

THESE DE DOCTORAT DE

L'AGROCAMPUS OUEST

COMUE UNIVERSITE BRETAGNE LOIRE

ECOLE DOCTORALE N° 598

Sciences de la Mer et du littoral

Spécialité : *Ecologie marine*

Par

Erwan SAULNIER

**Estimer la production macrobenthique et sa consommation pour
comprendre la limitation trophique au sein des nourriceries côtières**

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le 13/06/2019

Unités de recherche : UMR 985 ESE Agrocampus-ouest / INRA - UR EMH Ifremer

Thèse N°: 2019-11_H-111

Rapporteurs avant soutenance :

Henrique CABRAL	Professeur, Universidade de Lisboa
Mathieu CUSSON	Professeur, Université du Québec à Chicoutimi

Composition du Jury :

Rapporteurs

Henrique CABRAL	Professeur, Universidade de Lisboa
Mathieu CUSSON	Professeur, Université du Québec à Chicoutimi

Examineurs/trices

Audrey DARNAUDE	Chargée de Recherche, CNRS
Eric THIEBAUT	Professeur, UMPC

Directeur de thèse

Hervé LE BRIS	Professeur, Agrocampus-ouest
---------------	------------------------------

Co-directrice de thèse

Anik BRIND'AMOUR	Cadre de Recherche, Ifremer
------------------	-----------------------------

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement les membres du jury qui ont accepté d'évaluer mon travail de thèse : Henrique Cabral et Mathieu Cusson, en tant que rapporteurs, et Audrey Darnaude et Eric Thiébaud, en tant qu'examineurs. Merci pour le temps accordé à cette tâche, pour la pertinence de vos remarques, et pour votre présence à Rennes et la richesse des échanges le jour de la soutenance.

Je remercie l'Agence Française pour la Biodiversité (ex-Agence des Aires Marines Protégées) pour avoir participé au financement de cette thèse, ainsi que l'ensemble des personnes impliquées dans le projet de recherche CAPANOUR pour y avoir activement contribué.

Mes sincères remerciements vont ensuite naturellement à mes deux encadrants de thèse, Hervé Le Bris et Anik Brind'amour. Anik, Hervé, au-delà de vos grandes qualités scientifiques qui m'ont permis d'apprendre beaucoup à vos côtés, ce sont vos qualités humaines que je souhaiterais souligner. Pas une fois je ne me suis senti stupide ou jugé lors de nos échanges, et vos remarques ou critiques ont toujours été apportées de manière bienveillante et constructive. Par ailleurs, votre enthousiasme sans faille - même envers les plus petites avancées scientifiques - a su compenser l'autocritique qui je pense me caractérise et m'a trop souvent freiné dans mes recherches. Un très grand merci également pour l'efficacité de vos relectures, en particulier celles du manuscrit. La thèse n'a pas été un long fleuve tranquille (l'est-elle parfois ?), mais elle aura constitué un voyage forcément enrichissant dont je garderai de très bons souvenirs. Merci également de m'avoir permis de découvrir l'enseignement et de participer aux campagnes en mer. Avec le Flatfish Symposium, les embarquements sur la Thalia resteront parmi mes meilleurs souvenirs !

Je remercie chaleureusement Adrien Tableau avec qui j'ai étroitement collaboré tout au long de ces trois dernières années. Adri, merci beaucoup pour ton aide, tes conseils, le temps que tu m'as accordé, et pour les nombreux échanges que nous avons eus malgré l'éloignement géographique et le décalage horaire avec les Etats-Unis !

Je remercie également toutes les autres personnes avec qui j'ai eu la chance de travailler de près ou de loin durant cette thèse : Jean-Claude Dauvin, Marta Rufino, Verena Trenkel, Stéphanie Mahévas, Christophe Luczak, Etienne Rivot, Olivier Le Pape, Jérôme Guitton, Louise Day, et Lucas Pinsivy. Merci également à Laurent Vigliola et à Nicolas Bez grâce à qui j'ai découvert le monde de la recherche durant la première partie de mon parcours universitaire.

Je tiens à remercier tous les membres de l'équipe Ecologie halieutique de l'UMR ESE à Agrocampus-ouest à Rennes pour son dynamisme et la super ambiance de travail qui y règne, la bonne humeur générale, sans oublier les apéros du vendredi soir ! Dans le désordre, merci en particulier à Jérôme pour ses précieux conseils en BDD et langage SQL, à Etienne pour ses conseils en statistique et son écoute, à Oliv pour les échanges sur la food limitation et les nourriceries, mais aussi pour la pêche à la St Jacques dans la Rance ! Merci à Jérôme et Oliv

pour les footings du midi et les entraînements d'apnée à Bréquigny le lundi soir, et à Didier, personnage charismatique à la bonne humeur contagieuse ! Enorme merci à Cath (Le Penven) et Françoise (Prigent) pour leur aide dans toutes les démarches administratives. Merci à la clique des stagiaires - thésards : PY, Cousin Hub, Matthieu, Marine, Pierre, Aurore, Alexis (qui ai-je oublié ?!) qui sont devenus bien grands maintenant. Merci également aux membres de la Cellule Etude et Transferts, notamment Marie (Lesueur), Chacha, mais aussi Shany pour nos nombreuses discussions sur nos passions communes, forcément marines et tropicales.

J'ai eu la chance de réaliser la deuxième partie de ma thèse au sein de l'UR EMH de l'Ifremer de Nantes, et je tiens à en remercier tous les membres ! En particulier Verena et Stéphanie pour leurs conseils en modélisation, Olivier, Sigrid et Youen pour l'escalade, et Youen encore, pour la pêche sous-marine et le séjour à Hoëdic dans le « bunker ». Un remerciement tout spécial à Marta pour les chouettes moments passés ensemble, notamment durant la campagne Nurse. Thank you so much Marta for your help and your substantial contribution to my first paper. Working with you was a real pleasure. Hopefully we will see again in Portugal! Un grand merci à Camille (Albouy) pour sa vision de l'écologie qui sort du monde purement halieutique (et ça fait du bien), pour les astuces sur R, et plus généralement pour le temps qu'il accorde aux doctorants. Merci à Lucas pour les analyses macrobenthiques et pour les chouettes moments partagés, sur Nurse et ailleurs. Merci à Mathieu (Doray) pour la sodex et les trop rares manifs nantaises. Un grand merci aux copains-collègues thésards d'EMH, Tutur, Flo, Nans, Audric & co. Un énorme merci à Fabien et Louise, super collègues de bureau et de footing, mais avant tout, amis. Louise, c'était chouette de travailler ensemble, même si je regrette que nos plannings respectifs n'aient pas plus « matché ». Il nous reste d'ailleurs au moins un ou deux papiers à finir ! Bon courage pour la suite de ton doctorat, que j'espère épanouissante. Fabien, quelle surprise ce fut de te voir le 13 juin ! Repartir avec vous en Amérique du Sud est très tentant... *Who knows?!*

Je remercie énormément ma famille pour son soutien durant mes trois années de thèse : mes parents tout d'abord, mais aussi mes frères et sœurs et leurs ami(e)s. Anne-sy, je te remercie tout spécialement pour ton écoute et pour avoir su, comme toujours, être présente au moment le plus difficile. Merci également à la famille mauricienne pour la chaleur du séjour passé avec elle. Merci à Momo Brücke pour les conseils typographiques. Merci aussi aux cousins, en particulier à Gwen de Tahiti et au Zinc de Nantes, en espérant vous voir tous un peu plus dans les mois à venir !

Merci aux copains de l'Agro (Babou, Toto Meignan, Kouyoum, Toto Cloitre, Max, Alicia, and co), jamais je n'aurais imaginé que l'on serait aussi nombreux à basculer dans le monde de la recherche ! Merci aussi à ceux qui en sont déjà sortis, et goûtent maintenant aux plaisirs (et aux difficultés ?) d'une vie plus simple, bretonne et insulaire.

Merci aux copains de promo halieute même si on s'est un peu (trop) perdu de vue depuis le diplôme. Une mention spéciale aux deux ostréiculteurs de l'Aber-Wrac'h, mais aussi à Damien (dit Damdug) : j'espère que nos chemins se recroiseront plus souvent à l'avenir, notamment pour retremper nos dérives dans *les cailloux du 22* !

Julien (Raitif), tu imagines la chance que tu as, je t'accorde une section toute spéciale ! Merci pour tous les bons moments passés ensemble, à commencer *bien sûr* par les sessions surf et le road trip en Galice et au Portugal. Quelques soient nos routes futures, j'espère qu'on continuera à surfer ensemble, échanger des bouquins et refaire le monde.

Un très grand merci à Max le G.O. Toi aussi tu as le droit à ta section perso. Tu es devenu un personnage central de ces trois dernières années, et ce fut une réelle chance de faire ma thèse en même temps que toi et dans le même labo. (Et dans le même bureau !) Je n'oublierai pas les *WE surf & chasse sous-marine* en côte nord et à Quiberon avec Mimie et Marie. Bon vent à tous les deux aux USA, et commencez dès maintenant à repérer les spots : *on arrive*.

Une grosse pensée pour les copains « des Cévennes » : Max, Emilie, Fab, Martin et Tony. Les WE cévenol et bellilois étaient juste trop biens. Enorme merci Martin pour les WE en voilier ! J'ai hâte de découvrir les *secret spots* du Finistère nord avec toi !

Un grand merci à la coloc du *15 chemin des ormes* (Max, Rominou, Lili, Deb, Jules & Francis) pour leur accueil, leur bonne humeur, et les discussions politiques et sociétales au repas (même si on n'était pas toujours d'accord) !

Grosse pensée également aux copains de Nouvelle Calédonie ! Les années passent mais rien ne change, et c'est toujours un plaisir de vous revoir. Big-up en particulier à Vince et Mélanie pour les moments partagés à Nantes, et à Manue et Méliss pour le super séjour à l'île de la Réunion. En espérant vous revoir tous cet été avec Paulo et Nico !

Un énorme merci aux copains de Mayotte ! Ce fut une vraie chance de grandir là-bas avec vous, et de vous avoir de temps à autre à mes côtés durant ces trois dernières années. Nugs, Jerem, Yoyo, Gabi, Momo, May, Raphy, Bouli, Vico et *les autres*, écrire cette page de remerciements sans vous mentionner n'aurait eu aucun sens : vous êtes mes piliers ! Dédicace toute spéciale à Gaby, May, Momo et Raphy pour le super séjour passé dans les Pyrénées. C'est avec vous que j'ai fait mon premier « 3000 », et ce voyage a constitué une énorme bouffée d'oxygène entre deux longues apnées.

Grand merci également aux Culs salés, aux Brestoïses et à tous les copains de Troysol pour la bière locale, les soirées festives, les riches discussions, et la vie collective sur les bords de l'Isole.

De manière moins personnelle, je remercie les Radios FIP et Djam, qui ont constitué l'univers sonore et musical de mes trois années de thèse et m'ont permis de découvrir de nombreuses pépites. Merci également aux personnes impliquées dans le projet MARC (Modélisation et Analyses pour la Recherche Côtière) : les outputs des modèles numériques (MARS3D et WAVEWATCH III) m'auront autant servis dans mes recherches (les trois chapitres de la thèse) que dans mes loisirs !

Un très grand merci également à tous les proches qui se sont déplacés à Rennes le 13 juin 2019, votre présence m'a fait chaud au cœur.

Enfin, mes derniers remerciements te sont évidemment destinés Emilie, et je ne détaillerai rien car *tu sais déjà tout*. ENORME merci.

| Je dédie cette thèse à mon grand-père.

Avant-propos

Cette thèse s’est déroulée entre Novembre 2015 et Avril 2019 au sein de l’équipe Ecologie Halieutique de l’UMR Ecologie et Santé des Ecosystèmes (ESE) Agrocampus-ouest/INRA (Rennes), et de l’UR Ecologie et Modèles pour l’Halieutique (EMH) de l’Ifremer (Centre de Nantes), sous la direction d’Hervé Le Bris (ESE) et d’Anik Brind’Amour (EMH). Elle a été financée par le Ministère de l’Enseignement supérieur, de la Recherche et l’Innovation (contrat doctoral, concours de l’Ecole Doctorale VAS, Rennes). Elle s’inscrit dans le cadre du programme de recherche CAPANOUR (CAPacité d’Accueil des NOURriceries côtières) porté par Agrocampus-ouest et l’Agence Française pour la Biodiversité, qui en a assuré le financement des frais de fonctionnement.

Ce manuscrit présente les principaux travaux de recherche réalisés au cours de la thèse. Il comporte, en plus de l’introduction, de la synthèse et des annexes rédigées en français, trois parties distinctes rédigées en anglais. A la date de dépôt du manuscrit, la première partie a été valorisée sous la forme d’un article publié dans la revue *Limnology and Oceanography*. La deuxième partie correspond à un article en préparation pour la revue *Journal of Sea Research*. La troisième partie présente une dernière étude dont les résultats sont pour le moment préliminaires.

Les travaux de recherche réalisés ont également contribué à la production d’un article en co-auteur qui est actuellement en révision dans la revue *Marine Ecology Progress Series*.

Abstract

Understanding the processes that regulate the abundance of wild populations is a primary goal in ecology, and a prerequisite for implementing effective conservation and management of exploited living resources. Marine fish populations are known to be highly dynamic. Yet, they never grow without limit and rarely go extinct, which implies that some density-dependent mechanisms must regulate their abundance at least during one stage of their life cycle. In nursery-dependent species, there is strong evidence that regulation occurs at the juvenile stage when numerous individuals concentrate in spatially-restricted coastal and estuarine nurseries. However, the underlying mechanisms remain poorly understood. In particular, whether competition for food limits fish growth and survival is still controversial. In this PhD thesis, we focused on the food limitation hypothesis for nursery-dependent fish species, which states that food supply does not fully support the energetic requirements of juvenile fish in nurseries and thus limits their growth, survival and ultimately, their recruitment to adult populations offshore. To do so, we largely relied on a new bioenergetics-based approach, which basically estimates the exploitation rate of macrobenthic prey by the epibenthic predator community (juvenile fish and predatory invertebrates) in nursery grounds. This rate, called Exploitation Efficiency, is the ratio of the Food Consumption by epibenthic predators over the macrobenthic Food Production. The Exploitation Efficiency is used as an index of food limitation in fish nurseries.

Before using this methodological approach, we first investigated the effect of the sampling period on the accuracy of annual macrobenthic production estimates from an empirical model. Indeed, macrobenthic data were only collected in late summer at most study sites in the present thesis, while empirical models normally require mean annual estimates as inputs. Using time-series of macrobenthic data collected seasonally at three French coastal soft-bottom sites, we found evidence that biomass of macrobenthic invertebrates showed consistent and significant seasonal variations at both population and community levels, across a wide range of species. Importantly, our results confirmed that these seasonal variations resulted in biased estimates of production when the estimation was based on data solely collected in late summer. To overcome this limitation, we developed a monthly correction factor based on model predictions from this first study to account for the bias in production estimates computed further in the following chapters of this thesis.

In the second part of the thesis, we used the bioenergetics-based approach previously described and results from the previous chapter to test the food limitation hypothesis in the eastern Bay of Seine, a French coastal nursery located in the English Channel, Western Europe. For this purpose, we calculated the annual macrobenthic Food Production (FP), the annual Food Consumption (FC) by juvenile fish and predatory invertebrates, and the Exploitation Efficiency during three consecutive years (2008-2010). Our results revealed substantial year-to-year variations in FP, being ~2-3 times lower in 2009 than in 2008 and 2010. Interestingly, a very similar interannual pattern was recorded in FC by young-of-year fish (G0), while FC by G1 fish was still coherent but with a one-year lag. Also, we showed that annual FC by predatory invertebrates was in the same order of magnitude as FC by juvenile fish (G0 & G1), revealing the major predation pressure exerted by these predators

on benthic macrofauna. Finally, the Exploitation Efficiency of the whole predator community peaked in 2009 at ~ 30 %, a fairly high value given our conservative approach. Collectively, our results suggest that food supply may have limited juvenile fish production during the study period, at least in 2009.

In the third part of the thesis, we went a bit further by investigating among-site variations in food supply and consumption among four main coastal and estuarine nurseries located along the West coast of France. In addition to the Seine nursery previously studied, we applied the bioenergetics-based approach to two new case studies (the outer Loire estuary in 2016 and the Pertuis d'Antioche in 2015), and we also updated some previous estimates of FP, FC and EE reported in a fourth one (the Bay of Vilaine in 2008). Our results indicated high variations in FP among some case studies, being for instance two times higher in the Bay of Vilaine and the Bay of Seine in 2008 than in the outer Loire estuary and in the Pertuis d'Antioche. Variations in FC by G0 fish were quite similar to those observed in FP, resulting in relatively stable Exploitation Efficiencies of G0 fish among case studies. These additional findings likely support the food limitation hypothesis, at least for the G0 fish, but caution is strongly required given the preliminary stage of this last study. In particular, further work must account for a lack of standardization in the sampling scheme among study sites.

Overall, this PhD thesis provides new findings which indicate that food supply may limit juvenile fish production in coastal nurseries, at least when food supply is low and/or food demand is high, as observed in 2009 in the Seine nursery. Nonetheless, further work is still required before providing any firm conclusion. This work highlights the strengths and the weaknesses of the new bioenergetics-based approach that we used to test the food limitation hypothesis. In particular, we still lack a threshold value of EE that clearly indicates when food limitation occurs. Identifying that threshold is critical but would hardly be possible in an absolute sense without more precise estimates of beam trawl efficiencies and a proper assessment of prey accessibility. However, even a relative threshold of EE would already be useful and identifying it might be possible by applying the methodological approach to more case studies in time and space. This identification would likely be a major step towards a better understanding of food limitation in fish nurseries.

Keywords: Coastal and estuarine ecosystems - Nursery - Food limitation - Density-dependence - Predator-prey interactions - Macrofauna - Juvenile fish - Predatory invertebrates - Empirical models - Secondary production - Bioenergetics

Valorisations scientifiques

Publications

- I Saulnier, E., A. Brind'Amour, A. Tableau, M. M. Rufino, J. C. Dauvin, C. Luczak and H. Le Bris. 2018. Seasonality in coastal macrobenthic biomass and its implications for estimating secondary production using empirical models. *Limnology & Oceanography*.
- II Saulnier, E., H. Le Bris, A. Tableau, J. C. Dauvin, and A. Brind'Amour. In prep. Food limitation for juvenile marine fish investigated in a temperate coastal nursery, Western Europe. *Journal of Sea Research*.
- III Tableau A., H. Le Bris, E. Saulnier, O. Le Pape, and A. Brind'Amour. In review. Novel approach for testing the food limitation hypothesis in estuarine and coastal fish nurseries. *Marine Ecology Progress Series*.

Conférences

Communications orales

- * Saulnier E., H. Le Bris, A. Tableau, J. C. Dauvin, and A. Brind'Amour. 2017. Does the food availability determine the carrying capacity of fish nurseries? The food limitation hypothesis tested on an Eastern Channel nursery ground, Western Europe. 10th International Flatfish Symposium, St Malo, France.

- * Saulnier E., A. Tableau, A. Brind'Amour, and H. Le Bris. 2017. Estimation de la capacité d'accueil trophique des nourriceries côtières. Colloque de l'Association Française d'Halieutique, Nantes, France.

Posters

- * Saulnier E., A. Brind'Amour, J.C. Dauvin, C. Luczak, and H. Le Bris. 2017. Estimating macrobenthic production with empirical models: does the sampling period matter? 10th International Flatfish Symposium, St Malo, France.
- * Day L., E. Saulnier, L. Pinsivy, A. Brind'Amour, and H. Le Bris. 2018. Can we use trawled benthic invertebrates as a surrogate of fish prey in coastal nurseries? XVIth International Symposium on Oceanography of the Bay of Biscay, Anglet, France.
- * Le Bris H., L. Pinsivy, E. Saulnier, A. Chaalali, T. Le Berre, and A. Brind'Amour. 2018. Ecological quality and food profitability of coastal nurseries: are they linked? XVIth International Symposium on Oceanography of the Bay of Biscay, Anglet, France.

Table des matières

Remerciements	i
Avant-propos.....	v
Abstract.....	vii
Valorisations scientifiques.....	ix
1 Introduction générale	1
1.1 Quelques généralités sur la régulation des populations et des communautés au sein des écosystèmes : principaux mécanismes et enjeux de leur compréhension.....	3
1.2 Différents mécanismes affectent les populations au cours de leur cycle de vie : exemple des espèces nourricerie-dépendantes en domaine marin tempéré	7
1.3 Quelle approche utiliser pour tester l'hypothèse de limitation trophique comme mécanisme potentiel de régulation ?.....	11
1.4 Cadre méthodologique utilisé : approche directe bioénergétique	15
1.5 Cas d'étude : les nourriceries côtières du golfe de Gascogne et de la Manche	18
1.6 Questions de recherche et démarche scientifique adoptée.....	21
2 Quantifier l'effet de la période d'échantillonnage sur les estimations de production macrobenthique.....	25
2.1 Introduction.....	31
2.2 Materials and methods	32
2.3 Results.....	39
2.4 Discussion	44
2.5 References.....	50
2.6 Supplement	56
3 L'offre alimentaire des proies limite-t-elle la production des juvéniles dans les nourriceries ? La partie orientale de la baie de Seine comme cas d'étude	69
3.1 Introduction.....	75
3.2 Materials and methods	77
3.3 Results.....	83
3.4 Discussion	87
3.5 References.....	93
3.6 Supplement	102

4	Variabilité inter-sites de la production des proies et de sa consommation par les prédateurs épibenthiques	121
4.1	Introduction.....	127
4.2	Materials and Methods.....	128
4.3	Results.....	135
4.4	Discussion.....	137
4.5	References.....	140
5	Discussion générale : synthèse, limites & perspectives.....	147
5.1	Synthèse des principaux résultats	151
5.2	Discussion, limites & perspectives.....	155
5.3	Conclusion.....	166
	Bibliographie générale.....	167
	Annexes.....	193

1 Introduction générale

What checks the natural tendency of each species to increase in numbers is most obscure.

Charles Darwin (1859). *On the Origin of Species*.

1.1 Quelques généralités sur la régulation des populations et des communautés au sein des écosystèmes : principaux mécanismes et enjeux de leur compréhension

La biosphère représente l'ensemble des écosystèmes terrestres et aquatiques présents à la surface de la Terre ; elle regroupe ainsi la totalité des organismes vivants et leurs milieux de vie. Elle constitue un espace naturellement changeant caractérisé par des fluctuations permanentes d'un grand nombre de variables abiotiques (e.g. température, intensité lumineuse, salinité) qui affectent à différentes échelles les espèces qui y vivent. En effet, ces dernières se développent et survivent uniquement dans certains milieux auxquels elles sont adaptées (c'est le concept de niche écologique) et vont donc voir leur abondance varier dans le temps, mais aussi dans l'espace. Par ailleurs, les organismes vivants n'évoluent pas indépendamment les uns des autres. Au contraire, ils entretiennent entre eux des relations souvent complexes de sorte que les fluctuations d'abondance d'une espèce peuvent générer à leur tour des variations d'abondance chez un grand nombre d'espèces associées (Frank et al. 2005).

Dès lors, comprendre les mécanismes qui contrôlent l'abondance des individus au sein des populations et des communautés constitue à la fois un défi et un objectif de recherche majeur en écologie, avec des implications directes pour la conservation des espèces et la gestion des ressources vivantes exploitées (Lorenzen and Enberg 2002; Minto et al. 2008).

De manière générale, les variations d'abondance sont induites par des fluctuations de variables biologiques, également appelées traits biologiques ou traits d'histoires de vie, telles que la croissance, la fécondité, la migration et la survie (Andersen et al. 2017). Les fluctuations de ces traits biologiques sont elles-mêmes engendrées par une grande diversité de processus biotiques (prédation, compétition, parasitisme) et abiotiques (variabilité environnementale). Ces fluctuations peuvent être d'origine naturelle (e.g. survie réduite par des températures basses lors d'un hiver rigoureux) mais aussi anthropique (e.g. mortalité induite par l'activité de pêche chez des populations marines exploitées). Les variations d'abondance peuvent également résulter d'une combinaison de processus. Au Canada, le déclin de l'abondance des bisons (*Bison bison*) enregistré dans le parc national Wood Buffalo entre 1970 et 1999 a été par exemple attribué à une action combinée de maladies (tuberculose et brucellose) et d'une prédation accrue exercée par les loups (Joly and Messier 2004).

Les processus écologiques préalablement cités sont classiquement séparés en deux catégories distinctes, selon que leur action sur les traits biologiques comme la croissance et la survie est dépendante ou non de la densité d'individus. On dit que la mortalité causée par exemple par une chute de température est densité-indépendante, car le taux de mortalité induit par cette modification environnementale ne varie pas avec la densité d'individus au sein de la population (Fig. 1.1). Il est uniquement fonction de l'écart de température observé par rapport à l'optimum thermique de l'espèce en question. Les variations de paramètres abiotiques (e.g. température, salinité) sont un exemple typique de processus densité-indépendants. A l'inverse, la mortalité induite par de la compétition pour accéder à une ressource limitée (e.g. nourriture, habitat) est dite densité-dépendante car elle est d'autant plus forte que la densité d'individus est élevée. La compétition est alors elle-même qualifiée de densité-dépendante. Chez les poissons demoiselles *Dascyllus spp.*, la mortalité observée au stade juvénile augmente avec la densité d'individus en raison d'une compétition pour les zones de refuge comme les anémones de mer et les coraux branchus (Holbrook and Schmitt 2002).

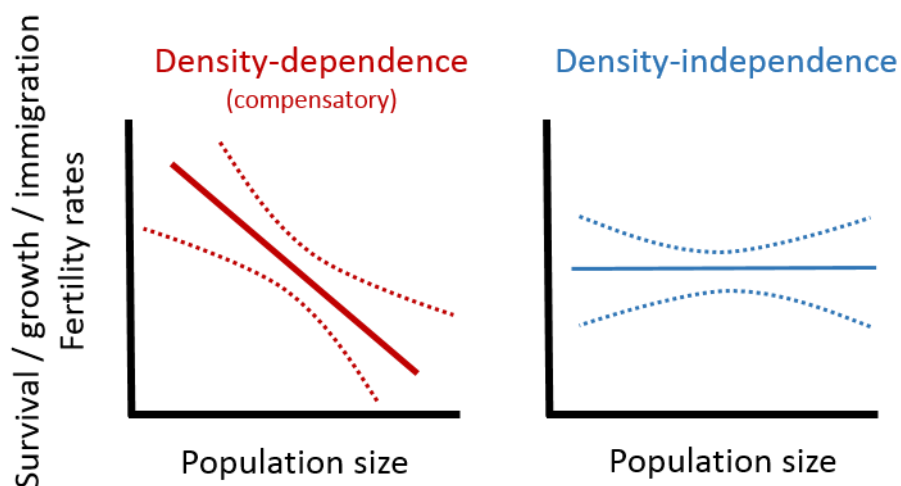


Fig. 1.1. Evolution du taux de survie, de croissance, d'immigration ou de fertilité en fonction de la taille de la population induite par un mécanisme densité-dépendant (compensatoire, en rouge) et densité indépendant (en bleu). La tendance est représentée par une droite mais peut être également non-linéaire. Adapté de Herrando-Pérez et al. (2012).

L'existence de processus densité-dépendants est « nécessaire » au maintien des populations sauvages (Zimmermann et al. 2018), puisque ces dernières évoluent dans des écosystèmes caractérisés par des ressources limitées. Contrairement aux prédictions du modèle de Malthus (1798), une croissance infinie est donc impossible puisqu'elle dépend elle-même de ressources « finies », ce qui justifie d'un point de vue théorique l'existence de mécanismes de rétroaction (diminution de la croissance et/ou de la survie lorsque l'abondance est élevée). On comprend ici que le concept de densité-dépendance est intimement lié à celui de capacité d'accueil (Verhulst 1838). Ce dernier correspond au nombre maximal d'individus au sein d'une population ou d'une

communauté qu'un écosystème donné peut supporter, compte tenu des ressources disponibles et de la présence de prédateurs (Monte-Luna et al. 2004; Ayllón et al. 2012). Il peut être exprimé en abondance ou en biomasse. Pour une population, le lien entre densité-dépendance et capacité d'accueil s'exprime d'ailleurs d'un point de vue mathématique, à travers par exemple le modèle de Ricker (1954) :

$$N_{t+1} = N_t \cdot e^{r_{max} \cdot (1 - \frac{N_t}{K})}$$

avec N_{t+1} et N_t les abondances observées respectivement aux temps t et $t + 1$, r_{max} le taux de croissance maximal de la population, et K la capacité d'accueil du milieu. La capacité d'accueil s'interprète ainsi comme une situation d'équilibre autour de laquelle une population fluctue. Ainsi, si la quantité d'individus observée à un instant t peut excéder la capacité d'accueil du milieu, cette situation ne peut pas se maintenir durablement. Elle aboutira inexorablement à une diminution d'abondance via des mécanismes densité-dépendants, conduisant la population à un retour vers une situation d'équilibre (i.e. la capacité d'accueil). Mathématiquement, nous pouvons constater que si N_t est supérieur à K , le terme $(1 - \frac{N_t}{K})$ devient négatif et N_{t+1} sera alors inférieur à N_t . C'est par ailleurs l'existence de processus densité-dépendants qui permet aux activités humaines de prélever des ressources vivantes dans le milieu naturel et de se maintenir sur le long terme. En effet, la mortalité accrue induite par l'activité de chasse ou de pêche est compensée (au moins partiellement) par une augmentation de certains traits biologiques comme la fécondité, la croissance ou la survie (Shepherd and Cushing 1990; Rose et al. 2001). Si les concepts de densité dépendance et de capacité d'accueil sont généralement définis à l'échelle de la population, ils peuvent également s'étendre à des niveaux plus larges d'organisation biologique. La compétition au sein d'une communauté d'espèces qui partagent les mêmes ressources trophiques (i.e. alimentaires) peut par exemple induire une mortalité densité-dépendante. La capacité d'accueil d'une population au sein de cette communauté sera alors déterminée par l'intensité de la densité-dépendance intra- et interspécifique (Brown et al. 2018).

Comprendre et distinguer les processus densité-dépendants des processus densité-indépendants est important pour la gestion et la conservation des espèces, car les deux types de processus ont des effets opposés : les processus densité-indépendants sont source de variabilité et tendent à déstabiliser les populations, tandis que les processus densité-dépendants, majoritairement compensatoires¹, tendent à les stabiliser (Rose et al. 2001; Sinclair et al. 2006). Une mauvaise compréhension des processus densité-dépendants peut par exemple induire des mesures de gestion inadaptées, soit excessivement restrictives (fermeture de zones de chasse ou de pêche) compte tenu

¹ Les processus densité-dépendants sont dits compensatoires lorsqu'une diminution d'abondance est compensée par une augmentation d'un ou plusieurs traits d'histoire de vie comme la survie, la croissance ou la fécondité. Il existe également des processus densité-dépendants dits dépensatoires, qui se manifestent par une diminution des traits d'histoire de vie lorsque l'abondance diminue (Rose et al. 2001). Cette situation ne régule pas les populations mais les déstabilise au contraire. Bien qu'il en existe des exemples parmi les populations marines, les processus dépensatoires sont plus rares (Liermann and Hilborn 2001), et ne seront pas abordés dans le cadre de cette thèse.

de l'état réel des populations, soit au contraire insuffisantes augmentant alors leur risque de déclin et d'extinction (Rose et al. 2001; Minto et al. 2008).

Cette compréhension des mécanismes qui stabilisent ou déstabilisent les populations apparaît d'autant plus urgente et nécessaire à l'heure où les effets combinés des activités humaines et du changement climatique impactent durablement les espèces sauvages (Walther et al. 2002; Halpern et al. 2008; Hoegh-Guldberg and Bruno 2010), et provoquent une érosion de la biodiversité via la pollution, les invasions biologiques, la destruction d'habitats essentiels, et le prélèvement excessif de ressources vivantes (Butchart et al. 2010; Hoffmann et al. 2010). La communauté scientifique s'accorde aujourd'hui pour considérer que l'impact de l'homme sur la biosphère n'a jamais été aussi prononcé, à un point tel que la période géologique dans laquelle nous vivons actuellement, marquée par le début d'une sixième extinction de masse (Barnosky et al. 2011; Ceballos et al. 2015), a été baptisée « Anthropocène » (Lewis and Maslin 2015). Au-delà de la disparition des espèces, très médiatisée mais qui reste essentiellement limitée aux milieux insulaires et à certains écosystèmes d'eau douce, la diminution généralisée de l'abondance des populations et la perte de la diversité fonctionnelle sont particulièrement préoccupantes (Díaz et al. 2006; Dirzo et al. 2014). Elles induisent notamment une réduction des services écosystémiques qui impactent directement en retour les populations humaines (Worm et al. 2006; Cardinale et al. 2012). Dans de nombreuses régions du monde, les écosystèmes marins fournissent par exemple la majeure partie des protéines animales aux sociétés humaines, dont la sécurité alimentaire peut être sérieusement compromise par le déclin généralisé des espèces exploitées (McCauley et al. 2015). En domaine marin, les écosystèmes côtiers, qui concentrent la majeure partie des activités humaines, sont particulièrement touchés (Lotze et al. 2006; Barbier et al. 2011).

Cette compréhension est une première étape indispensable pour pouvoir modéliser la dynamique des populations sauvages, prédire leur évolution sous l'effet des activités humaines et du changement climatique, et prendre les mesures nécessaires pour réduire l'impact de ces derniers. Il est nécessaire d'identifier les mécanismes qui régulent les populations, les stades de vie auxquels ils interviennent (Sinclair et al. 2006), ainsi que leurs potentielles interactions (Rose et al. 2001).

Les mécanismes de régulation présentent des variations interspécifiques, mais aussi temporelles (e.g. au cours du cycle de vie) et spatiales (e.g. d'un écosystème à l'autre ou au sein d'un même écosystème). Dans la suite de cette introduction, nous ne décrirons pas de manière exhaustive la diversité de mécanismes qui affectent les organismes vivants, mais nous présenterons au contraire un modèle biologique qui nous intéresse plus particulièrement dans le cadre de cette thèse : les espèces de poissons nourricerie-dépendantes des écosystèmes marins tempérés.

1.2 Différents mécanismes affectent les populations au cours de leur cycle de vie : exemple des espèces nourricerie-dépendantes en domaine marin tempéré

Si les zones côtières concentrent la majeure partie des activités humaines (environ 60 % de la population mondiale vit à moins de 100 km des côtes ; Vitousek et al. 1997), elles sont également attractives pour de nombreuses espèces marines en raison de leur forte productivité. En Europe, on estime que 44 % des espèces exploitées qui font l'objet d'une évaluation par le CIEM² utilisent les habitats côtiers durant au moins une phase de leur cycle de vie (Seitz et al. 2014), ce qui représente 71 % du volume total des espèces débarquées. Parmi elles, de nombreuses espèces d'intérêt commercial comme la sole (*Solea solea*), le bar (*Dicentrarchus labrax*), le rouget (*Mullus surmuletus*) et la plie (*Pleuronectes platessa*) se concentrent en zone côtière durant la phase juvénile³. Ces espèces dites nourricerie-dépendantes ont un cycle de vie caractérisé par une ségrégation spatiale des différentes phases de vie (Archambault et al. 2018). Les adultes vivent et se nourrissent majoritairement au large, et migrent durant la saison de reproduction vers des zones de frayère, situées généralement au large elles-aussi (Fig. 1.2). Les œufs puis les larves qui évoluent dans la colonne d'eau migrent d'abord passivement sous l'effet des vents et des courants puis activement vers les côtes (phase de dérive larvaire ; Rijnsdorp et al. 1985; Bergman et al. 1989). Après la métamorphose qui marque le passage du stade larvaire pélagique au stade juvénile benthodémersal, les juvéniles s'installent au sein des habitats côtiers (van der Veer et al. 2000; Beck et al. 2001). Ils y séjournent de quelques mois à deux ou trois ans avant de rejoindre les populations adultes après acquisition de la maturité sexuelle : c'est la phase de recrutement.

² Le Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM) est un organisme inter-gouvernemental qui coordonne les recherches et émet notamment des avis pour la gestion des ressources marines exploitées dans l'Atlantique nord-est.

³ Phase du cycle de vie postérieure à la métamorphose durant laquelle les individus sont encore immatures.

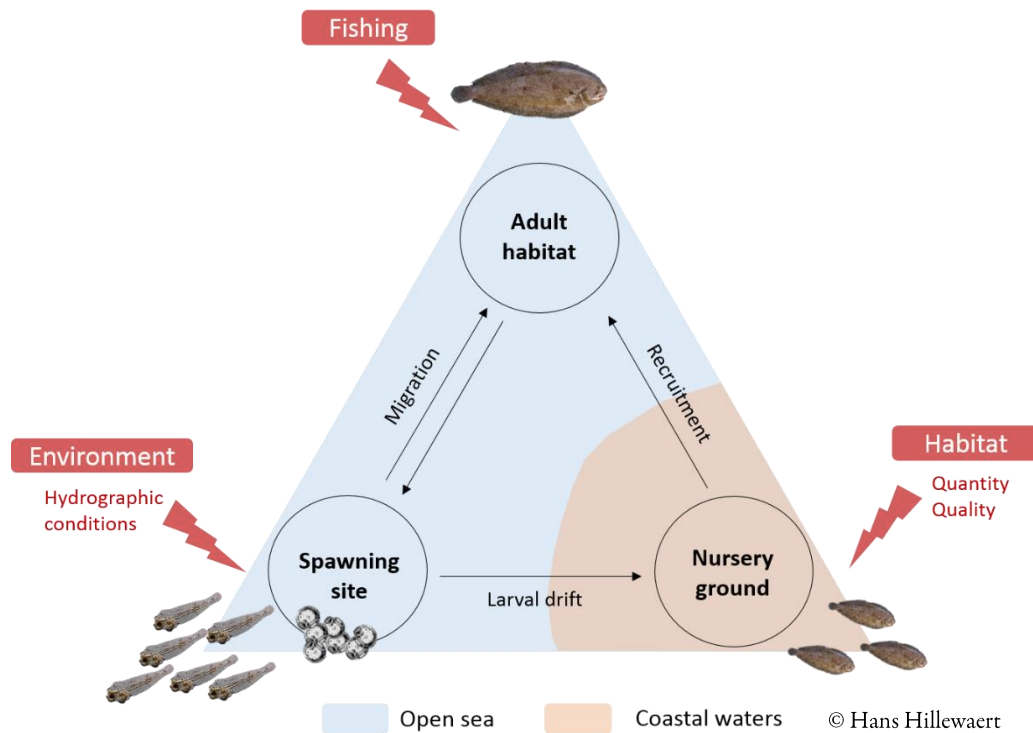


Fig. 1.2. Cycle de vie des espèces nourricerie-dépendantes incluant les principales sources de mortalité (en rouge) aux différents stades. La sole commune (*Solea solea*) est prise comme exemple. Adapté de Harden Jones (1968).

En milieu tempéré, les juvéniles des espèces marines se concentrent dans des zones côtières et estuariennes peu profondes, généralement caractérisées par des sédiments meubles (fonds sablo-vaseux) ou des herbiers marins (Le Pape et al. 2003b; Sheaves et al. 2015) : les zones de nurricerie. Particulièrement propices à leur croissance et à leur survie, ces habitats leur offrent à la fois une nourriture abondante et un refuge contre les prédateurs (Bergman et al. 1988; Gibson 1994; Gibson et al. 2002; Wouters and Cabral 2009). En milieu tropical, les mangroves et les récifs coralliens remplissent également cette fonction (Mumby et al. 2004; Hixon and Jones 2005). Les espèces marines qui réalisent obligatoirement leur phase de vie juvénile dans ce type d'habitats sont dites « nourricerie-dépendantes ». Les habitats côtiers et estuariens ont d'abord été qualifiés de nurricerie lorsque la densité de juvéniles observée y était élevée et que leur contribution au renouvellement des populations adultes était supérieure par unité de surface à celles des habitats adjacents (Beck et al. 2001). Cette première définition s'est révélée trop restrictive par la suite et a été finalement étendue aux habitats caractérisés par des densités de juvéniles plus faibles mais qui par leur surface importante contribuent également de manière significative au renouvellement des populations adultes (Dahlgren et al. 2006).

Ce renouvellement des populations est dans tous les cas fonction du recrutement, qui lui-même dépend de la mortalité dont l'intensité et les causes varient à chaque phase du cycle de vie. Pour les espèces marines exploitées comme la sole, la première cause de mortalité au stade adulte est l'activité de pêche (Fig. 1.2). Durant les premiers stades de vie, la mortalité densité-indépendante est la plus forte (survie $\sim 10^{-3}$, Le Pape and Bonhommeau 2015) et principalement due aux conditions hydroclimatiques (température, qualité physico-

chimique, hydrodynamisme) qui sont plus ou moins propices au développement et à la survie des œufs et des larves (Gulland 1965; Archambault et al. 2018). Durant la phase juvénile (survie $\sim 10^{-2}$, Le Pape and Bonhommeau 2015), la mortalité densité-dépendante est majoritairement fonction de la quantité et de la qualité d'habitat disponible (Gibson 1994), qui déterminent la capacité d'accueil de la nourricerie. Ainsi, la survie de l'œuf à l'adulte est faible ($\sim 10^{-5}$ chez la sole et la plie) et peut varier sensiblement d'une année à l'autre (Nash and Geffen 2012). Néanmoins, la variabilité du recrutement des espèces nourricerie-dépendantes est significativement inférieure à celle observée chez les autres espèces marines exploitées. Cette plus faible variabilité est liée à la phase juvénile, qui se déroule sur des zones spatialement restreintes (Beverton 1995; Iles and Beverton 2000; Archambault et al. 2014). Ainsi, les nourriceries agissent comme un goulot d'étranglement : la variabilité du recrutement générée par une mortalité densité-indépendante durant la phase larvaire pélagique est « tamponnée » par la capacité d'accueil des nourriceries via des mécanismes densité-dépendants lors de la phase juvénile (Fig. 1.3).

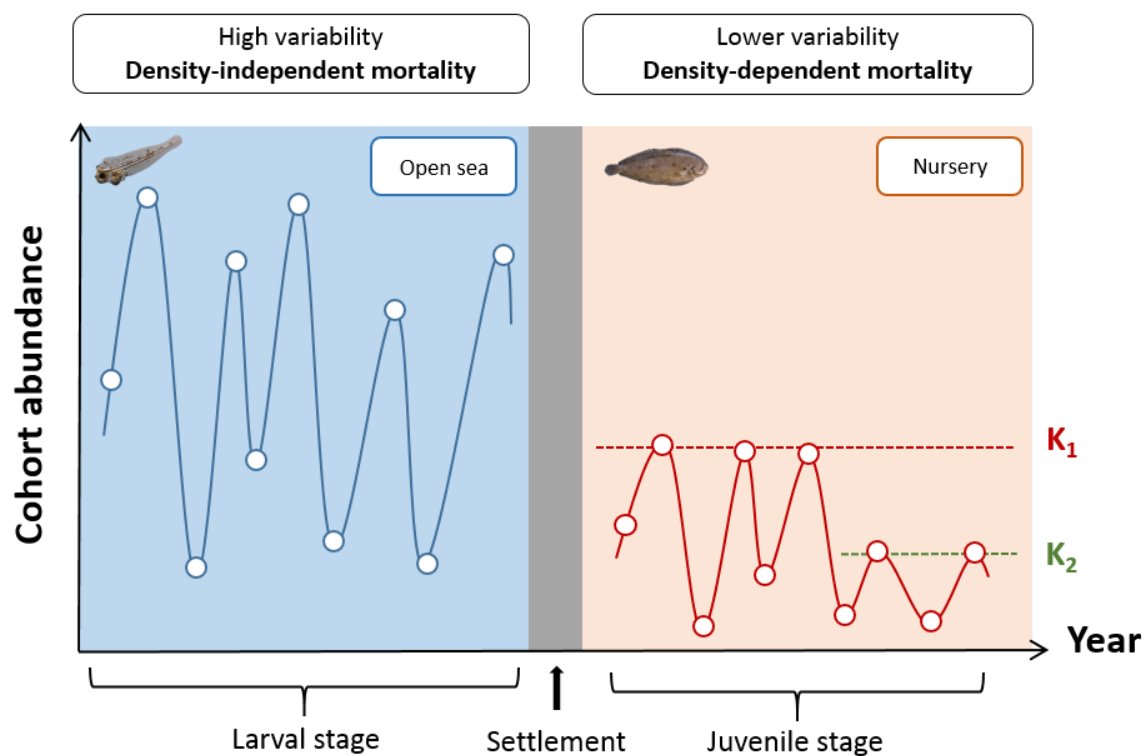


Fig. 1.3. Variations interannuelles de l'abondance d'une espèce nourricerie-dépendante (ex : la sole) observées avant (stade larvaire, zone bleue) et après (stade juvénile, zone orange) la phase d'installation sur la nourricerie. La capacité d'accueil de la nourricerie, notée K , tamponne la variabilité interannuelle et détermine in fine l'abondance maximale d'une cohorte. La capacité d'accueil est elle-même susceptible de varier au cours du temps, passant par exemple de K_1 à K_2 suite à une diminution de la quantité ou de la qualité de l'habitat. Adapté de Le Pape and Bonhommeau (2015). © Hans Hillewaert.

Le fait que le stade juvénile joue un rôle crucial dans la détermination du recrutement et donc *in fine* dans le renouvellement des populations adultes justifie la nécessité de mieux comprendre les mécanismes de régulation

qui opèrent sur les zones de nourriceries. L'existence même de mécanismes densité-dépendants a fait l'objet d'un important débat durant de nombreuses années, notamment en raison des difficultés méthodologiques pour détecter des signes de régulation au sein des populations marines (Shepherd and Cushing 1990; Rose et al. 2001; Zimmermann et al. 2018). Si l'existence de mécanismes densité-dépendants n'est plus remise en cause aujourd'hui (Myers and Cadigan 1993; Iles and Beverton 2000; Minto et al. 2008), leur nature reste encore largement incomprise (Hixon and Jones 2005; van Poorten et al. 2018). La variabilité spatio-temporelle de ces mécanismes (i.e. Ont-ils lieu chaque année ? Dans chaque nourricerie ou uniquement dans certains habitats particuliers ? Leur nature varie-t-elle d'une année à l'autre ou d'un site à l'autre ?) ainsi que le ou les stades de vie auxquels ils interviennent sont également des points obscurs (Nash et al. 2007; Andersen et al. 2017).

La compétition pour des ressources limitées (e.g. espace et nourriture) et la prédation sont généralement citées comme les deux principaux mécanismes densité-dépendants susceptibles de réguler les populations (Post et al. 1999; Hixon and Jones 2005). Dans le cas des espèces nourricerie-dépendantes, la concentration des juvéniles dans des zones restreintes peut également augmenter le risque de maladie et de parasitisme, source de mortalité (Bergman et al. 1988).

Les nourriceries constituent par définition des habitats où la pression de prédation est jugée faible (Gibson 1994; Gibson et al. 2002). Les études qui se sont intéressées à l'impact de la prédation sur les juvéniles dans les nourriceries côtières et estuariennes des milieux tempérés sont relativement peu nombreuses, et majoritairement centrées sur les interactions entre la crevette grise (*Crangon crangon*) et la plie (*Pleuronectes platessa*). Elles montrent que si la prédation exercée par les crustacés épibentiques est effective, elle semble se limiter à une courte période qui suit la phase d'installation sur les nourriceries (van der Veer 1986; van der Veer and Bergman 1987). Peu d'études montrent que l'abondance de prédateurs dans les nourriceries côtières tempérées est suffisamment forte et généralisée pour générer une régulation « top-down » des populations juvéniles. De la même façon, les études qui se sont intéressées aux maladies et au parasitisme comme source de régulation sont quasi-inexistantes (Rose et al. 2001).

La compétition apparaît plus probable et a de fait été plus étudiée, en particulier chez les poissons plats comme la sole et la plie qui sont inféodés au stade juvénile à des habitats restreints bien particuliers caractérisés par des fonds sablo-vaseux, de faible profondeur et faiblement exposés aux vagues (Le Pape et al. 2003b; Trimoreau et al. 2013). Dans l'Atlantique nord-est, il a été montré chez la sole que le recrutement moyen de chaque stock augmente avec la surface de nourriceries disponible (Rijnsdorp et al. 1992). La même relation a été observée entre la taille de la cohorte G0 (i.e. l'ensemble des individus nés dans l'année) et la surface de nourriceries disponible en mer du Nord chez la plie (van der Veer et al. 2000). Si ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse de compétition, ils n'en indiquent pas pour autant sa nature (trophique ou spatiale). Les auteurs reconnaissent d'ailleurs que la production benthique serait un facteur à prendre en compte dans des études ultérieures, et qu'un apport de larves différencié pourrait également contribuer à la tendance observée.

Bien que des différences interspécifiques existent probablement, ces résultats suggèrent qu'un même mécanisme pourrait réguler les populations de plusieurs espèces différentes (van der Veer et al. 2000). Contrairement à certaines espèces comme les salmonidés, les espèces nourricerie-dépendantes ne sont pas territoriales : une régulation induite par une compétition purement spatiale semble ainsi peu probable (Nash et al. 2007). De fait, un grand nombre d'études se sont concentrées sur l'hypothèse d'une limitation trophique⁴ : une mortalité accrue serait causée par de la compétition pour accéder à des ressources alimentaires limitées. Là encore, nombre de ces études suggèrent que la nourriture disponible est en excès par rapport aux besoins alimentaires des prédateurs, rejetant ainsi l'hypothèse de limitation trophique. Néanmoins, les conclusions de ces études sont souvent contradictoires, et varient en particulier selon l'approche méthodologique utilisée (Le Pape and Bonhommeau 2015).

Ainsi, les processus densité-dépendants qui ont lieu dans les zones de nourriceries n'ont pour l'instant pas été clairement identifiés. Dans le cadre de cette thèse, nous nous proposons de nous focaliser sur un processus densité-dépendant pouvant potentiellement expliquer la régulation qui s'opère au stade juvénile : la limitation trophique. Différentes approches ont été utilisées jusqu'à présent dans la littérature pour tester l'hypothèse de limitation trophique (ou « food limitation hypothesis »), chacune d'elles présentant ses propres avantages et inconvénients.

1.3 Quelle approche utiliser pour tester l'hypothèse de limitation trophique comme mécanisme potentiel de régulation ?

Dans un écosystème, une compétition apparaît entre les individus d'une ou plusieurs espèces (non-territoriales) lorsque ces derniers partagent des ressources communes en quantité insuffisante pour couvrir leurs besoins (Birch 1957). Afin de tester l'hypothèse de limitation trophique, un premier type d'approches consiste donc à quantifier et comparer la quantité de proies disponibles dans les nourriceries et la quantité ou les besoins alimentaires des prédateurs. Ces approches sont dites « directes ». Dans le cas où la quantité de proies n'est pas connue, il est également possible de tester l'hypothèse de limitation trophique de manière « indirecte » en analysant par exemple des indicateurs comme le taux de croissance ou la condition corporelle pour détecter d'éventuels signes de « sous-nutrition ».

⁴ « Limitation » et « régulation » sont deux termes proches qui sont utilisés abondamment dans la littérature, parfois l'un à la place de l'autre. Pourtant, une nuance existe. Dans le cadre de cette thèse, on utilisera la définition proposée par Sinclair et al. (2006). Le terme de « limitation » désignera tout processus qui détermine la taille maximale d'une population à l'équilibre (i.e. la capacité d'accueil), qu'il soit densité-dépendant ou densité-indépendant. A l'inverse, le terme de « régulation » sera plus stricte : il se limitera aux processus densité-dépendants. Il serait donc possible de parler de « régulation trophique ». Néanmoins, nous avons choisi de conserver l'expression de « limitation trophique », qui est bien plus fréquente dans la littérature.

Les approches indirectes ont de loin été les plus utilisées, probablement parce que l'échantillonnage, l'identification et la quantification des proies constituent souvent un travail chronophage et onéreux. C'est en particulier vrai en domaine marin tempéré pour les espèces benthodémersales qui se nourrissent de méiofaune benthique⁵ peu après la phase d'installation sur les nourriceries (de Morais and Bodiou 1984; Gee 1989). La méiofaune est ensuite remplacée partiellement ou totalement par de la macrofaune benthique⁶ (Pihl 1985; del Norte-Campos and Temming 1994; Amara et al. 2001), le spectre de taille des proies s'élargissant progressivement avec l'accroissement de la taille de la bouche (Nunn et al. 2012; Johnson et al. 2012). Parmi les approches indirectes, celle qui a sans doute été le plus utilisée consiste à estimer le taux de croissance des juvéniles sur les zones de nourriceries et à le comparer à des taux de croissance « optimaux » estimés dans des conditions où la température est comparable à celle enregistrée dans le milieu naturel, mais où la nourriture est fournie *ad libitum*. Ces taux de croissance optimaux peuvent être estimés à partir d'analyses expérimentales (Fonds 1979; Fonds et al. 1992; del Norte-Campos and Temming 1998), ou prédits à partir de modèles bioénergétiques comme le modèle DEB⁷ (Kooijman and Kooijman 2010). D'autres indicateurs peuvent être utilisés, comme le ratio ARN : ADN (un proxy de la croissance) ou des indices de condition corporelle (Fonseca et al. 2006; Hufnagl et al. 2010; Ciotti et al. 2013, 2014). Les résultats de ces études soulignent une forte variabilité interspécifique, temporelle et spatiale, et aucun patron clair ne semble émerger. Ces études conduisent aussi bien à rejeter l'hypothèse de limitation trophique (croissance ou condition observée du même ordre de grandeur que les valeurs optimales ; Amara et al. 2001; Freitas et al. 2011; Selleslagh and Amara 2013) qu'à l'accepter (croissance ou condition significativement inférieures aux valeurs optimales ; Amara and Paul 2003; Amara 2004; Hufnagl et al. 2010; van der Veer et al. 2010). Une réduction de la croissance chez la plie au stade G0 a été néanmoins détectée durant la période estivale sur de nombreux sites d'étude, mais cette observation n'a pas été reliée de manière évidente à un processus de limitation trophique (Ciotti et al. 2014; van der Veer et al. 2016). Les indices de croissance et de condition présentent d'ailleurs des valeurs souvent élevées sur les zones de nourriceries (Nash et al. 2007). Ce dernier constat n'est pas pour autant suffisant pour rejeter l'hypothèse de limitation trophique. En effet, il a été montré que les estimations souvent élevées de croissance ou de condition enregistrées en milieu naturel sont liées à un biais d'échantillonnage : les individus avec une croissance ou des réserves énergétiques faibles étant plus vulnérables (« bigger is better » ; Anderson 1988), ils subissent une mortalité accrue et sont donc moins souvent capturés dans les chaluts (Le Pape and

⁵ Organismes de taille comprise entre 42 µm et 1 mm (McIntyre and Eleftheriou 2005).

⁶ Organismes de taille supérieure à 1 mm.

⁷ DEB est l'abréviation de « Dynamic Energy Budget ». Cette théorie et les modèles correspondant permettent de modéliser les flux d'énergie dans un animal et leur utilisation pour la croissance, la maintenance et la maturation sexuelle sous différentes conditions de température et d'apports alimentaires (Kooijman and Kooijman 2010). Ces modèles permettent notamment de réaliser des prédictions de taux de croissance sous différentes conditions environnementales (van der Veer et al. 2010).

Bonhommeau 2015). Les approches basées sur des indices de croissance et de condition sont donc à considérer avec précaution lorsqu'elles sont utilisées pour tester l'hypothèse de limitation trophique.

Une deuxième approche de type indirecte est associée au concept de « self-thinning rule », et provient originellement des études menées en écologie végétale (Yoda 1963; Gorham 1979). Elle est intimement liée à la notion de capacité d'accueil et repose sur une idée simple : un écosystème possède toujours des ressources limitées (e.g. espace et nourriture). Si la quantité d'individus approche la capacité d'accueil de l'écosystème, alors le nombre d'individus doit nécessairement diminuer dans le temps puisque les besoins individuels augmentent au cours de la croissance. Dans le cas des populations animales, il a été montré que si la capacité d'accueil était atteinte, le nombre d'individus diminuait au fur et à mesure que le poids individuel moyen augmentait selon une pente approchant $-4/3$ avec une relation « log-log » (Begon et al. 1986). La méthode consiste donc à établir la relation entre le logarithme du poids individuel moyen d'une cohorte et le logarithme de l'abondance estimés à plusieurs moments de l'année, puis à tester si cette relation est significative et si la pente approche $-4/3$. Cette méthode a été appliquée dans plusieurs études portant sur des populations de salmonidés (Elliott 1993; Armstrong 1997; Dunham et al. 2000; Keeley 2003; Armstrong 2005), mais elle n'a été mobilisée qu'une seule fois dans le cas des espèces nourricerie-dépendantes (cohorte G0 de plie, Nash et al. 2007). Cette dernière étude suggère que la nourriture peut être limitante, mais que la limitation trophique est probablement peu fréquente. Dans le cas des espèces nourricerie-dépendantes, la faible utilisation de cette méthode est probablement liée à l'effort d'échantillonnage important qu'elle demande (Nash et al. 2007). Il est en effet nécessaire de réaliser des campagnes d'échantillonnage à plusieurs moments de l'année entre l'arrivée des juvéniles sur les nourriceries au printemps et leur migration vers des zones plus au large en période hivernale, et de répéter ces échantillonnages si possible durant plusieurs années consécutives. Par ailleurs, cette approche nécessite également un échantillonnage sur l'aire complète de répartition de la population juvénile étudiée afin de ne pas confondre les phénomènes de migration et de mortalité. De telles données n'étant pas disponibles, cette approche n'a pas été conduite dans cette thèse.

Contrairement aux approches indirectes, les approches dites directes nécessitent d'échantillonner à la fois les prédateurs et leurs proies. Une première approche directe consiste à corréler des séries temporelles d'abondance de proies et de prédateurs issues d'une même zone géographique (Collie 1987). En mer du Nord, la morue (*Gadus morhua*) constitue un bel exemple d'application. L'analyse de séries temporelles longues a révélé que le recrutement de cette espèce (mesuré par l'abondance des juvéniles d'un an) était fortement corrélé à l'abondance des proies zooplanctoniques (copépodes), indiquant une régulation probable par la disponibilité alimentaire au stade larvaire ou durant les tout premiers mois de la phase juvénile (Beaugrand et al. 2003; Beaugrand and Kirby 2010). Plus récemment, une étude menée sur une espèce démersale de la côte ouest des Etats-Unis (*Embiotoca jacksoni*) a montré que la biomasse de proies benthiques (amphipodes) déterminait la quantité de juvéniles produite par adulte, ainsi que leur survie (Okamoto et al. 2012). Cette approche a

cependant été peu utilisée en raison probablement des coûts logistiques et financiers pour échantillonner les proies sur le long terme. Pour les mêmes raisons, elle n'a pas été retenue dans le cadre de cette thèse.

Une deuxième approche directe pour tester l'hypothèse de limitation trophique consiste à contrôler expérimentalement les abondances de prédateurs et/ou de proies dans le milieu « naturel ». Ces expérimentations à large échelle (« whole-system experiments ») présentent l'intérêt de pouvoir tester le rôle respectif de la prédation et de la compétition dans la régulation des populations juvéniles. Il est alors possible d'estimer directement l'effet de la quantité de proies ou de prédateurs sur des traits biologiques comme la croissance ou la survie. Malheureusement, ces expérimentations ne sont applicables que dans des écosystèmes de taille limitée et relativement « fermés » comme les lacs (Post et al. 1999; Biro et al. 2003; Byström et al. 2004) ou des récifs coralliens bien délimités (Holbrook and Schmitt 2002). Leur application à des populations dans des systèmes ouverts comme les baies et les estuaires nécessite par exemple d'utiliser des cages (Virnstein 1977), et souffre alors d'un manque de réalisme écologique. Cette deuxième approche directe n'est donc pas appropriée pour tester l'hypothèse de limitation trophique dans les nourriceries de zones tempérées.

Enfin, une troisième et dernière approche directe consiste à calculer la biomasse ou la production de proies, et à estimer si elle est suffisante pour supporter la consommation alimentaire des prédateurs. Parmi les études ayant utilisé cette approche, la plupart ont calculé la consommation des prédateurs en utilisant une méthode basée sur la quantification de la nourriture présente dans les tractus digestifs et l'estimation de son taux d'évacuation (Pihl and Rosenberg 1984; Boisclair and Leggett 1985; Pihl 1985; Collie 1987; Bennett and Branch 1990; Vinagre and Cabral 2008). Cette méthode nécessite de peser les contenus digestifs des prédateurs à intervalle de temps régulier (généralement toutes les trois heures) afin d'estimer le taux d'évacuation (Elliott and Persson 1978). Assez contraignante d'un point de vue expérimental, elle a par ailleurs le défaut de probablement sous-estimer la quantité de matière présente dans les tractus digestifs (et donc la consommation) car les poissons peuvent régurgiter une partie leur contenu lors de la capture. La consommation des prédateurs peut également être déduite de leur croissance en utilisant une approche de type bioénergétique, qui décrira alors plus ou moins finement l'allocation d'énergie au sein des organismes (croissance/maintenance). La maintenance peut en particulier être prise en compte de manière assez simplifiée (i) via l'utilisation de coefficients d'efficacité de conversion brute⁸ (Evans 1983, 1984), ou (ii) en considérant qu'elle est proportionnelle au poids individuel moyen (élevé à la puissance 0.8) pour une température fixée (De Vlas 1979; van der Veer et al. 2011; Jung et al. 2017), ou encore (iii) de manière plus détaillée et intégrée via la modélisation DEB (Van Beveren et al. 2017).

⁸ L'efficacité de conversion brute (K) correspond au ratio de la production (P) sur la consommation (C). La consommation désigne ici la quantité totale de nourriture ingérée (Welch 1968) : une partie est transformée en énergie puis allouée à la croissance, une autre est allouée à la maintenance.

Si certaines études soulignent que la part de la production consommée par les prédateurs peut être assez élevée et suggèrent la présence de compétition interspécifique (Pihl 1985), la plupart reportent à l'inverse des proportions faibles de proies consommées. Néanmoins, ces études ne rejettent pas nécessairement l'hypothèse de limitation trophique. En effet, elles se limitent souvent à un, deux ou trois prédateurs dominants (e.g. la plie, le gobie buhotte et la crevette grise ; Evans 1983), et invitent donc à quantifier de manière plus exhaustive la pression de prédation qui s'exerce sur le macrobenthos en incluant d'autres prédateurs (Collie 1987; Vinagre and Cabral 2008). Malheureusement, les approches préalablement décrites mobilisent souvent des paramètres espèce-dépendants dont les valeurs ne sont connues que pour un nombre réduit d'espèces épibenthiques (Collie 1987). Afin de remédier à ce problème, Tableau et al. (en révision) ont récemment développé une nouvelle approche bioénergétique basée sur la comparaison de la production des proies à la consommation des prédateurs. Se voulant plus généraliste, cette approche a pour but de tester l'hypothèse de limitation trophique dans les nourriceries côtières et estuariennes en proposant d'inclure un nombre plus élevé de prédateurs. Jusqu'à présent, elle n'a été appliquée qu'à un seul cas d'étude : la baie de Vilaine, France, en 2008. Cette thèse se propose d'explorer la question de la limitation trophique dans les nourriceries côtières et estuariennes à l'aide de cette nouvelle approche méthodologique.

1.4 Cadre méthodologique utilisé : approche directe bioénergétique

L'approche méthodologique principale utilisée dans le cadre de cette thèse vise à comparer l'offre énergétique des proies à la demande alimentaire des prédateurs (Tableau et al. en révision). Elle est décrite de manière détaillée dans le chapitre 3, l'objectif est ici d'en présenter simplement les grandes lignes (Fig. 1.4). Elle mobilise à la fois des données collectées sur le terrain et des données issues de la littérature. Les prédateurs principaux considérés dans cette approche sont les espèces de poissons benthodémersaux fréquentant les nourriceries côtières et estuariennes au stade juvénile (cohortes G0 et G1). Ils sont échantillonnés à l'aide d'un chalut à perche lors de campagnes scientifiques annuelles. Ces espèces étant majoritairement benthivores, les proies considérées sont les invertébrés macrobenthiques, échantillonnés sur les fonds meubles à l'aide d'une benne Van Veen ou Smith-McIntyre.

La production macrobenthique représente l'offre énergétique des proies. Elle est estimée pour chaque espèce macrobenthique en multipliant la biomasse annuelle moyenne de l'espèce en question par sa productivité (P/B), elle-même estimée à partir d'un modèle empirique (Brey 2012). A biomasse humide égale, le contenu énergétique des proies varie significativement d'une espèce macrobenthique à l'autre, en fonction par exemple de la richesse protéique et lipidique de ses tissus, et de la présence ou non d'une coquille (dans les cas des mollusques). Afin de tenir compte de l'apport énergétique réel des proies, la production de biomasse (en g) est

ensuite convertie en énergie (en kJ) à l'aide de facteurs de densité énergétique (Brey et al. 2010). La production énergétique de chaque proie est ensuite sommée à l'échelle de la communauté pour représenter l'offre énergétique totale du compartiment macrobenthique. Au stade juvénile, les espèces benthodémersales sont considérées comme des prédateurs opportunistes partageant une ressource trophique commune (van der Veer et al. 2011). De ce fait, cette approche ne tient pas compte des préférences alimentaires de chaque prédateur, bien que censées limiter le recouvrement des niches trophiques (Darnaude et al. 2001).

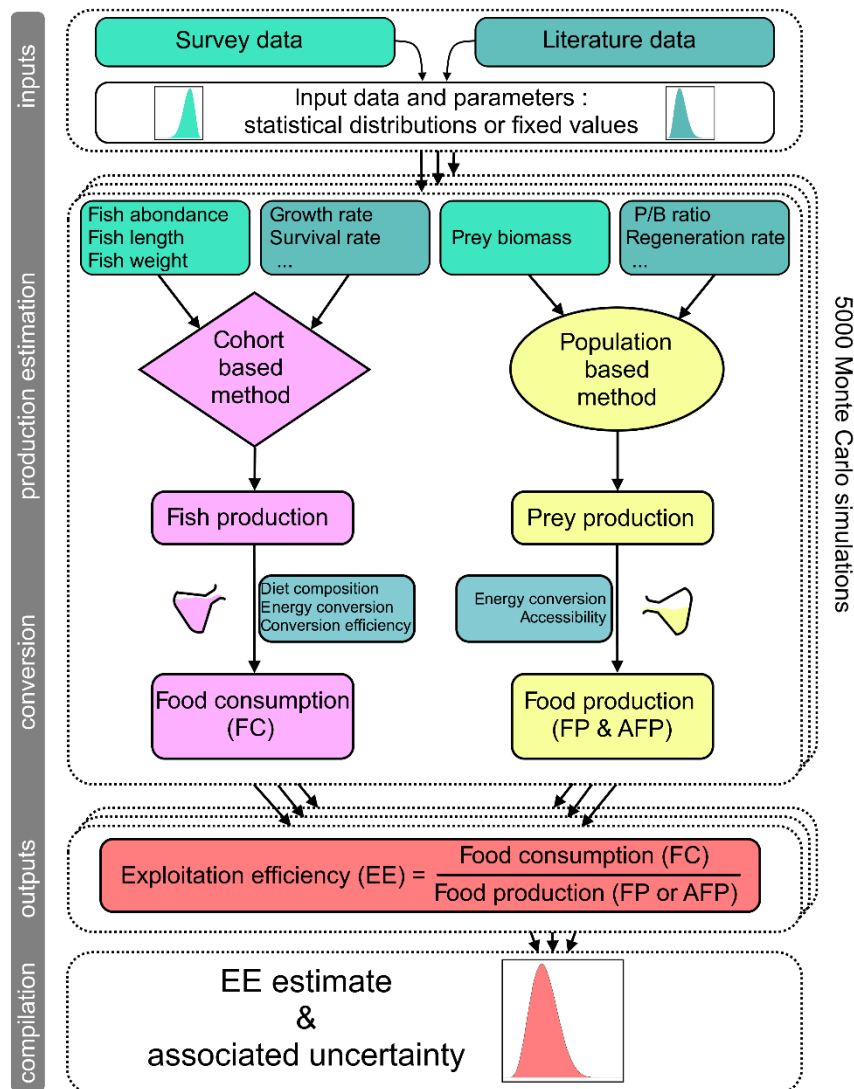


Fig. 1.4. Diagramme décrivant l'approche bioénergétique utilisée dans le cadre de la thèse. Les principales étapes de calcul permettant d'estimer la production alimentaire (FP, en jaune), sa consommation par les prédateurs (FC, en rose) et l'efficacité d'exploitation (EE, en rouge) sont présentées, tout comme l'origine des données (données issues des campagnes scientifiques en « vert clair », données issues de la littérature en « vert foncé »). L'estimation de l'incertitude via des simulations de Monte-Carlo est également représentée. D'après Tableau et al. (en révision).

La demande alimentaire des prédateurs est représentée par leur consommation, qui elle-même est dérivée de leur production (Fig. 1.4). Cette dernière se limite à la croissance somatique : les juvéniles étant considérés

immatures sexuellement dans les zones de nourriceries, l'ensemble de l'énergie est alloué à la croissance. La production de chaque espèce est estimée à l'aide d'une méthode de calcul classique par cohorte (« cohort-based method » ; Dolbeth et al. 2012). Comme pour les proies, cette production de biomasse est convertie en énergie à l'aide de facteurs de densité énergétique (Spitz et al. 2010). La consommation de chaque cohorte est ensuite estimée en divisant sa production énergétique par un facteur d'efficacité de conversion brute (ratio de la production sur la consommation, Welch 1968; Evans 1983). La consommation est calculée en tenant compte de la part de macrofaune benthique dans le régime alimentaire de chaque prédateur. La présence de shifts ontogéniques dans le régime alimentaire des prédateurs (e.g. passage de la méiofaune à la macrofaune) est également prise en compte explicitement. La demande alimentaire totale des prédateurs est finalement estimée en additionnant la consommation de chaque cohorte et de chaque espèce prédatrice.

Afin de tester l'hypothèse de limitation trophique, la part de la production macrobenthique consommée par les prédateurs est estimée via l'efficacité d'exploitation (EE en %), définie comme le ratio de la consommation (FC) sur la production (FP). Théoriquement comprise entre 0 et 100 %, l'efficacité d'exploitation constitue un indicateur du degré de limitation trophique au sein des nourriceries côtières. L'incertitude des estimations de FC, FP et EE est par ailleurs estimée via des simulations de Monte-Carlo. Les variables et les paramètres les plus incertains sont définis comme des distributions de probabilité. Les estimations de FC, FP et EE sont alors calculées à partir de tirages aléatoires dans les distributions de chaque paramètre (5000 tirages minimum), ce qui permet *in fine* d'estimer l'incertitude autour de la production (FP), de la consommation (FC), et de l'efficacité d'exploitation (EE).

L'efficacité d'exploitation peut être calculée à différents niveaux d'organisation biologique (e.g. EE des juvéniles nés dans l'année (G0) ou EE de l'ensemble des juvéniles). Sa valeur dépend donc de la production des proies mais aussi du nombre de prédateurs considérés. Si la majeure partie des espèces exerçant une pression de prédation sur le macrobenthos est prise en compte dans l'étude, une efficacité d'exploitation proche de 0 % indiquera l'absence de limitation trophique, tandis qu'une EE tendant vers 100 % indiquera une limitation trophique sévère. Néanmoins, la limitation trophique est supposée effective bien avant que l'efficacité d'exploitation atteigne 100 %, car seule une partie des proies macrobenthiques est réellement accessible pour les prédateurs (van der Veer et al. 2011; Tableau et al. 2015). Collie (1987) estime, par exemple, qu'une EE proche de 50 % serait déjà signe de limitation trophique. Tableau et al. (en révision) n'indiquent pas de valeur seuil précise pour l'efficacité d'exploitation. Ils indiquent en revanche qu'il serait intéressant d'appliquer cette méthode sur plusieurs cas d'étude pour pouvoir la détecter. C'est l'un des objectifs de cette thèse.

1.5 Cas d'étude : les nourriceries côtières du golfe de Gascogne et de la Manche

Afin de tester l'hypothèse de limitation trophique, l'approche bioénergétique précédemment décrite a été appliquée à quatre nourriceries côtières et estuariennes françaises : (1) la partie orientale de la baie de Seine dans la Manche, et (2) la baie de Vilaine, (3) la partie externe de l'estuaire de la Loire et (4) le pertuis d'Antioche dans la partie nord du golfe de Gascogne (Fig. 1.5). Chacune de ces nourriceries a été échantillonnée au moins une fois entre 2008 et 2016. Ces sites d'étude ont fait l'objet de campagnes scientifiques réalisées en zone subtidale en fin de période estivale⁹ (fin août – début septembre) afin d'échantillonner les prédateurs épibenthiques (poissons juvéniles et méga-invertébrés) grâce à un chalut à perche et leurs proies (invertébrés macrobenthiques) grâce à une benne (Van Veen ou Smith-McIntyre).

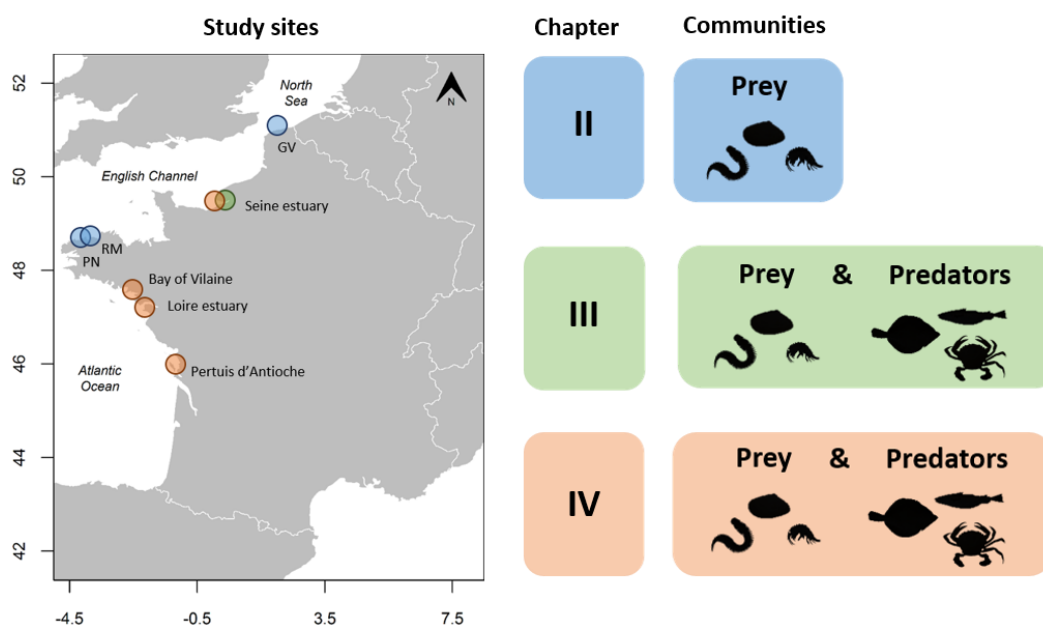


Fig. 1.5. Sites et communautés étudiées dans les trois principaux chapitres de la thèse.

