'utilisation des habitats disponibles. C'est l'approche employée dans les nourriceries du Portugal qui prend en compte les interactions biotiques dans les niches trophiques (Cabral et al., 2002), les réponses environnementales (Martinho et al., 2010) et les distributions spatiales (Cabral, 2000). Dans de nombreuses nourriceries, il est montré que les différentes espèces occupent des zones qui leur sont propres, évitant ainsi une compétition inter-spécifique (Vasconcelos et al., 2010 ; Edworthy and Strydom, 2016). La seconde est que les connaissances de la nourricerie de l'estuaire de Seine sont assez générales, avec des concepts plus précis du

fonctionnement de la nourricerie pour les juvéniles de soles. Cependant, les études récentes traitant de nourriceries pointent vers des connaissances à fine échelle de ces écosystèmes (Munsch et al., 2016). Il semble donc nécessaire d’avoir une vision plus large, en termes de populations de juvéniles, afin de pouvoir englober les différents mécanismes en action dans l’estuaire.

1.3 Objectifs de la thèse

L’étude de la nourricerie de l’estuaire de Seine possède déjà une littérature riche, avec de nombreuses études portant sur l’efficacité de la nourricerie pour les poissons plats. Cependant de nombreuses espèces vivent dans cet écosystème. L’approche communautaire est à l’interface entre les dynamiques de populations et les processus à l’échelle de l’écosystème. Cette interface en fait un bon niveau dans la structure de l’environnement pour appliquer des approches spatiales (Massol et al., 2011). De plus l’étude à l’échelle communautaire, permet d’atteindre plus rapidement les réponses environnementales et d’intégrer l’information des échelons spécifiques (Ferrier and Guisan, 2006).

Le début des travaux consiste donc en une approche taxinomique et fonctionnelle de la communauté de poissons en estuaire de Seine (chapitre 5). A partir des résultats obtenus, un focus sera fait sur les espèces utilisant cette zone comme nourricerie, afin de décrire leurs structures spatiales et leur lien avec la dynamique de l’estuaire (chapitre 6). Enfin, ces liens entre densités et environnement seront plus finement explorés pour quantifier et qualifier les échelles auxquelles les liens statistiques s’expriment de façon majoritaire (chapitre 7).

L’obtention d’une compréhension fine de la structure spatiale des juvéniles dans l’estuaire, devrait permettre de mieux pouvoir appréhender, dans le futur, les dynamiques de recrutement dans l’estuaire voire de modéliser des zones d’habitats spécifiques préférentiels.

Chapitre 2

Méthodologie

Si la plupart des analyses employées au cours de la thèse seront décrites dans les chapitres concernés, ce chapitre présente plus en détail les méthodes associées et leurs applications en écologie. La première partie de ce chapitre se consacre aux méthodes de réduction de dimension, et plus spécifiquement au cas des ordinations. L'observation de l'abondance d'organismes générant des matrices de données de grandes dimensions (nombre d'espèces échantillonnées \times nombre de sites \times nombre de campagnes d'échantillonnage), la représentation des tendances principales et leurs interprétations nécessitent des méthodes permettant de réduire ces dimensions en conservant au mieux les caractéristiques numériques des matrices. Les méthodes d'ordinations répondent à ce besoin. La seconde partie de ce chapitre détaille les développements analytiques liés à la géostatistique. Ce champ disciplinaire se consacre à l'étude des processus spatialisés. Encore peu utilisé en écologie, la section correspondante présente les concepts principaux et son apport pour les problématiques abordées pendant la thèse.

2.1 Ordination

L'ordination en écologie n'est pas une méthode d'analyse récente. Son emploi en écologie des communautés et sa dénomination "ordination" est mise en place dans la deuxième moitié du XX^{ème} siècle (Goodall, 1954). Depuis, l'utilisation de cette méthode est devenue une approche standard dans l'étude des communautés par sa

diffusion dans les ouvrages méthodologiques de référence (Legendre and Legendre, 2012) et par sa mise en application dans les analyses numériques à travers des bibliothèques de fonctions spécialisées (Oksanen et al., 2015).

Une ordination est une analyse multivariée qui consiste à représenter des objets (stations d'échantillonnage) en lien avec des descripteurs (abondances ou présences d'espèces), dans un espace géométrique défini par des axes représentant au mieux la variabilité du jeu de données initial. La construction de ces axes est l'étape structurante de l'ordination, puisqu'elle définit la distribution des objets dans ce nouvel espace et supporte ainsi l'interprétation des relations entre objets ou descripteurs. Dans ce cadre, seuls les premiers axes (de 2 à 3 axes en général) sont conservés, en regard de leur représentativité par rapport à la structure du jeu de données initial, au lieu du nombre de descripteurs original. Cette réduction s'accorde aussi aux limitations humaines d'interprétation dans des espaces à plus de trois dimensions.

Pour illustrer les méthodes de réduction de dimensions, la prochaine sous-section décrit la décomposition en valeurs singulières (ou SVD pour *singular value decomposition*), qui est un des procédés fondamentaux de l'ordination.

2.1.1 Décomposition en valeurs singulières

Soit M une matrice rectangulaire de n lignes (objets) et p colonnes (descripteurs). La matrice M peut alors être décomposée en trois différentes matrices, U , D et V tel que :

$$M = UDV^t \tag{2.1}$$

avec

- U une matrice unitaire ($U^tU = I$) de taille $n * n$, qui contient les vecteurs propres d'entrée (ou vecteurs singuliers de gauche)
- V , orthogonal à U , est également une matrice unitaire, de taille $p * p$, contenant les vecteurs propres de sortie (ou vecteurs singuliers de droite)
- D , une matrice diagonale, contenant les valeurs singulières $d_{11}, d_{22}, \dots, d_{pp}$ de M .

Les valeurs singulières sont rangées dans l'ordre décroissant et leur normalisation donne le pourcentage de variance expliquée par les vecteurs propres.

2.1.2 Cas de l'analyse en composantes principales (ACP)

L'analyse en composantes principales (ACP) s'effectue sur une matrice contenant des variables quantitatives. La construction de l'espace réduit préserve la distance euclidienne entre les objets. L'ACP vise aussi à maximiser l'inertie (la dispersion) du nuage de points dans le nouvel espace en maximisant la variance des "composantes", ou axes.

La réorganisation du nuage de points et la création des nouveaux axes s'effectue à l'aide d'une SVD effectuée sur la matrice de variance-covariance ou la matrice de corrélation. La matrice de variance-covariance s'obtient en centrant les données d'entrées, et la matrice de corrélation par centrage-réduction.

Soit X la matrice de données et \bar{X} , la matrice centrée. La SVD de cette matrice donne $\bar{X} = \bar{U}\bar{D}\bar{V}^T$. Les matrices \bar{U} et \bar{V} sont des matrices orthonormales, c'est à dire que les lignes et les colonnes correspondent aux vecteurs orthonormés de l'ordination. Les coordonnées des objets dans l'espace géométrique final sont obtenues par le calcul $C = \bar{X}\bar{V}$. Chaque colonne de la matrice C représente une des composantes principales. La variance expliquée par chacune des composantes s'obtient avec la matrice \bar{D} , qui contient les valeurs propres ($\bar{D}^2 / \sum(\bar{D}^2)$).

2.1.3 Usage de l'analyse en composantes principales en écologie

Comme énoncé précédemment, c'est notamment en écologie des communautés que les méthodes d'analyses factorielles se sont développées. Les études sur les communautés végétales furent parmi les premières à déployer l'utilisation des ordinations et les développer (Kent and Ballard, 1988). Leurs utilisations se regroupent en trois catégories :

- la synthèse de données : par définition, l'ordination a pour but de synthétiser l'information. La maximisation de la variance sur les premiers axes de l'ACP permet à l'utilisateur d'avoir une représentation explicitant la structure des jeux de données. L'information ainsi mise en avant peut être réutilisée par extraction des coordonnées dans le nouvel espace. Un exemple de cette uti-

lisation est celle de Ciuti et al. (2018) sur un jeu de données LiDAR (Light detection and ranging). Cette technique produit une matrice où les lignes représentent des pixels de la carte obtenue par le signal radar et les colonnes sont l'intensité du signal retour par tranches verticales. L'ACP est utilisée pour résumer ces informations en composantes principales puis seules certaines composantes principales sont gardées comme prédicteurs environnementaux dans une modélisation.

- l'exploration de relations des communautés avec des gradients environnementaux : le réarrangement des communautés dans l'espace de l'ordination est interprété à l'aide des données environnementales récoltées. L'ordination peut permettre ainsi de faire des liens entre les différences de compositions le long d'un gradient environnemental. Dans l'océan Pacifique, Ballance et al. (1997) ont défini des assemblages d'oiseaux marins dont la distribution était corrélée à un gradient de productivité dans les eaux de surface. Sagar et al. (2003) ont quant à eux lié les variations de composition de communautés forestières au degré de perturbation du sol, et la moitié des espèces analysées voient leur distribution changer le long du gradient de perturbation.
- l'étude de la structure des communautés : les descripteurs de la matrice de communautés possèdent également des coordonnées dans le nouvel espace géométrique. Elles donnent ainsi les relations entre descripteurs ainsi que leur influence dans les différents plans factoriels. Ainsi, l'ordination permet d'étudier des changements de dominance liés à l'environnement par exemple (Bouvy et al., 2006).

La diversité des usages de l'ACP, associée à l'ancienneté de la méthode, a mené à de nombreuses propositions d'adaptation (Jolliffe and Cadima, 2016). Ainsi, des ACP existent pour des données binaires, discrètes ou des séries temporelles. Des transformations peuvent également être opérées sur la matrice de données initiale. Reid and Spencer (2009) ont montré l'effet de différentes standardisations et de la suppression de valeurs identifiées comme aberrantes (telles que des valeurs issues d'erreurs de mesures) avec un exemple sur des données environnementales et géochimiques. Les auteurs obtiennent des résultats similaires pour toutes les standardisations et ont pu identifier les variables influençant le plus la variance

des objets étudiés.

Comme évoqué précédemment, l'ACP préserve la distance euclidienne entre les différents objets. Cependant, des transformations de la matrice d'entrée permettent de remplacer la distance euclidienne par une autre jugée préférable (Legendre and Legendre, 2012, Chapitre 7). Ces ACP basées sur des transformations de données permettent de limiter des biais potentiels induit par la distance Euclidienne, notamment la présence des "double-zéros". Le double-zéro fait référence au cas où l'espèce considérée n'est dans aucun des deux sites dont on mesure la distance. L'inclusion de ces valeurs dans le calcul va augmenter le niveau de similarité (puisque les valeurs sont identiques pour les deux sites sur cette espèce). Si peu d'espèces sont présentes, cela peut résulter à ce que les sites considérés aient une forte similarité alors que la composition spécifique est très différente. Ce paradoxe méthodologique fait que pour des conditions environnementales très hétérogènes, comme des forts gradients environnementaux, l'ACP avec la distance euclidienne est biaisée, puisque l'hétérogénéité peut générer de nombreux zéros dans la matrice de communauté. Il est alors nécessaire de transformer la matrice d'entrée avant d'opérer les calculs dans le nouvel espace géométrique, euclidien.

2.1.4 Diversité des analyses factorielles

L'emploi des méthodes d'ordination ne se limite pas aux données quantitatives. Cette sous-section liste les différentes méthodes d'ordination selon le type de variables ou de matrices diagonalisée.

Il existe donc différentes méthodes adaptées à la typologie des données d'entrée (figure 2.1). L'analyse factorielle des correspondances (AFC ou correspondance analysis en anglais) est une analyse factorielle permettant d'étudier la relation entre deux variables qualitatives. Contrairement à l'ACP, le nouvel espace géométrique préserve les distances χ^2 . L'analyse des correspondances multiples (ACM) est une généralisation de l'AFC pour plusieurs variables qualitatives. Ces variables sont transformées en variables numériques à l'aide un tableau disjonctif complet ou un tableau de Burt. Cette analyse est employée dans le chapitre 5 et le principe mathématique est développé à ce moment-là. Enfin, l'analyse factorielle multiple (AFM) est une analyse factorielle qui mixe des variables qualitatives et quantitatives.

Il existe donc de nombreuses déclinaisons méthodologiques adaptées à la typologie des jeux de données. Une alternative à l'ACP peut aussi passer dans le traitement du tableau initial. L'ACP prend en compte le jeu de données brut, ce qui entraîne le respect de la distance euclidienne comme expliqué ci-dessus. En revanche l'analyse en coordonnées principales (ACoP) est une autre variation qui permet d'envisager d'autres distances entre les objets étudiés. A partir de la matrice de communautés, une matrice de dissimilarité est dressée. Soit D la matrice de dissimilarité du jeu de données étudié. Son calcul dépend de la métrique choisie. Cette matrice est utilisée pour définir une nouvelle matrice A issue du double centrage de $-\frac{1}{2}D^2$:

$$A = -\frac{1}{2}CD^2C \quad (2.2)$$

où $C = I - \frac{1}{n}J_n$, n est le nombre d'objets, I une matrice identité et J_n une matrice carrée de 1. La matrice de coordonnées et les valeurs propres sont obtenues avec la SVD de A . L'ACoP est un cas particulier d'un *positionnement multidimensionnel* (MDS en anglais), terme qui rassemble les techniques d'exploration de données basées sur les matrices de dissimilarités ou de similarités.

2.2 Géostatistique

2.2.1 Origines et autocorrélation spatiale

La géostatistique est une branche des statistiques qui s'intéresse aux structures spatiales et spatio-temporelles de jeux de données. Elle prend ses origines dans les mines d'or d'Afrique du Sud dans les années 50, puis fut développée par des ingénieurs français (Matheron, 1963). Elle avait pour but premier de répondre à des problématiques et des besoins industriels d'évaluation de la teneur totale en minerai dans les gisements. Les variables étudiées en géostatistique sont souvent référencées comme étant des *variables régionalisées*. Une variable régionalisée est une variable dont les valeurs sont dépendantes de leur position dans l'espace.

Soit $z(x)$ cette variable. Dans un espace à deux dimensions x est un vecteur de deux coordonnées (longitude et latitude dans un repère géographique par exemple). La variable régionalisée peut être considérée comme étant la réalisation d'une

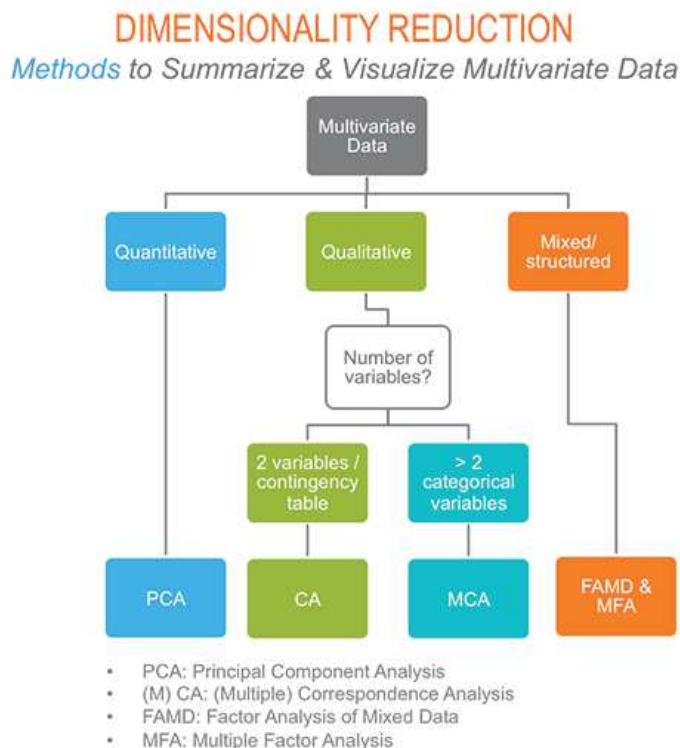


FIGURE 2.1 – Méthodes d’ordinations selon le type de données d’entrées. Figure extraite de <http://www.sthda.com/english/wiki/factoextra-r-package-easy-multivariate-data-analyses-and-elegant-visualization>

fonction aléatoire. L’étude de ces fonctions aléatoires doit se faire à l’aide d’outils statistiques adaptés. En effet, une des propriétés de ces variables est que les valeurs entre deux points peuvent dépendre de la distance qui les sépare. Cette propriété est appelée *autocorrélation spatiale*. L’autocorrélation en écologie est un phénomène courant, lié par exemple aux gradients environnementaux (salinité de l’eau de mer, élévation etc...) ou aux distributions agrégées de certaines espèces (Legendre, 1993). L’autocorrélation est la covariance de la fonction aléatoire entre deux points de l’espace distant de h notée $C(h)$. Dans un cadre de géostatistique stationnaire et pour une variable $Z(x)$ de moyenne μ , échantillonnée aux points x_i (Encart 1), cette covariance est calculée ainsi :

$$C(h) = E[Z(x_i) - \mu][Z(x_i + h) - \mu] \quad (2.3)$$

L'autocorrélation $\rho(h)$ pour un écart de distance h est alors la covariance divisée par la variance de $Z(x)$, que l'on note $C(0)$

$$\rho(h) = \frac{C(h)}{C(0)} \quad (2.4)$$

avec $C(0) = Var(Z(x))$.

L'autocorrélation invalide une des hypothèses essentielles des nombreux tests de statistique inférentielle : celle de l'indépendance de deux échantillons. Dans le cas où la dépendance spatiale est positive, les mesures effectuées à une station donnée sont similaires à celles des stations avoisinantes. Dans ce cas, le nombre de stations à échantillonner pour comparer des stations entre elles à l'aide d'un test statistique sera n' inférieur au nombre de stations réellement échantillonnées n . Dans le cas inverse où la dépendance spatiale est négative, les effectifs nécessaires à la mise en place d'un test seront augmentés. C'est pourquoi l'intégration des effets de l'autocorrélation spatiale dans les tests statistiques est généralement corrigée en ajustant les effectifs (Dale and Fortin, 2009). A l'inverse la géostatistique s'applique à étudier les phénomènes spatiaux, en prenant en compte les propriétés de cette autocorrélation présente dans les mesures. Ce champ disciplinaire a donc été choisi pour intégrer les structures spatiales dans l'analyse des communautés halieutiques de la baie de Seine.

Encart 1 : La stationnarité

Les variables régionalisées étudiées en géostatistique sont issues de la réalisation unique d'une fonction aléatoire. Contrairement aux statistiques inférentielles classiques, la répétition indépendante de l'évènement n'est pas possible et une solution alternative doit être mise en œuvre afin de pouvoir faire l'inférence statistique. Cette solution prend la forme de nouvelles hypothèses posées, appelées hypothèses de *stationnarité*. En géostatistique, il en existe trois :

- une fonction aléatoire $Z(x)$ est dite **strictement stationnaire** pour toute translation h , ses caractéristiques sont identiques. Cette hypothèse est généralement considérée comme très forte et restrictive,
- la **stationnarité d'ordre 2** est respectée si l'espérance et la variance sont constantes par translation. Par abus de langage, lorsque l'on parle de stationnarité, c'est à cette hypothèse que l'on fait référence,
- la **stationnarité intrinsèque** fait l'hypothèse que les accroissements de la fonction aléatoire $Z(x)$ sont stationnaires et donc que $[(Z(x+h) - Z(x))]$ = 0

La stationnarité d'ordre 2 implique la stationnarité intrinsèque.

2.2.2 Méthodologie géostatistique

De nombreuses analyses géostatistiques peuvent être employées pour l'étude d'une fonction aléatoire $Z(x)$. La caractérisation de la structure spatiale et de l'autocorrélation est la première étape d'analyse de ces fonctions. Cette description de la variable s'appuie sur l'élaboration d'un variogramme ou corrélogramme qui sont des fonctions qui modélisent la dépendance spatiale entre observations. L'industrie minière a utilisé la géostatistique afin de pouvoir estimer et exploiter au mieux certains gisements. Il était nécessaire de pouvoir quantifier, à l'aide d'un échantillonnage, la teneur en minerai d'un espace donné. La suite logique de ce processus d'analyse est donc l'interpolation de données, qui s'appuie en géostatistique sur la méthode du krigeage. Enfin, la caractérisation d'une fonction aléatoire par son variogramme permet de reproduire le phénomène spatial étudié et sa variabilité par simulation ce qui, dans certains cas non-linéaires, est l'une des seules options disponibles. Ces trois approches sont détaillées dans les sections

variographie, interpolation spatiale et simulations.

Variographie

L'étude de la structure spatiale des fonctions aléatoires est généralement la première étape dans le processus analytique. En géostatistique, la description de cette structure passe par l'élaboration d'une fonction permettant de modéliser la dépendance spatiale appelée variogramme. On nomme variographie l'étude détaillée et la modélisation du ou des variogrammes du jeu de données considéré.

Il faut distinguer le variogramme expérimental, obtenu à l'aide de la variable régionalisée, du variogramme théorique qui caractérise la fonction aléatoire. Le variogramme expérimental ne donne la structure spatiale que pour des points ponctuels séparés par des intervalles de distance h définis par le plan expérimental. Il est calculé ainsi :

$$\gamma(\hat{h}) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [z(x_i) - z(x_i + h)]^2 \quad (2.5)$$

$N(h)$ représente les paires de points séparés par la distance h et x_i les points d'échantillonnage.

Soit la fonction $Z(x)$, dont on fait l'hypothèse que l'espérance m est constante ($E[Z(x)] = m$). Dans ce cas, on peut écrire $E[Z(x+h) - Z(x)] = 0$ De plus : $Var[Z(x) - Z(x+h)] = E[Z(x) - Z(x+h)]^2 = 2\gamma(h)$.

Ces deux hypothèses forment la stationnarité et on dit que $Z(x)$ est intrinsèque et d'ordre 2. La valeur $\gamma(h)$ représente la demi-variance spatiale à l'accroissement h , nommée variogramme.

Le variogramme est l'outil qui permet de mesurer l'autocorrélation spatiale. Un lien direct peut être établi entre $\gamma(h)$ et $C(h)$:

$$\begin{aligned} \gamma(h) &= \frac{1}{2} Var[Z(x) - Z(x+h)] \\ &= \frac{1}{2} Var[Z(x)] + Var[Z(x+h)] - 2Cov[Z(x), Z(x+h)] \quad (2.6) \\ &= \sigma^2 - Cov[Z(x), Z(x+h)] = \sigma^2 - C(h) \end{aligned}$$

Trois caractéristiques principales permettent de décrire cette fonction (figure 2.2) :

- le palier : il représente la variance de la fonction aléatoire ($Var[Z(x)]$),
- la portée : c'est la distance à laquelle le palier est atteint. A cette distance, il est possible de considérer que deux échantillons ne sont plus corrélés dans l'espace, la covariance tendant vers zéro,
- la pépité : il s'agit de la limite du variogramme quand h tend vers zéro. On appelle *effet pépité* la discontinuité à l'origine du variogramme. Il représente les variations à très courte échelle spatiale, qui ne sont pas prises en compte par le reste du variogramme. Les sources de l'effet pépité sont nombreuses et inclues les variations non mesurées aux bruits liés à la variabilité des instruments de mesure.

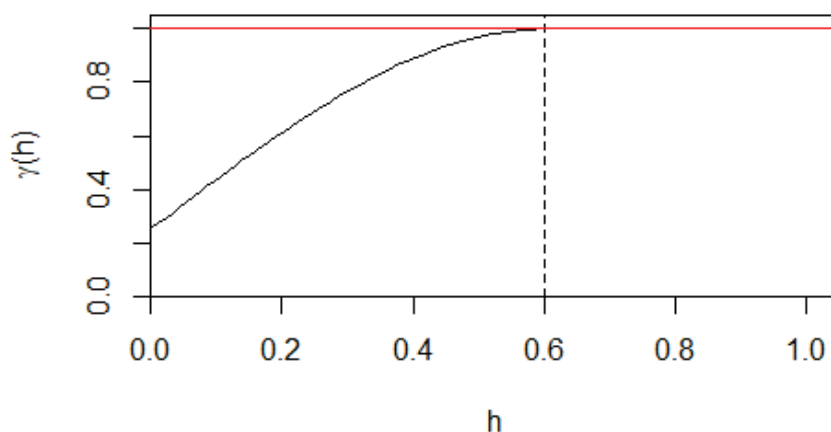


FIGURE 2.2 – Forme générale d'un variogramme théorique. La ligne horizontale rouge représente le palier. La ligne verticale représente la portée du variogramme. L'écart à l'origine est la représentation de l'effet pépité.

L'objectif de la variographie est ensuite de modéliser le variogramme expérimentale afin d'avoir une mesure de la corrélation spatiale pour tout incréments h . Ainsi, différentes fonctions peuvent représenter la variance spatiale (figure 2.3). Toute fonction ne peut cependant pas être utilisée pour ajuster les variogrammes expérimentaux. Il est nécessaire que le variogramme assure des variances positives

quelles que soient les combinaisons linéaires des fonctions aléatoires considérées. Les modèles les plus courants sont (avec a la portée du variogramme) :

- le modèle sphérique : $\gamma(h) = C[\frac{3}{2}\frac{h}{a} - \frac{1}{2}(\frac{h}{a})^3]$ (si $0 < h < a$) et $\gamma(h) = C$ (si $h \geq a$)
- le modèle gaussien : $\gamma(h) = C[1 - \exp(-3(\frac{h}{a})^2)]$
- le modèle cubique (cas du modèle puissance) : $\gamma(h) = Ch^b$ avec b la puissance considérée. Si $b = 1$, la covariance suit un modèle linéaire.
- le modèle exponentiel : $\gamma(h) = C[1 - \exp(-\frac{3h}{a})]$

Il existe différentes méthodes pour ajuster un modèle de variogramme théorique tel que présenté précédemment à un variogramme expérimental. Cet ajustement est crucial à l'étude d'un phénomène spatial. En effet, la forme mathématique de la dépendance spatiale conditionne l'interprétation des résultats et la compréhension des processus qui structurent le phénomène étudié, en particulier en écologie (Rossi et al., 1992). Les méthodes d'ajustement font donc l'objet d'un soin tout particulier en termes d'optimisation numérique et restent un champ de recherche en développement actif. La méthodologie la plus commune s'appuie sur un ajustement à l'aide des moindres carrés, adaptés en termes de performance et visant à la parcimonie quant aux nombres de structure à conserver (Desassis and Renard, 2013). Ces améliorations rendent les ajustements plus pertinents et objectifs, notamment dans la sélection des structures variographiques. Cette sélection dépend des structures qui sont mises en entrée, point qui reste à l'approbation de l'utilisateur, induisant une part de subjectivité dans le processus analytique.

L'ajustement d'un variogramme peut également se faire à l'aide d'un *modèle gigogne*. Le variogramme estimé est représenté par une somme de variogrammes théoriques : $\gamma(h) = \sum_i \gamma_i(h)$. Chaque structure possède son propre palier et sa propre portée.

Interpolation spatiale

Les processus spatiaux sont observés que de manière discrète dans la majorité des cas : les mesures sont effectuées en des points définis de l'espace défini par un

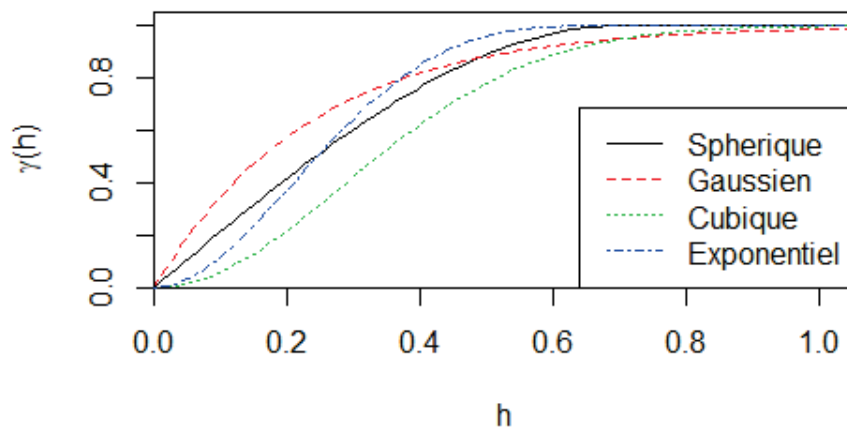


FIGURE 2.3 – Forme des modèles variographiques les plus courants, pour une portée à 0.7 et un palier à 1.

plan d'échantillonnage. Il reste en effet impossible à l'heure actuelle d'échantillonner un processus de manière continue dans l'espace. Afin de modéliser les champs spatiaux observés d'une manière continue, une interpolation des valeurs observées est opérée. L'interpolation consiste à modéliser le processus spatial à l'aide du variogramme, tout en respectant les valeurs de la variable régionalisée sur les points échantillonnés. En géostatistique, ces méthodes sont appelées *krigeage*, en hommage à Danie G. Krieger, ingénieur des mines sud-africain qui fut le premier à avoir inclut le variogramme dans l'interpolation d'une variable régionalisée, avant que la méthode ne soit formalisée par Matheron (Cressie, 1992).

Soit Z , la fonction aléatoire d'espérance m , que l'on cherche à estimer sous l'hypothèse qu'elle suive une stationnarité d'ordre 2. $\gamma(h)$ est le variogramme associé à la variable et x_1, \dots, x_n les points échantillonnés et x_0 le point où la valeur est interpolée. Le krigeage revient à résoudre les équations linéaires suivantes :

$$Z^*(x_0) = \sum_{i=1}^n \lambda_i Z(x_i) \quad (2.7)$$

On note Z^* le résultat du krigeage afin de distinguer les valeurs interpolées

des valeurs de la fonction Z . Les valeurs λ_i sont les poids de krigeage obtenus à l'aide du variogramme. Il n'existe qu'une seule combinaison de λ_i minimisant la variance des valeurs interpolées. Le krigeage est exact dans son interpolation, dans le sens où les valeurs de krigeage aux points échantillonnés sont celles issues de l'échantillonnage. Les équations qui permettent d'accéder aux valeurs de λ_i sont :

$$\sum_j^N \lambda_j \gamma(x_i - x_j) + m = \gamma(x_0 - x_i) \sum_i^N \lambda_i = 1 \quad (2.8)$$

avec m la moyenne inconnue de la fonction aléatoire. La deuxième équation est la contrainte d'absence de biais. Ces équations sont écrites sous forme matricielle de la manière suivante :

$$\begin{bmatrix} \lambda_1 \\ \lambda_2 \\ \cdot \\ \lambda_N \\ m \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \gamma(x_1 - x_1) & \dots & \gamma(x_1 - x_N) & 1 \\ \gamma(x_2 - x_1) & \dots & \gamma(x_2 - x_N) & 1 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \gamma(x_N - x_1) & \dots & \gamma(x_N - x_N) & 1 \\ 1 & \dots & 1 & 0 \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} \gamma(x_0 - x_1) \\ \gamma(x_0 - x_2) \\ \cdot \\ \cdot \\ \gamma(x_0 - x_N) \\ 1 \end{bmatrix} \quad (2.9)$$

qui donne en écriture réduite : $\lambda_0 = \Gamma_{ij}^{-1} \gamma_0$.

Il existe différentes façons d'opérer un krigeage. La méthodologie explorée ci-dessus est le *krigeage simple*. Lorsque la moyenne n'est pas connue en amont du krigeage, mais supposée constante, on parle de *krigeage ordinaire*. Le krigeage peut également être multivarié : on parle de *cokrigeage* lorsque l'on utilise les informations de 2 ou plusieurs fonctions aléatoires $Z_i(x)$. Ainsi, les relations spatiales entre les différentes variables peuvent affiner les prédictions et réduire les erreurs associées aux estimations (voir chapitre 7).

Simulations

La fonction aléatoire est jusqu'ici étudiée au travers de sa seule réalisation échantillonnée. Dans certains cas, il peut être utile de travailler avec plusieurs

réalisations "artificielles" au lieu de l'unique réalisation échantillonnée. Ces réalisations artificielles sont des simulations géostatistiques. Elles visent à générer un champ aléatoire reproduisant la variabilité de la fonction aléatoire. Contrairement aux krigeages, qui en tant que régressions réduisent la variabilité des résultats, les simulations reproduisent donc la variabilité contenue dans le modèle variographique qui, si l'ajustement du modèle est pertinent, s'approche de celle dans la réalité. Les simulations géostatistiques peuvent considérer les valeurs aux points échantillonnés permettant ainsi une simulation conditionnée (par le jeu de données entrant). La construction de ces simulations nécessite pouvoir pleinement caractériser une fonction aléatoire à partir de sa fonction de covariance. Le modèle gaussien est ainsi généralement utilisé et les simulations génèrent des fonctions aléatoires gaussiennes. Le champ gaussien aléatoire résultant est composé de valeurs simulées selon une distribution normale (ou gaussienne) et caractérisé par une structure spatiale représentée par un variogramme.

L'une des premières méthodes de simulation est la méthode des bandes tournantes (Mantoglou and Wilson, 1982). Elle consiste à tracer dans un espace (à deux ou trois dimensions) une série de lignes (bandes) sur lesquelles les valeurs sont simulées selon une covariance déduite de la covariance du variogramme. L'azimut de ces bandes est variable et plusieurs centaines de bandes sont nécessaires pour éliminer les artefacts numériques (figure 2.4). Les simulations s'effectuent sur chaque bande. Le résultat de cette simulation est ensuite étendu sur une ligne perpendiculaire à l'azimut. La valeur obtenue à la fin du processus de bandes tournantes correspond à la moyenne du résultat de l'ensemble des simulations. Chaque bande est un processus de moyenne 0 et de covariance $C_1(\phi)$, où ϕ est la coordonnée sur la bande i . Cette covariance ne correspond pas à la covariance de la variable que l'on cherche à simuler initialement, mais est créée à partir de celle-ci. La valeur pour un point N de l'espace est donnée par :

$$z_s(x_N) = \frac{1}{\sqrt{L}} \sum_{i=1}^L z_i(x_N \cdot u_i) \quad (2.10)$$

où z_s représente la variable simulée, L le nombre de bandes total et u_i la projection du vecteur x_N sur la ligne i .

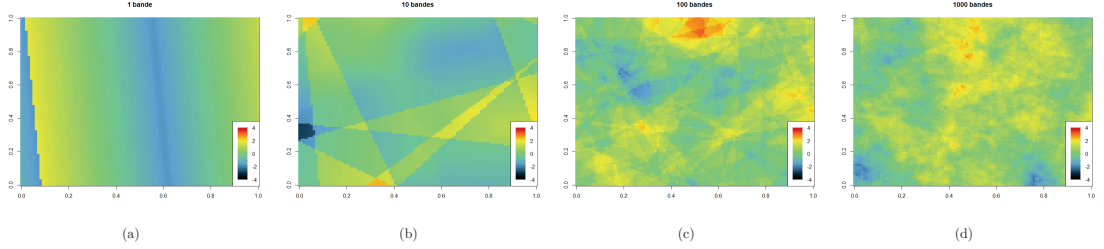


FIGURE 2.4 – Simulation non conditionnelle par bandes tournantes avec (a) 1 bande, (b) 10 bandes, (c) 100 bandes et (d) 1000 bandes

Le champ gaussien obtenu par les bandes tournantes est de moyenne 0 et la covariance de chaque bande pour deux points x_t et x_v est donnée par :

$$\begin{aligned} C_s(x_t, x_v) &= E[Z_s(x_t)Z_s(x_v)] \\ &= \frac{1}{L} \sum_i^L \sum_j^L E[Z_i(x_t u_t)Z_j(x_v u_j)] \end{aligned} \quad (2.11)$$

Puisque les simulations sont indépendantes $E[Z_i(x_t u_t)Z_j(x_v u_j)]$ vaut zéro, sauf si $i = j$. Ce qui donne alors :

$$\begin{aligned} C_s(x_t, x_v) &= \frac{1}{L} \sum_i^L E[Z_i(x_t * u_t) * Z_i(x_v * u_i)] \\ &= \frac{1}{L} \sum_i^L C_1(hu_i) \end{aligned} \quad (2.12)$$

avec $h=x_v - x_t$ et $C_1(hu_i)$ la covariance à une dimension du processus de la bande i dans un cadre stationnaire d'ordre 2. La partie droite de l'équation ne dépendant que de h , dans le cadre stationnaire et isotropique on obtient :

$$C_s(x_t, x_v) = C_s(h) = \frac{1}{L} \sum_i^L C_1(hu_i) \quad (2.13)$$

Pour un nombre de bandes infini, et pour un espace en 2 dimensions, l'équation

ci-dessus donne :

$$C_s(h) = \frac{1}{2\pi} \int_{\text{cercleunite}} C_1(hu) du \quad (2.14)$$

On obtient donc une relation qui permet d'obtenir les différentes covariances par bande en fonction de la covariance que l'on cherchait à simuler.

Dans le cas des variables catégorielles, les simulations sont opérées par la méthode des gaussiennes seuillées (Beucher and Renard, 2016). Les variables catégorielles ne pouvant être intégrées dans leur état initial, une transformation en valeurs numériques par le biais de variables indicatrices est nécessaire, dans lesquelles la valeur est égale à 1 lorsque le point vaut la modalité considérée, 0 sinon.

Soit $Z(x)$ une fonction aléatoire qualitative avec K modalités. On note I_k l'indicatrice de la modalité k qui est codée ainsi :

$$I_k(x) = \begin{cases} 1, & \text{si } x \text{ appartient à la modalité } k \\ 0, & \text{sinon} \end{cases} \quad (2.15)$$

Il y a donc autant d'indicatrices que de modalités dans la variable catégorielle. Cette transformation en variable quantitative permet alors la construction d'un variogramme. L'espérance de $I_k(x)$ correspond à la probabilité de trouver la modalité k sur x , $E[I_k(x)] = P[x \in k]$. Dans un cas stationnaire, cette probabilité est constante dans l'espace.

On note ainsi le variogramme de l'indicatrice $I_k(x)$:

$$\begin{aligned} \gamma(h) &= \frac{1}{2} \text{Var}[I_k k - I_k(x+h)] \\ &= \frac{1}{2} E[I_k k - I_k(x+h)]^2 \\ &= \frac{1}{2} (P[x \in k, x+h \notin k] + P[x \notin k, x+h \in k]) \end{aligned} \quad (2.16)$$

Grâce à ces développements, les variogrammes croisés entre chaque couple de modalités peuvent être estimés, mais selon leur nombre, leurs analyses peuvent être rendues difficiles par les temps de calculs et le volume des résultats. L'approche

des gaussiennes seuillées permet de simplifier ces analyses. Elle considère les différentes modalités de la variable catégorielle comme le résultat d'un champ gaussien aléatoire. Les valeurs de ce champ sont ensuite seuillées pour obtenir les différentes modalités de la variable catégorielle. Dans le cadre de la gaussienne seuillée, la fonction de densité cumulée des valeurs gaussiennes est découpée en intervalles dont la proportion de valeurs qu'ils comprennent correspond à la probabilité de présence de la modalité considérée (figure 2.5). La localisation de l'intervalle sur l'axe des abscisses de la fonction de densité correspond à ce qui est appelé la règle des faciès. Cette règle permet de conditionner les enchaînements entre les modalités dans l'espace. Cette ordination des modalités de la variable catégorielle permet de codifier l'ordre des modalités observées, lorsqu'il existe. On citera par exemple l'étagement des zones bathymétriques littorales ou la succession de faciès sédimentaires de granulométrie croissante dont l'ordre des modalités devient explicite dans le cadre de ces gaussiennes seuillées. Si un intervalle est situé au centre de la distribution gaussienne, le variogramme de l'indicatrice associée aura une faible portée. A l'inverse, si l'intervalle est sur les valeurs extrêmes positives ou négatives, le variogramme aura une longue portée (Beucher and Renard, 2016).

Une méthode dérivée permet de modifier l'ordination des valeurs, en croisant plusieurs champs aléatoires gaussiens. Il est ainsi possible de rendre compte dans ces variables catégorielles, de processus écologiques plus complexes. On parle alors de plurigaussiennes seuillées (chapitre 7).

2.2.3 Application en biologie

Bien que provenant des sciences minières, l'utilisation de la géostatistique s'étend maintenant à différents domaines, que ce soit en sciences atmosphériques (Enkhtur, 2013), ou un domaine plus proche de l'industrie minière, la géologie (Emery and Maleki, 2019). En écologie, la géostatistique est principalement utilisée dans l'étude de la distribution spatiale des espèces (Monestiez et al., 2005; Hosseini et al., 2013). En halieutique, elle est essentiellement utilisée pour estimer la biomasse des populations exploitées (Grabowski et al., 2005; Gastauer et al., 2017). Ces estimations utilisent souvent des méthodes de krigeage pour quantifier ces biomasses. L'importance de ces estimations en terme opérationnel

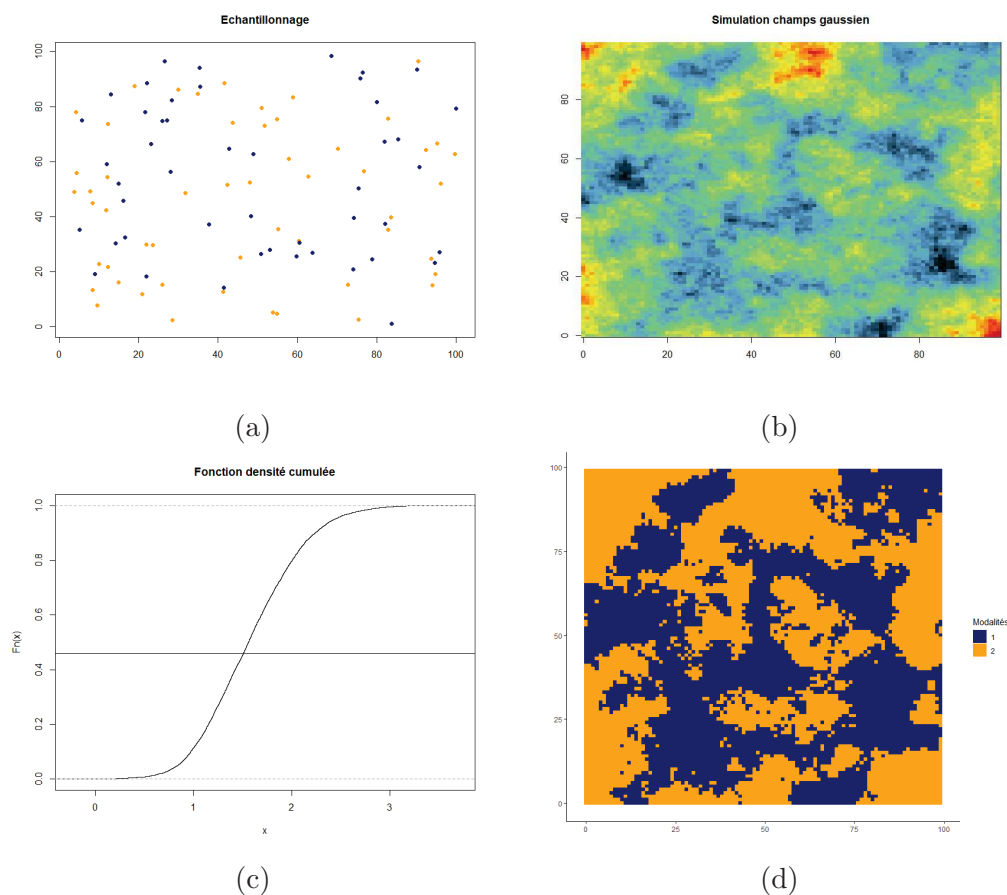


FIGURE 2.5 – Processus de simulation d’une variable catégorielle par gaussienne seuillée (a) données initiales à deux modalités, (b) champ gaussien aléatoire obtenu par simulation conditionnelle par bande tournantes, (c) fonction de densité cumulée ; la ligne horizontale représente la proportion de chaque modalité, (d) champ gaussien aléatoire seuillé résultant de la simulation de la variable catégorielle.

(elles peuvent conditionner les quotas de pêche afférents par exemple) a conduit au développement de différentes méthodes de krigeage. Ainsi, les échantillonnages acoustiques de petits pélagiques, où les fluctuations peuvent être importantes, sont étudiés par krigeage disjonctif (Petitgas, 1993). Dans ce cadre, les quantiles de l’histogramme des densités sont séparés et codés par des indicatrices qui sont ensuite analysées. Une autre approche est le co-krigeage, qui affine les résultats en prenant en compte les relations spatiales entre la biomasse ou les densités d’une espèce et des variables environnementales (Georgakarakos and Kitsiou, 2008 ; Amiri et al.,

2017). Les relations entre espèces et environnement sont rarement étudiées dans un cadre géostatistique, malgré quelques travaux notables, e.g. Bellier et al. (2010). Les différentes méthodes géostatistiques présentées dans ce chapitre seront utilisées pour améliorer l'intégration de la composante spatiale dans les relations espèces et environnement en estuaire de Seine. La variographie sera utilisée à la fois pour identifier objectivement les variables les plus structurées spatialement (chapitre 6) et étudier les relations entre espèces et environnement (chapitre 7). Le krigeage permettra d'interpoler les densités de juvéniles observées et étudier les variations inter-annuelles (chapitre 7). Enfin les simulations seront utilisées dans le cadre de la modélisation de variables catégorielles qui définissent le milieu marin (chapitre 7).

Chapitre 3

Domaine d'étude : la baie de Seine, espace partagé

Les travaux menés durant cette thèse s'intéressent au fonctionnement de la nourricerie de l'estuaire de Seine. Cependant, afin de mieux comprendre le fonctionnement et l'importance de cet estuaire, il est nécessaire de placer ce dernier dans une entité géographique plus large : la baie de Seine elle-même. Cette contextualisation de la zone d'étude permet de mieux cerner les processus physiques et biologiques pouvant influencer le fonctionnement de l'estuaire. Ce travail a été mené dans le cadre d'un stage de Master 2 que j'ai co-encadré (Rivet, 2020). Ce chapitre reprend donc ce travail et ses aboutissements les plus pertinents, ceux ayant contribué à compléter la compréhension de la nourricerie.

3.1 Enjeux de la baie de Seine

3.1.1 Délimitation et paramètres physiques

La baie de Seine est une baie de la Manche, située sur la côte Normande, et dans laquelle se déverse la Seine. Elle est délimitée par la presqu'île du Cotentin à l'ouest, le Calvados au sud et la Seine-Maritime à l'est. Au nord, une ligne reliant la pointe de Barfleur (nord-est Cotentin) et le cap de la Hève (au nord du Havre) représente la limite nord de la baie (figure 3.1).

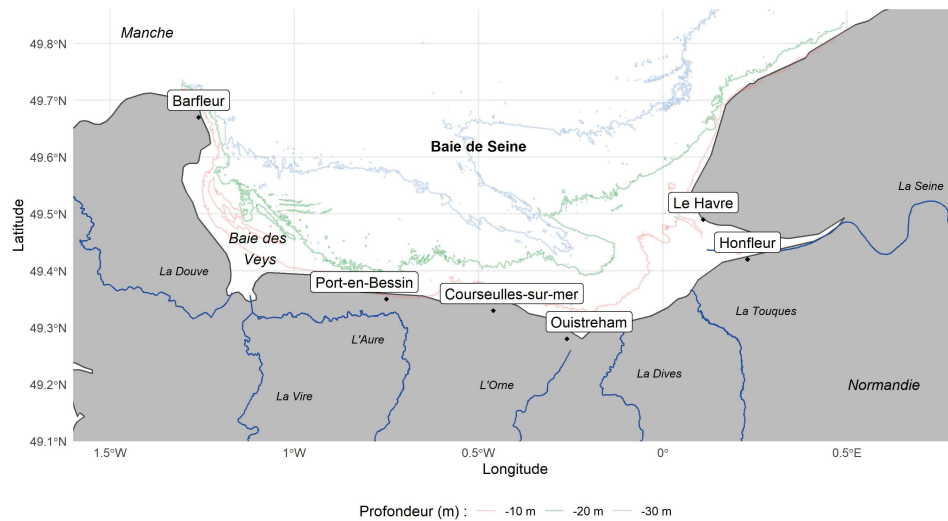


FIGURE 3.1 – La baie de Seine. Les principaux ports et fleuves sont mis en évidence.

La baie englobe l'estuaire de Seine à l'est et la Baie des Veys à l'ouest, qui est le débouché de plusieurs fleuves normands (l'Aure, la Douve, la Vire et la Taute). Elle est relativement peu profonde avec en moyenne 20 mètres de fond, et des maximums locaux de 50 mètres à la limite nord. La baie de Seine est macrotidale, avec des marnages allant jusque 8 mètres lorsque les coefficients de marée atteignent 120 (portail data SHOM <https://data.shom.fr/>). Ce marnage induit une circulation tidale élevée qui permet les échanges entre les embouchures de fleuves et les fonds de la Manche (Thiébaud et al., 1998). Les fonds de la baie de Seine sont ainsi principalement grossiers avec des graviers ou sables et forment un ensemble relativement homogène d'habitats benthiques sur le centre de la baie. La baie des Veys ainsi que l'estuaire de Seine présentent des faciès granulométriques différents de ceux rencontrés dans la partie centrale de la baie, avec des sables plus fins ainsi que des vases dans la partie orientale. Ces dépôts de vases témoignent de l'importance des flux sédimentaires entraînés par la Seine. Ce fleuve représente à lui seul plus de la moitié des flux d'eaux douces français vers la Manche (Dubois, 2012) et draine un bassin versant de 76 000km² qui accueille 16.7 millions d'habitants (dont 12.4 à Paris). La présence de fortes zones urbaines ainsi que de grandes zones d'exploitation agricoles (56.7% de la surface du bassin) ont entraîné des pollutions

chimiques et organiques pendant les dernières décennies, qui se retrouvent dans la baie de Seine (Flipo et al., 2021).

3.1.2 Pluralité des activités humaines

Si la baie de Seine est influencée par les activités humaines du bassin versant, elle concentre aussi de multiples activités anthropiques. La Normandie est la deuxième région française en termes d'activités de pêche, derrière la Bretagne (CRPMEM, 2020). Ces dernières sont principalement côtières (à l'intérieur des 12 milles nautiques) et très diversifiées en termes d'espèces ciblées et de pratique (Toison and Hamon, 2013). Parmi les dix espèces principales en terme de valeur marchande, on retrouve la coquille Saint Jacques *Pecten maximus* (dont la baie de Seine est l'un des principaux gisements en Europe), la sole *Solea solea*, la seiche *Sepia officinalis* et la dorade grise *Spondyllosoma cantharus* (CRPMEM, 2020). Les pêcheurs de la baie de Seine ont généralement une activité diversifiée et pratiquent en moyenne plus de deux métiers par navire (un métier étant la combinaison d'un engin et d'une espèce ciblée).

La pêche est dominée par une flottille de type artisanal (navires de petites tailles et de faible puissance). Elle est soumise à de nombreux aléas naturels (variations des stocks exploités) et socio-économiques (prix des espèces, charges des équipages). A cela s'ajoute des problématiques régionales telles que l'exploitation de sédiments fins et l'agrandissement des zones portuaires, notamment celle du Havre (Desaunay and Beillois, 1976) qui entraînent des conflits d'usage. Un exemple de conflit d'activité est celui de la pêcherie de crevette grise dans l'estuaire de Seine. Dans les années 70, cette pêcherie représentait une forte valeur économique pour plusieurs ports de l'estuaire (Desaunay and Beillois, 1976). En 2018, seuls 16 navires avaient une licence pour la pêche à la crevette (CRPMEM, 2020). L'agrandissement du port du Havre au début des années 2000, est l'une des causes du déclin de cette pêcherie, car une diminution de la biomasse des communautés benthiques a été enregistrée des suites de ces aménagements (Dauvin et al., 2010). Près d'un tiers des conflits recensés par la presse autour de l'aménagement du Grand Port Maritime du Havre, sont des conflits concernant l'environnement estuarien et la biodiversité (Beuret and Cadoret, 2014).

Ces activités portuaires incluent également en partie le trafic maritime lié au transport de marchandises, qui génèrent des pressions supplémentaires aux compartiments biologiques de l'estuaire. D'un côté, les échanges maritimes peuvent favoriser l'introduction d'espèces invasives, sans pour autant que cette problématique ne soit pour le moment préoccupante dans cet estuaire (Verlaque and Breton, 2019). De l'autre, le trafic maritime entraîne la nécessité de gérer les flux sédimentaires. Afin de permettre le passage des navires dans l'estuaire, des opérations de dragages ont lieu de manière récurrente au port du Havre. On retrouve des opérations de maintenance de moindre envergure dans d'autres ports du Calvados tels que Port-en-Bessin, Ouistreham, Cabourg ou Courseulles-sur-Mer. Les impacts de ces opérations sont nombreux et affectent aussi bien la qualité physico-chimique de l'eau, les différents compartiments biologiques (Raoux et al., 2020) que d'autres activités humaines (GEODE, 2012).

Une concurrence pour l'espace existe donc entre les différentes activités anthropiques décrites précédemment. A cela s'ajoute les zones d'extraction de granulats, dont plusieurs concessions ont été ou sont encore en activité en baie de Seine ainsi que les dispositifs liés aux énergies marines renouvelables (EMR) qui prennent de plus en plus d'ampleur dans ce secteur. En baie de Seine, l'installation d'un parc éolien offshore est ainsi prévue au large de Courseulles-sur-Mer comportant 64 éoliennes couvrant une zone de 50 km². L'évaluation de l'impact de ces parcs, menée en amont du projet (Raoux et al., 2018), devrait permettre de pouvoir prendre en compte les différentes activités et inclure dans cette gestion de l'activité la valeur biologique de la baie, que la prochaine section met en avant.

3.1.3 Zones d'importance écologique

Comme évoqué dans les sections précédents (section 1.2.2), la baie de Seine possède des zones à fort intérêt écologique. Six zones Natura 2000 sont recensées : l'estuaire et marais de la Basse Seine, le littoral Augeron, l'estuaire de Seine, la baie de Seine orientale, la baie de Seine occidentale et les Marais du Cotentin et du Bessin - Baie des Veys. Ces zones sont identifiées comme présentant des habitats d'intérêt communautaire ou des espèces à fort intérêt de conservation, ou bien des espaces ciblés spécifiquement pour la conservation de populations d'oiseaux

menacés. Ces différentes zones de conservation représentent au total plus de 20% de la surface de la baie de Seine. Dans ces zones, les activités pouvant altérer les objectifs de conservation doivent ainsi être évaluées afin de mesurer leurs impacts potentiels. Au-delà de l'aspect habitats et oiseaux, la baie de Seine abrite des zones de nourriceries pour de nombreuses espèces de poissons (Riou et al., 2001). Ces zones à fort intérêt écologique sont soumises à des pressions anthropiques, notamment en estuaire de Seine, où les différents aménagements portuaires ont altéré la fonction de nourricerie au fil du temps (Rochette et al., 2010). Moins encadrées réglementairement que les zones Natura 2000, les mesures de restauration de ces nourriceries sont encore très limitées et les pressions anthropiques qui s'exercent sur les communautés de juvéniles sont encore fortes (voir chapitre 5).

3.1.4 Une approche spatialisée intégrée : la planification spatiale marine

Les paragraphes précédents ont montré que la baie de Seine abrite de nombreuses activités humaines aux dimensions économiques et sociales diverses et importantes, ainsi que des espaces écologiques sensibles. Il est donc nécessaire que ces différents aspects soient pris en compte dans la gestion de cet espace. La planification spatiale marine (ou Marine Spatial Planning : MSP) est le cadre de référence européen devant permettre la coordination de toutes les actions de gestion et l'utilisation de l'espace maritime (Schaefer and Barale, 2011). Selon l'UNESCO, elle se définit comme *"un processus public d'analyse et de répartition spatio-temporelle d'activités anthropiques dans les zones marines afin d'atteindre des objectifs écologiques, économiques et sociaux généralement spécifiés dans le cadre d'un processus politique. La planification spatiale maritime est, entre autres caractéristiques, axée sur l'écosystème et sur la gestion par zone. Elle est intégrée, adaptative, stratégique et participative"* (<https://www.mspglobal2030.org/about/>).

L'approche intégrative de la MSP permet mieux comprendre les pressions anthropiques dans des zones fonctionnelles importantes, telles que les nourriceries, et donc d'envisager des mesures de gestion plus efficaces (Muñoz et al., 2018). Dans le cas de la baie de Seine, au vu de la situation exposée dans la section précédente, il est donc nécessaire d'inclure les pêcheries et les communautés de poissons, bien

que ces aspects soient rarement abordés lors de l'établissement d'une MSP (Janßen et al., 2018). Sa mise en place, ainsi que les mesures de gestion associées doivent également prendre en compte les changements environnementaux au risque de devenir obsolètes (Rilov et al., 2020). Dans le cadre baie de Seine, deux éléments peuvent être cités pour illustrer ce besoin. La manche orientale s'est réchauffée sur les deux dernières décennies, modifiant par exemple la typologie des communautés de poissons en baie de Somme (Auber et al., 2017). La concentration en chlorophylle *a*, un marqueur du fonctionnement du premier niveau trophique des écosystèmes marins, est également en diminution dans toute la Manche (Gohin et al., 2019). Les auteurs invoquent la mise en place de nouvelles réglementations qui ont réduit les flux de nutriments. Ces modifications ont lieu dans des écosystèmes voisins à la baie de Seine et sur différents compartiments biologiques. Il est donc probable que les pressions environnementales et anthropiques impactent aussi le fonctionnement écologique de la baie de Seine.

3.2 Régionalisation de la baie de Seine

3.2.1 Objectifs et problématiques

L'objectif premier de ce travail était d'asseoir la mise en place d'une planification maritime spatiale en informant l'ensemble des processus en jeu dans la baie de Seine (environnement physique, communautés écologiques et activités humaines). Afin de résumer la quantité d'informations disponibles, une zonation de l'espace en structure homogène a été élaborée. Cette zonation permet de déterminer si des sous-régions homogènes en terme spatial et temporel existent dans la baie de Seine, et comment ces sous-régions potentielles se caractérisent dans les différents niveaux de fonctionnement de l'écosystème et de ses usages. L'objectif est donc de mieux cibler les régions à étudier dans la baie de Seine en fonction de leurs caractéristiques physiques et biologiques, et des activités humaines présentes. La centre de la baie de Seine est souvent dépeinte comme une zone homogène (Baffreau et al., 2017) encadrée par des estuaires avec le débit de la Seine qui initie un courant côtier remontant jusqu'en baie de Somme (Cugier et al., 2005). Ce travail vise à confirmer ou infirmer cette assertion d'une manière objective par le biais

d'une régionalisation de la zone d'étude.

3.2.2 Méthodologie

Rassembler et représenter toutes les informations disponibles dans le cadre de la mise en place d'une MSP peut mener à l'élaboration de cartes où la juxtaposition d'information rend leur lecture puis leur intégration délicates dans un cadre de gestion (figure 3.2).

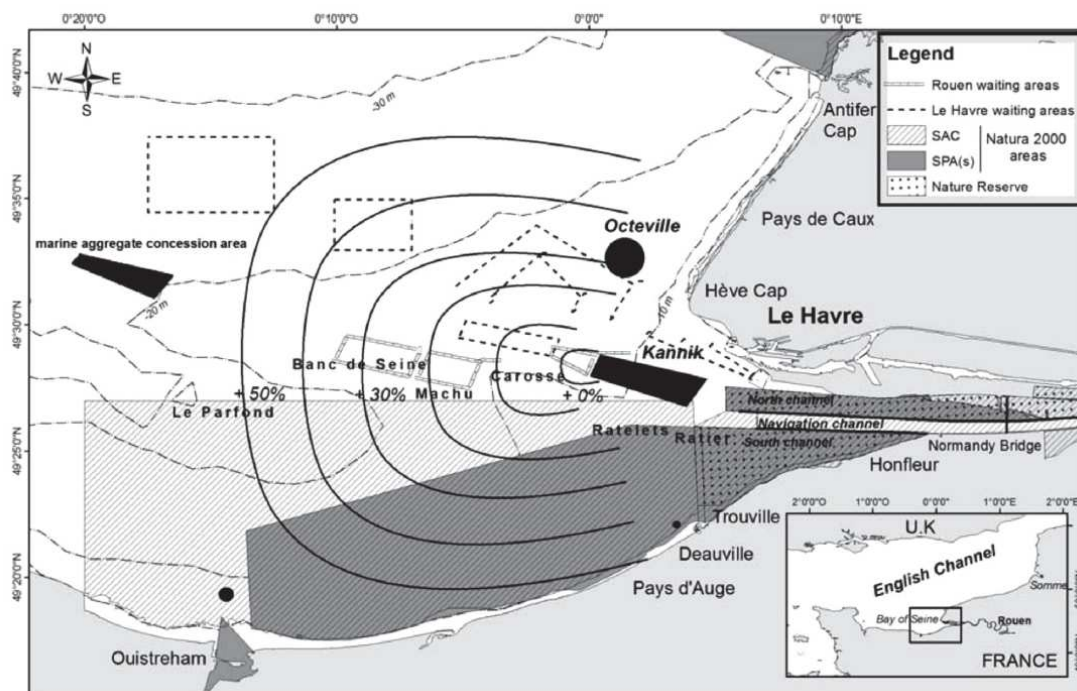


FIGURE 3.2 – Localisation des contraintes anthropogéniques et des réserves naturelles de la baie de Seine orientale. Figure extraite de Marmin et al. (2014).

Dans le cadre méthodologique adopté ici, trois régionalisations distinctes sont opérées :

- une régionalisation de l'environnement : basée sur les données environnementales, elle intègre huit variables obtenues par acquisitions satellitaire ou issues de modélisations et récupérées en libre accès sur <https://resources.marine.copernicus.eu/products> (concentration en chlorophylle *a*, turbidité, produc-

tion primaire, détritiques, concentration en oxygène dissous, salinité, particules et température de surface),

- une régionalisation des communautés biologiques : utilisant les données issues de la campagne CGFS - Channel Ground Fish Survey (Le Roy et al., 1988). Les communautés sont rassemblées par groupes fonctionnels utilisant les bases de données de traits BIOTIC (MarLIN, 2006) pour les taxons invertébrés et Beukhof et al. (2019), pour les taxons vertébrés,
- une régionalisation des usages : vus à travers l'utilisation de l'espace des navires en fonction de leurs typologies et représentés numériquement par la fréquence des émissions de positions fournies par l'AIS (Automatic Identification System, voir Svanberg et al. (2019)) par unité de surface, ou pixel. Ces données sont également récupérées sur le portail européen <https://www.emodnet-humanactivities.eu/>.

Données environnementales

L'hétérogénéité des formats de données et leurs disponibilités nécessite d'adapter la méthodologie de zonation pour chacun de ces types de données. La figure 3.3 résume les différentes étapes qui ont été nécessaires pour obtenir les régionalisations.

Chaque variable environnementale est représentée par une succession de cartes dont l'unité spatiale est déterminée par la résolution du capteur satellitaire (un carré de 2km x 2km pour la température par exemple) ou du modèle ayant élaboré la simulation. Par unité de surface, ou pixel, une moyenne annuelle du paramètre est calculée afin d'homogénéiser les résolutions temporelles entre paramètres. Chaque pixel d'une variable donnée, contient alors une série temporelle annuelle. Les séries temporelles de ces pixels sont ensuite regroupées par classification ascendante hiérarchique (CAH) en utilisant le critère de Ward sur la matrice de distance euclidienne. La classification permet de déterminer des groupes de séries temporelles similaires et ces groupes sont représentés dans l'espace géographique. Les zones obtenues correspondent pour chaque paramètre à des espaces où les valeurs sont proches et où les tendances temporelles tendent à se ressembler. Une fois les huit cartes régionalisées obtenues, un second groupement est opéré afin de

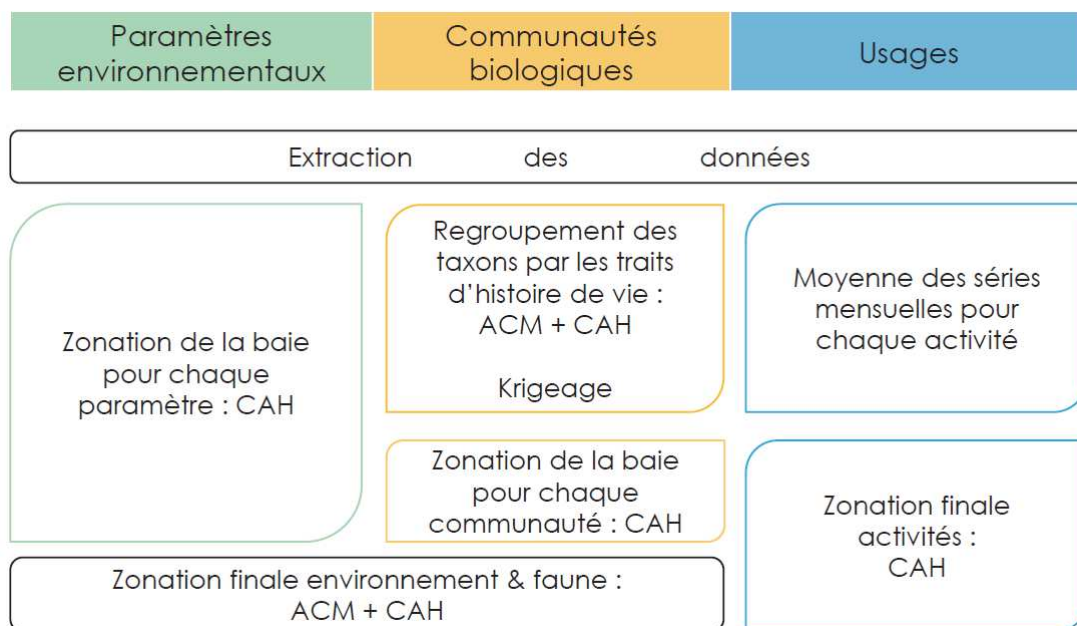


FIGURE 3.3 – Schéma de la méthodologie adoptée afin de réaliser la régionalisation de la baie de Seine sur trois ensembles de paramètres différents, extrait de Rivet (2020). CAH est le sigle pour Classification Ascendante Hiérarchique.

résumer l'information sur une seule carte de régions environnementales similaires. Parce que les cartes régionalisées sont de type catégoriel, ce dernier regroupement fait appel à une analyse des correspondances multiples (ACM) et d'un groupement par CAH en utilisant le critère de Ward.

Communautés biologiques

Les communautés biologiques sont décrites à partir des données collectées par la campagne CGFS qui a lieu annuellement en Manche Est depuis 1988. L'échantillonnage obtenu peut paraître déséquilibré (figure 3.4) avec des zones au centre et à l'est de la baie où aucun trait de chalut n'est recensé. Cependant, il est à noter que les zones estuariennes, qui sont sujettes à de plus grandes variabilités que le centre de la baie, sont bien représentées.

Après vérification taxinomique, on recense au total 190 taxons, faune benthique et poissons confondus. Faire une analyse sur chacun de ces taxons rendrait la quantité d'information à traiter trop grande pour les analyses suivantes. Le choix est

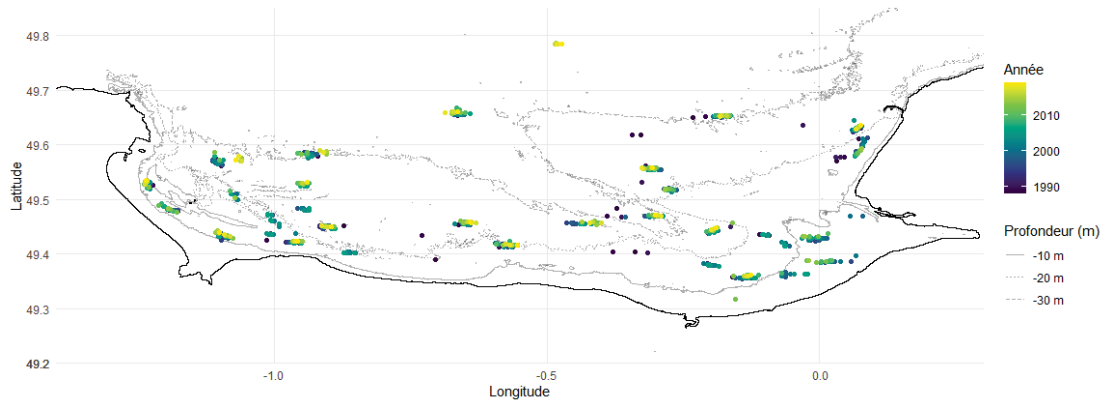


FIGURE 3.4 – Coordonnées des traits de chalut effectués par la campagne CGFS dans la baie de Seine de 1998 à 2019.

donc fait de rassembler les communautés biologiques en groupes fonctionnels. La représentation des communautés biologiques par leurs traits fonctionnels principaux a aussi du sens en terme de gestion, puisqu'elles simplifient la mise en place des règles de gestion sur des groupes spécifiques possédant des caractéristiques écologiques similaires (modalité de reproduction, proies principales, etc...). A partir des bases de données de traits fonctionnels évoquées précédemment, une sélection a été opérée afin de ne garder que certains traits, ceux dont les données non disponibles étaient limitées. Pour les taxons de poissons, cela correspond à l'âge et la taille maximums, l'âge à maturité, le coefficient de croissance, le niveau trophique, l'habitat et le régime alimentaire. Pour les taxons benthiques, ce sont l'âge maximum et à maturité, l'habitat, la capacité migratoire, le type de fécondation, la fréquence de reproduction et le caractère grégaire, solitaire ou colonial. De plus, le statut UICN (Union internationale pour la conservation de la nature), bien que n'étant pas un trait d'histoire de vie en soit, a été ajouté afin d'introduire directement des préoccupations de gestion dans l'établissement des groupes d'espèces. Ces groupes sont créés par la combinaison d'une ACM et d'un groupement par CAH en utilisant le critère de Ward. Les traits sont d'abord catégorisés afin de pouvoir être traités dans l'ACM et ce sont les scores de chaque taxon dans l'espace

de l'ordination qui permettent de calculer la matrice de distance euclidienne que résume la CAH. Afin de pouvoir effectuer une régionalisation comparable à celle de l'environnement ou des activités humaines, où les données sont connues en tout point de la baie, il est nécessaire d'estimer des champs continus de densités. Une étape de krigeage ordinaire a donc été réalisée sur les abondances moyennes de chaque communauté fonctionnelle pour chaque année. Comme pour les données environnementales, un premier groupement rassemble les pixels suivant les mêmes tendances pour chaque communauté. Un second regroupement est ensuite opéré sur les cartes obtenues afin d'obtenir la régionalisation finale des communautés biologiques.

Activités humaines

L'AIS est un système d'aide à la navigation. Il comprend un récepteur GPS, qui capte la position géographique, et un émetteur de données qui diffuse cette position sur les canaux VHF (Very High Frequency). Les positions AIS des navires en baie de Seine ne sont accessibles de manière ouverte que depuis 2017. Bien que l'AIS ne soit pas obligatoire sur les navires de plaisance et les navires de pêche de moins de 15 mètres, les fonds de la baie de Seine font que la plupart de ces navires activent leurs transmetteurs, ce qui rend les données représentatives quant à l'idée de la distribution du trafic maritime. Au final, ce sont cinq classes de navires ont été définis en regard des usages majoritaires associés :

- les navires de pêche,
- les navires de dragage,
- les navires de services (services portuaires, de sauvetage ou militaires),
- les navires de plaisance,
- les navires de transports.

Les cartes mensuelles du trafic de chaque catégorie sont moyennées pour n'obtenir qu'une seule carte par catégorie et sont ensuite regroupées pour obtenir une régionalisation finale résumant la spatialisation des usages humains en baie de Seine.

3.2.3 Baie de Seine régionalisée

La figure 3.5 représente les régionalisations obtenues pour les paramètres environnementaux, les communautés biologiques et les activités humaines. Les différentes régionalisations ont permis d'identifier des régions similaires en terme de fonctionnement environnemental, biologique et d'usage. Bien que le nombre de régions obtenues varie selon la régionalisation, des ensembles communs à la baie se dégagent. Le premier est l'embouchure de la Seine, où l'on retrouve une grande concentration de différentes régions (trois régions environnementales, trois régions biologiques et toutes les régions d'activités humaines). La baie des Veys, à l'ouest, est également reconnue, avec une région environnementale et communautaire propre et peu de diversité quant aux activités maritimes. Enfin, le centre de la baie et les zones les plus au large sont de grands espaces avec une ou deux régions principales. L'hétérogénéité en zone côtière était attendue et reflète la présence des estuaires, où la variabilité environnementale est plus importante (Otsuka et al., 2018).

Les caractéristiques de chaque région sont explorées à l'aide de boîtes à moustache (figures 3.6, 3.7 et 3.8). La région 6, au centre de la baie, est la région la plus saline, mais où tous les autres paramètres environnementaux sont les plus faibles. Les régions 5, 4 et 2 forment le gradient estuarien de l'estuaire de Seine, la région 3 est celle de la baie des Veys et la région 1 est une zone côtière de transition entre le large et les estuaires. Les valeurs de particules en suspension, de salinité et de production primaire confirment bien que la Seine influence la dynamique de l'estuaire par l'apport d'eau douce. Les données de détritiques qui rassemblent la matière organique dissoute ainsi que des résidus d'origine continentale non vivants rappellent qu'elle amène aussi avec elle des niveaux de pollution, plastique par exemple (Tramoy et al., 2019), plus importants. Les résultats de la régionalisation environnementale à partir des données satellitaires permettent bien de distinguer des espaces qui vont avoir des fonctionnements écologiques différents.

Contrairement à l'environnement, la régionalisation des communautés biologiques démersales ne discrimine pas plusieurs régions communautaires en embouchure de l'estuaire de Seine, mais une seule région s'étend sur toute la baie de Seine orientale. A première vue, il existe donc un assemblage particulier unique re-

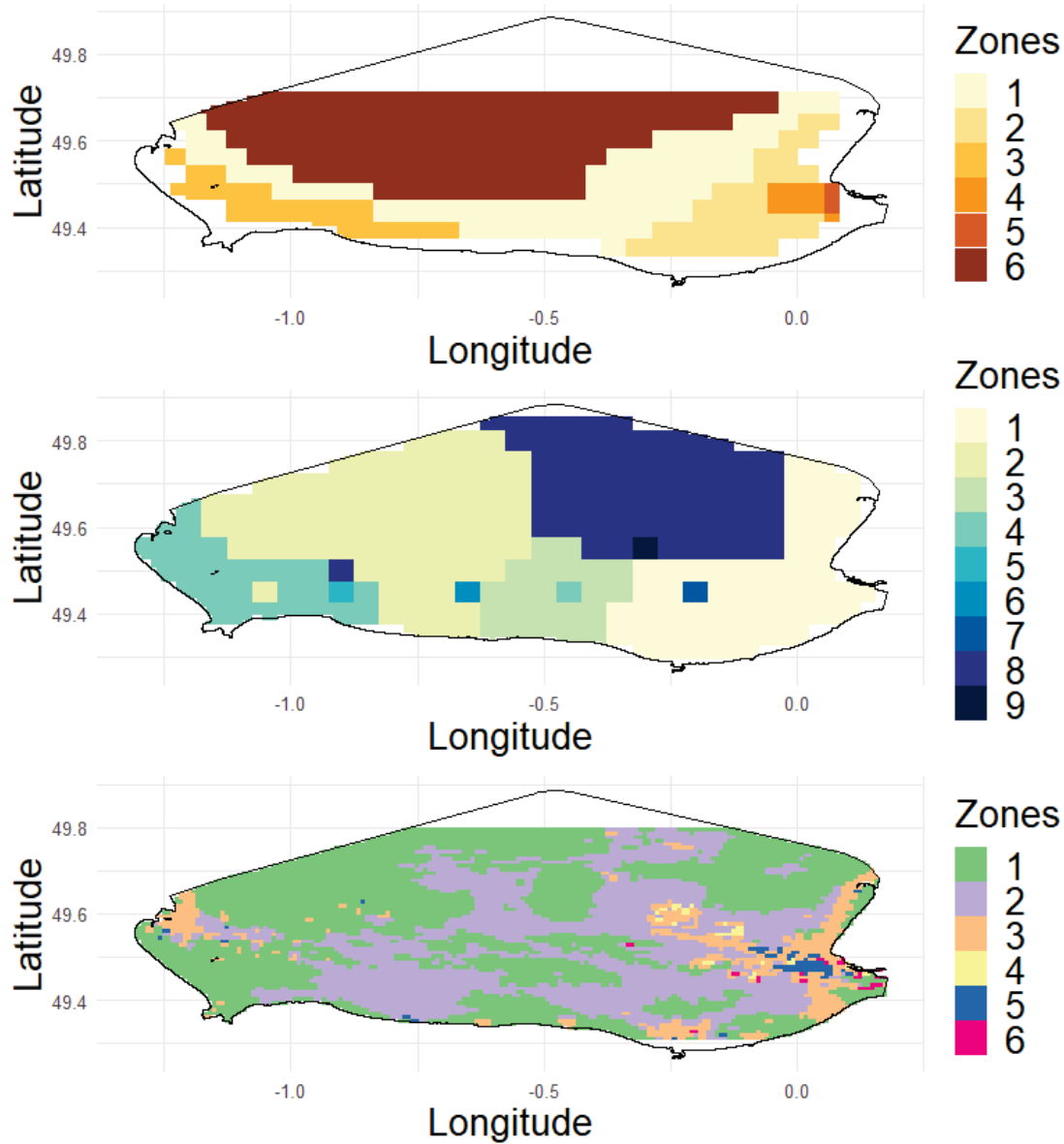


FIGURE 3.5 – Régionalisations de la baie de seine obtenues pour (haut) les variables environnementales, (milieu) les communautés biologiques basées sur des traits fonctionnels et (bas) les usages marins. Adapté de Rivet (2020).

latif à l'estuaire, ce qui entre en contradiction avec la variabilité environnementale observée. L'utilisation de la campagne CGFS, dont la zone d'échantillonnage est supérieure à l'échelle de la nourricerie, peut entraîner un manque de précision dans la distinction de communautés à une échelle plus fine. Les résultats du chapitre 5

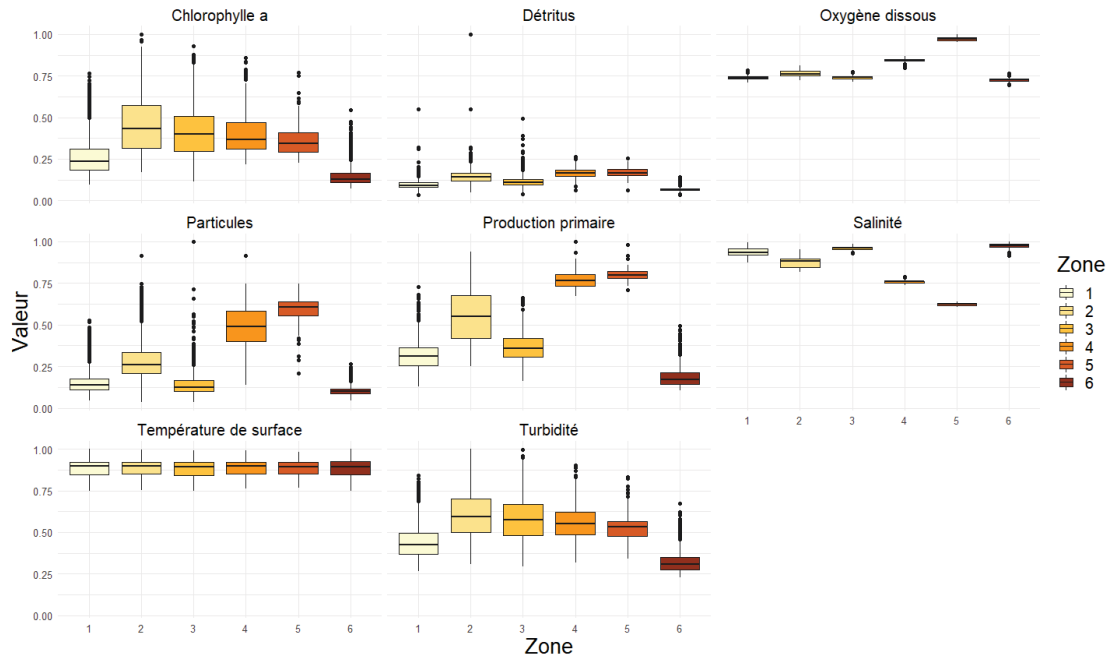


FIGURE 3.6 – Boîtes à moustaches résumant la distribution des valeurs de paramètres environnementaux (valeurs divisées par le maximum enregistré) pour chaque zone créée par régionalisation. Extrait de Rivet (2020).

mettront en avant le fait que l'estuaire se caractérise par plusieurs communautés biologiques distinctes. Certaines régions de la baie de Seine sont constituées de pixels uniques. Ces derniers proviennent de communautés particulières dont les distributions krigées isolent ces pixels. Les poissons pélagiques suivent particulièrement ce cas de figure, ce qui oblige dans certains cas à adapter les méthodologies employées (Petitgas, 1993).