La baie de Seine, la baie de Vilaine, l'estuaire externe de la Loire et le Pertuis d'Antioche font partie des principales zones de nourricerie françaises (Le Pape et al. 2003b; Rochette et al. 2010; Trimoreau et al. 2013); elles partagent à ce titre un certain nombre de caractéristiques communes. Il s'agit de zones peu profondes (0-35 m), macrotidales (marnage moyen : 6-7 m) et composées majoritairement de fonds meubles sablo-vaseux. Elles présentent néanmoins d'importants contrastes, aussi bien en termes de variabilité environnementale que d'impacts anthropiques. Chaque nourricerie est alimentée par un fleuve principal dont le débit varie

⁹ En milieu tempéré, la période estivale correspond à la période idéale pour échantillonner les poissons au stade juvénile car elle se situe après la phase d'installation sur les nourriceries (les individus nés dans l'année sont présents et ont atteint une taille suffisante pour être échantillonnés au chalut) mais avant la phase de migration saisonnière vers des zones plus au large qui a lieu en début de période hivernale.

sensiblement d'une zone à l'autre. Le débit annuel moyen de la Seine ($470 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) est par exemple 9 fois supérieur à celui la Charente, qui se jette dans le Pertuis d'Antioche (Durieux et al. 2010; Romero et al. 2018). Le pertuis d'Antioche est ainsi caractérisé par une influence marine forte, avec une dessalure localisée et sensiblement inférieure à celle enregistrée dans l'estuaire de la Seine, la baie de Vilaine ou l'estuaire de la Loire.

Ces quatre nourriceries présentent également des degrés d'impact anthropique variés. L'estuaire de la Seine est de loin le site le plus touché. Il abrite le grand port maritime du Havre, deuxième plus grand port de commerce français (derrière Marseille), et constitue depuis plusieurs siècles une voie fluviale privilégiée pour le commerce et l'acheminement de marchandises vers Paris (Romero et al. 2018). Afin de faciliter le transport maritime, il a subi dès le milieu du XIX^{ème} siècle d'importantes transformations morphologiques (dragage, construction de digues) qui se sont progressivement accentuées jusqu'à récemment avec l'agrandissement du port du Havre dans le cadre du projet « Port 2000 » (Dauvin et al. 2006; Le Pape et al. 2007). La perte d'habitats essentiels (vasières intertidales) accompagnée d'une pollution sévère aux composés organiques (PCB, HAP) a profondément bouleversé le fonctionnement écologique de l'estuaire, et en particulier réduit sa fonction de nourriceries pour les poissons plats comme la sole (Rochette et al. 2010). L'estuaire de la Loire a lui aussi subi d'importantes modifications morphologiques afin de faciliter le transport maritime (chenal d'accès), mais dont l'intensité reste plus modérée que celles subies par l'estuaire de la Seine (Dauvin et al. 2009). Par ailleurs, son niveau de contamination chimique est également très inférieur à celui enregistré dans l'estuaire de la Seine (Gilliers et al. 2006). Ce constat reste vrai pour la baie de Vilaine et le pertuis d'Antioche, qui sont les deux sites les moins impactés par ce type de pressions humaines (Courrat et al. 2009; Delpech et al. 2010). Le pertuis d'Antioche a été cependant colonisé par la crépidule (*Crepidula fornicata*), mollusque filtreur invasif qui modifie durablement les fonds marins en formant de véritables « bancs » (Sauriau et al. 1989, 1998). La modification physique du milieu qu'elle engendre a des répercussions négatives pour les juvéniles de poissons plats car elle réduit la surface des fonds meubles qui sont des habitats essentiels pour ces espèces (Le Pape et al. 2004; Kostecki et al. 2011). Cette invasion biologique est négligeable ou nulle dans les trois autres nourriceries. Un travail de synthèse, de quantification et de cartographie de ces pressions anthropiques a été réalisé durant les cinq premiers mois de la thèse afin de mieux comprendre leur répartition spatiale et le niveau global d'anthropisation de chaque nourricerie. Faute d'accès à certaines données clés, cette étude n'a pu aboutir mais les résultats préliminaires sont présentés en annexe.

Les caractéristiques environnementales et anthropiques précédemment décrites déterminent les communautés de proies et de prédateurs benthiques rencontrées dans chaque nourricerie. Le secteur de la baie de la Seine compris dans notre zone d'étude est dominé par une communauté de sables fins envasés à *Abra alba* – *Lagis koreni* qui couvre la majeure partie de la zone échantillonnée (de l'embouchure à l'isobathe des 20 mètres). En amont, la partie estuarienne présente une communauté de vases à *Limecola balthica* (Thiébaud et al. 1997; Mouny et al. 1998; Dauvin and Desroy 2005). La baie de Vilaine est caractérisée par la présence de vases à

Sternaspis scutata – *Nucula nitidosa*, et de sables fins plus ou moins envasés à *Nephtys hombergii* à proximité de l'embouchure (Le Bris and Glémarec 1995). L'embouchure de l'estuaire de la Loire est dominée par des vases sableuses à *Heteromastus filiformis*. Plus en aval se retrouvent des fonds sableux à *Spisula solida* puis à *Nephtys cirrosa*. Enfin, plus au large, des fonds de sédiments plus grossiers sont dominés par des *Ampelisca spinipes* et des *Abra alba* (Le Bris et al., 2017). Le pertuis d'Antioche est quant-à-lui caractérisé par une communauté de vases à *Sternaspis scutata* et une communauté de vases sableuses à *Maldane glebiflex* (Hily 1976).

Parmi les principales espèces benthodémersales rencontrées au stade juvénile dans ces quatre nourriceries, on distingue de nombreux poissons plats comme la sole (*Solea solea*), la plie (*Pleuronectes platessa*), la limande (*Limanda limanda*), la solenette (*Buglossidium luteum*) et le cèteau (*Dicologlossa cuneata*). On rencontre également de fortes abondances de poissons ronds comme le callionyme lyre (*Callionymus lyra*), le gobie buhotte (*Pomatoschistus minutus*), le tacaud (*Trisopterus luscus*), le merlan (*Merlangius merlangus*), le rouget (*Mullus surmuletus*) et dans une moindre mesure, le merlu (*Merluccius merluccius*). Les abondances de ces espèces et leur proportion respective peuvent varier significativement d'une année ou d'un site à l'autre en fonction de leurs préférences écologiques, de la variabilité environnementale (e.g. débit fluvial) et du degré d'impact anthropique (Le Pape et al. 2003a; Courrat et al. 2009; Trimoreau et al. 2013). On peut noter par exemple que les abondances de sole sont généralement plus faibles en baie de Seine que dans les trois autres nourriceries, à cause notamment du niveau élevé de contamination chimique (Gilliers et al. 2006). Par ailleurs, le cèteau est seulement présent dans le golfe de Gascogne, la baie de la Seine se trouvant au-delà de la limite nord de son aire de répartition. Les juvéniles de poissons ne sont pas les seules espèces exerçant une pression de prédation sur le macrobenthos. Plusieurs espèces d'invertébrés épibenthiques se nourrissent également de macrofaune, parmi lesquelles on peut citer l'étoile de mer *Asterias rubens*, la crevette grise *Crangon crangon*, et plusieurs espèces de crabes dont les *Liocarcinus spp.* (Evans 1983; Jung et al. 2017). Ces espèces sont également capturées dans les chaluts, mais là aussi en proportion variable selon l'année et le site considéré.

Enfin, trois autres sites ont fait l'objet d'analyses dans le cadre de cette thèse : Gravelines (GV), situé à la limite entre la Manche et la mer du Nord, et deux stations d'échantillonnage « historiques » du macrobenthos : Pierre Noire (PN) et Rivière de Morlaix (RM), situées toutes les deux en baie de Morlaix dans la Manche (Fig. 1.5). Il s'agit également de zones subtidales peu profondes (10-17 m) à fonds meubles, qui jouent le rôle de nourricerie pour de nombreuses espèces marines, en particulier Gravelines (Dauvin 1998, 2000; Amara et al. 2001). Ces trois sites abritent une communauté à *Abra alba* de sables fins envasés (Ghertsos et al. 2000). Ils ont été choisis pour la longueur des séries de données biologiques (> 20 ans) qui y ont été collectées avec une fréquence saisonnière. Seule la communauté de proies y a été étudiée. Si ces trois sites d'étude ont été présentés en dernier, ils constitueront néanmoins le point d'entrée de cette thèse.

1.6 Questions de recherche et démarche scientifique adoptée

Cette introduction a permis de présenter les principaux mécanismes qui déterminent l'abondance des individus au sein des populations et des communautés, et de souligner les enjeux de leur compréhension pour la conservation des espèces et la gestion des ressources vivantes exploitées. Elle a également mis en avant la connaissance très partielle que nous en avons. Dans le cas des espèces nourricerie-dépendantes en domaine marin tempéré, nous savons que des mécanismes densité-dépendants opèrent au stade juvénile, mais nous ne connaissons ni leur nature (prédation ? compétition ? autre ?), ni leur régularité (ont-ils lieu chaque année ? dans chaque nourricerie ?), ni le ou les stades de vie précis auxquels ils interviennent (phase d'installation ? stade G0 ? G1 ?). Tester l'ensemble de ces hypothèses nécessiterait une très grande quantité de données qu'il est naturellement difficile de collecter dans des milieux complexes comme les zones côtières et estuariennes. Cette thèse propose plus modestement de se focaliser sur une hypothèse (i.e. la limitation trophique), restreinte à une phase de vie (phase durant laquelle les individus se nourrissent de macrofaune benthique), et d'en explorer sa variabilité spatiale et temporelle.

Afin de comprendre si la mortalité densité-dépendante observée au stade juvénile peut être due à de la compétition pour des ressources trophiques limitées (hypothèse de limitation trophique), nous avons cherché à savoir si l'offre énergétique des proies est généralement suffisante pour subvenir aux besoins alimentaires des prédateurs. Dans ce but, l'approche bioénergétique directe récemment développée par Tableau et al. (en révision) a été utilisée. L'application de cette nouvelle approche est au cœur de ce travail de thèse.

Afin de calculer la production énergétique des proies, cette approche requiert une estimation de la biomasse annuelle moyenne des espèces macrobenthiques comme paramètre d'entrée du modèle. Les données disponibles sur les principaux sites d'étude de cette thèse n'ont été cependant récoltées qu'une fois par an durant la période estivale. En milieu tempéré, l'abondance et la biomasse des invertébrés macrobenthiques sont susceptibles de varier au cours de l'année (Beukema 1974; Coma et al. 2000). De telles variations saisonnières pourraient induire un biais dans les estimations de production des proies, conduisant éventuellement à des conclusions écologiques erronées. Afin de déterminer l'effet de la période d'échantillonnage sur les estimations de production macrobenthique, nous nous sommes intéressés dans le deuxième chapitre aux variations saisonnières de la biomasse de proies récoltées à trois sites différents : Gravelines, Pierre Noire, et Rivière de Morlaix, seules stations du littoral français ayant bénéficié à notre connaissance d'un suivi régulier et à long terme des biomasses d'invertébrés benthiques. Des séries de données biologiques y ont ainsi été récoltées de manière saisonnière durant plus de 20 ans. La longueur de ces séries temporelles et leur aspect saisonnier en font des cas d'étude uniques pour détecter l'existence, l'intensité et la régularité d'un éventuel patron saisonnier dont il faudrait alors tenir compte dans les estimations de production énergétique.

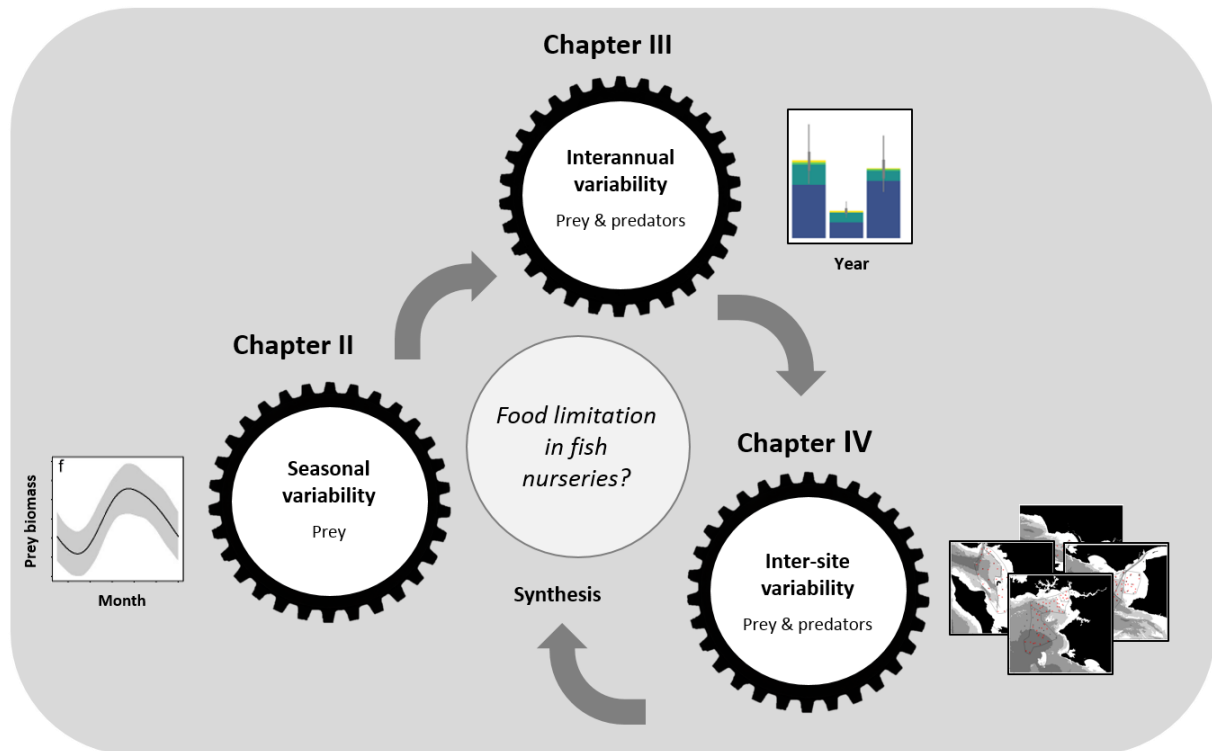


Fig. 1.6. Questions de recherche et démarche suivie au cours de la thèse.

Dans le troisième chapitre (Fig. 1.6), nous nous sommes intéressés aux variations interannuelles (2008-2010) de la production des proies et de son efficacité d'exploitation par les prédateurs épibenthiques (poissons et méga-invertébrés benthiques) dans la partie orientale de la baie de Seine, une des principales nourriceries de la Manche (Rochette et al. 2010). Plusieurs améliorations méthodologiques ont été développées par rapport à l'approche de modélisation développée par Tableau et al. (en révision). Elles incorporent notamment les résultats du chapitre 2, et permettent en particulier d'estimer la prédation exercée par la mégafaune épibenthique (e.g. *Asterias rubens*) sur les proies. L'objectif de ce chapitre est donc double : (i) évaluer la production énergétique respectivement consommée par les poissons juvéniles et par la mégafaune benthique entre 2008 et 2010, et (ii) déterminer si la baie de Seine présentait une situation de limitation trophique durant cette période via le calcul de l'efficacité d'exploitation.

Enfin, l'objectif du quatrième chapitre est de pousser plus loin la compréhension du mécanisme de limitation trophique en explorant la gamme de variations de l'efficacité d'exploitation à travers une comparaison entre cas d'étude : Seine (2008-2010), Vilaine (2008), Loire (2016), et pertuis d'Antioche (2015). Dans le cas où la limitation trophique serait un mécanisme général de régulation, la production des proies et le niveau de consommation des prédateurs devraient co-varier, induisant une relative stabilité de l'efficacité d'exploitation (Tableau et al. en révision).

Ce manuscrit de thèse se termine par une synthèse des résultats obtenus (chapitre 5), dans laquelle les principales conclusions écologiques que l'on peut en tirer sont soulignées et les avantages et les limites de l'approche méthodologique utilisée sont discutés.

2 Quantifier l'effet de la période d'échantillonnage sur les estimations de production macrobenthique

An accurate and precise estimation of production is a crucial requirement for energy flow analysis.

Benke & Huryn (2010)

Déterminer si l'abondance des proies en milieu naturel est suffisante pour couvrir les besoins alimentaires des prédateurs est une question très générale en écologie, qui intéressent les scientifiques depuis déjà plusieurs décennies. Les premières études qui se sont penchées sur cette question dans les nourriceries côtières semblent dater des années 1980 (e.g. Evans 1983; Pihl 1985), mais celles réalisées dans les systèmes lotiques (cours d'eau) ont débuté dès les années 1950 (Benke and Huryn 2010). Ces premières études ont très tôt abouti au « paradoxe d'Allen » : la production d'invertébrés aquatiques semblait largement insuffisante pour couvrir les besoins alimentaires des populations de poissons, qui auraient dû par conséquent voir leur abondance chuter. Pourtant, ces populations arrivaient à se maintenir sur le long terme. Ce paradoxe a été progressivement résolu en montrant qu'il reposait simplement sur un biais méthodologique : les estimations de production de proies réalisées à cette époque étaient largement sous-estimées (Benke and Huryn 2010). Cet exemple « historique » illustre la nécessité de réaliser des estimations de production (et de consommation) précises et non biaisées lorsque l'hypothèse de limitation trophique est testée en comparant offre et demande alimentaire de manière directe. C'est notamment le cas avec l'approche utilisée dans le cadre de cette thèse (Tableau et al. en révision).

Dans le deuxième chapitre de cette thèse, nous avons cherché à quantifier l'effet de la période d'échantillonnage sur les estimations de production macrobenthique issues d'un modèle empirique (Brey 2012). Comme indiqué en introduction, ce type de modèle requiert normalement des estimations moyennes annuelles (e.g. biomasse, abondance) comme paramètres d'entrée (Robertson 1979; Dolbeth et al. 2005). Or, les données biologiques disponibles sur les principaux sites d'étude de cette thèse n'ont été récoltées qu'une fois par an (fin Août – début Septembre). Sachant que l'abondance et la biomasse des populations macrobenthiques semblent présenter des variations saisonnières (Beukema 1974; Coma et al. 2000), utiliser des données collectées uniquement en fin de période estivale pourrait introduire un biais dans les estimations de production. L'objectif de cette étude est double : (1) quantifier les variations saisonnières de biomasse des invertébrés macrobenthiques en domaine subtidal côtier, et (2) déterminer si ces variations potentielles sont suffisantes pour induire un biais dans les estimations de production à l'échelle de la communauté.

Seasonality in coastal macrobenthic biomass and its implications for estimating secondary production using empirical models

Erwan Saulnier^{1,2}, Anik Brind'Amour¹, Adrien Tableau³, Marta M. Rufino^{1,4}, Jean-Claude Dauvin⁵, Christophe Luczak^{6,7}, Hervé Le Bris²

¹ IFREMER, EMH, Rue de l'île d'Yeu, B.P. 21105, 44311 Nantes Cedex 03, France

² ESE, Ecology and Ecosystem Health, AGROCAMPUS-OUEST, INRA, 35042, Rennes, France

³ University of Rhode Island, Graduate School of Oceanography, 215 South Ferry Road, Narrangansett, RI, USA

⁴ Centro de Ciências do Mar (CCMAR), Universidade do Algarve, Campus de Gambelas, 8005-139 Faro, Portugal

⁵ Normandie Univ., UNICAEN, UNIROUEN, Laboratoire Morphodynamique Continentale et Cotière, CNRS UMR 6143 M2C, 24, rue des Tilleuls, F-14000, Caen, France

⁶ CNRS, Univ. Lille, Univ. Littoral Côte d'Opale, UMR 8187, LOG, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, 62930, Wimereux, France

⁷ Université d'Artois, ESPE, Centre de Gravelines, 40 rue V. Hugo, BP 129, F-59820 Gravelines, France

Saulnier, E., A. Brind'Amour, A. Tableau, M. M. Rufino, J.-C. Dauvin, C. Luczak, and H. Le Bris. 2018. Seasonality in coastal macrobenthic biomass and its implications for estimating secondary production using empirical models. *Limnol. Oceanogr.* doi: 10.1002/lno.11086

Abstract

Macrobenthic secondary production is widely used to assess the trophic capacity, health and functioning of marine and freshwater ecosystems. Annual production estimates are often calculated using empirical models and based on data collected during a single period of the year. Yet, many ecosystems show seasonal variations. Although ignoring seasonality may lead to biased and inaccurate estimates of annual secondary production, it has never been tested at the community level. Using time series of macrobenthic data collected seasonally at three temperate marine coastal soft-bottom sites, we assessed seasonal variations in biomass of macrobenthic invertebrates at both population and community levels. We then investigated how these seasonal variations affect the accuracy of annual benthic production when assessed using an empirical model and data from a single sampling event. Significant and consistent seasonal variations in biomass at the three study sites were highlighted. Macrobenthic biomass was significantly lower in late winter and higher in summer/early fall for 18 of the 30 populations analyzed and for all three communities studied. Seasonality led to inaccurate and often biased estimates of annual secondary production at the community level when based on data from a single sampling event. Bias varied by site and sampling period, but reached ~50% if biomass was sampled at its annual minimum or maximum. Since monthly sampling is rarely possible, we suggest that ecologists account for uncertainty in annual production estimates caused by seasonality.

Keywords: Secondary production - Empirical model - Macrobenthos - Invertebrates - Time series - Generalized additive model

2.1 Introduction

Macrobenthic invertebrates are essential components of marine coastal ecosystems. They support key ecological functions such as bioturbation and nutrient recycling, and contribute substantially to energy flow from primary organic sources to upper trophic levels (Tumbiolo and Downing 1994; Reiss and Kröncke 2005; Bolam and Eggleton 2014). Secondary production of benthic macrofauna represents the incorporation of organic matter or energy per unit of time and area (Cusson and Bourget 2005). It integrates dynamic population processes such as recruitment, growth and mortality, and biotic and abiotic interactions between populations and their environment. Hence, secondary production has been used as a useful integrative indicator of the trophic capacity, health and functioning of marine ecosystems (Benke and Hury 2010; Dolbeth et al. 2012).

Macrobenthic secondary production can be estimated using classic direct methods, based on measuring abundance and mean body mass of cohorts sampled at regular time intervals (Sprung 1993). It can also be assessed using empirical models, which predict production or the production-to-biomass ($P:B$) ratio from life history traits (mean body mass, life span) and biotic and abiotic variables (Dolbeth et al. 2005). Since classic direct methods are time-consuming (Robertson 1979), empirical models have been increasingly used to estimate macrobenthic production, especially in studies focusing on the production of an entire community of species (Burd et al. 2012; Beukema and Dekker 2013). Most empirical models use mean annual data (on biomass and body mass) to predict annual secondary production or the $P:B$ ratio (Cusson and Bourget 2005). The $P:B$ ratio is the ratio of annual production to mean annual biomass. A general method to estimate secondary production is thus to multiply the $P:B$ ratio predicted by an empirical model by the mean annual biomass (Robertson 1979; Wong et al. 2011). Mean annual biomass is rarely estimated since it requires seasonal sampling that is expensive and time-consuming. Consequently, annual production estimates are often derived from a single measurement of biomass per year, which may differ from the annual mean. Indeed, many ecosystems show seasonal variations in abiotic (e.g. temperature) and biotic factors (e.g. food availability, predation) that drive species phenology and, ultimately, population and community dynamics (Field et al. 2007; Passuni et al. 2016). In temperate marine coastal ecosystems, the biomass of macrobenthic species seems generally higher in late summer due to recruitment and individual growth, and lower in late winter due to natural mortality and weight loss (Beukema 1974; Zwarts and Wanink 1993; Coma et al. 2000). Therefore, estimating mean annual biomass and mean body mass using data from a single sampling event could lead to biased estimates of secondary production (Bolam and Eggleton 2014).

Several studies investigated effects of sampling design on estimation of secondary production (Cushman et al. 1978; Morin et al. 1987; Cusson et al. 2006). They showed that the choice of sampling period and frequency affect the estimation, and inappropriate choices can lead to high bias in production estimates.

However, their estimates were based on simulations of a single population, mainly in freshwater ecosystems; more importantly, they used classic direct methods to calculate secondary production. To our knowledge, the effect of sampling period on production estimates of empirical models has been tested only by Beukema and Dekker (2013). These authors used an empirical $P:B$ model (Brey 2001) to estimate production of a marine bivalve population (*Limecola balthica*) sampled twice per year (late summer and late winter). They showed that production estimates based on data from a single sampling event were biased, and this bias was even higher when data were collected in late summer. Yet, empirical models are ineffective at estimating production of a single population. Instead, they are recommended for estimating secondary production of an assemblage of species, since prediction error decreases greatly when the estimates of several populations are pooled (Brey 2001, 2012). Studies investigating seasonal variations in macrobenthic invertebrate communities generally focused on a few species or were restricted to abundance and species richness (Desroy and Retière 2001; Mucha et al. 2005). Those that quantified seasonal variations in macrobenthic biomass and production at the community level did not always identify a seasonal trend (Reiss and Kröncke 2005; Wong et al. 2011). Hence, whether the bias observed in production estimates of a single population persists at the community level and how the sampling period affects annual production estimates remain to be tested.

In this study, we used time series of macrobenthic data collected seasonally to address two main questions: (1) whether the biomass of coastal soft-bottom macrobenthic invertebrates shows significant seasonal variations at both population and community levels, and (2) how biased and accurate the estimates of community secondary production from an empirical model are when macrobenthic data come from a single sampling event. Given the potential seasonal variability, the latter question quantifies the bias and accuracy at different periods of the year.

2.2 Materials and methods

Three subtidal macrobenthic communities were monitored for more than 20 years at three fixed stations located along the French coast in the southern North Sea and western English Channel. These datasets were previously published, at least partially (Fromentin et al. 1997; Dauvin 1998, 2000; Ghertsos et al. 2000).

2.2.1 Study sites

All three sampling sites of this study are located on shallow, subtidal soft-bottom areas (Fig. 2.1). The two first sites, 'Pierre Noire' (PN) and 'Rivière de Morlaix' (RM), are located in the Bay of Morlaix, western English Channel. The PN site is a fine-sand macrobenthic community located at a depth of 17 m in the outer part of the bay (Dauvin 1998). The RM site is a muddy fine-sand community located at a depth of 10 m in the inner

part of the bay, near the mouth of the Morlaix River estuary (Dauvin 2000). Both sites are influenced by temperate Atlantic waters, with sea bottom temperatures ranging from 9°C in winter to 15°C in summer (annual mean $\pm$ SD = 12.1°C $\pm$ 0.4). The third study site, 'Gravelines' (GV), is a fine-sand macrobenthic community located at a depth of 10 m in the southern North Sea. The GV site has a continental climate characterized by relatively cold winters and warm summers (Ghertsos et al. 2000), with sea bottom temperatures ranging from 6°C in winter to 20°C in summer (annual mean $\pm$ SD = 12.9°C $\pm$ 0.6).

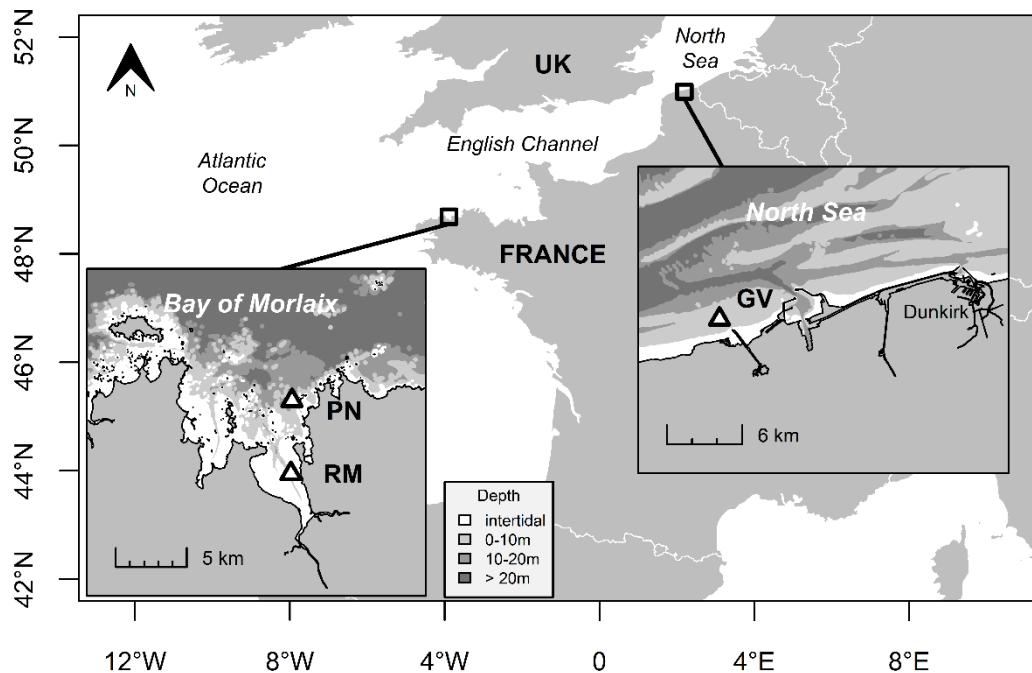


Fig. 2.1. Locations of the three study sites: 'Pierre Noire' (PN), 'Rivière de Morlaix' (RM) and 'Gravelines' (GV) (white triangles). The PN and RM sites are located in the Bay of Morlaix, in the western English Channel. The GV site is located in the southern North Sea. All sites are situated on a shallow, subtidal soft-bottom habitat. The same single fixed station was sampled at each site during the entire sampling period (~20 years).

2.2.2 Data collection and selection

In the western English Channel, the PN site was sampled each month from 1978-1981, and then five times per year from 1982-1996 (March, June, August, October and December). The RM site was sampled during the five same months from 1980-1996. In the southern North Sea, the GV site was sampled four times per year (January/February, March/April, June/July, and September/October) from 1989-2016.

The same sampling procedure was applied at the three study sites. Ten replicates were collected at each sampling event using a 0.1 m² Smith-McIntyre grab. Each sample was sieved through a 1 mm mesh sieve, and the material retained was fixed with a 10% buffered formaldehyde solution. In the laboratory, the organisms retained were identified to the species level, counted and weighed. Biomass per species was determined as dry mass (DM) at

the PN and RM sites, and as ash-free dry mass (AFDM) at the GV site. Biomass in DM was converted to AFDM by applying conversion factors (Brey et al. 2010) to standardize the unit of biomass at the three sites. The ten replicates were pooled for each station and the biomass expressed in g AFDM.m⁻² before data analysis.

The biomass of a few species with low abundance was unknown at the species level and thus excluded from the analyses. We also excluded large individuals belonging to the ‘megafauna’ size class (e.g. *Asterias rubens*, *Atelecyclus rotundatus*, *Lutraria lutraria*) and species with a frequency of occurrence of < 5% over the entire time series. The remaining taxa represented 37 species at PN, 22 species at RM, and 46 species at GV, for a mean of 93% of the total biomass sampled at the three study sites.

Macrobenthic communities at PN and RM have clearly distinct faunal compositions despite the short distance between them (< 5 km). PN supports one of the richest benthic amphipod communities recorded in Europe (Dauvin 1998), which represents a mean of 21% of the community biomass over the studied period. These dominant *Ampelisca* spp. populations almost disappeared after the ‘Amoco Cadiz’ oil spill in March 1978 but gradually recovered to their original state (Dauvin 1998). The RM community is dominated by a few polychaete species, mainly deposit feeders, and was affected only slightly by the oil spill (Dauvin 2000). We excluded data collected during and shortly after the oil spill at both sites, since this perturbation temporarily modified the structure and dynamics of the macrobenthic communities (Dauvin 1998). We retained data from 1980-1996. In 1991, the American jack-knife clam *Ensis directus* was recorded for the first time at GV and successfully settled in the area (Luczak et al. 1993; Luczak 1996). The biological invasion of *E. directus* deeply modified the structure and dynamics of the GV community until 1996 (Ghertsos et al. 2000). Thus, we retained data from 1997-2016 at GV, except for 2013, when inclement weather precluded winter sampling. Overall, the time series analyzed in this study covered 17 years at PN and RM, and 19 years at GV, with a sampling frequency of 4-5 times per year at each site.

2.2.3 Modeling the seasonal pattern in macrobenthic invertebrate biomass

We modeled the seasonal pattern in biomass of macrobenthic invertebrates at both population and community levels using generalized additive models (Wood 2006). GAMs are a flexible extension of generalized linear models that allow for non-linear modeling by making no a priori assumption about the shape of the response function. Application of GAMs to ecological data has rapidly increased, notably for modeling non-linear trends in time series (Boyce et al. 2010; Curtis and Simpson 2014; Bunting et al. 2016).

Community level - We first investigated seasonal variations in macrobenthic biomass at the community level. The following Gaussian additive model was fitted to each data series:

$$\log(\text{Biomass}_{ijk}) = \beta_0 + \text{site}_k + f_{1,k}(\text{Year}_i) + f_{2,k}(\text{Month}_j) + \varepsilon_{ijk} \quad (\text{model 1})$$

where Biomass_{ijk} is the biomass of the macrobenthic community observed in year i , month j at site k , β_0 is the model intercept, site_k is the study site fixed effect, $f_{1,k}(\text{Year}_i)$ is a smooth function of the years that represents the long-term trend, $f_{2,k}(\text{Month}_j)$ is a smooth function of the months that represents the seasonal pattern, and ε_{ijk} is mean-zero, normally-distributed error with variance σ_k^2 . Hence, the model estimates separate smoothers for the variables ‘Year’ and ‘Month’ for each study site. We used a natural log-transformation to reduce skewness of the data. We focused on the seasonal pattern in macrobenthic biomass, so we present mainly results of the fitted seasonal smoother f_2 (Fig. 2.2; see Fig. S2.1 for the fitted long-term smoother f_1). We also tested for pairwise differences in the seasonal pattern between sites (see the Supplement for details).

Population level - To (1) explore potential similarities and differences in the seasonal pattern between species and study sites and (2) investigate whether some key species drive the seasonality in macrobenthic communities, we then modeled the seasonal pattern in biomass at the population level. Here, a population refers to a species observed at one site. We focused on the 10 dominant species (by biomass) at each site (30 populations). They represent a mean of 78%, 91% and 86% of total biomass at PN, RM and GV, respectively. All the populations selected had a frequency of occurrence of $\geq 70\%$, which implies they were sufficiently sampled to properly model both the seasonal pattern and the long-term trend. We fitted to each data series the following Gaussian additive model:

$$\log(\text{Biomass}_{ijp}) = \beta_0 + \text{population}_p + f_{1,p}(\text{Year}_i) + f_{2,p}(\text{Month}_j) + \varepsilon_{ijp} \quad (\text{model 2})$$

where Biomass_{ijp} is the biomass of macrobenthic population p observed in year i and month j , β_0 is the model intercept, population_p is the population fixed effect, $f_{1,p}(\text{Year}_i)$ is a smooth function of the years that represents the long-term trend, $f_{2,p}(\text{Month}_j)$ is a smooth function of the months that represents the seasonal pattern, and ε_{ijp} is mean-zero, normally-distributed error with variance σ^2 . The model estimates separate smoothers for the variables ‘Year’ and ‘Month’ for each population.

GAM-based methods provide a flexible framework to separate any seasonal pattern from the long-term trend and to test the significance of this pattern. Here, the p -values of both models correspond to the null hypothesis of no long-term trend or seasonal pattern in the time series. The GAMs were built using the package *mgcv* (Wood 2006, 2011) of R statistical software (version 3.3.3: R Core Team 2017). The smoothness parameters

were estimated using the restricted maximum likelihood (REML) method, which tends to be more robust than the generalized cross validation (GCV) method (Wood 2011). We used a thin-plate regression spline for the long-term smoother f_1 and a cyclic-cubic regression spline for the seasonal smoother f_2 , which implies continuity from December to January, as recommended for cyclic responses (Wood 2006). We checked model assumptions of normality, homogeneity and independence of the residuals by visual inspection (see Figs. S2.2, S2.3, S2.6, S2.7 in the Supplement).

2.2.4 Estimating production-to-biomass ratio and production

We estimated annual secondary production P of each species using the empirical model developed by Brey (2012). This model uses artificial neural networks (ANN) to predict $P:B$ from three continuous parameters (mean body mass M in Joules, mean annual bottom water temperature in degrees Celsius, depth in meters) and 17 categorical parameters (taxonomic, functional and environmental parameters, and a marker for commercial exploitation). All categorical parameters are binary (0 or 1). The model is implemented in an Excel spreadsheet freely available at <http://www.thomas-brey/science/virtualhandbook> (version 01-2012, downloaded on March 28, 2017).

To estimate each species' mean body mass M , we divided its mean annual biomass by its mean annual abundance and converted it to Joules using energy densities (kJ/g) from a global database of conversion factors (Brey et al. 2010). When no conversion factor was available at the species level, we used the conversion factor for the next higher taxonomic rank. Information about taxonomy and functional traits used as input parameters were collected from the literature and online resources, including the Integrated Taxonomic Information System database (<https://www.itis.gov/>), the Biological Traits Information Catalogue of The Marine Life Information Network (<http://www.marlin.ac.uk/biotic/biotic.php>), and the World Register of Marine Species (<http://www.marinespecies.org>) (last accessed on May 4, 2018). The marker for commercial exploitation was always set to zero since no species has been commercially exploited at the three study sites. Depth was previously reported (Fromentin et al. 1997). We estimated mean annual temperature from time series of sea bottom temperature recorded monthly or bi-monthly at a fixed station near each study site (Dauvin et al. 1989; Conq et al. 1998; Woehrling et al. 2005).

We used the Brey (2012) model for three reasons. First, the models developed by Brey (2001, 2012) are used more frequently than other empirical models to estimate secondary production (see Fuhrmann et al. 2015; Tableau et al. 2015; Degen et al. 2016 for recent examples). Second, they perform as well or better than others in predicting $P:B$ and P (Cusson and Bourget 2005; Dolbeth et al. 2005; Petracco et al. 2012). Third, they can be used to predict secondary production in a wide range of marine and freshwater ecosystems using easy-to-measure abiotic and biotic parameters (Brey 2012). Conversely, many other empirical models are restricted to certain taxonomic groups (Cartes et al. 2002) or ecosystem types (Morin and Bourassa 1992) or require life

span as input (Cusson and Bourget 2005), which is difficult to determine accurately (Brey 2012; Beukema and Dekker 2013).

The models developed by Brey (2001, 2012) are based on the empirical relationship between $P:B$ and the mean individual body mass M of macrobenthic invertebrates (Schwinghamer et al. 1986). We used Brey's ANN model (2012) rather than his multiple linear regression model (2001) since the ANN approach shows slightly but significantly better performance in predicting $P:B$ and P of macrobenthic communities (Brey et al. 1996; Brey 2012).

Model outputs are a $P:B$ for each species. We calculated P by multiplying $P:B$ by the biomass B of the respective species. We then calculated P of the macrobenthic community by summing the production of all species:

$$P = \sum_{i=1}^n B_i \times (P:B)_i, \text{ with } i \text{ the species index.}$$

We first calculated annual production estimates using the annual mean of individual mean body mass $\bar{M}$ and biomass $\bar{B}$ of each species, as required (Dolbeth et al. 2005; Beukema and Dekker 2013). These production estimates were used as a reference and thus were implicitly assumed to have no error.

Then, we mimicked the procedure usually followed by users of the Brey model by calculating annual production based on data from a single sampling event (e.g. March, June, August, October, or December). We used mean annual sea temperature in all cases, since it is usually known, even when biological data come from a single sampling event (Fuhrmann et al. 2015). Estimating $P:B$ requires filling an Excel spreadsheet for each study site and sampling scenario (monthly data or annual mean data). Overall, we estimated 5384 $P:B$ ratios, equivalent to 246 spreadsheets, which would have been extremely time-consuming to fill iteratively using Excel. Instead, we implemented the Brey (2012) model in R to optimize the procedure and calculated all production estimates directly in the R environment (R code and associated data supplied in the Supplement online).

2.2.5 Assessing the effect of sampling period on production estimates

A good estimator should be unbiased (the difference between the predicted and the 'reference' value is null on average) and accurate (estimates as close as possible to the 'reference' value; Walther and Moore 2005). Here, we estimated how accurate a single measurement of M and B per year is to predict annual production of macrobenthic communities. Although we investigated seasonal variations in biomass at both population and community levels, we calculated bias and accuracy only at the community level, since empirical models are known to provide inaccurate estimates of P for a single species but robust estimates for an assemblage of species (Brey 2001, 2012). For each sampling period, we calculated the proportional error (PE, also called relative error or deviation), defined as $PE = (\hat{\theta} - \theta)/\theta$, where $\hat{\theta}$ represents the estimated value and θ the reference value

of P , which is based on annual mean $\bar{M}$ and $\bar{B}$. We then calculated the median proportional error (MPE) of P estimates to measure bias and the median absolute proportional error (MAPE) to measure accuracy (Ono et al. 2015; Anderson et al. 2017). At PN and RM, we estimated bias and accuracy for each sampling month. At GV, sampling months varied slightly among years (e.g. April instead of March, June instead of July) and were thus grouped by 2-month periods to estimate bias and accuracy.

2.3 Results

2.3.1 Seasonal patterns in biomass of macrobenthic invertebrates

Seasonal patterns at the community level

Biomass of the macrobenthic communities showed a strong, significant and consistent seasonal pattern at the three study sites, characterized by a minimum value in late winter and a maximum value in summer/early fall (Fig. 2.2, Table 2.1). Seasonal patterns at RM and GV did not differ significantly under this model ($p > 0.05$, Table S2.1). Conversely, that at PN differed significantly from the other two in both timing and amplitude ($p < 0.05$, Table S2.2). Biomass fell to its minimum in late winter at all sites (March), but its maximum occurred earlier at GV (July) than at RM (September) or PN (October).

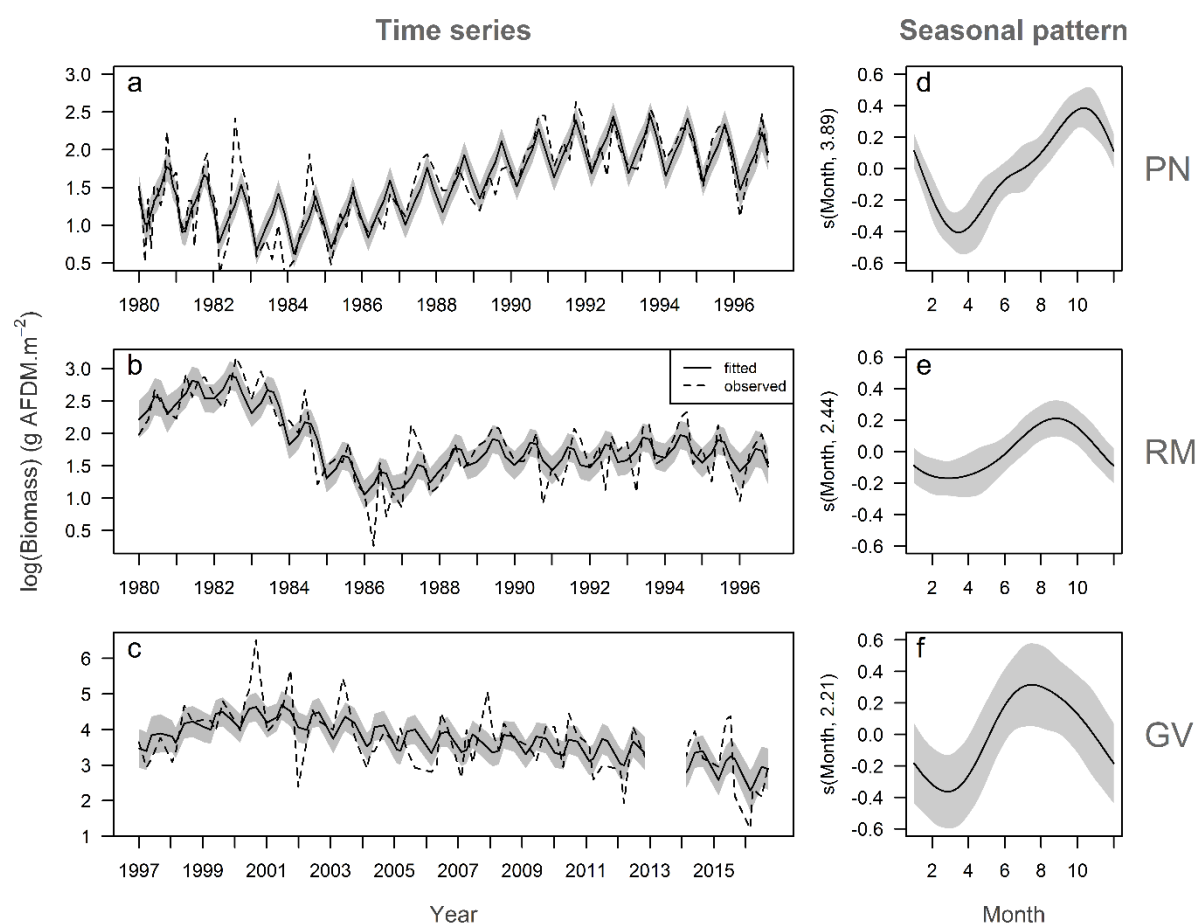


Fig. 2.2. Temporal variations in macrobenthic biomass on a log-scale at the community level. (a-c) Time series of observed biomass (dashed lines) and predicted biomass using a generalized additive model (GAM) (solid lines) at 'Pierre Noire' (PN), 'Rivière de Morlaix' (RM) and 'Gravelines' (GV), respectively. Shaded areas represent 95% confidence intervals of the fitted GAM. No sampling was performed in winter 2013 at GV. (d-f) Seasonal pattern in biomass modeled as a smooth function of the months at PN, RM and GV, respectively. Estimated degrees of freedom for each smoother are given in parentheses on the y-axis label. Shaded areas represent approximate 95% confidence intervals.

Moreover, the amplitude of the seasonal pattern was lower at RM than at the other two sites, with a mean predicted max:min biomass ratio of 1.46, 1.86 and 2.12 at RM, GV and PN, respectively (back-transformed estimates; see Table S2.3 for monthly estimates of the seasonal smoother on a log scale at each site). Seasonal variations were also less regular at GV and RM than at PN, as shown by the poorer fit to the data and the larger 95% confidence interval of the seasonal smoother, especially at GV (Fig. 2.2). Nevertheless, the model 1 successfully explained a large part of the variability in the data (adjusted $R^2 = 0.798$). The factor ‘site’ was not significant as a fixed effect and thus not included in the final model. No temporal structure was left in the residuals (Fig. S2.3), as expected, because the two temporal smooth effects accounted for temporal autocorrelation. The biomass of each macrobenthic community also showed a significant but different long-term trend at each study site (Table 2.1, Fig. S2.1).

Table 2.1. Outputs of the generalized additive model fitted to long-term data series of macrobenthic community biomass for three sites (‘Pierre Noire’ (PN), ‘Rivière de Morlaix’ (RM), and ‘Gravelines’ (GV)) on a log-scale (model 1, $n = 262$, adjusted $R^2 = 0.798$). df = degrees of freedom. Significance of the smoothers is indicated by: ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Explanatory variable	Estimated df	F	p-value	
s (Year) _{PN}	5.224	29.938	$< 2.0 \cdot 10^{-16}$	***
s (Year) _{RM}	7.952	19.442	$< 2.0 \cdot 10^{-16}$	***
s (Year) _{GV}	5.282	9.395	$4.27 \cdot 10^{-8}$	***
s (Month) _{PN}	3.892	9.116	$4.95 \cdot 10^{-15}$	***
s (Month) _{RM}	2.444	3.418	0.0001	***
s (Month) _{GV}	2.209	1.462	0.0015	**

Seasonal patterns at the population level

Similar to those at the community level, a significant and consistent seasonal pattern was observed in 18 of the 30 populations analyzed in this study (Table 2.2). Seasonality was detected across a wide range of taxonomic groups (annelids, crustaceans, bivalves, and gastropods) and trophic guilds (suspensivores, depositivores, carnivores, and scavengers). The model 2 explained a large part of the variability in the data (adjusted $R^2 = 0.731$).

The seasonal pattern in biomass had the same general shape as that observed at the community level for all the populations that showed significant seasonal variations (Fig. 2.3, Fig. S2.5). However, they differed greatly in amplitude and, to a smaller extent, in timing. Minimum biomass was almost always recorded in late winter (March-April), unlike peak biomass, which varied from early summer (June-July) to late summer/early fall (September-October).

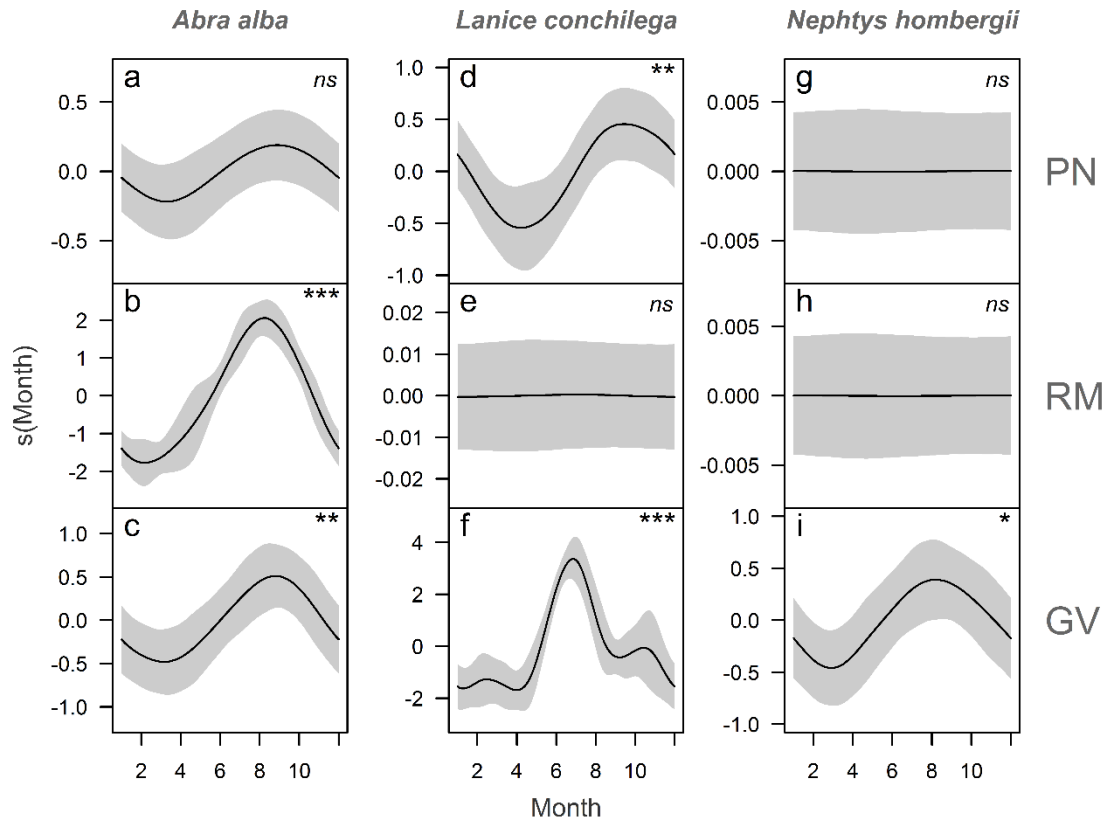


Fig. 2.3. Seasonal pattern in biomass on a log-scale at the population level for the three dominant species present at all sites: *Abra alba* (a-c), *Lanice conchilega* (d-f), and *Nephtys hombergii* (g-i) at 'Pierre Noire' (PN), 'Rivière de Morlaix' (RM) and 'Gravelines' (GV), respectively. Seasonal patterns were modeled as a smooth function of the months using a generalized additive model. Shaded areas represent approximate 95% confidence intervals. Significance of the smoothers is indicated by ns: non-significant ($p > 0.05$); * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Note the different scale on the y-axis among species and sites.

Interestingly, these differences were observed among sites even for the same species. This feature is well illustrated by the three dominant species that were present at all sites (Fig. 2.3). For instance, the seasonal pattern of *Nephtys hombergii* was significant at GV but not significant at PN and RM. *Abra alba* showed a peak biomass slightly earlier but significantly higher at RM than at PN and GV. Finally, the seasonal pattern of *Lanice conchilega* at GV differed greatly in both amplitude and timing from that observed at the other two sites. At GV, this species exhibited a seasonal pattern with one of the highest amplitudes recorded among all populations analyzed in the present study (Fig. S2.5). For instance, in 2003, biomass of *L. conchilega* decreased from 147 to 2 g AFDM/m² from July to October, and its density from 6649 to 11 individuals/m² during the same period. The peak biomass observed for *L. conchilega* in July was synchronous with the peak biomass recorded at the community level at GV.

Biomass of the 12 remaining populations showed either no seasonal variation, modeled by a flat seasonal smoother in model 2 (e.g. *L. conchilega* at RM, Fig. 2.3e), or a weak seasonal pattern that was non-significant at $\alpha = 0.05$ (e.g. *A. alba* at PN, $p = 0.096$, Fig. 2.3a, Fig. S2.5). We found no evidence of clear differences in

seasonal pattern among taxonomic groups or feeding guilds. Evidence for a long-term trend in biomass was found for 25 of the 30 macrobenthic populations analyzed ($p < 0.05$).

Table 2.2. Relative biomass (mean percentage of total biomass of the community) and seasonality of the 10 dominant species at three study sites ('Pierre Noire' (PN), 'Rivière de Morlaix' (RM), and 'Gravelines' (GV)). Seasonality refers to the significance of a seasonal pattern in biomass modeled as a smooth function of the months, using a generalized additive model (model 2, $n = 2415$, adjusted $R^2 = 0.731$), and indicated by: ns, non-significant; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Site	Species	Relative biomass	Seasonality
PN	<i>Nephtys hombergii</i>	27%	ns
	<i>Tritia reticulata</i>	16%	*
	<i>Ampelisca armoricana</i>	10%	**
	<i>Abra alba</i>	8%	ns
	<i>Ampelisca sarsi</i>	7%	**
	<i>Pseudopolydora pulchra</i>	4%	***
	<i>Marphysa bellii</i>	4%	*
	<i>Lanice conchilega</i>	3%	**
	<i>Aponuphis bilineata</i>	2%	ns
	<i>Euclymene oerstedii</i>	2%	**
RM	<i>Nephtys hombergii</i>	25%	ns
	<i>Lanice conchilega</i>	20%	ns
	<i>Melinna palmata</i>	13%	ns
	<i>Euclymene oerstedii</i>	12%	ns
	<i>Notomastus latericeus</i>	10%	ns
	<i>Pagurus bernhardus</i>	5%	**
	<i>Abra alba</i>	4%	***
	<i>Pseudopolydora pulchra</i>	4%	***
	<i>Chaetozone setosa</i>	4%	***
	<i>Thyasira flexuosa</i>	1%	*
GV	<i>Tritia reticulata</i>	19%	ns
	<i>Ensis directus</i>	19%	ns
	<i>Abra alba</i>	17%	**
	<i>Lanice conchilega</i>	15%	***
	<i>Owenia fusiformis</i>	7%	ns
	<i>Lagis koreni</i>	4%	***
	<i>Notomastus latericeus</i>	3%	*
	<i>Ophiura albida</i>	3%	ns
	<i>Nephtys hombergii</i>	3%	*
	<i>Limecola balthica</i>	3%	*

2.3.2 Estimating the bias and accuracy of production estimates for each sampling period

Annual production estimates were inaccurate and generally biased when based on data from a single sampling event per year. Inaccuracy (MAPE) varied by the month of sampling from 14-47% at PN, 15-26% at RM and 42-58% at GV, without any clear seasonal pattern (Table S2.4). Conversely, bias (MPE) showed a clear pattern at all study sites, following the seasonal variations in macrobenthic biomass (Fig. 2.4): high and negative in late winter (underestimation of P), close to zero when the sampled biomass was close to mean annual biomass (e.g. in December at PN and June at RM), and high and positive in summer/early fall (overestimation of P) (Table S2.4).

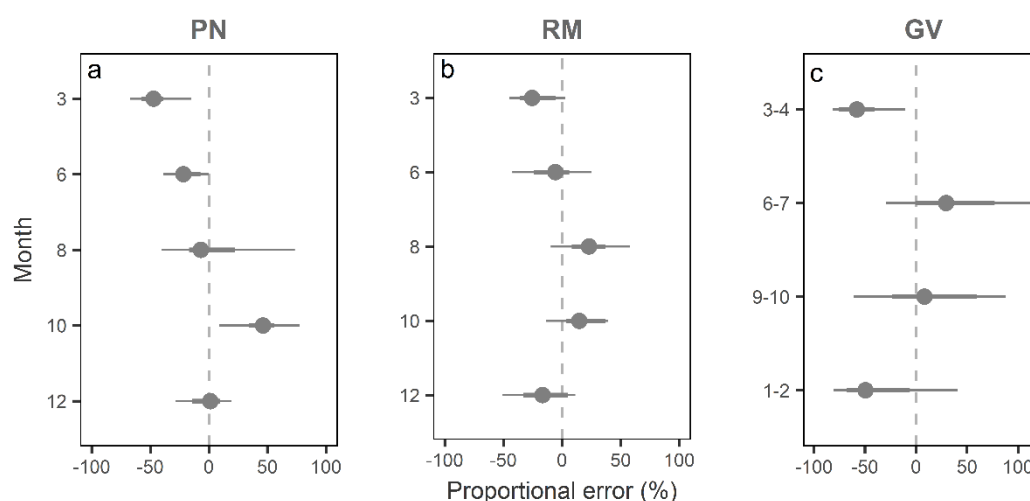


Fig. 2.4. Proportional error (PE) of production estimates based on data from a single sampling event, according to the month of sampling at 'Pierre Noire' (PN) (a), 'Rivière de Morlaix' (RM) (b) and at 'Gravelines' (GV) (c). Dots represent median values of PE, used here as a measure of bias. Thick lines represent 25% and 75% quantiles of inter-annual variability in PE, while thin lines represent 10% and 90% quantiles. At GV, sampling months varied slightly among years and were thus grouped by 2-month periods to estimate the bias. PE estimates from January/February sampling at GV were plotted at the bottom of the plot to facilitate comparison with the PE estimates from December sampling at PN and RM.

If community biomass was sampled at its annual minimum, underestimates of P reached 47%, 25% and 58% at PN, RM and GV, respectively. Conversely, if biomass was sampled at its annual maximum, overestimates of P reached 46%, 23%, and 29% at PN, RM and GV, respectively (Table S2.4). We found that bias could differ significantly among sites even for the same sampling month. For instance, P estimates based on data collected in August were slightly underestimated at PN (MPE = -7%) but significantly overestimated at RM (MPE = 23%). Both bias and inaccuracy were lower at RM than at the other two sites (Fig. 2.4, Table S2.4).

The long-term trend in annual production was consistent whether estimates were based on late-winter biomass (annual minimum), summer biomass (annual maximum), or mean annual biomass (the reference) (Fig. 2.5), except at GV with late-winter biomass. Indeed, the extremely high values and strong interannual variability of annual benthic production observed at GV when the estimates were based on summer or mean annual biomass were not detected with late-winter biomass, notably from 1998-2003.

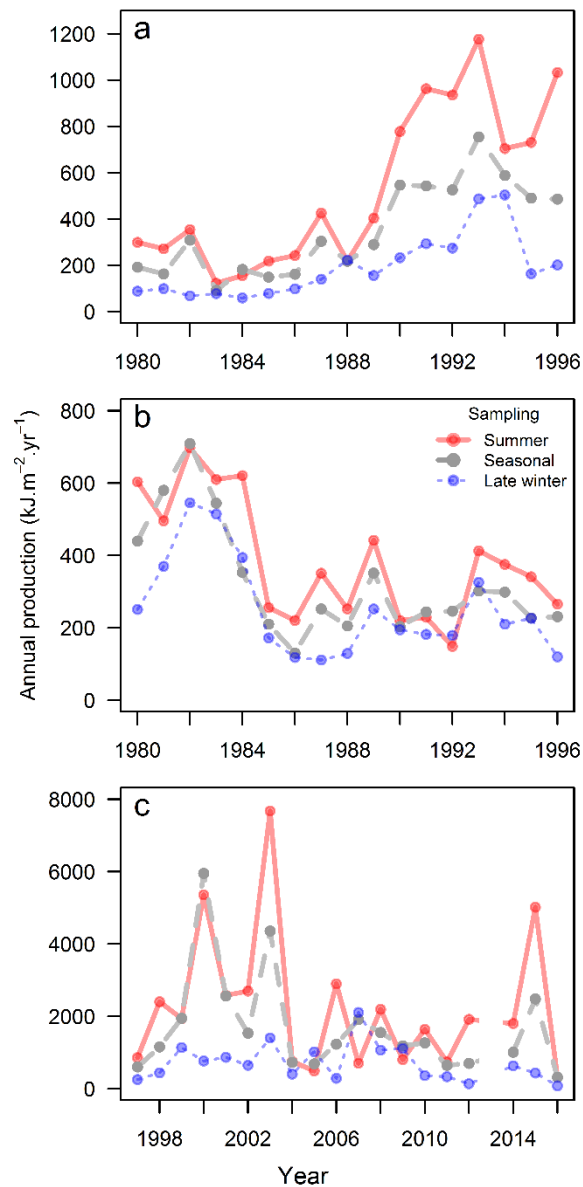


Fig. 2.5. Temporal trend in annual benthic production estimates at 'Pierre Noire' (PN) (a), 'Rivière de Morlaix' (RM) (b) and 'Gravelines' (GV) (c), according to sampling period and frequency. Annual production (P) estimates were based on summer biomass (single annual sampling, solid red line), mean annual biomass (seasonal sampling, dashed grey line), or late winter biomass (single annual sampling, dotted blue line). Graphs present P estimates based on summer data collected when the biomass was at its annual maximum, which differed among sites (PN: late summer, RM: mid-summer, GV: early summer). Annual minimum biomass was always recorded in March at all sites (late winter). No sampling was performed in winter 2013 at GV. Note the different scale on the y-axis among sites.

2.4 Discussion

Using time series of macrobenthic data seasonally collected in temperate marine coastal ecosystems, we found evidence that biomass of macrobenthic invertebrates showed consistent and significant seasonal variations at both population and community levels, across a wide range of species. These seasonal variations resulted in inaccurate and often biased estimates of secondary production when the estimation was based on data collected during a single period of the year, which is often the case in macrobenthic studies (Reiss et al. 2009; Bolam and Eggleton 2014; Fuhrmann et al. 2015).

2.4.1 Seasonality in biomass of macrobenthic invertebrates

Our results indicated that the three macrobenthic communities showed significant seasonal variations, in accordance with the annual pattern generally described in temperate coastal soft-bottom ecosystems, in both timing (lower biomass in late winter, higher biomass from early summer to early fall) and amplitude. At the community level, biomass amplitudes (ratio of annual maximum to annual minimum biomass) lay in the same order of magnitude as those reported for other temperate coastal soft-bottom ecosystems: 1.86 (Beukema 1974) and 1.98 (Zwarts and Wanink 1993) for macro-invertebrate assemblages of the Dutch Wadden Sea; and 2.0 for suspension feeders and 2.5 for deposit feeders in the Chesapeake Bay, USA (Baird and Ulanowicz 1989). This seasonal pattern is considered to be induced by the combination of abiotic (e.g. temperature) and biotic factors (e.g. food availability, predation). Increasing temperatures, photoperiod and nutrient availability in spring result in an increase in primary production that fuels upper trophic levels (Townsend et al. 1992; Wiltshire et al. 2008), including macrobenthic invertebrates. The biomass increase observed from late winter to late summer for most macrobenthic taxa is basically a combination of recruitment and somatic growth. The relative contribution of each component to the overall increase seems to vary among taxa and study sites. For instance, the increase in macrobenthic biomass within intertidal flats of the Dutch Wadden Sea was attributed mainly to somatic growth (Beukema 1974; Zwarts and Wanink 1993), whereas recruitment appeared to contribute more at the present study sites, particularly at GV (Luczak 1996; Ghertsos et al. 2000). Conversely, the decline observed from early fall to late winter was likely related to weight loss (Beukema and De Bruin 1977; Beukema et al. 2014) and natural mortality, including predation (Baird and Ulanowicz 1989). Indeed, the three study sites are nurseries for juvenile fish (Dauvin 1998; Amara et al. 2001), which may apply strong predation pressure on macroinvertebrates during summer (Virnstein 1977; Evans 1984; Pihl 1985).

The analyses carried out at the population level shed light on the differences in seasonal pattern observed at the community level among the three sites. For instance, the lower amplitude at RM was related to the absence of a seasonal pattern in biomass of the five dominant species (Table 2.2). Regarding timing, differences among the communities can be explained at least partly by their taxonomic compositions. The earlier peak of biomass observed at GV is directly related to seasonal variations in the polychaete *L. conchilega*, whose biomass peaked in early summer (Fig. 2.3f). Excluding this species from the community model confirmed its importance as a driver of the seasonal pattern: peak biomass was thus delayed and fit better to the pattern of the other two sites (Fig. S2.4). This study also stressed the ephemeral nature of *L. conchilega* (Zühlke 2001; Callaway et al. 2010). Its population dynamics at GV are characterized by low biomass throughout the year except in early summer during recruitment, which produces extremely high biomass (Fig. 2.3). Previous studies showed that *L. conchilega* can modify the structure and inter-annual dynamics of benthic communities (Dauvin 2000; Callaway 2006; De Smet et al. 2015). Here, we showed that it can also affect the seasonal pattern of the entire

community in both amplitude and timing. This ephemeral nature also illustrated why seasonal variations in the GV community appeared less consistent than those in the other two communities (Fig. 2.2). Indeed, each major peak biomass observed in the GV time series (in 2000, 2001, 2003, 2007 and 2015) followed a massive recruitment of one or more species with a benthic-pelagic life cycle, including *L. conchilega*, *A. alba* and *Lagis koreni*. Local climatic and hydrodynamic conditions have been suggested to induce such variations in the recruitment success of these species (Dewarumez et al. 1993; Fromentin and Ibanez 1994; Ghertsoz et al. 2000). The exact causes of the steep decline in biomass following massive recruitment events remain unknown, but it is likely related to density-dependent processes (Frid et al. 1996; Philippart et al. 2003; Henderson et al. 2006). The biomass variations observed at GV may have been magnified by less regular sampling than at the other two sites.

The significant seasonal variations observed at the community level suggest that at least a few dominant species show a consistent seasonal pattern, even though the pattern may differ among species or may not be significant for all of them. This assumption was confirmed by the analysis at the population level, with 60% of the populations analyzed exhibiting a significant seasonal pattern (Table 2.2, Fig. S2.5). Although the pattern was relatively consistent among species, it differed in timing and even more in amplitude. These differences may be related to different life history strategies, but why some species exhibited a significant seasonal pattern at one site but not another remains unknown. Differences in seasonality among taxonomic groups or trophic guilds may exist, but they were not revealed in our study.

In this study, we focused on seasonal variations in macrobenthic invertebrates in temperate coastal soft-bottom ecosystems. It is worth noting that the seasonal pattern in macroinvertebrates may change with physical or geographical variables such as substratum type, depth, and latitude. For instance, the taxonomic composition of soft-bottom communities differs greatly from that of hard-bottom communities (Asmus 1987; Wong et al. 2011), which can be dominated by a single species (e.g. oyster reef, mussel bed). Since our results revealed that seasonality in biomass differs among species, the corresponding seasonal pattern in a hard bottom may differ significantly at the community level from those quantified in this study. Similarly, seasonal variations in abiotic factors (e.g. temperature, nutrient inputs) are dampened in deep offshore areas (Hessler and Sanders 1967), suggesting that the seasonal pattern may be weaker in such ecosystems. Conversely, comparing our estimates of seasonal amplitude in biomass to estimates from the literature suggests no difference between intertidal (Beukema 1974; Zwarts and Wanink 1993) and subtidal areas (Baird and Ulanowicz 1989), but more research is needed to confirm this observation. Finally, environmental seasonality (e.g. solar irradiance, vertical mixing) changes with latitude, being generally stronger at high latitudes and weaker at low latitudes (Walther et al. 2002; Field et al. 2007). This results in different seasonal patterns in primary production among ocean regions (Boyce et al. 2010) and likely affects seasonality in macrobenthic biomass and secondary production. In polar regions, seasonality of benthic organisms has received little attention due to sampling challenges during winter

(ice cover). Consequently, macrobenthic annual biomass and production estimates in (sub)-polar ecosystems were based on spring or summer sampling in most studies (Kędra et al. 2013; Fuhrmann et al. 2015), although evidence for a strong seasonal pattern in macrobenthic community biomass was recently found in an Arctic fjord (Pawłowska et al. 2011).

2.4.2 Bias and accuracy of production estimates

Although previous studies suggested that calculating secondary production from empirical models using data collected during a single period of the year may lead to inaccurate estimates of annual production (Beukema and Dekker 2013; Bolam and Eggleton 2014), this hypothesis had never been tested at the community level, and the bias potentially induced by seasonal variations never quantified. This is likely due to the scarcity of time series of macrobenthic biomass collected on a seasonal basis, particularly at the community level, since macrobenthic survey and laboratory analyses are time consuming. The three long-term datasets analyzed in this study offered a unique opportunity to explore seasonal variations in biomass of macrobenthic invertebrates and to assess how these variations affect estimates of secondary production.

Our findings for macrobenthic communities emphasized what was previously found for a single bivalve population (Beukema and Dekker 2013): (1) secondary production estimates derived from empirical models (e.g. Brey model) change significantly according to the season of data collection, and (2) these production estimates are inaccurate and clearly biased if biomass is sampled at its annual minimum (late winter) or annual maximum (early summer/early fall) in temperate coastal ecosystems. Given the significant seasonal patterns in biomass, we expected to find inaccurate and biased estimates of secondary production, since biomass and secondary production are correlated (Plante and Downing 1989). Indeed, although $P:B$ estimates may exhibit seasonal variations opposite to those in biomass from spring to late-summer (Beukema and Dekker 2013), the amplitude of seasonal variations in $P:B$ was in average 8 times lower than the amplitude of seasonal variations in biomass (Fig. S2.8). Thus, the variations in annual P estimates with the period of sampling were almost entirely driven by seasonal variations in biomass. Similarly, the lower bias at RM came as no surprise, since bias in production is proportional to the amplitude of the seasonal pattern, which was lower at RM (Fig. 2.2). More interestingly, we provided estimates of the bias and inaccuracy induced by the seasonality, and we suggest that their orders of magnitude (bias up to ~50%) be kept in mind when comparing production estimates from different studies and/or study sites, especially if sampling did not occur during the same period of the year. It is worth noting that production estimates are also sensitive to temperature data used as input (Brey 2012). Consequently, the bias and the inaccuracy of production estimates would be even higher if one uses sea bottom temperature recorded during the survey instead of mean annual temperature as it is required, particularly during winter and summer. For instance, using monthly sea temperature in late-winter (March) instead of mean annual sea temperature would increase the bias by 8% on average in the present study. When sampling

occurs only once but always at the same period in studies focusing on temporal or spatial variation in annual macrobenthic production (Bolam et al. 2010), or along a gradient of anthropogenic pressure (Reiss et al. 2009), we can expect that the bias is approximately the same among years or sites and that relative estimates of P are sufficient to detect such variations. Precaution is needed, however, since we showed that bias in P estimates differed between two close sites (< 5 km between PN and RM) sampled during exactly the same month. Our results also highlighted that temporal variations in annual production may be underestimated if P estimates are based on late-winter data. In addition, the uncertainty in annual production estimates due to seasonality has to be accounted for in studies comparing production of macrobenthic prey to energy requirements of their predators (juvenile fish, crustaceans; Tableau et al. 2015; Jung et al. 2017), and more generally, in studies focusing on energy flows between macrobenthic fauna and upper trophic levels (Kuipers et al. 1981). Indeed, absolute estimates of P are required in such studies, and the conclusions (e.g. whether prey availability limits production of their predators) may change with the period of sampling.

For a bivalve population of the Dutch Wadden Sea, Beukema and Dekker (2013) recommended using late-winter rather than late-summer data to calculate annual production estimates using the Brey model if no more than one annual sample could be taken. Our results from three subtidal macrobenthic communities in the southern North Sea and western English Channel (France) do not support this recommendation at the community level, since the bias in P estimates based on late-winter data (March) was as high or even higher than that estimated for the other sampling seasons (Fig. 2.4, Table S2.4). Indeed, no single sampling period could be identified as the ‘best’ one for calculating P estimates using Brey’s empirical model: the ‘fine-scale’ seasonal variation of the bias was site-specific (e.g. P estimates from December data were biased at RM but unbiased at PN). Nevertheless, the general pattern was consistent among the three study sites. Consequently, we recommend that sampling twice per year – in late winter and late summer – would likely improve P estimates of temperate coastal macrobenthic communities. We tested this hypothesis, and found that P estimates averaged for late winter (March) and late summer (September-October) were more accurate at all sites, and unbiased at two of the three sites (Fig. S2.9). Quantifying the uncertainty in P estimates from empirical methods is challenging. Generally, P estimates from a cohort-based method are used as the ‘reference’ and compared to P estimates from empirical models (Dolbeth et al. 2005). Here, we deemed this approach inappropriate for the question we addressed. Time series of seasonal biomass data for multiple species associated with corresponding P estimates using a cohort-based method are lacking. Instead, P estimates of the Brey (2012) model calculated from the mean annual biomass of each species were used as a reference and thus assumed to be known without error. Obviously, this assumption is false, and our reference estimates are not as accurate as assumed here. However, as mentioned, empirical models have high prediction error for a single species, but one that decreases greatly when estimates of several populations are pooled (Brey 2001, 2012). In addition, even P estimates from cohort-based methods may be inaccurate, for instance due to sampling error,

which is commonly high in macrobenthic studies (Morin et al. 1987; Schlacher and Wooldridge 1996; Schoeman et al. 2003). Hence, the ‘true’ value of P remains unknown, and the ‘reference’ value, which generally depends on the purpose of the study, remains the choice of the modeler. Finally, it remains useful to know, for a given empirical method, the range of uncertainty related to the period of data collection. Here, we provided an estimate of the uncertainty for the Brey model, one of the most frequently used methods to estimate secondary production of a community of species (Beukema and Dekker 2013).

Although we limited analysis to the Brey (2012) model, we consider our findings robust and easily generalizable to most empirical methods for estimating secondary production. Indeed, empirical models either require mean annual biomass as input and predict P directly (Brey 1990; Morin and Bourassa 1992; Tumbiolo and Downing 1994) or predict $P:B$, which needs to be multiplied by mean annual biomass to calculate P (Robertson 1979; Cusson and Bourget 2005; Brey 2012). Using $P:B$ ratios from the literature to estimate secondary production (Wong et al. 2011) is subject to the same constraints. Therefore, all empirical methods are affected by seasonal variations in biomass of macrobenthic invertebrates, and the uncertainty due to seasonality must be accounted for in studies based on a single sampling event, regardless of the method used. However, the order of magnitude of the bias and the inaccuracy of production estimates calculated in the present study hold true for temperate coastal soft-bottom ecosystems, but may vary greatly by substratum type (e.g. hard bottom, seagrass meadow), depth, and latitude. This is particularly true for polar and equatorial ecosystems, which display different environmental seasonality.

Acknowledgements

We acknowledge EDF (Electricité de France) and Elvire Antajan (IFREMER) for providing the data from Gravelines, which were collected in the framework of the research program IGA (Impact des Grands Aménagements) conducted by IFREMER with financial support from EDF. Data from the Bay of Morlaix were collected in the framework of the Programme GDR Manche of the CNRS, supported by IFREMER (Réseau National d'Observation) contracts. The authors thank the captain and crew of the ship ‘NO Mysis’, the staff of the Marine Biological Station of Roscoff for the field work, and many students for their technical help. We greatly thank Thomas Brey for precious advice on the use of his empirical model, and Verena Trenkel and Etienne Rivot for fruitful discussions on statistical analyses and theoretical considerations. A PhD grant from the French Ministry of Higher Education, Research and Innovation to E. Saulnier helped to fund this study. We also thank the French Biodiversity Agency (Agence française pour la biodiversité) for financial support of this study as part of the CAPANOUR project.