La régionalisation des activités maritimes résume quant à elle les principales tendances évoquées en début de chapitre, avec une multiplicité des activités dans l'estuaire de Seine et une baie de Seine où les activités de pêche sont localisées et représentent également l'activité principale (région 2). La régionalisation permet également de visualiser les zones où les activités sont minimales (région 1). Dans le cadre de la planification de l'espace maritime, ce type de résumé cartographique peut faciliter la prise de décision de gestion par l'information quantitative qu'il véhicule.

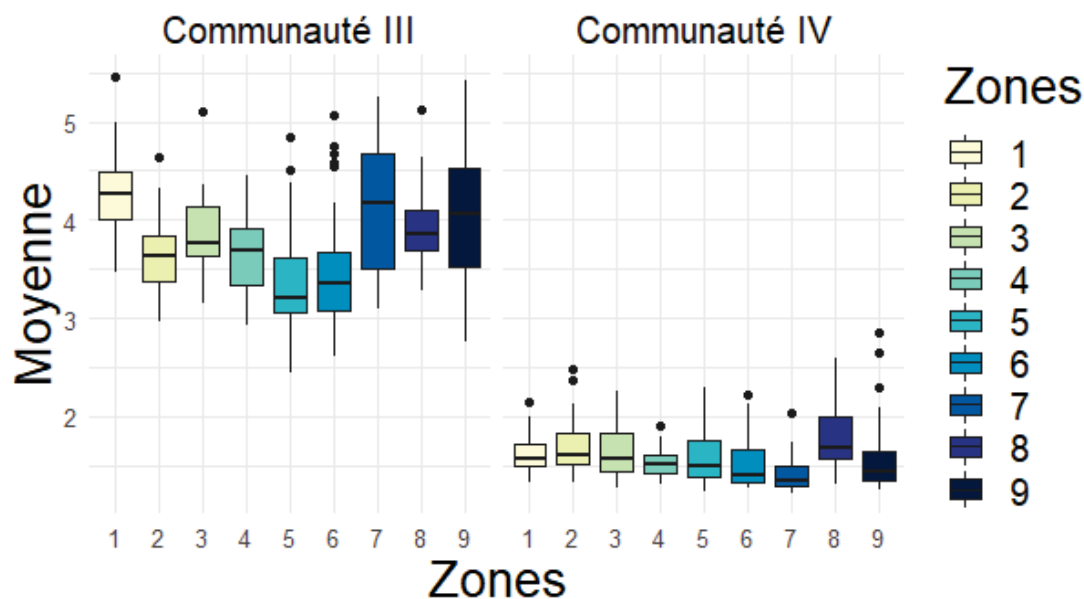


FIGURE 3.7 – Boîtes à moustaches résumant la distribution des valeurs de densités moyennes (individus par m²) pour les communautés biologiques dont les différences inter-zones sont les plus fortes. La communauté III regroupe 45 taxons, caractérisés par les anchois et les lançons. La communauté IV regroupe 7 taxons piscivores à haut niveau trophique.

3.3 Conclusions et bilan

La régionalisation de la baie de Seine a permis de mettre en évidence des espaces marins singuliers et de déterminer comment s'organiser les activités humaines en leur sein.

La comparaison des régions obtenues avec la littérature a montré que les constructions étaient cohérentes à des réalités observées jusqu'ici de manière fragmentaire, avec des zones estuariennes distinctes sur des plans biologiques et des activités humaines localisées. Cette méthodologie, appliquée ici à la baie de Seine, est transposable à l'ensemble des mers européennes, pour peu que les informations utilisées pour élaborer les régionalisations soient disponibles. Cette généralisation a pu être mise en application dans le cadre d'un hackathon où la régionalisation a été opérée pour n'importe quelle zone choisie des mers européennes (Encart 2). La régionalisation de la baie de Seine permet de replacer le site d'étude de la

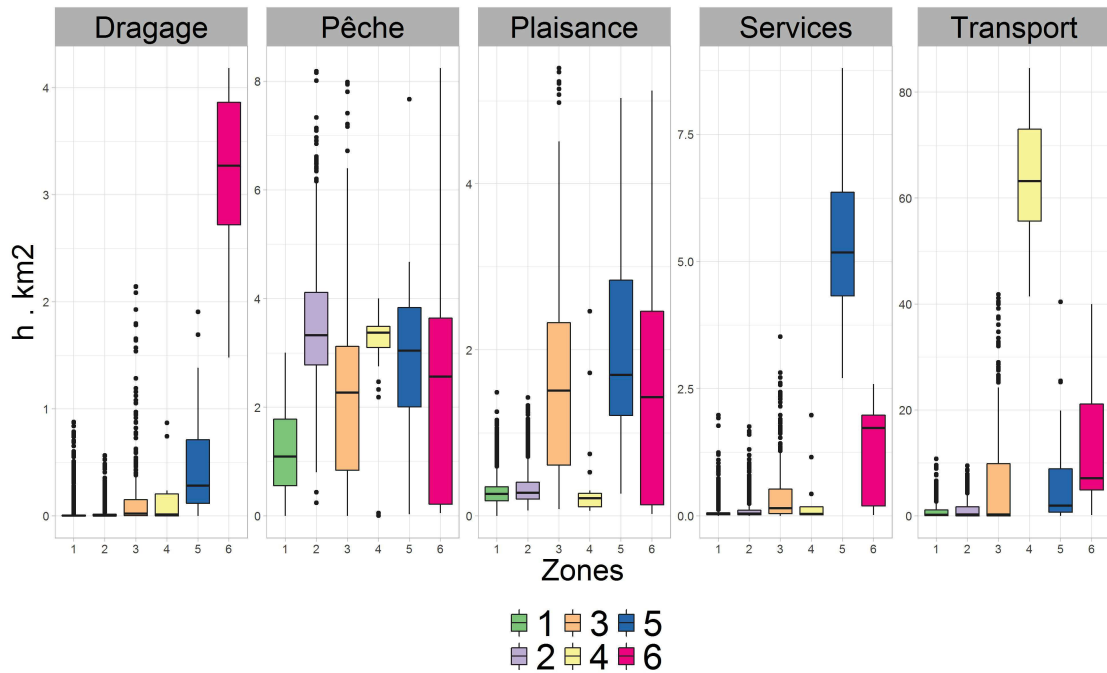


FIGURE 3.8 – Boîtes à moustaches résumant la distribution des valeurs densités de navires ($h.km^{-1}$) pour chaque zone créée par régionalisation. Extrait de Rivet (2020).

thèse dans un contexte régional. L'estuaire de Seine est un écosystème qui semble homogène d'un point de vue communautaire malgré de nombreuses pressions anthropiques et un gradient environnemental marqué. Les communautés biologiques vues par une campagne hauturière ne semblent pas refléter d'hétérogénéité que l'on pourrait attendre dans un milieu fortement variable, mais le chapitre 5 étudiera en détail les communautés de poissons de l'estuaire en s'appuyant sur une campagne centrée sur la nurricerie.

Un effort considérable a été apporté sur la méthodologie employée dans ces travaux, avec un objectif de la rendre transparente, objective et reproductible au possible. Ainsi, toutes les données utilisées dans le cadre de ce stage sont issues de portails en libre accès, qu'ils soient européens (EMODnet, Copernicus pour les données environnementales, BIOTIC et DATRAS pour les données biologiques) ou internationaux (WoRMS : World Register of Marine Species pour la taxonomie). Ces travaux illustrent aussi un des apports de la mise à disposition au public

des données, en permettant ainsi leur valorisation scientifique. Enfin, les scripts associés au travail ont été mis en ligne afin d'être accessibles par tous, assurant la reproductibilité des résultats produits durant ce stage (<https://github.com/ldbk/SeineMSP>).

Encart 2 : Le Marine Analyst

Les portails de distribution de la donnée marine permettent aujourd'hui de documenter les usages marins et les rendre disponibles à tous. Ces plates-formes sont nombreuses et d'un usage souvent complexe. Il existe une multitude de portails et chacun propose des outils de distribution et de visualisation souvent différents les uns des autres.

Le Marine Analyst simplifie et agrège l'accès aux données marines mises à disposition par les différents portails européens (EMODNET, Copernicus, IUCN, ICES...). A cet accès, le Marine Analyst intègre un système analytique complet et ouvert. L'objectif est de créer de la valeur ajoutée aux informations individuelles pour répondre à des enjeux sociétaux et environnementaux liés au domaine marin, tout cela d'une manière documentée et transparente, pour appuyer les décisions politiques et les actions citoyennes en se basant sur les informations disponibles les plus pertinentes.

Les méthodes d'analyses de données employées ont été choisies afin de diminuer les différentes interprétations possibles. Dans le cadre du module de régionalisation, le nombre de groupements dans les classifications provient d'une liste d'indices et le choix de l'algorithme de groupement même a été soumis à un processus de sélection sur la base d'indices mesurant l'homogénéité intra-groupe et la distance de séparation entre groupes.

Le développement de ces scripts analytiques du Marine Analyst s'est fait à l'occasion d'un Hackathon (Ocean Hackathon 2020) à Brest, où il a remporté la première place.

<http://marine-analyst.eu/>.

Chapitre 4

Sciences des données et écologie

4.1 L'écologie, productrice de données

L'écologie cherche à comprendre et étudier les relations entre les organismes vivants et leur environnement, biotique ou abiotique. Cependant, avant de pouvoir comprendre, il existe une étape préalable d'observation et de documentation de ces interactions et donc de mesures ou d'échantillonnages.

L'acquisition de données peut être grossièrement séparée en deux catégories : les données issues d'observations occasionnelles ou opportunistes, et les données issues d'un plan d'échantillonnage permettant de répondre à une problématique précise ou de tester une hypothèse relative au processus observé (Boero, 2009). La première méthode permet une acquisition généralement rapide et peu coûteuse de l'information. Elle permet une description de certains processus écologiques, mais reste difficilement transposable à l'ensemble d'une population. De plus, ces observations ont souvent lieu dans des écosystèmes accessibles, où les prélèvements sont facilement effectués (Evans, 1947; Karki et al., 2021). De ce fait, elles ne reflètent souvent qu'une partie de la complexité des interactions écologiques. La seconde approche permet une interprétation plus générale des résultats obtenus sur un processus écologique donné car (1) elle répond à un questionnement initial et (2) la structuration du plan d'échantillonnage répond à un besoin identifié et des hypothèses précises (Chase and Knight, 2013; Elphick, 2008; Loos et al., 2015).

L'environnement étant en constante évolution, l'étude des processus écologiques associés doit s'appuyer sur des observations répétées dans le temps. Les séries temporelles en écologie sont donc nécessaires à l'évolution de la discipline. Certains auteurs comme Boero et al. (2015) font des liens entre les sciences historiques et l'écologie, incitant à faire des liens entre les événements passés et les dynamiques actuelles. L'écologie marine est une sous-discipline de l'écologie où ces séries temporelles existent depuis longtemps, notamment en raison de l'exploitation économique de certaines espèces, documentée d'abord pour des raisons comptables sur plusieurs décennies voire siècles (Lajus et al., 2007). L'utilisation de ces séries fait appel au concept de "Marine Historical Ecology" (Engelhard et al., 2016). Une fois encore le pont est fait entre l'histoire et l'écologie. Les sciences halieutiques ne sont pas les seules séries temporelles existantes en milieu marin. De nombreux observatoires ont été créés (Ducklow et al., 2009), tous ayant pour but d'observer sur le long terme des données permettant de mieux informer notamment sur les relations espèces et environnement. Plus ces séries temporelles s'allongent avec les années, plus leur intérêt pour les écologistes qui les étudient augmente. La littérature sur les observatoires marins est active, montrant que leurs développements sont toujours d'actualité (Bastos et al., 2016 ; Crise et al., 2018). Malgré l'apport évident de ces jeux de données à la compréhension des différents processus océaniques et écologiques, une limite des plus difficile à franchir pour ces observatoires est de pouvoir maintenir financièrement leurs fonctionnements de façon pérenne. Ainsi, valoriser les données issues des observatoires et autres campagnes de suivis est essentiel pour justifier les coûts associés et assurer la continuité des financements. Les principales formes de valorisation de ces données passent par la mise à disposition des données collectées à l'ensemble de la communauté et par la publication d'un ou plusieurs articles scientifiques basés sur ces données, lorsque les opérateurs de ces observatoires en ont la possibilité (Powell, 2016).

4.2 La mise à disposition des données

La prochaine section décrit une forme de valorisation des données qui a été employée lors de la thèse : le *data paper*. Cette valorisation est naturellement mise en

avant au vu du travail nécessaire sur les données brutes sur lesquelles la thèse s'appuie : le suivi NOURSEINE. Le data paper est donc l'occasion de décrire le plan d'échantillonnage ainsi que l'homogénéisation et les corrections effectuées dans les données.

Ce chapitre a fait l'objet d'un article :

CARIOU, Thibault, DUBROCA, Laurent, et VOGEL, Camille. Long term survey of the fish community and associated benthic fauna of the Seine estuary nursery grounds. Scientific data, 2020, vol. 7, no 1, p. 1-8.

4.2.1 Hébergement pérenne de la donnée et big data

La première étape dans la valorisation d'un jeu de données est de pouvoir le partager au plus grand nombre. Les acteurs de la recherche voient d'une manière favorable le partage des données, et l'étude de Mills et al. (2015) montre que 93% des PI (Principal Investigators ou chercheurs principaux) ont au moins une fois partagé leurs données. Si cette information montre bonne volonté des personnes concernées de vouloir partager les données qu'elles ont acquises, il existe une différence entre les partager sur demande et les mettre en libre accès et 63% des sondés émettent "de sérieux doutes" à l'idée d'un accès libre aux données brutes. Les données, si elles sont donc généralement disponibles sur demande, peuvent aussi être déposées dans un répertoire dématérialisé public. Dans ce cas, n'importe qui ayant accès au portail peut accéder aux données dans le format dans lequel elles ont été déposées. Comme Kleiner (2011) le fait remarquer, cette mise à disposition est très hétérogène selon les domaines, la génomique étant un domaine notamment plus avancé sur le partage que la climatologie. Une revue des données en écologie et évolution non-moléculaire montre que plus de la moitié des jeux de données étudiés ne sont pas complets ou réutilisables en l'état (Roche et al., 2015, 2021). Si les pratiques évoluent et la mise à disposition tend à devenir de plus en plus fréquente, il faut encore pouvoir le faire rigoureusement. L'intérêt d'un data paper s'en trouve donc accru (voir sous-section suivante).

S'il est important d'adopter les bonnes pratiques dans la publication d'un jeu de données, c'est que ces derniers ont tendance à devenir très importants en taille, et ceux en écologie ne font pas exception ; on parle alors de données massives ou *big data*. Hampton et al. (2013) font le point sur le devenir de l'écologie dans ce contexte. L'origine de tels volumes de données est multiple : les sciences participatives, les données à haute résolution spatiale ou temporelle de type observations satellitaires ou encore des suivis temporels maintenus sur de longues périodes qui s'accroissent avec le temps. Il est donc nécessaire que les écologues apprennent à manipuler des jeux de données riches ou hétérogènes et puissent les utiliser et réutiliser. Le partage et le travail sur de tels jeux de données amènent avec eux de nouvelles problématiques dans les domaines de l'informatique et de l'économie, comme le soulèvent Deelman et al. (2008).

4.2.2 Vulgarisation technique : le data paper

Un data paper, ou littéralement un "article de données", est un article scientifique dont le but n'est pas de renseigner sur une avancée scientifique en tant que telle, mais de décrire et présenter une information acquise par échantillonnage, campagnes de suivis, analyses ou synthèse bibliographique. L'intérêt d'un data paper est d'une part, de rendre visible le jeu de données, de le rendre accessible, mais également de lui donner une plus-value en passant par une étape de peer-review. Si ce dernier point peut être sujet à discussion (Lee et al., 2013), il n'en reste pas moins qu'une étape de vérification supplémentaire par un reviewer indépendant renforce la qualité du jeu de données et de sa documentation. Par conséquent, c'est un mode d'écriture recommandé en écologie notamment sur les données de biodiversité (Chavan and Penev, 2011). Le data paper implique la mise à disposition du jeu de données présenté, et donc permet sa réutilisation par la communauté scientifique. Quelques personnes peuvent voir cette disponibilité comme un abandon du jeu de données (ou bien la perte d'un article que quelqu'un d'autre aura écrit plus vite), mais la mise en place d'un DOI rend bien compte de la contribution des personnes ayant établi cette base. De plus, un apport extérieur peut permettre de voir les données sous un nouvel angle, avec d'autres méthodes d'approches et de compétences, ce qui peut amener à de nouveaux questionnements.

Dans le cadre de la thèse un data paper a été rédigé et publié dans *Scientific data* (ISSN 2052-4463) (Cariou et al., 2020b). Cet article présente donc les données issues de la campagne NOURSEINE menée par l'IFREMER en estuaire de Seine. Plus que la nouveauté de la série temporelle et son originalité, c'est la mise à disposition d'une base utilisable simplement qui est mis en avant dans l'article.

4.2.3 Data paper : Long term survey of the fish community and associated benthic fauna of the Seine estuary nursery grounds

La première étape, bien qu'elle ne figure pas dans le data paper en soit, fut de choisir quel dépôt allait héberger les données. Cette décision a été conditionnée par le choix préalable du journal. De nombreux journaux se développent visant spécifiquement à publier ce type d'article, et leur domaine d'étude varie. Ils peuvent être spécialisés (Botanical Studies, Annals of Forest Science) ou plus généraux (PLOS One, Data in Brief). Le choix a été fait de viser une revue généraliste, Scientific Data, puisqu'il n'y a pas de revue dédiée spécifiquement aux données écologiques marines et ce journal avait auparavant publié des jeux de données similaires à celui de NOURSEINE (Chen et al., 2018). La liste des dépôts recommandés par le journal a donc servi de base au choix pour l'hébergement des données. Au moment de la publication, le dépôt institutionnel de l'Ifremer, SEANOE, n'était pas listé et donc pas disponible. Ce n'est plus le cas depuis 2021 et cela montre que les journaux se développent et élargissent le spectre des publications possibles. Le choix a été fait d'héberger les données NOURSEINE dans le répertoire Zenodo (Cariou et al., 2020a). Bien que Zenodo soit plus généraliste, le fait qu'il soit développé et hébergé dans une entité européenne, le CERN, fournit une assurance quant à la pérennité du dépôt et la robustesse des infrastructures informatiques le supportant. Ne pas avoir utilisé un dépôt spécialisé permet aussi au jeu de données d'être découvert par une communauté scientifique plus large, et donc, potentiellement, de supporter de nouveaux questionnements scientifiques. Le protocole d'échantillonnage des campagnes nourriceries menées par l'IFREMER a été standardisé et le document mis en libre accès, avant sa description dans le data paper (Delaunay

and Brind'Amour, 2018). Cependant, sa traduction en anglais et sa publication dans une revue internationale permettent de mettre en avant les méthodologies utilisées et affinées depuis 20 ans à l'IFREMER. Ce protocole est résumé par la figure 4.1

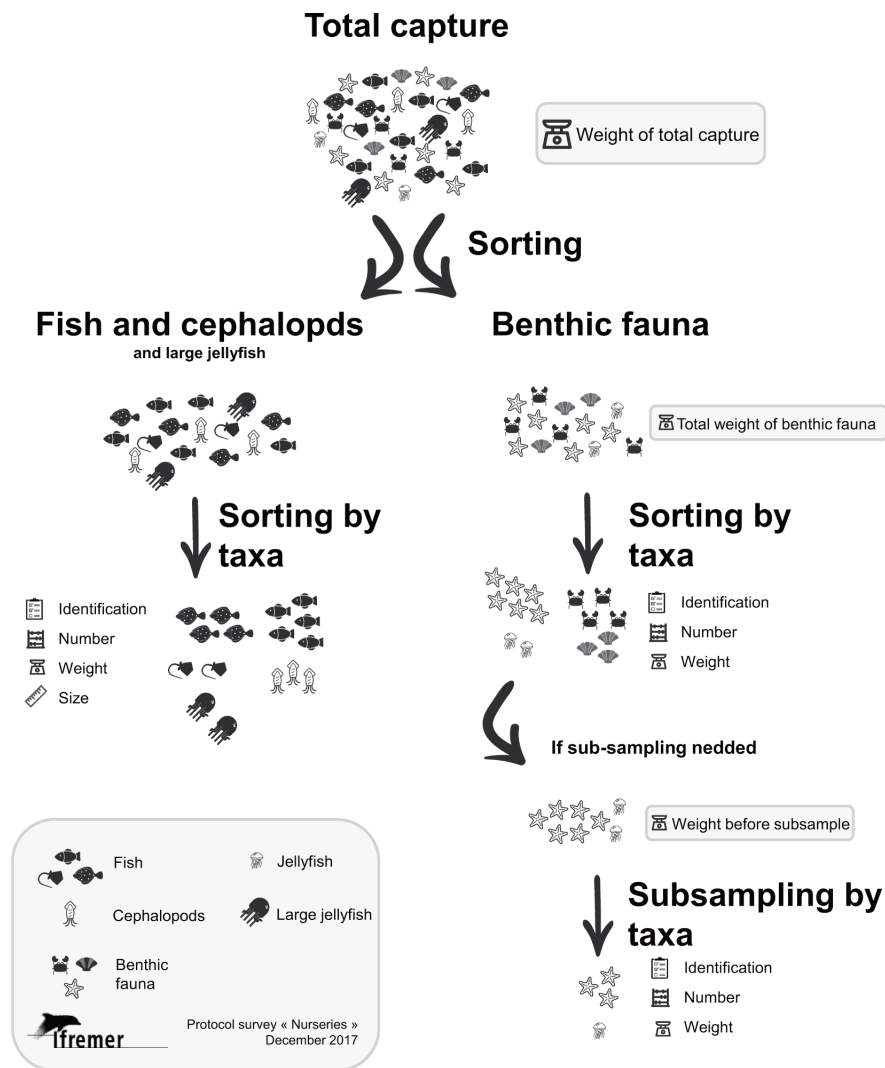


FIGURE 4.1 – Schéma du processus de tri de la capture durant les suivis NOUR-SEINE (Figure 2 du data paper).

La nourricerie de l'estuaire de Seine a fait l'objet d'un suivi discontinu, avec un suivi annuel d'abord entre 1995 et 2002, puis entre 2008 et 2010 dans le cadre du projet COLMATAGE (Dauvin et al., 2012) et enfin entre 2017 jusqu'à aujourd'hui

(2021). La zone prospectée recouvre plus de 600km^2 entre Ouistreham au sud et Antifer au nord (figure 4.2). L'échantillonnage suit un plan stratifié fixe. Cette stratification est basée sur la bathymétrie ainsi que la distance à l'estuaire. Environ 45 traits sont effectués par campagne à l'aide d'un chalut à perche de 2 ou 3 mètres munis d'un racasseur. Cet engin cible les espèces benthiques et benthodémersales à l'aide d'une maille de 20mm. Le chalut à perche de 2 mètres n'est utilisé que dans la fosse nord (strate F). Le suivi a lieu à la fin de l'été (entre le 25 août et le 30 septembre dans la série de données), période où la capturabilité est maximale pour les espèces ciblées.

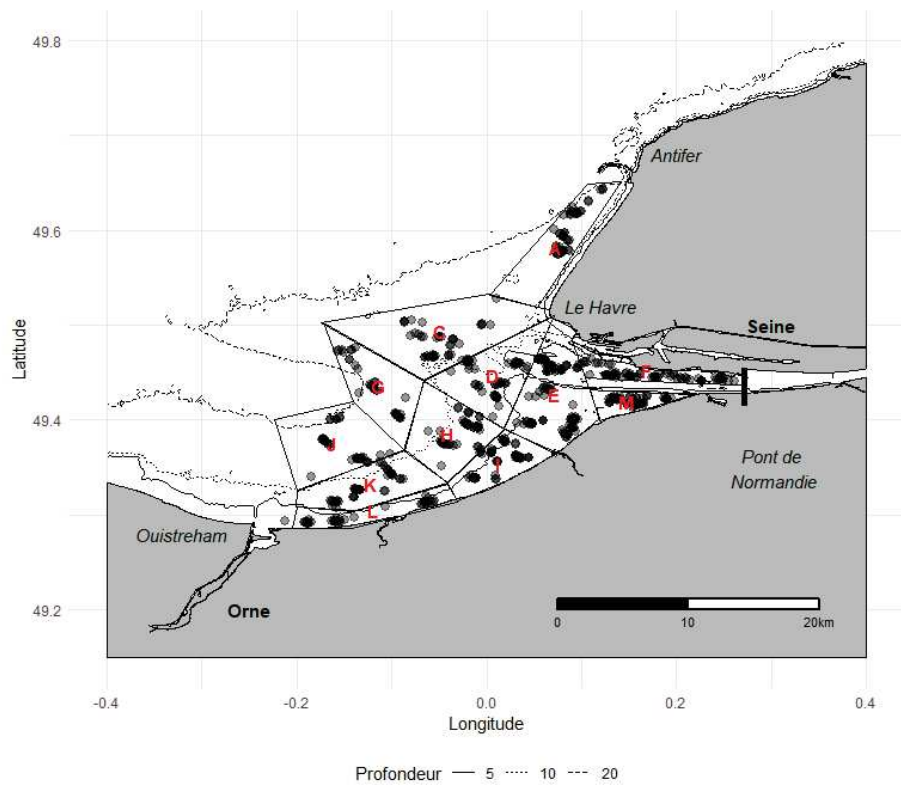


FIGURE 4.2 – Carte d'échantillonnage du suivi NOURSEINE. Chaque point représente la position moyenne d'un trait de chalut, tandis que les lettres rouges correspondent à la dénomination des strates d'échantillonnages.

Les données NOURSEINE brutes sont difficilement exportables et compréhensibles au plus grand nombre. En effet, les calculs de densités des captures né-

cessitent une connaissance du processus de tri du contenu du chalut, ou d'une nomenclature taxinomique différente de la norme FAO. Le code utilisé ici est le code RUBIN (RoUtine for Biological INformation), développé par le Nordic Code Center. Ces codes ne sont pas homogènes dans le temps, selon la précision des identifications, et des regroupements ont été opérés pour assurer une continuité sur la série. Ces regroupements étaient auparavant renseignés sur un document texte non intégré dans la base, ce qui le rendait sensible à être perdu avec le temps. L'importance de regrouper les métadonnées et de les rattacher au jeu de données est primordial afin d'être en mesure d'exploiter une information documentée. Si les regroupements de codes RUBIN étaient présents, d'autres informations ont été omises. L'année 1999 du suivi NOURSEINE n'a vu le dénombrement et l'identification que des espèces commerciales de poissons plus quelques taxons de la faune benthique (figure 4.3). Le personnel ayant embarqué cette année-là n'étant plus en activité, l'information a été considérée comme perdue, ce qui est dommageable pour la série et montre l'importance de documenter la donnée en même temps que son acquisition pour de futurs usages.

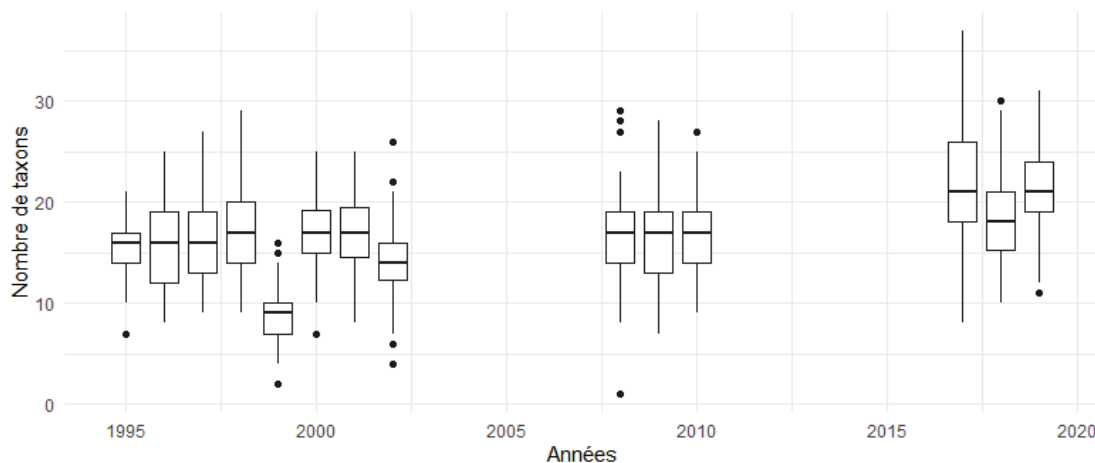


FIGURE 4.3 – Distribution annuelle en boîtes à moustaches du nombre de taxons identifiés dans les traits du suivi NOURSEINE de 1995 à 2019

Au final, c'est 137 taxons (code Rubin), qui sont recensés sur les 634 traits de chalut réalisés sur 14 ans. La figure 4.4 présente la fréquence d'apparition des taxons par phylum dans les suivis NOURSEINE. 40% des taxons ne sont observés

que sur trois années de suivi tandis que 46 taxons sont observés de 11 à 14 ans. Ces taxons sont principales des chordés, reflétant la forte capturabilité de ces espèces par le chalut à perche.

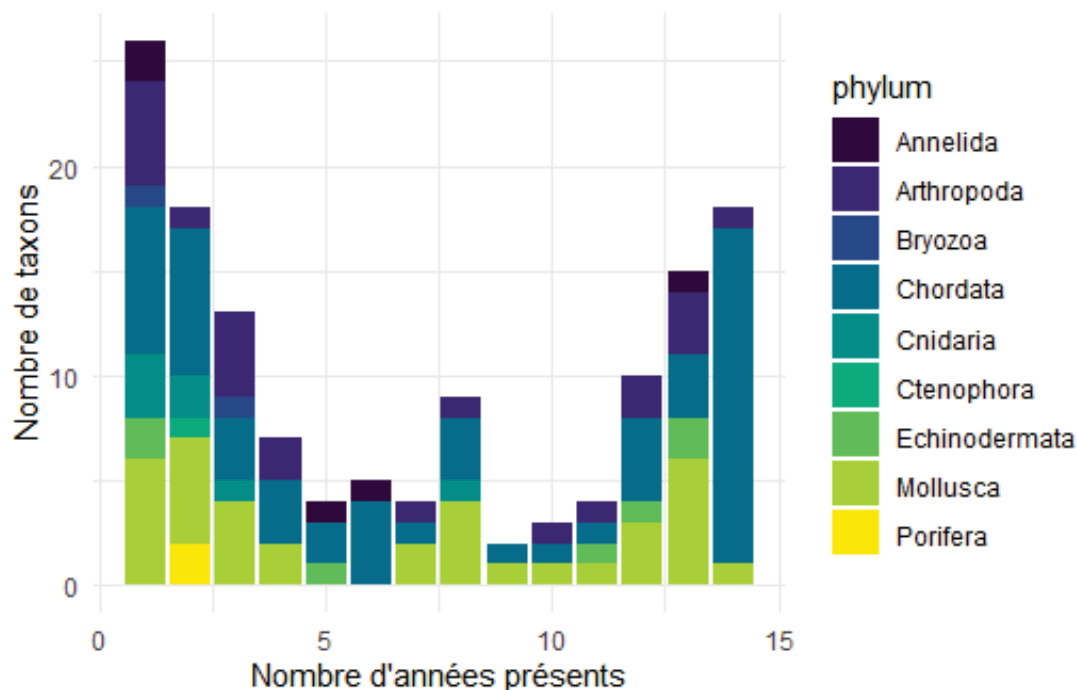


FIGURE 4.4 – Nombre d’apparition des taxons par phylum sur les 14 années de suivi NOURSEINE.

4.3 Le concept de FAIR data et son application dans la thèse

Si la manipulation de jeux de données n’est pas un fait nouveau, considérer celle-ci comme une ”science” est très récent. Ainsi, c’est en 2016 que le principe de FAIR Data (Findable, Accessible, Interoperable and Reusable) est développé, afin d’aider les acteurs à mieux organiser leurs jeux de données (Wilkinson et al., 2016).

C’est pour s’inscrire dans cette pratique que le jeu de données a été publié, que le data paper a été rédigé mais également qu’un répertoire GitHub a été créé

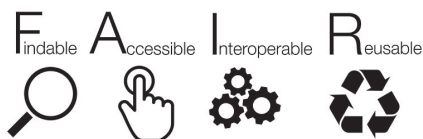


FIGURE 4.5 – Les 4 principes du FAIR data.

durant la thèse. A l'origine, Git est un gestionnaire de versions, permettant de suivre l'élaboration et le développement de scripts ou d'applications informatiques. GitHub, lui, permet à l'utilisateur de créer un répertoire partageable associé à une gestion des versions des objets contenus dans le dépôt. A l'heure actuelle, il n'existe pas de valorisation des scripts d'analyses scientifiques, à moins d'écrire une librairie et de la publier dans des journaux tels que The R Journal (ISSN : 2073-4859). GitHub est une alternative permettant d'être transparent quant à la façon dont la donnée est traitée et les résultats produits. C'est une manière d'assurer la répliquabilité des analyses à moyen et long terme. En effet, l'accessibilité des scripts dépend de l'accessibilité et la durée de vie du site hébergeur, qui reste difficilement prédictible. Dans les prochains chapitres, les liens vers les répertoires GitHub comprenant les scripts d'analyses d'un chapitre donné seront indiqués

Chapitre 5

Dynamique spatio-temporelle des communautés de poissons dans l'estuaire de Seine : taxinomie et fonctionnalité

L'estuaire de Seine a été caractérisé comme étant un écosystème particulier de la baie de Seine (chapitre 3), mêlant la pluralité des activités humaines avec un environnement variable caractéristique des milieux estuariens. Ce contexte environnemental est bien documenté, avec des études notamment sur les pollutions chimiques (Minier et al., 2006) ou les changements dans la morphologie de l'estuaire (Cuvilliez et al., 2009). Les communautés de poissons de l'estuaire ont cependant été peu étudiées, avec des études limitées aux communautés aquatiques (Belliard et al., 2020). Sur ce point, les connaissances de l'estuaire de Seine sont en retard par rapport à d'autres estuaires français, que ce soit en Gironde (Chevillot et al., 2016), en Vilaine (Brind'Amour and Lobry, 2009) ou d'autres estuaires de Manche Est (Selleslagh et al., 2009). L'objectif de ce chapitre est donc de décrire la structure des communautés de poissons de l'estuaire de Seine et leurs évolutions dans le temps. Les résultats du chapitre 3 (notamment la figure 3.5) montrent une communauté propre à l'estuaire de Seine, mais avec un jeu de données focalisé sur la Manche Est. L'idée est donc d'utiliser un jeu de données centré

CHAPITRE 5. DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES COMMUNAUTÉS DE POISSONS DANS L'ESTUAIRE DE SEINE : TAXINOMIE ET FONCTIONNALITÉ

sur la nourricerie pour mieux appréhender les potentielles différences dans les assemblages biologiques. Afin de rendre cette description la plus complète, deux approches sont explorées successivement puis combinées : une approche taxinomique et une approche fonctionnelle. Ces deux approches peuvent sembler complémentaires, mais certaines études montrent des résultats divergents entre elles (McLean et al., 2019a). Les scripts ayant élaborés les résultats sont disponibles ici : https://github.com/ThibaultCariou/Seine_fishcom.

Les sections qui suivent sont une traduction en français de l'article en préparation présenté en annexe (annexe C). La figure 5.1 est le résumé graphique présentant les cheminements méthodologiques ainsi que les résultats obtenus

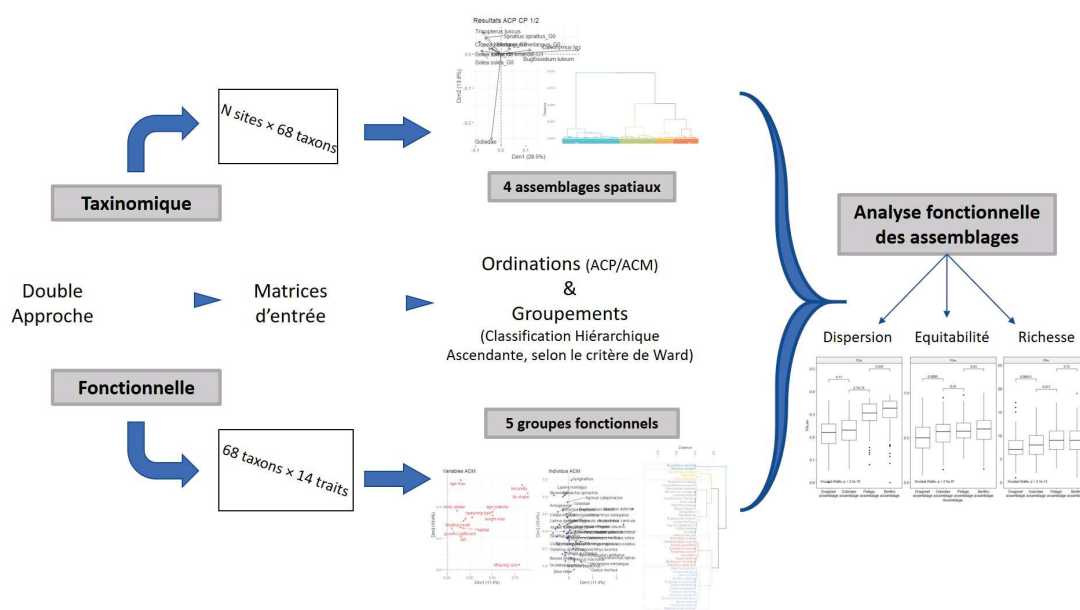


FIGURE 5.1 – Résumé graphique des travaux menés dans ce chapitre.

*Ce Chapitre fera l'objet d'un article :
Functional and composition changes in fish communities of the Seine estuary nursery.
T. Cariou , L Dubroca, C. Vogel in prep.*

5.1 Approche taxinomique : méthodes

Le jeu de données de NOURSEINE est constitué à la fois d'informations sur la faune macrobenthique et les poissons. Pour l'objectif de l'étude, seule la classe Actinopterygii et la sous-classe Elasmobranchii ont été conservées, ce qui a mené à conserver 68 taxons sur les 161 disponibles.

L'analyse de la composition et de la structure taxinomique a été menée de deux façons : via le calcul d'indices de biodiversité et via une ordination suivie d'un groupement. Deux indices, classiques et complémentaires dans l'étude de la biodiversité, ont été calculés ; l'indice de Shannon (ou Shannon-Wiener) noté H et l'équitabilité de Piélu notée J :

$$H = - \sum_i p_i \ln(p_i) \text{ et } J = \frac{H}{\ln(S)} \quad (5.1)$$

avec p_i l'abondance relative du taxon i et S le nombre de taxons dans le site considéré.

Shannon donne une indication sur la structure d'une communauté en prenant en compte le nombre de taxon et leur abondance relative dans la communauté. Piélu informe sur la structure de la communauté avec une pondération par la richesse spécifique pour chaque site. Si J est proche de 0, cela signifie qu'un taxon domine la communauté en terme d'abondance et si il est proche de 1, les abondances sont équilibrés pour tous les taxons. Par ailleurs, une analyse en composantes principales (ACP) est effectuée sur la matrice de communauté (traits de chalut en ligne et taxons en colonne). Afin de standardiser les données de cette matrice, une transformation de Hellinger a été opérée (Legendre and Gallagher, 2001). Elle est définie ainsi :

$$y'_{ij} = \sqrt{\frac{y_{ij}}{y_i}} \quad (5.2)$$

avec y_{ij} l'abondance du taxon j dans le site i et y_i la somme des abondances du site i .

En plus de ces deux indices, la biomasse totale et la biomasse des juvéniles ont été étudiées. La biomasse est peut être reliée à la richesse spécifique (Mora et al., 2011 ; Duffy et al., 2016), mais ce n'est cependant pas toujours le cas, comme cela

a été montré dans les eaux du plateau continental d'Europe de l'ouest (Maureaud et al., 2019). Dans cette étude, trois hypothèses sont mises en avant pour expliquer l'absence de relations entre biomasse et richesse : (1) l'altération des communautés par les activités de pêche, (2) une mauvaise échelle d'étude puisque la relation est échelle-dépendante, (3) la dynamique entre richesse et biomasse est fondamentalement différente comparée aux zones d'études où une relation positive est observée. L'ajout de la biomasse est donc justifié en parallèle des indices de biodiversité. La zone d'étude étant une nourricerie, un focus particulier leur est attribué, et les abondances de juvéniles (pour les taxons dont les cohortes sont déterminées) sont également calculées.

La transformation de Hellinger, combinée à l'ACP donne une information sur les changements relatifs d'abondance, plus que sur les changements en valeurs absolues. Cela permet de donner un poids moins important aux espèces rares, qui ne sont pas l'objet d'étude ici. Le site d'étude étant une nourricerie pour de nombreuses espèces de poissons, les cohortes de juvéniles sont séparées en classes d'âges lorsque celles-ci ont pu être identifiées. Ces classes d'âges sont nommées G0 (individus nés l'année de l'échantillonnage), G1 (individus d'un an), G2+ (individus de 2 ans ou plus). L'ordination est suivie d'une classification hiérarchique ascendante, basée sur la distance euclidienne des coordonnées dans le nouvel espace. Seuls les 5 premières composantes principales sont considérées. Le groupement est réalisé à l'aide du critère de Ward.

En plus de l'approche communautaire, les changements d'abondances les plus importants par taxons ont été déterminés à l'aide d'une corrélation de rang de Spearman entre les abondances moyennes et l'année du suivi.

5.2 Approche taxinomique : résultats

5.2.1 Biodiversité et biomasses dans l'estuaire

Afin d'évaluer les changements des indices et densités présentés dans la section précédente, les anomalies temporelles sont calculées (valeur au temps t - moyenne de du paramètre sur la série temporelle). Aucune tendance claire ne peut être

tirée de l'évolution temporelle des indices de Shannon et Pielou (figure 5.2). En revanche, les densités moyennes de poissons sur les années les plus récentes sont les plus basses, tendance encore plus nette sur les densités de juvéniles.

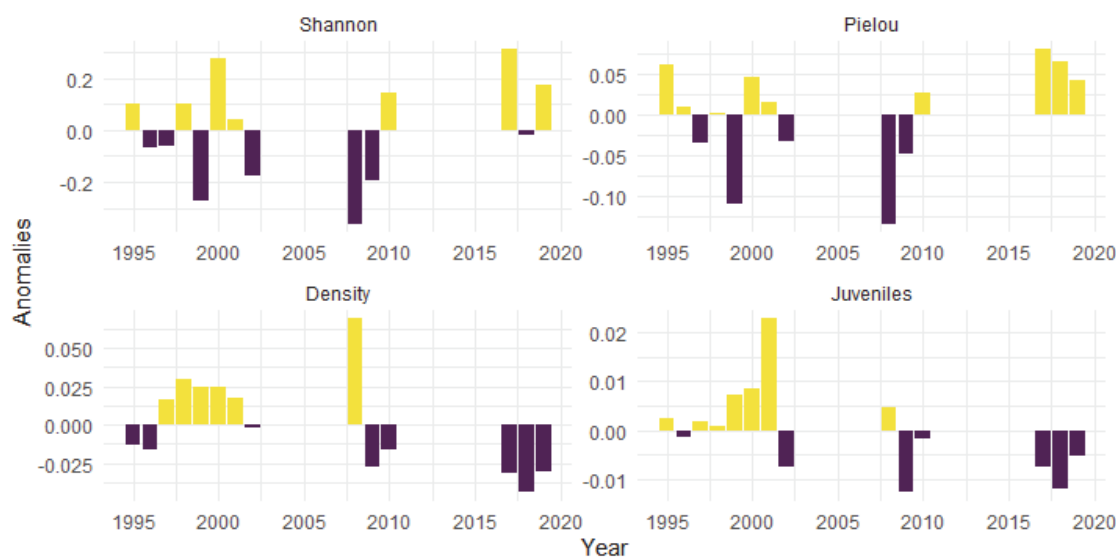


FIGURE 5.2 – Anomalies annuelles des indices de Shannon et Pielou, ainsi que de la densité totale et de juvéniles dans l'estuaire de Seine de 1995 à 2019. Les anomalies sont calculées à partir de la moyenne sur la série. Les couleurs dénotent les anomalies positives (jaune) des anomalies négatives (violet). La densité totale et des juvéniles est donnée en nombre d'individus par mètre carré.

Spatialement, la moyenne des indices au sein de chaque strate d'échantillonnage est représentée (figure 5.3). L'estuaire n'est pas une entité homogène et des contrastes existent en termes de richesse taxinomique et de dominance. L'embouchure de l'estuaire possède les secteurs les plus riches (secteurs D, E, M) et les dominances les plus faibles (F et D). La zone nord (secteur A) et les secteurs situés sous l'embouchure sont parmi les plus pauvres et où une quelques espèces semblent dominer la communauté de part leurs abondances, avec l'exception du secteur L, proche de l'embouchure de l'Orne.

Les densités de juvéniles sont principalement distribuées le long des côtes et dans l'estuaire, tandis que les secteurs D, H, et K sont ceux ayant les plus fortes densités tous taxons confondus. Ces fortes densités associées à la forte dominance existante et la faible richesse indiquent que pour les secteur H et K, un taxon

CHAPITRE 5. DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES
COMMUNAUTÉS DE POISSONS DANS L'ESTUAIRE DE SEINE :
TAXINOMIE ET FONCTIONNALITÉ

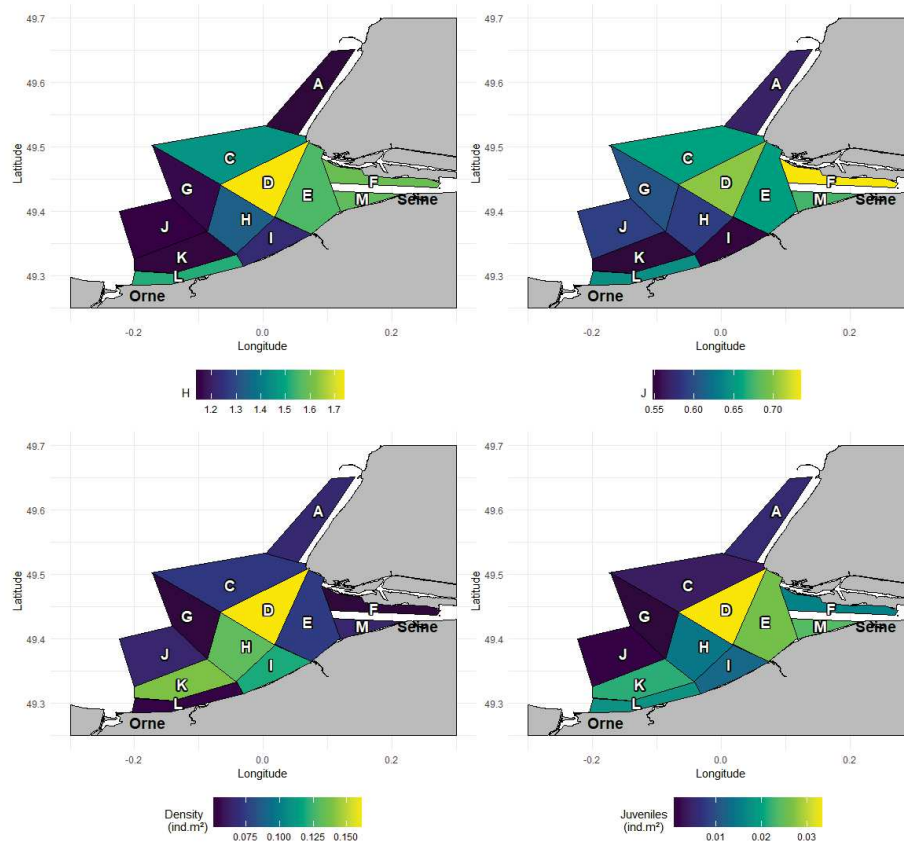


FIGURE 5.3 – Structure spatiale des indices de biodiversité Shannon (H) et Piéluou (J) ainsi que de la densité totale de poissons et des juvéniles. Les lettres représentent le nom des strates d'échantillonnage de la campagne NOURSEINE.

présent (identifié dans les résultats suivants : *Callionymus lyra*) domine les communautés avec de très fortes abondances. Le secteur F, où les densités sont mieux réparties entre les différents taxons et dont la richesse taxinomique figure parmi les plus fortes de l'estuaire, possède en revanche les densités les plus faibles.

Des 68 taxons de la matrice de communauté, 15 d'entre eux affichent une relation significative entre leurs densités et le temps (tableau 5.1). La majorité de ces relations sont des corrélations négatives, reflétant ainsi la tendance à la diminution en abondance de poissons dans l'estuaire de Seine. Pour trois espèces (*Clupea harengus*, *Limanda limanda* et *Platichthys flesus*), cette dynamique est identifiée pour toutes les cohortes de juvéniles, ce qui est cohérent avec les baisses de densités de juvéniles également observées dans la figure 5.2.

Taxons	ρ de Spearman
<i>Platichthys flesus</i> G2p	-0.85
<i>Trisopterus luscus</i>	-0.83
<i>Platichthys flesus</i> G1	-0.82
<i>Clupea harengus</i> G0	-0.79
<i>Limanda limanda</i> G0	-0.78
<i>Clupea harengus</i> G1	-0.77
<i>Limanda limanda</i> G1	-0.76
<i>Platichthys flesus</i> G0	-0.75
<i>Anguilla anguilla</i>	-0.58
<i>Ciliata mustela</i>	-0.54
<i>Pleuronectes platessa</i> G2p	0.56
<i>Scophthalmus rhombus</i>	0.66
<i>Arnoglossus</i> spp.	0.70
<i>Hippocampus</i> spp.	0.80
<i>Spondyliodoma cantharus</i>	0.81

Tableau 5.1 – ρ de Spearman pour les taxons dont la corrélation entre leur densité moyenne annuelle et l'année est significative (p-value<0.05).

5.2.2 Composition des communautés et assemblages d'espèces

Combinaison de l'ordination et du groupement pour créer des assemblages cohérents

Les trois premiers axes de l'ACP expliquent 51.2% de la variance totale, distribuée respectivement à 28.5%, 13.8% et 9% (figure 5.4). Deux taxons structurent les communautés de poissons de l'estuaire de Seine : le callionyme lyre (*Callionymus lyra*) et les Gobiidae (*Pomatoschistus* spp.), corrélés respectivement à la composante principale 1 et 2. De fait, ces deux taxons représentent à eux seuls 50% des densités totales des poissons dans le suivi NOURSEINE (figure 5.5). Le troisième axe de l'ACP distingue un assemblage à tendance pélagique, avec des taxons tels que *Clupea harengus* et *Sprattus sprattus*, d'un assemblage à espèces benthiques tels que la sole *Solea solea* ou le tacaud *Trisopterus luscus*. Les cohortes de juvéniles G0 sont celles qui expliquent au mieux les variations des communautés de

poissons, ce qui peut être lié à leurs fortes abondances relativement aux cohortes G1 et G2p, où à des distributions plus localisées du fait de leur faible capacité de déplacement.

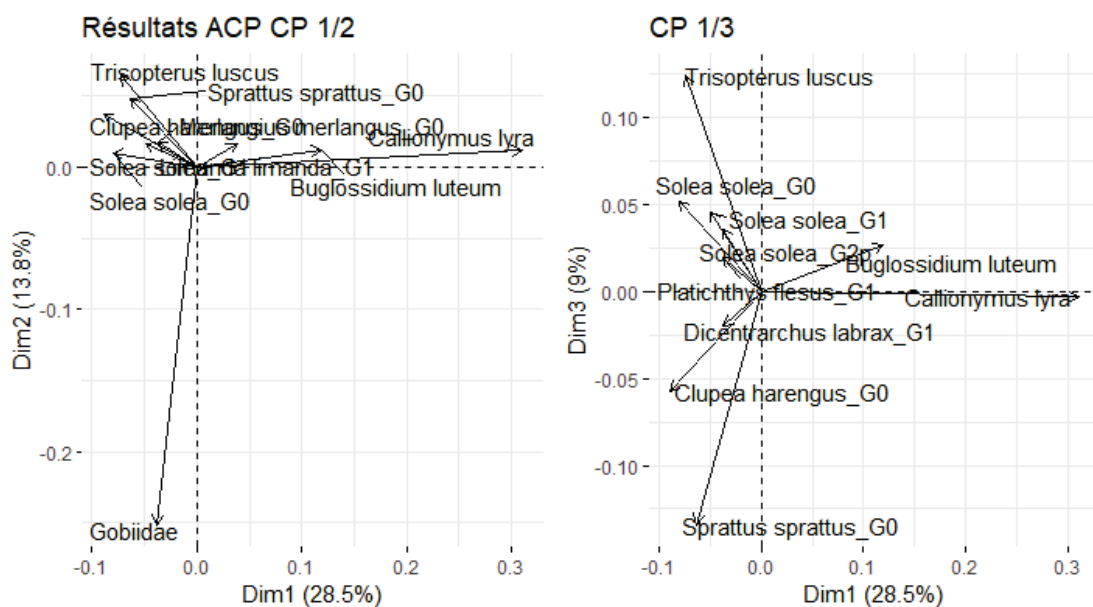


FIGURE 5.4 – Analyse en composantes principales (ACP) de la matrice de communauté après une standardisation de Hellinger. Dans chaque couple de composantes principales, les dix variables avec les plus fortes contributions à la variance sont représentées.

Le dendrogramme issu de la matrice de coordonnées dans l'espace de l'ACP peut être scindé à différents niveaux pour former des groupes cohérents. Pour effectuer une séparation objective, la librairie R **NbClust** (Charrad et al., 2014) est employée ici. Elle permet le calcul de 30 indices pour déterminer le nombre de groupes reflétant au mieux similarités et différences. Cette méthodologie permet de ne pas baser les résultats sur le choix d'un indice connu par expérience, et donc d'objectiviser un peu plus le choix du nombre de groupes. Les résultats montrent autant d'indices (5) préconisant une découpe en 3 groupes que d'indices pour 4 groupes. Le choix est fait ici de sélectionner 4 groupes afin de refléter au mieux la diversité des assemblages rencontrés (figure 5.6).

Ces quatre groupes sont distingués sur le couple de composantes principales 1 et 3 et correspondent aux quatre assemblages par lecture de l'ACP (figure 5.7).

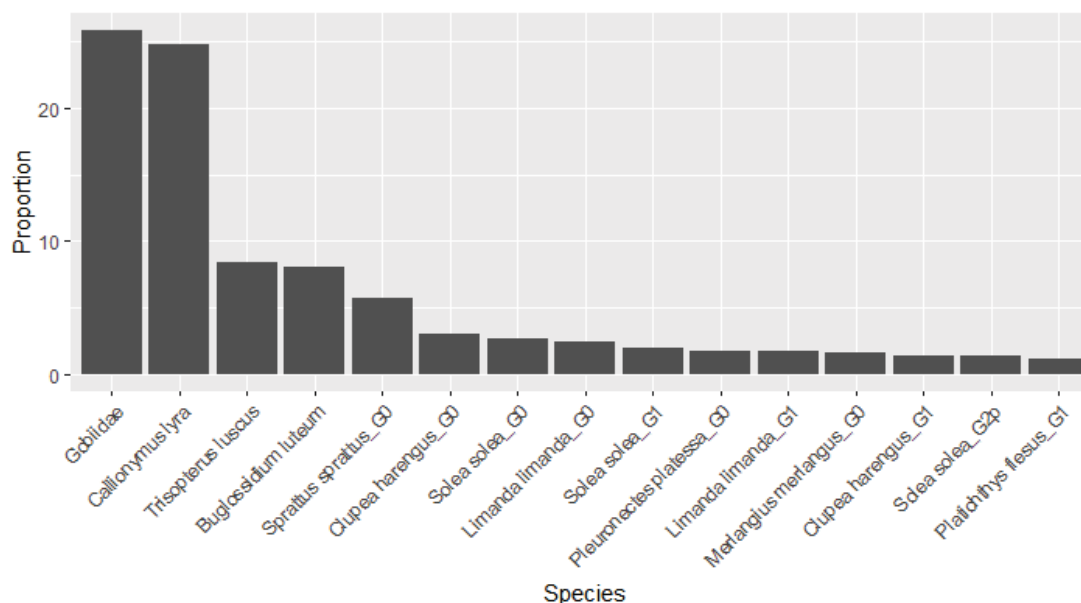


FIGURE 5.5 – Proportion relative des densités pour les 15 taxons les plus représentés.

Afin de décrire ces assemblages en termes spécifiques, les densités des descripteurs de l'ACP (les taxons) sont testés (tableau 5.2). Pour chaque assemblage et pour chaque descripteur de l'ACP (noté X), la moyenne des densités du descripteur sur les traits de chalut constituant l'assemblage est calculée, ainsi que les densités moyennes des descripteurs de l'assemblage sur tous les traits de chalut de la matrice ainsi que l'écart-type des densités sur l'ensemble des traits de chalut (Husson et al., 2011). Avec ces données, la statistique suivante est calculée :

$$V = \frac{\bar{x}_q - \bar{x}}{\sqrt{\frac{s^2}{I_q} \left(\frac{I - I_q}{I - 1} \right)}} \quad (5.3)$$

avec \bar{x}_q la moyenne du descripteur X pour l'assemblage q , \bar{x} la moyenne de X sur l'ensemble des traits de chaluts, I_q le nombre de trait de chalut appartenant à l'assemblage q . Cette statistique peut être vue comme un écart à une moyenne générale et on peut y associer une probabilité à l'aide d'une loi normale.

Le premier groupe est fortement structuré par les abondances de *C. lyra* et est donc nommé pour la suite "assemblage à callionymes". Trois taxons de pois-

CHAPITRE 5. DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES
COMMUNAUTÉS DE POISSONS DANS L'ESTUAIRE DE SEINE :
TAXINOMIE ET FONCTIONNALITÉ

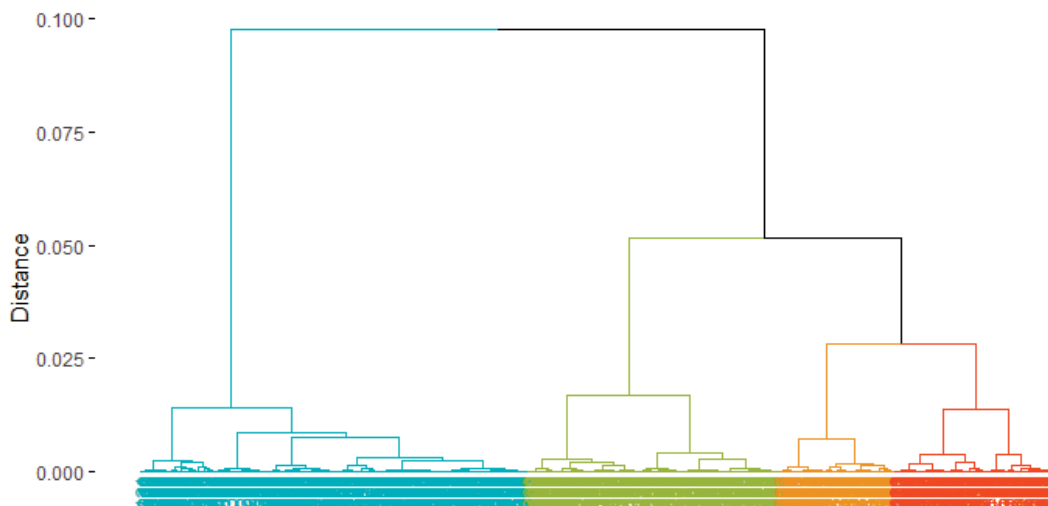


FIGURE 5.6 – Dendrogramme représentant le résultat du groupement des coordonnées de l'ordination de la matrice de communauté. Le critère de Ward est utilisé pour construire le groupement. Les couleurs représentent les quatre assemblages définis par le nombre optimal de groupes obtenu avec la librairie **NbClust** (Charard et al., 2014).

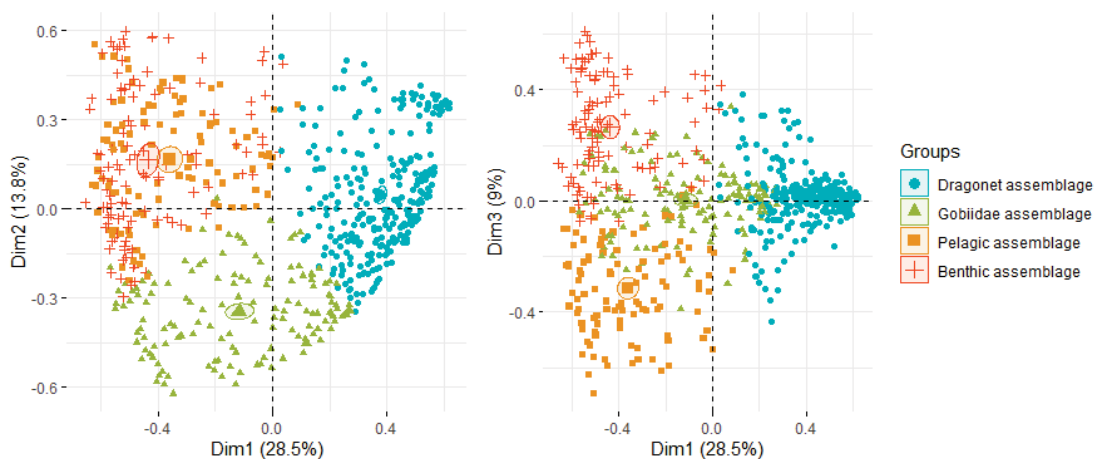


FIGURE 5.7 – Résultats du groupement reportés dans l'espace de l'ACP.

sons plats sont également récurrents dans cet assemblage : la petite sole jaune *Buglossidium luteum*, la limande *Limanda limanda* et les arnoglosses *Arnoglossus*

CHAPITRE 5. DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES
COMMUNAUTÉS DE POISSONS DANS L'ESTUAIRE DE SEINE :
TAXINOMIE ET FONCTIONNALITÉ

Taxons	Statistique V	Moyenne du groupe	Moyenne générale	p-value
<i>Callionymus lyra</i>	21.1	0.7038	0.3950	5.9^{-99}
<i>Buglossidium luteum</i>	12.7	0.3207	0.2069	3.6^{-37}
<i>Limanda limanda</i> G1	8.2	0.1072	0.0677	3.1^{-16}
<i>Arnoglossus spp</i>	7.0	0.0454	0.0246	2.3^{-12}
<i>SpondylIOSoma cantharus</i>	5.4	0.0205	0.0102	5.3^{-08}
<i>Limanda limanda</i> G0	4.9	0.1169	0.0912	7.7^{-07}
<i>Gobiidae</i>	17.4	0.7561	0.4252	5.3^{-68}
<i>Scophthalmus rhombus</i>	2.3	0.0198	0.0123	2.2^{-02}
<i>Chelidonichthys lucerna</i>	2.1	0.0498	0.0394	3.4^{-02}
<i>Pleuronectes platessa</i> G0	2.1	0.1122	0.0926	3.6^{-02}
<i>Clupea harengus</i> G1	-2.0	0.0115	0.0269	4.5^{-02}
<i>Platichthys flesus</i> G1	-2.0	0.0208	0.0345	3.9^{-02}
<i>Sprattus sprattus</i> G0	16.9	0.3940	0.1073	1.1^{-64}
<i>Clupea harengus</i> G0	13.7	0.2944	0.0922	6.2^{-42}
<i>Clupea harengus</i> G1	10.4	0.1221	0.0269	1.3^{-25}
<i>Dicentrarchus labrax</i> G1	8.0	0.1089	0.0371	4.3^{-15}
<i>Dicentrarchus labrax</i> G0	6.0	0.0658	0.0210	1.8^{-09}
<i>Echiichthys vipera</i>	5.9	0.1168	0.0492	1.3^{-09}
<i>Solea solea</i> G0	16.3	0.2697	0.0801	5.2^{-60}
<i>Solea solea</i> G1	15.3	0.1781	0.0431	1.0^{-52}
<i>Solea solea</i> G2p	15.2	0.2155	0.0619	2.0^{-52}
<i>Trisopterus luscus</i>	13.2	0.3366	0.1103	1.1^{-39}
<i>Platichthys flesus</i> G1	10.8	0.1186	0.0345	4.5^{-27}
<i>Platichthys flesus</i> G2p	10	0.0857	0.0242	1.4^{-23}

Tableau 5.2 – Liste des six taxons les plus représentatifs de chaque assemblage déterminés par groupement. Un taxon peut être représentatif de l'assemblage soit par une présence plus élevée que la moyenne (statistique V positive) ou par une absence plus marquée (statistique V négative).

spp.. Le second groupe est caractérisé par la famille des Gobiidae et donc nommé "assemblage à gobies". Le troisième groupe rassemble principalement des espèces pélagiques ainsi que le bar (*Dicentrarchus labrax*). Il est nommé "assemblage à tendance pélagique". Le dernier groupe rassemblant des taxons benthiques ou démersaux est nommé "assemblage démersal".

Variations spatio-temporelles des assemblages dans l'estuaire

La figure 5.8 montre que les assemblages occupent des espaces particuliers de l'estuaire. L'assemblage à callionymes est le plus représenté dans les suivis NOURSEINE. Il est rencontré dans les zones les plus pauvres en biodiversité de l'estuaire (richesse spécifique moyenne $S = 8.5$), ce qui permet d'identifier les callionymes comme étant les taxons responsables de la faible équitabilité dans ces secteurs.

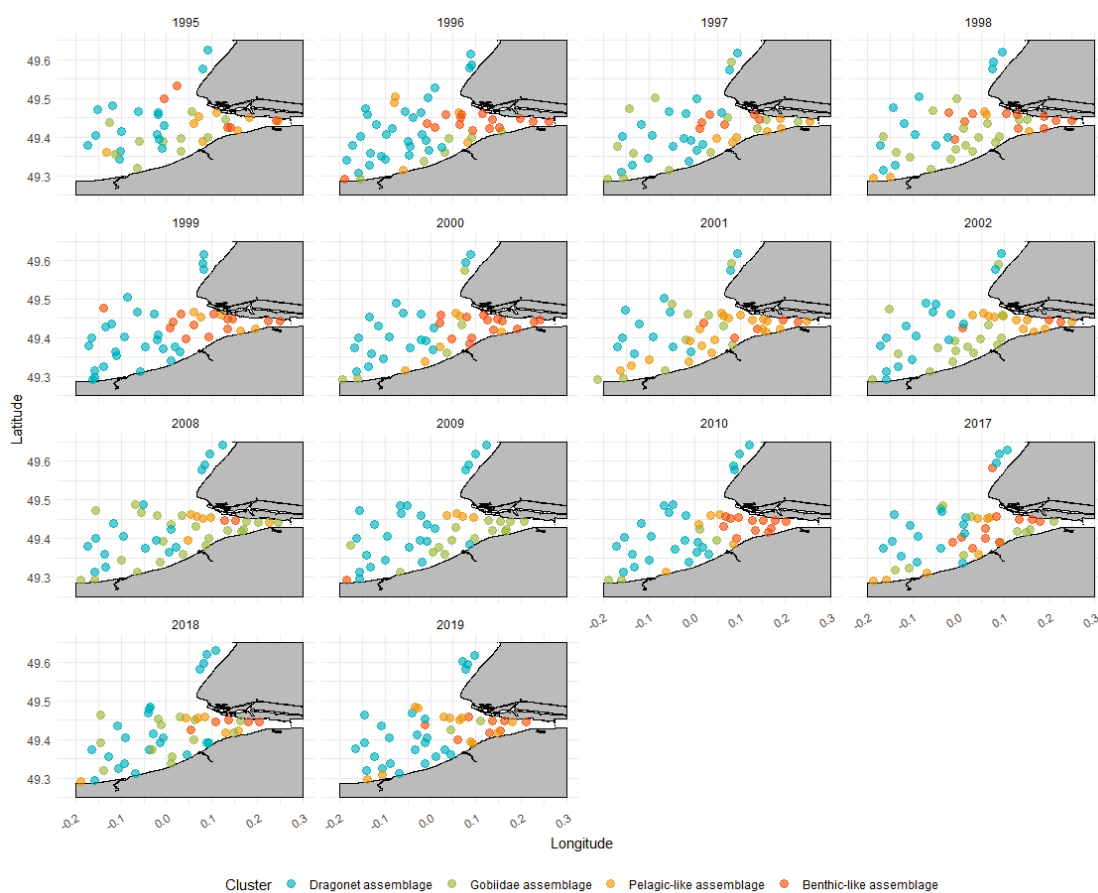


FIGURE 5.8 – Distribution annuelle des assemblages de communautés dans l'estuaire de Seine. Chaque point représente un trait de chalut effectué et sa couleur correspond à l'assemblage auquel la communauté appartient.

Les stations de l'assemblage à gobies sont principalement présentes dans l'embouchure de l'estuaire ou le long de la côte avec une richesse spécifique moyenne

CHAPITRE 5. DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES
COMMUNAUTÉS DE POISSONS DANS L'ESTUAIRE DE SEINE :
TAXINOMIE ET FONCTIONNALITÉ

de $S = 9.8$. En 1999, l'assemblage n'est pas présent car seuls les taxons d'intérêt commerciaux ont été identifiés.

Les deux derniers assemblages partagent les mêmes espaces dans l'embouchure de l'estuaire. Ce sont deux assemblages avec une forte représentation de cohortes de juvéniles, ce qui explique en partie cette répartition dans les eaux peu profondes de la zone d'étude. De plus ces assemblages sont les plus riches avec $S = 11$ pour l'assemblage pélagique et $S = 12.5$ pour l'assemblage benthique. Il existe une variabilité dans la dominance des assemblages dans les stations de l'embouchure, avec des années où les assemblages à gobies sont plus présents que les assemblages benthique et pélagique. Un test de Kruskal-Wallis associé à un test *ad-hoc* de Wilcoxon-Mann-Whitney a montré que les différences en richesse spécifique étaient significatives d'un assemblage à un autre (figure 5.9).

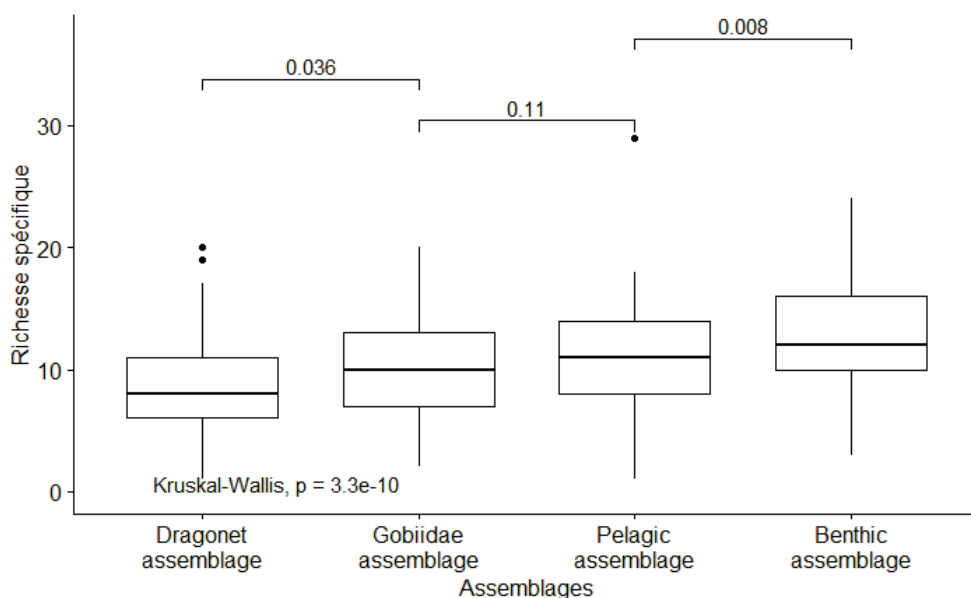


FIGURE 5.9 – Boîtes à moustache des valeurs de richesse spécifique (S) de chaque assemblage. La différence entre les valeurs moyennes de richesse est testée avec un test de Kruskal-Wallis et des tests *ad-hoc* de Wilcoxon-Mann-Whitney. Les p-values sont indiquées entre les différentes comparaisons.

La figure 5.10 montre qu'il semble y avoir une corrélation entre les densités totales et la proportion de l'assemblage benthique (en omettant l'année 2008). De plus, les années où les assemblages à gobies sont à forte densité, les densités

des assemblages à tendance pélagiques et benthiques sont de moindre importance. Cette observation est renforcée par la caractérisation de l'assemblage (tableau 5.2), puisque l'absence de hareng (*C. harengus*) ou de flet (*P. flesus*) en est une marque.



FIGURE 5.10 – Variation annuelle des densités relatives des captures de chaque assemblage. Les blancs indiquent des césures dans la série NOURSEINE. La ligne noire représente les densités totales capturées.

5.3 Approche fonctionnelle : méthodes

Tout comme pour le chapitre 3, le jeu de données utilisé pour l'étude de traits fonctionnels est basé sur celui de Beukhof et al. (2019). Ce jeu de données synthétise la littérature sur les traits d'histoire de vie de taxons benthodémersaux en Atlantique nord-est. Il inclut 14 traits ; 9 traits continus et 5 traits catégoriels (tableau 5.3).

La base contient 6216 taxons avec des informations relatives à leur distribution géographique. De cette base, seuls deux taxons de la base NOURSEINE n'y figurent pas : l'hippocampe (*Hippocampus sp.*) et le mullet (*Liza sp.*). Les données

CHAPITRE 5. DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES
COMMUNAUTÉS DE POISSONS DANS L'ESTUAIRE DE SEINE :
TAXINOMIE ET FONCTIONNALITÉ

Traits continus	Traits catégoriels
Niveau trophique	Habitat
Ratio d'aspect nageoire caudale	Mode d'alimentation
Taille de la descendance(mm)	Forme du corps
Âge à maturité (années)	Forme de la caudale
Fécondité (nombre d'oeufs ou descendants produit par an par femelles)	Type de fécondation
Taille à l'infini(cm), paramètre de l'équation de Von Bertalanffy	
Coefficient K de croissance de Von Bertalanffy (année ⁻¹)	
Taille maximale (cm)	
Âge maximal (année)	

Tableau 5.3 – Traits compris dans la base de traits d'histoire de vie de Beukhof et al. (2019).

de traits fonctionnels manquantes ne sont donc pas complétées et les taxons pour lesquelles l'information n'est pas complète sont donc enlevés de l'analyse. Après suppression de ces taxons (principalement des raies), 58 des 68 taxons de la matrice de communauté ont été conservés pour la suite des analyses. Les taxons supprimés ne représentent pas une part importante de la biomasse des captures. La base de trait contient des informations pour une espèce, sans considération de la classe d'âge. Afin de rendre compte du caractère nourricerie du jeu de données, des entrées sont ajoutées pour les classes de juvéniles. La base de trait et les ajouts des taxons juvéniles sont détaillés en section 5.8, en fin de chapitre. L'analyse fonctionnelle de la communauté est similaire à l'analyse taxinomique. Une ordination suivie d'un groupement sont donc appliqués afin de résumer l'information du jeu de données initial et d'identifier les groupes fonctionnels principaux. Cette réduction de dimension permet de tirer les tendances générales et de ne pas avoir un signal bruité par le nombre de variables. La première étape est donc d'effectuer une analyse des correspondances multiples (ACM) sur la matrice de traits fonctionnels.

Cette matrice contient les taxons en lignes et les traits en colonnes. Chaque cellule (i, j) de cette matrice contient la modalité du trait en colonne j pour le taxon i . L'ACM est une analyse factorielle pour un tableau de données qualitatives.

Pour cette raison, tous les traits continus de la matrice initiale sont transformés en variables semi-quantitatives. La première étape de l'ACM est la construction d'un tableau disjonctif complet afin de coder numériquement les liens entre les traits et les taxons. Dans ce type de tableau, les k modalités d'une variable qualitative deviennent k variables binaires qui sont des indicatrices. La variable vaut 1 pour les lignes où les taxons possèdent la modalité considérée. Ce tableau disjonctif complet (noté T), est traité comme un tableau de contingence et une matrice de fréquence Z peut donc être déduite avec $Z = \frac{T}{np}$, où np est le produit du nombre de taxons n et du nombre de traits p . Deux vecteurs sont ensuite calculés : r , le vecteur des sommes de chaque ligne de Z et c la somme de chaque colonne de Z . Deux matrices diagonales sont ensuite constituées : $D_r = \text{diag}(r)$ et $D_c = \text{diag}(c)$. L'ACM s'effectue en faisant la décomposition en valeurs singulières de

$$M = D_r^{-\frac{1}{2}}(Z - rc^t)D_c^{-\frac{1}{2}} \quad (5.4)$$

La décomposition de M donne :

$$M = P\Delta Q^t \quad (5.5)$$

avec P et Q des matrices unitaires et Δ la matrice des valeurs singulières. $\Delta^T\Delta = \Delta^2$ contient les valeurs propres et les coordonnées de chaque taxon dans le nouvel espace sont données par : $D_r^{-\frac{1}{2}}P\Delta$. Ces coordonnées sont ensuite utilisées dans une classification ascendante hiérarchique opérée avec le critère de Ward.

Tout comme les indices de biodiversité décrivaient la structure des communautés, trois indices fonctionnels développés par Villéger et al. (2008) et Laliberté and Legendre (2010) sont utilisés pour décrire les aspects principaux de la richesse fonctionnelle. La richesse fonctionnelle (FRic), l'équitabilité fonctionnelle (FEve) et la dispersion fonctionnelle (FDis). FRic correspond au volume occupé par une communauté dans un espace fonctionnel (Rosenfeld, 2002), tandis que FEve représente comment l'abondance totale est répartie entre toutes les modalités dans l'espace fonctionnel. Enfin FDis est complémentaire à FRic, puisqu'elle est construite en prenant en compte les abondances relatives. Cela permet de corriger le biais introduit par des espèces aux fonctionnalités rares. Tout comme pour les taxons, les

principaux changements en terme de représentation de traits ont été étudiés. La corrélation de rang Spearman est calculée entre les années et les "moyennes pondérées par la communauté" (Community-Weighted Mean ou CWM). Dans le cas où les variables sont nominales ou ordinales, cette valeur correspond à l'abondance de chaque modalité des traits (Lavorel et al., 2008).

5.4 Approche fonctionnelle : résultats

Les différences en termes fonctionnels ont d'abord été étudiées à l'aide des trois indices multivariés (figure 5.11). A nouveau les différences sont testées à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis suivi de tests *ad hoc* de Wilcoxon-Mann-Whitney. L'assemblage à callionymes est caractérisé par sa faible richesse et sa dispersion fonctionnelle, avec notamment un indice FRic significativement plus faible que celui des trois autres assemblages. L'assemblage à gobies se comporte différemment, avec un indice FEve similaire à celui des assemblages à tendance pélagique et benthique, mais avec des valeurs de l'indice FRic intermédiaires. L'assemblage à gobies peut contenir des espèces moins communes qui contribuent à augmenter FRic, cependant l'indice FDis suggère malgré tout que la diversité fonctionnelle de ce groupe est plus faible que celles des assemblages benthique et pélagique. Ces derniers présentent les valeurs les plus élevées sur les trois indices.