2.5 References

- Amara, R., P. Laffargue, J. M. Dewarumez, C. Maryniak, F. Lagardère, and C. Luzac. 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.
- Anderson, S. C., A. B. Cooper, O. P. Jensen, and others. 2017. Improving estimates of population status and trend with superensemble models. *Fish Fish.* **18**: 732–741.
- Asmus, H. 1987. Secondary production of an intertidal mussel bed community related to its storage and turnover compartments. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Oldendorf* **39**: 251–266.
- Baird, D., and R. E. Ulanowicz. 1989. The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. *Ecol. Monogr.* **59**: 329–364.
- Benke, A. C., and A. D. Huryn. 2010. Benthic invertebrate production—facilitating answers to ecological riddles in freshwater ecosystems. *J. North Am. Benthol. Soc.* **29**: 264–285.
- Beukema, J., and R. Dekker. 2013. Evaluation of Brey's production/biomass model on the basis of a long-term data set on a clam population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **489**: 163–175. doi:10.3354/meps10409
- Beukema, J. J. 1974. Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **8**: 94–107.
- Beukema, J. J., G. C. Cadée, R. Dekker, and C. J. M. Philippart. 2014. Annual and spatial variability in gains of body weight in *Macoma balthica* (L.): relationships with food supply and water temperature. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **457**: 105–112.
- Beukema, J. J., and W. De Bruin. 1977. Seasonal changes in dry weight and chemical composition of the soft parts of the tellinid bivalve *Macoma balthica* in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **11**: 42–55.
- Bolam, S. G., C. R. S. Barrio-Frojan, and J. D. Eggleton. 2010. Macrofaunal production along the UK continental shelf. *J. Sea Res.* **64**: 166–179.
- Bolam, S. G., and J. D. Eggleton. 2014. Macrofaunal production and biological traits: spatial relationships along the UK continental shelf. *J. Sea Res.* **88**: 47–58.
- Boyce, D. G., M. R. Lewis, and B. Worm. 2010. Global phytoplankton decline over the past century. *Nature* **466**: 591–596.
- Brey, T. 1990. Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. *Meeresforsch. MAR RES* **32**: 329–343.
- Brey, T. 2001. Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook. Version 01.2. Available at <http://www.thomas-brey.de/science/virtualhandbook/>.

- Brey, T. 2012. A multi-parameter artificial neural network model to estimate macrobenthic invertebrate productivity and production: Macrobenthic production model. *Limnol. Oceanogr. Methods* **10**: 581–589. doi:10.4319/lom.2012.10.581
- Brey, T., A. Jarre-Teichmann, and O. Borlich. 1996. Artificial neural network versus multiple linear regression: predicting P/B ratios from empirical data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **140**: 251–256.
- Brey, T., C. Müller-Wiegmann, Z. M. C. Zittier, and W. Hagen. 2010. Body composition in aquatic organisms — A global data bank of relationships between mass, elemental composition and energy content. *J. Sea Res.* **64**: 334–340. doi:10.1016/j.seares.2010.05.002
- Bunting, L., P. R. Leavitt, G. L. Simpson, B. Wissel, K. R. Laird, B. F. Cumming, A. St Amand, and D. R. Engstrom. 2016. Increased variability and sudden ecosystem state change in Lake Winnipeg, Canada, caused by 20th century agriculture. *Limnol. Oceanogr.* **61**: 2090–2107.
- Burd, B. J., T. A. Macdonald, and A. van Roodselaar. 2012. Towards Predicting Basin-Wide Invertebrate Organic Biomass and Production in Marine Sediments from a Coastal Sea. *PLoS ONE* **7**: e40295. doi:10.1371/journal.pone.0040295
- Callaway, R. 2006. Tube worms promote community change. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **308**: 49–60.
- Callaway, R., N. Desroy, S. F. Dubois, J. Fournier, M. Frost, L. Godet, V. J. Hendrick, and M. Rabaut. 2010. Ephemeral bio-engineers or reef-building polychaetes: how stable are aggregations of the tube worm *Janice conchilega* (Pallas, 1766)? *Integr. Comp. Biol.* **50**: 237–250.
- Cartes, J. E., T. Brey, J. C. Sorbe, and F. Maynou. 2002. Comparing production biomass ratios of benthos and suprabenthos in macrofaunal marine crustaceans. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59**: 1616–1625.
- Coma, R., M. Ribes, J.-M. Gili, and M. Zabala. 2000. Seasonality in coastal benthic ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* **15**: 448–453.
- Conq, C., J.-C. Dauvin, and J.-C. Lorgeré. 1998. Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff de 1991 à 1997. *Cah. Biol. Mar.* **39**: 207–212.
- Curtis, C. J., and G. L. Simpson. 2014. Trends in bulk deposition of acidity in the UK, 1988–2007, assessed using additive models. *Ecol. Indic.* **37**: 274–286.
- Cushman, R. M., H. H. Shugart, S. G. Hildebrand, and J. W. Elwood. 1978. The effect of growth curve and sampling regime on instantaneous-growth, removal-summation, and Hynes/Hamilton estimates of aquatic insect production: A computer simulation. *Limnol. Oceanogr.* **23**: 184–189.
- Cusson, M., and E. Bourget. 2005. Global patterns of macroinvertebrate production in marine benthic habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **297**: 1–14.
- Cusson, M., J.-F. Plante, and C. Genest. 2006. Effect of different sampling designs and methods on the estimation of secondary production: A simulation. *Limnol. Oceanogr. Methods* **4**: 38–48.

- Dauvin, J. C. 1998. The fine sand *Abra alba* community of the Bay of Morlaix twenty years after the Amoco Cadiz oil spill. *Mar. Pollut. Bull.* **36**: 669–676.
- Dauvin, J.-C. 2000. The muddy fine sand *Abra alba*–*Melinna palmata* community of the Bay of Morlaix twenty years after the Amoco Cadiz oil spill. *Mar. Pollut. Bull.* **40**: 528–536.
- Dauvin, J.-C., M. Joncourt, D. Latrouite, and G. Raguénès. 1989. Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff de 1983 à 1987. *Cah. Biol. Mar.* **30**: 5–10.
- De Smet, B., A.-S. D'Hondt, P. Verhelst, and others. 2015. Biogenic reefs affect multiple components of intertidal soft-bottom benthic assemblages: the *Lanice conchilega* case study. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **152**: 44–55.
- Degen, R., L. L. Jørgensen, P. Ljubin, I. H. Ellingsen, H. Pehlke, and T. Brey. 2016. Patterns and drivers of megabenthic secondary production on the Barents Sea shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **546**: 1–16.
- Desroy, N., and C. Retière. 2001. Long-term changes in muddy fine sand community of the Rance Basin: role of recruitment. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* **81**: 553–564.
- Dewarumez, J. M., A. Belgrano, J. Craeymeersch, S. Duquesne, C. Heip, D. Hilde, and M. Vincx. 1993. Influence de la circulation des masses d'eaux dans la dynamique du peuplement *Abra alba* de la Baie sud de la Mer du Nord. *J. Rech. Ocean.* **18**: 1–4.
- Dolbeth, M., M. Cusson, R. Sousa, and M. A. Pardal. 2012. Secondary production as a tool for better understanding of aquatic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **69**: 1230–1253. doi:10.1139/f2012-050
- Dolbeth, M., A. I. Lillebø, P. G. Cardoso, S. M. Ferreira, and M. A. Pardal. 2005. Annual production of estuarine fauna in different environmental conditions: An evaluation of the estimation methods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **326**: 115–127. doi:10.1016/j.jembe.2005.05.010
- Evans, S. 1984. Energy budgets and predation impact of dominant epibenthic carnivores on a shallow soft bottom community at the Swedish west coast. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **18**: 651–672.
- Field, I. C., C. J. Bradshaw, H. R. Burton, and M. A. Hindell. 2007. Differential resource allocation strategies in juvenile elephant seals in the highly seasonal Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **331**: 281–290.
- Frid, C. L. J., J. B. Buchanan, and P. R. Garwood. 1996. Variability and stability in benthos: twenty-two years of monitoring off Northumberland. *ICES J. Mar. Sci.* **53**: 978–980.
- Fromentin, J. M., F. Ibanez, J.-C. Dauvin, J. M. Dewarumez, and B. Elkaim. 1997. Long-term changes of four macrobenthic assemblages from 1978 to 1992. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **77**: 287–310.
- Fromentin, J.-M., and F. Ibanez. 1994. Year-to-Year changes in meteorological features of the french coast area during the last half-century-examples of 2 biological responses. *Oceanol. Acta* **17**: 285–296.
- Fuhrmann, M. M., T. Pedersen, V. Ramasco, and E. M. Nilssen. 2015. Macrobenthic biomass and production in a heterogenic subarctic fjord after invasion by the red king crab. *J. Sea Res.* **106**: 1–13.

- Ghertsos, K., C. Luczak, J.-M. Dewarumez, and J.-C. Dauvin. 2000. Influence of spatial scales of observation on temporal change in diversity and trophic structure of fine-sand communities from the English Channel and the southern North Sea. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **57**: 1481–1487.
- Henderson, P. A., R. M. Seaby, and J. R. Somes. 2006. A 25-year study of climatic and density-dependent population regulation of common shrimp *Crangon crangon* (Crustacea: Caridea) in the Bristol Channel. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **86**: 287–298.
- Hessler, R. R., and H. L. Sanders. 1967. Faunal diversity in the deep-sea. *Deep Sea Res.* **14**: 65–78.
- Jung, A. S., R. Dekker, M. Germain, C. J. Philippart, J. I. Witte, and H. W. van der Veer. 2017. Long-term shifts in intertidal predator and prey communities in the Wadden Sea and consequences for food requirements and supply. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **579**: 37–53.
- Kędra, M., P. E. Renaud, H. Andrade, I. Goszczko, and W. G. Ambrose. 2013. Benthic community structure, diversity, and productivity in the shallow Barents Sea bank (Svalbard Bank). *Mar. Biol.* **160**: 805–819.
- Kuipers, B. R., P. De Wilde, and F. Creutzberg. 1981. Energy flow in a tidal flat ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **5**: 215–221.
- Luczak, C. 1996. Dynamique du recrutement au sein du peuplement à *Abra alba* dans la baie sud de la Mer du Nord: approche systémique. PhD Thesis. Lille 1.
- Luczak, C., J.-M. Dewarumez, and K. Essink. 1993. First record of the American jack knife clam *Ensis directus* on the French coast of the North Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **73**: 233–235.
- Morin, A., and N. Bourassa. 1992. Modèles empiriques de la production annuelle et du rapport P/B d'invertébrés benthiques d'eau courante. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **49**: 532–539.
- Morin, A., T. A. Mousseau, and D. A. Roff. 1987. Accuracy and precision of secondary production estimates. *Limnol. Oceanogr.* **32**: 1342–1352.
- Mucha, A. P., M. T. S. Vasconcelos, and A. A. Bordalo. 2005. Spatial and seasonal variations of the macrobenthic community and metal contamination in the Douro estuary (Portugal). *Mar. Environ. Res.* **60**: 531–550.
- Ono, K., R. Licandeo, M. L. Muradian, and others. 2015. The importance of length and age composition data in statistical age-structured models for marine species. *ICES J. Mar. Sci.* **72**: 31–43.
- Passuni, G., C. Barbraud, A. Chaigneau, and others. 2016. Seasonality in marine ecosystems: Peruvian seabirds, anchovy, and oceanographic conditions. *Ecology* **97**: 182–193.
- Pawłowska, J., M. Włodarska-Kowalczyk, M. Zajączkowski, H. Nygard, and J. Berge. 2011. Seasonal variability of meio-and macrobenthic standing stocks and diversity in an Arctic fjord (Adventfjorden, Spitsbergen). *Polar Biol.* **34**: 833–845.
- Petracco, M., R. S. Cardoso, T. N. Corbisier, and A. Turra. 2012. Secondary production of sandy beach macrofauna: An evaluation of predictive models. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **115**: 359–365.

- Philippart, C. J., H. M. van Aken, J. J. Beukema, O. G. Bos, G. C. Cadée, and R. Dekker. 2003. Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. *Limnol. Oceanogr.* **48**: 2171–2185.
- Pihl, L. 1985. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **22**: 169–179.
- Plante, C., and J. A. Downing. 1989. Production of freshwater invertebrate populations in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**: 1489–1498.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at <https://www.R-project.org/>.
- Reiss, H., S. P. Greenstreet, K. Sieben, and others. 2009. Effects of fishing disturbance on benthic communities and secondary production within an intensively fished area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **394**: 201–213.
- Reiss, H., and I. Kröncke. 2005. Seasonal variability of infaunal community structures in three areas of the North Sea under different environmental conditions. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **65**: 253–274. doi:10.1016/j.ecss.2005.06.008
- Robertson, A. I. 1979. The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia* **38**: 193–202.
- Schlacher, T. A., and T. H. Wooldridge. 1996. How sieve mesh size affects sample estimates of estuarine benthic macrofauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **201**: 159–171.
- Schoeman, D. S., M. Wheeler, and M. Wait. 2003. The relative accuracy of standard estimators for macrofaunal abundance and species richness derived from selected intertidal transect designs used to sample exposed sandy beaches. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **58**: 5–16.
- Schwinghamer, P., B. Hargrave, D. Peer, and C. M. Hawkins. 1986. Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **31**: 131–142.
- Sprung, M. 1993. Estimating macrobenthic secondary production from body weight and biomass: a field test in a non-boreal intertidal habitat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **100**: 103–109.
- Tableau, A., H. Le Bris, and A. Brind'Amour. 2015. Available Benthic Energy Coefficient (ABEC): a generic tool to estimate the food profitability in coastal fish nurseries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **522**: 203–218.
- Townsend, D. W., M. D. Keller, M. E. Sieracki, and S. G. Ackleson. 1992. Spring phytoplankton blooms in the absence of vertical water column stratification. *Nature* **360**: 59–62.
- Tumbiolo, M. L., and J. A. Downing. 1994. An empirical model for the prediction of secondary production in marine benthic invertebrate populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **114**: 165–174.
- Virnstein, R. W. 1977. The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology* **58**: 1199–1217.

- Walther, B. A., and J. L. Moore. 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography* **28**: 815–829.
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, and others. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**: 389–395.
- Wiltshire, K. H., A. M. Malzahn, K. Wirtz, W. Greve, S. Janisch, P. Mangelsdorf, B. F. Manly, and M. Boersma. 2008. Resilience of North Sea phytoplankton spring bloom dynamics: An analysis of long-term data at Helgoland Roads. *Limnol. Oceanogr.* **53**: 1294–1302.
- Woehrling, D., A. Lefebvre, G. Le Fèvre-Lehoërff, and R. Delesmont. 2005. Seasonal and longer term trends in sea temperature along the French North Sea coast, 1975 to 2002. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **85**: 39–48.
- Wong, M. C., C. H. Peterson, and M. F. Piehler. 2011. Evaluating estuarine habitats using secondary production as a proxy for food web support. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **440**: 11–25.
- Wood, S. N. 2006. Generalized additive models: an introduction with R, Chapman and Hall/CRC.
- Wood, S. N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol.* **73**: 3–36.
- Zühlke, R. 2001. Polychaete tubes create ephemeral community patterns: *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) associations studied over six years. *J. Sea Res.* **46**: 261–272.
- Zwarts, L., and J. H. Wanink. 1993. How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Neth. J. Sea Res.* **31**: 441–476.

2.6 Supplement

2.6.1 Seasonal pattern in biomass of macrobenthic invertebrates at the community level

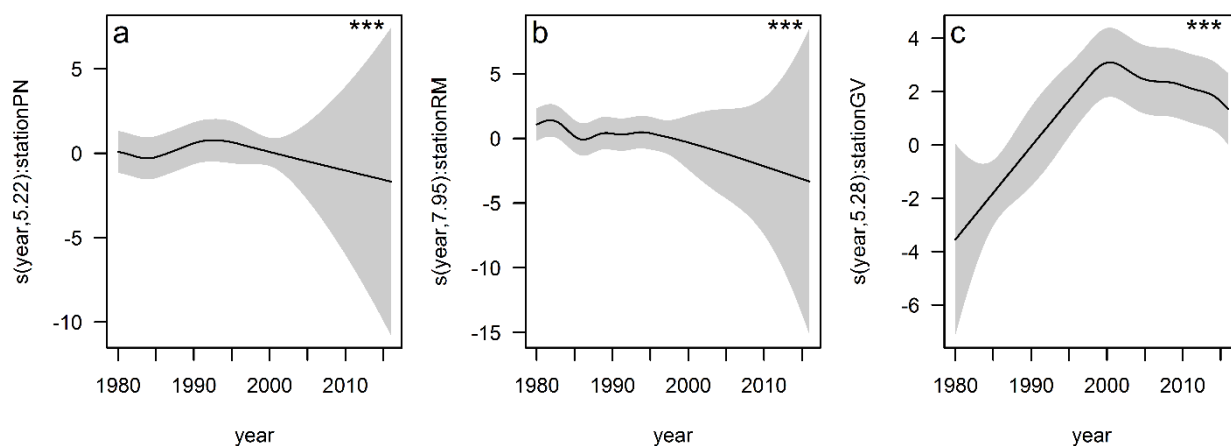


Fig. S2.1. Long-term trends in biomass on a log-scale at the community level at 'Pierre Noire' (PN) (a), 'Rivière de Morlaix' (RM) (b) and 'Gravelines' (GV) (c). Long-term trends were modeled as a smooth function of the years using a generalized additive model (model 1). Significance of the smoothers is indicated by *** $p < 0.001$. Shaded areas represent approximate 95% confidence intervals. The wider part of the 95% confidence intervals is related to the absence of data, e.g. from 1997-2016 at PN (a) and at RM (b).

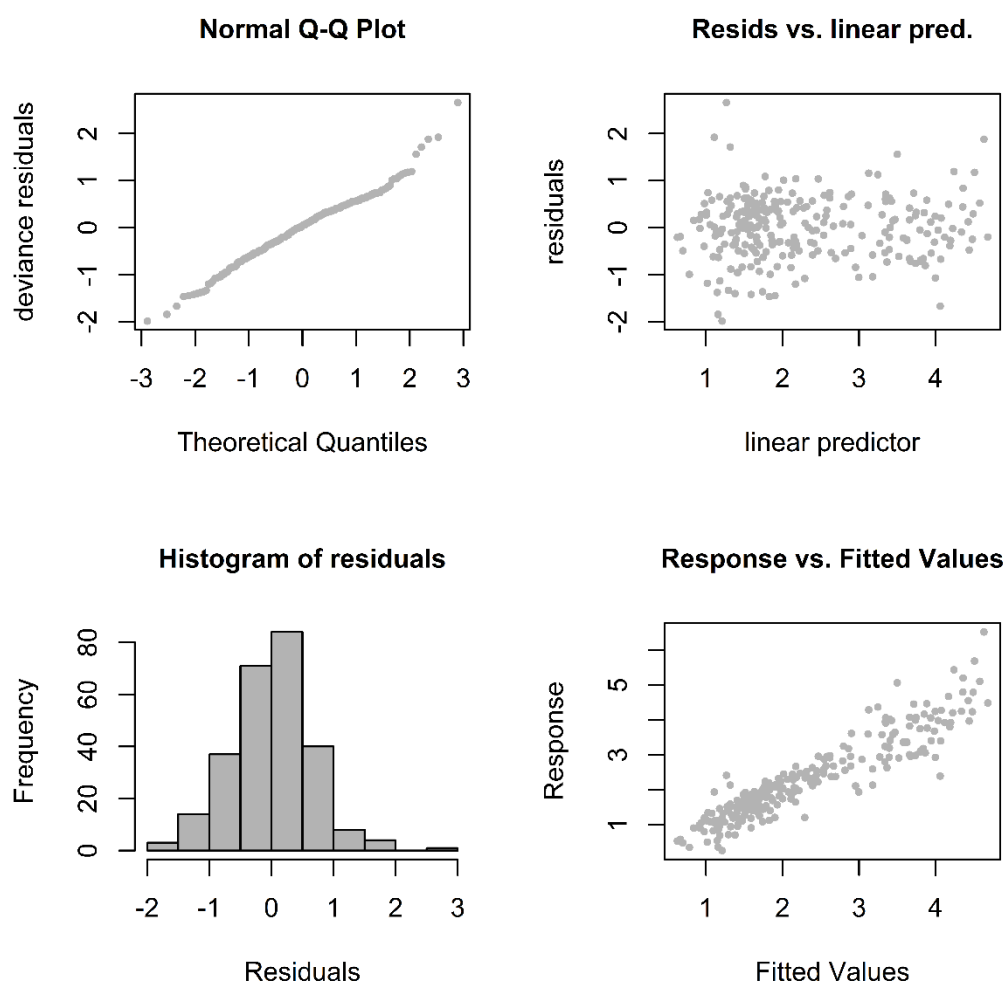


Fig. S2.2. Model validation graphs for the generalized additive model at the community level (model 1).

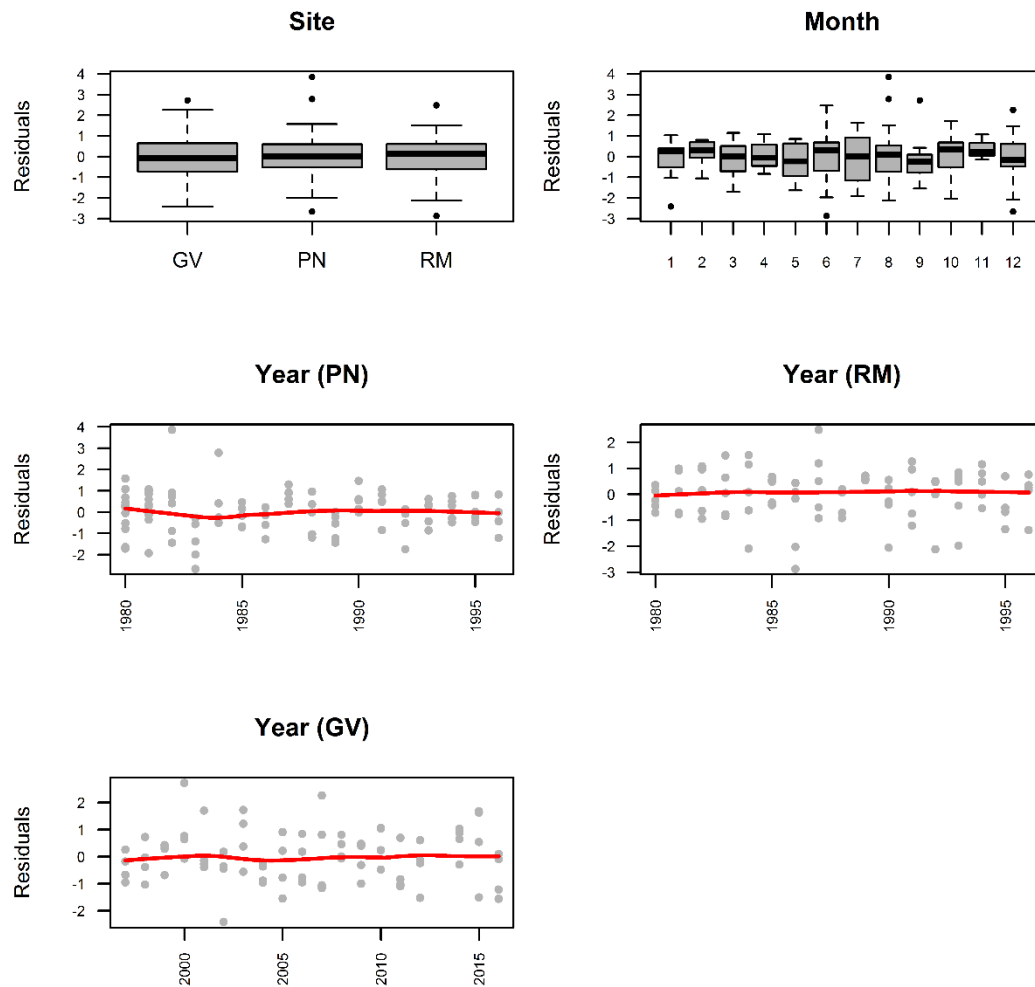


Fig. S2.3. Residuals vs. the factors 'site', 'month', and 'year' at 'Pierre Noire' (PN), 'Rivière de Morlaix' (RM) and 'Gravelines' (GV) for the generalized additive model at the community level (model 1). A LOESS smoother with a span of 0.5 was fitted and added to plots of residuals vs. year to aid in visual interpretation (red line).

Investigating pairwise differences in seasonal pattern among sites at the community level.

To test whether the seasonal pattern differed significantly among sites, we fitted a generalized additive model similar to model 1 but that no longer estimated a different seasonal smoother f_2 for each site. Instead, the first smoother f_2 modeled the seasonal pattern of one site arbitrarily defined as the reference, and the other two seasonal smoothers modeled the non-linear difference between the reference smoother and the smoother of the other two sites. All other components of model 1 remained unchanged. Here, p-values of the seasonal smoothers f_2 correspond to the null hypothesis of no difference in seasonal pattern between the reference site and the other two. To calculate pairwise differences between the three sites, we applied the new model twice, after changing the site arbitrarily defined as the reference. The model was built using the package *mgcv* (version 1.8-17: Wood 2006, 2011) of R statistical software (version 3.3.3: R Core Team 2017). Note that the factors must be ordered to perform this test in R. A short description and application of this method can be found in Wieling et al. (2016) and in the reference manual of the *mgcv* package (version 1.8-24, 18 June 2018). The results are presented below (Table S2.1 and S2.2)

References

- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at <https://www.R-project.org/>.
- Wieling, M., F. Tomaschek, D. Arnold, M. Tiede, F. Bröker, S. Thiele, S. N. Wood, and R. H. Baayen. 2016. Investigating dialectal differences using articulography. *J. Phon.* **59**: 122–143.
- Wood, S. N. 2006. Generalized additive models: an introduction with R, Chapman and Hall/CRC.
- Wood, S. N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol.* **73**: 3–36.

Table S2.1. Outputs of the generalized additive model (GAM) fitted to test whether seasonal pattern in biomass differed significantly at the community level between ‘Gravelines’ (GV) and the other two sites (‘Pierre Noire’ (PN), ‘Rivière de Morlaix’ (RM)). The GAM was fitted to the time series on a log-scale ($n = 262$, adjusted $R^2 = 0.794$). Significance of the smoothers is indicated by: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. df = degrees of freedom. The factor ‘site’ {PN, RM, GV} was ordered, with GV used as the reference. The smoother $s(\text{Month})_{\text{GV}}$ modeled the seasonal pattern at GV; $s(\text{Month})_{\text{GV-PN}}$ modeled the non-linear difference between the seasonal pattern at GV and at PN, and $s(\text{Month})_{\text{GV-RM}}$ the non-linear difference between the seasonal pattern at GV and at RM. The smoother $s(\text{Month})_{\text{GV-RM}}$ is not significant ($p > 0.05$), indicating that seasonal patterns at GV and RM are not considered two identifiably different patterns under this model. Conversely, the smoother $s(\text{Month})_{\text{GV-PN}}$ is significant, indicating that the seasonal pattern at GV differs significantly from the pattern at PN. Model residuals were similar to those of model 1 (Fig. S2.2, S2.3).

Explanatory variable	Estimated df	F	p-value
$s(\text{Year})_{\text{PN}}$	5.223	29.801	$< 2.0 \cdot 10^{-16}$ ***
$s(\text{Year})_{\text{RM}}$	7.931	19.215	$< 2.0 \cdot 10^{-16}$ ***
$s(\text{Year})_{\text{GV}}$	5.225	9.335	$4.99 \cdot 10^{-8}$ ***
$s(\text{Month})_{\text{GV}}$	2.908	3.394	$4.33 \cdot 10^{-7}$ ***
$s(\text{Month})_{\text{GV-PN}}$	3.170	2.004	$2.79 \cdot 10^{-4}$ ***
$s(\text{Month})_{\text{GV-RM}}$	$2.85 \cdot 10^{-7}$	0.000	0.506

Table S2.2. Outputs of the generalized additive model (GAM) fitted to test whether seasonal pattern in biomass differed significantly at the community level between ‘Pierre Noire’ (PN) and the other two sites (‘Rivière de Morlaix’ (RM) and ‘Gravelines’ (GV)). The GAM was fitted to the time series on a log-scale ($n = 262$, adjusted $R^2 = 0.797$). Significance of the smoothers is indicated by: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. df = degrees of freedom. The factor ‘site’ {PN, RM, GV} was ordered, with PN used as the reference. The smoother $s(\text{Month})_{\text{PN}}$ modeled the seasonal pattern at PN; $s(\text{Month})_{\text{PN-RM}}$ modeled the non-linear difference between the seasonal pattern at PN and at RM, and $s(\text{Month})_{\text{PN-GV}}$ the non-linear difference between the seasonal pattern at PN and at GV. The smoothers $s(\text{Month})_{\text{PN-RM}}$ and $s(\text{Month})_{\text{PN-GV}}$ are both significant, indicating that the seasonal pattern at PN differs significantly from the other two. Model residuals were similar to those of model 1 (Fig. S2.2, S2.3).

Explanatory variable	Estimated df	F	p-value
$s(\text{Year})_{\text{PN}}$	5.208	29.479	$< 2.0 \cdot 10^{-16}$ ***
$s(\text{Year})_{\text{RM}}$	7.930	19.196	$< 2.0 \cdot 10^{-16}$ ***
$s(\text{Year})_{\text{GV}}$	5.194	9.237	$5.83 \cdot 10^{-8}$ ***
$s(\text{Month})_{\text{PN}}$	3.866	8.792	$7.62 \cdot 10^{-16}$ ***
$s(\text{Month})_{\text{PN-RM}}$	2.625	1.925	0.0080 **
$s(\text{Month})_{\text{PN-GV}}$	1.587	0.556	0.0426 *

Table S2.3. Monthly estimates of the seasonal smooth component on a log-scale for the three study sites: 'Pierre Noire' (PN), 'Rivière de Morlaix' (RM) and 'Gravelines' (GV) (generalized additive model, community level (model 1)). Standard errors are indicated in parentheses.

Month	PN	RM	GV
1	0.11 (0.05)	-0.09 (0.06)	-0.18 (0.13)
2	-0.19 (0.07)	-0.16 (0.06)	-0.32 (0.12)
3	-0.38 (0.06)	-0.17 (0.06)	-0.36 (0.12)
4	-0.37 (0.08)	-0.15 (0.07)	-0.26 (0.12)
5	-0.22 (0.09)	-0.10 (0.07)	-0.04 (0.13)
6	-0.07 (0.06)	-0.02 (0.06)	0.18 (0.12)
7	0.00 (0.07)	0.09 (0.06)	0.30 (0.13)
8	0.10 (0.06)	0.18 (0.06)	0.30 (0.13)
9	0.25 (0.06)	0.21 (0.06)	0.24 (0.12)
10	0.37 (0.06)	0.15 (0.06)	0.13 (0.12)
11	0.34 (0.07)	0.03 (0.06)	-0.02 (0.14)
12	0.11 (0.05)	-0.09 (0.06)	-0.18 (0.13)

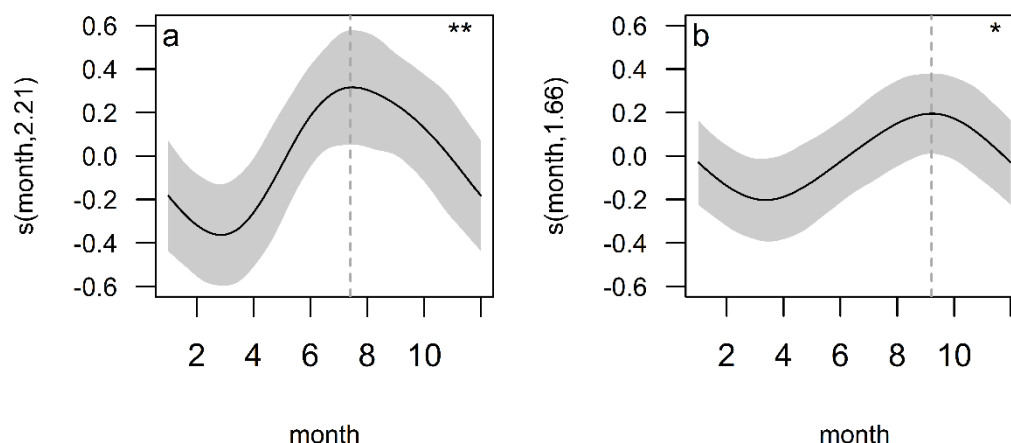


Fig. S2.4. Seasonal pattern in biomass on a log-scale at the community level at 'Gravelines' (GV), modelled (a) with and (b) without *Lanice conchilega*. Seasonal patterns were modelled as a smooth function of the months using a generalized additive model. Significance of the smoothers is indicated by * $p < 0.05$ and ** $p < 0.01$. Estimated degrees of freedom for each smoother are given in parentheses on the y-axis label. Shaded areas represent approximate 95% confidence intervals. Vertical dashed lines help visualize the annual maximum. This illustrates that *L. conchilega* strongly drives the seasonal pattern observed at the community level at GV, in both amplitude and timing.

2.6.2 Seasonal pattern in biomass of macrobenthic invertebrates at the population level

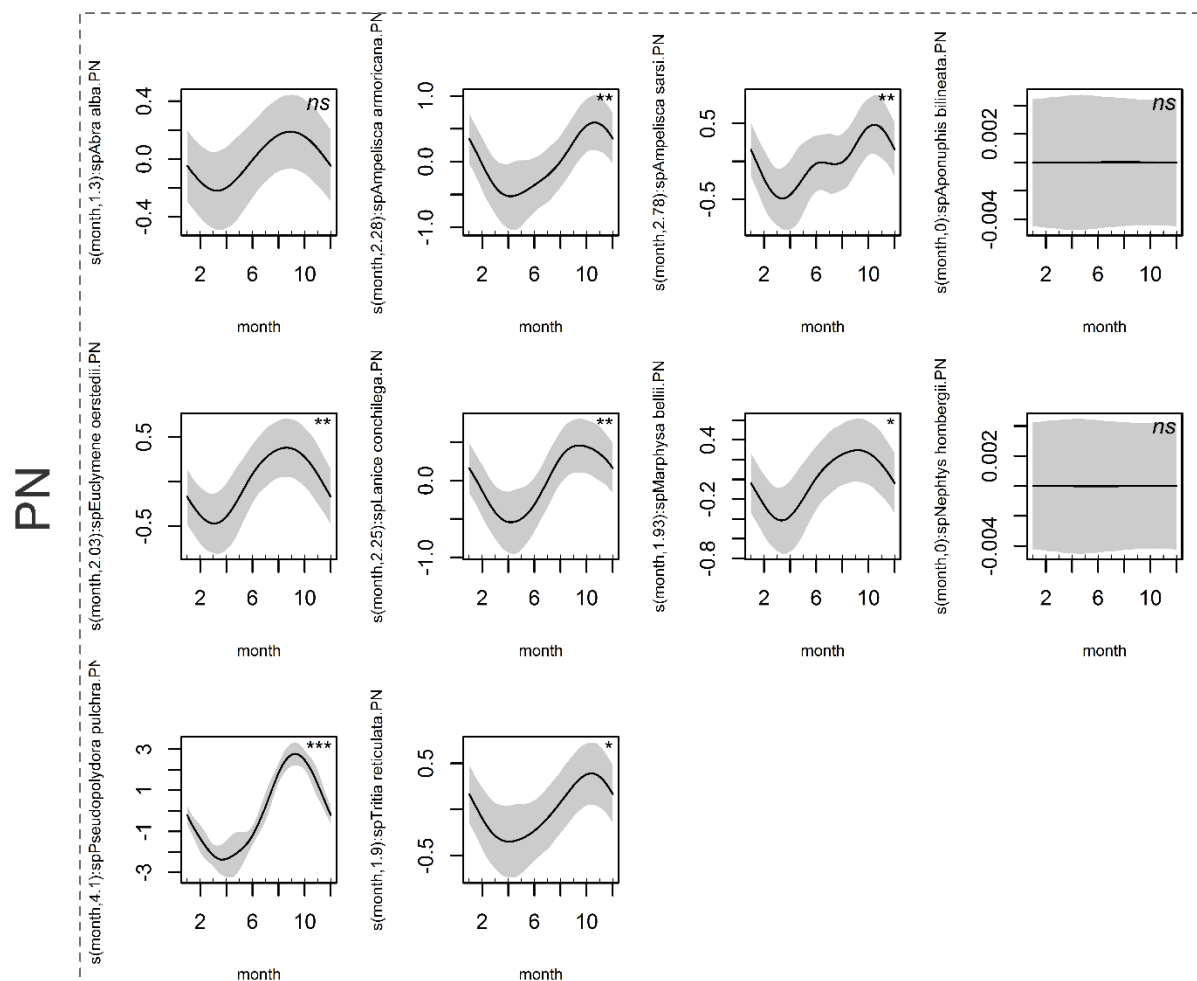


Fig. S2.5. Seasonal pattern in biomass on a log-scale at the population level for the 10 dominant species (by biomass) at 'Pierre Noire' (PN), 'Rivière de Morlaix' (RM) and 'Gravelines' (GV). Seasonal patterns were modelled as a smooth function of the months using a generalized additive model. Significance of the smoothers is indicated by: ns, non-significant; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Estimated degrees of freedom for each smoother are given in parentheses on the y-axis label. Shaded areas represent approximate 95% confidence intervals.

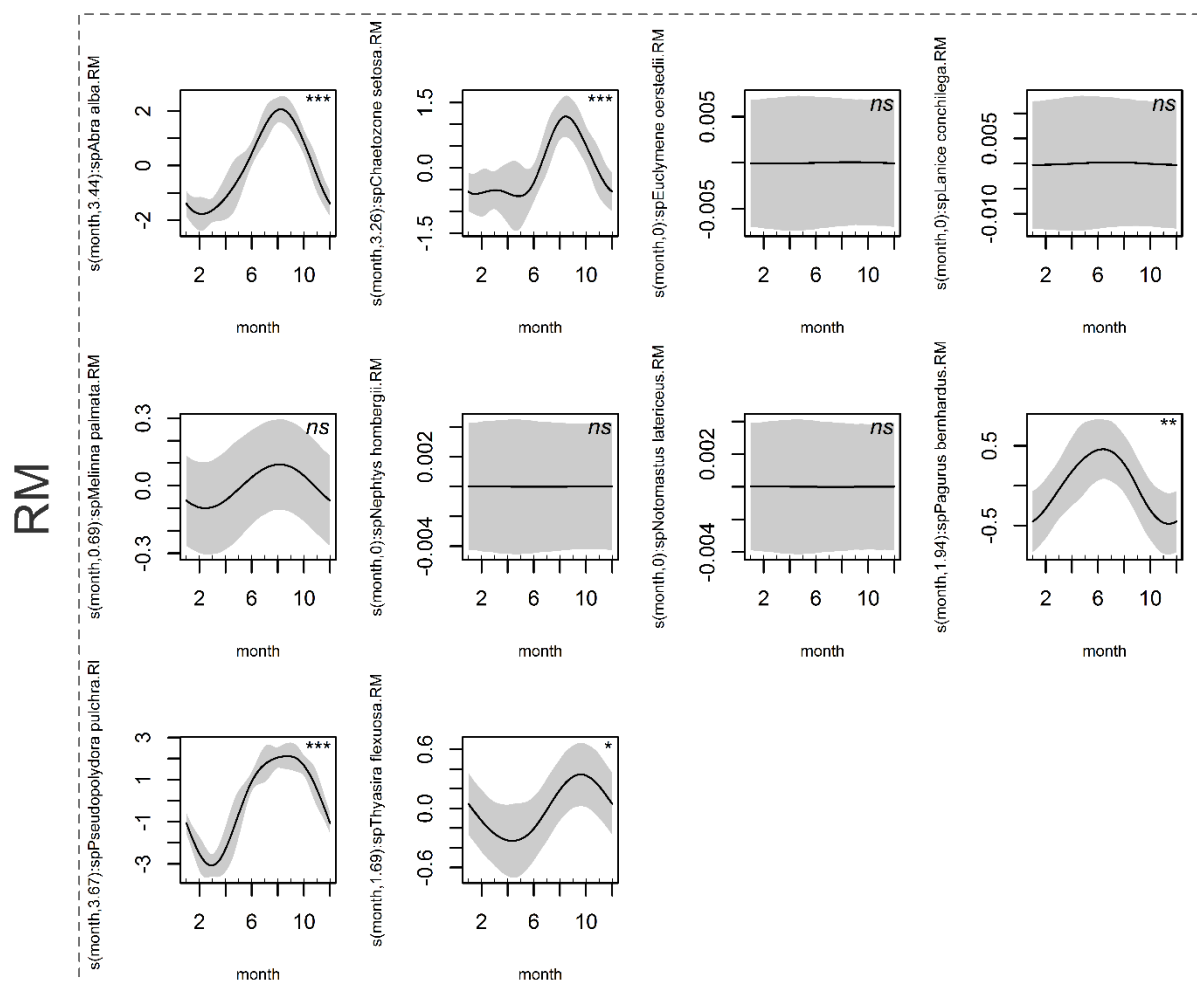


Fig. S2.5. Continued.

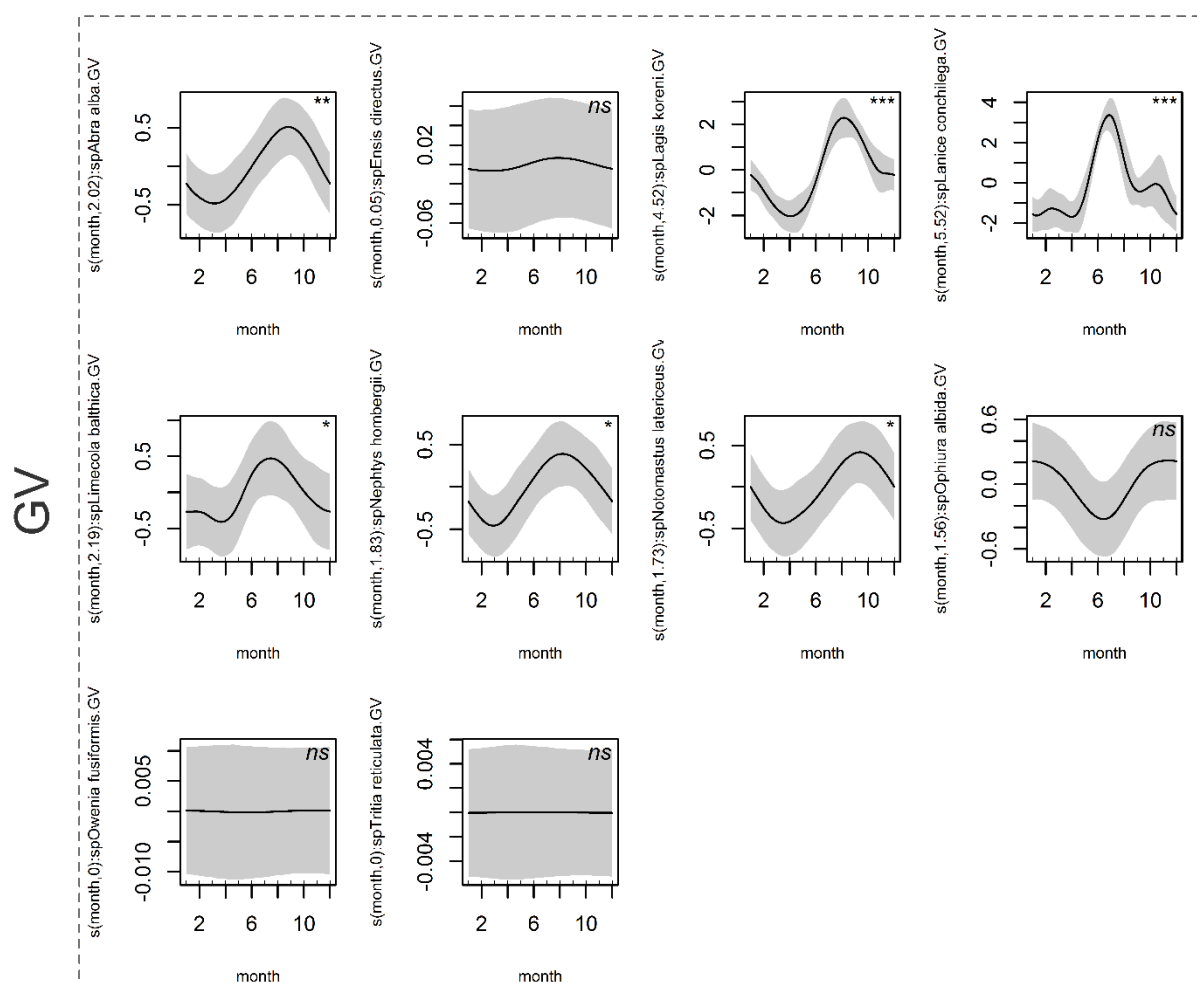


Fig. S2.5. Continued.

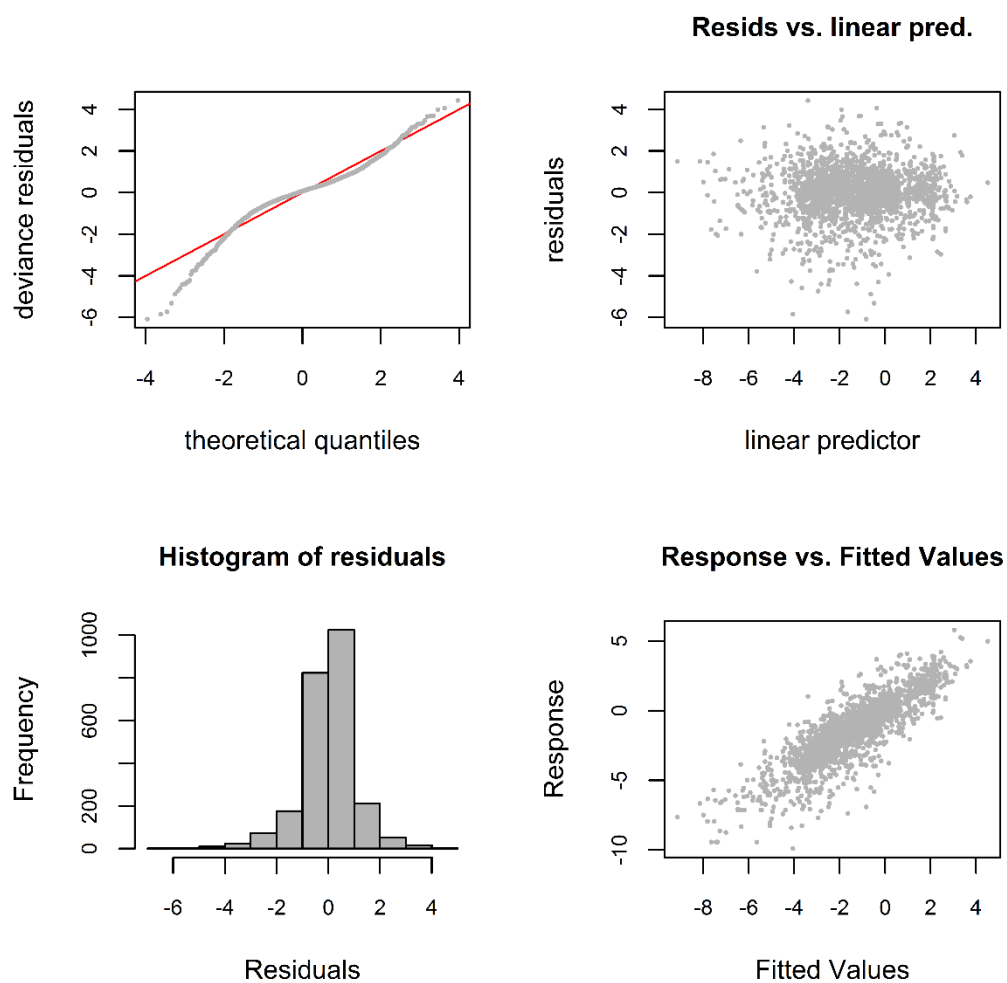


Fig. S2.6. Model validation graphs for the generalized additive model at the population level (model 2).

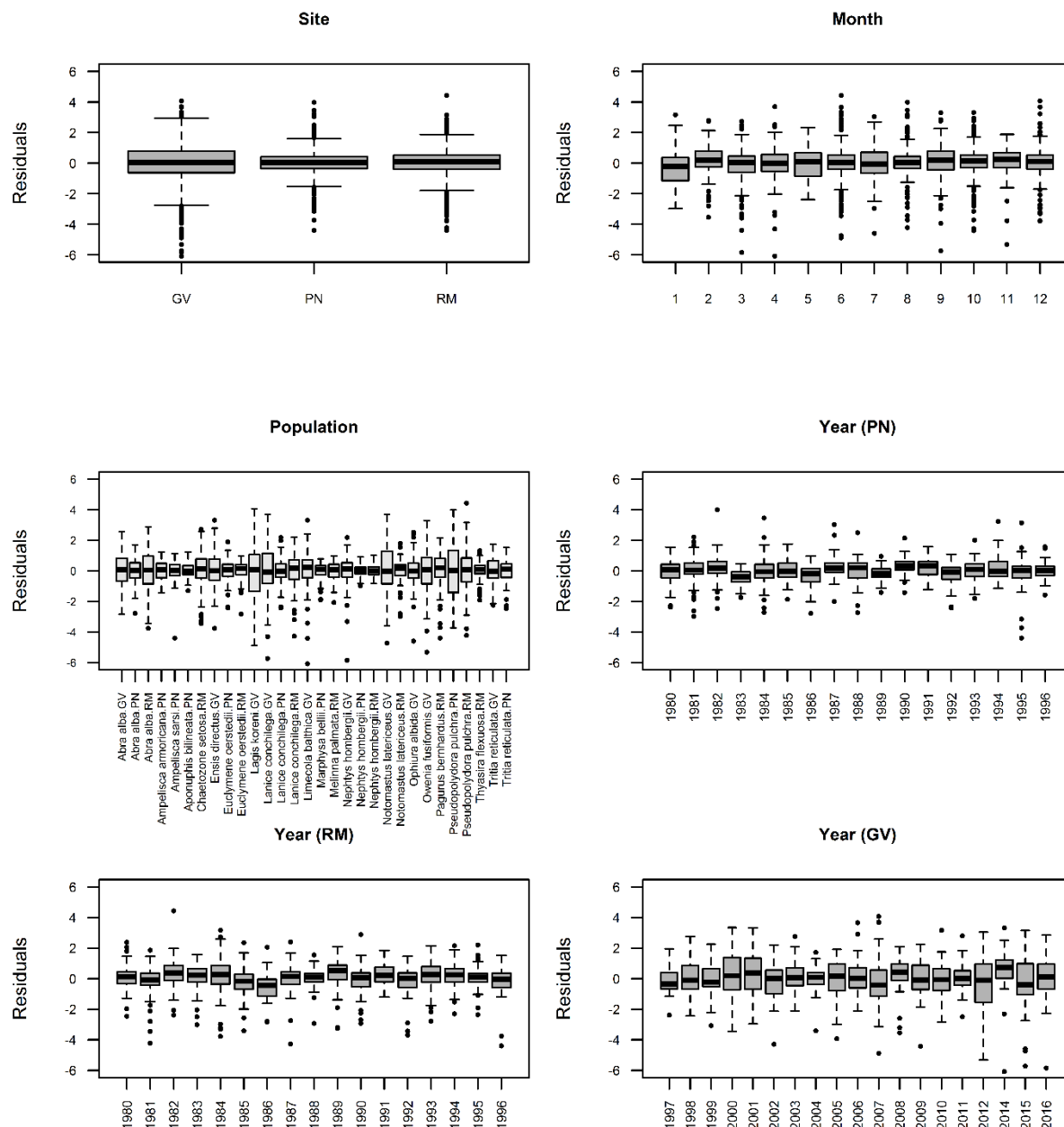


Fig. S2.7. Residuals vs. the factors 'site', 'month', 'population', and 'year' at 'Pierre Noire' (PN), 'Rivière de Morlaix' (RM) and 'Gravelines' (GV) for the generalized additive model at the population level (model 2).

2.6.3 Bias and accuracy in annual production estimates

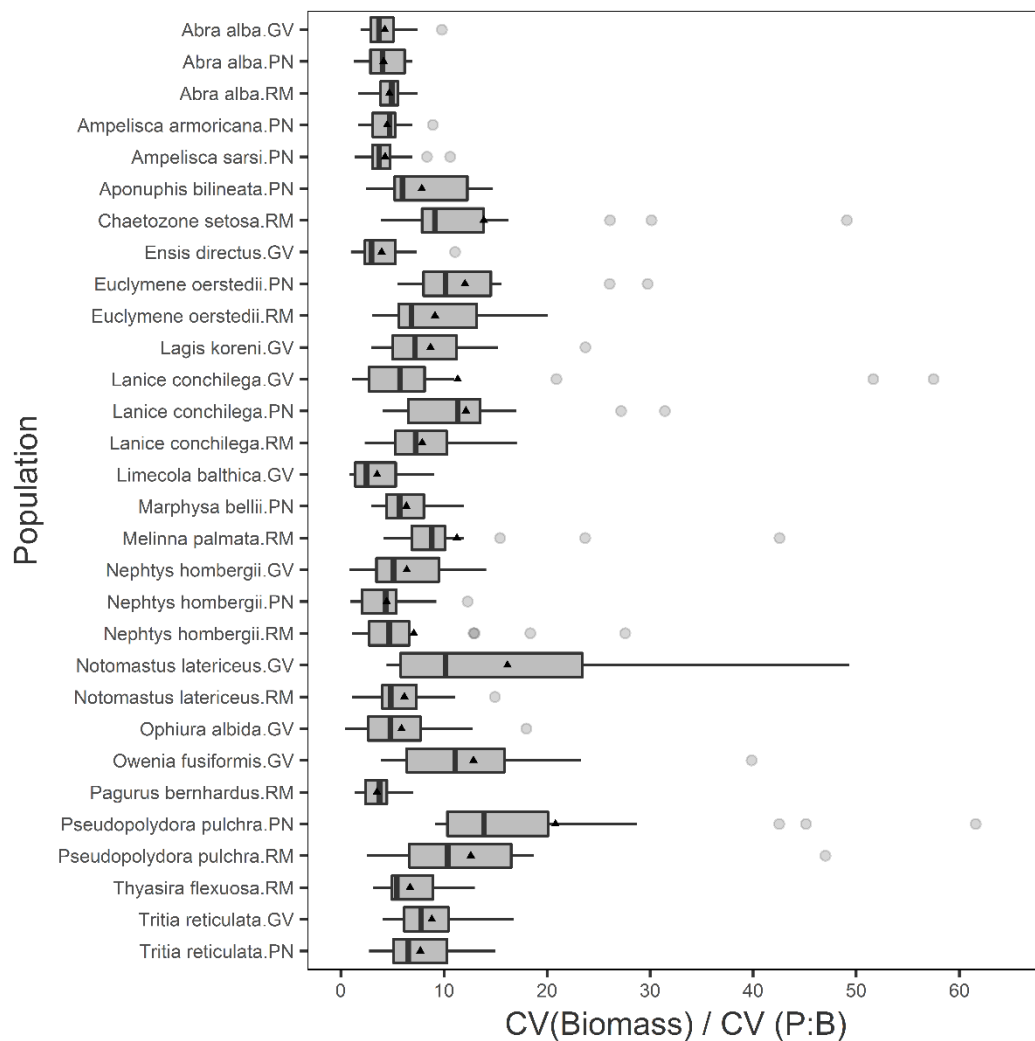


Fig. S2.8. Ratios of the annual coefficient of variation (CV) of biomass over the annual CV of P:B for all 30 dominant macrobenthic populations. The coefficients of variation are used here as a measure of the seasonal amplitude of biomass (and P:B). Boxplots show the inter-annual variability of the ratio. Vertical black segments represent the median and black triangles the mean. The seasonal variations in biomass are in average 8 times higher than the seasonal variations in P:B (mean ratio ranging from 3.5 to 20.8 according to the population), indicating that seasonal variations in P estimates are almost entirely driven by seasonal changes in biomass.

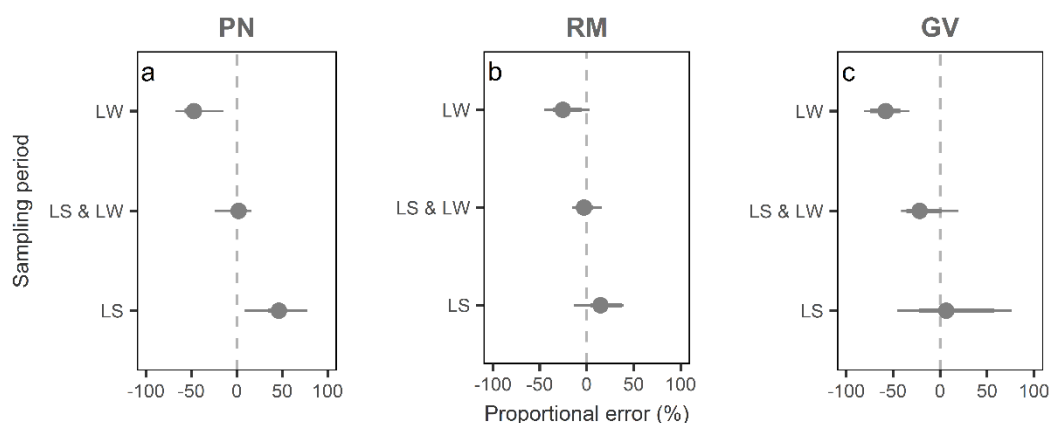


Fig. S2.9. Proportional error (PE) of production (P) estimates at ‘Pierre Noire’ (PN) (a), ‘Rivière de Morlaix’ (RM) (b) and at ‘Gravelines’ (GV) (c), according to the sampling period(s): late winter (LW, March), late summer (LS, September-October), or late summer and late winter (LS & LW). Dots represent median values of PE, used here as a measure of bias. Thick lines represent 25% and 75% quantiles of inter-annual variability in PE, while thin lines represent 10% and 90% quantiles. Sampling in LW and LS increased the accuracy of P estimates at all sites and led to unbiased estimates at two of the three sites (PN and RM).

Table S2.4. Bias (Median Proportional Error, MPE) and inaccuracy (Median Absolute Proportional Error, MAPE) of annual production estimates for the three study sites (‘Pierre Noire’ (PN), ‘Rivière de Morlaix’ (RM) and ‘Gravelines’ (GV)) based on data from a single sampling period. At GV, sampling months varied slightly among years and were thus grouped by 2-month periods.

Site	Month	Bias (MPE)	Inaccuracy (MAPE)
PN	3	-47%	47%
	6	-22%	22%
	8	-7%	22%
	10	46%	46%
	12	1%	14%
RM	3	-25%	25%
	6	-6%	15%
	8	23%	26%
	10	15%	19%
	12	-17%	18%
GV	1-2	-50%	51%
	3-4	-58%	58%
	6-7	29%	42%
	9-10	8%	51%

3 L'offre alimentaire des proies limite-t-elle la production des juvéniles dans les nourriceries ? La partie orientale de la baie de Seine comme cas d'étude

We advocate an approach to compensation that involves process-level understanding of the underlying mechanisms [...]. There will always be debate if the quantification of compensation does not include some degree of understanding of the underlying mechanisms.

Rose et al. (2001)

Dans le chapitre précédent, l'analyse de séries temporelles longues a permis de confirmer l'existence de variations de biomasse saisonnières significatives aussi bien à l'échelle des populations que des communautés macrobenthiques sur trois sites côtiers à fonds meubles situés en zone subtidale. Les biomasses macrobenthiques sont généralement minimales en fin d'hiver et maximales en fin d'été. Des différences interspécifiques et intersites existent, mais le patron saisonnier est suffisamment général et régulier pour induire un biais dans les estimations de production lorsque les données macrobenthiques sont collectées uniquement en fin de période estivale, ce qui est le cas sur les autres sites d'étude de cette thèse.

Dans le chapitre qui suit, nous avons tout d'abord utilisé les prédictions d'un modèle GAM du chapitre 2 pour développer un facteur de correction mensuel applicable à des données de biomasse récoltées à n'importe quelle période de l'année afin de réduire le biais potentiel des estimations de production lorsque ces dernières proviennent d'un seul échantillonnage annuel. Ce travail, présenté dans les annexes du chapitre 3, a ensuite été utilisé avec l'approche bioénergétique développée par Tableau et al. (en révision) pour tester l'hypothèse de limitation trophique dans une nourricerie côtière française située en Manche : la partie orientale de la baie de Seine. Nous nous sommes intéressés en particulier aux variations interannuelles (2008-2010) de la production des proies macrobenthiques et à la réponse de leurs prédateurs dans cette nourricerie.

Food limitation for juvenile marine fish investigated in a temperate coastal nursery, Western Europe

Saulnier E.^{1,2}, Le Bris H.², Tableau A.³, Dauvin J.C.⁴, Brind'Amour A.¹

¹ IFREMER, Unité EMH, Rue de l'île d'Yeu, B.P. 21105, 44311 Nantes Cedex 03, France

² ESE, Ecology and Ecosystem Health, INRA, AGROCAMPUS OUEST, 35042, RENNES, FRANCE

³ University of Rhode Island, Graduate School of Oceanography, 215 South Ferry road, Narrangansett RI, USA

⁴ Normandie Université, UNICAEN, UNIROUEN, Laboratoire Morphodynamique Continentale et Côtière, CNRS UMR 6143 M2C, 24, rue des Tilleuls, F-14000, Caen, France

In preparation for *Journal of Sea Research*

Abstract

Despite their importance for species conservation and sound management of exploited living resources, the density-dependent mechanisms regulating wild populations are among the least understood process in ecology. In many marine fish species, there is strong evidence that regulation occurs at the juvenile stage when individuals concentrate in spatially restricted nurseries. However, little is known about the underlying mechanisms. Whether competition for food resources determines fish growth and survival is particularly controversial. Here, we investigated whether food supply may have limited juvenile fish production (integrating both growth and survival) during three consecutive years in a coastal and estuarine nursery, Western Europe. Using a recent bioenergetics-based approach, we calculated the annual macrobenthic Food Production (FP) and the annual Food Consumption (FC) by juvenile fish and predatory invertebrates during three consecutive years (2008-2010). We also computed the Exploitation Efficiencies, defined as the ratio of FC over FP and used here as an index of food limitation. Our results revealed substantial among-years variations in FP, characterized by a FP ~2-3 times lower in 2009 than in 2008 and 2010. The FC by young-of-the-year fish (G0) followed a very similar pattern. We also showed that the amount of food consumed by predatory invertebrates (as measured by FC) was as high as that consumed by juvenile fish, highlighting the need to account for all dominant epibenthic predators when estimating the overall predation pressure on macrobenthic prey. Lastly, we found that the Exploitation Efficiency of the whole epibenthic predator community reached ~30% in 2009, which is quite high given our conservative modelling approach. Overall, these results suggest that food supply may have limited juvenile fish production during our study period, at least in 2009. Nonetheless, further work based on longer time-series and/or other study sites is required to strengthen our findings.

Keywords: Food limitation - Density-dependent process - Competition - Juvenile fish - Predatory invertebrates - Macrofauna - Predator-prey interactions - Nursery

3.1 Introduction

Understanding the processes that regulate the abundance of wild populations is a primary goal in ecology, with direct implications for species conservation and sustainable management of exploited living resources (Hixon et al. 2002; Koons et al. 2015). In coastal and estuarine ecosystems, individuals from many fish species concentrate during the juvenile stage in spatially restricted nurseries (Beck et al. 2001). Although there is strong evidence that this concentration results in density-dependent regulation (Myers and Cadigan 1993; Iles and Beverton 2000; Minto et al. 2008), the underlying processes remain poorly understood (Hixon and Jones 2005; van Poorten et al. 2018). Competition for limiting resources and predation are often cited as the ultimate factors causing density-dependent growth and survival (Post et al. 1999). As the predation pressure on juvenile fish is generally accepted as being low in coastal nurseries (Bergman et al. 1988; Nash and Geffen 2000; Gibson et al. 2002; Litvin et al. 2018), competition for limiting resources, particularly food, seems more likely. Competition occurs when individuals of one or several species utilize common resources that are in short supply (Birch 1957). Hence, it is closely related to the carrying capacity of ecosystems (Hollowed et al. 2000), which is determined by the strength of intra- and interspecific density dependence (Brown et al. 2018). In marine ecosystems, most benthic-demersal fish species are considered opportunistic predators (Hunsicker et al. 2011). Even if food partitioning exists and may reduce competition among fishes (Besyst et al. 1999; Darnaude et al. 2001), many species likely share a common pool of prey particularly during their juvenile stage (Dolbeth et al. 2008; Schückel et al. 2012). Therefore, the amount of food that is available to each individual is ultimately affected by what is consumed by the others, suggesting both intra- and interspecific competition in fish nurseries (Nunn et al. 2012). Yet, evidence that food supply actually limits juvenile fish production is scarce, and the so called 'Food Limitation Hypothesis' is still controversial (Le Pape and Bonhommeau 2015).

In temperate ecosystems, juvenile marine fish concentrate in nursery grounds during summer (late spring – early fall), when biomass of macrobenthic prey is the highest (Beukema 1974; Saulnier et al. 2018). Nonetheless, food supply varies annually notably due to environmental fluctuations (Holland et al. 1987; Dolbeth et al. 2011). Thus, it may regulate the production of juvenile fish, at least when settlement is high and/or prey availability is low (Nash et al. 2007; Le Pape and Bonhommeau 2015). Population regulation operates through changes in life-history traits such as growth, condition and survival (Anderson et al. 2017). Therefore, numerous studies investigated whether food was limiting by comparing growth rate observed in the field to optimal growth rates as predicted by experimental or bioenergetics models (Amara et al. 2001; van der Veer et al. 2010; Freitas et al. 2011; Selleslagh and Amara 2013). However, this approach may suffer some limitations. Indeed, observed growth rates remain often close to the optimum even when food is limiting because slow-growing individuals have a lower survival and are thus rarely sampled (Le Pape and Bonhommeau

2015). Another approach is to correlate time-series of food supply and fish abundance, fish condition or survival (Beaugrand et al. 2003; Okamoto et al. 2012; Latour et al. 2017), but such long-term datasets combining prey and predator indices are rarely available. Alternatively, the extent to which food is limiting can be directly inferred from the proportion of prey production that is consumed by their predators (Evans 1983; Boisclair and Leggett 1985; Collie 1987; Vinagre and Cabral 2008).

In the present study, we used this third approach to investigate whether competition for food may limit juvenile fish production in coastal and estuarine nurseries. We focused on the outer Seine estuary and the eastern Bay of Seine, Western Europe. This area is an important nursery ground for many species that support commercial fisheries (Rochette et al. 2010, 2013; Archambault et al. 2016). Like many estuarine ecosystems, this area experiences strong natural and anthropogenic stress (Elliott and Quintino 2007), notably induced by pollution and coastal development (Dauvin 2008; Tecchio et al. 2015). In particular, it has undergone over the past century a significant reduction in essential shallow and productive habitats caused by the progressive extension of Le Havre harbor, construction of dikes and channel dredging (Dauvin et al. 2006; Le Pape et al. 2007). Despite recent efforts to reverse some anthropogenic changes (Ducrotoy and Dauvin 2008), this lasting morphological alteration likely decreased the carrying capacity of the Seine estuary (e.g. for the common sole *Solea solea*, Rochette et al. 2010, Archambault et al. 2018), and may have exacerbated competition among juvenile fish. We applied to our case study a bioenergetics-based approach recently developed to investigate the food limitation hypothesis in estuarine and coastal nurseries (Tableau et al. in review). Rather than searching for potential changes in life-history traits induced by food limitation (e.g. condition, growth), this approach directly assesses whether food supply is sufficient to support the energetic requirements of the predator community. Using literature and field data from scientific surveys, we estimated the Exploitation Efficiency (EE), defined as the ratio of the Food Consumption (FC) by epibenthic predators over the macrobenthic Food Production (FP). This ratio is used as an index of food limitation in coastal nurseries. While the method originally focused on juvenile fish, we provide here a methodological extension which enables to also quantify the amount of food consumed by epibenthic predatory invertebrates commonly found in estuarine and coastal ecosystems. Our goal was threefold: (1) assessing interannual (2008-2010) and spatial (among strata) variations in Food Production and in Food consumption by epibenthic predators, (2) comparing the relative Food Consumption by juvenile fish and predatory invertebrates, and (3) quantifying how much food was annually consumed by the epibenthic predator community, thus providing a new insight into food limitation for juvenile fish in coastal and estuarine nurseries.

3.2 Materials and methods

3.2.1 Study area

The outer Seine Estuary and the adjacent eastern Bay of Seine are located in the English Channel on the northwest coast of France, Western Europe (Fig. 3.1). This macrotidal area, hereinafter called the Seine nursery, is characterized by a tidal range of $\sim 7\text{m}$ near Le Havre harbor and a mean river flow of $\sim 470\text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ at the entrance of the estuary, with high intra- and inter-annual variations in river discharge (Dauvin et al. 2017; Romero et al. 2018). The study site covers a subtidal shallow (mean depth = 8.2 m) area of 360 km^2 , characterized by muddy-fine sand sediments and mostly composed of polyhaline waters in the outer estuary and euhaline waters in the bay (Thiébaud et al. 1997; Savoye et al. 2003). The mean annual sea bottom temperature during our study period was $12.8\text{ }^\circ\text{C}$.

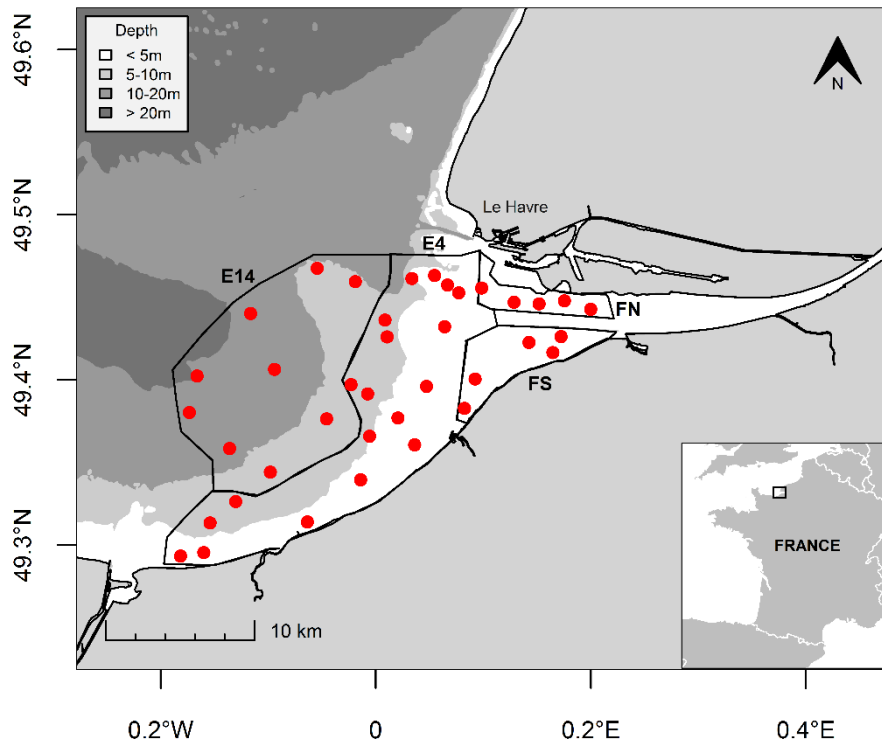


Fig. 3.1. Location of the sampling stations ($n = 38$) in the four strata of the study site: FN, FS (outer Seine estuary) and E4 and E14 (eastern Bay of Seine). Red dots indicate the mean coordinates of each trawl haul, where the grab was deployed.

3.2.2 Data collection and selection

Epibenthic predators and their macrobenthic prey were sampled during 2008-2010 in late-summer using a stratified random sampling design, with stratification based on bathymetry and sediment composition (Tecchio et al. 2015). The study site was divided into four strata which covered the area sampled each year

during 2008-2010: FN and FS in the outer Seine estuary, and E4 and E14 in the eastern Bay of Seine (Fig. 3.1). The navigation channel, separating FN and FS, was excluded as it was only sampled in 2008. All strata were sampled using both grab and trawl devices.

Grab sampling survey

Macrobenthic invertebrates were sampled using a 0.1 m² grab (Van Veen or Smith- MacIntyre) at 38 stations in 2008 (early October) and 2009 (early September), and at 32 stations in 2010 (12 stations in early September, 20 in late November). Three to five replicates were collected at each station and sieved through a 1 mm mesh sieve using sea water aboard. The material retained was fixed with a 10% buffered formaldehyde solution. In the laboratory, retained organisms were identified to the lowest possible taxonomic level (mostly species), counted and weighed. Dry mass (DM) per taxon was determined by weighting the samples after drying at 60°C for 72 h. Then, Ash Free Dry Mass (AFDM) was determined as dry mass minus ash mass after combusting the dried samples in a muffle furnace at 500°C for 6 h. Biomass and abundance were recorded in 2008 and in 2010. Abundance only was recorded in 2009. Thus, biomass per taxon in 2009 was estimated for each sample as $B_i = A_i \cdot W_i$, with B_i and A_i the biomass and the abundance of the taxon i , respectively, and W_i the mean individual body mass of the taxon i averaged over all samples collected both in 2008 and 2010. Replicates were pooled for each station, and biomass was expressed in g AFDM.m⁻² and abundance in individuals.m⁻². We verified that the results obtained in 2009 were robust and were not an artefact of the method used for estimating the macrobenthic biomass that year (see Supplement S3.1).

Prey selection – Fish juveniles and epibenthic invertebrate predators are considered opportunistic feeders (Besyst et al. 1999; Cabral et al. 2002; van der Veer et al. 2011). Thus, we used a conservative approach by considering all macrobenthic taxa found in grab samples as potential prey, except *Asterias rubens*, *Echinocardium cordatum* and *Crepidula fornicata* which were never observed in gut contents (unpubl. data). Nonetheless, we excluded rare taxa (sampled at a single station and/or during a single year) which added little to the analysis. We also excluded shrimp-like species (e.g. *Crangon crangon*, *Processa* sp.) even though these taxa were more frequent (occurrence ≥ 2), because their abundance and biomass were always extremely low due to the grab inefficiency to catch these mobile invertebrates. Finally, we excluded taxa with a mean body mass ≥ 0.1 g AFDM ($\sim$ equivalent to a length ≥ 16 mm, see Supplement S3.2 for details) at each station as they were considered too large to be a prey (Tableau et al. 2015). Overall, we retained 147 prey taxa which represented on average 81% by weight and 99% by number of the total catch (excluding *A. rubens*, *E. cordatum* and *C. fornicata*).

Trawl sampling survey

The epibenthic predator community was sampled at 38 stations using a 2.9-m beam trawl with a 20-mm mesh in the cod-end and one tickler chain (in late September in 2008 and 2009, and in late August in 2010). Each haul was performed with the same trawl towed at a constant speed and covered a mean surface of 3250 m², except in the FN strata where it was replaced by a 2-m beam trawl with the same characteristics (20-mm mesh in the cod-end, 1 tickler chain) to sample 4 shallow stations. In 2009, the hauling operation failed at one station and the corresponding haul was thus excluded. All individuals caught in the net were identified, counted and weighed by species on board. Fish were measured to the nearest 1-cm total length and separated into aged groups by reading otolith increments (for commercial species), or using length-frequency distributions (see Supplement S3.5 for details).