5.4.1 Établissement et tendances des groupes fonctionnels dans l'estuaire de Seine

Construction par ordination et groupement

Les variances décrites par les composantes principales de l'ACM sont relativement faibles, avec un premier axe à 11.1%, un deuxième à 9.1% et un troisième à 9% (figure 5.12). Les individus étant tous issus d'un échantillonnage visant principalement les espèces benthodémersales côtières, la base de traits peut ne pas refléter la variabilité aussi finement que l'information taxonomique.

Le groupement hiérarchique ascendant des taxons basé sur les coordonnées de l'ACM a mené à la formation de 5 groupes fonctionnels déterminés par la librairie

CHAPITRE 5. DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES COMMUNAUTÉS DE POISSONS DANS L'ESTUAIRE DE SEINE : TAXINOMIE ET FONCTIONNALITÉ

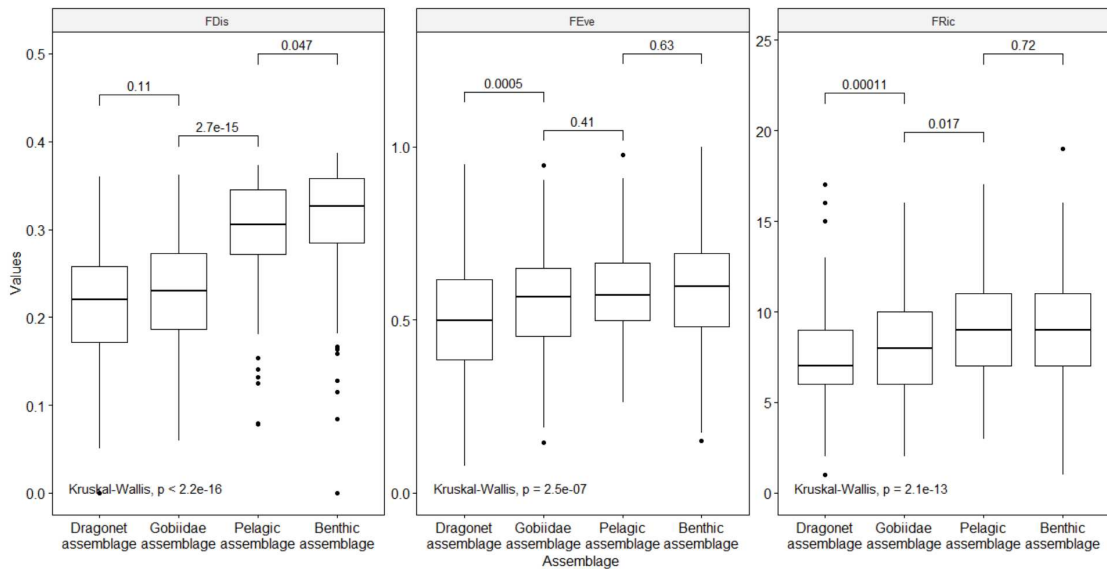


FIGURE 5.11 – Boîte à moustache des valeurs des indices multivariés (FRic : richesse fonctionnelle, FEve : équitabilité fonctionnelle et FDis : dispersion fonctionnelle) calculés. Les différences entre ces indices sont testées avec un test de Kruskal-Wallis et des tests *ad-hoc* de Wilcoxon-Mann-Whitney. Les p-values sont notées sur la figure pour chaque couple d'assemblage comparés.

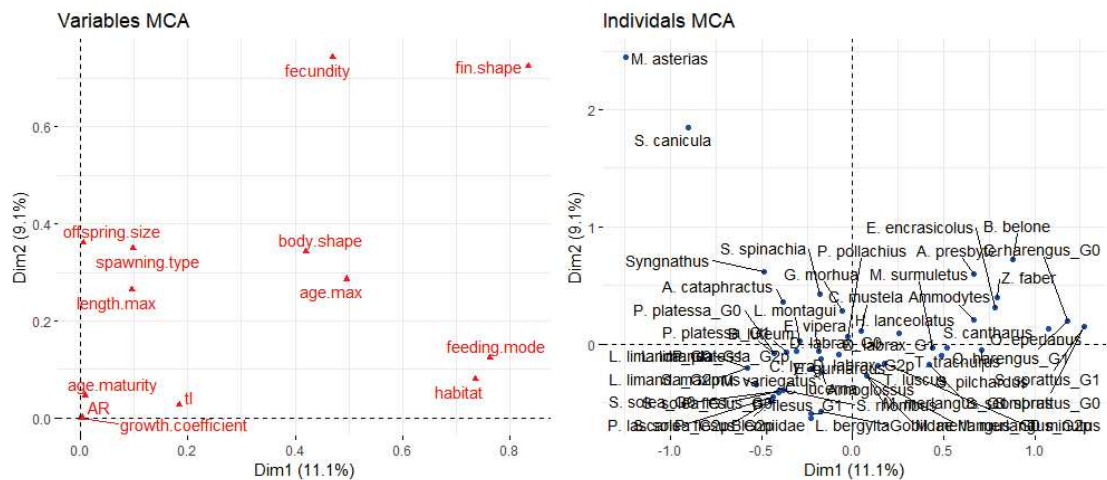


FIGURE 5.12 – Analyse des correspondances multiples (ACM) basée sur la base de traits de Beukhof et al. (2019) et les 44 taxons sélectionnés du suivi NOURSEINE. D'un côté, les variables (traits) sont représentées, de l'autre les individus (taxons).

NbClust, représentés sur la figure 5.13).

CHAPITRE 5. DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES COMMUNAUTÉS DE POISSONS DANS L'ESTUAIRE DE SEINE : TAXINOMIE ET FONCTIONNALITÉ

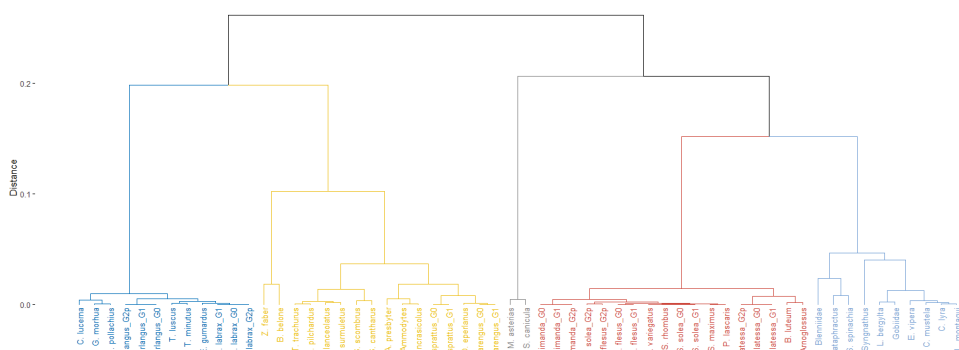


FIGURE 5.13 – Dendrogramme représentant le résultat de la classification hiérarchique ascendante des coordonnées de l'ordination de la matrice de traits fonctionnels. Le critère de Ward est utilisé pour construire le groupement. Les couleurs représentent les cinq groupes fonctionnels définis par le nombre optimal de groupes obtenu avec la librairie **NbClust** (Charrad et al., 2014).

La caractérisation de ces groupes fonctionnels est décrite dans le tableau 5.4.

Traits	Présence de la modalité (%)	Statistique V	p-value	Taxons caractéristiques	Proportion dans les assemblages			
					Callionymes	Gobiidae	Pelagique	Benthique
Fécondité= $[0,100[$	100	3.43	6.05^{-4}	<i>Mustelus asterias</i>	<1	<1	<1	<1
Forme de la caudale=hétérocerque	100	3.43	6.05^{-4}	<i>Scylorhinus canicula</i>				
Âge max= $[5,10[$	100	2.61	9.07^{-03}					
Taille de la descendance= $[24,50[$	100	2.05	0.04					
Forme du corps=Plat	100	7.93	2.22^{-15}	<i>Platichthys flesus</i>	23	16	13	45
Forme de la caudale=ronde	100	5.72	1.04^{-08}	<i>Limanda limanda</i>				
Alimentation=benthivore	100	5.72	1.04^{-08}	<i>Buglossidium luteum</i>				
Habitat=démersal	100	4.57	4.90^{-06}					
Fecundity= $[100,10000[$	60	4.14	3.43^{-05}	Bleniidae	71	75	17	14
Fécondation=gardée	40	3.48	4.95^{-04}	<i>Spinachia spinachia</i>				
Forme de la caudale=ronde	90	2.96	3.11^{-03}	<i>Syngnathus</i>				
Âge à maturité= $[1,2[$	40	2.72	6.46^{-03}	<i>Agonus cataphractus</i>				
Taille de la caudale=tronquée	100	6.46	1.02^{-10}	<i>Gadus morhua</i>	3	5	13	37
Alimentation=généraliste	100	5.26	1.41^{-07}	<i>Pollachius pollachius</i>				
Fécondité= $[1^5,1^9[$	100	3.42	6.15^{-05}	<i>Merlangius merlangus</i>				
Habitat=bentho-pélagique	58	3.41	6.36^{-05}					
Forme de la caudale=fourche	94	7.22	5.38^{-13}	<i>Zeus faber</i>	2	4	57	4
Habitat=pélagique	68	5.62	1.92^{-08}	<i>Belone belone</i>				
Alimentation=planctonophage	56	4.88	1.07^{-06}	<i>Sprattus sprattus</i>				
Fécondité= $[1^4,1^5[$	69	4.29	1.79^{-05}	<i>Clupea harengus</i>				

Tableau 5.4 – Caractérisation des groupes fonctionnels obtenus par groupement. Les quatre premières colonnes présentent les traits décrivant au mieux le groupe. La cinquième présente les espèces représentatives du groupe fonctionnel. Les colonnes 6 à 9 indiquent la répartition des groupes fonctionnels dans les assemblages.

Représentation des groupes fonctionnels au sein de l'estuaire de Seine

Au vu des résultats, les groupes fonctionnels sont nommés "requins", "poissons plats", "poissons gardiens (surveillance des oeufs fécondés) et à stratégie r", "benthopélagique généralistes" et "pélagiques planctonophages". L'assemblage dominant dans chaque groupe fonctionnel est cohérent au vu des taxons présents dans les groupes correspondants. Les pélagiques planctonophages représentent 57% des taxons de l'assemblage pélagique, les poissons à stratégie r dominent les assemblages à callionymes et à gobies (respectivement 71% et 75%). Deux groupes se distinguent dans l'assemblage benthique : les poissons plats (à 45 %) et les benthopélagiques généralistes (37%). Les callionymes et les Gobiidae étant tous les deux classés en tant que "poissons à stratégie r", ce groupe fonctionnel est majoritaire dans les densités de l'estuaire de Seine sur toute la série (figure 5.14). Les groupes pélagiques planctonophages et benthopélagiques généralistes sont relativement bien représentés sur la période 1995-2002, mais beaucoup moins sur les périodes suivantes où les densités de ces assemblages ont diminué. La relation entre les CWM et le temps fait ressortir 10 traits dont l'évolution temporelle présente des tendances significatives (tableau 5.5)

Taxons	ρ de Spearman
Ratio d'aspect nageoire caudale [2 ;3[-0.73
Âge [15 ;20[-0.70
Niveau trophique [3.5 ; 4[-0.70
Planctonophage	-0.68
Nageoire caudale fourchée	-0.67
Taux de croissance [2 ; 2.5[0.55
Fécondation interne	0.58
Corps en forme d'anguille	0.58
Âge à maturité [4 ; 5[0.64
Corps compressiforme	0.68

Tableau 5.5 – ρ de Spearman pour les traits dont la corrélation entre leur CWM et l'année est significative (p-value < 0.05).

Trois des traits ayant une décroissance significative sont reliés au groupe fonctionnel des pélagiques planctonivores. De l'autre côté, certains traits deviennent

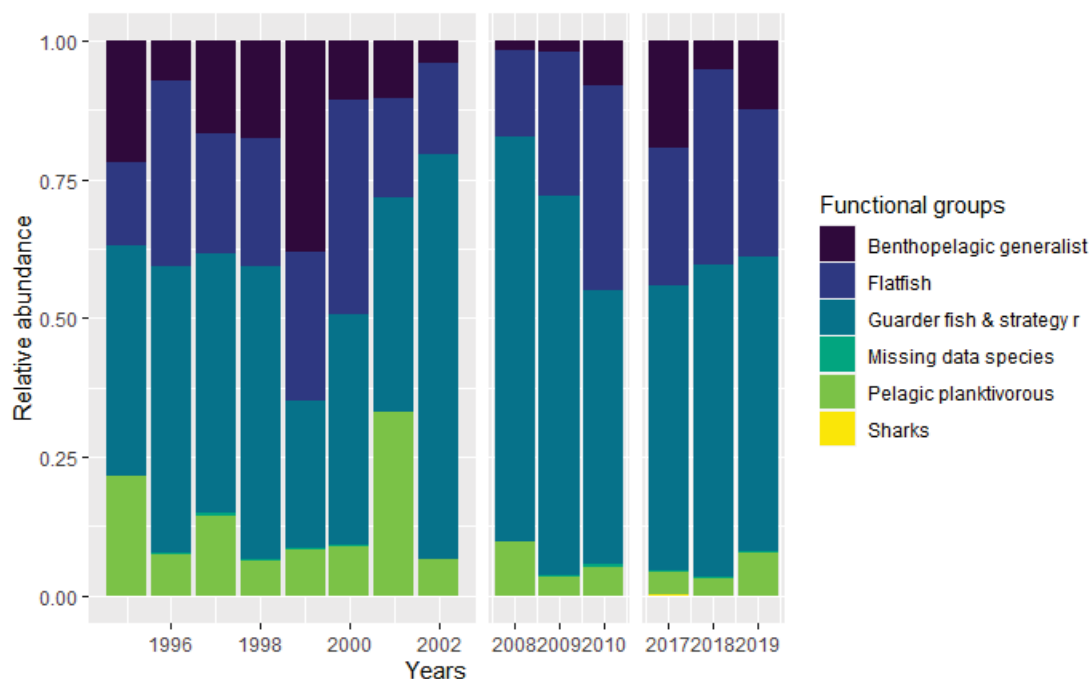


FIGURE 5.14 – Variation temporelle de la densité de relative des captures regroupées par groupes fonctionnels. Tous les groupes fonctionnels sont présents dans le graphique, mais la représentation graphique est dominée par les groupes qui incorporent la quasi-totalité de la biomasse.

plus présents non pas par rapport à un groupe fonctionnel particulier mais par l'augmentation de l'abondance de certains taxons : les compressiformes augmentent avec *S. cantharus* et les taxons au corps anguilliformes et à fécondation interne sont liés à l'augmentation des densités de Syngnathidae au cours du temps.

5.5 Evolution des communautés en lien avec l'environnement

Afin de relier les changements observés sur les communautés au fonctionnement hydro-dynamique de l'estuaire, des données environnementales obtenues par différentes sources de suivis ont été intégrées à l'analyse. La dynamique des communautés de l'estuaire est comparée avec cinq variables. La turbidité est une variable structurante de l'estuaire, où les fortes concentrations de matières particulières

en suspension déclenchent certains processus écologiques estuariens. De plus, il a été montré que la turbidité a un rôle sur la distribution des espèces de poissons (Cyrus and Blaber, 1987). Une autre variable structurante est le débit fluvial. L'estuaire est un milieu de rencontre où des espèces migratrices (anadromes, catadromes ou amphidromes) côtoie des espèces marines ou dulcicoles (Chevillot et al., 2016). L'arrivée des eaux douces par la Seine est donc choisie pour refléter ces changements de salinité dans l'environnement estuarien. La chlorophylle *a* est utilisée comme proxy de la production primaire, qui est le premier maillon des différentes chaînes trophiques. Elle permet donc d'intégrer à l'étude environnementale la productivité biologique. Le contexte de changement global est souvent lié à une augmentation des températures dans différents écosystèmes. De fait, l'étude de Auber et al. (2017) montre un réchauffement des eaux dans la nourricerie de l'estuaire de Somme, ce qui entraîne un changement des communautés observées. La température de surface ainsi que l'indice de l'oscillation nord-atlantique (NAO) sont prises en compte. Des effets indirects ou à plus long terme ont été démontrés sur certaines pressions subies par les communautés de Mer du Nord (Daan et al., 2005). Ce cas de figure est envisagé pour ces deux derniers paramètres environnementaux et un lag de 1 an est considéré dans les relations (les communautés de l'année t seront comparées aux températures et à l'indice NAO de l'année $t - 1$)

Les données de température de surface, de concentration en chlorophylle *a* et les mesures de turbidité ont été obtenues par l'observation satellitaire dont les données sont disponibles via le portail du site Copernicus (<https://marine.copernicus.eu/>). Copernicus est le nom du programme européen d'observation satellitaire de la Terre. Pour chaque paramètre, la série de données la plus longue a été extraite. Les données de température s'étendent de 1982 à 2018, les concentrations en chlorophylle *a* de 1998 à 2017 et les mesures de turbidité de 1998 à 2018. Ces trois paramètres décrivent l'environnement physique direct dans lequel évoluent les communautés. Pour compléter ces descripteurs, deux paramètres décrivant l'influence du climat et de la Seine ont été ajoutés. Pour l'indice climatique, il s'agit de l'indice NAO qui caractérise les fluctuations du régime climatique dans l'Atlantique Nord et en Europe. Pour l'influence des apports fluviaux, le débit de la Seine a été utilisé. Contrairement aux paramètres satellitaires, ces deux derniers

CHAPITRE 5. DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES COMMUNAUTÉS DE POISSONS DANS L'ESTUAIRE DE SEINE : TAXINOMIE ET FONCTIONNALITÉ

paramètres ne sont pas spatialisés dans l'estuaire, et seules les séries temporelles correspondantes ont été étudiées. Les données de débit sont obtenues par le portail Hydro du site EauFrance (<http://www.hydro.eaufrance.fr/>). Pour l'estuaire de Seine, deux stations ont été nécessaires afin de faire une série complète. Il s'agit des mesures de débits effectuées à Poissy de 1995 à 2009, complétées par celles de Vernon de 2010 à 2019. L'indice NAO est distribué par la NOAA (<https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/pna/nao.shtml>). Les valeurs mensuelles obtenues sont moyennées annuellement afin de correspondre à la fréquence des observations de la campagne NOURSEINE. Le choix est fait ici de privilégier les données issues de systèmes d'observations par rapport à celles issues de modélisation, excluant de fait l'emploi de la salinité.

Les relations entre les changements de communautés et les paramètres environnementaux sont évaluées par la procédure BIOENV (Clarke and Ainsworth, 1993). Cette méthode est basée sur une corrélation de rang entre les distances euclidiennes de la matrice de variables environnementales standardisées et la matrice de dissimilarité de la communauté.

Tous les paramètres environnementaux présentent des patrons annuels (figure 5.15). La turbidité et la concentration en chlorophylle *a* suivent les mêmes tendances, avec une décroissance significative de 2001 à 2010 et des valeurs moyennes annuelles en dessous de la moyenne de la série depuis 2004 pour la turbidité et 2010 pour la chlorophylle *a*. La température a augmenté constamment, avec des anomalies atteignant 0.5°C de plus que la moyenne de la série temporelle sur les 5 dernières années. Le débit de la Seine ne suit pas une tendance constante, d'abord oscillant entre des années sèches (1996-1998 et 2003-2007) et des années à fort débit (1995, 1999-2002). Au-delà de 2010, il est difficile d'identifier une tendance de variation, cependant le débit moyen annuel est plus souvent inférieur à la moyenne de la série. Aucune tendance nette n'apparaît dans l'évolution de l'indice NAO pour la période considérée dans notre analyse.

La procédure BIOENV identifie la chlorophylle *a* et la turbidité comme étant les paramètres environnementaux expliquant au mieux les changements des communautés (tableau 5.6).

CHAPITRE 5. DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES
COMMUNAUTÉS DE POISSONS DANS L'ESTUAIRE DE SEINE :
TAXINOMIE ET FONCTIONNALITÉ

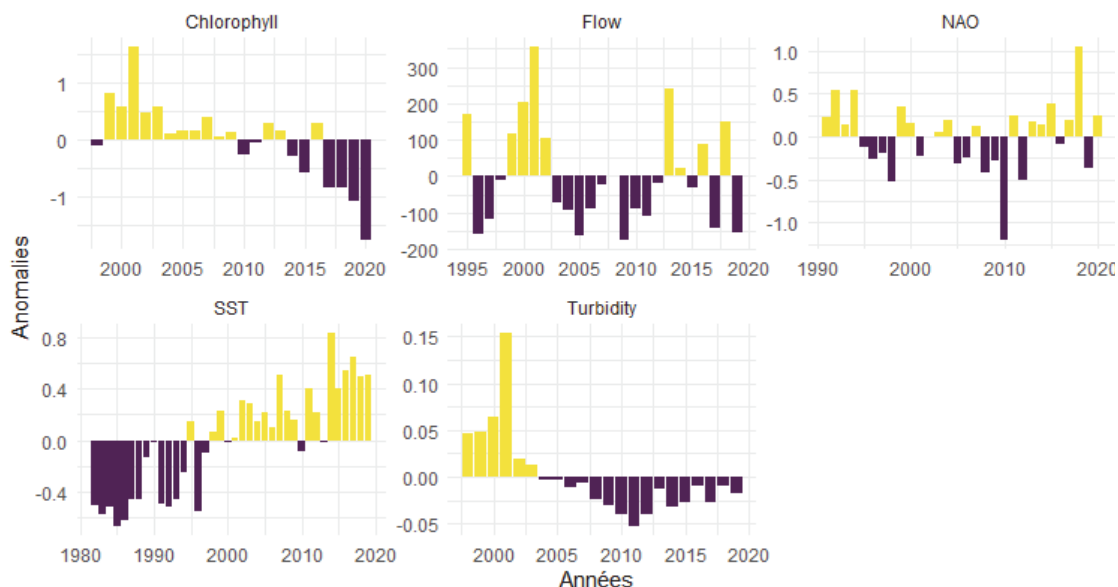


FIGURE 5.15 – Évolution annuelle des anomalies des différents paramètres environnementaux (Chlorophyll : concentration en chlorophylle en $mg.m^{-3} a$, flow : débit fluvial en $m^3.s^{-1}$, NAO : indice de l'oscillation nord-atlantique, SST : température de surface en degrés celsius, turbidity : turbidité, basée sur le coefficient d'atténuation). Les anomalies sont calculées par rapport à la moyenne de la série temporelle complète. Les couleurs soulignent le signe des anomalies (positif en jaune et négatif en violet).

Variables	Corrélation
Turbidité	0.4974
Chlorophylle a + Turbidité	0.4999
Chlorophylle a + Turbidité + Débit	0.3737
Chlorophylle a + Turbidité + Débit + Température(-1)	0.3048
Chlorophylle a + Turbidité + Débit + Température(-1) + Température	0.2304
Chlorophylle a + Turbidité + Débit + Température(-1) + Température + NAO	0.1857
Chlorophylle a + Turbidité + Débit + Température(-1) + Température + NAO + NAO(-1)	0.1076

Tableau 5.6 – Listes des combinaisons de variables expliquant au mieux les dissimilarités en fonction du nombre de variables choisies dans le modèle. Les (-1) à côté des paramètres indiquent qu'un lag d'un an a été appliqué au paramètre considéré (la corrélation au temps t est effectuée avec la valeur du paramètre l'année $t - 1$).

5.6 Discussion : changements de la structure des communautés de l'estuaire de Seine

Si des changements dans les communautés benthiques ont déjà été documentés (Dauvin et al., 2010 ; Dauvin and Pezy, 2018), cette étude est la première à notre

connaissance à décrire ces changements sur communautés de poissons marins dans l'estuaire de Seine. Une étude sur les communautés côtières de poissons a montré qu'en 1995 il existait déjà des impacts suites aux activités de pêche (Rochet et al., 2005). Cette étude ne détaille cependant pas comment les communautés ont réagi à ces activités, en terme de structure ou de composition. Elle rapporte que le fonctionnement écologique de l'estuaire sur la période 1995-2002 ne s'est ni dégradé, ni amélioré. En utilisant le jeu de données issu du suivi des communautés de poissons de l'estuaire de Seine, il a donc été possible d'étudier la structure et les variations de ces communautés en lien avec les changements environnementaux et anthropiques.

5.6.1 Structure spatiale des communautés

Les données du suivi NOURSEINE couvrent une zone étendue de la baie de Seine orientale, allant des vasières intertidales à l'intérieur de l'estuaire à la sonde des 20 mètres. Dans la plupart des études passées sur les communautés de poissons, l'aire d'étude est beaucoup plus restreinte au niveau de l'estuaire, délaissant les zones les plus profondes (Rybarczyk and Elkaim, 2003; Day et al., 2020). Les assemblages de poissons et les densités sont structurés selon un gradient côte-large, avec des secteurs proches de l'estuaire plus riches en terme de biodiversité. Cette structuration se retrouve fréquemment en milieu estuarien, en particulier dans d'autres estuaires de la Manche tels que la baie de Somme (McLean et al., 2019b). Ce gradient côte-large structure également la distribution des juvéniles dans l'estuaire de Seine. Les juvéniles privilégient les zones peu profondes où croissance et survie des individus sont plus élevées (Beck et al., 2001). La figure 5.3 montre cependant qu'il existe une distinction entre la structure des densités juvéniles et des densités totales. Les densités de juvéniles, bien que relativement fortes dans les fosses de l'estuaire, ne reflètent pas la distribution des densités pour toutes les espèces. Les densités les plus élevées pour l'ensemble des taxons sont enregistrées dans les secteurs de 5 à 10 mètres de fond, et ce que la richesse taxinomique soit élevée (secteur D) ou non (secteur H et K). Les assemblages de poissons dans l'estuaire de Seine possèdent des limites franches dans l'espace et la bibliographie existante sur leurs taxons représentatifs est utilisée pour expliquer leur répartition.

L'assemblage à callionymes incluait de manière significative des taxons tels que la solenette (*B. luteum*) ou la limande (*L. limanda*) qui ont des préférences pour les eaux marines (Henderson, 1998 ; Amara et al., 2004). Bien qu'aucune référence n'existe sur la tolérance à la salinité du callionyme, les résultats obtenus ici pointent vers la conclusion que cette espèce évite également les eaux estuariennes. L'assemblage à gobies est présent essentiellement dans les franges côtières, ainsi que dans les fosses de l'estuaire, et plus occasionnellement dans les secteurs plus au large. Les espèces de Gobiidae les plus rencontrées en Manche-Est sont *Pomatoschistus minutus* et *Pomatoschistus microps*, dont les écologies sont similaires. La littérature présente cette dernière comme une espèce côtière (Selleslagh et al., 2009) qui tolère des eaux saumâtres (Leitão et al., 2006). La présence de cet assemblage dans les zones du large est expliquée par des espèces telles que la barbue (*Scophthalmus rhombus*) ou le grondin perlon (*Chelidonichthys lucerna*) qui ne fréquentent pas ou peu les zones peu profondes (Vinagre et al., 2011 ; McCarthy and Marriott, 2018). L'assemblage à tendance pélagique ne se retrouve pas forcément dans les zones de fortes profondeurs mais plutôt dans l'embouchure de l'estuaire, avec l'assemblage benthique. La présence élevée de juvéniles dans ces assemblages caractérise leurs positionnements dans les eaux peu profondes et identifie donc des zones de fortes productivités. D'un côté, ces zones offrent une protection contre la prédation et de l'autre la productivité du milieu subvient aux besoins de juvéniles. Les poissons planctonophages se nourrissent de zooplancton (Mouny et al., 1998) et la diversité des communautés benthiques nourrit les benthivores (Baffreau et al., 2017). La richesse taxinomique reflétée par l'indice de Shannon à la sortie du fleuve, associée à la richesse benthique, déjà caractérisée par Baffreau et al. (2017), montre que cette zone possède la biodiversité la plus élevée de l'estuaire.

5.6.2 Variation temporelle de la composition des communautés

Changements environnementaux et dynamiques des populations de poissons

L'estuaire de Seine a subi de fortes modifications liées au développement des activités humaines (Lesourd et al., 2001) qui ont impactées les communautés biologiques (Rochet et al., 2005 ; Dauvin et al., 2010). Presque tous les paramètres environnementaux étudiés ici reflètent ces changements.

Plusieurs facteurs peuvent expliquer la baisse de la concentration en chlorophylle *a* dans l'estuaire, mais le principal facteur provient d'un changement de législation des lessives qui a entraîné une diminution des phosphates présents dans les eaux usées déversées dans la Seine (Aissa-Grouz et al., 2018). L'application de cette législation dans les années 2000 correspond à la période au cours de laquelle les anomalies annuelles de chlorophylle *a* deviennent négatives. De la même manière, la turbidité suit la même tendance pour des raisons différentes. Tout comme pour l'évolution du débit de la Seine, ce sont des changements dans la morphologie de l'estuaire qui sont responsables de la tendance observée. Les modèles développés sur la dynamique sédimentaire montrent que le maximum de turbidité s'est déplacé en amont, notamment lors des périodes à faible débit (Grasso and Le Hir, 2019). Les changements de morphologie ont également entraîné une "marinisation" de la partie la plus en amont de la zone d'étude, telle que démontré dans les simulations océanographiques Grasso and Le Hir (2019). Le chenal nord (secteur F) est le plus concerné par cette augmentation de la salinité, ce qui peut expliquer la diminution drastique des densités de flet (*P. flesus*) dans les années récentes. Cette espèce est généralement associée aux zones estuariennes présentant de faibles salinités (O'Neill et al., 2011). Il est donc probable que ces baisses de densités ne soient pas dues à une disparition de la population dans l'estuaire, mais à un déplacement plus en amont, hors de la zone d'étude. Ce raisonnement est supporté par les données du GIP Seine-Aval (<https://indicateurs.seine-aval.fr/cartographie/thematique/4/motcle/13>) qui montrent une augmentation des captures de flets dans les zones les plus en amont

de l'aire d'étude depuis 2010.

Un lien de causalité peut être établi entre les diminutions de concentration en chlorophylle *a* et de turbidité, et la diminution générale des densités de juvénile et des densités totales dans l'estuaire. Un tel lien a déjà été explicité en environnement estuarien aux États-Unis entre la turbidité et l'abondance de poissons marins (Peterson and Ross, 1991). La présence de juvéniles dans les eaux turbides peut être liée à la protection contre les prédateurs (Cyrus and Blaber, 1987). La réduction de l'abondance de juvéniles dans l'estuaire de Seine est aussi reliée à la variabilité des assemblages benthiques et à tendance pélagiques. Parmi eux, les espèces pélagiques comme le hareng (*C. harengus*) et le sprat (*S. sprattus*) ont vu leurs densités décroître. Les zones turbides s'étant déplacées vers des habitats plus saumâtres que ces espèces ne peuvent plus atteindre et dont elles se servaient pour se protéger de la pression de prédation (De Robertis et al., 2003), il est possible que cette pression ait augmenté avec le temps.

Ces variations de densités sont cependant rarement mono-causales. Ainsi, il est à noter que le hareng (*C. harengus*) est une espèce préférant les eaux froides, et que les eaux de l'estuaire de Seine se sont réchauffées depuis un minimum enregistré en 1985. D'autres espaces de la Manche ont enregistré des phénomènes similaires, que ce soit à Plymouth (Hawkins et al., 2003) ou dans la baie de Somme (Auber et al., 2017). Ces deux études font le lien entre le réchauffement des eaux et le déclin des petites espèces pélagiques comme le hareng et le sprat. La limande et des taxons démersaux comme le tacaud (*T. luscus*) ou le merlan (*M. merlangus*) ont également des préférences thermiques orientés vers les eaux froides (limande : Henderson (1998), tacaud et merlan : Poulard and Blanchard (2005)). Le déclin en densités annuelles présenté dans le tableau 5.1 peut être relié dans nos résultats à cette augmentation de la température, comme cela a été observé dans un autre estuaire de Manche dans les travaux de Auber et al. (2017). La seule espèce que les auteurs de ces travaux ont relevé comme augmentant en abondance avec le réchauffement des eaux est *Arnoglossus spp.*, ce qui concorde avec les résultats présentés ici.

Il reste néanmoins difficile de relier la dynamique d'une population aux seuls paramètres environnementaux car d'autres facteurs influencent cette dynamique.

Ainsi, tandis que la température semble faire chuter les densités de sprat en Manche, dans le Golfe de Gascogne, les densités de ce même taxon sont significativement et positivement corrélées avec la température (Pasquaud et al., 2012). De récentes études montrent que la structure des habitats de nourricerie est souvent plus importante que leur nature pour assurer leur fonctionnalité (Bradley et al., 2019). L'environnement de l'estuaire de Seine (physique, chimique, géologique) a drastiquement changé pendant la dernière décennie, ce qui a mené à des pertes de fonctionnalité de ses habitats écologiques (Le Pape et al., 2007). L'évolution sédimentaire montre un passage rapide de faciès dominés par des vases à des faciès dominés par des sables (Lesourd et al., 2016). Ces habitats ne sont pas favorables à la présence de taxons démersaux et peuvent donc avoir accéléré leurs diminutions de densité observées, comme vu dans d'autres zones de Mer du Nord (Reubens et al., 2013).

Enfin, la question peut se poser de savoir si les tendances observées sur les groupes fonctionnels sont uniquement locales à l'estuaire de Seine. Lorsque les taxons du groupe benthopélagiques sont observés sur l'ensemble de la baie de Seine à l'aide de données issues du suivi CGFS, il semble y avoir une tendance similaire à la diminution de densités (figure 5.16). Des facteurs à plus large échelle touchant l'ensemble de la baie de Seine et non plus reliés aux conditions locales de l'estuaire peuvent donc aussi être mis en cause.

5.6.3 Changement taxinomique et changement fonctionnel

La combinaison des points de vues taxinomique et fonctionnel en écologie opérée par certaines études a généré des résultats divergents, permettant de croiser différentes informations pour caractériser les communautés (Villéger et al., 2010; McLean et al., 2019a). Dans les résultats présentés ici, les deux méthodes présentent une forte similarité dans les changements qu'elles décrivent. Par exemple, d'un côté, l'assemblage des taxons à tendance pélagique présente de fortes variations de densités tandis que de l'autre, le groupe fonctionnel des poissons planctonophages correspondant est de moins en moins représenté dans l'estuaire. Les variations de densités pour le hareng ont été discutées dans la partie précédente, et la littérature montre que ces fortes variances dans les séries de densités sont cou-

CHAPITRE 5. DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES
COMMUNAUTÉS DE POISSONS DANS L'ESTUAIRE DE SEINE :
TAXINOMIE ET FONCTIONNALITÉ

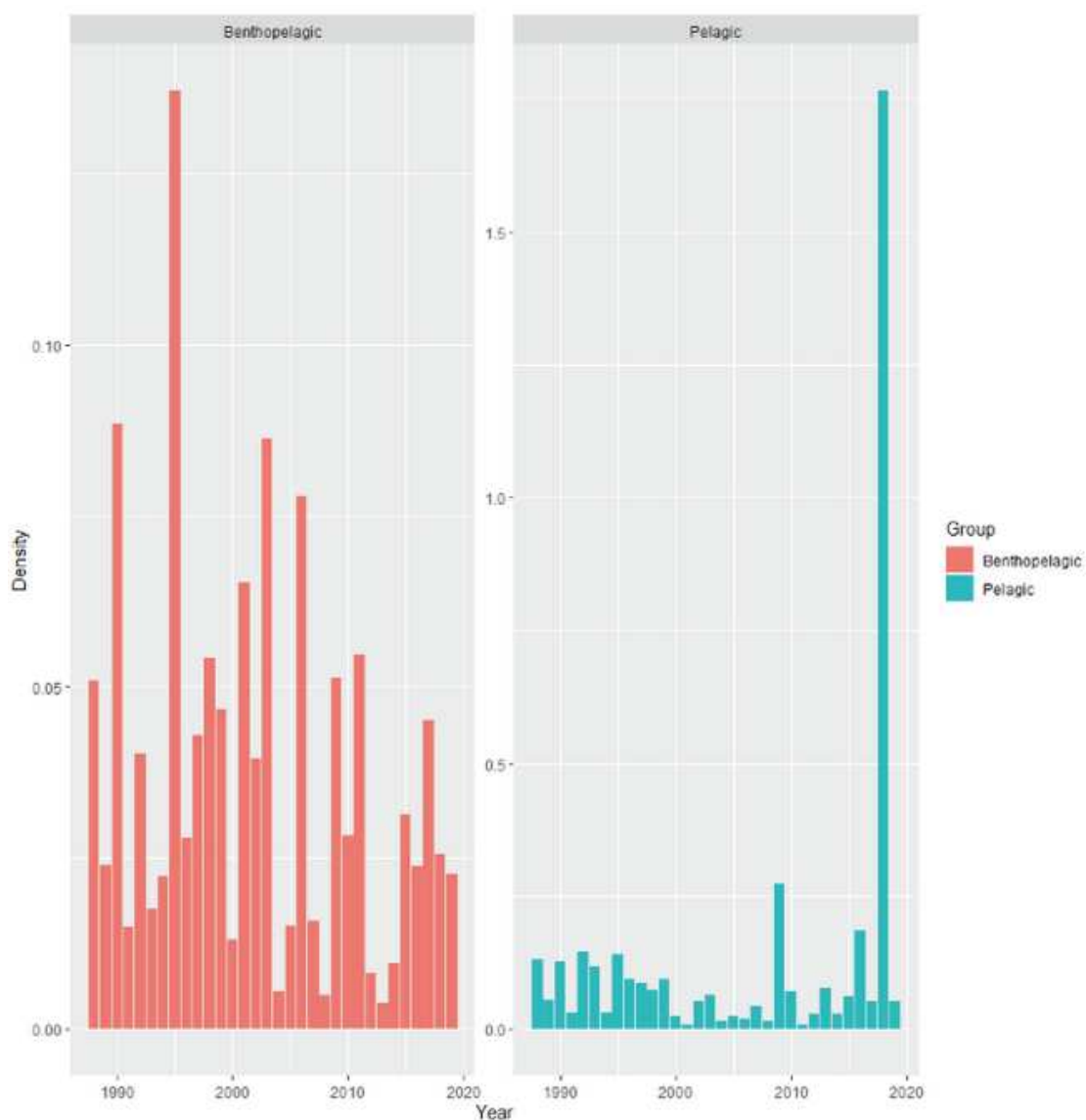


FIGURE 5.16 – Densités moyennes annuelles (individus par mètres carrés) des taxons appartenant aux groupes fonctionnels bento-pélagique et pélagique, capturés en baie de Seine lors de la campagne CGFS de 1988 à 2019.

rantes pour cette espèce et d'autres petits pélagiques (Alheit and Hagen, 1997). Cependant l'analyse fonctionnelle montre que dans l'estuaire de Seine, les harengs ne sont pas remplacés par des sardines comme dans l'étude de Alheit and Hagen (1997), ce qui entraîne l'établissement de communautés où le trait planctonophage

est moins représenté voire absent. Une hypothèse expliquant ces diminutions est liée à la réduction des surfaces d'habitats favorables pour ces taxons, pouvant être reliée à la diminution générale de la concentration en chlorophylle *a*. Bien que ce paramètre ne soit pas directement relié à la distribution de poissons planctonophages, il est lié au fonctionnement du premier niveau trophique des écosystèmes marins, et devient donc un proxy de l'abondance en zooplancton (Giannoulaki et al., 2011 ; Denis et al., 2016). En considérant cette relation, l'estuaire offre potentiellement moins de ressources au stade juvénile, où celles-ci sont indispensables à la croissance et la survie des individus. Cette chute de la concentration en chlorophylle *a* est observée sur l'ensemble de la Manche, sans qu'aucune cause claire n'est encore été identifiée (Gohin et al., 2019).

L'apport de l'aspect de fonctionnalité ressort d'une manière plus marquée sur l'étude des taxons benthodémersaux. L'assemblage benthique est composé principalement de deux groupes fonctionnels, les poissons plats (à 45%) et les benthopélagiques généralistes (à 37%). Bien que la représentation du groupe des généralistes ait diminué après 2002, l'assemblage reste important et aucun trait caractérisant les benthopélagiques généralistes n'a diminué significativement. La similarité des groupes fonctionnels benthopélagique et des poissons plats peut expliquer que les baisses de densité des taxons du premier groupe n'entraînent pas la sous-représentation des traits fonctionnels. Cependant, l'analyse des réseaux trophiques de l'estuaire de Seine a permis d'identifier les changements évoqués sur le groupe fonctionnel des généralistes (Tecchio et al., 2016). Les auteurs ont observé une chute de la biomasse des poissons piscivores et une baisse de l'efficacité du transfert énergétique aux alentours du niveau trophique 4, notamment dans les fosses nord et sud de l'estuaire de Seine (secteurs F et M). D'après eux, le transfert de biomasse depuis ces hauts niveaux trophiques est relié au développement portuaire entre 2002 et 2005.

Malgré le fait que les deux assemblages les plus représentés en biomasses en occurrence soient les plus pauvres d'un point de vue fonctionnel, l'estuaire de Seine n'a pas vu sa richesse fonctionnelle globale décroître significativement. La résilience de la fonctionnalité dans un écosystème est souvent liée la redondance de ses traits fonctionnels. Ces propriétés de résilience caractérisent d'autres communautés

côtières halieutiques (Baptista et al., 2021).

5.7 Conclusion

Ce chapitre décrit les changements dans les communautés de poissons de l'estuaire de Seine sur une série discontinue de 13 années, en s'appuyant sur une approche taxinomique et une approche fonctionnelle. Ces deux approches tendent vers des résultats similaires, indiquant une baisse de la densité des petits pélagiques dans l'estuaire de Seine, ainsi que des variations dans les assemblages démersaux. Les variables environnementales expliquant au mieux ces changements sont la turbidité et la concentration en chlorophylle *a*, dont les variations sont reliées à des évolutions des activités humaines. Les résultats renforcent les conclusions d'études précédentes (Le Pape et al., 2007), notamment sur la diminution de la qualité de la nourricerie en lien avec une baisse de la densité en juvéniles. La résilience observée dans la fonctionnalité des assemblages démersaux a déjà été documentée dans d'autres communautés estuariennes (James et al., 2018) et bien qu'indiquant que les changements ne soient pas irréversibles, des mesures de gestion doivent être mise en place avant que le fonctionnement de la nourricerie soit irrémédiablement impacté.

Étudier la distribution spatiale des assemblages devrait aider à mieux comprendre les mécanismes qui déterminent les zones où la richesse spécifique est élevée. La compréhension de l'utilisation de l'espace dans la nourricerie est aussi une étape nécessaire à la mise en place de mesures de restaurations efficaces (Bradley et al., 2019).

5.8 Supplément

Including juvenile phase in Beukhof dataset for some fish

Tableau 1: Traits included in the dataset classified as either continuous or categorical traits (extracted from Beukhof et al. 2020)

Table 4: The traits included in the dataset classified as either continuous or categorical traits.

Continuous traits	Categorical traits
Trophic level	Habitat
Caudal fin aspect ratio	Feeding Mode
Offspring size (mm)	Body Shape
Age at maturity (year)	Caudal Fin Shape
Fecundity (number of eggs or offspring produced per year by female)	Spawning Type
Length infinity (cm)	
Von Bertalanffy growth coefficient K (1/year)	
Maximum length (cm)	
Maximum age (year)	

Initial database: trait investigated for juvenile stage

Trait unrelated to growth phase

In our dataset, eight species have been recorded at a juvenile stage:

Herring (*Clupea harengus*), Sea Bass (*Dicentrarchus labrax*), Dab (*Limanda limanda*), Whiting (*Merlangius merlangus*), Flounder (*Platychthys flesus*), Plaice (*Pleuronectes platessa*), Sole (*Solea solea*) and Sprat (*Sprattus sprattus*).

Trophic level

Trophic level in the dataset is obtained using the values in fishbase (see https://www.fishbase.de/manual/English/fishbasethe_food_items_table.htm). Diet for juvenile stage is not available for all species. We used the relationship given in fishbase.de (see figure below) to approximate based on the maximal length that each species could reach at the two stags recorded (G0: young of the year, and G1: individuals of 1 year). We established that trophic level for juvenile would be lower than the one for the adult stage. The latter is represented with blue lines on the figure below. All species except the whiting fall in the same interval, [3.0;3.5], and 3 is the minimal possible value in the regression, hence juvenile and adult shared the same trophic level. For the whiting, individulas were classified in the [3.5; 4[interval, using the slope for first order carnivores.

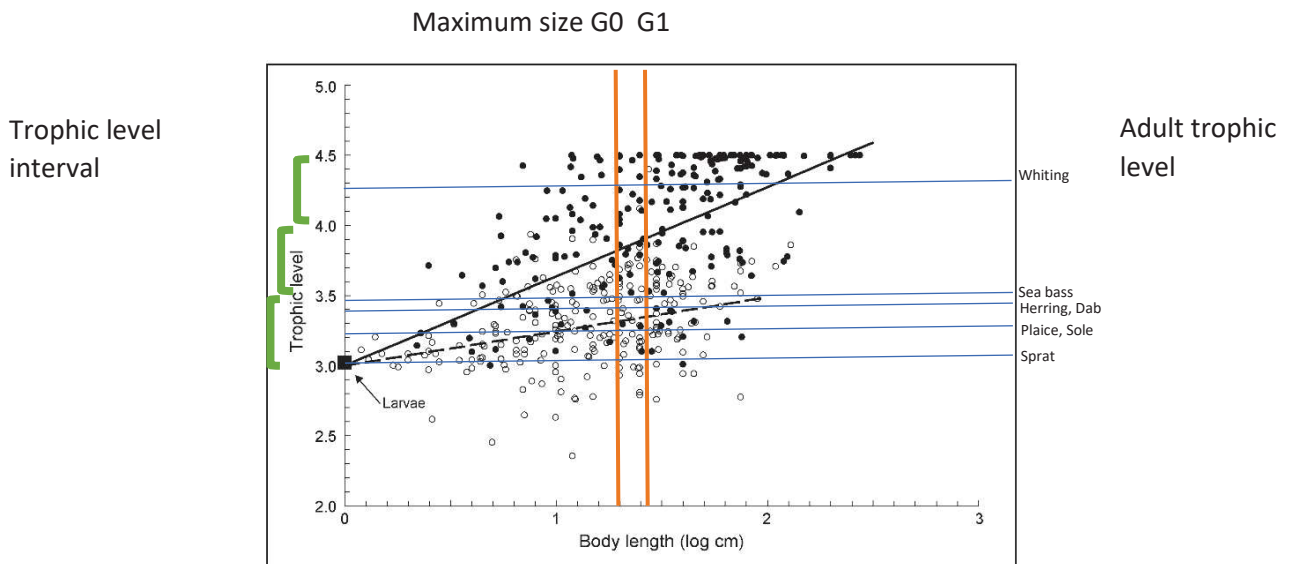


Fig. 36. Relationship between trophic level (troph) estimates and body length (in cm) in 180 species of fishes. The regression lines (forced through the origin, representing larvae with troph = 3, and length » 1 cm) have slopes of $b_a = 0.24$ for first-order carnivores (dotted line and open dots, representing herring and other small pelagic and demersal fishes); and $b_b = 0.63$ for higher-order carnivores (solid line and full dots, representing cod-like and other large piscivorous demersal and pelagic fishes). Adapted from Pauly et al (2001).

[https://www.fishbase.de/manual/English/fishbasethe food items table.htm](https://www.fishbase.de/manual/English/fishbasethe%20food%20items%20table.htm)

Caudal fin aspect ratio

It is defined in Beukhof et al. (2019) as:

« The caudal fin aspect ratio is the squared height of the caudal fin divided by the surface area of the caudal fin. It is known to correlate with fish swimming speed, activity, metabolism and food consumption”.

There are very few literatures on the subject and the value in fishbase is based on the analysis of one picture. Juvenile and adult phases will have the same values.

Maximum length

Values extracted from the NOURSEINE dataset.

Species	Max. length G0 (cm)	Max. length G1 (cm)
Herring	11	21
Sea bass	11	21
Dab	10	22
Whiting	20	27
Flounder	12	20
Plaice	17	27
Sole	14	22
Sprat	14	/

Habitat

For all species, except herring, the review of the literature did not lead to any changes of the habitat, as categories in the Beukhof dataset are quite general. For the herring however, changes were made to consider it as a pelagic species rather than a demersal one, with literature supporting it (<https://repository.library.noaa.gov/view/noaa/3101>)

Feeding mode

The Beukhof dataset gives a choice between:

- Herbivorous (algae)
- Benthivorous (benthos)
- Planktivorous (plankton)
- Piscivorous (fish)
- Generalist (2 or more, assigned when major food type comprised no more than approximately 2/3 diet)

Species/Cohort	Main food type	Source	Feeding mode
Herring G0	Zooplankton	https://link.springer.com/article/10.1007/s10530-012-0336-4	Planktivorous
Herring G1	Zooplankton	https://link.springer.com/article/10.1007/s10530-012-0336-4	Planktivorous
Sea bass G0	Zooplankton + Mollusca, polychaete	https://link.springer.com/article/10.1007/s12237-020-00823-z https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1439-0426.2007.01049.x	<u>Generalist</u>
Bar G1		https://link.springer.com/article/10.1007/s12237-020-00823-z https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1439-0426.2007.01049.x	
Sole G0	Polychaeta + harpacticoida	https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1439-0426.2007.01049.x	Benthivorous
Sole G1	Polychaeta	https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1439-0426.2007.01049.x	Benthivorous
Whiting G0	Copepod june / Crangon and decapods after	https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1095-8649.2011.02997.x	Planktivorous or benthivorous -> generalist
Whiting G1	Fishes		Generalist
Plaice G0	Benthos	https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00531.x?casa_token=sgJV1YaucAQAAAAA:Vw44c6BSEIWScaIamK6QoTMSGz5C8rj5AkI5EWMFAH2ql4ZkyDd6nJpZhkrHKSJzu_6QyWnT9Zsk3pQ	Benthivorous
Plaice G1	Benthos	https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00531.x?casa_token=sgJV1YaucAQAAAAA:Vw44c6BSEIWScaIamK6QoTMSGz5C8rj5AkI5EWMFAH2ql4ZkyDd6nJpZhkrHKSJzu_6QyWnT9Zsk3pQ	Benthivorous

Flounder G0	<i>Corophium volutator</i>	The diet and feeding behaviour of the flounder <i>Platichthys flesus</i> (L.) in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland	Benthivorous
Flounder G1	Benthos		Benthivorous

Diet for dab was considered to be benthivorous, as per all flatfish juveniles, as sprat diet to be equivalent to herring juveniles.

Chapitre 6

Distribution des populations dans la nourricerie de l'estuaire de Seine

Le chapitre précédent a montré que les assemblages de poissons établis étaient pour la plupart bien structurés spatialement. Cette structuration spatiale peut être le résultat de pressions environnementales ou biotiques, ou issue de la combinaison des deux. Les travaux présentés dans ce chapitre s'attellent à définir quels sont les paramètres qui définissent au mieux les distributions de populations de juvéniles. Le choix est fait de travailler avec trois populations de poissons plats : la sole (*Solea solea*), la limande (*Limanda limanda*) et la plie (*Pleuronectes platessa*). Plusieurs raisons ont guidé ce choix.

Les observations NOURSEINE sont obtenues par un échantillonnage utilisant des chaluts à perche. Ces engins de pêche ciblant les poissons benthodémersaux, les données disponibles assurent la représentativité des informations récoltées pour ces espèces. De plus, les cohortes de ces espèces sont identifiées de 1995 à 2010. Dans le cas du flet (*Platichthys flesus*), l'absence d'information induit par le déplacement de cette population vers des zones aux eaux plus amont moins couvertes par le plan d'échantillonnage NOURSEINE est la raison pour laquelle cette espèce n'est pas conservée dans les analyses. Les résultats sur les communautés de l'estuaire de Seine ont montré que ces trois espèces étaient caractéristiques d'assemblages

différents dans l'estuaire. L'étude de ces trois populations permet donc d'étudier des espaces distincts dans la nurricerie, où les pressions peuvent être différentes.

Comprendre l'impact du développement des activités humaines sur la fonction de nurricerie dans l'estuaire de Seine pour les poissons plats fait état d'une littérature abondante (Riou et al., 2001 ; Amara et al., 2007 ; Rochette et al., 2010 ; Archambault et al., 2018). Néanmoins ces travaux n'abordent peu ou pas le concept d'hétérogénéité spatiale dans l'estuaire. Comme le chapitre précédent l'a montré, la nurricerie n'est pas un espace homogène et la zone entre 0 et 5 mètres n'est pas utilisée par les mêmes taxons en zone côtière ou dans le centre de l'estuaire. Des différences à plus fines échelles ont été décrites dans le fonctionnement trophique de l'estuaire (Tecchio et al., 2015). En modélisant six réseaux trophiques dans six compartiments spatiaux, les auteurs ont trouvé des distinctions fonctionnelles dans les différents habitats, suggérant une plus grande complexité dans l'organisation spatiale de l'estuaire. De plus, il a été observé dans un autre estuaire tempéré que la compétition pour la ressource trophique est l'un des principaux facteurs dans la distribution des juvéniles (Tableau et al., 2016).

Les travaux présentés dans ce chapitre cherchent donc à quantifier les processus spatiaux qui ont lieu dans la nurricerie de l'estuaire de Seine pour trois espèces de poissons plats. Les résultats ont fait l'objet de plusieurs présentations orales ainsi que d'un article (Cariou et al., 2021). La figure 6.1 est le résumé graphique attaché à la publication et présente les cheminements méthodologiques ainsi que la forme des résultats obtenus.

Ce chapitre est la version traduite de l'article publié, complétée par des ajouts en méthodes et résultats afin de rendre compte de la totalité du travail effectué : CARIOU, Thibault, DUBROCA, Laurent, VOGEL, Camille, BEZ, Nicolas (2021), Comparison of the spatio-temporal distribution of three flatfish species in the Seine estuary nursery grounds. Estuarine, Coastal and Shelf Science, p. 107471.

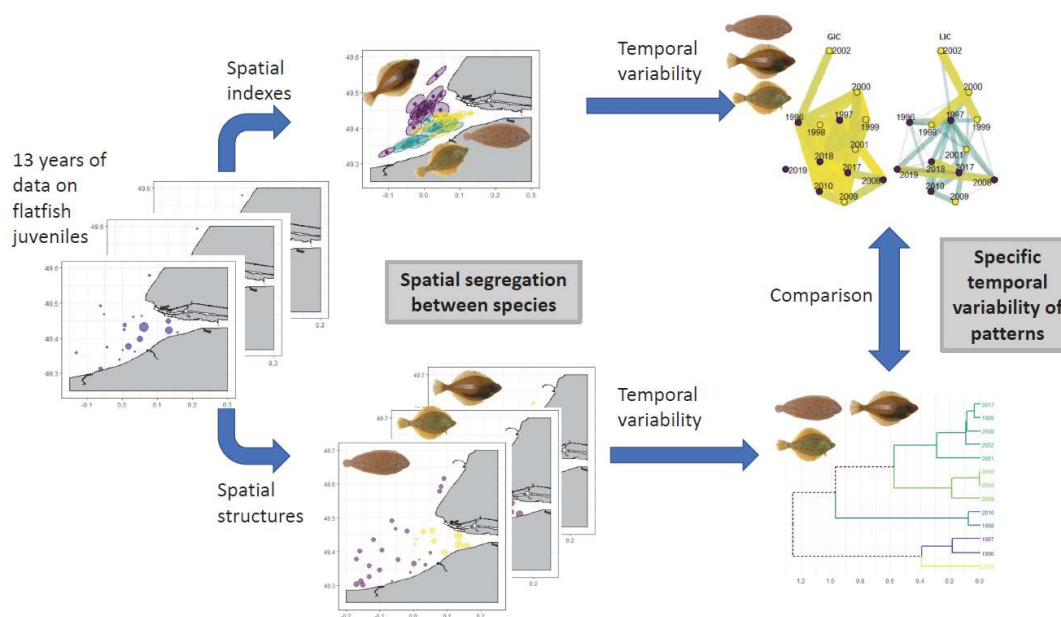


FIGURE 6.1 – Résumé graphique des travaux menés dans ce chapitre, extrait de (Cariou et al., 2021).

6.1 Indices géostatistiques des distributions spatiales

Les suivis de populations halieutiques amènent souvent à la recherche de liens entre les dynamiques de ces populations et les processus écologiques les structurant (Petitgas et al., 2020). Le caractère récurrent des campagnes de suivi halieutique a mené à l'utilisation de différents indices permettant de résumer l'information des distributions spatiales (densités, localisation, forme...) au cours du temps (Woillez et al., 2007). Ces indices permettent également d'étudier les effets de densité-dépendance ou d'explorer les liens entre distribution et environnement.

6.1.1 Jeu de données

Le jeu de données utilisé pour la description des distributions de poissons plats a été adapté aux objectifs de l'étude. Afin d'intégrer les stades de vie des individus dans les analyses, il est nécessaire d'utiliser les informations sur l'âge. Or,

il existe une hétérogénéité dans l'attribution des âges opérés dans NOURSEINE. Entre 1995 et 2002, il n'existe que trois catégories : G0 (nés l'année de l'échantillonnage), G1 (individus d'un an) et G2p (individus de 2 ans ou plus). A partir de 2008, la catégorie G2p est affinée puisque les âges sont déterminés à l'année. Sur la période 2017-2019 les lectures d'otolithes permettant la détermination de l'âge n'ont pas pu être effectuées, ce qui entraîne un nombre non négligeable de données manquantes (figure 6.2)

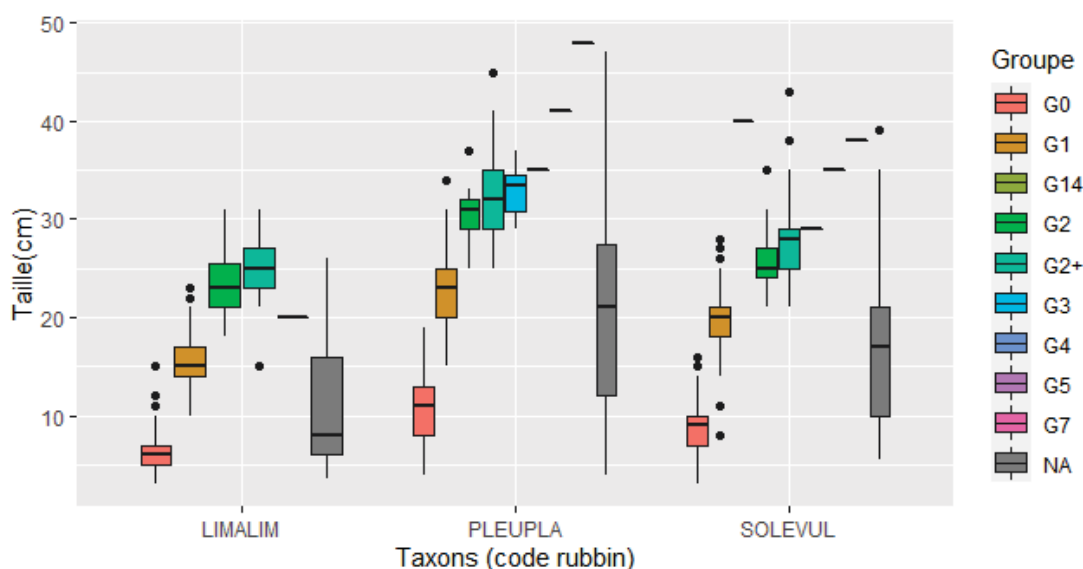


FIGURE 6.2 – Boîtes à moustaches des tailles pour chaque classe d'âge et chaque espèce de poissons plats étudiées.

Basée sur la distribution en taille des classes d'âges, la détermination des âges est effectuée pour les individus sur lesquels cette information est manquante. Ainsi, les limandes de 10cm ou moins, les plies de 17cm ou moins et les soles de 14cm ou moins sont attribuées au groupe G0. Les limandes de 11 à 22cm, les plies de 18 à 27cm et les soles de 15 à 22cm sont considérées G1. Toutes les tailles supérieures et les classes d'âges sont regroupées en G2p.

Le tableau 6.1 détaille les statistiques principales des données. Bien que les G0 de limandes et de plies soient présentes dans plus de la moitié des traits de chalut effectués, les densités de G0 de soles sont les plus élevées. Pour les trois

CHAPITRE 6. DISTRIBUTION DES POPULATIONS DANS LA NOURRICERIE DE L'ESTUAIRE DE SEINE

espèces, la dynamique inter-cohorte est identique. Les individus sont présents dans l'estuaire sur les deux premières années de leur vie, puis la présence des individus de 2 ans et plus diminue. Cependant, les densités décroissent déjà entre la première et la deuxième cohortes. Cette diminution entre les individus G0 et G1 peut être liée entre autres aux pressions de prédation (Ellis and Gibson, 1995), où à l'augmentation de la mobilité de la cohorte G1.

Taxons	Âge	Présence(%)	Moyenne (<i>ind.ha</i> ⁻¹)	Coefficient de variation(%)
<i>Limanda limanda</i>	G0	53.4	32.8	183
<i>Limanda limanda</i>	G1	40.8	10.8	105
<i>Limanda limanda</i>	G2p	7.02	3.85	69.6
<i>Pleuronectes platessa</i>	G0	52.6	23.9	154
<i>Pleuronectes platessa</i>	G1	36.0	6.34	106
<i>Pleuronectes platessa</i>	G2p	18.5	5.55	104
<i>Solea solea</i>	G0	40.1	40.9	178
<i>Solea solea</i>	G1	34.6	12.2	151
<i>Solea solea</i>	G2p	23.5	7.03	90

Tableau 6.1 – Occurrences et densités moyennes des trois espèces de poissons plats pour trois cohortes différentes sur les 13 années d'échantillonnage. Pour les âges ; G0 correspond aux individus nés l'année de l'échantillonnage, G1 les individus d'un an et G2p les individus âgés de 2 ans ou plus.

6.1.2 Indices géostatistiques : théorie

Localisation d'une population

Deux indices sont utilisés ici pour caractériser l'emplacement d'une population au cours du temps : le centre de gravité (CG) et le nombre de patchs. On qualifie de patch une zone déterminée dans l'espace où les valeurs numériques d'intérêt (densité, abondance, etc.) sont plus élevées que dans son voisinage proche.

Centre de gravité

Le centre de gravité correspond à la position moyenne d'un individu tiré au hasard. Ainsi, si les individus sont distribués en deux localisations très éloignées,

le centre de gravité peut se retrouver à mi-chemin entre ces deux positions, à un endroit où aucun individu n'a été échantillonné. Le nombre de patch est construit à partir des fortes densités et d'un seuil. La construction des patches range les densités par ordre décroissant. En suivant cet ordre, tant que les échantillons sont à une distance inférieure au seuil choisi, on considère qu'ils appartiennent au même patch. Si la densité suivante la plus forte est à une distance supérieure à ce seuil, l'algorithme crée un nouveau patch.

Soit z_i la valeur de la densité de poisson en x_i dans une zone d'influence s_i , le centre de gravité se calcule ainsi :

$$CG = \frac{\sum_i x_i s_i z_i}{\sum_i s_i z_i} \quad (6.1)$$

La zone d'influence est définie comme étant l'ensemble des points de l'espace étant les plus proches du point considéré. Généralement, le calcul du centre de gravité s'accompagne du calcul de l'inertie et de l'isotropie.

Inertie et isotropie

L'inertie mesure la dispersion des individus autour du centre de gravité (CG). Soit I cette inertie, elle se calcule :

$$I = \frac{\sum_i (x_i - CG)^2 s_i z_i}{\sum_i s_i z_i} \quad (6.2)$$

Si cette dispersion est identique dans toutes les directions autour du centre de gravité, on parle d'une distribution *isotropique*. Dans le cas contraire on parle d'*anisotropie*. L'isotropie d'une distribution peut être calculée à l'aide des axes d'inertie maximale et minimale :

$$Isotropie = \sqrt{\frac{I_{min}}{I_{max}}} \quad (6.3)$$

Des indices existent également sur des mesures d'occupations en terme de surface. Deux d'entre eux sont utilisés ici : l'aire positive et l'aire équivalente. L'aire positive correspond à la somme des aires d'influences (s_i) où des densités sont

strictement positives. L'aire équivalente correspond à la surface occupée par la population si la densité en chaque point était égale à la densité moyenne de la population.

6.1.3 Recoupement de deux populations

Les indices de co-localisation globale (GIC pour global index of colocation) et locale (LIC pour local index of colocation) mesurent les similarités de distributions observées entre une paire d'années. Le GIC mesure comment deux distributions sont proches au vu de leurs CG et de l'inertie associée :

$$GIC = 1 - \frac{\Delta CG^2}{\Delta CG^2 + I_1 + I_2} \quad (6.4)$$

ΔCG correspond à la distance entre les deux centres de gravité. Lorsque le GIC vaut 0, les deux populations sont concentrées en un seul point ($I_1=I_2=0$) à différents endroits ($\Delta CG^2 > 0$). Lorsque les CG sont à la même position, le GIC vaut 1. Le LIC complète l'information donnée par le GIC en effectuant une comparaison station par station. Soit z_{1i} et z_{2i} les densités de poissons observées à la station i à deux différentes années, alors on a :

$$LIC = \frac{\sum_i s_i z_{1i} z_{2i}}{\sqrt{\sum_i s_i z_{1i}^2} \sqrt{\sum_i s_i z_{2i}^2}} \quad (6.5)$$

Un LIC égal à 0 indique que les populations ne sont jamais retrouvées dans les mêmes échantillons, tandis qu'un LIC égal à 1 montre que le rang des densités dans les deux années est distribué de manière identique. Le LIC n'est pas un indice spatial au sens strict, puisqu'une permutation de toutes les stations dans un repère géographique ne changerait pas le résultat de l'indice.

6.1.4 Indices géostatistiques : résultats

Centre de gravité, inertie et isotropie

Sur les 25 dernières années, la position des centres de gravité est globalement stable (figure 6.3). La seule exception est la cohorte G2p des soles. Les distributions

des trois espèces de poissons plats sont clairement distinctes pour la cohorte G0. Les centres de gravité des cohortes de limandes sont situés dans le secteur nord-ouest de l'estuaire, relativement à la sole et la plie. Une exception est l'année 1996 où le centre de gravité est situé en direction de l'embouchure de l'Orne (on se référera à la figure 3.1 pour la position des fleuves et rivières). Les centres de gravité de la plie sont répartis le long de la côte du Calvados. Cependant, deux groupes peuvent être distingués, avec un patch vers l'Orne et une autre proche de l'embouchure de la Seine. Enfin, les centres de gravité de la sole sont principalement situés dans l'embouchure de la Seine. A l'âge 1, les limandes et les plies se déplacent au-delà des 10 mètres de profondeur tandis que les soles restent à l'embouchure de l'estuaire. Les centres de gravité obtenus de l'âge 2-plus reflètent déjà le manque de données pour cette classe d'âge et le départ des individus de la nourricerie, avec des centres de gravité où l'inertie est parfois très faible.

Les distributions des poissons plats sont généralement anisotropes. En effet, les ellipses d'inertie montrent que les directions changent pour les espèces et les cohortes. A l'âge G0, le tracé de la côte influence l'inertie de la distribution des plies tandis que les axes principaux de l'inertie des distributions de limandes sont parallèles aux isobathes. L'anisotropie s'atténue légèrement pour les plies de l'âge 1 (0.6 en moyenne) mais l'inertie montre toujours l'influence des isobathes dans les distributions cette cohorte et de G2p. L'inertie de la sole, lorsque le centre de gravité est dans les fosses de l'estuaire, suit la forme de l'embouchure.

Indices spatiaux de surface et nombre de patch

La figure 6.4 montre que l'aire positive est presque toujours supérieure à l'aire équivalente. La limande bien qu'elle occupe l'espace le plus grand pour les cohortes G0 et G1 (de 1995 à 2010), possède une aire équivalente similaire aux aires occupées par la plie et la sole. Les densités de limandes sont donc souvent plus faibles ou équivalentes à celles de la plie et la sole mais dans un espace plus grand. Une fois de plus, les indices de la cohorte G2p indiquent qu'il y a peu d'individus de ces classes d'âges dans l'estuaire, et qu'ils occupent une petite partie de l'espace. C'est la classe d'âge pour laquelle l'aire positive et l'aire équivalente sont les plus proches.

CHAPITRE 6. DISTRIBUTION DES POPULATIONS DANS LA NOURRICERIE DE L'ESTUAIRE DE SEINE

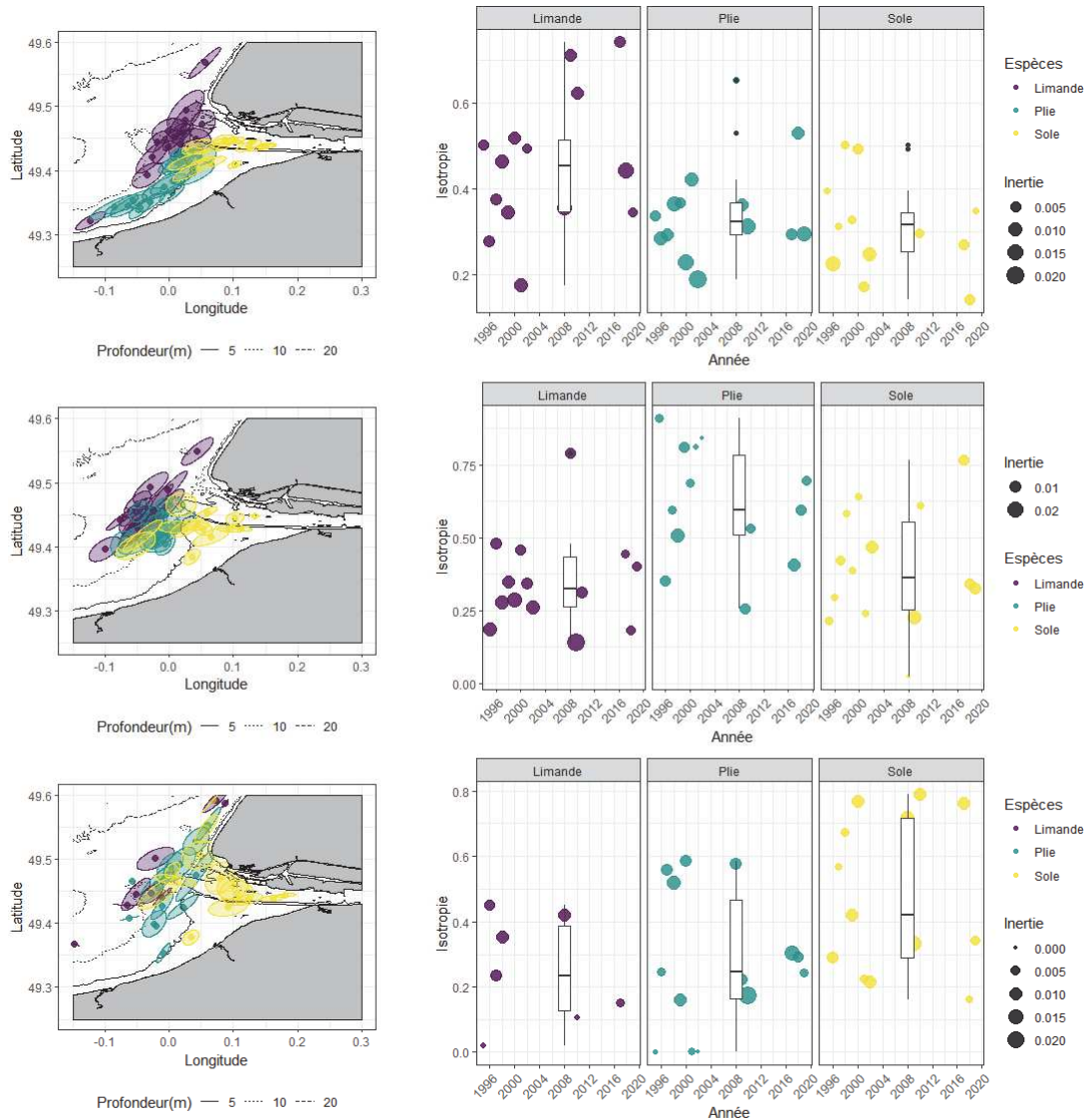


FIGURE 6.3 – Évolution des centres de gravité et de l’inertie des distributions en densité de 3 poissons plats de 1995 à 2019 : (gauche) positions des centres de gravité pour la limande (violet), la plie (bleu) et la sole (jaune). L’ellipse représente l’inertie associée à chaque centre de gravité. (Droite) boîtes à moustaches et isotropie annuelle pour les trois espèces de poissons plats. La taille du point pour l’isotropie annuelle est proportionnelle à l’inertie. Les figures sont créées pour les juvéniles G0 (1ère ligne), G1 (2e ligne) et les G2p (3e ligne).

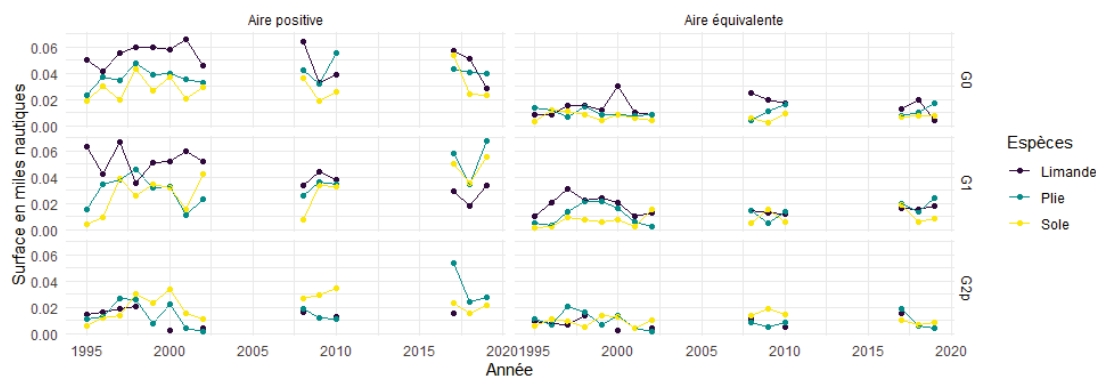


FIGURE 6.4 – Évolution de deux indices d’occupation spatiale pour trois espèces et trois cohortes de poissons plats dans l’estuaire de Seine de 1995 à 2019.

Le nombre de patches reflète les tendances révélées par les indices de surfaces et les centres de gravité (figure 6.5). La cohorte G0 de limande occupe une grande partie de l’estuaire, avec 4 patches définis, puis ce nombre se réduit à 3 puis 2 dans les cohortes plus âgées. Les fortes densités ne sont pas présentes sur les stations les plus côtières, comme l’indique les centres de gravité, sauf pour la limande de manière épisodique. La plie et la sole ont des résultats similaires en terme de patch et de diminution des densités avec l’âge.

Indices de colocalisation

Le calcul de l’indice local de co-localisation nécessite une comparaison station par station. Cela implique une position fixe des stations dans le temps. Or, la figure 6.5 illustre bien le fait que les stations ne sont pas exactement au même emplacement géographique d’une année à l’autre. Il y a donc un besoin de regrouper les stations qui sont les plus proches ensemble afin de construire une série temporelle stable répondant aux contraintes analytiques (figure 6.6). Après traitement, ce sont 32 stations qui sont conservées. L’année 1995 est exclue de cette analyse car présentant un plus faible nombre de stations échantillonnées, son intégration aurait conduit à ne conserver que 21 stations.

Ce regroupement station par station permet de suivre l’évolution de la struc-

CHAPITRE 6. DISTRIBUTION DES POPULATIONS DANS LA NOURRICERIE DE L'ESTUAIRE DE SEINE

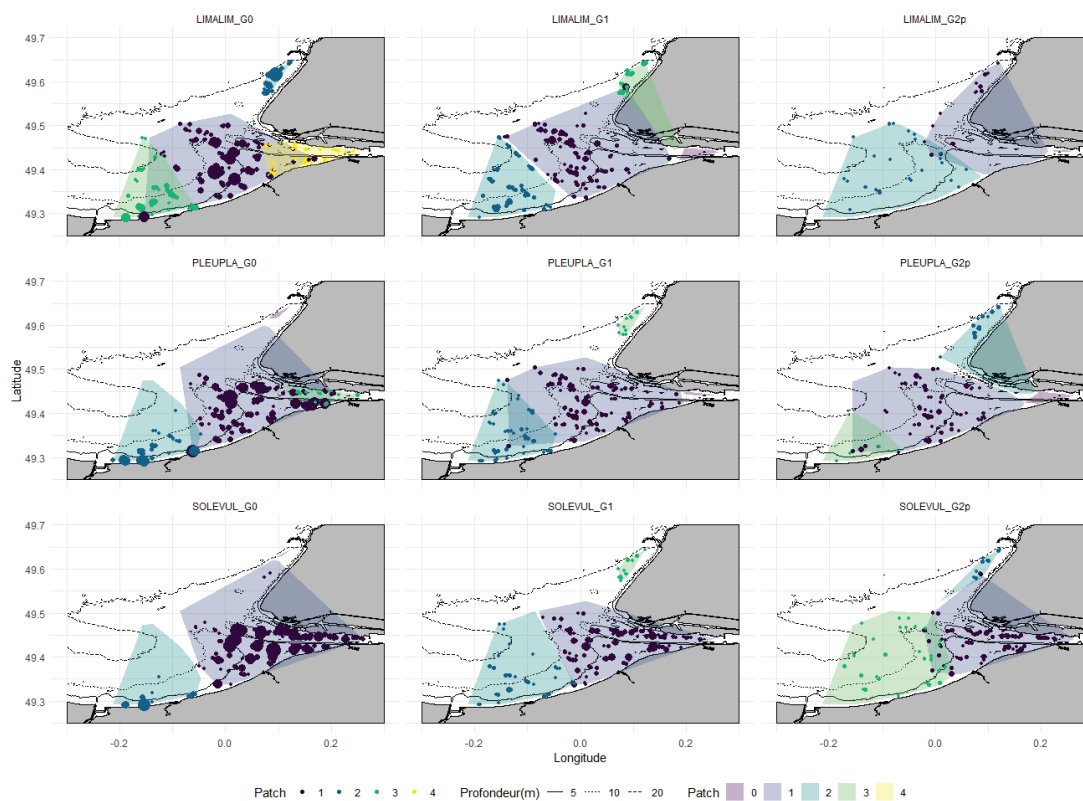


FIGURE 6.5 – Nombre de patches détectés toutes années confondues pour trois cohortes de poissons plats dans l'estuaire de Seine. Le seuil de distance défini pour la création des patches est de 0.19 degrés (distance euclidienne dans le système de coordonnées WGS84). La taille des points est proportionnelle à la densité des individus capturés.

ture spatiale des juvéniles dans l'ensemble de l'estuaire. Pour éviter d'obtenir des indices avec de trop grands nombres de données absentes, les données sont filtrées également pour ne garder que la cohorte G0 afin d'assurer la représentativité des résultats obtenus.

Les indices GIC sont très élevés pour chaque espèce (figure 6.7), avec une moyenne supérieure à 0.8, indiquant une stabilité temporelle de la localisation moyenne des juvéniles dans l'estuaire de Seine, relativement à l'inertie. Les LIC ont des valeurs plus faibles, mais le contraste est plus fort pour les juvéniles de soles. Malgré des centres de gravité très proches les uns des autres, la distribution des densités est variable d'une année à l'autre.

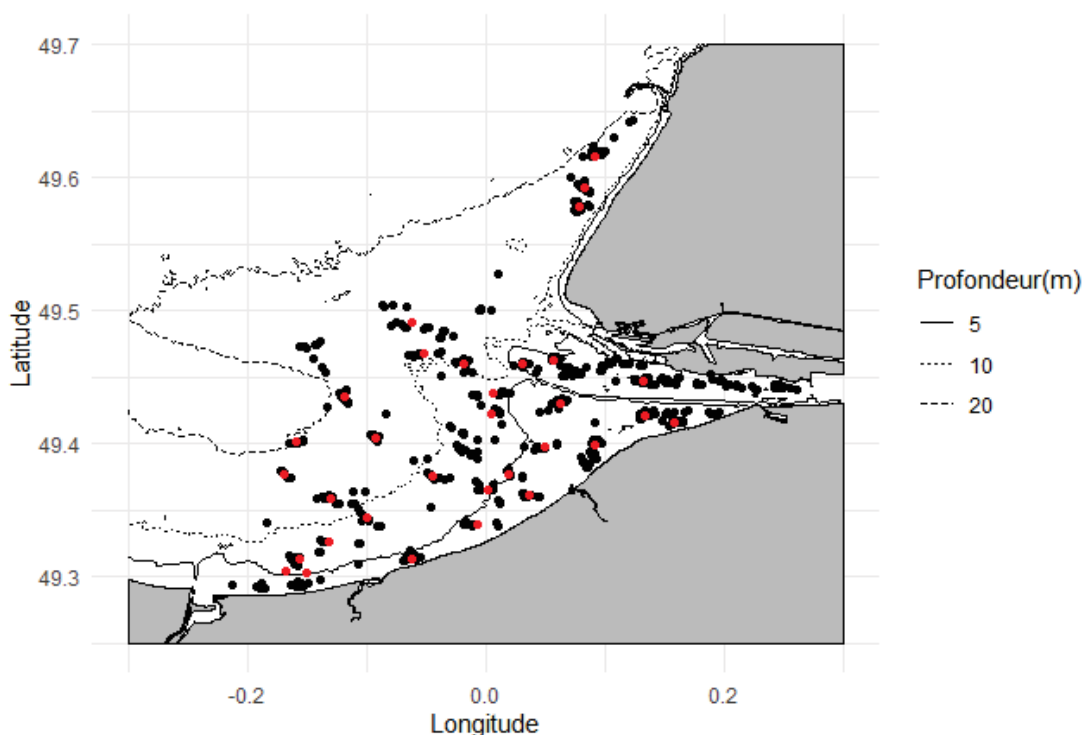


FIGURE 6.6 – Stations chalutées entre 1995 et 2019 (points noirs) et stations définies pour le suivi temporel sur des points fixes dans le temps (rouges).

L'usage d'une analyse en réseau a été fait pour représenter et déterminer les possibles relations temporelles entre les indices. Le calcul des indices GIC et LIC génère des matrices carrées de "similarité". Le choix est donc fait de construire un réseau multiplexe basé sur ces matrices de similarité afin de rendre compte de la relation des deux indices (Mucha et al., 2010). L'objectif d'un réseau est de permettre l'identification de groupes de *sommets* fortement connectés appelé *communautés*. Le réseau multiplexe permet la construction de ces *communautés* en prenant en compte plusieurs matrices d'adjacence ; matrices carrées contenant le nombre d'*arêtes* liant chaque sommet du réseau. Les indices étant calculés pour tous les couples d'années, il existe une arête entre n'importe quel couple de sommet. L'algorithme utilisé pour la détection de *communautés* est l'algorithme de Louvain (Blondel et al., 2008). La méthode vise à partitionner le réseau en *communautés* en maximisant une statistique appelée *modularité*. Chaque arête possède un poids qui, ici, est la valeur du LIC et du GIC pour le couple de sommets considérés. Cet algo-

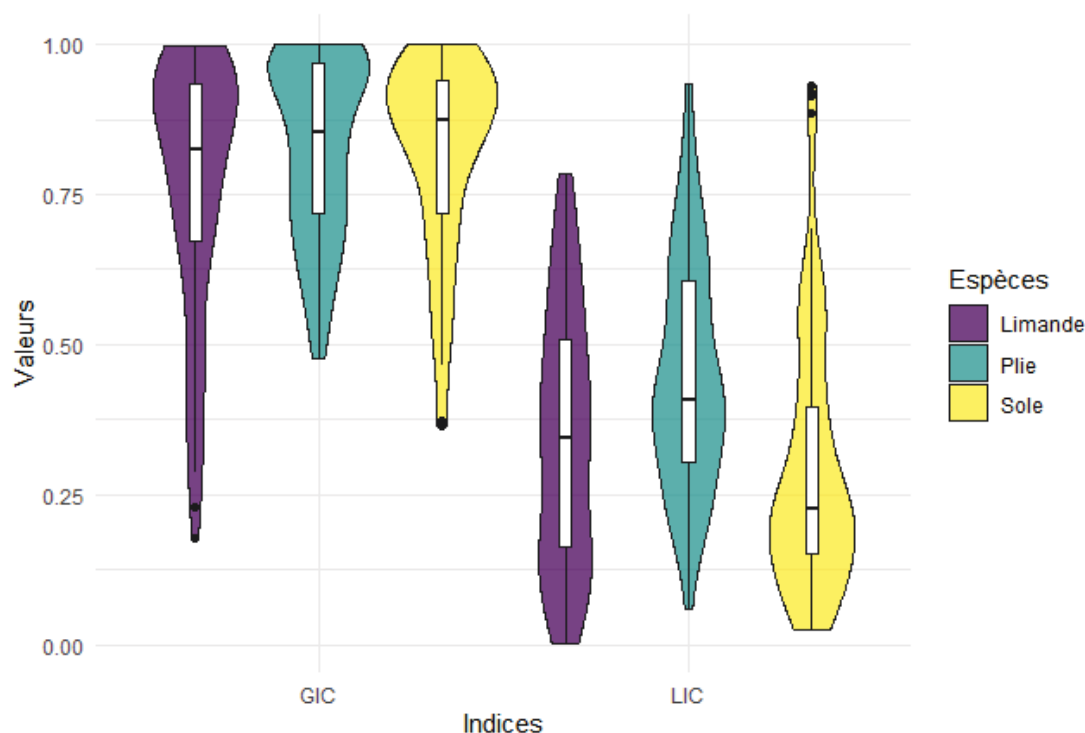


FIGURE 6.7 – Distribution des indices global et local de co-localisation (GIC et LIC, en boîte à moustache en violon) pour les juvéniles G0 de limandes, plies et soles.

rithme a l'avantage de fonctionner sur des réseaux multiplexes. Il a également été sélectionné pour son utilisation répandue et des propriétés adaptées à l'objectif de l'étude : la comparaison spatio-temporelle et interspécifique de patrons spatiaux : (Traag et al., 2019).

Cette analyse a mené à la construction de deux groupes pour chaque espèce (figure 6.8). Pour chaque espèce, la couche GIC du réseau montre des sommets fortement connectés les groupes les plus distincts sont sur la couche LIC. A l'inverse, les deux groupes du réseau de la plie sont distinguables sur la couche GIC. Les années de chaque groupe correspondent également aux deux patches de CG distingués figure 6.3. La *communauté* 1 correspond aux centres de gravité proches de l'estuaire de Seine, et la *communauté* 2 à celle proche de l'Orne. Les années 1996 et 2001 sur le réseau de la limande ressortent comme des années où la position moyenne est très différente des autres années, reflétant les différences constatées

*CHAPITRE 6. DISTRIBUTION DES POPULATIONS DANS LA
NOURRICERIE DE L'ESTUAIRE DE SEINE*

pour ces mêmes années dans les distributions en densité. En 2009 et 2017 seules les densités sont distribuées de manière inédite. La couche LIC montre que la distribution des soles suit des structures très différentes mais dont certaines se répètent dans le temps. Quatre couples d'années possèdent des valeurs de LIC supérieurs à 0.8.

CHAPITRE 6. DISTRIBUTION DES POPULATIONS DANS LA NOURRICERIE DE L'ESTUAIRE DE SEINE

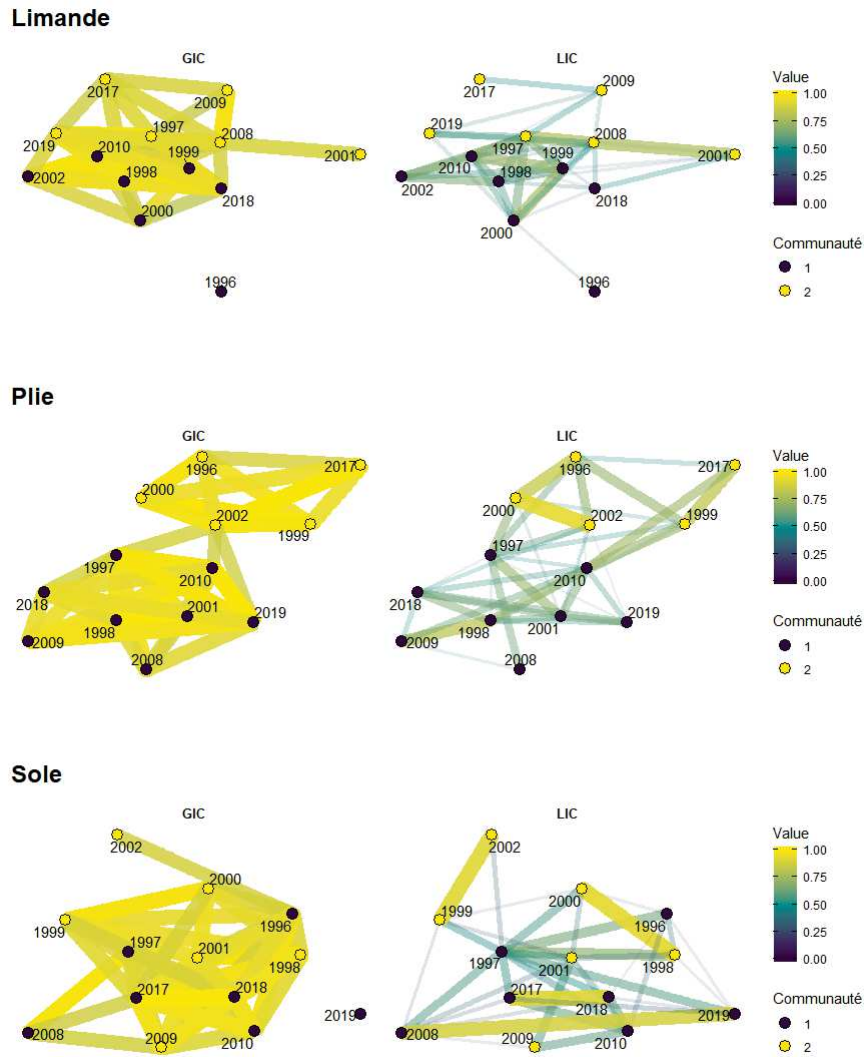


FIGURE 6.8 – Indices global et local de co-localisation (GIC et LIC) calculés pour toutes les paires d'années pour chaque espèce de poissons plats de 1995 à 2019. Le terme *communauté* est ici synonyme de groupe. Elles sont obtenues à l'aide de l'algorithme de Louvain qui maximise la modularité d'un réseau multiplexe. L'épaisseur d'une arête est proportionnelle à la valeur de l'indice. Pour chaque couche, seules les arêtes contenant 50% de valeurs les plus élevées sont représentées.

6.2 Structuration spatiale : analyses factorielles

6.2.1 Fonctions empiriques orthogonales et Min/Max Autocorrelation Factor

La structure spatiale fait référence à la forme prise par la distribution des densités d'une population. Le choix est fait ici d'utiliser des méthodes factorielles afin de résumer et d'identifier les structures spatiales principales des distributions au cours du temps. Deux méthodes ont été utilisées : les fonctions empiriques orthogonales (ou EOFs pour empirical orthogonal fonctions) et les minimum/maximum autocorrelations factors (MAFs).

Principe méthodologique des EOFs et applications

Les EOFs sont une application de l'ACP sur des données géographiques. Chaque EOF correspond à une composante principale dont la valeur propre associée donne la variance expliquée par chaque facteur. Ici, la matrice de données est centrée avant d'effectuer une décomposition en valeurs singulières (SVD). Une autre possibilité est d'effectuer la décomposition spectrale de la matrice empirique de covariance. Cependant la SVD permet d'obtenir séries temporelles des composantes principales (l'importance du facteur dans le temps) et les EOFs dans le même résultat. Le formalisme mathématique utilisé ci-après est issu de Wikle et al. (2019). Soit \bar{Z} la matrice centrée. La décomposition en valeur singulière donne :

$$\bar{Z} = UDV^t \tag{6.6}$$

avec U et V les matrices orthonormales. V contient les EOFs, les valeurs propres sont obtenues par $D^t D$ et les colonnes de $(\sqrt{T-1})UD$ donnent les séries temporelle des composantes principales normalisées, avec T le nombre de ligne de \bar{Z} .

Les résultats de l'analyse par les EOFs ont été valorisés lors du 14e congrès de l'AFH à Caen (Voir annexe A), par le biais d'un poster et lors d'une présentation aux XIVE journées de la géostatistique à Fontainebleau. Les EOFs ont été corrélés

à des images satellites de paramètres environnementaux pour tenter d'expliquer ces structures (résultats non présentés ici puisque l'analyse EOF n'est pas gardée). Les principaux résultats montrent que les relations biotiques semblent influencer tout autant la distribution des populations de poissons plats que les variables environnementales. Les journées à Fontainebleau ont été l'occasion d'échanger sur des points méthodologiques. La plupart des méthodes factorielles effectuées sur des données spatiales ne prennent pas en compte les effets spatiaux, notamment l'autocorrélation (Demšar et al., 2013). Afin de pallier ce problème, le choix est fait de compléter les résultats obtenus par les EOFs par les MAFs.

Min/Max Autocorrelation Factors

Cette méthodologie a été développée dans les années 80 par Switzer and Green (1984). Elle permet également de résumer une série temporelle de distributions spatiales en un nombre réduit de structures spatiales peu corrélées. Chacune de ces structures est une combinaison linéaire des distributions initiales. Les méthodes factorielles nécessitent, comme les LIC, d'avoir une série de stations visitées fixes dans l'espace chaque année. Le même jeu de données (juvéniles G0 sur 32 stations) sera donc utilisé. Les MAFs consistent en une double ACP du jeu de données initial. La première ACP, comme l'EOF, produit des composantes principales qui sont qualifiés de facteurs spatiaux. Une matrice de covariance spatiale est ensuite construite à partir de ces facteurs spatiaux. La covariance est définie pour une distance h défini en amont (ici 5km). A partir de là, une seconde ACP permet d'obtenir de nouveaux facteurs qui sont les MAFs. Les MAFs sont classés par ordre d'autocorrélation pour la distance h croissante. Ainsi les premiers MAFs ont des variogrammes plus continus que les derniers MAFs. Alors qu'ils ont été développés pour faire du filtrage d'images, les MAFs peuvent aussi être utilisés dans des contextes spatio-temporels (Petitgas et al., 2020). Les distributions spatiales initiales peuvent être positionnées dans le nouvel espace créé par les ACP. Il est donc possible de calculer la distance entre deux distributions et de classer les années en fonction de leur similarité en termes de structures spatiales. Cette distance entre MAFs dépend donc du nombre de structures spatiales considérées. Le choix du nombre des MAFs est effectué sur la structuration des variogrammes (figure

6.9)

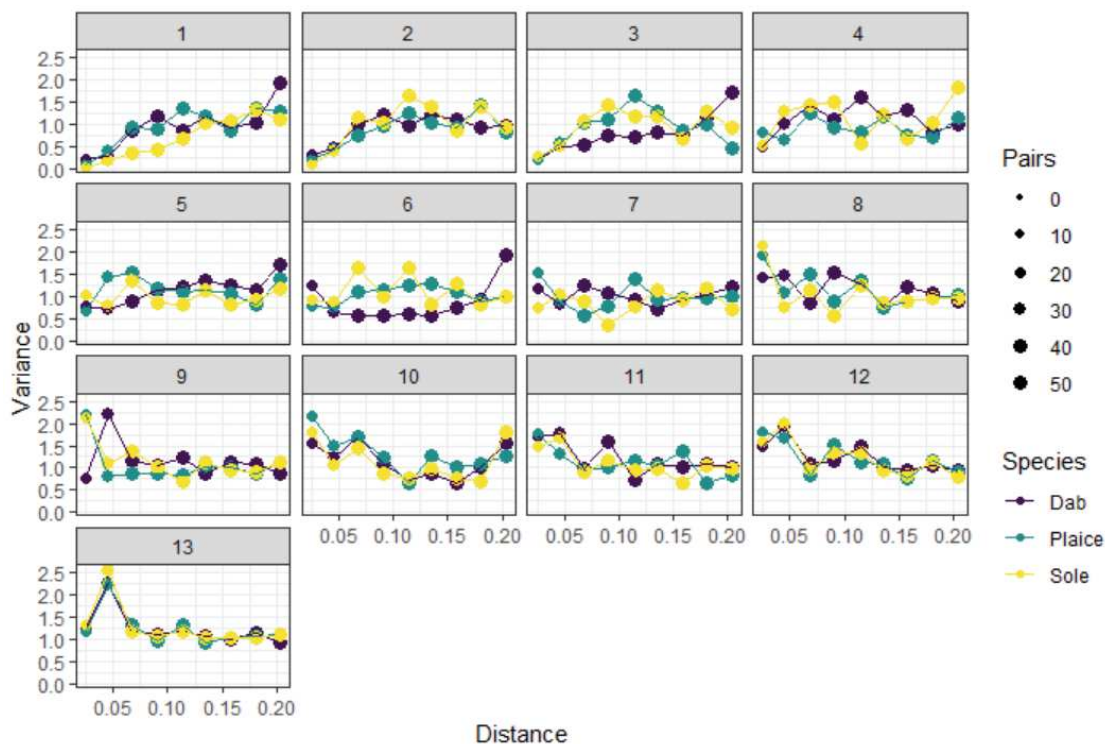


FIGURE 6.9 – Variogrammes empiriques des treize MAFs pour les juvéniles G0 des trois espèces de poissons plats (dab : limande, plaice : plie, sole : sole).

Seuls les trois premiers MAFs sont conservés par évaluation visuelle. Les autres variogrammes ont un effet pépité (c'est à dire une variabilité spatiale non expliquée par le variogramme) trop important pour être considérés et l'orthogonalité à courte distance n'était plus vérifiée. Ces trois MAFs montrent des structures à l'échelle de l'estuaire (figure 6.10). Le MAF le plus structuré sur la limande indique un patron de distribution orienté du nord au sud de la zone d'étude, avec des variations en face de l'embouchure de la Seine et au niveau de l'embouchure de l'Orne. Pour la plie et la sole, ce premier MAF discerne l'embouchure de l'estuaire de Seine dans les deux cas. Le second MAF de la limande délimite la zone de profondeur entre 5 et 10 mètres et le troisième est un gradient côte large. Ces structures confirment les résultats sur les centres de gravité et l'aire positive qui montrent que les juvéniles de limande occupaient des espaces plus au large que les deux autres espèces. Le MAF 2 discrimine la côte et l'intérieur de l'estuaire tandis que le troisième a un

signal plus hétérogène. Le MAF 2 de la sole est similaire au premier tandis que le troisième montre un signal côtier. La sole est donc cantonnée à l'intérieur de l'estuaire, tandis que la plie se retrouve sur les zones côtières, mais également à l'embouchure de l'estuaire avec la sole.

La distance entre MAFs est calculée à l'aide de l'amplitude des MAFs, les composantes principales temporelles. La distance entre deux MAFs u et v est définie par :

$$d^2(u, v) = \sum_i (c_i(u) - c_i(v))^2 \quad (6.7)$$

avec i variant de 1 à 3, le nombre de MAFs sélectionnés. L'objectif est, comme sur les indices GIC et LIC, de regrouper les années selon leurs similarités en terme de structures spatiales. La distance calculée permet d'effectuer un groupement hiérarchique en utilisant le critère de Ward. L'indice de structure simple est utilisé pour déterminer le nombre de groupe optimal du dendrogramme (figure 6.11)

Pour chaque espèce, cinq groupes d'années sont déterminés. Dans chaque groupe, aucune continuité temporelle n'est vraiment observée. Cependant, chaque poisson plat possède sa propre dynamique temporelle et les groupes d'années ne se ressemblent pas d'une espèce à une autre. Le groupement de la limande montre trois groupes composés d'une année unique (singleton), dont deux années déjà identifiées sur le réseau LIC (1996 et 2001).

6.3 Discussion

6.3.1 Comparaison des méthodes employées

Dans ces travaux, des indices spatiaux et des analyses multivariées ont été utilisés pour décrire quantitativement des patrons spatiaux et évaluer leurs possibles variations temporelles. Les deux méthodes (indices et ordinations) ont permis de prendre en compte la discontinuité de la série temporelle NOURSEINE. Les indices spatiaux ont fourni des informations sur la distribution des populations et les similitudes entre elles. Les MAFs portant sur la dimension spatiale, les résultats obtenus ne souffrent donc pas de la discontinuité temporelle de la série NOURSEINE. Seule l'interprétation de la dynamique des patrons spatiaux reste influencée par cette

CHAPITRE 6. DISTRIBUTION DES POPULATIONS DANS LA NOURRICERIE DE L'ESTUAIRE DE SEINE

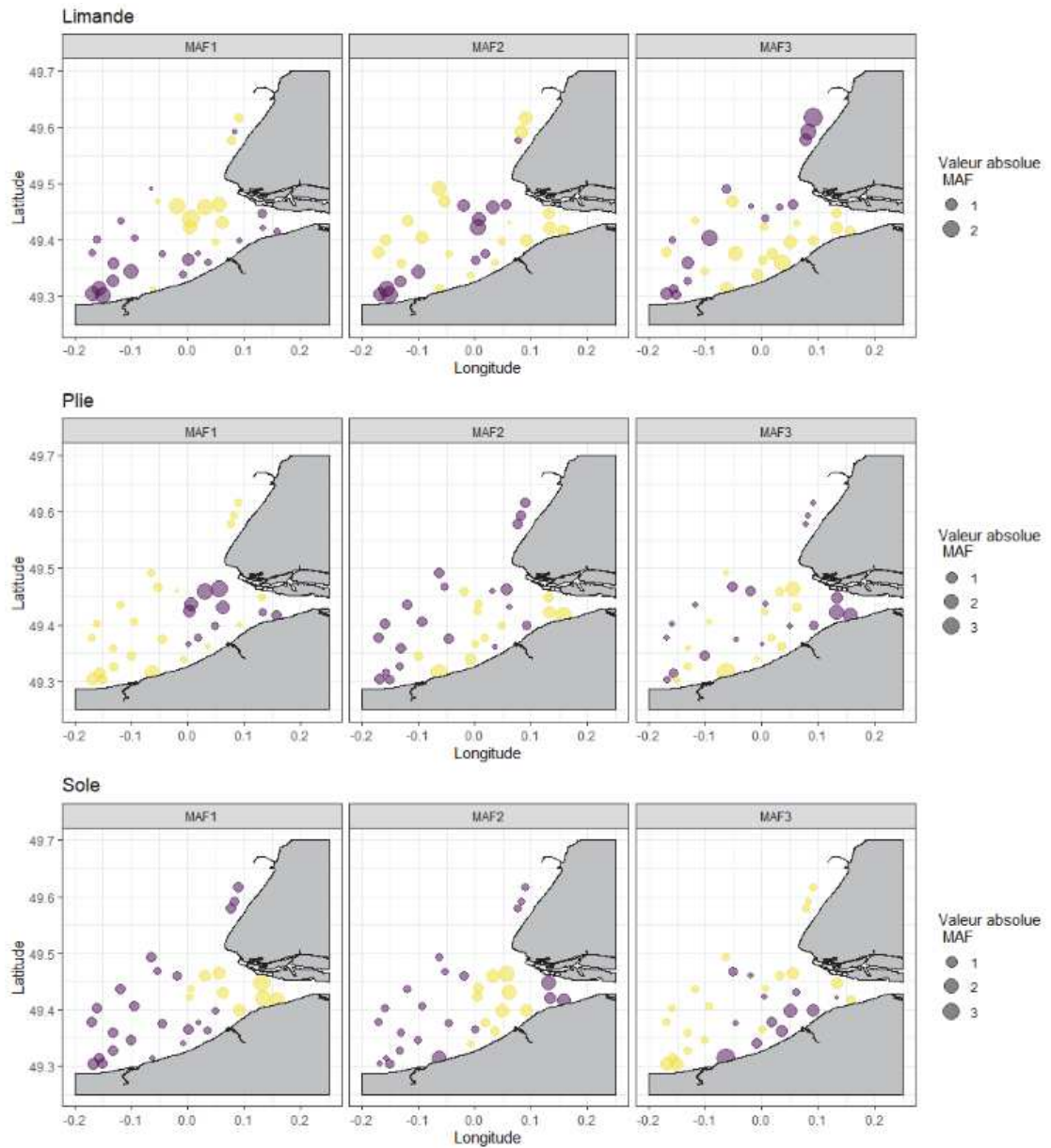


FIGURE 6.10 – Scores des trois premiers MAFs pour les juvéniles G0 des trois espèces de poissons plats étudiés.

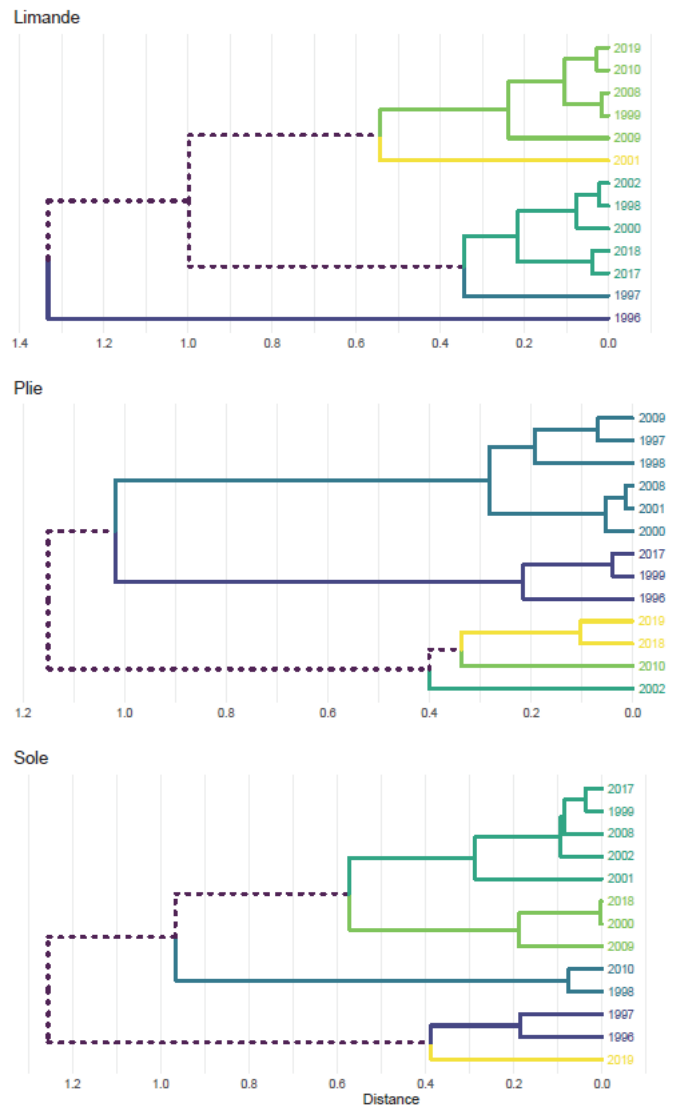


FIGURE 6.11 – Dendrogramme construit à l'aide du critère de Ward pour les juvéniles G0 de trois espèces de poissons plats. Le nombre de groupes indiqué est obtenu à l'aide d'un critère appelé indice de structure simple. Pour chaque espèce, les branches colorés indiquent les appartenances de chaque année à un groupe. Ceux-ci sont différents entre espèces : par exemple, le groupe 1 du dendrogramme de la plie est différent de celui de la sole. Les lignes en pointillées correspondent aux branches du dendrogramme non liées à un seul et unique groupe.

discontinuité : les années non-échantillonnées constituent une des raisons pour laquelle la détection et l'interprétation d'une dynamique temporelle est difficile.

La combinaison des différentes méthodes d'analyse spatiale et leur comparaison a permis d'affiner les résultats de l'une et de l'autre et de mieux comprendre comment les distributions des juvéniles de poissons plats interagissent dans l'estuaire. D'un côté, les indices spatiaux ont permis de résumer numériquement les distributions. De l'autre côté, les MAFs semblent être plus représentatives de la réalité des patrons spatiaux, car la méthode opère un filtrage d'éventuels bruits (Petitgas et al., 2020). Les variations temporelles des distributions de juvéniles semblent être trop faibles pour être détectées correctement par les indices temporels. Les centres de gravité, l'inertie et l'indice global de co-localisation sont des statistiques générales qui peuvent lisser les variations existantes. Ils ont renseigné les changements importants ; sans intégrer les variations à plus petite échelle. Seul l'indice LIC a permis d'avoir un aperçu de l'hétérogénéité des distributions.

Les groupes d'années basés sur les indices GIC/LIC et ceux issus de la matrice de distance entre MAFs présentent de fortes dissimilarités. Les résultats du groupement sur les MAFs sont plus aptes à distinguer les variations temporelles, avec des événements marquants qui sont identifiés dans la littérature (voir sections suivantes). Les indices permettent avant tout de résumer l'information spatiale. D'une manière similaire, l'étude de Tableau et al. (2016) utilise des variogrammes et l'indice GIC pour comparer la distribution des poissons et leurs proies. Ils montrent ainsi une association spatiale notamment à l'échelle de la communauté entière de poissons. Cette association était atténué aux niveaux taxonomiques inférieurs, notamment spécifique. Leurs résultats montrent d'une part l'intérêt des indices employés dans une compréhension du fonctionnement écologique de la nurricerie, mais également les avantages potentiels à intégrer la communauté de poissons plats et non juste faire des analyses mono-spécifiques.

6.3.2 Une nurricerie partagée entre les différentes espèces de poissons plats

L'estuaire de Seine est un habitat crucial dans le cycle de vie des trois espèces de poissons plats étudiées. Pourtant, cet écosystème est impacté les activités hu-

maines qui affaiblissent sa fonction de nurricerie (Le Pape et al., 2007). Jusqu'ici, les études sur la nurricerie de l'estuaire de Seine traitaient essentiellement de la population de sole (Amara et al., 2007 ; Rochette et al., 2010) et de manière plus occasionnelle du flet et de la limande, vus comme des indicateurs de pollution (Amara et al., 2009 ; Dévier et al., 2013). La plie est retrouvée dans la littérature dans Riou et al. (2001) et plus récemment dans Day et al. (2021) qui comparaient les habitats de nourrissage des juvéniles de sole et de plie. Les résultats présentés ci-dessus sont, à notre connaissance, les premiers à étudier conjointement la distribution de juvéniles de trois espèces de poissons plats dans l'estuaire de Seine et intégrer les effets inter-spécifiques dans un cadre spatial.

Bien que seules trois espèces aient été considérées, les indices spatiaux et les MAFs indiquent une ségrégation spatiale claire dans la distribution des juvéniles G0 de ces espèces. Des résultats similaires ont été obtenus par Piet et al. (1998) qui n'ont pas uniquement travaillé sur les juvéniles mais toutes les classes de taille dans le sud de la mer du Nord. Cette étude montre des différences dans les répartitions spatiales de la limande, de la plie et de la sole significativement plus prononcées sur les classes de taille les plus petites. Cette ségrégation est alors interprétée comme étant liée aux répartitions des ressources trophiques. Différentes études conduites sur les poissons plats confirment en effet qu'il existe un partitionnement des ressources pour ces espèces (Amara et al., 2001 ; Dauvin et al., 2012 ; Day et al., 2021) et que la compétition inter-spécifique entre les trois espèces de l'étude devrait être minimale. Une comparaison de contenus stomacaux entre la sole et la plie en 2017 montre que les juvéniles se nourrissent principalement dans les secteurs où ils vivent (Day et al., 2021). Une hypothèse, reliée aux résultats sur les assemblages du chapitre précédent, pouvant expliquer la ségrégation spatiale inter-spécifique est que les patrons spatiaux reflètent aussi les préférences environnementales de chacune des espèces (Peterson et al., 2011). Chaque espace préférentiel pour une espèce représenterait donc un habitat particulier de l'estuaire.

Le choix a été fait de ne pas intégrer l'environnement dans les analyses. La géostatistique, si elle intègre implicitement l'autocorrélation par le biais du variogramme, n'intègre pas ici explicitement les relations entre espèces et environnement

(Ciannelli et al., 2008) qui seraient responsables de l'autocorrélation en premier lieu. Seule la littérature sur l'écologie des poissons plats étudiés est donc utilisée pour donner du sens aux processus observés ici.

Les juvéniles de limande dans l'estuaire de Seine sont trouvés de manière récurrente dans les zones les plus à l'ouest et au nord (figures 6.3 et 6.10). La littérature montre dans d'autres écosystèmes de la Manche que les juvéniles n'utilisent pas uniquement les eaux peu profondes mais également des fonds allant jusque 20 mètres (Bolle et al., 1994; Henderson, 1998; Martin et al., 2010). Ces observations confirment donc que les résultats obtenus sur la limande sont cohérents avec l'écologie de l'espèce. La limande possède des préférences pour les eaux plus salines (Henderson, 1998; Amara et al., 2004), mais les côtes du calvados restent des zones marines également que les limandes fréquentent moins. Ce positionnement plus au large des côtes pourrait participer à réduire la compétition interspécifique pour cette espèce. La bathymétrie sur les côtes françaises de la Manche Est descend rapidement en-dessous de 20 mètres de fond. Si la limande n'occupe pas les franges les plus côtières, cela signifie que son habitat optimal, dans un cadre de niche écologique libre de compétition, peut être un facteur limitant sa distribution spatiale.

Les juvéniles de plie se distribuent pour leur part sur une zone longeant des côtes du Calvados, de l'Orne jusqu'à la Seine, et deux positions moyennes ont été caractérisées par les centres de gravité et le premier MAF, vers l'embouchure de la Seine et vers l'Orne. Les juvéniles de plie tendent à vivre et à se nourrir dans les zones intertidales (Beyst et al., 2002). L'influence côtière dans cet écosystème est centrale à leur distribution comme décrit par Duval (1982). Les groupes de positions moyennes identifiées peuvent permettre de distinguer deux facteurs d'influence discriminants dans les patrons annuels de répartition, qui sont le débit de la Seine et la production benthique. Le groupe de centres de gravité à l'embouchure de la Seine est relativement loin des côtes, mais les profondeurs sont encore faibles à cause de la présence du banc du Ratier. Il s'agit d'un banc de sable intertidal situé à la sortie de la fosse sud de l'estuaire dont la morphologie a évolué avec les travaux de l'estuaire de Seine. Récemment, un amas de roche et débris issu de l'aménagement portuaire entre 2002 et 2005 a été aménagé en un îlot artificiel

sur ce banc. Cela a pu créer de nouveaux espaces intertidaux favorisant l'installation de juvéniles dans l'estuaire. Malgré cette affinité pour les zones intertidales, l'automne, période d'échantillonnage, correspond au début de la migration de ces juvéniles vers les zones de 5 mètres de profondeurs en moyenne (Gibson et al., 2002, 2011). L'absence d'échantillonnage de la zone intertidale ne biaise donc pas l'image de la répartition des plies dans l'estuaire obtenue par le suivi NOURSEINE.

La sole est l'espèce pour laquelle la bibliographie est la plus abondante, dans l'estuaire de Seine, en Manche (Rochette et al., 2010 ; Archambault et al., 2018) ou sur la côte française en général (Le Pape et al., 2003 ; Nicolas et al., 2007 ; Kostecki et al., 2010), du fait de son importance économique dans les pêcheries françaises. Les juvéniles de sole sont trouvés de manière récurrente dans l'estuaire de Seine et présentent une distribution très variable d'une année à l'autre, indiquant une hétérogénéité spatiale forte, notamment dans la zone la plus interne de l'estuaire. La profondeur et la température influencent les distributions de soles, tout comme celles de la plupart des juvéniles de poissons plats (Eastwood et al., 2003). Cependant, certaines références montrent que la salinité et le débit fluvial sont des paramètres auxquels les juvéniles de soles sont plus sensibles (Le Pape et al., 2003 ; Kostecki et al., 2010). Les apports fluviaux introduisent des nutriments essentiels à l'écosystème qui entrent dans le réseau trophique et affectent les disponibilités en proies pour les juvéniles. Les variations de ce paramètre peuvent expliquer en partie la variabilité observée dans les patrons spatiaux. Dans d'autres estuaires, il est montré que la sole a une tolérance plus élevée à la dessalure que la plie ou la limande (Power et al., 2000). Cela permettrait donc à la sole d'atteindre des ressources indisponibles pour ces deux autres espèces. Cette tolérance aux eaux plus saumâtres amène à se demander si la population de sole ne se localiserait pas aussi plus en amont de la zone échantillonnée, et si les résultats sont représentatifs de l'ensemble de la nourricerie pour cette espèce. De fait, les données du GIP Seine-Aval (<https://indicateurs.seine-aval.fr/cartographie/thematique/4/motcle/13>) ainsi que les résultats de Day et al. (2021) montrent que la sole est présente dans les vasières intertidales qui sont hors de la zone d'étude. Les densités les plus élevées sont cependant bien dans l'embouchure.

6.3.3 Stabilité temporelle des communautés et évolution des pressions environnementales et anthropiques

L'abondance de juvéniles a été liée à la disponibilité de l'habitat pour leur développement et aux patrons spatiaux (Parsons et al., 2014). L'hétérogénéité des habitats marins se reflète dans les patrons de distributions, avec des formes en patchs souvent évoquées pour les distributions de poissons (Mikheev et al., 2010). Il existe donc une variabilité naturelle de la distribution des densités au sein des habitats propices pour les espèces. Les faibles densités peuvent être une source supplémentaire de variabilité dans l'observation des patrons associés. Lorsque l'abondance est faible dans un habitat suffisamment grand, il est attendu que la distribution varie d'une année à l'autre puisque le patch de densité peut s'installer librement dans l'espace de la nourricerie. De plus, une étude montre, à l'échelle d'une communauté de poissons côtiers, que la variabilité des densités et biomasses était plus élevée dans des habitats de mauvaise qualité (Cote et al., 2013). Suite à la baisse des densités de poissons plats et de la qualité des habitats dans l'estuaire des causes du développement portuaire (Rochette et al., 2010), il était attendu que les patrons spatiaux associés deviennent fortement variables. Dans nos résultats, seule la sole possède des distributions très changeantes, et ce depuis le début du suivi NOURSEINE. La forte hétérogénéité des assemblages benthiques à l'embouchure de l'estuaire (Ghertsos et al., 2001) peut être un facteur supplémentaire pour expliquer cette variabilité de structure pour les soles.

Des changements dans les communautés benthiques de l'estuaire de Seine ont été observés pendant le développement du port du Havre à partir de 1998 (Dauvin et al., 2010 ; Dauvin and Pezy, 2013). Pour les poissons plats, la distribution moyenne des individus a peu varié, malgré les dégradations intensives de l'estuaire (Le Pape et al., 2007). Deux hypothèses peuvent expliquer cette stabilité moyenne. La première est que la surface des habitats limite les déplacements de populations. Les habitats disponibles pour l'installation des juvéniles ont été réduits et des pressions biotiques sont exercées par les co-occurrences des autres espèces de poissons plats. Ces pressions peuvent contraindre la répartition des individus et donc limiter la variabilité temporelle. La seconde hypothèse est méthodologique : les méthodes géostatistiques utilisées dans cette étude ne prennent pas en compte

les densités brutes et leurs variations mais les densités relatives à leur écart-type. Cette standardisation était préalable aux analyses afin de normaliser les mesures entre les différentes années. Cette étape a pu donc masquer les différences de structures avant et après le développement portuaire. De fait, les juvéniles de poissons plats ont été impactés par les pressions anthropiques, comme observé par Gilliers et al. (2006). Le chapitre précédent avait montré une baisse de l'abondance des juvéniles depuis 2001 (figure 5.2). Malgré cette diminution, la dynamique des patrons spatiaux ne semble pas être impactée par ces pressions. Les faibles densités échantillonnées induisent une forte variabilité spatiale qui a pu masquer une réponse dans la distribution. Ainsi, une distinction peut être faite entre la réponse démographique et les patrons spatiaux relatifs aux perturbations.

Certains singletons détectés par le groupement des MAFs reflètent des conditions hydrodynamiques particulières. Le débit fluvial est un paramètre souvent essentiel dans le fonctionnement des nourriceries estuariennes de poissons plats puisqu'il contrôle la disponibilité des habitats en influençant la salinité locale (Bos and Thiel, 2006) et la production benthique (Le Pape et al., 2003). Comme montré par Dauvin and Pezy (2013), 2001 est l'année durant laquelle le débit de la Seine est maximal sur la période 1990-2012. La limande, qui préfère les eaux salées est l'espèce qui est la plus influencée par ce paramètre, et ce sur le groupement des MAFs et le réseau sur les indices spatiaux. Les mouvements saisonniers ne sont pas pris en compte dans cette étude, la campagne étant annuelle. Cependant Brind-Amour et al. (2018) ont identifié que les trois espèces étudiées montraient des déplacements saisonniers identiques, sortant de l'estuaire pendant l'été avant d'y revenir en automne. Il est donc probable que la ségrégation spatiale observée entre espèces soit constante dans le temps.

6.4 Conclusion

Cette étude des patrons spatiaux montre que bien que l'ensemble de la nourricerie est utilisé par les juvéniles de poissons plats, les zones pour chaque espèce sont bien définies et contraintes parfois par l'environnement. Cette ségrégation des populations de poissons plats est un phénomène récurrent, et s'accompagne d'une

certaine instabilité dans les distributions individuelles, notamment à cause de la dégradation de l'estuaire. L'intégration de paramètres environnementaux dans la suite de cette étude devrait permettre d'améliorer la compréhension de la relation espèce-environnement (Peterson, 2003) et d'évaluer la part des pressions biotiques dans la distribution des juvéniles G0. Néanmoins, l'emploi d'indices spatiaux participe à améliorer l'efficacité des règles de gestion au niveau spécifique, comme décrit dans Rufino et al. (2018).

Chapitre 7

De la répartition dans l'espace à la niche écologique : intégration de nouvelles méthodes géostatistiques pour l'étude des liens entre espèces et environnement

Les études sur les nourriceries côtières sous-estiment souvent la complexité des services écosystémiques rendus par ces zones fonctionnelles (Sheaves et al., 2015). Les études les plus récentes approchent les habitats de nourriceries comme étant une mosaïque de micro-habitats connectés les uns aux autres (Nagelkerken et al., 2015 ; Bradley et al., 2019). L'hétérogénéité environnementale de ces micro-habitats peut mener à des interprétations écologiques des processus régissant la nourricerie selon l'échelle considérée. Cette échelle permet de lier les processus biologiques, au niveau de l'espèce ou de l'individu, à l'écologie du paysage (Levin, 1992). Dans la littérature, l'échelle est souvent déterminée en amont de l'étude par les auteurs. Ils peuvent alors décider soit de se concentrer à une échelle particulière (Munsch et al., 2016), soit d'intégrer différentes échelles spatiales dans l'étude des

processus d'intérêts (Dance and Rooker, 2015 ; Morris et al., 2017). Cependant, l'échelle est généralement définie par le plan d'échantillonnage et non pas par les processus étudiés. Si le plan d'échantillonnage n'intègre pas cette dimension d'échelles spatiales multiples, il peut compromettre la description des processus dépendant de ces échelles et entraver ainsi la compréhension des mécanismes les plus structurant. De plus, il est possible de se retrouver à une échelle spatiale où différents processus interagissent, menant alors à des résultats où la composante bruit est supérieure à celle du signal observé (Pascual et al., 2001).

Une des limites du chapitre précédent était la nécessité de suivre uniquement des stations d'échantillonnages fixes dans le temps. Une possibilité non employée pour les analyses précédentes est d'utiliser des méthodes de krigeage afin de permettre une interpolation et de connaître en tous points de l'estuaire les densités potentielles des juvéniles préalablement aux analyses. Ainsi, les facteurs obtenus (EOFs ou MAFs) n'auraient pas été des points dans l'espace mais des champs continus reconstruits par interpolation. Cette approche requiert cependant d'avoir un modèle de krigeage qui représente fidèlement les fonctions aléatoires étudiées, et donc un ajustement variographique où les écarts aux observations sont minimales. Une partie des travaux menés ici a donc pour but de modéliser au mieux les densités observées afin de représenter et mieux comprendre les processus spatiaux sous-jacents.

Ce chapitre comporte deux parties. La première partie est dédiée au raffinement de l'intégration de variables spatiales dans l'élaboration de carte de densités de juvéniles. Il s'agira d'une part de déterminer une niche écologique des espèces étudiées en intégrant des variables catégorielles et d'autre part de tenir compte explicitement de l'anisotropie dans les prédictions. Dans la deuxième partie, il sera fait usage de la variographie pour déterminer l'échelle des processus spatiaux communs aux variables biotiques et abiotiques, cela dans un cadre multivarié.

7.1 Du krigeage simple au krigeage SPDE

Différentes méthodes de krigeages ont été évoquées dans le chapitre méthodologique (chapitre 2). L'idée est ici d'intégrer une approche multivariée dans le krigeage afin d'affiner les interpolations sur les densités de juvéniles dans l'estuaire de Seine. La zone d'étude étant large et le nombre de points échantillonnés limité, l'ajout de variables extérieures mieux définies dans l'espace devrait permettre d'augmenter la résolution spatiale des interpolations finales. Deux méthodes seront comparées : le co-krigeage et le krigeage en dérive externe. Additionnellement, la prise en compte d'anisotropies locales sera illustrée par le krigeage SPDE.

7.1.1 Cokrigeage et krigeage en dérive externe

Le cokrigeage est une extension du krigeage dans le cas où plusieurs variables $Z(x)$ sont considérées (les termes utilisées dans les équations suivantes sont définies dans le chapitre 2). Ces variables sont toutes des variables aléatoires. Pour simplifier les équations, on se positionne dans le cas où il y a une variable d'intérêt $Z_1(x)$ variant de 1 à x_{N_1} et une seule variable auxiliaire, notée $Z_2(x)$ variant de 1 à x_{N_2} . Ces x représentent les stations échantillonnées et ne sont pas nécessairement identiques pour les deux variables.

L'estimation se fait à partir de la combinaison linéaire de :

$$Z_1^*(x_0) = \sum_{i=1}^{N_1} \lambda_{1i} Z_1(x_i) + \sum_{j=1}^{N_2} \lambda_{2j} Z_2(x_j) \quad (7.1)$$

avec les contraintes de non-biais :

$$\sum_{i=1}^{N_1} \lambda_{1i} = 1; \quad \sum_{j=1}^{N_2} \lambda_{2j} = 0 \quad (7.2)$$

La recherche de cet estimateur conduit à un système d'équations où deux paramètres de Lagrange μ_1 et μ_2 sont introduits pour satisfaire les conditions de

non-biais :

$$\begin{bmatrix} \gamma_{Z_1 Z_1} & \gamma_{Z_1 Z_2} & 1 & 0 \\ \gamma_{Z_2 Z_1} & \gamma_{Z_2 Z_2} & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \lambda_1 \\ \lambda_2 \\ \mu_1 \\ \mu_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \gamma_{Z_0 Z_1} \\ \gamma_{Z_0 Z_2} \\ 1 \\ 0 \end{bmatrix} \quad (7.3)$$

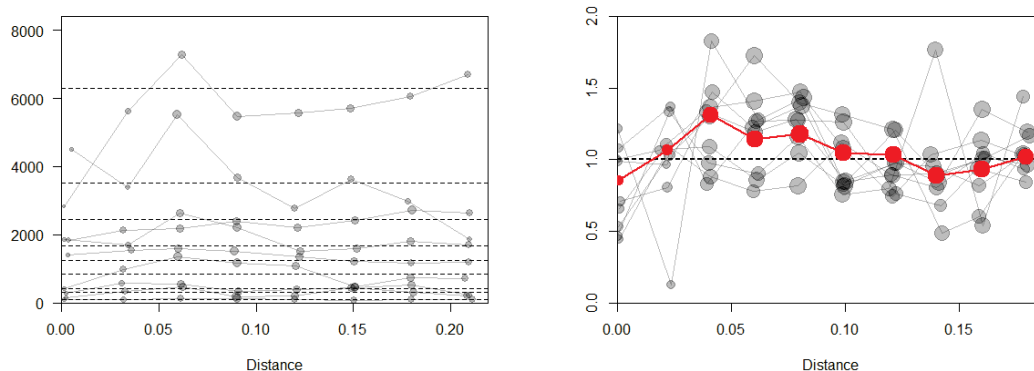
Une autre approche possible permettant de tenir compte d'une variable auxiliaire est de recourir au krigeage avec une dérive externe. Dans ce cas, la variable auxiliaire est connue aux points échantillonnés de la variable d'intérêt et aux points où l'interpolation est souhaitée. C'est une extension du krigeage universel. Dans le krigeage universel, on ramène une variable non stationnaire dans un cas stationnaire en posant : $Z(x) = Y(x) + m(x)$ avec $m(x)$ une dérive qui est représenté par $m(x) = \sum_l a_l f^l(x)$ avec a_l des coefficients inconnus et $f^l(x)$ des fonctions de bases. Dans le krigeage en dérive externe, on suppose la connaissance d'une fonction $s(x)$ qui représente la variable auxiliaire et on pose $m(x) = a_0 + a_1 s(x)$ dans le cadre en deux dimensions. Le système à résoudre devient donc :

$$\begin{bmatrix} \gamma_{Z_1} & 1 & s \\ 1 & 0 & 0 \\ s & 0 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \lambda \\ \mu_{Z_0} \\ \mu_{Z_1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \gamma_{Z_1} \\ 1 \\ s \end{bmatrix} \quad (7.4)$$

7.1.2 Application sur les juvéniles G0 de plie

Les juvéniles de plie dans la nourricerie de l'estuaire de Seine ont des préférences pour le milieu côtier. Il semble donc pertinent d'intégrer la profondeur dans un krigeage multivarié pour améliorer l'interpolation des densités observées. Pour observer l'effet de la profondeur sur la structure des densités de plie, le choix est fait de moyenner les variogrammes annuels des densités de plie comme illustré dans Saraux et al. (2014). Les variogrammes individuels renseignent sur la structure spatiale observée à l'instant t , mais le variogramme moyen permet de décrire de manière intégrative dans le temps la structure spatiale de la variable considérée (figure 7.1). Le calcul d'un variogramme moyen consiste à construire le variogramme en utilisant tous les points échantillonnés, et en ne gardant une paire que si les deux observations appartiennent à la même année. De plus ici, les observations

réalisées chaque année sont standardisées pour les ramener à des variances égales à 1 et les rendre comparable entre elle.



(a) Variogrammes annuels des densités de plie G0.

(b) Variogrammes annuels des densités standardisées de plie G0. Le variogramme rouge correspond au variogramme moyen.

FIGURE 7.1

La relation entre la densité de plie et la bathymétrie est décrite à l'aide d'un variogramme croisé. Il s'écrit sous la forme suivante :

$$\gamma_{12}(h) = \frac{1}{2}E[(Z_1(x+h) - Z_1(x))(Z_2(x+h) - Z_2(x))] \quad (7.5)$$

L'espérance de chaque incrément valant 0, le variogramme croisé (ou covariogramme) représente la covariance des incréments. Contrairement au variogramme qui est positif, il peut prendre des valeurs négatives. Afin de calculer ce variogramme croisé, il est nécessaire de connaître les deux variables aux mêmes points.

Le résultat du variogramme croisé entre les juvéniles de plies et la bathymétrie montre une relation négative entre les 2 variables : lorsque la profondeur augmente, les densités diminuent (figure 7.2).

A partir de ce covariogramme, il est possible d'effectuer un cokrigage en ne considérant la bathymétrie qu'aux points où les densités sont échantillonnées, ou un krigage en dérive externe, si on intègre alors toutes les données de bathymétrie.

Si les variogrammes sont moyennés, les données d'entrées dans le krigage cor-

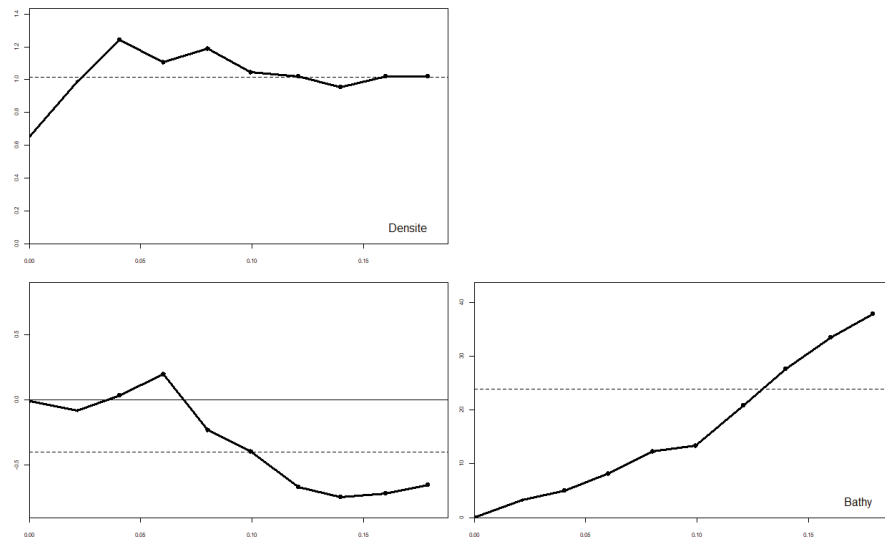


FIGURE 7.2 – Variogrammes simples : variogramme moyen annuel des densité de plie G0 (panneau du haut), bathymétrie (panneau gauche), et variogramme croisé ou covariogramme de la densité et de la bathymétrie (panneau en bas à gauche).

respondent à celles d'une année donnée, et le résultat correspond à l'interpolation annuelle des densités de plie (figure 7.3). Les deux méthodes de krigeage résultent en des images sensiblement différentes.

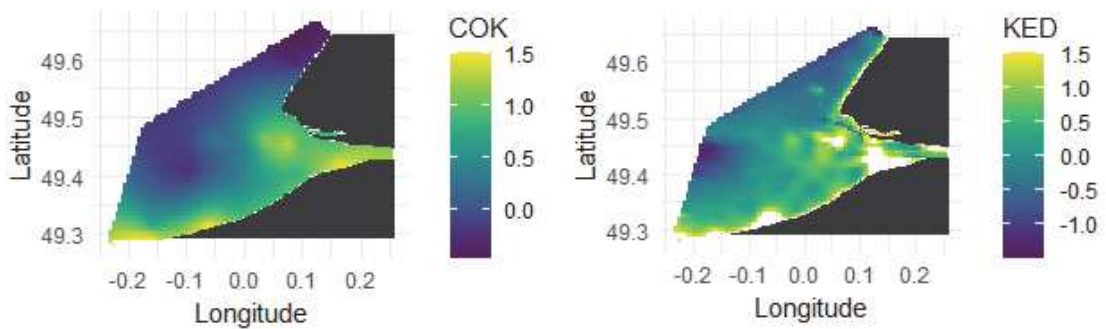


FIGURE 7.3 – Résultats des krigeages de la densité de plie G0 dans le cas d'un cokrigeage densité de plie et bathymétrie (COK : carte de gauche) et dans le cas où la bathymétrie en intégrée en dérive externe (KED : carte de droite). Les zones blanches dans le krigeage en dérive externe ne sont pas des artefacts de calcul mais le résultats d'un filtrage à 1.5, valeur la plus élevée du cokrigeage.

Dans le cas du cokrigeage, la structure des densités suit presque fidèlement le gradient côte-large de la bathymétrie. On retrouve donc des densités élevées sur toute la zone inférieure à 5 mètres de profondeur. Le krigeage en dérive externe génère quant à lui des patches très localisés sur les fortes densités, tout en redessinant la carte bathymétrique. Les chenaux de circulation à la sortie du port du Havre deviennent même visibles.

La comparaison entre ces deux méthodes de krigeage s'effectue à l'aide d'une validation croisée. Elle consiste à mesurer la différence entre la valeur d'une densité échantillonnée, et la valeur de cette même densité estimée par krigeage si le point était absent. L'indicateur utilisé pour faire le choix de la méthode est la moyenne des erreurs au carré. En se basant sur cet indicateur, le cokrigeage produit de meilleures estimations que le krigeage en dérive externe (figure 7.4).

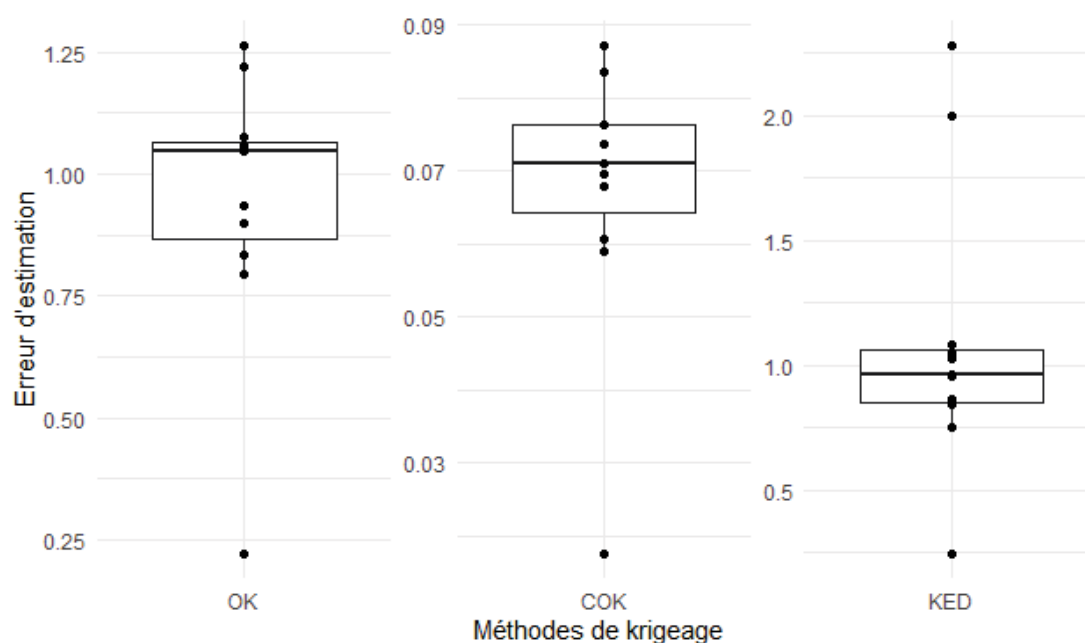


FIGURE 7.4 – Boîtes à moustache de l'erreur quadratique de l'estimation des densités de plies G0 pour chaque année de suivi (OK : krigeage ordinaire; COK : cokrigeage avec la bathymétrie; KED : krigeage avec bathymétrie en dérive externe). L'axe des ordonnées varie pour chaque méthode de krigeage afin de mieux représenter la distribution des valeurs. Pour chaque année, un variogramme théorique est ajusté à l'aide des données échantillonnées standardisées.

Malgré ces résultats, le krigeage obtenu n'est pas satisfaisant en terme écolo-

gique : il ne reflète peu ou pas la structure des densités observés, et contient des incohérences (par exemple la présence de densités élevées dans les chenaux de l'estuaire). Pour pallier cela, il a été entrepris d'intégrer d'autres variables externes au cokrigeage en ne considérant que les occurrences d'observations de la plie. Les densités sont remplacées par une indicatrice où 0 témoigne de l'absence de plie échantillonnée et 1 les stations où au moins une plie a été observée. Le champs krigé obtenu aura donc des valeurs variant entre 0 et 1, et la carte obtenue peut être considérée comme une carte de probabilité de présence. Il s'agit donc d'établir numériquement une sorte de "niche écologique", associée à une carte des variances de prédiction.

7.1.3 "Niche géostatistique" de la plie

La relation entre la diversité biologique et les habitats est étudiée pour donner des indications sur la variation de la valeur d'un écosystème Morris and Ball (2006) ; Erdős et al. (2018). Par exemple si l'habitat est colonisé par un taxon rare, il sera associé à une grande valeur écologique. A l'inverse, des habitats répandus avec une faible diversité biologique peuvent présenter un intérêt moindre en terme de conservation. De nombreuses méthodes permettent d'étudier cette relation et, dans ce cadre, les modèles d'habitats sont employés. Si la littérature dans ce domaine est abondante, les méthodes permettant d'élaborer les modèles d'habitats sont généralement peu ou pas explicitement définies (Peterson and Soberón, 2012).

Deux concepts sont souvent confondus : les modèles de niches écologique et les modèles de distributions d'espèces (Melo-Merino et al., 2020). Pour résumer brièvement ces deux notions, les niches écologiques traitent de la définition des habitats potentiels d'une espèce, alors que les modèles de distribution d'espèces se focalisent sur les espaces où le taxon étudié est observé. L'effort mis par les différentes publications pour différencier ces méthodes, montre qu'une forte ambiguïté existe malgré tout. On définit ici une "niche écologique géostatistique" comme la modélisation des relations spatiales entre variables par variographie puis une interpolation dans la zone d'étude des occurrences de l'espèce étudiée. Si les résultats d'une modélisation de ce type ne sont valables que dans la zone sur laquelle le modèle est élaboré, il contient les pré-requis pour déterminer les habitats poten-

tiels par l'intégration de paramètres externes et est transposable dans différents écosystèmes.

De plus, la majorité des études se concentrent sur un taxon ou un genre en intégrant l'environnement associé, et oublient les interactions inter-spécifiques dans l'élaboration de ces modèles. Il a pourtant été démontré que l'intégration de variables biotiques améliore substantiellement l'étude des relations entre espèces et environnement Araújo et al. (2017). De la même manière, même si les modèles d'habitats traitent d'informations spatialisées, il est rare que l'autocorrélation soit intrinsèquement prise en compte dans l'élaboration des modèles. De fait, Oliveira et al. (2014) ont montré que l'intégration de l'autocorrélation spatiale améliore ces modèles. Ici, comme dans le chapitre 6, la géostatistique est utilisée pour aborder cette problématique.

Contrairement aux sections précédentes, les données utilisées sont des données d'occurrence. Pour rester dans la continuité des travaux de la thèse, l'objectif est d'obtenir une carte des probabilités de présence de la plie. Dans le modèle, deux covariables sont intégrées : les occurrences de sole et la typologie des habitats sédimentaires. Le chapitre 5 a montré que la sole et la plie n'appartenaient pas exactement aux mêmes assemblages et le chapitre 6 a appuyé le fait que les habitats étaient proches mais différents. On suppose donc qu'il existe un mécanisme d'évitement au niveau de la communauté qui limite la compétition inter-spécifique. La présence d'une espèce peut donc renseigner sur la probabilité de la présence de l'autre. La plie privilégie les milieux intertidaux et infralittoraux sur les côtes du Calvados (Duval, 1982). L'hypothèse est faite que cette préférence au sédiment conditionne également la présence de plie.

L'intégration de variables catégorielles en géostatistique a été discuté dans le chapitre 2. Dans le cadre du modèle de distribution, la version multivariée des gaussiennes seuillées est employée : les plurigaussiennes seuillées (PGS). L'ajout d'une gaussienne supplémentaire permet des schémas de seuillage différents, plus complexe, permettant, par exemple, d'intégrer explicitement la complexité des observations relatives aux faciès sédimentaires (figure 7.5).

La variable catégorielle utilisée ici est l'habitat EUNIS. La classification EU-

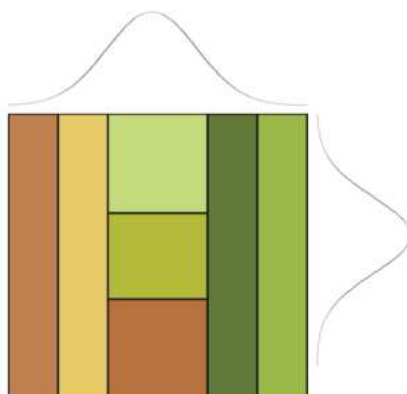


FIGURE 7.5 – Exemple d'un schéma de seuillage défini à l'aide de deux gaussiennes seuillées. Chaque couleur représente un type de faciès. Les distributions des deux gaussiennes seuillées sont présentées en abscisse et en ordonnée.

NIS est une classification pan-européenne pour l'identification des habitats. Elle donne un code spécifique ainsi qu'un nom à tous les types d'habitats, naturels et artificiels, marins, terrestres ou aquatiques. Les habitats marins benthiques de la classification sont séparés en fonction de la profondeur et du type de substrat. L'estuaire de Seine est une zone où de nombreux habitats se recourent (figure 7.6). Quatre faciès ont été retenus : les vases infralittorales, les vases circalittorales, les sables infralittoraux et les sables circalittoraux. La règle de seuillage est construite de manière à ce que la gaussienne 1 sépare sables et vases, et la gaussienne 2 l'infralittoral du circalittoral.

Les habitats sont attribués à chaque trait de chalut effectué. L'approche illustrée en figure 2.5 est appliquée à la différence que deux gaussiennes sont considérées cette fois. À l'aide du schéma de seuillage (figure 7.5), un intervalle de valeur sur chaque gaussienne est attribué pour chaque faciès. Chaque couple de coordonnées géographiques possède donc un couple de coordonnées gaussiennes. Ces valeurs sont utilisées pour construire un variogramme expérimental puis théorique par coordonnées gaussiennes. Les deux gaussiennes étant indépendantes, leur variogramme croisé ne présente aucune structure spatiale. Des simulations conditionnelles par bandes tournantes permettent enfin d'obtenir deux champs gaussiens, un par variogramme. Les valeurs attribuées aux faciès ne sont pas fixées par échantillonnage mais varient dans les intervalles prédéfinis. Afin d'obtenir des structures stables,

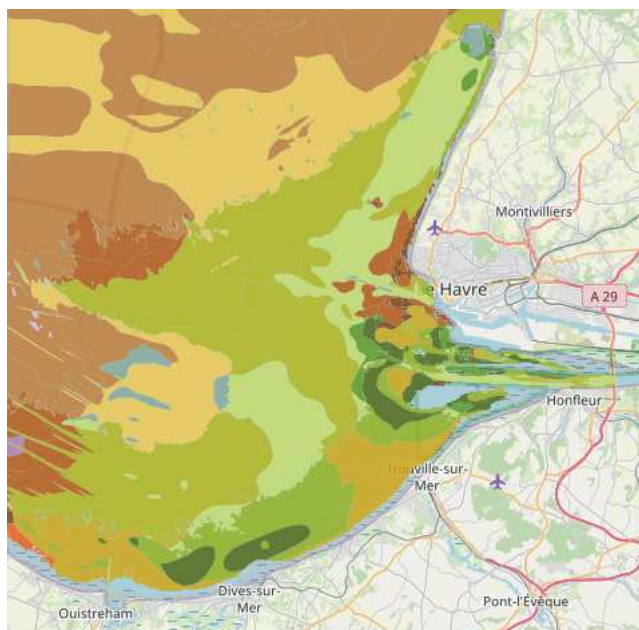


FIGURE 7.6 – Carte des habitats EUNIS de l'estuaire de Seine. Image tirée de <https://www.emodnet-seabedhabitats.eu/access-data/launch-map-viewer/>

les simulations sont répétées 15 fois et le variogramme moyen des simulations est extrait (figure 7.7). Le nombre de répétitions a été testé afin d'assurer la stabilité des résultats des simulations.

Le variogramme croisé entre les deux gaussiennes montre que les champs sont construits en étant indépendants l'un de l'autre. Une fois ces variogrammes obtenus, ils sont intégrés dans un modèle variographique en ajoutant les variables de présence de plies et de soles (figure 7.8).

Sur ce modèle variographique, la première colonne donne la relation entre la présence de plie et les trois autres variables. Pour la relation entre plie et sole, à petite distance le variogramme croisé est plat, montrant l'absence de relation. À distance moyenne, la présence de plie est reliée positivement à la présence de sole, jusqu'à de grandes distances où le covariogramme tend à nouveau vers des valeurs nulles et où cette relation disparaît donc. Les deux gaussiennes structurent la présence des plies, à chaque fois de manière négative. C'est à dire que le passage infralittoral vers circalittoral diminue les chances de présence de plie, tout comme les passages de vases à sables. Le résultat du cokrigage issu de ces variogrammes

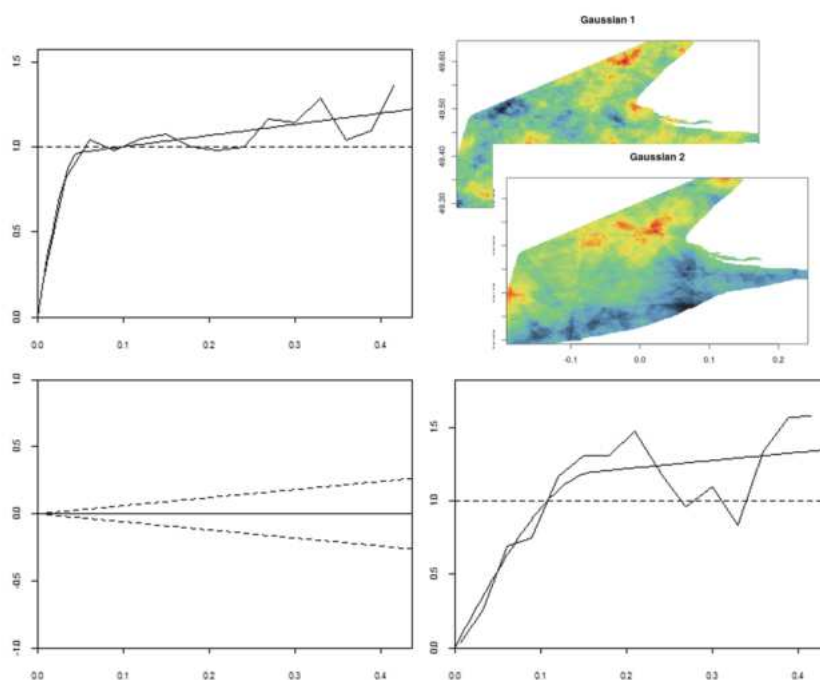


FIGURE 7.7 – Variogrammes simples et croisés des champs gaussiens obtenus par simulation conditionnelle à partir des catégories EUNIS. Une réalisation des champs gaussiens est également présentée.

croisés (figure 7.9) est cohérent avec les résultats déjà obtenus sur la distribution de la plie dans l'estuaire de Seine. Les côtes du Calvados sont une zone de présence récurrente pour la plie, et il existe également des occurrences élevées pour la sortie de l'estuaire. Ces présences évitent l'hétérogénéité des habitats vaseux de l'estuaire (figure 7.6), indiquant que la plie évite les influences trop fortes du débit de la Seine.

7.1.4 Le krigeage SPDE : prise en compte de l'anisotropie locale

Un aspect délaissé jusqu'ici est la prise en compte de l'anisotropie. Tous les variogrammes construits ont été des variogrammes omnidirectionnels. L'anisotropie dans l'estuaire de Seine a été explorée en chapitre 6 (figure 6.3) et des variogrammes directionnels ont été construits. En cas d'anisotropie, il peut être nécessaire de calculer différents variogrammes en fonction de la direction, puisque le comportement

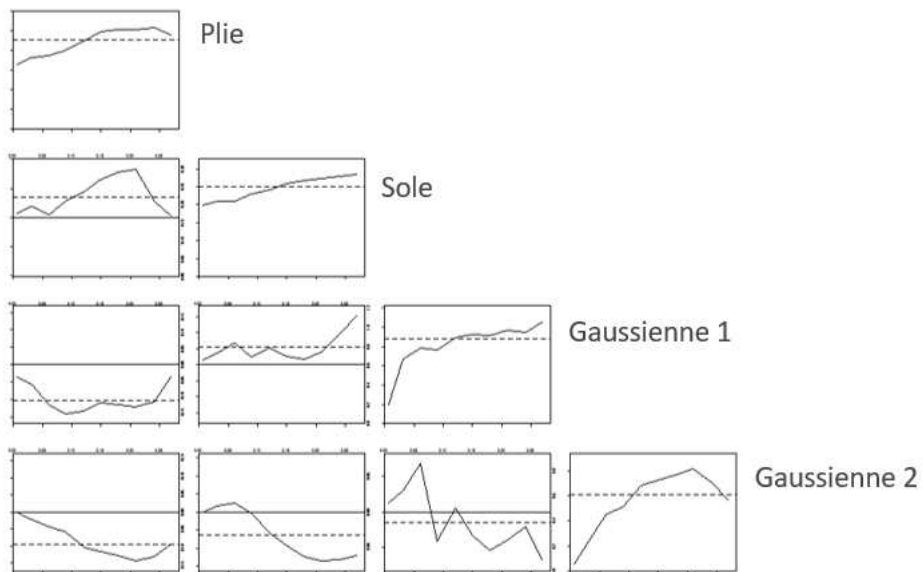


FIGURE 7.8 – Variogrammes simples et croisés de la présence de plies, de soles et des gaussiennes modélisant l'habitat.

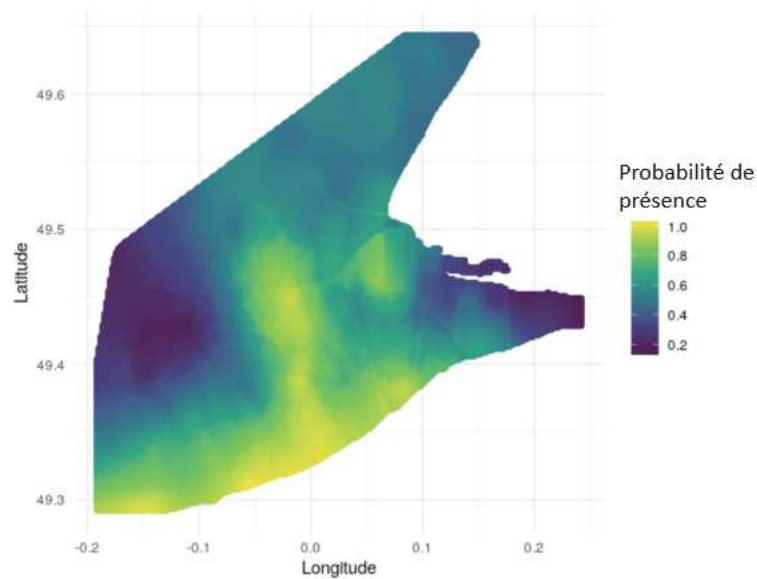


FIGURE 7.9 – Résultat du cokrigage des présences de plies G0 intégrant les présence de soles et les deux gaussiennes représentant l'habitat EUNIS.

de la variance dépend de la direction dans laquelle on considère le pas de distance h . Si la structure des variogrammes change selon la direction des lags h alors il

peut être nécessaire de prendre en compte cette anisotropie. Dans le cas présent, la forme de l'estuaire en entonnoir entraîne des calculs de variogrammes expérimentaux où le nombre de points est limité. De plus, l'intégration de l'anisotropie dans le cadre analytique qui a suivi les étapes de variographies aurait grandement complexifié les méthodes. L'approche globale menée ici, avec le calcul de variogrammes moyens, est également une des raisons pour lesquelles l'intégration de l'anisotropie n'a pas été poussée au-delà de la phase exploratoire. Dans un espace trop déformé, elle peut entraîner des structures non stationnaires et doit être prise en compte. Une première solution est de diviser la zone d'étude en différentes zones où l'hypothèse de stationnarité est acceptable. Dans ce cas, on perd la continuité du phénomène étudié. Une seconde est d'effectuer une anamorphose de l'espace géométrique avec une homothétie selon l'axe d'anisotropie. Ceci est faisable si le cas est simple et que l'anisotropie est stationnaire. Il existe des cas où on ne peut pas réduire l'anisotropie à ce modèle simple. Une solution récente à ce problème est l'intégration des *Stochastic Partial Derivate Equations* (ou SPDE), développées par Lindgren et al. (2011). Son implémentation mathématique est résumée ici suivie d'une application numérique dans un cas d'étude sur les juvéniles de plie.

Le krigeage SPDE

L'approche SPDE n'est valable que si la covariance est modélisée par un modèle de Matérn, explicité ci-dessous :

$$C(h) = \sigma^2 \frac{2^{1-\nu}}{\Gamma(\nu)} (\sqrt{2\nu} \frac{h}{a})^\nu K_\nu(\sqrt{2\nu} \frac{h}{a}) \quad (7.6)$$

où Γ est une fonction gamma, K_ν est la fonction de Bessel modifiée au second ordre et ν le paramètre de Matérn, qui contrôle la régularité de la fonction de covariance. Si $\nu = \frac{1}{2}$, on retrouve le modèle exponentiel, et si $\nu \rightarrow +\infty$, le modèle gaussien.

Les équations suivantes décrivant l'intégration des SPDE dans les méthodes de krigeage sont toutes issues de Renard and Desassis (2017) qui suivent les notations de Lindgren et al. (2011). Si $Z(x)$ est une fonction aléatoire stationnaire avec une covariance de Matérn, une régularité ν , un paramètre d'échelle a et un pallier σ^2 ,

CHAPITRE 7. DE LA RÉPARTITION DANS L'ESPACE À LA NICHE
ÉCOLOGIQUE

alors $Z(x)$ est solution de la SPDE suivante :

$$(\kappa^2 - \Delta)^{\frac{\alpha}{2}} Z(x) = \tau W(x) \quad (7.7)$$

avec

- $\Delta = \sum_i \frac{\delta^2}{\delta x_i^2}$ l'opérateur laplacien
- $W(x)$ un bruit blanc standardisé
- $\kappa = \frac{1}{a}$
- $\alpha = \nu + \frac{d}{2}$
- $\tau = \frac{\sigma \Gamma \alpha^{\frac{1}{2}} (4\pi)^{\frac{d}{4}} \kappa^\nu}{\Gamma(\nu)^{\frac{1}{2}}}$

En utilisant les travaux de Whittle (1954), on peut ramener la SPDE dans une grille régulière en 2D et utiliser une version différence finie ($\nu = 1$, on a $\alpha = 2$).

$$\kappa^2 Z_{i,j} - \frac{1}{dx} \left(\frac{Z_{i+1,j} - Z_{i,j}}{dx} - \frac{Z_{i,j} - Z_{i-1,j}}{dx} \right) - \frac{1}{dy} \left(\frac{Z_{i,j+1} - Z_{i,j}}{dy} - \frac{Z_{i,j} - Z_{i,j-1}}{dy} \right) = \tau W_{i,j} \quad (7.8)$$

avec $W_{i,j}$ le bruit blanc standardisé.

Ce résultat correspond au le système linéaire creux suivant :

$$AZ = W \quad (7.9)$$

Ce qui lorsque l'on considère la covariance de Z ($Cov(Z) = \Sigma$) se réécrit :

$$A\Sigma A^t = \tau^2 I \quad (7.10)$$

La matrice de précision Q de Z est donc :

$$Q = \Sigma^{-1} = \frac{1}{\tau^2} A^t A \quad (7.11)$$

Ce résultat s'utilise ensuite dans les systèmes de krigeage. Soit Z_D le vecteur des données et Z_T le vecteur avec les coordonnées cibles où l'on souhaite interpoler

les données. La matrice de covariance est

$$\Sigma = \begin{bmatrix} \Sigma_{DD} & \Sigma_{DT} \\ \Sigma_{TD} & \Sigma_{TT} \end{bmatrix} \quad (7.12)$$

Cette matrice de covariance peut être remplacée par la matrice de précision, on obtient :

$$\Sigma^{-1} = \begin{bmatrix} Q_{DD} & Q_{DT} \\ Q_{TD} & Q_{TT} \end{bmatrix} \quad (7.13)$$

La matrice Σ_{DD} est dense et peut, dans le cas où les points sont nombreux, être complexe et demander un temps de calcul important. Grâce à la structure A , la matrice de précision est creuse, c'est à dire que la plupart de ses valeurs sont des 0, réduisant ainsi les temps de calcul.