Predators' selection - We focused here on the dominant epibenthic predators of the Seine nursery that feed at least partly on macrobenthic invertebrates. For this purpose, we selected 7 benthic-demersal fish species (*Solea solea*, *Pleuronectes platessa*, *Limanda limanda*, *Callionymus lyra*, *Merlangius merlangus*, *Trisopterus luscus*, and *Pomatoschistus minutus*) mostly observed at the juvenile stage (G0 and G1), and 7 predatory invertebrate species (*Asterias rubens*, *Crangon crangon*, *Carcinus maenas*, *Liocarcinus holsatus*, *Liocarcinus vernalis*, *Liocarcinus depurator*, and *Necora puber*). These species represent on average 80% and 90% of the total catch of benthic-demersal fish and predatory invertebrates by weight, respectively. Regarding fish species, we restricted our analysis to the size range corresponding to the period during which fish actively feed on macrofauna. Food consumption by fish < 5 cm was thus ignored as they primarily feed on meiofauna (Pihl 1985; Gee 1989; del Norte-Campos and Temming 1994; Amara et al. 2001). All predatory invertebrates caught in the net were assumed to be large enough to actively feed on macrofauna.

3.2.3 Estimating macrobenthic Food Production

Production of macrobenthic prey, hereinafter called Food Production, was estimated as follows:

$$FP = \sum_{j \in 1:j^{th} \text{ prey species}} CR \cdot B_j \cdot P: B_j \cdot (1 + R_j) \cdot E_j$$

where FP is the total Food Production (in kJ.yr⁻¹) in the studied area, CR a seasonal ratio (unitless) which converts the macrobenthic biomass observed during the survey into mean annual biomass (estimated from Saulnier et al. 2018; see Supplement S3.3), B_j, the total biomass observed during the survey (in g AFDM), P: B_j, the production-to-biomass ratio (yr⁻¹) estimated using an empirical model (Brey 2012), R_j, a regeneration coefficient (unitless) accounting for somatic regeneration after sublethal predator cropping (Tableau et al. 2015), and E_j, the energy density (in kJ.g AFDM⁻¹) which comes from a global database (Brey et al. 2010) and converts biomass into energy, for the jth prey species. For each species j, the total biomass B_j (in g AFDM) in

the studied area was estimated as $B_j = \sum_{k \in 1:4} \bar{B}_{j,k} \cdot \alpha_k$, where $\bar{B}_{j,k}$ is the mean biomass (in g AFDM.m⁻²) of the species j recorded during the survey in the strata k , and α_k the area (in m²) of the strata k .

To calculate FP, we implicitly assume that juvenile fish and large epibenthic invertebrates share a unique pool of macrobenthic prey, as these predatory species are considered opportunistic feeders (van der Veer et al. 2011).

3.2.4 Estimating Food Consumption by epibenthic predators

The Food Consumption (FC) corresponds to the amount of macrobenthic food items annually consumed by the epibenthic predators of a nursery ground. The FC is derived from the production of each predator, and accounts for the proportion of macrofauna in its diet. The FC was estimated as follows:

$$FC = \sum_{i \in 1:I^{th} \text{ predator}} P_i \cdot DC_i \cdot E_i \cdot \frac{1}{K_i}$$

where FC is the Food Consumption of the epibenthic predator community in the studied area (in kJ.yr⁻¹), P_i is the production of the predator i (in g.yr⁻¹), DC_i is the proportion of benthic macrofauna in its diet, E_i is its energy density (in kJ.g⁻¹), and K_i its gross conversion efficiency, defined as the production/consumption ratio of a given species (Christensen et al. 2005). The parameters DC_i , E_i and K_i were derived from the literature (Table 3.1, Supplement S3.6). The production P_i of juvenile fish and predatory invertebrates was calculated using two different methods, depending on their residence time in the nursery and the availability of cohort data.

Production of juvenile fish

Many fish species use coastal shallow waters as a nursery ground during the juvenile stage before moving offshore after maturation (Beck et al. 2001). Moreover, they feed on macrobenthic prey only during a certain period of time. For instance, they primarily prey upon meiofauna shortly after settlement and progressively shift to macrofauna as they grow (e.g. Gee 1989; Amara et al. 2001). Following Tableau et al. (in review), we calculated fish production using a cohort-based method which explicitly accounted for ontogenic feeding shifts and residence time in the nursery. The production P of each fish cohort in the nursery was calculated as follows:

$$P = \sum_{d \in d_0:D} \frac{n_{d+1} + n_d}{2} \cdot (w_{d+1} - w_d)$$

where P is the production of a fish cohort (in g.m⁻²), d_0 and D are the first and the last day of its growth period, respectively, in which fish actually feed on macrofauna, n_{d+1} and n_d are the number of individuals (m⁻²) during the days $d + 1$ and d , and w_{d+1} and w_d are the mean individual body weights (in g) during the same consecutive days. The date d_0 was estimated as:

$$d_0 = \frac{L_{d_0} - L_s}{G} + s$$

where s is the date of the survey, L_{d_0} is the mean length (in mm) of a fish cohort at day d_0 , L_s is the mean length (in mm) observed at day s , and G is the mean daily growth rate (in mm.day⁻¹) of a fish species, derived from the literature (Table 3.1, Supplement S3.6). The date D corresponds to the end of the main growth period in the nursery, fall in temperate ecosystems (van der Veer et al. 1990; Rogers 1994; Bouchereau and Guelorget 1998), and was set in the present study to 31st October (Jung et al. 2017). The length L_{d_0} was set to 5 cm for G0 fish (see paragraph 3.2.2.). Assuming negligible growth during winter, L_{d_0} of G1 fish was set to L_D of G0 fish of the previous year, with L_D the size estimated at day D for each species. As no data was available in 2007, L_{d_0} of G1 fish in 2008 was set to L_D of G0 fish averaged over 2008-2010.

For each cohort, the number of individuals n_d and the mean body weight w_d during the day d were calculated using catch efficiency, daily growth rate and daily mortality rate from the literature (Table 3.1, Supplement S3.6) and survey data as follows:

$$n_d = \frac{C_s}{q} \cdot e^{-(d-s)Z}$$

where C_s is the total number of individuals in the studied area during the day s , q is the catch efficiency (unitless) and Z is the daily mortality rate (day⁻¹). The total number of individuals C_s in the studied area was estimated as $C_s = \sum_{k \in 1:4} \bar{C}_{s,k} \cdot \alpha_k$, where $\bar{C}_{s,k}$ is the mean density (in ind.m⁻²) recorded during the survey in the strata k , and α_k the area of the strata k (in m²). The mean body weight w_d (in g) was calculated as:

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

where a and b are the coefficients of the length-weight relationship estimated using local survey data, L_s is the mean length (in mm) of a fish cohort collected during the survey at day s , and G is the mean daily growth rate of a fish species/cohort during its main growth period (in mm.day⁻¹).

Production of epibenthic predatory invertebrates

Unlike juvenile fish, epibenthic predatory invertebrates were not measured during the surveys, excluding the possibility to identify cohorts and apply a cohort-based method for calculating their annual production. Instead, we calculated the annual production of each invertebrate species using a population-based method as follows:

$$P = \frac{1}{q} \cdot B \cdot P:B$$

where P is the annual production of the species (in g.y⁻¹) in the studied area, q the catch efficiency (unitless) taken from the literature (Table 3.1, Supplement S3.6), B the total biomass of that species in the studied area during the survey (in g), and $P:B$ its production-to-biomass ratio (y⁻¹) estimated using an empirical model (Brey 2012; see Supplement S3.4 for details). For each species, the total biomass B (in g) in the studied area was estimated as $B = \sum_{k \in 1:4} \bar{B}_k \cdot \alpha_k$, where $\bar{B}_k$ is the mean biomass (in g.m⁻²) of the species recorded during the

survey in the strata k , and α_k the area (in m^2) of the strata k . Unlike macrobenthic prey, the biomass of predatory invertebrates recorded in late summer was not corrected for seasonality. Indeed, whether seasonal variations in biomass induced by natural mortality occur in nearshore areas for these large epibenthic species was unclear (Hinz et al. 2004; Reiss and Kröncke 2004, and local unpubl. data).

3.2.5 Exploitation Efficiency and uncertainty analysis

We quantified the share of the macrobenthic production which was annually consumed by the main epibenthic predators during 2008-2010. To do so, we computed the Exploitation Efficiency (EE, in %) defined as $EE = (FC/FP) \cdot 100$ where FC is the Food Consumption of the epibenthic predators' community (in $\text{kJ} \cdot \text{yr}^{-1}$) and FP is the total Food Production (in $\text{kJ} \cdot \text{yr}^{-1}$) in the studied area. We also quantified uncertainty in EE estimates by performing Monte-Carlo simulations. Variables and parameters involved in the estimation of EE were separated into three categories (Tableau et al. in review). Variables or parameters with high and quantifiable uncertainty were defined as probability distributions (see Supplement S3.7). It includes fish abundance C_s , biomass B and P:B ratios of invertebrate predators and macrobenthic prey, seasonal coefficient CR, and energy density E and gross conversion efficiency K of epibenthic predators. Other variables or parameters were set to fixed values, either because their uncertainty was assumed to be significantly low (e.g., as they came from local survey data collected at the species level; second category), or hardly quantifiable due to the lack of literature data (third category). For the third category, we used a conservative approach by selecting values which led to underestimating the Exploitation Efficiency. We finally computed the EE by randomly sampling from the probability distributions of each variable and parameter (10 000 iterations).

We computed the EE of the Young-of-the-Year fish community (G0), the EE of all juvenile fish (G0 and G1), and the EE of all epibenthic predators (fish and invertebrates).

Table 3.1: Parameters used for calculating the Food Consumption by epibenthic predators. Data mostly came from Tableau et al. (in review), Jung et al. (2017), Reiss et al. (2006), and references therein. See Supplement S3.6 for details.

	Species	Age group	DC	E (kJ.g ⁻¹)	K	q	G (mm.d ⁻¹)	Z (d ⁻¹)
Fish	<i>Solea solea</i>	0 - I	0.95	5.74	0.197	0.257	0.057	0.0179 - 0.0103
	<i>Pleuronectes platessa</i>	0 - I	0.95	5.74	0.316	0.380	0.060	0.0171 - 0.0096
	<i>Limanda limanda</i>	0 - I	0.95	5.74	0.316	0.380	0.049	0.0187 - 0.0115
	<i>Callionymus lyra</i>	0 - I	0.95	5.78	0.321	0.450	0.052	0.0151 - 0.0099
	<i>Pomatoschistus minutus</i>	I	0.35	5.78	0.321	0.580	0.015	0.0128
	<i>Trisopterus luscus</i>	0	0.15	4.66	0.385	0.500	0.083	0.0077
	<i>Merlangius merlangus</i>	0	0.15	4.66	0.385	0.500	0.079	0.0076
Invertebrates	<i>Asterias rubens</i>	-	0.30	2.41	0.330	0.46	-	-
	<i>Crangon crangon</i>	-	0.30	4.13	0.201	0.40	-	-
	<i>Carcinus maenas</i>	-	0.40	3.22	0.258	0.20	-	-
	<i>Liocarcinus</i> spp.	-	0.40	3.22	0.258	0.20	-	-
	<i>Necora puber</i>	-	0.30	3.22	0.258	0.20	-	-

3.3 Results

3.3.1 Macrobenthic Food Production

Macrobenthic Food Production (FP) showed a clear interannual pattern during 2008-2010 in the Seine nursery, characterized by a total FP in 2009 (262 kJ.m⁻².yr⁻¹) ~ 2-3 times lower than total FP in 2008 and 2010 (752 kJ.m⁻².yr⁻¹ and 673 kJ.m⁻².yr⁻¹, respectively). This pattern was more or less pronounced but observed in all strata (Fig. 3.2), and obvious at the scale of the study site (Fig. 3.3, a). The strongest variation in FP was recorded in the stratum E4, which was by far the most productive (FP of ~ 1100 kJ.m⁻².yr⁻¹ in 2008 and 2010). As the stratum E4 is also the largest (160 km²), most of the macrobenthic food was produced in this area (from 62% - 74% of the total FP during 2008-2010).

In addition to its spatial heterogeneity, FP was also characterized by a strong dominance of some taxa (Fig. 3.2, Fig. 3.3 a), in particular annelids (mainly sedentary polychaetes), and to a lesser extent, mollusks (mainly bivalves). Hence, the interannual pattern in FP observed during 2008-2010 was driven by the interannual variations of a few macrobenthic species (Table S3.4), notably the polychaete *Owenia fusiformis* whose production represented 45%, 23% and 60% of the total FP in 2008, 2009 and 2010, respectively. Collectively, the polychaetes *Lagis koreni*, *Magelona johnstoni*, and *Lanice conchilega*, and the bivalves *Abra alba* and *Phaxas pellucidus* also represented a high proportion of the total FP in the Seine nursery (19%, 31% and 14% in 2008,

2009 and 2010, respectively). Conversely, the production of crustaceans (e.g. amphipods) and echinoderms (e.g. ophiurids) was marginal (FP < 6% for all crustaceans and < 3% for all echinoderms during 2008-2010).

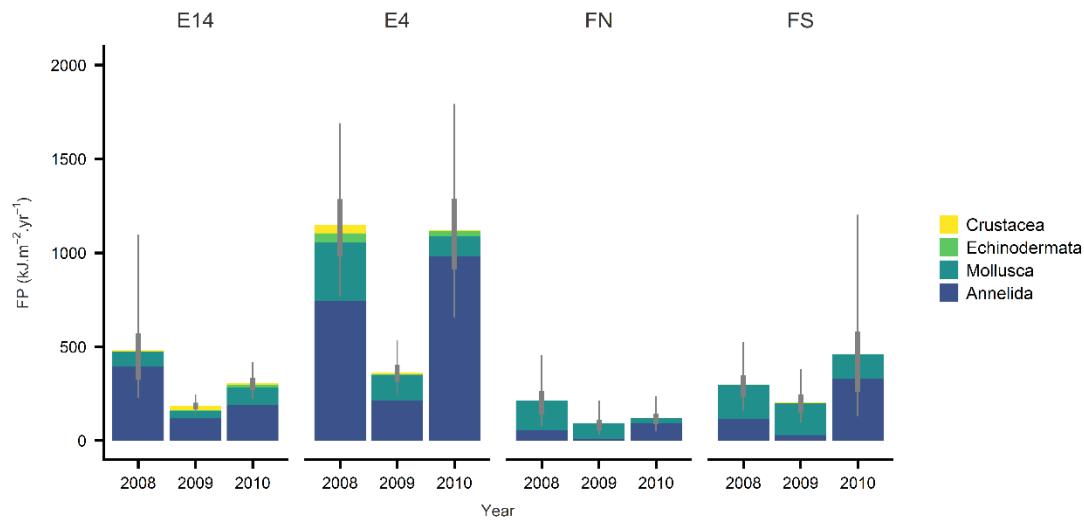


Fig. 3.2. Food Production (FP in $\text{kJ.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$) by taxon in each stratum of the study site during 2008-2010. Thick grey lines represent the 50% confidence interval, and thin grey lines the 95% confidence interval of total FP estimated by Monte-Carlo simulations.

3.3.2 Food Consumption by epibenthic predators

Food consumption (FC) by epibenthic predators showed significant but contrasted interannual variations among predatory groups (fish vs. invertebrates) and fish cohorts (G0 vs. G1). Interestingly, the FC by G0 fish showed a relatively similar pattern to that observed in prey production (as measured by FP, Fig. 3.3 a, b), marked by a ~ 3 -fold decrease between 2008 and 2009 (reaching $6.2 \text{ kJ.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$ in 2009), followed by a ~ 2 -fold increase between 2009 and 2010. Conversely, the FC by G1 fish exhibited an opposite pattern and peaked in 2009 at $38.9 \text{ kJ.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$ (Fig. 3.3 d), while the FC by predatory invertebrates gradually increased from $29.2 \text{ kJ.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$ in 2008 to $49.8 \text{ kJ.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$ in 2010 (Table 3.2, Fig. 3.3 c). This latter increase in FC by predatory invertebrates occurred in all strata (Fig. S3.4). Conversely, the interannual variations in FC by the fish community (G0 & G1) didn't show any common pattern among strata (not shown).

Similar to their prey, the epibenthic predator community was dominated by few species. The FC by the dragonet *Callionymus lyra* was the highest among fishes in all years and both cohorts, and represented 45 - 72% of the total FC by G0 fish, and 42 - 69% of the total FC by G1 fish during 2008-2010. The European plaice *Pleuronectes platessa* and the common sole *Solea solea* were the second and the third fish consumers, respectively, followed by the common dab *Limanda limanda*. The FC by these three flatfishes represented 26 - 51% of the total FC by G0 fish, and 30 - 48% of the total FC by G1 fish during 2008-2010. Bib (*Trisopterus luscus*) and whiting (*Merlangius merlangus*) were only observed at the G0 stage and their FC was together very

low (< 5%) during 2008-2010. Since the gobies *Pomatoschistus minutus* were < 5 cm at the G0 stage, only the FC at the G1 stage was estimated. It represented 10% of the total FC in 2008 but was marginal then (< 1%, Fig. 3.3 d). Regarding predatory invertebrates, the common sea star *Asterias rubens* was by far the first consumer with a FC ranging from 53 - 69% of the total FC by invertebrates species during 2008-2010, followed by the swimming crabs *Liocarcinus spp.*, the shore crab *Carcinus maenas* (particularly in 2010), and to a lesser extent, the brown shrimp *Crangon crangon* and the velvet crab *Necora puber* (Fig. 3.3 c).

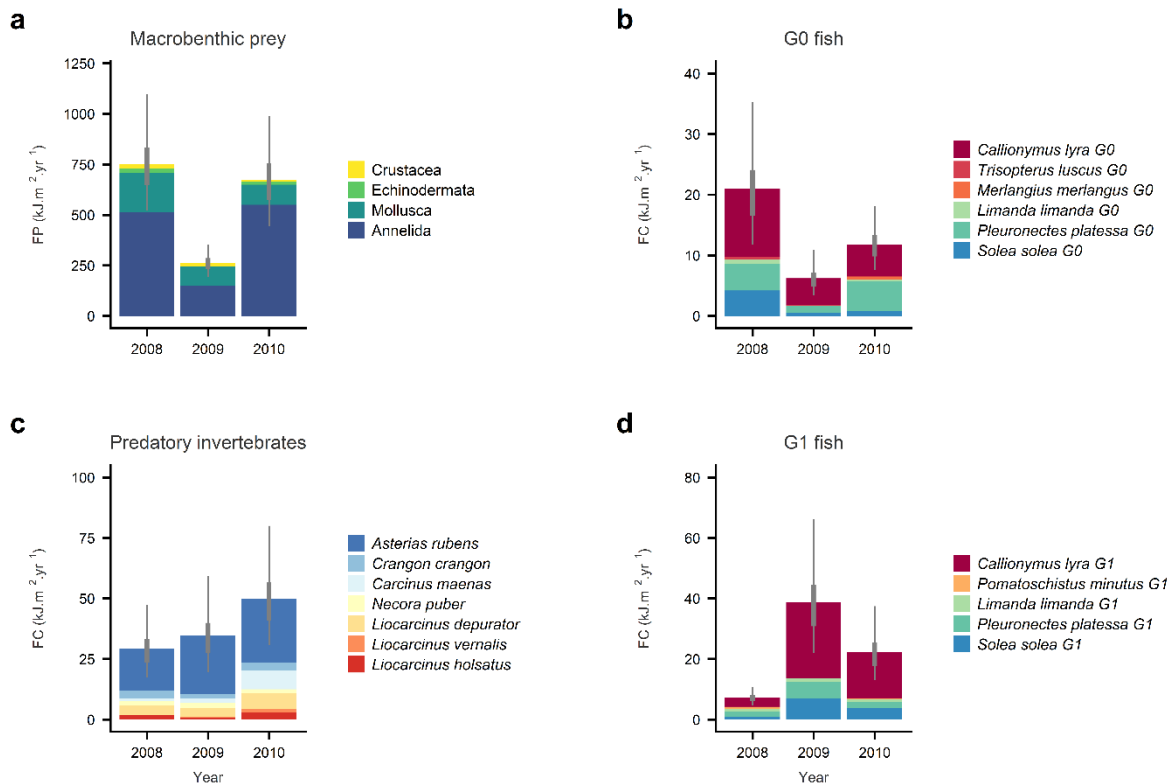


Fig. 3.3. Food Production (FP) by taxon (a), and Food Consumption (FC) by G0 fish (b), predatory invertebrates (c) and G1 fish (d) in the Seine nursery during 2008-2010. Thick grey lines represent the 50% confidence interval, and thin grey lines the 95% confidence interval of total FP (or total FC) estimated by Monte-Carlo simulations.

The FC was heterogeneously distributed across the study site and its spatial distribution varied among species (Supplement S3.9). The FC by the fishes *Callionymus lyra* and *Limanda limanda* and the invertebrates *Asterias rubens*, *Liocarcinus spp.* and *Necora puber* concentrated in the bay (strata E4 and E14), while the FC by the invertebrates *Crangon crangon* and *Carcinus maenas* mostly occurred in the outer estuary (strata FN and FS). The FC by the flatfishes *Pleuronectes platessa* and *Solea solea* spatially varied among years, species and cohorts (G0 Vs G1), being for instance globally concentrated in the bay in 2009 at the G1 stage but in the outer estuary at the G0 stage particularly for the common sole (Fig. S3.5, S3.6).

Finally, it is noteworthy that FC by predatory invertebrates was in the same order of magnitude as FC by juvenile fish (G0 and G1), and approximated ~ 50% of total FC each year during 2008-2010 (Table 3.2).

Table 3.2: Food Consumption (FC) by juvenile fish (G0 and G1) and predatory invertebrates in the Seine nursery during 2008-2010.

Year	FC by juvenile fish (kJ.m ⁻² .yr ⁻¹)	FC by predatory invertebrates (kJ.m ⁻² .yr ⁻¹)	Relative FC by predatory invertebrates (%)
2008	28.2	29.2	51
2009	45.1	34.6	43
2010	34.1	49.8	59

3.3.3 Exploitation Efficiency

The Exploitation Efficiency (EE) of the epibenthic predators on their macrobenthic prey considerably varied according to the predators' level (Fig. 3.4), ranging from 2-3% for G0 fish to 4-18% for all fish (G0 and G1) and 8-31% for all predators (fish and invertebrates). Additionally, the interannual variations in EE also strongly changed according to the predators' level. The EE of G0 fish showed a slight decrease during 2008-2010 but remained much more stable than the EE of all fish or all predators. For instance, the EE of G0 fish only showed a 16% decrease from 2008-2009 and may be considered stable given its uncertainty (Fig. 3.4). Conversely, the EE of all fish and the EE of all predators showed a ~ 4 -fold increase during the same period.

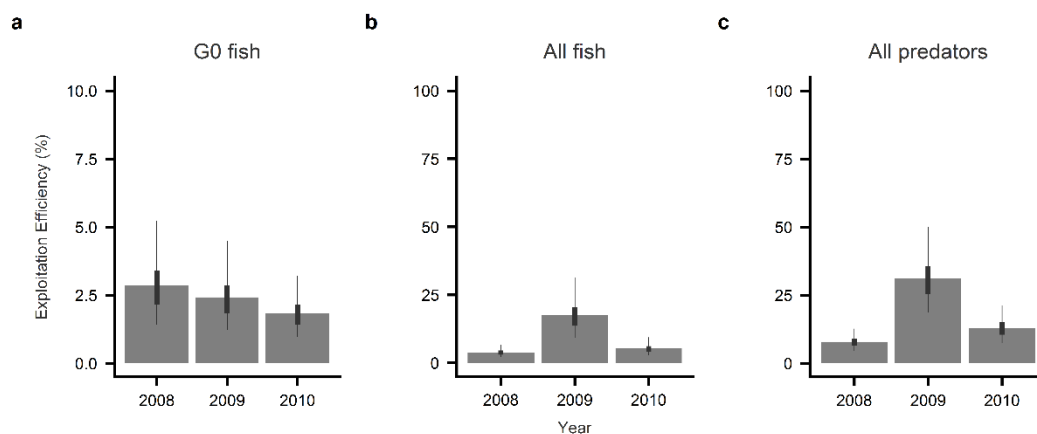


Fig. 3.4. Exploitation Efficiency (EE in %) of G0 fish (a), all fish (b), and all predators (c) on their macrobenthic prey in the Seine nursery during 2008-2010. Thick grey lines represent the 50% confidence interval, and thin grey lines the 95% confidence interval of EE estimated by Monte-Carlo simulations. Note the different scale on the y-axis between plot (a) and plots (b) and (c).

3.4 Discussion

Using a recent bioenergetics-based approach, we investigated whether food supply may have limited juvenile fish production during three consecutive years (2008-2010) in the Seine nursery, Western Europe. Our main results revealed a similar interannual pattern in Food Production (FP) and in Food Consumption (FC) by G0 fish, and highlighted the high amount of food annually consumed by the dominant predatory invertebrates. Lastly, we showed that the Exploitation Efficiency of the whole epibenthic predator community reached $\sim 30\%$ in 2009. Overall, these results may suggest that food limitation occurred in the Seine nursery given the conservative approach used in the present study.

3.4.1 Food production: a temporally variable but spatially stable pattern

Over the last three decades, the macroinvertebrate community of the eastern Bay of Seine and the outer Seine estuary has been extensively studied (Ménard et al. 1989; Dauvin and Gillet 1991; Thiébaud et al. 1997; Mouny et al. 1998; Ghertsos et al. 2001; Dauvin 2008; Dauvin et al. 2017). The spatio-temporal patterns in macrobenthic production (as measured by FP) during 2008-2010 that we found here are strongly coherent with what was previously reported, despite most studies focused on macrobenthic abundance or biomass. For instance, the estuarine FN stratum, which exhibited the lowest FP estimates among the four strata (Fig. 3.2), is characterized by long-lasting low macrobenthic abundance and biomass (Mouny et al. 1998; Dauvin 2008), likely related to the high environmental (salinity variations) and anthropogenic (pollution, harbor extension) stress occurring in this area (Tecchio et al. 2015). Conversely, high macrobenthic abundance and biomass values have been recorded at sampling stations mostly located in the marine E4 area (Dauvin and Gillet 1991; Thiébaud et al. 1997), where FP was the highest each year in the present study (Fig. 3.2). The FP estimates in the Seine nursery were in the range of macrobenthic production estimates reported in several other temperate marine and coastal ecosystems (Reiss et al. 2009; Bolam et al. 2010; Burd et al. 2012; Brey 2012 and references therein; Fuhrmann et al. 2015). In addition to its stable spatial pattern across the studied years, the macrobenthic community remained remarkably dominated by the same few taxa during 25 years, notably annelids (Dauvin et al. 2017). In particular, the sedentary polychaete *Owenia fusiformis* was already the most abundant species during 1986-1988 and in 1991 (Thiébaud et al. 1997). We showed that two decades later, the macrobenthic community was still largely dominated by annelids (Fig. 3.2, Fig. 3.3), with *O. fusiformis* still being the most abundant and the most productive species (as measured by FP, Table S3.4). Larval retention near adult populations, sediment stabilization caused by the high densities of the tube-dwelling polychaete *O. fusiformis*, and the salinity gradient off the Seine estuary were proposed as potential mechanisms explaining the stability of the Seine macrobenthic community, in terms of both spatial organization and species dominance (Thiébaud et al. 1994, 1997). Nonetheless, our results also revealed substantial year-to-year

variations in FP during 2008-2010 at both population and community level (Fig. 3.3, Table S3.4). A significant decrease in the mean annual Seine river flow was concomitantly observed between 2008 ($525 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) and 2009 ($352 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$), followed by a more moderate increase between 2009 and 2010 ($414 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). The exact causes of the macrobenthic variations during 2008-2010 were not identified in our study. Nevertheless, they may have been induced by variations in local environmental conditions (e.g. river flow, wind regime), thus determining larval drift and recruitment success of the dominant macrobenthic taxa characterized by a benthopelagic life cycle (Ménard et al. 1989; Thiébaud et al. 1992, 1996, Dauvin et al. 1993, 2017; Thiébaud 1996). Density-dependent mortality induced by competition for limited resources among macrobenthic populations also likely played a key role (e.g. Thiébaud et al. 1997; Henderson et al. 2006). Conversely, a top-down regulation exerted by epibenthic predators (juvenile fish, predatory invertebrates) have been rarely suggested for explaining interannual variations in the Seine nursery. Yet, dominant macrobenthic species represent important prey for several juvenile fish. Gut content analyses revealed that these dominant species (e.g. *O. fusiformis*, *L. koreni*, *L. conchilega*, *A. alba*) are major prey items for juvenile fish (notably plaice, sole and dab) in the Seine nursery (Morin et al. 1999 and unpubl. data), but also in several other coastal areas in Western Europe (Amara et al. 2001; Darnaude et al. 2001; Schückel et al. 2012). Local data on predatory invertebrates' diet are lacking, but dominant macrobenthic prey are also likely consumed by these epibenthic predators given their opportunistic feeding behavior (Norman and Jones 1992; van der Veer et al. 2011) and results from gut content analyses reported elsewhere (e.g. Allen 1983; Choy 1986; del Norte-Campos and Temming 1994; Freire 1996).

3.4.2 Linking Food Production to Food Consumption by epibenthic predators

Surprisingly, few studies tried to link the spatio-temporal patterns of the macrobenthic community to those of higher trophic levels in the Seine nursery. For instance, a major decline in abundance had already been reported for several macrobenthic species in the eastern Bay of Seine between 2008 and 2009 (Dauvin et al. 2017), but its potential effect on the epibenthic predator community was not investigated. Several trophic models (Ecopath, EwE; Christensen et al. 2005) previously quantified the energy flows between multiple functional groups of the eastern Bay of Seine and the outer Seine estuary, but none focused on the nursery function of this ecosystem. This modelling approach proved to be useful for understanding the overall trophic functioning of the Bay of Seine and the Seine estuary (Rybarczyk and Elkaïm 2003; Tecchio et al. 2015), and assessing past and future impacts of human activities (Raoux et al. 2017; Pezy et al. 2017). Nonetheless, such trophic models are not appropriate for investigating fine scale and short-term (e.g. year-to-year) variations in predator-prey interactions as we did here (Tableau et al. in review). Given the dramatic variations in annual prey production observed during 2008-2010, correlating FP and FC may be informative regarding the food limitation hypothesis, despite the short duration of our study (3 years). In particular, the similar interannual patterns in FP and in FC by G0 fish may suggest that food limitation occurred in the Seine nursery, at least at the G0 stage.

We acknowledge a moderate accuracy of FC estimates for fish, notably due to the lack of local length data for *Callionymus lyra* and *Pomatoschistus minutus* (see Supplement S3.5), and because the beam trawl survey didn't cover the entire spatial distribution of *Solea solea*. Indeed, the common sole is also found upper in the estuary and on intertidal mud flats during high tide, particularly at the G0 stage (Morin et al. 1999). Nonetheless, the among-years pattern in FC by G0 fish was considered very similar to that in FP given the limitations of our dataset. The similarity was particularly high for plaice (Fig. 3.3), which is one of main consumer of *Owenia fusiformis* in the Seine nursery (Ménard et al. 1989; Morin et al. 1999). Interestingly, G1 fish showed an opposite interannual pattern, but which is actually coherent with the patterns in FP and in FC by G0 fish with a one-year lag. This is in accordance with the hypothesis that the year-class strength is determined at the G0 stage on nursery grounds or even earlier during the pelagic phase (Hjort 1914; van der Veer 1986; Leggett and Deblois 1994; Houde 2008). This opposite pattern may also suggest competition for food between G0 and G1 fish, with a lower survival and thus a lower FC by G0 fish when FC by G1 fish is high as in 2009. However, correlation does not imply causation (Hilborn 2016). Hence, the lower FC by G0 fish in 2009 could be due to a lower food supply (bottom-up control), a higher competition with G1 fish, a higher predation pressure on G0 fish in the nursery (top-down control), a lower larval supply caused by a higher fish mortality during early-life stages (eggs and larvae), or a combination of some or all of these processes which can act synergically (Hixon and Jones 2005). Here, our dataset and the short duration of our study do not enable us to disentangle these potential causes. The completely different interannual variations in FC by predatory invertebrates came as no surprise, because macrobenthic prey likely represent a much smaller proportion in predatory invertebrates' diet (Table 3.1, Supplement S3.6). In addition, FC by predatory invertebrates was clearly dominated by the common sea star *Asterias rubens*, which can live at least five years in the wild (Guillou 1983). Thus, even though the sea star population would be limited by macrobenthic food resources in the Seine nursery, correlation between annual food supply (as measured by FP) and annual FC would likely be weak because the population response would integrate food supply variations over several years.

Interannual variations in FC by G0 fish were globally the same among strata and in the whole study site (Fig. S3.5). This observation holds for FC by predatory invertebrates in all strata, and in marine strata (E4 and E14) for G1 fish (Fig. S3.4, S3.6). Conversely, species composition significantly changed among strata, notably in accordance with the salinity tolerance of each species. For instance, euryhaline species like the common sole, the brown shrimp and the shore crab were mainly found in the outer estuary (FN and FS), while the common sea star, the common dab and the dragonet which show a lower salinity tolerance were concentrated in the bay (E4 and E14). However, spatial variations in FC described here have to be interpreted with caution. Indeed, species distribution is not driven by a single factor (e.g. salinity) but results instead from the combination of several forces, both external (e.g. environmental forcing, food availability) and internal (e.g. population size) to the populations (Planque et al. 2011). As these forces change along the year, the spatial distribution of mobile

epibenthic predators also changes accordingly. Movements of predatory invertebrates are probably much lower than those of juvenile fish, but nonetheless effective particularly in late winter and late summer when seasonal migrations occur (Venema and Creutzberg 1973; Boddeke 1976; Hinz et al. 2004).

3.4.3 Including predatory invertebrates doubled the Food Consumption estimates

Given the high densities of predatory invertebrates generally recorded in coastal and estuarine nurseries (Pihl and Rosenberg 1984; van der Veer et al. 2011), the predation pressure they exert on macrobenthic prey can be substantial even if macrofauna represents a moderate proportion of their diet (Evans 1983; Pihl 1985; Jung et al. 2017). Here, our results are in accordance with these previous findings. We showed that FC by predatory invertebrates were in the same order of magnitude as FC by juvenile fish during 2008-2010 in the Seine nursery. Accounting for the amount of food consumed by predatory invertebrates gave a quite different and probably more realistic picture than the one we would have got by solely focusing on juvenile fish, as originally proposed by Tableau et al. (in review). However, we acknowledge that the approach we proposed here for estimating FC by predatory invertebrates has some limitations. In particular, FC is derived from production whose estimate may be inaccurate. Indeed, empirical models as the one we used for estimating production (Brey 2012) perform relatively well for an assemblage of species, but may show a high prediction error for a single population (Brey 2001, 2012). Besides, the same problem holds for macrobenthic prey given the strong dominance of few species. Nevertheless, to our knowledge, empirical models still represent the best approach currently available for estimating secondary invertebrate production when data preclude the use of classic direct methods. Moreover, Brey models (2001, 2012) were showed to perform as well or even better than others (Cusson and Bourget 2005; Dolbeth et al. 2005; Petracco et al. 2012). Also, if production estimates of predatory invertebrates were inaccurate, they would more likely be underestimated rather than overestimated because only the larger individuals remained in the net. As mean individual weight and P:B ratios are negatively correlated (Schwinghamer et al. 1986), this resulted in much lower P:B ratios than the ones generally found in the literature (e.g. Kuipers and Dapper 1981; Pihl and Rosenberg 1984; Pihl 1985). Consequently, it likely led us to underestimating production and FC, which is in accordance with the conservative approach used in the present study. Lastly, we accounted for some uncertainty around production estimates using Monte-Carlo simulations, and provided an estimate of prediction error unlike most previous studies (e.g. Evans 1983, 1984; Pihl 1985; Collie 1987).

3.4.4 Food limitation: what have we learnt from Exploitation Efficiencies?

Collectively, juvenile fish and predatory invertebrates consumed a significant proportion of macrobenthic prey production in the Seine nursery, as revealed by the computation of Exploitation Efficiencies (EE). First, it is

noteworthy that the EE mechanically increased with the number of predators (G0 fish vs. all fish vs. all predators) for a given year because FC increased accordingly while FP remained unchanged (Fig. 3.4). But as previously suggested (Collie 1987; Vinagre and Cabral 2008; Tableau et al. in review), these results highlighted the importance of accounting for all dominant benthic-feeding predators in any attempt to estimate the overall predation pressure on macrobenthic prey when testing the food limitation hypothesis in coastal and estuarine nurseries. The relative interannual stability of the EE of G0 fish logically results from the similarity of the interannual pattern in FP and in FC (by G0 fish), but strengthen the idea that food supply may have been limiting. In 2008, the EE of all juvenile fish (4%) was in the same order of magnitude as the EE (6%) reported in another French coastal nursery (the Bay of Vilaine) the same year and computed using the same approach (Tableau et al. in review). When all dominant predators were considered, our results revealed that the EE on the total prey production (as measured by FP) could be as high as ~ 30%. This consumption level might be high enough for indicating that food limitation occurs (Collie 1987). In addition, the “true EE” were likely much higher given that EE estimates were computed using a very conservative approach in the present study. In particular, FC by epibenthic predators was underestimated for several reasons. First, estimates of FC by juvenile fish were only based on their requirements during the growing season, thus ignoring requirements for maintenance during the rest of the year. Despite requirements in winter are generally assumed to be much lower, they still may be significant (Creutzberg and Witte 1989; van der Veer et al. 1990). Second, most gross conversion efficiency estimates (K) found in the literature were obtained from laboratory experiments. Thus, they are expected to be slightly higher than those occurring in the wild, leading to underestimating FC and thus EE (Tableau et al. in review). Third, catch efficiency estimates (q) were surely overestimated, because they came from beam trawl surveys using a 4 mm mesh liner in the cod-end (e.g. Reiss et al. 2006), unlike scientific surveys carried out in the Seine nursery which used a larger mesh (20-mm). Fourth, FC by G2 fish were not considered, given that few individuals were generally found in the net as they probably move to deeper and offshore waters before scientific surveys occurred. Nonetheless, G2 fish may exert a significant predation pressure on macrobenthic prey earlier in the year. Lastly, FC by predatory invertebrates were also likely underestimated as explained above. Hence, EE on total prey production was likely higher than 30% in 2009 in the Seine nursery. Finally, it is unlikely that EE reaches 100% even if food limitation occurs, as only a fraction of macrobenthic prey is actually accessible for predators. For instance, a previous study estimated that only 10% of the total macrobenthic biomass was accessible for juvenile fish in coastal nurseries of the Wadden Sea (van der Veer et al. 2011). Similarly, Tableau et al. (2015) estimated that FP actually accessible for juvenile fish in another French coastal nursery (the Bay of Vilaine) was approximately 8 times lower than the total FP in 2008. These values were likely overestimated, at least for the whole predator community in the Seine nursery. Indeed, prey accessibility likely changes between juvenile fish and predatory invertebrates given their different prey-handling capabilities, and previous estimates of prey accessibility only concerned juvenile fish (van der Veer et al. 2011;

Tableau et al. 2015). But even a much lower and more reasonable ratio between total and accessible FP, saying three, would lead to an Exploitation Efficiency close to 100% in 2009, indicating a strong competition for food that year. Thus, we could not exclude that food was limiting in the Seine nursery. In particular, the conjunction of a significant decrease in food supply (as measured by FP) and a significant increase in food consumption by epibenthic predators may have induced food limitation in 2009.

In the present study, we mainly focused on annual FP and annual FC in the whole nursery. However, food limitation may be restricted to some areas and/or periods of the year (e.g. Walters and Juanes 1993). Besides, the Seine nursery was previously described as a mosaic of habitats (Tecchio et al. 2015). Accordingly, we also estimated EE in each stratum (Fig. S3.7). Such analysis revealed that EE could vary among strata (EE up to 43.4% in E14 in 2009 and up to 77% in FN in 2010) but caution is required as epibenthic predators move among habitats in the course of the year. Also, the annual scale may not be the most appropriate either for testing the food limitation hypothesis. Indeed, resource limitation may occur only during some periods of the year, like the sensitive post-settlement phase (Geffen et al. 2007, 2011). Nevertheless, focusing on that early-life stage is more challenging notably regarding prey and predator sampling, but seems crucial given its potential effect on fish recruitment (Nash and Geffen 2012; Nagelkerken et al. 2015).

In conclusion, two main findings suggest that food supply may have limited juvenile fish production in the Seine nursery, at least in 2009: (1) the similarity of the among-years patterns in FP and FC by G0 fish, and (2) the relatively high EE estimate of all predators in 2009 (~30%) given its conservative calculation. Nonetheless, firmly validating or refuting the food limitation hypothesis in the Seine nursery is beyond the scope of this study, and further work will be needed to conclude. For this purpose, applying this bioenergetics-based approach to longer time-series and/or some other nurseries would be likely useful (Tableau et al. in review). Finally, prey accessibility remains a key parameter particularly challenging to calculate, but whose estimate is critical for a better understanding of food limitation (Boisclair and Leggett 1985).

Acknowledgments

We thank the French Biodiversity Agency for financial support of this study as part of the CAPANOUR project. ES acknowledges doctoral fellowship support from the French Ministry of Higher Education, Research and Innovation. We also thank the GIP Seine-Aval for funding the COLMATAGE project from which most data came, as well as Le Havre harbor for providing some additional grab data collected in 2010. We are grateful to all people involved in identifying macrobenthic taxa, especially Sandrine Alizier.

3.5 References

- Allen, P. L. 1983. Feeding behaviour of *Asterias rubens* (L.) on soft bottom bivalves: a study in selective predation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **70**: 79–90.
- Amara, R., P. Laffargue, J. M. Dewarumez, C. Maryniak, F. Lagardère, and C. Luzac. 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.
- Anderson, S. C., A. B. Cooper, O. P. Jensen, and others. 2017. Improving estimates of population status and trend with superensemble models. *Fish Fish.* **18**: 732–741.
- Archambault, B., O. Le Pape, L. Baulier, Y. Vermard, M. Véron, and E. Rivot. 2016. Adult-mediated connectivity affects inferences on population dynamics and stock assessment of nursery-dependent fish populations. *Fish. Res.* **181**: 198–213.
- Archambault, B., E. Rivot, M. Savina, and O. Le Pape. 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.
- Beaugrand, G., K. M. Brander, J. A. Lindley, S. Souissi, and P. C. Reid. 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* **426**: 661.
- Beck, M. W., K. L. Heck Jr, K. W. Able, and others. 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.
- Bergman, M. J. N., H. W. Van der Veer, and J. J. Zulstra. 1988. Plaice nurseries: effects on recruitment. *J. Fish Biol.* **33**: 201–218.
- Besyst, B., A. Cattijse, and J. Mees. 1999. Feeding ecology of juvenile flatfishes of the surf zone of a sandy beach. *J. Fish Biol.* **55**: 1171–1186.
- Beukema, J. J. 1974. Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **8**: 94–107.
- Birch, L. C. 1957. The meanings of competition. *Am. Nat.* **91**: 5–18.
- Boddeke, R. 1976. The seasonal migration of the brown shrimp *Crangon crangon*. *Neth. J. Sea Res.* **10**: 103–130.
- Boisclair, D., and W. C. Leggett. 1985. Rates of food exploitation by littoral fishes in a mesotrophic north-temperate lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42**: 556–566.
- Bolam, S. G., C. R. S. Barrio-Frojan, and J. D. Eggleton. 2010. Macrofaunal production along the UK continental shelf. *J. Sea Res.* **64**: 166–179.

- Bouchereau, J.-L., and O. Guelorget. 1998. Comparison of three Gobiidae (Teleostei) life history strategies over their geographical range. *Oceanol. Acta* **21**: 503–517.
- Brey, T. 2001. Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook. Version 01.2. Available at <http://www.thomas-brey.de/science/virtualhandbook/>.
- Brey, T. 2012. A multi-parameter artificial neural network model to estimate macrobenthic invertebrate productivity and production. *Limnol. Oceanogr.-Methods* **10**: 581–589. doi:10.4319/lom.2012.10.581
- Brey, T., C. Müller-Wiegmann, Z. M. C. Zittier, and W. Hagen. 2010. Body composition in aquatic organisms — A global data bank of relationships between mass, elemental composition and energy content. *J. Sea Res.* **64**: 334–340. doi:10.1016/j.seares.2010.05.002
- Brown, C. J., A. Broadley, M. F. Adame, T. A. Branch, M. P. Turschwell, and R. M. Connolly. 2018. The assessment of fishery status depends on fish habitats. *Fish Fish.* **00**: 1–14. doi:10.1111/faf.12318
- Burd, B. J., T. A. Macdonald, and A. van Roodselaar. 2012. Towards Predicting Basin-Wide Invertebrate Organic Biomass and Production in Marine Sediments from a Coastal Sea. *PLoS ONE* **7**: e40295. doi:10.1371/journal.pone.0040295
- Cabral, H. N., M. Lopes, and R. Loeper. 2002. Trophic niche overlap between flatfishes in a nursery area on the Portuguese coast. *Sci. Mar.* **66**: 293–300.
- Choy, S. C. 1986. Natural diet and feeding habits of the crabs *Liocarcinus puber* and *L. holsatus* (Decapoda, Brachyura, Portunidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **31**: 87–99.
- Christensen, V., C. J. Walters, and D. Pauly. 2005. Ecopath with Ecosim: a user's guide. Fish. Cent. Univ. Br. Columbia Vanc. 154 p.
- Collie, J. S. 1987. Food consumption by yellowtail flounder in relation to production of its benthic prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **36**: 205–213.
- Creutzberg, F., and J. I. Witte. 1989. An attempt to estimate the predatory pressure exerted by the lesser weever, *Trachinus vipera* Cuvier, in the southern North Sea. *J. Fish Biol.* **34**: 429–449.
- Cusson, M., and E. Bourget. 2005. Global patterns of macroinvertebrate production in marine benthic habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **297**: 1–14.
- Darnaude, A. M., M. L. Harmelin-Vivien, and C. Salen-Picard. 2001. Food partitioning among flatfish (Pisces: Pleuronectiforms) juveniles in a Mediterranean coastal shallow sandy area. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **81**: 119–127.
- Dauvin, J. C., N. Desroy, A. L. Janson, C. Vallet, and S. Duhamel. 2006. Recent changes in estuarine benthic and suprabenthic communities resulting from the development of harbour infrastructure. *Mar. Pollut. Bull.* **53**: 80–90.

- Dauvin, J.-C. 2008. Effects of heavy metal contamination on the macrobenthic fauna in estuaries: the case of the Seine estuary. *Mar. Pollut. Bull.* **57**: 160–169.
- Dauvin, J.-C., J.-M. Dewarumez, B. Elkaim, D. Bernardo, J.-M. Fromentin, and F. Ibanez. 1993. Cinétique de *Abra alba* (mollusque bivalve) de 1977 à 1991 en Manche-Mer du Nord, relation avec les facteurs climatiques. *Oceanol. Acta* **16**: 413–422.
- Dauvin, J.-C., and P. Gillet. 1991. Spatio-temporal variability in population structure of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Annelida: Polychaeta) from the Bay of Seine (eastern English Channel). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **152**: 105–122.
- Dauvin, J.-C., S. Lucas, M. Navon, S. Lesourd, Y. Mear, E. Poizot, and S. Alizier. 2017. Does the hydrodynamic, morphometric and sedimentary environment explain the structure of soft-bottom benthic assemblages in the Eastern Bay of Seine (English Channel)? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **189**: 156–172.
- Dolbeth, M., P. G. Cardoso, T. F. Grilo, M. D. Bordalo, D. Raffaelli, and M. A. Pardal. 2011. Long-term changes in the production by estuarine macrobenthos affected by multiple stressors. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **92**: 10–18. doi:10.1016/j.ecss.2010.12.006
- Dolbeth, M., A. I. Lillebø, P. G. Cardoso, S. M. Ferreira, and M. A. Pardal. 2005. Annual production of estuarine fauna in different environmental conditions: an evaluation of the estimation methods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **326**: 115–127.
- Dolbeth, M., F. Martinho, R. Leitão, H. Cabral, and M. A. Pardal. 2008. Feeding patterns of the dominant benthic and demersal fish community in a temperate estuary. *J. Fish Biol.* **72**: 2500–2517.
- Ducrotoy, J.-P., and J.-C. Dauvin. 2008. Estuarine conservation and restoration: The Somme and the Seine case studies (English Channel, France). *Mar. Pollut. Bull.* **57**: 208–218.
- Elliott, M., and V. Quintino. 2007. The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Mar. Pollut. Bull.* **54**: 640–645.
- Evans, S. 1983. Production, predation and food niche segregation in a marine shallow soft-bottom community. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Oldendorf* **10**: 147–157.
- Evans, S. 1984. Energy budgets and predation impact of dominant epibenthic carnivores on a shallow soft bottom community at the Swedish west coast. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **18**: 651–672.
- Freire, J. 1996. Feeding ecology of *Liocarcinus depurator* (Decapoda: Portunidae) in the Ria de Arousa (Galicia, north-west Spain): effects of habitat, season and life history. *Mar. Biol.* **126**: 297–311.
- Freitas, V., K. Lika, J. I. Witte, and H. W. van der Veer. 2011. Food conditions of the sand goby *Pomatoschistus minutus* in shallow waters: An analysis in the context of Dynamic Energy Budget theory. *J. Sea Res.* **66**: 440–446. doi:10.1016/j.seares.2011.05.008
- Fuhrmann, M. M., T. Pedersen, V. Ramasco, and E. M. Nilssen. 2015. Macrobenthic biomass and production in a heterogenic subarctic fjord after invasion by the red king crab. *J. Sea Res.* **106**: 1–13.

- Gee, J. M. 1989. An ecological and economic review of meiofauna as food for fish. *Zool. J. Linn. Soc.* **96**: 243–261.
- Geffen, A. J., R. D. Nash, K. Dau, and A. J. Harwood. 2011. Sub-cohort dynamics of 0-group plaice, *Pleuronectes platessa* L., in the Northern Irish Sea: Settlement, growth and mortality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **400**: 108–119.
- Geffen, A. J., H. W. Van der Veer, and R. D. M. Nash. 2007. The cost of metamorphosis in flatfishes. *J. Sea Res.* **58**: 35–45.
- Ghertsos, K., C. Luczak, and J.-C. Dauvin. 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., L. Robb, H. Wennhage, and M. T. Burrows. 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.
- Guillou, M. 1983. La croissance d'*Asterias rubens* L. (Echinodermata Asteroidea) en Baie de Douarnenez (Finistère). *Annales de l'Institut océanographique*. Institut océanographique. 141–153.
- Henderson, P. A., R. M. Seaby, and J. R. Somes. 2006. A 25-year study of climatic and density-dependent population regulation of common shrimp *Crangon crangon* (Crustacea: Caridea) in the Bristol Channel. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **86**: 287–298.
- Hilborn, R. 2016. Correlation and causation in fisheries and watershed management. *Fisheries* **41**: 18–25.
- Hinz, H., I. Kröncke, and S. Ehrich. 2004. Seasonal and annual variability in an epifaunal community in the German Bight. *Mar. Biol.* **144**: 735–745. doi:10.1007/s00227-003-1239-9
- Hixon, M. A., and G. P. Jones. 2005. Competition, predation, and density-dependent mortality in demersal marine fishes. *Ecology* **86**: 2847–2859.
- Hixon, M. A., S. W. Pacala, and S. A. Sandin. 2002. Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology* **83**: 1490–1508.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp P-V Reun Cons Int Explo Mer* **20**: 1–228.
- Holland, A. F., A. T. Shaughnessy, and M. H. Hiegel. 1987. Long-term variation in mesohaline Chesapeake Bay macrobenthos: spatial and temporal patterns. *Estuaries* **10**: 227–245.
- Hollowed, A. B., N. Bax, R. Beamish, J. Collie, M. Fogarty, P. Livingston, J. Pope, and J. C. Rice. 2000. Are multispecies models an improvement on single-species models for measuring fishing impacts on marine ecosystems? *ICES J. Mar. Sci.* **57**: 707–719.
- Houde, E. D. 2008. Emerging from Hjort's shadow. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* **41**: 53–70.

- Hunsicker, M. E., L. Ciannelli, K. M. Bailey, and others. 2011. Functional responses and scaling in predator–prey interactions of marine fishes: contemporary issues and emerging concepts. *Ecol. Lett.* **14**: 1288–1299.
- Iles, T. C., and R. J. H. Beverton. 2000. The concentration hypothesis: the statistical evidence. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **57**: 216–227.
- Jung, A. S., R. Dekker, M. Germain, C. J. Philippart, J. I. Witte, and H. W. van der Veer. 2017. Long-term shifts in intertidal predator and prey communities in the Wadden Sea and consequences for food requirements and supply. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **579**: 37–53.
- Koons, D. N., F. Colchero, K. Hersey, and O. Gimenez. 2015. Disentangling the effects of climate, density dependence, and harvest on an iconic large herbivore’s population dynamics. *Ecol. Appl.* **25**: 956–967.
- Kuipers, B. R., and R. Dapper. 1981. Production of *Crangon crangon* in the tidal zone of the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **15**: 33–53.
- Latour, R. J., J. Gartland, and C. F. Bonzek. 2017. Spatiotemporal trends and drivers of fish condition in Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **579**: 1–17.
- Le Pape, O., and S. Bonhommeau. 2015. The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. *Fish Fish.* **16**: 373–398. doi:10.1111/faf.12063
- Le Pape, O., C. Gilliers, P. Riou, J. Morin, R. Amara, and Y. Désaunay. 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. doi:10.1007/s10750-007-0665-y
- Leggett, W. C., and E. Deblois. 1994. Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Neth. J. Sea Res.* **32**: 119–134.
- Litvin, S. Y., M. P. Weinstein, M. Sheaves, and I. Nagelkerken. 2018. What Makes Nearshore Habitats Nurseries for Nekton? An Emerging View of the Nursery Role Hypothesis. *Estuaries Coasts* 1–12.
- Ménard, F., F. Gentil, and J.-C. Dauvin. 1989. Population dynamics and secondary production of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Polychaeta) from the Bay of Seine (eastern English Channel). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **133**: 151–167.
- Minto, C., R. A. Myers, and W. Blanchard. 2008. Survival variability and population density in fish populations. *Nature* **452**: 344–347.
- Morin, J., P. Riou, C. Bessineton, C. Vedieu, M. Lemoine, S. Simon, and O. Le Pape. 1999. Etude des nourriceries de la baie de Seine orientale et de l’estuaire de la Seine. DRVHRST99-05.
- Mouny, P., J. C. Dauvin, C. Bessineton, B. Elkaim, and S. Simon. 1998. Biological components from the Seine estuary: first results. *Hydrobiologia* **373**: 333–347.
- Myers, R. A., and N. G. Cadigan. 1993. Density-dependent juvenile mortality in marine demersal fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**: 1576–1590.

- Nagelkerken, I., M. Sheaves, R. Baker, and R. M. Connolly. 2015. The seascape nursery: a novel spatial approach to identify and manage nurseries for coastal marine fauna. *Fish Fish.* **16**: 362–371.
- Nash, R. D., and A. J. Geffen. 2012. Mortality through the early life-history of fish: What can we learn from European plaice (*Pleuronectes platessa* L.)? *J. Mar. Syst.* **93**: 58–68.
- Nash, R. D. M., and A. J. Geffen. 2000. The influence of nursery ground processes in the determination of year-class strength in juvenile plaice *Pleuronectes platessa* L. in Port Erin Bay, Irish Sea. *J. Sea Res.* **44**: 101–110.
- Nash, R., A. Geffen, M. Burrows, and R. Gibson. 2007. Dynamics of shallow-water juvenile flatfish nursery grounds: application of the self-thinning rule. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **344**: 231–244. doi:10.3354/meps06933
- Norman, C. P., and M. B. Jones. 1992. Influence of depth, season and moult stage on the diet of the velvet swimming crab *Necora puber* (Brachyura, Portunidae). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **34**: 71–83.
- del Norte-Campos, A. G. C., and A. Temming. 1994. Daily activity, feeding and rations in gobies and brown shrimp in the northern Wadden Sea. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* **115**: 41–41.
- Nunn, A. D., L. H. Tewson, and I. G. Cowx. 2012. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.* **22**: 377–408.
- Okamoto, D. K., R. J. Schmitt, S. J. Holbrook, and D. C. Reed. 2012. Fluctuations in food supply drive recruitment variation in a marine fish. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* rspb20121862.
- Petracco, M., R. S. Cardoso, T. N. Corbisier, and A. Turra. 2012. Secondary production of sandy beach macrofauna: An evaluation of predictive models. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **115**: 359–365.
- Pezy, J.-P., A. Raoux, S. Marmin, P. Balay, N. Niquil, and J.-C. Dauvin. 2017. Before-After analysis of the trophic network of an experimental dumping site in the eastern part of the Bay of Seine (English Channel). *Mar. Pollut. Bull.* doi:10.1016/j.marpolbul.2017.02.042
- Pihl, L. 1985. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Oldendorf **22**: 169–179.
- Pihl, L., and R. Rosenberg. 1984. Food selection and consumption of the shrimp *Crangon crangon* in some shallow marine areas in western Sweden. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **15**: 159–168.
- Planque, B., C. Loots, P. Petitgas, U. L. F. Lindstrøm, and S. Vaz. 2011. Understanding what controls the spatial distribution of fish populations using a multi-model approach. *Fish. Oceanogr.* **20**: 1–17.
- van Poorten, B., J. Korman, and C. Walters. 2018. Revisiting Beverton–Holt recruitment in the presence of variation in food availability. *Rev. Fish Biol. Fish.* **28**: 607–624.
- Post, J. R., E. A. Parkinson, and N. T. Johnston. 1999. Density-dependent processes in structured fish populations: interaction strengths in whole-lake experiments. *Ecol. Monogr.* **69**: 155–175.

- Raoux, A., S. Tecchio, J.-P. Pezy, and others. 2017. Benthic and fish aggregation inside an offshore wind farm: Which effects on the trophic web functioning? *Ecol. Indic.* **72**: 33–46.
- Reiss, H., S. P. Greenstreet, K. Sieben, and others. 2009. Effects of fishing disturbance on benthic communities and secondary production within an intensively fished area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **394**: 201–213.
- Reiss, H., and I. Kröncke. 2004. Seasonal variability of epibenthic communities in different areas of the southern North Sea. *ICES J. Mar. Sci.* **61**: 882–905. doi:10.1016/j.icesjms.2004.06.020
- Reiss, H., I. Kroncke, and S. Ehrich. 2006. Estimating the catching efficiency of a 2-m beam trawl for sampling epifauna by removal experiments. *ICES J. Mar. Sci.* **63**: 1453–1464. doi:10.1016/j.icesjms.2006.06.001
- Rochette, S., O. Le Pape, J. Vigneau, and E. Rivot. 2013. A hierarchical Bayesian model for embedding larval drift and habitat models in integrated life cycles for exploited fish. *Ecol. Appl.* **23**: 1659–1676.
- Rochette, S., E. Rivot, J. Morin, S. Mackinson, P. Riou, and O. Le Pape. 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. doi:10.1016/j.seares.2009.08.003
- Rogers, S. I. 1994. Population density and growth rate of juvenile sole *Solea solea* (L.). *Neth. J. Sea Res.* **32**: 353–360.
- Romero, E., J. Garnier, G. Billen, A. Ramarson, P. Riou, and R. Le Gendre. 2018. Modeling the biogeochemical functioning of the Seine estuary and its coastal zone: Export, retention, and transformations. *Limnol. Oceanogr.* doi:10.1002/lno.11082
- Rybarczyk, H., and B. Elkaim. 2003. An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **58**: 775–791.
- Saulnier, E., A. Brind'Amour, A. Tableau, M. M. Rufino, J.-C. Dauvin, C. Luczak, and H. Le Bris. 2018. Seasonality in coastal macrobenthic biomass and its implications for estimating secondary production using empirical models. *Limnol. Oceanogr.* doi:10.1002/lno.11086
- Savoye, N., A. Aminot, P. Tréguer, M. Fontugne, N. Naulet, and R. Kérouel. 2003. Dynamics of particulate organic matter $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine, France). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **255**: 27–41.
- Schückel, S., A. F. Sell, I. Kröncke, and H. Reiss. 2012. Diet overlap among flatfish species in the southern North Sea. *J. Fish Biol.* **80**: 2571–2594. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03309.x
- Schwinghamer, P., B. Hargrave, D. Peer, and C. M. Hawkins. 1986. Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **31**: 131–142.

- Selleslagh, J., and R. Amara. 2013. Effect of starvation on condition and growth of juvenile plaice *Pleuronectes platessa*: nursery habitat quality assessment during the settlement period. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **93**: 479–488.
- Tableau, A., H. Le Bris, and A. Brind'Amour. 2015. Available Benthic Energy Coefficient (ABEC): a generic tool to estimate the food profitability in coastal fish nurseries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **522**: 203–218.
- Tableau A., H. Le Bris, E. Saulnier, O. Le Pape, and A. Brind'Amour. In review. Novel approach for testing the food limitation hypothesis in estuarine and coastal fish nurseries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*
- Tecchio, S., A. T. Rius, J.-C. Dauvin, and others. 2015. The mosaic of habitats of the Seine estuary: Insights from food-web modelling and network analysis. *Ecol. Model.* **312**: 91–101. doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.05.026
- Thiébaud, E. 1996. Distribution of *Pectinaria koreni* Larvae (Annelida: Polychaeta) in Relation to the Seine River Plume Front (Eastern English Channel). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **43**: 383–397.
- Thiébaud, E., L. Cabioch, J.-C. Dauvin, C. Retière, and F. Gentil. 1997. Spatio-temporal persistence of the *Abra alba*-*Pectinaria koreni* muddy-fine sand community of the eastern Bay of Seine. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **77**: 1165–1185.
- Thiébaud, E., J.-C. Dauvin, and Y. Lagadeuc. 1992. Transport of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine. I. Vertical distribution in relation to water column stratification and ontogenic vertical migration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **80**: 29–39.
- Thiébaud, E., J.-C. Dauvin, and Y. Lagadeuc. 1994. Horizontal distribution and retention of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **74**: 129–142.
- Thiébaud, E., J.-C. Dauvin, and Z. Wang. 1996. Tidal transport of *Pectinaria koreni* postlarvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine (eastern English Channel). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **138**: 63–70.
- van der Veer, H., V. Freitas, J. Koot, J. Witte, and A. Zuur. 2010. Food limitation in epibenthic species in temperate intertidal systems in summer: analysis of 0-group plaice *Pleuronectes platessa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **416**: 215–227. doi:10.3354/meps08786
- van der Veer, H., J. Koot, G. Aarts, R. Dekker, W. Diderich, V. Freitas, and J. Witte. 2011. Long-term trends in juvenile flatfish indicate a dramatic reduction in nursery function of the Balgzand intertidal, Dutch Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **434**: 143–154. doi:10.3354/meps09209
- van der Veer, H. W. 1986. Immigration, settlement, and density-dependent mortality of a larval and early postlarval 0-group plaice (*Pleuronectes platessa*) population in the western Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **29**: 223–236.
- van der Veer, H. W., F. Creutzberg, R. Dapper, G. C. A. Duineveld, M. Fonds, B. R. Kuipers, G. J. Van Noort, and J. I. J. Witte. 1990. On the ecology of the dragonet *Callionymus lyra* L. in the southern North Sea. *Neth. J. Sea Res.* **26**: 139–150.

- Venema, S. C., and F. Creutzberg. 1973. Seasonal migration of the swimming crab *Macropipus holsatus* in an estuarine area controlled by tidal streams. *Neth. J. Sea Res.* **7**: 94–102.
- Vinagre, C., and H. N. Cabral. 2008. Prey consumption by the juvenile soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*, in the Tagus estuary, Portugal. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **78**: 45–50. doi:10.1016/j.ecss.2007.11.009
- Walters, C. J., and F. Juanes. 1993. Recruitment limitation as a consequence of natural selection for use of restricted feeding habitats and predation risk taking by juvenile fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**: 2058–2070.

3.6 Supplement

3.6.1 Supplement S3.1: Sensitivity of Food Production estimates (FP) to the method used for estimating macrobenthic biomass.

In 2009, macrobenthic biomass was not recorded (solely abundance). Alternatively, biomass per taxon was estimated for each sample as $B_i = A_i \cdot W_i$, with B_i and A_i the biomass and the abundance of the taxon i , respectively, and W_i the mean individual body mass of the taxon i averaged over all samples collected both in 2008 and 2010. In order to verify that observed biomasses and estimated biomasses led to comparable production estimates, we also estimated biomass of each taxon (as $B_i = A_i \cdot W_i$) in 2008 and in 2010 (Fig. S3.1). The mean production of each stratum (in $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{y}^{-1}$) was not significantly different when biomasses were estimated rather than observed (ANOVA using permutation tests, $p=0.96$), thus confirming that our results were robust to the method used for estimating macrobenthic biomass in 2009. Permutation tests were performed using the R package *lmPerm* (Wheeler and Torchiano 2016).

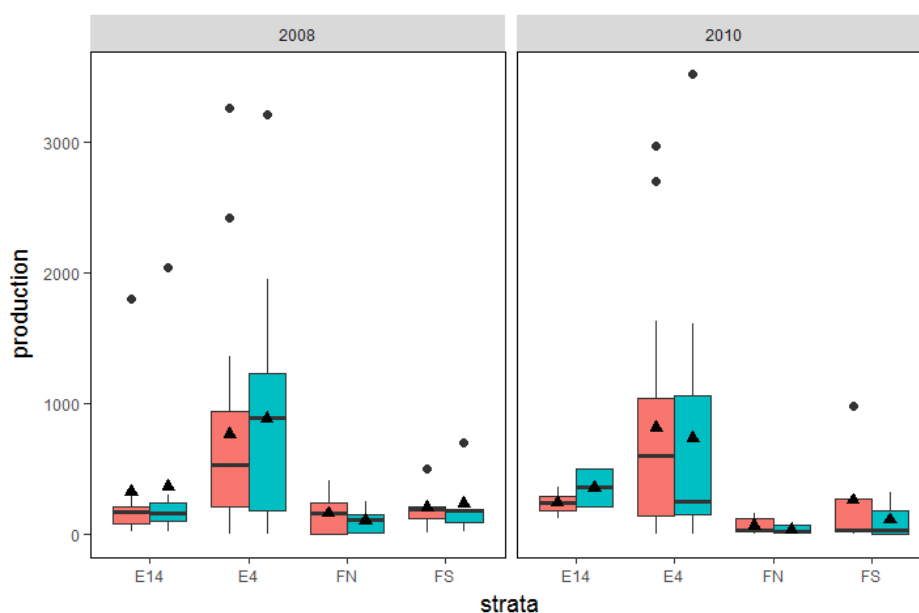


Fig. S3.1. Total macrobenthic production (in $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{y}^{-1}$) calculated at each sampling station in 2008 and 2010 using either observed biomasses (in red), or a biomass estimated for each species as $B=A \cdot W$, where B is the biomass of the corresponding species, A its abundance and W its mean individual weight (in green). Black triangles represent the mean.

3.6.2 Supplement S3.2: Selection of macrobenthic prey

Prey size is limited by the mouth size of juvenile fish (Scharf et al. 2000; Johnson et al. 2012). Consequently, some macrobenthic invertebrates found in grab samples are too large to be consumed by juvenile fish and should not be considered for estimating Food Production. For this purpose, Tableau et al. (2015) sieved macrobenthic samples through five successive sieves of different mesh size (from 16mm to 1mm) and excluded individuals retained with the 16 mm mesh sieve because they were larger than the mouth size of studied fish.

In the present study, no size data was available as grab samples were only sieved through a 1 mm mesh sieve. Instead, we defined a mean body mass threshold for macrobenthic prey using data collected in Tableau et al. (2015, 2016). Our goal was to define a mass threshold (in g AFDM) which approximately corresponds to the size threshold (16 mm) used in Tableau et al. (2015, 2016). To do so, we calculated the mean body mass of each prey taxon smaller than 16 mm sampled at each station of the Vilaine bay in 2008 ($n = 4573$), and we used the 95th percentile rounded to the nearest tenth as an upper body mass threshold (0.1 g AFDM). Hence, macrobenthic taxa with a mean body mass higher than 0.1 g AFDM were excluded.

Note that the present study and Tableau et al. (2015, 2016) investigated predator-prey relationships between juvenile fish and macrobenthic prey in two French soft-bottom and shallow nurseries (the Seine nursery and the Vilaine bay), and focused on the same dominant fish species (e.g. *Solea solea*, *Pleuronectes platessa*, *Callionymus lyra*, *Trisopterus luscus*, *Merlangius merlangus*) and the same cohorts (G0 and G1). In addition, the two study sites have most dominant macrobenthic taxa in common (e.g. *Abra alba*, *Owenia fusiformis*, *Phaxas pellucidus*, *Lanice conchilega*, *Lagis koreni*, *Nephtys hombergii*, *Ophiura ophiura*, *Magelona* spp., *Ampharete* spp., *Chaetozone* spp., *Cerastoderma edule*). See Tableau et al. (2015) and Table S3.4 for more details.

Although epibenthic invertebrate predators may feed on larger prey than juvenile fish, previous studies showed that sea stars preferentially feed on small prey, even though these prey are less profitable (lower energy content) than the larger available ones (Christensen 1970; Beddingfield and McClintock 1993; Hummel et al. 2011). This foraging behavior, which may be a tradeoff between handling time and prey energy content (Beddingfield and McClintock 1993), was also observed among other invertebrate species (e.g. shore crab *Carcinus maenas*; Smallegange and Van Der Meer 2003). Therefore, we used the same body mass threshold for selecting macrobenthic prey of juvenile fish and epibenthic invertebrate predators.

3.6.3 Supplement S3.3: Accounting for seasonal variations in macrobenthic prey biomass

We calculated annual secondary production (P) of each taxa as $P = B \cdot P:B$ where B is the macrobenthic biomass estimated from field data and $P:B$ is the production-to-biomass ratio estimated using an empirical model (Brey 2012). In temperate marine coastal ecosystems like the Seine nursery, macrobenthic biomass exhibits seasonal variations, being generally lower in late winter and higher in summer - early fall (Beukema 1974; Coma et al. 2000). Thus, B must be an estimate of mean annual biomass when calculating P as $P = B \cdot P:B$ (Robertson 1979; Wong et al. 2011). Otherwise, P would likely be biased (up to $\sim 50\%$, Saulnier et al. 2018). Unfortunately, grab samples were collected once a year in the present study. Monthly sampling was not possible as it covered a large area (360 km^2). Instead, we accounted for seasonal variations in biomass by estimating the mean annual biomass B as $B = B_i \cdot CR_i$, where B_i is the macrobenthic biomass observed during the month of the survey i and CR_i is a Correction Ratio for that month i equal to B/B_i . The ratio CR was further estimated for each month using monthly biomass predicted by generalized additive models (Saulnier et al. 2018).

Briefly, Saulnier et al. (2018) quantified seasonal variations in macrobenthic biomass using time series of macrobenthic data seasonally collected for 30 subtidal populations during ~ 20 years at three soft-bottom shallow study sites (noted PN, RM and GV) located along the northern coast of France. Like the Seine nursery, these three sites are characterized by shallow muddy-sand bottoms and numerous dominant macrobenthic species are common to all sites (PN, RM, GV and the Seine nursery). The authors found significant and coherent seasonal patterns among most populations at the three sites. Nevertheless, as seasonal patterns were found to be site-specific for some species, we estimated here a single monthly ratio averaged over 29 macrobenthic populations (one population was identified as an outlier and thus removed). Using a generalized additive model (GAM) which estimates a seasonal pattern for each population, we predicted monthly biomasses on a log scale for all populations previously selected. Note that the year used in the predictions was arbitrary selected in time series as this choice does not affect the predicted ratio CR . We then back-transformed the predicted biomasses and calculated the mean annual biomass for each species. We further calculated for each month i the mean relative biomass RB_i and the correction ratio CR_i as:

$$RB_i = \frac{1}{29} \cdot \sum_{j=1}^{29} \frac{B_{i,j}}{\bar{B}_j} \text{ and } CR_i = \frac{1}{RB_i}$$

where $B_{i,j}$ is the predicted monthly biomass for the month i and the population j , and $\bar{B}_j$ is the mean annual predicted biomass for the population j (Fig. S3.2, Table S3.1).

When performing Monte-Carlo simulations, we defined the mean relative biomass RB_i as a gamma distribution, which is equivalent to define the correction ratio CR_i as an inverse-gamma distribution. Note that in 2010, one third of the grab stations were sampled in early September, and the remaining stations were sampled two months later. Therefore, biomass collected in November was rescaled (multiplied by $B_{\text{September}}/B_{\text{November}} = 1.5$, see Table S3.1) before calculating the prey biomass of the entire area. It allowed us to apply the same correction coefficient to all samples collected in 2010 when performing Monte-Carlo simulations, which was constrained by the approach used in the present study.

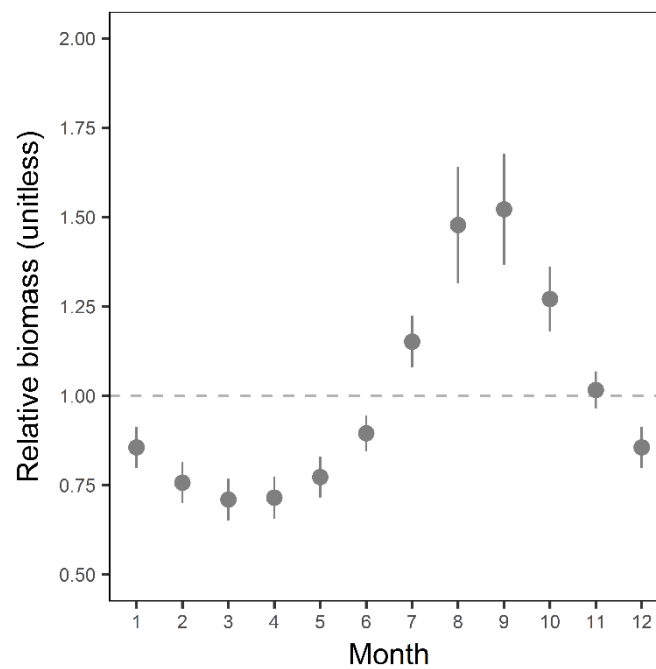


Fig. S3.2. Seasonal variations of the relative biomass RB (ratio of monthly estimate to annual mean). Dots represent the mean (relative biomass averaged over 29 populations) and lines the standard error of the mean. The horizontal dashed line represents the mean annual biomass.

Table S3.1. Relative biomass (ratio of monthly estimate to annual mean) for each month of the year, averaged over 29 macrobenthic populations (mean $\pm$ se). See Supplement S3.3 for details.

month	mean	se
1	0.86	0.06
2	0.76	0.06
3	0.71	0.06
4	0.72	0.06
5	0.77	0.06
6	0.90	0.05
7	1.15	0.07
8	1.48	0.16
9	1.52	0.16
10	1.27	0.09
11	1.02	0.05
12	0.86	0.06

3.6.4 Supplement S3.4: Estimating P:B ratios of macrobenthic invertebrates

We estimated annual P:B ratios of macrobenthic invertebrates using the Brey (2012) model recently implemented in R (Saulnier et al. 2018; R code supplied as Supporting Information and freely available at: <https://doi.org/10.1002/lno.11086>). Inputs of the empirical model were obtained from several sources. Mean body mass M (in Joules) of each taxa was estimated using survey data by dividing mean biomass by mean abundance, and was converted to Joules using energy densities (in kJ.g^{-1}) from a global database of conversion factors (Brey et al. 2010). When energy density was not available at the species level, we used the estimate of the next higher taxonomic level. We calculated mean annual sea bottom temperatures of the Seine nursery using the hydrodynamic MARS 3D model (2500m grid release for the Bay of Biscay and the English Channel: F1-MARS3D-MANGAE2500; see Lazure and Dumas 2008; Huret et al. 2013). Annual mean depth was estimated for each taxa using bathymetry data from the General Bathymetric Chart of the Oceans (GEBCO 30 arc-second grid, Weatherall et al. 2015; freely available at: <https://www.gebco.net/>). Taxonomic and functional information used as input was collected from the literature and online resources, including the World Register of Marine Species (<http://www.marinespecies.org>), the Integrated Taxonomic Information System database (<https://www.itis.gov/>), and the Biological Traits Information Catalogue of The Marine Life Information Network (<http://www.marlin.ac.uk/biotic/biotic.php>) (last accessed on May 4, 2018). Finally, the marker for commercial exploitation was set to zero for all taxa as macrobenthic species were assumed not to be harvested in the Seine nursery.