Ce qui nous intéresse ici, c'est l'intégration d'une anisotropie locale par les SPDE. L'équation 7.7 est valable dans le cas isotropique. Pour une anisotropie locale, elle devient :

$$(\kappa^2(x) - \nabla \cdot H(x) \nabla)^{\frac{\alpha}{2}} Z(x) = \tau(x) W(x) \quad (7.14)$$

Dans cette équation $\nabla \cdot \nabla$ est une écriture équivalente au laplacien et représente la divergence ($\nabla \cdot$) du gradient (∇). La matrice H est une matrice d'anisotropie qui donne l'information sur l'importance des composantes du gradient. Dans une anisotropie locale on la note $H(x)$.

Application

Ces développements ont été appliqués à l'interpolation de la densité des juvéniles de plie, intégrant le gradient bathymétrique comme mesure locale de l'anisotropie. Le krigeage obtenu est présenté sur la figure 7.10.

La bathymétrie étant un facteur structurant de la répartition des juvéniles de plie (Gibson et al., 2002), le gradient bathymétrique est choisi pour représenter l'anisotropie locale pour cette variable. Cette anisotropie locale est donc calculée en chaque point d'une grille régulière, en calculant les deux composantes du gradient bathymétrique, puis l'angle associé à ce gradient. Sur le krigeage, les densités

suivent donc les gradients définis. Au moment de ces travaux, le krigeage SPDE est univarié et d'autres variables ne pouvaient pas être incluses dans le modèle de krigeage. Il a donc été décidé d'orienter ces travaux vers les méthodes de co-krigeage. De plus, dans notre cas d'application, l'anisotropie était sûrement trop prononcée rendant l'erreur d'estimation du krigeage SPDE supérieure à celle du krigeage ordinaire (0.88 contre 0.77), et remettant en cause la pertinence d'intégrer l'anisotropie dans l'élaboration des cartes de densité interpolées.

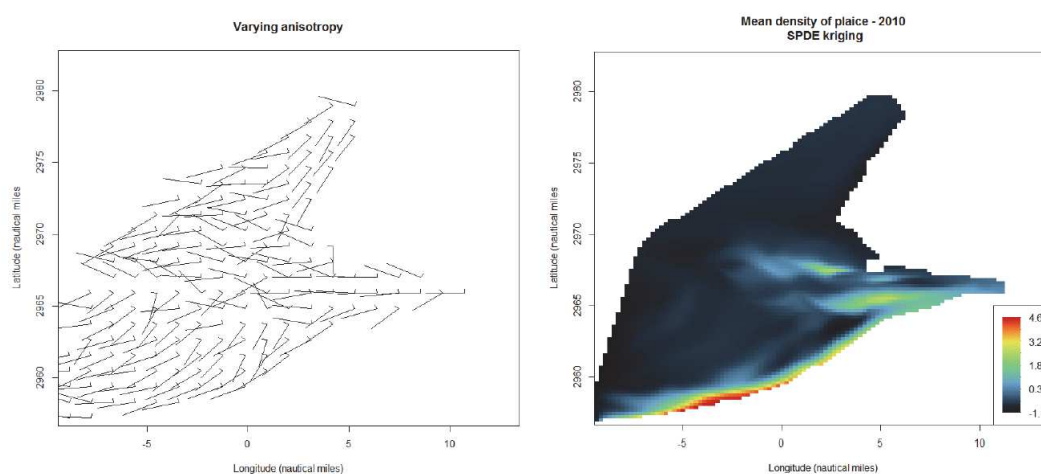


FIGURE 7.10 – Résultat du krigeage SPDE des densités de juvéniles G0 de plie en 2010 (droite) avec l'anisotropie locale associée (gauche). La carte des anisotropies locales est calculée sur une grille régulière à partir de données sur le gradient bathymétrique.

7.2 Détermination objective des échelles spatiales des processus écologiques : approche géostatistique

Dans cette section, il s'agit d'exploiter plus l'information apportée par la variographie. La portée d'un variogramme théorique (figure 2.2) définit une échelle spatiale structurante pour le processus modélisé. Cette valeur définit l'échelle à laquelle le processus a lieu et où son influence prend fin (Behrens et al., 2019; Behrens and Rossel, 2020). Dans un cadre multivarié, où le processus étudié est

défini par un ensemble de paramètres modélisés conjointement par un ensemble de variogrammes et de covariogrammes, cette approche a déjà pu être mise en œuvre pour décrire et identifier les échelles spatiales associées à différents services écosystémiques dans une plaine chinoise Liu et al. (2017). Utilisant le modèle linéaire de corégionalisation (LMC en anglais pour *linear model of coregionalization*), Liu et al. (2017) ont démontré que les mesures de gestion devaient avant tout se concentrer à deux échelles spatiales afin d'avoir l'impact le plus efficace. Ces deux échelles (12 et 83 km) ont été extraites des ajustements du LMC, et reliées aux zonages administratifs de la zone (villes et préfectures). Il s'agit donc ici de déployer cette approche dans l'estuaire de Seine afin de déterminer objectivement les échelles spatiales qui conditionnent les distributions en densité de poissons juvéniles.

7.2.1 Le modèle linéaire de corégionalisation

Le modèle de corégionalisation est une généralisation de l'ajustement de variogrammes simples et croisés. Il est utilisé dans l'estimation des densités par cokrigage, mais aussi dans les chapitres précédents où l'ajustement des variogrammes expérimentaux s'effectuaient à l'aide d'un effet pépité et d'une structure sphérique unique (voir chapitre 2). Dans cette section, le modèle de corégionalisation fait intervenir plusieurs structures différentes (sphériques, linéaire et pépitique) qui sont ajustées pour les variogrammes simples et croisés. Soit $Z_i(x)$ (avec i variant de 1 à N) les fonctions aléatoires qui peuvent être décomposées en composantes spatiales non corrélées $Z_u^i(x)$ avec

$$Z_i(x) = \sum_{u=0}^S Z_u^i(x) \quad (7.15)$$

A ces différentes composantes on associe une covariance $C_{ij}^u(h)$ de palier b_{ij}^u et de fonction de corrélation ρ_u .

$$C_{ij}(h) = \sum_{u=0}^S C_{ij}^u(h) = \sum_{u=0}^S b_{ij}^u \rho_u \quad (7.16)$$

En regroupant les paliers b_{ij}^u en $S + 1$ matrices de corégionalisation B_u , on obtient

$$C(h) = \sum_{u=0}^S B_u \rho_u(h) \quad (7.17)$$

Le modèle de variogramme issu du modèle linéaire de corégionalisation est défini ainsi :

$$\Gamma(h) = \sum_{u=0}^S B_u g_u(h) \quad (7.18)$$

où les $g_u(h)$ sont les variogrammes normés.

Les matrices de corégionalisation regroupent les paliers de chaque variogrammes simples et croisés, mais les portées des structures auxquelles elles sont liées sont communes. Les portées représentent les échelles des processus spatiaux, tandis que les paliers donnent l'importance de l'échelle dans le variogramme simple et les relations entre variables à cette échelle dans les variogrammes croisés.

7.2.2 Application dans l'estuaire de Seine

Bien qu'historiquement l'ajustement du modèle de corégionalisation ait été défini par Goulard and Voltz (1992), un ajustement développé par Desassis and Renard (2013) en relation avec l'environnement de travail (Renard et al., 2019) sera utilisé ici, avec une procédure itérative des moindres carrés.

Au total, 12 variables sont intégrées dans le LMC, 6 variables biotiques et 6 variables abiotiques (figure 7.11), à savoir :

- | | |
|---|--|
| 1. les densités de limande G0 | 8. la gaussienne 2 issue des PGS sur les habitats EUNIS |
| 2. les densités de limande G1 | |
| 3. les densités de plie G0 | 9. la température de l'eau |
| 4. les densités de plie G1 | 10. la salinité |
| 5. les densités de sole G0 | 11. la densité de navire de pêche (en heure par hectare) |
| 6. les densités de sole G1 | |
| 7. la gaussienne 1 issue des PGS sur les habitats EUNIS | 12. la turbidité |

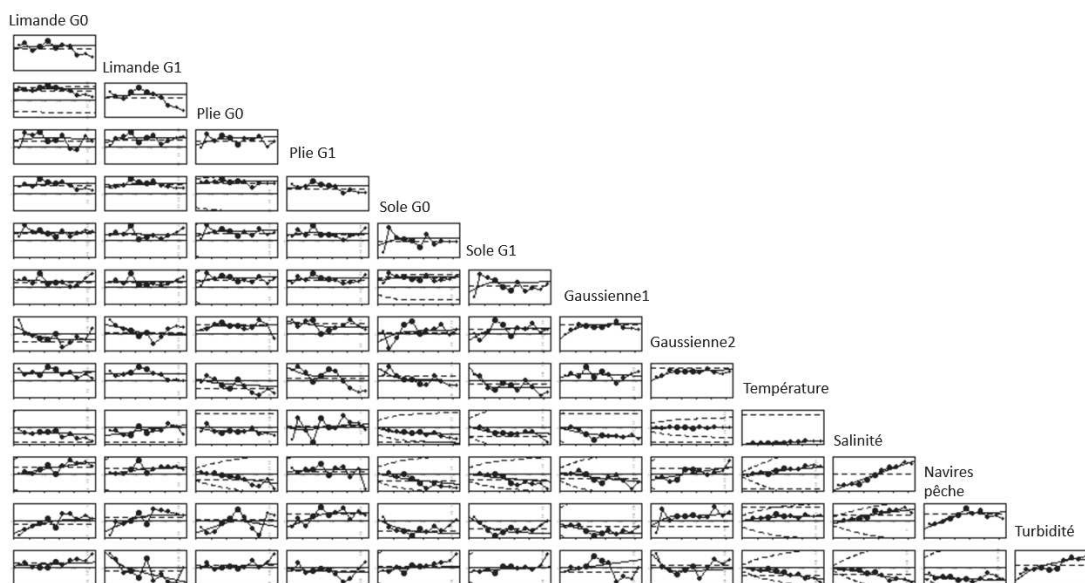


FIGURE 7.11 – Variogrammes simples (sur la diagonale supérieure) et croisés expérimentaux (panneaux inférieurs) des 12 variables, avec l’ajustement des variogrammes théoriques par le modèle linéaire de corégionalisation (ligne bleue). Un variogramme croisé est déterminé en recoupant les variables indiquées sur la diagonale (par exemple le variogramme croisé de la limande G1 avec la température est représenté sur la deuxième colonne et la neuvième ligne de l’ensemble des figures).

Cette étude s’est focalisée sur les années 2017, 2018 et 2019, en lien avec la disponibilité des informations utilisées. Les paramètres environnementaux (température, salinité, turbidité) et les densités des juvéniles sont mesurés pendant la campagne NOURSEINE, tandis que la densité de navires de pêche est extraite des portails européens diffusant la donnée marine (Emodnet, 2019). Les faciès sédimentaires représentés par les PGS sont représentés sur la figure 7.6. Contrairement au chapitre 6 où les trois cohortes étaient étudiées, seules les cohortes G0 et G1 sont considérées, afin d’avoir des données suffisamment nombreuses pour assurer la représentativité des résultats.

L’ajustement des variogrammes théoriques à l’ensemble de ces 12 variables a été fait en prenant en compte : un effet pépite, deux structures sphériques et une structure linéaire. L’effet pépite est là pour prendre en compte les effets à micro-échelle, les sphériques pour déterminer les structures des variogrammes, et le linéaire modélise les structures à très longue portée. Les portées obtenues pour

les deux structures sphériques sont 0.080 (environ 6km) et 0.163 (environ 12km). Le linéaire possède un facteur divisant h à 0.261 (21km). Ce facteur est également appelé portée dans les fonctions utilisées, mais est présent pour pondérer la partie linéaire sur les distances inférieures à ce facteur dans l'ajustement du variogramme. En utilisant les normes matricielles, l'importance relative de chaque structure est analysée. L'effet pépète représente 43%, le sphérique à petite échelle 16%, le sphérique à grande échelle 21% et le linéaire à 22%. Les trois structures variographiques sont donc toutes significatives dans la description de la variance du jeu de données initial. La dominance des structures a également été observée dans les variogrammes de chaque variable (figure 7.12).

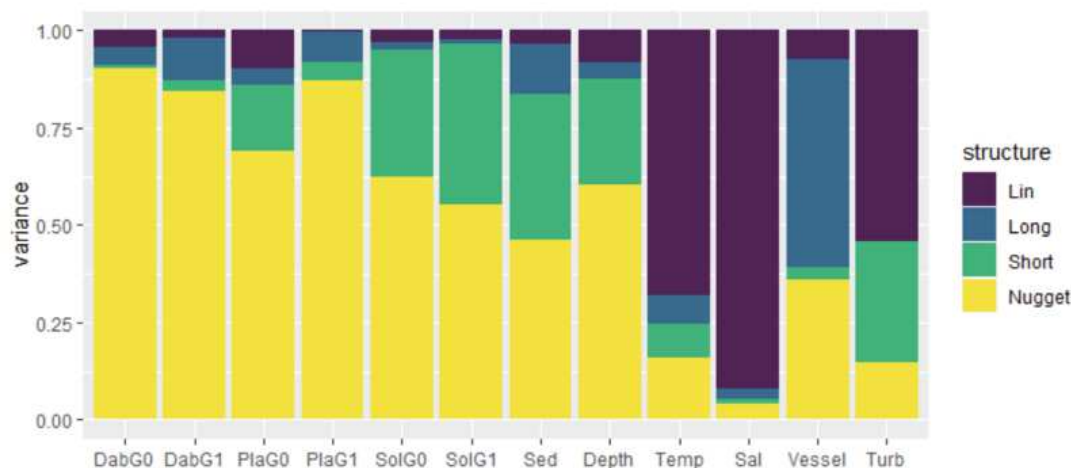


FIGURE 7.12 – Variance relative de l'importance de chaque structure du modèle linéaire de corégionalisation (Lin : modèle linéaire, Long : modèle sphérique de portée 6 km, Short : modèle sphérique de portée 12km, Nugget : effet pépète).

La pépète (micro-échelle) représente plus de 50% de la variance pour toutes les variables biotiques. La petite échelle ne s'exprime que dans quelques variables : les deux cohortes de soles ainsi que les gaussiennes, et à moindre importance dans la cohorte G0 de plie et la turbidité. La longue échelle est peu exprimée (à l'exception de la densité de navires) et le linéaire est fortement représenté dans les variables environnementales. Ce dernier point a d'autant plus de sens que température et salinité sont structurées en gradients dans l'estuaire, ce qui mène à des structures

à grande échelle.

Les relations entre les différentes variables sont analysées à l'aide d'une analyse en composante principale (ACP) effectuée sur chaque matrice de corégionalisation, c'est à dire par échelle caractéristique (figure 7.13). Le premier axe de chaque ACP sépare fortement les variables en deux sous-ensembles (différents selon les échelles cependant) et de manière générale, les deux premiers plans factoriels expliquent une large portion de la variabilité (entre 64.5% et 100%).

Les cohortes de chaque espèce sont regroupées et ce peu importe l'échelle considérée. Les variables biotiques sont uniquement groupées à micro-échelle et petite échelle. Aucune relation n'est stable pour les limandes sur toutes les échelles. A longue échelle on retrouve des corrélations avec les plies G1 pour les deux cohortes puis la structure des navires de pêche pour les limandes G0 et les soles G1 et enfin entre la turbidité et les limande G1. Les cohortes de soles sont fortement corrélées aux plies G0 sauf à micro-échelle, que ce soit positivement ou négativement.

Aucune variable abiotique ne semble avoir de relations stables avec des variables biotiques, mais la turbidité est négative pour plie G1 à grande échelle. En plus de la relation des cohortes de soles entre elles, il existe une forte relation négative avec la salinité et la densité de navires de pêche sur toutes les échelles sauf la plus petite (pépité) et la structure spatiale du sédiment apparaît sur les grandes échelles de soles G0.

7.2.3 Discussion

L'étude des relations entre espèces et environnement par le biais du modèle de corégionalisation a permis d'explorer l'hétérogénéité spatiale dans l'organisation des cohortes de juvéniles dans l'estuaire de Seine. La réponse environnementale des poissons plats est échelle dépendante. L'apport de l'inclusion de l'échelle spatiale peut s'évaluer en comparant les résultat de l'ACP de la matrice de variance-covariance qui ne considère pas la dimension spatiale (figure 7.14). Si on ne considère pas l'échelle spatiale, les structures inter-spécifiques sont fortement corrélées les unes aux autres et indiquent l'importance des pressions biotiques dans l'estuaire de Seine. Certains liens établis dans les chapitres précédents, notamment la relation entre les densités des cohortes de limandes et la profondeur, sont re-

CHAPITRE 7. DE LA RÉPARTITION DANS L'ESPACE À LA NICHE ÉCOLOGIQUE

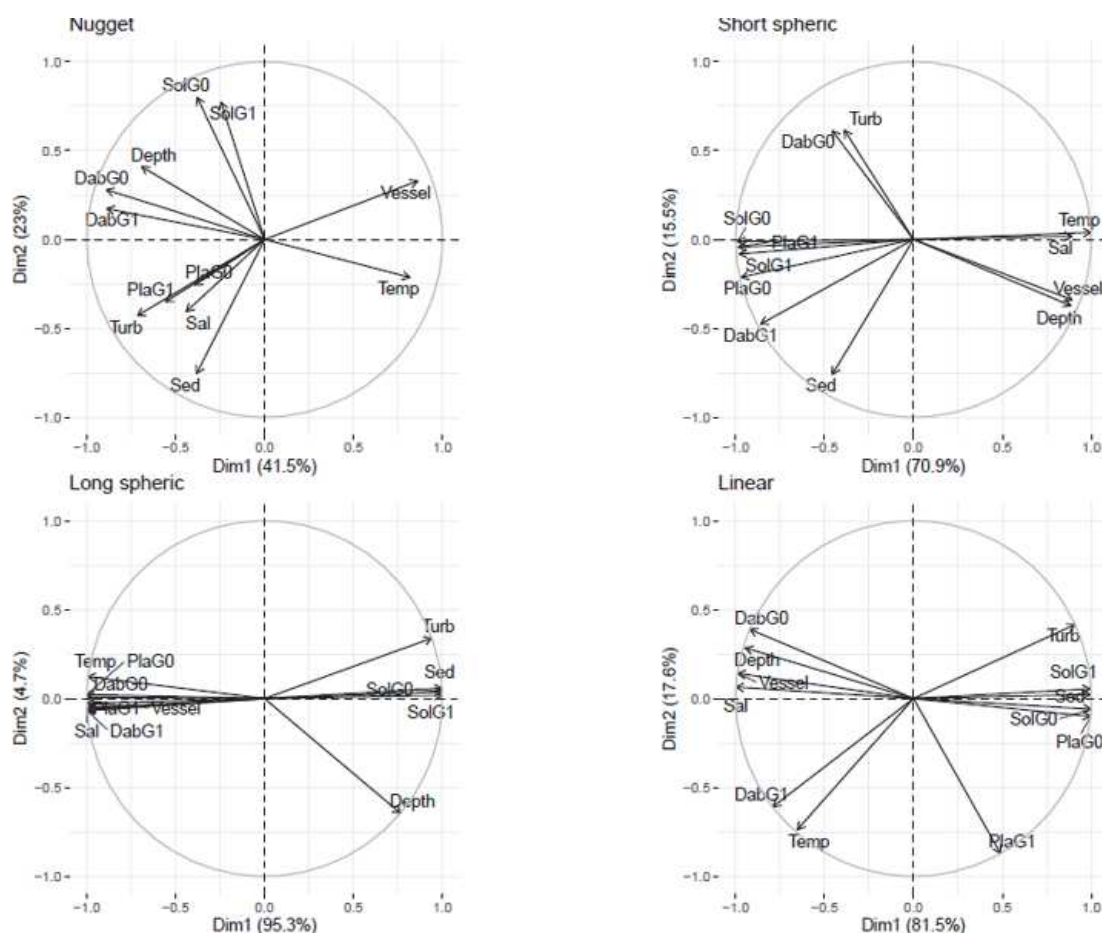


FIGURE 7.13 – Analyse en composantes principales de chacune des matrices de corégionalisation pour les 12 variables étudiées. Matrices : effet pépite (Nugget), modèle sphérique de portée 6km (Short spheric), modèle sphérique de portée 12km (Long spheric), modèle linéaire (Linear). Variables : densité des soles des groupes G0 et G1 (SolGO et SolG1), densité des limandes des groupes G0 et G1 (DabGO et DabG1), densité des plies des groupes G0 et G1 (PlaGO et PlaG1), température de l'eau (Temp), turbidité (Turb), faciès sédimentaire et profondeur (Sed et Depth), densité de navires de pêche (Vessel).

trouvés dans l'analyse du modèle linéaire de corégionalisation, indiquant que les résultats sont représentatifs des réalités écologiques. Cette relation est d'ailleurs la

principale relation existante entre des variables biotiques et une variable abiotique. Dans une moindre mesure la turbidité semble influencer les densités des cohortes de plie et de sole.

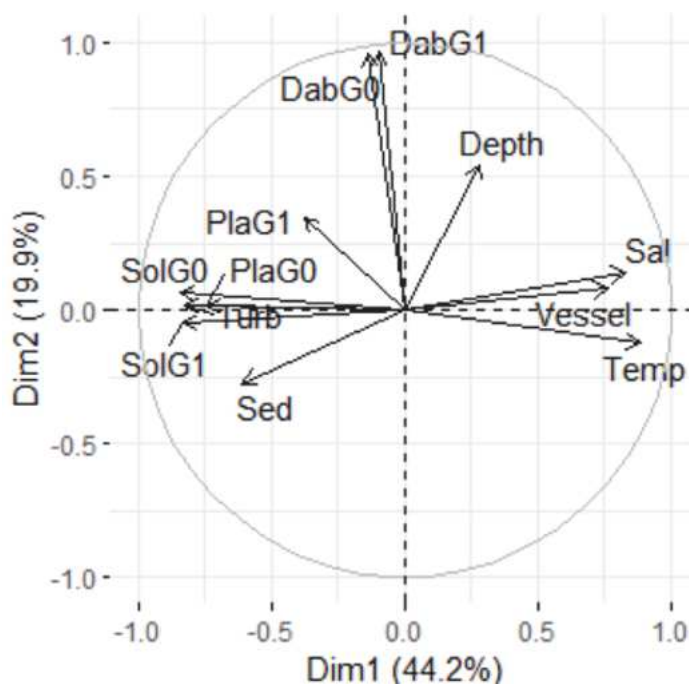


FIGURE 7.14 – Analyse en composantes principales de la matrice de variance-covariance du modèle de corégionalisation pour les 12 variables étudiées. Variables : densité des soles des groupes G0 et G1 (SolGO et SolG1), densité des limandes des groupes G0 et G1 (DabGO et DabG1), densité des plies des groupes G0 et G1 (PlaGO et PlaG1), température de l'eau (Temp), turbidité (Turb), faciès sédimentaire et profondeur (Sed et Depth), densité de navire de pêches (Vessel).

Le LMC révèle qu'il existe des liens entre les variables environnementales et les variables biotiques quand les échelles spatiales sont intégrées dans l'analyse. La salinité structure ainsi les densités de plies aux micros et longues échelles. Ces cohortes remontant peu dans l'estuaire de Seine et présentant un préférendum pour les salinités élevées, il est cohérent de retrouver une relation entre la plie et la salinité. Le fait que cette relation soit masquée si on ne considère pas la notion d'échelle provient potentiellement du fait que la plie ne suit pas une distribution en gradient comme la structure de la salinité.

L'analyse de l'importance de chaque structure du modèle de corégionalisation dans les variogrammes simples (figure 7.12) montre que la structure des variables biotiques est mal définie. La variance des structures biotiques est contenue dans la micro-échelle, la première portée étant à 6km. Une méta analyse menée par Le Pape and Cognez (2016) montre que sans marées, les mouvements de juvéniles de poissons plats sont de l'ordre de la centaine de mètres. Cette faible amplitude de mouvement mène à des patchs dans la distribution des juvéniles qui sont de l'ordre de 5km dans un gradient estuarien et 10km sur la côte. Dans le chapitre 6, la détermination du nombre de patchs avait une distance critique de 0.19, soit 15km. Le choix avait alors été fait de prendre une distance à laquelle le nombre de patchs était stable. L'ordre de grandeur est ainsi supérieur à ce qui est indiqué dans la bibliographie. Cependant, la distance est définie pour comparer trois cohortes et trois espèces différentes. Dans ces conditions, les résultats sont proches des 10km indiqués par l'étude. De plus, les structures sphériques ont des ordres de grandeurs similaires aux mouvements indiqués. Le gradient estuarien de patchs de 5km défini dans Le Pape and Cognez (2016) est similaire de la structure sphérique à 6km, ce qui justifie son expression relativement forte dans les cohortes de soles, qui représentent le taxon le plus estuarien de l'étude. Le sphérique de portée 12km semble proche de la distance définissant les patchs côtiers de Le Pape and Cognez (2016) identifiée à 10km. Cependant cette structure n'est pas exprimée de manière significative dans les variogrammes de variables biotiques.

D'une manière générale, les résultats du LMC tendent à montrer que l'échantillonnage NOURSEINE n'est pas le plus adapté pour décrire les structures spatiales de fines échelles entre densités de juvéniles et en lien avec les variables abiotiques. La part pépitique importante et l'existence de patch dont la taille correspond à la structure ajustée montrent qu'une part non négligeable se trouve à une échelle non résolue par le plan d'échantillonnage et donc trop faible pour être détectée dans la base de données actuelle. Le suivi NOURSEINE a été établi pour échantillonner l'estuaire de Seine et pouvoir établir les distributions de différents taxons démersaux, notamment des poissons plats. Si les aires de distribution sont maintenant bien connues, les structures spatiales de chaque population n'ont été étudiées, à notre connaissance, que dans ce manuscrit. Le chapitre 6 a déjà montré

les limites du plan d'échantillonnage lorsqu'il était nécessaire de suivre un certain nombre de stations dans le temps. Le LMC a quantifié en un sens cette limite. Pour valider ce résultat, il conviendrait de procéder à une campagne dédiée améliorant la résolution spatiale actuelle. L'intégration de la campagne NOURSEINE dans le canevas réglementaire des directives cadres sur l'eau rend néanmoins difficile une modification du protocole actuel.

Cependant, l'outil a aussi montré que des interactions non significatives sans la dimension spatiale existaient entre des variables biotiques et abiotiques. Le LMC a ainsi complété les résultats du chapitre précédent où l'environnement n'avait pas été intégré. En revanche, un des résultats marquants est la cohérence des structures spatiales entre cohortes pour chaque espèce de poissons plats étudiées. Malgré les différences entre cohortes montrées sur la figure 6.3 et dans la bibliographie (Gibson et al., 2002, pour la plie), les structures ne changent pas drastiquement entre les deux cohortes et restent corrélées l'une à l'autre.

L'importation des variables abiotiques telles que le débit fluvial ou les courants permettrait d'aborder des processus écologiques liés à d'autres phénomènes physiques (distribution en années sèches ou à fort débit par exemple). Cependant, ces variables restent à l'heure actuelle inaccessibles par l'observation. Ces travaux appuient à nouveau l'importance des relations biotiques dans la nourricerie de l'estuaire de Seine. L'étude inter-cohortes, bien qu'elle n'ait pas montré de processus différents pour chaque espèce, renforce la stabilité des distributions dans la nourricerie et confirme les résultats des précédents chapitres.

7.3 Conclusion

Ce chapitre a présenté trois travaux dédiés à l'intégration de la dimension spatiale dans l'analyse de la distribution de densités de juvéniles. En travaillant à différentes échelles (mono-spécifique pour le krigeage SPDE et multi-spécifique pour le LMC), ces travaux démontrent la pertinence des approches géostatistiques pour répondre à des questionnements écologiques. Moins aboutis en termes de résultats écologiques pour la première section, ils confirment néanmoins les résultats des chapitres précédents et, dans le cas du LMC, posent la question de l'adéqua-

*CHAPITRE 7. DE LA RÉPARTITION DANS L'ESPACE À LA NICHE
ÉCOLOGIQUE*

tion des méthodologies de suivis pour appréhender la complexité des processus en oeuvre qui structurent l'organisation spatiales des juvéniles de poissons plats dans l'estuaire.

Chapitre 8

Discussion générale et perspectives

8.1 L'intérêt de l'approche communautaire

Les estuaires, de par leur fragilité et les stress anthropiques auxquels ils sont soumis, sont des écosystèmes régulièrement suivis. En France, la recherche sur les estuaires est motivée par la présence sur le territoire national de grands estuaires macrotidaux tels que celui de la Gironde (635km^2), la Somme (72km^2), la Loire (60km^2) et la Seine (50km^2). Au-delà des nombreuses pressions déjà évoquées qui pèsent sur ces écosystèmes, ils possèdent également une dynamique naturelle dépendante des marées et de paramètres tels que la turbidité (Deborde et al., 2007), sur laquelle viennent s'ajouter les dynamiques des pressions anthropiques qui, en fonction de leur intensité complexifient la dynamique naturelle (Grasso and Le Hir, 2019). Ces dynamiques spatio-temporelles environnementales doivent motiver l'utilisation du maillon communautaire afin de percevoir au mieux les processus écologiques en oeuvre. Plusieurs études ont travaillé sur le lien entre les communautés de poissons estuariens et les changements environnementaux (Cabral et al., 2001 ; Maes et al., 2004 ; Martinho et al., 2007). Ces études montrent que les liens avec l'environnement ne sont pas linéaires, avec des patrons de variations saisonnières (Maes et al., 2004), mais aussi une variabilité inter-estuaire. Si Martinho et al. (2007) montrent l'impact de la sécheresse dans les communautés

de l'estuaire du Mondego, Maes et al. (2004) ne retiennent pas le débit de l'Escaut (Schelde en Flandres) comme paramètre structurant de l'abondance de poissons. Une des raisons évoquées est que la réponse à l'environnement ne suit pas une relation linéaire, mais atteint un optimum avant d'avoir une réponse négative à ce même paramètre. De plus, il faut tenir compte du fait qu'à l'échelle communautaire, différentes réponses spécifiques se croisent et interagissent (Costa et al., 2007). Il faut donc séparer les forçages environnementaux qui vont atteindre toute la communauté biologique (perte d'habitat, niveaux de pollutions) des forçages qui modifient la composition de communautés.

En France, l'approche communautaire a été appliquée pour étudier les changements de nombreux estuaires. En Gironde, l'impact des activités humaines est décelé par la bioaccumulation de PCBs (Polychlorobiphényle, composé synthétique) chez différentes espèces clés des communautés de poissons de l'estuaire (Bodin et al., 2014). De plus, plusieurs transitions dans ces communautés ont été identifiées (Chevillot et al., 2016). Les auteurs décrivent une communauté marquée par de fortes abondances d'espèces amphidromes (effectuant des migrations eaux douces-eaux salées durant son cycle de vie) qui subit une période de marinisation dans les années 1990 qui aboutit dans les années 2000 à l'établissement dans l'estuaire de la nurricerie de poissons marins remplaçant la zone de nourrissage pour espèces amphidromes. Il existe également des descriptions de l'état des communautés de poissons dans l'estuaire du Mont Saint-Michel (Laffaille et al., 2000) et les estuaires de Nord de la France : estuaires de la Somme, de la Canche et de l'Autie (Selleslagh and Amara, 2008 ; Selleslagh et al., 2009 ; Auber et al., 2017). L'estuaire de Seine dans cette bibliographie est souvent relégué à un point de comparaison avec d'autres écosystèmes, de par les pressions anthropiques présentes. Dans Rochet et al. (2005), l'utilisation d'indicateurs de tendance montre que la communauté de poissons de l'estuaire de Seine n'a pas subi de changements significatifs entre 1995 et 2002. En terme de communautés marines, c'est l'une des seules publications scientifiques qui donne une indication sur les dynamiques de changements. Dans d'autres études, l'estuaire est intégré dans les analyses mais absent de la présentation de certains résultats (Brind'Amour and Lobry, 2009). La fonction de nurricerie de l'estuaire, où la pollution impacte les populations

de juvéniles (Courrat et al., 2009) et le fonctionnement trophique (Tecchio et al., 2016) rassemblent la majorité des articles. Le chapitre 5 vient donc compléter les éléments présents essentiellement dans des rapports ou des documents techniques (Morin et al., 2010). La caractérisation des communautés de poissons peut être mise en lien avec celle d'autres communautés biologiques de l'estuaire comme la faune benthique (Bacouillard et al., 2020), où la stabilité des structures observées au niveau benthique est similaire à celle des résultats obtenus pour les communautés de poissons. Une autre comparaison peut se faire avec les études à l'échelle régionale comme les études effectuées en Manche (Vaz et al., 2007). L'utilisation des données de la campagne CGFS (Channel Ground Fish Survey, cf. chapitre 3) caractérise les communautés de l'estuaire de Seine comme étant inféodées à des sédiments hétérogènes et sensible aux variations de salinité et de température. Les résultats de l'étude appuient aussi la stabilité de la structure des communautés dans le temps. L'échelle communautaire est donc un maillon important pour l'étude des processus écosystémiques mais également pour une étude intégrée des populations.

8.2 Le fonctionnement de la nurricerie de l'estuaire de Seine

Les résultats des chapitres 5 et 6 ont dépeint une nurricerie fortement structurée spatialement, avec une dynamique temporelle plus contrastée. Les gradients de salinité et de profondeur, mais aussi la production primaire et la turbidité, semblent délimiter la répartition dans l'espace des communautés. Dans l'estuaire du Scheldt, la salinité contribue d'ailleurs de manière significative à la variation d'abondance de certaines espèces telles que *Pomatoschistus minutus*, un des gobies les plus fréquents dans l'estuaire de Seine, la sole *Solea solea* ou encore le flet *Platichthys flesus* (Maes et al., 2004). Les assemblages de poissons décrits doivent permettre d'identifier au mieux les conditions environnementales dans lesquelles les juvéniles sont retrouvés. La stabilité relative des communautés indique soit une résilience des communautés côtières, soit une stabilité relative des paramètres structurant la communauté. Or, la dynamique de l'estuaire rend les fonds sédi-

mentaires variables, soumis au débit de la Seine et aux apports issues des activités humaines. Lesourd et al. (2016) ont ainsi rapporté le passage entre une période 1993-1996 avec des vases qui occupaient 40% de la surface de l'embouchure, à 2009 où elles ne représentent plus que 5% de cette surface. Ces changements peuvent expliquer l'accroissement de l'assemblage à gobies qui est établi. En effet, *P. minutus* est une espèce qui se retrouve de préférence sur ces fonds sableux (Riley, 2007). Cette perte d'habitat vaseux, qui correspond à l'habitat préférentiel des juvéniles de sole, a par ailleurs également entraîné une réduction de l'abondance à l'échelle de l'estuaire des juvéniles de cette espèce (Rochette et al., 2010). A l'inverse, la surface d'habitats sableux peu profonds, favorable aux juvéniles de plies, a augmenté. Cela aurait pu se traduire par des abondances plus élevées ou un agrandissement de la surface colonisée par cette espèce, cependant les valeurs d'indices d'occupation spatiale ne semblent pas refléter un tel phénomène. L'explication est peut-être celle apportée par Bradley et al. (2019). Leur étude montre qu'au-delà de la nature de l'habitat c'est sa complexité qui favoriserait son utilisation par les poissons juvéniles. La complexité d'un habitat peut se définir par la présence d'éléments biotiques (espèces sessiles, herbiers) et abiotiques (débris, rochers) qui ajoutent de l'hétérogénéité (Mikheev et al., 2010). Dans l'estuaire de Seine, la complexité des habitats est amoindrie, avec des dragages récurrents dont les sites de dépôts sont, pour certains, dans la zone de nourricerie (Marmin et al., 2014). Ainsi, les communautés benthiques de l'estuaire décrites par Baffreau et al. (2017) sont réparties sur des zones de sédiment appauvries en sortie d'estuaire et des habitats à *Abra alba*, mollusque bivalve opportuniste qui s'installe dans ces milieux perturbés. Ces déstabilisations de l'habitat peuvent réduire l'installation des juvéniles dans les zones concernées.

La présence d'espèces invasives telles que le cténophore *Mnemiopsis leidyi* est également notable dans la zone d'étude (Antajan et al., 2014). Cette espèce est responsable de la dégradation de plusieurs écosystèmes en Europe. Faasse et al. (2006) font état de cette espèce en mer du Nord et de l'impact qu'elle peut avoir sur les pêcheries de plie et de sole par prédation des œufs et des larves. Elle peut donc contribuer à rendre l'estuaire moins propice à l'installation des larves de poissons plats.

Une des conclusions des travaux de thèse est la chute en biomasse des taxons planctonophages, qui représentent également un assemblage taxinomique particulier. Au-delà des changements de conditions environnementales déjà évoqués en discussion du chapitre 5, un point relatif à l'engin de pêche utilisé dans la campagne NOURSEINE peut être abordé ici. Le chalut à perche (de 2 ou de 3 mètres) est fait pour échantillonner de manière représentative les communautés benthodémersales des fonds meubles. Il permet de pouvoir suivre correctement les abondances d'espèces telles que la sole, le merlan, le bar ou encore la plie. Il a été démontré que les communautés benthiques dépeintes par les captures au chalut à perche sont également représentatives de la productivité benthique (Day et al., 2020). Les petits poissons pélagiques peuvent donc ne pas être échantillonnés de manière satisfaisante et introduire des biais dans les informations récoltées. Les harengs étant présents dans les échantillonnages des premières campagnes mais plus par la suite, montrent cependant que cette représentation diminue bel et bien dans l'estuaire. Il est aussi possible que l'interaction de la dynamique de population entre différentes espèces de poissons pélagiques ne puisse être appréhendée par le chalut à perche, notamment celle entre harengs et sardines (Alheit and Hagen, 1997). Les sardines (toutes classes d'âge confondues) sont présentes dans la baie de Seine à la sortie de l'estuaire de Seine (Vaz et al., 2004 ; Carpentier et al., 2009). En revanche, leur capture semble être sensible à l'engin de pêche utilisé, et des chaluts de fond à grande ouverture verticale semblent avoir une meilleure capturabilité (Carpentier et al., 2009). Un autre point est que la distribution des oeufs de sardines dans la Manche ne semble pas marquer la baie de Seine comme une zone où les larves se concentrent (Coombs et al., 2005). Cela appuie le fait que les juvéniles de sardines ne colonisent pas l'estuaire, et donc que la fonction de planctonophagie est moins représentée de façon générale dans la nourricerie.

Bien que le suivi permette de localiser la nourricerie au-delà de l'isobathe des 5 mètres de fond, il existe une partie des processus de la nourricerie en amont qui ne peut être observé avec ce jeu de données. Les vasières intertidales présentes dans cette partie de l'estuaire sont pourtant des habitats essentiels à certaines espèces (Kerambrun et al., 2013 ; Day et al., 2021). Cette non-prospection de l'amont est

une des raisons pour laquelle les poissons plats ont été plus étudiés que les espèces démersales, dont la mobilité fait que l'image de la distribution décrite à l'instant du suivi ne reflète pas entièrement l'utilisation de l'estuaire par ces espèces (Day et al., 2021). D'autres raisons sont leur fort intérêt commercial dans la région ainsi que la capturabilité élevée avec l'engin de pêche utilisé.

8.3 L'importance des relations biotiques

Les résultats de la thèse mettent en avant l'intérêt de travailler à une échelle multi-spécifique ou communautaire. Au-delà du lien avec l'écosystème, l'idée était de pouvoir intégrer l'importance des relations biotiques dans l'occupation de la nourricerie. Dans la littérature en écologie, ces relations sont souvent intégrées dans des modèles de niche ou de distribution (Wisz et al., 2013). Dans l'estuaire de Seine, l'étude des relations trophiques a été faite à l'échelle de l'écosystème où l'hétérogénéité des habitats a pu être démontrée (Tecchio et al., 2015), et à l'échelle spécifique où les régimes trophiques montrent des spécialisations entre espèces proches taxonomiquement (Dauvin et al., 2012, annexe 7) et des utilisations différentes de l'espace (Day et al., 2021). Dans d'autres écosystèmes, les interactions biotiques sont souvent liées à des phénomènes de compétition pour l'espace (Faria and Almada, 2001) ou à des réponses à l'environnement (Kordas et al., 2011).

En milieu dulcicole (lacs et rivières), l'étude des interactions biotiques est beaucoup plus intégrée. La revue de Silknetter et al. (2020) montre les cas d'interactions biotiques positives, avec des cas de mutualismes pour la ressource trophique, la protection ou les déplacements dans l'environnement. Les auteurs de la revue suggèrent également d'étudier les relations biotiques à l'échelle des populations et des communautés, et d'intégrer les échelles spatiales dans ces relations. Des études comme celle de Mota-Ferreira and Beja (2020) appliquent ces recommandations en intégrant des modèles géostatistiques dans des modèles de distribution. Cela appuie la pertinence de la méthodologie employée dans le chapitre 7.

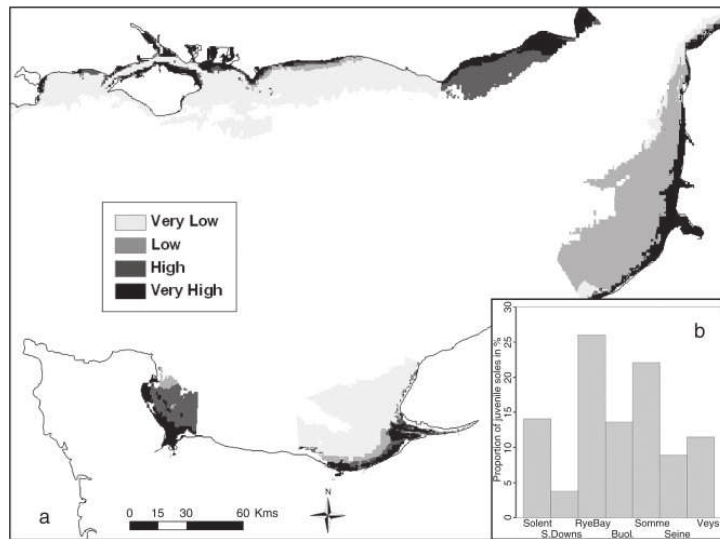
Une autre façon de mesurer l'importance des relations biotiques est de comparer

également les résultats qui existent sur les distributions de juvéniles en estuaire de Seine. Pour illustrer cette comparaison, les résultats de soles G0 obtenus par Rochette et al. (2010) sont rapprochés des résultats issus du modèle de cokrigeage décrit section 7.1.3 dans le chapitre 7.

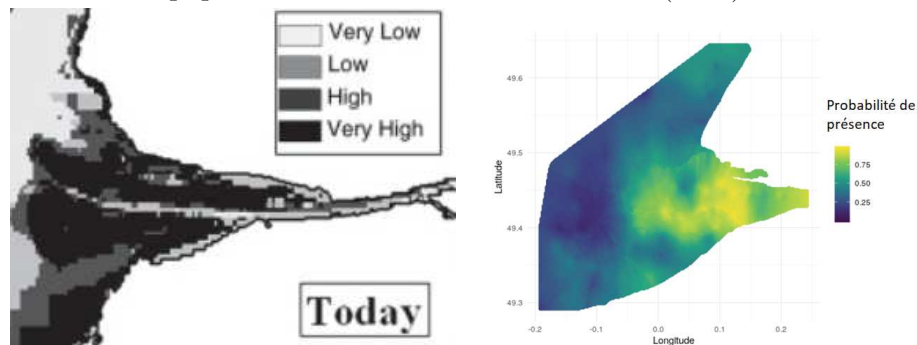
Le modèle présenté dans Rochette et al. (2010) est construit avec les variables de secteurs géographique, de bathymétrie et de sédiment. Cette dernière variable n'étant pas significative, elle n'est pas conservée dans les sous-modèles de l'étude. Dans le modèle de corégionalisation, les soles G0 sont mises en relation avec la présence de plis G0 ainsi qu'avec l'habitat benthique divisé en deux variables gaussiennes. Les variogrammes croisés montrent que la distinction sable et vases n'est pas structurante pour la présence de soles G0, mais que la présence de plis G0 et la profondeur l'est. Les validations croisées appuient l'amélioration des prédictions avec les nouvelles variables. D'un côté les modèles de Rochette et al. (2010) ont un aspect quantitatif de l'autre seule l'occurrence de la sole et donc sa présence est étudiée. Cependant pour comparer les résultats de ces deux approches, les indices d'abondances peuvent être transformés en présence pour les niveaux les plus hauts et en absence pour les niveaux les plus bas (figure 8.1).

Les cartes obtenues sont globalement similaires mais présentent aussi quelques différences notables dans l'information qu'elles transmettent. Les cartes de Rochette et al. (2010) montrent des abondances de soles sur toute la zone de 0 à 5 mètres entre Le Havre et Ouistreham. Le chenal de navigation est quant à lui peu propice aux juvéniles de soles. Sur le résultat de cokrigeage, la zone des 0-5 mètres n'est pas présentée de manière uniforme et le chenal de navigation n'est pas délimité non plus. De plus, une zone de présence un peu plus au large de l'embouchure semble également se distinguer. Le cokrigeage est réalisé dans un polygone sans aucune contrainte, ce qui entraîne l'absence de discernement pour le chenal de navigation, alors que le modèle de Rochette et al. (2010) distingue la zone subtidale de la zone intertidale. Les résultats des campagnes du projet CAPES (Brind'Amour et al., 2021) montrent que les juvéniles de soles sont bien présents dans cette zone de l'estuaire.

Bien que les GLM (Generalized Linear Models) de Rochette et al. (2010) mo-



(a) *a* : Carte des indices d'abondances projetés pour la sole en 2010. Plus la zone est sombre, plus les indices sont élevés. *b* : Contribution de chaque secteur de nurserie à la population. Extrait de Rochette et al. (2010)



(b) Carte des indices d'abondances projetés pour la sole en 2010 dans l'estuaire de Seine. Extrait de Rochette et al. (2010). Plus la zone est sombre, plus les indices sont élevés

(c) Résultat du cokrigage des présences de soles G0 effectué à partir des relations avec les présence de plies, et les deux gaussiennes représentant l'habitat EUNIS.

FIGURE 8.1

délimitent les relations avec l'environnement basées sur différentes campagnes, la dimension spatiale n'est pas prise en compte. Cela génère des densités de soles qui sont élevées sur la côte, alors que les données et les résultats de cokrigage ne supportent pas cette hypothèse. Ces espaces intertidaux sont plutôt colonisés par les

juvéniles de plies, et l'interaction négative du modèle géostatistique diminue l'importance des présences de soles lorsque des plies sont présentes. L'exemple donné ici illustre la pertinence des méthodes spatiales et l'apport de variables biotiques pour l'amélioration des modèles. La prise en compte de la dimension spatiale en écologie marine est récente (Strong and Elliott, 2017) et les efforts d'intégration écosystémique en sciences halieutiques (Patrick and Link, 2015) tendent à considérer les processus biotiques comme fortement structurants.

8.4 Perspectives

Les travaux élaborés dans cette thèse s'inscrivent dans cette démarche d'intégration de la dimension spatiale en l'appliquant dans un contexte de nourricerie. Si l'utilisation des méthodes géostatistiques n'est pas nouvelle dans le champs de l'écologie et de l'halieutique (Petitgas, 1993 ; Woillez et al., 2007), cette thèse démontre l'intérêt toujours actuel de ces méthodes pour la compréhension des écosystèmes marins. Un des axes de recherche les plus explorés dans les travaux menés ici est la relation entre les différentes espèces présentes dans l'estuaire. L'intégration des variables biotiques est une thématique encore récente et peu exploitée (García-Girón et al., 2020). Cette approche nécessite une vue complète de l'écosystème étudié, ce qui devient la norme avec le développement des suivis écosystémiques (Doray et al., 2018). Les résultats de la thèse ont abordé ces relations biotiques au sein de la communauté de poissons. Les études variographiques se sont avérées efficaces pour quantifier spatialement les relations entre juvéniles de poissons plats, et l'intégration de ces relations a amené à des résultats cohérents en termes écologique et statistique. Les développements possibles sont présentés dans l'étude de Barber et al. (2021) qui intègre un modèle de corégionalisation dans une approche bayésienne INLA-SPDE (Integrated Nested Laplace Approximation with Stochastic Partial Differential Equation). La combinaison de ces méthodes permet d'intégrer les variables biotiques et de pouvoir interpoler les variables d'intérêts sur des points non-échantillonnés. Bien que le modèle de corégionalisation ne soit pas récent (Goulard and Voltz, 1992), son potentiel en fait une méthode encore

pertinente pour appréhender le fonctionnement des communautés halieutiques. La composante spatiale dans les relations écologiques est également de plus en plus intégrée, que ce soit vers des échelles plus grandes (Thompson et al., 2018), ou vers une description à fine échelle comme les travaux du chapitre 7. La recherche de ces échelles spatiale est motivée par la mise en place de mesures de gestion qui puissent influencer les processus spatiaux étudiés. Par exemple, l'identification des habitats visités par des juvéniles d'espèces en danger doit permettre une meilleure protection de l'espèce par la mise en place de nouvelles zones de protection (Lear et al., 2019).

Ces exemples montrent que l'écologie spatiale et multispécifique sont des thématiques dont les enjeux sont d'actualité (Lowerre-Barbieri et al., 2019) et que les géostatistiques représentent un outil adapté pour y répondre. Cette thèse appuie donc la nécessité d'intégrer ces aspects dans le domaine halieutique afin d'obtenir une meilleure appréhension des écosystèmes et des processus qui les caractérisent.

Annexe A

Le doctorat : formations et communications

A.1 La formation doctorale

Le doctorat est considéré comme l'étape initiale d'une carrière académique. D'une part il vise à augmenter les connaissances scientifiques d'une problématique spécifique et à les diffuser. D'autre part cette recherche reste encadrée par un directeur ou une directrice de thèse et des co-encadrant(e)s, car il s'agit également d'une période de formation pour l'étudiant(e) concerné. Après avoir évoqué les différents travaux menés pendant cette thèse, cette annexe détaille les différentes formations qui ont accompagné ces travaux. Cette formation s'est effectuée en deux temps : des heures de formations nécessaires décomptées par l'école doctorale et un apprentissage en laboratoire d'accueil.

A.1.1 La formation de l'école doctorale

Les formations de l'école doctorale ont vocation à élargir les connaissances scientifiques du (de la) doctorant(e), d'acquérir des techniques non disponibles en laboratoire et d'aider le (la) doctorant(e) à s'insérer professionnellement.

Lors de cette thèse, 108 heures de formations ont été suivies :

- MOOC (Massive Open Online Course, ou Formation en Ligne Ouverte à

Tous - FLOT) sur l'éthique de la recherche par l'université de Lyon (15 heures).

- MOOC sur l'intégrité scientifique dans les métiers de la recherche par l'université de Bordeaux (15 heures).
- Vacataire en biostatistiques du 15 septembre au 1er décembre 2020, pour 40h de cours en travaux dirigés à des licences troisième année à l'université de Caen (25 heures enregistrées).
- Formation intitulée "Les méthodes de la géostatistique" suivie à l'école des Mines de Fontainebleau (25 heures enregistrées).
- MOOC Recherche reproductible : principes méthodologiques pour une science transparente par l'Inria (24 heures).

Les formations suivies se répartissent donc dans différentes catégories. L'expérience de vacataire a permis une première expérience dans les métiers de l'enseignement. Cette expérience est séparée en deux parties : la première partie du semestre, avec des cours en présentiel, et la seconde, où le confinement dû à la crise de la COVID-19 en 2020 a entraîné des cours en distanciel. Les cours à distances ont commencé à se développer depuis les années 70 (Peters, 2013), en complément de l'enseignement en présentiel. L'année civile 2020 a vu la mise en place forcée de cette modalité d'enseignement, qui est devenu la modalité principale pendant les périodes de confinement. La pédagogie nécessaire pour mener une salle de cours en présentiel n'est pas la même lorsque les étudiants sont dans un espace qui n'est pas forcément réservé à l'éducation (Rapanta et al., 2020). L'expérience menée ici a donc été double. Si l'enseignement en distanciel s'est révélé compliqué (choix d'activation du partage vidéo, dialogue difficile avec des étudiants souvent réduit à une adresse mail étudiante...), l'enseignement classique en présentiel a permis de rendre compte des intérêts du métier. Ainsi, les échanges avec certains étudiants peuvent faire varier l'angle d'approche sur des exercices pensés triviaux à l'origine, et la perception de la progression d'un groupe que l'on suit est gratifiante. Les MOOCs sur l'éthique, l'intégrité et la recherche reproductible ont tous les trois contribué à acquérir des compétences transversales aux disciplines sur la recherche. A une époque où le nombre de rétractations (articles retirés de la littérature) augmente (Steen, 2011), il semble que la sensibilisation des doctorants

aux questions d'éthique et d'intégrité soit un pré-requis essentiel à la formation doctorale. Le MOOC sur la recherche reproductible fait écho au chapitre 4. Ce MOOC a pour but de promouvoir une recherche qui soit réellement partageable et transparente, avec la mise en place d'outils permettant de tracer les processus de réflexion menés entre l'acquisition de données et la création de résultats. L'objectif était de compléter la liste des options potentielles pour les partages des travaux de thèse. Enfin, la formation "Les Méthodes de la Géostatistique" a servi à acquérir les notions de cette discipline, qui n'avaient pas été abordées dans le cursus universitaire. La formation intensive sur une semaine a exploré les aspects de géostatistiques multivariées qui ont ensuite été appliqués à plusieurs reprises pendant cette thèse.

A.1.2 La formation en laboratoire

Ce qui est appelé "apprentissage en laboratoire" rassemble ici les connaissances scientifiques acquises ainsi que les savoirs-être, qui ne sont généralement pas quantifiés par les formations de l'école doctorales mais qui sont tout aussi nécessaires à la formation à la recherche. Un exemple simple est celui de la participation aux campagnes de suivi halieutique menées par le laboratoire Ressource Halieutique de Port-en-Bessin. Ces participations ont permis d'acquérir des connaissances taxinomiques ainsi qu'une méthode d'organisation, de gestion et de collaboration dans un contexte particulier, qui est celui du travail d'équipe dans un espace restreint (le pont du navire) avec une charge de travail fluctuant selon les opérations de pêche. Au total, c'est six campagnes de suivi des nourriceries qui ont bâti cette expérience : NOURSOMME (2019), NOURMONT (2019), NOURSEINE (2019, 2020, 2021) et NOURVEYS (2021). D'un point de vue scientifique, la participation à l'acquisition des données est une étape essentielle pour prendre la mesure de l'information collectée, et de mettre en place une démarche analytique. La réalité de terrain, ses conditions, contraintes et aléas peuvent sembler abstraits si seule la base de données est lue. Cette expérience permet aussi de compléter les aspects peu ou pas décrits dans un protocole d'échantillonnage. Ces éléments ont grandement aidé à la rédaction du premier article. Une autre étape de l'apprentissage en laboratoire est la participation à la vie dudit laboratoire. Les réunions hebdo-

madaires ou mensuelles renseignent sur les activités de chaque collègue de bureau, et peuvent mener à des collaborations qui potentiellement aboutissent à des travaux en commun que ce soit des publications scientifiques (voir annexe B) ou à la participation sur la rédaction d'un rapport technique (Schlaich et al., 2020). Le travail de recherche, bien que souvent évalué de manière individuelle - nombre de citation par chercheur par exemple -, reste un travail avant tout collectif et collaboratif. La vie en laboratoire est la meilleure immersion possible pour se rendre compte de ce mode de fonctionnement, et il est important que les doctorant(e)s aient l'opportunité de s'investir au-delà de leurs travaux de thèse dans ce qui les entoure et qui définit leur lieu de travail.

A.2 Les communications orales et posters

Une partie du doctorat vise aussi à diffuser et communiquer sur les résultats obtenus. Une des formes les plus aboutie et reconnue de cette communication scientifique est la publication dans un journal scientifique. Une autre forme est celle de la communication lors de colloques sous forme de présentations orales et de posters. Ainsi, des travaux ont été présentés pendant les événements suivants :

- le 14^{me} congrès de l'AFH, du 24 au 26 Juin 2019 à Caen (Poster).
- les 14^{me} journées de la géostatistique, du 19 au 20 Septembre 2019 à l'école des Mines de Fontainebleau (Oral).
- les Journées Ifremer - Réseau Mexico - GDR Ecostat - GDR MascotNum (JIEM) 2019, du 22 au 23 Octobre 2019 (Oral).
- les Journées Manche-Mer du Nord, à Lille (Oral).
- la réunion annuelle du GdR Ecostat, du 9 au 10 Mars 2020 à Rennes (Oral).
- colloque ILICO/EVOLECO, du 2 au 5 Novembre 2021.

Contrairement, aux articles scientifiques, le contact avec la communauté scientifique lors de ces colloques et réunions de travail est plus direct et mène souvent à des évolutions plus rapides des travaux. Ces événements sont également l'occasion d'étendre son réseau de connaissance, ce qui comme énoncé auparavant, est nécessaire afin de mieux ancrer son travail dans une communauté de recherche.

ANNEXE A. LE DOCTORAT : FORMATIONS ET COMMUNICATIONS



(a) Participants du 14e colloque de l'AFH à Caen



(b) Participants des 14e journées de la géostatistique à Fontainebleau

FIGURE A.1 – Photos de groupes des participants à deux colloques : intégration à différents réseaux de chercheurs

*ANNEXE A. LE DOCTORAT : FORMATIONS ET
COMMUNICATIONS*

Annexe B

Travaux développés en parallèle de la thèse

Ce chapitre présente deux collaborations mises en place en parallèle des travaux de thèse. Les deux résultantes sont un article en cours de rédaction et une présentation à un congrès supportant la préparation d'un autre article scientifique. Dans les deux cas, les travaux sont portés par d'autres membres du laboratoire qui sont les premiers auteurs. Dans ces travaux ce sont les compétences analytiques mises en oeuvre sur la problématique principale qui ont été mobilisées. Ces travaux ont été entrepris sans compromettre l'élaboration de ce manuscrit car ils consistaient essentiellement à appliquer des cadres méthodologiques développés en modifiant simplement les jeux de données d'entrées. Ils participent à la formation à la recherche que propose le doctorat car ils ont permis d'ouvrir le champs d'expertise acquis avec la thèse à des thématiques avoisinantes. Ces deux collaborations préparent aussi à la recherche de contrats post-doctoraux ou autres qui suivront logiquement la défense de ce doctorat : elles permettent d'agrandir le champs des possibles par rapport aux thématiques de recherche présentées ici.

B.1 Spatial indicators computation and effects for stock assessment

Ce travail est en cours de finalisation analytique. L'article correspondant sera finalisé dans le courant de l'hiver 2021. Il s'agit de :

Article en cours : Spatial indicators computation and effects for stock assessment

M. Amelot, T. Cariou, L. Dubroca in prep.

Au cours des dernières années la demande pour l'évaluation de stocks supportant les avis de gestion des pêches correspondantes n'a cessé d'augmenter (Carruthers et al., 2014). Pourtant cette augmentation ne s'est pas accompagnée par une extension des moyens dédiés à la collecte des données de pêches. Cette évolution différée entre les exigences de gestion et les ressources en termes de données a mené au développement de nouvelles méthodologies d'évaluation de stock dites méthodes à données limitées. Ces méthodes ont pour objectif de permettre de déterminer des proxies de point de références pour les stocks dont les données ne recouvrent pas les exigences usuelles d'une évaluation de stock de type analytique (Martell and Froese, 2013; Wetzel and Punt, 2015; Pedersen and Berg, 2017)). Les stocks souffrant le plus de ces limitations sont pour la plupart des espèces composant les captures accessoires, dont le potentiel économique est faible (Stevens et al., 2000). De nombreux modèles à données limitées existent. Chacun de ces modèles repose sur des hypothèses permettant de s'affranchir des données lacunaires (Geng et al., 2020). Cependant ces hypothèses réagissent de manières variables aux spécificités écologiques de chaque stock. Dans ce registre les modèles, de type modèle de production, utilisent des séries temporelles de captures, des indices d'abondance issus des campagnes de suivis halieutiques et des mesures des paramètres liés aux traits d'histoire de vie pour définir des points de références. Des variations existent si l'un ou plusieurs de ces paramètres sont absents. Lorsque ces modèles font usage d'indices d'abondance, ceux-ci sont souvent utilisés comme des proxy fiables de la dynamique du stock. Dans ce cadre, nous avons développé une approche par

simulation nous permettant de comparer les performances de trois modèles de production (CMSY, SPicT : Surplus Production models in Continuous-Time et un modèle bayésien hiérarchique) face à différents scénarios intégrant des espèces aux traits d’histoire de vie contrastés et différentes configuration de données (Marandel et al., 2016 ; Martell and Froese, 2013 ; Pedersen and Berg, 2017). En effet, les espèces accessoires que nous avons évoquées bénéficient pour la plupart en Manche de données issues des campagnes de pêche européennes (Bottom Trawl Survey). Cependant celles-ci ont été définies pour échantillonner au mieux des espèces à fort potentiel économique (plie, sole, etc.). Du fait de cette situation, l’information collectée pour les différentes espèces accessoires n’est pas optimisée en terme de plan d’échantillonnage et ce biais peut directement impacter le calcul des indices d’abondance estimés pour ces espèces qui alimentent les modèles d’évaluation des stocks. Dans ce cadre, nous avons fait le choix de simuler partiellement la biomasse de nos différents stocks dans différentes configurations spatiales. La biomasse simulée a été spatialisée afin de créer des indices d’abondances. Ces spatialisations sont réalisées dans une aire d’étude théorique représentée par un carré composé de 100x100 cellules, ce en utilisant la simulation d’une variable par bandes tournantes (Mantoglou and Wilson, 1982) selon quatre différents modèles variographiques. En pratique, des modèles variographiques gigognes sont construits afin d’affiner les ajustements. Ici, on compare directement des modèles simples, en choisissant les plus communs (sphérique, gaussien, cubique et exponentiel). L’expérimentation sur les modèles variographiques est une tentative analytique pour prendre en compte la variabilité des structures spatiales rencontrées en échantillonnant une variable aléatoire régionalisée. Nous avons ensuite estimé les performances des modèles vis à vis de ces différentes disposition spatiales à travers les indices d’abondance produits par moyenne classique et via le package VAST-INLA.

B.2 Turning a time consuming process into a few coded lines : How deep learning can shorten histology slide readings for maturity staging.

Sauger C.¹ , Cariou T.¹ , Kellner K.² , Heude-Berthelin C.² , Villain-Naud N.² , Elie N.³ , Dubroca L.¹

¹ Ifremer, Port-en-Bessin Huppain Calvados, FRANCE ² FRE 2030 BOREA, Caen Calvados, FRANCE ³ SF 4206 ICORE, CMABIO3, Caen Calvados, FRANCE

Participation à des travaux sur l'identification des phases de maturités : présentation au World Fisheries Congress, 2021. L'article en cours d'élaboration correspondant est le suivant :

Article : Megrim histology and maturity : deep learning approach and spatial segregation between two species in the North Atlantic
C. Sauger, T. Cariou, K. Kellner, C. Heude-Berthelin, N. Villain-Naud, N. Elie , L Dubroca in prep.

L'objectif est de décrire les structures spatiales de deux espèces de poissons plats en fonction de leur sexe et de leur stade de maturité, afin de pouvoir appréhender les processus qui peuvent affecter un trait d'histoire de vie, la maturité, qui conditionne la dynamique des populations associées. Seul le résumé en anglais est présenté ici.

Abstract : The reproductive capacity of a fish stock is an essential parameter for the instalment of effective fisheries management plans. This capacity is estimated by collecting data on the sexual maturity of individual fishes during commercial or scientific samplings. Sexual maturity is usually determined through the use of very subjective criteria such as size, texture, color and the general look of the gonads, when the gonads are even used to determine the specimen's sexual maturity. These subjective criteria lead to problems such as a great disagreement between readers (30-50% disagreements in Europe according to ICES) and consequently misclassification of the maturity phase (up to 42% depending on the phase, Sauger et al., 2021, in writing). Quantitative histology makes it possible to overcome the

subjectivity of maturity readings. By establishing a common histological structure lexicon, a reading protocol, and calibrating readings between operators, maturity identification improves greatly (up to 83% of agreement, Sauger et al., 2021, in writing). Although this method gains in objectivity, the drawback of stereology is the time spent identifying cell structures by a human operator (over an hour for a single gonadal section). To overcome this, we used existing cell readings to train a supervised learning model dedicated to cell recognition in fish gonads. Different models were trained and parametrized (convolutional neural network using different implementations). What took months to read can be read in a matter of hours, with a higher precision since all cells are extracted, while not all of them had been counted with the stereological method.

We illustrate our methods by the results obtained to quantify the ovarian histology of two species of megrim, *Lepidorhombus whiffiagonis* and *Lepidorhombus boscii*, in the North Atlantic Ocean. Maturity stages were estimated thanks to this deep learning approach. The maps of these stages were build while taking into consideration the varying anisotropy of the parameters. Our results highlight the habitat differences between two close species and raise the question of their management as one single stock unit in this area.

Annexe C

Articles publiés, soumis ou en rédaction

SCIENTIFIC DATA



OPEN

DATA DESCRIPTOR

Long term survey of the fish community and associated benthic fauna of the Seine estuary nursery grounds

Thibault Cariou , Laurent Dubroca & Camille Vogel ✉

Estuaries are crucial ecosystems where human activities deeply affect numerous ecological functions. Here we present a survey dataset based on the monitoring of fish nursery grounds of the Seine estuary and eastern bay of Seine collected once a year using a beam trawl during three distinct periods (1995–2002, 2008–2010 and 2017–2019). The surveys happen at the start of autumn in order to maximize the catchability of juvenile fish. The beam trawl mainly targets benthic and demersal species on a study area that extends over 600 square kilometers. The dataset includes abundance and densities of 161 species for 634 hauls performed around 40 stations each year. These data can be used by fishery scientists and ecologists motivated by early life stages of commercial species or by the impact of human disturbances, such as harbor developments, on estuarine communities.

Background & Summary

Monitoring programs for ecological purposes provide valuable information. Their interest increases as time series lengthen over the years. Marine ecosystems currently undergo significant alterations because of human activities. As such, ecological monitoring is key to assess anthropogenic impacts on marine resources and habitats. Marine historical ecology, which relies on the resulting datasets, is becoming popular¹. The discipline expands in marine conservation and in fisheries management, promoting policies that consider ecosystems as a whole².

The Seine estuary is located on the French coast of the eastern Channel. It is a very dynamic environment, where two contrasting backgrounds coexist and shape the ecosystem: intense human pressure on the one hand, and crucial ecological function on the other. Today, the Seine watershed supports an important part of the French industrial development and agricultural activity. With the presence of Paris and Rouen, the Seine River also undergoes significant demographic pressure. Human pressure has profoundly impacted the estuary's and river's biological communities. The Seine River was declared as “dead” in the 1960s³, before national measures for water quality were considered in the 1970s. For instance, the Paris Convention in 1974 aimed at protecting the ocean from land based pollution, especially substances like heavy metals and PCBs. Despite these regulations, the Seine estuary still recorded one of the highest concentrations of PCBs in mussels⁴ in 2006 compared to other regions of the globe. The Seine estuary is also a historical fishing ground for brown shrimp (*Crangon crangon*) and flatfishes, such as sole (*Solea solea*) and plaice (*Pleuronectes platessa*). An extensive fleet of fishing boats under 12 m in length was historically located in the nearby harbours of Le Havre, Honfleur, Ouistreham and Trouville. However, the industrialization pushed the estuarine system further offshore (modifications in salinity gradient and tide cycles) relocating fishing activities⁵.

The Seine estuary is a nursery area for fish. It was first described in the literature by Duval in the 1980s^{6,7}. It plays a core role in the life cycle of many demersal and benthic fish^{8,9} and marine invertebrates^{10,11}, among them are fish species of commercial interest. Duval focused his work on describing the size and distribution of two flatfish species, sole (*Solea solea*) and dab (*Limanda limanda*) as well as one round fish species, pouting (*Trisopterus luscus*). The concept of nursery is under constant revision; the current definition is attributed to the work of Beck and collaborators¹². Associated with shallow waters, reduced wave exposure and physical protection such as intertidal mud flats, the nursery environment must favor protection from predation¹³, growth and survival of

IFREMER, Ctr Manche Mer-du-Nord, Laboratoire de Ressources Halieutiques, F-14520, Port en Bessin, France.
✉e-mail: Camille.Vogel@ifremer.fr

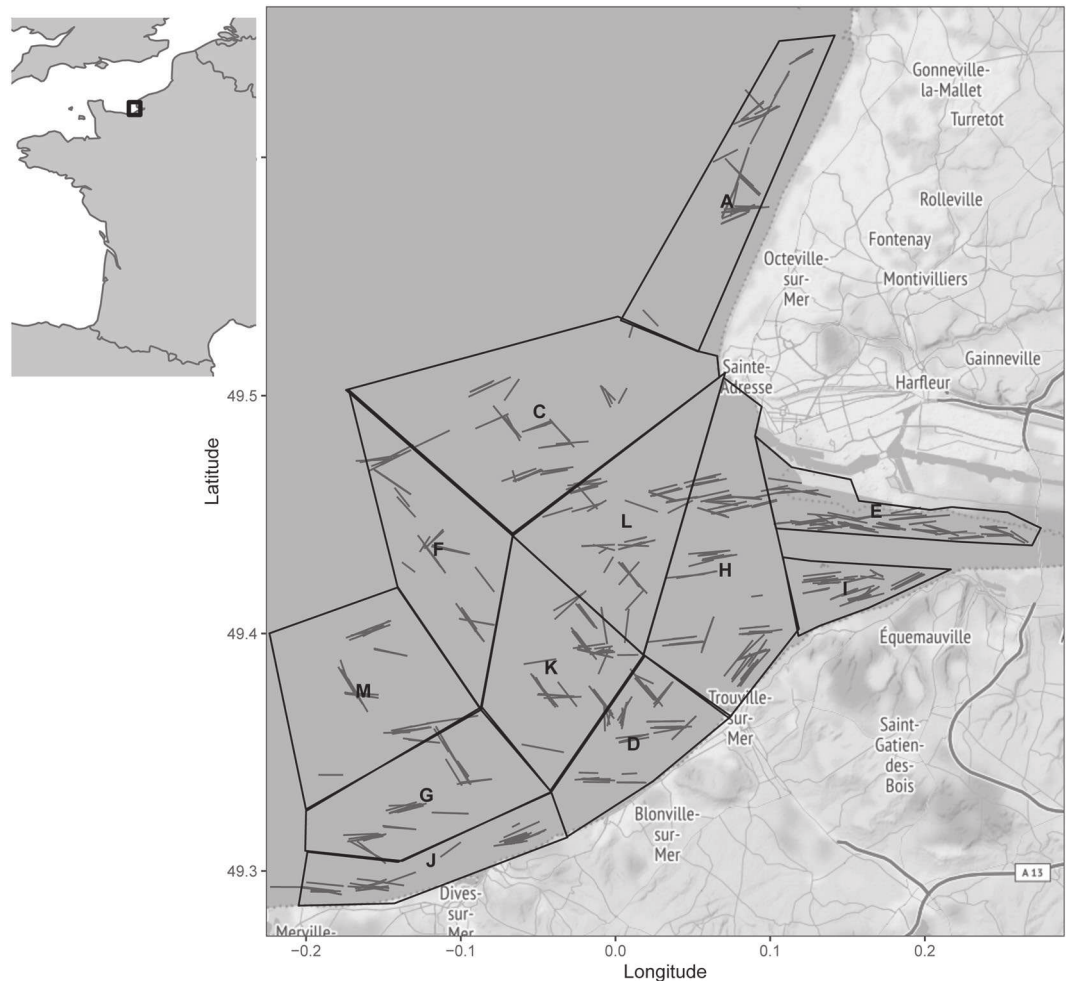


Fig. 1 Geographical extent and sectors of the NOURSEINE survey displaying the position of hauls performed across all years. Sectors are originally established from the distance to the estuary and the bathymetry.

juveniles. By definition, juvenile stages include all developmental stages before the first maturation, until the first reproduction. Enhanced growth depends on the quantity and quality of food resources⁸. Estuaries often qualify as nursery because their high productivity¹⁴ potentially drives high availability and diversity of trophic resources, which benefits juveniles' growth rate. To date, there is a debate on whether nurseries regularly reach their maximum hosting capacity based on available trophic resources. When overpassed, juveniles would display reduced fitness parameters such as growth and survival, which would in turn regulate their abundance in a retro-control loop^{15,16}. Once they reach sexual maturity, individuals tend to leave the nursery for more suitable ecosystems.

Human activities in estuaries affect the development of juvenile individuals and their survivability by impacting the nursery function^{17,18}. IFREMER (the French Institute for the Exploitation of the Sea) implemented scientific cruises on coastal nursery grounds off the French coast of the Channel in the early 1990's. The surveys aim at describing the juvenile fish population and giving an insight into ecosystems functioning in these areas¹⁹. The NOURSEINE survey²⁰ came to existence in this context, with a first occurrence in 1995. The dataset collected from 1995 to 2019 is described in this paper. It consists primarily of density values for several taxa collected in the Seine estuary using a beam trawl for sampling. The dataset allows the exploration of changes at a community or population level in time and space. It can help understanding how the nursery function may change through time and how it is impacted by human disturbances. Scientific exploitation of earlier versions of the dataset already identified such impacts at the community level²¹ and for the sole population²².

Methods

Data collection takes place in the Seine estuary sector extending from Ouistreham (Coordinates in projection world geodesic system 1984 or WGS84, 49°17'N 0°16'W) to Antifer (49°40'20"N 0°11'21"E) and from the Pont de Normandie (49°26'09"N 0°16'28"E) to roughly 20 meter-depth offshore to the west (Fig. 1). This 20 meter-depth limit delimitates the area considered as part of the nursery grounds²³. The survey follows a fixed stratified sampling design. The stratification is based on bathymetry and distance to the mouth estuary. In total, 47 hauls are distributed across 12 sectors. Haul positions are randomly drawn in each sector. Due to rocky outcrop and the presence of many shipwrecks in the area, hauls' locations are later assessed based on recommendations from professional fishers operating in the area and adjusted where needed. Morin and Schlaich²³ provided a standardized

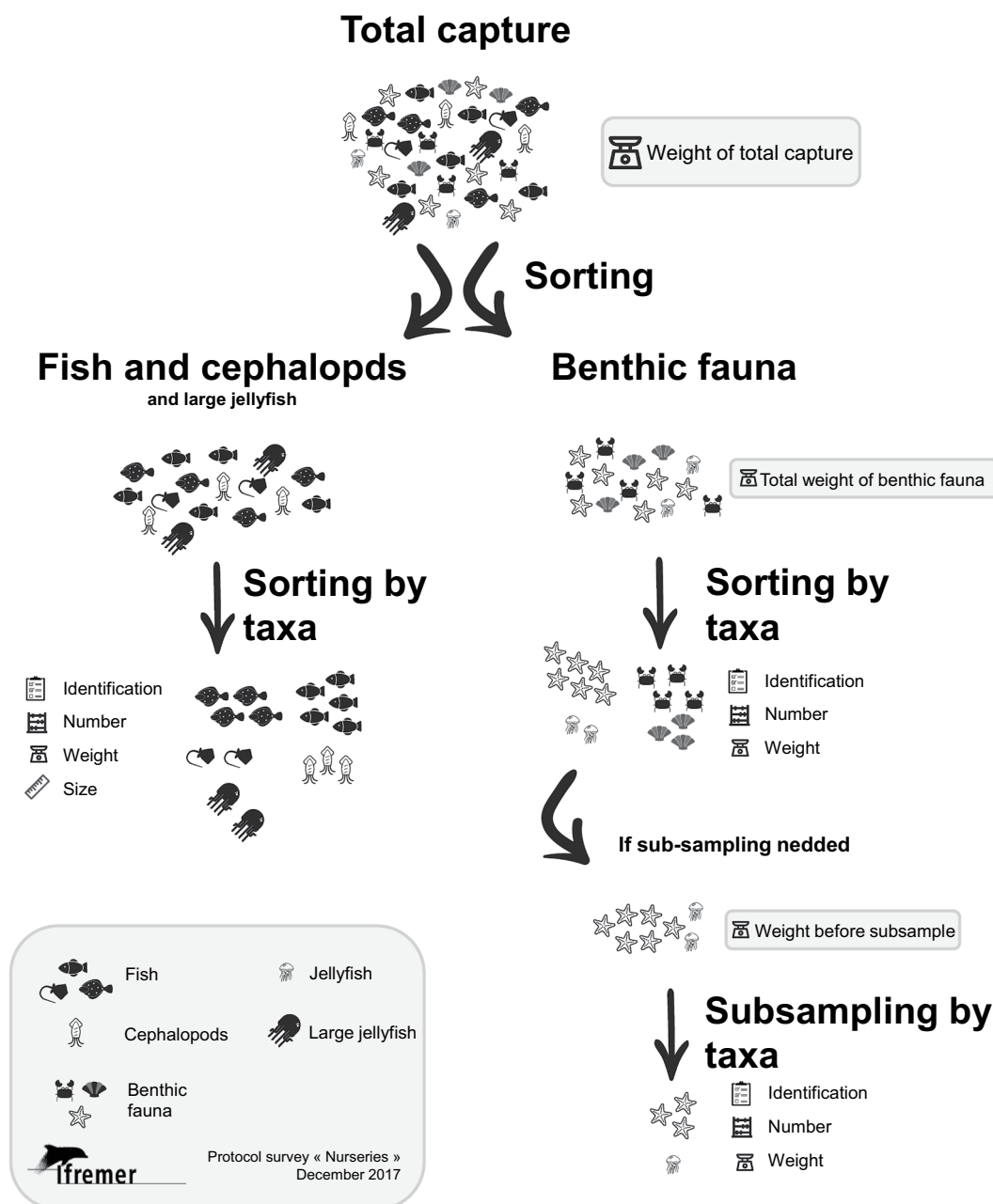


Fig. 2 Sketch of the capture sorting process used during the NOURSEINE surveys (adapted from¹⁹).

sampling protocol for nursery zones from 1995 to 2017. In 2018, the protocol was updated in order to obtain a standardized sampling protocol on a national scale and to comply with the French Marine Strategy Framework Directive (MSFD) survey plan¹⁹. Differences in the two protocols for this particular survey are highlighted where needed. Sampling occurred once a year from 1995 to 2002, then from 2008 to 2010 and from 2017 to 2019. The two first periods strictly follow the first protocol. Only the last years are susceptible to changes due to protocol updates.

Sampling is carried out with a 20 mm mesh size beam trawl of 2 or 3 m wide depending on the sectors, with a 0.50 m vertical opening. The beam trawl is equipped with ground chains. Each haul lasts 15 minutes and is done against the tide at speed between 2.5 to 2.8 knots. From 2018 onward, a length of 7 minutes for the 2 m beam trawl was applied, in line with the updated national protocol. Shooting and hauling coordinates, times and depths of each haul are systematically noted. Using two different fishing gear may cause differences in the catchability of individuals, leading to differences in population characteristics estimates. An intercalibration exercise was implemented and results are presented in Riou's work²⁴. Data on flounder and sole captures were used to draw the comparison. Briefly, they showed that there were no differences in the mean density nor in the size structure for these two species. Therefore, the density values are considered comparable no matter the gear used in this protocol.

Taxa name	Taxa clustered
<i>Acanthocardia</i> spp	<i>Acanthocardia echinata</i>
<i>Ammodytes</i> spp	<i>Ammodytes</i> sp. <i>Ammodytes tobianus</i>
<i>Ensis</i> spp	<i>Ensis magnus</i> <i>Ensis directus</i>
Gobiidae	<i>Gobius niger</i> Gobiidae
<i>Liocarcinus</i> spp	<i>Liocarcinus</i> sp. <i>Liocarcinus depurator</i> <i>Liocarcinus holsatus</i> <i>Liocarcinus marmoreus</i> <i>Liocarcinus vernalis</i>
<i>Mactra</i> spp	<i>Mactra</i> sp. <i>Mactra stultorum</i>
<i>Mya</i> spp	<i>Mya</i> sp. <i>Mya arenaria</i> <i>Mya arenaria</i> <i>Mya truncata</i>
Ophiuridae	<i>Ophiura</i> sp. <i>Ophiura albida</i> <i>Ophiura ophiura</i> Ophiuridae
<i>Spisula</i> spp	<i>Spisula solida</i> <i>Spisula subtruncata</i>
Inachinae	<i>Macropodia longirostris</i> <i>Macropodia linaresi</i> <i>Macropodia rostrata</i> <i>Macropodia</i> sp. <i>Inachus</i> sp. <i>Inachus dorsettensis</i>
Paguroidea	<i>Pagurus bernhardus</i> <i>Diogenes</i> sp. Paguroidea <i>Pagurus prideaux</i> <i>Pagurus cuanensis</i> <i>Anapagurus hyndmanni</i>
<i>Euspira</i> spp	<i>Euspira nitida</i> <i>Euspira catena</i>
Cottidae	<i>Taurulus</i>
<i>Chlamys</i> spp	<i>Aequipecten opercularis</i> <i>Mimachlamys varia</i>
<i>Doris</i> spp	<i>Doris pseudoargus</i>

Table 1. Outcome of the clustering process applied to homogenize the dataset. The left column contains the taxa names as they are found in the dataset and the right column the scientific names clustered.

The period of reference for sampling is at the end of summer or beginning of autumn. Sampling dates scope from August 25 to September 30 over the time series. The juvenile stages here regroup individuals of age 1 and age 0. The latter corresponds to individuals who settled in the estuary on the year of the survey. Fish from age 0 group had their first period of growth over the summer. Sampling in late summer or early autumn ensures good catchability by the 20 mm mesh size beam trawl providing an accurate image of the fish distribution and abundance. Each survey day, 12 to 15 trawl stations are performed. In total, 40 to 47 stations are sampled each year. In 1996, 63 stations were surveyed as replicates were done. Hauls of a given station locate themselves relatively close to each other throughout the surveys.

After each haul, the content of the trawl is emptied on deck, and a total or partial sorting is carried out depending on the volume and homogeneity of the capture. All taxa, both fish and benthos, are sorted, identified, counted and weighted. Fishes of commercial value and all others flatfish are measured. Otoliths are collected on the main commercial fish species (sole, plaice, flounder, dab, pouting, large whiting and European bass) for later age group determination in the laboratory. In 1999, the sampling was incomplete and only commercial fish and

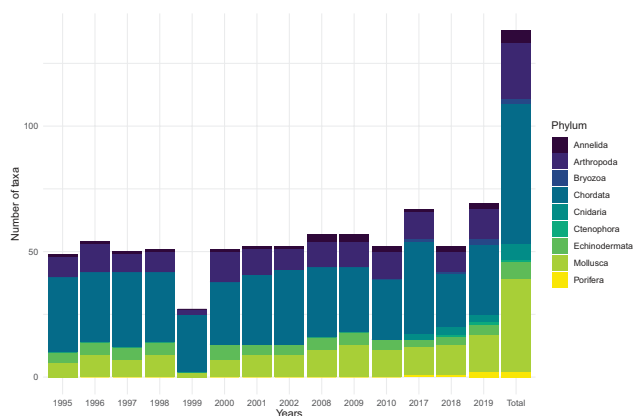


Fig. 3 Evolution of the number of taxa (per phylum) identified during each of the 14 years of NOURSEINE surveys (between 1995 and 2019). The total gives the number of taxa identified across all years.

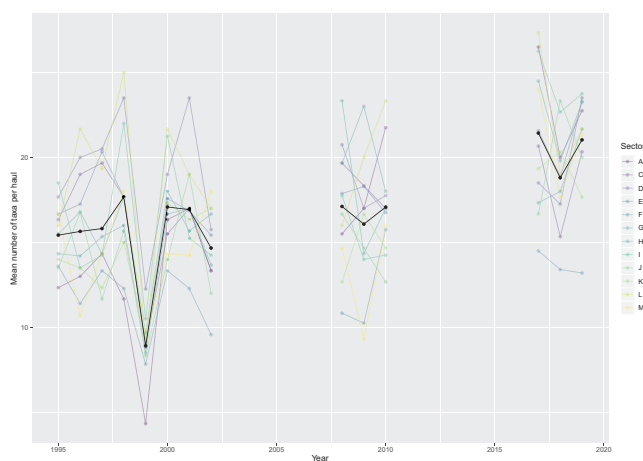


Fig. 4 Evolution of the mean number of taxa identified in a single haul during the 14 years of surveys (between 1995 and 2019) per sector. The black line represents the evolution of the mean number of taxa calculated for all hauls across the years.

invertebrates (King scallop and lobster) were sampled. The year was kept in the dataset to ensure continuity for these taxa.

Sorting the capture can be separated into three different steps (Fig. 2):

1. Total capture weighting: when the hauls are emptied on the deck, the whole capture is distributed in several baskets/box in order to weight it.
2. Fish and large taxa sorting: All fish and large taxa of invertebrates easily identified (edible crab, common spider crab, large cephalopods) are sorted, identified, numbered, measured (for fish) and weighted (total weight per taxa). Depending on the size of the capture, subsampling might be necessary. Operations are performed on the subsample in such a case. If visual identification is too difficult (for instance due to a large mud proportion), the capture is washed using a 5 mm sieve. The weight ratio between the total capture and the subsample form a “division” variable that allows the calculation of density. Another subsampling may be needed if a taxon has a high abundance. In that case, for practical reasons, only a subsample of the individuals are numbered, measured and weighted.
3. Benthic fauna sorting: What is left from the second step is weighted before the sorting operation. All taxa constituting benthic fauna are sorted, identified, numbered and weighted (total weight per taxa). Some taxa may be measured (whelk, scallop). As for step 2, a subsample might be necessary before sorting according to the quantity of benthic fauna.

All observations are manually recorded on fieldwork paper books before being checked and registered in the NOURSEINE database.

The NOURSEINE database consists of all information on fish and benthic taxa collected in a given haul, together with haul and survey information. Throughout the survey period, some changes on the level of identification are observed: while all fish taxa were normally considered and processed, sampling was reduced to

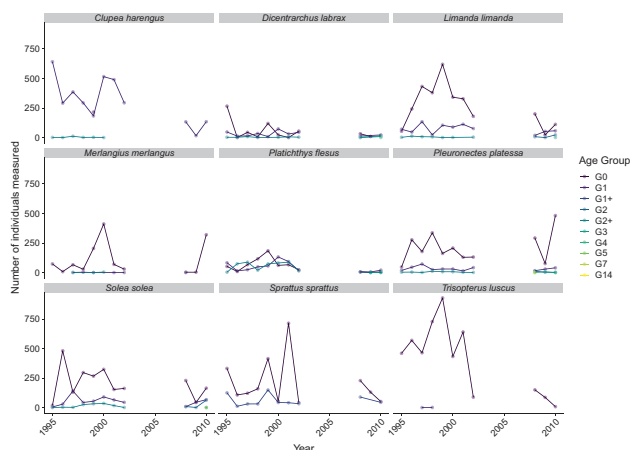


Fig. 5 Number of individuals measured per age group for the nine species whose age is determined on more than ten cruises during the period 1995–2010.

commercial taxa solely during the 1999 survey. Changes in human operators may lead to mis-identifications and irregular records of a same taxa through the dataset. To provide a readily exploitable dataset, taxa clustering was applied to keep a homogenous record in the time series. Changes were mostly applied to benthic taxa (Table 1). In hauls where several taxa were clustered, abundance and weight were summed to calculate taxa density accordingly. Out of the 161 taxa initially recorded in the database, 138 remained after clustering.

As only raw abundance is available first-hand, taxa densities are calculated based on trawled surface but also takes into account if the haul has been partially sorted or not. The formula to calculate the density of individuals per surface unit is:

$$\text{Density} = \frac{(\text{Raw abundance} * \text{Division} * \text{Coefficient})}{\text{Trawled surface}}$$

where *Division* is a factor used to elevate the abundance if the whole haul was not sorted. The same formula with abundance replaced by the capture's weight gives the captured weight per surface unit.

The database is reworked and corrected in an R script before being provided here. The coordinates of each haul are given at the beginning and the end of the fishing operation in degrees, minutes and seconds. They are converted in decimal degrees. It is in this R script that the taxa density is calculated, along with the mean weight of the capture, and that taxa clustering happens.

Efforts have been made to detect and correct any typos that potentially slipped through the first correction when data are entered in the database.

Data Records

The data represents the densities of the different taxa encountered at hauled stations across the 14-year period where the NOURSEINE survey took place. The table contains 22435 rows and 25 columns. Following the sampling protocol prescriptions, one row corresponds either to the density of a taxa when it is only counted, or to the density of individuals of the same size within a taxa when it is counted and measured. The associated haul information is reported for each row to ensure uniqueness of the record. The community observations are published on the data depository Zenodo (<https://doi.org/10.5281/zenodo.3824354>)²⁵.

Technical Validation

The taxa diversity is inspected to see the effect of different identification degrees across the survey. One hundred and thirty-eight taxa were recorded in this database (Fig. 3) mainly *Chordata*, where targeted taxa belong (i.e. flat teleostean fish). The taxa diversity is distributed mainly across three phyla: arthropods (16%), chordates (41%) and molluscs (27%). These proportions between phyla are quite stable across the period of surveys. However, there is an increase in the number of benthic fauna taxa recorded through time due to further effort put on their identification. For instance, the number of annelids taxa recorded during the surveys increased from 1.63 ± 0.80 (s.d.) from 1995 to 2002, to 3.8 ± 1.44 (s.d.) from 2008 to 2019. Likewise for the same periods of survey, the number of molluscs taxa increased from 15.56 ± 2.18 (s.d.) to 20.75 ± 2.52 (s.d.) respectively.

Looking at the number of taxa per haul, the distribution of all taxa is not even across the different sectors, and the richness variability is different (Fig. 4). The sectors located at the mouth of the estuary display the highest richness, whereas the sectors north and south of the navigation channel are the poorest. The majority of taxa identified and reported for the first time in the second half of the campaign (2008–2019) are benthic fauna taxa. Overall, the clustering appears to smooth the diversity enough to hide the differences in richness across the years (See figure in supplementary materials).

Age, inferred from otolith readings and extrapolated through length correlation of the sampled population, is available for nine species across the period, all being taxa of commercial interest (Fig. 5). Age can be used to investigate the early life stages of those species. It indicates that the gear employed to catch fish is indeed adapted

for the survey of juveniles in this nursery. Most of the individuals measured belong to the “G0” age group, which corresponds to fish that settled in the estuary on the year of the survey. For some taxa, later life stages are not recorded in the hauls because adults tend to leave this environment to go offshore. The data is heterogeneous and possesses two levels of detail according to the period considered. From 1995 to 2002, juveniles are identified and aged, but life stages after them are regrouped (Age group “G2+” or “G1+” for *Clupea harengus*). Since 2008, ages are determined for all individuals. The lack of adult individuals for some taxa makes this heterogeneity less inconvenient as the data themselves are scarce.

Code availability

All figures have been produced using R (3.5.1) and RStudio (version 1.1.463). This script can be accessed by contacting either Thibault Cariou (thibault.cariou@gmail.com) or Camille Vogel (camille.vogel@ifremer.fr).

Received: 5 March 2020; Accepted: 9 June 2020;

Published online: 13 July 2020

References

- Fortibuoni, T. *et al.* Fish and fishery historical data since the 19th century in the Adriatic Sea, Mediterranean. *Sci. Data* **4**, 170104 (2017).
- Engelhard, G. H. *et al.* ICES meets marine historical ecology: placing the history of fish and fisheries in current policy context. *ICES J. Mar. Sci.* **73**, 1386–1403 (2015).
- UNESCO. *Water for People, Water for Life*. World Water Development Report No 1. (United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, 2003).
- Minier, C. *et al.* A pollution-monitoring pilot study involving contaminant and biomarker measurements in the Seine Estuary, France, using zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Environ. Toxicol. Chem. Int. J.* **25**, 112–119 (2006).
- Rieucou, J.-N. Mutations halieutiques en Haute-Normandie: de la pêche lointaine au large à une pêche côtière intensive. *Noroi* **121**, 127–140 (1984).
- Duval, P. *Etude des nurseries littorales de l'estuaire de la Seine*. Rapport Groupement Régional des Pêches et Cultures marines de Basse Normandie (1982).
- Duval, P. Impact du milieu sur les nourriceries de poissons plats de la Baie de Seine. *Actes de colloques Ifremer Brest* (1985).
- Vinagre, C., Salgado, J., Costa, M. J. & Cabral, H. N. Nursery fidelity, food web interactions and primary sources of nutrition of the juveniles of *Solea solea* and *S. senegalensis* in the Tagus estuary (Portugal): a stable isotope approach. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **76**, 255–264 (2008).
- Hobbs, J. A., Bennett, W. A. & Burton, J. E. Assessing nursery habitat quality for native smelts (Osmeridae) in the low-salinity zone of the San Francisco estuary. *J. Fish Biol.* **69**, 907–922 (2006).
- Beukema, J. J. Dynamics of juvenile shrimp Crangon crangon in a tidal-flat nursery of the Wadden Sea after mild and cold winters. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Oldendorf* **83**, 157–165 (1992).
- Etherington, L. L. & Eggleston, D. B. Large-scale blue crab recruitment: linking postlarval transport, post-settlement planktonic dispersal, and multiple nursery habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **204**, 179–198 (2000).
- Beck, M. W. *et al.* The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates: a better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *Bioscience* **51**, 633–641 (2001).
- Gibson, R. N., Robb, L., Wennhage, H. & Burrows, M. T. Ontogenetic changes in depth distribution of juvenile flatfishes in relation to predation risk and temperature on a shallow-water nursery ground. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **229**, 233–244 (2002).
- Correll, D. L. Estuarine productivity. *BioScience* **28**, 646–650 (1978).
- Le Pape, O. & Bonhommeau, S. The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. *Fish Fish.* **16**, 373–398 (2015).
- Nash, R. D., Geffen, A. J., Burrows, M. T. & Gibson, R. N. Dynamics of shallow-water juvenile flatfish nursery grounds: application of the self-thinning rule. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **344**, 231–244 (2007).
- Amara, R., Méziane, T., Gilliers, C., Hermel, G. & Laffargue, P. Growth and condition indices in juvenile sole *Solea solea* measured to assess the quality of essential fish habitat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **351**, 201–208 (2007).
- Courrat, A. *et al.* Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **81**, 179–190 (2009).
- Delaunay, D. & Brind'Amour, A. *Manuel des protocoles de campagne halieutique. Campagnes Nourriceries* (2018).
- Vogel, C. & Morin, J. NOURSEINE, <https://doi.org/10.18142/244> (1995).
- Rochet, M.-J. *et al.* Combining indicator trends to assess ongoing changes in exploited fish communities: diagnostic of communities off the coasts of France. *ICES J. Mar. Sci.* **62**, 1647–1664 (2005).
- Rochette, S. *et al.* Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe). *J. Sea Res.* **64**, 34–44 (2010).
- Morin, J. & Schlaich, I. *Manuel des protocoles de campagne halieutique. Campagnes Nourriceries en Estuaire de Seine (NourSei). V 1.0.* (2004).
- Riou, P. *Etude des nourriceries cotieres et estuariennes de sole (solea solea) et de plie (pleuronectes platessa) en manche est. Importance écologique de l'estuaire de seine*. PhD thesis, Université de Caen (IFREMER, 1999).
- Cariou, T., Dubroca, L. & Vogel, C. Dataset of biodiversity of the Seine nursery over 20 years in a highly disturbed environment. *Zenodo* <https://doi.org/10.5281/zenodo.3824354> (2020).

Acknowledgements

This work took place during the NOURSEINE project (2017–2019), funded by the European Maritime and Fisheries Fund (EMFF). Data collection was carried out through different scientific programs, financed by the Région de Haute-Normandie prefecture (1995,1996,1997), the Autonomous Harbor of Le Havre (1995,1996,1997), LITEAU program (1999,2000), Seine-Aval program (2001,2002), GIP Seine-Aval (2008,2009,2010) and IFREMER (1995–2010). We thank all participants of the scientific cruises for their work in collecting the data, and namely Jocelyne Morin, who was the scientific chief of the survey from 1995 to 2010, Sophie Parrad from Ifremer who took charge of the technical organisation of the survey from 2017 to 2019, Catherine Paul, Lucile Aumont, Benoit Duval, Elodie Morvan and Xavier Tétard from the Comité Régional des Pêches de Normandie who assisted in collecting data during the NOURSEINE project (2017–2019).

Author contributions

L.D. and C.V. conceived the work. C.V., L.D. and T.C. collected data. All authors wrote and revised the paper.

Competing interests

The authors declare no competing interests.

Additional information

Supplementary information is available for this paper at <https://doi.org/10.1038/s41597-020-0572-x>.

Correspondence and requests for materials should be addressed to C.V.

Reprints and permissions information is available at www.nature.com/reprints.

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons license, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons license and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this license, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

The Creative Commons Public Domain Dedication waiver <http://creativecommons.org/publicdomain/zero/1.0/> applies to the metadata files associated with this article.

© The Author(s) 2020



Contents lists available at ScienceDirect

Estuarine, Coastal and Shelf Science

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

Comparison of the spatiotemporal distribution of three flatfish species in the Seine estuary nursery grounds

Thibault Cariou^{a,b,*}, Laurent Dubroca^a, Camille Vogel^a, Nicolas Bez^b

^a IFREMER, Ctr Manche Mer-du-Nord, Laboratoire de Ressources Halieutiques, F-14520 Port en Bessin, France

^b MARBEC, IRD, Univ Montpellier, CNRS, Ifremer, 34200 Sète, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Seine nursery
Flatfish
Geostatistics
Spatial distribution

ABSTRACT

Nurseries are crucial habitats that play an important role for many marine fish species; which rely on them to complete their life cycle. Juvenile stages of dab (*Limanda limanda*), plaice (*Pleuronectes platessa*) and sole (*Solea solea*) present in the English Channel are common in the Seine estuary nursery grounds. To further explore the estuary's nursery function, we investigated the heterogeneity in spatial distribution patterns of these three flatfish at their juvenile stage, between 1996 and 2019. We used geostatistical indices and multivariate analyses to demonstrate species specific spatiotemporal dynamic. Sole favoured the most upstream part of the nursery, dab was found in the most marine areas, and plaice preferred the southern coast. We then performed clusters analysis based on spatial indices and spatial patterns extracted from a Minimum/Maximum Autocorrelation Factor (MAF). We showed that the average positions of the three flatfish species were stable across time. Each flatfish appeared to have its own spatial preference inside the nursery. No temporal variability in the spatial pattern nor trend was found that would correspond to the major stress imposed on the community by harbour development within the 2000–2005 period. We conclude that segregation of the juveniles of the three species within the nursery may reflect different ecological needs and underlying mechanisms to minimise interspecific competition.

1. Introduction

In addition to the natural variability of environmental conditions, coastal ecosystems undergo constant modifications and disturbances as human activities keep increasing (Cloern et al., 2016). A thorough understanding of the functioning of these ecosystems is needed to ensure the sustainable coexistence of human activities and of the valuable ecological services they provide (Costanza et al., 2014). Estuaries are particularly exposed to human pressure often leading to detrimental consequences on the ecosystem's functioning (Courrat et al., 2009). A function of estuaries is as nursery grounds for many fish species (Vinagre et al., 2008). They are characterised by larger biomasses of juvenile individuals in comparison to other habitats (Beck et al., 2001) and are key habitat for benthic invertebrates (Etherington and Eggleston, 2000) which provide abundant food resources to sustain juvenile fish growth (Seitz et al., 2005). Trophic resources combined with protection against predation from shallow depth (Gibson et al., 2002), large fluvial discharge increasing food availability and growth (Le Pape et al., 2003), and high productivity strengthening recruitment (Correll, 1978) make

estuaries favourable.

Most flatfishes found along the French coasts are of commercial value (Hermant et al., 2010) or can be used as indicators of habitat quality (Amara et al., 2009). The Seine estuary, located in the eastern English Channel, is a nursery for at least ten species, including the three species of flatfish in this study (Duval, 1985). This area is also considered as one of the most polluted estuaries in France, recording one of the highest concentrations of PCBs in mussels for 2006, compared to other regions of the globe (Minier et al., 2006). It has been the site for several harbour developments during the 20th century, with the most recent – Port 2000, le Havre – ending in 2005 (Dauvin et al., 2010). These developments led to the loss of nursery function effectiveness (Le Pape et al., 2007), which for sole (*Solea solea*) was evaluated to a 42% decrease of its capacity (Rochette et al., 2010).

Understanding the impact of human development on the estuary nursery function for flatfishes has generated abundant literature (Riou et al., 2001; Amara et al., 2007; Rochette et al., 2010; Archambault et al., 2018). Most of the cited literature did not address spatial heterogeneity although fine-scale differences in trophic functioning have

* Corresponding author. IFREMER, Ctr Manche Mer-du-Nord, Laboratoire de Ressources Halieutiques, F-14520 Port en Bessin, France.
E-mail address: thibault.cariou@gmail.com (T. Cariou).

<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107471>

Received 11 December 2020; Received in revised form 26 May 2021; Accepted 9 June 2021

Available online 13 June 2021

0272-7714/© 2021 The Authors. Published by Elsevier Ltd. This is an open access article under the CC BY license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

been described (Tecchio et al., 2015). By modelling food webs in six spatial compartments, they found functional distinctions in the different habitats and pointed out that the estuary was spatially more complex than previously thought. Moreover, it is demonstrated in another temperate estuary that competition for specific food resources is one of the main drivers of juveniles' distribution (Tableau et al., 2016). These findings motivate further work on small scale nursery usage and potential biotic interactions between different flatfish species (Amara et al., 2001; Rooper et al., 2006).

Previously, general additive models (GAMs) were applied to build habitat suitability models of flatfish in the Baltic sea (Florin et al., 2009) and for sole in the Seine estuary (Rochette et al., 2010). However, geostatistical methods are increasingly being considered in spatial ecology as a tool to improve the management of marine resources (Ciannelli et al., 2008) and account explicitly for autocorrelation between observations. Spatial eigenfunctions were applied to analyse spatiotemporal processes. These spatial eigenfunctions proposed by Griffith and Peres-Neto (2006) include methods that use eigenvectors of spatial matrices. A geostatistical version of spatial eigenfunctions is the Minimum/Maximum Autocorrelation Factors (MAFs) and was developed by Switzer and Green (1984). It was previously applied to fisheries to analyse spatiotemporal data on sardine eggs in the Bay of Biscay (Petitgas et al., 2020). Although geostatistics address spatial autocorrelation in the data, they may not explain species-environment

relationships (Ciannelli et al., 2008). Observed spatial patterns are the manifestations of underlying ecological relationships. This property of ecological spatial patterns allows us to focus on the spatial processes alone, leaving aside the environmental parameters.

The present study focused on the quantification of the spatial processes at work in the Seine nursery for juveniles of three flatfish species, dab (*Limanda limanda*), plaice (*Pleuronectes platessa*) and sole, over thirteen non-consecutive years. Using MAFs and geostatistical indices, we studied these species distributions in the nursery and if they changed following harbour development. Restoring the quality of the nursery would require a better comprehension of the ecosystem and the different pressures that weigh on it. We discussed our results on the key characteristics of both spatial patterns and temporal variability of juveniles' distributions in the Seine estuary in relation to biological traits of the species and to ecological processes.

2. Material and methods

2.1. Data collection

The analyses focused on the NOURSEINE scientific surveys dataset (Cariou et al., 2020a). The surveys aimed at describing the juvenile fish populations and exploring the Seine estuary's ecosystem functioning. They took place over 13 non-continuous years (1995–2002, 2008–2010

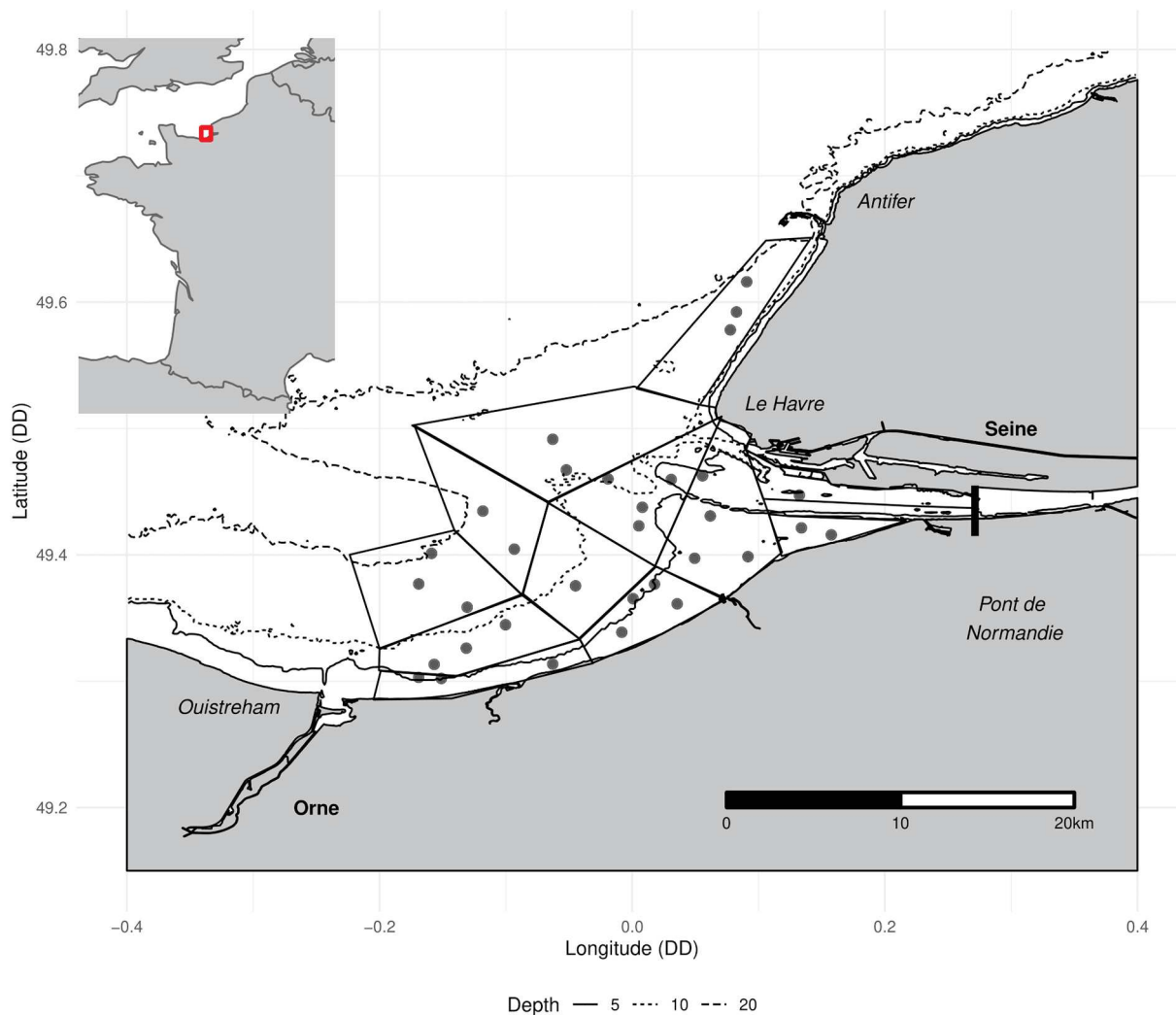


Fig. 1. Study area of the NOURSEINE survey displaying the mean position of hauls that have been performed each year. Sectors were originally established with the distance to the estuary and the bathymetry. Rivers are in bold font, cities and locations named in the article are shown. Coordinates are in decimal degree (DD).

and 2017–2019). The sampling area extended from Ouistreham (WGS84 49°17'N, 0°16'W) to Antifer (49°40'20"N, 0°11'21"E) and from the Pont de Normandie (49°26'09"N, 0°16'28"E) to roughly a 20 m-depth offshore to the west (Fig. 1). This 20 m-depth limit defines the area considered as the nursery grounds. The sampling protocol is described in Cariou et al. (2020b) and the data supporting this study are freely available on the Zenodo repository 10.18142/244 (Cariou et al., 2020a).

Dab, plaice and sole were selected for this study due to their economic importance and the availability of data to ensure robust analyses. Only records of the G0 (young-of-the-year) age group were kept, corresponding to dab of 10 cm or less, plaice of 17 cm or less and sole of 14 cm or less. These limits were defined using the size distribution of G0 juveniles, with further age determination obtained from otolith readings on a sub-sample of each species. We assumed that the G0's movement is limited. This ensures that the patterns examined reflect their distribution of the nursery.

Sample locations that were close together among years were averaged to get a spatially consistent time series of observations (Table A1). This eventually led to 32 points that were sampled systematically over the study periods (Fig. 1). The 1995 survey was removed as its sampling area was reduced and would only have 21 sampling sites.

2.2. Geostatistical indices

Summary spatial statistics were used to describe the temporal changes in spatial distributions. Four commonly used indices were applied in this study: the centre of gravity, the inertia, the global index of collocation and the local index of collocation (Bez and Rivoirard, 2001; Woillez, 2007).

The centre of gravity (CG) is the mean position of a population and the inertia describes the spreading of the population around it. These statistics were estimated by discrete summations over sampling locations with areas of influences used as a weighting factor. The area of influence of each sample was defined by all the pixels that were closer to them than to other samples. For the sample i , let s_i be the area of influence, x_i its geographical coordinates and z_i its fish density. The centre of gravity and the inertia were estimated by:

$$CG = \frac{\sum_i x_i s_i z_i}{\sum_i s_i z_i} \quad (1)$$

$$I = \frac{\sum_i (x_i - CG)^2 s_i z_i}{\sum_i s_i z_i} \quad (2)$$

The inertia was then decomposed into two principal axes orthogonal to each other, one for the maximum inertia (I_{max}) and the other for the minimum (I_{min}). It was graphically represented by an ellipse centred on the centre of gravity with axes equal to the principal axes of inertia. The isotropy index ranged between 0 (anisotropy) and 1 (isotropy) and was calculated by:

$$Isotropy = \sqrt{\frac{I_{min}}{I_{max}}} \quad (3)$$

For each species, the global (GIC) and the local (LIC) index of collocation (Bez and Rivoirard, 2001) measured the similarities in the spatial distributions between pairs of years. The GIC measures how two distributions were spatially close to each other by considering the distance between their CG relatively to their associated inertia:

$$GIC = 1 - \frac{\Delta CG^2}{\Delta CG^2 + I_1 + I_2} \quad (4)$$

When the GIC equalled 0, populations are both concentrated in a single point ($I_1 = I_2 = 0$) at different locations ($\Delta CG^2 > 0$). When CG were located at the same location, the GIC equalled 1. Between those two extremes, the GIC measured the overlap between ellipses, summarising the two distributions. However, a GIC closer to 1 did not mean that the

distributions were the same. Instead, it meant that the mean positions were very close despite their inertia. Therefore, GIC quantified global changes of spatial distributions between two selected years for a given species.

The LIC complements the GIC with station-by-station pairwise comparisons. Denoting z_{1i} and z_{2i} the fish densities observed at sample i in two different years respectively, it was estimated as:

$$LIC = \frac{\sum_i s_i z_{1i} z_{2i}}{\sqrt{\sum_i s_i z_{1i}^2} \sqrt{\sum_i s_i z_{2i}^2}} \quad (5)$$

A LIC equal to 0 indicated that the two populations never occur at the same sampling locations, while a LIC equal to 1 meant that the rank of the densities in both years are similarly distributed. In between these limits, the LIC was used to evaluate the similarity of the densities (observed at the same station) for a given species between two different years (not necessarily consecutive ones).

Calculation of GIC/LIC indices for all pairs of surveys generated square similarity matrices, opening the possibility to analyse them as networks of years. For each species, the choice was made to consider multiplex networks (Mucha et al., 2010) based on their GIC and LIC values. Whereas simple network links nodes according to their relation from a given variable, a multiplex network is a multivariate version, accounting for the relation given by more than one variable. Both GIC and LIC indices were then combined to cluster years. Years (nodes) were clustered using the Louvain algorithm (Blondel et al., 2008) that searches for the partition that maximises the modularity of the partitioned graph. The modularity (Newman and Girvan, 2004) is based on the difference between the fraction of connections that effectively connect groups and the fraction expected under random connexions between groups. To emphasise the information in the networks, only the 50% most values edges are displayed on each layer of the multiplex network, values being given by the GIC and LIC indices.

2.3. Spatio-temporal decompositions (Minimum/Maximum Autocorrelation Factor - MAF)

Principal component analyses (PCA) generally produce uncorrelated variables (also called factors) by the linear combination of the input variables and then select a reduced number of factors that explain as much as possible of the initial variability. In spatial statistics, MAFs (Switzer and Green, 1984) proceed similarly but work on spatial distributions rather than variables. A MAF procedure aims thus to explain a time series of spatial distributions by a small number of uncorrelated spatial distributions (also called factors produced by linear combinations of the input spatial distributions). Each one of the uncorrelated factors is a linear combination of the input spatial distributions. As in PCA, there are as many factors as input spatial distributions, with decreasing contribution to the overall spatial pattern. For a given species, this led to the following framework:

$$z_{i,t} = m_t + \sum_{k=1}^{13} c_{k,t} \chi_{k,i}, \quad \forall t = 1, \dots, 13, \quad \forall i = 1, \dots, 32 \quad (6)$$

$z_{i,t}$ denotes the fish density at sample i and year t , for $i = 1, \dots, 32$ and $t = 1, \dots, 13$. $\chi_{k,i}$, $k = 1, \dots, 13$ are the factors of the MAF decomposition, i.e. spatial distributions that are mutually uncorrelated (at least at short distance). m_t represents the mean density of t^{th} survey and $c_{k,t}$ represents the score of the k^{th} MAF in the t^{th} survey. Each MAF being a spatial factor, it is possible to build the variogram associated with the structure. The second step of the MAF decomposition allowed selecting only the most important factors to remove those associated with pure noise. Structures of the variograms were investigated only to keep those displaying the most explicit spatial structure. This led to the selection of the first three MAFs for each species (see 'result' section) so that the MAF decomposition was finally defined as:

$$z_{i,t} = m_t + \sum_{k=1}^3 c_{k,t} \chi_{k,i} + \varepsilon_{i,t}, \forall t = 1, \dots, 13, \forall i = 1, \dots, 32 \quad (7)$$

where $\varepsilon_{i,t}$ represents an uncorrelated random variable with 0 mean (pure noise).

The inference of such a model was described in details in the literature (Switzer and Green, 1984; Desbarats and Dimitrakopoulos, 2000; Woillez et al., 2009; Petitgas et al., 2020).

Each survey could then be positioned in 3-dimensional space; with “coordinates” equal to their scores in the MAF decomposition. Yearly distributions’ scores on the selected MAFs were used to cluster surveys with similar spatial patterns. Clustering was based on Ward’s algorithm. Simple Structure Index (SSI) was used afterwards to optimise clusters definition with regards to their intra and inter-cluster variances.

All analyses were performed using the R software, version 3.5.3 (R Core Team, 2020). Geostatistical analysis were made in RGeostats version 12.0.1 (MINES ParisTech/ARMINES, 2020); figures were made with ggplot2 version 3.3.0 (Wickham, 2016); graphs were built with ggraph version 2.0.2 (Pedersen, 2020a), igrph version 1.2.5 (Csardi and Nepusz, 2006) and tidygraph version 1.2.0 (Pedersen, 2020b); clustering used the gg dendro package version 0.1.22 (Vries and Ripley, 2020) and the SSI index was extracted from vegan version 2.5–6 (Oksanen et al., 2019). Clustering with hclust used the “ward.D2” method to use the ward criterion (Murtagh and Legendre, 2014). All codes are available on a GitHub repository (https://github.com/ThibautCariou/CG_MAF_FlatfishSeine).

3. Results

3.1. Mean statistics and distribution

The G0 juveniles of each species within the flatfish assemblage had different distributions patterns and abundance (Table 1). Dab and plaice were found across more than half of the total hauls. While occurring in a little more than a third of the hauls (35%), sole had the highest mean density. Map of mean distributions (Fig. 2) showed species-specific patterns. Dab was found at least once in every station, while plaice and sole were absent in some areas during the entire sampling period.

3.2. Spatial variation

Over the last 25 years, the mean position of the G0 juveniles changed for each species while remaining distinct between species (Fig. 3). The centres of gravity for dab distributions spread in the north-western part of the estuary relative to plaice and sole, except for the 1996 centre of gravity, which was located in the southernmost part of the estuary. The centres of gravity of plaice spread along the southern coast. However, two groups of ellipsis were identified at a closer look at their distribution. One coincided with the centres of gravity of sole while the other was closer to the Orne estuary (Years of each CG noted in figure A4). Sole was mostly concentrated at the mouth of the Seine estuary and had the smallest inertia on average across species. In most cases, the dispersion of individuals around the centres of gravity is not isotropic, as shown by the low isotropy index.

Table 1

Mean frequency of occurrence and density of three flatfish populations surveyed in the Seine estuary during the 13 years of sampling. C.V is the coefficient of variation.

Species	Occurrence in all hauls (%)	Density (individuals per hectare) when excluding absence	
		Mean (ind/ha)	C.V. (%)
Dab	56.2	36.7	158
Plaice	53.6	25.1	160
Sole	35.4	43.6	176

All species displayed an average isotropy index of around 0.4, indicating anisotropy. The inertia ellipsis showed that the direction of this anisotropy was species specific, and similar across years for a given species. The coastline affected the inertia along the southern coast (mainly for plaice). The main axis of inertia for dab was aligned with the isobaths in most cases. No temporal pattern emerged from the inertia or isotropy results. However, the inertia seemed to increase when the isotropy index decreased for plaice (Pearson’s r : $t = -4.78$, $df = 11$, p -value = 0.00057, $cor = -0.82$. Normality checked with Shapiro-Wilk normality test). The inertia of plaice and dab were similar, while those of sole were significantly smaller as reflected by the small ellipsis, showing a smaller spread of the distribution around the centres of gravity (Fig. 3). The mean GIC for the three species were large (above 0.8, Fig. 4 and A.1), indicating reasonable temporal stability of the mean location for these species in the Seine estuary, relative to their spreads. For the three species, GIC values were higher than the LIC index. Hence, each flatfish population was on average observed at the same places in the Seine estuary. However, the distribution of individuals is mostly different in time. Sole had the highest contrast between high GIC and low LIC values. Although the centres of gravity were very close to one another (except for 2019), the densities distribution between the years was very different, with varying hotspots’ locations through time.

The Louvain clustering detected two main clusters for each species. Dab and sole have highly connected GIC nodes, and clusters were more distinct on the LIC layer of their respective networks. Conversely, the two clusters were easily identifiable on the plaice GIC layer. No temporal similarity was found between the three clustering results in each network. The distributions of dab in 1996, 2001, 2009 and 2017 had low values of LIC, and 1996 and 2001 also having low GIC values. The lack of edge connecting these years to the others indicated that they displayed a distinct distribution. The LIC layer showed that sole exhibited a few different yet repeating patterns despite the overall LIC values being low. Four pairs of years had very high LIC values (above 0.8) showing high spatial correlations in the densities these years. However, the global signal of the LIC layer shows that the densities distributions were quite variable, with only 1997 being well connected. It is notable as well that 2019 is isolated in the GIC network.

The two clusters on the plaice network were distinguishable on both the GIC and the LIC layers. They represent the two patches of centres of gravity described in Fig. 3 and A.4. The 1996/1999/2000/2002/2017 cluster matches the centres of gravity closer to the Orne estuary, while the other contains the centres of gravity near the mouth of the Seine river.

3.3. Spatial structures

Based on the eigenvalues and the shape of each MAF variogram, only the first three MAFs were considered (Fig. 5). The variograms indicated clear structure until the third MAF, where they started to present a large nugget component. After the third MAF, the orthogonality at short distances was also not verified anymore. These three MAFs displayed spatial patterns at the estuary scale, as shown by the MAF scores shown on the map in figure A2.

The SSI index discerned 5 clusters for each species (Fig. 6). The clusters of each species did not display clear temporal continuity. Dab’s clusters displayed three singletons (1996/1997/2001) whereas most sole’s clusters had group membership of two or three years. As seen in the GIC/LIC clustering, the temporal dynamics for each flatfish was different. However, for dab and plaice, the most recent years tended to be grouped together (2017/2018 for dab and 2018/2019 for plaice).

4. Discussion

4.1. Methods

In this study, spatial indices and multivariate analyses were used to

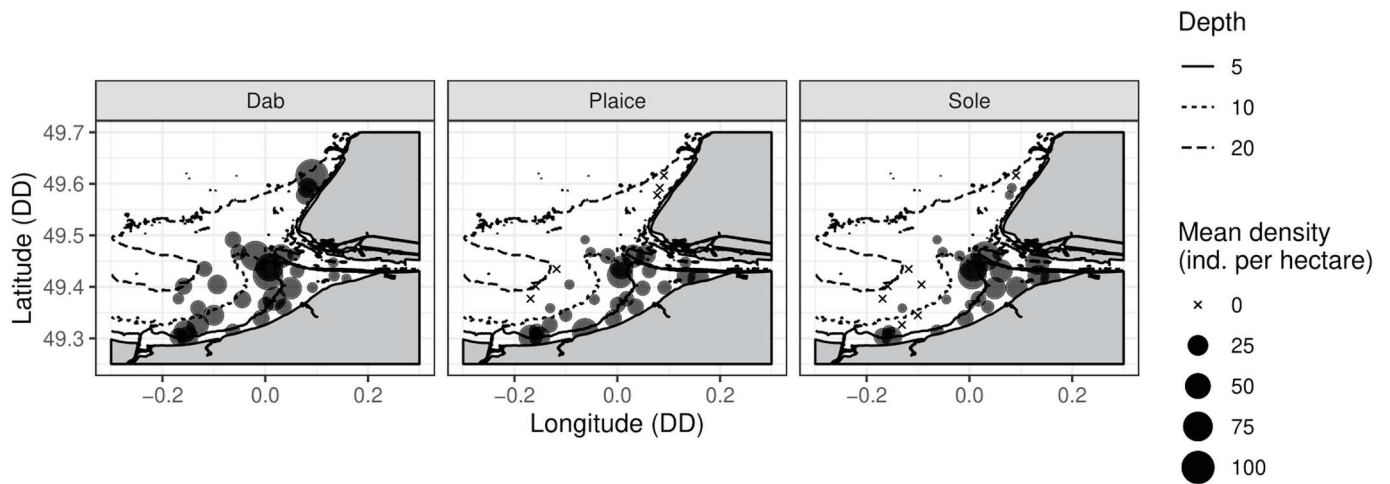


Fig. 2. Mean density of dab, plaice and soles across all surveys and hauls, between 1995 and 2017. Density is expressed in individuals per hectares. Coordinates are in decimal degree (DD).

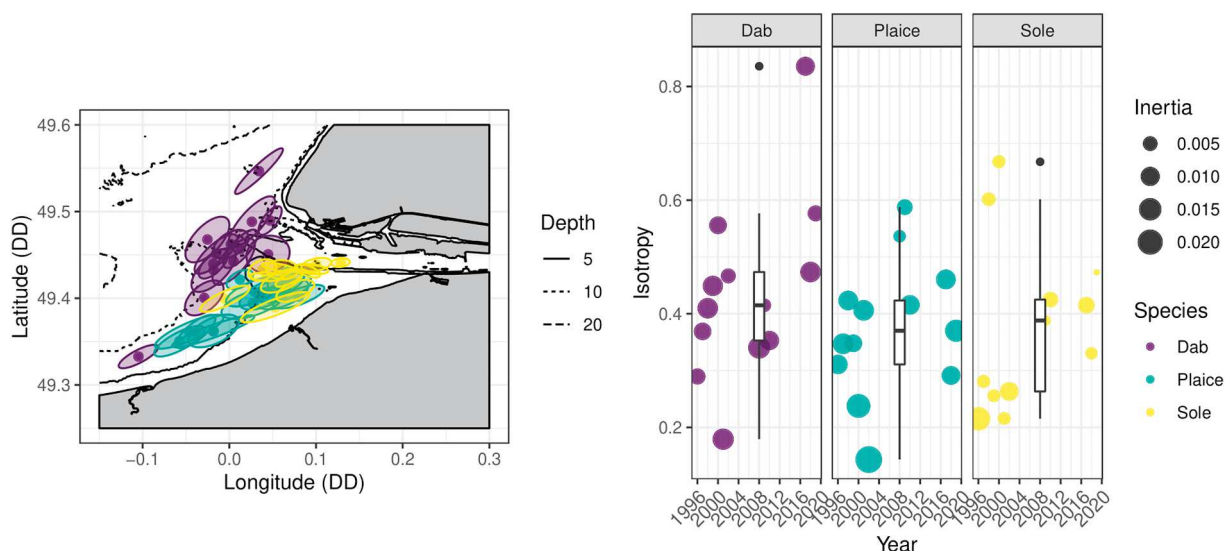


Fig. 3. (Left) Position of the centres of gravity across years for dab (violet), plaice (turquoise) and sole (yellow). The ellipsis represent inertia associated with the centre of gravity. (Right) Boxplot and annual isotropy index for the three species of flatfishes. The size of the symbol for the annual isotropy is proportional to the inertia. Coordinates are in decimal degree (DD). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the Web version of this article.)

describe quantitative spatial patterns and to evaluate their temporal variation. Both methods were well suited to deal with the temporal discontinuity existing in the dataset. The spatial indices provided information on how a population was distributed or how the distributions of the two populations looked alike. A missing year would only result in not having the information on the distribution and not introduce any bias. MAFs were a k-table analysis, a table being the densities of the three flatfishes for one survey. These tables could be switched in the analysis without changing the results as the PCAs were not affected by the relative order of the values. Therefore, thirteen years of surveys provided a non-continuous yet informative dataset on G0 juvenile flatfish distributions in the Seine estuary. However, the temporal discontinuity may have altered our ability to detect any dynamic trend in spatial patterns.

Here, the combination of spatial methods and the comparison of their results allowed us to better read the spatial patterns existing in the estuary. On one hand, the considered spatial indices acted as indicators, numerically summarising distributions. On the other hand, MAFs were closer to a model of the actual distribution, removing noise in the spatial

patterns (Petitgas et al., 2020). Temporal variations in flatfishes' distribution in the Seine estuary existed but may be too faint to be rendered correctly by spatial indices. CG, inertia and indices of collocation were global statistics, which smoothed the temporal aspect of the distribution. In this study, they tracked major changes but were less able to render short term variations. Only the LIC layer of the multiplex network gave an insight into annual variability, based on the Louvain clustering algorithm. This algorithm was selected because of its widespread use and appropriate properties (Traag et al., 2019), which were considered sufficient for the objective of this study: interspecific comparison of spatiotemporal distribution. Strictly speaking, LIC is not a spatial statistic as it is unchanged by a geographical permutation of the observation. Clusters of years based on the GIC/LIC, and the clusters extracted from the spatial analysis based on the MAF decompositions were not similar. For instance, the year 1996 for dab would instinctively be isolated from the clusters detected when based on the LIC, but this was not the case with the Louvain clustering. It was considered that MAFs were better suited to track temporal changes in spatial distributions: spatial indices summarised the spatiotemporal variations in a single value,

Dab

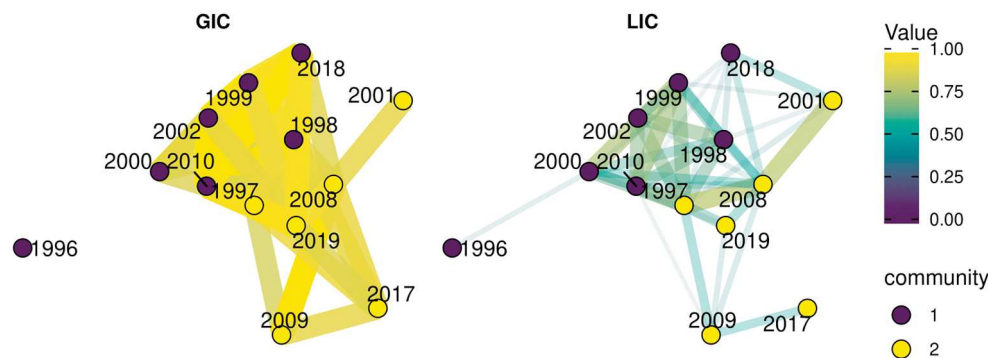
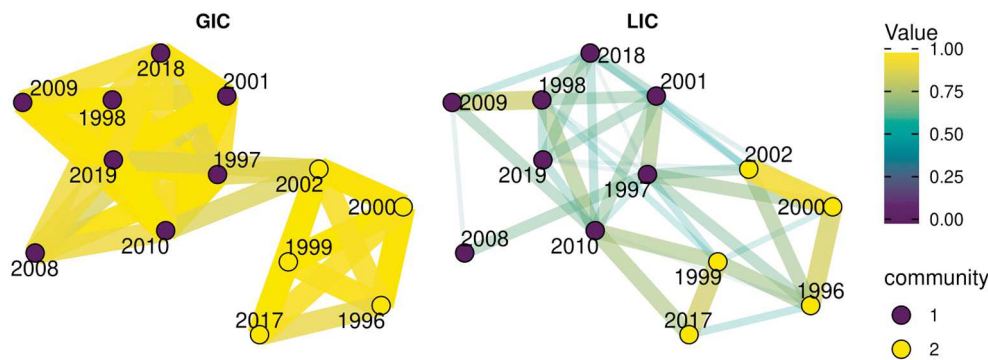
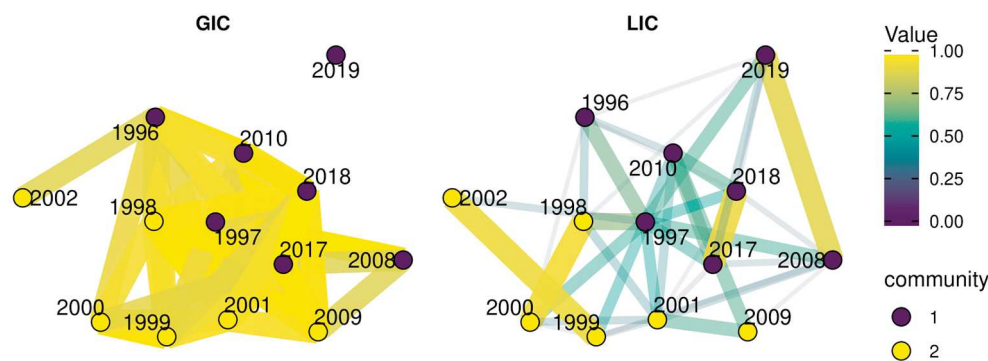


Fig. 4. Global index of collocation (GIC) and Local Index of collocation (LIC) calculated for any pair of years for the three flatfish species. A community is a synonym for a cluster. Node clusters are obtained through the Louvain algorithm, optimising the modularity of the multilevel network. The edges' thickness of the network is proportional to the value of the GIC or LIC index. On each layer, only the edges whose weight are greater than the median of all values are shown (50% of edges are removed from each layer).

Plaice



Sole



while scores of the orthogonal factors for each year could group them according to coherent spatial structure. [Tableau et al. \(2016\)](#) used part of the analytical tools of this study (GIC and variogram) to link the distributions of preys and fishes in an estuary without describing the spatial use of the environment at the species level.

4.2. Distinct usage of the nursery in spatial patterns

The Seine nursery is a key habitat in the life cycle of the three flatfish species. It is under pressure from human activities that undermine its role as a nursery ([Le Pape et al., 2007](#)). So far, associated studies mostly

focused on sole population ([Amara et al., 2007](#); [Rochette et al., 2010](#)), and to a lesser extent on flounder (*Platichthys flesus*) and dab as indicators of pollution levels ([Amara et al., 2009](#); [Dévier et al., 2013](#)). Plaice was studied in the Seine estuary in [Riou et al. \(2001\)](#) and most recently in [Day et al. \(2020\)](#) who analysed the feeding habitat of plaice and sole juveniles. Our study was, to our best knowledge, the first attempt to look for different spatial patterns in the Seine estuary's flatfish assemblage. Although only three species were considered in this study, the spatial indices and the MAF all pointed out segregation of the distribution of the juvenile flatfish. It showed a distinct species-specific usage of the nursery area. Similar results were obtained by [Piet et al.](#)

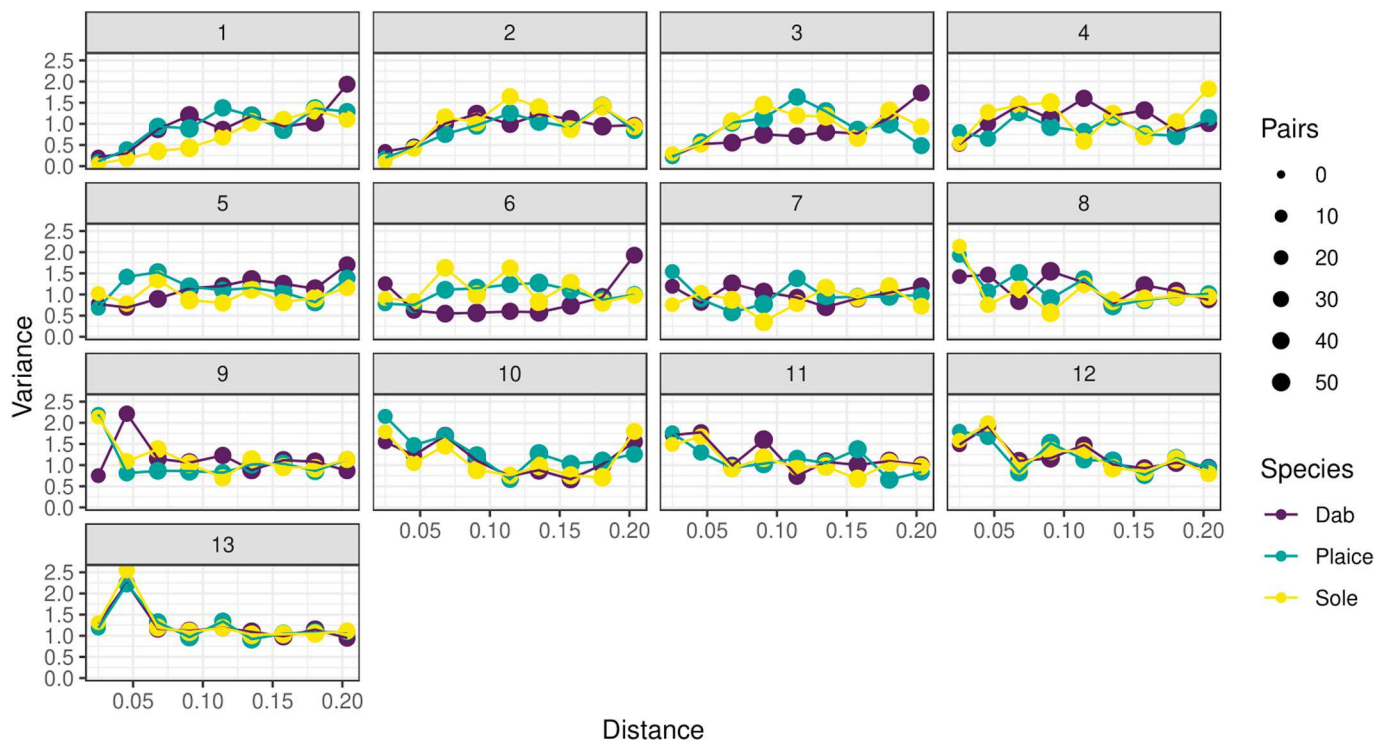


Fig. 5. Empirical variograms of each MAF for the three species of flatfish.

(1998), who worked not only on juveniles but on all size classes. They found a difference in spatial distribution between dab, plaice and sole that were significantly more distinct for the smallest size class than the largest ones found in the southern North Sea. They linked this segregation to several hypotheses revolving around trophic resources. Several studies conducted on flatfishes in the Seine estuary showed a resource partitioning in their diets (Amara et al., 2001; Dauvin et al., 2012; Day et al., 2020). They tended to indicate that trophic competition between dab, sole and plaice was minimal. A comparison of the gut contents between sole and plaice in 2017 demonstrates a high site fidelity within nursery habitats for both species (Day et al., 2020), which is consistent with our results on the relative stability of distributions' mean position across the years. As each species has environmental preferences, the spatial pattern we highlighted in the estuary may be related to different nursery environments (Peterson et al., 2011).

Dab juveniles in the Seine estuary are recurrently found in the furthest western and northern parts (Fig. 2). The literature on this species in other ecosystems and the English Channel showed that dab juveniles did not just use the shallow and estuarine areas as nursery grounds but may use deeper waters as well (Bolle et al., 1994; Henderson, 1998; Martin et al., 2010). This was consistent with our results showing the mean distribution location in deeper water compared to plaice and sole. This behaviour might help reduce interspecific competition. The bathymetry on the French side of the eastern English Channel dropped off steeply past 20 m deep, except for the Seine and Somme estuaries. Hence, optimal habitat (suitable and free of competition) for dab may be limited in other locations on the French coast as other flatfish occupied the coastal fringe.

The juveniles of plaice had a wide distribution along the southern coastline, up to the Seine estuary's mouth, and two clusters could be drawn from the centres of gravity. These clusters could also be seen highlighted on the first MAF (Figure A2). The G0 juveniles of plaice tend to distribute and feed in intertidal areas (Beyst et al., 2002). Coastal influence is central to their distribution, as described by Duval (1982). Clusters identified in our analysis may distinguish years when the Seine had a larger influence on their distribution potentially linked with the

river flow and benthic productivity. The "Banc du Ratier" is a pile of rocks and rubbles that was landscaped as a small artificial island during Le Havre harbour development of Le Havre in 2002–2005; it created new intertidal beaches potentially favourable to plaice settlement. Autumn, when sampling took place, corresponds to the migration of juvenile plaice from the intertidal area to deeper waters of around 5 m depth, increasing their catchability (Gibson et al. 2002, 2011). Although the intertidal area was not surveyed and the use of this part of the nursery was not evaluated, we believe that our sampling scheme provided a fair representation of the distribution of juvenile plaice.

Sole is the species for which literature on nurseries was the most abundant, whether in the Seine (Rochette et al., 2010; Archambault et al., 2018), in the Channel (Eastwood et al., 2003) or on the French coast (Le Pape et al., 2003; Nicolas et al., 2007; Kostecki et al., 2010). Juveniles of sole were constantly found at the Seine estuary. However, the very low LIC index indicates that high densities were rarely seen at the same location, showing a high local heterogeneity in their distribution patterns. Depth and temperature affected the juvenile sole's distribution which is true for the juveniles of most flatfishes (Eastwood et al., 2003). However, some literature shows that river flow and salinity affected sole more than dab or plaice, perhaps because these factors have been studied more often with sole (Le Pape et al., 2003; Kostecki et al., 2010). River input brings essential nutrients to the ecosystem that enter the trophic chain and affect food availability for the juveniles. As it has been seen in other estuaries, sole tolerates a wider range of salinity (Power et al., 2000) compared to plaice and dab. Sole could then access resources not exploited by the two other species.

4.3. Temporal variation of spatial pattern

Juveniles' abundance was linked to habitat availability for their development (Parsons et al., 2014). Low densities may be the source of highly variable patterns. When abundance was low, it was expected that the pattern might vary from year to year as the habitable area is proportionally large. Hotspots of density were then expected to occur at different locations over the years and within the nursery area. Following

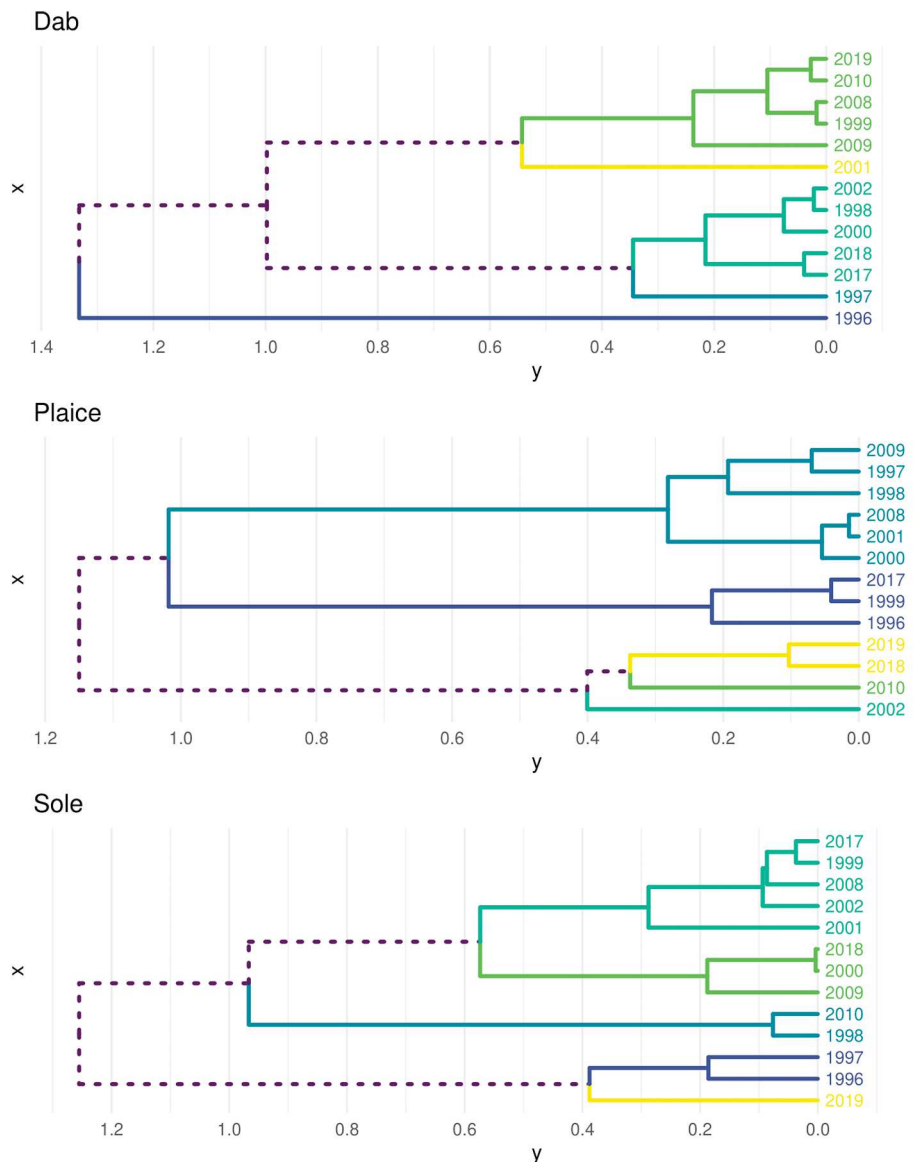


Fig. 6. Dendrograms built using Ward's criteria for each species based on scores of the first three MAF and displaying the number of groups indicated on simple structure index. The coloured set of branches indicates the clustering results for each species (a clustering is performed for each species, so cluster 4 of one species is not the same as cluster 4 of the other two species). Dashed lines are branches not related to a single cluster.

the decrease in flatfish abundance by harbour development in the area (Rochette et al., 2010), spatial patterns were expected to be highly variable (Figure A.3). Changes in the benthic communities in the Seine estuary were observed before and after the harbour development (Dauvin et al., 2010; Dauvin and Pezy, 2013). However, our results did not point to harbour development being the source of major changes in juveniles repartition in the nursery area. Instead, mean spatial distributions were stable despite known and extensive degradation (Le Pape et al., 2007). Two hypotheses could explain our results. First, it could be that there is no room for heterogeneity. Spatial patterns were restricted because the area available to settlement within the nursery has been reduced and biotic pressures were exerted by the co-occurrence of other flatfish species at the same time. These pressures constrained the distribution patterns of each population and the temporal variability observed. Second, the geostatistical methods used in this study did not directly take into consideration the raw densities but their standardised version, i.e. densities relative to their standard deviation. This method may have hidden larger differences in patterns before and after the harbour development. The state of juvenile flatfish in the Seine estuary

was impacted by anthropogenic disturbances, as observed by Gilliers et al. (2006). One clear example is the trend in juveniles' density (See figure A.3). Although the dataset seems to show changes in abundance, the dynamic described in spatial patterns did not correlate with the disturbances. Hence, a distinction can be made between the population's response in spatial distributions and demography to disturbances. However, the standardisation was necessary due to the variance in the data. The low densities induced a high variability on spatial patterns that may have masked an anthropogenic signal. These low densities coupled with the high heterogeneity of benthic assemblage at the mouth of the estuary (Ghertso et al., 2001) may explain the high variability in juveniles' distribution.

Some singletons detected by the MAF clustering could however be explained by particular hydrodynamic conditions. River flow is an environmental driver often essential in flatfish nursery as it controls habitat availability through salinity (Bos and Thiel, 2006) or benthic production (Le Pape et al., 2003). As pointed out in Dauvin and Pezy (2013), 2001 was the year with the maximum mean flow for the period of 1990–2012. This was highlighted in the dab clusterings where 2001 is

one of the singletons on the MAF dendrogram and on the GIC network being only connected to 2008 by one edge. This potentially reflected a higher influence of freshwater input on this species distribution than on sole or plaice.

Seasonal movements cannot be evaluated in the current study because of the yearly survey. However, Brind'Amour et al. (2018) previously identified that all three species' juveniles displayed an identical seasonal migration pattern, moving out of the estuary in summer and coming back in autumn. If all three species globally had the same movement, it is possible that segregation, as it was observed here in autumn, may be constant in time.

4.4. Conclusion and perspectives

The investigation of spatial patterns in the nursery showed that even though relatively small areas are used for a single species, the whole space considered as a nursery was used due to ecological constraints. Segregation in the spatial distribution was recurrent, but spatial patterns themselves are unstable, partly because of the nursery degradation. Further studies should emphasise the characteristics of the eastern Bay of the Seine ecosystem to understand how environmental variables can affect the spatial distribution of communities during the juvenile phase. Putting together the spatial knowledge of this study and abiotic parameters will give a better understanding of species/environment relationship in a disturbed nursery (Peterson, 2003). The use of spatial indices has been reviewed and encouraged in Rufino et al. (2018) to create the most efficient management for a given species. These management methods need to integrate as much as possible the ecological knowledge to maximise survival during the juvenile phase that is crucial to exploited populations.

Acknowledgements

This work took place during the NOURSEINE project (2017–2019), funded by the European Maritime and Fisheries Fund (EMFF) and France Filière Pêche (FFP), France. Data collection was carried out through different scientific programs, financed by the Région de Haute-Normandie prefecture (1995,1996,1997), Autonomous Harbour of Le Havre (1995,1996,1997), the LITEAU program (1999,2000), the Seine-Aval program (2001,2002), GIP Seine-Aval (2008,2009,2010) and IFREMER (1995–2010). We thank the two anonymous reviewers for their comments that greatly helped the article. We thank all participants of the scientific cruises for their work in collecting the data, and namely Jocelyne Morin who was the scientific chief of the survey from 1995 to 2010, Sophie Parrad from Ifremer who took charge of the technical organisation of the survey from 2017 to 2019, Catherine Paul, Lucile Aumont, Benoit Duval, Elodie Morvan and Xavier Tétard from the Comité Régional des Pêches de Normandie who assisted in collecting data during the NOURSEINE project (2017–2019). We thank Carine Sauger for proof-reading the article.

CRedit authorship contribution statement

Thibault Cariou: Formal analysis, Investigation, Data curation, Writing – original draft, Visualization. **Laurent Dubroca:** Conceptualization, Investigation, Writing – original draft, Supervision. **Camille Vogel:** Conceptualization, Investigation, Writing – original draft, Supervision, Project administration, Funding acquisition. **Nicolas Bez:** Conceptualization, Investigation, Writing – original draft, Supervision.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107471>.

References

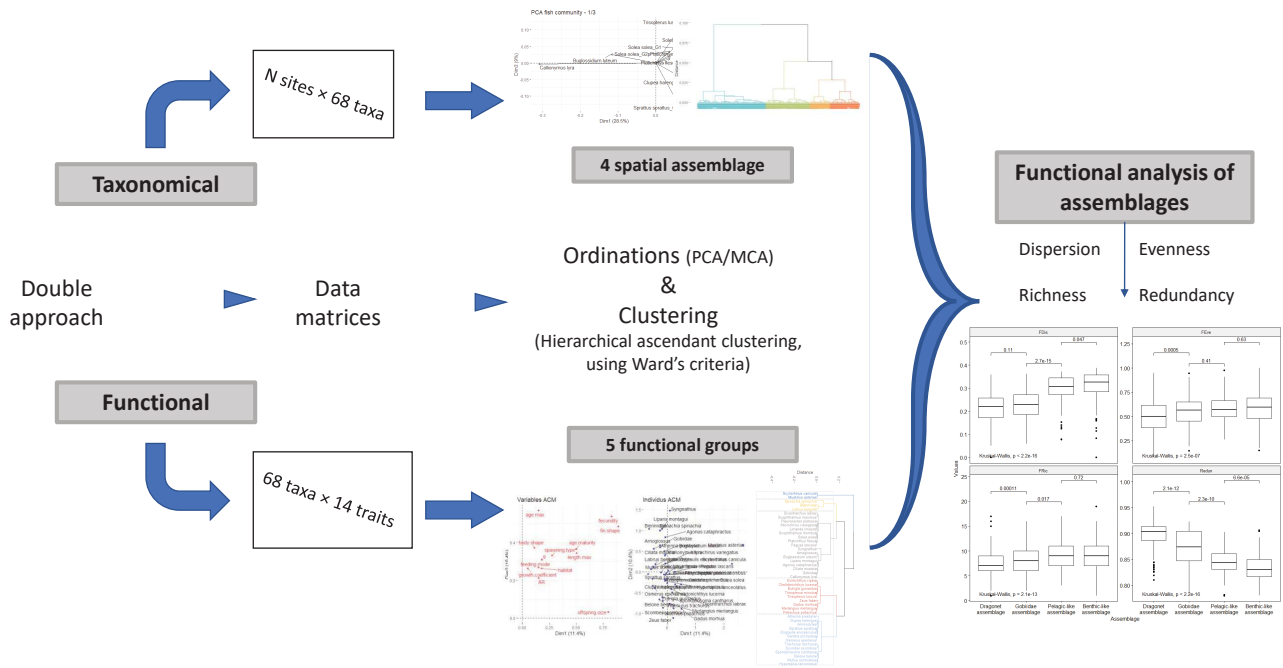
- Amara, R., Laffargue, P., Dewarumez, J.M., Maryniak, C., Lagardère, F., Luzac, C., 2001. Feeding ecology and growth of O-group flatfish (sole, dab and plaice) on a nursery ground (Southern Bight of the North Sea). *J. Fish. Biol.* 58, 788–803.
- Amara, R., Méziane, T., Gilliers, C., Hermel, G., Laffargue, P., 2007. Growth and condition indices in juvenile sole *Solea solea* measured to assess the quality of essential fish habitat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 351, 201–208.
- Amara, R., Selleslagh, J., Billon, G., Minier, C., 2009. Growth and condition of O-group European flounder, *Platichthys flesus* as indicator of estuarine habitat quality. *Hydrobiologia* 627, 87.
- Archambault, B., Rivot, E., Savina, M., Le Pape, O., 2018. Using a spatially structured life cycle model to assess the influence of multiple stressors on an exploited coastal-nursery-dependent population. *Estuar. Coast Shelf Sci.* 201, 95–104.
- Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates: a better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *Bioscience* 51, 633–641.
- Beyst, B., Vanaverbeke, J., Vincx, M., Mees, J., 2002. Tidal and diurnal periodicity in macrocrustaceans and demersal fish of an exposed sandy beach, with special emphasis on juvenile plaice *Pleuronectes platessa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 225, 263–274.
- Bez, N., Rivoirard, J., 2001. Transitive geostatistics to characterise spatial aggregations with diffuse limits: an application on mackerel ichthyoplankton. *Fish. Res.* 50, 41–58.
- Blondel, V.D., Guillaume, J.-L., Lambiotte, R., Lefebvre, E., 2008. Fast Unfolding of Communities in Large Networks. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment* 2008, P10008.
- Bolle, L.J., Dapper, R., Witte, J.I., Van Der Veer, H.W., 1994. Nursery grounds of dab (*Limanda limanda* L.) in the southern North Sea. *Neth. J. Sea Res.* 32, 299–307.
- Bos, A.R., Thiel, R., 2006. Influence of salinity on the migration of postlarval and juvenile flounder *Pleuronectes flesus* L. in a gradient experiment. *J. Fish. Biol.* 68, 1411–1420.
- Brind'Amour, A., Chaalali, A., Tableau, A., Pinsivy, V., 2018. Projet MODHANOUR: Modélisation des Habitats de Nourricerie en Baie de Seine.
- Cariou, T., Dubroca, L., Vogel, C., 2020a. Dataset of Biodiversity of the Seine Nursery over 20 Years in a Highly Disturbed Environment.
- Cariou, T., Dubroca, L., Vogel, C., 2020b. Long term survey of the fish community and associated benthic fauna of the Seine estuary nursery grounds. *Sci. Data* 7, 229.
- Ciannelli, L., Fauchald, P., Chan, K.-S., Agostini, V.N., Dingsør, G.E., 2008. Spatial fisheries ecology: recent progress and future prospects. *J. Mar. Syst.* 71, 223–236.
- Cloern, J.E., Abreu, P.C., Carstensen, J., Chauvaud, L., Elmgren, R., Grall, J., Greening, H., Johansson, J.O.R., Kahru, M., Sherwood, E.T., 2016. Human activities and climate variability drive fast-paced change across the world's estuarine-coastal ecosystems. *Global Change Biol.* 22, 513–529.
- Correll, D.L., 1978. Estuarine productivity. *Bioscience* 28, 646–650.
- Costanza, R., De Groot, R., Sutton, P., Van der Ploeg, S., Anderson, S.J., Kubiszewski, I., Farber, S., Turner, R.K., 2014. Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environ. Change* 26, 152–158.
- Courrat, A., Lobry, J., Nicolas, D., Laffargue, P., Amara, R., Lepage, M., Girardin, M., Le Pape, O., 2009. Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. *Estuar. Coast Shelf Sci.* 81, 179–190.
- Csardi, G., Nepusz, T., 2006. The igraph software package for complex network research. *Inter J. Compl. Syst.* 1695.
- Dauvin, J.-C., Alizier, S., Vallet, C., Ruellet, T., 2010. Does the Port 2000 harbour construction have an effect on the Seine estuary suprabenthic community? *Estuarine. Coast. Shelf Sci.* 86, 42–50.
- Dauvin, J.C., Brind'Amour, A., Cuvilliez, A., Dancie, C., Desroy, N., Le Hir, P., Lesourd, S., Mear, Y., Morin, J., 2012. Projet COLMATAGE: Couplage bio-morpho-sédimentaire et dynamique à long terme des habitats et peuplements benthiques et ichtyologiques en Seine aval.
- Dauvin, J.-C., Pezy, J.-P., 2013. Long-term changes of the Seine estuary suprabenthos (1996–2012). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 448, 93–103.
- Day, L., Brind'Amour, A., Cresson, P., Chouquet, B., Le Bris, H., 2020. Contribution of estuarine and coastal habitats within nursery to the diets of juvenile fish in spring and autumn. *Estuar. Coast* 1–18.
- Desbarats, A.J., Dimitrakopoulos, R., 2000. Geostatistical simulation of regionalized pore-size distributions using min/max autocorrelation factors. *Math. Geol.* 32, 919–942.
- Dévier, M.-H., Le Dû-Lacoste, M., Akcha, F., Morin, B., Peluhet, L., Le Menach, K., Burgeot, T., Budzinski, H., 2013. Biliary PAH metabolites, EROD activity and DNA damage in dab (*Limanda limanda*) from Seine Estuary (France). *Environ. Sci. Pollut. Control Ser.* 20, 708–722.
- Duval, P., 1982. Etude des nurseries littorales de l'estuaire de la Seine. ISTPM/GRPCM report (Groupement régional des pêches et cultures marines).
- Duval, P., 1985. Impact du milieu sur les nourricières de Poissons plats de la Baie de Seine. In: *La Baie de Seine. Colloque National du CNRS*, pp. 24–26 avril 1985.
- 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. *J. Sea Res.* 50, 151–165.