3.6.5 Supplement S3.5: Estimating total abundance and mean length of G0 and G1 fish for *Pomatoschistus minutus* and *Callionymus lyra*.

Length and age data were not collected for the goby *Pomatoschistus minutus* during the main surveys (2008-2010). Alternatively, length data were derived from another beam trawl survey conducted during the same months and years in the outer Seine estuary (strata E4, FN & FS, unpublished data). The corresponding proportion of G0 and G1 fish was assumed to be the same as in the entire bay. Fish were further divided into age groups (G0 and G1) using length-frequency distribution with the R package *mixdist* (Macdonald, 2012). Reliable length and age data were fully lacking for the dragonet *Callionymus lyra* in the Seine nursery during 2008-2010. Nonetheless, total biomass and abundance were recorded at each sampling station. Hence, we first calculated each year the total biomass (B) and abundance (N) in the bay (at the species level) as we did for all other cohorts and species. Then, assuming that only two cohorts (G0 and G1) were observed in the study site, we could express the biomass B from the abundance N as follows:

$$\gamma \cdot B = \varphi \cdot N \cdot a \cdot L_{G0}^b + (1 - \varphi) \cdot N \cdot a \cdot L_{G1}^b \text{ (equation S1)}$$

where B is the total biomass (in g), φ is the proportion of G0 fish, N is the total abundance, a and b are the parameters of the length-weight relationship (based on local data), L_{G0} and L_{G1} are the mean length (in cm) of the cohorts G0 and G1, respectively, and γ is a constant (set to 0.75) accounting for a systematic bias when estimating B by $N \cdot a \cdot L^b$. The mean lengths L_{G0} and L_{G1} were estimated using data collected during eight scientific surveys conducted from 2012-2017 in three others French coastal nurseries: the Bay of Vilaine (2012, 2014, 2015 and 2017), the Bay of Bougrneuf (2014 and 2016), and the Loire estuary (2012 and 2016). In each survey, 14 to 40 trawl stations (according to the size of the nursery) were sampled following the same sampling protocol as in the Seine nursery. The low variability among years and nurseries in L_{G0} and L_{G1} allowed us to set them to a fixed value and thus to calculate the proportion φ by resolving the equation S1. These lengths were strongly consistent with the literature (van der Veer et al. 1990; King et al. 1994).

Note that we tested this approach on field data (abundance, biomass and body length of *Callionymus lyra*) obtained from the eight scientific surveys previously mentioned using leave-one-out cross-validation. We showed that the method predicted the proportion φ of G0 fish with a median absolute relative error (MARE) of 29.3% and a median relative error (MRE) of -2.1%, mean length L_{G0} with a MARE of 7.8% and a MRE of -2.6%, and mean length L_{G1} with a MARE of 4.4% and a MRE of -0.1%. Predictions were considered unbiased (MRE < -3% in all cases; Fig. S3.3).

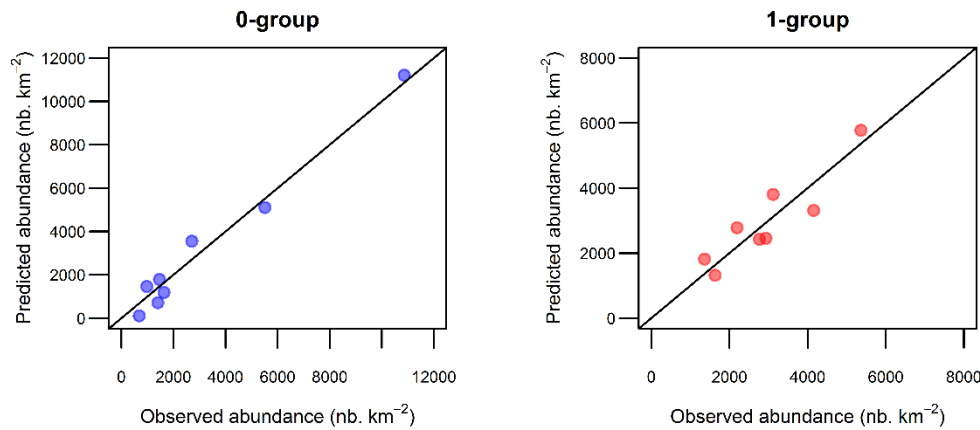


Fig. S3.3. Predicted vs. observed abundance of *Callionymus lyra* (nb.km⁻²) for eight scientific surveys conducted in three French coastal nurseries, obtained from leave-one-out cross-validation. Predicted abundance were calculated as $\varphi \cdot N$ for G0 fish and as $(1 - \varphi) \cdot N$ for G1 fish, where φ is the predicted proportion of G0 fish and N the total abundance in the study site. The solid black line represents the 1:1 line.

3.6.6 Supplement S3.6: Data collection for estimating parameters involved in computing Food Consumption of epibenthic predators.

DC: Gravimetric proportion of macrofauna in diet (in %).

The gravimetric proportion of macrobenthic invertebrates in the diet of each epibenthic predator (DC in %) was collected from various sources. Importantly, note that shrimp-like species (e.g. *Crangon crangon*, mysids) were not included in DC estimates used in the present study as they are not efficiently sampled with a benthic grab. Accordingly, they were not accounted for when calculating Food Production estimates.

* *Solea solea*, *Pleuronectes platessa*, *Limanda limanda*, *Callionymus lyra*: These four species are considered exclusive benthic-feeding predators (King et al. 1994; Dolbeth et al. 2008; Jung et al. 2017). Nonetheless, their DC was set to 95% (instead of 100%) as some of their prey may not be efficiently sampled with a benthic grab.

* *Merlangius merlangus* & *Trisopterus luscus*: Small pelagic fish, brown shrimps and mysids are the dominant prey of these two fish species, and can account for more than 90% by weight of their diet (Hamerlynck and Hostens 1993). This proportion varies among study sites, but macrobenthic species commonly found in grab samples (e.g. polychaetes, bivalves, amphipods) always represent a low proportion of their diet (Van den Broek 1978; Robin and Marchand 1986; França et al. 2004; Demain et al. 2011). Here, DC were assumed to be 15 % by weight for *M. merlangus* and *T. luscus*. This estimate, which is in accordance with a previous local study (Morin et al. 1999), is considered conservative but still realistic.

* *Crangon crangon* and crabs: DC estimates were obtained from Jung et al. 2017 and references therein. *Necora puber* living on subtidal areas has a diet close to *Liocarcinus* spp. but also consumes algae. Therefore, its DC was assumed to be 10% less than those of *Liocarcinus* spp. (30% instead of 40%).

* *Asterias rubens*: The sea star *Asterias rubens* is considered an opportunistic predator that feeds on a wide range of macrobenthic living organisms and carrion (Allen 1983; Ramsay et al. 1997; Gaymer et al. 2004). As quantitative data on its diet are scarce, we used a conservative approach by attributing the lower DC value of predatory invertebrates to *Asterias rubens* (30%).

E: Energy density (in kJ.g^{-1})

Energy densities for fish were collected at the order level (Pleuronectiformes, Gadiformes, Perciformes) from Spitz et al. (2010). Energy density values $\leq 3.9 \text{ kJ.g}^{-1}$ or $\geq 7.9 \text{ kJ.g}^{-1}$ from four species belonging to the Perciformes order (*Scomber scombrus*, *Cepola macrophthalma*, *Pagellus acarne* and *Boops boops*) were deemed irrelevant for our dataset and were thus excluded. Energy densities for predatory invertebrates were collected at the family (Asteroidea, Crangonidae) or superfamily (Portunoidea) level from a global database of conversion factors (Brey et al. 2010). The mean energy density and its standard deviation were calculated by taxa and attributed to the corresponding species (Table S3.2).

K: Gross conversion efficiency (unitless)

Estimates of gross conversion efficiency for fish were taken from Tableau et al. (in review), who collected 189 data from 31 references at the family (Soleidae, Pleuronectidae, Gadidae) or order (Perciformes) level, depending on data availability. These estimates mostly came from aquaculture studies, but we checked that they were in the same range as those from field studies (see for instance Pihl (1985) and all references herein for plaice and goby).

Regarding predatory invertebrates, estimates of gross conversion efficiency for *Asterias rubens* were collected at the class level (Asteroidea) from Christensen (1970), Dayton et al. (1974), Shirley and Stickle (1982), and Forcucci and Lawrence (1986). Estimates were collected at the species level from Kuipers and Dapper (1981) and Pihl and Rosenberg (1984) for *Crangon crangon*, and from Breteler (1975) and Pihl (1985) for *Carcinus maenas*. Estimates for *Liocarcinus* spp. and *Necora puber* were lacking. Thus, we used the same estimates for all crab species belonging to the Portunoidea taxa.

The mean gross conversion efficiency and its standard deviation were calculated for each taxa and attributed to the corresponding species (Table S3.2).

Table S3.2. Energy density (E, in kJ.g^{-1}) and gross conversion efficiency (K, unitless) for all epibenthic predators (mean and standard deviation).

	Taxa	Species	E	sd (E)	K	sd (K)
Fish	Pleuronectiformes	<i>Solea solea</i>	5.74	0.483	0.197	0.0675
		<i>Pleuronectes platessa</i>	5.74	0.483	0.316	0.0792
		<i>Limanda limanda</i>	5.74	0.483	0.316	0.0792
		<i>Callionymus lyra</i>	5.78	0.606	0.321	0.0969
	Perciformes	<i>Pomatoschistus minutus</i>	5.78	0.606	0.321	0.0969
		<i>Trisopterus luscus</i>	4.66	0.587	0.385	0.0720
	Gadiformes	<i>Merlangius merlangus</i>	4.66	0.587	0.385	0.0720
Invertebrates	Asteriidae	<i>Asterias rubens</i>	2.41	0.449	0.330	0.0662
	Crangonidae	<i>Crangon crangon</i>	4.13	0.602	0.201	0.0504
		<i>Liocarcinus spp.</i>	3.22	0.745	0.258	0.0689
	Portunoidea	<i>Carcinus maenas</i>	3.22	0.745	0.258	0.0689
		<i>Necora puber</i>	3.22	0.745	0.258	0.0689

q: Catch efficiency (unitless)

Catch efficiency estimates for fish were collected from Edwards and Steele (1968), Kuipers (1975) and Rogers and Lockwood (1989) for plaice (mean value), from Rogers and Lockwood (1989) for sole, from Reiss et al. (2006) for goby and dragonet, and from Hamerlynck and Hostens (1993) for bib and whiting. Note that the estimate used here for bib and whiting ($q = 50\%$) was only suggested as a conservative estimate by the authors, who used a significantly lower catch efficiency ($q=20\%$) in their own study. Catch efficiency was lacking for dab. Thus, we used the same estimate for plaice and dab as both species belong to the same family (Pleuronectidae) and exhibit a similar morphology.

Catch efficiencies for predatory invertebrates were taken from Reiss et al. (2006). Only the estimates based on biomass collected on a muddy sand area were only selected. Catch efficiencies were available at the species level for the sea star *Asterias rubens*, the brown shrimp *Crangon crangon*, and the crab *Liocarcinus holsatus*. As they were lacking for the other species, we used the same estimate for all crabs (*Liocarcinus spp.*, *Necora puber* and *Carcinus maenas*) which belong to the same family (Portunidae).

G: Daily growth rate (mm.day^{-1})

Daily grow rates were collected at the species level (or estimated using published graphs) from the literature. Estimates were restricted to studies focusing on Northern French coastal nurseries (Eastern Channel, Southern North Sea) whenever possible (i.e. for sole, plaice and dab). Growth rates can vary over time and among nursery

habitats (Ciotti et al. 2014). Thus, we calculated and used a mean daily growth rate when several estimates were available, except for dab for which a single local estimate was used (Eastern Channel nursery) as the other available ones were significantly lower and led to unrealistic growth periods. Daily growth rates were collected from Amara et al. (2001) and Amara (2004) for sole (*Solea solea*) and plaice (*Pleuronectes platessa*), from Amara et al. (2001) for dab (*Limanda limanda*), from van der Veer et al. (1990) for the dragonet *Callionymus lyra*, from Dolbeth et al. (2007) for gobies *Pomatoschistus minutus*, and from Hamerlynck and Hostens (1993) for bib (*Trisopterus luscus*) and whiting (*Merlangius merlangus*). Note that most estimates came from 0-group fish. Very few studies quantified daily growth rates of 1-group fish (Desaunay et al. 1981; van der Veer et al. 1990; Fonds et al. 1992), but they showed that there were in same order of magnitude for 0-group and 1-group fish. Therefore, we used a single daily growth rate by species in the present study.

Z: Daily mortality rate (day^{-1})

Daily mortality rates were collected from the literature for 0-group fish. Like daily growth rates, daily mortality rates change over time and among nursery habitats (Iles and Beverton 1991; Nash and Geffen 2000). Thus, estimates averaged over several years and/or habitats were used whenever possible. They were obtained for sole, plaice, dab, bib and whiting from Tableau et al. (in review) and references therein (Iles and Beverton 1991; Hamerlynck and Hostens 1993; Modin and Pihl 1994; Nash and Geffen 2012). Estimates were taken from Fonds (1973) and Doornbos and Twisk (1987) for the goby *Pomatoschistus minutus*. No data was found for the dragonet *Callionymus lyra*. Thus, we used the estimate of *Pomatoschistus minutus* for the dragonet, as this is the closest species in terms of taxonomy (they both belong to the Perciformes order).

Fish mortality also decreases with body size (Gislason et al. 2010; Jørgensen and Holt 2013). Unfortunately, mortality rates for 1-group fish were lacking in the literature for most species. Thus, using the model developed by Gislason et al. (2010) and based on 168 mortality estimates provided in 70 publications ($M \propto L^{-0.77}$, where M is the annual mortality rate (year^{-1}) and L is the body length in cm), we estimated daily mortality rates of 1-group fish, for each species, as follows:

$$\hat{Z}_{G1} = \left(\frac{L_{G1}}{L_{G0}}\right)^{-0.77} \cdot Z_{G0}$$

where $\hat{Z}_{G1}$ is the daily mortality rate (in d^{-1}) of 1-group fish (G1), L_{G1} and L_{G0} are the mean body length (in cm) of 1-group (G1) and 0-group (G0) fish, respectively, in the middle of the growth period (estimated from survey data), and Z_{G0} is the daily mortality rate of 0-group fish obtained from the literature. Although the model $M \propto L^{-0.77}$ was developed on an yearly basis, the scaling parameter (-0.77) is still valid on a daily basis as $Z = M/365$. The mortality rate $\hat{Z}_{G1}$ was estimated each year during 2008-2010, but given its uncertainty and its low interannual variability, we used for each species a single estimate averaged over 2008-2010. Note

that we only focused here on natural mortality. We thus assumed that fishing mortality was close to zero in the Seine nursery, which is a reasonable assumption for G0 and G1 juvenile fish in that shallow nursery.

3.6.7 Supplement S3.7: Data sources and categorization of variables and parameters involved in computing Exploitation Efficiencies (EE) and performing Monte-Carlo simulations.

Table S3.3. Data sources and categorization of variables and parameters following Tableau et al. (in review). Y means “Yes”, N means “No”, and N* means that data were not available for some predatory species, but were informed using data from others. A species level resolution (Y) combined with negligible uncertainty (Y) led to the use of fixed values. When data and parameters were not defined at the species level (N) or/and combined with high uncertainty (N), there were two possibilities: if the uncertainty was known (Y), values were defined as a probability distribution; a conservative approach was used otherwise.

	Data	Description	Sources of information	Information at species level	Negligible uncertainty	Known uncertainty	Category of uncertainty	Statistical distribution
Food consumption in energy (predator data)	C _s	Fish abundance		Y	N	Y	2- distribution	Gamma
	s	Survey date index	Survey data	Y	Y	-	1- fixed data	-
	B	Invertebrate biomass		Y	N	Y	2- distribution	Gamma
	L _s	Fish length		Y	Y	-	1- fixed data	-
	a	Length-weight para.	Deduced from survey data	Y	Y	-	1- fixed data	-
	b	Length-weight para.		Y	Y	-	1- fixed data	-
	d ₀	Diet shift date index	Deduced from survey & literature data	N*	N	N	3- conservative	-
	D	Growth end index		N	N	N	3- conservative	-
	P: B	Production-to-biomass ratio	Empirical model	Y	N	Y	2- distribution	Lognormal
	q	Catch efficiency		N*	N	N	3- conservative	-
	Z	Mortality rate		N*	N	N	3- conservative	-
	G	Growth rate	Literature data	N*	N	N	3- conservative	-
	DC	Diet composition		Y	N	N	3- conservative	-
	E	Energy density		N	N	Y	2- distribution	Gamma
Food production in energy (prey data)	K	Gross efficiency		N	N	Y	2- distribution	Inv. gamma
	B	Invertebrate biomass	Survey data	Y	N	Y	2- distribution	Gamma
	CR	Conversion ratio		N	N	Y	2- distribution	Inv. Gamma
	R	Regeneration rate	Literature data	N	N	N	3- conservative	-
	E	Energy density		Y	Y	-	1- fixed data	-
	P: B	Production-to-biomass ratio	Empirical model	Y	N	Y	2- distribution	Lognormal

3.6.8 Supplement S3.8: Food production of dominant prey taxa in the Seine nursery.

Table S3.4. Total and relative Food Production (FP) of the 10 dominant prey taxa in the Seine nursery during 2008-2010.

Year	Prey taxon	Total FP (kJ.m ⁻² yr ⁻¹)	Relative FP (%)
2008	<i>Owenia fusiformis</i>	337.3	45
	<i>Ensis directus</i>	58.7	8
	<i>Abra alba</i>	51.8	7
	<i>Phaxas pellucidus</i>	35.5	5
	<i>Magelona johnstoni</i>	26.7	4
	<i>Ampharete baltica</i>	25.4	3
	<i>Lagis koreni</i>	23.6	3
	<i>Chaetozone gibber</i>	18.8	2
	<i>Thyone fusus</i>	18.0	2
	<i>Cerastoderma edule</i>	13.6	2
2009	<i>Owenia fusiformis</i>	59.3	23
	<i>Abra alba</i>	44.1	17
	<i>Cerastoderma edule</i>	14.5	6
	<i>Phaxas pellucidus</i>	11.2	4
	<i>Lanice conchilega</i>	9.3	4
	<i>Magelona johnstoni</i>	8.7	3
	<i>Aphelocheata marioni</i>	8.6	3
	<i>Tubulanus polymorphus</i>	8.5	3
	<i>Ampharete baltica</i>	6.6	3
	<i>Lagis koreni</i>	6.6	3
2010	<i>Owenia fusiformis</i>	405.3	60
	<i>Phaxas pellucidus</i>	42.7	6
	<i>Lagis koreni</i>	28.1	4
	<i>Nephtys hombergii</i>	21.2	3
	<i>Ampharete finmarchica</i>	18.3	3
	<i>Nemertea</i>	15.6	2
	<i>Abra alba</i>	14.2	2
	<i>Lanice conchilega</i>	8.1	1
	<i>Nassarius reticulatus</i>	7.8	1
	<i>Ophiura ophiura</i>	7.4	1

3.6.9 Supplement S3.9: Food Consumption by the dominant epibenthic predators and Exploitation Efficiencies estimated in each stratum of the Seine nursery (E14, E4, FN and FS) during 2008-2010.

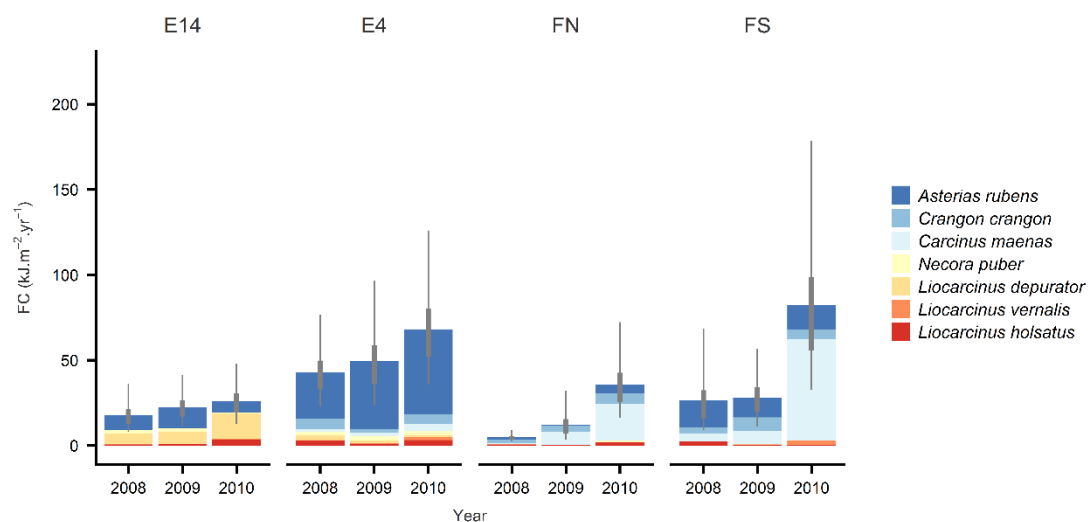


Fig. S3.4. Food Consumption (FC) by epibenthic predatory invertebrates in each stratum of the Seine nursery during 2008-2010.

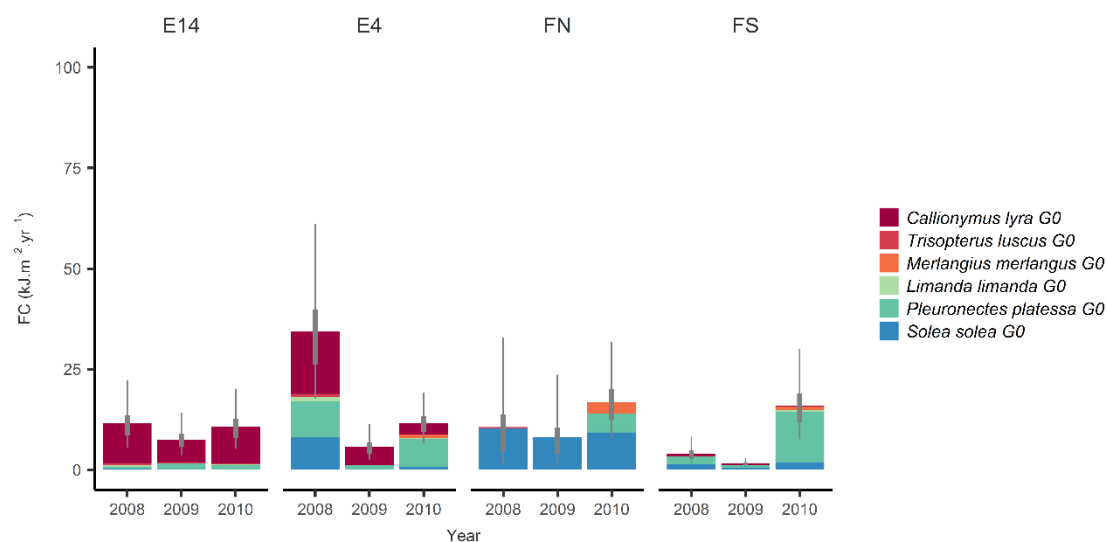


Fig. S3.5. Food Consumption (FC) by G0 fish in each stratum of the Seine nursery during 2008-2010.

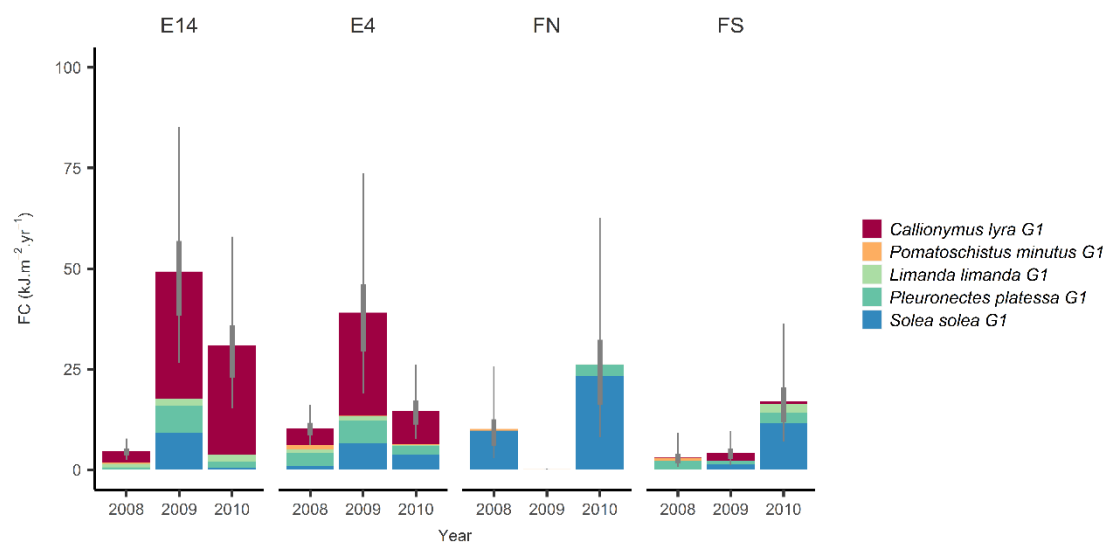


Fig. S3.6. Food Consumption (FC) by G1 fish in each stratum of the Seine nursery during 2008-2010.

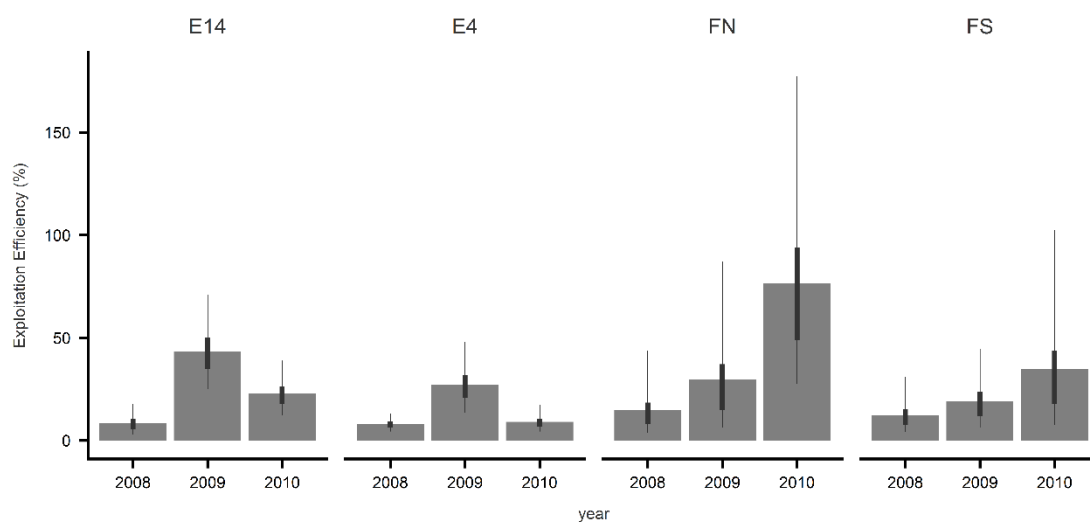


Fig. S3.7. Exploitation Efficiency (EE) in each stratum of the Seine nursery during 2008-2010.

References

- Allen, P. L. 1983. Feeding behaviour of *Asterias rubens* (L.) on soft bottom bivalves: a study in selective predation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **70**: 79–90.
- Amara, R. 2004. 0-group flatfish growth conditions on a nursery ground (Bay of Canche, Eastern English Channel). *Hydrobiologia* **518**: 23–32.
- Amara, R., P. Laffargue, J. M. Dewarumez, C. Maryniak, F. Lagardère, and C. Luzac. 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.
- Beddingfield, S. D., and J. B. McClintock. 1993. Feeding behavior of the sea star *Astropecten articulatus* (Echinodermata: Asteroidea): an evaluation of energy-efficient foraging in a soft-bottom predator. *Mar. Biol.* **115**: 669–676.
- Beukema, J. J. 1974. Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **8**: 94–107.
- Breteler, W. K. 1975. Food consumption, growth and energy metabolism of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*. *Neth. J. Sea Res.* **9**: 255–272.
- Brey, T. 2012. A multi-parameter artificial neural network model to estimate macrobenthic invertebrate productivity and production: Macrobenthic production model. *Limnol. Oceanogr. Methods* **10**: 581–589. doi:10.4319/lom.2012.10.581
- Brey, T., C. Müller-Wiegmann, Z. M. C. Zittier, and W. Hagen. 2010. Body composition in aquatic organisms — A global data bank of relationships between mass, elemental composition and energy content. *J. Sea Res.* **64**: 334–340. doi:10.1016/j.seares.2010.05.002
- Christensen, A. M. 1970. Feeding biology of the sea star *Astropecten irregularis* Pennant. *Ophelia* **8**: 1–134.
- Ciotti, B. J., T. E. Targett, R. D. Nash, and A. J. Geffen. 2014. Growth dynamics of European plaice *Pleuronectes platessa* L. in nursery areas: a review. *J. Sea Res.* **90**: 64–82.
- Coma, R., M. Ribes, J.-M. Gili, and M. Zabala. 2000. Seasonality in coastal benthic ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* **15**: 448–453.
- Dayton, P. K., G. A. Robilliard, R. T. Paine, and L. B. Dayton. 1974. Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. *Ecol. Monogr.* **44**: 105–128.
- Demain, D. K., A. Gallego, A. Jaworski, I. G. Priede, and E. G. Jones. 2011. Diet and feeding niches of juvenile *Gadus morhua*, *Melanogrammus aeglefinus* and *Merlangius merlangus* during the settlement transition in the northern North Sea. *J. Fish Biol.* **79**: 89–111.

- Desaunay, Y., J.-B. Perodou, and P. Beillois. 1981. Etude des nurseries de poissons du littoral de la Loire-Atlantique. *Sci. Pêche* **319**: 1–23.
- Dolbeth, M., F. Martinho, R. Leitão, H. Cabral, and M. A. Pardal. 2007. Strategies of *Pomatoschistus minutus* and *Pomatoschistus microps* to cope with environmental instability. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **74**: 263–273.
- Dolbeth, M., F. Martinho, R. Leitão, H. Cabral, and M. A. Pardal. 2008. Feeding patterns of the dominant benthic and demersal fish community in a temperate estuary. *J. Fish Biol.* **72**: 2500–2517.
- Doornbos, G., and F. Twisk. 1987. Density, growth and annual food consumption of gobiid fish in the saline Lake Grevelingen, The Netherlands. *Neth. J. Sea Res.* **21**: 45–74. doi:10.1016/0077-7579(87)90022-6
- Edwards, R., and J. H. Steele. 1968. The ecology of 0-group plaice and common dabs at Loch Ewe I. Population and food. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **2**: 215–238.
- Fonds, M. 1973. Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*pomatoschistus*, gobiidae, pisces). *Neth. J. Sea Res.* **6**: 417–478.
- Fonds, M., R. Cronie, A. D. Vethaak, and P. Van Der Puyl. 1992. Metabolism, food consumption and growth of plaice (*Pleuronectes platessa*) and flounder (*Platichthys flesus*) in relation to fish size and temperature. *Neth. J. Sea Res.* **29**: 127–143. doi:10.1016/0077-7579(92)90014-6
- Forcucci, D., and J. M. Lawrence. 1986. Effect of low salinity on the activity, feeding, growth and absorption efficiency of *Luidia clathrata* (Echinodermata: Asteroidea). *Mar. Biol.* **92**: 315–321.
- França, S., C. Vinagre, M. J. Costa, and H. N. Cabral. 2004. Use of the coastal areas adjacent to the Douro estuary as a nursery area for pouting, *Trisopterus luscus* Linnaeus, 1758. *J. Appl. Ichthyol.* **20**: 99–104.
- Gaymer, C. F., C. Dutil, and J. H. Himmelman. 2004. Prey selection and predatory impact of four major sea stars on a soft bottom subtidal community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **313**: 353–374. doi:10.1016/j.jembe.2004.08.022
- Gislason, H., N. Daan, J. C. Rice, and J. G. Pope. 2010. Size, growth, temperature and the natural mortality of marine fish. *Fish Fish.* **11**: 149–158.
- Hamerlynck, O., and K. Hostens. 1993. Growth, feeding, production, and consumption in 0-group bib (*Trisopterus luscus* L.) and whiting (*Merlangius merlangus* L.) in a shallow coastal area of the south-west Netherlands. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **50**: 81–91.
- Hummel, C., P. Honkoop, and J. van der Meer. 2011. Small is profitable: no support for the optimal foraging theory in sea stars *Asterias rubens* foraging on the blue edible mussel *Mytilus edulis*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **94**: 89–92.

- Huret, M., M. Sourisseau, P. Petitgas, C. Struski, F. Léger, and P. Lazure. 2013. A multi-decadal hindcast of a physical–biogeochemical model and derived oceanographic indices in the Bay of Biscay. *J. Mar. Syst.* **109–110**: S77–S94. doi:10.1016/j.jmarsys.2012.02.009
- Iles, T. C., and R. J. H. Beverton. 1991. Mortality rates of 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.), dab (*Limanda limanda* L.) and turbot (*Scophthalmus maximus* L.) in European waters: I. Statistical analysis of the data and estimation of parameters. *Neth. J. Sea Res.* **27**: 217–235.
- Johnson, A. F., M. Valls, J. Moranta, S. R. Jenkins, J. G. Hiddink, H. Hinz, and M.-J. Rochet. 2012. Effect of prey abundance and size on the distribution of demersal fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **69**: 191–200. doi:10.1139/f2011-138
- Jørgensen, C., and R. E. Holt. 2013. Natural mortality: its ecology, how it shapes fish life histories, and why it may be increased by fishing. *J. Sea Res.* **75**: 8–18.
- Jung, A. S., R. Dekker, M. Germain, C. J. Philippart, J. I. Witte, and H. W. van der Veer. 2017. Long-term shifts in intertidal predator and prey communities in the Wadden Sea and consequences for food requirements and supply. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **579**: 37–53.
- King, P. A., J. M. Fives, and D. McGrath. 1994. Reproduction, growth and feeding of the dragonet, *Callionymus lyra* (Teleostei: Callionymidae), in Galway Bay, Ireland. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **74**: 513–526.
- Kuipers, B. 1975. On the efficiency of a two-metre beam trawl for juvenile plaice (*Pleuronectes platessa*). *Neth. J. Sea Res.* **9**: 69–85.
- Kuipers, B. R., and R. Dapper. 1981. Production of *Crangon crangon* in the tidal zone of the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **15**: 33–53.
- Lazure, P., and F. Dumas. 2008. An external–internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Adv. Water Resour.* **31**: 233–250.
- Macdonald, P., with contributions from Juan Du (2012). *mixdist: Finite Mixture Distribution Models*. R package version 0.5-4. <https://CRAN.R-project.org/package=mixdist>
- Modin, J., and L. Pihl. 1994. Differences in growth and mortality of juvenile plaice, *Pleuronectes platessa* L., following normal and extremely high settlement. *Neth. J. Sea Res.* **32**: 331–341.
- Morin, J., P. Riou, C. Bessineton, C. Vedieu, M. Lemoine, S. Simon, and O. Le Pape. 1999. Etude des nourriceries de la baie de Seine orientale et de l'estuaire de la Seine. DRVRHRST99-05.
- Nash, R. D., and A. J. Geffen. 2012. Mortality through the early life-history of fish: What can we learn from European plaice (*Pleuronectes platessa* L.)? *J. Mar. Syst.* **93**: 58–68.
- Nash, R. D. M., and A. J. Geffen. 2000. The influence of nursery ground processes in the determination of year-class strength in juvenile plaice *Pleuronectes platessa* L. in Port Erin Bay, Irish Sea. *J. Sea Res.* **44**: 101–110.

- Pihl, L. 1985. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Oldendorf* **22**: 169–179.
- Pihl, L., and R. Rosenberg. 1984. Food selection and consumption of the shrimp *Crangon crangon* in some shallow marine areas in western Sweden. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **15**: 159–168.
- Ramsay, K., M. J. Kaiser, P. G. Moore, and R. N. Hughes. 1997. Consumption of fisheries discards by benthic scavengers: utilization of energy subsidies in different marine habitats. *J. Anim. Ecol.* **884**–896.
- Reiss, H., I. Kroncke, and S. Ehrich. 2006. Estimating the catching efficiency of a 2-m beam trawl for sampling epifauna by removal experiments. *ICES J. Mar. Sci.* **63**: 1453–1464. doi:10.1016/j.icesjms.2006.06.001
- Robertson, A. I. 1979. The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia* **38**: 193–202.
- Robin, J. P., and J. Marchand. 1986. Preliminary observations on the feeding activity of fishes during tidal and diel cycles in the Loire Estuary: The Bib *Trisopterus luscus* L. 1758. *Mar. Ecol.* **7**: 181–189.
- Rogers, S. I., and S. J. Lockwood. 1989. Observations on the capture efficiency of a two-metre beam trawl for juvenile flatfish. *Neth. J. Sea Res.* **23**: 347–352.
- Saulnier, E., A. Brind'Amour, A. Tableau, M. M. Rufino, J.-C. Dauvin, C. Luczak, and H. Le Bris. 2018. Seasonality in coastal macrobenthic biomass and its implications for estimating secondary production using empirical models. *Limnol. Oceanogr.* doi:10.1002/lno.11086
- Scharf, F. S., F. Juanes, and R. A. Rountree. 2000. Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **208**: 229–248.
- Shirley, T. C., and W. B. Stickle. 1982. Responses of *Leptasterias hexactis* (Echinodermata: Asteroidea) to low salinity. *Mar. Biol.* **69**: 155–163.
- Smallegange, I. M., and J. Van Der Meer. 2003. Why do shore crabs not prefer the most profitable mussels? *J. Anim. Ecol.* **72**: 599–607.
- Spitz, J., E. Mourocq, V. Schoen, and V. Ridoux. 2010. Proximate composition and energy content of forage species from the Bay of Biscay: high-or low-quality food? *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **67**: 909–915.
- Tableau, A., A. Brind'Amour, M. Woillez, and H. Le Bris. 2016. Influence of food availability on the spatial distribution of juvenile fish within soft sediment nursery habitats. *J. Sea Res.* **111**: 76–87.
- Tableau, A., H. Le Bris, and A. Brind'Amour. 2015. Available Benthic Energy Coefficient (ABEC): a generic tool to estimate the food profitability in coastal fish nurseries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **522**: 203–218.
- Tableau A., H. Le Bris, E. Saulnier, O. Le Pape, and A. Brind'Amour. In review. Novel approach for testing the food limitation hypothesis in estuarine and coastal fish nurseries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*

- Van den Broek, W. L. F. 1978. Dietary habits of fish populations in the Lower Medway Estuary. *J. Fish Biol.* **13**: 645–654.
- van der Veer, H. W., F. Creutzberg, R. Dapper, G. C. A. Duineveld, M. Fonds, B. R. Kuipers, G. J. Van Noort, and J. I. J. Witte. 1990. On the ecology of the dragonet *Callionymus lyra* L. in the southern North Sea. *Neth. J. Sea Res.* **26**: 139–150.
- Weatherall, P., K. M. Marks, M. Jakobsson, and others. 2015. A new digital bathymetric model of the world's oceans. *Earth Space Sci.* **2**: 331–345.
- Wheeler, B. and M. Torchiano (2016). *lmPerm: Permutation Tests for Linear Models*. R package version 2.1.0. <https://CRAN.R-project.org/package=lmPerm>
- Wong, M. C., C. H. Peterson, and M. F. Pichler. 2011. Evaluating estuarine habitats using secondary production as a proxy for food web support. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **440**: 11–25.

4 Variabilité inter-sites de la production des proies et de sa consommation par les prédateurs épibenthiques

A clearer understanding of [...] the factors that make some sites more valuable as nurseries, will allow more efficient use of limited money, time, and effort in conservation and management.

Beck et al. (2001)

Dans le chapitre précédent, nous nous sommes focalisés sur une nourricerie française - la partie orientale de la baie de Seine - afin d'explorer les variations interannuelles (2008-2010) de la production des proies macrobenthiques et de la réponse de leurs prédateurs, et de détecter d'éventuels signes de limitation trophique. Nos résultats montrent que la production des proies macrobenthiques peut varier très fortement d'une année à l'autre dans cette nourricerie, où elle était par exemple 2 à 3 fois plus faible en 2009 qu'en 2008 et 2010. La consommation totale des juvéniles G0 a suivi des variations synchrones et de même amplitude que celles de leurs proies. Par ailleurs, l'Efficacité d'Exploitation de la communauté des prédateurs épibenthiques a atteint ~30 % en 2009, une valeur relativement forte compte tenu de l'approche conservative mise en œuvre. Ces résultats suggèrent que la production des proies a pu limiter celles des juvéniles de poissons durant la période étudiée, au moins en 2009. Cependant, nous manquons encore de recul pour identifier une valeur seuil d'Efficacité d'Exploitation qui permettrait d'indiquer clairement si la limitation trophique est effective ou non. Par ailleurs, il est possible que la limitation trophique, en plus de présenter des variations interannuelles, soit site-dépendante. La quantité de proies disponibles serait alors un facteur clé déterminant la qualité d'une nourricerie.

Dans le chapitre qui suit, nous nous sommes donc intéressés aux variations inter-sites de la production des proies macrobenthiques et de leur consommation par les prédateurs épibenthiques. Avant d'obtenir la vision la plus large possible, nous avons réuni l'ensemble des jeux de données disponibles combinant des données sur les proies macrobenthiques et leur prédateurs récoltées respectivement avec une benne (Van Veen ou Smith-McIntyre) et un chalut à perche dans les nourriceries côtières françaises entre 2008 et 2016 (6 cas d'étude). Bien que cette troisième étude présente des résultats préliminaires, elle a d'ores et déjà été écrite sous forme d'article afin de fournir une base de travail sur laquelle s'appuyer dans le cas où de futures améliorations méthodologiques permettraient d'envisager une valorisation dans un journal.

Site-specific variability in food supply and consumption among contrasting coastal fish nurseries

Saulnier E.^{1,2}, Le Bris H.², Day L.^{1,2}, Tableau A.³, Brind'Amour A.¹

¹ IFREMER, Unité EMH, Rue de l'île d'Yeu, B.P. 21105, 44311 Nantes Cedex 03, France

² ESE, Ecology And Ecosystem Health, INRA, AGROCAMPUS OUEST, 35042, RENNES, FRANCE

³ University of Rhode Island, Graduate School of Oceanography, 215 South Ferry road, Narragansett RI, USA

Abstract

Coastal areas and estuaries are among the most productive and ecologically significant ecosystems worldwide. In particular, they serve as nurseries for many fish and invertebrate species of commercial and recreational interest. However, the different nurseries are not of equal importance for early life stages as their respective contribution to the renewal of adult populations offshore can be highly contrasting. Identifying the factors and processes driving fish survival, production, and ultimately, recruitment is critical to better conserve and restore the nursery function of coastal and estuarine ecosystems. To date, the role of food supply in determining site-specific variability in nursery value has mostly been neglected. Here, we used a recent bioenergetics-based approach to explore among-site variations in food supply and consumption by juvenile fish and predatory invertebrates among four major French coastal and estuarine nurseries in Western Europe. We collected previous estimates of macrobenthic Food Production (FP) and Food Consumption (FC) recently reported from the eastern Bay of Seine (2008-2010), and we applied the bioenergetics-based approach to two new case studies (the outer Loire estuary in 2016 and the Pertuis d'Antioche in 2015). We also fully updated estimates of FP and FC from a fourth case study (the Bay of Vilaine in 2008). Our results revealed high variations in FP among some case studies. In particular, FP estimates in the Bay of Vilaine and the Bay of Seine in 2008 were very similar but two times higher than FP estimates in the outer Loire estuary and in the Pertuis d'Antioche. Fairly similar variations in FC by G0 fish were found, resulting in relatively stable exploitation rates of macrobenthic prey by G0 fish among case studies. These results are in accordance with the food limitation hypothesis, but further work is strongly required before providing any robust conclusion. Additional analyses must be conducted notably to overcome a lack of standardization in the sampling scheme among study sites.

Keywords: Nursery value - Food supply - Juvenile fish - Predatory invertebrates - Macrofauna - Secondary production

4.1 Introduction

Coastal and estuarine ecosystems are highly productive areas that serve as nurseries for many species of commercial and recreational interest. Despite their ecological importance, they are also among the most threatened ecosystems worldwide (Lotze et al. 2006; Barbier et al. 2011). As coastal and estuarine ecosystems are spatially-restricted, their nursery function is notably affected by local environmental and anthropogenic stressors (Dolbeth et al. 2008b; Courrat et al. 2009; Toft et al. 2018). Hence, their contribution to the replenishment of adult populations offshore can be contrasting (Rochette et al. 2013). Accordingly, Beck et al. (2001) advocate in their seminal paper for a better understanding of the factors that create site-specific variation in nursery value. To date, nursery value has been generally measured by juvenile abundances observed during scientific surveys or by the estimated number of emigrants to adult populations (Dahlgren et al. 2006; Litvin et al. 2018). These metrics were mostly correlated to abiotic variables (e.g. sediment type, depth, salinity, river flow) and anthropogenic stressors (e.g. organic contaminants), although they generally explained a relatively small part of the variability in abundance patterns (Le Pape et al. 2003; Trimoreau et al. 2013). Conversely, biotic variables (e.g. prey availability, predator abundance) have been far less studied (Johnson et al. 2013), despite their importance in determining temporal and spatial variations in fish species (Beaugrand et al. 2003; Planque et al. 2011). Similarly, the processes driving nursery function and productivity have been largely ignored (Nagelkerken et al. 2015), often simply treated as a “black box” (Sheaves et al. 2015). Yet, there is a serious risk of failing to conserve and restore the nursery function of coastal and estuarine ecosystems without a better understanding of such processes (Litvin et al. 2018).

In particular, food supply has been previously identified as an important driver of the functioning of fish nurseries (Gibson 1994). Recent work showed for instance that inter-annual variations in food supply can drive recruitment variation in a marine fish (Okamoto et al. 2012; van Poorten et al. 2018), and that food availability influences the spatial distribution of juvenile fish in a coastal nursery (Tableau et al. 2016). However, few studies investigated whether food supply may explain among-site variations in juvenile fish production. Although it was suggested that competition for food may induce density-dependent growth and survival in juvenile fish (Myers and Cadigan 1993; Post et al. 1999; van der Veer et al. 2010), the extent to which food supply generally supports their energetic requirements is still unclear (Le Pape and Bonhommeau 2015). In temperate nurseries, many fish species are opportunistic benthic-feeders at the juvenile stage (Besyst et al. 1999; Dolbeth et al. 2008a; Schückel et al. 2012), but they are not the only predators feeding upon macrobenthic invertebrates. Instead, the amount of macrobenthic prey consumed by large predatory invertebrates (e.g. shore crabs, shrimps) can be as high or even higher than that consumed by juvenile fish in nearshore nurseries (Pihl and Rosenberg 1984; Jung et al. 2017).

Given their opportunistic feeding behavior (Choy 1986; van der Veer et al. 2011), fish and predatory invertebrates may compete for common food resources, at least partially (Anger et al. 1977; Evans 1984; Pihl 1985). Accordingly, previous studies stressed the need to account for food consumption by all dominant benthic-feeders (either fish or invertebrates) when trying to quantify the overall predation pressure exerted on macrobenthic prey (Collie 1987; Vinagre and Cabral 2008; Saulnier et al. in prep).

Here, we explored among-site variations in macrobenthic food supply and consumption among four coastal and estuarine nurseries along the West coast of France, Western Europe. Using a recent bioenergetics-based approach (Tableau et al. in review; Saulnier et al. in prep) and survey data collected between 2008 and 2016, we estimated the annual macrobenthic Food Production (FP) and the annual Food Consumption (FC) by juvenile fish and predatory invertebrates at each nursery site. We then computed the Exploitation Efficiency (EE), defined as the ratio of FC over FP, and used as an index of food limitation (Chevillat et al. 2018; Tableau et al. in review). Specifically, we sought to (1) quantify the degree of variation in FP and in FC per unit-of-area among study sites, and (2) gain a greater insight into the range of Exploitation Efficiencies computed using our recent modelling approach. Accordingly, we used all available estimates of FP, FC and EE that were previously reported (Tableau et al. in review, Saulnier et al. in prep.), and we computed new estimates based on field data that were more recently collected (2015-2016). We then interpreted and discussed these preliminary results in light of current limitations of our study.

4.2 Materials and Methods

4.2.1 Study sites

We focused on four study sites located along the West coast of France, Western Europe. The northernmost study site is located in the English Channel, and covers the eastern Bay of Seine and the outer Seine estuary (thereinafter simply called “eastern Bay of Seine”). The three others are located in the northern Bay of Biscay: the Bay of Vilaine, the outer Loire estuary, and the Pertuis d’Antioche (Fig. 4.1). These four sites are shallow, soft-bottom, macrotidal and mostly euhaline areas that all serve as nurseries for many marine fish species of commercial and recreational interest (Dorel et al. 1991; Marchand 1993; Le Pape et al. 2003; Rochette et al. 2010; Trimoreau et al. 2013). Nonetheless, they are highly contrasting in terms of both environmental and anthropogenic stress (Table 4.1). Although the four study sites are under the influence of river inputs, the mean annual water flow of the Loire River is for instance ~ 14 times higher than that of the Charente River in the Pertuis d’Antioche. Similarly, the eastern Bay of Seine and the outer Loire estuary are open systems while the Pertuis d’Antioche is relatively sheltered by Oléron Island. Conversely, the Bay of Seine is much more impacted

by anthropogenic activities than the three others, mostly due to the progressive extension of Le Havre harbor, the second largest commercial harbor in France (Dauvin et al. 2006; Romero et al. 2018). It is followed by the outer Loire estuary (Dauvin et al. 2009), while the Bay of Vilaine and the Pertuis d'Antioche have been under lower anthropogenic pressures (Table 4.1). Nevertheless, the Pertuis d'Antioche is the only site invaded by the slipper limpet (*Crepidula fornicata*) (Sauriau et al. 1998), a non-native mollusk which significantly reduces the habitat suitability of coastal areas for juvenile flatfish (Le Pape et al. 2004; Kostecki et al. 2011).

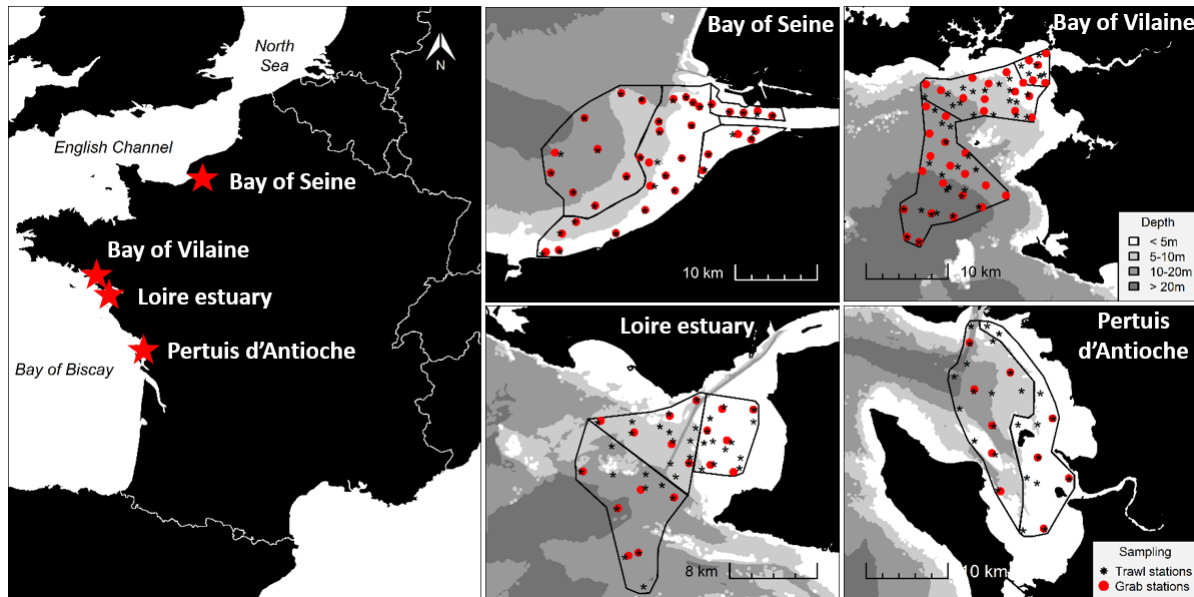


Fig. 4.1. Location of the four study sites along the West coast of France (red stars, main map on the left); and location of stations sampled using grab (red dots) and beam trawl (middle location of the trawl haul, black stars) devices at each nursery site (small maps on the right). Solid black lines delimit the sampling strata. Note that the C-shape of the studied area in the Bay of Vilaine is linked to a non-sampled rocky habitat located in the eastern bay.

Most dominant fish and predatory invertebrate species are common to the four study sites, but their respective biomass and abundance varies among years and sites (Trimoreau et al. 2013). Regarding macrofauna, the eastern Bay of Seine is mostly covered by a muddy fine sand *Abra alba-Lagis koreni* community, with a muddy *Limecola balthica* community in the outer Seine estuary (Thiébaud et al. 1997; Mouny et al. 1998). The studied part of the Bay of Vilaine is characterized by a muddy *Sternaspis scutata* – *Nucula nitidosa* community, and a muddy fine sand *Nephtys hombergii* community close to the mouth of the Vilaine estuary (Le Bris and Glémarec 1995; Brind'Amour et al. 2014). The upper studied part of the Loire estuary is covered by sandy muds dominated by the polychaete *Heteromastus filiformis*. The outer Loire estuary is characterized by a sandy *Spisula solida-Nephtys cirrosa* community, and a coarse sand *Abra alba-Ampelisca spinipes* community a little further offshore (Le Bris et al. 2017). Finally, the Pertuis d'Antioche is mainly covered by a muddy *Sternaspis scutata* community and a sandy mud *Maldane glebiflex* community (Hily 1976).

4.2.2 Data collection

We used all currently available datasets coming from scientific surveys conducted in late summer in French coastal and estuarine nurseries that targeted both epibenthic predators and their macrobenthic prey using beam trawl and grab devices. This includes data from three annual surveys conducted in the eastern Bay of Seine (2008-2010), and data from three other surveys conducted in the Bay of Vilaine (2008), in the outer Loire estuary (2016) and in the Pertuis d'Antioche (2015). A stratified random sampling design based on bathymetry and sediment composition was used in all case studies (site-year). The number of strata varied among study sites according to their environmental characteristics, as well as the sampling effort due to logistic constraints (see Fig. 4.1 and Table 4.1). Nonetheless, both prey and predators were sampled in each stratum at all study sites.

Table 4.1. Characteristics of the sampling scheme, main environmental features and anthropogenic pressures at each study site.

Variable		Bay of Seine	Bay of Vilaine	Loire estuary	Pertuis d'Antioche
Sampling	Year	2008-2010	2008	2016	2015
	Area (km ²)	360	194	157	238
	Number of strata	4	3	3	2
	Effort - Trawl / grab (nb stations . km ²)	0.106 / 0.106	0.227 / 0.191	0.242 / 0.115	0.109 / 0.042
Environmental features	Sediment type	Muddy fine sand - Mud	Muddy fine sand - Mud	Fine sand - coarse sand	Mud - sandy mud
	Depth (m) mean $\pm$ se	8.0 $\pm$ 0.20	15.4 $\pm$ 0.47	11.0 $\pm$ 0.38	7.5 $\pm$ 0.28
	Tidal range (m)	7.5	4.5	6	6.4
	River flow (annual mean in m ³ .s ⁻¹) 2000-2018 / sampling year(s)	504 / 525, 352, 414	72 / 92	850 / 930	63 / 53
Anthropogenic pressures	Coastal development (e.g. harbor, dykes, dredging)	High	Low	Moderate	Low
	Pollution (organic contaminants : [PCB] in ng.g ⁻¹ DM)	321	26.4	55.65	26.2
	<i>Crepidula fornicata</i> sea beds	No	No	No	Yes

Note that displayed concentrations in polychlorinated biphenyl (PCB) are annual medians (1995-2000) recorded in soft tissues of blue mussels and oysters (Gilliers et al. 2006). Regarding river flows, time series were not fully complete during 2000-2018, except for the Loire river (Seine river: 2000-2015; Vilaine river: 2003-2017; Charente river in the Pertuis d'Antioche: 2006-2018; source: <http://hydro.eaufrance.fr>). Bathymetry data were taken from the General Bathymetric Chart of the Oceans (GEBCO 30 arc-second grid), freely available at: <https://www.gebco.net/>. Information about sediment type, tidal range, coastal development and *Crepidula fornicata* sea beds were obtained from previous local studies (Hily 1976; Sauriau et al. 1989, 1998; Le Bris and Glémarec 1995; Thiébaud et al. 1997; Dauvin et al. 2009; Durieux et al. 2010; Romero et al. 2018).

Grab sampling survey

Macrobenthic invertebrates were sampled using a 0.1 m² grab (Van Veen or Smith-McIntyre) at 38 stations in the eastern Bay of Seine (32 stations only in 2010), 37 stations in the Bay of Vilaine, 18 stations in the outer Loire estuary, and 10 stations in the Pertuis d'Antioche. Three replicates at least were collected at each sampling station (up to five in the eastern Bay of Seine). Each grab sample was sieved through a 1 mm mesh sieve, and the material retained was fixed with a 10% buffered formaldehyde solution onboard. In the laboratory, the retained organisms were identified to the lowest possible taxonomic level (generally species), counted and weighed. Wet Mass (WM) was always recorded, while Ash Free Dry Mass (AFDM) was also determined for invertebrates collected in the eastern Bay of Seine. Organisms collected in the three other sites (Vilaine, Loire and Pertuis) were additionally sorted using a column of 5 successive sieves of different mesh sizes (from 16 to 1 mm). Replicates collected at each sampling station were pooled. Abundance was expressed in ind.m⁻² at all sites, while biomass was expressed in g AFDM.m⁻² in the eastern Bay of Seine and in g WM.m⁻² in the three other sites.

Trawl sampling survey

Juvenile fish and predatory invertebrates were sampled using a 2.9-m beam trawl with a 20-mm stretched mesh in the cod-end at 38 stations in the eastern Bay of Seine, 44 stations in the Bay of Vilaine, 38 stations in the outer Loire estuary, and 26 stations in the Pertuis d'Antioche (Fig. 4.1). In the eastern Bay of Seine, one tickler chain was added to the 2.9-m beam trawl, which was besides replaced by a 2-m beam trawl with the same characteristics to sample 4 shallow stations located in the outer estuary. At each study site, the beam trawl was towed at a constant speed of approximately 3 knots and covered a mean surface of 3000-4500 m² (Tableau et al. 2016; Saulnier et al. in prep). All fish and predatory invertebrates retained in the net were identified, counted and weighed by species on board. Additionally, fish were measured to the nearest 1-cm total length, and cohorts were identified either by reading otolith increments or using length-frequency distributions.

4.2.3 Prey and predator selection

Following a conservative approach, all macrobenthic taxa found in grab samples were *a priori* considered potential prey and thus retained in the analyses. Nevertheless, we excluded *Asterias rubens*, *Echinocardium cordatum* and *Crepidula fornicata* which were never observed in gut contents (unpubl. data), as well as shrimp-like species given their extremely low biomass and abundance in grab samples. We also excluded a few rare taxa (whose occurrence was equal to one in a whole survey) because they added little to the analyses but necessitated some effort to collect information required for estimating their production. As the mouth size of fishes limits the maximum size of their prey (Scharf et al. 2000; Johnson et al. 2012), a size threshold was additionally applied. Macrobenthic individuals collected in nurseries of the Bay of Biscay and retained when sieved through

a 16 mm mesh were excluded as they were larger than the mouth size of most studied fishes (Tableau et al. 2015). We assumed that this size threshold was still coherent for predatory invertebrates (Saulnier et al. in prep.), because they preferentially feed on small macrobenthic prey (Beddingfield and McClintock 1993; Smallegange and Van Der Meer 2003; Hummel et al. 2011). As macrobenthic invertebrates collected in the Seine nursery were only sieved through a 1 mm mesh, taxa whose mean body mass at a given station was higher than 0.1 g AFDM (~ higher than 16 mm in size, see Saulnier et al. in prep.) were excluded. Overall, macrobenthic taxa retained as prey represented > 81% by weight (and > 84% by number) of the total grab catches (excluding *Crepidula fornicata*) for all case studies (site-year).

Regarding epibenthic predators, we selected all dominant species inhabiting the studied nurseries that feed at least partially upon macrofauna. Accordingly, we retained in the analyses 10 fish species encountered mostly or exclusively at the G0 (young-of-the-year) and G1 (1-year old) stages: 4 flatfishes (*Solea solea*, *Pleuronectes platessa*, *Limanda limanda*, and *Dicologlossa cuneata*) and 6 roundfishes (*Callionymus lyra*, *Trisopterus luscus*, *Merlangius merlangus*, *Merluccius merluccius*, *Pomatoschistus minutus*, and *Mullus surmuletus*). These species represented > 74% of the total catches of benthic-demersal fish by weight for each case study. We restricted our analyses to the size range corresponding to the growth period when fish actively prey upon benthic macrofauna. Therefore, food consumed by fish < 50 mm was ignored as they primarily prey upon meiofauna (Pihl 1985; Gee 1989; Amara et al. 2001). Similarly, food consumed by hake (*Merluccius merluccius*) > 150 mm was ignored as this species shifts to an exclusive fish diet at that size (Tableau et al. in review).

We also selected 7 predatory invertebrate species (*Asterias rubens*, *Crangon crangon*, *Carcinus maenas*, *Liocarcinus holsatus*, *Liocarcinus vernalis*, and *Liocarcinus depurator*), which represented > 74% of the total catches of predatory invertebrates by weight in all years and study sites. Given the relatively large mesh size used in the cod-end of beam trawls in our study (20 mm), all predatory invertebrates that remained in the net were assumed to be large enough to actively prey upon macrofauna (Saulnier et al. in prep.). Note that when less than ten individuals of a species were observed in the total catches at a given site, the food consumed by that species was considered negligible and thus ignored at that site.

4.2.4 Estimating Food Production

The Food Production (FP) represents the amount of energy annually produced by the macrobenthic prey community in a nursery. Following Tableau et al. (in review), FP was estimated as:

$$FP = \sum_{j \in 1:j^{\text{th}} \text{ prey species}} CR \cdot B_j \cdot P: B_j \cdot (1 + R_j) \cdot E_j$$

where FP is the total Food Production (in $\text{kJ} \cdot \text{yr}^{-1}$) in the studied area, CR a correction ratio (unitless) accounting for seasonal variations in macrobenthic biomass (Saulnier et al. 2018; Saulnier et al. in prep.), B_j , the total biomass observed during the survey in the studied area (in g), $P: B_j$, the production-to-biomass ratio (in yr^{-1}) estimated using an empirical model (Brey 2012), R_j , a regeneration coefficient (unitless) accounting for somatic regeneration which occurs in some prey species after sublethal predator cropping (Tableau et al. 2015), and E_j , the energy density (in $\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1}$) which comes from a global database (Brey et al. 2010) and converts biomass into energy, for the j^{th} prey species. Energy densities expressed in $\text{kJ} \cdot \text{g AFDM}^{-1}$ were used in the eastern Bay of Seine, while energy densities expressed in $\text{kJ} \cdot \text{g WM}^{-1}$ were used in the three other sites. For each species j , the total biomass B_j (in g) in the studied area was estimated as $B_j = \sum_{k \in 1:4} \bar{B}_{j,k} \cdot \alpha_k$, where $\bar{B}_{j,k}$ is the mean biomass (in $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) of the species j recorded during the survey in the strata k , and α_k the area (in m^2) of the strata k .

4.2.5 Estimating Food consumption by epibenthic predators

The Food Consumption (FC) represents to the amount of macrobenthic food (expressed in energy) annually consumed by the epibenthic predator community in a nursery. As epibenthic predators are considered opportunistic feeders (van der Veer et al. 2011), we assume here that juvenile fish and large predatory invertebrates share a common pool of macrobenthic prey. Nonetheless, FC accounts for the proportion of macrofauna in each predator's diet. Following Tableau et al. (in review) and Saulnier et al. (in prep.), FC was derived from the production of each predator as:

$$FC = \sum_{i \in 1:I^{\text{th}} \text{ predator}} P_i \cdot DC_i \cdot E_i \cdot \frac{1}{K_i}$$

where FC is the Food Consumption by the epibenthic predator community in the studied area (in $\text{kJ} \cdot \text{yr}^{-1}$), P_i is the production of the predator i (in $\text{g} \cdot \text{yr}^{-1}$), DC_i is the proportion of macrobenthic invertebrates in its diet, E_i is its energy density (in $\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1}$), and K_i its gross conversion efficiency, defined as the production/consumption ratio of that species (Christensen et al. 2005). Note that DC estimates do not include shrimp-like species, and account for the prey size threshold used in the present study. The methods used for calculating production of epibenthic predators are fully described in Tableau et al. (in review) and in Saulnier et al. (in prep). Briefly, the production P_i of each fish species i was calculated using a cohort-based method (daily increment summation

over the main growth period). As sampling only occurred once a year in the studied nurseries, daily abundances and mean individual weights were derived from survey data using daily growth rates and daily mortality rates (see Tableau et al. in review and Saulnier et al. in prep for details). Due to the lack of cohort data for predatory invertebrates, the production P_i of each species i was calculated by multiplying its biomass B (in g) observed in the studied area by its production-to-biomass ratio ($P:B$ in y^{-1}) estimated using an empirical model (Brey 2012). Fish abundance and invertebrate biomass were corrected for gear efficiency using estimates from the literature (Edwards and Steele 1968; Kuipers 1975; Rogers and Lockwood 1989; Hamerlynck and Hostens 1993; Reiss et al. 2006). Although no tickler chain was added to beam trawls used in the three nurseries of the Bay of Biscay (Bay of Vilaine, outer Loire estuary and Pertuis d'Antioche), the same gear efficiencies were used in all study sites given the lack of reliable conversion estimates (with vs without one tickler chain) for most species involved in our study. The parameters DC_i , E_i and K_i were also obtained from the literature (see Saulnier et al. in prep. for details).

4.2.6 Computing the Exploitation efficiency

The Exploitation Efficiency (EE in %) represents the share of the macrobenthic prey production which is annually consumed by the epibenthic predator community in a nursery. It can be used as an index of food limitation (Evans 1984; Collie 1987; Vinagre and Cabral 2008; Chevillot et al. 2018; Tableau et al. in review.). Here, we computed the Exploitation Efficiency as $EE = (FC/FP) \cdot 100$ where FC is the Food Consumption of the epibenthic predator community (in $kJ.yr^{-1}$) and FP is the total Food Production (in $kJ.yr^{-1}$) in the studied nursery. Exploitation Efficiencies were computed for each case study (site-year) at three predatory levels: G0 fish, all fish, and all epibenthic predators (fish and invertebrates). Finally, uncertainty in EE estimates (confidence intervals) was calculated by performing Monte-Carlo simulations (see Tableau et al. in review for details).

Note that estimates of FP, FC and EE from the eastern Bay of Seine had been previously reported (Saulnier et al. in prep), and were used here as is. Estimates from the Bay of Vilaine had also been reported (Tableau et al. in review), but they were fully updated in the present study. In particular, we accounted for FC by predatory invertebrates which was not included in the previous study. All analyses were conducted using R statistical software (version 3.3.3: R Core Team, 2017).

4.3 Results

4.3.1 Variations in Food Production and in Food Consumption

Macrobenthic Food Production (FP) ranged from 262 $\text{kJ.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ to 753 $\text{kJ.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ across years and study sites. Fairly high variations in FP were found among nurseries of the Bay of Biscay. For instance, FP in the Pertuis d'Antioche and in the outer Loire estuary (385 and 404 $\text{kJ.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$, respectively) were ~ 2 times lower than FP in the Bay of Vilaine (740 $\text{kJ.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$). Nevertheless, the highest variations in FP were found among years within the same nursery (the eastern Bay of Seine, Fig. 4.2 a). Annelids clearly dominated the FP in the Seine and the Vilaine nurseries ($> 57\%$ of the total FP, notably due to the polychaetes *Owenia fusiformis* and *Sternaspis scutata*), and to a lesser extent, in the Pertuis d'Antioche. By contrast, mollusks represented much of the FP in the outer Loire estuary ($\sim 44\%$ of the total FP), dominated by the bivalves *Spisula spp.* and *Abra alba*, then followed by the crustaceans (notably the amphipod *Ampelisca spinipes*). Conversely, the production of echinoderms (e.g. ophiurids) was low in all case studies (Fig. 4.2 a).

Contrary to macrobenthic FP, Food Consumption (FC) by G0 fish was quite stable among most case studies (6-7 $\text{kJ.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$, Fig. 4.2 b), except in the Seine nursery where it reached 21 $\text{kJ.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ and 12 $\text{kJ.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ in 2008 and 2010, respectively. Nevertheless, the three highest FC by G0 fish were recorded in the three case studies exhibiting the highest macrobenthic FP (the Vilaine nursery, and the Seine nursery in 2008 and 2010). The strong dominance of the dragonet *Callionymus lyra* in the Seine nursery, which represented 45 - 72% of the total FC by G0 fish there during 2008-2010, was not observed elsewhere even if that species was still important in the Pertuis d'Antioche (27%). Conversely, FC by G0 Bib (*Trisopterus luscus*) was fairly high in all three nurseries of the Bay of Biscay, particularly in the Bay of Vilaine where it represented 51% of the total FC by G0 fish in 2008. Food consumed by sole (*Solea solea*) was also important, ranging from 16% to 49% of total FC by G0 fish in that 3 nurseries, followed by whiting (*Merlangius merlangus*) and surmullet (*Mullus surmuletus*). FC by G0 hake (*Merluccius merluccius*) was negligible in all case studies while FC by G0 plaice (*Pleuronectes platessa*) was only important in the Seine nursery, as well as FC by G0 dab (*Limanda limanda*), but to a much lesser extent (Fig. 4.2 b). Food Consumption by G1 fish ranged from 2 $\text{kJ.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ to 39 $\text{kJ.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ across years and sites (Fig. 4.3 c). Again, *Callionymus lyra* and *Pleuronectes platessa* represented much of the FC by G1 fish in the eastern Bay of Seine (68 - 79%, collectively). Conversely, sole was largely dominant in the three other nurseries (67 - 83% of the total FC by G1 fish). Dab was solely encountered in the Seine nursery, and so was the wedge sole (*Dicologlossa cuneata*) in the Bay of Vilaine. FC by the sand goby (*Pomatoschistus minutus*) was low in all cases studies but in the Seine nursery in 2008 (10% of the total FC by G1 fish).

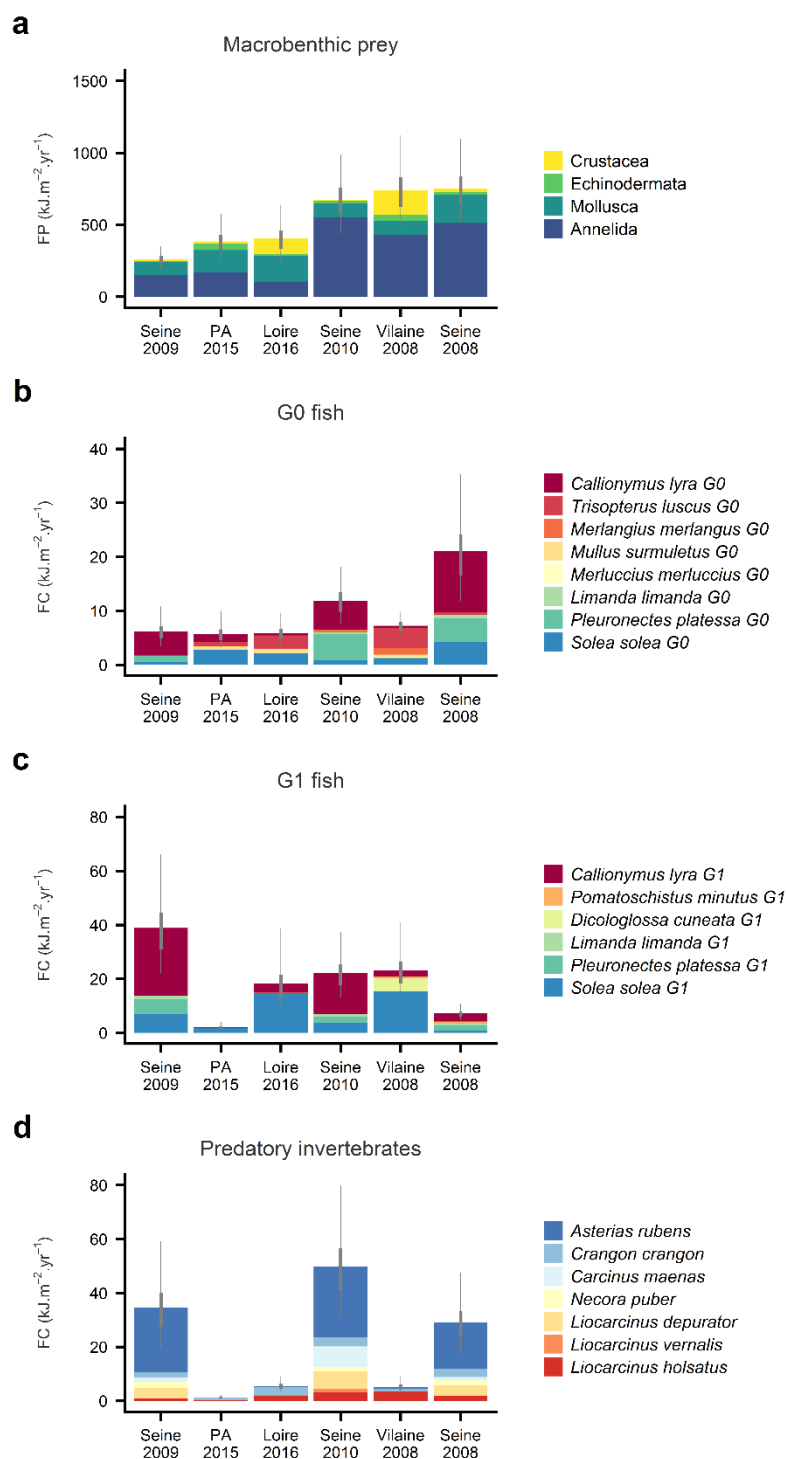


Fig. 4.2. Macrobenthic Food Production (FP in $\text{kJ.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$) by taxon (a), and Food Consumption (FC in $\text{kJ.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$) by G0 fish (b), G1 fish (c), and predatory invertebrates (d) for each case study (site-year). “PA” means Pertuis d’Antioche. Note that FP estimates were displayed in ascending order; FC estimates were sorting in the same order as FP estimates. Thick grey lines represent the 50% confidence interval, and thin grey lines the 95% confidence interval of total FP (or total FC) estimated by Monte-Carlo simulations. Note the different scale on the y-axis among plots.

Finally, a very strong pattern in FC by predatory invertebrates was found among study sites, being quite high in all years in the Bay of Seine (29 - 50 kJ.m⁻².y⁻¹) and very low in the other three nurseries of the Bay of Biscay (1 - 5 kJ.m⁻².y⁻¹, Fig. 4.2 d). The sea star *Asterias rubens* represented much of the FC by predatory invertebrates in the Seine nursery (53 - 69%) while the brown shrimp *Crangon crangon* and the swimming crab *Liocarcinus holssatus* dominated in the other three nurseries.

4.3.2 Exploitation efficiencies

Exploitation efficiencies (EE) increased with the predatory level, ranging from 1% to 3% for G0 fish, from 2% to 18% for all fish, and from 2% to 31% for all predators (Fig. 4.3). In addition, EE estimates of G0 fish were fairly stable among case studies with a coefficient of variation (CV) of 0.36, while EE of all fish (CV=0.85) and EE of all predators (CV=0.93) exhibited higher variations.

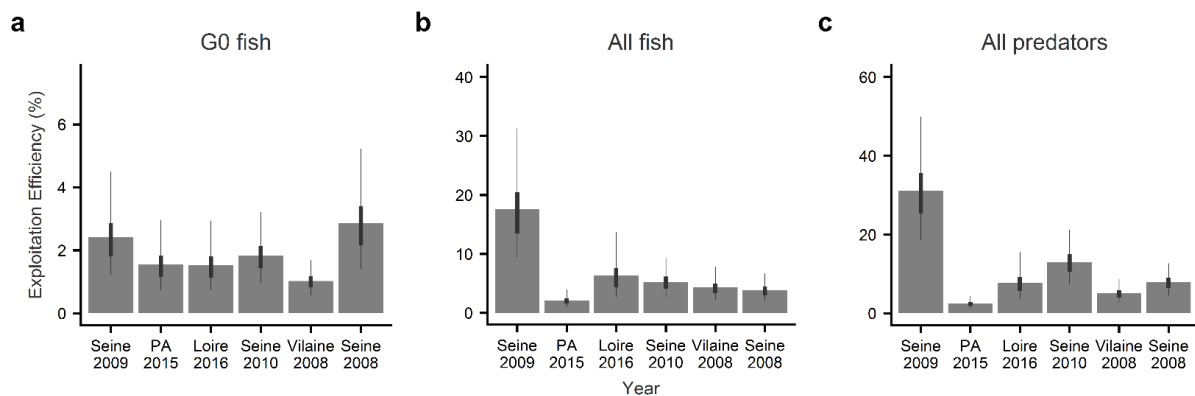


Fig. 4.3. Exploitation Efficiency (EE in %) of G0 fish (a), all fish (b), and all predators (c) on their macrobenthic prey for each case study (site-year). “PA” means Pertuis d’Antioche. Thick grey lines represent the 50% confidence interval, and thin grey lines the 95% confidence interval of EE estimated by Monte-Carlo simulations. Note the different scale on the y-axis between plot (a) and plots (b) and (c).

4.4 Discussion

In addition to the among-year variations in food supply that had already been reported in the Seine nursery (Saulnier et al. in prep), we showed here that fairly high variations in FP also occurred among nursery sites along the West coast of France. Present estimates of FC and EE must be interpreted with caution given the preliminary stage of our analyses.

Identifying the mechanisms leading to density-dependent growth and survival in juvenile marine fish is a crucial but still poorly understood question (van Poorten et al. 2018). Previous work showed that the average recruitment to adult sole and plaice populations increased with the overall surface area of nursery grounds in

the Northeast Atlantic (Rijnsdorp et al. 1992; van der Veer et al. 2000), suggesting competition for limited resources (e.g. food, space), at least for some flatfishes. Here, the combination of new and previously published datasets revealed high variations in FP among years and nursery sites, by a factor of ~ 2 -3. Moreover, variations between FP and FC by G0 fish recorded in the three nurseries of the Bay of Biscay were coherent with the variations previously reported in the eastern Bay of Seine (Saulnier et al. in prep.), as revealed by the quite stable EE estimates that we found for G0 fish (Fig. 4.3). These results suggest that (1) food supply might limit juvenile fish production, at least when FP is low and/or fish settlement is high (Nash et al. 2007), and (2) variations in food supply might contribute to site-specific variability in nursery value (Beck et al. 2001).

However, we acknowledge that the analyses carried out in the three nurseries of the Bay of Biscay added relatively little to our understanding of food limitation, because the level of FP and FC was very similar between two of them (outer Loire estuary and Pertuis d'Antioche), and because adding three case studies was obviously not enough to actually understand how FP and FC may co-vary. This is particularly true given that both long-term (e.g. anthropogenic pressures) as well as short-term (e.g. hydrographic conditions) stressors may have driven the observed pattern in FC by juvenile fish (Le Pape et al. 2007; Toft et al. 2018). For instance, the high concentration in organic contaminants in the Seine nursery (Table 4.1) likely explains why juvenile fish densities are on average lower in this area than in other French coastal and estuarine nurseries (Gilliers et al. 2006; Courrat et al. 2009), while variations in river flow and/or food supply may explain year-to-year variations in FC (Salen-Picard et al. 2002; Saulnier et al. in prep.). Moreover, patterns observed in nursery grounds can be related to processes occurring in nursery grounds at the juvenile stage but also at earlier life stages (eggs, larvae; Geffen et al. 2011; Nagelkerken et al. 2015).

In any case, some methodological limitations preclude any further interpretations of our present results.

In particular, estimates of FP, FC and EE reported in this study suffer from a lack of standardization in the sampling scheme among study sites. First, the sampling effort of trawl surveys conducted in the Bay of Vilaine and in the outer Loire estuary were quite similar but two times higher than that of trawl surveys conducted in the eastern Bay of Seine and in the Pertuis d'Antioche (Table 4.1). The sampling effort was even more variable among grab surveys, being approximately two times higher in the Bay of Vilaine than in the outer Loire estuary and in the eastern Bay of Seine, and 4-5 times higher than in the Pertuis d'Antioche. Thus, further work should investigate whether our present results are sensitive to these variable sampling efforts conducted in the field, using for instance resampling methods.

Second, catch data were corrected using the same species-specific gear efficiency whether a tickler chain was added to the beam trawl (as in the Seine nursery) or not. Previous work showed that the presence of one tickler chain significantly changed the catch efficiency of beam trawls for juvenile fish and predatory invertebrates only on sandy bottoms (Creutzberg et al. 1987), while the Seine nursery is mostly covered by mud and muddy fine

sands (Thiébaud et al. 1997). However, the sand/mud dichotomy used by Creutzberg et al. (1987) is rarely observed in the field, where various types of sediments are generally found (e.g. mud, sandy mud, muddy fine sands, etc). Moreover, the huge difference in FC by predatory invertebrates that we found between the eastern Bay of Seine and the three other nurseries (Fig. 4.2 d) likely reflects a sampling bias related to the presence of the tickler chain, even though FC by predatory invertebrates might be actually higher in the Seine nursery. Similarly, Kaiser et al. (1994) showed that replacing three tickler chains by a chain mat increased the catch rate of *Asterias rubens* by a factor of 10 on sandy bottoms. Although they used a different protocol, these latter findings strengthen the assumption that the strong pattern in FC by predatory invertebrates we found between the Bay of Seine and the other nurseries is surely related to a sampling bias which has to be corrected.

Lastly, we used the same species-specific proportion of macrofauna in predator's diet (DC) in all case studies (see Saulnier et al. in prep. for details), while site-specific variability in DC likely exists (Nunn et al. 2012). Using fixed DC values had probably a rather low effect on FC estimates for most dominant fish species included in our analyses as they are exclusive benthic-feeders (notably flatfishes), but may have been much higher for some other fishes like *Trisopterus luscus* and *Merlangius merlangius* which feed upon a larger range of both benthic and pelagic prey (Hamerlynck and Hostens 1993; Demain et al. 2011). Following a conservative approach, we used here a DC value of 15% (excluding shrimp-like species) for *T. luscus* and *M. merlangius* based on gut contents analysis from the Seine nursery (Morin et al. 1999). If DC would have been higher in the Bay of Vilaine for that species, saying 30%, this would have led to underestimate the total FC by G0 fish by a factor of ~ 2 as *T. luscus* largely dominated the G0 fish community in the Vilaine nursery (Fig. 4.2 b). Accordingly, further improvements should also include an update of DC estimates based on local gut content data whenever possible.

Conclusion

Our study confirmed that substantial variations in FP occur among years and nursery sites along the West coast of France, suggesting that food supply might influence juvenile fish production in coastal and estuarine nurseries. Fairly coherent variations between FP and FC by G0 fish also support this hypothesis, but further work must be done before providing any robust conclusions. In particular, improvements of this study may lead to gain greater insight into the range of Exploitation Efficiencies and the ecological findings that could be based on, even though this work would still be limited by our few case studies. The contribution of this bioenergetics-based approach to the understanding of food limitation in fish nurseries can surely increase as more predator-prey datasets become available.

Acknowledgments

This study was partly founded by the French Biodiversity Agency through the CAPANOUR project. ES acknowledges doctoral fellowship support from the French Ministry of Higher Education, Research and Innovation. We also thank the GIP Seine-Aval for funding the COLMATAGE project (project leader: Jean-Claude Dauvin) from which came most data collected in the Seine nursery, as well as Le Havre harbor for providing some additional grab data collected in 2010. We are grateful to the crew of each scientific survey and to all people involved in collecting data both at sea and in the lab. In particular, we greatly thank Lucas Pinsiv and Sandrine Alizier for identifying macrobenthic taxa.

4.5 References

- Amara, R., P. Laffargue, J. M. Dewarumez, C. Maryniak, F. Lagardère, and C. Luzac. 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.
- Anger, K., U. Rogal, G. Schriever, and C. Valentin. 1977. In-situ investigations on the echinoderm *Asterias rubens* as a predator of soft-bottom communities in the western Baltic Sea. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* **29**: 439.
- Barbier, E. B., S. D. Hacker, C. Kennedy, E. W. Koch, A. C. Stier, and B. R. Silliman. 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecol. Monogr.* **81**: 169–193.
- Beaugrand, G., K. M. Brander, J. A. Lindley, S. Souissi, and P. C. Reid. 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* **426**: 661.
- Beck, M. W., K. L. Heck Jr, K. W. Able, and others. 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.
- Beddingfield, S. D., and J. B. McClintock. 1993. Feeding behavior of the sea star *Astropecten articulatus* (Echinodermata: Asteroidea): an evaluation of energy-efficient foraging in a soft-bottom predator. *Mar. Biol.* **115**: 669–676.
- Besyst, B., A. Cattrijsse, and J. Mees. 1999. Feeding ecology of juvenile flatfishes of the surf zone of a sandy beach. *J. Fish Biol.* **55**: 1171–1186.
- Brey, T. 2012. A multi-parameter artificial neural network model to estimate macrobenthic invertebrate productivity and production. *Limnol. Oceanogr.-Methods* **10**: 581–589. doi:10.4319/lom.2012.10.581

- Brey, T., C. Müller-Wiegmann, Z. M. C. Zittier, and W. Hagen. 2010. Body composition in aquatic organisms — A global data bank of relationships between mass, elemental composition and energy content. *J. Sea Res.* **64**: 334–340. doi:10.1016/j.seares.2010.05.002
- Brind'Amour, A., P. Laffargue, J. Morin, S. Vaz, A. Foveau, and H. Le Bris. 2014. Morphospecies and taxonomic sufficiency of benthic megafauna in scientific bottom trawl surveys. *Cont. Shelf Res.* **72**: 1–9.
- Chevillat, X., S. Tecchio, A. Chaalali, and others. 2018. Global Changes Jeopardize the Trophic Carrying Capacity and Functioning of Estuarine Ecosystems. *Ecosystems* 1–23.
- Choy, S. C. 1986. Natural diet and feeding habits of the crabs *Liocarcinus puber* and *L. holmsati* (Decapoda, Brachyura, Portunidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **31**: 87–99.
- Christensen, V., C. J. Walters, and D. Pauly. 2005. Ecopath with Ecosim: a user's guide. *Fish. Cent. Univ. Br. Columbia Vanc.* **154**.
- Collie, J. S. 1987. Food consumption by yellowtail flounder in relation to production of its benthic prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **36**: 205–213.
- Courrat, A., J. Lobry, D. Nicolas, P. Laffargue, R. Amara, M. Lepage, M. Girardin, and O. Le Pape. 2009. Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **81**: 179–190.
- Creutzberg, F., G. C. A. Duineveld, and G. J. Van Noort. 1987. The effect of different numbers of tickler chains on beam-trawl catches. *ICES J. Mar. Sci.* **43**: 159–168.
- Dahlgren, C., G. Kellison, A. Adams, and others. 2006. Marine nurseries and effective juvenile habitats: concepts and applications. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* **312**: 291–295.
- Dauvin, J. C., N. Desroy, A. L. Janson, C. Vallet, and S. Duhamel. 2006. Recent changes in estuarine benthic and suprabenthic communities resulting from the development of harbour infrastructure. *Mar. Pollut. Bull.* **53**: 80–90.
- Dauvin, J.-C., G. Bachelet, A.-L. Barillé, H. Blanchet, X. De Montaudouin, N. Lavesque, and T. Ruellet. 2009. Benthic indicators and index approaches in the three main estuaries along the French Atlantic coast (Seine, Loire and Gironde). *Mar. Ecol.* **30**: 228–240.
- Demain, D. K., A. Gallego, A. Jaworski, I. G. Priede, and E. G. Jones. 2011. Diet and feeding niches of juvenile *Gadus morhua*, *Melanogrammus aeglefinus* and *Merlangius merlangus* during the settlement transition in the northern North Sea. *J. Fish Biol.* **79**: 89–111.
- Dolbeth, M., F. Martinho, R. Leitão, H. Cabral, and M. A. Pardal. 2008a. Feeding patterns of the dominant benthic and demersal fish community in a temperate estuary. *J. Fish Biol.* **72**: 2500–2517.

- Dolbeth, M., F. Martinho, I. Viegas, H. Cabral, and M. A. Pardal. 2008b. Estuarine production of resident and nursery fish species: Conditioning by drought events? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **78**: 51–60. doi:10.1016/j.ecss.2007.11.021
- Dorel, D., C. Koutsikopoulos, Y. Desaunay, and J. Marchand. 1991. Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* (L.)) in the nursery ground of the Bay of Vilaine (Northern Bay of Biscay). *Neth. J. Sea Res.* **27**: 297–306.
- Durieux, E. D., M.-L. Bégout, P. Pinet, and P. Sasal. 2010. Digenean metacercariae parasites as natural tags of habitat use by 0-group common sole *Solea solea* in nearshore coastal areas: A case study in the embayed system of the Pertuis Charentais (Bay of Biscay, France). *J. Sea Res.* **64**: 107–117.
- Edwards, R., and J. H. Steele. 1968. The ecology of 0-group plaice and common dabs at Loch Ewe I. Population and food. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **2**: 215–238.
- Evans, S. 1984. Energy budgets and predation impact of dominant epibenthic carnivores on a shallow soft bottom community at the Swedish west coast. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **18**: 651–672.
- Gee, J. M. 1989. An ecological and economic review of meiofauna as food for fish. *Zool. J. Linn. Soc.* **96**: 243–261.
- Geffen, A. J., R. D. Nash, K. Dau, and A. J. Harwood. 2011. Sub-cohort dynamics of 0-group plaice, *Pleuronectes platessa* L., in the Northern Irish Sea: Settlement, growth and mortality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **400**: 108–119.
- Gibson, R. N. 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Neth. J. Sea Res.* **32**: 191–206.
- Gilliers, C., O. Le Pape, Y. Désaunay, J. Morin, D. Guérault, and R. Amara. 2006. Are growth and density quantitative indicators of essential fish habitat quality? An application to the common sole *Solea solea* nursery grounds. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **69**: 96–106. doi:10.1016/j.ecss.2006.02.006
- Hamerlynck, O., and K. Hostens. 1993. Growth, feeding, production, and consumption in 0-group bib (*Trisopterus luscus* L.) and whiting (*Merlangius merlangus* L.) in a shallow coastal area of the south-west Netherlands. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **50**: 81–91.
- Hily, C. 1976. Ecologie benthique des pertuis charentais. PhD Thesis. Université de Bretagne Occidentale.
- Hummel, C., P. Honkoop, and J. van der Meer. 2011. Small is profitable: no support for the optimal foraging theory in sea stars *Asterias rubens* foraging on the blue edible mussel *Mytilus edulis*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **94**: 89–92.
- Johnson, A. F., S. R. Jenkins, J. G. Hiddink, and H. Hinz. 2013. Linking temperate demersal fish species to habitat: scales, patterns and future directions: Demersal fish habitat determination. *Fish Fish.* **14**: 256–280. doi:10.1111/j.1467-2979.2012.00466.x

- Johnson, A. F., M. Valls, J. Moranta, S. R. Jenkins, J. G. Hiddink, H. Hinz, and M.-J. Rochet. 2012. Effect of prey abundance and size on the distribution of demersal fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **69**: 191–200. doi:10.1139/f2011-138
- Jung, A. S., R. Dekker, M. Germain, C. J. Philippart, J. I. Witte, and H. W. van der Veer. 2017. Long-term shifts in intertidal predator and prey communities in the Wadden Sea and consequences for food requirements and supply. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **579**: 37–53.
- Kaiser, M. J., S. I. Rogers, and D. T. McCandless. 1994. Improving quantitative surveys of epibenthic communities using a modified 2 m beam trawl. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **106**: 131–138.
- Kostecki, C., S. Rochette, R. Girardin, M. Blanchard, N. Desroy, and O. Le Pape. 2011. Reduction of flatfish habitat as a consequence of the proliferation of an invasive mollusc. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **92**: 154–160. doi:10.1016/j.ecss.2010.12.026
- Kuipers, B. 1975. On the efficiency of a two-metre beam trawl for juvenile plaice (*Pleuronectes platessa*). *Neth. J. Sea Res.* **9**: 69–85.
- Le Bris, H., and M. Glémarec. 1995. Les peuplements macrozoobenthiques d'un écosystème côtier sous-saturé en oxygène: la baie de Vilaine (sud-Bretagne). *Oceanol. Acta* **18**: 573–581.
- Le Bris H., Pinsivy L., Saulnier E., Chaalali A., Le Berre T., Brind'Amour A. 2017. Démarche estimation de la capacité d'accueil d'une nurricerie côtière. Profitabilité et qualité écologique de nurriceries côtières de Manche Atlantique. Convention : Agrocampus-ouest / Agence des Aires Marines Protégées. Livrable 3 (26p)
- Le Pape, O., and S. Bonhommeau. 2015. The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. *Fish Fish.* **16**: 373–398. doi:10.1111/faf.12063
- Le Pape, O., F. Chauvet, S. Mahévas, P. Lazure, D. Guérault, and Y. Désaunay. 2003. Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France) and the contribution of different habitats to the adult population. *J. Sea Res.* **50**: 139–149. doi:10.1016/S1385-1101(03)00059-5
- Le Pape, O., C. Gilliers, P. Riou, J. Morin, R. Amara, and Y. Désaunay. 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. doi:10.1007/s10750-007-0665-y
- Le Pape, O., D. Guérault, and Y. Désaunay. 2004. Effect of an invasive mollusc, American slipper limpet *Crepidula fornicata*, on habitat suitability for juvenile common sole *Solea solea* in the Bay of Biscay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **277**: 107–115.
- Litvin, S. Y., M. P. Weinstein, M. Sheaves, and I. Nagelkerken. 2018. What Makes Nearshore Habitats Nurseries for Nekton? An Emerging View of the Nursery Role Hypothesis. *Estuaries Coasts* 1–12.

- Lotze, H. K., H. S. Lenihan, B. J. Bourque, and others. 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* **312**: 1806–1809.
- Marchand, J. 1993. The influence of seasonal salinity and turbidity maximum variations on the nursery function of the Loire estuary (France). *Netherland J. Aquat. Ecol.* **27**: 427–436.
- Morin, J., P. Riou, C. Bessineton, C. Vedieu, M. Lemoine, S. Simon, and O. Le Pape. 1999. Etude des nourriceries de la baie de Seine orientale et de l'estuaire de la Seine. DRVRHRST99-05.
- Mouny, P., J. C. Dauvin, C. Bessineton, B. Elkaim, and S. Simon. 1998. Biological components from the Seine estuary: first results. *Hydrobiologia* **373**: 333–347.
- Myers, R. A., and N. G. Cadigan. 1993. Density-dependent juvenile mortality in marine demersal fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**: 1576–1590.
- Nagelkerken, I., M. Sheaves, R. Baker, and R. M. Connolly. 2015. The seascape nursery: a novel spatial approach to identify and manage nurseries for coastal marine fauna. *Fish Fish.* **16**: 362–371.
- Nash, R., A. Geffen, M. Burrows, and R. Gibson. 2007. Dynamics of shallow-water juvenile flatfish nursery grounds: application of the self-thinning rule. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **344**: 231–244. doi:10.3354/meps06933
- Nunn, A. D., L. H. Tewson, and I. G. Cowx. 2012. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.* **22**: 377–408.
- Okamoto, D. K., R. J. Schmitt, S. J. Holbrook, and D. C. Reed. 2012. Fluctuations in food supply drive recruitment variation in a marine fish. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* rspb20121862.
- Pihl, L. 1985. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Oldendorf* **22**: 169–179.
- Pihl, L., and R. Rosenberg. 1984. Food selection and consumption of the shrimp *Crangon crangon* in some shallow marine areas in western Sweden. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Oldendorf* **15**: 159–168.
- Planque, B., C. Loots, P. Petitgas, U. L. F. Lindstrøm, and S. Vaz. 2011. Understanding what controls the spatial distribution of fish populations using a multi-model approach. *Fish. Oceanogr.* **20**: 1–17.
- van Poorten, B., J. Korman, and C. Walters. 2018. Revisiting Beverton–Holt recruitment in the presence of variation in food availability. *Rev. Fish Biol. Fish.* **28**: 607–624.
- Post, J. R., E. A. Parkinson, and N. T. Johnston. 1999. Density-dependent processes in structured fish populations: interaction strengths in whole-lake experiments. *Ecol. Monogr.* **69**: 155–175.
- Reiss, H., I. Kroncke, and S. Ehrich. 2006. Estimating the catching efficiency of a 2-m beam trawl for sampling epifauna by removal experiments. *ICES J. Mar. Sci.* **63**: 1453–1464. doi:10.1016/j.icesjms.2006.06.001
- Rijnsdorp, A. D., F. A. Van Beek, S. Flatman, R. M. Millner, J. D. Riley, M. Giret, and R. De Clerck. 1992. Recruitment of sole stocks, *Solea solea* (L.), in the Northeast Atlantic. *Neth. J. Sea Res.* **29**: 173–192.

- Rochette, S., O. Le Pape, J. Vigneau, and E. Rivot. 2013. A hierarchical Bayesian model for embedding larval drift and habitat models in integrated life cycles for exploited fish. *Ecol. Appl.* **23**: 1659–1676.
- Rochette, S., E. Rivot, J. Morin, S. Mackinson, P. Riou, and O. Le Pape. 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. doi:10.1016/j.seares.2009.08.003
- Rogers, S. I., and S. J. Lockwood. 1989. Observations on the capture efficiency of a two-metre beam trawl for juvenile flatfish. *Neth. J. Sea Res.* **23**: 347–352.
- Romero, E., J. Garnier, G. Billen, A. Ramarson, P. Riou, and R. Le Gendre. 2018. Modeling the biogeochemical functioning of the Seine estuary and its coastal zone: Export, retention, and transformations. *Limnol. Oceanogr.* doi:10.1002/lno.11082
- Salen-Picard, C., A. M. Darnaude, D. Arlhac, and M. L. Harmelin-Vivien. 2002. Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven river run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. *Oecologia* **133**: 380–388.
- Saulnier, E., A. Brind'Amour, A. Tableau, M. M. Rufino, J.-C. Dauvin, C. Luczak, and H. Le Bris. 2018. Seasonality in coastal macrobenthic biomass and its implications for estimating secondary production using empirical models. *Limnol. Oceanogr.* doi:10.1002/lno.11086
- Sauriau, P.-G., V. Mouret, and J.-P. Rincé. 1989. Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanol. Acta* **12**: 193–204.
- Sauriau, P.-G., C. Pichocki-Seyfried, P. Walker, X. De Montaudouin, C. Palud, and M. Héral. 1998. *Crepidula fornicata* L. (mollusque, gastéropode) en baie de Marennes-Oléron: cartographie des fonds par sonar à balayage latéral et estimation du stock. *Oceanol. Acta* **21**: 353–362.
- Scharf, F. S., F. Juanes, and R. A. Rountree. 2000. Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **208**: 229–248.
- Schückel, S., A. F. Sell, I. Kröncke, and H. Reiss. 2012. Diet overlap among flatfish species in the southern North Sea. *J. Fish Biol.* **80**: 2571–2594. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03309.x
- Sheaves, M., R. Baker, I. Nagelkerken, and R. M. Connolly. 2015. True value of estuarine and coastal nurseries for fish: incorporating complexity and dynamics. *Estuaries Coasts* **38**: 401–414.
- Smallegange, I. M., and J. Van Der Meer. 2003. Why do shore crabs not prefer the most profitable mussels? *J. Anim. Ecol.* **72**: 599–607.
- Tableau, A., A. Brind'Amour, M. Woillez, and H. Le Bris. 2016. Influence of food availability on the spatial distribution of juvenile fish within soft sediment nursery habitats. *J. Sea Res.* **111**: 76–87.
- Tableau, A., H. Le Bris, and A. Brind'Amour. 2015. Available Benthic Energy Coefficient (ABEC): a generic tool to estimate the food profitability in coastal fish nurseries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **522**: 203–218.

- Tableau A., H. Le Bris, E. Saulnier, O. Le Pape, and A. Brind'Amour. In review. Novel approach for testing the food limitation hypothesis in estuarine and coastal fish nurseries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*
- Thiébaud, E., L. Cabioch, J.-C. Dauvin, C. Retière, and F. Gentil. 1997. Spatio-temporal persistence of the *Abra alba-Pectinaria koreni* muddy-fine sand community of the eastern Bay of Seine. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **77**: 1165–1185.
- Toft, J. D., S. H. Munsch, J. R. Cordell, and others. 2018. Impact of multiple stressors on juvenile fish in estuaries of the northeast Pacific. *Glob. Change Biol.* **24**: 2008–2020.
- Trimoreau, E., B. Archambault, A. Brind'Amour, M. Lepage, J. Guitton, and O. Le Pape. 2013. A quantitative estimate of the function of soft-bottom sheltered coastal areas as essential flatfish nursery habitat. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **133**: 193–205. doi:10.1016/j.ecss.2013.08.027
- van der Veer, H., V. Freitas, J. Koot, J. Witte, and A. Zuur. 2010. Food limitation in epibenthic species in temperate intertidal systems in summer: analysis of 0-group plaice *Pleuronectes platessa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **416**: 215–227. doi:10.3354/meps08786
- van der Veer, H., J. Koot, G. Aarts, R. Dekker, W. Diderich, V. Freitas, and J. Witte. 2011. Long-term trends in juvenile flatfish indicate a dramatic reduction in nursery function of the Balgzand intertidal, Dutch Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **434**: 143–154. doi:10.3354/meps09209
- van der Veer, H. W., R. Berghahn, J. M. Miller, and A. D. Rijnsdorp. 2000. Recruitment in flatfish, with special emphasis on North Atlantic species: progress made by the Flatfish Symposia. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **57**: 202–215.
- Vinagre, C., and H. N. Cabral. 2008. Prey consumption by the juvenile soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*, in the Tagus estuary, Portugal. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **78**: 45–50. doi:10.1016/j.ecss.2007.11.009

5 Discussion générale : synthèse, limites & perspectives

Unfortunately, the mechanisms leading to density dependent survival and growth are among the least understood process in biology and fisheries.

van Poorten et al. (2018)

Dans son œuvre de référence *Sur l'Origine des Espèces*, Charles Darwin indiquait en 1859 que les mécanismes régulant « la tendance naturelle des espèces à augmenter en nombre » étaient pour le moins obscures. Près de 160 ans plus tard, van Poorten et al. (2018) reconnaissent que ces mêmes mécanismes font toujours partie des processus les moins bien compris en biologie et en écologie halieutique. Que s'est-il passé durant plus d'un siècle et demi ? La recherche scientifique aurait-elle stagné sur ce sujet durant une si longue période ? La réponse est évidemment non : notre compréhension des processus densité-dépendants est bien supérieure aujourd'hui. Néanmoins, la connaissance n'a pas évolué à la même vitesse dans tous les écosystèmes. Darwin désignait par exemple les processus de régulation dans le monde vivant en général, alors que les propos de van Poorten et al. (2018) concernent spécifiquement le milieu marin, qui par nature est plus difficile à observer que le milieu terrestre et donc souvent plus difficile à comprendre¹⁰. Par ailleurs, l'existence même de mécanismes densité-dépendants a fait débat pendant plusieurs décennies (Shepherd and Cushing 1990; Turchin 1999; Zimmermann et al. 2018). Par conséquent, les efforts de recherche se sont longtemps concentrés sur la détection d'une régulation densité-dépendante des populations (ex : la croissance ou la survie varient-elles significativement avec la densité d'individus ?), sans même chercher à déterminer la nature des mécanismes sous-jacents (Rose et al. 2001). Ce débat s'est finalement dissipé avec l'accroissement des séries temporelles qui a permis de prouver de manière certaine l'existence d'une régulation densité-dépendante des populations (Brook and Bradshaw 2006), mais la recherche consacrée à l'identification des mécanismes est donc finalement assez récente (van der Veer 1986; Hixon and Jones 2005; Okamoto et al. 2012). Elle n'en demeure pas moins essentielle pour la conservation des espèces et la gestion des ressources vivantes exploitées (Hixon et al. 2002; Minto et al. 2008). Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés à un mécanisme susceptible de réguler les populations de poisson nourricerie-dépendantes au stade juvénile : la compétition pour les ressources trophiques. Ce cinquième chapitre fait la synthèse des principaux résultats acquis durant la thèse, souligne leurs limites et propose des perspectives de recherche pour les dépasser.

¹⁰ *Counting fish is like counting trees, except they are invisible and they keep moving.* John Shepherd, cité dans Hilborn (2002).

5.1 Synthèse des principaux résultats

L'objectif principal de cette thèse était de tester l'hypothèse de limitation trophique chez des espèces marines fréquentant les nourriceries côtières et estuariennes au stade juvénile. L'existence d'une régulation densité-dépendante de ces populations au stade juvénile étant considérée comme acquise (Myers and Cadigan 1993; Iles and Beverton 2000; Minto et al. 2008; Archambault et al. 2014), nous avons cherché à comprendre si la limitation trophique pouvait être un mécanisme à l'origine de cette régulation. Pour cela, une approche bioénergétique a été employée afin d'estimer le niveau de consommation des proies macrobenthiques par leurs prédateurs et d'en explorer ses variations spatiales et temporelles. Comme l'approche méthodologique utilisée est récente et qu'elle avait jusqu'alors été appliquée à un seul cas d'étude, il s'agissait également d'évaluer son intérêt pour comprendre le processus de limitation trophique. Ce travail s'est basé sur trois hypothèses principales : (1) les juvéniles de poissons benthodémersaux et les méga-invertébrés benthiques sont des prédateurs opportunistes partageant une même assiette de proies macrobenthiques (Choy 1986; van der Veer et al. 2011; Jung et al. 2017), (2) un niveau élevé¹¹ de consommation des proies est signe de limitation trophique (Evans 1983; Pihl 1985; Collie 1987; Vinagre and Cabral 2008), et (3) une co-variation spatio-temporelle des prédateurs et de leurs proies l'est également (Beaugrand et al. 2003; Okamoto et al. 2012; Stige et al. 2015; Tableau et al. en révision).

Dans le deuxième chapitre, nous nous sommes tout d'abord intéressés à l'effet de la période d'échantillonnage sur les estimations de production macrobenthique. Les données disponibles sur la majeure partie des sites d'étude de cette thèse n'ont été récoltées qu'une fois par an en fin de période estivale, ce qui était susceptible d'introduire un biais dans nos estimations de production (Bolam and Eggleton 2014). En effet, les modèles empiriques comme celui que nous avons utilisé (Brey 2012) requièrent normalement une estimation moyenne annuelle de la biomasse des espèces concernées, moyenne qui peut être sensiblement différente d'une estimation ponctuelle (i.e. basée sur des données collectées à une seule période de l'année), en particulier dans des écosystèmes marqués par des fluctuations saisonnières comme les zones côtières en domaine tempéré (Beukema 1974; Coma et al. 2000). Cette hypothèse n'avait pourtant jamais été testée à l'échelle d'une communauté d'espèces d'invertébrés macrobenthiques. Dans notre étude, l'analyse de séries de données collectées durant plus de 20 ans sur trois sites côtiers a permis de détecter des variations saisonnières significatives de la biomasse des trois communautés étudiées et de celle de 18 populations macrobenthiques (sur les 30 étudiées). Malgré des différences interspécifiques et inter-sites, la quantification de ces variations a mis en évidence une forte

¹¹ Il y a encore débat sur ce qu'est un niveau de consommation de proies « élevé », c'est-à-dire un niveau à partir duquel nous pouvons considérer qu'il y a effectivement limitation trophique. Nous reviendrons sur ce point dans la suite de la discussion.

cohérence des patrons saisonniers, caractérisés par une biomasse minimale en fin de période hivernale (mars-avril) et une biomasse maximale généralement observée en fin de période estivale (août-septembre). Ces variations significatives de biomasse, en accord avec celles précédemment décrites dans la littérature (Beukema 1974; Zwarts and Wanink 1993; Coma et al. 2000), ont logiquement conduit à des estimations de production biaisées (jusqu'à ~50%) lorsque ces dernières étaient basées sur des données collectées durant les deux périodes extrêmes (fin d'hiver / fin d'été). Notre étude a également confirmé que lorsqu'un échantillonnage mensuel ou saisonnier n'était pas envisageable pour des raisons financières et/ou logistiques, réaliser deux campagnes annuelles (l'une en fin d'hiver, et l'autre en fin d'été) constituait une alternative intéressante, fournissant alors des estimations de production macrobenthique relativement robustes à l'échelle de la communauté. C'est d'ailleurs l'option qui a été choisie dans le premier cas d'application de l'approche bioénergétique développée par Tableau et al. (en révision). Enfin, l'implémentation du modèle empirique de Brey (2012) sous R a grandement facilité les estimations de production dans cette étude. Ce modèle était auparavant uniquement disponible sous Excel. Avec ce logiciel, il aurait fallu par exemple remplir successivement 246 classeurs pour calculer les 5384 ratios P/B de cette étude, un travail forcément long et fastidieux. A l'inverse, la version R du modèle de Brey (2012) est une fonction très simple qui ne prend que quelques secondes à tourner. Elle a été utilisée par la suite dans les deux autres chapitres de cette thèse, ainsi que dans d'autres travaux en cours (Day et al. in prep.; Le Bris et al. in prep.). Le code R est disponible dans la version électronique de l'étude (Saulnier et al. 2018), actuellement en libre accès sur le site web du journal *Limnology and Oceanography*.

Deux implications découlent des résultats de cette étude. La première, générale, est une mise en garde à destination des utilisateurs des modèles empiriques, les invitant à la prudence lorsque des comparaisons spatio-temporelles sont réalisées à partir de données récoltées à des périodes différentes de l'année. A l'incertitude des estimations propre aux modèles empiriques (Cusson and Bourget 2005; Dolbeth et al. 2005; Brey 2012) s'ajoute alors celle induite par la période d'échantillonnage. Or, les études estimant des productions basées sur des données collectées à une seule période de l'année ne sont pas rares (e.g. Reiss et al. 2009; Bolam and Eggleton 2014; Fuhrmann et al. 2015). La deuxième implication concerne plus spécifiquement l'approche méthodologique utilisée dans le cadre de cette thèse pour tester l'hypothèse de limitation trophique (Tableau et al. en révision). Le fait que les données macrobenthiques aient été collectées en fin de période estivale sur nos principaux sites d'études allait donc introduire un biais dans nos estimations de production qu'il allait falloir corriger.

Dans le troisième chapitre, nous nous sommes intéressés à la partie orientale de la baie de Seine, une zone de nourricerie importante en Manche pour de nombreuses espèces marines d'intérêt commercial. Nous avons cherché à détecter d'éventuels signes de limitation trophique dans cette nourricerie durant trois années consécutives (2008-2010). Pour cela, nous avons utilisé l'approche bioénergétique développée par Tableau et

al. (en révision), à laquelle nous avons apporté plusieurs modifications. Parmi ces dernières, nous pouvons citer l'ajout de l'estimation de la consommation des proies macrobenthiques par les invertébrés prédateurs, la prise en compte de la variation du taux de mortalité des juvéniles avec la taille des individus, et la prise en compte de la saisonnalité de la biomasse des proies à l'aide d'un facteur de correction générique issu des prédictions d'un modèle GAM développé dans le chapitre 2. Nous avons mis en évidence une forte variabilité interannuelle de la production des proies d'un facteur $\sim 2-3$, largement induite par les fluctuations de quelques espèces macrobenthiques dominantes comme le polychète sédentaire *Owenia fusiformis*. La consommation des juvéniles G0 a suivi un patron interannuel très similaire et de même amplitude, induisant des Efficacités d'Exploitation par les G0 relativement stables entre 2008 et 2010. Les variations interannuelles de la consommation des juvéniles G1 étaient également similaires à celles de la production macrobenthique mais avec un décalage d'un an, ce qui est en accord avec l'hypothèse d'une régulation de la taille des cohortes durant les premiers stades (G0 ou même avant ; Hjort 1914; van der Veer 1986; Houde 2008). La consommation annuelle des invertébrés prédateurs n'a montré à l'inverse aucun lien avec la production macrobenthique. Néanmoins, nos résultats ont souligné la forte consommation de proies macrobenthiques par les invertébrés prédateurs, du même ordre de grandeur que celle de l'ensemble des juvéniles (G0 et G1). Ces résultats confirment l'importance de la pression de prédation généralement exercée par les invertébrés prédateurs sur les proies macrobenthiques dans les nourriceries côtières et estuariennes des milieux tempérés (Evans 1983; Pihl and Rosenberg 1984; Jung et al. 2017). Finalement, l'Efficacité d'Exploitation des prédateurs épibenthiques (juvéniles & invertébrés) a atteint $\sim 30\%$ en 2009, une valeur relativement forte compte tenu de l'approche conservative utilisée (Collie 1987; Tableau et al. en révision). Pris collectivement, ces résultats suggèrent une possible limitation trophique de la production des juvéniles dans la partie orientale de la baie de Seine, au moins en 2009. Néanmoins, la courte durée de notre série temporelle et le manque de recul par rapport à l'approche bioénergétique utilisée (2^{ème} cas d'application seulement) ne nous permet pas de conclure de manière ferme. En particulier, nous n'avons pas encore identifié de valeur seuil d'Efficacité d'Exploitation à partir de laquelle nous pourrions conclure que la limitation trophique est effective.

C'est dans cette optique que nous avons appliqué dans le quatrième chapitre l'approche bioénergétique à deux nouveaux cas d'étude : l'estuaire externe de la Loire (2016) et le Pertuis d'Antioche (2015). Nous avons également actualisé les estimations de production, de consommation, et d'Efficacité d'Exploitation de la baie de Vilaine en 2008 calculées par Tableau et al. (en révision) à partir des améliorations méthodologiques développées dans le chapitre 3. L'objectif de cette dernière étude était double : (1) quantifier les variations inter-sites de la production de proies macrobenthiques et celles de leur consommation par les prédateurs épibenthiques, et (2) explorer la gamme de variation de l'Efficacité d'Exploitation à trois niveaux d'organisation biologiques (G0, G0 & G1, juvéniles & prédateurs invertébrés) en mobilisant l'ensemble des cas d'étude

disponibles. Cette étude a mis en évidence l'existence de fortes variations de la production macrobenthique entre certaines nourriceries côtières et estuariennes françaises. Ces dernières sont venues s'ajouter aux fortes variations interannuelles détectées dans le chapitre précédent en baie de Seine. Les productions (par unité de surface) de la baie de Seine et de la baie de Vilaine en 2008 étaient par exemple du même ordre de grandeur, mais environ deux fois supérieures à celle observées dans le Pertuis d'Antioche (en 2015) et dans l'estuaire externe de la Loire (en 2016). Néanmoins, nous disposons seulement d'une estimation de production annuelle par site (excepté en baie de Seine). Par conséquent, cette étude ne nous a pas permis de savoir si les différences observées par exemple entre les nourriceries du golfe de Gascogne se maintiennent dans le temps ou bien si leurs productions macrobenthiques annuelles sont en moyenne équivalentes. En effet, ces différences inter-sites pourraient être simplement le fruit de fortes variations interannuelles comme cela a été observé en baie de Seine entre 2008 et 2010 et antérieurement (e.g. Thiébaud et al. 1997). Les résultats de cette étude ont également mis en évidence des variations de la consommation des G0 assez similaires à celles de la production macrobenthique. Les Efficacités d'Exploitation des G0 étaient par conséquent relativement stables, ce qui là encore supporte l'hypothèse que la production des proies est un facteur limitant la production des juvéniles (Tableau et al. en révision). Cependant, il est important de rappeler que ces derniers résultats sont pour le moment préliminaires. Ils souffrent en particulier d'un manque de standardisation des protocoles d'échantillonnage qui complique leur interprétation. L'absence de racasseur¹² sur les chaluts utilisés dans les nourriceries du golfe de Gascogne pourrait par exemple expliquer - au moins en partie - les très fortes différences de consommation de proies macrobenthiques par les invertébrés prédateurs entre la baie de Seine et les trois autres nourriceries. A l'inverse, l'effet du racasseur sur le taux de capture des juvéniles pourrait être plus faible, notamment pour les espèces démersales comme le merlan et le tacaud (Creutzberg et al. 1987), présents en forte densité au stade G0 en particulier en baie de Vilaine. La sensibilité des estimations aux variations de l'effort d'échantillonnage devra également être testée avant de pouvoir fournir des interprétations plus robustes.

¹² Chaîne libre située en avant du bourrelet du chalut.

5.2 Discussion, limites & perspectives

L'approche bioénergétique développée par Tableau et al. (en révision) est une approche récente encore peu utilisée, mais qui commence à donner des résultats écologiques permettant d'alimenter le débat sur l'importance des proies benthiques comme facteur de régulation des populations juvéniles au sein des nourriceries. Elle offre un cadre méthodologique intéressant pour estimer le niveau de consommation des proies par une communauté de prédateurs, et tester de cette manière l'hypothèse de limitation trophique. Ce cadre méthodologique est suffisamment générique pour être appliqué à différents types d'écosystèmes et de compartiments biologiques, à condition toutefois d'adapter les outils d'échantillonnage et les modèles de production aux espèces cibles. Ce type d'approches ne se limite d'ailleurs pas aux espèces benthodémersales, il peut également être appliqué au compartiment pélagique. Van Beveren et al. (2017) ont par exemple développé à la même période et de manière indépendante une approche très similaire et l'ont appliquée aux interactions prédateurs-proies entre le thon rouge juvénile et les petits pélagiques en Méditerranée. Le niveau de similarité élevé¹³ entre l'approche développée par Tableau et al. (en révision) et celle développée par Van Beveren et al. (2017) confirme leur caractère générique. Comme tout travail de modélisation, la méthode utilisée et son application dans le cadre de cette thèse possèdent aussi leurs propres limites, qu'il convient de souligner et de discuter. C'est l'objet des paragraphes qui suivent, dans lesquels nous proposons également des perspectives de recherche en lien avec le processus de limitation trophique.

5.2.1 Principales limites de l'approche bioénergétique et de ses cas d'application

Quel que soit son niveau de complexité, la modélisation constitue toujours un travail de simplification du réel dans le but de mieux le comprendre. L'un de ses principaux enjeux est d'adapter le niveau de complexité des interactions biotiques et abiotiques qui sont modélisées à la compréhension que nous en avons et à la richesse des données disponibles.

Dans le cadre de cette thèse, une hypothèse relativement forte que nous avons faite est de considérer les juvéniles et les méga-invertébrés prédateurs comme des prédateurs opportunistes partageant une même assiette de proies macrobenthiques. Cette hypothèse constitue évidemment une simplification de la réalité, et de nombreuses études montrent au contraire l'existence d'un fractionnement de la niche trophique (« food partitioning ») entre les différentes espèces de poisson au stade juvénile (e.g. Besyst et al. 1999; Amara et al. 2001; Darnaude et al. 2001; Kostecki et al. 2012). Or, ce fractionnement est censé limiter la compétition pour les ressources trophiques, que nous prétendons pourtant tester en mettant « tout le monde à la même table ». Néanmoins,

¹³ Comparaison offre/demande sous la forme d'un ratio, prise en compte de la densité énergétique et de la saisonnalité des proies, approche conservative lorsque les données de la littérature sont peu abondantes, estimation de l'incertitude via des tirages de Monte-Carlo. Voir Van Beveren et al. (2017) pour plus de détails.

il faut noter que l'étude du recouvrement des niches trophiques est souvent basée sur des données collectées de manière ponctuelle, ces dernières offrant seulement un « snapshot » d'une réalité plus complexe (en particulier avec l'analyse de contenus stomacaux). Par ailleurs, le degré de recouvrement des niches trophiques semble présenter de fortes variations spatio-temporelles (e.g. sites / stade de vie / année / saison / moment de la journée), et de nombreuses études montrent également qu'il peut être assez élevé (Cabral et al. 2002; Dolbeth et al. 2008a; Demain et al. 2011; Schückel et al. 2012). Enfin, le caractère opportuniste des prédateurs épibenthiques (juvéniles et méga-invertébrés) a été souligné à de nombreuses reprises, et semble plus développé encore chez les invertébrés prédateurs (e.g. Choy 1986; van der Veer et al. 2011; Jung et al. 2017). Compte tenu de la faiblesse relative des données de contenus stomacaux localement disponibles, voire de leur absence totale pour les invertébrés prédateurs, les préférences alimentaires des espèces et leurs variations avec la taille des individus ont simplement été prises en compte à travers la proportion de macroinvertébrés dans le régime alimentaire (facteur DC en %). Une alternative intéressante pourrait être de choisir un niveau de complexité intermédiaire en définissant la part des différents groupes taxonomiques et/ou trophiques dans le régime alimentaire de chaque prédateur, comme cela est parfois fait dans les modèles trophique type Ecopath (Christensen et al. 2005). Il serait alors possible par exemple de calculer le taux d'exploitation (EE) des polychètes, voire des polychètes dépositivores, etc. Cette approche pourrait aboutir à des résultats intéressants dans la mesure où l'on peut imaginer que seule la production de certains groupes taxo-trophiques soit limitante. Dans un tel scénario, la limitation trophique risquerait d'être sous-estimée voire de ne pas apparaître du tout si le taux d'exploitation des proies est estimé seulement à l'échelle de la communauté. Mais là encore, compte tenu des données disponibles, cette approche n'a pas été choisie dans la méthode développée par Tableau et al. (en révision) et n'a pas été retenue non plus dans le cadre de cette thèse.

Une deuxième limite importante de l'approche bioénergétique telle qu'elle est développée actuellement est la difficulté à définir une valeur seuil d'Efficacité d'Exploitation (EE) qui permettrait d'indiquer clairement s'il y a limitation trophique ou non. Cette difficulté ressort pleinement dans l'introduction générale et les chapitres 3 et 4 de cette thèse, mais était déjà largement soulignée dans le papier présentant la méthode (Tableau et al. en révision), tout comme dans la plupart des études antérieures ayant utilisé une approche directe pour tester l'hypothèse de limitation trophique (Evans 1983; Boisclair and Leggett 1985; Pihl 1985; Collie 1987). Si le seuil de 100 % semble théoriquement correct lorsque tous les prédateurs dominants sont considérés, le seuil réel est certainement beaucoup plus faible car seule une partie des proies est accessible pour les prédateurs (Collie 1987; van der Veer et al. 2011). S'il semble pertinent de rejeter l'hypothèse de limitation trophique lorsque le taux d'exploitation des proies n'est que de 1 ou 2 % (Vinagre and Cabral 2008; Van Beveren et al. 2017), comment interpréter une Efficacité d'Exploitation de 30%, de 45%, de 65% ? Une solution consiste à estimer l'accessibilité des proies, qui peut notamment être définie par rapport à la distribution verticale de

chaque espèce macrobenthique dans les sédiments. Ce travail délicat a été par exemple réalisé par Tableau et al. (2015) en comparant statistiquement, à partir de classes d'accessibilité définies *a priori*, les abondances de proies observées *in situ* à l'aide d'une benne Van Veen et celles retrouvées dans les contenus stomacaux de poissons collectés au même endroit. Les auteurs de cette étude proposent un coefficient d'accessibilité prenant les valeurs de 0.11 ou 1 selon que l'espèce est difficilement ou facilement accessible, respectivement. Cette variable binaire est multiplicative ; son utilisation revient donc à diviser par ~ 10 la biomasse des espèces considérées peu accessibles et à la garder inchangée pour les autres. Si l'utilisation de cette variable d'accessibilité a été proposée dans le papier décrivant l'approche bioénergétique (Tableau et al. en révision), le coefficient n'a pas été retenu dans le cadre de cette thèse car il a été développé pour quantifier l'accessibilité des proies pour des juvéniles de poissons. Son utilisation aurait d'ailleurs conduit à des Efficacités d'Exploitation peu vraisemblables en baie de Seine comme expliqué dans le chapitre 3, ce qui n'est pas surprenant car l'accessibilité d'une proie n'est pas nécessairement la même pour des juvéniles de poissons et des invertébrés prédateurs (e.g. étoiles de mer, crabes).

Définir une valeur seuil d'Efficacité d'Exploitation est également difficile en raison de la forte incertitude associée à la capturabilité du chalut à perche¹⁴. Cette difficulté est très bien illustrée par les résultats du chapitre 4 et est également discutée dans le chapitre 3. Les études portant sur la capturabilité des chaluts à perche sont relativement peu nombreuses et se limitent généralement à certaines espèces commerciales comme la sole et la plie (Edwards and Steele 1968; Kuipers 1975; Rogers and Lockwood 1989; Kuipers et al. 1992). Par ailleurs, les chaluts testés diffèrent souvent de ceux utilisés pour récolter les données de cette thèse (nombre de racasseurs différents, utilisation d'un « matelas de chaines », etc.), en particulier dans les rares études estimant le taux de capture des invertébrés prédateurs (Creutzberg et al. 1987; Kaiser et al. 1994; Reiss et al. 2006). Une étude récente a fourni de nouvelles estimations de capturabilité par taille pour de nombreuses espèces marines (Walker et al. 2017), mais elle n'inclut malheureusement pas les petits chaluts à perche. Capturabilité des chaluts et accessibilité des proies constituent *les deux grandes inconnues* sur lesquelles il semble indispensable de travailler avant de pouvoir espérer fournir des estimations absolues de consommation et d'Efficacité d'Exploitation. Mise à part Vinagre and Cabral (2008), l'absence (quasi) totale d'études utilisant une approche directe pour tester l'hypothèse de limitation trophique pendant près de 30 ans est sûrement révélatrice de la difficulté de fournir des estimations facilement interprétables avec ce type d'approches. Nous pouvons également rappeler l'incertitude relativement forte associée aux estimations des ratios P/B des méga-invertébrés prédateurs, le manque d'informations sur leurs éventuelles variations saisonnières, et l'absence de données

¹⁴ Dans cette thèse, nous avons uniquement parlé de la capturabilité des chaluts, considérant donc implicitement que celle des bennes était proche de 100%. Bien que cette hypothèse soit fausse, elle reste néanmoins acceptable dans la mesure où le taux de capture d'espèces mobiles au chalut est très inférieur à celui d'espèces sessiles ou ayant une mobilité plus faible avec une benne. Pour rappel, les espèces macrobenthiques très mobiles qui sont mal échantillonnées à la benne (e.g. mysidacés, *Crangon* spp.) n'ont pas été incluses dans les estimations de production des proies.

locales sur leur régime alimentaire, ce qui *in fine* produit des estimations de consommation elles aussi incertaines. Les principales limites évoquées précédemment ne sont donc pas propres à l'approche développée par Tableau et al. (en révision), mais concernent à l'inverse n'importe quelle méthode dont l'objectif serait de fournir des estimations absolues.

Enfin, une troisième et dernière limite de ce travail de thèse est liée à la courte durée de nos séries temporelles (3 ans en baie de Seine) et au faible nombre de cas d'étude (6 au total), rendant difficile d'inférer la présence de limitation trophique en analysant les co-variations prédateurs-proies. Même dans le cas où elles sont fortes comme en baie de Seine entre 2008 et 2010 (chapitre 3), nous ne sommes pas à l'abri d'une absence de lien de cause à effet. Nous pouvons donc dans le meilleur des cas indiquer que cela suggère la présence de limitation trophique, sans pouvoir pour autant trancher de manière certaine. L'analyse de séries temporelles plus longues serait probablement d'une grande aide pour élucider l'hypothèse de limitation trophique, en particulier si les données sont récoltées sur des sites d'étude marqués par de fortes variations interannuelles de la production des proies. C'est par exemple le cas du site de Gravelines (Fig. 5.1), qui constitue une importante zone de nurricerie située à la limite entre la Manche et la mer du Nord.

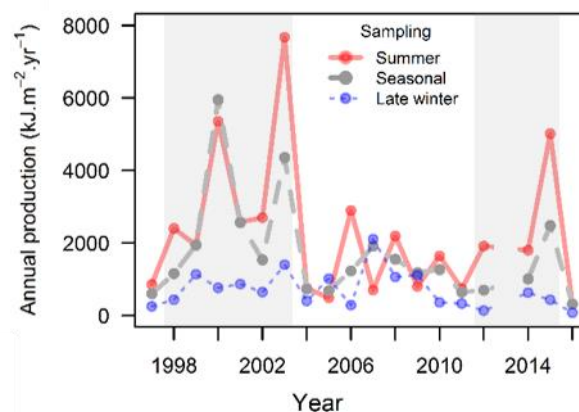


Fig. 5.1. Variations interannuelles de la production de la communauté macrobenthique à Gravelines (France). Les estimations de production ont été calculées à l'aide du modèle de Brey (2012) à partir de données collectées soit en fin d'hiver (courbe bleue), soit en début d'été (courbe rouge), soit à partir de données saisonnières (courbe grise en pointillé). Les rectangles gris identifient les périodes de fortes variations de la production macrobenthique. Adapté de Saulnier et al. (2018).

La communauté de sables fins à *Abra alba* présente sur ce site se caractérise par une très forte variabilité du recrutement et donc de la production de quelques espèces dominantes dont le polychète sédentaire *Lanice conchilega* (Fromentin et al. 1997; Ghertsos et al. 2000; Saulnier et al. 2018), qui est une proie préférentielle de nombreuses espèces de poisson au stade juvénile dans cette nurricerie (Amara et al. 2001). Malheureusement, aucun échantillonnage de la communauté de juvéniles de poissons n'est effectué de manière régulière sur ce site.

Reconnaissant la difficulté de fournir des estimations « absolues », Tableau et al. (en révision) proposent une façon alternative d'utiliser leur approche bioénergétique. L'idée serait de multiplier les cas d'étude afin de détecter une valeur seuil « relative » qui serait signe de limitation trophique. Si l'Efficacité d'Exploitation varie d'un site à l'autre et d'une année à l'autre mais atteint de manière régulière une valeur « plafond » qu'elle ne dépasse pas, alors cette valeur serait sans doute signe de limitation trophique. C'est dans cette optique que l'approche bioénergétique a été appliquée à plusieurs nouveaux cas d'étude dans cette thèse. Néanmoins, de nouvelles applications semblent dans tous les cas nécessaires avant de pouvoir espérer la détecter.

5.2.2 Face à l'absence de séries temporelles ... utiliser des proxys constitue-t-il une solution ?

L'analyse conjointe de séries temporelles de proies et de prédateurs est sûrement l'approche qui a fourni les preuves les plus robustes supportant l'hypothèse de limitation trophique dans différents types d'écosystèmes (e.g. Beaugrand et al. 2003; Okamoto et al. 2012). Cependant, échantillonner les proies des poissons constitue souvent un travail fastidieux et onéreux si bien que les séries temporelles longues sont rares. Par conséquent, des variables proximales (ou « proxys ») dont le suivi à long terme est plus aisé sont souvent utilisées. La production primaire phytoplanctonique est un exemple typique de proxy utilisé pour tester l'hypothèse d'un contrôle « bottom-up » des populations (e.g. Chassot et al. 2010; Latour et al. 2017; Capuzzo et al. 2018). Dans les nourriceries estuariennes, de nombreuses études ont souligné le lien entre le débit des fleuves et la production, la densité ou l'aire de répartition des juvéniles (e.g. Le Pape et al. 2003; Vinagre et al. 2008; Dolbeth et al. 2008b). La matière organique particulaire d'origine terrigène apportée par les fleuves semble « booster » la production des proies macrobenthiques qui elle-même favorise la production des juvéniles de poissons, notamment chez la sole (Salen-Picard et al. 2002; Darnaude et al. 2004; Kostecki et al. 2010). Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse de limitation trophique : si la nourriture était en excès, il n'y aurait pas de raison a priori qu'un apport supplémentaire de nourriture par les fleuves induise une augmentation de la production des juvéniles. Néanmoins, la contribution globale de la matière organique d'origine terrigène au réseau trophique semble relativement modérée et varie sensiblement selon le site d'étude et les espèces considérées (Darnaude 2005; Le Pape et al. 2013). Il est donc difficile d'utiliser le débit fluvial ou la matière organique terrigène comme un proxy robuste de la quantité de nourriture disponible dans une nourricerie. Pour cette raison, Day et al. (in prep.)¹⁵ ont utilisé un proxy de production macrobenthique issu de données de chaluts. En effet, si les chaluts à perche sont généralement utilisés pour échantillonner les juvéniles de poissons et les méga-invertébrés benthiques, ils capturent également une partie des proies traditionnellement échantillonnées à la benne. Or, si les données de benne collectées dans les nourriceries françaises sont rares, celles collectées au

¹⁵ Day, L., H. Le Bris, E. Saulnier, L. Pinsiv, and A. Brind'Amour (in prep.). Secondary benthic prey production for juvenile fish in coastal nurseries: drivers of interannual variability and consequences on juvenile fish. *Continental Shelf Research*.

chalut sont bien plus nombreuses. Après avoir vérifié la pertinence du proxy en utilisant les cas d'étude pour lesquels des données de benne et de chalut étaient disponibles (forte corrélation entre les productions de proies estimées à partir des données de chalut et celles estimées à partir des données de benne : Pearson's $r = 0.90$, $p\text{-value} < 0.01$), Day et al. (in prep.) ont montré à l'aide de régressions quantiles que les abondances de juvéniles G0 de sole, de merlan, de callionyme lyre et de rouget barbet étaient positivement et significativement corrélées au proxy de production de proies. S'il ne s'agit pas à proprement parler d'une analyse de séries temporelles, l'extension de la base de données rendue possible par l'utilisation du proxy a permis dans cette dernière étude d'obtenir des résultats intéressants qui supportent l'hypothèse de limitation trophique.

Ainsi, l'utilisation de proxys ne permet pas nécessairement de conclure de manière ferme sur la présence d'une régulation bottom-up, mais elle apporte des preuves supplémentaires supportant l'hypothèse de limitation trophique. L'utilisation de plusieurs approches complémentaires est d'ailleurs sûrement l'une des clés pour améliorer notre compréhension des mécanismes de régulation des populations dans les nourriceries.

5.2.3 Explorer plus finement la distribution spatiale des prédateurs et de leurs proies.

Les résultats préliminaires d'une analyse présentée dans le cadre d'un colloque international (10th International Flatfish Symposium, novembre 2017) semblent indiquer un chevauchement relativement important de la distribution des proies macrobenthiques (production en $\text{kJ.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$) en baie de Seine avec celles des juvéniles de poissons (abondance en ind.m^{-2}) et celle des invertébrés prédateurs (dans une moindre mesure). En 2008, les proies macrobenthiques et leurs prédateurs se concentraient en effet au niveau de deux « patchs » principaux, l'un situé au large de Deauville, et l'autre au large de Cabourg (Fig. 5.2). Cette concentration des proies au niveau de deux ou trois « patchs » avait déjà été observée pour l'espèce dominante *Owenia fusiformis* entre 1986 et 1988 (Dauvin and Gillet 1991) puis décrite pour l'ensemble de la communauté à *Abra alba* - *Lagis koreni* entre 1986 et 1991 (Thiébaud et al. 1997), révélant une remarquable stabilité de cette distribution « patchy » durant plus de 30 ans.

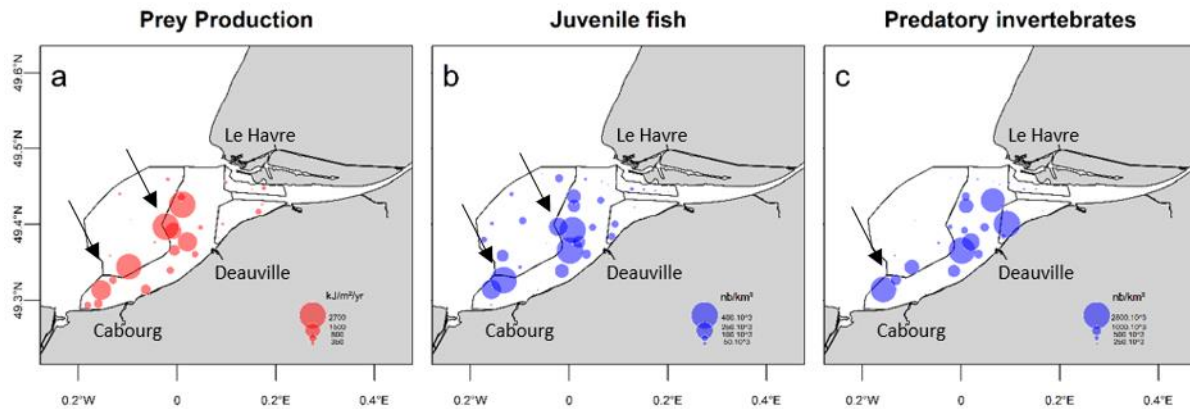


Fig. 5.2. Distribution spatiale des proies macrobenthiques (production en $\text{kJ.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$) (a), des juvéniles de poissons (abondance totale de 7 espèces dominantes en ind.m^{-2}) (b), et des invertébrés prédateurs (abondance totale de 7 espèces dominantes en ind.m^{-2}) (c) dans la partie orientale de la baie de Seine en 2008. Les flèches noires indiquent la localisation du ou des « patches » communs aux trois distributions.

Faute de temps, ces observations n'ont pas été explorées plus finement mais il pourrait être intéressant de quantifier le lien spatial entre les deux communautés (prédateurs-proies) à l'aide de modèles géostatistiques par exemple (e.g. variogrammes & krigeage), et d'analyser l'évolution temporelle de ce lien durant la période 2008-2010, marquée par une forte variabilité de la production macrobenthique. L'analyse de la distribution spatiale des proies et de leurs prédateurs peut apporter en effet des éléments de réflexion supplémentaires vis-à-vis de l'hypothèse de limitation trophique (Tableau et al. 2016; Yeung and Yang 2017). Enfin, la remarquable stabilité de la distribution « patchy » des proies macrobenthiques peut avoir des conséquences en termes de gestion spatialisée de la partie aval de l'estuaire de la Seine. Sachant que cet écosystème a été marqué par une forte réduction de la surface de certains habitats productifs au cours des dernières décennies, avec des conséquences négatives sur les populations juvéniles de sole (ex : vasières intertidales ; Rochette et al. 2010), il apparaît essentiel de préserver aujourd'hui les habitats subtidiaux les plus productifs face à de nouvelles pressions humaines (e.g. extraction de granulats et clapage ; Marmin et al. 2014; Pezy et al. 2017).

5.2.4 L'échelle spatio-temporelle d'analyse est-elle adaptée à l'hypothèse que l'on teste ?

Choisir une échelle adaptée au processus écologique étudié est une étape cruciale du travail de modélisation et d'analyse de données, tout particulièrement lorsque l'on s'intéresse aux interactions prédateur-proie (Bailey et al. 2010). Avec l'approche bioénergétique utilisée dans cette thèse, l'hypothèse de limitation trophique a été testée à l'échelle annuelle : les productions macrobenthiques et les consommations des invertébrés prédateurs étaient des estimations annuelles, tandis que les productions des juvéniles de poissons (et donc leurs consommations) étaient intégrées sur l'ensemble de la période de croissance. Par conséquent, les taux d'exploitation des proies (EE) étaient eux aussi intégrés sur l'année. Bien que le moment de l'année durant

lequel les juvéniles occupent les nourriceries en milieu tempéré corresponde à la période marquée par les plus fortes abondances et biomasses macrobenthiques (Beukema 1974; Saulnier et al. 2018), il est possible que la limitation trophique, si elle a lieu, se limite à une période plus courte. Il pourrait s'agir de la fin de la période estivale, durant laquelle une réduction de la croissance journalière a par exemple souvent été observée chez la plie (Ciotti et al. 2013, 2014; van der Veer et al. 2016). Il pourrait également s'agir de la période qui suit l'installation des juvéniles sur les nourriceries (fin du printemps, début d'été), durant laquelle les abondances peuvent être particulièrement élevées (Nash and Geffen 2000, 2012). Dans les deux cas, une limitation trophique ponctuelle pourrait passer inaperçue en calculant des Efficacités d'Exploitations annuelles. De la même façon, la limitation trophique pourrait se limiter à certaines zones moins productives de la nourricerie, qui peuvent malgré tout héberger des densités importantes de juvéniles, comme cela a été montré en baie de Seine dans le chapitre 3. Une limitation trophique localisée pourrait là aussi passer inaperçue en calculant des Efficacités d'Exploitation à l'échelle de la nourricerie. A l'inverse, la non-prise en compte des vasières intertidales utilisées comme zone de nourrissage à marée haute par certaines espèces comme la sole a pu induire une surestimation des Efficacités d'Exploitation. Dans tous les cas, il était impossible de réduire l'échelle temporelle et/ou spatiale dans le cadre de cette thèse compte tenu des données disponibles. Des Efficacités d'Exploitation par strate ont été néanmoins estimées dans le chapitre 3. Les résultats de ces estimations révèlent d'importantes variations du taux d'exploitation des proies entre les strates, mais en l'absence de données plus fines (saisonnnières ou mensuelles), ces résultats sont difficilement interprétables sans faire de fortes hypothèses (« migration inter-strates nulles », ce qui n'est évidemment pas réaliste, ou bien « immigration en moyenne équivalente à l'émigration », ce qui n'est pas vérifiable). Afin de dépasser ces limites et d'étudier plus finement les mécanismes de régulation des populations juvéniles, des échantillonnages saisonniers (début du printemps & fin d'été) de proies (méiofaune & macrofaune) et de prédateurs (juvéniles de poissons & méga-invertébrés) ont été récemment effectués dans la partie aval de l'estuaire de la Seine dans le cadre du projet de recherche CAPES porté par plusieurs acteurs institutionnels dont l'Ifremer qui en assure la coordination. La collecte de données variées (contenus stomacaux, données isotopiques, données de benne, prélèvement d'otolithes) réalisée dans le cadre de ce projet de recherche permettra d'affiner notre compréhension des interactions trophiques qui s'opèrent dans cette nourricerie.

5.2.5 Quid de la prédation et des maladies ?

Dans la littérature, les nourriceries sont la plupart du temps présentées comme des habitats caractérisés par une faible densité de prédateurs (e.g. Bergman et al. 1988; Nash and Geffen 2000; Gibson et al. 2002), favorisant ainsi la survie des juvéniles. Pourtant, peu d'études ont réellement comparé la pression de prédation enregistrée dans les nourriceries côtières avec celle observée dans des habitats adjacents situés plus au large, et ces études sont souvent de nature qualitative (Gibson 1994). Comme le fait remarquer cette dernière étude, l'hypothèse

d'une prédation faible dans les nourriceries repose donc en grande partie sur l'idée selon laquelle la quantité et la diversité des prédateurs sont plus élevées au large. Même si ce constat est sans doute vrai, cela ne signifie pas pour autant que les prédateurs ne sont pas assez nombreux pour participer à la régulation des populations juvéniles dans les nourriceries. Ainsi, Nash and Geffen (2000) rapportent par exemple que des juvéniles de plie (*Pleuronectes platessa*) ont été observés dans les contenus stomacaux de nombreuses espèces marines dont le merlan (*Merlangius merlangus*), la morue (*Gadus morhua*), le lieu noir (*Pollachius virens*), le lieu jaune (*P. pollachius*), le petits tacaud (*Trisopterus minutus*), la motelle à cinq barbillons (*Ciliata mustela*), et même la plie au stade G1, récoltés entre 1995 et 1998 dans la baie de Port Erin en mer d'Irlande. Ainsi, même si la quantité de prédateurs est faible dans les nourriceries la majeure partie du temps, des prédateurs venant d'habitats adjacents peuvent venir s'y nourrir ponctuellement et exercer une pression de prédation élevée à ce moment-là (Lockwood 1980; Sheaves et al. 2015). La prédation exercée par les invertébrés prédateurs comme la crevette grise (*Crangon crangon*) sur les juvéniles peu après la phase d'installation dans les nourriceries contribue sans doute aussi à la régulation des populations de plie, au moins dans certains sites (van der Veer 1986; van der Veer and Bergman 1987). Dans les nourriceries tropicales, plusieurs études montrent que la prédation a souvent été sous-estimée et que le rôle de refuge de certains habitats comme les herbiers est relatif, variant significativement en fonction de la distance qui sépare les herbiers des habitats des adultes (e.g. Baker and Sheaves 2009; Dorenbosch et al. 2009). Par ailleurs, si les nourriceries côtières et estuariennes en milieu tempéré peuvent être considérées comme des habitats relativement homogènes dans lesquels zone de refuge et zone de nourrissage sont confondues, la situation peut là encore être très différente dans les écosystèmes tropicaux. Il a été par exemple montré que certaines espèces effectuent au stade juvénile des migrations journalières entre des zones de refuge (habitats complexes comme les récifs coralliens et les mangroves) et des zones de nourrissage en milieu ouvert (Ogden and Ehrlich 1977; Helfman et al. 1982; Nagelkerken et al. 2000), où le risque de prédation est sûrement accru. De la même façon, l'effet des maladies infectieuses et du parasitisme sur les populations juvéniles a été très peu étudié en milieu naturel, bien que ces mécanismes soient souvent cités comme des facteurs potentiels de régulation (Rose et al. 2001). Quoi qu'il en soit, la prédation et les maladies peuvent très certainement contribuer à la régulation des populations juvéniles au sein des nourriceries. Il est par ailleurs possible que les mécanismes de régulation changent d'une année à l'autre ou d'un site à l'autre, en fonction notamment du contexte de chaque nourricerie. Pour cette raison, l'effet potentiel des conditions environnementales sur le processus de limitation trophique a été abordé dans le chapitre 4, mais seulement de manière descriptive. Bien qu'importante (Hunsicker et al. 2011), cette question dépasse le cadre de cette thèse.

5.2.6 Prédation vs compétition : réconcilier deux hypothèses en apparence opposées grâce à l'écologie comportementale.

De nombreuses études ont testé l'hypothèse de limitation trophique dans les nourriceries côtières en mesurant la croissance ou la condition corporelle des juvéniles (e.g. Amara et al. 2001; Amara and Paul 2003; van der Veer et al. 2010; Freitas et al. 2011, 2012; Selleslagh and Amara 2013). Pourtant, des effets plus immédiats ont souvent été ignorés : un manque de nourriture peut induire des modifications comportementales bien avant que des effets de la sous-nutrition soient observables (Sinclair et al. 2006). Lorsque la nourriture se fait rare, les individus augmentent généralement leurs déplacements à la recherche de proies. Ils sont alors plus vulnérables car plus visibles et explorent parfois de nouvelles zones marquées par un risque de prédation élevé (Myers and Cadigan 1993; Biro et al. 2003). Ces modifications comportementales, appelées « predator-sensitive foraging » (Sinclair et al. 2006), correspondent à des effets indirects de la limitation trophique. Lorsque les proies viennent à manquer, les individus doivent faire face à un compromis : rester protégés mais puiser dans leurs réserves énergétiques ou bien partir à la recherche de nourriture mais diminuer leurs chances de survie. Des modèles théoriques qui simulent ce compromis comportemental chez les animaux montrent que les individus choisissent en général la deuxième option (McNamara and Houston 1987; Fiksen and Jørgensen 2011). Le modèle développé par Fiksen and Jørgensen (2011) décrit par exemple le comportement d'une larve de morue (*Gadus morhua*) évoluant dans la colonne d'eau. Ce modèle prédit que lorsque la quantité de nourriture diminue, le taux de survie diminue également mais le taux de croissance reste pratiquement constant (Fig. 5.3). Il chute uniquement lorsque la densité de proies atteint un niveau critique très bas.

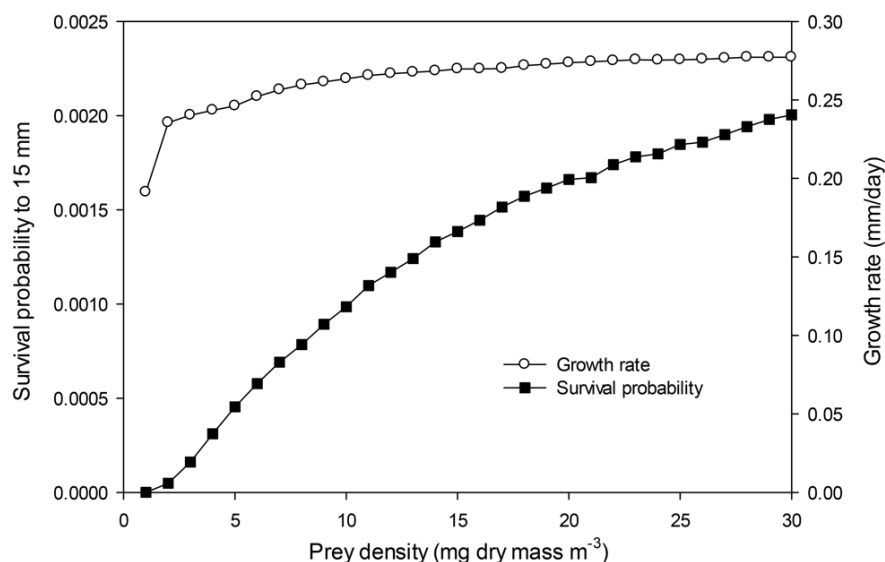


Fig. 5.3. Evolution de la probabilité de survie (en noir) et du taux de croissance (en blanc) d'une larve de morue en fonction de la densité de proies (zooplancton) présentes dans la colonne d'eau. Ces résultats sont issus des simulations d'un modèle développé par Fiksen and Jørgensen (2011) décrivant le compromis comportemental qu'une larve doit faire entre risque de prédation et croissance. D'après Jørgensen et al. (2014).