- Etherington, L.L., Eggleston, D.B., 2000. Large-scale blue crab recruitment: linking postlarval transport, post-settlement planktonic dispersal, and multiple nursery habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 204, 179–198.
- Florin, A.-B., Sundblad, G., Bergström, U., 2009. Characterisation of juvenile flatfish habitats in the Baltic Sea. *Estuarine. Coast. Shelf Sci.* 82, 294–300.
- Ghertsov, K., Luczak, C., Dauvin, J.-C., 2001. Identification of global and local components of spatial structure of marine benthic communities: example from the Bay of Seine (Eastern English Channel). *J. Sea Res.* 45, 63–77.
- Gibson, R.N., Burrows, M.T., Robb, L., 2011. Field experiments on depth selection by juvenile plaice *Pleuronectes platessa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 430, 197–205.
- Gibson, R.N., Robb, L., Wennhage, H., Burrows, M.T., 2002. Ontogenetic changes in depth distribution of juvenile flatfishes in relation to predation risk and temperature on a shallow-water nursery ground. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 229, 233–244.
- Gilliers, C., Le Pape, O., Desaunay, Y., Morin, J., Guérault, D., Amara, R., 2006. Are growth and density quantitative indicators of essential fish habitat quality? An application to the common sole *Solea solea* nursery grounds. *Estuarine. Coast. Shelf Sci.* 69, 96–106.
- Griffith, D.A., Peres-Neto, P.R., 2006. Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology* 87, 2603–2613.
- Henderson, P.A., 1998. On the variation in dab *Limanda limanda* recruitment: a zoogeographic study. *J. Sea Res.* 40, 131–142.
- Hermant, M., Lobry, J., Bonhommeau, S., Poulard, J.-C., Le Pape, O., 2010. Impact of warming on abundance and occurrence of flatfish populations in the Bay of Biscay (France). *J. Sea Res.* 64, 45–53.
- Kostecki, C., Le Loc'h, F., Roussel, J.-M., Desroy, N., Huteau, D., Riera, P., Le Bris, H., Le Pape, O., 2010. Dynamics of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *J. Sea Res.* 64, 54–60.
- Le Pape, O., Chauvet, F., Desaunay, Y., Guérault, D., 2003. Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *J. Sea Res.* 50, 177–185.
- Le Pape, O., Gilliers, C., Riou, P., Morin, J., Amara, R., Desaunay, Y., 2007. Convergent signs of degradation in both the capacity and the quality of an essential fish habitat: state of the Seine estuary (France) flatfish nurseries. *Hydrobiologia* 588, 225–229.
- Martin, C.S., Vaz, S., Koubbi, P., Meaden, G.J., Engelhard, G.H., Lauria, V., Gardel, L., Coppin, F., Delavenne, J., Dupuis, L., 2010. A digital atlas to link ontogenic shifts in fish spatial distribution to the environment of the eastern English Channel. Dab, *Limanda limanda* as a case-study. *Cybiurn* 34, 59–71.
- MINES ParisTech/ARMINES, 2020. RGeostats: the Geostatistical R Package. MINES ParisTech/ARMINES, Fontainebleau, France.
- Minier, C., Abarnou, A., Jaouen-Madoulet, A., Le Guellec, A.-M., Tutundjian, R., Bocquené, G., Leboulenger, F., 2006. A pollution-monitoring pilot study involving contaminant and biomarker measurements in the Seine Estuary, France, using zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Environ. Toxicol. Chem.: Int. J.* 25, 112–119.
- Mucha, P.J., Richardson, T., Macon, K., Porter, M.A., Onnela, J.-P., 2010. Community structure in time-dependent, multiscale, and multiplex networks. *Science* 328, 876–878.
- Murtagh, F., Legendre, P., 2014. Ward's hierarchical agglomerative clustering method: which algorithms implement Ward's criterion? *J. Classif.* 31, 274–295.
- Newman, M.E., Girvan, M., 2004. Finding and Evaluating Community Structure in Networks. *Physical review E* 69 (2), 026113.
- Nicolas, D., Le Loc'h, F., Desaunay, Y., Hamon, D., Blanchet, A., Le Pape, O., 2007. Relationships between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (Bay of Biscay, France) nursery ground. *Estuarine. Coast. Shelf Sci.* 73, 639–650.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2019. Vegan: community ecology package.
- Parsons, D.M., Middleton, C., Smith, M.D., Cole, R.G., 2014. The influence of habitat availability on juvenile fish abundance in a northeastern New Zealand estuary. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 48, 216–228.
- Pedersen, T.L., 2020a. Ggraph: an Implementation of Grammar of Graphics for Graphs and Networks.
- Pedersen, T.L., 2020b. Tidygraph: A Tidy API for Graph Manipulation.
- 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* (MPB-49). Princeton University Press.
- Peterson, M.S., 2003. A conceptual view of environment-habitat-production linkages in tidal river estuaries. *Rev. Fish. Sci.* 11, 291–313.
- Petitgas, P., Renard, D., Desassis, N., Huret, M., Romagnan, J.-B., Doray, M., Woillez, M., Rivoirard, J., 2020. Analysing temporal variability in spatial distributions using min-max autocorrelation factors: sardine eggs in the Bay of Biscay. *Math. Geosci.* 1–18.
- Piet, G.J., Pfisterer, A.B., Rijnsdorp, A.D., 1998. On factors structuring the flatfish assemblage in the southern North Sea. *J. Sea Res.* 40, 143–152.
- Power, M., Attrill, M.J., Thomas, R.M., 2000. Environmental factors and interactions affecting the temporal abundance of juvenile flatfish in the Thames Estuary. *J. Sea Res.* 43, 135–149.
- R Core Team, 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Riou, P., Le Pape, O., Rogers, S.I., 2001. Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel: application of a combined method using generalized linear models and a geographic information system. *Aquat. Living Resour.* 14, 125–135.
- Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P., Le Pape, O., 2010. Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: application to *Solea solea* in the Eastern Channel (western Europe). *J. Sea Res.* 64, 34–44.
- Rooper, C.N., Gunderson, D.R., Armstrong, D.A., 2006. Evidence for resource partitioning and competition in nursery estuaries by juvenile flatfish in Oregon and Washington. *Fish. Bull.* 104, 616.
- Rufino, M.M., Bez, N., Brind'Amour, A., 2018. Integrating spatial indicators in the surveillance of exploited marine ecosystems. *PLoS One* 13.
- Seitz, R.D., Lipcius, R.N., Seebo, M.S., 2005. Food availability and growth of the blue crab in seagrass and unvegetated nurseries of Chesapeake Bay. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 319, 57–68.
- Switzer, P., Green, A.A., 1984. *Min/Max Autocorrelation Factors for Multivariate Spatial Imagery*. Stanford University, Stanford, CA.
- Tableau, A., Brind'Amour, A., Woillez, M., Le Bris, H., 2016. Influence of food availability on the spatial distribution of juvenile fish within soft sediment nursery habitats. *J. Sea Res.* 111, 76–87.
- Tecchio, S., Rius, A.T., Dauvin, J.-C., Lobry, J., Lassalle, G., Morin, J., Bacq, N., Cachera, M., Chaalali, A., Villanueva, M.C., 2015. The mosaic of habitats of the Seine estuary: insights from food-web modelling and network analysis. *Ecol. Model.* 312, 91–101.
- Traag, V.A., Waltman, L., van Eck, N.J., 2019. From Louvain to Leiden: guaranteeing well-connected communities. *Sci. Rep.* 9, 1–12.
- Vinagre, C., Salgado, J., Costa, M.J., Cabral, H.N., 2008. Nursery fidelity, food web interactions and primary sources of nutrition of the juveniles of *Solea solea* and *S. senegalensis* in the Tagus estuary (Portugal): a stable isotope approach. *Estuar. Coast Shelf Sci.* 76, 255–264.
- Vries, A. de, Ripley, B.D., 2020. Gg dendro: create dendrograms and tree Diagrams using “ggplot2”.
- Wickham, H., 2016. *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Woillez, M., 2007. Contributions géostatistiques à la biologie halieutique. PhD Thesis. École Nationale Supérieure des Mines de Paris.
- Woillez, M., Rivoirard, J., Petitgas, P., 2009. Using min/max autocorrelation factors of survey-based indicators to follow the evolution of fish stocks in time. *Aquat. Living Resour.* 22, 193–200.

Graphical Abstract

Community dynamic and functional resilience in a highly disturbed fish nursery

Thibault Cariou, Camille Vogel, Laurent Dubroca



Highlights

Community dynamic and functional resilience in a highly disturbed fish nursery

Thibault Cariou, Camille Vogel, Laurent Dubroca

- Functional and taxonomical approach lead to convergent results
- Juveniles assemblages are declining in the seine nursery
- Planctonivorous species are not replaced in the Seine estuary
- Other functional groups are resilient to anthropogenic disturbances

Community dynamic and functional resilience in a highly disturbed fish nursery

Thibault Cariou^{a,b,*}, Camille Vogel^a and Laurent Dubroca^a

^aIFREMER, Ctr Manche Mer-du-Nord, Laboratoire de Ressources Halieutiques, Avenue du Général de Gaulle, Port-en-Bessin, F-14520, France

^bMARBECC, IRD, Univ Montpellier, CNRS, Ifremer, , Sète, 34200, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Fish community
Nursery grounds
Functional resilience
Environmental changes
Estuary

ABSTRACT

Human induced-disturbances have increasingly modified estuarine communities. In the Seine estuary, they have been linked to decrease the nursery function. However, little literature described how fish communities in the estuary responded to the disturbances. We used taxonomical and functional analysis to characterise trends in the organisation of fish communities and to investigate their responses to human disturbances. Ordination and clustering have led to the construction of four taxonomic assemblages and five functional groups. The assemblages are spatially distinct but the juveniles-rich assemblage have declined over time. Functionally, planktivorous feeders are less abundant. All other functional groups have not significantly declined or have been stable through time. Turbidity and chlorophyll *a* are the environmental parameters that best explain changes in the fish community of the Seine estuary.

1. Introduction

At the interface between marine and freshwater ecosystems, estuarine systems are characterised by their high environmental variability (Cloern et al., 2017). Variations can be seasonal (Uncles et al., 2018), annual (Ross et al., 2015) or due to extreme events (James et al., 2020). On top of these natural variations, estuaries undergo significant human-made disturbances (Cloern et al., 2016). Therefore, there is a need to characterize and monitor the dynamic of estuaries' biological communities in response to these natural and human-induced factors. In this framework, biological communities are intermediate between population dynamic and ecosystem functioning. Literature on the dynamic of biological communities in estuaries is quite abundant and all compartments have been investigated, ranging from planktonic communities (Murrell and Lores, 2004), to benthic (Teixeira et al., 2008), fish (Cabral et al., 2001) and bird communities (Ysebaert et al., 2000). Studies use this biological level to either directly study ecosystem processes (Mazancourt et al., 2013), associated environmental changes (Warwick et al., 2002) or characterise different estuaries altogether Lefran et al. (2021). Among these, fish communities reflect the state of estuarine ecosystems, being sensitive indicators of anthropogenic stress and are better appreciated in ecosystem management (Whitfield and Elliott, 2002). Fish communities respond to global changes (Genner et al., 2004; Pasquaud et al., 2012) and human-induced changes, whether degradation (Araújo et al., 2017) or restoration (Castro et al., 2016).

Classically, studies on fish communities focus on taxonomical changes and link the observed changes to the

species ecology. However, taxonomical diversity in a highly variable ecosystem such as an estuary may not measure changes as wished. Elliott and Quintino (2007) developed this idea called "Estuarine Quality Paradox" that can be resumed as follows: the natural variability of an estuary may hide that induced by anthropogenic activities. While it may explain the lack of human impact on fish communities where expected (Valenti et al., 2017), the main conclusion is that other indicators should be used to reflect the processes happening in an estuary. Mouillot et al. (2006) tackled the question and concluded that functional diversity and functional groups were the best way to answer the problem of taxonomic changes in transitional waters. Functional ecology for fish communities is relatively new (Villéger et al., 2017). It is based on the study of functional traits which can be defined as "any morphological physiological or phenological feature measurable at the individual level" which "impacts fitness indirectly via its effects on growth, reproduction and survival" (Violle et al., 2007). Using biological life traits has different usages. One of the most obvious is regrouping species into groups of similar functions, diminishing the dataset's dimension (Pecuchet et al., 2017). In the North Sea, (McLean et al., 2019a) have observed divergent results between a taxonomical and a functional approach. Their study is an example of getting further insights into the different processes occurring in an ecosystem (here, a trait homogenisation while communities diverge). While fishing pressure has been linked to size reduction and faster growth rates (Brown et al., 2008), ecosystem functioning has yet to be linked to and interpreted using life traits variations.

The Seine estuary has a long history of successive disturbances, whether pollution, habitat destruction or climate change (Meybeck et al., 2018). These disturbances have been linked to the decrease of functional effectiveness of the nursery (Le Pape et al., 2007), and harbour developments

*Corresponding author

✉ thibault.cariou@gmail.com (T. Cariou)

ORCID(s): 0000-0002-7504-6439 (T. Cariou); 0000-0002-9590-5982 (C. Vogel); 0000-0002-1861-0507 (L. Dubroca)

have changed structuring environmental gradients such as salinity and turbidity (Grasso and Le Hir, 2019). Although these changes are well documented, the fish communities' response to them is less investigated. The only studies in the literature at the community scale investigate freshwater communities (Belliard et al., 1997, 2020). In Rochet et al. (2005), trends indicators showed that marine fish communities had not undergone significant changes, although their state was referred to as degraded. In other French estuaries, communities' succession following marinization has been documented Chevillot et al. (2016) and functional changes linked to climate change (McLean et al., 2019b). We aim to describe taxonomical and functional changes in the fish community of a highly disturbed coastal nursery: the Seine estuary. The dynamic of fish communities at the mouth of the estuary will be investigated using a long-term scientific survey of the benthic fish communities, well suited to investigate communities' variation (Collins et al., 2000). Anthropogenic disturbances were reported to have an impact on benthic communities (Dauvin and Pezy, 2013) and it is hypothesised that fish communities also displayed changes over 20 years. Although estuaries are overall taxonomically richer and more redundant functionally (Teichert et al., 2017), human disturbances decreasing this redundancy will eventually lead to a decline of the resilience to change of these ecosystems (Teichert et al., 2018). This study fills the gap on fish communities' knowledge of the Seine estuary, using taxonomical and functional analysis, and investigates how resilient these communities are to environmental changes.

2. Material and methods

2.1. Bottom trawl survey

The NOURSEINE survey dataset describes the fish and partial benthic communities composition in the flatfish nursery habitat of the Seine estuary and eastern bay of Seine. Data was collected using a 20 mm mesh-size and 3 m wide beam trawl throughout three periods from 1995 to 2019. The surveys happened at the start of autumn to maximize the catchability of juvenile fish. The beam trawl targeted mainly benthic and demersal species over 600 square kilometres of the study area. The dataset provided densities of 161 species for 634 hauls performed at around 40 stations each year. The community observations are published on the data repository Zenodo (<https://doi.org/10.5281/zenodo.3824354>). A detailed description of the sampling protocol, the surveys and the related data are available in Cariou et al. (2020).

Cohorts were distinguished for the species where the age was regularly measured for eight species (*Clupea harengus*, *Dicentrarchus labrax*, *Merlangius merlangus*, *Limanda limanda*, *Platichthys flesus*, *Pleuronectes platessa*, *Solea solea* and *Sprattus sprattus*). However, individuals whose size was not reported were left out of the analysis. The three cohorts were labelled G0 (young-of-the-year), G1 (1-year individuals) and G2p (individuals of 2 years and more).

2.2. Community analysis

Biodiversity was investigated through the Shannon (or Shannon-Wiener) H and Pielou's evenness J indices. They are calculated as follows:

$$H = \sum_i p_i \ln(p_i) \text{ and } J = \frac{H}{\ln(S)} \quad (1)$$

with p_i the proportional abundance of species i and S the number of species in the sample. While the Shannon index measured the species richness, Pielou's evenness ranged between 0 and 1 and informed on how a given sample was structured. If a species accounts for 90% of the abundance of a given sample, the index was close to 0 and the sample was said to be highly structured.

The link between abundance and time was explored through a Spearman correlation for each species. It was used to avoid the assumption of a parametric test and handle the discontinuous time series. It summarised the main trends in population dynamics in the Seine estuary. Only the significant correlations were described in the results. Community composition was analysed through principal component analysis (PCA). Only the Actinopterygii class and Elasmobranchii subclass were kept. In the end, the community matrix included 634 stations (rows) and 68 taxa (columns). The Hellinger's transformation was applied beforehand to standardise the data as advised by Legendre and Gallagher (2001). Ordination was followed by a hierarchical ascendant clustering (HAC) of the samples based on their coordinates in the newly created space. This clustering resulted in the creation of assemblages: samples with close species structure. As Hellinger transformation produced a Euclidean distance, so the clustering used the Euclidean distance with the Ward algorithm. This algorithm minimises the inertia within a cluster (within-inertia) while maximising the one between clusters (between-inertia). The number of clusters is defined according to a criterion based on the between-inertia. The criterion is:

$$\frac{\Delta Q}{\Delta Q + 1} \quad (2)$$

where Q is the number of clusters and ΔQ the between-inertia increase moving from $Q - 1$ to Q clusters. The final number of clusters minimises this criterion. The number of clusters determined with this criterion was also compared with other indices computed with the **NbClust** package (Charrad et al., 2014).

2.3. Trait analysis

The functional diversity was based on the dataset provided by Beukhof et al. (2019), which synthesized the available literature on benthic-demersal species life-history traits in the North-East Atlantic. It included 14 traits, 9 continuous ones and 5 categorical ones. As the dataset is based upon bottom-trawl surveys, most species in the NOURSEINE dataset were included in Beukhof et al. (2019). Only *Hippocampus sp.* and *Liza sp.* could not be assigned trait values. To better reflect the nursery aspect of the Seine

estuary, juvenile cohorts were added for the species where data were available, changing trait modalities where necessary (see Appendix). After removing species with missing traits (mainly rays and skates), 58 taxa remained out of the 68 taxa in the community matrix. Functional groups were created using the same methodology as the community assemblages. First, continuous traits were transformed into semi-quantitative variables. Then, the species-trait matrix was used in a multiple correspondence analysis (MCA) to compare the traits composition. Again, the coordinates of the species in this new space were used in a HAC using Ward's criterion. The functional groups created were described using a set of functional indexes developed by Villéger et al. (2008) and (Laliberté and Legendre, 2010): functional richness (FRic) reflected the “functional space” occupied by a community and functional evenness (FEve) described how the abundance was distributed in the functional trait space; functional dispersion (FDis) completed the FRic index by accounting for relative abundances of each species, which FRic was not built for. FDis allowed describing functional richness without the bias of rare species with uncommon traits. On top of these indices, the functional redundancy was measured to evaluate the potential stability of the functionality (Ricotta et al., 2016). As for taxa, trends in functional traits were also investigated using Spearman correlation between their community-weighted mean (CWM) and the years. CWM values are traits weighted by the species abundance and are used to link the prevalence of a trait with environmental variables (McWilliam et al., 2020).

2.4. Environmental data

Satellite, physical and meteorological observations observations provided the environmental context in which communities evolved. The satellite observation of sea surface temperature, chlorophyll *a* concentration and turbidity were extracted from the Copernicus data portal for marine science (<https://marine.copernicus.eu/>), using the longest time series available for the study area. Sea surface temperature extended from 1982 to 2018, chlorophyll *a* concentration from 1998 to 2017 and turbidity from 1998 to 2018. The Seine flow measurements in two stations (in Poissy from 1995 to 2009 and in Vernon from 2010 to 2019) were extracted from the French national river flow database <http://www.hydro.eaufrance.fr/>. Because of the challenges faced with the spatial representation of the influence of the river flow on the estuarine ecosystem, only temporal series were analysed. The North Atlantic Oscillation index (NAO) was also considered in the analysis to quantify the effect of medium and large scale meteorological influences on the Seine ecosystem.. Monthly values extracted from <https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/pna/nao.shtml>, were averaged to yearly values. The BIOENV procedure (Clarke and Ainsworth, 1993) was applied to discriminate the environmental variables that best explained the changes in the community matrix. It is based on a rank correlation between the Euclidean distance of scaled environmental variables and

the community dissimilarity matrix.

All analyses were performed using the R software (Team, 2013). PCA, MCA and clustering were done with the **factomineR** package (Lê et al., 2008). Biodiversity indices and BIOENV were computed with the **vegan** library (Oksanen et al., 2015). Functional indices and CWM were calculated with the **FD** package (Laliberté et al., 2014). All codes are available on a GitHub repository (https://github.com/ThibaultCariou/Seine_fishcom).

3. Results

3.1. Biodiversity and main abundance changes

Temporal variations of the Shannon and Pielou indices were explored with yearly anomalies between the mean on the time series and a given year, but no significant trends were detected (Figure 1). Fish densities in the estuary have been decreasing since 2009, the trend being more distinct on the juveniles. The Seine estuary was spatially contrasted in its species richness and structure (Figure 2). The estuary's mouth included the taxonomically richest sectors (D, E, M) and the less structured (F and D).

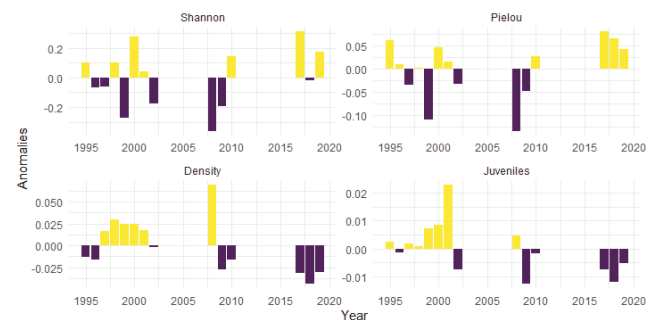


Figure 1: Anomalies of the Shannon and Pielou biodiversity indices and of the annual densities of all the communities and all the young-of-the-year juveniles from 1995 to 2019 (positive values in yellow, negative values in purple). Density and Juveniles are given in individuals per m²

The northern area (sector A) and the sectors located below the estuary's mouth were amongst the poorest and highly structured except for sector L, located on the coast closest to the Orne estuary. Juvenile's densities were mainly distributed in the estuary and the coastal sectors, while sectors D, H and K had the most fish densities. While not structured and with a relatively high richness, sector F (north entrance of the Seine) had one of the lowest mean densities.

Out of the 68 species in the community table, 15 had a significant relationship between their abundance and time (Table 1). Most values reflected a negative relationship between abundance and time. For the three species *C. harengus*, *L. limanda* and *P. fesus*, such a signal was identified for all cohorts (in accordance with the drop of juvenile densities observed in figure 1).

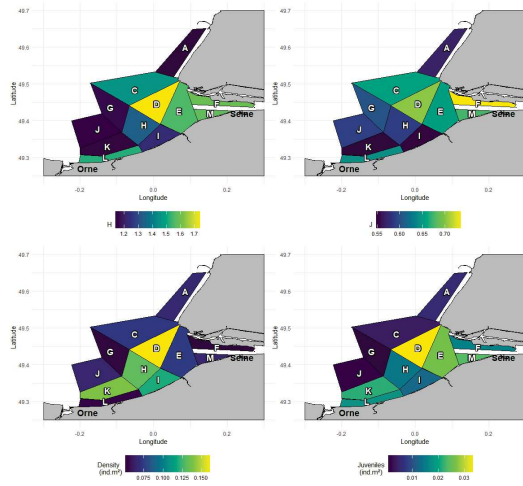


Figure 2: Averaged (1995 to 2009) spatial structure of the Shannon and Pielou biodiversity indices and of the total density and the young-of-the-year juveniles. Spatial sector are labelled according the Cariou et al. (2020)

Table 1

Spearman's ρ for taxa whose correlation between annual mean density and time was significant (p -value<0.05).

Taxa	Spearman's ρ
<i>Platichthys flesus</i> G2p	-0.85
<i>Trisopterus luscus</i>	-0.83
<i>Platichthys flesus</i> G1	-0.82
<i>Clupea harengus</i> G0	-0.79
<i>Limanda limanda</i> G0	-0.78
<i>Clupea harengus</i> G1	-0.77
<i>Limanda limanda</i> G1	-0.76
<i>Platichthys flesus</i> G0	-0.75
<i>Anguilla anguilla</i>	-0.58
<i>Ciliata mustela</i>	-0.54
<i>Pleuronectes platessa</i> G2p	0.56
<i>Scophthalmus rhombus</i>	0.66
<i>Arnoglossus</i> spp.	0.70
<i>Hippocampus</i> spp.	0.80
<i>Spondyliodoma cantharus</i>	0.81

3.2. Communities composition

The first three axes of the PCA explained 51.2% of the total variation altogether, respectively distributed as 28.5%, 13.8% and 9% (Figure 3). Two taxa structured the fish communities in the Seine estuary: the common dragonet (*Callyonimus lyra*) and the Gobiidae, which were respectively discriminated on the first and the second principal components. These two taxa represented 50% of the total biomass in the NOURSEINE surveys (Figure 8). The third axis separated “pelagic” assemblages, with species like *C. harengus* or *S. sprattus* from more “benthic” ones with *S. solea* or *Trisopterus luscus*. Although all cohorts measured were present for the mentioned species, the young-of-the-year was the most explained on those 3 axes.



Figure 3: Principal component analysis (PCA) of the community matrix with a Hellinger standardisation. The first row represents the projection of the ten variables with the highest contributions to the total variance in the bi-dimensional space defined by the first and the second principal component (on the left), and by the first and the third principal components (on the right). The second row represents the distribution of the individuals with the clustering results (in the same bi-dimensional space defined before). Colours and point shapes correspond to each assemblage described in the results.

The clustering of the PCA coordinates resulted in 4 coherent units in terms of fish assemblage. Results of the NbClust package showed that there were as many indices indicating 3 groups (5 indices) as there were indicating 4 groups. We chose to proceed with the 4-groups clustering to reflect better the diversity of the assemblages encountered (9). These groups were distinguished on the axes couple 1/3, and they seemed to match the description of the assemblages formed on the first three axes of the PCA (Table 4). The first cluster was heavily structured by *C. lyra* (Figures 3 and 10), later on designed as “dragonet assemblage”. This assemblage was the most present throughout the survey. It was mostly encountered in the sectors where species richness was poor (mean species number $S = 8.5$), meaning *C. lyra* was the species structuring these stations. Three species of flatfish were also recurrent in this assemblage *L. limanda*, *Arnoglossus* spp. and *Buglossidium luteum*. The second cluster was characterised by the Gobiidae family and named “Gobiidae assemblage”. Stations belonging to this assemblage were, for the most part, in the Seine’s mouth or along the southern shore ($S = 9.8$). In 1999, this assemblage was not present because only species with an economic interest were identified and numbered. The third cluster regrouped mostly round pelagic fish as well as the sea bass (*D. labrax*) and was named “pelagic-like assemblage” ($S = 11$). The last one regrouped benthic or demersal fishes and was named “benthic-like assemblage” ($S = 12.5$). Those last two assemblages shared the same estuary sectors in the Seine’s mouth, with a maximum of the pelagic one in 2001. However, they also shared the same temporal trend. There is a negative correlation between the Gobiidae assemblage and the pelagic-like and benthic-like ones as stations belonging

to the latter were replaced by the Gobiidae assemblage, mostly in recent years (Figure 4). Kruskal-Wallis and *ad-hoc* Wilcoxon-Mann-Whitney showed that species richness was significantly different from one assemblage to another. (Kruskal: $\chi^2 = 98.401$, $p - value < 0.001$, Wilcoxon dragonet/Gobiidae: $W = 15877$, $p = 0.001$, Wilcoxon pelagic-like/Gobiidae: $W = 6120$, $p < 0.01$, pelagic-like/benthic-like: $W = 7184$, $p < 0.01$)

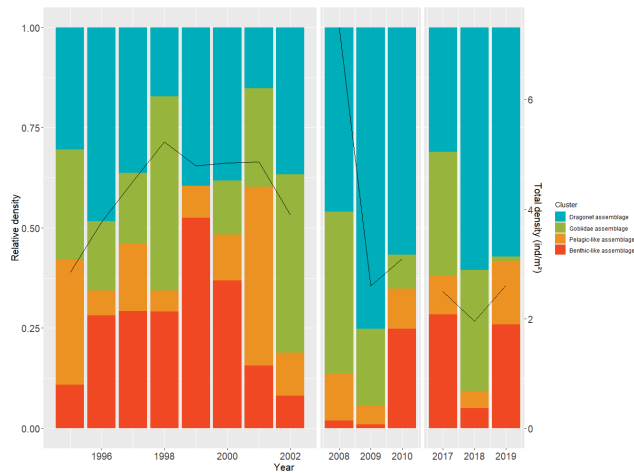


Figure 4: Temporal variations of the relative densities of each species assemblages. The black line represents the total captured density.

3.3. Functional groups compositions

The differences in assemblages in terms of relative functional groups were first detailed with multivariate indices (Figure 5). The variation in these indices was tested for significance with a Kruskal-Wallis rank-sum test. As expected by the low species richness, the dragonet assemblage also had a lower global functional diversity than the three others. However, the Gobiidae assemblage behaved differently, with a FEve similar to the pelagic and benthic assemblages but a FRic intermediate between the dragonet and pelagic assemblages. The Gobiidae assemblage may have included “rare” species that increased FRic. However, FDis showed that accounting for species relative abundance hinted at a functional diversity lower compared to the benthic-like and pelagic-like assemblages. These assemblages had the highest values for all indices. Functional redundancy was overall high but slightly greater in the Gobiidae and dragonet assemblages.

The hierarchical clustering of the species based on the coordinates in the space created with the MCA led to the formation of 5 functional groups (see supplementary materials figures 11 and 12). The table 2 resumed the traits which characterised the most each functional group. Based on these results, the 5 functional groups were called "sharks", "flatfish", "guarder fish and strategy r", "benthopelagic generalist" and "pelagic planktivorous". The species deleted in the analytical process had no important weight in the communities; hence no further investigations were conducted to complete the

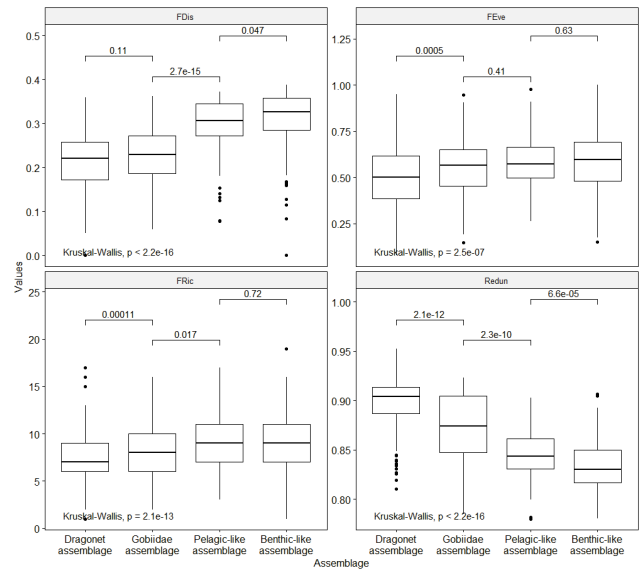


Figure 5: Boxplot of the multivariate indices (functional dispersion: FDis, functional evenness: FEve, functional richness: FRic and functional redundancy: Redun) calculated for each fish assemblage. Differences in these indices between assemblages were tested with a Kruskal-Wallis test and *ad-hoc* Wilcoxon. Values indicated are p-values.

missing trait. The major functional group in each assemblage was coherent with the species describing the assemblage: planktivorous pelagic fishes were mainly in the pelagic-like assemblage (56%), demersal benthivorous fishes dominate in the Gobiidae and dragonet assemblages (respectively 91 and 94%). Two groups were predominant in the benthic-like assemblage: benthivorous demersal (61%) and to a lesser extent benthopelagic generalists (35%). *C. lyra* and Gobiidae both being classed in the demersal benthivorous species, this functional group dominated the biomass in the Seine estuary throughout the period (Figure 6). Benthopelagic generalist and pelagic planktivorous, although quite represented in the 1995-2001 period, have seen their densities dropped, reflecting the trend in the pelagic-like and benthic-like assemblages described figure 4.

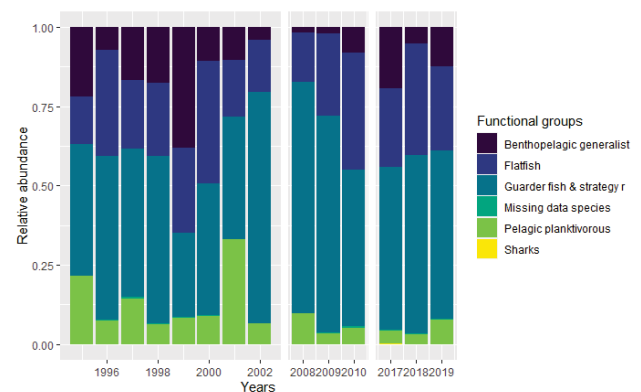


Figure 6: Temporal variations of the relative density for each functional group.

Table 2

Characterisation of the functional groups obtained with clustering. The first 4 columns present the traits best describing the group. Modality presence is the percentage of taxa sharing the modality in a given group. The V-statistic is the comparison between the prevalence of the trait in the group and the prevalence in all taxa. If $V > 0$, the trait is more represented in the group. The p-value gives the statistical significance of the V-statistics, if it is different from 0. The fifth gives the species that best represented the functional groups and the last 4 columns describe the distribution of these functional groups in proportion (percentage) of the fish assemblages obtained with the PCA on the community matrix.

Trait	Modality presence (%)	V statistic	p-value	Representative taxa	Proportion in assemblages			
					Dragonet	Gobiidae	Pelagic-like	Benthic-like
Fecundity=[0,100[100	3.43	6.05^{-4}	<i>Mustelus asterias</i>	<1	<1	<1	<1
Fin shape=heterocercal	100	3.43	6.05^{-4}	<i>Scylorhinus canicula</i>				
Age max=[5,10[100	2.61	9.07^{-03}					
Offspring size=[24,50[100	2.05	0.04					
Body shape=flat	100	7.93	2.22^{-15}	<i>Platichthys flesus</i>	23	16	13	45
Fin shape=rounded	100	5.72	1.04^{-08}	<i>Limanda limanda</i>				
Feeding=benthivorous	100	5.72	1.04^{-08}	<i>Buglossidium luteum</i>				
Habitat=demersal	100	4.57	4.90^{-06}					
Fecundity=[100,10000[60	4.14	3.43^{-05}	Bleniidae	71	75	17	14
Spawning=guarder	40	3.48	4.95^{-04}	<i>Spinachia spinachia</i>				
Fin shape=rounded	90	2.96	3.11^{-03}	<i>Syngnathus</i>				
Age maturity=[1,2[40	2.72	6.46^{-03}	<i>Agonus cataphractus</i>				
Fin shape=truncate	100	6.46	1.02^{-10}	<i>Gadus morhua</i>	3	5	13	37
Feeding=generalist	100	5.26	1.41^{-07}	<i>Pollachius pollachius</i>				
Fecundity=[1 ⁵ ,1 ⁹ [100	3.42	6.15^{-05}	<i>Merlangius merlangus</i>				
Habitat=benthopelagic	58	3.41	6.36^{-05}					
Fin shape=forked	94	7.22	5.38^{-13}	<i>Zeus faber</i>	2	4	57	4
Habitat=pelagic	68	5.62	1.92^{-08}	<i>Belone belone</i>				
Feeding=planktivorous	56	4.88	1.07^{-06}	<i>Sprattus sprattus</i>				
Fecundity=[1 ⁴ ,1 ⁵ [69	4.29	1.79^{-05}	<i>Clupea harengus</i>				

Table 3

Spearman's ρ of trait whose correlation between time and CWM values is significant (p-value<0.05).

Taxa	Spearman's ρ
Aspect ratio [2;3[-0.73
Age [15;20[-0.70
Trophic level [3.5;4[-0.70
Planktivorous	-0.68
Caudal fin forked	-0.67
Growth [2;2.5[0.55
Spawning bearer	0.58
Eel-like	0.58
Maturity [4;5[0.64
Compressiform	0.68

According to CWM values, ten traits have seen their dominance change in time (Table 3). Three traits that saw a decrease in time were linked with the planktivorous pelagic group. Other traits increasing were closely linked to taxa which have seen their abundance increased significantly (Compressiform with *S. cantharus* and eel-like, bearer with Syngnathidae).

3.4. Environmental variables

Environmental trends were represented using anomalies built on the mean of the parameter on its time series (Figure 7). Nearly all parameters displayed apparent yearly variations. The turbidity and chlorophyll *a* concentration followed the same pattern, with a significant decrease from 2001 to 2010 and values below the time series mean respectively since 2010 and 2004. Sea surface temperature has increased steadily reaching mean values 0.5°C above the time series mean for the last 5 years. The Seine flow followed a more contrasted trend, oscillating between dry years (1996-1998 and 2003-2007) and years with stronger flow (1995, 1999-2002) reaching its maximum in 2001. The second part of the time series has no clear trend, however the Seine flow was more often under its time series mean. The NAO index also does not display a any temporal trend.

The BIOENV procedure between environmental variables and fish abundance discriminated the combination of chlorophyll *a* and turbidity to have the highest correlation (0.50) with the dissimilarity matrix (Table 5). In this procedure, SST and NAO were also introduced with comparison between the community and the variable the previous year, hence a 1-year gap. The NAO index was the last variable integrated by the procedure.

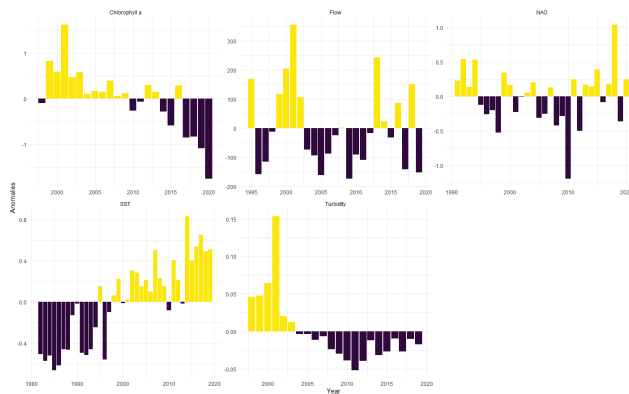


Figure 7: Anomalies of selected environmental parameters in the Seine estuary on their available time series (positive values in yellow, negative values in purple). Chlorophyll *a* is given in $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$, flow in $\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$, NAO has no unit, SST is in Celsius and turbidity is based on the diffuse attenuation coefficient (no unit).

4. Discussion

Although changes in the Seine estuary on benthic communities were already documented (Dauvin et al., 2010; Dauvin and Pezy, 2013), fish communities were not as well studied. A study on French coastal fish communities acknowledged that the Seine estuary was well impacted by fishing activities as soon as 1995 (Rochet et al., 2005). However, it had no information on how fish communities in the nursery reacted to such changes or how they shifted in time, only that the condition of the estuary did not improve nor decline. Using the NOURSEINE survey discontinuous available over 20 years, we have described and documented taxonomic and functional changes in fish communities in the Seine estuary.

4.1. Spatial patterns

The NOURSEINE survey provided a dataset that spanned the largest area from the Seine's mouth to the 20 meters depth limit. More often, surveys on fish communities focused on the Seine estuary without venturing far offshore (Rybarczyk and Elkaim, 2003; Day et al., 2021). The fish assemblages were mostly structured on an inshore-offshore gradient, with the sectors closest to the estuary being taxonomically richer than the others. This pattern is quite common and found in other estuaries of the Eastern English-French Channel, such as the Bay of Somme (McLean et al., 2019b). This coastal gradient also described the distribution of juveniles in the Seine estuary. Coastal areas enhance juveniles' growth and survival, explaining their distribution (?). However, mean densities showed a pattern that did not follow the structure of fish-specific richness. Densities were low in the Seine's channels (sector F and M) while the highest were on the sectors between 5 and 10 meters deep (D, H, K) whether species richness was high (D) or low (H

and K).

Fish assemblages were quite distinct in space, and previous studies support these characteristic space occupancies. The dragonet assemblage included species like *B. luteum* or *L. limanda* that generally prefer saline waters (Henderson, 1998; Amara et al., 2004). Although no literature exists on the salinity tolerance of the dragonet, we hypothesised that it also avoided estuarine waters. Gobiidae assemblage had a coastal presence in the estuary's channels and out and was occasionally seen in the offshore sectors. The main species encountered on the French coast of the eastern English-French Channel is *Pomatoschistus microps*. The literature on the ecology of this species showed a species that preferred coastal waters (Selleslagh et al., 2009) and tolerated less marine waters (Leitão et al., 2006). The occurrence of this assemblage on offshore stations may be explained by the presence of the other species representing it, such as *Scophthalmus rhombus* or *Chelidonichthys lucerna* that do not visit shallow water regularly (Vinagre et al., 2011; McCarthy and Marriott, 2018). The pelagic-like assemblage was not found on the deepest hauls but rather with the benthic-like assemblage in the Seine's mouth. In coastal waters, the significant presence of juveniles in those two assemblages characterised their localisation as highly productive areas. Planktivorous fishes in the Seine estuary find marine zooplanktonic species (Mouny and Dauvin, 2002) while the diversity of benthic communities sustain benthivorous species (Baffreau et al., 2017). The fish species richness reflected by the Shannon index associated and this benthic richness characterised by Baffreau et al. (2017) demonstrate that this part of the study area is the most productive.

4.2. Environmental changes and temporal trends on fish populations

The Seine estuary underwent major changes with human development (Lesourd et al., 2001) which impacted biological communities (Rochet et al., 2005; Dauvin et al., 2010). Nearly all the chosen environmental parameters displayed a trend that reflected some of these changes. Several factors may explain the decrease of the chlorophyll *a* concentration in the estuary however one of the significant changes is the decrease of phosphorus following the new regulation on washing powders (Aissa-Grouz et al., 2018). This regulation developed in the 2000s corresponded to the time when the chlorophyll *a* concentration switched from positive to negative anomalies. Correlatively, turbidity also switched to negative anomalies in the 2000s, but for different reasons. The morphological changes in the Seine estuary were the main driver of its trend as the river flow. Models developed on sediment dynamics showed that the estuarine turbidity maximum moved upstream, especially during low river flow (Grasso and Le Hir, 2019). The morphological trends also caused the marinization of the most upstream part of the study area as shown in salinity outputs of Grasso and Le Hir (2019). The northern sector especially has seen its salinity increase which may be the cause of the decrease

of *P. flesus* in the survey. The species which seemingly saw its population drop might have moved to more suitable habitats as this species develops in low salinity environments (O'Neill et al., 2011).

One biological indicator that correlated well with the chlorophyll *a* concentration and the turbidity trend was the total density of fish and the juveniles' densities. Such a link was already described in an estuarine environment in the USA, where there was a positive link between turbidity and marine fish abundance (Peterson and Ross, 1991) for marine fishes in general. The presence of juveniles on more turbid waters is often related to protection from predation (Cyrus and Blaber, 1987). The reduction of juvenile abundance in the Seine estuary was linked to the variability in the benthic and pelagic assemblages, which included many young-of-the-year cohorts. Among the juveniles, many pelagic species like *C. harengus* (and *S. sprattus* although the Spearman correlation was not significant) saw their densities drop. Turbidity acting as a protection to predation for these species (De Robertis et al., 2003), it may be possible that the decrease of turbidity had strengthened the predation pressure.

However, turbidity is not the only factor at play. *C. harengus* is a cold-water species, and the Seine estuary has seen its temperature increase since a minimum in 1985. Other parts of the English-French Channel have documented this warming, whether in Plymouth (Hawkins et al., 2003) or in the Bay of Somme (Auber et al., 2017). Both these studies also linked the warming of the Channel to the decline of small pelagic species like *C. harengus* and *S. sprattus*. The dab (*L. limanda*) and demersal species like the bib (*T. luscus*) or the whiting (*Merlangius merlangus*) also preferring colder water (dab: Henderson (1998), bib and whiting: Poulard and Blanchard (2005)) may have decreased because of the temperature, which was a result also seen in Auber et al. (2017). The only species they found increased with the seawater temperature was *Arnoglossus spp.* which also increased significantly in the Seine estuary. However, population dynamics are often more complex than it appears, and other factors may modify the relationship between variables. For example, while *S. sprattus* decreased in density in the English-French Channel, in the Bay of Biscay, densities of the same taxa have increased, which was also significantly correlated with the temperature (Pasquaud et al., 2012).

Recent studies showed that in terms of habitat in a nursery, the structure of said habitat was more important than its type (Bradley et al., 2019). The Seine estuary has drastically changed, losing some of its ecological functions (Le Pape et al., 2007). Sediment evolution showed fast evolution from a mud dominated facies to a sand facies (Lesourd et al., 2016). These environments were not as optimal for demersal species and may have accelerated their declines in density as seen in other parts of the North Sea (Reubens et al., 2013). When looking at the trend of the taxa that composed the

benthopelagic group in the Bay of Seine, they seem to follow the same trend described in the Seine estuary, meaning that their decrease in density may have factors unrelated to the estuary's condition (Figure 13).

4.3. Changes in taxonomy and functionality

4.3.1. Comparison of both approach

Using both taxonomical and functional analyses in community ecology allow to cross-information to best describe fish communities but can generate divergent results (Villéger et al., 2010; McLean et al., 2019a). In our results, both methods displayed many similarities in the changes they described. On one side, fish assemblages of pelagic-like taxa were highly variable in density and were not spatially dominant in the estuary. On the other side, pelagic planktivorous fishes saw their density decreasing. Variation of *C. harengus* has already been discussed previously and previous studies have shown that these phenomena are expected for this species and other small pelagic species (Alheit and Hagen, 1997). However, the functional analysis shows that herring are not replaced by sardines in the Seine estuary, decreasing the presence of pelagic and planktivorous traits. One explanation could be that the quality of the estuary has decreased for these fishes, with the decrease of the chlorophyll *a* concentration. Even if this parameter has no direct link to the spatial distribution of planktivorous fishes, it can be used as a proxy of zooplankton abundance, their primary prey (Giannoulaki et al., 2011; Denis et al., 2016). Based on this relation, the Seine estuary may have become a less valuable habitat for these taxa at a juvenile stage. The decrease of the chlorophyll *a* concentration observed in our results is also true for the English Channel and the explanation for this trend are yet to be clarified (Gohin et al., 2019).

The changes in the benthic-like assemblage illustrate the contribution of the functional approach in our result. This assemblage was composed of two functional groups being the demersal benthivorous (61%) and benthopelagic generalist (35%). While the representation of the benthopelagic decreased after 2002, the assemblage remained important (25% of the total density in 2010, 2017 and 2019), and none of the traits characterising the functional group decreased significantly. The relative closeness of the two demersal groups (demersal and benthopelagic) may be related to functional traits that are shared between these two groups, counterbalancing the decrease of the benthopelagic fishes. However, a study on trophic networks in the Seine estuary presents results corroborating the change seen with benthopelagic generalists (Tecchio et al., 2016). The authors found a diminution in piscivorous fishes biomass and in transfer efficiency around the trophic level 4 in both the northern and southern channel (sectors F and M). The transfer of biomass from these higher levels is hypothesised to be linked to harbour development between 2002 and 2005.

4.3.2. Anthropogenic disturbances effects

Even though the most represented assemblages are the two poorest in terms of functional richness, the global functional richness of the Seine estuary did not decrease. The resilience of the functional state of an ecosystem is often linked to the redundancy of said traits. In Portugal, Baptista et al. (2021) found nearshore fish communities resilient with high species richness and functional redundancy. Our results explored resiliency with the functional indices. This functional redundancy and dispersion are expected to decrease when disturbances grow, and contrary to the functional richness, they react to even minor disturbances (Mouillot et al., 2013). In the Seine estuary, the dragonet and Gobiidae assemblages possessed the highest redundancy and the lowest functional richness and dispersion. These assemblages illustrate a functional homogeneity where most taxa share the same traits. The dragonet assemblage, the poorest and most structured, stayed mainly stable through the years. In term of resilience, this assemblage maintains the benthivorous function but represents a low value on a biodiversity point of view. The benthic-like and pelagic-like assemblages have high functional and specific richness. Their distribution in the estuary puts them at the forefront of the potential disturbances generated by the harbour development. Within these assemblages, the functional indices did not display a trend reflecting said disturbances (i.e. decrease in functional dispersion and redundancy). However, the figure 10 illustrate that their occurrences fluctuate after the 2002 survey, with years like 2008, 2009 and 2018 where they are not abundant. Instead of losing functional redundancy, the Seine estuary rich functional group seems to be slowly fading with time.

5. Conclusion

This study described the changes in the fish communities of the Seine estuary over 13 discontinuous years using taxonomical and functional methodologies. Both methods provided similar results, pointing towards a decline of small pelagic fishes in the Seine estuary and changes in the demersal assemblage. These changes were best explained by the changes of the turbidity and the chlorophyll *a* concentration in the estuary, both of which have been altered following human activities. The results followed conclusions of previous studies, such as the reduction of the nursery quality (Le Pape et al., 2007) with the decrease of juvenile biomass. Apart from the pelagic fishes, other assemblages have been relatively resilient to environmental and anthropogenic changes. Resilience in estuary communities have been documented already (James et al., 2018), and while it may indicate that some of the changes are not irreversible, management measures are necessary before a threshold is trespassed and other ecological functions are threatened. The spatially contrasted distribution of the assemblage should help focus the effort on the area where richness is still high. Understanding how species use the nursery surface is necessary to implement effective restoration measures (Bradley et al., 2019). Further studies should then emphasize

on investigating this spatial segregation in fish assemblages and see if it is purely environmental variables at play or if other factors are also constrain the Seine estuary's spatial organisation.

A. Appendix

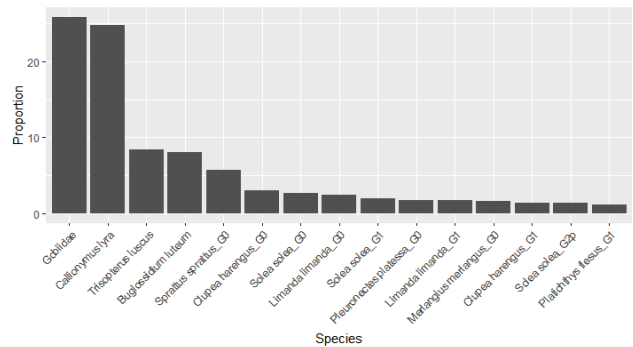


Figure 8: Relative proportion (in %) of the total density of the 15 most represented taxa in the NOURSEINE survey.

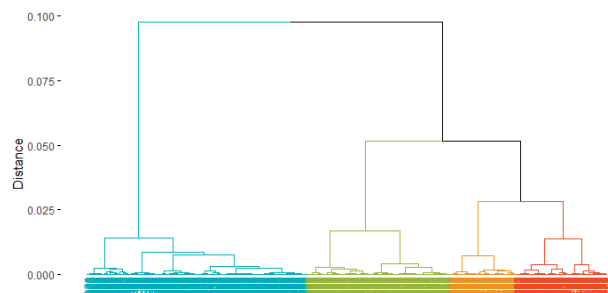


Figure 9: Dendrogram representing the clustering's result of the coordinates of each taxa in the geometric space of the ordination of the community matrix. Ward's criteria is used to perform the clustering. Colors indicate the four assemblages defined by the optimal number of groups obtained with NbClust R library (Charrad et al., 2014).

CRedit authorship contribution statement

Thibault Cariou: Conceptualization, Data curation, Formal analysis, Visualization, Investigation, Writing original draft.. **Camille Vogel:** Data curation, Writing - Original draft preparation, Project administration, Funding acquisition.. **Camille Vogel:** Conceptualization, Investigation, Writing original draft, Supervision.. **Laurent Dubroca:** Conceptualization, Investigation, Writing original draft, Supervision..

References

Aissa-Grouz, N., Garnier, J., Billen, G., 2018. Long trend reduction of phosphorus wastewater loading in the Seine: determination of phosphorus speciation and sorption for modeling algal growth. Environmental

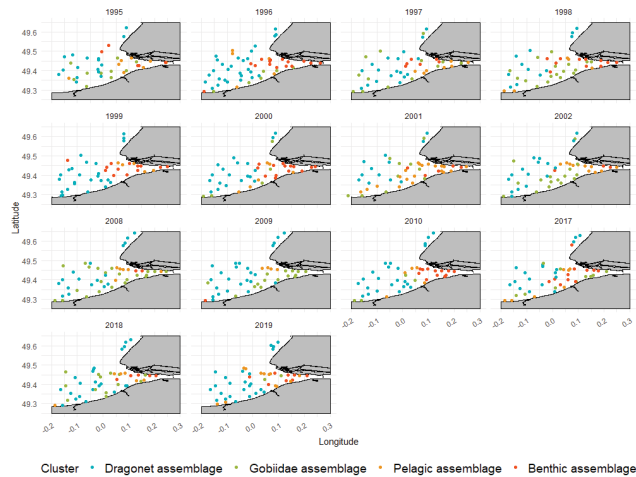


Figure 10: Annual distribution of communities' assemblage in the Seine estuary. Each point represent a haul and its colors correspond to the assemblage it belongs to.

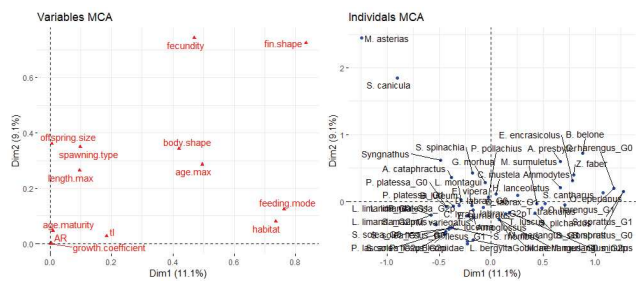


Figure 11: Multiple correspondence analysis (MCA) based on the traits data of Beukhof et al. (2019) and the 44 taxa selected in the NOURSEINE survey. The left panel represents the variables (traits) in ordination space. The right panel represents the individual position (taxa) in the same space.

Science and Pollution Research 25, 23515–23528. Publisher: Springer.

Alheit, J., Hagen, E., 1997. Long-term climate forcing of European herring and sardine populations. *Fisheries Oceanography* 6, 130–139. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2419.1997.00035.x>, doi:10.1046/j.1365-2419.1997.00035.x. publisher: John Wiley & Sons, Ltd.

Amara, R., Mahé, K., LePape, O., Desroy, N., 2004. Growth, feeding and distribution of the solenette *Buglossidium luteum* with particular reference to its habitat preference. *Journal of Sea Research* 51, 211–217. Publisher: Elsevier.

Araújo, F.G., Pinto, S.M., Neves, L.M., de Azevedo, M.C.C., 2017. Inter-annual changes in fish communities of a tropical bay in southeastern Brazil: What can be inferred from anthropogenic activities? *Marine pollution bulletin* 114, 102–113. Publisher: Elsevier.

Auber, A., Gohin, F., Goascoz, N., Schlaich, I., 2017. Decline of cold-water fish species in the Bay of Somme (English Channel, France) in response to ocean warming. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 189, 189–202. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0272771416303808>, doi:10.1016/j.ecss.2017.03.010.

Baffreau, A., Pezy, J.P., Dancie, C., Chouquet, B., Hacquebart, P., Poisson, E., Foveau, A., Joncourt, Y., Duhamel, S., Navon, M., 2017. Mapping benthic communities: An indispensable tool for the preservation and management of the eco-socio-system in the Bay of Seine. *Regional Studies in Marine Science* 9, 162–173. Publisher: Elsevier.

Baptista, J., van der Linden, P., Martinho, F., Martins, R., Carneiro, M., Bento, E.G., Pardal, M.A., 2021. The functional composition

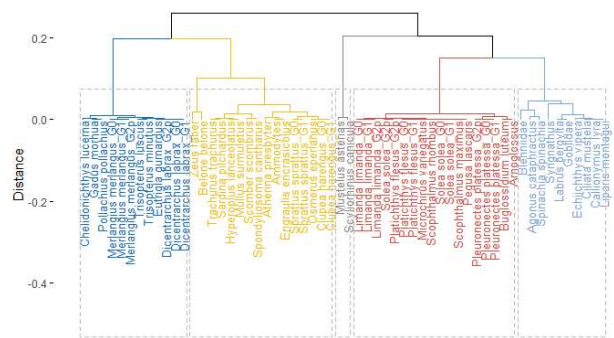


Figure 12: Dendrogram representing the clustering's result of the coordinates of each taxa in the geometric space of the ordination of the trait matrix. Ward's criteria is used to perform the clustering. Colors indicate the five functional groups defined by the optimal number of groups obtained with NbClust R library (Charrad et al., 2014).

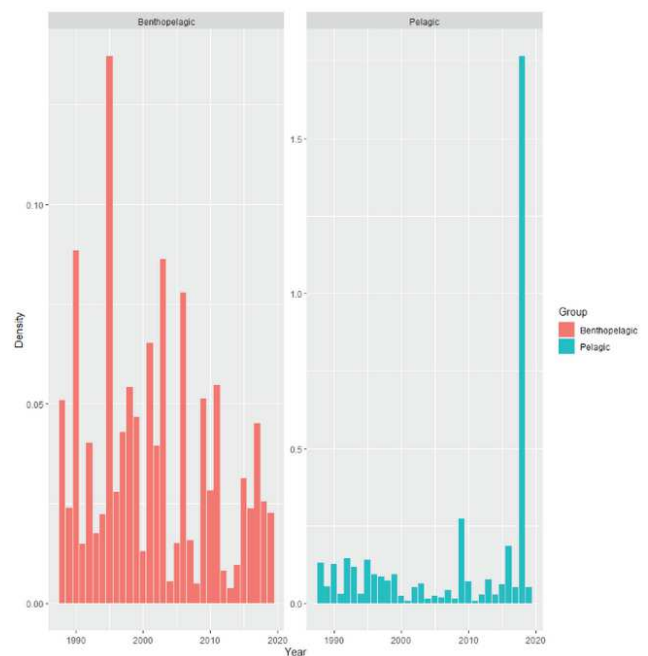


Figure 13: Mean annual density (ind.m⁻² of taxa in the Bay of Seine belonging to the benthopelagic and pelagic functional group determined in this study. Data from the Channel Ground Fish Survey (CGFS) are used.

of nearshore fish communities demonstrated by trait analysis: Response to environmental gradients. *Marine Pollution Bulletin* 169, 112562. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0025326X21005968>, doi:10.1016/j.marpolbul.2021.112562.

Belliard, J., Beslagic, S., Tales, E., 2020. Changes in fish communities of the Seine Basin over a long-term perspective. *The Seine River Basin*, 301 Publisher: Handbook of Environmental Chemistry, Springer: Cham, Switzerland.

Belliard, J., Boët, P., Tales, E., 1997. Regional and longitudinal patterns of fish community structure in the Seine River basin, France. *Environmental biology of fishes* 50, 133–147. Publisher: Springer.

Beukhof, E., Dencker, T.S., Palomares, M.L., Maureaud, A., 2019. A trait collection of marine fish species from North Atlantic and

Table 4

List of the six most representative taxa for each determined assemblage. A taxa can be representative through its higher abundance (V statistic positive) or its absence (V statistic negative).

Taxa	V Statistic	Assemblage mean	General mean	p-value
<i>Callionymus lyra</i>	21.1	0.7038	0.3950	5.9 ⁻⁹⁹
<i>Buglossidium luteum</i>	12.7	0.3207	0.2069	3.6 ⁻³⁷
<i>Limanda limanda</i> G1	8.2	0.1072	0.0677	3.1 ⁻¹⁶
<i>Arnoglossus spp</i>	7.0	0.0454	0.0246	2.3 ⁻¹²
<i>Spondyliosoma cantharus</i>	5.4	0.0205	0.0102	5.3 ⁻⁰⁸
<i>Limanda limanda</i> G0	4.9	0.1169	0.0912	7.7 ⁻⁰⁷
<i>Gobiidae</i>	17.4	0.7561	0.4252	5.3 ⁻⁶⁸
<i>Scophthalmus rhombus</i>	2.3	0.0198	0.0123	2.2 ⁻⁰²
<i>Chelidonichthys lucerna</i>	2.1	0.0498	0.0394	3.4 ⁻⁰²
<i>Pleuronectes platessa</i> G0	2.1	0.1122	0.0926	3.6 ⁻⁰²
<i>Clupea harengus</i> G1	-2.0	0.0115	0.0269	4.5 ⁻⁰²
<i>Platichthys flesus</i> G1	-2.0	0.0208	0.0345	3.9 ⁻⁰²
<i>Sprattus sprattus</i> G0	16.9	0.3940	0.1073	1.1 ⁻⁶⁴
<i>Clupea harengus</i> G0	13.7	0.2944	0.0922	6.2 ⁻⁴²
<i>Clupea harengus</i> G1	10.4	0.1221	0.0269	1.3 ⁻²⁵
<i>Dicentrarchus labrax</i> G1	8.0	0.1089	0.0371	4.3 ⁻¹⁵
<i>Dicentrarchus labrax</i> G0	6.0	0.0658	0.0210	1.8 ⁻⁰⁹
<i>Echiichthys vipera</i>	5.9	0.1168	0.0492	1.3 ⁻⁰⁹
<i>Solea solea</i> G0	16.3	0.2697	0.0801	5.2 ⁻⁶⁰
<i>Solea solea</i> G1	15.3	0.1781	0.0431	1.0 ⁻⁵²
<i>Solea solea</i> G2p	15.2	0.2155	0.0619	2.0 ⁻⁵²
<i>Trisopterus luscus</i>	13.2	0.3366	0.1103	1.1 ⁻³⁹
<i>Platichthys flesus</i> G1	10.8	0.1186	0.0345	4.5 ⁻²⁷
<i>Platichthys flesus</i> G2p	10	0.0857	0.0242	1.4 ⁻²³

Northeast Pacific continental shelf seas. See <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.900866>.

Bradley, M., Baker, R., Nagelkerken, I., Sheaves, M., 2019. Context is more important than habitat type in determining use by juvenile fish. *Landscape Ecology* 34, 427–442. Publisher: Springer.

Brown, C.J., Hobday, A.J., Ziegler, P.E., Welsford, D.C., 2008. Darwinian fisheries science needs to consider realistic fishing pressures over evolutionary time scales. *Marine Ecology Progress Series* 369, 257–266.

Cabral, H.N., Costa, M.J., Salgado, J.P., 2001. Does the Tagus estuary fish community reflect environmental changes? *Climate research* 18, 119–126.

Cariou, T., Dubroca, L., Vogel, C., 2020. Long term survey of the fish community and associated benthic fauna of the Seine estuary nursery grounds. *Scientific Data* 7, 229. URL: <https://www.nature.com/articles/s41597-020-0572-x>, doi:10.1038/s41597-020-0572-x. number: 1 Publisher: Nature Publishing Group.

Castro, N., Félix, P.M., Neto, J.M., Cabral, H., Marques, J.C., Costa, M.J., Costa, J.L., 2016. Fish communities' response to implementation of restoring measures in a highly artificialized estuary. *Ecological indicators* 67, 743–752. Publisher: Elsevier.

Charrad, M., Ghazzali, N., Boiteau, V., Niknafs, A., Charrad, M.M., 2014. Package 'nbclust'. *Journal of statistical software* 61, 1–36.

Chevillot, X., Pierre, M., Rigaud, A., Drouineau, H., Chaalali, A., Sautour, B., Lobry, J., 2016. Abrupt shifts in the Gironde fish community: an indicator of ecological changes in an estuarine ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 549, 137–151.

Clarke, K.R., Ainsworth, M., 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology-Progress Series* 92, 205–205. Publisher: INTER RESEARCH.

Table 5

List of combined variables that best explain the dissimilarity depending on the number of variables in the model (BIOENV method). (-1) indicates that a 1-year lag has been applied (the correlation at time t is made with the value of the variable at time $t - 1$).

Variables	Correlation
Turbidity	0.4974
Chlorophyll a + Turbidity	0.4999
Chlorophyll a + Turbidity + Flow	0.3737
Chlorophyll a + Turbidity + Flow + Temperature(-1)	0.3048
Chlorophyll a + Turbidity + Flow + Temperature(-1) + Temperature	0.2304
Chlorophyll a + Turbidity + Flow + Temperature(-1) + Temperature + NAO	0.1857
Chlorophyll a + Turbidity + Flow + Temperature(-1) + Temperature + NAO + NAO(-1)	0.1076

Cloern, J.E., Abreu, P.C., Carstensen, J., Chauvaud, L., Elmgren, R., Grall, J., Greening, H., Johansson, J.O.R., Kahru, M., Sherwood, E.T., 2016. Human activities and climate variability drive fast-paced change across the world's estuarine-coastal ecosystems. *Global Change Biology* 22, 513–529. Publisher: Wiley Online Library.

Cloern, J.E., Jassby, A.D., Schraga, T.S., Nejad, E., Martin, C., 2017. Ecosystem variability along the estuarine salinity gradient: Examples from long-term study of San Francisco Bay. *Limnology and Oceanography* 62, S272–S291. Publisher: Wiley Online Library.

Collins, S.L., Micheli, F., Hartt, L., 2000. A method to determine rates and patterns of variability in ecological communities. *Oikos* 91, 285–293. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1034/j.1600-0706.2000.910209.x>, doi:https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910209.x. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1034/j.1600-0706.2000.910209.x>.

Cyrus, D.P., Blaber, S.J.M., 1987. The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. Part 1. Field studies at Lake St. Lucia on the southeastern coast of Africa. *Journal of Experimental Marine Biology*

- and Ecology 109, 53–70. Publisher: Elsevier.
- Dauvin, J.C., Alizier, S., Vallet, C., Ruellet, T., 2010. Does the Port 2000 harbour construction have an effect on the Seine estuary suprabenthic community? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86, 42–50. Publisher: Elsevier.
- Dauvin, J.C., Pezy, J.P., 2013. Long-term changes of the Seine estuary suprabenthos (1996–2012). *Journal of experimental marine biology and ecology* 448, 93–103. Publisher: Elsevier.
- Day, L., Brind'Amour, A., Cresson, P., Chouquet, B., Le Bris, H., 2021. Contribution of Estuarine and Coastal Habitats Within Nursery to the Diets of Juvenile Fish in Spring and Autumn. *Estuaries and Coasts*, 1–18. Publisher: Springer.
- De Robertis, A., Ryer, C.H., Veloza, A., Brodeur, R.D., 2003. Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60, 1517–1526. Publisher: NRC Research Press Ottawa, Canada.
- Denis, J., Vallet, C., Courcot, L., Lefebvre, V., Caboche, J., Antajan, E., Marchal, P., Loots, C., 2016. Feeding strategy of Downs herring larvae (*Clupea harengus* L.) in the English Channel and North Sea. *Journal of Sea Research* 115, 33–46. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S138511011630140X>, doi:10.1016/j.seares.2016.07.003.
- Elliott, M., Quintino, V., 2007. The Estuarine Quality Paradox, Environmental Homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine Pollution Bulletin* 54, 640–645. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0025326X07000549>, doi:10.1016/j.marpolbul.2007.02.003.
- 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 of London. Series B: Biological Sciences* 271, 655–661. Publisher: The Royal Society.
- Giannoulaki, M., Pyrounaki, M.M., Liorzou, B., Leonori, I., Valavanis, V.D., Tzagarakis, K., Bigot, J.L., Roos, D., Felice, A.D., Campanella, F., Somarakis, S., Arneri, E., Machias, A., 2011. Habitat suitability modelling for sardine juveniles (*Sardina pilchardus*) in the Mediterranean Sea. *Fisheries Oceanography* 20, 367–382. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2419.2011.00590.x>, doi:<https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2011.00590.x>, eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1365-2419.2011.00590.x>.
- Gohin, F., Van der Zande, D., Tilstone, G., Eleveld, M.A., Lefebvre, A., Andrieux-Loyer, F., Blauw, A.N., Bryère, P., Devreker, D., Garnesson, P., Hernández Fariñas, T., Lamaury, Y., Lampert, L., Lavigne, H., Menet-Nedelec, F., Pardo, S., Saulquin, B., 2019. Twenty years of satellite and in situ observations of surface chlorophyll-a from the northern Bay of Biscay to the eastern English Channel. Is the water quality improving? *Remote Sensing of Environment* 233, 111343. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0034425719303621>, doi:10.1016/j.rse.2019.111343.
- Grasso, F., Le Hir, P., 2019. Influence of morphological changes on suspended sediment dynamics in a macrotidal estuary: diachronic analysis in the Seine Estuary (France) from 1960 to 2010. *Ocean Dynamics* 69, 83–100. Publisher: Springer.
- 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. Publisher: Elsevier.
- Henderson, P.A., 1998. On the variation in dab *Limanda limanda* recruitment: a zoogeographic study. *Journal of Sea Research* 40, 131–142.
- James, N.C., Adams, J.B., Connell, A.D., Lamberth, S.J., MacKay, C.F., Snow, G.C., Van Niekerk, L., Whitfield, A.K., 2020. High flow variability and storm events shape the ecology of the Mbashe Estuary, South Africa. *African Journal of Aquatic Science* 45, 131–151. Publisher: Taylor & Francis.
- James, N.C., Lamberth, S.J., Midgley, C., Whitfield, A.K., 2018. Resilience of fish assemblages in the Breede Estuary, South Africa, to environmental perturbations. *Environmental biology of fishes* 101, 109–126. Publisher: Springer.
- Lablerté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305. Publisher: Wiley Online Library.
- Lablerté, E., Legendre, P., Shipley, B., Lablerté, M.E., 2014. Package 'FD'. Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology .
- Le Pape, O., Gilliers, C., Riou, P., Morin, J., Amara, R., Désaunay, Y., 2007. Convergent signs of degradation in both the capacity and the quality of an essential fish habitat: state of the Seine estuary (France) flatfish nurseries. *Hydrobiologia* 588, 225–229.
- Lefran, A., Fariñas, T.H., Gohin, F., Clauquin, P., 2021. Decadal trajectories of phytoplankton communities in contrasted estuarine systems in an epicontinental sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 107409. Publisher: Elsevier.
- Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271–280. Publisher: Springer.
- Leitão, R., Martinho, F., Neto, J.M., Cabral, H., Marques, J.C., Pardal, M.A., 2006. Feeding ecology, population structure and distribution of *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) in a temperate estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and shelf science* 66, 231–239. Publisher: Elsevier.
- Lesourd, S., Lesueur, P., Brun-Cottan, J.C., Auffret, J.P., Poupinet, N., Laignel, B., 2001. Morphosedimentary evolution of the macrotidal Seine estuary subjected to human impact. *Estuaries* 24, 940–949. Publisher: Springer.
- Lesourd, S., Lesueur, P., Fisson, C., Dauvin, J.C., 2016. Sediment evolution in the mouth of the Seine estuary (France): A long-term monitoring during the last 150 years. *Comptes Rendus Geoscience* 348, 442–450. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1631071315001339>, doi:10.1016/j.crte.2015.08.001.
- Lê, S., Josse, J., Husson, F., 2008. FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of statistical software* 25, 1–18.
- Mazancourt, C.d., Isbell, F., Larocque, A., Berendse, F., Luca, E.D., Grace, J.B., Haegeman, B., Polley, H.W., Roscher, C., Schmid, B., Tilman, D., Ruijven, J.v., Weigelt, A., Wilsey, B.J., Loreau, M., 2013. Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. *Ecology Letters* 16, 617–625. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ele.12088>, doi:<https://doi.org/10.1111/ele.12088>, eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/ele.12088>.
- McCarthy, I., Marriott, A., 2018. Age, growth and maturity of tub gurnard (*Chelidonichthys lucerna* Linnaeus 1758; triglididae) in the inshore coastal waters of northwest Wales, UK. *Journal of Applied Ichthyology* 34, 581–589.
- McLean, M., Mouillot, D., Lindegren, M., Villéger, S., Engelhard, G., Murgier, J., Auber, A., 2019a. Fish communities diverge in species but converge in traits over three decades of warming. *Global change biology* 25, 3972–3984. Publisher: Wiley Online Library.
- McLean, M.J., Mouillot, D., Goascoz, N., Schlaich, I., Auber, A., 2019b. Functional reorganization of marine fish nurseries under climate warming. *Global change biology* 25, 660–674. Publisher: Wiley Online Library.
- McWilliam, M., Pratchett, M.S., Hoogenboom, M.O., Hughes, T.P., 2020. Deficits in functional trait diversity following recovery on coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287, 20192628. URL: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2019.2628>, doi:10.1098/rspb.2019.2628. Publisher: Royal Society.
- Meybeck, M., Lestel, L., Carré, C., Bouleau, G., Garnier, J., Mouchel, J.M., 2018. Trajectories of river chemical quality issues over the Longue Durée: the Seine River (1900S–2010). *Environmental Science and Pollution Research* 25, 23468–23484. Publisher: Springer.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 167–177. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534712002650>, doi:10.1016/j.tree.2012.10.004.

- Mouillot, D., Spatharis, S., Reizopoulou, S., Laugier, T., Sabetta, L., Basset, A., Chi, T., 2006. Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16, 469–482. Publisher: John Wiley & Sons.
- Mouny, P., Dauvin, J.C., 2002. Environmental control of mesozooplankton community structure in the Seine estuary (English Channel). *Oceanologica Acta* 25, 13–22. Publisher: Elsevier.
- Murrell, M.C., Lores, E.M., 2004. Phytoplankton and zooplankton seasonal dynamics in a subtropical estuary: importance of cyanobacteria. *Journal of Plankton Research* 26, 371–382. Publisher: Oxford University Press.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, M.H.H., 2015. Vegan community ecology package: ordination methods, diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists. R package ver , 2–3.
- O'Neill, B., De Raedemaeker, F., McGrath, D., Brophy, D., 2011. An experimental investigation of salinity effects on growth, development and condition in the European flounder (*Platichthys flesus* L.). *Journal of experimental marine biology and ecology* 410, 39–44.
- Pasquaud, S., Béguer, M., Larsen, M.H., Chaalali, A., Cabral, H., Lobry, J., 2012. Increase of marine juvenile fish abundances in the middle Gironde estuary related to warmer and more saline waters, due to global changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 104, 46–53. Publisher: Elsevier.
- Pecuchet, L., Lindegren, M., Hidalgo, M., Delgado, M., Esteban, A., Fock, H.O., Gil de Sola, L., Punzón, A., Sólmundsson, J., Payne, M.R., 2017. From traits to life-history strategies: Deconstructing fish community composition across European seas. *Global Ecology and Biogeography* 26, 812–822. Publisher: Wiley Online Library.
- Peterson, M.S., Ross, S.T., 1991. Dynamics of littoral fishes and decapods along a coastal river-estuarine gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 33, 467–483. Publisher: Elsevier.
- Poulard, J.C., Blanchard, F., 2005. The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES journal of Marine Science* 62, 1436–1443. Publisher: Oxford University Press.
- Reubens, J.T., Braeckman, U., Vanaverbeke, J., Van Colen, C., Degraer, S., Vincx, M., 2013. Aggregation at windmill artificial reefs: CPUE of Atlantic cod (*Gadus morhua*) and pouting (*Trisopterus luscus*) at different habitats in the Belgian part of the North Sea. *Fisheries Research* 139, 28–34. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016578361200327X>, doi:10.1016/j.fishres.2012.10.011.
- Ricotta, C., de Bello, F., Moretti, M., Caccianiga, M., Cerabolini, B.E., Pavoine, S., 2016. Measuring the functional redundancy of biological communities: a quantitative guide. *Methods in Ecology and Evolution* 7, 1386–1395. Publisher: Wiley Online Library.
- Rochet, M.J., Trenkel, V., Bellail, R., Coppin, F., Le Pape, O., Mahé, J.C., Morin, J., Poulard, J.C., Schlaich, I., Souplet, A., 2005. Combining indicator trends to assess ongoing changes in exploited fish communities: diagnostic of communities off the coasts of France. *ICES Journal of marine Science* 62, 1647–1664. Publisher: Oxford University Press.
- Ross, A.C., Najjar, R.G., Li, M., Mann, M.E., Ford, S.E., Katz, B., 2015. Sea-level rise and other influences on decadal-scale salinity variability in a coastal plain estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 157, 79–92. Publisher: Elsevier.
- Rybarczyk, H., Elkam, B., 2003. An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58, 775–791.
- Selleslagh, J., Amara, R., Laffargue, P., Lesourd, S., Lepage, M., Girardin, M., 2009. Fish composition and assemblage structure in three Eastern English Channel macrotidal estuaries: a comparison with other French estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81, 149–159. Publisher: Elsevier.
- Team, R.C., 2013. R: A language and environment for statistical computing. Publisher: Vienna, Austria.
- Tecchio, S., Chaalali, A., Raoux, A., Tous Rius, A., Lequesne, J., Girardin, V., Lassalle, G., Cachera, M., Riou, P., Lobry, J., Dauvin, J.C., Niquil, N., 2016. Evaluating ecosystem-level anthropogenic impacts in a stressed transitional environment: The case of the Seine estuary. *Ecological Indicators* 61, 833–845. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1470160X15005877>, doi:10.1016/j.ecolind.2015.10.036.
- Teichert, N., Lepage, M., Lobry, J., 2018. Beyond classic ecological assessment: The use of functional indices to indicate fish assemblages sensitivity to human disturbance in estuaries. *Science of The Total Environment* 639, 465–475. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969718318278>, doi:10.1016/j.scitotenv.2018.05.179.
- Teichert, N., Lepage, M., Sagouis, A., Borja, A., Chust, G., Ferreira, M.T., Pasquaud, S., Schinegger, R., Segurado, P., Argillier, C., 2017. Functional redundancy and sensitivity of fish assemblages in European rivers, lakes and estuarine ecosystems. *Scientific Reports* 7, 17611. URL: <https://www.nature.com/articles/s41598-017-17975-x>, doi:10.1038/s41598-017-17975-x. bandiera_abtest: a Cc_license_type: cc_by Cg_type: Nature Research Journals Number: 1 Primary_atype: Research Publisher: Nature Publishing Group Subject_term: Biodiversity;Community ecology;Conservation biology Subject_term_id: biodiversity;community-ecology;conservation.
- Teixeira, H., Salas, F., Borja, A., Neto, J.M., Marques, J.C., 2008. A benthic perspective in assessing the ecological status of estuaries: the case of the Mondego estuary (Portugal). *Ecological Indicators* 8, 404–416. Publisher: Elsevier.
- Uncles, R.J., Hooper, T., Stephens, J.A., Harris, C., 2018. Seasonal variability of turbidity, salinity, temperature and suspended chlorophyll in a strongly tidal sub-estuary: The Lynher Marine Conservation Zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 212, 253–264. Publisher: Elsevier.
- Valenti, J.L., Grothues, T.M., Able, K.W., 2017. Estuarine fish communities along a spatial urbanization gradient. *Journal of Coastal Research* , 254–268. Publisher: The Coastal Education and Research Foundation.
- Villéger, S., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D., Vanni, M.J., 2017. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences* 79, 783–801. Publisher: Springer.
- Villéger, S., Mason, N.W., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–2301. Publisher: Wiley Online Library.
- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F., Mouillot, D., 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological applications* 20, 1512–1522. Publisher: Wiley Online Library.
- Vinagre, C., Silva, A., Lara, M., Cabral, H., 2011. Diet and niche overlap of southern populations of brill *scophthalmus rhombus* and turbot *scophthalmus maximus*. *Journal of Fish Biology* 79, 1383–1391.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>, doi:10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>.
- Warwick, R.M., Ashman, C.M., Brown, A.R., Clarke, K.R., Dowell, B., Hart, B., Lewis, R.E., Shillabeer, N., Somerfield, P.J., Tapp, J.F., 2002. Inter-annual changes in the biodiversity and community structure of the macrobenthos in Tees Bay and the Tees estuary, UK, associated with local and regional environmental events. *Marine ecology progress series* 234, 1–13.
- Whitfield, A.K., Elliott, M., 2002. Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries: a review of progress and some suggestions for the future. *Journal of Fish Biology* 61, 229–250. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01773.x>, doi:https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01773.x. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01773.x>.
- Ysebaert, T., Meininger, P.L., Meire, P., Devos, K., Berrevoets, C.M., Strucker, R.C., Kuijken, E., 2000. Waterbird communities along the estuarine salinity gradient of the Schelde estuary, NW-Europe. *Biodiversity & Conservation* 9, 1275–1296. Publisher: Springer.

Bibliographie

- Abarnou, A. and Simon, S. (1985). Contamination de l'estuaire et de la baie de Seine par le PCB-Bilan des études. In *La Baie de Seine. Colloque National du CNRS, 24-26 avril 1985*.
- Aissa-Grouz, N., Garnier, J., and Billen, G. (2018). Long trend reduction of phosphorus wastewater loading in the Seine : determination of phosphorus speciation and sorption for modeling algal growth. *Environmental Science and Pollution Research*, 25(24) :23515–23528. Publisher : Springer.
- Alheit, J. and Hagen, E. (1997). Long-term climate forcing of European herring and sardine populations. *Fisheries Oceanography*, 6(2) :130–139. Publisher : John Wiley & Sons, Ltd.
- Amara, R., Laffargue, P., Dewarumez, J. M., Maryniak, C., Lagardère, F., and Luzac, C. (2001). Feeding ecology and growth of O-group flatfish (sole, dab and plaice) on a nursery ground (Southern Bight of the North Sea). *Journal of Fish Biology*, 58(3) :788–803.
- Amara, R., Mahé, K., LePape, O., and Desroy, N. (2004). Growth, feeding and distribution of the solenette *Buglossidium luteum* with particular reference to its habitat preference. *Journal of Sea Research*, 51(3-4) :211–217. Publisher : Elsevier.
- Amara, R., Méziane, T., Gilliers, C., Hermel, G., and Laffargue, P. (2007). Growth and condition indices in juvenile sole *Solea solea* measured to assess the quality of essential fish habitat. *Marine Ecology Progress Series*, 351 :201–208.

- Amara, R., Selleslagh, J., Billon, G., and Minier, C. (2009). Growth and condition of 0-group European flounder, *Platichthys flesus* as indicator of estuarine habitat quality. *Hydrobiologia*, 627(1) :87. Publisher : Springer.
- Amiri, K., Shabanipour, N., and Eagderi, S. (2017). Using kriging and co-kriging to predict distributional areas of Kilka species (*Clupeonella* spp.) in the southern Caspian Sea. *International Journal of Aquatic Biology*, 5(2) :108–113.
- Anderson, K. and Gaston, K. J. (2013). Lightweight unmanned aerial vehicles will revolutionize spatial ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(3) :138–146. Publisher : Wiley Online Library.
- Antajan, E., Bastian, T., Raud, T., Brylinski, J.-M., Hoffman, S., Breton, G., Cornille, V., Delegrange, A., and Vincent, D. (2014). The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 along the English Channel and the North Sea French coasts : another introduction pathway in northern European waters? *Aquatic Invasions*, 9(2) :167–173. Publisher : Regional Euro-asian Biological Invasions Centre-reabic.
- Araújo, F. G., Pinto, S. M., Neves, L. M., and de Azevedo, M. C. C. (2017). Inter-annual changes in fish communities of a tropical bay in southeastern Brazil : What can be inferred from anthropogenic activities? *Marine pollution bulletin*, 114(1) :102–113. Publisher : Elsevier.
- Archambault, B., Rivot, E., Savina, M., and Le Pape, O. (2018). Using a spatially structured life cycle model to assess the influence of multiple stressors on an exploited coastal-nursery-dependent population. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 201 :95–104. Publisher : Elsevier.
- Auber, A., Gohin, F., Goascoz, N., and Schlaich, I. (2017). Decline of cold-water fish species in the Bay of Somme (English Channel, France) in response to ocean warming. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 189 :189–202.
- Bacouillard, L., Baux, N., Dauvin, J.-C., Desroy, N., Geiger, K. J., Gentil, F., and Thiébaud, . (2020). Long-term spatio-temporal changes of the muddy fine

BIBLIOGRAPHIE

- sand benthic community of the Bay of Seine (eastern English Channel). *Marine Environmental Research*, 161 :105062.
- Baffreau, A., Pezy, J.-P., Dancie, C., Chouquet, B., Hacquebart, P., Poisson, E., Foveau, A., Joncourt, Y., Duhamel, S., and Navon, M. (2017). Mapping benthic communities : An indispensable tool for the preservation and management of the eco-socio-system in the Bay of Seine. *Regional Studies in Marine Science*, 9 :162–173. Publisher : Elsevier.
- Ballance, L. T., Pitman, R. L., and Reilly, S. B. (1997). Seabird Community Structure Along a Productivity Gradient : Importance of Competition and Energetic Constraint. *Ecology*, 78(5) :1502–1518.
_eprint : <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1890/0012-9658%281997%29078%5B1502%3ASC%3A%5D2.0.CO%3B2>.
- Baptista, J., van der Linden, P., Martinho, F., Martins, R., Carneiro, M., Bento, E. G., and Pardal, M. . (2021). The functional composition of nearshore fish communities demonstrated by trait analysis : Response to environmental gradients. *Marine Pollution Bulletin*, 169 :112562.
- Barber, X., Conesa, D., López-Quílez, A., Martínez-Minaya, J., Paradinas, I., and Pennino, M. G. (2021). Incorporating biotic information in species distribution models : A coregionalized approach. *Mathematics*, 9(4) :417.
- Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., and Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological monographs*, 81(2) :169–193.
- Barceló, C., Ciannelli, L., Olsen, E. M., Johannessen, T., and Knutsen, H. (2016). Eight decades of sampling reveal a contemporary novel fish assemblage in coastal nursery habitats. *Global Change Biology*, 22(3) :1155–1167. Publisher : Wiley Online Library.
- Bastian, M., Pearson, R. G., and Boyero, L. U. Z. (2008). Effects of diversity loss on ecosystem function across trophic levels and ecosystems : A test in a detritus-based tropical food web. *Austral Ecology*, 33(3) :301–306.

- Bastos, L., Bio, A., and Iglesias, I. (2016). The Importance of Marine Observatories and of RAIAs in Particular. *Frontiers in Marine Science*, 0. Publisher : Frontiers.
- Baxter, P. W. and Hamilton, G. (2018). Learning to fly : integrating spatial ecology with unmanned aerial vehicle surveys. *Ecosphere*, 9(4) :e02194. Publisher : Wiley Online Library.
- Beck, M. W., Heck, K. L., Able, K. W., Childers, D. L., Eggleston, D. B., Gillanders, B. M., Halpern, B., Hays, C. G., Hoshino, K., and Minello, T. J. (2001). The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates : a better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *Bioscience*, 51(8) :633–641. Publisher : American Institute of Biological Sciences.
- Behrens, T. and Rossel, R. A. V. (2020). On the interpretability of predictors in spatial data science : The information horizon. *Scientific Reports*, 10(1) :1–10. Publisher : Nature Publishing Group.
- Behrens, T., Rossel, R. A. V., Kerry, R., MacMillan, R., Schmidt, K., Lee, J., Scholten, T., and Zhu, A.-X. (2019). The relevant range of scales for multi-scale contextual spatial modelling. *Scientific reports*, 9(1) :1–9. Publisher : Nature Publishing Group.
- Belliard, J., Beslagic, S., and Tales, E. (2020). Changes in fish communities of the Seine Basin over a long-term perspective. *The Seine River Basin*, page 301. Publisher : Springer, Cham.
- Bellier, E., Certain, G., Planque, B., Monestiez, P., and Bretagnolle, V. (2010). Modelling habitat selection at multiple scales with multivariate geostatistics : an application to seabirds in open sea. *Oikos*, 119(6) :988–999. Publisher : Wiley Online Library.
- Berkström, C., Eggertsen, L., Goodell, W., Cordeiro, C., Lucena, M. B., Gustafsson, R., Bandeira, S., Jiddawi, N., and Ferreira, C. E. L. (2020). Thresholds

BIBLIOGRAPHIE

- in seascape connectivity : the spatial arrangement of nursery habitats structure fish communities on nearby reefs. *Ecography*. Publisher : Wiley Online Library.
- Beucher, H. and Renard, D. (2016). Truncated Gaussian and derived methods. *Comptes Rendus Geoscience*, 348(7) :510–519.
- Beukema, J. J. (1992). Dynamics of juvenile shrimp Crangon crangon in a tidal-flat nursery of the Wadden Sea after mild and cold winters. *Marine ecology progress series*. Oldendorf, 83(2) :157–165.
- Beukhof, E., Dencker, T. S., Palomares, M. L., and Maureaud, A. (2019). A trait collection of marine fish species from North Atlantic and Northeast Pacific continental shelf seas. See <https://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.900866>.
- Beuret, J.-E. and Cadoret, A. (2014). From conflict analysis to the study of conflicting systems : The example of the three biggest french seaports (marseille-fos, le havre, and dunkirk). *Geographie, economie, societe*, 16(2) :207–231.
- Beyst, B., Vanaverbeke, J., Vincx, M., and Mees, J. (2002). Tidal and diurnal periodicity in macrocrustaceans and demersal fish of an exposed sandy beach, with special emphasis on juvenile plaice Pleuronectes platessa. *Marine Ecology Progress Series*, 225 :263–274.
- Blondel, V. D., Guillaume, J.-L., Lambiotte, R., and Lefebvre, E. (2008). Fast unfolding of communities in large networks. *Journal of statistical mechanics : theory and experiment*, 2008(10) :P10008. Publisher : IOP Publishing.
- Bodin, N., Tapie, N., Le Ménach, K., Chassot, E., Elie, P., Rochard, E., and Budzinski, H. (2014). PCB contamination in fish community from the Gironde Estuary (France) : Blast from the past. *Chemosphere*, 98 :66–72. Publisher : Elsevier.
- Boecklen, W. J., Yarnes, C. T., Cook, B. A., and James, A. C. (2011). On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 42 :411–440.

- Boero, F. (2009). Recent innovations in marine biology. *Marine Ecology*, 30 :1–12.
Publisher : Wiley Online Library.
- Boero, F., Kraberg, A. C., Krause, G., and Wiltshire, K. H. (2015). Time is an affliction : Why ecology cannot be as predictive as physics and why it needs time series. *Journal of Sea Research*, 101 :12–18.
- Bolle, L. J., Dapper, R., Witte, J. I., and Van Der Veer, H. W. (1994). Nursery grounds of dab (*Limanda limanda* L.) in the southern North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 32(3-4) :299–307.
- Bos, A. R. and Thiel, R. (2006). Influence of salinity on the migration of postlarval and juvenile flounder *Pleuronectes flesus* L. in a gradient experiment. *Journal of Fish Biology*, 68(5) :1411–1420.
- Bouvy, M., Ba, N., Ka, S., Sane, S., Pagano, M., and Arfi, R. (2006). Phytoplankton community structure and species assemblage succession in a shallow tropical lake (Lake Guiers, Senegal). *Aquatic Microbial Ecology*, 45(2) :147–161.
- Bradley, M., Baker, R., Nagelkerken, I., and Sheaves, M. (2019). Context is more important than habitat type in determining use by juvenile fish. *Landscape Ecology*, 34(2) :427–442.
- Brind-Amour, A., Chaalali, A., Tableau, A., and Pinsivy, V. (2018). Projet MOD-HANOUR : Modélisation des Habitats de Nourricerie en Baie de Seine. Rapport de recherche du programme Seine-Aval 5.
- Brind'Amour, A., Day, L., Cresson, P., Vogel, C., Chouquet, B., Pezy, J.-P., Dauvin, J. C., Duhamel, S., and Le Bris, H. (2021). Projet CAPES : CApacité trophique des nourriceries de Poissons de l'Estuaire de Seine. Rapport de recherche du programme Seine-Aval 6.
- Brind'Amour, A. and Lobry, J. (2009). Assessment of the ecological status of coastal areas and estuaries in France, using multiple fish-based indicators : a comparative analysis on the Vilaine estuary. *Aquatic Living Resources*, 22(4) :559–572.
Publisher : EDP Sciences.

BIBLIOGRAPHIE

- Cabral, H. N. (2000). Distribution and abundance patterns of flatfishes in the Sado estuary, Portugal. *Estuaries*, 23(3) :351–358. Publisher : Springer.
- Cabral, H. N., Costa, M. J., and Salgado, J. P. (2001). Does the Tagus estuary fish community reflect environmental changes? *Climate research*, 18(1-2) :119–126.
- Cabral, H. N., Lopes, M., and Loeper, R. (2002). Trophic niche overlap between flatfishes in a nursery area on the Portuguese coast. *Scientia Marina*, 66(3) :293–300.
- Cariou, T., Dubroca, L., and Vogel, C. (2020a). Dataset of biodiversity of the Seine nursery over 20 years in a highly disturbed environment. Type : dataset.
- Cariou, T., Dubroca, L., and Vogel, C. (2020b). Long term survey of the fish community and associated benthic fauna of the Seine estuary nursery grounds. *Scientific data*, 7(1) :1–8. Publisher : Nature Publishing Group.
- Cariou, T., Dubroca, L., Vogel, C., and Bez, N. (2021). Comparison of the spatiotemporal distribution of three flatfish species in the seine estuary nursery grounds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, page 107471.
- Carpentier, A., Coppin, F., Curet, L., Dauvin, J.-C., Delavenne, J., Dewarumez, J.-M., Dupuis, L., Foveau, A., Garcia, C., and Gardel, L. (2009). Atlas des Habitats des Ressources Marines de la Manche Orientale-CHARM II, Channel Habitat Atlas for marine Resource Management-CHARM II.
- Carruthers, T. R., Punt, A. E., Walters, C. J., MacCall, A., McAllister, M. K., Dick, E. J., and Cope, J. (2014). Evaluating methods for setting catch limits in data-limited fisheries. *Fisheries Research*, 153 :48–68. Publisher : Elsevier.
- Charrad, M., Ghazzali, N., Boiteau, V., and Niknafs, A. (2014). NbClust : an R package for determining the relevant number of clusters in a data set. *Journal of statistical software*, 61(1) :1–36.
- Chase, J. M. and Knight, T. M. (2013). Scale-dependent effect sizes of ecological drivers on biodiversity : why standardised sampling is not

- enough. *Ecology Letters*, 16(s1) :17–26. _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/ele.12112>.
- Chavan, V. and Penev, L. (2011). The data paper : a mechanism to incentivize data publishing in biodiversity science. *BMC Bioinformatics*, 12(15) :S2.
- Cheminée, A., Rider, M., Lenfant, P., Zawadzki, A., Mercière, A., Crec’hriou, R., Mercader, M., Saragoni, G., Neveu, R., Ternon, Q., and Pastor, J. (2017). Shallow rocky nursery habitat for fish : Spatial variability of juvenile fishes among this poorly protected essential habitat. *Marine Pollution Bulletin*, 119(1) :245–254.
- Chen, H., Chen, C.-Y., and Shao, K.-T. (2018). Time series dataset of fish assemblages near thermal discharges at nuclear power plants in northern Taiwan. *Scientific Data*, 5(1) :180085. Bandiera_abtest : a Cc_license_type : cc_publicdomain Cg_type : Nature Research Journals Number : 1 Primary_atype : Research Publisher : Nature Publishing Group Subject_term : Biodiversity ;Fisheries Subject_term_id : biodiversity ;fisheries.
- Chevillot, X., Pierre, M., Rigaud, A., Drouineau, H., Chaalali, A., Sautour, B., and Lobry, J. (2016). Abrupt shifts in the Gironde fish community : an indicator of ecological changes in an estuarine ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 549 :137–151.
- Ciannelli, L., Fauchald, P., Chan, K.-S., Agostini, V. N., and Dingsør, G. E. (2008). Spatial fisheries ecology : recent progress and future prospects. *Journal of Marine Systems*, 71(3-4) :223–236.
- Ciuti, S., Tripke, H., Antkowiak, P., Gonzalez, R. S., Dormann, C. F., and Heurich, M. (2018). An efficient method to exploit Li DAR data in animal ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(4) :893–904. Publisher : Wiley Online Library.
- Clarke, K. R. and Ainsworth, M. (1993). A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology-Progress Series*, 92 :205–205. Publisher : INTER RESEARCH.

BIBLIOGRAPHIE

- Colloca, F., Bartolino, V., Lasinio, G. J., Maiorano, L., Sartor, P., and Ardizzone, G. (2009). Identifying fish nurseries using density and persistence measures. *Marine Ecology Progress Series*, 381 :287–296.
- Colloca, F., Garofalo, G., Bitetto, I., Facchini, M. T., Grati, F., Martiradonna, A., Mastrantonio, G., Nikolioudakis, N., Ordinas, F., and Scarcella, G. (2015). The seascape of demersal fish nursery areas in the North Mediterranean Sea, a first step towards the implementation of spatial planning for trawl fisheries. *PloS one*, 10(3) :e0119590. Publisher : Public Library of Science San Francisco, CA USA.
- Coombs, S. H., Halliday, N. C., Southward, A. J., and Hawkins, S. J. (2005). Distribution and abundance of sardine (*Sardina pilchardus*) eggs in the English Channel from Continuous Plankton Recorder sampling, 1958-1980. *Marine Biological Association of the United Kingdom. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85(5) :1243. Publisher : Cambridge University Press.
- Correll, D. L. (1978). Estuarine productivity. *BioScience*, 28(10) :646–650.
- Costa, M. J., Vasconcelos, R., Costa, J. L., and Cabral, H. N. (2007). River flow influence on the fish community of the Tagus estuary (Portugal). *Hydrobiologia*, 587(1) :113–123. Publisher : Springer.
- Cote, D., Gregory, R. S., Morris, C. J., Newton, B. H., and Schneider, D. C. (2013). Elevated habitat quality reduces variance in fish community composition. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 440 :22–28.
- Courrat, A., Lobry, J., Nicolas, D., Laffargue, P., Amara, R., Lepage, M., Girardin, M., and Le Pape, O. (2009). Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81(2) :179–190. Publisher : Elsevier.
- Cressie, N. (1992). Statistics for spatial data. *Terra Nova*, 4(5) :613–617.

- Crise, A., Ribera d'Alcalà, M., Mariani, P., Petihakis, G., Robidart, J., Iudicone, D., Bachmayer, R., and Malfatti, F. (2018). A Conceptual Framework for Developing the Next Generation of Marine OBServatories (MOBs) for Science and Society. *Frontiers in Marine Science*, 0. Publisher : Frontiers.
- CRPMEM (2020). Rapport d'activité 2019 du CRPMEM Normandie. Technical report, CRPMEM.
- Csillag, F., Fortin, M.-J., and Dungan, J. L. (2000). On the limits and extensions of the definition of scale. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 81(3) :230–232.
- Cugier, P., Ménesguen, A., and Guillaud, J. (2005). Three-dimensional (3d) ecological modelling of the bay of seine (english channel, france). *Journal of Sea Research*, 54(1) :104–124.
- Cuvilliez, A., Deloffre, J., Lafite, R., and Bessineton, C. (2009). Morphological responses of an estuarine intertidal mudflat to constructions since 1978 to 2005 : The Seine estuary (France). *Geomorphology*, 104(3-4) :165–174. Publisher : Elsevier.
- Cyrus, D. P. and Blaber, S. J. M. (1987). The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. Part 1. Field studies at Lake St. Lucia on the southeastern coast of Africa. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 109(1) :53–70. Publisher : Elsevier.
- Daan, N., Gislason, H., G. Pope, J., and C. Rice, J. (2005). Changes in the north sea fish community : evidence of indirect effects of fishing? *ICES Journal of marine Science*, 62(2) :177–188.
- Dale, M. R. and Fortin, M.-J. (2009). Spatial autocorrelation and statistical tests : some solutions. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14(2) :188–206. Publisher : Springer.
- Dale, M. R. and Fortin, M.-J. (2014). *Spatial analysis : a guide for ecologists*. Cambridge University Press.

BIBLIOGRAPHIE

- Dance, M. A. and Rooker, J. R. (2015). Habitat-and bay-scale connectivity of sympatric fishes in an estuarine nursery. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 167 :447–457. Publisher : Elsevier.
- Dauvin, J.-C., Alizier, S., Vallet, C., and Ruellet, T. (2010). Does the Port 2000 harbour construction have an effect on the Seine estuary suprabenthic community? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86(1) :42–50. Publisher : Elsevier.
- Dauvin, J. C., Brind-Amour, A., Cuvilliez, A., Dancie, C., Desroy, N., Le Hir, P., Lesourd, S., Mear, Y., and Morin, J. (2012). Projet COLMATAGE : Couplage bio-morpho-sédimentaires et dynamique à long terme des habitats et peuplements benthiques et ichtyologiques en Seine aval. Projet Seine-Aval4.
- Dauvin, J.-C. and Pezy, J.-P. (2013). Long-term changes of the Seine estuary suprabenthos (1996–2012). *Journal of experimental marine biology and ecology*, 448 :93–103. Publisher : Elsevier.
- Dauvin, J.-C., Thiébaud, E., Gesteira, J. L. G., Ghertsos, K., Gentil, F., Ropert, M., and Sylvand, B. (2004). Spatial structure of a subtidal macrobenthic community in the Bay of Veys (western Bay of Seine, English Channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 307(2) :217–235. Publisher : Elsevier.
- Day, L., Brind'Amour, A., Cresson, P., Chouquet, B., and Le Bris, H. (2021). Contribution of Estuarine and Coastal Habitats Within Nursery to the Diets of Juvenile Fish in Spring and Autumn. *Estuaries and Coasts*, 44(4) :1100–1117.
- Day, L., Le Bris, H., Saulnier, E., Pinsivy, L., and Brind'Amour, A. (2020). Benthic prey production index estimated from trawl survey supports the food limitation hypothesis in coastal fish nurseries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 235 :106594. Publisher : Elsevier.
- De Raedemaeker, F., O'Connor, I., Brophy, D., and Black, A. (2011). Macrobenthic prey availability and the potential for food competition between 0 year group *Pleuronectes platessa* and *Limanda limanda*. *Journal of Fish Biology*, 79(7) :1918–1939.

- De Robertis, A., Ryer, C. H., Veloza, A., and Brodeur, R. D. (2003). Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60(12) :1517–1526. Publisher : NRC Research Press Ottawa, Canada.
- Deborde, J., Anschutz, P., Chaillou, G., Etcheber, H., Commarieu, M.-V., Lecroart, P., and Abril, G. (2007). The dynamics of phosphorus in turbid estuarine systems : Example of the Gironde estuary (France). *Limnology and Oceanography*, 52(2) :862–872. Publisher : Wiley Online Library.
- Deelman, E., Singh, G., Livny, M., Berriman, B., and Good, J. (2008). The cost of doing science on the cloud : the montage example. In *SC'08 : Proceedings of the 2008 ACM/IEEE conference on Supercomputing*, pages 1–12. Ieee.
- Delaunay, D. and Brind'Amour, A. (2018). Manuel des protocoles de campagne halieutique. Campagnes «Nourriceries».
- Demšar, U., Harris, P., Brunsdon, C., Fotheringham, A. S., and McLoone, S. (2013). Principal component analysis on spatial data : an overview. *Annals of the Association of American Geographers*, 103(1) :106–128. Publisher : Taylor & Francis.
- Denis, J., Vallet, C., Courcot, L., Lefebvre, V., Caboche, J., Antajan, E., Marchal, P., and Loots, C. (2016). Feeding strategy of Downs herring larvae (*Clupea harengus* L.) in the English Channel and North Sea. *Journal of Sea Research*, 115 :33–46.
- Derraik, J. G. (2002). The pollution of the marine environment by plastic debris : a review. *Marine pollution bulletin*, 44(9) :842–852.
- Desassis, N. and Renard, D. (2013). Automatic Variogram Modeling by Iterative Least Squares : Univariate and Multivariate Cases. *Mathematical Geosciences*, 45(4) :453–470.
- Desaunay, Y. and Beillois, P. (1976). Étude de la pêche artisanale en baie de Seine. Effet de l'exploitation des sables et graviers sur l'environnement marin.

BIBLIOGRAPHIE

- Domeier, M. L. and Nasby-Lucas, N. (2008). Migration patterns of white sharks *carcharodon carcharias* tagged at guadalupe island, mexico, and identification of an eastern pacific shared offshore foraging area. *Marine Ecology Progress Series*, 370 :221–237.
- 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., and Knowlton, N. (2011). Climate change impacts on marine ecosystems.
- Doray, M., Petitgas, P., Romagnan, J. B., Huret, M., Duhamel, E., Dupuy, C., Spitz, J., Authier, M., Sanchez, F., Berger, L., Dorémus, G., Bourriau, P., Grel-lier, P., and Massé, J. (2018). The PELGAS survey : Ship-based integrated monitoring of the Bay of Biscay pelagic ecosystem. *Progress in Oceanography*, 166 :15–29.
- Driscoll, C. T., Mason, R. P., Chan, H. M., Jacob, D. J., and Pirrone, N. (2013). Mercury as a global pollutant : sources, pathways, and effects. *Environmental science & technology*, 47(10) :4967–4983.
- Dubois, A. (2012). Caractéristique physique et état écologique Manche -Mer du Nord. État physique et chimique : Caractéristiques physiques - Débit fluviaux. Technical report.
- Ducklow, H. W., Doney, S. C., and Steinberg, D. K. (2009). Contributions of long-term research and time-series observations to marine ecology and biogeo-chemistry. *Annual Review of Marine Science*, 1 :279–302. Publisher : Annual Reviews.
- Duffy, J. E., Lefcheck, J. S., Stuart-Smith, R. D., Navarrete, S. A., and Edgar, G. J. (2016). Biodiversity enhances reef fish biomass and resistance to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(22) :6230–6235.
- Duval, P. (1982). Etude des nurseries littorales de l'estuaire de la Seine. Rapport ISTPM/GRPCM.
- Duval, P. (1985). Impact du milieu sur les nourriceries de poissons plat de la Baie de Seine.

- Dévier, M.-H., Le Dû-Lacoste, M., Akcha, F., Morin, B., Peluhet, L., Le Menach, K., Burgeot, T., and Budzinski, H. (2013). Biliary PAH metabolites, EROD activity and DNA damage in dab (*Limanda limanda*) from Seine Estuary (France). *Environmental Science and Pollution Research*, 20(2) :708–722.
- Eastwood, P. D., Meaden, G. J., Carpentier, A., and 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(2-3) :151–165. Publisher : Elsevier.
- Edworthy, C. and Strydom, N. (2016). Habitat partitioning by juvenile fishes in a temperate estuarine nursery, South Africa. *Scientia Marina*, 80(2) :151–161.
- Elliott, M. and McLusky, D. S. (2002). The need for definitions in understanding estuaries. *Estuarine, coastal and shelf science*, 55(6) :815–827. Publisher : Elsevier.
- Ellis, T. and Gibson, R. N. (1995). Size-selective predation of 0-group flatfishes on a Scottish coastal nursery ground. *Marine Ecology Progress Series*, 127 :27–37.
- Elphick, C. S. (2008). How you count counts : the importance of methods research in applied ecology. *Journal of Applied Ecology*, 45(5) :1313–1320. _eprint : <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1365-2664.2008.01545.x>.
- Emery, X. and Maleki, M. (2019). Geostatistics in the presence of geological boundaries : Application to mineral resources modeling. *Ore Geology Reviews*, 114 :103124.
- Emodnet (2019). Eu vessel density map. *Technical report*.
- Engelhard, G. H., Thurstan, R. H., MacKenzie, B. R., Alleway, H. K., Bannister, R. C. A., Cardinale, M., Clarke, M. W., Currie, J. C., Fortibuoni, T., Holm, P., Holt, S. J., Mazzoldi, C., Pinnegar, J. K., Raicevich, S., Volckaert, F. A. M., Klein, E. S., Lescrauwaet, A.-K., and Handling editor : Emory Anderson (2016). ICES meets marine historical ecology : placing the history of fish and fisheries in current policy context. *ICES Journal of Marine Science*, 73(5) :1386–1403.

BIBLIOGRAPHIE

- Enkhtur, B. (2013). Geostatistical modelling and mapping of air pollution. Master's thesis, University of Twente.
- Erdős, L., Kröel-Dulay, G., Bátori, Z., Kovács, B., Németh, C., Kiss, P. J., and Tölgyesi, C. (2018). Habitat heterogeneity as a key to high conservation value in forest-grassland mosaics. *Biological conservation*, 226 :72–80.
- Etherington, L. L. and Eggleston, D. B. (2000). Large-scale blue crab recruitment : linking postlarval transport, post-settlement planktonic dispersal, and multiple nursery habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 204 :179–198.
- Evans, R. G. (1947). The intertidal ecology of Cardigan Bay. *The Journal of Ecology*, pages 273–309. Publisher : JSTOR.
- Faasse, M. A., Bayha, K. M., et al. (2006). The ctenophore *mnemiopsis leidyi* a. agassiz 1865 in coastal waters of the netherlands : an unrecognized invasion. *Aquatic invasions*, 1(4) :270–277.
- Faria, C. and Almada, V. (2001). Microhabitat segregation in three rocky intertidal fish species in Portugal : does it reflect interspecific competition? *Journal of Fish Biology*, 58(1) :145–159. Publisher : Wiley Online Library.
- Ferrier, S. and Guisan, A. (2006). Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of applied ecology*, 43(3) :393–404. Publisher : Wiley Online Library.
- Flipo, N., Labadie, P., and Lestel, L. (2021). *The Seine River Basin*. Springer Nature.
- García-Girón, J., Heino, J., García-Criado, F., Fernández-Aláez, C., and Alahuhta, J. (2020). Biotic interactions hold the key to understanding metacommunity organisation. *Ecography*, 43(8) :1180–1190.
- García-Charton, J. A., Pérez-Ruzafa, A., Sánchez-Jerez, P., Bayle-Sempere, J. T., Reñones, O., and Moreno, D. (2004). Multi-scale spatial heterogeneity, habitat structure, and the effect of marine reserves on Western Mediterranean rocky reef fish assemblages. *Marine Biology*, 144(1) :161–182. Publisher : Springer.

- Gastauer, S., Scouling, B., and Parsons, M. (2017). Estimates of variability of goldband snapper target strength and biomass in three fishing regions within the Northern Demersal Scalefish Fishery (Western Australia). *Fisheries Research*, 193 :250–262. Publisher : Elsevier.
- Geng, Z., Punt, A. E., Wang, Y., Zhu, J., and Dai, X. (2020). On the dangers of including demographic analysis in bayesian surplus production models : A case study for indian ocean blue shark. *Fisheries Research*, 230 :105636.
- GEODE (2012). Suivis environnementaux des opérations de dragage et d’immersion - Annexe 2 : Effets et impacts des opérations de dragage et d’immersion sur l’environnement. Technical report, GEODE.
- Georgakarakos, S. and Kitsiou, D. (2008). Mapping abundance distribution of small pelagic species applying hydroacoustics and Co-Kriging techniques. In *Essential Fish Habitat Mapping in the Mediterranean*, pages 155–169. Springer.
- Ghertsos, K., Luczak, C., and Dauvin, J.-C. (2001). Identification of global and local components of spatial structure of marine benthic communities : example from the Bay of Seine (Eastern English Channel). *Journal of Sea Research*, 45(1) :63–77. Publisher : Elsevier.
- Giannoulaki, M., Pyrounaki, M. M., Liorzou, B., Leonori, I., Valavanis, V. D., Tsagarakis, K., Bigot, J. L., Roos, D., Felice, A. D., Campa-nella, F., Somarakis, S., Arneri, E., and Machias, A. (2011). Habitat suitability modelling for sardine juveniles (*Sardina pilchardus*) in the Mediterranean Sea. *Fisheries Oceanography*, 20(5) :367–382. _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1365-2419.2011.00590.x>.
- Gibson, R. N., Burrows, M. T., and Robb, L. (2011). Field experiments on depth selection by juvenile plaice *Pleuronectes platessa*. *Marine Ecology Progress Series*, 430 :197–205.
- Gibson, R. N., Robb, L., Wennhage, H., and Burrows, M. T. (2002). Ontogenetic changes in depth distribution of juvenile flatfishes in relation to predation risk

BIBLIOGRAPHIE

- and temperature on a shallow-water nursery ground. *Marine Ecology Progress Series*, 229 :233–244.
- Gilinsky, E. (1984). The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology*, 65(2) :455–468. Publisher : Wiley Online Library.
- Gillanders, B. M., Able, K. W., Brown, J. A., Eggleston, D. B., and Sheridan, P. F. (2003). Evidence of connectivity between juvenile and adult habitats for mobile marine fauna : an important component of nurseries. *Marine Ecology Progress Series*, 247 :281–295.
- Gilliers, C., Le Pape, O., Desaunay, Y., Morin, J., Guérault, D., and Amara, R. (2006). Are growth and density quantitative indicators of essential fish habitat quality? An application to the common sole *Solea solea* nursery grounds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69(1-2) :96–106. Publisher : Elsevier.
- Gohin, F., Van der Zande, D., Tilstone, G., Eleveld, M. A., Lefebvre, A., Andrieux-Loyer, F., Blauw, A. N., Bryère, P., Devreker, D., Garnesson, P., Hernández Farinías, T., Lamaury, Y., Lampert, L., Lavigne, H., Menet-Nedelec, F., Pardo, S., and Saulquin, B. (2019). Twenty years of satellite and in situ observations of surface chlorophyll-a from the northern Bay of Biscay to the eastern English Channel. Is the water quality improving? *Remote Sensing of Environment*, 233 :111343.
- Goodall, D. W. (1954). Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Australian Journal of Botany*, 2(3) :304–324. Publisher : CSIRO Publishing.
- Goulard, M. and Voltz, M. (1992). Linear coregionalization model : tools for estimation and choice of cross-variogram matrix. *Mathematical Geology*, 24(3) :269–286. Publisher : Springer.
- Grabowski, R. C., Windholz, T., and Chen, Y. (2005). Estimating exploitable stock biomass for the Maine green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) fishery using a spatial statistics approach. *Fishery Bulletin*, 103(2) :320–330.

- Grasso, F. and Le Hir, P. (2019). Influence of morphological changes on suspended sediment dynamics in a macrotidal estuary : diachronic analysis in the Seine Estuary (France) from 1960 to 2010. *Ocean Dynamics*, 69(1) :83–100. Publisher : Springer.
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'agrosa, C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., and Fox, H. E. (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319(5865) :948–952.
- Hampton, S. E., Strasser, C. A., Tewksbury, J. J., Gram, W. K., Budden, A. E., Batcheller, A. L., Duke, C. S., and Porter, J. H. (2013). Big data and the future of ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(3) :156–162. _eprint : <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1890/120103>.
- Hawkins, S. J., Southward, A. J., and Genner, M. J. (2003). Detection of environmental change in a marine ecosystem—evidence from the western English Channel. *Science of the total environment*, 310(1-3) :245–256. Publisher : Elsevier.
- Hays, G. C., Ferreira, L. C., Sequeira, A. M., Meekan, M. G., Duarte, C. M., Bailey, H., Bailleul, F., Bowen, W. D., Caley, M. J., Costa, D. P., et al. (2016). Key questions in marine megafauna movement ecology. *Trends in ecology & evolution*, 31(6) :463–475.
- Henderson, P. A. (1998). On the variation in dab *Limanda limanda* recruitment : a zoogeographic study. *Journal of Sea Research*, 40(1-2) :131–142.
- Heupel, M. R. and Hueter, R. E. (2002). Importance of prey density in relation to the movement patterns of juvenile blacktip sharks (*Carcharhinus limbatus*) within a coastal nursery area. *Marine and Freshwater Research*, 53(2) :543–550. Publisher : CSIRO.
- Hewitt, J. E., Thrush, S. F., Dayton, P. K., and Bonsdorff, E. (2007). The effect of spatial and temporal heterogeneity on the design and analysis of empirical studies of scale-dependent systems. *The American Naturalist*, 169(3) :398–408.

BIBLIOGRAPHIE

- Hobbs, J. A., Bennett, W. A., and Burton, J. E. (2006). Assessing nursery habitat quality for native smelts (Osmeridae) in the low-salinity zone of the San Francisco estuary. *Journal of Fish Biology*, 69(3) :907–922.
- Hosseini, S. Z., Kappas, M., Chahouki, M. Z., Gerold, G., Erasmi, S., and Emam, A. R. (2013). Modelling potential habitats for *Artemisia sieberi* and *Artemisia aucheri* in Poshtkouh area, central Iran using the maximum entropy model and geostatistics. *Ecological Informatics*, 18 :61–68. Publisher : Elsevier.
- Husson, F., Lê, S., and Pagès, J. (2011). *Exploratory multivariate analysis by example using R*, volume 15. CRC press Boca Raton.
- James, N. C., Lamberth, S. J., Midgley, C., and Whitfield, A. K. (2018). Resilience of fish assemblages in the Breede Estuary, South Africa, to environmental perturbations. *Environmental biology of fishes*, 101(1) :109–126. Publisher : Springer.
- James, N. C., Leslie, T. D., Potts, W. M., Whitfield, A. K., and Rajkaran, A. (2019). The importance of different juvenile habitats as nursery areas for a ubiquitous estuarine-dependent marine fish species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 226 :106270.
- Janßen, H., Bastardie, F., Eero, M., Hamon, K. G., Hinrichsen, H.-H., Marchal, P., Nielsen, J. R., Le Pape, O., Schulze, T., Simons, S., Teal, L. R., and Tidd, A. (2018). Integration of fisheries into marine spatial planning : Quo vadis? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 201 :105–113.
- Jennings, S. and Kaiser, M. J. (1998). The effects of fishing on marine ecosystems. In *Advances in marine biology*, volume 34, pages 201–352. Elsevier.
- Jolliffe, I. T. and Cadima, J. (2016). Principal component analysis : a review and recent developments. *Philosophical Transactions of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 374(2065) :20150202.
- Karki, S., Bermejo, R., Wilkes, R., Monagail, M. M., Daly, E., Healy, M., Hanafin, J., McKinstry, A., Mellander, P.-E., Fenton, O., and Morrison, L. (2021). Mapping Spatial Distribution and Biomass of Intertidal *Ulva* Blooms Using Machine

- Learning and Earth Observation. *Frontiers in Marine Science*, 0. Publisher : Frontiers.
- Kavanaugh, M. T., Oliver, M. J., Chavez, F. P., Letelier, R. M., Muller-Karger, F. E., and Doney, S. C. (2016). Seascapes as a new vernacular for pelagic ocean monitoring, management and conservation. *ICES Journal of Marine Science*, 73(7) :1839–1850.
- Kent, M. and Ballard, J. (1988). Trends and problems in the application of classification and ordination methods in plant ecology. *Vegetatio*, 78(3) :109–124. Publisher : Springer.
- Kerambrun, E., Henry, F., Cornille, V., Courcot, L., and Amara, R. (2013). A combined measurement of metal bioaccumulation and condition indices in juvenile European flounder, *Platichthys flesus*, from European estuaries. *Chemosphere*, 91(4) :498–505.
- Kleiner, K. (2011). Data on demand. *Nature Climate Change*, 1(1) :10–12.
- Kordas, R. L., Harley, C. D., and O'Connor, M. I. (2011). Community ecology in a warming world : the influence of temperature on interspecific interactions in marine systems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400(1-2) :218–226. Publisher : Elsevier.
- Kostecki, C., Le Loc'h, F., Roussel, J.-M., Desroy, N., Huteau, D., Riera, P., Le Bris, H., and Le Pape, O. (2010). Dynamics of an estuarine nursery ground : the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Sea Research*, 64(1-2) :54–60. Publisher : Elsevier.
- Laffaille, P., Feunteun, E., and Lefeuvre, J.-C. (2000). Composition of fish communities in a European macrotidal salt marsh (the Mont Saint-Michel Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51(4) :429–438. Publisher : Elsevier.
- Lajus, D. L., Alekseeva, Y. I., and Lajus, J. A. (2007). Herring fisheries in the white sea in the 18th–beginning of the 20th centuries : spatial and temporal

BIBLIOGRAPHIE

- patterns and factors affecting the catch fluctuations. *Fisheries Research*, 87(2-3) :255–259.
- Lakhankar, T., Jones, A. S., Combs, C. L., Sengupta, M., Vonder Haar, T. H., and Khanbilvardi, R. (2010). Analysis of large scale spatial variability of soil moisture using a geostatistical method. *Sensors*, 10(1) :913–932.
- Labiberté, E. and Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1) :299–305. Publisher : Wiley Online Library.
- Lankford, T. E. and Targett, T. E. (1994). Suitability of estuarine nursery zones for juvenile weakfish (*Cynoscion regalis*) : effects of temperature and salinity on feeding, growth and survival. *Marine Biology*, 119(4) :611–620.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., and Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field—methodology matters! *Functional Ecology*, 22(1) :134–147. Publisher : Wiley Online Library.
- Le Pape, O. and Bonhommeau, S. (2015). The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. *Fish and Fisheries*, 16(3) :373–398.
- Le Pape, O., Chauvet, F., Désaunay, Y., and Guérault, D. (2003). Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Journal of Sea Research*, 50(2-3) :177–185.
- Le Pape, O. and Cognez, N. (2016). The range of juvenile movements of estuarine and coastal nursery dependent flatfishes : estimation from a meta-analytical approach. *Journal of Sea Research*, 107 :43–55.
- Le Pape, O., Gilliers, C., Riou, P., Morin, J., Amara, R., and Désaunay, Y. (2007). Convergent signs of degradation in both the capacity and the quality of an essential fish habitat : state of the Seine estuary (France) flatfish nurseries. *Hydrobiologia*, 588(1) :225–229. Publisher : Springer.

- Le Roy, D., Giraldo, C., Travers-Trolet, M., and Coppin, F. (1988). CGFS : Channel Ground Fish Survey.
- Lear, K. O., Poulakis, G. R., Scharer, R. M., Gleiss, A. C., and Whitney, N. M. (2019). Fine-scale behavior and habitat use of the endangered smalltooth sawfish (*pristis pectinata*) : insights from accelerometry. *Fishery Bulletin*, 117(4) :348–359.
- Lee, C. J., Sugimoto, C. R., Zhang, G., and Cronin, B. (2013). Bias in peer review. *Journal of the American Society for Information Science and Technology*, 64(1) :2–17. _eprint : <https://asistdl.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/asi.22784>.
- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation : trouble or new paradigm ? *Ecology*, 74(6) :1659–1673. Publisher : Wiley Online Library.
- Legendre, P. and Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2) :271–280. Publisher : Springer.
- Legendre, P. and Legendre, L. (2012). *Numerical ecology*. Elsevier.
- Leitão, R., Martinho, F., Neto, J. M., Cabral, H., Marques, J. C., and Pardal, M. A. (2006). Feeding ecology, population structure and distribution of *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) in a temperate estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and shelf science*, 66(1-2) :231–239. Publisher : Elsevier.
- Lesourd, S., Lesueur, P., Brun-Cottan, J.-C., Auffret, J.-P., Poupinet, N., and Laignel, B. (2001). Morphosedimentary evolution of the macrotidal Seine estuary subjected to human impact. *Estuaries*, 24(6) :940–949. Publisher : Springer.
- Lesourd, S., Lesueur, P., Fisson, C., and Dauvin, J.-C. (2016). Sediment evolution in the mouth of the Seine estuary (France) : A long-term monitoring during the last 150years. *Comptes Rendus Geoscience*, 348(6) :442–450.
- Levin, S. A. (1992). The Problem of Pattern and Scale in Ecology : The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73(6) :1943–1967. _eprint : <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.2307/1941447>.

- Limburg, K. E. (1999). Estuaries, ecology, and economic decisions : an example of perceptual barriers and challenges to understanding. *Ecological Economics*, 30(1) :185–188.
- Lindgren, F., Rue, H., and Lindström, J. (2011). An explicit link between Gaussian fields and Gaussian Markov random fields : the stochastic partial differential equation approach. *Journal of the Royal Statistical Society : Series B (Statistical Methodology)*, 73(4) :423–498. Publisher : Wiley Online Library.
- Liu, Y., Bi, J., Lv, J., Ma, Z., and Wang, C. (2017). Spatial multi-scale relationships of ecosystem services : A case study using a geostatistical methodology. *Scientific Reports*, 7(1) :9486.
- Logan, D. T. (2007). Perspective on ecotoxicology of pahs to fish. *Human and Ecological Risk Assessment*, 13(2) :302–316.
- Loos, J., Hanspach, J., von Wehrden, H., Beldean, M., Moga, C. I., and Fischer, J. (2015). Developing robust field survey protocols in landscape ecology : a case study on birds, plants and butterflies. *Biodiversity and Conservation*, 24(1) :33–46.
- Lowerre-Barbieri, S. K., Catalán, I. A., Frugård Opdal, A., and Jørgensen, C. (2019). Preparing for the future : integrating spatial ecology into ecosystem-based management. *ICES Journal of Marine Science*, 76(2) :467–476.
- Maes, J., Van Damme, S., Meire, P., and Ollevier, F. (2004). Statistical modeling of seasonal and environmental influences on the population dynamics of an estuarine fish community. *Marine Biology*, 145(5) :1033–1042. Publisher : Springer.
- Mantoglou, A. and Wilson, J. L. (1982). The turning bands method for simulation of random fields using line generation by a spectral method. *Water Resources Research*, 18(5) :1379–1394. Publisher : Wiley Online Library.
- Marandel, F., Lorance, P., and Trenkel, V. M. (2016). A Bayesian state-space model to estimate population biomass with catch and limited survey data :

- application to the thornback ray (*Raja clavata*) in the Bay of Biscay. *Aquatic Living Resources*, 29(2) :209. Publisher : EDP Sciences.
- MarLIN (2006). BIOTIC - Biological Traits Information Catalogue. *Marine Life Information Network. Plymouth : Marine Biological Association of the United Kingdom*.
- Marmin, S., Dauvin, J. C., and Lesueur, P. (2014). Collaborative approach for the management of harbour-dredged sediment in the Bay of Seine (France). *Ocean & Coastal Management*, 102 :328–339.
- Marshall, A. M., Bigg, G. R., Van Leeuwen, S. M., Pinnegar, J. K., Wei, H.-L., Webb, T. J., and Blanchard, J. L. (2016). Quantifying heterogeneous responses of fish community size structure using novel combined statistical techniques. *Global change biology*, 22(5) :1755–1768. Publisher : Wiley Online Library.
- Martell, S. and Froese, R. (2013). A simple method for estimating MSY from catch and resilience. *Fish and Fisheries*, 14(4) :504–514. Publisher : Wiley Online Library.
- Martin, C. S., Vaz, S., Koubbi, P., Meaden, G. J., Engelhard, G. H., Lauria, V., Gardel, L., Coppin, F., Delavenne, J., and Dupuis, L. (2010). A digital atlas to link ontogenic shifts in fish spatial distribution to the environment of the eastern English Channel. Dab, *Limanda limanda* as a case-study. *Cybium*, 34(1) :59–71.
- Martinho, F., Dolbeth, M., Viegas, I., Baptista, J., Cabral, H. N., and Pardal, M. A. (2010). Does the flatfish community of the Mondego estuary (Portugal) reflect environmental changes? *Journal of Applied Ichthyology*, 26(6) :843–852. Publisher : Wiley Online Library.
- Martinho, F., Leitão, R., Viegas, I., Dolbeth, M., Neto, J. M., Cabral, H. N., and Pardal, M. A. (2007). The influence of an extreme drought event in the fish community of a southern Europe temperate estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 75(4) :537–546. Publisher : Elsevier.

BIBLIOGRAPHIE

- Massol, F., Gravel, D., Mouquet, N., Cadotte, M. W., Fukami, T., and Leibold, M. A. (2011). Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. *Ecology letters*, 14(3) :313–323. Publisher : Wiley Online Library.
- Matheron, G. (1963). Principles of geostatistics. *Economic geology*, 58(8) :1246–1266. Publisher : Society of Economic Geologists.
- Maureaud, A., Hodapp, D., van Denderen, P. D., Hillebrand, H., Gislason, H., Spaanheden Dencker, T., Beukhof, E., and Lindegren, M. (2019). Biodiversity–ecosystem functioning relationships in fish communities : biomass is related to evenness and the environment, not to species richness. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1906) :20191189. Publisher : The Royal Society.
- McCarthy, I. and Marriott, A. (2018). Age, growth and maturity of tub gurnard (*chelidonichthys lucerna linnaeus 1758* ; *triglidae*) in the inshore coastal waters of northwest wales, uk. *Journal of Applied Ichthyology*, 34(3) :581–589.
- McLean, M., Mouillot, D., Lindegren, M., Villéger, S., Engelhard, G., Murgier, J., and Auber, A. (2019a). Fish communities diverge in species but converge in traits over three decades of warming. *Global change biology*, 25(11) :3972–3984. Publisher : Wiley Online Library.
- McLean, M. J., Mouillot, D., Goascoz, N., Schlaich, I., and Auber, A. (2019b). Functional reorganization of marine fish nurseries under climate warming. *Global change biology*, 25(2) :660–674. Publisher : Wiley Online Library.
- Melo-Merino, S. M., Reyes-Bonilla, H., and Lira-Noriega, A. (2020). Ecological niche models and species distribution models in marine environments : A literature review and spatial analysis of evidence. *Ecological Modelling*, 415 :108837. Publisher : Elsevier.
- Meybeck, M., Lestel, L., Carré, C., Bouleau, G., Garnier, J., and Mouchel, J. (2018). Trajectories of river chemical quality issues over the longue durée : the seine river (1900s–2010). *Environmental Science and Pollution Research*, 25(24) :23468–23484.

- Mikheev, V., Afonina, M., and Pavlov, D. (2010). Habitat heterogeneity and fish behavior : units of heterogeneity as a resource and as a source of information. *Journal of Ichthyology*, 50(5) :386–395.
- Mills, J. A., Teplitsky, C., Arroyo, B., Charmantier, A., Becker, P. H., Birkhead, T. R., Bize, P., Blumstein, D. T., Bonenfant, C., Boutin, S., et al. (2015). Archiving primary data : solutions for long-term studies. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(10) :581–589.
- Minier, C., Abarnou, A., Jaouen-Madoulet, A., Le Guellec, A.-M., Tutundjian, R., Bocquené, G., and Leboulenger, F. (2006). A pollution-monitoring pilot study involving contaminant and biomarker measurements in the Seine Estuary, France, using zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Environmental Toxicology and Chemistry : An International Journal*, 25(1) :112–119. Publisher : Wiley Online Library.
- Monestiez, P., Dubroca, L., Bonnin, E., Durbec, J.-P., and Guinet, C. (2005). Comparison of Model Based Geostatistical Methods in Ecology : Application to Fin Whale Spatial Distribution in Northwestern Mediterranean Sea. In Leuangthong, O. and Deutsch, C. V., editors, *Geostatistics Banff 2004*, Quantitative Geology and Geostatistics, pages 777–786. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Mora, C., Aburto-Oropeza, O., Ayala Bocos, A., Ayotte, P., Banks, S., Bauman, A., Beger, M., Bessudo, S., Booth, D., Brokovich, E., Brooks, A., Chabanet, P., JE, C., Cortés, J., Cruz-Motta, J., Cupul Magaña, A., DeMartini, E., Edgar, G., Feary, D., Ferse, S., Friedlander, A., Gaston, K., Gough, C., Graham, N., Green, A., Guzman, H., Hardt, M., Kulbicki, M., Letourneur, Y., López Pérez, A., Loreau, M., Loya, Y., Martinez, C., Mascareñas-Osorio, I., Morove, T., Nadon, M., Nakamura, Y., Paredes, G., Polunin, N., Pratchett, M., Reyes Binnulla, H., Rivera, F., Sala, E., Sandin, S., Soler, G., Stuart-Smith, R., Tessier, E., Tittensor, D., Tupper, M., Usseglio, P., Vigliola, L., Wantiez, L., Williams, I., Wilson, S., and Zapata, F. (2011). Global human footprint on the linkage between biodiversity and ecosystem functioning in reef fishes. *PLoS biology*, 9(4) :e1000606.

BIBLIOGRAPHIE

- Morin, J., Duhamel, S., and De Roton, G. (2010). Poissons, habitats, & ressources halieutiques : Cas de l'estuaire de la Seine. *Fascicule Seine-Aval 2.5*, page 78.
- Morin, J., Riou, P., Bessineton, C., Vedieu, C., Lemoine, M., Simon, S., and Le Pape, O. (1997). Etude des nurseries de la baie de Seine orientale et de l'estuaire de la Seine.
- Morris, L. and Ball, D. (2006). Habitat suitability modelling of economically important fish species with commercial fisheries data. *ICES Journal of Marine Science*, 63(9) :1590–1603.
- Morris, R. L., Chapman, M. G., Firth, L. B., and Coleman, R. A. (2017). Increasing habitat complexity on seawalls : Investigating large-and small-scale effects on fish assemblages. *Ecology and evolution*, 7(22) :9567–9579. Publisher : Wiley Online Library.
- Mota-Ferreira, M. and Beja, P. (2020). Combining geostatistical and biotic interaction model to predict amphibian refuges under crayfish invasion across dendritic stream networks. *Diversity and Distributions*, 26(6) :699–714. _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/ddi.13047>.
- Mouny, P., Dauvin, J. C., Bessineton, C., Elkaim, B., and Simon, S. (1998). Biological components from the Seine estuary : first results. In *Oceans, Rivers and Lakes : Energy and Substance Transfers at Interfaces*, pages 333–347. Springer.
- Mucha, P. J., Richardson, T., Macon, K., Porter, M. A., and Onnela, J.-P. (2010). Community structure in time-dependent, multiscale, and multiplex networks. *science*, 328(5980) :876–878. Publisher : American Association for the Advancement of Science.
- Muñoz, M., Reul, A., de Sola, L. G., Lauerburg, R., Tello, O., Gimpel, A., and Stelzenmüller, V. (2018). A spatial risk approach towards integrated marine spatial planning : A case study on european hake nursery areas in the north alboran sea. *Marine environmental research*, 142 :190–207.
- Munsch, S. H., Cordell, J. R., and Toft, J. D. (2016). Fine-scale habitat use and behavior of a nearshore fish community : nursery functions, predation avoidance,

- and spatiotemporal habitat partitioning. *Marine Ecology Progress Series*, 557 :1–15.
- Nagelkerken, I., Sheaves, M., Baker, R., and Connolly, R. M. (2015). The seascape nursery : a novel spatial approach to identify and manage nurseries for coastal marine fauna. *Fish and Fisheries*, 16(2) :362–371.
- Nash, R. D., Geffen, A. J., Burrows, M. T., and Gibson, R. N. (2007). Dynamics of shallow-water juvenile flatfish nursery grounds : application of the self-thinning rule. *Marine Ecology Progress Series*, 344 :231–244.
- Nicolas, D., Le Loc'h, F., Désaunay, Y., Hamon, D., Blanchet, A., and Le Pape, O. (2007). Relationships between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (Bay of Biscay, France) nursery ground. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73(3-4) :639–650. Publisher : Elsevier.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., and Stevens, M. H. H. (2015). Vegan community ecology package : ordination methods, diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists. *R package ver*, pages 2–3.
- Oliveira, G. d., Rangel, T. F., Lima-Ribeiro, M. S., Terribile, L. C., and Diniz-Filho, J. A. F. (2014). Evaluating, partitioning, and mapping the spatial autocorrelation component in ecological niche modeling : a new approach based on environmentally equidistant records. *Ecography*, 37(7) :637–647. _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1600-0587.2013.00564.x>.
- O'Neill, B., De Raedemaeker, F., McGrath, D., and Brophy, D. (2011). An experimental investigation of salinity effects on growth, development and condition in the European flounder (*Platichthys flesus*, L.). *Journal of experimental marine biology and ecology*, 410 :39–44.
- Otsuka, A. Y., Feitosa, F. A. d. N., Montes, M. d. J. F., and Silva, A. C. d. (2018). Influence of fluvial discharge on the dynamics of Chlorophyll- in the continental

BIBLIOGRAPHIE

- shelf adjacent to the Recife Port Basin (Pernambuco-Brazil). *Brazilian Journal of Oceanography*, 66 :91–103. Publisher : SciELO Brasil.
- Paerl, H. W. (2006). Assessing and managing nutrient-enhanced eutrophication in estuarine and coastal waters : interactive effects of human and climatic perturbations. *Ecological Engineering*, 26(1) :40–54.
- Paradinas, I., Conesa, D., Pennino, M. G., Muñoz, F., Fernández, A. M., López-Quílez, A., and Bellido, J. M. (2015). Bayesian spatio-temporal approach to identifying fish nurseries by validating persistence areas. *Marine Ecology Progress Series*, 528 :245–255.
- Parsons, D. M., Middleton, C., Smith, M. D., and Cole, R. G. (2014). The influence of habitat availability on juvenile fish abundance in a northeastern New Zealand estuary. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 48(2) :216–228. Publisher : Taylor & Francis.
- Pascual, M., Mazzega, P., and Levin, S. A. (2001). Oscillatory dynamics and spatial scale : the role of noise and unresolved pattern. *Ecology*, 82(8) :2357–2369. Publisher : Wiley Online Library.
- Pasquaud, S., Béguer, M., Larsen, M. H., Chaalali, A., Cabral, H., and Lobry, J. (2012). Increase of marine juvenile fish abundances in the middle Gironde estuary related to warmer and more saline waters, due to global changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 104 :46–53. Publisher : Elsevier.
- Patrick, W. S. and Link, J. S. (2015). Myths that continue to impede progress in ecosystem-based fisheries management. *Fisheries*, 40(4) :155–160. Publisher : Taylor & Francis.
- Pedersen, M. W. and Berg, C. W. (2017). A stochastic surplus production model in continuous time. *Fish and Fisheries*, 18(2) :226–243. Publisher : Wiley Online Library.
- Perry, D., Staveley, T. A., and Gullström, M. (2018). Habitat connectivity of fish in temperate shallow-water seascapes. *Frontiers in Marine Science*, 4 :440.

- Peters, O. (2013). *Learning and teaching in distance education : Analyses and interpretations from an international perspective*. Routledge.
- Peterson, A. T. and Soberón, J. (2012). Species distribution modeling and ecological niche modeling : getting the concepts right. *Natureza & Conservação*, 10(2) :102–107.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., and Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press.
- Peterson, M. S. (2003). A conceptual view of environment-habitat-production linkages in tidal river estuaries. *Reviews in Fisheries science*, 11(4) :291–313. Publisher : Taylor & Francis.
- Peterson, M. S. and Ross, S. T. (1991). Dynamics of littoral fishes and decapods along a coastal river-estuarine gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 33(5) :467–483. Publisher : Elsevier.
- Petitgas, P. (1993). Use of a disjunctive kriging to model areas of high pelagic fish density in acoustic fisheries surveys. *Aquatic Living Resources*, 6(3) :201–209. Number : 3 Publisher : EDP Sciences.
- Petitgas, P., Renard, D., Desassis, N., Huret, M., Romagnan, J.-B., Doray, M., Woillez, M., and Rivoirard, J. (2020). Analysing Temporal Variability in Spatial Distributions Using Min–Max Autocorrelation Factors : Sardine Eggs in the Bay of Biscay. *Mathematical Geosciences*, 52(3) :337–354.
- Pickett, S. T. and Cadenasso, M. L. (1995). Landscape ecology : spatial heterogeneity in ecological systems. *Science*, 269(5222) :331–334. Publisher : American Association for the Advancement of Science.
- Piet, G. J., Pfisterer, A. B., and Rijnsdorp, A. D. (1998). On factors structuring the flatfish assemblage in the southern North Sea. *Journal of Sea Research*, 40(1-2) :143–152. Publisher : Elsevier.

BIBLIOGRAPHIE

- Pihl, L., Modin, J., and Wennhage, H. (2005). Relating plaice (*Pleuronectes platessa*) recruitment to deteriorating habitat quality : effects of macroalgal blooms in coastal nursery grounds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(5) :1184–1193. Publisher : NRC Research Press.
- Pintó-Marijuan, M. and Munné-Bosch, S. (2013). Ecophysiology of invasive plants : osmotic adjustment and antioxidants. *Trends in plant science*, 18(12) :660–666.
- Poulard, J.-C. and Blanchard, F. (2005). The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES journal of Marine Science*, 62(7) :1436–1443. Publisher : Oxford University Press.
- Powell, K. (2016). Does it take too long to publish research? *Nature*, 530(7589) :148–151. Bandiera_abtest : a Cg_type : Nature Research Journals Number : 7589 Primary_atype : News Publisher : Nature Publishing Group Subject_term : Authorship ;Careers ;Lab life ;Publishing Subject_term_id : authorship ;careers ;lab-life ;publishing.
- Power, M., Attrill, M. J., and Thomas, R. M. (2000). Environmental factors and interactions affecting the temporal abundance of juvenile flatfish in the Thames Estuary. *Journal of Sea Research*, 43(2) :135–149. Publisher : Elsevier.
- Raoux, A., Baux, N., Pezy, J.-P., Balay, P., Lesourd, S., and Dauvin, J.-C. (2020). Evaluating ecosystem functioning of a long-term dumping site in the Bay of Seine (English Channel). *Ecological Indicators*, 115 :106381.
- Raoux, A., Dambacher, J. M., Pezy, J.-P., Mazé, C., Dauvin, J.-C., and Niquil, N. (2018). Assessing cumulative socio-ecological impacts of offshore wind farm development in the Bay of Seine (English Channel). *Marine Policy*, 89 :11–20.
- Rapanta, C., Botturi, L., Goodyear, P., Guàrdia, L., and Koole, M. (2020). Online university teaching during and after the Covid-19 crisis : Refocusing teacher presence and learning activity. *Postdigital Science and Education*, 2(3) :923–945. Publisher : Springer.

- Ray, C. and Hastings, A. (1996). Density dependence : are we searching at the wrong spatial scale? *Journal of animal ecology*, pages 556–566. Publisher : JSTOR.
- Reid, M. K. and Spencer, K. L. (2009). Use of principal components analysis (PCA) on estuarine sediment datasets : The effect of data pre-treatment. *Environmental Pollution*, 157(8) :2275–2281.
- Renard, D., Bez, N., Desassis, N., Beucher, H., Ors, F., and Freulon, X. (2019). Rgeostats the geostatistical r package. *MINES ParisTech ARMINES*, 11.2.10.
- Renard, D. and Desassis, N. (2017). SPDE First steps. <http://rgeostats.free.fr/doc/SPDE.html>.
- Reubens, J. T., Braeckman, U., Vanaverbeke, J., Van Colen, C., Degraer, S., and Vincx, M. (2013). Aggregation at windmill artificial reefs : CPUE of Atlantic cod (*Gadus morhua*) and pouting (*Trisopterus luscus*) at different habitats in the Belgian part of the North Sea. *Fisheries Research*, 139 :28–34.
- Riley, K. (2007). *Pomatoschistus minutus*. Sand goby. Publisher : Marine Biological Association of the United Kingdom.
- Rilov, G., Frascchetti, S., Gissi, E., Pipitone, C., Badalamenti, F., Tamburello, L., Menini, E., Goriup, P., Mazaris, A. D., Garrabou, J., Benedetti-Cecchi, L., Danovaro, R., Loiseau, C., Claudet, J., and Katsanevakis, S. (2020). A fast-moving target : achieving marine conservation goals under shifting climate and policies. *Ecological Applications*, 30(1) :e02009. _eprint : <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/eap.2009>.
- Riou, P. (1999). *Etude des nourriceries cotieres et estuariennes de sole (solea solea) et de plie (pleuronectes platessa) en manche est. Importance ecologique de l'estuaire de seine*. PhD Thesis, Caen.
- Riou, P., Le Pape, O., and Rogers, S. I. (2001). Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel : application of a combined method using generalized linear models and a geographic

BIBLIOGRAPHIE

- information system. *Aquatic living resources*, 14(2) :125–135. Publisher : EDP Sciences.
- Rivet, J. (2020). Régionalisation de l'espace maritime pour sa planification et gestion : le cas de la baie de Seine. *Rapport de stage de Master 2*.
- Roche, D., Berberi, I., Dhane, F., Soeharjono, S., Dakin, R., Binning, S., et al. (2021). The quality of open datasets shared by researchers in ecology and evolution is moderately repeatable and slow to change.
- Roche, D. G., Kruuk, L. E. B., Lanfear, R., and Binning, S. A. (2015). Public Data Archiving in Ecology and Evolution : How Well Are We Doing? *PLOS Biology*, 13(11) :e1002295. Publisher : Public Library of Science.
- Rochet, M.-J., Trenkel, V., Bellail, R., Coppin, F., Le Pape, O., Mahé, J.-C., Morin, J., Poulard, J.-C., Schlaich, I., and Souplet, A. (2005). Combining indicator trends to assess ongoing changes in exploited fish communities : diagnostic of communities off the coasts of France. *ICES Journal of marine Science*, 62(8) :1647–1664. Publisher : Oxford University Press.
- Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P., and 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(1-2) :34–44. Publisher : Elsevier.
- Rosenfeld, J. S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98(1) :156–162. Publisher : Wiley Online Library.
- Rossi, R. E., Mulla, D. J., Journel, A. G., and Franz, E. H. (1992). Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological monographs*, 62(2) :277–314.
- Royer, F., Fromentin, J.-M., and Gaspar, P. (2004). Association between bluefin tuna schools and oceanic features in the western mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 269 :249–263.

- Rufino, M. M., Bez, N., and Brind'Amour, A. (2018). Integrating spatial indicators in the surveillance of exploited marine ecosystems. *PloS one*, 13(11). Publisher : Public Library of Science.
- Ruttenberg, B. I. and Granek, E. F. (2011). Bridging the marine–terrestrial disconnect to improve marine coastal zone science and management. *Marine ecology progress series*, 434 :203–212.
- Rybarczyk, H. and Elkaim, B. (2003). An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary : the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58(4) :775–791.
- Sagar, R., Raghubanshi, A. S., and Singh, J. S. (2003). Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management*, 186(1) :61–71.
- Sagarin, R. and Pauchard, A. (2010). Observational approaches in ecology open new ground in a changing world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(7) :379–386. _eprint : <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1890/090001>.
- Sale, P. F. (1998). Appropriate spatial scales for studies of reef-fish ecology. *Australian Journal of Ecology*, 23(3) :202–208. _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1442-9993.1998.tb00721.x>.
- Saoud, I. P. and Davis, D. A. (2003). Salinity tolerance of brown shrimp *Farfantepenaeus aztecus* as it relates to postlarval and juvenile survival, distribution, and growth in estuaries. *Estuaries*, 26(4) :970–974.
- Saraux, C., Fromentin, J.-M., Bigot, J.-L., Bourdeix, J.-H., Morfin, M., Roos, D., Van Beveren, E., and Bez, N. (2014). Spatial structure and distribution of small pelagic fish in the northwestern Mediterranean Sea. *PloS one*, 9(11) :e111211.
- Schaefer, N. and Barale, V. (2011). Maritime spatial planning : opportunities & challenges in the framework of the eu integrated maritime policy. *Journal of Coastal Conservation*, 15(2) :237–245.

BIBLIOGRAPHIE

- Schlaich, I., Antajan, E., Françoise, S., Hernández Fariñas, T., Loots, C., M'Zari, L., Maheux, F., Ropert, M., and Simon, B. (2020). Surveillance écologique et halieutique du site électronucléaire de Penly. année 2019. Technical report, Ifremer.
- Selleslagh, J. and Amara, R. (2008). Environmental factors structuring fish composition and assemblages in a small macrotidal estuary (eastern English Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 79(3) :507–517. Publisher : Elsevier.
- Selleslagh, J., Amara, R., Laffargue, P., Lesourd, S., Lepage, M., and Girardin, M. (2009). Fish composition and assemblage structure in three Eastern English Channel macrotidal estuaries : a comparison with other French estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81(2) :149–159. Publisher : Elsevier.
- Sheaves, M., Baker, R., Nagelkerken, I., and Connolly, R. M. (2015). True value of estuarine and coastal nurseries for fish : incorporating complexity and dynamics. *Estuaries and Coasts*, 38(2) :401–414. Publisher : Springer.
- Silknetter, S., Creed, R. P., Brown, B. L., Frimpong, E. A., Skelton, J., and Peoples, B. K. (2020). Positive biotic interactions in freshwaters : A review and research directive. *Freshwater Biology*, 65(4) :811–832. _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/fwb.13476>.
- Silvertown, J. and Antonovics, J. (2001). *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context : 14th Special Symposium of the British Ecological Society*. Cambridge University Press. Google-Books-ID : 2qRbOUPyXgYC.
- Steen, R. G. (2011). Retractions in the scientific literature : is the incidence of research fraud increasing ? *Journal of medical ethics*, 37(4) :249–253. Publisher : Institute of Medical Ethics.
- Stevens, J. D., Bonfil, R., Dulvy, N. K., and Walker, P. A. (2000). The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3) :476–494. Publisher : Oxford University Press.

- Strong, J. A. and Elliott, M. (2017). The value of remote sensing techniques in supporting effective extrapolation across multiple marine spatial scales. *Marine Pollution Bulletin*, 116(1) :405–419.
- Svanberg, M., Santén, V., Hörteborn, A., Holm, H., and Finnsgård, C. (2019). Ais in maritime research. *Marine Policy*, 106 :103520.
- Switzer, P. and Green, A. (1984). Min/max autocorrelation factors for multivariate spatial imagery : Dept. of Statistics. Technical report, Stanford University, Tech. Rep. 6.
- Tableau, A., Brind'Amour, A., Woillez, M., and Le Bris, H. (2016). Influence of food availability on the spatial distribution of juvenile fish within soft sediment nursery habitats. *Journal of Sea Research*, 111 :76–87. Publisher : Elsevier.
- Tait, R. V. and Dipper, F. (1998). *Elements of marine ecology*. Butterworth-Heinemann.
- Tecchio, S., Chaalali, A., Raoux, A., Tous Rius, A., Lequesne, J., Girardin, V., Lassalle, G., Cachera, M., Riou, P., Lobry, J., Dauvin, J.-C., and Niquil, N. (2016). Evaluating ecosystem-level anthropogenic impacts in a stressed transitional environment : The case of the Seine estuary. *Ecological Indicators*, 61 :833–845.
- Tecchio, S., Rius, A. T., Dauvin, J.-C., Lobry, J., Lassalle, G., Morin, J., Bacq, N., Cachera, M., Chaalali, A., and Villanueva, M. C. (2015). The mosaic of habitats of the Seine estuary : insights from food-web modelling and network analysis. *Ecological Modelling*, 312 :91–101. Publisher : Elsevier.
- Thiébaud, E., Lagadeuc, Y., Olivier, F., Dauvin, J. C., and Retière, C. (1998). Do hydrodynamic factors affect the recruitment of marine invertebrates in a macrotidal area ? In Baden, S., Phil, L., Rosenberg, R., Strömberg, J.-O., Svane, I., and Tiselius, P., editors, *Recruitment, Colonization and Physical-Chemical Forcing in Marine Biological Systems*, pages 165–176. Springer Netherlands, Dordrecht.

BIBLIOGRAPHIE

- Thompson, P. L., Isbell, F., Loreau, M., O’connor, M. I., and Gonzalez, A. (2018). The strength of the biodiversity–ecosystem function relationship depends on spatial scale. *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1880) :20180038.
- Thorson, J. T., Scheuerell, M. D., Olden, J. D., and Schindler, D. E. (2018). Spatial heterogeneity contributes more to portfolio effects than species variability in bottom-associated marine fishes. *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1888) :20180915. Publisher : The Royal Society.
- Toison, V. and Hamon, N. (2013). Etat des lieux des activités sur le site Natura 2000 Baie de Seine occidentale. Technical report, Agence des Aires Marines Protégées.
- Traag, V. A., Waltman, L., and van Eck, N. J. (2019). From Louvain to Leiden : guaranteeing well-connected communities. *Scientific reports*, 9(1) :1–12. Publisher : Nature Publishing Group.
- Tramoy, R., Gasperi, J., Dris, R., Colasse, L., Fisson, C., Sananes, S., Rocher, V., and Tassin, B. (2019). Assessment of the plastic inputs from the Seine Basin to the sea using statistical and field approaches. *Frontiers in Marine Science*, 6 :151. Publisher : Frontiers.
- UNESCO (2003). *World Water Development Report 1 : "Water for People, Water for Life"*.
- Vasconcelos, R. P., Reis-Santos, P., Maia, A., Fonseca, V., França, S., Wouters, N., Costa, M. J., and Cabral, H. N. (2010). Nursery use patterns of commercially important marine fish species in estuarine systems along the Portuguese coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86(4) :613–624.
- Vaz, S., Carpentier, A., and Coppin, F. (2007). Eastern English Channel fish assemblages : measuring the structuring effect of habitats on distinct sub-communities. *ICES Journal of Marine Science*, 64(2) :271–287.
- Vaz, S., Carpentier, A., Loots, C., and Koubbi, P. (2004). Modelling Fish Habitat Suitability in the Eastern English Channel. Application to community habitat level. In *ICES Annual Science Conference*.

- Velázquez, E., Martínez, I., Getzin, S., Moloney, K. A., and Wiegand, T. (2016). An evaluation of the state of spatial point pattern analysis in ecology. *Ecography*, 39(11) :1042–1055. Publisher : Wiley Online Library.
- Ventura, D., Bruno, M., Lasinio, G. J., Belluscio, A., and Ardizzone, G. (2016). A low-cost drone based application for identifying and mapping of coastal fish nursery grounds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 171 :85–98. Publisher : Elsevier.
- Verlaque, M. and Breton, G. (2019). Biological invasion : Long term monitoring of the macroalgal flora of a major european harbor complex. *Marine pollution bulletin*, 143 :228–241.
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., and Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological applications*, 20(6) :1512–1522.
- Villéger, S., Mason, N. W., and Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8) :2290–2301. Publisher : Wiley Online Library.
- Vinagre, C., Salgado, J., Costa, M. J., and Cabral, H. N. (2008). Nursery fidelity, food web interactions and primary sources of nutrition of the juveniles of *Solea solea* and *S. senegalensis* in the Tagus estuary (Portugal) : a stable isotope approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76(2) :255–264.
- Vinagre, C., Silva, A., Lara, M., and Cabral, H. (2011). Diet and niche overlap of southern populations of brill *scophthalmus rhombus* and turbot *scophthalmus maximus*. *Journal of Fish Biology*, 79(5) :1383–1391.
- Wang, X. J. and Qi, F. (1998). The effects of sampling design on spatial structure analysis of contaminated soil. *Science of The Total Environment*, 224(1) :29–41.
- Webb, T. J. (2012). Marine and terrestrial ecology : unifying concepts, revealing differences. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(10) :535–541.

BIBLIOGRAPHIE

- Wedding, L. M., Lepczyk, C. A., Pittman, S. J., Friedlander, A. M., and Jorgensen, S. (2011). Quantifying seascape structure : extending terrestrial spatial pattern metrics to the marine realm. *Marine Ecology Progress Series*, 427 :219–232.
- Wetzel, C. R. and Punt, A. E. (2015). Evaluating the performance of data-moderate and catch-only assessment methods for US west coast groundfish. *Fisheries Research*, 171 :170–187. Publisher : Elsevier.
- White, J. W. and Warner, R. R. (2007). Safety in numbers and the spatial scaling of density-dependent mortality in a coral reef fish. *Ecology*, 88(12) :3044–3054. Publisher : Wiley Online Library.
- Whittle, P. (1954). On stationary processes in the plane. *Biometrika*, pages 434–449.
- Wikle, C. K., Zammit-Mangion, A., and Cressie, N. (2019). *Spatio-temporal Statistics with R*. Chapman and Hall/CRC.
- Wilkinson, M. D., Dumontier, M., Aalbersberg, I. J., Appleton, G., Axton, M., Baak, A., Blomberg, N., Boiten, J.-W., da Silva Santos, L. B., Bourne, P. E., Bouwman, J., Brookes, A. J., Clark, T., Crosas, M., Dillo, I., Dumon, O., Edmunds, S., Evelo, C. T., Finkers, R., Gonzalez-Beltran, A., Gray, A. J. G., Groth, P., Goble, C., Grethe, J. S., Heringa, J., 't Hoen, P. A. C., Hooft, R., Kuhn, T., Kok, R., Kok, J., Lusher, S. J., Martone, M. E., Mons, A., Packer, A. L., Persson, B., Rocca-Serra, P., Roos, M., van Schaik, R., Sansone, S.-A., Schultes, E., Sengstag, T., Slater, T., Strawn, G., Swertz, M. A., Thompson, M., van der Lei, J., van Mulligen, E., Velterop, J., Waagmeester, A., Wittenburg, P., Wolstencroft, K., Zhao, J., and Mons, B. (2016). The FAIR Guiding Principles for scientific data management and stewardship. *Scientific Data*, 3(1) :160018.
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., Dormann, C. F., Forchhammer, M. C., Grytnes, J.-A., and Guisan, A. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species : implications for species distribution modelling. *Biological reviews*, 88(1) :15–30. Publisher : Wiley Online Library.

Wuillez, M., Poulard, J.-C., Rivoirard, J., Petitgas, P., and Bez, N. (2007). Indices for capturing spatial patterns and their evolution in time, with application to European hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science*, 64(3) :537–550.

Résumé

Les zones de nourriceries en milieu estuarien représentent des espaces essentiels au renouvellement de populations adultes. Elles fournissent les ressources nécessaires à la croissance des juvéniles et sont caractérisées par des taux de survie des juvéniles supérieurs à ceux observés dans d'autres habitats, entre autre du fait d'une pression de prédation réduite. Par ailleurs, les milieux estuariens sont soumis à de nombreuses pressions anthropiques qui impactent le fonctionnement des zones de nourriceries, et réduisent ainsi les habitats favorables à l'installation des juvéniles. Afin d'améliorer les connaissances de ces zones, il est essentiel de comprendre la dynamique spatio-temporelle des juvéniles et les processus associés. Pour répondre à cette problématique, les communautés de l'estuaire de Seine sont étudiées au travers de méthodes intégrant implicitement aspects multidimensionnels, échelles spatiales et évolutions temporelles. Ces travaux s'appuient sur 14 années de suivi des communautés halieutiques grâce aux campagnes NOURSEINE de l'Ifremer depuis 1995. Les travaux menés explorent différentes échelles biotiques allant de l'ensemble de la communauté jusqu'aux relations intra-spécifiques, en passant par les interactions inter-spécifiques entre populations de juvéniles. Des développements géostatistiques fournissent une diversité d'analyses afin d'approcher la dimension spatiale, complétant les approches multivariées qui caractérisent les communautés et leur dynamique.

L'estuaire de Seine présente quatre assemblages spécifiques contenant chacun des populations de juvéniles. Deux d'entre eux présentent de nombreuses espèces d'intérêt économique et une forte richesse en juvéniles dans deux zones distinctes (pélagique et benthique). Cependant, les diminutions en concentration de chlorophylle *a* et de turbidité semblent avoir affectées les densités de juvéniles et la présence de ces deux assemblages. L'analyse fonctionnelle des assemblages d'espèces montre également la diminution des densités des taxons planctonophages tels que le hareng et le sprat. En dépit des modifications physiques de l'estuaire du fait de l'extension portuaire, les juvéniles de sole, de plie et de limande sont présents dans trois assemblages couvrant des habitats distincts et stables dans le temps. Chaque espèce suit sa propre dynamique spatiale, et aucune d'elles ne montre une dynamique commune qui serait gouvernée par des changements environnementaux et d'origine anthropique. Néanmoins, un modèle linéaire de corégionalisation, décrivant les interactions spatiales entre variables biotiques et abiotiques a permis de définir deux échelles de structurations spatiales, à fine échelle (6km) et à moyenne échelle (12km), mettant en évidence des relations dépendantes des échelles spatiales entre les juvéniles de poissons plats et l'environnement. Ainsi, des variables environnementales, telles que la salinité, qui n'étaient jusque-là pas structurantes de la densité dans les résultats, sont mises en avant. L'importance des relations inter-spécifiques démontrées par nos travaux ainsi que la dépendance des relations avec l'environnement aux échelles auxquelles elles sont considérées, appuient la nécessité d'intégrer explicitement les variables biotiques et la dimension spatiale dans la modélisation de distributions de poissons plats, dans les milieux estuariens.

Abstract

Nurseries in estuary ecosystems represent essential areas to the renewal of adult populations. They provide resources needed to the juveniles' growth and are characterized by higher survival rates compared to other habitats, partly because of a reduced pressure from predation. Furthermore, estuarine systems are under numerous anthropic pressures which disturb the nursery's functioning, consequently decreasing favourable habitats to juveniles' settlement. To improve knowledge on these nurseries, it is key to understand juveniles' spatio-temporal dynamics and its associated mechanisms. In order to answer this problematic, fish communities in the Seine estuary are studied integrating multidimensional aspects, spatial scales and temporal evolution. This work is supported by a 14 years-long survey of fish communities conducted by Ifremer since 1995. It explores various biotic scales from the whole community to intra-specific relationships as well as inter-specific interactions between juveniles populations. Geostatistical developments provide a diverse set of analysis for the integration of the spatial dimension, which completes the multivariate approaches that characterize the communities and their dynamics.

The Seine estuary shelters four specific assemblages, each containing juveniles. Two of them possess numerous species with an economic interest and a large proportion of juveniles in two distinct areas (pelagic and benthic). However, the decreases in chlorophyll *a* and turbidity seem to have impacted juveniles' densities and the occurrence of both assemblages. Functional analysis of species assemblages also indicates a reduction of planktivorous taxa such as herring and sprat. Despite physical changes in the estuary caused by the harbour's development, sole, plaice and dab juveniles are occurring in three assemblages covering distinct habitats also stable in time. Each species follow its own spatial dynamic, not showing a common one that would be governed by environmental or human-induced changes. Nonetheless, a linear model of coregionalization describing spatial interactions between biotic and abiotic variables allowed to define two scales of spatial structures; fine (6km) and medium (12km), highlighting scale-dependent relations between flatfish juveniles and environment. Therefore, environmental variables such as salinity, which were not structuring the density of juveniles, are emphasized. The importance of interspecific relationships attested in our work along with the scale dependency at which they are considered reinforce the need for an explicit integration of biotic variables and spatial dimensions when modelling flatfish distributions within estuarine systems.