Une conséquence immédiate de ces résultats est qu'il est difficile d'inférer l'existence d'une limitation trophique en analysant des taux de croissance ou des indices de condition : ces derniers risquent d'être proches des valeurs optimales même en cas de limitation trophique (Myers and Cadigan 1993; Walters and Juanes 1993; Jørgensen et al. 2014). Plus récemment, Le Pape and Bonhommeau (2015) ont simulé deux scénarios de croissance (nourriture abondante vs limitante) d'une cohorte G0 de sole (*Solea solea*). Leurs résultats sont similaires : en cas de limitation trophique, le taux de croissance reste proche de l'optimum car seuls les individus qui grandissent le plus vite survivent et sont échantillonnés. Les résultats de ces modèles théoriques sont en accord avec les résultats d'études de terrain réalisées sur plusieurs espèces terrestres (e.g. Sinclair and Arcese 1995) mais aussi aquatiques dont une espèce de poisson au stade juvénile (Biro et al. 2003). S'il est probablement impossible de vérifier expérimentalement l'existence d'un tel comportement chez les juvéniles des espèces marines dans les nurseries côtières, il est tout-à-fait possible qu'il ait lieu. L'hypothèse d'une régulation « top-down » (prédation) et celle d'une régulation « bottom-up » (limitation trophique) ne sont donc pas opposées mais complémentaires. La limitation trophique induit simplement une augmentation de la prédation (Myers and Cadigan 1993). Dans les nurseries, compétition et prédation interagissent probablement pour réguler les populations juvéniles¹⁶. On notera cependant que dans un tel cas de figure, la cause réelle de mortalité est bien le manque de nourriture (« ultimate cause ») là où la prédation n'est que la façon dont les individus disparaissent (« proximate agent of death » ; Hixon and Jones 2005).

5.2.7 Après tout, est-ce vraiment si important d'étudier les mécanismes densité-dépendants ?

Rose et al. 2001 rappellent que chercher à détecter et quantifier la densité-dépendance (via des modèles logistiques par exemple) sans comprendre les mécanismes sous-jacents est analogue à chercher à corrélérer des variables sans comprendre les liens de cause à effets : l'intérêt d'une telle démarche est limité, insatisfaisant scientifiquement, voire dangereux. En effet, comme cela a déjà été mentionné en introduction, une mauvaise compréhension de la nature et de l'intensité des mécanismes densité-dépendants et/ou des stades de vie auxquels ils interviennent peut avoir des conséquences sérieuses pour la gestion des espèces (e.g. Andersen et al. 2017). Elle peut notamment se traduire par une modélisation incorrecte de la dynamique des populations concernées, augmentant alors leur risque de déclin ou d'extinction via des mesures de gestion inadaptées (Rose et al. 2001; Minto et al. 2008). Cela explique sans doute les efforts accrus observés ces dernières années pour identifier les mécanismes densité-dépendants régulant les populations marines (e.g. Holbrook and Schmitt 2002; Hixon and Jones 2005; Okamoto et al. 2012; van Poorten et al. 2018).

¹⁶ Le même raisonnement peut être appliqué entre la compétition trophique et les maladies « au sens large » (virus, bactéries, parasites). Les maladies touchent généralement les individus les plus faibles, caractérisés par de réserves énergétiques réduites, qui elles-mêmes sont probablement dues à une compétition pour des ressources trophiques limitées.

A l'inverse, une meilleure compréhension des mécanismes de régulation peut permettre de modéliser et prédire plus efficacement la dynamique des populations (Hunsicker et al. 2011; Okamoto et al. 2012), réduisant alors le risque de surexploitation. Il est également possible d'envisager une meilleure gestion spatialisée des nourriceries en privilégiant la conservation et la restauration des habitats essentiels (zones de refuge et/ou zones de nourrissage) selon la nature des mécanismes régulateurs et le type d'écosystèmes concernés. De même, mieux comprendre les mécanismes de régulation ouvre la voie à une meilleure anticipation des effets du changement global (Siddon et al. 2013) et devrait permettre de formuler des scénarios prospectifs de restauration des nourriceries plus réalistes (Rochette et al. 2010; Archambault et al. 2018) en affinant les liens entre qualité de l'habitat (e.g. disponibilité alimentaire) et production des juvéniles.

5.3 Conclusion

Si la thèse actuelle ne prouve pas l'existence d'une limitation trophique sur les sites qu'elle a étudiés, elle apporte néanmoins des résultats écologiques supplémentaires qui suggèrent l'importance des proies macrobenthiques dans la régulation des populations juvéniles au sein des nourriceries. Cette thèse a permis de tester une nouvelle approche méthodologique et d'identifier ses avantages, notamment son caractère générique, tout en soulignant ses limites, qui sont celles des approches cherchant à fournir des estimations absolues. Elle offre également des éléments de réflexion sur les perspectives de recherches futures, mais rappelle néanmoins les difficultés d'apporter des preuves robustes supportant (ou réfutant) l'hypothèse de limitation trophique avec les données dont nous disposons aujourd'hui. De la même façon que le débat sur l'existence des mécanismes de régulation ne s'est réellement dissipé que lorsque des séries temporelles longues sont devenues disponibles (Rose et al. 2001; Brook and Bradshaw 2006), l'importance de la limitation trophique comme mécanisme de régulation des populations juvéniles au sein des nourriceries ne sera probablement élucidée qu'avec un accroissement des séries temporelles et une multiplication des cas d'étude.

Bibliographie générale

- Allen, P. L. 1983. Feeding behaviour of *Asterias rubens* (L.) on soft bottom bivalves: a study in selective predation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **70**: 79–90.
- Amara, R. 2004. 0-group flatfish growth conditions on a nursery ground (Bay of Canche, Eastern English Channel). *Hydrobiologia* **518**: 23–32.
- Amara, R., P. Laffargue, J. M. Dewarumez, C. Maryniak, F. Lagardère, and C. Luzac. 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., and C. Paul. 2003. Seasonal patterns in the fish and epibenthic crustaceans community of an intertidal zone with particular reference to the population dynamics of plaice and brown shrimp. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **56**: 807–818. doi:10.1016/S0272-7714(02)00315-3
- Andersen, K. H., N. S. Jacobsen, T. Jansen, and J. E. Beyer. 2017. When in life does density dependence occur in fish populations? *Fish Fish.* **18**: 656–667.
- Anderson, J. T. 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* **8**: 55–66.
- Anderson, S. C., A. B. Cooper, O. P. Jensen, and others. 2017. Improving estimates of population status and trend with superensemble models. *Fish Fish.* **18**: 732–741.
- Anger, K., U. Rogal, G. Schriever, and C. Valentin. 1977. In-situ investigations on the echinoderm *Asterias rubens* as a predator of soft-bottom communities in the western Baltic Sea. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* **29**: 439.
- Archambault, B., O. Le Pape, L. Baulier, Y. Vermard, M. Véron, and E. Rivot. 2016. Adult-mediated connectivity affects inferences on population dynamics and stock assessment of nursery-dependent fish populations. *Fish. Res.* **181**: 198–213.
- Archambault, B., O. Le Pape, N. Bousquet, and E. Rivot. 2014. Density-dependence can be revealed by modelling the variance in the stock–recruitment process: an application to flatfish. *ICES J. Mar. Sci.* **71**: 2127–2140.
- Archambault, B., E. Rivot, M. Savina, and O. Le Pape. 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.
- Armstrong, J. D. 1997. Self-thinning in juvenile sea trout and other salmonid fishes revisited. *J. Anim. Ecol.* **519**–526.
- Armstrong, J. D. 2005. Spatial variation in population dynamics of juvenile Atlantic salmon: implications for conservation and management. *J. Fish Biol.* **67**: 35–52.
- Asmus, H. 1987. Secondary production of an intertidal mussel bed community related to its storage and turnover compartments. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Oldendorf* **39**: 251–266.

- Ayllón, D., A. Almodóvar, G. G. Nicola, I. Parra, and B. Elvira. 2012. Modelling carrying capacity dynamics for the conservation and management of territorial salmonids. *Fish. Res.* **134**: 95–103.
- Bailey, K. M., L. Ciannelli, M. Hunsicker, A. Rindorf, S. Neuenfeldt, C. Möllmann, F. Guichard, and G. Huse. 2010. Comparative analysis of marine ecosystems: workshop on predator–prey interactions. *Biol. Lett.* **6**: 579–581. doi:10.1098/rsbl.2010.0326
- Baird, D., and R. E. Ulanowicz. 1989. The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. *Ecol. Monogr.* **59**: 329–364.
- Baker, R., and M. Sheaves. 2009. Overlooked small and juvenile piscivores dominate shallow-water estuarine “refuges” in tropical Australia. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **85**: 618–626.
- Barbier, E. B., S. D. Hacker, C. Kennedy, E. W. Koch, A. C. Stier, and B. R. Silliman. 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecol. Monogr.* **81**: 169–193.
- Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, and others. 2011. Has the Earth’s sixth mass extinction already arrived? *Nature* **471**: 51.
- Beaugrand, G., K. M. Brander, J. A. Lindley, S. Souissi, and P. C. Reid. 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* **426**: 661.
- Beaugrand, G., and R. R. Kirby. 2010. Climate, plankton and cod. *Glob. Change Biol.* **16**: 1268–1280.
- Beck, M. W., K. L. Heck Jr, K. W. Able, and others. 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.
- Beddingfield, S. D., and J. B. McClintock. 1993. Feeding behavior of the sea star *Astropecten articulatus* (Echinodermata: Asteroidea): an evaluation of energy-efficient foraging in a soft-bottom predator. *Mar. Biol.* **115**: 669–676.
- Begon, M., L. Firbank, and R. Wall. 1986. Is there a self-thinning rule for animal populations? *Oikos* **122**–124.
- Benke, A. C., and A. D. Huryn. 2010. Benthic invertebrate production—facilitating answers to ecological riddles in freshwater ecosystems. *J. North Am. Benthol. Soc.* **29**: 264–285.
- Bennett, B. A., and G. M. Branch. 1990. Relationships between production and consumption of prey species by resident fish in the Bot, a cool temperate South African estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **31**: 139–155.
- Bergman, M. J. N., H. W. Van der Veer, A. Stam, and D. Zuidema. 1989. Transport mechanisms of larval plaice (*Pleuronectes platessa* L.) from the coastal zone into the Wadden Sea nursery area. *Rapp. Procès-Verbaux La Réunion. Cons. Int. Pour Explor. Mer* **191**: 43–49.
- Bergman, M. J. N., H. W. Van der Veer, and J. J. Zulstra. 1988. Plaice nurseries: effects on recruitment. *J. Fish Biol.* **33**: 201–218.

- Besyst, B., A. Cattrijsse, and J. Mees. 1999. Feeding ecology of juvenile flatfishes of the surf zone of a sandy beach. *J. Fish Biol.* **55**: 1171–1186.
- Beukema, J., and R. Dekker. 2013. Evaluation of Brey's production/biomass model on the basis of a long-term data set on a clam population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **489**: 163–175. doi:10.3354/meps10409
- Beukema, J. J. 1974. Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **8**: 94–107.
- Beukema, J. J., G. C. Cadée, R. Dekker, and C. J. M. Philippart. 2014. Annual and spatial variability in gains of body weight in *Macoma balthica* (L.): relationships with food supply and water temperature. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **457**: 105–112.
- Beukema, J. J., and W. De Bruin. 1977. Seasonal changes in dry weight and chemical composition of the soft parts of the tellinid bivalve *Macoma balthica* in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **11**: 42–55.
- Beverton, R. J. H. 1995. Spatial limitation of population size; the concentration hypothesis. *Neth. J. Sea Res.* **34**: 1–6.
- Birch, L. C. 1957. The meanings of competition. *Am. Nat.* **91**: 5–18.
- Biro, P. A., J. R. Post, and E. A. Parkinson. 2003. From individuals to populations: prey fish risk-taking mediates mortality in whole-system experiments. *Ecology* **84**: 2419–2431.
- Boddeke, R. 1976. The seasonal migration of the brown shrimp *Crangon crangon*. *Neth. J. Sea Res.* **10**: 103–130.
- Boisclair, D., and W. C. Leggett. 1985. Rates of food exploitation by littoral fishes in a mesotrophic north-temperate lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42**: 556–566.
- Bolam, S. G., C. R. S. Barrio-Frojan, and J. D. Eggleton. 2010. Macrofaunal production along the UK continental shelf. *J. Sea Res.* **64**: 166–179.
- Bolam, S. G., and J. D. Eggleton. 2014. Macrofaunal production and biological traits: spatial relationships along the UK continental shelf. *J. Sea Res.* **88**: 47–58.
- Bouchereau, J.-L., and O. Guelorget. 1998. Comparison of three Gobiidae (Teleostei) life history strategies over their geographical range. *Oceanol. Acta* **21**: 503–517.
- Boyce, D. G., M. R. Lewis, and B. Worm. 2010. Global phytoplankton decline over the past century. *Nature* **466**: 591–596.
- Breteler, W. K. 1975. Food consumption, growth and energy metabolism of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*. *Neth. J. Sea Res.* **9**: 255–272.
- Brey, T. 1990. Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. *Meeresforsch. MAR RES* **32**: 329–343.
- Brey, T. 2001. Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook. Version 01.2. Available at <http://www.thomas-brey.de/science/virtualhandbook/>.

- Brey, T. 2012. A multi-parameter artificial neural network model to estimate macrobenthic invertebrate productivity and production: Macrobenthic production model. *Limnol. Oceanogr. Methods* **10**: 581–589. doi:10.4319/lom.2012.10.581
- Brey, T., A. Jarre-Teichmann, and O. Borlich. 1996. Artificial neural network versus multiple linear regression: predicting P/B ratios from empirical data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **140**: 251–256.
- Brey, T., C. Müller-Wiegmann, Z. M. C. Zittier, and W. Hagen. 2010. Body composition in aquatic organisms — A global data bank of relationships between mass, elemental composition and energy content. *J. Sea Res.* **64**: 334–340. doi:10.1016/j.seares.2010.05.002
- Brind'Amour, A., P. Laffargue, J. Morin, S. Vaz, A. Foveau, and H. Le Bris. 2014. Morphospecies and taxonomic sufficiency of benthic megafauna in scientific bottom trawl surveys. *Cont. Shelf Res.* **72**: 1–9.
- Brook, B. W., and C. J. Bradshaw. 2006. Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198 species. *Ecology* **87**: 1445–1451.
- Brown, C. J., A. Broadley, M. F. Adame, T. A. Branch, M. P. Turschwell, and R. M. Connolly. 2018. The assessment of fishery status depends on fish habitats. *Fish Fish.* **00**: 1–14. doi:10.1111/faf.12318
- Bunting, L., P. R. Leavitt, G. L. Simpson, B. Wissel, K. R. Laird, B. F. Cumming, A. St Amand, and D. R. Engstrom. 2016. Increased variability and sudden ecosystem state change in Lake Winnipeg, Canada, caused by 20th century agriculture. *Limnol. Oceanogr.* **61**: 2090–2107.
- Burd, B. J., T. A. Macdonald, and A. van Roodselaar. 2012. Towards Predicting Basin-Wide Invertebrate Organic Biomass and Production in Marine Sediments from a Coastal Sea. *PLoS ONE* **7**: e40295. doi:10.1371/journal.pone.0040295
- Butchart, S. H., M. Walpole, B. Collen, and others. 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* **328**: 1164–1168.
- Byström, P., J. Andersson, L. Persson, and A. M. De Roos. 2004. Size-dependent resource limitation and foraging-predation risk trade-offs: growth and habitat use in young arctic char. *Oikos* **104**: 109–121.
- Cabral, H. N., M. Lopes, and R. Loeper. 2002. Trophic niche overlap between flatfishes in a nursery area on the Portuguese coast. *Sci. Mar.* **66**: 293–300.
- Callaway, R. 2006. Tube worms promote community change. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **308**: 49–60.
- Callaway, R., N. Desroy, S. F. Dubois, J. Fournier, M. Frost, L. Godet, V. J. Hendrick, and M. Rabaut. 2010. Ephemeral bio-engineers or reef-building polychaetes: how stable are aggregations of the tube worm *Lanice conchilega* (Pallas, 1766)? *Integr. Comp. Biol.* **50**: 237–250.
- Capuzzo, E., C. P. Lynam, J. Barry, and others. 2018. A decline in primary production in the North Sea over 25 years, associated with reductions in zooplankton abundance and fish stock recruitment. *Glob. Change Biol.* **24**: e352–e364.

- Cardinale, B. J., J. E. Duffy, A. Gonzalez, and others. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* **486**: 59.
- Cartes, J. E., T. Brey, J. C. Sorbe, and F. Maynou. 2002. Comparing production biomass ratios of benthos and suprabenthos in macrofaunal marine crustaceans. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59**: 1616–1625.
- Ceballos, G., P. R. Ehrlich, A. D. Barnosky, A. García, R. M. Pringle, and T. M. Palmer. 2015. Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci. Adv.* **1**: e1400253.
- Chassot, E., S. Bonhommeau, N. K. Dulvy, F. Mélin, R. Watson, D. Gascuel, and O. Le Pape. 2010. Global marine primary production constrains fisheries catches. *Ecol. Lett.* **13**: 495–505.
- Chevillat, X., S. Tecchio, A. Chaalali, and others. 2018. Global Changes Jeopardize the Trophic Carrying Capacity and Functioning of Estuarine Ecosystems. *Ecosystems* 1–23.
- Choy, S. C. 1986. Natural diet and feeding habits of the crabs *Liocarcinus puber* and *L. holsatus* (Decapoda, Brachyura, Portunidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **31**: 87–99.
- Christensen, A. M. 1970. Feeding biology of the sea star *Astropecten irregularis* Pennant. *Ophelia* **8**: 1–134.
- Christensen, V., C. J. Walters, and D. Pauly. 2005. Ecopath with Ecosim: a user's guide. *Fish. Cent. Univ. Br. Columbia Vanc.* **154**.
- Ciotti, B. J., T. E. Targett, and M. T. Burrows. 2013. Decline in growth rate of juvenile European plaice (*Pleuronectes platessa*) during summer at nursery beaches along the west coast of Scotland. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **70**: 720–734.
- Ciotti, B. J., T. E. Targett, R. D. Nash, and A. J. Geffen. 2014. Growth dynamics of European plaice *Pleuronectes platessa* L. in nursery areas: a review. *J. Sea Res.* **90**: 64–82.
- Collie, J. S. 1987. Food consumption by yellowtail flounder in relation to production of its benthic prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **36**: 205–213.
- Coma, R., M. Ribes, J.-M. Gili, and M. Zabala. 2000. Seasonality in coastal benthic ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* **15**: 448–453.
- Conq, C., J.-C. Dauvin, and J.-C. Lorgeré. 1998. Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff de 1991 à 1997. *Cah. Biol. Mar.* **39**: 207–212.
- Courrat, A., J. Lobry, D. Nicolas, P. Laffargue, R. Amara, M. Lepage, M. Girardin, and O. Le Pape. 2009. Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **81**: 179–190.
- Creutzberg, F., G. C. A. Duineveld, and G. J. Van Noort. 1987. The effect of different numbers of tickler chains on beam-trawl catches. *ICES J. Mar. Sci.* **43**: 159–168.
- Creutzberg, F., and J. I. Witte. 1989. An attempt to estimate the predatory pressure exerted by the lesser weever, *Trachinus vipera* Cuvier, in the southern North Sea. *J. Fish Biol.* **34**: 429–449.

- Curtis, C. J., and G. L. Simpson. 2014. Trends in bulk deposition of acidity in the UK, 1988–2007, assessed using additive models. *Ecol. Indic.* **37**: 274–286.
- Cushman, R. M., H. H. Shugart, S. G. Hildebrand, and J. W. Elwood. 1978. The effect of growth curve and sampling regime on instantaneous-growth, removal-summation, and Hynes/Hamilton estimates of aquatic insect production: A computer simulation. *Limnol. Oceanogr.* **23**: 184–189.
- Cusson, M., and E. Bourget. 2005. Global patterns of macroinvertebrate production in marine benthic habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **297**: 1–14.
- Cusson, M., J.-F. Plante, and C. Genest. 2006. Effect of different sampling designs and methods on the estimation of secondary production: A simulation. *Limnol. Oceanogr. Methods* **4**: 38–48.
- Dahlgren, C., G. Kellison, A. Adams, and others. 2006. Marine nurseries and effective juvenile habitats: concepts and applications. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* **312**: 291–295.
- Darnaude, A. M. 2005. Fish ecology and terrestrial carbon use in coastal areas: implications for marine fish production. *J. Anim. Ecol.* **74**: 864–876.
- Darnaude, A. M., M. L. Harmelin-Vivien, and C. Salen-Picard. 2001. Food partitioning among flatfish (Pisces: Pleuronectiforms) juveniles in a Mediterranean coastal shallow sandy area. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **81**: 119–127.
- Darnaude, A. M., C. Salen-Picard, N. V. Polunin, and M. L. Harmelin-Vivien. 2004. Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oecologia* **138**: 325–332.
- Dauvin, J. C. 1998. The fine sand *Abra alba* community of the Bay of Morlaix twenty years after the Amoco Cadiz oil spill. *Mar. Pollut. Bull.* **36**: 669–676.
- Dauvin, J. C., N. Desroy, A. L. Janson, C. Vallet, and S. Duhamel. 2006. Recent changes in estuarine benthic and suprabenthic communities resulting from the development of harbour infrastructure. *Mar. Pollut. Bull.* **53**: 80–90.
- Dauvin, J.-C. 2000. The muddy fine sand *Abra alba*–*Melinna palmata* community of the Bay of Morlaix twenty years after the Amoco Cadiz oil spill. *Mar. Pollut. Bull.* **40**: 528–536.
- Dauvin, J.-C. 2008. Effects of heavy metal contamination on the macrobenthic fauna in estuaries: the case of the Seine estuary. *Mar. Pollut. Bull.* **57**: 160–169.
- Dauvin, J.-C., G. Bachelet, A.-L. Barillé, H. Blanchet, X. De Montaudouin, N. Lavesque, and T. Ruellet. 2009. Benthic indicators and index approaches in the three main estuaries along the French Atlantic coast (Seine, Loire and Gironde). *Mar. Ecol.* **30**: 228–240.
- Dauvin, J.-C., and N. Desroy. 2005. The food web in the lower part of the Seine estuary: a synthesis of existing knowledge. *Hydrobiologia* **540**: 13–27.

- Dauvin, J.-C., J.-M. Dewarumez, B. Elkaim, D. Bernardo, J.-M. Fromentin, and F. Ibanez. 1993. Cinétique de *Abra alba* (mollusque bivalve) de 1977 à 1991 en Manche-Mer du Nord, relation avec les facteurs climatiques. *Oceanol. Acta* **16**: 413–422.
- Dauvin, J.-C., and P. Gillet. 1991. Spatio-temporal variability in population structure of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Annelida: Polychaeta) from the Bay of Seine (eastern English Channel). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **152**: 105–122.
- Dauvin, J.-C., M. Joncourt, D. Latrouite, and G. Raguénès. 1989. Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff de 1983 à 1987. *Cah. Biol. Mar.* **30**: 5–10.
- Dauvin, J.-C., S. Lucas, M. Navon, S. Lesourd, Y. Mear, E. Poizot, and S. Alizier. 2017. Does the hydrodynamic, morphometric and sedimentary environment explain the structure of soft-bottom benthic assemblages in the Eastern Bay of Seine (English Channel)? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **189**: 156–172.
- Dayton, P. K., G. A. Robilliard, R. T. Paine, and L. B. Dayton. 1974. Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. *Ecol. Monogr.* **44**: 105–128.
- De Smet, B., A.-S. D'Hondt, P. Verhelst, and others. 2015. Biogenic reefs affect multiple components of intertidal soft-bottom benthic assemblages: the *Lanice conchilega* case study. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **152**: 44–55.
- De Vlas, J. 1979. Annual food intake by plaice and flounder in a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea, with special reference to consumption of regenerating parts of macrobenthic prey. *Neth. J. Sea Res.* **13**: 117–153.
- Degen, R., L. L. Jørgensen, P. Ljubin, I. H. Ellingsen, H. Pehlke, and T. Brey. 2016. Patterns and drivers of megabenthic secondary production on the Barents Sea shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **546**: 1–16.
- Delpech, C., A. Courrat, S. Pasquaud, and others. 2010. Development of a fish-based index to assess the ecological quality of transitional waters: The case of French estuaries. *Mar. Pollut. Bull.* **60**: 908–918. doi:10.1016/j.marpolbul.2010.01.001
- Demain, D. K., A. Gallego, A. Jaworski, I. G. Priede, and E. G. Jones. 2011. Diet and feeding niches of juvenile *Gadus morhua*, *Melanogrammus aeglefinus* and *Merlangius merlangus* during the settlement transition in the northern North Sea. *J. Fish Biol.* **79**: 89–111.
- Desaunay, Y., J.-B. Perodou, and P. Beillois. 1981. Etude des nurseries de poissons du littoral de la Loire-Atlantique. *Sci. Pêche* **319**: 1–23.
- Desroy, N., and C. Retière. 2001. Long-term changes in muddy fine sand community of the Rance Basin: role of recruitment. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* **81**: 553–564.
- Dewarumez, J. M., A. Belgrano, J. Craeymeersch, S. Duquesne, C. Heip, D. Hilde, and M. Vincx. 1993. Influence de la circulation des masses d'eaux dans la dynamique du peuplement *Abra alba* de la Baie sud de la Mer du Nord. *J. Rech. Ocean.* **18**: 1–4.

- Díaz, S., J. Fargione, F. S. Chapin III, and D. Tilman. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol.* **4**: e277.
- Dirzo, R., H. S. Young, M. Galetti, G. Ceballos, N. J. Isaac, and B. Collen. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* **345**: 401–406.
- Dolbeth, M., P. G. Cardoso, T. F. Grilo, M. D. Bordalo, D. Raffaelli, and M. A. Pardal. 2011. Long-term changes in the production by estuarine macrobenthos affected by multiple stressors. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **92**: 10–18. doi:10.1016/j.ecss.2010.12.006
- Dolbeth, M., M. Cusson, R. Sousa, and M. A. Pardal. 2012. Secondary production as a tool for better understanding of aquatic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **69**: 1230–1253. doi:10.1139/f2012-050
- Dolbeth, M., A. I. Lillebø, P. G. Cardoso, S. M. Ferreira, and M. A. Pardal. 2005. Annual production of estuarine fauna in different environmental conditions: An evaluation of the estimation methods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **326**: 115–127. doi:10.1016/j.jembe.2005.05.010
- Dolbeth, M., F. Martinho, R. Leitão, H. Cabral, and M. A. Pardal. 2007. Strategies of *Pomatoschistus minutus* and *Pomatoschistus microps* to cope with environmental instability. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **74**: 263–273.
- Dolbeth, M., F. Martinho, R. Leitão, H. Cabral, and M. A. Pardal. 2008a. Feeding patterns of the dominant benthic and demersal fish community in a temperate estuary. *J. Fish Biol.* **72**: 2500–2517.
- Dolbeth, M., F. Martinho, I. Viegas, H. Cabral, and M. A. Pardal. 2008b. Estuarine production of resident and nursery fish species: Conditioning by drought events? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **78**: 51–60. doi:10.1016/j.ecss.2007.11.021
- Doornbos, G., and F. Twisk. 1987. Density, growth and annual food consumption of gobiid fish in the saline Lake Grevelingen, The Netherlands. *Neth. J. Sea Res.* **21**: 45–74. doi:10.1016/0077-7579(87)90022-6
- Dorel, D., C. Koutsikopoulos, Y. Desaunay, and J. Marchand. 1991. Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* (L.)) in the nursery ground of the Bay of Vilaine (Northern Bay of Biscay). *Neth. J. Sea Res.* **27**: 297–306.
- Dorenbosch, M., M. G. Grol, A. de Groene, G. van der Velde, and I. Nagelkerken. 2009. Piscivore assemblages and predation pressure affect relative safety of some back-reef habitats for juvenile fish in a Caribbean bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **379**: 181–196.
- Ducrottoy, J.-P., and J.-C. Dauvin. 2008. Estuarine conservation and restoration: The Somme and the Seine case studies (English Channel, France). *Mar. Pollut. Bull.* **57**: 208–218.
- Dunham, J. B., B. R. Dickerson, E. Beever, R. D. Duncan, and G. L. Vinyard. 2000. Effects of food limitation and emigration on self-thinning in experimental minnow cohorts. *J. Anim. Ecol.* **69**: 927–934.

- Durieux, E. D., M.-L. Bégout, P. Pinet, and P. Sasal. 2010. Digenean metacercariae parasites as natural tags of habitat use by 0-group common sole *Solea solea* in nearshore coastal areas: A case study in the embayed system of the Pertuis Charentais (Bay of Biscay, France). *J. Sea Res.* **64**: 107–117.
- Edwards, R., and J. H. Steele. 1968. The ecology of 0-group plaice and common dabs at Loch Ewe I. Population and food. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **2**: 215–238.
- Elliott, J. M. 1993. The self-thinning rule applied to juvenile sea-trout, *Salmo trutta*. *J. Anim. Ecol.* 371–379.
- Elliott, J. M., and L. Persson. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. *J. Anim. Ecol.* 977–991.
- Elliott, M., and V. Quintino. 2007. The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Mar. Pollut. Bull.* **54**: 640–645.
- Evans, S. 1983. Production, predation and food niche segregation in a marine shallow soft-bottom community. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Oldendorf* **10**: 147–157.
- Evans, S. 1984. Energy budgets and predation impact of dominant epibenthic carnivores on a shallow soft bottom community at the Swedish west coast. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **18**: 651–672.
- Field, I. C., C. J. Bradshaw, H. R. Burton, and M. A. Hindell. 2007. Differential resource allocation strategies in juvenile elephant seals in the highly seasonal Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **331**: 281–290.
- Fiksen, Ø., and C. Jørgensen. 2011. Model of optimal behaviour in fish larvae predicts that food availability determines survival, but not growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **432**: 207–219.
- Fonds, M. 1973. Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*pomatoschistus*, gobiidae, pisces). *Neth. J. Sea Res.* **6**: 417–478.
- Fonds, M. 1979. A seasonal fluctuation in growth rate of young plaice (*Pleuronectes platessa*) and sole (*Solea solea*) in the laboratory at constant temperatures and a natural daylight cycle, p. 151–156. *In* Cyclic phenomena in marine plants and animals. E. Naylor and R.G. Hartnoll.
- Fonds, M., R. Cronie, A. D. Vethaak, and P. Van Der Puyl. 1992. Metabolism, food consumption and growth of plaice (*Pleuronectes platessa*) and flounder (*Platichthys flesus*) in relation to fish size and temperature. *Neth. J. Sea Res.* **29**: 127–143. doi:10.1016/0077-7579(92)90014-6
- Fonseca, V. F., C. Vinagre, and H. N. Cabral. 2006. Growth variability of juvenile soles *Solea solea* and *Solea senegalensis*, and comparison with RNA: DNA ratios in the Tagus estuary, Portugal. *J. Fish Biol.* **68**: 1551–1562.
- Forcucci, D., and J. M. Lawrence. 1986. Effect of low salinity on the activity, feeding, growth and absorption efficiency of *Luidia clathrata* (Echinodermata: Asteroidea). *Mar. Biol.* **92**: 315–321.
- França, S., C. Vinagre, M. J. Costa, and H. N. Cabral. 2004. Use of the coastal areas adjacent to the Douro estuary as a nursery area for pouting, *Trisopterus luscus* Linnaeus, 1758. *J. Appl. Ichthyol.* **20**: 99–104.

- Frank, K. T., B. Petrie, J. S. Choi, and W. C. Leggett. 2005. Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science* **308**: 1621–1623.
- Freire, J. 1996. Feeding ecology of *Liocarcinus depurator* (Decapoda: Portunidae) in the Ria de Arousa (Galicia, north-west Spain): effects of habitat, season and life history. *Mar. Biol.* **126**: 297–311.
- Freitas, V., S. A. Kooijman, and H. W. van der Veer. 2012. Latitudinal trends in habitat quality of shallow-water flatfish nurseries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **471**: 203–214.
- Freitas, V., K. Lika, J. I. Witte, and H. W. van der Veer. 2011. Food conditions of the sand goby *Pomatoschistus minutus* in shallow waters: An analysis in the context of Dynamic Energy Budget theory. *J. Sea Res.* **66**: 440–446. doi:10.1016/j.seares.2011.05.008
- Frid, C. L. J., J. B. Buchanan, and P. R. Garwood. 1996. Variability and stability in benthos: twenty-two years of monitoring off Northumberland. *ICES J. Mar. Sci.* **53**: 978–980.
- Fromentin, J. M., F. Ibanez, J.-C. Dauvin, J. M. Dewarumez, and B. Elkaim. 1997. Long-term changes of four macrobenthic assemblages from 1978 to 1992. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **77**: 287–310.
- Fromentin, J.-M., and F. Ibanez. 1994. Year-to-Year changes in meteorological features of the french coast area during the last half-century-examples of 2 biological responses. *Oceanol. Acta* **17**: 285–296.
- Fuhrmann, M. M., T. Pedersen, V. Ramasco, and E. M. Nilssen. 2015. Macrobenthic biomass and production in a heterogenic subarctic fjord after invasion by the red king crab. *J. Sea Res.* **106**: 1–13.
- Gaymer, C. F., C. Dutil, and J. H. Himmelman. 2004. Prey selection and predatory impact of four major sea stars on a soft bottom subtidal community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **313**: 353–374. doi:10.1016/j.jembe.2004.08.022
- Gee, J. M. 1989. An ecological and economic review of meiofauna as food for fish. *Zool. J. Linn. Soc.* **96**: 243–261.
- Geffen, A. J., R. D. Nash, K. Dau, and A. J. Harwood. 2011. Sub-cohort dynamics of 0-group plaice, *Pleuronectes platessa* L., in the Northern Irish Sea: Settlement, growth and mortality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **400**: 108–119.
- Geffen, A. J., H. W. Van der Veer, and R. D. M. Nash. 2007. The cost of metamorphosis in flatfishes. *J. Sea Res.* **58**: 35–45.
- Ghertsos, K., C. Luczak, and J.-C. Dauvin. 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.
- Ghertsos, K., C. Luczak, J.-M. Dewarumez, and J.-C. Dauvin. 2000. Influence of spatial scales of observation on temporal change in diversity and trophic structure of fine-sand communities from the English Channel and the southern North Sea. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **57**: 1481–1487.

- Gibson, R. N. 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Neth. J. Sea Res.* **32**: 191–206.
- Gibson, R. N., L. Robb, H. Wennhage, and M. T. Burrows. 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., O. Le Pape, Y. Désaunay, J. Morin, D. Guérault, and R. Amara. 2006. Are growth and density quantitative indicators of essential fish habitat quality? An application to the common sole *Solea solea* nursery grounds. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **69**: 96–106. doi:10.1016/j.ecss.2006.02.006
- Gislason, H., N. Daan, J. C. Rice, and J. G. Pope. 2010. Size, growth, temperature and the natural mortality of marine fish. *Fish Fish.* **11**: 149–158.
- Gorham, E. 1979. Shoot height, weight and standing crop in relation to density of monospecific plant stands. *Nature* **279**: 148.
- Guillou, M. 1983. La croissance d'*Asterias rubens* L.(Echinodermata Asteroidea) en Baie de Douarnenez (Finistère). *Annales de l'Institut océanographique*. Institut océanographique. 141–153.
- Gulland, J. A. 1965. Survival of youngest stages of fish and its relation to year-class strength. *Spec Publ Int Comm NW Atl Fish* **6**: 363–371.
- Halpern, B. S., S. Walbridge, K. A. Selkoe, and others. 2008. A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* **319**: 948–952. doi:10.1126/science.1149345
- Hamerlynck, O., and K. Hostens. 1993. Growth, feeding, production, and consumption in 0-group bib (*Trisopterus luscus* L.) and whiting (*Merlangius merlangus* L.) in a shallow coastal area of the south-west Netherlands. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **50**: 81–91.
- Harden Jones, F. R. 1968. Fish migration, Edward Arnold.
- Helfman, G. S., J. L. Meyer, and W. N. McFarland. 1982. The ontogeny of twilight migration patterns in grunts (Pisces: Haemulidae). *Anim. Behav.* **30**: 317–326.
- Henderson, P. A., R. M. Seaby, and J. R. Somes. 2006. A 25-year study of climatic and density-dependent population regulation of common shrimp *Crangon crangon* (Crustacea: Caridea) in the Bristol Channel. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **86**: 287–298.
- Herrando-Pérez, S., S. Delean, B. W. Brook, and C. J. Bradshaw. 2012. Density dependence: an ecological Tower of Babel. *Oecologia* **170**: 585–603.
- Hessler, R. R., and H. L. Sanders. 1967. Faunal diversity in the deep-sea. *Deep Sea Res.* **14**: 65–78.
- Hilborn, R. 2002. The dark side of reference points. *Bull. Mar. Sci.* **70**: 403–408.
- Hilborn, R. 2016. Correlation and causation in fisheries and watershed management. *Fisheries* **41**: 18–25.
- Hily, C. 1976. Ecologie benthique des pertuis charentais. PhD Thesis. Université de Bretagne Occidentale.

- Hinz, H., I. Kröncke, and S. Ehrich. 2004. Seasonal and annual variability in an epifaunal community in the German Bight. *Mar. Biol.* **144**: 735–745. doi:10.1007/s00227-003-1239-9
- Hixon, M. A., and G. P. Jones. 2005. Competition, predation, and density-dependent mortality in demersal marine fishes. *Ecology* **86**: 2847–2859.
- Hixon, M. A., S. W. Pacala, and S. A. Sandin. 2002. Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology* **83**: 1490–1508.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp P-V Reun Cons Int Explo Mer* **20**: 1–228.
- Hoegh-Guldberg, O., and J. F. Bruno. 2010. The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science* **328**: 1523–1528.
- Hoffmann, M., C. Hilton-Taylor, A. Angulo, and others. 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* **330**: 1503–1509.
- Holbrook, S. J., and R. J. Schmitt. 2002. Competition for shelter space causes density-dependent predation mortality in damselfishes. *Ecology* **83**: 2855–2868.
- Holland, A. F., A. T. Shaughnessy, and M. H. Hiegel. 1987. Long-term variation in mesohaline Chesapeake Bay macrobenthos: spatial and temporal patterns. *Estuaries* **10**: 227–245.
- Hollowed, A. B., N. Bax, R. Beamish, J. Collie, M. Fogarty, P. Livingston, J. Pope, and J. C. Rice. 2000. Are multispecies models an improvement on single-species models for measuring fishing impacts on marine ecosystems? *ICES J. Mar. Sci.* **57**: 707–719.
- Houde, E. D. 2008. Emerging from Hjort's shadow. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* **41**: 53–70.
- Hufnagl, M., A. Temming, A. Dänhardt, and R. Perger. 2010. Is *Crangon crangon* (L. 1758, Decapoda, Caridea) food limited in the Wadden Sea? *J. Sea Res.* **64**: 386–400.
- Hummel, C., P. Honkoop, and J. van der Meer. 2011. Small is profitable: no support for the optimal foraging theory in sea stars *Asterias rubens* foraging on the blue edible mussel *Mytilus edulis*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **94**: 89–92.
- Hunsicker, M. E., L. Ciannelli, K. M. Bailey, and others. 2011. Functional responses and scaling in predator–prey interactions of marine fishes: contemporary issues and emerging concepts. *Ecol. Lett.* **14**: 1288–1299.
- Huret, M., M. Sourisseau, P. Petitgas, C. Struski, F. Léger, and P. Lazure. 2013. A multi-decadal hindcast of a physical–biogeochemical model and derived oceanographic indices in the Bay of Biscay. *J. Mar. Syst.* **109–110**: S77–S94. doi:10.1016/j.jmarsys.2012.02.009
- Iles, T. C., and R. J. H. Beverton. 1991. Mortality rates of 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.), dab (*Limanda limanda* L.) and turbot (*Scophthalmus maximus* L.) in European waters: I. Statistical analysis of the data and estimation of parameters. *Neth. J. Sea Res.* **27**: 217–235.

- Iles, T. C., and R. J. H. Beverton. 2000. The concentration hypothesis: the statistical evidence. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **57**: 216–227.
- Johnson, A. F., S. R. Jenkins, J. G. Hiddink, and H. Hinz. 2013. Linking temperate demersal fish species to habitat: scales, patterns and future directions: Demersal fish habitat determination. *Fish Fish.* **14**: 256–280. doi:10.1111/j.1467-2979.2012.00466.x
- Johnson, A. F., M. Valls, J. Moranta, S. R. Jenkins, J. G. Hiddink, H. Hinz, and M.-J. Rochet. 2012. Effect of prey abundance and size on the distribution of demersal fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **69**: 191–200. doi:10.1139/f2011-138
- Jørgensen, C., and R. E. Holt. 2013. Natural mortality: its ecology, how it shapes fish life histories, and why it may be increased by fishing. *J. Sea Res.* **75**: 8–18.
- Jørgensen, C., A. F. ard Opdal, and Ø. Fiksen. 2014. Can behavioural ecology unite hypotheses for fish recruitment? *ICES J. Mar. Sci.* **71**: 909–917. doi:10.1093/icesjms/fst083
- Jung, A. S., R. Dekker, M. Germain, C. J. Philippart, J. I. Witte, and H. W. van der Veer. 2017. Long-term shifts in intertidal predator and prey communities in the Wadden Sea and consequences for food requirements and supply. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **579**: 37–53.
- Kaiser, M. J., S. I. Rogers, and D. T. McCandless. 1994. Improving quantitative surveys of epibenthic communities using a modified 2 m beam trawl. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **106**: 131–138.
- Kędra, M., P. E. Renaud, H. Andrade, I. Goszczko, and W. G. Ambrose. 2013. Benthic community structure, diversity, and productivity in the shallow Barents Sea bank (Svalbard Bank). *Mar. Biol.* **160**: 805–819.
- Keeley, E. R. 2003. An experimental analysis of self-thinning in juvenile steelhead trout. *Oikos* **102**: 543–550.
- King, P. A., J. M. Fives, and D. McGrath. 1994. Reproduction, growth and feeding of the dragonet, *Callionymus lyra* (Teleostei: Callionymidae), in Galway Bay, Ireland. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **74**: 513–526.
- Kooijman, B., and S. Kooijman. 2010. Dynamic energy budget theory for metabolic organisation, Cambridge university press.
- Koons, D. N., F. Colchero, K. Hersey, and O. Gimenez. 2015. Disentangling the effects of climate, density dependence, and harvest on an iconic large herbivore’s population dynamics. *Ecol. Appl.* **25**: 956–967.
- Kostecki, C., F. Le Loc’h, J.-M. Roussel, N. Desroy, D. Huteau, P. Riera, H. Le Bris, and O. Le Pape. 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.
- Kostecki, C., S. Rochette, R. Girardin, M. Blanchard, N. Desroy, and O. Le Pape. 2011. Reduction of flatfish habitat as a consequence of the proliferation of an invasive mollusc. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **92**: 154–160. doi:10.1016/j.ecss.2010.12.026

- Kostecki, C., J. M. Roussel, N. Desroy, G. Roussel, J. Lanshere, H. Le Bris, and O. Le Pape. 2012. Trophic ecology of juvenile flatfish in a coastal nursery ground: contributions of intertidal primary production and freshwater particulate organic matter. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **449**: 221–232.
- Kuipers, B. 1975. On the efficiency of a two-metre beam trawl for juvenile plaice (*Pleuronectes platessa*). *Neth. J. Sea Res.* **9**: 69–85.
- Kuipers, B. R., and R. Dapper. 1981. Production of *Crangon crangon* in the tidal zone of the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **15**: 33–53.
- Kuipers, B. R., P. De Wilde, and F. Creutzberg. 1981. Energy flow in a tidal flat ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **5**: 215–221.
- Kuipers, B. R., B. Maccurrin, J. M. Miller, H. W. van der Veer, and J. I. Witte. 1992. Small trawls in juvenile flatfish research: their development and efficiency. *Neth. J. Sea Res.* **29**: 109–117.
- Latour, R. J., J. Gartland, and C. F. Bonzek. 2017. Spatiotemporal trends and drivers of fish condition in Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **579**: 1–17.
- Lazure, P., and F. Dumas. 2008. An external–internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Adv. Water Resour.* **31**: 233–250.
- Le Bris, H., and M. Glémarec. 1995. Les peuplements macrozoobenthiques d'un écosystème côtier sous-saturé en oxygène: la baie de Vilaine (sud-Bretagne). *Oceanol. Acta* **18**: 573–581.
- Le Bris H., Pinsivy L., Saulnier E., Chaalali A., Le Berre T., Brind'Amour A. 2017. Démarche estimation de la capacité d'accueil d'une nourricerie côtière. Profitabilité et qualité écologique de nourriceries côtières de Manche Atlantique. Convention : Agrocampus-ouest / Agence des Aires Marines Protégées. Livrable 3 (26p)
- Le Pape, O., and S. Bonhommeau. 2015. The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. *Fish Fish.* **16**: 373–398. doi:10.1111/faf.12063
- Le Pape, O., F. Chauvet, Y. Désaunay, and D. Guérault. 2003a. Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *J. Sea Res.* **50**: 177–185. doi:10.1016/S1385-1101(03)00061-3
- Le Pape, O., F. Chauvet, S. Mahévas, P. Lazure, D. Guérault, and Y. Désaunay. 2003b. Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France) and the contribution of different habitats to the adult population. *J. Sea Res.* **50**: 139–149. doi:10.1016/S1385-1101(03)00059-5
- Le Pape, O., C. Gilliers, P. Riou, J. Morin, R. Amara, and Y. Désaunay. 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. doi:10.1007/s10750-007-0665-y

- Le Pape, O., D. Guerault, and Y. Desaunay. 2004. Effect of an invasive mollusc, American slipper limpet *Crepidula fornicata*, on habitat suitability for juvenile common sole *Solea solea* in the Bay of Biscay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **277**: 107–115.
- Le Pape, O., J. Modéran, G. Beaunée, and others. 2013. Sources of organic matter for flatfish juveniles in coastal and estuarine nursery grounds: A meta-analysis for the common sole (*Solea solea*) in contrasted systems of Western Europe. *J. Sea Res.* **75**: 85–95. doi:10.1016/j.seares.2012.05.003
- Leggett, W. C., and E. Deblois. 1994. Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Neth. J. Sea Res.* **32**: 119–134.
- Lewis, S. L., and M. A. Maslin. 2015. Defining the anthropocene. *Nature* **519**: 171.
- Liermann, M., and R. Hilborn. 2001. Depensation: evidence, models and implications. *Fish Fish.* **2**: 33–58.
- Litvin, S. Y., M. P. Weinstein, M. Sheaves, and I. Nagelkerken. 2018. What Makes Nearshore Habitats Nurseries for Nekton? An Emerging View of the Nursery Role Hypothesis. *Estuaries Coasts* 1–12.
- Lockwood, S. J. 1980. Density-dependent mortality in 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) populations. *ICES J. Mar. Sci.* **39**: 148–153.
- Lorenzen, K., and K. Enberg. 2002. Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **269**: 49–54.
- Lotze, H. K., H. S. Lenihan, B. J. Bourque, and others. 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* **312**: 1806–1809.
- Luczak, C. 1996. Dynamique du recrutement au sein du peuplement à *Abra alba* dans la baie sud de la Mer du Nord: approche systémique. PhD Thesis. Lille 1.
- Luczak, C., J.-M. Dewarumez, and K. Essink. 1993. First record of the American jack knife clam *Ensis directus* on the French coast of the North Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **73**: 233–235.
- Malthus, T. R. 1798. *An Essay on the Principle of Population, as it Affects the Future Improvement of Society with Remarks on the Speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and Other Writers.* 1st edition. London: J. Johnson.
- Marchand, J. 1993. The influence of seasonal salinity and turbidity maximum variations on the nursery function of the Loire estuary (France). *Netherland J. Aquat. Ecol.* **27**: 427–436.
- Marmin, S., J.-C. Dauvin, and P. Lesueur. 2014. Collaborative approach for the management of harbour-dredged sediment in the Bay of Seine (France). *Ocean Coast. Manag.* **102**: 328–339.
- McCauley, D. J., M. L. Pinsky, S. R. Palumbi, J. A. Estes, F. H. Joyce, and R. R. Warner. 2015. Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. *Science* **347**: 1255641.
- McIntyre, A. D., and A. Eleftheriou. 2005. *Methods for the study of marine benthos*, Blackwell Science.

- McNamara, J. M., and A. I. Houston. 1987. Starvation and predation as factors limiting population size. *Ecology* **68**: 1515–1519.
- Ménard, F., F. Gentil, and J.-C. Dauvin. 1989. Population dynamics and secondary production of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Polychaeta) from the Bay of Seine (eastern English Channel). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **133**: 151–167.
- Minto, C., R. A. Myers, and W. Blanchard. 2008. Survival variability and population density in fish populations. *Nature* **452**: 344–347.
- Modin, J., and L. Pihl. 1994. Differences in growth and mortality of juvenile plaice, *Pleuronectes platessa* L., following normal and extremely high settlement. *Neth. J. Sea Res.* **32**: 331–341.
- Monte-Luna, D., B. W. Brook, M. J. Zetina-Rejón, V. H. Cruz-Escalona, and others. 2004. The carrying capacity of ecosystems. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **13**: 485–495.
- de Morais, L. T., and J.-Y. Bodiou. 1984. Predation on meiofauna by juvenile fish in a western Mediterranean flatfish nursery ground. *Mar. Biol.* **82**: 209–215.
- Morin, A., and N. Bourassa. 1992. Modèles empiriques de la production annuelle et du rapport P/B d'invertébrés benthiques d'eau courante. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **49**: 532–539.
- Morin, A., T. A. Mousseau, and D. A. Roff. 1987. Accuracy and precision of secondary production estimates. *Limnol. Oceanogr.* **32**: 1342–1352.
- Morin, J., P. Riou, C. Bessineton, C. Vedieu, M. Lemoine, S. Simon, and O. Le Pape. 1999. Etude des nourriceries de la baie de Seine orientale et de l'estuaire de la Seine. DRVRHRST99-05.
- Mouny, P., J. C. Dauvin, C. Bessineton, B. Elkaim, and S. Simon. 1998. Biological components from the Seine estuary: first results. *Hydrobiologia* **373**: 333–347.
- Mucha, A. P., M. T. S. Vasconcelos, and A. A. Bordalo. 2005. Spatial and seasonal variations of the macrobenthic community and metal contamination in the Douro estuary (Portugal). *Mar. Environ. Res.* **60**: 531–550.
- Mumby, P. J., A. J. Edwards, J. E. Arias-González, and others. 2004. Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature* **427**: 533–536.
- Myers, R. A., and N. G. Cadigan. 1993. Density-dependent juvenile mortality in marine demersal fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**: 1576–1590.
- Nagelkerken, I., M. Dorenbosch, W. Verberk, E. C. De La Morinière, and G. Van Der Velde. 2000. Day-night shifts of fishes between shallow-water biotopes of a Caribbean bay, with emphasis on the nocturnal feeding of Haemulidae and Lutjanidae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **194**: 55–64.
- Nagelkerken, I., M. Sheaves, R. Baker, and R. M. Connolly. 2015. The seascape nursery: a novel spatial approach to identify and manage nurseries for coastal marine fauna. *Fish Fish.* **16**: 362–371.

- Nash, R. D., and A. J. Geffen. 2012. Mortality through the early life-history of fish: What can we learn from European plaice (*Pleuronectes platessa* L.)? J. Mar. Syst. **93**: 58–68.
- Nash, R. D. M., and A. J. Geffen. 2000. The influence of nursery ground processes in the determination of year-class strength in juvenile plaice *Pleuronectes platessa* L. in Port Erin Bay, Irish Sea. J. Sea Res. **44**: 101–110.
- Nash, R., A. Geffen, M. Burrows, and R. Gibson. 2007. Dynamics of shallow-water juvenile flatfish nursery grounds: application of the self-thinning rule. Mar. Ecol. Prog. Ser. **344**: 231–244. doi:10.3354/meps06933
- Norman, C. P., and M. B. Jones. 1992. Influence of depth, season and moult stage on the diet of the velvet swimming crab *Necora puber* (Brachyura, Portunidae). Estuar. Coast. Shelf Sci. **34**: 71–83.
- del Norte-Campos, A. G. C., and A. Temming. 1994. Daily activity, feeding and rations in gobies and brown shrimp in the northern Wadden Sea. Mar. Ecol.-Prog. Ser. **115**: 41–41.
- del Norte-Campos, A. G. C., and A. Temming. 1998. Population dynamics of the brown shrimp *Crangon crangon* L., in shallow areas of the German Wadden Sea. Fish. Manag. Ecol. **5**: 303–322.
- Nunn, A. D., L. H. Tewson, and I. G. Cowx. 2012. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. Rev. Fish Biol. Fish. **22**: 377–408.
- Ogden, J. C., and P. R. Ehrlich. 1977. The behavior of heterotypic resting schools of juvenile grunts (Pomadasyidae). Mar. Biol. **42**: 273–280.
- Okamoto, D. K., R. J. Schmitt, S. J. Holbrook, and D. C. Reed. 2012. Fluctuations in food supply drive recruitment variation in a marine fish. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. **rsb20121862**.
- Ono, K., R. Licandeo, M. L. Muradian, and others. 2015. The importance of length and age composition data in statistical age-structured models for marine species. ICES J. Mar. Sci. **72**: 31–43.
- Passuni, G., C. Barbraud, A. Chaigneau, and others. 2016. Seasonality in marine ecosystems: Peruvian seabirds, anchovy, and oceanographic conditions. Ecology **97**: 182–193.
- Pawłowska, J., M. Włodarska-Kowalczyk, M. Zajęczkowski, H. Nygard, and J. Berge. 2011. Seasonal variability of meio- and macrobenthic standing stocks and diversity in an Arctic fjord (Adventfjorden, Spitsbergen). Polar Biol. **34**: 833–845.
- Petracco, M., R. S. Cardoso, T. N. Corbisier, and A. Turra. 2012. Secondary production of sandy beach macrofauna: An evaluation of predictive models. Estuar. Coast. Shelf Sci. **115**: 359–365.
- Pezy, J.-P., A. Raoux, S. Marmin, P. Balay, N. Niquil, and J.-C. Dauvin. 2017. Before-After analysis of the trophic network of an experimental dumping site in the eastern part of the Bay of Seine (English Channel). Mar. Pollut. Bull. doi:10.1016/j.marpolbul.2017.02.042
- Philippart, C. J., H. M. van Aken, J. J. Beukema, O. G. Bos, G. C. Cadée, and R. Dekker. 2003. Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. Limnol. Oceanogr. **48**: 2171–2185.

- Pihl, L. 1985. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Oldendorf **22**: 169–179.
- Pihl, L., and R. Rosenberg. 1984. Food selection and consumption of the shrimp *Crangon crangon* in some shallow marine areas in western Sweden. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **15**: 159–168.
- Planque, B., C. Loots, P. Petitgas, U. L. F. Lindstrøm, and S. Vaz. 2011. Understanding what controls the spatial distribution of fish populations using a multi-model approach. *Fish. Oceanogr.* **20**: 1–17.
- Plante, C., and J. A. Downing. 1989. Production of freshwater invertebrate populations in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**: 1489–1498.
- van Poorten, B., J. Korman, and C. Walters. 2018. Revisiting Beverton–Holt recruitment in the presence of variation in food availability. *Rev. Fish Biol. Fish.* **28**: 607–624.
- Post, J. R., E. A. Parkinson, and N. T. Johnston. 1999. Density-dependent processes in structured fish populations: interaction strengths in whole-lake experiments. *Ecol. Monogr.* **69**: 155–175.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at <https://www.R-project.org/>.
- Ramsay, K., M. J. Kaiser, P. G. Moore, and R. N. Hughes. 1997. Consumption of fisheries discards by benthic scavengers: utilization of energy subsidies in different marine habitats. *J. Anim. Ecol.* **884**–896.
- Raoux, A., S. Tecchio, J.-P. Pezy, and others. 2017. Benthic and fish aggregation inside an offshore wind farm: Which effects on the trophic web functioning? *Ecol. Indic.* **72**: 33–46.
- Reiss, H., S. P. Greenstreet, K. Sieben, and others. 2009. Effects of fishing disturbance on benthic communities and secondary production within an intensively fished area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **394**: 201–213.
- Reiss, H., and I. Kröncke. 2004. Seasonal variability of epibenthic communities in different areas of the southern North Sea. *ICES J. Mar. Sci.* **61**: 882–905. doi:10.1016/j.icesjms.2004.06.020
- Reiss, H., and I. Kröncke. 2005. Seasonal variability of infaunal community structures in three areas of the North Sea under different environmental conditions. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **65**: 253–274. doi:10.1016/j.ecss.2005.06.008
- Reiss, H., I. Kroncke, and S. Ehrich. 2006. Estimating the catching efficiency of a 2-m beam trawl for sampling epifauna by removal experiments. *ICES J. Mar. Sci.* **63**: 1453–1464. doi:10.1016/j.icesjms.2006.06.001
- Rijnsdorp, A. D., F. A. Van Beek, S. Flatman, R. M. Millner, J. D. Riley, M. Giret, and R. De Clerck. 1992. Recruitment of sole stocks, *Solea solea* (L.), in the Northeast Atlantic. *Neth. J. Sea Res.* **29**: 173–192.
- Rijnsdorp, A. D., M. Van Stralen, and H. W. Van Der Veer. 1985. Selective tidal transport of North Sea plaice larvae *Pleuronectes platessa* in coastal nursery areas. *Trans. Am. Fish. Soc.* **114**: 461–470.
- Robertson, A. I. 1979. The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia* **38**: 193–202.

- Robin, J. P., and J. Marchand. 1986. Preliminary observations on the feeding activity of fishes during tidal and diel cycles in the Loire Estuary: The Bib *Trisopterus luscus* L. 1758. *Mar. Ecol.* **7**: 181–189.
- Rochette, S., O. Le Pape, J. Vigneau, and E. Rivot. 2013. A hierarchical Bayesian model for embedding larval drift and habitat models in integrated life cycles for exploited fish. *Ecol. Appl.* **23**: 1659–1676.
- Rochette, S., E. Rivot, J. Morin, S. Mackinson, P. Riou, and O. Le Pape. 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. doi:10.1016/j.seares.2009.08.003
- Rogers, S. I. 1994. Population density and growth rate of juvenile sole *Solea solea* (L.). *Neth. J. Sea Res.* **32**: 353–360.
- Rogers, S. I., and S. J. Lockwood. 1989. Observations on the capture efficiency of a two-metre beam trawl for juvenile flatfish. *Neth. J. Sea Res.* **23**: 347–352.
- Romero, E., J. Garnier, G. Billen, A. Ramarson, P. Riou, and R. Le Gendre. 2018. Modeling the biogeochemical functioning of the Seine estuary and its coastal zone: Export, retention, and transformations. *Limnol. Oceanogr.* doi:10.1002/lno.11082
- Rose, K. A., J. H. Cowan Jr, K. O. Winemiller, R. A. Myers, and R. Hilborn. 2001. Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis. *Fish Fish.* **2**: 293–327.
- Rybarczyk, H., and B. Elkaim. 2003. An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **58**: 775–791.
- Salen-Picard, C., A. M. Darnaude, D. Arlhac, and M. L. Harmelin-Vivien. 2002. Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven river run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. *Oecologia* **133**: 380–388.
- Saulnier, E., A. Brind'Amour, A. Tableau, M. M. Rufino, J.-C. Dauvin, C. Luczak, and H. Le Bris. 2018. Seasonality in coastal macrobenthic biomass and its implications for estimating secondary production using empirical models. *Limnol. Oceanogr.* doi:10.1002/lno.11086
- Sauriau, P.-G., V. Mouret, and J.-P. Rincé. 1989. Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanol. Acta* **12**: 193–204.
- Sauriau, P.-G., C. Pichocki-Seyfried, P. Walker, X. De Montaudouin, C. Palud, and M. Héral. 1998. *Crepidula fornicata* L. (mollusque, gastéropode) en baie de Marennes-Oléron: cartographie des fonds par sonar à balayage latéral et estimation du stock. *Oceanol. Acta* **21**: 353–362.
- Savoye, N., A. Aminot, P. Tréguer, M. Fontugne, N. Naulet, and R. Kérouel. 2003. Dynamics of particulate organic matter $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine, France). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **255**: 27–41.

- Scharf, F. S., F. Juanes, and R. A. Rountree. 2000. Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **208**: 229–248.
- Schlacher, T. A., and T. H. Wooldridge. 1996. How sieve mesh size affects sample estimates of estuarine benthic macrofauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **201**: 159–171.
- Schoeman, D. S., M. Wheeler, and M. Wait. 2003. The relative accuracy of standard estimators for macrofaunal abundance and species richness derived from selected intertidal transect designs used to sample exposed sandy beaches. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **58**: 5–16.
- Schückel, S., A. F. Sell, I. Kröncke, and H. Reiss. 2012. Diet overlap among flatfish species in the southern North Sea. *J. Fish Biol.* **80**: 2571–2594. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03309.x
- Schwinghamer, P., B. Hargrave, D. Peer, and C. M. Hawkins. 1986. Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **31**: 131–142.
- Seitz, R. D., H. Wennhage, U. Bergstrom, R. N. Lipcius, and T. Ysebaert. 2014. Ecological value of coastal habitats for commercially and ecologically important species. *ICES J. Mar. Sci.* **71**: 648–665. doi:10.1093/icesjms/fst152
- Selleslagh, J., and R. Amara. 2013. Effect of starvation on condition and growth of juvenile plaice *Pleuronectes platessa*: nursery habitat quality assessment during the settlement period. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **93**: 479–488.
- Sheaves, M., R. Baker, I. Nagelkerken, and R. M. Connolly. 2015. True value of estuarine and coastal nurseries for fish: incorporating complexity and dynamics. *Estuaries Coasts* **38**: 401–414.
- Shepherd, J. G., and D. H. Cushing. 1990. Regulation in fish populations: myth or mirage? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **330**: 151–164.
- Shirley, T. C., and W. B. Stickle. 1982. Responses of *Leptasterias hexactis* (Echinodermata: Asteroidea) to low salinity. *Mar. Biol.* **69**: 155–163.
- Siddon, E. C., T. Kristiansen, F. J. Mueter, K. K. Holsman, R. A. Heintz, and E. V. Farley. 2013. Spatial match-mismatch between juvenile fish and prey provides a mechanism for recruitment variability across contrasting climate conditions in the eastern Bering Sea. *PLoS One* **8**: e84526.
- Sinclair, A. R. E., and P. Arcese. 1995. Population consequences of predation-sensitive foraging: the Serengeti wildebeest. *Ecology* **76**: 882–891.
- Sinclair, A. R., J. M. Fryxell, and G. Caughley. 2006. *Wildlife ecology, conservation, and management*, 2nd ed. Blackwell Publishing.
- Smallegange, I. M., and J. Van Der Meer. 2003. Why do shore crabs not prefer the most profitable mussels? *J. Anim. Ecol.* **72**: 599–607.

- Spitz, J., E. Mourocq, V. Schoen, and V. Ridoux. 2010. Proximate composition and energy content of forage species from the Bay of Biscay: high-or low-quality food? ICES J. Mar. Sci. J. Cons. **67**: 909–915.
- Sprung, M. 1993. Estimating macrobenthic secondary production from body weight and biomass: a field test in a non-boreal intertidal habitat. Mar. Ecol. Prog. Ser. **100**: 103–109.
- Stige, L. C., Ø. Langangen, N. A. Yaragina, F. B. Vikebø, B. Bogstad, G. Ottersen, N. C. Stenseth, and D. Ø. Hjermann. 2015. Combined statistical and mechanistic modelling suggests food and temperature effects on survival of early life stages of Northeast Arctic cod (*Gadus morhua*). Prog. Oceanogr. **134**: 138–151. doi:10.1016/j.pocean.2015.01.009
- Tableau, A., A. Brind'Amour, M. Woillez, and H. Le Bris. 2016. Influence of food availability on the spatial distribution of juvenile fish within soft sediment nursery habitats. J. Sea Res. **111**: 76–87.
- Tableau, A., H. Le Bris, and A. Brind'Amour. 2015. Available Benthic Energy Coefficient (ABEC): a generic tool to estimate the food profitability in coastal fish nurseries. Mar. Ecol. Prog. Ser. **522**: 203–218.
- Tableau A., H. Le Bris, E. Saulnier, O. Le Pape, and A. Brind'Amour. In review. Novel approach for testing the food limitation hypothesis in estuarine and coastal fish nurseries. Mar. Ecol. Prog. Ser.
- Tecchio, S., A. T. Rius, J.-C. Dauvin, and others. 2015. The mosaic of habitats of the Seine estuary: Insights from food-web modelling and network analysis. Ecol. Model. **312**: 91–101. doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.05.026
- Thiébaud, E. 1996. Distribution of *Pectinaria koreni* Larvae (Annelida: Polychaeta) in Relation to the Seine River Plume Front (Eastern English Channel). Estuar. Coast. Shelf Sci. **43**: 383–397.
- Thiébaud, E., L. Cabioch, J.-C. Dauvin, C. Retière, and F. Gentil. 1997. Spatio-temporal persistence of the *Abra alba*-*Pectinaria koreni* muddy-fine sand community of the eastern Bay of Seine. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. **77**: 1165–1185.
- Thiébaud, E., J.-C. Dauvin, and Y. Lagadeuc. 1992. Transport of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine. I. Vertical distribution in relation to water column stratification and ontogenic vertical migration. Mar. Ecol. Prog. Ser. **80**: 29–39.
- Thiébaud, E., J.-C. Dauvin, and Y. Lagadeuc. 1994. Horizontal distribution and retention of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. **74**: 129–142.
- Thiébaud, E., J.-C. Dauvin, and Z. Wang. 1996. Tidal transport of *Pectinaria koreni* postlarvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine (eastern English Channel). Mar. Ecol. Prog. Ser. **138**: 63–70.
- Toft, J. D., S. H. Munsch, J. R. Cordell, and others. 2018. Impact of multiple stressors on juvenile fish in estuaries of the northeast Pacific. Glob. Change Biol. **24**: 2008–2020.
- Townsend, D. W., M. D. Keller, M. E. Sieracki, and S. G. Ackleson. 1992. Spring phytoplankton blooms in the absence of vertical water column stratification. Nature **360**: 59–62.

- Trimoreau, E., B. Archambault, A. Brind'Amour, M. Lepage, J. Guitton, and O. Le Pape. 2013. A quantitative estimate of the function of soft-bottom sheltered coastal areas as essential flatfish nursery habitat. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **133**: 193–205. doi:10.1016/j.ecss.2013.08.027
- Tumbiolo, M. L., and J. A. Downing. 1994. An empirical model for the prediction of secondary production in marine benthic invertebrate populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **114**: 165–174.
- Turchin, P. 1999. Population regulation: a synthetic view. *Oikos* **84**: 153–159.
- Van Beveren, E., J.-M. Fromentin, S. Bonhommeau, and others. 2017. Predator–prey interactions in the face of management regulations: changes in Mediterranean small pelagic species are not due to increased tuna predation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **74**: 1422–1430.
- Van den Broek, W. L. F. 1978. Dietary habits of fish populations in the Lower Medway Estuary. *J. Fish Biol.* **13**: 645–654.
- van der Veer, H., V. Freitas, J. Koot, J. Witte, and A. Zuur. 2010. Food limitation in epibenthic species in temperate intertidal systems in summer: analysis of 0-group plaice *Pleuronectes platessa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **416**: 215–227. doi:10.3354/meps08786
- van der Veer, H., J. Koot, G. Aarts, R. Dekker, W. Diderich, V. Freitas, and J. Witte. 2011. Long-term trends in juvenile flatfish indicate a dramatic reduction in nursery function of the Balgzand intertidal, Dutch Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **434**: 143–154. doi:10.3354/meps09209
- van der Veer, H. W. 1986. Immigration, settlement, and density-dependent mortality of a larval and early postlarval 0-group plaice (*Pleuronectes platessa*) population in the western Wadden Sea. *Mar Ecol Prog Ser* **29**: 223–236.
- van der Veer, H. W., R. Berghahn, J. M. Miller, and A. D. Rijnsdorp. 2000. Recruitment in flatfish, with special emphasis on North Atlantic species: progress made by the Flatfish Symposia. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **57**: 202–215.
- van der Veer, H. W., and M. J. Bergman. 1987. Predation by crustaceans on a newly settled 0-group plaice *Pleuronectes platessa* population in the western Wadden Sea. *Mar Ecol Prog Ser* **35**: 203–215.
- van der Veer, H. W., F. Creutzberg, R. Dapper, G. C. A. Duineveld, M. Fonds, B. R. Kuipers, G. J. Van Noort, and J. I. J. Witte. 1990. On the ecology of the dragonet *Callionymus lyra* L. in the southern North Sea. *Neth. J. Sea Res.* **26**: 139–150.
- van der Veer, H. W., A. S. Jung, V. Freitas, C. J. M. Philippart, and J. I. Witte. 2016. Possible causes for growth variability and summer growth reduction in juvenile plaice *Pleuronectes platessa* L. in the western Dutch Wadden Sea. *J. Sea Res.* **111**: 97–106. doi:10.1016/j.seares.2015.11.005
- Venema, S. C., and F. Creutzberg. 1973. Seasonal migration of the swimming crab *Macropipus holsatus* in an estuarine area controlled by tidal streams. *Neth. J. Sea Res.* **7**: 94–102.

- Verhulst, P.-F. 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp Math Phys* **10**: 113–121.
- Vinagre, C., and H. N. Cabral. 2008. Prey consumption by the juvenile soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*, in the Tagus estuary, Portugal. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **78**: 45–50. doi:10.1016/j.ecss.2007.11.009
- Vinagre, C., J. Salgado, M. J. Costa, and H. N. Cabral. 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.
- Virnstein, R. W. 1977. The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology* **58**: 1199–1217.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco, and J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* **277**: 494–499.
- Walker, N. D., D. L. Maxwell, W. J. Le Quesne, and S. Jennings. 2017. Estimating efficiency of survey and commercial trawl gears from comparisons of catch-ratios. *ICES J. Mar. Sci.* **74**: 1448–1457.
- Walters, C. J., and F. Juanes. 1993. Recruitment limitation as a consequence of natural selection for use of restricted feeding habitats and predation risk taking by juvenile fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**: 2058–2070.
- Walther, B. A., and J. L. Moore. 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography* **28**: 815–829.
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, and others. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**: 389–395.
- Weatherall, P., K. M. Marks, M. Jakobsson, and others. 2015. A new digital bathymetric model of the world's oceans. *Earth Space Sci.* **2**: 331–345.
- Welch, H. E. 1968. Relationships between assimilation efficiencies and growth efficiencies for aquatic consumers. *Ecology* **49**: 755–759.
- Wieling, M., F. Tomaschek, D. Arnold, M. Tiede, F. Bröker, S. Thiele, S. N. Wood, and R. H. Baayen. 2016. Investigating dialectal differences using articulography. *J. Phon.* **59**: 122–143.
- Wiltshire, K. H., A. M. Malzahn, K. Wirtz, W. Greve, S. Janisch, P. Mangelsdorf, B. F. Manly, and M. Boersma. 2008. Resilience of North Sea phytoplankton spring bloom dynamics: An analysis of long-term data at Helgoland Roads. *Limnol. Oceanogr.* **53**: 1294–1302.
- Woehrling, D., A. Lefebvre, G. Le Fèvre-Lehoëff, and R. Delesmont. 2005. Seasonal and longer term trends in sea temperature along the French North Sea coast, 1975 to 2002. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **85**: 39–48.

- Wong, M. C., C. H. Peterson, and M. F. Piehler. 2011. Evaluating estuarine habitats using secondary production as a proxy for food web support. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **440**: 11–25.
- Wood, S. N. 2006. Generalized additive models: an introduction with R, Chapman and Hall/CRC.
- Wood, S. N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol.* **73**: 3–36.
- Worm, B., E. B. Barbier, N. Beaumont, and others. 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* **314**: 787–790. doi:10.1126/science.1132294
- Wouters, N., and H. N. Cabral. 2009. Are flatfish nursery grounds richer in benthic prey? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **83**: 613–620.
- Yeung, C., and M.-S. Yang. 2017. Habitat quality of the coastal southeastern Bering Sea for juvenile flatfishes from the relationships between diet, body condition and prey availability. *J. Sea Res.* **119**: 17–27.
- Yoda, K. 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (Intraspecific competition among higher plants. XI). *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. Ser. D* **14**: 107–129.
- Zimmermann, F., D. Ricard, and M. Heino. 2018. Density regulation in Northeast Atlantic fish populations: Density dependence is stronger in recruitment than in somatic growth. *J. Anim. Ecol.* **87**: 672–681.
- Zühlke, R. 2001. Polychaete tubes create ephemeral community patterns: *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) associations studied over six years. *J. Sea Res.* **46**: 261–272.
- Zwarts, L., and J. H. Wanink. 1993. How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Neth. J. Sea Res.* **31**: 441–476.

Annexes

Annexe I : Code permettant d'utiliser le modèle empirique de Brey (2012) directement dans l'environnement R.

Il a été publié dans Saulnier et al. (2018) comme *Supporting Information* et est en libre accès sur la page web du journal *Limnology and Oceanography*.

```
# Author: Erwan Saulnier, PhD candidate (May 2018)
```

```
# R version 3.3.3 (32 bit)
```

```
#-----#  
#                               R code for calculating annual production estimates  
#                               using the Brey (2012) model.  
#-----#
```

```
# Developed by and used in:
```

```
# Erwan Saulnier, Anik Brind'Amour, Adrien Tableau, Marta M. Rufino, Jean-Claude Dauvin, Christophe Luczak, Hervé Le Bris
```

```
# Seasonality in coastal macrobenthic biomass and its implications for estimating secondary production
```

```
# using empirical models
```

```
# Limnology and Oceanography
```

```
### Main goal: Estimating secondary production using the Brey model directly in R ###
```

```
# This R code quickly returns an estimate of P:B and P for each species/station/site/year.
```

```
# No need to fill in a different Excel spreadsheet for each station/site/year.
```

```
# This allows to save time if your study involves several years and/or stations/sites.
```

```
### How to cite this code: Please cite both the present study (Saulnier et al. xxxx) and the original paper of Brey (2012)
```

```
# Feel free to contact the authors for any additional information.
```

```
#-----#  
#                               Preliminaries  
#-----#
```

```
# This R code requires to load 3 different data files to work:
```

```
# 1) your main data frame (or the example data frame supplied as Supp. Info. online)
```

```
# 2) the file called "biological_traits_matrix.csv" (supplied as Supp. Info. online)
```

```
# 3) the file called "Brey_5ANN_parameters.rds" (supplied as Supp. Info. online).
```

```
# The 3 files must be in the same folder (same working directory)
```

```
# 1) Note that your main data frame should include the following variables:
```

```
# species, year, site, station
```

```
# J.mgAFDM = J/ [mg AFDM] -> ratio converting biomass (mg AFDM) in energy (J). Source = Brey et al. (2010)
```

```
# mean_biom = mean annual biomass in g AFDM/m2
```

```
# W = mean individual weight in g AFDM (= mean annual biomass divided by mean annual abundance)
```

```
# M = mean individual body mass in J (M = W * J.mgAFDM * 1000)
```

```
# D = depth in meters
```

```
# T = mean annual temperature in °C
```

```
# WARNING: Use the same column names in your data frame and in this R code (e.g. the name of the temperature
```

```
# variable should be "T")
```

```
# Or change them both in your data frame and in this R code.
```

```
# --> See the data file supplied online or the example below
# Example dataset: Macrobenthic data collected in 1980 & 1981 at 'Pierre Noire' (PN)
# & at 'Rivière de Morlaix' (RM), Bay of Morlaix, France
```

```
#> head(data)
#   species year  site station J.mgAFDM mean_biom      W      M D      T
#1  Abra alba 1980 morlaix   PN  19.997 1.54033446 0.0051276114 102.53684 17 12.07917
#2  Abra alba 1980 morlaix   RM  19.997 0.57932556 0.0091956438 183.88529 10 12.07917
#3  Abra alba 1981 morlaix   PN  19.997 0.64467226 0.0066188117 132.35638 17 11.76250
#4  Abra alba 1981 morlaix   RM  19.997 0.05544413 0.0041376218  82.74002 10 11.76250
```

```
# 2) The data file "biological_traits_matrix.csv" refers to the 17 categorical variables
# of the Brey model (taxonomic and lifestyle information).
# WARNING: This csv file should include all species of your study.
# If not, fill in all categorical variables for each missing species with the binary code "1 or -1"
# The value "1" means "YES" and the value "-1" means "NO"
# Example: Abra alba is a bivalve so that the value of the "Mollusca variable" should be 1, and the values
# of the 4 other taxonomic variables (Annelida, Crustacea, Echinodermata, Insecta) should be -1
# The variable "Exploited" refers to exploited populations, usually set to -1
```

```
#3) The file called "Brey_5ANN_parameters.rds" refers to the numerical parameters' values of the Brey model.
```

```
# Note that the P/B estimates calculated with this R code slightly differ from the P estimates
# you get using the Brey model as an Excel spreadsheet.
# The differences come from the way to back-transform  $\log(P/B)$ .
# In the Excel spreadsheet, P:B ratios are estimated from  $10^{(\log_{10}(x))}$  and thus are slightly biased.
# With the compute_PB() function, P/B ratio are estimated from  $\exp(\log(10)*\text{mean}(x) + 0.5*\log(10)*(sd(x))^2)$ 
# and are thus considered more accurate.
# Anyway, the differences between the 2 back-transformation methods are marginal (~ 1%).
```

```
#-----#
#                                     Load data
#-----#
```

```
# Load macrobenthic data
path <- "C:/Users/esaulnie/Documents/Ph.D.E_SAULNIER/Data/Brey_ANNmodel_2012/Brey_model_in_R" # Don't forget to
change the working directory
setwd(path)
data <- read.csv('morlaix_data.csv', header=T, sep=';',dec=',') ; data$year <- as.factor(data$year)

# Load the biological traits (inputs of the Brey model)
bio_trait <- read.csv("biological_traits_matrix.csv",header=T, sep=';',dec=',')

# Merge the 2 datasets
data <- merge(data,bio_trait)
```



```

#-----#
#                                     Load the compute_PB() function
#-----#

# This function computes the P/B ratios using the Brey (2012) model
# WARNING - UNITS : M in J, T in °C, D in meters

compute_PB = function (x){

  param <- readRDS("Brey_5ANN_parameters.rds")
  logPB_vector <- c()

  for (i in 1:5){
    # NB : temperature in Kelvin
    ANN <- param[i,]
    H1 = tanh(0.5*(ANN$b0 + ANN$b1*log10(x$M) + ANN$b2*(1/(273.15+x$T)) + ANN$b3*log10(x$D) + ANN$b4*x$Mollusca
+ ANN$b5*x$Annelida + ANN$b6*x$Crustacea + ANN$b7*x$Echinodermata + ANN$b8*x$Insecta + ANN$b9*x$Infauna +
ANN$b10*x$Sessile + ANN$b11*x$Crawler + ANN$b12*x$FacSwim + ANN$b13*x$Herbivor + ANN$b14*x$Omnivor +
ANN$b15*x$Carnivor + ANN$b16*x$Lake + ANN$b17*x$River + ANN$b18*x$Marine + ANN$b19*x$Subtidal +
ANN$b20*x$Exploited))

    H2 = tanh(0.5*(ANN$c0 + ANN$c1*log10(x$M) + ANN$c2*(1/(273.15+x$T)) + ANN$c3*log10(x$D) + ANN$c4*x$Mollusca
+ ANN$c5*x$Annelida + ANN$c6*x$Crustacea + ANN$c7*x$Echinodermata + ANN$c8*x$Insecta + ANN$c9*x$Infauna +
ANN$c10*x$Sessile + ANN$c11*x$Crawler + ANN$c12*x$FacSwim + ANN$c13*x$Herbivor + ANN$c14*x$Omnivor +
ANN$c15*x$Carnivor + ANN$c16*x$Lake + ANN$c17*x$River + ANN$c18*x$Marine + ANN$c19*x$Subtidal +
ANN$c20*x$Exploited))

    output =ANN$a0 + ANN$a1*H1 + ANN$a2*H2
    logPB_vector <- c(logPB_vector,output)
  }

  result <- cbind.data.frame(mean_logPB=mean(logPB_vector),SD_logPB=sd(logPB_vector),
                             PB=exp(log(10)*mean(logPB_vector) + 0.5*log(10)*(sd(logPB_vector))^2))
  return(result)
}

# Outputs are:
# mean_logPB = log(P:B), expressed as the mean of the 5 ANN model estimates.
# See Brey (2012) for more details or contact us
# SD_logPB = Standard deviation of log(P:B) (Deviation from the mean of the 5 ANN model estimates)
# PB = P:B ratio, corresponding to the back-transformation of log(P:B)

#-----#
#                                     Apply the compute_PB() function
#-----#

PB_data <- do.call(rbind.data.frame,lapply(split(data,data[,c('year','site','station','species')],drop=T),compute_PB))

# Re-create the columns 'species', 'year' & 'month' from the rownames
PB_data$id <- row.names(PB_data) ; PB_data$year <- sapply(as.character(PB_data$id), function(x) strsplit(x, "[.]")[[1]][1])
PB_data$site <- sapply(as.character(PB_data$id), function(x) strsplit(x, "[.]")[[1]][2])
PB_data$station <- sapply(as.character(PB_data$id), function(x) strsplit(x, "[.]")[[1]][3])
PB_data$species <- sapply(as.character(PB_data$id), function(x) strsplit(x, "[.]")[[1]][4])
row.names(PB_data)<-1:dim(PB_data)[1]; PB_data <- PB_data[c('year','site','station','species','mean_logPB','SD_logPB','PB')]

```

```
# Calculate the production P of each species
data <- merge(data,PB_data[,c("year","site","station","species","PB")]) # add the P/B ratio to the dataset
data <- data[,c("species","year","site","station","J.mgAFDM","mean_biom","W","M","D","T","PB")]
# remove the biological traits' columns
data$P <- data$mean_biom * data$J.mgAFDM * data$PB # P in kJ/m2/y

# Estimate the annual secondary production (P) of the macrobenthic community (final_df)
final_df <- aggregate(P~year+site+station,data=data,sum)

#-----#
#                               References                               #
#-----#

# This study (Saulnier et al. xxxx). Limnology & Oceanography.
# Brey, T., 2012. A multi-parameter artificial neural network model to estimate macrobenthic invertebrate
# productivity and production. Limnol. Oceanogr. Methods 10, 581-589

# Brey, T., Müller-Wiegmann, C., Zittier, Z.M.C., Hagen, W., 2010. Body composition in aquatic organisms - A global
# data bank of relationships between mass, elemental composition and energy content. J. Sea Res. 64, 334-340
```

Annexe II : Développement et cartographie d'un indicateur global de pressions anthropiques en milieu côtier et estuarien

Cette annexe présente les résultats préliminaires d'une étude réalisée durant les cinq premiers mois de la thèse dans le cadre du projet de recherche CAPANOUR (convention AAMP/16/001, Agrocampus-Ouest, Agence Française pour la Biodiversité). Son objectif était de synthétiser, quantifier et cartographier les pressions anthropiques affectant les principales nourriceries côtières françaises dans le but de mieux comprendre leur répartition spatiale et le niveau global d'anthropisation propre à chaque site. Faute d'accès à certaines données clés, cette étude n'a pas été prolongée dans le cadre de la thèse mais elle a donné lieu à la rédaction d'un rapport scientifique. Par ailleurs, elle a servi de base de travail pour la réalisation d'un stage de Master 2 (Solène Mora, 2018) qui a très largement amélioré les résultats préliminaires présentés par la suite. Ce travail de stage a notamment permis d'inclure de nouvelles pressions anthropiques (e.g. contamination chimique) et de dépasser certaines limites méthodologiques en formulant différents scénarios d'évolution de la pression de pêche.

Développement et cartographie d'un indicateur global de pressions anthropiques en milieu côtier et estuarien

Saulnier E.^{1,2}, Brind'Amour A.¹, Le Bris H.²

¹ IFREMER, Unité EMH, Rue de l'île d'Yeu, B.P. 21105, 44311 Nantes Cedex 03, France

² ESE, Ecology And Ecosystem Health, INRA, AGROCAMPUS OUEST, 35042, RENNES, FRANCE

Résumé

Les écosystèmes marins sont soumis à de multiples pressions anthropiques qui impactent l'abondance et la dynamique des populations, la biodiversité, et la structure et le fonctionnement trophique des communautés. Les écosystèmes côtiers n'échappent pas à ce constat. A l'interface entre terre et mer, ils constituent même les premiers écosystèmes touchés par ces activités. Ils assurent pourtant des fonctions écologiques clés pour le cycle de vie de nombreuses espèces marines, en particulier d'intérêt commercial. Dès lors, il apparaît nécessaire de mieux comprendre la façon dont ces activités humaines se cumulent dans l'espace, et affectent les habitats essentiels au renouvellement des ressources halieutiques.

Cette étude s'intéresse à l'impact global des activités humaines sur la fonction de nourricerie de plusieurs baies et estuaires du golfe de Gascogne et de la Manche. Elle a pour objectif de développer un indicateur de pressions permettant d'estimer et cartographier le niveau global de pressions anthropiques impactant ces nourriceries. Inspiré des travaux de Halpern et al. (2008), le cadre méthodologique développé dans cette étude est présenté. Bien que préliminaire, les premiers résultats indiquent une hétérogénéité de la répartition spatiale des pressions anthropiques considérées, aussi bien à l'échelle du linéaire côtier français qu'au sein de chaque nourricerie. Les limites de la démarche entreprise et les défis méthodologiques à relever sont soulignés.

Mots-clés : Indicateur synthétique – Pressions anthropiques – Nourriceries côtières

Introduction

Les écosystèmes marins sont soumis à de multiples pressions d'origine anthropique qui modifient plus ou moins durablement l'abondance et la dynamique des populations (Jackson et al. 2001; Branch et al. 2011), la biodiversité (Worm et al. 2006), et la structure et le fonctionnement trophique des communautés (Pauly et al. 1998; Lotze et al. 2011). Ces impacts peuvent être causés de manière directe par l'exploitation des ressources marines, la destruction d'habitats et la pollution, mais aussi de manière indirecte par l'augmentation de la température moyenne et l'acidification des océans (Lotze 2006; Worm et al. 2006). Ils sont particulièrement forts à proximité des côtes, où se concentre la majeure partie de la population et des activités humaines (60% de la population mondiale vit à moins de 100 km du rivage; Brown et al. 2006). Les écosystèmes côtiers et estuariens, fortement anthropisés, font également partie des écosystèmes les plus productifs de la planète (Kennish 2002), et assurent des fonctions écologiques essentielles pour le cycle de vie d'un grand nombre d'espèces marines (Beck et al. 2001). Ils jouent notamment le rôle de nourricerie en offrant des conditions biotiques (nourriture, faible prédation) et abiotiques (profondeur, température, salinité) favorables à la croissance et la survie des juvéniles de poissons et d'invertébrés (Gibson 1994; Peterson 2003).

L'impact des activités humaines sur le milieu marin pélagique et côtier est étudié par la communauté scientifique depuis de nombreuses années, mais les travaux réalisés portent généralement sur un seul type de pression (Breitburg and Riedel 2005). L'effet combiné de plusieurs pressions est en revanche un objet d'étude plus récent (Halpern and Fujita, 2013), en raison notamment des difficultés méthodologiques qu'il représente et de l'absence d'information sur certaines pressions. Halpern et al. (2008) ont développé une méthode pour estimer et cartographier l'impact potentiel de multiples pressions anthropiques sur le milieu marin. Cette approche a été utilisée à différentes échelles : mondiale (Halpern et al. 2008) et régionale (Halpern et al. 2009; Ban et al. 2010; Coll et al. 2012), dans le but d'identifier les zones les plus impactées, et par conséquent les zones de gestion et de conservation prioritaires. Elle a été utilisée plus récemment pour estimer l'impact cumulé des activités humaines sur les services écosystémiques (Allan et al. 2013), sur certains écosystèmes côtiers (plages de sable : Selkoe et al. 2009; Harris et al. 2015) et sur certains niveaux trophiques (prédateurs supérieurs, Maxwell et al. 2013). Elle n'a en revanche jamais été appliquée aux nourriceries côtières et estuariennes.

Suite à la mise en œuvre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE, 2000), un indicateur global de pressions anthropiques a été développé en France afin d'évaluer la qualité écologique des estuaires (Delpech et al. 2010). Cet indicateur a permis de classer les estuaires français en fonction de leur niveau global de pressions anthropiques (Fig. A.1). Cependant, il ne concerne que les masses d'eau de transition (estuaires et lagunes); le niveau de pressions des nourriceries côtières « non estuariennes » comme la baie de Bourgneuf n'a pas été

évalué. Par ailleurs, cet indicateur ne fournit aucune indication sur la façon dont les pressions se répartissent et se cumulent dans l'espace (un score unique de pression est attribué à chaque estuaire).

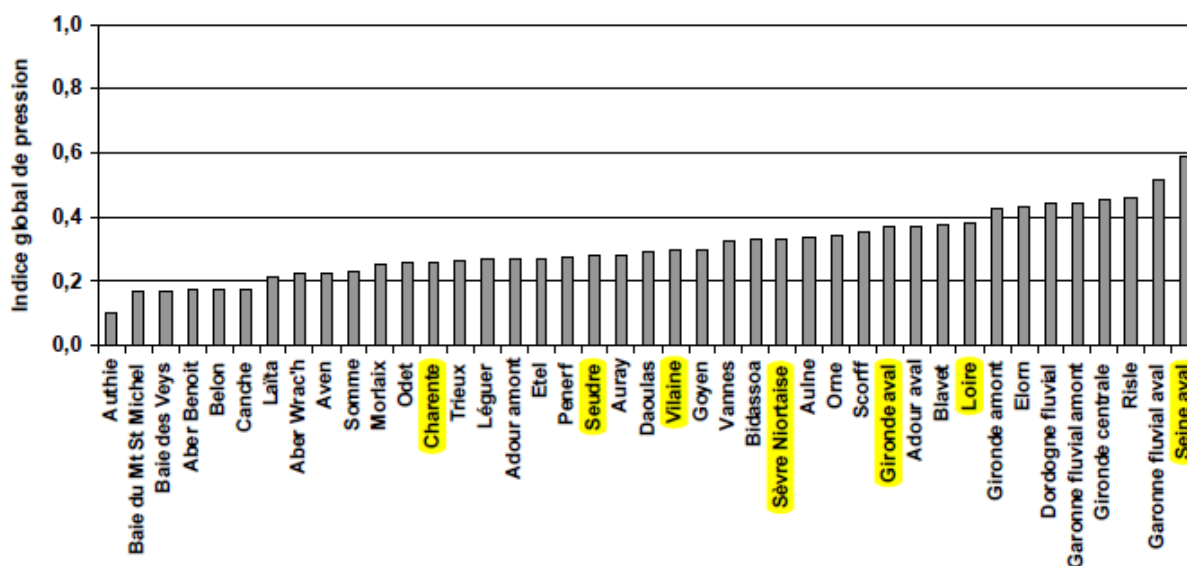


Fig. A.1. Indice global de pressions anthropiques estimé pour 41 estuaires français (Delpech et al. 2010). Les sites surlignés en jaune sont concernés par la présente étude.

La présente étude a pour objectif de combler ces lacunes en évaluant et en cartographiant l'effet combiné de plusieurs pressions anthropiques sur la fonction de nourriceries des zones côtières et estuariennes. Un certain nombre de travaux montre que les activités humaines induisent une diminution de l'abondance des juvéniles de poissons sur les nourriceries (Lotze 2006; Courrat et al. 2009; Rochette et al. 2010). Ces impacts concernent également les communautés d'invertébrés benthiques (abondance et richesse spécifique plus faibles, Dolbeth et al. 2007), qui constituent les proies principales des juvéniles de poissons. Il s'agit en particulier de tester si la diminution observée des abondances de juvéniles n'est pas corrélée à une diminution de la disponibilité alimentaire de leurs proies, induite par les activités humaines. Sept nourriceries du golfe de Gascogne et de la Manche seront utilisées comme cas d'étude. Différentes questions successives peuvent être soulevées : quelles sont les nourriceries les plus impactées par les activités humaines ? Quelles sont les principales sources de perturbations anthropiques ; diffèrent-elles d'une nourricerie à l'autre ? Comment se répartissent les différentes pressions au sein d'une nourricerie ? Quelle est l'effet combiné de ces pressions sur la distribution spatiale et la quantité de nourriture disponible pour les juvéniles de poissons ?

La première étape de ce travail est de développer, en s'inspirant des travaux de Halpern et al. (2008) et à partir des données disponibles, un indicateur permettant de quantifier et cartographier le niveau global de pressions anthropiques affectant les nourriceries côtières françaises. La relation entre cet indicateur et la quantité de nourriture disponible pour les juvéniles de poisson ne sera pas testée dans cette étude préliminaire.

Matériel & Méthodes

Sites d'étude

Sept sites de nourriceries côtières du golfe de Gascogne et de la Manche ont été sélectionnés : la baie de Seine, la baie de Vilaine, l'estuaire de la Loire, la baie de Bourgneuf, le pertuis Breton, le pertuis d'Antioche, et l'estuaire de la Gironde (Fig. A.2). L'estuaire de la Seine, fortement anthropisé, est le plus grand estuaire de la Manche Est ; il constitue un secteur de nourricerie important pour de nombreuses espèces d'intérêt halieutique (Rochette et al. 2010). Les 6 autres sites d'étude sont considérées comme les principaux secteurs de nourriceries du golfe de Gascogne (Le Pape et al. 2003b).

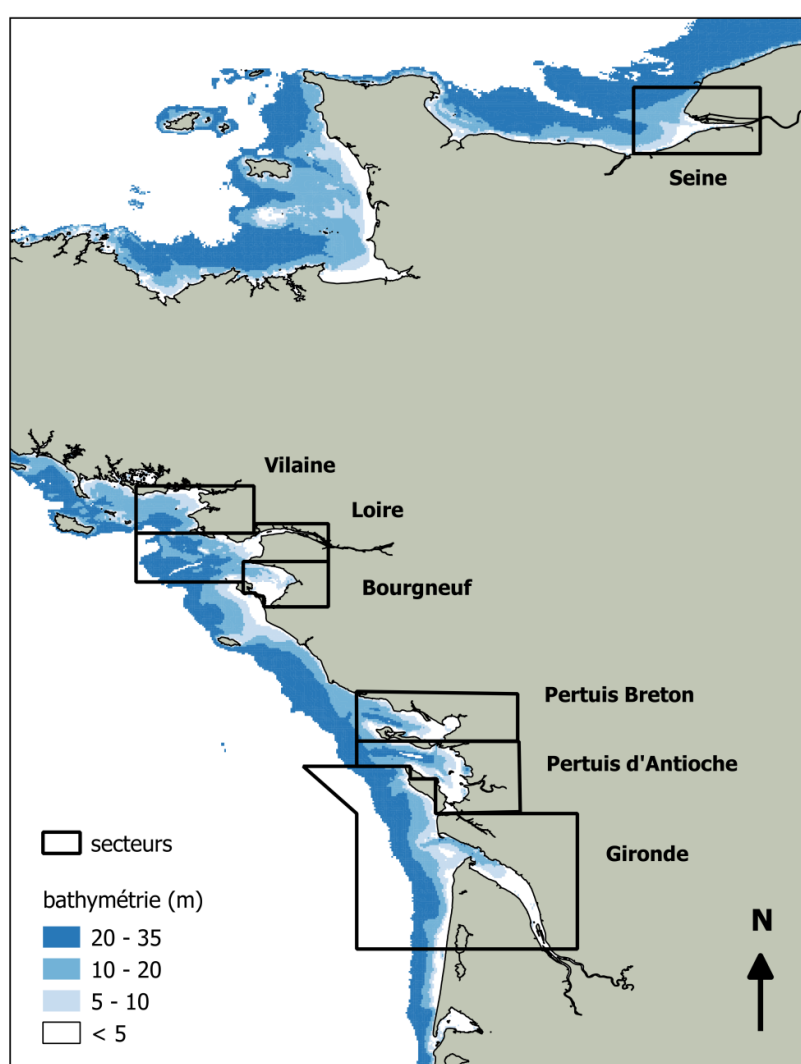


Fig. A.2. Localisation des 7 sites d'étude. Les limites géographiques des nourriceries correspondent à l'intersection des polygones noirs et de l'isobathe des 35 mètres.

Les limites géographiques des sites ont été définies à l'aide de 2 paramètres physico-chimiques caractérisant les secteurs de nourriceries (Trimoreau et al. 2013) : la bathymétrie (profondeur <35m) et la salinité (>5 PSS). Les

juvéniles de poissons marins se concentrent en effet dans les secteurs peu profonds (Gibson 1994; Le Pape et al. 2003b) de la zone oligohaline (Courrat et al. 2009; Nicolas et al. 2010; Rochette et al. 2010).

Ces secteurs présentent des situations fortement contrastées en termes de variabilité environnementale (exposition à la houle, débit des fleuves) et de pressions anthropiques (Table A.1). Les estuaires de la Seine et de la Gironde sont deux sites particulièrement contaminés, respectivement en polluants organiques et en métaux lourds (Gilliers et al. 2006). La baie de Bourgneuf et les pertuis charentais sont caractérisés par la présence de tapis de crépidule (*Crepidula fornicata*), mollusque filtreur invasif qui diminue la surface d'habitat benthique disponible pour les juvéniles de poissons plats (Le Pape et al. 2004; Kostecki et al. 2011). La crépidule est en revanche absente des autres secteurs de nourriceries. Ces sites sont donc soumis à des pressions de nature et d'intensité différentes ; la Table A.1 illustre quelques-uns de ces contrastes.

Table A.1. Niveaux de pression anthropique affectant les 7 secteurs de nourricerie. Les concentrations en cadmium et en PCB correspondent aux concentrations médianes annuelles (1995-2000) enregistrées dans les bivalves (Gilliers et al. 2006). Le niveau des autres pressions a été estimé à partir des données présentées dans la Table A.2.

Site	Conchyliculture	Crépidule	Clapage	Granulats	Pollution	
	Surface	Surface des	Volume de boues moyen (2005-	Volume d'extraction	[Cd]	[PCB]
	conchylicole (km ²)	bancs (km ²)	2013) annuel immergé (t) & (nb	annuel maximal	(µg.g ⁻¹	(ng.g ⁻¹
			de sites d'immersion)	autorisé (m ³)	¹ poids sec)	¹ poids sec)
Seine	0	0	9963772 (9)	0	2.40	321
Vilaine	10.6	0	3723 (2)	0	0.91	26.4
Loire	1.9	0	3013929 (7)	2467000	2.30	55.65
Bourgneuf	9.1	9.5	15062 (2)	0	1.14	30.7
P. Breton	31.2	25.4	4354 (3)	0	2.31	26.7
P.Antioche	48.4	28.9	344969 (10)	1472000	3.07	26.2
Gironde	0	0	6157572 (16)	400000	27.35	53

Sélection des pressions anthropiques

De nombreuses activités humaines sont généralement considérées dans les travaux qui quantifient l'impact cumulé des pressions anthropiques sur le milieu marin (Halpern et al. 2009; Ban et al. 2010; Micheli et al. 2013). La nature et le nombre de pressions sélectionnées varient légèrement d'une étude à l'autre, en fonction notamment de l'échelle spatiale d'étude (mondiale, régionale, locale), et de la disponibilité des données (Halpern and Fujita 2013). Une liste relativement exhaustive de ces pressions a été réalisée ; celles susceptibles d'affecter les nourriceries côtières françaises ont ensuite été sélectionnées à partir de la littérature. La disponibilité des données a finalement conditionné la sélection des cinq pressions retenues dans le cadre de cette étude: la pêche, la conchyliculture, la présence de crépidule, le clapage (immersion de boues de dragage portuaire), et les extractions de granulats marins.

Le niveau de contamination chimique des moules et des huîtres (polluants organiques et inorganiques) est mesuré depuis 1974 par l'Ifremer sur l'ensemble du littoral français dans le cadre du Réseau d'Observation de la Contamination Chimique du littoral (ROCCH, ex-RNO). Cependant, ces niveaux de contamination ne sont connus qu'en un nombre très limité de points (1 à 4 relevés par site). Spatialiser cette pression diffuse à l'échelle de la nourricerie constitue un défi méthodologique majeur. Par conséquent, les pollutions organiques et inorganiques n'ont pas été incluses dans l'indicateur de pression global. Il en est de même pour les aménagements côtiers (ports, marinas, digues), pression locale dont l'extension spatiale est également difficile à modéliser. Les principales caractéristiques des données utilisées sont résumées dans la Table A.2.

Table A.2. Nature, extension spatio-temporelle et origine des données.

	Nature	Extension spatio-temporelle	Source(s)
Conchyliculture	Cadastre conchylicole (géométrie des concessions)	Bretagne (2007), Loire-Atlantique (2011), Vendée (2013), Pertuis-Charentais	DREAL Bretagne, DDTM 44, DDTM 85, DDTM 17
Crépidule	Géométrie des bancs de crépidules	Bourgneuf (2002), Pertuis (2011)	Sauriau et al. 2002 ; Sauriau et al. 2011
Clapage	Quantité annuelle de sédiments de dragage immergée sur chaque site, en tonnes (données ponctuelles)	France entière (2005-2013)	MEDDE / DGITM
Extraction de granulats	Volume d'extraction annuel maximal autorisé (en m ³) par site ; géométrie des sites d'extraction.	France entière (2013)	Sextant - Ifremer
Pêche	Position géographique des navires de pêche observés lors de 13 survols aériens successifs (1/mois).	Golfe de Gascogne (Bande des 12MN) ; Nov. 2000 – Nov. 2001	Douanes aériennes françaises
Bathymétrie	Bathymétrie des eaux côtières françaises (données raster, vectorisées ensuite sous QGIS)	Grille avec un pas de 30 secondes d'arc (2014)	GEBCO : General Bathymetric Chart of the Oceans (www.gebco.net)
Secteurs	Géométrie des secteurs de nourriceries	-	Trimoreau et al. 2013

Calcul des indices de pressions

Principe général

La valeur de cinq indices de pressions anthropiques a été calculée dans chaque pixel d'une grille à maille carrée de 1,5 mille nautique de côté, couvrant l'intégralité des sites d'étude. Ces cinq indices ont ensuite été combinés pour construire un indicateur global de pressions anthropiques, estimé dans chaque pixel. Le niveau de pressions anthropiques a été finalement évalué à l'échelle du site d'étude en sommant la valeur de l'indicateur

global de chaque pixel au sein des nourriceries. Dans cette étude préliminaire, la maille de la grille a été choisie arbitrairement de façon à être deux fois inférieure à la maille utilisée dans le projet VALPENA (intensité de l'activité de pêche estimée dans une grille à maille carrée de 3mn de côté).

Estimation des cinq indices de pression

L'indice de pression exercée par la conchyliculture (P_{conch}) correspond au pourcentage de surface occupée par les parcelles conchylicoles au sein de chaque pixel de la grille. L'indice de pression exercée par la crépidule (P_{crep}) a été construit de la même manière (pourcentage de surface occupée par les bancs de crépidule au sein de chaque pixel de la grille). L'indice de clapage (P_{clap}) correspond à la quantité moyenne de boues de dragage immergée entre 2005 et 2013 dans chaque pixel de la grille :

$$P_{clap,i} = \frac{\frac{1}{9} \sum_{j=2005}^{2013} QMS_{i,j}}{S_i}$$

avec $QMS_{i,j}$ la quantité de matière sèche immergée l'année j dans le pixel i (en tonnes), et S_i la surface maritime¹⁷ du pixel i . L'indice décrivant la pression exercée par les extractions de granulats marins (P_{gran}) correspond au volume maximal d'extraction autorisé par an dans chaque pixel de la grille :

$$P_{gran,i} = V_{max,j} \times \frac{S_{zone\ i,j}}{S_{zone\ j}}$$

avec $V_{max,j}$ le volume annuel maximal autorisé d'extraction de granulats dans la zone j (en m^3), $S_{zone\ i,j}$ la surface de la zone j dans le pixel i , et $S_{zone\ j}$ la surface totale de la zone j (en km^2). Les zones d'extraction s'étendent en général sur plusieurs pixels, et le volume d'extraction maximal autorisé est défini pour une zone entière. L'hypothèse d'une extraction de granulats effectuée de manière homogène au sein d'une zone donnée a dû être réalisée.

¹⁷ A l'interface terre-mer, les pixels de la grille comportent une partie maritime et une partie terrestre. A l'échelle du pixel, un niveau de pression donné n'aura pas le même impact dans un pixel « 100% marin » et dans un pixel comprenant une part importante de surface terrestre. Afin de s'affranchir de ce biais, chaque indice de pression a été standardisé par la surface maritime réelle du pixel dans lequel il a été calculé.

Enfin, l'indice de pression de pêche correspond au nombre mensuel moyen de navires de pêche fréquentant chaque pixel d'une grille à maille carrée de 3 milles nautiques de côté (Léauté 2006) :

$$P_{pêche,i} = \frac{30}{13} \sum_{j=1}^{13} Nb_{i,j}$$

avec $Nb_{i,j}$ le nombre de navires en action de pêche observés lors du $j^{ème}$ survol aérien dans le pixel i . Un survol aérien des eaux territoriales du golfe de Gascogne (limite des 12 MN) a été réalisé chaque mois entre novembre 2000 et novembre 2001 ; la position géographique de chaque navire observé a été relevée lors de ces survols. Multiplier la somme totale de ces navires par le ratio 30/13 permet d'estimer de manière approximative un effort de pêche mensuel moyen par pixel. Cet effort de pêche a été volontairement estimé avec une résolution spatiale de 3MN x 3MN¹⁸. Une même valeur d'effort de pêche a donc été systématiquement attribuée à 4 pixels de la grille d'étude (carré de 1.5MN de côté).

Indicateur global, par pixel et par site

En raison de la forte dispersion des données, et afin de pouvoir combiner des variables avec des unités et des ordres de grandeur très différents, chaque variable de pression a été log-transformée puis standardisée sur un intervalle compris entre 0 et 1 (Halpern et al. 2008; Allan et al. 2013) :

$$Z_i = \frac{\log(P_i + 1)}{\text{Max} [\log(P_i + 1)]}$$

avec P_i la variable de départ et Z_i la variable log-transformée et standardisée sur l'intervalle]0,1].

¹⁸Cet effort de pêche devait être calculé initialement à partir de données récoltées dans le cadre du projet VALPENA. Ces données correspondent au nombre mensuel de navires fréquentant chaque pixel d'une grille à maille carrée de 3 MN de côté. Au moment de la réalisation de cette étude, l'accès aux données VALPENA, propriétés des Comités des Pêches et des Elevages Marins, n'a pas pu être obtenu. Les données de comptage des navires de pêche récoltées par la douane aérienne en 2001 ont été utilisées par défaut et agrégées avec une résolution spatiale de 3MN x 3MN pour « simuler » des données VALPENA.

L'indicateur mesurant le niveau global de pressions anthropiques (IGP_i) a été finalement calculé dans chaque pixel de la grille à l'aide de la formule suivante (Halpern et al. 2008; Ban et al. 2010; Coll et al. 2012) :

$$IGP_i = \sum_{j=1}^5 w_j \times Z_{i,j}$$

avec w_j le poids accordé à la pression j , et $Z_{i,j}$ la valeur de l'indice de pression j dans le pixel i . Dans cette étude préliminaire, le poids de chaque pression a été fixé arbitrairement à 1. Le niveau global de pressions anthropiques a été également estimé à l'échelle du site d'étude en réalisant la somme des valeurs de l'IGP des pixels de chaque nourricerie :

$$NGP_k = \frac{\sum_i IGP_{i,k}}{S_k/S_{max}}$$

avec NGP_k le Niveau Global de Pressions de la nourricerie k , $IGP_{i,k}$ la valeur de l'Indicateur Global de Pressions du pixel i de la nourricerie K , S_k la surface de la nourricerie k , et S_{max} la surface de la plus grande des 7 nourriceries étudiées (l'estuaire de la Gironde). L'indice NGP permet ainsi de comparer le niveau global de pressions anthropiques de chaque nourricerie, indépendamment de leur surface.

Toutes les données utilisées dans cette étude ont été insérées dans une base de données PostgreSQL (base NourPress). Le traitement des données et le calcul des indices de pressions anthropiques ont été réalisés en langage SQL à l'aide de la plateforme pgAdmin (version 1.20.0) et du logiciel R (version 2.12.1). Les cartes ont été produites avec le logiciel QGIS (version 2.12.0).

Résultats

Niveau global de pressions anthropiques

Les 7 secteurs de nourriceries présentent des situations de pressions anthropiques contrastées. Le Pertuis Breton ($NGP = 503$), la baie de Bourgneuf ($NGP = 476$) et le Pertuis d'Antioche ($NGP = 420$) sont les 3 zones les plus touchées par les cinq pressions considérées dans cette étude (Fig. A.3, Fig. A.4). Ces 3 nourriceries possèdent également les IGP moyens et les coefficients de variation les plus élevés (Seine exclue), traduisant des différences intra-nourriceries plus fortes (Table A.3).

Table A.3. Moyenne, maximum, écart-type et coefficient de variation de l'indicateur global de pression (IGP).

Secteurs	IGP moyen	IGP max.	Ecart-type	CV
Seine	0.42	1.00	0.34	0.81
Vilaine	0.56	1.13	0.20	0.35
Loire	0.49	1.56	0.22	0.46
Bourgneuf	0.69	1.53	0.33	0.47
P. Breton	0.83	2.21	0.46	0.55
P. d'Antioche	0.75	1.94	0.37	0.49
Gironde	0.52	1.39	0.20	0.38

On peut noter que le niveau global de pressions (NGP) du Pertuis Breton est 2 fois supérieur à celui de la Vilaine ; le même constat peut être fait entre le Pertuis d'Antioche et l'estuaire de la Gironde (Fig. A.4). Aucune donnée d'effort de pêche n'étant disponible pour l'estuaire de la Seine, la très faible valeur de son NGP n'est pas comparable avec celle des autres sites étudiés.

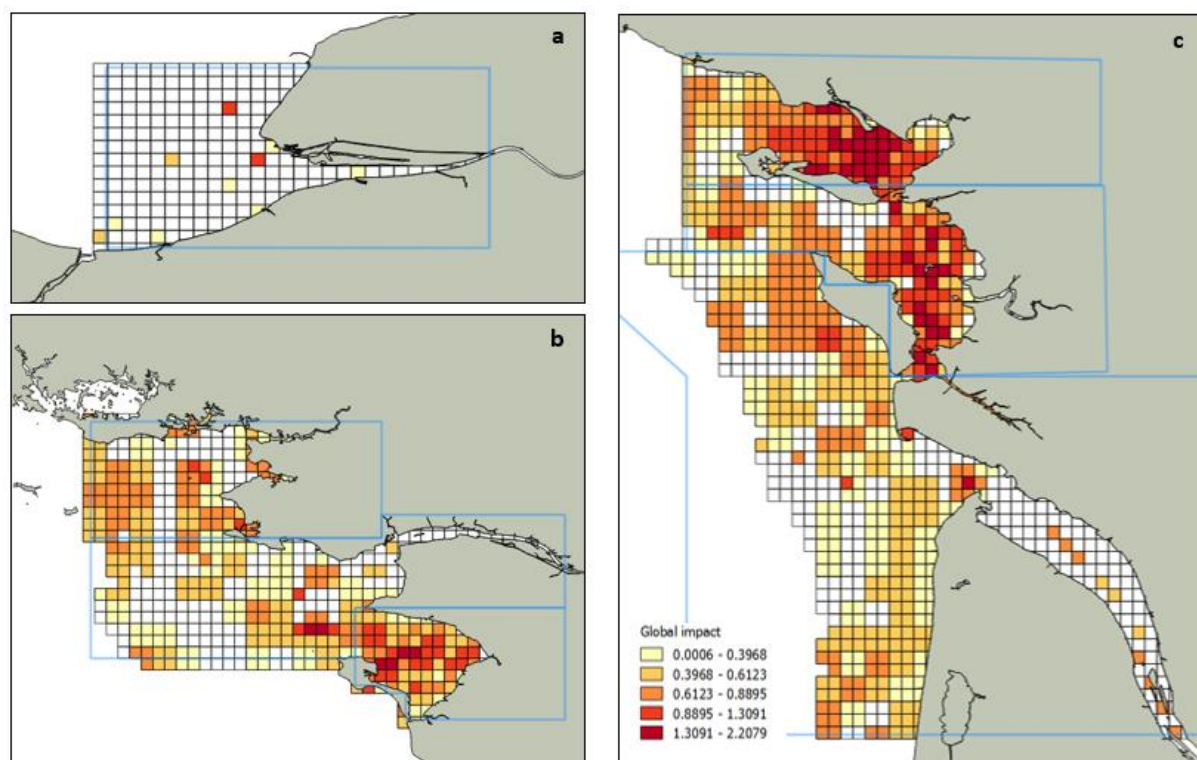


Fig. A.3. Distribution spatiale de l'impact cumulé potentiel (IGP) de 5 pressions anthropiques. a) Estuaire de la Seine ; b) baie de Vilaine, estuaire de Loire et baie de Bourgneuf ; c) pertuis Breton, pertuis d'Antioche et estuaire de la Gironde.

Contribution relative des différentes pressions au niveau global de pressions anthropiques

Parmi les 5 pressions sélectionnées dans cette étude, la pêche constitue le premier facteur anthropique affectant les zones de nourriceries. Elle représente en moyenne 69% du niveau global de pressions anthropiques, suivie par la conchyliculture (17%), et la crépidule (10%)¹⁹ (Fig. A.4).

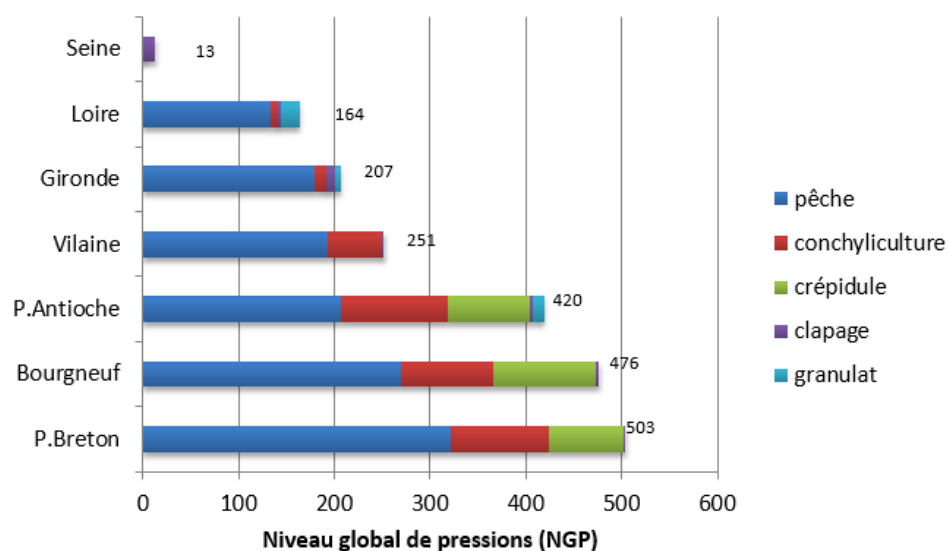


Fig. A.4. Niveau global de pressions (NGP) des 7 nourriceries. La contribution relative de chaque pression dans l'impact global figure également sur ce graphique.

Le même schéma est observé lorsque l'on s'intéresse à la surface des nourriceries impactées par chaque pression. La pêche impacte en moyenne 55 % de la surface des nourriceries³, la conchyliculture 20%, et la crépidule 9 % (Table A.4). Le clapage et les extractions de granulat sont des pressions beaucoup plus localisées. Elles impactent des surfaces restreintes, et contribuent relativement peu au niveau global de pressions anthropiques affectant chaque site (Table A.4).

Table A.4. Proportion de la surface des sites impactés par chaque pression (%). Les surfaces ont été estimées en calculant le nombre de pixels impactés.

	Seine	Vilaine	Loire	Bourgneuf	P. Antioche	P. Breton	Gironde
pêche	0	47.1	43.9	65.2	51.2	68.9	55.2
conchyliculture	0	17.2	3.8	35.9	29.8	27.1	3.2
crépidule	0	0	0	25	17.3	10.7	0.3
clapage	4.1	1.14	2.2	2.17	3.2	2.26	2.47
granulat	0	0	3.8	0	2.4	0	1.54
total	4.1	61.5	50.6	83.7	72.2	78.0	61.4

¹⁹ L'estuaire de la Seine n'a pas été inclus dans ces calculs de moyenne.

Discussion

Le but de cette étude était de développer un indicateur permettant de quantifier et cartographier le niveau global de pressions anthropiques affectant les nourriceries côtières du golfe de Gascogne et de la Manche. Divers auteurs se sont intéressés à l'impact d'un type de pression (ex : pollution, aménagements portuaires) sur le fonctionnement, la qualité ou la capacité d'accueil des nourriceries (Gilliers et al. 2006; Courrat et al. 2009; Rochette et al. 2010). Bien que ces secteurs côtiers soient soumis à de nombreuses pressions anthropiques (Dolbeth et al., 2007; Kennish, 2002; Lotze, 2006), peu d'études ont en revanche cherché à comprendre l'effet combiné de plusieurs activités humaines sur la fonction de nourricerie des zones côtières et estuariennes.

Ce travail s'est très largement appuyé sur la méthodologie initialement développée par Halpern et al. (2008), et réutilisée à plusieurs reprises par la suite (Halpern et al. 2009; Selkoe et al. 2009; Ban et al. 2010; Coll et al. 2012; Allan et al. 2013; Maxwell et al. 2013; Micheli et al. 2013).

La présente étude avait donc pour objectif de : (i) caractériser le niveau de global de pressions anthropiques propre à chaque nourricerie, afin d'identifier les zones les plus impactées ; (ii) estimer la contribution relative des différentes sources de perturbations dans le niveau global de pression anthropique ; (iii) étudier l'impact cumulé de plusieurs pressions sur le fonctionnement trophique des nourriceries, et en particulier sur la quantité de nourriture disponible pour les juvéniles de poissons (invertébrés benthiques).

Ce 3^{ème} point n'a pas été abordé dans cette étude préliminaire, qui en revanche a permis de mettre en place une méthodologie permettant de répondre aux deux premiers.

Pressions étudiées et données utilisées

Il est tout d'abord primordial de noter que les résultats de ce travail illustrent l'effet combiné potentiel de cinq pressions anthropiques sur plusieurs secteurs de nourriceries, et non le niveau de pression global réel affectant chaque site. En effet, certaines pressions comme la pollution chimique (Gilliers et al. 2006; Courrat et al. 2009) et les infrastructures portuaires (Rochette et al. 2010) n'ont pas été incluses dans la construction de l'indicateur, alors qu'elles impactent de manière significative les nourriceries côtières. Par ailleurs, les données utilisées pour quantifier l'effort de pêche et la pression liée à l'extraction des granulats marins présentent des limites qu'il convient de souligner. Les données d'effort de pêche ont été récoltées lors de 13 survols aériens seulement, à raison d'un survol par mois, en 2001 (Léauté 2006). Ces survols aériens s'effectuent la journée, alors qu'une part importante de l'activité de pêche se déroule la nuit. La distinction entre les différents métiers (chalutiers de fond, fileyeurs, ...) n'a pas non plus été réalisée, alors que l'impact de l'activité de pêche sur le milieu marin varie fortement d'un métier à l'autre. Enfin, ces données couvrent seulement le golfe de Gascogne. Elles donnent donc au mieux une image biaisée de la réalité (golfe de Gascogne), au pire une image faussée (estuaire de la Seine).

L'utilisation de ces données a néanmoins été utile d'un point de vue méthodologique pour le développement de l'indicateur global de pression (rédaction du script, Appendice 1).

Il est donc indispensable d'utiliser des données d'effort de pêche plus précises pour quantifier la pression de pêche réelle exercée sur les zones de nourriceries. Les données de captures (données logbook) utilisées par le CIEM²⁰ pour l'évaluation des stocks halieutiques possèdent une résolution spatiale trop large pour être utilisées dans cette étude (rectangle statistique de 1° de longitude et de 0,5° de latitude). A l'inverse, les données VMS²¹ permettent de connaître depuis 2005 la position géographique précise des navires de pêche heure par heure. Une fois agrégées, ces données peuvent être utilisées pour estimer une pression de pêche avec une résolution spatio-temporelle très fine. Malheureusement, elles sont récoltées uniquement pour les navires d'une longueur supérieure ou égale à 15m (12m depuis 2012), ce qui représente une part relativement faible des bateaux (majoritairement de petite taille) qui exercent leur activité à la côte.

Les données récoltées dans le cadre du projet VALPENA semblent être les seules données adaptées pour quantifier le niveau de pression de pêche affectant les nourriceries ; il est donc indispensable d'y avoir accès pour mener à bien ce travail.

On trouve également un biais dans les données d'extraction de granulats. Le volume d'extraction annuel maximal autorisé est systématiquement supérieur au volume réellement extrait sur les différents sites français. L'utilisation de cette variable conduit donc à une surestimation de l'impact de l'extraction de granulats sur le milieu marin. Les volumes réellement extraits étant cependant inconnus (information confidentielle), il s'agit de la meilleure estimation de cette pression disponible à ce jour.

Dispersion spatiale des pressions locales

Les données de clapage et d'extraction de granulats sont soit des données ponctuelles (clapage), soit des données très localisées (granulats). Les pressions associées ont été considérées homogènes à l'intérieur des pixels où se trouvaient les sources de pressions (Halpern and Fujita 2013), et nulles dans les pixels voisins. Cette façon très simplifiée de modéliser la dispersion spatiale de ces 2 pressions ne respecte pas la manière réelle dont elles se propagent dans l'espace. Des méthodes alternatives utilisant des buffers (Ban and Alder 2008) ou des fonctions de lissage (« Kernel density decay », Clarke Murray et al. 2015) pourraient être appliquées pour améliorer la modélisation de la dispersion spatiale des pressions locales. Ces techniques pourraient également être utilisées pour définir le zone d'impact des aménagements côtiers (ports, marinas, digues, jetées) et la zone de propagation des pollutions chimiques.

²⁰ CIEM : Conseil International pour l'Exploration de la Mer

²¹ VMS : Vessel Monitoring System

Pondération des pressions

Un poids identique a été accordé à chaque pression dans le calcul du niveau global de pressions anthropiques. Chaque indice de pression ayant été standardisé entre 0 et 1, cela revient à considérer par exemple que l'impact du chalutage de fond sur les nourriceries est équivalent à celui de la conchyliculture. Plusieurs travaux ont montré un faible impact de la pondération des pressions sur les résultats globaux (Halpern et al. 2008; Teck et al. 2010; Coll et al. 2012). Il semble cependant nécessaire d'assigner à chaque pression un poids proportionnel à l'intensité de son impact sur la nourricerie (Aubry and Elliott 2006). En effet, les études mentionnées précédemment prennent en compte un grand nombre de pressions anthropiques et ont été réalisées à large échelle. Or, on peut penser que la pondération a une influence plus grande sur les valeurs d'un indicateur calculé avec un faible nombre de variables, et portant sur des zones côtières restreintes (les nourriceries). Une attention particulière devra être accordée au poids attribué à la conchyliculture. En effet, la présente étude - réalisée sans pondération - montre que les concessions conchylicoles constituent la 2^{ème} pression anthropique la plus importante en termes de surface impactée. Le même constat est réalisé lorsque l'on s'intéresse à la part relative des 5 variables dans le niveau global de pressions anthropiques caractérisant chaque site. Or, bien que cette pression soit régulièrement incluse dans les travaux d'impacts anthropiques cumulés (Ban and Alder 2008; Ban et al. 2010; Coll et al. 2012; Clarke Murray et al. 2015), son impact réel sur les zones côtières est jugé relativement faible (Dumbauld et al. 2009; Forrest et al. 2009). Il est de plus jugé inférieur à celui de la crépidule en baie du Mont Saint Michel, notamment en termes de compétition trophique (Cugier et al. 2010). Les tables ostréicoles pourraient même avoir un impact positif sur les populations de juvéniles de poissons plats en leur servant d'habitat refuge (Laffargue et al. 2006).

L'attribution d'un poids à chaque pression est une étape de l'étude délicate. La meilleure façon de procéder est d'estimer l'impact réel de chaque pression sur la fonction de nourriceries des zones côtières et estuariennes, à l'aide d'une approche de type « pression-impact »²². Utiliser cette approche permettrait également d'identifier les pressions qui ont un impact significatif sur les nourriceries. En pratique, les études cherchant à quantifier et cartographier l'impact cumulé de multiples pressions anthropiques n'utilisent jamais ce type d'approche, et estiment des poids à partir d'avis d'experts récoltés lors de vastes enquêtes réalisées auprès d'un grand nombre de scientifiques (Aubry and Elliott 2006; Halpern et al. 2007; Teck et al. 2010). Dans le cas de cette étude, avoir recours à l'avis d'experts pourrait également permettre de définir des poids adaptés à chaque pression anthropique. Une autre solution pourrait consister à utiliser des poids provenant de la littérature. Une analyse de sensibilité devra dans tous les cas être réalisée afin d'explorer l'impact de la pondération sur le niveau global de pression anthropique. Cette analyse de sensibilité devra être étendue à la méthode choisie pour modéliser la

²² Cette approche est par exemple utilisée dans le cadre de la DCE et de la DCSMM pour évaluer la qualité écologique des masses d'eau.

dispersion spatiale des pressions locales, et à la résolution spatiale de la grille d'étude²³, deux facteurs susceptibles d'influencer significativement les résultats obtenus.

Synergisme et antagonisme

L'indicateur global de pressions anthropiques a été construit en sommant la valeur de chaque indice de pression individuelle. Ceci implique de considérer qu'il n'existe pas d'interaction entre les différentes sources de pressions. Pourtant, l'effet combiné de plusieurs pressions n'est pas nécessairement additif : il peut être supérieur (synergisme) ou au contraire inférieur (antagonisme) à la somme des impacts de ces pressions prises individuellement (Crain et al. 2008; Halpern and Fujita 2013; Piggott et al. 2015; Teichert et al. 2016). Tester et intégrer les interactions négatives ou positives entre pressions dans un indicateur global permettraient d'obtenir une image beaucoup plus fidèle du niveau réel de pressions anthropiques affectant les nourriceries. On peut noter cependant qu'aucune étude destinée à cartographier l'impact anthropique cumulé n'a tenu compte de ces interactions jusqu'à présent, même parmi les études les plus récentes (Clarke Murray et al. 2015).

Des données couvrant des périodes temporelles variables

Les résultats produits dans cette étude permettent de décrire une situation de pressions anthropiques moyenne au cours des 10 dernières années (Coll et al. 2012). Les données utilisées couvrent en effet des périodes temporelles très variables. A l'inverse, les données d'abondance et de biomasse des juvéniles de poissons et de la macrofaune benthique ne sont disponibles que pour 3 nourriceries, et certaines années seulement (Seine : 2008-2010 ; Vilaine : 2008 & 2015 ; Pertuis charentais : 2008 & 2015). Elles sont de plus susceptibles de varier de manière importante d'une année à l'autre en fonction des paramètres environnementaux, notamment du débit fluvial (Le Pape et al. 2003a; Dolbeth et al. 2008). Etudier l'impact cumulé des pressions anthropiques sur le fonctionnement trophique des nourriceries à partir de ces deux types de données peut s'avérer a priori problématique.

Conclusion

Cette étude préliminaire a permis de mettre en place les bases d'une méthode destinée à évaluer le niveau global de pressions anthropiques affectant les nourriceries côtières et estuariennes du golfe de Gascogne et de la Manche. Les résultats obtenus doivent être considérés avec précaution et ne sont pas à interpréter tels quels, dans la mesure où ils donnent à ce stade une image biaisée (golfe de Gascogne) ou même fautive (estuaire de la Seine) du niveau global de pressions anthropiques.

²³ Résolution spatiale fixée arbitrairement à 1.5nm x 1.5nm dans le cas de cette étude préliminaire.

Leur analyse permet en revanche d'identifier les améliorations à apporter à cette approche, parmi lesquelles on trouve, par ordre de priorité :

- l'incorporation de données de pêche fiables, et de nouvelles données caractérisant la pression exercée par les aménagements côtiers et la pollution ;
- l'utilisation d'une pondération reflétant l'impact réel ou supposé de chaque source de pression sur la fonctionnalité des nourriceries ;
- la modélisation de la dispersion spatiale des pressions locales ;
- la réalisation d'une analyse de sensibilité afin de tester l'impact de l'échelle spatiale (taille des pixels de la grille), de la pondération, et de la modélisation de la dispersion spatiale des pressions sur l'estimation du niveau global de pressions anthropiques ;
- l'analyse des interactions potentielles entre pressions, et l'intégration de ces interactions dans l'indicateur global.

Il semble indispensable de réaliser ces différentes étapes avant de s'intéresser à l'impact cumulé des activités humaines sur la fonction de nourriceries des zones côtières. Par ailleurs, l'étude de cet impact pourra se révéler délicate dans la mesure où les données biologiques et les données de pressions anthropiques couvrent des périodes temporelles très différentes.

Références

- Allan, J. D., P. B. McIntyre, S. D. Smith, and others. 2013. Joint analysis of stressors and ecosystem services to enhance restoration effectiveness. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **110**: 372–377.
- Aubry, A., and M. Elliott. 2006. The use of environmental integrative indicators to assess seabed disturbance in estuaries and coasts: application to the Humber Estuary, UK. *Mar. Pollut. Bull.* **53**: 175–185.
- Ban, N., and J. Alder. 2008. How wild is the ocean? Assessing the intensity of anthropogenic marine activities in British Columbia, Canada. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* **18**: 55–85.
doi:10.1002/aqc.816
- Ban, N. C., H. M. Alidina, and J. A. Ardron. 2010. Cumulative impact mapping: Advances, relevance and limitations to marine management and conservation, using Canada's Pacific waters as a case study. *Mar. Policy* **34**: 876–886.
- Beck, M. W., K. L. Heck Jr, K. W. Able, and others. 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.

- Branch, T. A., O. P. Jensen, D. Ricard, Y. Ye, and R. Hilborn. 2011. Contrasting Global Trends in Marine Fishery Status Obtained from Catches and from Stock Assessments: Global Trends in Marine Fishery Status. *Conserv. Biol.* **25**: 777–786. doi:10.1111/j.1523-1739.2011.01687.x
- Breitbart, D. L., and G. F. Riedel. 2005. Multiple stressors in marine systems. *Mar. Conserv. Biol. Sci. Maint. Sea's Biodivers.* Isl. Press Wash. DC 167–182.
- Brown, C., E. Corcoran, P. Herkenrath, and J. Thonell. 2006. Marine and coastal ecosystems and human well-being: synthesis.
- Clarke Murray, C., S. Agbayani, H. M. Alidina, and N. C. Ban. 2015. Advancing marine cumulative effects mapping: An update in Canada's Pacific waters. *Mar. Policy* **58**: 71–77. doi:10.1016/j.marpol.2015.04.003
- Coll, M., C. Piroddi, C. Albouy, and others. 2012. The Mediterranean Sea under siege: spatial overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine reserves. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **21**: 465–480.
- Courrat, A., J. Lobry, D. Nicolas, P. Laffargue, R. Amara, M. Lepage, M. Girardin, and O. Le Pape. 2009. Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **81**: 179–190.
- Crain, C. M., K. Kroeker, and B. S. Halpern. 2008. Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecol. Lett.* **11**: 1304–1315. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01253.x
- Cugier, P., C. Struski, M. Blanchard, J. Mazurié, S. Pouvreau, F. Olivier, J. R. Trigui, and E. Thiébaud. 2010. Assessing the role of benthic filter feeders on phytoplankton production in a shellfish farming site: Mont Saint Michel Bay, France. *J. Mar. Syst.* **82**: 21–34. doi:10.1016/j.jmarsys.2010.02.013
- Delpéch, C., A. Courrat, S. Pasquaud, and others. 2010. Development of a fish-based index to assess the ecological quality of transitional waters: The case of French estuaries. *Mar. Pollut. Bull.* **60**: 908–918. doi:10.1016/j.marpolbul.2010.01.001
- Dolbeth, M., P. G. Cardoso, S. M. Ferreira, T. Verdelhos, D. Raffaelli, and M. A. Pardal. 2007. Anthropogenic and natural disturbance effects on a macrobenthic estuarine community over a 10-year period. *Mar. Pollut. Bull.* **54**: 576–585.
- Dolbeth, M., F. Martinho, I. Viegas, H. Cabral, and M. A. Pardal. 2008. Estuarine production of resident and nursery fish species: Conditioning by drought events? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **78**: 51–60. doi:10.1016/j.ecss.2007.11.021
- Dumbauld, B. R., J. L. Ruesink, and S. S. Rumrill. 2009. The ecological role of bivalve shellfish aquaculture in the estuarine environment: A review with application to oyster and clam culture in West Coast (USA) estuaries. *Aquaculture* **290**: 196–223. doi:10.1016/j.aquaculture.2009.02.033

- Forrest, B. M., N. B. Keeley, G. A. Hopkins, S. C. Webb, and D. M. Clement. 2009. Bivalve aquaculture in estuaries: Review and synthesis of oyster cultivation effects. *Aquaculture* **298**: 1–15.
doi:10.1016/j.aquaculture.2009.09.032
- Gibson, R. N. 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Neth. J. Sea Res.* **32**: 191–206.
- Gilliers, C., O. Le Pape, Y. Désaunay, J. Morin, D. Guérault, and R. Amara. 2006. Are growth and density quantitative indicators of essential fish habitat quality? An application to the common sole *Solea solea* nursery grounds. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **69**: 96–106. doi:10.1016/j.ecss.2006.02.006
- Halpern, B. S., and R. Fujita. 2013. Assumptions, challenges, and future directions in cumulative impact analysis. *Ecosphere* **4**: art131. doi:10.1890/ES13-00181.1
- Halpern, B. S., C. V. Kappel, K. A. Selkoe, and others. 2009. Mapping cumulative human impacts to California Current marine ecosystems. *Conserv. Lett.* **2**: 138–148.
- Halpern, B. S., K. A. Selkoe, F. Micheli, and C. V. Kappel. 2007. Evaluating and Ranking the Vulnerability of Global Marine Ecosystems to Anthropogenic Threats. *Conserv. Biol.* **21**: 1301–1315.
doi:10.1111/j.1523-1739.2007.00752.x
- Halpern, B. S., S. Walbridge, K. A. Selkoe, and others. 2008. A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* **319**: 948–952. doi:10.1126/science.1149345
- Harris, L., R. Nel, S. Holness, and D. Schoeman. 2015. Quantifying cumulative threats to sandy beach ecosystems: A tool to guide ecosystem-based management beyond coastal reserves. *Ocean Coast. Manag.* **110**: 12–24. doi:10.1016/j.ocecoaman.2015.03.003
- Jackson, J. B., M. X. Kirby, W. H. Berger, and others. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *science* **293**: 629–637.
- Kennish, M. J. 2002. Environmental threats and environmental future of estuaries. *Environ. Conserv.* **29**: 78–107.
- Kostecki, C., S. Rochette, R. Girardin, M. Blanchard, N. Desroy, and O. Le Pape. 2011. Reduction of flatfish habitat as a consequence of the proliferation of an invasive mollusc. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **92**: 154–160. doi:10.1016/j.ecss.2010.12.026
- Laffargue, P., M. Begout, and F. Lagardere. 2006. Testing the potential effects of shellfish farming on swimming activity and spatial distribution of sole (*Solea solea*) in a mesocosm. *ICES J. Mar. Sci.* doi:10.1016/j.icesjms.2006.03.018
- Le Pape, O., F. Chauvet, Y. Désaunay, and D. Guérault. 2003a. Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *J. Sea Res.* **50**: 177–185. doi:10.1016/S1385-1101(03)00061-3

- Le Pape, O., F. Chauvet, S. Mahévas, P. Lazure, D. Guérault, and Y. Désaunay. 2003b. Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France) and the contribution of different habitats to the adult population. *J. Sea Res.* **50**: 139–149. doi:10.1016/S1385-1101(03)00059-5
- Le Pape, O., C. Gilliers, P. Riou, J. Morin, R. Amara, and Y. Désaunay. 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. doi:10.1007/s10750-007-0665-y
- Le Pape, O., D. Guérault, and Y. Désaunay. 2004. Effect of an invasive mollusc, American slipper limpet *Crepidula fornicata*, on habitat suitability for juvenile common sole *Solea solea* in the Bay of Biscay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **277**: 107–115.
- Léauté, J.-P. 2006. Les flottilles de pêche dans la mer territoriale du golfe de Gascogne. *Pêche Aquac.* 337–352.
- Lotze, H. K. 2006. Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. *Science* **312**: 1806–1809. doi:10.1126/science.1128035
- Lotze, H. K., M. Coll, and J. A. Dunne. 2011. Historical Changes in Marine Resources, Food-web Structure and Ecosystem Functioning in the Adriatic Sea, Mediterranean. *Ecosystems* **14**: 198–222. doi:10.1007/s10021-010-9404-8
- Maxwell, S. M., E. L. Hazen, S. J. Bograd, and others. 2013. Cumulative human impacts on marine predators. *Nat. Commun.* **4**.
- Micheli, F., B. S. Halpern, S. Walbridge, and others. 2013. Cumulative Human Impacts on Mediterranean and Black Sea Marine Ecosystems: Assessing Current Pressures and Opportunities J.P. Meador [ed.]. *PLoS ONE* **8**: e79889. doi:10.1371/journal.pone.0079889
- Nicolas, D., J. Lobry, M. Lepage, B. Sautour, O. Le Pape, H. Cabral, A. Uriarte, and P. Boët. 2010. Fish under influence: A macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among European tidal estuaries. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **86**: 137–147. doi:10.1016/j.ecss.2009.11.006
- Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese, and F. Torres. 1998. Fishing down marine food webs. *Science* **279**: 860–863.
- Peterson, M. S. 2003. A conceptual view of environment-habitat-production linkages in tidal river estuaries. *Rev. Fish. Sci.* **11**: 291–313.
- Piggott, J. J., C. R. Townsend, and C. D. Matthaei. 2015. Reconceptualizing synergism and antagonism among multiple stressors. *Ecol. Evol.* **5**: 1538–1547. doi:10.1002/ece3.1465

- Rochette, S., E. Rivot, J. Morin, S. Mackinson, P. Riou, and O. Le Pape. 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. doi:10.1016/j.seares.2009.08.003
- Selkoe, K. A., B. S. Halpern, C. M. Ebert, E. C. Franklin, E. R. Selig, K. S. Casey, J. Bruno, and R. J. Toonen. 2009. A map of human impacts to a “pristine” coral reef ecosystem, the Papahānaumokuākea Marine National Monument. *Coral Reefs* **28**: 635–650. doi:10.1007/s00338-009-0490-z
- Teck, S. J., B. S. Halpern, C. V. Kappel, and others. 2010. Using expert judgment to estimate marine ecosystem vulnerability in the California Current. *Ecol. Appl.* **20**: 1402–1416.
- Teichert, N., A. Borja, G. Chust, A. Uriarte, and M. Lepage. 2016. Restoring fish ecological quality in estuaries: Implication of interactive and cumulative effects among anthropogenic stressors. *Sci. Total Environ.* **542**: 383–393. doi:10.1016/j.scitotenv.2015.10.068
- Trimoreau, E., B. Archambault, A. Brind’Amour, M. Lepage, J. Guitton, and O. Le Pape. 2013. A quantitative estimate of the function of soft-bottom sheltered coastal areas as essential flatfish nursery habitat. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **133**: 193–205. doi:10.1016/j.ecss.2013.08.027
- Worm, B., E. B. Barbier, N. Beaumont, and others. 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* **314**: 787–790. doi:10.1126/science.1132294

Appendices

Appendice 1. Exemples de requêtes SQL utilisées pour calculer les indicateurs de pressions anthropiques.

----- Creation de la grille pression_peche -----

```
create materialized view grille_peche15 as
select distinct sea_grille15.id, grille_peche3.impact as impact, sea_grille15.geom
from grille_peche3 inner join sea_grille15 on st_intersects(grille_peche3.geom, st_centroid(sea_grille15.geom))
order by id
```

----- creation de la grille "pression conch" -----

```
CREATE MATERIALIZED VIEW grille_conch3 as
(with part1 as
(selectst_union(geom) as geom_conch from conchyliculture), -- obtenir un seulpolygone de conchyliculture
part2 as
(select sea_grille3.id, sea_grille3.geom, st_area(st_transform(st_intersection(geom_conch,sea_grille3.geom),3035)) as
conch_area, -- calcul de la surface de conch / carré
st_area(st_transform(sea_grille3.geom,3035)) as sea_area
FROM part1 INNER JOIN sea_grille3 on st_intersects(geom_conch,sea_grille3.geom))
-- calcul de la surface de l'espace maritime / carré
select id, (conch_area/sea_area)*100 as impact, geom from part2 order by id) ;
```

----- creation de la grille "pression extraction_granulat" -----

```
CREATE MATERIALIZED VIEW grille_granulat3 as

(with part1 as
(select sea_grille3.id, gid, sea_grille3.geom,
st_area(st_transform(st_union(st_intersection(granulat.geom,sea_grille3.geom)),3035)) as area
-- area = surface d'extraction / carré de la grille
FROM granulat INNER JOIN sea_grille3 on st_intersects(granulat.geom,sea_grille3.geom)
whereetat LIKE 'Extraction' -- selection des sites en activite
group by sea_grille3.id, gid, sea_grille3.geom
order by gid, sea_grille3.id),

part2 as (select gid, quantite_a, st_area(st_transform(geom,3035)) as total_area
fromgranulat where etat LIKE 'Extraction')

select id, sum((area/total_area)*quantite_a) as impact, geom ::geometry(Polygon, 4030)
from part1 inner join part2 using (gid)
group by id, geom
order by id);
```

----- Creation de la grille pression_clapage-----

```
create materialized view grille_clapage as
(select sea_grille3.id, sum(avg_qms/st_area(st_transform(sea_grille3.geom,3035)))*1000 as impact, sea_grille3.geom
fromn_immersion_p inner join sea_grille3 on st_intersects(n_immersion_p.geom, sea_grille3.geom)
where avg_qms> 0
group by id, sea_grille3.geom)
```

 ----- Creation de la grille pression_crepidule -----

```
CREATE MATERIALIZED VIEW grille_crepidule as
(with part1 as
(selectst_union(geom) as geom_crepi from crepidule),
part2 as (select sea_grille3.id, sea_grille3.geom, st_area(st_transform(st_intersection(geom_crepi,sea_grille3.geom),3035))
as crepi_area, -- calcul de la surface de crepidule / carré
st_area(st_transform(sea_grille3.geom,3035)) as sea_area
FROM part1 INNER JOIN sea_grille3 on st_intersects(geom_crepi,sea_grille3.geom)) -- calcul de la surface de l'espace
maritime / carré #
select id, (crepi_area/sea_area)*100 as impact, geom from part2 order by id) ;
```

 ----- Creation de la grille pression_globale-----

create materialized view log_global_impact3 as

(with part1 as

```
(select max(log(grille_conch3.impact+1))::numeric as max_conch ,
max(log(grille_granulat3.impact+1))::numeric as max_granulat,
max(log(grille_clapage3.impact+1))::numeric as max_clapage,
max(log(grille_crepidule3.impact+1))::numeric as max_crepi
from grille_granulat3, grille_conch3, grille_clapage3, grille_crepidule3),
```

part2 as

```
(select max(log(grille_peche3.impact+1))::numeric as max_peche --min(grille_peche3.impact)::numeric as min_peche
from grille_peche3),
```

part3 as

```
(select id, (log(grille_conch3.impact+1)/max_conch)::numeric as impact from grille_conch3, part1
UNION
select id, (log(grille_granulat3.impact+1)/max_granulat)::numeric as impact from grille_granulat3, part1
UNION
select id, (log(grille_clapage3.impact+1)/max_clapage)::numeric as impact from grille_clapage3,part1
UNION
select id, (log(grille_crepidule3.impact+1)/max_crepi)::numeric as impact from grille_crepidule3,part1
UNION
select id, (log(grille_peche3.impact+1)/max_peche)::numeric as impact from grille_peche3, part2)
```

```
select sea_grille3.id, sum(impact)::numeric as glob_impact, sea_grille3.geom
from sea_grille3 inner join part3 on sea_grille3.id=part3.id
group by sea_grille3.id, sea_grille3.geom)
```

Appendice 2. Données de pêche.

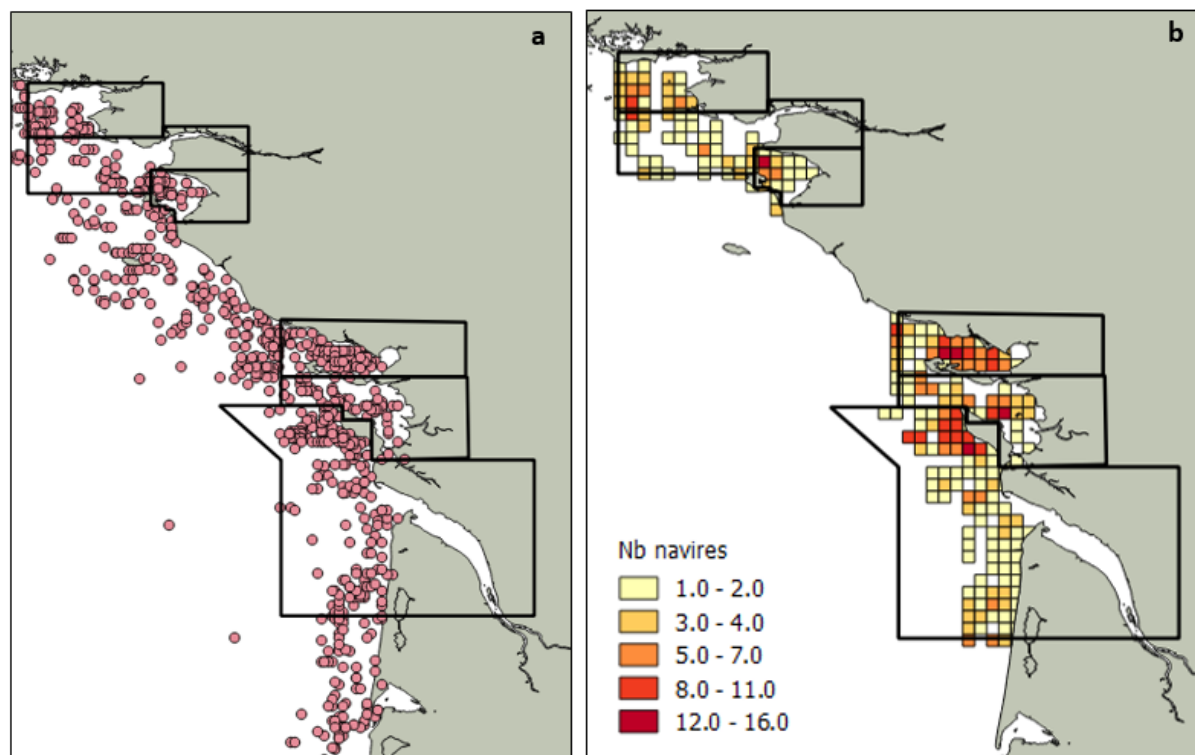


Fig. A.5. Position géographique des navires de pêche (Léauté 2006) observés lors des 13 survols effectués par la Douane aérienne entre novembre 2000 et novembre 2001 (a) ; Nombre de navires estimé sur cette même période dans chaque pixel d'une grille à maille carrée de 3 milles nautiques de côté (b).

Annexe III : Activités annexes réalisées durant la thèse

Enseignement

- UE «Démarche scientifique : Analyse comparative des communautés de méga-invertébrés benthiques de trois nourriceries du golfe de Gascogne», Master 1, Agrocampus-ouest. Co-encadrant : Herve Le Bris, UMR ESE, Agrocampus-ouest. 16 heures, Janvier 2016.
- UE «Ecologie des zones côtières et estuariennes», Master 1, campus numérique Environnement & Aménagement (ENVAM). Cotuteur : Olivier Le Pape, UMR ESE, Agrocampus-ouest. Février-Mai 2016.
- TD «Etude du cycle biogéochimique des éléments limitants de la production primaire en rade de Brest». Co-encadrants : Olivier Le Pape & Dominique Ombredane, UMR ESE, Agrocampus-ouest. 4 heures, mars 2016.

Campagnes scientifiques

- NURSE 2016 : échantillonnage des nourriceries côtières : estuaire de la Loire, baie de Bourgneuf et estuaire de la Gironde. Embarquement sur le navire Thalía, 18-24 Aout 2016.
- NURSE 2017 : échantillonnage des nourriceries côtières : baie de Vilaine, Pertuis Charentais. Embarquement sur le navire Thalía, 1-7 Septembre 2017.

Titre : Estimer la production macrobenthique et sa consommation pour comprendre la limitation trophique au sein des nourriceries côtières

Mots clés : Nourriceries, Limitation trophique, Macrofaune, Juvéniles, Prédateurs épibenthiques, Bioénergétique

Résumé : Comprendre les processus qui régulent l'abondance des populations sauvages est un objectif de recherche majeur en écologie, et un prérequis pour la conservation des espèces et la gestion des ressources vivantes exploitées. Chez de nombreuses espèces marines, la régulation densité-dépendante des populations a lieu au stade juvénile, durant lequel les individus se concentrent dans des nourriceries côtières et estuariennes spatialement limitées. Cependant, les mécanismes sous-jacents restent largement incompris. Le rôle de la compétition trophique comme mécanisme de régulation est en particulier controversé. Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes intéressés à l'hypothèse de limitation trophique, qui stipule que les ressources alimentaires dans les nourriceries limiteraient la production des juvéniles de poissons et in fine leur recrutement.

Pour cela, nous avons utilisé une nouvelle approche bioénergétique qui permet d'estimer la part de la production des proies macrobenthiques consommée par les juvéniles de poissons et les méga-invertébrés, et de déduire de cette proportion si la limitation trophique est effective ou non. L'application de cette approche à plusieurs cas d'étude suggère que les ressources trophiques pourraient limiter la production des juvéniles dans les nourriceries françaises, au moins lorsque l'offre alimentaire est faible et/ou la demande énergétique est forte. Nous soulignons également des lacunes qu'il paraît indispensable de combler afin d'améliorer notre compréhension de la limitation trophique au sein des nourriceries, comme par exemple une meilleure quantification de l'accessibilité des proies.

Title: Estimating macrobenthic production and its consumption for understanding food limitation in coastal nurseries

Keywords: Nurseries, Food limitation, Macrofauna, Juvenile fish, Epibenthic predators, Bioenergetics

Abstract: Understanding the processes that regulate the abundance of wild populations is a primary goal in ecology, and a prerequisite for implementing effective conservation and management of exploited living resources. In many marine fish, there is strong evidence that density-dependent regulation occurs at the juvenile stage when numerous individuals concentrate in spatially-restricted coastal and estuarine nurseries. However, the underlying mechanisms remain poorly understood. In particular, whether competition for food limits fish growth and survival is still controversial. In this PhD thesis, we focused on the food limitation hypothesis for nursery-dependent marine fish, which states that food supply limits juvenile fish production and ultimately, recruitment to adult populations offshore.

To do so, we largely relied on a new bioenergetics-based approach, which estimates the exploitation rate of macrobenthic prey by the epibenthic predator community (juvenile fish and predatory invertebrates), and infers from this rate to what extent juvenile fish are food-limited. Using that approach, we investigated temporal and spatial variations in food supply and consumption among several coastal and estuarine nurseries located along the West coast of France. Overall, this PhD thesis provides new findings which indicate that food supply may limit juvenile fish production in coastal nurseries, at least when food supply is low and/or food demand is high. We also highlight some key research gaps that need to be filled to improve our understanding of food limitation in coastal nurseries, such as prey accessibility.